



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

(BIOLOGÍA MARINA)

**RECLUTAMIENTO DE *Panulirus argus* EN QUINTANA ROO: ZONAS DE
METAMORFOSIS Y VARIACIÓN ESTACIONAL EN DIMENSIONES CORPORALES E
ÍNDICES MORFOMÉTRICOS DE POSTLARVAS Y JUVENILES TEMPRANOS**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA
ROGELIO MARTÍNEZ CALDERÓN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN.
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (PUERTO MORELOS).

COMITÉ TUTORAL: DR. MICHEL E. HENDRICKX RENERS
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (MAZATLÁN).

DR. ADOLFO GRACIA GASCA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.

DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA.

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDÍA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

MÉXICO, D. F. A MARZO DE 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México

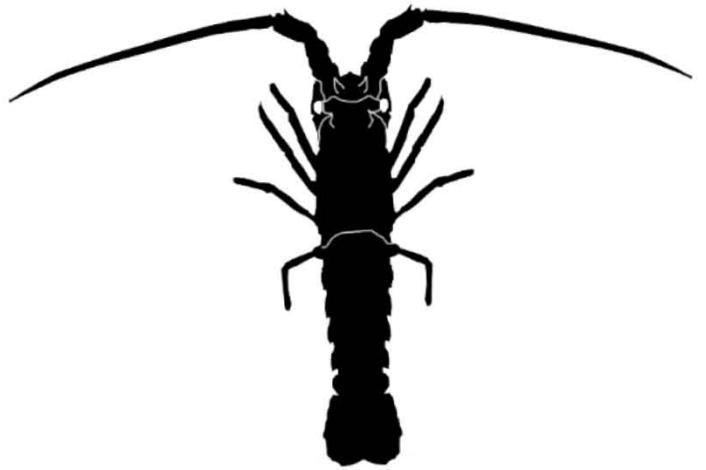
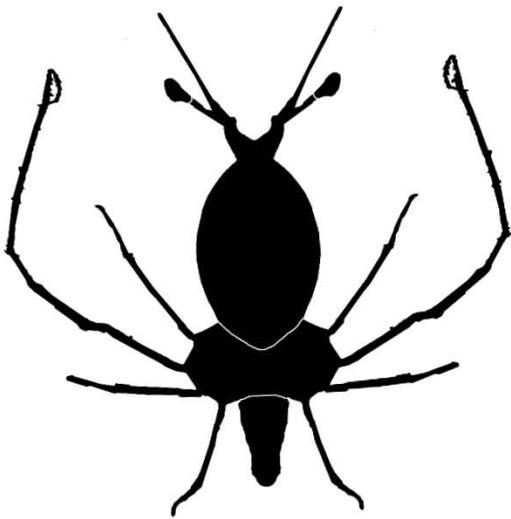


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



A mi familia, en especial a mis padres Hortensia Calderón García y Rogelio Martínez Juan, ya que sin su tenacidad e invaluable apoyo esta meta habría sido muy difícil de lograr, y por su inmenso cariño y confianza que en conjunto con la de otras personas importantes en mi vida, lograron siempre hacerme sentir seguro en mis decisiones.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado durante el curso de la Maestría, y para la elaboración de este trabajo.

A mi tutora principal la Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán, por compartir sus valiosos conocimientos y experiencia en el transcurso de la maestría y elaboración del trabajo de tesis, así como por brindarme su apoyo incondicional en el ámbito profesional y personal.

Al comité revisor conformado por el Dr. Adolfo Gracia Gasca, Dr. Michel E. Hendrickx Reners, Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz y la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por las acertadas sugerencias hechas al trabajo, y que ayudaron substancialmente en su mejora.

Al Dr. Enrique Lozano Álvarez, por su tiempo invertido en la revisión y por las sugerencias hechas para la mejora de este trabajo.

A los técnicos de laboratorio 1 de ecología de crustáceos, M. en C. Fernando Negrete Soto y M. en C. Cecilia Barradas Ortiz, por aportar sus valiosos conocimientos y experiencia durante la realización de este trabajo.

Al M en C. José Edgar Escalante Mancera por su disposición para orientarme en el manejo del software Surfer® 11 y la facilitación de información del Servicio de Hidrología y Meteorología de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Puerto Morelos (ICMyL, UNAM).

A los compañeros y amigos del laboratorio, Rubén Muñoz de Cote Hernández, Rebeca Iliana Candía Zulbarán, Alí Espinosa Magaña, Juan Pablo Huchin Mian, Iris Haydeé Segura García, Leslie Nayeli Cid González, Nelía Luviano Aparicio y Roberto González Gómez, por compartir muy buenos momentos y mostrar su apoyo como equipo durante los muestreos para este trabajo.

A Maritza Martínez García por su apoyo incondicional y confianza total, ya que sus consejos siempre me sirvieron de guía y lo siguen haciendo.

CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS	ii
INDICE DE TABLAS	iii
R E S U M E N	iv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
2.1 Distribución de filosomas y puerulos oceánicos de <i>P. argus</i> en el mar Caribe y el golfo de México	4
2.2 Reclutamiento de postlarvas de <i>P. argus</i> en Puerto Morelos y bahía de la Ascensión ..	6
2.3 Condición nutricional de postlarvas y juveniles de langostas espinosas	8
III. JUSTIFICACIÓN	9
IV. HIPÓTESIS	10
V. OBJETIVOS	11
5.1 General	11
5.2 Particulares	11
VI. ÁREA DE ESTUDIO	11
VII. MATERIAL Y MÉTODOS	14
7.1 Zonas potenciales de metamorfosis	14
7.2 Dimensiones corporales e índices morfométricos de postlarvas y juveniles	15
VIII. RESULTADOS	16
8.1 Distribución de filosomas X y puerulos nectónicos.....	16
8.2 Análisis morfométricos de postlarvas y juveniles I.	17
8.3 Variación estacional del factor de condición de postlarvas y juveniles 1.....	23
IX. DISCUSIÓN	30
9.1 Zonas de metamorfosis.	30
9.2 Análisis morfométricos.....	32
9.3 Variación estacional del factor de condición.	33
X. CONCLUSIONES	35
XI. REFERENCIAS	36

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de <i>P. argus</i> (Modificado de Holthuis 1991).	2
Figura 2. Estaciones de muestreo (●) de larvas filosomas X y postlarvas (puerulos pelágicos) de <i>Panulirus argus</i> durante los cruceros A) Metamorfosis I (noviembre de 2012) y B) Metamorfosis II (abril de 2013). Se incluyen las localidades costeras de recolección de puerulos y juveniles I (⊙) para la determinación de su condición nutricional.	12
Figura 3. Área de estudio en donde se señalan las estaciones donde se capturaron filosomas en estadio X (●), puerulos (◀) y simultáneamente filosomas X y puerulos (*), durante las campañas A) Metamorfosis I (noviembre de 2012) y B) Metamorfosis II (abril de 2013).	16
Figura 4. Relación peso contra longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.	21
Figura 5. Relación ancho de cefalotórax contra longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.	21
Figura 6. Relación alto de cefalotórax contra longitud de cefalotórax, en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.	22
Figura 7. Relación longitud total contra longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.	22
Figura 8. Variación estacional de la longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.	25
Figura 9. Variación estacional del peso en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.	26
Figura 10. Variación estacional del factor de condición (peso/longitud cefalotorácica) en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>Panulirus argus</i> capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.	27
Figura 11. Variación estacional del factor de condición (peso/longitud cefalotorácica) en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de <i>P. argus</i> capturados en Puerto Morelos una vez controlado el efecto significativo de la covariante (longitud de cefalotórax). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%. Las líneas negras horizontales indican la media del total de datos controlando la covariante LC (línea continua) y su intervalo de confianza al 95% (líneas punteadas).	29

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de filosomas X y puerulos pelágicos de <i>Panulirus argus</i> capturados durante las campañas oceanográficas Metamorfosis I y II con dos tipos de muestreador (red de media agua y red superficial).	17
Tabla 2. Resultados de los análisis de varianza aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, P: peso total en mg, LT: longitud total en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm) medidas a puerulos pigmentados y puerulos transparentes de <i>Panulirus argus</i> en Bahía de la Ascensión.	18
Tabla 3. Resultados de los análisis de varianza aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, P: peso total en mg, LT: longitud total en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm) medidas a puerulos pigmentados y puerulos transparentes de <i>Panulirus argus</i> en Puerto Morelos.	18
Tabla 4. Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm, LT: longitud total en mm, P: peso total en mg) de puerulos y juveniles I de <i>Panulirus argus</i> en Bahía de la Ascensión (DE: desviación estándar). ..	19
Tabla 5. Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm, LT: longitud total en mm, P: peso total en mg) de puerulos y juveniles I de <i>Panulirus argus</i> en Puerto Morelos (DE: desviación estándar).	19
Tabla 6. Resultados de los análisis de varianza bifactoriales aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, LT: longitud total, AC: ancho de cefalotórax y ALC: alto de cefalotórax) medidas a individuos en dos fases (puerulos y juveniles I) de <i>Panulirus argus</i> en dos localidades de Quintana Roo (Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos).	20
Tabla 7. Modelos lineales de relaciones morfométricas en puerulos y juveniles I de <i>Panulirus argus</i>	23
Tabla 8. Medias, desviación estándar (DE) y número de datos de LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, y FC (P/LC): factor de condición de puerulos colectados en Puerto Morelos.	23
Tabla 9. Valores medios (\pm desviación estándar, DE) de longitud del cefalotórax (LC), peso total (P), y factor de condición (FC = P/LC) de juveniles I colectados en Puerto Morelos por estación del año, entre otoño de 2010 y verano de 2013.	24
Tabla 10. Resultados de los análisis de varianza bifactoriales aplicados por separado a tres variables (LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, y FC: factor de condición) medidas a puerulos y juveniles I de <i>Panulirus argus</i> durante 11 estaciones del año consecutivas en Puerto Morelos.	24
Tabla 11. Resultados de los análisis de covarianza para evaluar el efecto de la longitud cefalotorácica (LC, mm) como covariante y de la estación del año en el factor de condición de puerulos pigmentados (Pu) y juveniles 1 (Juv1) recolectados en Puerto Morelos.	28

R E S U M E N

Con el objetivo de determinar posibles zonas donde ocurre la metamorfosis de larva a postlarva en la langosta *Panulirus argus*, se realizaron dos campañas oceanográficas en noviembre de 2012 y abril de 2013. Se utilizaron una red de media agua y una red superficial en múltiples estaciones ubicadas en transectos perpendiculares a la costa de Quintana Roo. Se consideraron posibles zonas de metamorfosis las estaciones donde se recolectaron simultáneamente filosomas X (último estadio larvario) y postlarvas. Los resultados sugieren que la metamorfosis se lleva a cabo dentro de la corriente de Yucatán más que en el borde continental como se había sugerido para otras especies de langostas espinosas. Una segunda parte de este trabajo de tesis consistió en determinar la variación estacional del factor de condición (FC) como una medida del estado nutricional de postlarvas y juveniles, así como determinar la variación espacial (entre las localidades bahía de la Ascensión y Puerto Morelos, Quintana Roo) de la longitud de cefalotórax (LC), ancho de cefalotórax (AC), alto de cefalotórax (ALC), longitud total (LT) y peso total (PT), y determinar los cambios morfológicos más importantes entre ambas fases ontogenéticas. Hubo una amplia variación estacional en el FC pero sin un patrón claro, lo que sugiere que las condiciones estacionales no son determinantes en los cambios nutricionales que presentan los reclutas. Además, la semejanza en la morfometría entre los organismos de Puerto Morelos y bahía de la Ascensión sugiere que las condiciones ambientales locales tampoco juegan un papel muy importante en este aspecto, sino que la condición de los nuevos reclutas podrían estar regulada en mayor proporción por otros factores tales como la distancia a la costa recorrida por las postlarvas y las interacciones ecológicas de los juveniles. Finalmente, se observaron claras diferencias en la morfometría de postlarvas y juveniles, aunque dicha diferencia fue más evidente en el ALC (mayor en Juveniles), mientras que la LC no mostró cambios en el paso de postlarva a juvenil.

I. INTRODUCCIÓN

Los crustáceos decápodos comprendidos dentro del heterogéneo grupo de las langostas son reconocidos ampliamente por las pesquerías de alta importancia económica que algunas especies sustentan. En este contexto, las familias más importantes son Palinuridae y Nephropidae, que durante el periodo 2008-2010 representaron poco más del 97% de la captura en peso mundial de langostas. Dentro de la familia Palinuridae, también conocidas como langostas espinosas, destaca el género *Panulirus*, que durante los años mencionados representó el 22% de la captura total de langosta en peso a nivel mundial (FAO 2012a).

Las langostas espinosas no sólo son importantes por su elevada cotización en los mercados del mundo, sino también por el papel que juegan en las tramas tróficas de los ecosistemas donde existen. Aunque la composición de su dieta puede variar dependiendo de la especie y las condiciones ambientales, en general son consideradas omnívoras. Existen estudios que sugieren que las langostas espinosas muestran preferencia por los moluscos (gasterópodos y pelecípodos) y los crustáceos (braquiuros y anomuros), pero que también consumen equinodermos (erizos y ofiúridos), gusanos, algas rojas y cafés y restos de peces, y que en algunas localidades la intensidad de depredación puede ocasionar cambios en las estructuras poblacionales de sus presas (Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán 1990; Díaz-Arredondo y Guzmán-del-Próo 1995; Lozano-Álvarez y Aramoni-Serrano 1996; Briones-Fourzán et al. 2003; Pederson y Johnson 2006). Por otro lado, cualquier animal capaz de alimentarse de crustáceos es un depredador potencial de langostas, razón por la cual forman parte de las presas de diversas especies de tiburones, rayas, peces de arrecifes, peces bentónicos y algunas especies de pulpo. El riesgo de depredación es mayor en las fases de larva, postlarva y juvenil temprano que en los adultos, y es probable que esta alta depredación juegue un papel importante en la regulación de la densidad de sus poblaciones (Lindberg 1955; Gracia y Kensler 1980; Smith y Herrnkind 1992).

En aguas mexicanas existen registros de siete especies de langosta del género *Panulirus*, cuatro en el litoral del Pacífico y tres en el Caribe y parte del golfo de México. Las especies registradas en estos últimos son la langosta verde *Panulirus laevicauda* (Latreille, 1817) (sumamente rara en esta región), la langosta pinta *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) y la langosta común del Caribe *Panulirus argus* (Latreille, 1804). Esta última es considerada una de las especies de mayor importancia pesquera en el país, principalmente en los estados de Yucatán y Quintana Roo (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez 2000; CONAPESCA 2012).

Panulirus argus es una especie tropical con amplia distribución latitudinal en la costa oeste del océano Atlántico, desde Carolina del Norte en Estados Unidos hasta Río de Janeiro en Brasil, incluyendo el golfo de México, el mar Caribe, las Bahamas, las Antillas y las islas Bermuda

(Holthuis 1991) (Figura 1). En México se distribuye principalmente en las costas de los estados de Quintana Roo y Yucatán, aunque también se presenta en formaciones arrecifales frente a las costas de Campeche, Veracruz y Tamaulipas (Secretaría de Pesca 1987). Habita en aguas sublitorales hasta aproximadamente 100 m de profundidad, sobre fondos rocosos, en arrecifes coralinos, praderas de pastos marinos o en cualquier hábitat que le ofrezca protección. La especie es gregaria y migratoria (Holthuis 1991). Los adultos se aparean en hábitats arrecifales y las hembras, luego de incubar los huevos por alrededor de 3 a 4 semanas, migran a zonas más profundas para liberar las larvas (Arceo et al. 1997). La reproducción se presenta durante todo el año, con un pulso principal durante la primavera y otro secundario en otoño (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez 2000).



Figura 1. Distribución geográfica de *P. argus* (Modificado de Holthuis 1991).

La fase larvaria es oceánica, dura entre cinco y nueve meses, y consta de diez estadios pelágicos (planctónicos). Las larvas, casi totalmente transparentes, se denominan “filosomas” porque presentan una forma aplanada como de hoja (Goldstein et al. 2008). Puesto que las filosomas pasan un tiempo tan largo en la columna de agua, pueden ser ampliamente dispersadas, lo que ha generado interrogantes sobre su posible origen, ya que la circulación a lo largo y ancho de la región del Atlántico occidental es sumamente compleja (Arceo et al. 1997; Briones-Fourzán et al. 2008). En aguas mexicanas, la distribución de filosomas de *P. argus* es muy variable, encontrándose mayores densidades de estadios tempranos cerca de las áreas arrecifales que en aguas abiertas y en el Caribe que en el golfo de México (Briones-Fourzán

1995). Durante el último estadio larvario y como posible resultado de haber llegado a un nivel crítico de almacenamiento de reservas energéticas, la filosoma tiene una metamorfosis y se convierte en la postlarva, denominada “puerulo” (Phillips y McWilliam 2009).

El puerulo es una fase natatoria (nectónica) de transición entre la fase pelágica y béntica. Una característica muy importante de los puerulos es que no se alimentan y no forman agregaciones, por lo que se encuentran muy dispersos en las masas de agua. Estas postlarvas son completamente transparentes y presentan una forma hidrodinámica, más similar a una langosta adulta que la filosoma. Poseen pereiópodos unirrámeos y pleópodos relativamente grandes, con endópodos que se mantienen unidos por medio de un apéndice interno en forma de ganchillo, lo cual aumenta su eficiencia de natación (Phillips y McWilliam 2009).

Los puerulos nadan activamente desde el punto oceánico donde se llevó a cabo la metamorfosis hasta la costa, usando para orientarse un conjunto de receptores que detectan diversas señales físicas y químicas del medio (Jeffs et al. 2005). Al llegar a la zona costera se asientan en la vegetación somera. Los puerulos de *P. argus* prefieren zonas con algas de morfología compleja (p. ej. la alga roja *Laurencia* spp., la alga café *Lobophora variegata*) y raíces de mangle (Marx y Herrnkind 1985; Herrnkind y Butler 1986; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez 2001). Los pulsos más abundantes de entrada de postlarvas a las zonas costeras suceden en la noche, principalmente durante la parte oscura del ciclo lunar, pero no se sabe con claridad si esto se debe al comportamiento de la postlarva o a la depredación diferencial (Acosta y Butler 1999).

Una vez asentadas las postlarvas, su nuevo exoesqueleto empieza a pigmentarse por debajo del viejo y aproximadamente una semana después del asentamiento mudan al primer estadio juvenil. En condiciones de laboratorio, la duración de la fase completa de puerulo de *P. argus* (desde la metamorfosis hasta la muda a juvenil) varía entre 11 y 26 días (Goldstein et al. 2008), período durante el cual no se alimenta. A lo largo del primer año de vida, la supervivencia de juveniles de *P. argus* es baja (entre 1 y 4%) (Booth y Phillips 1994, Herrnkind y Butler 1994) debido a la alta mortalidad que sufren los puerulos, en parte por la depredación post-asentamiento y en parte por el desgaste energético que representa para estos organismos nadar hasta la costa utilizando únicamente las reservas acumuladas durante la fase larvaria (Phillips et al. 2006).

El contar con una fuente finita de energía tiene implicaciones para la duración de la fase de puerulo y la distancia que estos organismos pueden recorrer nadando (Jeffs et al. 2001). Es decir, la distancia a la costa donde se lleva a cabo la metamorfosis puede determinar en gran medida la supervivencia de las postlarvas después del asentamiento y, por tanto, también el éxito de reclutamiento a la población béntica (McWilliam y Phillips 1997). Sin embargo, el conocimiento que se tiene sobre este aspecto es limitado, debido principalmente a la dificultad que implica

trabajar con organismos de coloración y hábitos crípticos, y de baja abundancia relativa en el medio oceánico (Butler y Herrnkind 2000). Se cree que la metamorfosis tiene lugar principalmente en aguas oceánicas cercanas al borde continental (el borde continental es el punto donde la plataforma continental termina y el talud continental empieza, también considerada como la línea de demarcación para el borde de la plataforma continental. En general se encuentra alrededor de la isóbata de 200 m), que es donde se ha encontrado mayor abundancia de los estadios finales de filosoma de algunas especies de langosta (Booth y Phillips 1994; McWilliam y Phillips 2007). Sin embargo, a la fecha se desconoce a qué distancia de la costa se lleva a cabo la metamorfosis en *P. argus* (Phillips y McWilliam 2009).

En algunos trabajos se han analizado las variaciones espaciales y temporales en la condición nutricional de puerulos de langostas espinosas sobre la base de índices bioquímicos (p. ej. Jeffs et al. 1999, 2001; Phillips et al. 2006). Sin embargo, también se ha determinado que algunas dimensiones corporales (p. ej. la longitud cefalotorácica, la longitud total, el peso corporal) tanto de los puerulos recién asentados como de los primeros estadios juveniles pueden presentar variaciones estacionales importantes (Grobler y Ndjaula 2001, Yeung et al. 2001), al igual que el cociente peso/longitud cefalotorácica, que es un índice morfométrico que refleja la condición nutricional de los organismos (Robertson et al. 2000; Oliver y MacDiarmid 2001; Briones-Fourzán et al. 2009). De esta manera, la estabilidad de las poblaciones de *P. argus* en el Caribe mexicano no varía únicamente por el impacto de la explotación pesquera y la depredación, sino que también depende de los niveles de asentamiento de puerulos y de la condición nutricional en la que arriban los nuevos reclutas, la cual, al parecer, puede presentar cambios notables a través del tiempo (Briones-Fourzán et al. 2008).

II. ANTECEDENTES

2.1 Distribución de filosomas y puerulos oceánicos de *P. argus* en el mar Caribe y el golfo de México

La primera descripción de los estadios larvarios de *P. argus* fue realizada por Lewis (1951) sobre la base de muestras de plancton tomadas en una amplia zona del Caribe y de la región de Florida, E.U.A. Para clasificar los estadios, Lewis (1951) usó características tales como el tamaño y la aparición progresiva de diversas estructuras corporales y propuso 11 estadios de filosoma. Sin embargo, más recientemente Goldstein et al. (2008) lograron el desarrollo larvario completo de *P. argus* en el laboratorio y determinaron que solo pasa por 10 estadios larvales.

Entre los primeros trabajos sobre la distribución y la abundancia de filosomas de palinúridos de la costa este de México se encuentran los de Sims e Ingle (1967) y Richards y

Potthoff (1980). En el primero se recolectaron larvas filosomas entre las penínsulas de Florida y Yucatán y se encontró que las mayores concentraciones se encontraban en el canal de Yucatán. El segundo consistió en una revisión bibliográfica y el análisis de muestras de plancton de diversos cruceros. Sus resultados indicaron una mayor concentración de larvas en las áreas cercanas a la península de Yucatán, Cuba y Florida, pero sus resultados carecían de certeza respecto a la abundancia temporal. Aunque dichos trabajos no lograron separar las filosomas por especie, brindan una idea general de las regiones con mayor abundancia potencial de filosomas de *P. argus*. Ese patrón se ve reflejado en el trabajo de Olvera Limas y Ordoñez Alcalá (1988), quienes analizaron muestras de plancton obtenidas en el Atlántico mexicano durante el periodo 1980-1983. Estas autoras encontraron que la abundancia de filosomas de *P. argus* era mayor en el Caribe y en las zonas del golfo de México aledañas al Caribe, y que la distribución de los estadios I a VIII comprendió casi toda el área de estudio, mientras que los estadios IX a XI (siguiendo la clasificación de Lewis 1951) presentaron una distribución más limitada y cercana a la península de Yucatán, lo cual relacionaron con un transporte de dichos estadios por la corriente del Lazo y con la migración natural de las filosomas tardías a zonas más oceánicas.

Una mayor abundancia de estadios larvarios tempranos en áreas cercanas a la costa también se observó en el golfo de Batabanó, Cuba (Alfonso et al. 1995), donde los estadios I a IV fueron los más abundantes en las áreas adyacentes al talud, seguidos de algunos estadios intermedios (V a VIII), mientras que los últimos estadios no fueron recolectados. A partir de estos datos y de la información de corrientes superficiales y velocidad del viento, Alfonso et al. (1995) formularon la hipótesis de que la fuerte turbulencia en áreas cercanas al talud retiene a los primeros estadios y el transporte geostrófico es el que las mueve a la zona oceánica, mientras que los altos valores de transporte superficial lejos del talud podrían favorecer el acercamiento del estadio final y el viaje de las postlarvas a la costa. También en Cuba, Alfonso-Hernández et al. (1999) observaron una situación similar durante el periodo 1988-1993, cuando la abundancia de las filosomas tempranas fue mayor en estaciones cercanas a la plataforma y disminuyó gradualmente al alejarse de la misma, donde los estadios finales presentaban mayor abundancia relativa. Dichos autores notaron además una relación entre la abundancia temporal de filosomas I y el principal período de reproducción (abril y mayo), y entre la abundancia del último estadio de filosoма y el principal período de reclutamiento de postlarvas a la costa (noviembre).

Más recientemente, a través del muestreo de larvas filosomas (de las cuales el 73.9% del total correspondió a *P. argus*) en aguas mexicanas del golfo de México y Caribe, Manzanilla-Domínguez y Gasca (2004) confirmaron que las mayores concentraciones de filosomas se registran en la zona nerítica, específicamente cerca del talud, al noroeste del banco de Campeche

en el golfo y cerca de banco Chinchorro, frente a las bahías de Espíritu Santo y Ascensión y alrededor de Isla Mujeres en el Caribe, y que los estadios más avanzados son más abundantes en el banco de Campeche, lo cual atribuyeron al efecto de retención del giro activo de dicha zona. En el Caribe mexicano, dichos autores observaron un patrón hidrológico con flujos cíclicos hacia la costa, que posiblemente actúa como sistema de retención de larvas, aunque también indican que muy probablemente existe un flujo de larvas de diferentes estadios durante todo el año, principalmente en el noroeste, que son transportadas hacia el banco de Campeche.

Aunque la información que se ha obtenido sobre la distribución de filosomas de *P. argus* ha sido consistente, aun no existen datos suficientes que permitan inferir zonas de metamorfosis para esta especie (Phillips y McWilliam 2009), en particular porque en ninguno de los trabajos arriba citados se menciona la captura de puerulos. Más aún, en dichos trabajos se utilizaron redes de plancton de dimensiones reducidas (boca de entre 50 y 100 cm de diámetro; y abertura de malla de 0.333 a 0.550 mm). Dichas redes no son adecuadas para obtener filosomas tardías y puerulos, cuya amplia dispersión en el plancton requiere de filtrar grandes volúmenes de agua para obtener muestras representativas. Además, en el caso de los puerulos su capacidad natatoria les permite evadir redes pequeñas que son arrastradas a baja velocidad (Calinski y Lyons 1983).

En cambio, en otras especies de langosta (p. ej., *Panulirus cygnus*, *P. japonicus*, *Jasus edwardsii*, *Sagmariasus verreauxi*; véase revisión en Phillips y McWilliam 2009) en las que se han diseñado muestreos orientados a determinar dónde ocurre la metamorfosis, los resultados parecen indicar que, en algunos casos, la metamorfosis se presenta en zonas frontales ricas en alimento potencial para las larvas, tales como cerca del borde continental (p. ej. *P. cygnus*) o en los márgenes de remolinos (p.ej., *J. edwardsii*), mientras que en otros casos sucede en el interior de corrientes oceánicas rápidas (p. ej., *P. japonicus* en la corriente de Kuroshio).

2.2 Reclutamiento de postlarvas de *P. argus* en Puerto Morelos y bahía de la Ascensión

Debido a la importancia pesquera que presenta *P. argus* a nivel mundial (12.9% de la captura mundial de langostas y cerca del 50% de la captura mundial de langostas espinosas durante 2008-2010) (FAO 2012a), existe una gran cantidad de trabajos que han monitoreado el reclutamiento de las postlarvas a las zonas costeras en diferentes localidades del área de distribución de la especie, en particular en la región del gran Caribe (p.ej. Little 1977; Leitón y Chaverri 1994; Cruz et al. 2007; Briones-Fourzán et al. 2008).

Para monitorear el asentamiento de postlarvas de *P. argus*, se han usado generalmente dos tipos de colectores denominados "Witham" y "GuSi". Los colectores tipo Witham consisten en un marco rectangular de tubo de PVC, con soportes transversales de los que cuelgan hojas de un material usado comúnmente como filtro en sistemas de aire acondicionado ("hog's-hair"). Los colectores operan cerca de la superficie, pero anclados al fondo con una cuerda y un lastre. El diseño presenta la máxima superficie posible para atraer a los postlarvas de langostas. El "hog's-hair" imita muy bien la estructura y consistencia de macroalgas del género *Laurencia*, hábitat natural de asentamiento de *P. argus* en fondos someros duros (Spanier et al. 2011). Los colectores GuSi son una modificación del colector Phillips, diseñado en Australia para estudios del reclutamiento de *P. cygnus*, y consisten en una cubeta cilíndrica plástica de aproximadamente 35 cm de alto y 30 cm de diámetro, que tiene distribuidas en la parte externa mechones de una fibra sintética de forma aplanada (filástica) que simula la vegetación sumergida. Dentro de la cubeta se coloca una placa circular de poliuretano (que funciona como flotador) de 2.5 cm de grosor y de un diámetro similar al de la cubeta. Se ha observado que la eficiencia del colector se incrementa si los mechones de filástica se deshilachan. Los colectores GuSi operan también cercanos a la superficie con la boca de la cubeta dirigida hacia el fondo y sujeto al mismo usando una estructura de anclaje (Gutiérrez-Carbonell et al. 1992).

Los monitoreos de asentamiento de *P. argus* en aguas mexicanas iniciaron en 1987 en bahía de la Ascensión, Quintana Roo (Briones-Fourzán y Gutiérrez-Carbonell 1991, 1992) usando colectores tipo GuSi, cuya durabilidad y menor costo de construcción los hacían una buena alternativa a los de tipo Witham (Gutiérrez-Carbonell et al. 1992). Los resultados en el periodo 1987-1990 indicaron reclutamiento de puerulos durante todo el año con picos anuales máximos en otoño y, aunque no mostraron un patrón mensual claro, identificaron una variación interanual con un mayor reclutamiento en el año 1989. Las variaciones entre diversas estaciones de muestreo al interior de la bahía de la Ascensión fueron altas, lo que permitió seleccionar los puntos más adecuados para un monitoreo a largo plazo, aunque para poder explicar la variación espacial se sugirió generar información más detallada de los patrones de circulación en la bahía (Briones-Fourzán y Gutiérrez-Carbonell 1991, 1992).

A partir de 1990, los monitoreos incluyeron la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo, en donde de manera consistente se han obtenido niveles considerablemente mayores de arribo de puerulos que en bahía de la Ascensión. Briones-Fourzán (1994) sugirió que las diferencias en las capturas de puerulos entre las dos localidades pueden deberse a un conjunto de factores bióticos y abióticos generados por un patrón hidrográfico diferencial, que a su vez es resultado de la topografía de la línea de costa en cada localidad. Salas et al. (1996), quienes

realizaron monitoreos en San Felipe y Rio Lagartos, Yucatán, llegaron a una conclusión similar ya que también observaron niveles de asentamiento inferiores a los reportados en Puerto Morelos y no lograron identificar un patrón temporal de asentamiento definido para estas localidades.

La información más reciente (Briones-Fourzán et al. 2008) confirma que el asentamiento en Puerto Morelos es, en promedio, cuatro veces mayor que en bahía de la Ascensión y, aunque la variación temporal es amplia en ambas localidades, existe un pico estacional interanual en otoño y una alta correlación entre los índices de asentamiento en ambas localidades. La variabilidad en el asentamiento de puerulos está significativamente relacionada con los cambios en el nivel del mar, presentándose los mayores picos de asentamiento durante fenómenos meteorológicos que generan oleaje fuera de lo común, como las tormentas tropicales, huracanes o algunos frentes fríos. Los resultados de simulaciones con modelos numéricos sugieren que los puerulos que se asientan en Quintana Roo proceden de larvas filosomas originadas en casi todo el Caribe, pero principalmente en Venezuela, Colombia, Panamá, y Costa Rica (Briones-Fourzán et al. 2008).

2.3 Condición nutricional de postlarvas y juveniles de langostas espinosas

En algunos casos, la relación potencial entre los niveles de reclutamiento de puerulos y las posteriores capturas comerciales puede estar enmascarada por diversos factores bióticos y abióticos. Entre los factores bióticos se encuentra la condición nutricional que tienen los puerulos al asentarse. La condición nutricional está determinada por el grado de acumulación de reservas que permiten a un animal llevar a cabo sus funciones fisiológicas normales y crecer (Moore et al. 2000). Algunos análisis de condición nutricional en etapas tempranas de palinúridos se han basado en el análisis de su composición bioquímica, como la cantidad de grupos grasos en el hemocele, las proteínas totales, los lípidos totales y la cantidad de glucógeno (Takahashi et al. 1994; Jeffs et al. 1999). Sin embargo, estos métodos requieren de equipo de laboratorio sofisticado, presentan costos elevados y pueden ser imprácticos cuando se requiere monitorear poblaciones naturales durante un periodo de tiempo largo. En estas circunstancias, un enfoque alternativo para analizar la condición nutricional de los individuos es el uso de índices morfométricos, tales como el índice hepatosomático o peso relativo de la glándula digestiva (peso del hepatopáncreas/peso total), o la razón peso total/longitud del cefalotórax (P/LC) (Robertson et al. 2000; Oliver y MacDiarmid 2001; Briones-Fourzán et al. 2003, 2009; Castañeda-Fernández de Lara et al. 2005; Behringer y Butler 2006). En particular, la razón P/LC (también llamada “factor de condición”) es un buen índice de la condición nutricional de los organismos, ya que incluso

pequeñas diferencias en este índice se ven reflejadas en el crecimiento (Robertson et al. 2000) y, a diferencia del índice hepatosomático, no es necesario sacrificar a los organismos.

Por medio del índice P/LC se ha logrado distinguir variaciones del estado nutricional a lo largo del tiempo o entre localidades en puerulos recién asentados y juveniles tempranos de *Jasus lalandii* en Namibia, donde se identificó que puede haber puerulos en muy buena condición que superan las tallas de juveniles con mala condición nutricional (Grobler y Ndjaula 2001). En Nueva Zelanda, se detectó que las variaciones en el estado nutricional de *J. edwardsii* están fuertemente relacionadas con la distancia a la costa donde se llevó a cabo la metamorfosis, ya que a mayor distancia el desgaste energético del puerulo es mayor (Jefferies et al. 2001). Oliver y MacDiarmid (2001) confirmaron que la razón P/LC también es un buen indicador de la condición nutricional en juveniles grandes de *Jasus edwardsii*. En *P. argus*, la razón P/LC ha sido utilizada como índice nutricional de juveniles grandes y subadultos en diversos estudios experimentales y de campo (Robertson et al. 2000; Behringer y Butler 2006; Briones-Fourzán et al. 2009), pero a la fecha no se ha utilizado en puerulos.

Estudios realizados con *J. edwardsii* sugieren que el reclutamiento de langostas a las poblaciones bénticas está regulado en parte por el estado de desgaste en el que llegan los puerulos a la costa, que a su vez depende en gran parte de la distancia a la que ocurrió la metamorfosis (Jefferies et al. 2001, Wilkin y Jefferies 2011). Por otro lado, los puerulos pasan por profundos cambios estructurales internos cuando se preparan para mudar a la fase juvenil, y estos cambios también consumen reservas energéticas (Nishida et al. 1995). Existen trabajos sobre la variación temporal de las dimensiones corporales en puerulos y juveniles de *Panulirus argus* en Florida (Yeung et al. 2001) y en el golfo de Batabanó, Cuba (Cruz et al. 2007), con resultados que señalan una amplia variación en la morfometría de los reclutas.

A la fecha, no se han realizado estudios que relacionen las variaciones morfométricas con la condición nutricional en los reclutas de *P. argus*, pero de encontrarse una, podría tener importantes implicaciones en el manejo del recurso, ya que podrían buscarse correlaciones de la condición de los reclutas (usando el factor de condición) con las posteriores capturas de la pesca comercial.

III. JUSTIFICACIÓN

Panulirus argus representa un recurso valioso en las pesquerías mundiales, y en México es la segunda especie de langosta más explotada. Por tanto, existe mucha información respecto a su pesquería, biología y ecología, especialmente en las fases bénticas (juveniles, subadultos y adultos). Sin embargo, aún se desconocen muchos aspectos de las fases pelágicas (filosomas y

puerulos) debido principalmente a la dificultad que implica estudiarlas en el medio natural. En el presente trabajo se (a) determinaron zonas potenciales de metamorfosis en las aguas oceánicas del Caribe mexicano frente a las costas de Quintana Roo, (b) obtuvieron diversas relaciones morfométricas de puerulos y primer estadio juvenil para determinar los cambios morfológicos más importantes durante la muda que marca la transición entre ambas fases ontogenéticas y (c) determinaron las variaciones temporales en algunas dimensiones y particularmente en el estado nutricional de puerulos y primer estadio juvenil por medio de índices morfométricos, ya que en otras especies la condición en la que llegan a la costa los puerulos está relacionada con la sobrevivencia de los estados juveniles tempranos y, por tanto, con el reclutamiento de organismos a las poblaciones naturales y la pesquería (véase Jeffs 2010).

IV. HIPÓTESIS

- Debido al incremento drástico en la pendiente que representa el reborde continental, las corrientes que interactúan con la topografía submarina del sitio pueden generar zonas de afluencia de nutrientes que benefician el crecimiento del plancton. Si dichas condiciones propician un ambiente adecuado para la alimentación y metamorfosis de las larvas filosoma de *Panulirus argus*, se espera encontrar una co-ocurrencia del estadio de filosoma X y puerulo de la especie en estaciones de muestreo cercanas al borde continental.
- Si la muda al primer estadio juvenil en el puerulo de *P. argus* involucra una serie de cambios fisiológicos y anatómicos relacionados con el paso de la vida nectónica a béntica y con la reanudación de la alimentación, entonces los cambios también se verán manifestados como diferencias morfométricas entre estas dos fases.
- Si tanto la distancia que recorren los puerulos para llegar a la costa desde donde llevaron a cabo la metamorfosis como las condiciones ambientales locales en donde se asientan influyen en el tamaño y peso de los reclutas de *Panulirus argus*, se espera que los puerulos y juveniles I de Puerto Morelos y los de bahía de la Ascensión muestren diferencias morfométricas entre localidades.
- Debido a que algunos parámetros oceanográficos como la temperatura presentan cambios estacionales en Puerto Morelos, y dichas variaciones en los parámetros pueden afectar indirectamente el desgaste energético que implica la actividad natatoria de los puerulos durante su viaje a la costa, así como las relaciones ecológicas durante la reanudación de la alimentación del juvenil I, se espera que la condición nutricional de los

nuevos reclutas calculada mediante el factor de condición (peso/ longitud de cefalotórax) presente también cambios estacionales.

V. OBJETIVOS

5.1 General

Generar conocimiento nuevo sobre la biología de las fases ontogenéticas tempranas de *Panulirus argus*, determinando zonas oceánicas de metamorfosis potenciales en el Caribe mexicano y analizando la variación temporal y espacial del factor de condición (índice nutricional morfométrico) de puerulos asentados y juveniles tempranos.

5.2 Particulares

- Identificar zonas potenciales donde se lleva a cabo la metamorfosis a partir de la distribución de larvas en último estadio (filosoma X) y puerulos nectónicos de *Panulirus argus* en la zona oceánica frente a Quintana Roo en dos épocas del año.
- Determinar la variación estacional en la longitud cefalotorácica (LC) y peso corporal (P), así como en el factor de condición (P/LC) en puerulos bénticos y el primer estadio juvenil de *P. argus* a lo largo de tres años (otoño 2010–verano 2013).
- Obtener diversas relaciones morfométricas de puerulos y primer estadio juvenil para determinar los cambios morfológicos más importantes durante la muda que marca la transición entre ambas fases ontogenéticas.
- Determinar la variabilidad espacial (entre dos localidades de muestreo, Puerto Morelos y bahía de la Ascensión, Quintana Roo) en diferentes dimensiones corporales de puerulos bénticos y el primer estadio juvenil de *P. argus*.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio para el muestreo de filosomas y puerulos nectónicos comprende la zona oceánica frente a las costas de Quintana Roo (Figura 2), entre el canal de Yucatán al norte y la bahía del Espíritu Santo al sur.

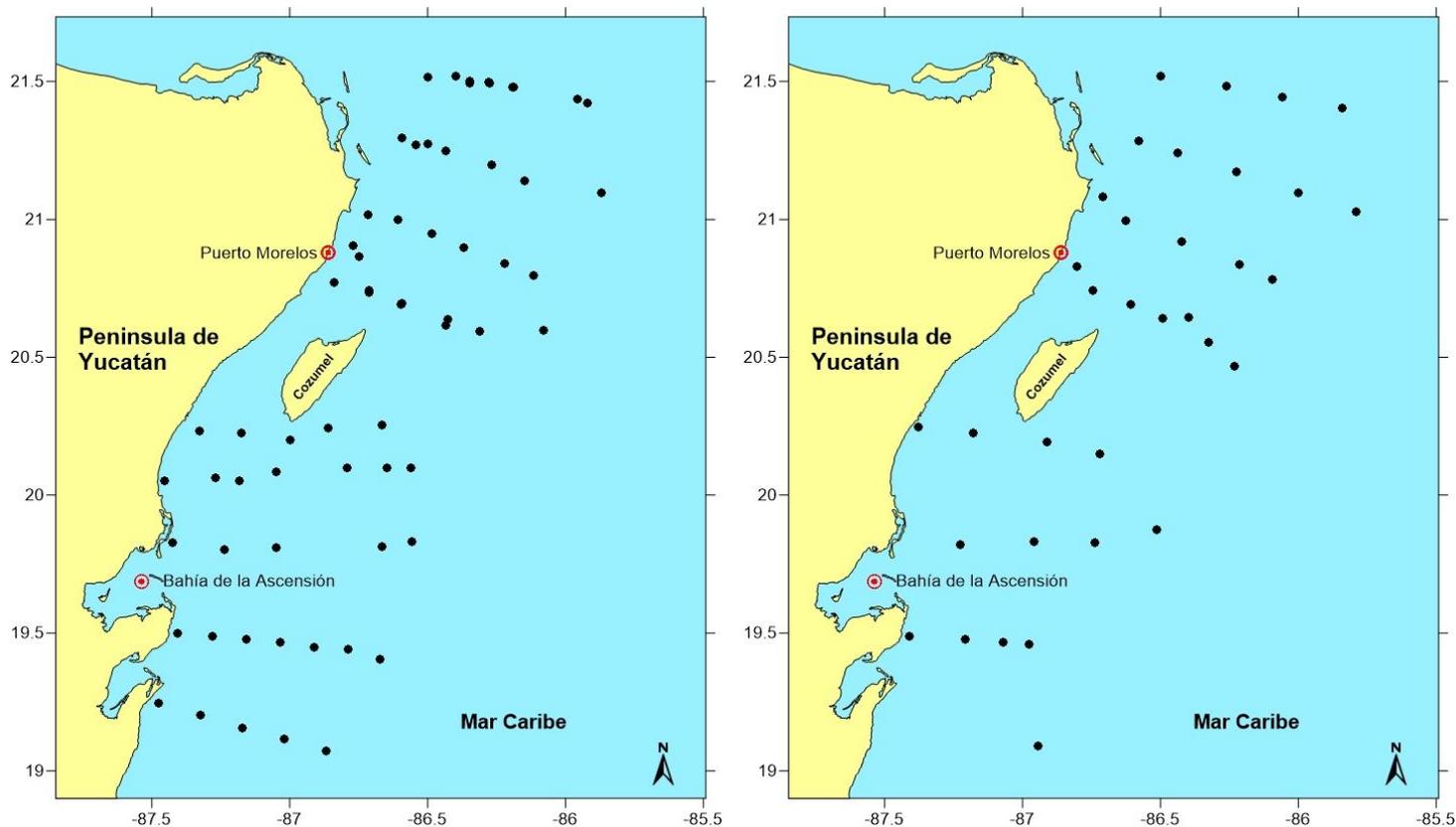


Figura 2. Estaciones de muestreo (●) de larvas filosomas X y postlarvas (puerulos pelágicos) de *Panulirus argus* durante los cruceros A) Metamorfosis I (noviembre de 2012) y B) Metamorfosis II (abril de 2013). Se incluyen las localidades costeras de recolección de puerulos y juveniles I (⊙) para la determinación de su condición nutricional.

En el noroeste del mar Caribe, la corriente de Caimán fluye de este a oeste y vira hacia el norte al llegar a la costa de Quintana Roo, aproximadamente a los 19°N, dando lugar a la corriente de Yucatán. La corriente de Caimán, cuyas velocidades medias son de 0.30-0.61 ms⁻¹, se debilita cuando se acerca la costa de Quintana Roo, pero se intensifica de nuevo cuando se forma la corriente de Yucatán (Centurioni y Niiler 2003). La corriente de Yucatán lleva a cabo la mayor parte del transporte del mar Caribe al golfo de México (25 Sv en promedio en el estrecho de Yucatán; Tang et al. 2006) y es una de las corrientes de frontera oeste más rápidas y dinámicas del mundo, con una velocidad media de 1.5 m s⁻¹ y magnitudes de hasta 3 m s⁻¹ antes de su paso por el estrecho de Yucatán. Esta variabilidad en la corriente parece estar fuertemente influenciada por el paso de remolinos a través de la región (Richardson 2005; Cetina et al. 2006). Por lo tanto, las corrientes a lo largo de la costa de Quintana Roo tienen una dirección predominante hacia el noreste (paralela a la costa), son coherentes en por lo menos los primeros 130 m de la columna

de agua, y su velocidad tiende a incrementarse a medida que avanzan hacia el norte (Cetina et al. 2006).

El área de estudio para la recolección de puerulos asentados y primeros estadios juveniles abarca las localidades de Puerto Morelos y bahía de la Ascensión, Quintana Roo. Puerto Morelos (Figura 2) se encuentra ubicado en la parte noreste de la península de Yucatán. El arrecife frente a Puerto Morelos es de tipo bordeante extendido. Entre el arrecife y la costa se extiende una laguna arrecifal relativamente angosta (<2 km de ancho) y somera (<5 m de profundidad) con fondo de arena calcárea estabilizada por praderas de pastos marinos. La temperatura superficial media del agua en la laguna arrecifal varía entre 25.1°C en invierno y 29.9°C en verano (Rodríguez-Martínez et al. 2010). Entre noviembre y abril, la llegada de frentes fríos o “nortes” ocasiona disminuciones en la temperatura del aire y del agua de mar. La precipitación media es de 1060.6 mm al año, sin épocas de secas o lluvias bien definida. Durante periodos de lluvias torrenciales, es común el desbordamiento de los humedales que llevan agua salobre a la laguna. La piedra caliza cárstica de la península de Yucatán favorece el rápido filtrado del agua de lluvia hacia el acuífero, lo cual resulta en la ausencia de drenaje superficial o ríos y el agua pasa a través de una red de cuevas subterráneas y canales para finalmente emerger en las áreas costeras a través de manantiales submarinos y fisuras. Así, la laguna arrecifal se rige principalmente por las condiciones marinas y la salinidad varía poco a lo largo del año (entre 35.8 y 36.2 ‰). La temporada de huracanes se extiende de junio a noviembre, alcanzando un máximo entre agosto y octubre. La media de amplitud de la marea es muy pequeña (~17 cm), con un máximo de variabilidad en el nivel del mar de 32 cm (Coronado et al. 2007; Rodríguez-Martínez et al. 2010).

La bahía de la Ascensión (Figura 2) se encuentra en la costa central de Quintana Roo. Es una bahía somera (<7 m de profundidad) de aproximadamente 102,670 ha de superficie, bordeada por vegetación de pantano y manglares. Frente a la boca de la bahía y paralela a la costa se encuentra una serie discontinua de parches arrecifales, que son de tipo cresta en la parte más somera y de pared en la parte profunda (Jordán-Dahlgren et al. 1994). Una red de canales conecta a la bahía con una laguna interna. Los sustratos son diversos, y van desde sedimentos suaves y finos sin consolidar en la parte interna de la bahía, hasta limolitas duras y bancos de coral en la parte más externa. La salinidad cambia gradualmente en la bahía, siendo menor en la parte interna y aumentando hacia la conexión con el mar (Medina-Gómez et al. 2014). La vegetación dentro de la bahía también cambia espacialmente; la especie dominante en distribución y abundancia es el pasto marino *Thalassia testudinum*, que forma praderas en combinación con otras especies de pasto: con *Halodule wrightii* en la parte interna de la boca,

centro y suroeste de la bahía, con *Syringodium filiforme* en la zona externa de la boca, y con *Ruppia maritima* en los sitios de descarga de agua dulce. Las macroalgas son también parte importante de la vegetación en la bahía y son más diversas al exterior que al interior. Varias especies están asociadas a las praderas de *T. testudinum*, siendo *Penicillus capitatus*, *Bathophora oerstedii*, *Halimeda incrassata* y *Laurencia intricata* las especies más representativas por su abundancia (Briones-Fourzán y Gutiérrez-Carbonell 1991; Arellano-Méndez et al. 2011).

VII. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1 Zonas potenciales de metamorfosis

Para determinar la distribución de filosomas X y puerulos nectónicos de *P. argus* se llevaron a cabo muestreos en una red de estaciones a lo largo de varios transectos perpendiculares a la costa en la zona oceánica frente a Quintana Roo durante dos campañas oceanográficas en el B/O *Justo Sierra*, en noviembre de 2012 (Metamorfosis I) y abril de 2013 (Metamorfosis II). Durante la primera campaña se muestreó un total de 63 estaciones distribuidas en 9 transectos (Figura 2A) y durante la segunda campaña se muestreó un total de 34 estaciones distribuidas en 7 transectos (Figura 2B). La longitud de los transectos incluyó, en principio, la distancia entre la isóbata de 50 m (el extremo más cercano a la costa) y la isóbata de 2000 m (el extremo más alejado de la costa). En cada transecto se realizó un mínimo de cuatro y un máximo de siete estaciones de muestreo siguiendo un gradiente de distancias a la costa.

En cada estación se utilizaron dos muestreadores: una red de arrastre de media agua de 9 m² de abertura de boca, 12 m de longitud, y malla de 10 mm en el cuerpo de la red y 1 mm en el copo, que se arrastró por popa y trabajó entre los 5 y 20 m de profundidad ; y una red de neuston (superficial) de 1.5 m² de abertura de boca, 3 m de longitud, y malla de 3 mm en el cuerpo de la red y 1 mm en el copo, que se arrastró por estribor y trabajó en el primer metro de la columna de agua. Se realizaron arrastres horizontales a una velocidad media (\pm desviación estándar) de 2.53 ± 0.81 nudos con una duración media de 35 ± 3.5 minutos en contra de la corriente, exclusivamente en horario nocturno, comenzando 1 h después del ocaso y terminando 1 h antes del amanecer.

La identificación de las filosomas y los puerulos de *P. argus*, así como la separación por estadios de las filosomas se realizó siguiendo los criterios propuestos por Goldstein et al. (2008). Una vez terminada la identificación, se generaron mapas de distribución de filosomas X y puerulos. Las zonas donde se obtuvieron simultáneamente filosomas X y puerulos se consideraron zonas potenciales de metamorfosis (Phillips y McWilliam 2009). Los mapas de distribución de estos organismos se sobrepusieron a mapas de batimetría para determinar su

ubicación en relación con el borde continental. Los mapas se generaron usando el programa Surfer® 11.

7.2 Dimensiones corporales e índices morfométricos de postlarvas y juveniles

Para la obtención de muestras mensuales de puerulos bénticos pigmentados (Pu) y juveniles I (JuvI) se utilizaron colectores tipo GuSi. Seis de estos colectores permanecen anclados de forma permanente cerca del arrecife coralino en la laguna arrecifal de Puerto Morelos y seis más en la bahía de la Ascensión. Los colectores se revisaron una vez al mes, el día posterior al cuarto creciente. Los puerulos que se asientan en los colectores permanecen en ellos durante varios días, por lo que en cada revisión se pueden obtener Pu y JuvI.

Para los análisis morfométricos se usó una base de datos en la cual se ha recopilado información mensual continua desde noviembre de 2010 y a la que se dio seguimiento durante este trabajo de tesis. Desde su creación hasta julio de 2012 en la base de datos únicamente se consideraban las variables longitud del cefalotórax (LC, medida dorsalmente desde la placa antenular hasta el extremo posterior del cefalotórax) y peso total corporal (P, registrado con una balanza digital (± 0.001 g), pero a partir de agosto de 2012 se incluyeron también las variables altura del cefalotórax (ALC, medida dorsoventralmente desde el punto intermedio entre las bases del primer par de pereiópodos hasta el punto más alto del cefalotórax), ancho del cefalotórax (AC, medido en la parte más ancha del cefalotórax) y longitud total (LT, medida desde la región media entre las anténulas hasta el margen del telson). Todas las dimensiones lineales se midieron con un vernier digital (± 0.01 mm).

Se analizó la relación que tienen las variables ALC, AC, LT y P con la LC por medio de regresiones lineales. Los parámetros de los modelos de regresión lineal se obtuvieron por fases y localidad considerando siempre como variable independiente la longitud del cefalotórax (Grobler y Ndjaula 2001). Se analizó el efecto de los factores Localidad (con dos niveles: bahía de la Ascensión y Puerto Morelos) y Fase (con dos niveles: Pu y JuvI) en las dimensiones de los organismos mediante análisis de varianza bifactoriales (ANOVAs).

Con los datos de LC y P se obtuvo la razón P/LC, que representa el factor de condición (FC). Se aplicó un ANOVA factorial para cada una de las variables LC, P y FC, considerando a los factores estación del año (con tantos niveles como estaciones consecutivas se muestrearon) y fase (con 2 niveles: Pu y JuvI). En todos los casos, los resultados se consideraron significativos si $p < 0.05$.

VIII. RESULTADOS

8.1 Distribución de filosomas X y puerulos nectónicos.

Durante la campaña Metamorfosis II (abril de 2013) el número de estaciones muestreadas fue menor a la campaña Metamorfosis I (noviembre de 2012). La campaña de abril fue más corta debido a condiciones climáticas adversas que impidieron realizar arrastres durante dos noches, y a que en abril las noches son más cortas que en noviembre, lo que redujo el número efectivo de estaciones por noche. Aunque el número de estaciones muestreadas durante la campaña Metamorfosis II fue menor, estas se distribuyeron adecuadamente para incluir un área similar a la muestreada durante la campaña Metamorfosis I (véase Figura 2).

En el crucero Metamorfosis I se obtuvo un mayor número de filosomas X en relación al crucero Metamorfosis II, sin embargo durante este último crucero el número de puerulos fue considerablemente mayor que durante el primero (Tabla 1). Además, en ambas campañas la red superficial capturó la mayor proporción de puerulos, mientras que la red de media agua capturó la mayor proporción de filosomas X (Tabla 1).

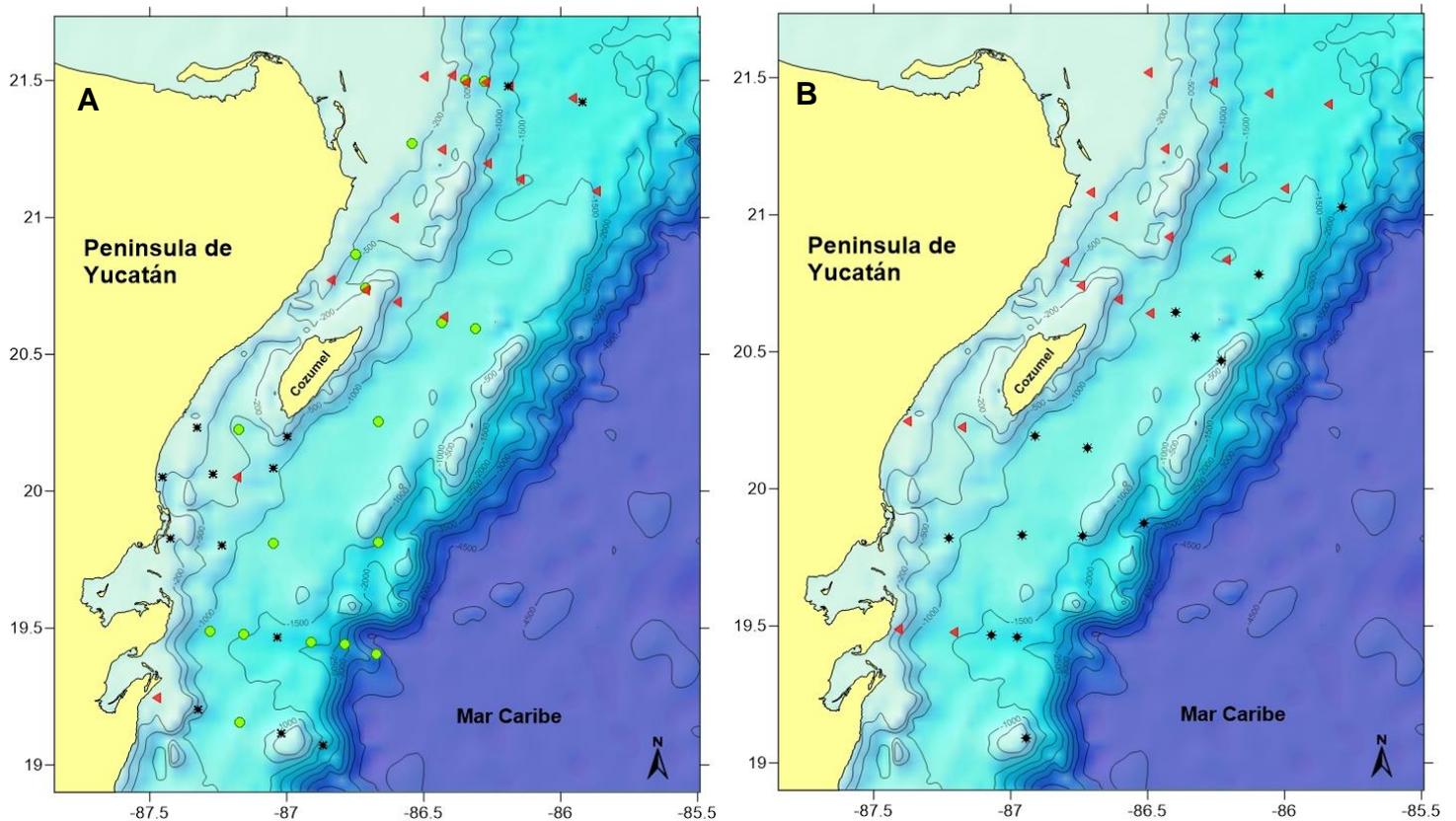


Figura 3. Área de estudio en donde se señalan las estaciones donde se capturaron filosomas en estadio X (●), puerulos (◄) y simultáneamente filosomas X y puerulos (*), durante las campañas A) Metamorfosis I (noviembre de 2012) y B) Metamorfosis II (abril de 2013).

Durante la campaña Metamorfosis I, la presencia simultánea de filosomas X y puerulos fue común en la zona sur del área de estudio, en estaciones relativamente cercanas a la costa (entre 2.5 y 67.9 km, con un promedio de 28.3 km), donde la columna de agua tenía una profundidad entre 200 y 3000 m (Figura 3). Durante dicha campaña la captura de puerulos fue relativamente escasa (Tabla 1), de manera que en aquellas estaciones que presentaron tanto filosomas como puerulos, las filosomas X se hallaron en mayor número que los puerulos. En la parte norte del área de estudio solo dos estaciones presentaron simultáneamente filosomas X y puerulos. Estas dos estaciones, de las más lejanas a la costa, se ubicaron en el estrecho de Yucatán, a una distancia a la costa de 63.7 y 91.1 km y en ellas la columna de agua tenía una profundidad de 200 m y 1500 m. Muchas de las estaciones que presentaron filosomas X pero no puerulos se ubicaron en la zona sur del área de estudio, mientras que la mayoría de las estaciones que presentaron puerulos pero no filosomas X se ubicaron en la zona norte.

Tabla 1. Número de filosomas X y puerulos pelágicos de *Panulirus argus* capturados durante las campañas oceanográficas Metamorfosis I y II con dos tipos de muestreador (red de media agua y red superficial).

Estadio	Metamorfosis I			Metamorfosis II		
	Red superficial	Red de media agua	Total	Red superficial	Red de media agua	Total
Filosomas X	0	90	90	4	57	61
Puerulos	94	33	128	945	37	982

Durante la campaña Metamorfosis II, se obtuvo un mayor número de puerulos que de filosomas X, y si bien las estaciones donde se capturaron al mismo tiempo filosomas X y puerulos se encuentran distribuidas a lo largo del área de estudio, su prevalencia fue mayor al sur de la isla de Cozumel (Figura 3). En estas estaciones, la distancia a la costa varió entre 22.4 y 99.4 km, con un promedio de 63 km, y la profundidad de la columna de agua varió entre 800 y 1000 m. Durante esta campaña, en todas las estaciones en las que se obtuvieron filosomas X también se capturaron simultáneamente puerulos, mientras que en algunas estaciones, particularmente en la zona norte del área de estudio, únicamente se recolectaron puerulos y ninguna filosoma X.

8.2 Análisis morfométricos de postlarvas y juveniles I.

Aunque originalmente se había planteado analizar por separado los datos de puerulos bénticos transparentes (recién asentados) y puerulos pigmentados, los tamaños de muestra de los puerulos transparentes resultaron insuficientes en varias de las estaciones del año muestreadas. Sin embargo, al comparar las diferentes dimensiones corporales entre puerulos transparentes y

pigmentados para ambas localidades, no se encontraron diferencias más que en la altura de cefalotórax, que fue mayor en los organismos de Puerto Morelos (Tablas 2 y 3). Por tanto, se tomó la decisión de juntar los datos de puerulos transparentes y pigmentados, de manera que el factor fase (ontogenética) solo incluyó dos niveles: Puerulo (Pu) y Juvenil I (JuvI).

Tabla 2. Resultados de los análisis de varianza aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, P: peso total en mg, LT: longitud total en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm) medidas a puerulos pigmentados y puerulos transparentes de *Panulirus argus* en Bahía de la Ascensión.

Variable de respuesta	Efecto	GL	CM	F	p
LC (mm)	Fase	1	0.003	0.029	0.863
	Residual	100	0.101		
P (mg)	Fase	1	192.44	1.076	0.302
	Residual	100	178.84		
LT (mm)	Fase	1	0.043	0.045	0.83
	Residual	99	0.951		
AC (mm)	Fase	1	0.007	0.138	0.71
	Residual	100	0.052		
ALC (mm)	Fase	1	0.008	0.129	0.72
	Residual	100	0.068		

Tabla 3. Resultados de los análisis de varianza aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, P: peso total en mg, LT: longitud total en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm) medidas a puerulos pigmentados y puerulos transparentes de *Panulirus argus* en Puerto Morelos.

Variable de respuesta	Efecto	GL	CM	F	p
LC (mm)	Fase	1	0.031	0.224	0.636
	Residual	276	0.141		
P (mg)	Fase	1	16.982	0.065	0.798
	Residual	276	259.983		
LT (mm)	Fase	1	1.322	1.140	0.286
	Residual	268	1.160		
AC (mm)	Fase	1	0.385	6.636	0.010
	Residual	276	0.058		
ALC (mm)	Fase	1	0.096	1.388	0.239
	Residual	276	0.069		

Durante el periodo de muestreo, que comprendió de agosto de 2012 a septiembre de 2013, se midieron un total de 102 puerulos y 72 juveniles I en bahía de la Ascensión, y 278 puerulos y 154 juveniles I en Puerto Morelos. Los estadísticos descriptivos de las dimensiones

medidas se muestran en las tablas 4 y 5. Los resultados de los análisis de varianza bifactoriales (Tabla 6) indican que no hubo un efecto significativo del factor Localidad en ninguna de las dimensiones corporales con excepción del peso, que fue marginalmente superior en bahía de la Ascensión ($p = 0.048$). El factor Fase afectó significativamente todas las dimensiones corporales (excepto en la longitud del cefalotórax), siendo mayores en juveniles I que en puerulos (véase Tablas 4 y 5). Sin embargo, hubo una interacción entre los factores principales en el caso de la longitud total (marginal, $p = 0.045$) y de la altura del cefalotórax ($p = 0.010$) (Tabla 6).

Tabla 4. Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm, LT: longitud total en mm, P: peso total en mg) de puerulos y juveniles I de *Panulirus argus* en Bahía de la Ascensión (DE: desviación estándar).

Variable	Puerulos					Juveniles I				
	Media	DE	Mínimo	Máximo	n	Media	DE	Mínimo	Máximo	n
LC (mm)	6.13	0.32	5.30	6.66	102	6.15	0.41	5.36	6.88	72
AC (mm)	3.65	0.23	3.01	4.12	102	4.10	0.27	3.50	4.64	72
ALC (mm)	2.31	0.26	1.71	2.99	102	3.75	0.29	3.10	4.33	72
LT (mm)	18.16	0.97	15.93	20.19	101	18.49	1.13	16.12	21.50	72
P (mg)	97.33	13.38	62.00	130.00	102	145.32	26.69	89.00	205.00	72

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax en mm, AC: ancho de cefalotórax en mm y ALC: alto de cefalotórax en mm, LT: longitud total en mm, P: peso total en mg) de puerulos y juveniles I de *Panulirus argus* en Puerto Morelos (DE: desviación estándar).

Variable	Puerulos					Juveniles I				
	Media	DE	Mínimo	Máximo	n	Media	DE	Mínimo	Máximo	n
LC (mm)	6.08	0.37	5.01	6.90	278	6.08	0.37	5.31	6.85	154
AC (mm)	3.65	0.24	2.92	4.23	278	4.08	0.27	3.39	4.76	154
ALC (mm)	2.34	0.26	1.63	3.00	278	3.65	0.31	2.85	4.43	154
LT (mm)	17.83	1.08	14.79	20.75	270	18.57	1.13	15.35	21.93	152
P (mg)	94.25	16.10	49.00	132.00	278	140.94	26.17	82.00	219.00	154

Con base en los resultados de los ANOVAs bifactoriales, se juntaron los datos de Puerto Morelos y bahía de la Ascensión para examinar las relaciones morfométricas entre diferentes dimensiones corporales de los puerulos y juveniles I (Figuras 4 a 7). En el caso de la relación P vs. LC (Figura 4) se esperaba una relación de tipo potencial, pero los modelos lineales que se ajustaron presentaron valores del coeficiente de determinación altos (Pu: $R^2 = 0.70$; Juv1: $R^2 = 0.80$). En general los valores del coeficiente de determinación se mantuvieron por encima de 0.5 en todas las regresiones excepto en la LC vs ALC de puerulos el cual presento un R^2 de 0.32.

Todos los modelos, número de datos, coeficientes de correlación y valor de probabilidad se presentan en la tabla 7.

Tabla 6. Resultados de los análisis de varianza bifactoriales aplicados por separado a las variables morfométricas (LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, LT: longitud total, AC: ancho de cefalotórax y ALC: alto de cefalotórax) medidas a individuos en dos fases (puerulos y juveniles I) de *Panulirus argus* en dos localidades de Quintana Roo (Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos).

Variable de respuesta	Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	p
LC (mm)	Fase	0.012	1	0.012	0.091	0.763
	Localidad	0.406	1	0.406	2.990	0.084
	Fase × Localidad	0.007	1	0.007	0.0500	0.823
	Residual	81.938	603	0.136		
P (mg)	Fase	266818.758	1	266818.758	655.632	<0.001
	Localidad	1593.474	1	1593.474	3.916	0.048
	Fase × Localidad	61.724	1	61.724	0.152	0.697
	Residual	245399.494	603	406.964		
LT (mm)	Fase	35.059	1	35.059	29.939	<0.001
	Localidad	1.494	1	1.494	1.276	0.259
	Fase × Localidad	4.728	1	4.728	4.037	0.045
	Residual	693.225	592	1.171		
AC (mm)	Fase	22.472	1	22.472	355.509	<0.001
	Localidad	0.004	1	0.004	0.063	0.803
	Fase × Localidad	0.024	1	0.024	0.382	0.537
	Residual	38.116	603	0.063		
ALC (mm)	Fase	225.099	1	225.099	2868.121	<0.001
	Localidad	0.077	1	0.077	0.987	0.321
	Fase × Localidad	0.529	1	0.529	6.735	0.010
	Residual	47.325	603	0.078		

La relación morfométrica que más claramente se diferenció entre puerulos y juveniles es la relación altura del cefalotórax vs longitud de cefalotórax (Figura 6). Esta relación presentó además valores de coeficientes de determinación muy contrastantes entre ambas fases, ya que el modelo lineal parece explicar más de la mitad de la varianza en el caso de los juveniles I, mientras que en el caso de los puerulos la dispersión de los puntos es mayor y la regresión solo explica alrededor de la tercera parte de la varianza de los datos (Figura 6).

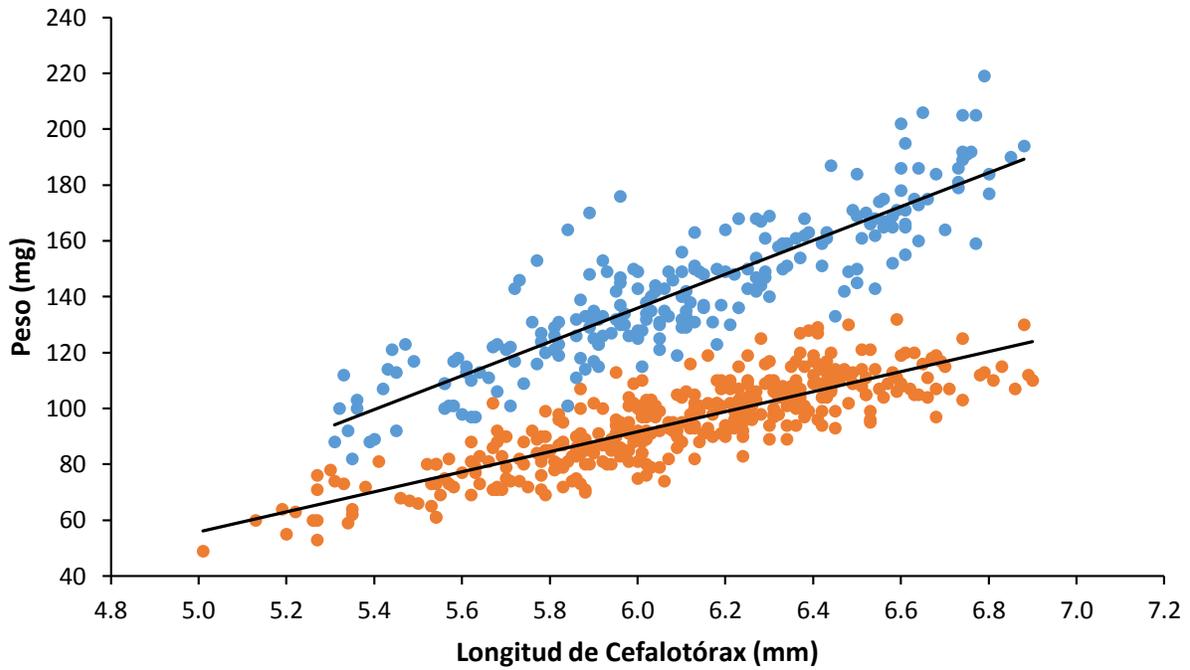


Figura 4. Relación peso contra longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de *Panulirus argus* capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.

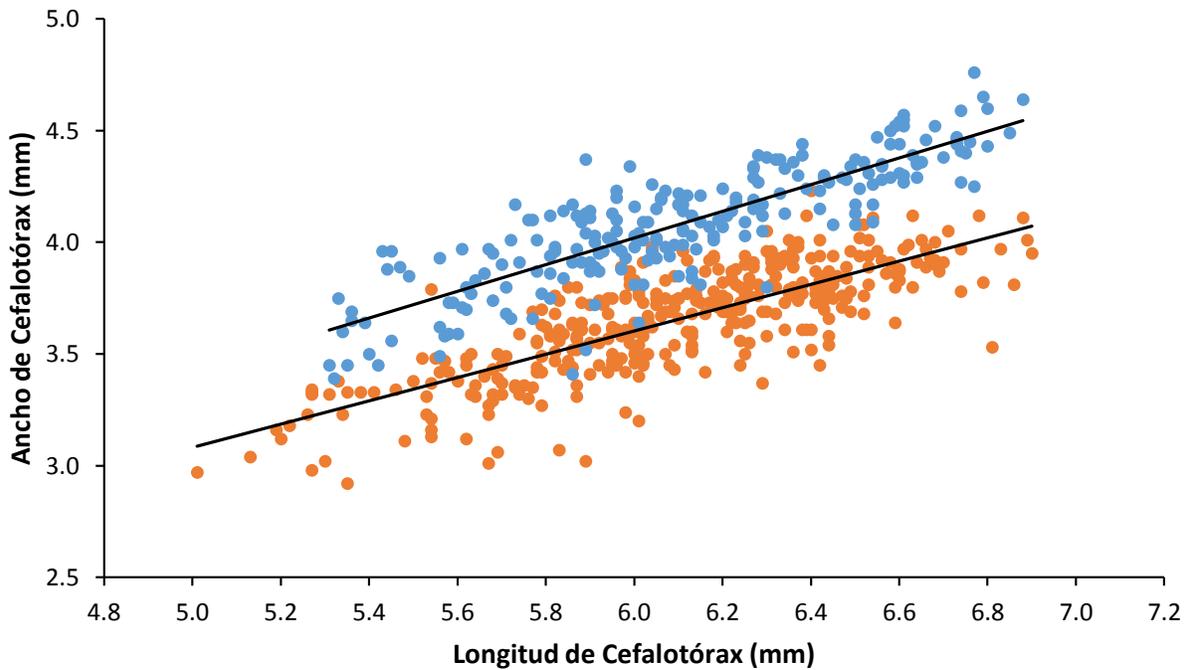


Figura 5. Relación ancho de cefalotórax contra longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de *Panulirus argus* capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.

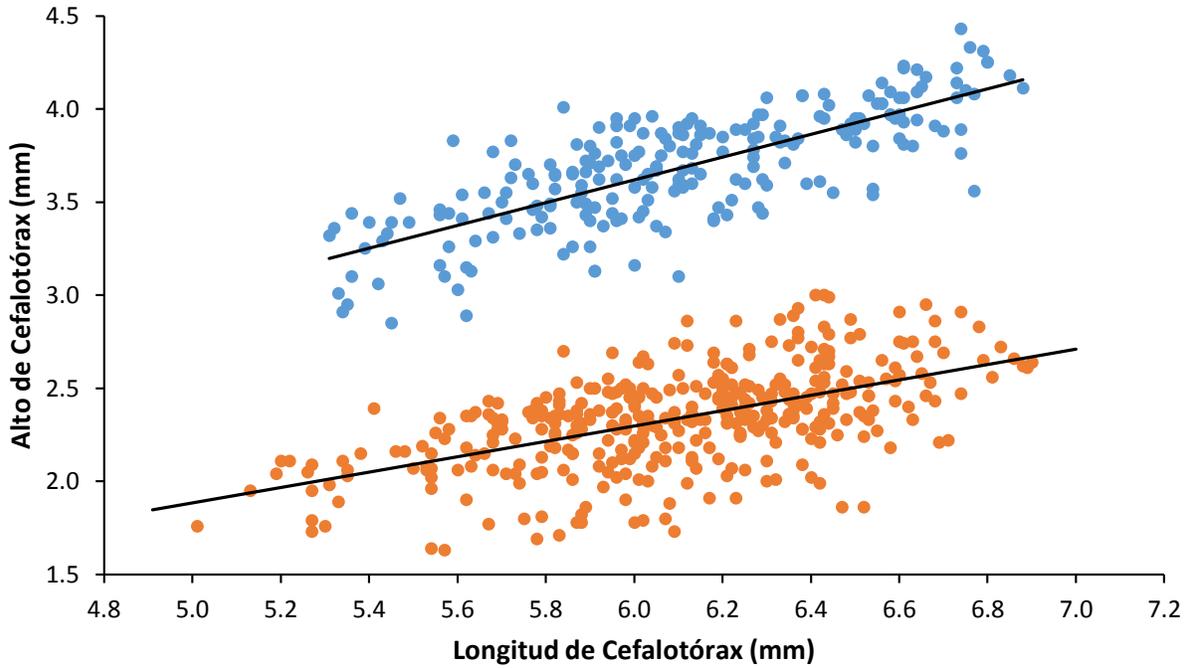


Figura 6. Relación alto de cefalotórax contra longitud de cefalotórax, en puerulos (—●—) y juveniles I (—●—) de *Panulirus argus* capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.

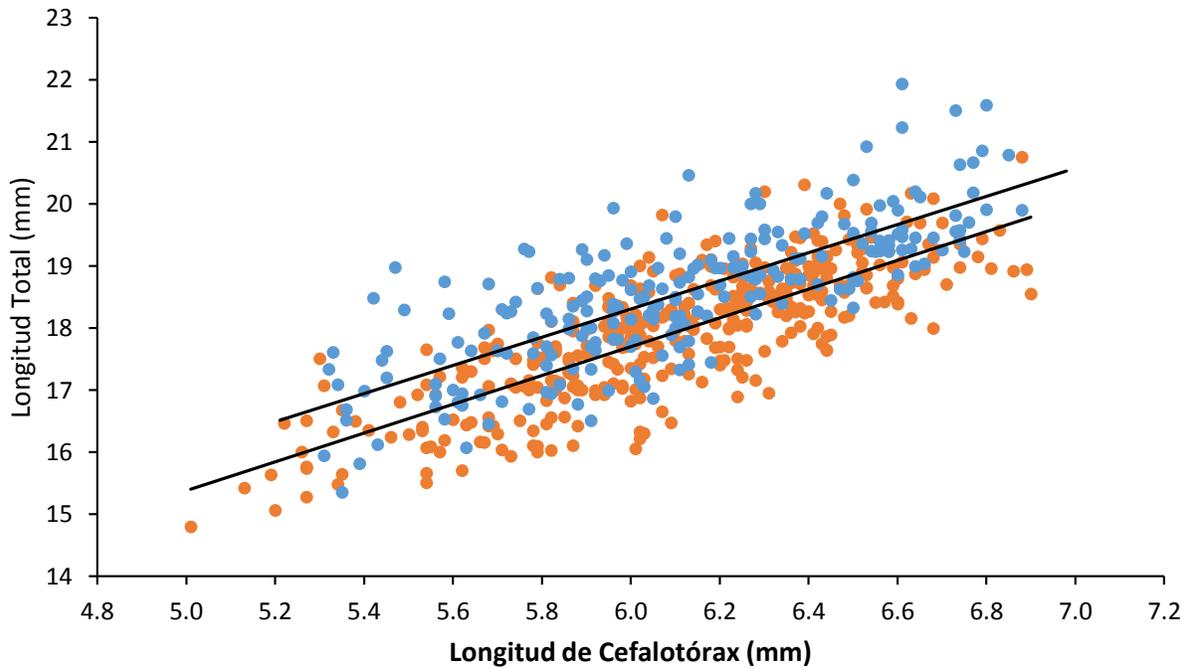


Figura 7. Relación longitud total contra longitud de cefalotórax en puerulos (—●—) y juveniles I (—●—) de *Panulirus argus* capturados en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Las líneas indican las rectas de regresión por mínimos cuadrados.

8.3 Variación estacional del factor de condición de postlarvas y juveniles 1.

Los análisis estacionales del factor de condición se realizaron con datos obtenidos en Puerto Morelos de noviembre de 2010 a septiembre de 2013, lo que representa un total de 12 estaciones del año consecutivas. En ese periodo se obtuvieron en total 329 puerulos y 252 juveniles I en los colectores de Puerto Morelos. Para cada estación del año muestreada, el tamaño de la muestra y los valores medios de las variables LC, P y el factor de condición ($FC = P/LC$) se muestran en las tablas 8 y 9.

Tabla 7. Modelos lineales de relaciones morfométricas en puerulos y juveniles I de *Panulirus argus*.

Fase	Relación	Modelo	n	R ²	p
Puerulo	LC vs P	$P = 35.84*LC - 123.41$	380	0.70	<0.001
	LC vs AC	$AC = 0.52*LC + 0.47$	380	0.62	<0.001
	LC vs ALC	$ALC = 0.41*LC - 0.18$	380	0.32	<0.001
	LC vs LT	$LT = 2.32*LC + 3.79$	371	0.63	<0.001
Juvenil I	LC vs P	$P = 60.53*LC - 227.22$	226	0.80	<0.001
	LC vs AC	$AC = 0.60*LC + 0.44$	226	0.72	<0.001
	LC vs ALC	$ALC = 0.61*LC - 0.04$	226	0.59	<0.001
	LC vs LT	$LT = 2.27*LC + 4.68$	224	0.60	<0.001

Tabla 8. Medias, desviación estándar (DE) y número de datos de LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, y FC (P/LC): factor de condición de puerulos colectados en Puerto Morelos.

Estación	n	Longitud	Peso total	Factor de Condición
		cefalotorácica (mm)	(mg)	(mg/mm)
		Media ± DE	Media ± DE	Media ± DE
Oto10	24	6.06 ± 0.37	97.08 ± 14.29	16.00 ± 1.98
Inv11	27	6.17 ± 0.25	101.96 ± 12.74	16.51 ± 1.91
Pri11	31	6.22 ± 0.30	101.32 ± 19.62	16.21 ± 2.64
Ver11	24	5.87 ± 0.29	85.17 ± 10.61	14.48 ± 1.35
Oto11	34	6.04 ± 0.29	94.41 ± 14.39	15.57 ± 1.96
Inv12	20	6.32 ± 0.27	103.85 ± 9.82	16.42 ± 1.38
Pri12	21	6.27 ± 0.32	102.38 ± 14.54	16.28 ± 1.84
Ver12	28	6.21 ± 0.37	100.82 ± 15.55	16.17 ± 1.93
Oto12	45	6.07 ± 0.39	94.87 ± 13.61	15.57 ± 1.49
Inv13	28	6.13 ± 0.26	94.21 ± 11.04	15.36 ± 1.54
Pri13	26	6.03 ± 0.42	91.08 ± 18.46	14.98 ± 2.27
Ver13	21	5.88 ± 0.26	81.62 ± 13.53	13.82 ± 1.76
Total	329	6.10 ± 0.34	95.79 ± 15.49	15.63 ± 1.99

Tabla 9. Valores medios (\pm desviación estándar, DE) de longitud del cefalotórax (LC), peso total (P), y factor de condición (FC = P/LC) de juveniles I colectados en Puerto Morelos por estación del año, entre otoño de 2010 y verano de 2013.

Estación	n	Longitud	Peso total	Factor de Condición
		cefalotorácica (mm)	(mg)	(mg/mm)
		Media \pm DE	Media \pm DE	Media \pm DE
Oto10	12	6.25 \pm 0.31	155.00 \pm 21.95	24.70 \pm 2.44
Inv11	35	6.39 \pm 0.24	163.23 \pm 19.43	25.49 \pm 2.28
Pri11	23	6.25 \pm 0.32	155.00 \pm 25.25	24.69 \pm 2.88
Ver11	19	6.06 \pm 0.36	137.37 \pm 22.90	22.53 \pm 2.67
Oto11	19	6.17 \pm 0.32	138.26 \pm 19.27	22.33 \pm 2.16
Inv12	18	6.41 \pm 0.29	148.22 \pm 20.17	23.03 \pm 2.19
Pri12	18	6.24 \pm 0.40	153.00 \pm 20.63	24.44 \pm 2.20
Ver12	20	6.21 \pm 0.37	149.75 \pm 17.67	24.07 \pm 1.90
Oto12	29	6.16 \pm 0.35	142.86 \pm 22.39	23.07 \pm 2.53
Inv13	14	6.07 \pm 0.27	140.57 \pm 17.25	23.11 \pm 2.03
Pri13	23	5.92 \pm 0.42	130.35 \pm 29.01	21.81 \pm 3.39
Ver13	22	5.95 \pm 0.21	127.55 \pm 15.45	21.39 \pm 2.18
Total	252	6.18 \pm 0.35	145.66 \pm 23.67	23.45 \pm 2.73

Los resultados de los ANOVAs mostraron efecto significativo de los factores principales (Fase y Estación del año), pero no de su interacción, sobre cada una de las tres variables consideradas (Tabla 10). Estos resultados indican que los JuviI tuvieron valores medios más altos en las tres variables, pero que las tres variables presentaron una tendencia similar a lo largo del periodo muestreado tanto en JuviI como en Pu (Figuras 8 a 10).

Tabla 10. Resultados de los análisis de varianza bifactoriales aplicados por separado a tres variables (LC: longitud del cefalotórax, P: peso total, y FC: factor de condición) medidas a puerulos y juveniles I de *Panulirus argus* durante 11 estaciones del año consecutivas en Puerto Morelos.

Variable de respuesta	Efecto	GL	CM	F	p
LC (mm)	Fase	1	0.683	6.471	0.01
	Estación del año	11	0.896	8.488	<0.001
	Fase \times Estación del año	11	0.125	1.191	0.289
	Residual	557	0.105		
P(mg)	Fase	1	342817	1085.58	<0.001
	Estación del año	11	4570	14.472	<0.001
	Fase \times Estación del año	11	471	1.492	0.13
	Residual	557	316		
FC (mg/mm)	Fase	1	8475	1836.418	<0.001
	Estación del año	11	70.6	15.304	<0.001
	Fase \times Estación del año	11	6.9	1.504	0.125
	Residual	557	4.6		

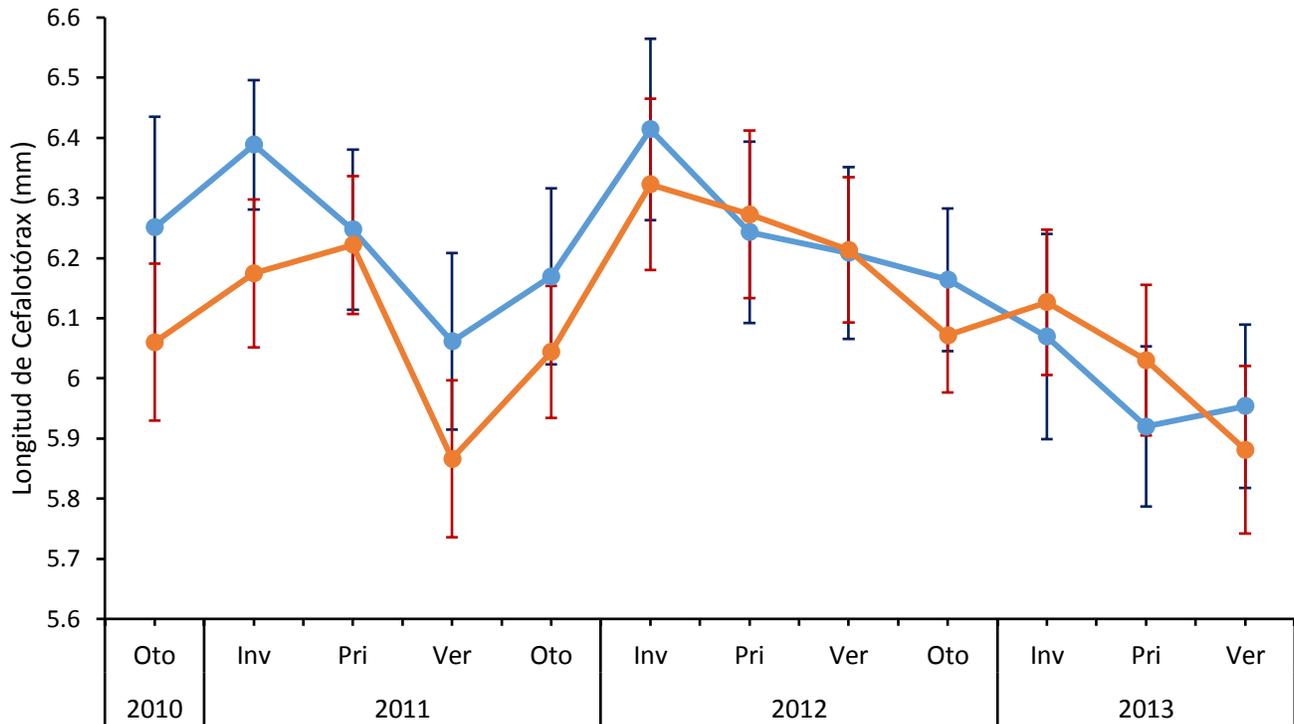


Figura 8. Variación estacional de la longitud de cefalotórax en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de *Panulirus argus* capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

A diferencia de lo que mostró el ANOVA factorial aplicado a la LC entre fases ontogenéticas y localidades en la sección anterior (Análisis morfométricos), el análisis con datos únicamente de Puerto Morelos pero durante un periodo mayor e introduciendo el factor Estación del año mostró diferencias significativas en la LC entre fases ontogénicas, siendo mayor en los juveniles 1 (6.18 ± 0.35 mm LC, media \pm DE, véase tabla 9) que en los puerulos (6.10 ± 0.34 mm LC, véase tabla 8).

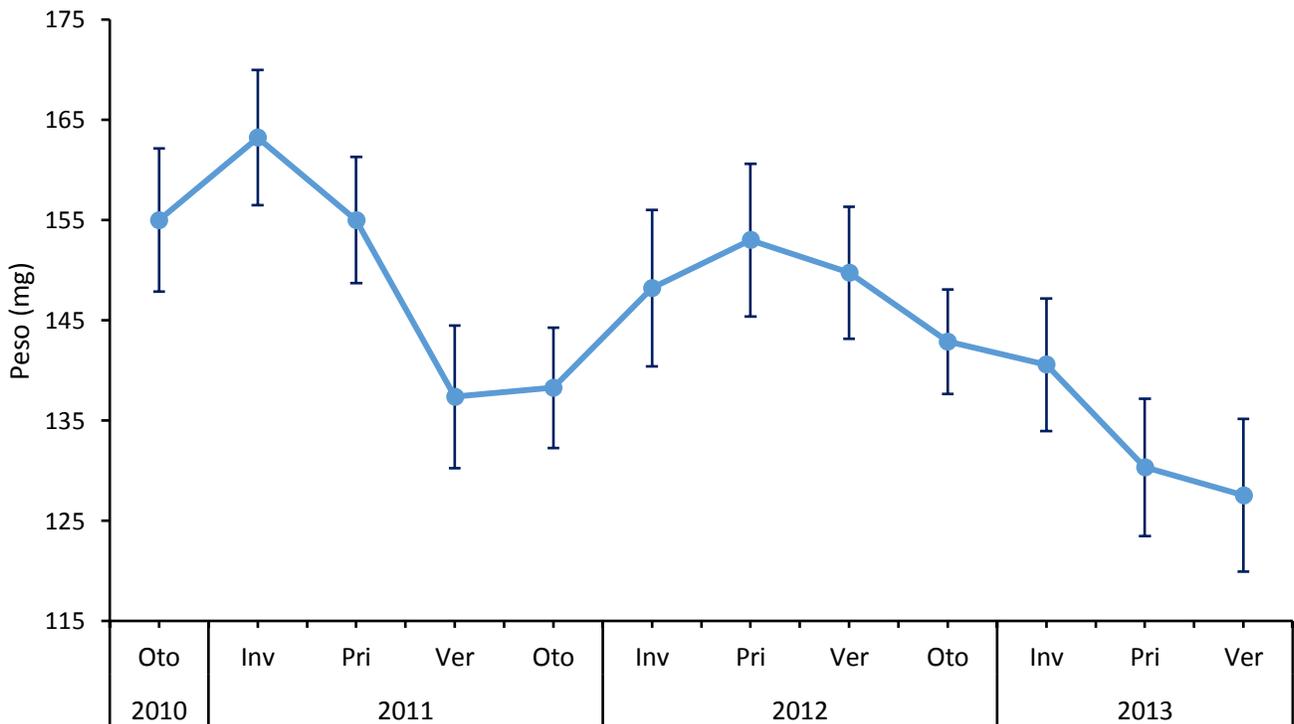
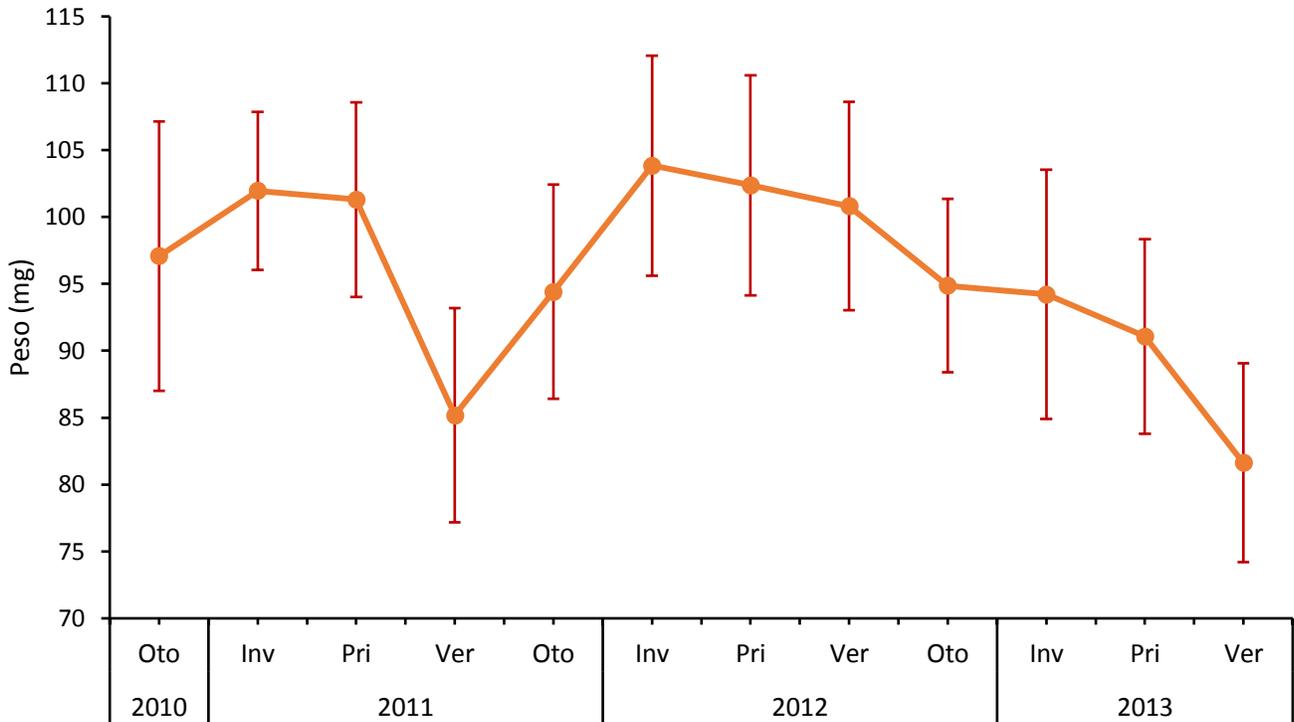


Figura 9. Variación estacional del peso en puerulos (-●-) y juveniles I (-●-) de *Panulirus argus* capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

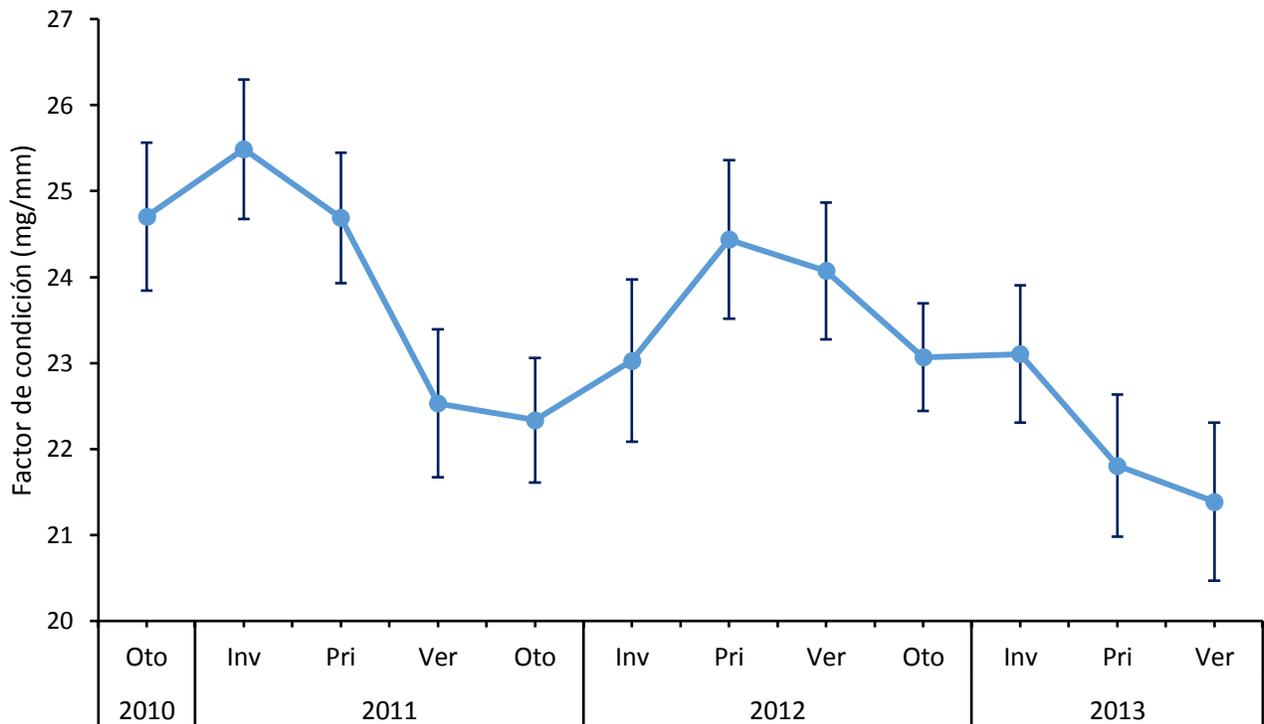
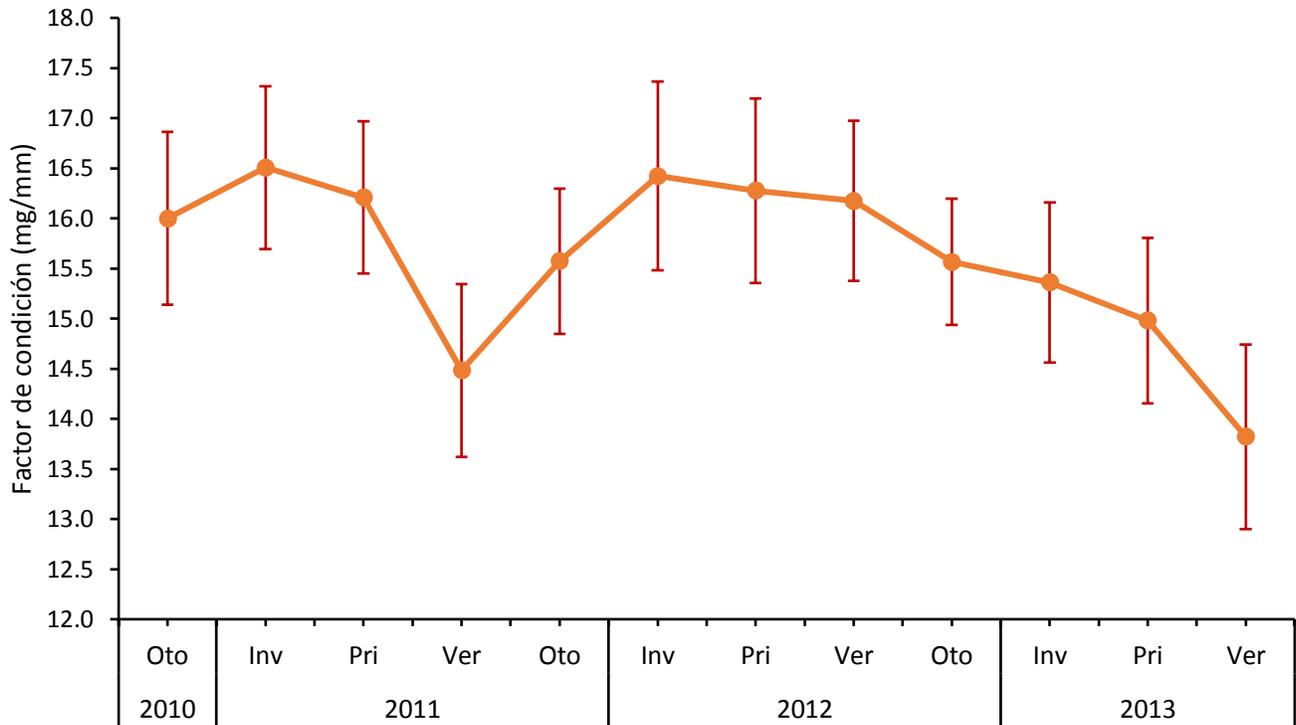


Figura 10. Variación estacional del factor de condición (peso/longitud cefalotorácica) en puerulos (---) y juveniles I (---) de *Panulirus argus* capturados en Puerto Morelos entre noviembre de 2010 y mayo de 2013. Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

Tabla 11. Resultados de los análisis de covarianza para evaluar el efecto de la longitud cefalotorácica (LC, mm) como covariante y de la estación del año en el factor de condición de puerulos pigmentados (Pu) y juveniles 1 (Juv1) recolectados en Puerto Morelos.

Fase	Efecto	GL	SCM	F	p
Pu	Intercepto	1	2.029	0.750	0.387
	LC (mm)	1	263.327	97.301	<0.001
	Estación del año	11	5.690	2.102	0.019
	Error	316	2.706		
Juv1	Intercepto	1	88.984	33.277	<0.001
	LC (mm)	1	812.964	304.02	<0.001
	Estación del año	11	14.210	5.314	<0.001
	Error	239	2.674		

En las series de tiempo de ambas fases se aprecia una tendencia a la disminución de los valores medios de longitud de cefalotórax (Figura 8) y peso (Figura 9) a partir de la primavera de 2012 y hasta el último muestreo (verano de 2013), y una disminución en el valor medio del factor de condición durante el periodo primavera-otoño de 2011. En el caso de los puerulos pigmentados, la gran amplitud y sobreposición de los intervalos de confianza indican que existe una variación muy amplia en la condición en la que los puerulos llegan a la costa durante todas las estaciones del año. Sin embargo, el análisis de covarianza (ANCOVA) mostró que, una vez controlado el efecto significativo de la covariante (longitud del cefalotórax, covariante media = 6.10 mm LC), el FC varió significativamente entre estaciones (tabla 11). En la figura 11 se muestra el FC estacional (media \pm IC 95%) y las líneas horizontales representan la media global \pm IC 95% (15.61 \pm 0.29 mg/mm). El FC estuvo por encima de las líneas horizontales en otoño de 2010, invierno de 2011 y por debajo en verano de 2011 y primavera y verano de 2013.

En el caso de los juveniles, una vez controlado el efecto significativo de la covariante (covariante media = 6.18 mm LC), el FC también varió significativamente a lo largo del tiempo (Tabla 11). En este caso, el FC estuvo por encima de la media global y su IC 95% (23.42 \pm 0.48 mg/mm) en otoño de 2010, invierno y primavera de 2011, y por debajo en otoño de 2011, invierno de 2012, y en menor grado en verano de 2013.

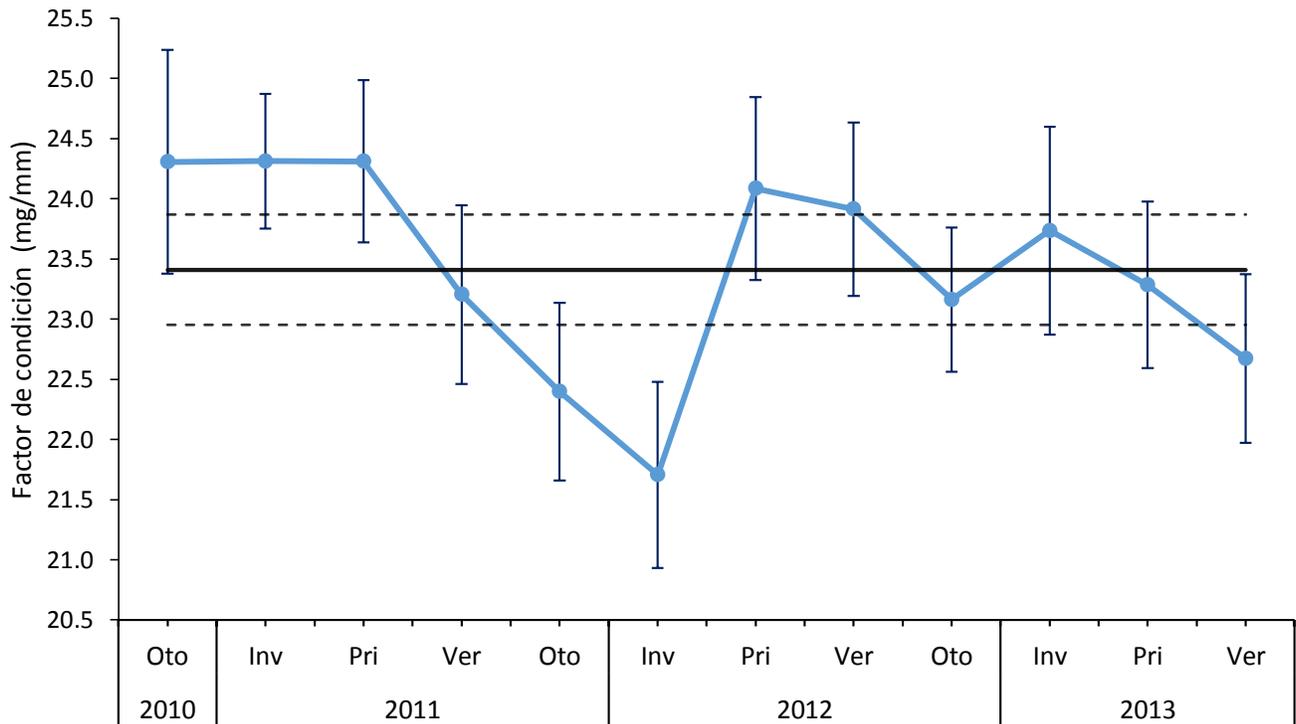
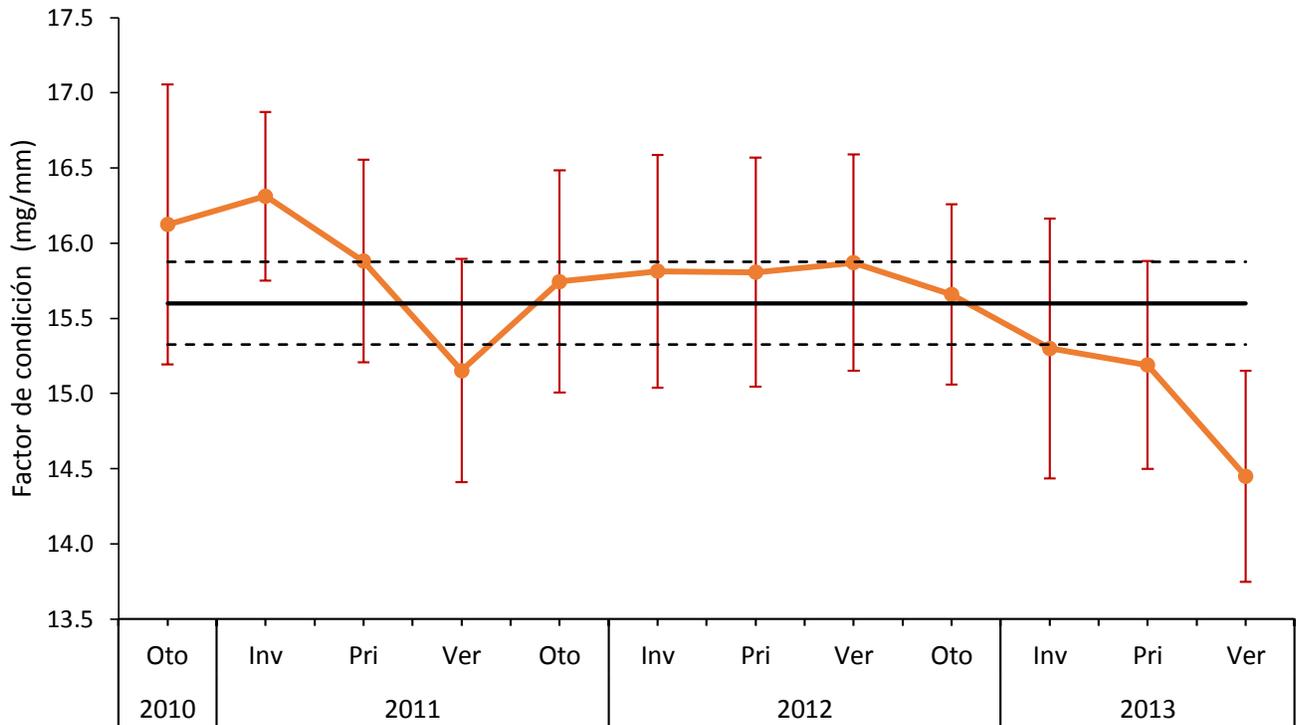


Figura 11. Variación estacional del factor de condición (peso/longitud cefalotorácica) en puerulos (—●—) y juveniles I (—●—) de *P. argus* capturados en Puerto Morelos una vez controlado el efecto significativo de la covariante (longitud de cefalotórax). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%. Las líneas negras horizontales indican la media del total de datos controlando la covariante LC (línea continua) y su intervalo de confianza al 95% (líneas punteadas).

IX. DISCUSIÓN

9.1 Zonas de metamorfosis.

La identificación de los sitios de metamorfosis así como de los factores que la desencadenan es esencial para el entendimiento del reclutamiento de langostas espinosas, ya que permite realizar cálculos aproximados de la distancia que los puerulos tendrán que recorrer para asentarse en los hábitats costeros y si se conocen parámetros fisicoquímicos de la zonas de metamorfosis se pueden realizar comparaciones relativas del nivel de desgaste energético que las postlarvas atraviesan durante el viaje, lo cual influye en la supervivencia del nuevo recluta (Jefferies et al. 2001, Grobler y Ndjaula 2001). Por esta razón se han realizado investigaciones enfocadas a localizar las zonas de metamorfosis para *Panulirus cygnus* en Australia occidental (McWilliam y Phillips 1997), *P. japonicus* en el sur de Kyusyu, Japón (Yoshimura et al. 1999, 2002) y *Jasus edwardsii* en el noreste de Nueva Zelanda (Chiswell y Booth 1999, Jefferies et al. 2001), además de una revisión de Phillips y McWilliam (2009) para diversas especies. Estos trabajos sugieren que la metamorfosis a postlarva podría estar sucediendo en áreas más allá del borde continental, así como en los márgenes de corrientes de frontera (como la corriente de Kuroshio en Japón) o en giros anticiclónicos (como el Giro de Wairarapa en Nueva Zelanda) que concentran alimento que es aprovechado por los últimos estadios larvarios. En el caso de *P. argus* las investigaciones que se han realizado han sido enfocadas a conocer la distribución de algunos estadios de filosoma y los patrones de dispersión de la especie (Richards y Potthoff 1980, Yeung y Lee 2002, Briones-Fourzán et al. 2008, Goldstein y Butler 2009, Kough et al. 2013), pero estos estudios no permiten inferir posibles zonas en donde tenga lugar la metamorfosis de *P. argus*. El presente trabajo es el primero en enfocarse a responder esta interrogante.

Durante la campaña Metamorfosis I (noviembre de 2012), las filosomas del estadio X aparecieron principalmente en las estaciones ubicadas al sur de la isla de Cozumel, frente a la bahía de la Ascensión y en su mayoría alejadas de la costa. Por su parte, la mayoría de los puerulos se encontró en las estaciones al norte de la Isla de Cozumel y en su mayoría alejadas de la costa, mientras que las estaciones que presentaron simultáneamente puerulos y filosomas X se encontraron también al sur de la Isla de Cozumel, unas cercanas al borde continental y otras más oceánicas. Durante la campaña Metamorfosis II en abril de 2013, la mayoría de las estaciones en las que únicamente se hallaron puerulos se ubicaron al norte de la isla de Cozumel, con amplia dispersión longitudinal pero en su mayoría alejadas de la costa, no se registraron estaciones en las que solo hubiera filosomas X, y las estaciones que presentaron simultáneamente filosomas X y puerulos se encontraban lejos del borde continental, en un ambiente más oceánico. Yoshimura et al. (1999) suponen que un mecanismo de estimulación a

la metamorfosis en *Panulirus japonicus* es la velocidad a la cual avanza la corriente de Kuroshio (1.54–2.57 m/s). Algo similar podría suceder en el caso de *P. argus* dado que la corriente de Yucatán es una de las corrientes de frontera oeste más fuertes y dinámicamente activas en el mundo, con una velocidad media de 1.5 m/s, y magnitudes que puede superar los 3 m/s (Sheinbaum et al. 2002). Estos resultados plantean la posibilidad de que los procesos oceanográficos que suceden en el margen de la corriente de Yucatán jueguen un papel importante en la metamorfosis de *P. argus* frente a las costas de Quintana Roo.

La corriente de Yucatán puede superar velocidades de 3 m/s, lo que podría implicar un costo energético significativo a los puerulos de *P. argus*, los cuales pueden nadar a una velocidad máxima de 0.1 m/s (Calinski y Lyons 1983). Sin embargo, estudios sobre bioenergética realizados en postlarvas de *Jasus edwardsii* y *Sagmariasus verreauxi* sugieren que los puerulos podrían reducir el costo metabólico de su viaje hacia la costa nadando durante el día y la noche sin parar (Wilkin y Jeffs 2011, Fitzgibbon et al. 2014). Este tipo de comportamiento ya ha sido reportado por Kough et al. (2014) para *P. argus* en los Cayos de Florida, frente a los cuales pasa la corriente del Golfo. Estos autores también observaron que los puerulos de *P. argus* pueden nadar de forma diagonal a la corriente, orientándose hacia el sureste durante la pleamar y al suroeste durante la marea baja, comportamiento que podría aumentar las probabilidades de que las postlarvas lleguen a un lugar adecuado para el asentamiento. Es posible, entonces, que frente a Quintana Roo los puerulos puedan nadar atravesando diagonalmente la corriente de Yucatán, aprovechando la velocidad de la misma a su favor.

A pesar de que las filosomas tardías de *P. argus* presentan migración vertical diurna (Butler et al. (2011) encontraron estadios tardíos hasta profundidades de 75 a 100 m), es poco probable que haya retención larvaria de *P. argus* en la corriente de Yucatán ya que la dirección de la corriente, predominante al noreste, es coherente hasta los 130 m de profundidad y la disminución de la intensidad a los 121 m es únicamente de 10 a 16% de la velocidad superficial (Cetina et al. 2006). Sin embargo, dada la compleja dinámica de las corrientes en el Caribe, no se puede descartar por completo el retraso de la advección de las larvas filosomas por giros anticiclónicos. Algunos estudios indican que a pesar de que varios de los giros que provienen del este del Caribe pierden energía o se desintegran al interactuar con el escalón topográfico entre Centroamérica y Jamaica, algunos llegan a la región de Yucatán. Además hay reportes de formación de giros locales, originados por inestabilidades en las corrientes principales o por parches de vorticidad que se separan de giros de mayor tamaño al interactuar con la topografía (Andrade y Barton 2000, Athie et al. 2011). Estos eventos originados por la interacción de los giros con la topografía son de gran importancia como mecanismo de retención y expulsión de las

larvas y huevos de algunos animales (Andrade y Barton 2000). Un claro ejemplo son las concentraciones de los estadios medios y tardíos de *Jasus edwardsii* que Chiswell y Booth (1999) observaron dentro del giro permanente de Wairarapa en Nueva Zelanda.

9.2 Análisis morfométricos.

Diferentes tipos de relación entre la longitud y el peso han sido utilizados como indicadores de la condición nutricional, principalmente en peces (Weatherley 1972). En el caso de los crustáceos decápodos, se ha demostrado que la relación entre alguna dimensión lineal del cefalotórax y el peso total puede ser un índice de la condición nutricional en camarones (Araneda et al. 2008), cangrejos (Pinheiro y Fiscarelli 2009) y langostas espinosas (Robertson et al. 2000; Briones-Fourzán et al. 2003, 2009; Castañeda-Fernández de Lara et al. 2005). En las langostas espinosas, algunos autores han probado la funcionalidad del factor de condición LC/peso en juveniles y puerulos (Robertson et al. 2000; Oliver y MacDiarmid 2001) y sus resultados sugieren el uso de dicho índice para realizar monitoreos prácticos de larga duración, por sus ventajas en términos de costo-beneficio. Sin embargo, hasta el presente trabajo no se había empleado con esos fines. Por tanto, la información recabada en este estudio, además de aportar conocimientos acerca de las relaciones morfométricas de los primeros estadios bénticos de *P. argus*, contribuye al entendimiento de la dinámica de las poblaciones de *P. argus* en Quintana Roo y constituye un punto de partida para posteriores trabajos.

En el presente estudio los coeficientes de determinación de las relaciones morfométricas presentaron valores medios a bajos en juveniles ($R^2= 0.80-0.59$) y en particular en puerulos ($R^2= 0.70-0.32$). Grobler y Ndjaula (2001) observaron un patrón similar en la relación peso (P) vs. longitud de cefalotórax (LC) en puerulos ($R^2= 0.135$) y juveniles ($R^2= 0.943$) de *Jasus lalandii*, y sugirieron dos posibles causas: a) que debido a que se usa el peso húmedo, el exceso de agua podría ocasionar sesgo al momento de pesar, o b) que la variación en la condición nutricional es muy amplia entre individuos, especialmente en puerulos. En efecto, cuando el intervalo de las variables medidas es muy estrecho, como es el caso de las dimensiones de puerulos, es común encontrar una alta variabilidad reflejada en coeficientes de determinación relativamente bajos (Dumas et al. 2013). Aun así, el valor del coeficiente de determinación reportado en este trabajo en la relación P vs. LC de puerulos de *P. argus* fue mayor ($R^2 = 0.70$) al reportado por Grobler y Ndjaula (2001) en puerulos de *Jasus lalandii* ($R^2 = 0.135$).

Aunque la relación P vs. LC en langostas espinosas es de tipo potencial (Zetina-Moguel et al. 1996, Grobler y Ndjaula 2001, Puente-Gómez et al. 2006), el intervalo de tallas de puerulos y juveniles I es tan reducido (5.01-6.90 mm LC) que la relación entre estas dos variables puede

ser explicada por un modelo lineal. Pero si el intervalo de tallas se amplía entonces la relación ya se comporta como potencial, como en el estudio de Cruz et al. (2007) que incluyó individuos desde 4.87 hasta 10.53 mm LC.

En la relación longitud total (LT) contra LC se esperaban valores de R^2 bajos ya que la estructura flexible del pleon, aunado a la movilidad de los organismos, aumenta la probabilidad de introducir errores en la medición en comparación con la LC porque el cefalotórax es una estructura rígida. Sin embargo, los valores de los coeficientes de determinación para la relación LT vs. LC indican buena explicación de la varianza de los modelos.

En general no hubo un efecto significativo de la localidad en las medidas de puerulos y juveniles I con excepción de la LT, que fue marginalmente superior en individuos de bahía de la Ascensión (lo que podría reflejar errores de medición en la LT como se explicó más arriba). La interacción significativa entre fase y localidad en el caso de la altura del cefalotórax (ALC) se debe a que esta dimensión fue en promedio más alta en los juveniles I de bahía de la Ascensión que de Puerto Morelos. En cambio, con excepción de la LC, que se conserva al mudar el puerulo a juvenil I, las diferencias en las demás dimensiones entre fases son claras. Más que en la longitud total, las mayores diferencias entre puerulos y juveniles I se detectan en el peso total y en el ancho y alto de cefalotórax. Esto se debe a que en los puerulos, que son natatorios, el cefalotórax presenta una forma aplanada que, asignando una forma volumétrica, se asemeja a un prisma rectangular, mientras que en los juveniles, que son bénticos, la forma del cefalotórax es similar a un cilindro irregular. Este cambio morfológico por el que pasan los individuos al mudar de postlarva a juvenil hace evidente un cambio alométrico ontogénico, que es común en langostas espinosas, ya que Grobler y Ndjaula (2001) observaron un cambio similar analizando el peso y el alto de cefalotórax de puerulos y juveniles de *Jasus lalandii*.

9.3 Variación estacional del factor de condición.

En experimentos de laboratorio, Robertson et al. (2000) compararon el factor de condición entre juveniles de *Panulirus argus* bien alimentados y poco alimentados (100% y 25% del consumo de alimento máximo diario). Al iniciar el experimento los juveniles midieron entre 5-7 mm de LC, pesaron entre 0.08-0.9 g, y tuvieron un factor de condición de 0.02-0.09 g/mm. Después de 100 días, el factor de condición difirió significativamente entre los juveniles de los dos tratamientos, confirmando de esta forma su utilidad como método indirecto para conocer la condición nutricional en juveniles de langostas. El intervalo de valores de factor de condición reportado por Robertson et al. (2000) (aproximadamente 0.02-0.09 g/mm) para individuos de 5–7 mm LC es mucho más amplio que el obtenido en el presente trabajo (0.02-0.03 g/mm) para individuos en un intervalo de

tallas similar (5.09-6.98 mm LC). Sin embargo, los valores reportados por Robertson et al. (2000) fueron estimados dos semanas después de iniciado su experimento, tiempo en el que los juveniles fueron afectados por las dietas suministradas, mientras que los reportados en el presente trabajo corresponden a organismos obtenidos en colectores artificiales, poco después del asentamiento, lo que es más cercano a la variación natural geográfica y temporal.

La LC media de los puerulos (y por consiguiente de los juveniles I) mostró una amplia variación a lo largo de las estaciones muestreadas, con los valores más bajos en verano de 2011 y primavera y verano de 2013. En Nueva Zelanda, los puerulos de *Jasus edwardsii* tuvieron LC medias más grandes durante el invierno (austral) que en otras estaciones del año (Booth y Tarring 1986), al igual que los puerulos de *J. lalandii* en Namibia (Grobler y Ndjaula 2001). Entre las posibles explicaciones a este fenómeno, estos últimos autores sugieren que las filosomas que se metamorfosean en invierno han tenido más tiempo para comer y crecer o encontrar condiciones de alimentación más propicias, resultando en puerulos más grandes, o bien que los puerulos que arriban a la costa en diferentes estaciones del año puedan tener diferentes orígenes.

Sin embargo, el género *Jasus* es de aguas templadas a frías, mientras que *Panulirus* es de aguas tropicales a subtropicales. En los Cayos de Florida, Yeung et al. (2001) también encontraron una amplia variación en la LC de puerulos de *P. argus* recolectados entre junio de 1997 y junio de 1999. En este período, los puerulos presentaron por lo general menores valores de LC durante el verano y mayores durante el invierno. Yeung et al. (2001) atribuyeron este patrón a diferencias en temperatura y condición nutricional durante el crecimiento de las filosomas. Por ejemplo, en condiciones de laboratorio, Matsuda y Yamakawa (1997) mantuvieron filosomas tempranas y tardías de *P. japonicus* en agua a temperatura de 20, 22, 24 y 26°C. Dichos autores encontraron que las filosomas tempranas tuvieron mayores tasas de supervivencia y crecimiento a 26 °C, pero que a esta misma temperatura las filosomas tardías tuvieron una menor eficiencia metabólica y crecimiento que a 24 y 22°C. Es decir, temperaturas entre 24 y 26 °C reducen la eficiencia metabólica e incremento de talla entre mudas en los estadios avanzados de filosoma, lo que se reflejaría en puerulos de menor tamaño.

El hecho de que el factor de condición medio de los puerulos recién asentados cambia relativamente poco a través del tiempo en comparación con los juveniles I parece reflejar una alta variación en el factor de condición entre puerulos en todas las estaciones del año, lo que sugiere que a Puerto Morelos llegan todo el tiempo puerulos provenientes de muchos lugares de origen, lo que es consistente con diversos modelos de dispersión larvaria de *P. argus* que indican que la costa oriental de la península de Yucatán es un área que puede recibir postlarvas originadas en muy diversos lugares del Caribe (Briones-Fourzán et al. 2008, Butler et al. 2011, Kough et al.

2013). En cambio, la mayor variabilidad estacional del factor de condición medio de los juveniles I, los cuales deben reiniciar la alimentación lo más pronto posible después de la muda, sugiere que su condición puede ser más afectada por las condiciones ambientales locales en las zonas costeras (p. ej. disponibilidad de alimento, variación de la temperatura, eventos meteorológicos, riesgo de depredación).

X. CONCLUSIONES

- No existe un patrón de distribución de las larvas filosomas X y puerulos que indique que la metamorfosis de *Panulirus argus* frente a la costa de Quintana Roo suceda en aguas oceánicas cercanas al borde continental, aunque es probable que la velocidad de la corriente de Yucatán influya en este cambio, tal y como sucede con *Panulirus japonicus* en la corriente de Kuroshio en Japón.
- Los puerulos recién asentados (transparentes) y los puerulos pigmentados no presentan diferencias morfométricas ni de peso.
- Tras la muda de puerulo a juvenil, se presentan cambios morfológicos que se ven reflejados en el ancho de cefalotórax y el largo total, pero principalmente en el incremento de la altura del cefalotórax y el peso, sin que la longitud del cefalotórax refleje incrementos al pasar por dicha muda.
- En términos generales, la morfometría y el peso de los puerulos y juveniles I no difirieron significativamente entre bahía de la Ascensión y Puerto Morelos.
- La amplia variación estacional, sin un patrón definido, de la longitud de cefalotórax y el peso, reflejado en el factor de condición de los puerulos y juveniles I, sugiere que el estado nutricional de los puerulos que llegan a la costa no varía en función de las condiciones ambientales estacionales. Otros factores podrían jugar un papel más importante, tales como la distancia que nadan los puerulos desde los sitios de metamorfosis hasta la costa, la cual puede variar ampliamente, y en el caso de los juveniles I las interacciones ecológicas y los refugios disponibles en los sitios de asentamiento.

XI. REFERENCIAS

- Acosta C.A. y M.J. Butler. 1999. Adaptive strategies that reduce predation on Caribbean spiny lobster postlarvae during onshore transport. *Limnology and Oceanography* 44: 494–501.
- Alfonso I., M.P. Frías, J. Baisre y B. Hernández. 1995. Distribución vertical de filosomas de *Panulirus argus* y su relación con los factores hidroclimáticos al S del Golfo de Batabanó. *Revista Cubana de Investigación Pesquera* 19(1): 3–9.
- Alfonso-Hernández I., M.P. Frías y J. Baisre. 1999. Distribución, abundancia y migración vertical de la fase larval de la langosta comercial *Panulirus argus* en aguas cubanas. *Revista de Investigaciones Marinas* 20(1-3): 23–32.
- Andrade C.A. y E.D. Barton. 2000. Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research* 105: 26191–26201.
- Araneda M., E.P. Pérez y E. Gasca-Leyva. 2008. White shrimp *Penaeus vannamei* culture in freshwater at three densities: Condition state based on length and weight. *Aquaculture* 283: 13–18.
- Arceo P., A.M. Arce, P. Briones, E. Lozano, S. Salas, J.C. Seijo, E. Sosa-Cordero. 1997. La pesquería de langosta *Panulirus argus* en la plataforma de Yucatán y Caribe mexicano. In: D. Flores-Hernández, P. Sánchez-Gil, J.C. Seijo y F. Arreguín-Sánchez (Eds.) *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. EPOMEX Serie Científica 7. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, pp. 101–126.
- Arellano-Méndez L.U., M.Á. Liceaga-Correa, J.A. Herrera-Silveira y H. Hernández-Núñez. 2010. Impacto por huracanes en las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical* 59: 385–401.
- Arteaga-Ríos L.D., J. Carrillo-Laguna, J. Belmar-Pérez y S.A. Guzmán del Proo. 2007. Post-larval settlement of California spiny lobster *Panulirus interruptus* in Bahía Tortugas, Baja California and its relationship to the commercial catch. *Fisheries Research* 88: 51–55.
- Athie G., Candela J., Sheinbaum J., Badan A. y J. Ochoa. 2011. Yucatan current variability through the Cozumel and Yucatan channels. *Ciencias Marinas* 37(4A):271–492.
- Behringer D.C. y M.J. Butler. 2006. Density-dependent population dynamics in juvenile *Panulirus argus* (Latreille): the impact of artificial density enhancement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 334: 84–95.
- Booth J.D. y A. McKenzie. 2009. Strong relationships between levels of puerulus settlement and recruited stock abundance in the red rock lobster (*Jasus edwardsii*) in New Zealand. *Fisheries Research* 95: 161–168.
- Booth J.D. y B.F. Phillips. 1994. Early life history of spiny lobsters. *Crustaceana* 66: 271–294.
- Booth J.D. y S.C. Tarring. 1986. Settlement of the red rock lobster, *Jasus edwardsii*, near Gisborne, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 20: 291–297.
- Briones-Fourzán 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. 1995. Biología y pesca de las langostas de México. Pp: 207–236 In: J. de la Rosa y F. González (Eds.). *Temas de Oceanografía Biológica en México, Vol. 2*. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada.
- Briones-Fourzán P. y D. Gutiérrez-Carbonell. 1991. Variaciones del patrón de reclutamiento de postlarvas de la langosta *Panulirus argus* en Bahía de Ascensión, México. *Revista de Investigaciones Marinas* 12: 45–56.
- Briones-Fourzán P. y D. Gutiérrez-Carbonell. 1992. Postlarval recruitment of the spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille), in Bahía de la Ascensión, Q.R. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 41: 492–507.
- Briones-Fourzán P. y E. Lozano-Alvarez. 2000. The spiny lobster fisheries in Mexico. Pp: 160–188 In: B.F. Phillips y J. Kittaka (Eds.) *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*. 2da edición. Blackwell, Oxford.

- Briones-Fourzán P. y E. Lozano-Álvarez. 2001. The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta, Dyctiiales) 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., J. Candela y E. Lozano-Álvarez. 2008. Postlarval settlement of the spiny lobster *Panulirus argus* along the Caribbean coast of Mexico: patterns, influence of physical factors, and possible sources of origin. *Limnology and Oceanography* 53: 970–985.
- Briones-Fourzán P., K. Baeza-Martínez y E. Lozano-Álvarez. 2009. Nutritional indices of juvenile Caribbean spiny lobsters in a Mexican reef lagoon: are changes over a 10-year span related to the emergence of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370: 82–88.
- Briones-Fourzán P., V. Castañeda-Fernández de Lara, E. Lozano-Álvarez y J. Estrada-Olivo. 2003. Feeding ecology of the three juvenile phases of the spiny lobster *Panulirus argus* in a tropical reef lagoon. *Marine Biology* 142: 855–865.
- Butler M.J. y W.F. Herrnkind. 2000. Puerulus and juvenile ecology. Pp. 276–301 *In*: Phillips B.F. y Kittaka J. (Eds.) *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*. 2da edición. Blackwell, Oxford.
- Butler M.J., C.B. Paris, J.S. Goldstein, H. Matsuda y R.K. Cowen. 2011. Behavior constrains the dispersal of long-lived spiny lobster larvae. *Marine Ecology Progress Series* 422: 223–237.
- Calinski M.D. y W.G. Lyons. 1983. Swimming behavior of the puerulus of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Crustacea: Palinuridae). *Journal of Crustacean Biology* 3: 329–335.
- Castañeda-Fernández de Lara V., E. Servièrre-Zaragoza y S. Hernández-Vázquez. 2005. Feeding ecology of juvenile spiny lobster, *Panulirus interruptus*, on the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 425–435.
- Centurioni L.R. y P.P. Niiler. 2003. On the surface currents of the Caribbean Sea. *Geophysical Research Letters* 30: artículo 1279.
- Cetina P., J. Candela, J. Sheinbaum, J. Ochoa y A. Badan. 2006. Circulation along the Mexican Caribbean coast. *Journal of Geophysical Research* 111: C08021.
- Chiswell S.M. y J.D. Booth. 1999. Rock lobster *Jasus edwardsii* larval retention by the Wairarapa Eddy off New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 183: 227–240.
- Colinas-Sánchez F. y P. Briones-Fourzán. 1990. Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille 1804) en el Caribe mexicano. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 17(1): 89–105.
- CONAPESCA. 2012. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2010*. SAGARPA, México, 305 pp.
- Coronado C., J. Candela, R. Iglesias-Prieto, J. Sheinbaum, M. López y F. J. Ocampo-Torres. 2007. On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs* 26: 149–163.
- Cruz R., Lalana R., E. Perera, M. Báez-Hidalgo y R. Adriano. 2007. Large-scale assessment of recruitment for the spiny lobster, *Panulirus argus*, aquaculture industry. *Crustaceana* 79: 1071–1096.
- Cruz R., A.M. Suárez, R. Lalana y R. Adriano. 2007. Predicción del reclutamiento y la población en la fase puéruo, algal y juvenil de la langosta (*Panulirus argus*) en asociaciones de algas. *Revista de Investigaciones Marinas* 28:11–19.
- Díaz-Arredondo M.A. y S.A. Guzmán-del-Prío. 1995. Hábitos alimentarios de la langosta roja (*Panulirus interruptus* Randall, 1840) en Bahía Tortugas, Baja California Sur. *Ciencias Marinas* 21: 439–462.
- Dumas J.P., T.J. Langlois, K.R. Clarke y K.I. Waddington. 2013. Strong preference for decapod prey by the western rock lobster *Panulirus cygnus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 439: 25–34.
- FAO. 2012a. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2010*. Roma, Italia, 609 pp.
- FAO. 2012b. *Panulirus argus* (Latreille, 1804): Geographical distribution. <http://www.fao.org/fishery/species/3445/en> (consultado el 5 de octubre de 2012)
- Fitzgibbon Q.P., A.G. Jeffs y S.C. Battaglene. 2014. The Achilles heel for spiny lobsters: the energetics of the non-feeding post-larval stage. *Fish and Fisheries* 15: 312–326.

- Goldstein J.S. y M.J. Butler. 2009. Behavioral enhancement of onshore transport by postlarval Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *Limnology and Oceanography* 54: 1669–1678.
- Goldstein J.S., H. Matsuda, T. Takenouchi y M.J. Butler. 2008. The complete development of larval Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in culture. *Journal of Crustacean Biology* 28: 306–327.
- Gracia A. y C.B. Kensler. 1980. Las langostas de México: su biología y pesquería. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 7(2):111–128.
- Grobler C.A.F. y H.O.N. Ndjaula. 2001. Namibian *Jasus lalandii* recruitment: size, weight and growth of pueruli and early juveniles. *Marine and Freshwater Research* 52: 1277–1281.
- Gutiérrez-Carbonell D., J. Simonín-Díaz, y P. Briones-Fourzán. 1992. A simple collector for postlarvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 41: 492–507.
- Herrnkind W.F. y M.J. Butler. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 34: 23–30.
- Herrnkind W.F. y M.J. Butler IV. 1994. Settlement of spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille, 1804), in Florida: Pattern without predictability? *Crustaceana* 67: 46–64.
- Holthuis L.B. 1991. FAO species catalogue Vol. 13: Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis Vol. 13 (Num. 125). FAO, Rome, 292 pp.
- Howell D.C. 2002. *Statistical Methods for Psychology*. 5th edn. Duxbury, Pacific Grove, CA.
- Jefferies A.G. 2010. Status and challenges for advancing lobster aquaculture. *Journal of the Marine Biological Association of India* 52: 320–326.
- Jefferies A.G., S.M. Chiswell y J.D. Booth. 2001. Distribution and condition of pueruli of the spiny lobster *Jasus edwardsii* offshore from northeast New Zealand. *Marine and Freshwater Research* 52: 1211–1216.
- Jefferies A.G., J. Montgomery y C.T. Tindle. 2005. How do spiny lobster post-larvae find the coast? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 605–617.
- Jefferies A.G., M.E. Wilmott y R.M.G. Wells. 1999. The use of energy stores in the puerulus of the spiny lobster *Jasus edwardsii* across the continental shelf of New Zealand. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 123: 351–357.
- Jordán-Dahlgren E., E. Martín-Chávez, M. Sánchez-Segura y A. González de la Parra. 1994. The Sian ka'an Biosphere Reserve coral reef system, Yucatan Peninsula, Mexico. *Atoll Research Bulletin* 423: 1–32.
- Kough A.S., C.B. Paris y M.J. Butler. 2013. Larval connectivity and the international management of fisheries. *PLoS ONE* 8: e64970.
- Kough A.S., C.B. Paris y E. Staaterman. 2014. In situ swimming and orientation behavior of spiny lobster (*Panulirus argus*) postlarvae. *Marine Ecology Progress Series* 504: 207–219.
- Leitón R.U. y D.C. Chaverri. 1994. Asentamiento en estadios postlarvales de la langosta *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae), en Limón, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 42: 585–594.
- Lewis J.B. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 1: 89–103.
- Lindberg R.G. 1955. Growth, population dynamics, and field behavior in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). *University of California Publications in Zoology* 59(6): 157–248.
- Little E.J. 1977. Observations on recruitment of post larval spiny lobster, *Panulirus argus*, to the south Florida coast. Florida Marine Research Publication. Number 29. Florida E.U.A. 25 pp.
- Lozano-Álvarez E. y G. Aramoni-Serrano. 1996. Alimentación y estado nutricional de las langostas *Panulirus inflatus* y *Panulirus gracilis* (Decapoda: Palinuridae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical* 44: 453–461.
- Manzanilla-Domínguez H. y R. Gasca. 2004. Distribution and abundance of phyllosoma larvae (Decapoda, Palinuridae) in the southern Gulf of Mexico and the western Caribbean Sea. *Crustaceana* 77: 75–93.

- Marx J.M. y W.F. Herrnkind. 1985. Macroalgae (Rhodophyta: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Bulletin of Marine Science* 36: 423-431.
- Matsuda H. y T. Yamakawa. 1997. Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* phyllosomas under laboratory conditions. *Marine and Freshwater Research* 48: 791-796.
- McWilliam P.S. y B.F. Phillips. 1997. Metamorphosis of the final phyllosoma and secondary lecithotrophy in the puerulus of *Panulirus cygnus* George: a review. *Marine and Freshwater Research* 48: 783-790.
- McWilliam P.S. y B.F. Phillips. 2007. Spiny lobster development: mechanisms inducing metamorphosis to the puerulus: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17: 615-632.
- Medina-Gómez, I., B. Kjerve, I. Mariño y J. Herrera-Silveira. 2014. Sources of salinity variation in a coastal lagoon in a karst landscape. *Estuaries and Coasts* 37:1329-1342.
- Moore L.E., D.M. Smith y N.R. Loneragan. 2000. Blood refractive index and whole body lipid content as indicators of nutritional condition for penaeid prawns (Decapoda: Penaeidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244: 131-143.
- Nishida S., Y. Takahashi y J. Kittaka. 1995. Structural changes in the hepatopancreas of the rock lobster, *Jasus edwardsii* (Crustacea: Palinuridae), during development from the puerulus to post-puerulus. *Marine Biology* 123: 837-844.
- Oliver M.D. y A.B. MacDiarmid. 2001. Blood refractive index and ratio of weight to carapace length as indices of nutritional condition in juvenile rock lobsters (*Jasus edwardsii*). *Marine and Freshwater Research* 52: 1395-1400.
- Olvera Limas R.M. e I. Ordóñez Alcalá. 1988. Distribución, abundancia relativa y desarrollo larvario de langostas *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* en la Z.E.E. del Golfo de México y Mar Caribe. *Ciencia Pesquera* 6: 7-31.
- Pederson H.G. y R.C. Johnson. 2006. Predation of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* by rock lobsters (*Jasus edwardsii*) in no-take marine reserves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336: 120-134.
- Phillips B.F. 1986. Prediction of commercial catches of the western rock lobster *Panulirus cygnus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 2126-2130.
- Phillips B.F. y P.S. McWilliam. 2009. Spiny lobster development: where does successful metamorphosis to the puerulus occur?: A review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 19: 193-215.
- Phillips B.F., A.G. Jeffs, R. Melville-Smith, F.C. Chubb, M.M. Nelson y P.D. Nichol. 2006. Changes in lipid and fatty acid composition of late larval and puerulus stages of the spiny lobster (*Panulirus cygnus*) across the continental shelf of Western Australia. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 143: 219-228.
- Pinheiro M.A.A. y A.G. Fiscarelli. 2009. Length-weight relationship and condition factor of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ucididae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 397-406.
- Puente-Gómez M., E. Espino-Barr, E.G. Cabral-Solís & A. García-Boa. 2006. Análisis de la pesquería de langosta *Panulirus inflatus* en la costa de Jalisco, México (marzo de 2002 a diciembre de 2003). *Avances en Investigaciones Agropecuarias* 10(2): 41-55.
- Richards W.J. y T. Potthoff. 1980. Distribution and seasonal occurrence of larval pelagic stages of spiny lobsters (Palinuridae, *Panulirus*) in the western tropical Atlantic. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 33: 244-232.
- Richardson P.F. 2005. Caribbean currents and eddies as observed by surface drifters. *Deep-Sea Research II* 52: 429-463.
- Robertson D.N., M.J. Butler y F.C. Dobbs. 2000. An evaluation of lipid and morphometric-based indices of nutritional condition for early benthic stage spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 33: 161-171

- Rodríguez-Martínez R.E., F. Ruíz-Rentería, B. van Tussenbroek, G. Barba-Santos, E. Escalante-Mancera, G. Jordán-Garza y E. Jordán-Dahlgren. 2010. State and environmental tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 58: 23–43.
- Salas S., D. Aguilar, M.A. Cabrera-Vázquez y P. Arceo-Briceño. 1996. Patrones de asentamiento de langosta (*Panulirus argus*) en la Costa oriente de Yucatán. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 44: 536–552.
- Secretaría de Pesca. 1987. Pesquerías mexicanas: Estrategias para su administración. Dirección General de Informática, Estadística y Documentación, Secretaría Pesca. México. 1061 Pp.
- Sheinbaum J., Candela J., Badan A. y J. Ochoa. 2002. Flow structure and transport in the Yucatan Channel. *Geophysical Research Letters* 29(3): 10-1–10-4.
- Sims Jr. H.W. y R.M. Ingle. 1967. Caribbean recruitment of Florida's spiny lobster population. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 29: 207–242.
- Smith K.N. y W.F. Herrnkind. 1992. Predation on early juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157: 3–18.
- Spanier E., K. Lavalli y D. Edelist. 2011. Artificial reefs for lobster: an overview of their application for fisheries enhancement, management and conservation. Pp. 77–100 In: S. A. Bortone, F. Pereira-Brandini, G. Fabi y S. Otake (Eds). *Artificial Reefs in Fisheries Management*. CRC Press, Boca Raton, E.U.A.
- Takahashi Y., S. Nishida y J. Kittaka. 1994. Histological characteristics of fat bodies in the puerulus of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875). *Crustaceana* 66: 318–325.
- Tang L., J. Sheng, B.G. Hatcher y P.F. Sale. 2006. Numerical study of circulation, dispersion, and hydrodynamic connectivity of surface waters on the Belize shelf. *Journal of Geophysical Research* 111: C01003.
- Wilkin J.L. y A.G. Jeffs. 2011. Energetics of swimming to shore in the puerulus stage of a spiny lobster: Can a postlarval lobster afford the cost of crossing the continental shelf? *Limnology and Oceanography Fluids and Environments* 1: 163–175.
- Yeung C. y T.N. Lee. 2002. Larval transport and retention of the spiny lobster, *Panulirus argus*, in the coastal zone of the Florida Keys, USA. *Fisheries Oceanography* 11: 286–309.
- Yeung C., D.L. Jones, M.M. Ciales, T.L. Jackson y W.J. Richards. 2001. Influence of coastal eddies and counter-currents on the influx of spiny lobster, *Panulirus argus*, postlarvae into Florida Bay. *Marine and Freshwater Research* 52: 1217–1232.
- Yoshimura T., K. Morinaga, S. Shirai y H. Yamakawa. 2002. Palinurid phyllosoma larvae and their distribution in winter off the Pacific coast of Japan. *Fisheries Science* 68(Suppl. 1):194–197.
- Yoshimura T., H. Yamakawa y H.E Kozasa. 1999. Distribution of final stage phyllosoma larvae and free-swimming pueruli of *Panulirus japonicus* around the Kuroshio Current off southern Kyusyu, Japan. *Marine Biology* 133: 293–306.
- Zetina-Moguel C.E., G.V. Ríos-Lara y K. Cervera-Cervera. 1996. Relaciones morfométricas de la langosta *Panulirus argus* de las costas de Yucatán, México. *Ciencia Pesquera* 12: 41–45.