



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Distribución y abundancia de larvas filosoma intermedias y finales de
langostas Achelata en el Caribe mexicano

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA

RUBÉN MUÑOZ DE COTE HERNÁNDEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(PUERTO MORELOS), UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. LAURA E. CARRILLO BIBRIEZCA, COLEGIO DE LA FRONTERA SUR, CAMPUS CHETUMAL

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

DRA. REBECA A. GASCA SERRANO, COLEGIO DE LA FRONTERA SUR CAMPUS CHETUMAL

DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA, FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, A JUNIO DE 2016



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.



**Distribución y abundancia de larvas filosoma intermedias y finales
de langostas Achelata en el Caribe mexicano**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

P R E S E N T A

Biól. Rubén Muñoz de Cote Hernández

Director de Tesis: Dra. Patricia D. Briones Fourzán

Comité Tutorial: Dra. Laura E. Carrillo Bibriezca

Dr. Adolfo Gracia Gasca

Dra. Rebeca A. Gasca Serrano

Dr. Sergio Cházaro Olvera

Puerto Morelos, Quintana Roo, Junio, 2016

Ella, la mar, estaba más allá de los altos médanos, esperando.

Cuando el niño y su padre alcanzaron por fin aquellas cumbres de arena, después de mucho caminar, la mar estalló ante sus ojos. Y fue tanta la inmensidad de la mar, y tanto su fulgor, que el niño quedó mudo de hermosura.

Y cuando por fin consiguió hablar, temblando, tartamudeando, pidió a su padre:

-¡Ayúdame a mirar!

Eduardo Galeano

Dedicatoria

A mi madre por el amor y la confianza, porque mis logros no serían posibles sin ti.

A mi padre por ser mi mentor de vida.

Agradecimientos

A la Dra. Patricia Briones Fourzán, por su paciencia, enseñanzas y por su apoyo tanto en el ámbito académico como en el personal.

A los integrantes de mi comité tutorial: la Dra. Laura Carrillo Bibriezca, el Dr. Adolfo Gracia Gasca, la Dra. Rebeca Gasca Serrano y al Dr. Sergio Chazaro Olvera, por los acertados comentarios realizados hacia este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de manutención para maestría que me fue otorgada.

A los técnicos del laboratorio de crustáceos: M. en C. Cecilia Barradas Ortiz, por su apoyo técnico y personal (y por sus ricos postres); y al M. en C. Fernando Negrete Soto por enseñarme cómo se trabaja bajo el agua y por todo el apoyo técnico brindado.

A mis amigos y también compañeros del laboratorio más divertido, el de Crustáceos, que permitieron que el trabajo fuera más ameno: Rogelio Martínez Calderón, Leslie Cid González, Roberto González Gómez, Piedad Sánchez Morillo-Velarde, Juan P. Huchin Mian, Charlotte Eve Davies, Ali Espinosa Magaña, Martha Oropesa Ríos, Nelia Luviano Aparicio, Rebeca Candia Zulbarán e Iris Segura García.

Al Dr. Enrique Lozano Álvarez por los consejos y por la dirección de las dos campañas oceanográficas.

A la tripulación del Buque Oceanográfico Justo Sierra y al M. en C. Edgar Escalante, por el soporte brindado en las dos campañas oceanográficas.

A mi hermano Axel por los buenos ratos y por su ayuda con los trámites burocráticos

A los Hernández Rodríguez y a los Muñoz de Cote Sandoval por su gran apoyo, consejos y confianza.

A los amigos de siempre y a los nuevos, que me acompañaron desde lejos o desde cerca, durante toda esta aventura.

Índice

Resumen	9
Introducción	10
Justificación	14
Objetivo general	14
Objetivos particulares	14
Materiales y Métodos	15
Resultados	21
Abundancia de especies y composición de estadios de desarrollo	21
Distribución espacial y densidad por especie y estadio de desarrollo	23
Discusión	27
Conclusiones	40
Literatura Citada	49

Índice de figuras

- Figura 1. A) Campaña Metamorfosis I (63 estaciones). B) Campaña metamorfosis II (38 estaciones). Los puntos corresponden a las estaciones de muestreo de filosomas. La profundidad está dada en metros. _____ 15
- Figura 2. Diagrama de medidas que se consideran en la identificación de especies de larvas filosoma (Modificado de Goldstein et al. 2008). AC: Ancho del escudo cefálico. AT: Ancho del tórax. LA: Longitud abdominal. LC: Longitud del escudo cefálico. LT: Longitud total. _____ 18
- Figura 3. Porcentaje de abundancia relativa de las larvas filosoma de especies de langostas Achelata obtenidas en las campañas Metamorfosis I (noviembre de 2012) y Metamorfosis II (abril de 2013). _____ 30
- Figura 4. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo en dos categorías (intermedios y finales) de *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus* en las campañas oceanográficas Metamorfosis I (noviembre de 2012) y Metamorfosis II (abril de 2013). _____ 31
- Figura 5. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo en tres categorías (tempranos, intermedios y finales) de *Palinurellus gundlachi* y *Scyllarides aequinoctialis* en ambas campañas oceanográficas. _____ 32
- Figura 6. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo de acuerdo a tres categorías (tempranos, intermedios y finales) de *Justitia longimana* y *Parribacus antarcticus* de la Campaña Metamorfosis I. _____ 33
- Figura 7. Densidad de larvas filosoma de *Panulirus argus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II. _____ 41
- Figura 8. Densidad de larvas filosoma de *Panulirus guttatus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II. _____ 42
- Figura 9. Densidad de larvas filosoma de *Palinurellus gundlachi* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios

larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II. _____ 43

Figura 10 Densidad de larvas filosoma de *Justitia longimana* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo en la campaña Metamorfosis I. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. **A)** Densidad de estadios larvarios intermedios, **B)** Densidad de estadios larvarios finales. _____ 44

Figura 11. Densidad de larvas filosoma de *Parribacus antarcticus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo en la campaña Metamorfosis I. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. **A)** Densidad de estadios larvarios intermedios, **B)** Densidad de estadios larvarios finales. _____ 44

Figura 12. Densidad de larvas filosoma de *Scyllarides aequinoctialis* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I. _____ 45

Figura 13. Densidad de larvas filosoma de *Scyllarus chacei* número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña Metamorfosis II. _____ 46

Figura 14. Estadios de desarrollo de larvas filosoma de *Panulirus argus*. Los números romanos indican el estadio de desarrollo. _____ 47

Figura 15. Estadio XI de la larva filosoma de *Panulirus guttatus*. _____ 48

Resumen

Las familias pertenecientes al Infraorden Achelata poseen un tipo de larvas pelágicas de vida larga llamadas filosomas. Dichas larvas se clasifican en estadios de acuerdo al grado de desarrollo que presenten. La distribución de estas larvas estará determinada principalmente por las corrientes oceánicas, esto a pesar de que las filosomas son capaces de controlar su posición vertical en la columna de agua. En el presente trabajo se determinó cuáles especies de langosta del Infraorden Achelata se encuentran en forma larvaria (estadios intermedios y avanzados) en aguas oceánicas de las costas de Quintana Roo a partir de muestras de zooplancton tomadas en dos campañas oceanográficas realizadas en dos épocas distintas del año (otoño de 2012, y primavera de 2103). Se obtuvo un total de 1742 larvas filosoma en la primera campaña (otoño) y 857 en la segunda (primavera). Las filosomas correspondieron a un total de 8 especies siendo *Panulirus argus* la especie más abundante en las dos campañas. En la composición por estadios de desarrollo, hubo una mayor abundancia de estadios intermedios que de finales en la mayoría de las especies. La excepción fue *Palinurellus gundlachi* que mostró mayor abundancia de estadios finales. La frecuencia de aparición de distintos estadios de desarrollo y la mayor abundancia de filosomas de casi todas las especies en otoño podrían estar relacionadas con las épocas de reproducción de las poblaciones adultas de langostas, que suelen tener un pico reproductivo en primavera, y la duración larvaria, que en general es de 5 a 10 meses. Los valores de densidad de estadios avanzados son bajos relativos a los estadios intermedios, lo que puede ser resultado de la mortalidad larvaria y de la gran velocidad de la corriente de Yucatán, que dificultaría el proceso de retención larvaria pero podría aumentar el potencial de dispersión.

Introducción

Gran parte de los crustáceos decápodos se encuentran en ambientes acuáticos y casi el 90% vive en el mar o en aguas salobres adyacentes. La mayoría de ellos presentan un ciclo de vida complejo, en la que producen una larva pelágica que puede diferir totalmente en la morfología y hábitos de los juveniles y adultos (Anger 2001). Dentro de este tipo de decápodos se encuentran las langostas de las familias Palinuridae (langostas espinosas) y Scyllaridae (langostas zapateras), que constituyen el Infraorden Achelata (Chan 2010), y que son las únicas que poseen un tipo particular de larvas llamadas “filosomas”. Este término, que fue propuesto por Leach (1816), proviene de las palabras griegas *phyllon*- hoja y *soma*-cuerpo y hace referencia a su cuerpo dorso-ventralmente aplanado. Las filosomas se encuentran adaptadas a una vida larga en el océano y dentro de sus adaptaciones se encuentra su cuerpo virtualmente transparente que les confiere una ventaja para reducir la depredación (Booth *et al.* 2005), así como la presencia de largos y finos pereiópodos con numerosas setas natatorias soportadas por exópodos que le sirven tanto para nadar como para capturar y retener presas (McWilliam y Phillips 1997; Kittaka 1990). Las filosomas de diversas especies, tanto de esciláridos como palinúridos, utilizan organismos gelatinosos tales como medusas y taliáceos como alimento y medio de transporte, adhiriéndose a ellos mediante los dáctilos. Dicho comportamiento puede ser una estrategia de alimentación efectiva que le permite a la filosoma sobrevivir a las aguas oligotróficas del océano, así como conservar energía al no verse en la necesidad de nadar (Ates *et al.* 2007; O’ Rorke *et al.* 2015).

El crecimiento y la muda de la larva filosoma vienen acompañados del desarrollo progresivo de algunos apéndices y cambios funcionales. De acuerdo al grado de desarrollo y al tamaño, las larvas filosomas son agrupadas en diferentes estadios, entre los cuales pueden presentarse una o más mudas (“instars”) según la especie (Booth y Phillips 1994). El número de estadios dependerá del grado de diferenciación morfológica que presenten y de la duración de la etapa larvaria. Los

estadios tempranos de las filosomas son los que presentan mayor similitud morfológica entre diferentes especies, pero los cambios morfológicos en relación con el crecimiento son de gran utilidad para su identificación (Booth *et al.* 2005; Phillips y McWilliam, 2009). Una diferencia notable entre las dos familias es la ausencia del exópodo en el tercer maxilípodo de las langostas de la familia Scyllaridae y su presencia en las de la familia Palinuridae (Baisre 1994). Una vez que la filosoma se ha desarrollado por completo, esta se metamorfosea en una post-larva nectónica conocida como “nisto” en esciláridos o “puerulo” en el caso de los palinúridos (Sekiguchi *et al.* 2007).

La duración de la etapa larvaria varía según la especie, pero abarca de 4 a 22 meses en palinúridos y de 30 días a 9 meses en esciláridos (Phillips y Sastry 1980; Booth y Phillips 1994). Las especies con duraciones larvarias de muchos meses tienen el potencial de dispersarse a lo largo de grandes distancias por la circulación oceánica local y regional (Briones-Fourzán *et al.* 2008). Sin embargo, y a pesar de su escasa capacidad natatoria, las larvas filosoma pueden viajar a través de las corrientes marinas controlando su posición vertical en la columna de agua, lo que puede determinar su grado de dispersión. La migración vertical está determinada por factores tales como respuestas fototácticas, ya sean positivas o negativas, controladas por cambios en la luz relacionados con los fotoperiodos y la profundidad, y por cambios conductuales ontogenéticos de las larvas, lo que puede dar como resultado una estratificación de diferentes estadios larvarios en función de la profundidad (Butler *et al.* 2011). La migración vertical también está influenciada por condiciones hidrográficas tales como la capa de mezcla, en cuya superficie se pueden encontrar las filosomas (dependiendo de la especie) durante la noche, mientras que durante el día su ubicación más alta es en la base de la capa de mezcla (Minami *et al.* 2001). De esta manera la distribución vertical de las larvas es un factor importante no sólo para su dispersión, sino también para su retención (Booth *et al.* 2005). No obstante, el control que tienen las larvas sobre su dispersión es

parcial: las corrientes oceánicas juegan el rol principal en el destino final de la larva. De este modo, las corrientes oceánicas conectan unos parches de hábitat con otros, influyendo en la conectividad y el flujo de las larvas de un ambiente a otro (Snyder *et al.* 2014). Por ejemplo, en regiones como Sudáfrica, California, Australia, Nueva Zelanda, Japón, la costa oeste de Baja California, y el Gran Caribe existe evidencia de que giros, corrientes y contracorrientes oceánicas están implicados en el arrastre y la retención de larvas filosoma (Yeung y McGowan 1991, Chiswell y Booth 1999, Yoshimura *et al.* 1999, Dennis *et al.* 2001, Inoue y Sekiguchi 2001, Kough *et al.* 2013, Funes-Rodríguez *et al.* 2015).

La distribución geográfica y abundancia de cada especie varía ampliamente en función de diversos factores tales como la duración de la fase larvaria, las tasas de sobrevivencia de las larvas, su comportamiento y capacidad para nadar verticalmente y los procesos oceánicos (Booth y Phillips 1994; Booth *et al.* 2005). En la región del Caribe mexicano los estudios sobre distribución y abundancia de larvas filosoma son escasos (ver Briones-Fourzán *et al.* 1988; Olvera-Limas y Ordóñez-Alcalá 1988; Manzanilla-Domínguez y Gasca 2004, Canto-García 2016). En la región del gran Caribe se han reportado los adultos de 13 especies, cinco pertenecientes a la familia Palinuridae y ocho a la familia Scyllaridae (Lyons 1971; Holthuis 1991). De estas especies, la serie larvaria completa sólo se conoce para *Panulirus argus*, *Justitia longimana*, *Scyllarus americanus*, *S. depressus*, *S. chacei* y *S. planorbis* (Lewis 1955; Robertson 1968a, 1968b, 1969a, 1971, 1979; Goldstein *et al.* 2008). La serie larvaria se conoce parcialmente en el caso de *P. guttatus*, *P. laevicauda*, *Palinurellus gundlachi*, *Scyllarides aequinoctialis*, *S. nodifer*, y *Parribacus antarcticus* (Johnson 1960; Sims 1966; Robertson 1969b; Baisre y Ruiz de Quevedo 1982; Baisre y Alfonso 1994; Palero *et al.* 2014) mientras que en *Bathyarctus faxoni* se desconoce en su totalidad.

En el Caribe mexicano, la condición oceanográfica predominante es la corriente de Yucatán, que surge cuando la corriente del Caribe incide sobre la Península de Yucatán y vira hacia el norte para penetrar en el Golfo de México (Cetina *et al.* 2006; Muhling *et al.* 2013; Carrillo *et al.* 2015). Dicho sistema de corrientes presenta un grado de complejidad y dinámica dentro de un gran rango de escalas temporales y espaciales que tienen importantes implicaciones biológicas, con una tendencia de retención y la posibilidad de reclutamiento local en la zona sur y las zonas donde incide la corriente del Caribe, mientras que en la zona norte se espera que exista mayor advección y conectividad con el Golfo de México (Carrillo *et al.* 2015). Estas condiciones, sumadas a las adaptaciones de las larvas filosoma, influyen de distintas maneras en su dispersión, distribución, y abundancia a lo largo del Caribe mexicano.

Los procesos de dispersión y retención larvaria tienen importantes consecuencias para las pesquerías, en especial en las langostas espinosas que representan recursos pesqueros de gran importancia económica (Briones-Fourzán *et al.* 2008; Kough *et al.* 2013). Por ello, la comprensión de los procesos de reclutamiento larval que pudieran sostener fluctuaciones de poblaciones adultas e influir sobre la conectividad de las poblaciones requiere, entre otras cosas, de una extensa información sobre la distribución de las larvas (Saunders *et al.* 2012). Los pocos trabajos que abordan la abundancia y distribución de larvas filosoma en el Caribe mexicano reportan una gran escasez de larvas filosoma de estadios tardíos (p. ej. Briones-Fourzán *et al.* 1988; Olvera-Limas y Ordóñez-Alcalá 1988; Manzanilla-Domínguez y Gasca 2004, Manzanilla-Domínguez *et al.* (2005); Canto-García *et al.* 2016), por lo que ampliar la información sobre la distribución de larvas filosoma de estadios tardíos es de gran importancia para la región.

Justificación

Una de las preguntas centrales de la ecología marina es el grado de dispersión que tienen las larvas de organismos marinos en el océano y su efecto sobre las poblaciones benthicas. El estudio de la distribución y la abundancia de las larvas filosoma de estadios avanzados y su relación con procesos oceánicos permitirán revelar y comprender puntos críticos en la dinámica poblacional y la conectividad en la región del Caribe mexicano.

Objetivo general

Determinar cuáles especies de langosta del Infraorden Achelata se encuentran en forma larvaria en aguas oceánicas del mar Caribe frente a las costas de Quintana Roo y cómo se distribuyen las diferentes formas larvarias en dos temporadas del año.

Objetivos particulares

Identificar a nivel de especie y estadio las larvas filosoma tardías recolectadas durante las campañas Metamorfosis 1 (noviembre de 2012) y Metamorfosis 2 (abril de 2013).

Determinar la distribución de las larvas de las diferentes especies y estadios de desarrollo en función de su densidad.

Determinar si existe diferencia en la abundancia y riqueza de especies en las dos estaciones del año en las que se realizó el muestreo (otoño 2012 y primavera 2013).

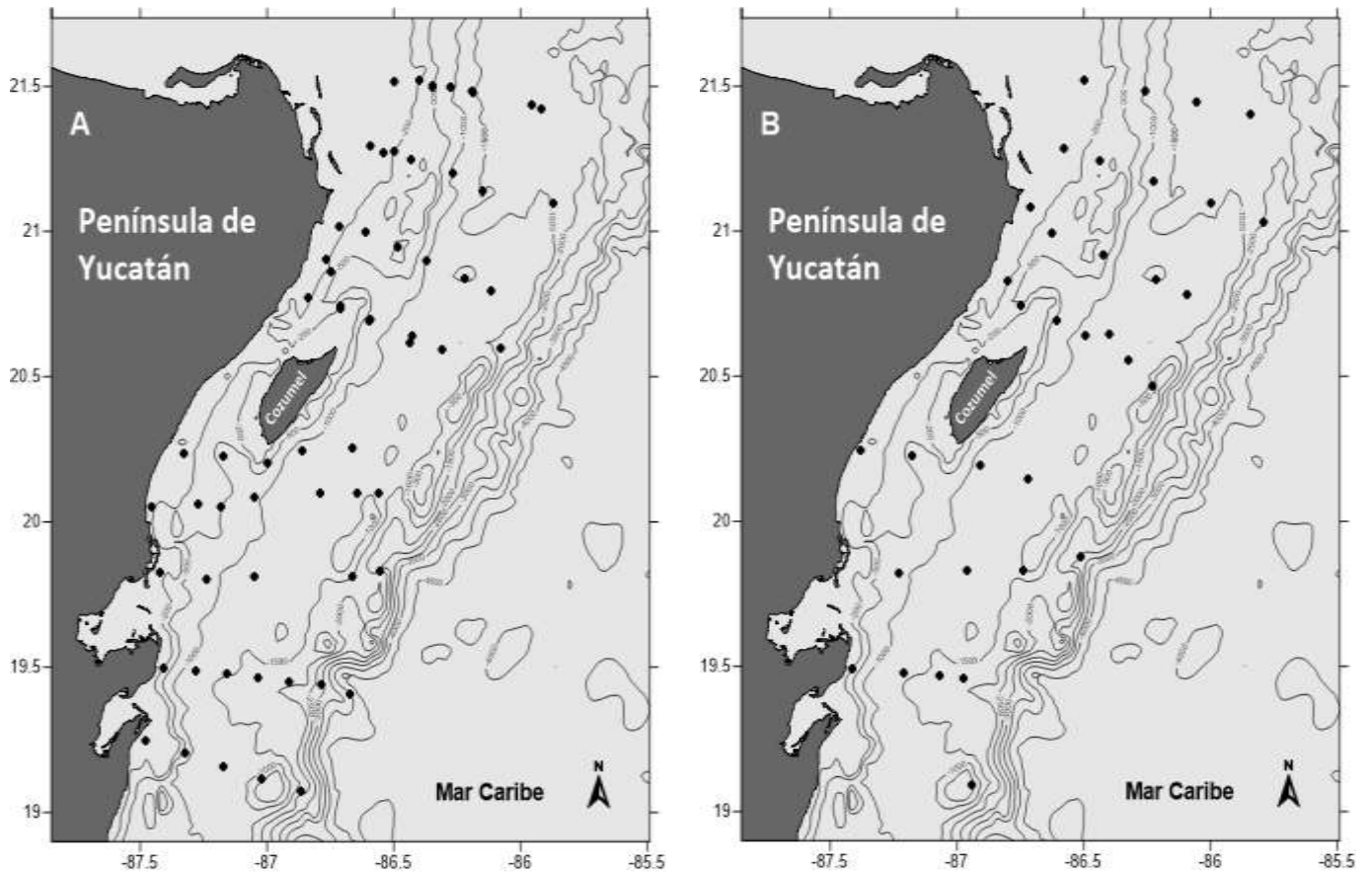


Figura 1. A) Campaña Metamorfosis I (63 estaciones). B) Campaña metamorfosis II (38 estaciones). Los puntos corresponden a las estaciones de muestreo de filosomas. La profundidad está dada en metros.

Materiales y Métodos

1) Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el cuadrante noroeste del mar Caribe frente a las costas del estado de Quintana Roo, entre Punta Herrero ($21^{\circ} 31.27' N$) al sur y la isla Contoy ($19^{\circ} 04.04' N$) al norte, hasta una distancia aproximada de 100 km de la costa. A lo largo de Quintana Roo, la plataforma continental es por lo general muy estrecha (<10 km; Carrillo *et al.* 2015) y la profundidad aumenta rápidamente a poca distancia de la costa, por lo que el área de estudio abarca principalmente aguas oceánicas. En esta región, la dinámica de las aguas es muy compleja. De

manera general, la corriente de Caimán, que fluye desde el Caribe en dirección E-W, llega aproximadamente perpendicular a la costa cerca de la porción sur del área del presente estudio, donde una parte vira hacia el norte y forma la corriente de Yucatán. La corriente de Yucatán fluye hacia el NE paralela a la costa y alcanza sus máximas velocidades (hasta 3 m s^{-1}) en el canal de Yucatán (Badan *et al.* 2005). Si bien la corriente de Yucatán es la característica oceanográfica dominante en el Caribe mexicano, su velocidad es modulada por el paso de remolinos y por la latitud a la que la corriente de Caimán incide en la costa de Quintana Roo (Cetina *et al.* 2006; Muhling *et al.* 2013; Carrillo *et al.* 2015).

2) *Muestreo*

Las filosomas se obtuvieron en numerosas estaciones de muestreo ubicadas a lo largo de transectos perpendiculares a la plataforma continental en la zona oceánica frente a Quintana Roo durante dos cruceros realizados en el B/O Justo Sierra: Metamorfosis I en noviembre de 2012 con nueve transectos y Metamorfosis II en abril de 2013 con siete transectos (Fig. 1). Las muestras se obtuvieron por medio de dos redes diferentes; una red de arrastre de media agua (“Tucker Trawl”) y una red de arrastre superficial (neuston). Ambas redes se arrastraron horizontalmente. Las dimensiones de la red de media agua eran 9 m^2 de abertura de boca, 12 m de longitud y abertura de malla de 10 mm en el cuerpo de la red y 1 mm en el copo. Esta red se arrastró por popa y operó entre 5 y 15 m de profundidad. Las dimensiones de la red superficial eran 1.5 m^2 de abertura de boca, 3 m de longitud y abertura de malla de 3 mm en el cuerpo de la red y 1 mm en el copo. Esta red se arrastró por estribor y operó entre la superficie del agua y 1 m de profundidad. En cada estación, ambas redes se arrastraron de manera simultánea a ~ 2.5 nudos en contra de la corriente durante ~ 30 min. La red de media agua llevaba adosado un CTD para obtener datos de temperatura,

salinidad y profundidad de la red durante cada arrastre. Todos los muestreos se hicieron en horas de la noche, cuando las larvas filosoma se encuentran más cerca de la superficie. En ambas campañas se obtuvieron, durante las horas del día, observaciones de la estructura hidrográfica (temperatura y salinidad) mediante estaciones con un CTD modelo SBE 911 plus y mediciones de dirección y velocidad de la corriente con un ADCP RDi instalado en el fondo del buque.

3) *Identificación de las larvas y determinación de su estadio de desarrollo*

Las filosomas se separaron durante las mismas campañas y se preservaron en alcohol al 80% para su posterior identificación. En el laboratorio, se identificaron hasta especie y se determinó su estadio de desarrollo con base en la siguiente literatura: *Panulirus argus*: Goldstein *et al.* (2008), *Panulirus laevicauda*: Baisre y Ruiz de Quevedo (1982), *Panulirus guttatus*: Baisre y Alfonso (1994), *Palinurellus gundlachi*: Sims (1966), *Scyllarus americanus*: Robertson (1968a), *Scyllarus chacei*: Robertson (1968b), *Scyllarus depressus*: Robertson (1971), *Scyllarus planorbis*: Robertson (1979), *Justitia longimana*: Robertson (1969a), *Scyllarides aequinoctialis* y *Scyllarides nodifer*: Robertson (1969b) y *Parribacus antarcticus*: Johnson (1971) y Palero *et al.* (2014).

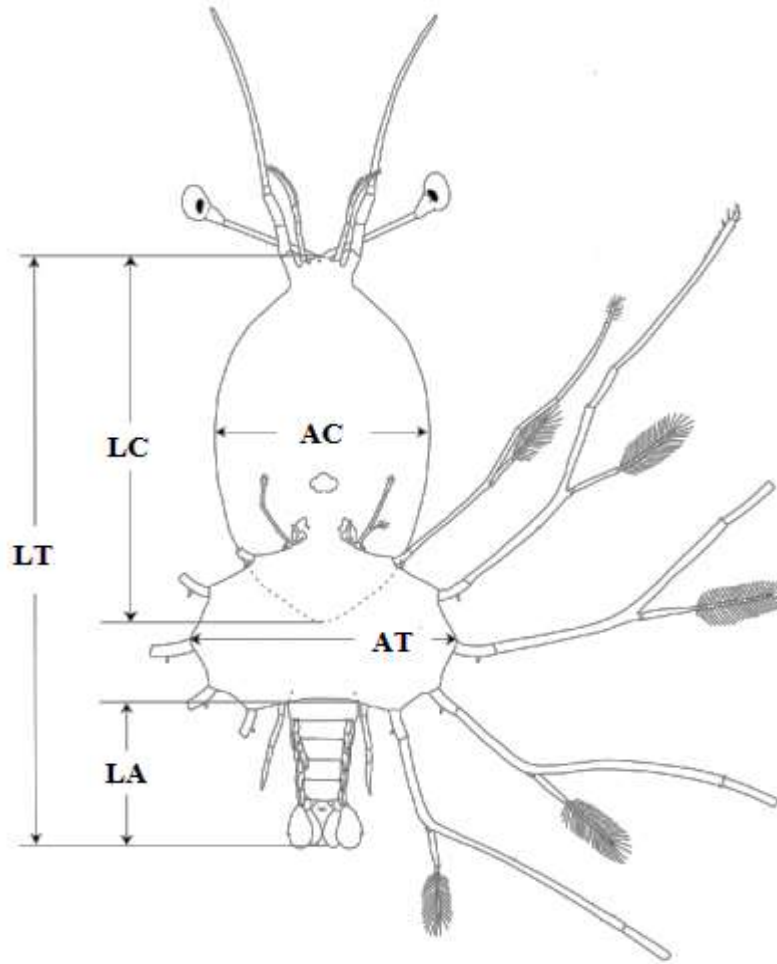


Figura 2. Diagrama de medidas que se consideran en la identificación de especies de larvas filósoma (Modificado de Goldstein *et al.* 2008). AC: Ancho del escudo cefálico. AT: Ancho del tórax. LA: Longitud abdominal. LC: Longitud del escudo cefálico. LT: Longitud total.

Para su correcta identificación y determinación de estadio, cada larva se midió individualmente bajo el microscopio usando papel milimétrico, excepto las larvas de más de 25 mm de longitud total, las cuales se midieron con un vernier digital. Las medidas morfológicas tomadas fueron (Fig. 2): longitud total (LT): del margen anterior del escudo cefálico en medio de los pedúnculos oculares al límite posterior del pleón; longitud del escudo cefálico (LC): del margen anterior entre los pedúnculos oculares al margen posterior del escudo cefálico; ancho del escudo

cefálico (AC): la parte más ancha del escudo cefálico; ancho del tórax (AT): la parte más ancha del tórax; longitud abdominal (LA): de la base del pleón al margen posterior del pleón; longitud del pedúnculo ocular (PO): de la base del pedúnculo ocular al margen de la base del ojo. En el caso de *P. gundlachi* se tomaron las medidas según Sims (1966).

Además de las medidas, se tomaron en cuenta las siguientes características para la identificación y asignación de estadio (modificado de Baisre y Alfonso 1994):

- A) La relación entre el largo y el ancho del escudo cefálico y el tórax.
- B) El grado de desarrollo de anténulas y antenas, las diferencias en segmentación, tamaño y forma, además de su relación en tamaño con los pedúnculos oculares.
- C) El grado de desarrollo y tamaño de los maxilípedos; tomando en cuenta la presencia y desarrollo de exópodos, setas y espinas.
- D) El número de pares de pereiópodos presentes, la presencia o ausencia de espinas coxales y de branquias, así como la segmentación.
- E) El desarrollo, segmentación y tamaño del abdomen.
- F) El crecimiento del telson y la diferenciación y desarrollo de pleópodos y urópodos.

Debido a que la capacidad natatoria de la larva filosoma se incrementa con el grado de desarrollo, lo que aumenta su capacidad para realizar migraciones verticales e influye en su transporte horizontal y por ende en su distribución, se agruparon los estadios de cada especie en tres categorías en función del desarrollo de los apéndices (Tabla 1; no se incluyó a *P. laevicauda* y a *S. chacei* debido al escaso número de individuos encontrados):

Estadios tempranos: Individuos sin apéndices bien desarrollados y con ausencia de exópodos. Todavía no están presentes todos los pereiópodos. Las anténulas son más largas o iguales

que las antenas. En el caso *P. gundlachi* se tomó en cuenta el desarrollo del escudo cefálico, que en estos estadios, alcanza apenas la mitad del cuerpo completo del individuo.

Estadios intermedios: Individuos que presentan exópodos sin setas en la mayoría de sus apéndices. Las antenas en algunos estadios ya superan el largo de las anténulas. El abdomen empieza a segmentarse o ya está segmentado, y ya se puede observar el desarrollo de los pleópodos y urópodos.

Estadios finales: Individuos que tienen bien desarrollado todos los apéndices con todos los exópodos y con presencia de setas. Ya están presentes y bien desarrollados todos los pereiópodos, las antenas ya superan el tamaño de las anténulas. El abdomen ya está segmentado, y los pleópodos y urópodos están completamente desarrollados. Las branquias se aprecian como un brote en forma de yema o ya se presentan totalmente desarrolladas.

Tabla 1. Clasificación de estadios larvarios de seis especies de langostas Achelata en tres categorías: tempranos, intermedios y finales.

Especie	Clasificación por Estadios		
	Tempranos	Intermedios	Finales
<i>Panulirus argus</i>	I, II, III	IV, V, VI, VII, VIII	IX, X
<i>Panulirus guttatus</i>	I, II, III	IV, V, VI, VII, VIII	IX, X, XI
<i>Palinurellus gundlachi</i>	I, II, III, IV, V	VI, VII, VIII,	IX, X, XI, XII
<i>Justitia longimana</i>	I, II, III, IV	V, VI, VII, VIII	IX, X
<i>Parribacus antarcticus</i>	I, II, III, IV, V	VI, VII, VIII	IX, X, XI ...
<i>Scyllarides aequinoctialis</i>	I, II, III, IV, V	VI, VII, VIII, IX	X, XI

Una vez identificadas las larvas, la densidad de cada especie se estimó como No. de individuos 1000 m³ de agua filtrada. Es importante resaltar que para las estimaciones de densidad únicamente se tomaron en cuenta los organismos capturados con la red de media agua (Tucker), debido a que la red de neuston en diversas ocasiones iba sumergida solo parcialmente, lo que afecta las estimaciones del volumen filtrado. El volumen filtrado en cada estación se estimó a partir del área de la boca de la red, la distancia de arrastre, el tiempo que duró el lance y la velocidad del buque al momento de los arrastres. Posteriormente, se utilizó la siguiente fórmula para obtener la densidad en larvas en número de individuos por 1000 m³

$$D = \frac{N(1000)}{V}$$

Donde:

D = Densidad (individuos por 1000 m³)

N = Número de individuos por estación

V = Volumen filtrado en cada arrastre

Resultados

Abundancia de especies y composición de estadios de desarrollo

En la campaña Metamorfosis I se muestrearon 55 estaciones con la red de media agua y se obtuvieron filosomas en 53, mientras que con la red de neuston se muestreó en 63 estaciones y se obtuvieron filosomas en 25. En total, se obtuvieron 1742 larvas filosoma en ambas redes, de las cuales 1715 fueron identificadas hasta especie y se les determinó el estadio de desarrollo. El resto se identificó solo hasta género debido al mal estado en el que se estaban. En total, se encontraron filosomas de ocho especies; cinco de la familia Palinuridae (*Panulirus argus*, *Panulirus guttatus*,

Panulirus laevicauda, *Palinurellus gundlachi* y *Justitia longimana*) y tres de la familia Scyllaridae (*Scyllarides aequinoctialis*, *Parribacus antarcticus* y *Scyllarus chacei*). La especie más abundante fue *P. argus* con un porcentaje de abundancia relativa del 61.2%, seguida por *P. guttatus* con 29.0%. Las especies *P. antarcticus*, *P. gundlachi*, *J. longimana* y *S. aequinoctialis* se encontraron de manera frecuente, pero presentaron porcentajes de abundancia relativa bajos (3.0%, 2.7%, 2.2% y 1.9 %, respectivamente). Las especies *P. laevicauda* y *S. chacei* se consideran raras, ya que en todas las estaciones analizadas sólo se encontró un individuo de cada una de estas especies; presentando ambas un porcentaje de abundancia relativa del 0.9% (Fig. 3).

En la campaña Metamorfosis II, realizada en abril de 2013, se muestreó en 34 estaciones con la red Tucker y en 40 estaciones con la red de neuston, y se obtuvieron filosomas en 29 y 12 estaciones, respectivamente. Se capturó un total de 857 larvas filosoma con ambas redes, de las cuales 849 se identificaron a nivel especie y estadio de desarrollo, mientras que el resto de filosomas se identificaron a nivel género o familia por su mal estado. Se encontró un total de siete especies; cinco de la familia Palinuridae: *P. argus*, *P. guttatus*, *P. laevicauda*, *P. gundlachi* y *J. longimana*; y dos de la familia Scyllaridae: *S. aequinoctialis* y *S. chacei*. La especie más abundante fue *P. argus* con un porcentaje de abundancia relativa de 78.0%, la segunda especie más abundante fue *P. guttatus* con una abundancia relativa del 8.1%, seguida de *P. gundlachi* con 7.2%. *Scyllarus chacei* y *Scyllarides aequinoctialis* se mostraron de manera frecuente, pero con abundancias relativas bajas: 3.8% y 2.6%, respectivamente. Únicamente se colectaron dos individuos de *P. laevicauda*, dando una abundancia relativa de 0.2%, mientras que para *J. longimana* el porcentaje fue 0.1% ya que solo se halló un individuo (Fig. 3).

En la campaña Metamorfosis I solo se encontraron algunos estadios larvarios tempranos en tres especies (*P. gundlachi*, *P. antarcticus* y *S. aequinoctialis*), representando un porcentaje

reducido del total de larvas de estas especies (Fig. 5 y 6). Cinco especies, *P. argus*, *P. guttatus* (Fig. 4), *S. aequinoctialis* (Fig. 5), *J. longimana*, *P. antarcticus* (Fig. 6), presentaron una mayor abundancia relativa de estadios intermedios que de estadios finales. En cambio, en *P. gundlachi* hubo una mayor abundancia de estadios finales (78.3%) que intermedios (19.6%) (Fig. 5). *P. laevicauda* presentó solo un individuo en un estadio que no ha sido descrito, pero que por sus características podría tratarse del estadio IX. En el caso de *S. chacei*, la única larva recolectada se trataba de un estadio VII, que constituye el último estadio larvario de esta especie.

En la campaña Metamorfosis II, únicamente en el caso de *P. gundlachi* se encontraron estadios tempranos, con un porcentaje del 23.0% del total de larvas de esta especie, mayor al porcentaje de estadios intermedios (19.7%) pero menor al de estadios finales (57.4%) (Fig. 5). *P. argus*, *P. guttatus* y *S. aequinoctialis* presentaron mayores porcentajes de estadios intermedios que de finales (Fig. 4 y 5). En cambio, todos los individuos de *S. chacei* capturados se encontraban en estadios finales. Los dos individuos de *P. laevicauda* se hallaban en el estadio X, mientras que el único individuo hallado de *J. longimana* era un estadio V. No se encontraron individuos de *P. antarcticus*.

Distribución espacial y densidad por especie y estadio de desarrollo

Panulirus argus

Estadios intermedios: En la campaña Metamorfosis I, los valores más altos de densidad larval de los estadios intermedios de *P. argus* se obtuvieron en las estaciones ubicadas al sur de la isla de Cozumel; la estación con mayor densidad de estos estadios (2.55 ind/1000m³) se encontró en la zona sur del área de estudio y a 32 km de la costa entre bahía de la Ascensión y bahía Espíritu Santo (Fig. 7A). La mayor parte de las estaciones que se ubicaron al norte de la isla de Cozumel presentaron densidades bajas (0.1-1.0 ind/1000m³). Sólo en 6 de las 55 estaciones no hubo captura.

En la campaña Metamorfosis II, hubo tres estaciones con densidades relativamente altas (4.0 a 7.0 ind/1000m³) de larvas de *P. argus* en estadios intermedios (Fig. 7B). Dos de estas estaciones se ubicaron en la parte norte del área de estudio, al este de Isla Mujeres; una de ellas, con una densidad de 6.98 ind/1000m³, se encontraba a una distancia de 38 km de la costa continental, mientras que la otra, con una densidad de 4.72 ind/1000m³ se encontraba a 69 km de dicha costa. La tercera estación se ubicó en la zona sur del área de estudio, a una distancia de 103 km de la costa y con una densidad de 6.42 ind/1000m³. En 10 de las 33 estaciones no hubo captura de estadios intermedios de *P. argus*.

Estadios finales: Con respecto a las filosomas en estadios finales de esta misma especie (Fig.7C), la estación que presentó la mayor densidad en la campaña Metamorfosis I (1.21 ind/1000m³) se ubicó a 16 km de la costa. En 7 de 55 estaciones no hubo captura de larvas tardías y el resto de las estaciones presentaron densidades bajas (0.1 a 1.0 ind/1000m³). En la campaña Metamorfosis II,, los estadios larvarios finales de *P. argus* (Fig. 7D) mostraron densidades menores que los intermedios. La estación con la mayor densidad de estadios finales (2.32 ind/1000m³) también presentó densidades altas de estadios intermedios, correspondiendo a la que se ubicó a 103 km de la costa. En la zona norte, la estación con mayor densidad de estadios finales (1.42 ind/1000m³) fue también una de las que presentó densidades altas de estadios intermedios, ubicada a 69 km de la costa continental. El resto de estaciones presentó densidades de estadios finales bajas (0.1 a 1.0 ind/1000m³). En 13 de 33 estaciones no se colectaron individuos de estadios finales.

Panulirus guttatus

En la campaña Metamorfosis I, *P. guttatus* mostró la misma densidad larval tanto de estadios intermedios (Fig. 8A) como finales (Fig. 8C), y no mostró un patrón claro en cuanto a su distribución a lo largo del área de estudio. En ambos casos, en todas las estaciones de muestreo donde hubo larvas de esta especie los valores de densidad fueron de 0.1 a 1.0 ind/1000m³. Del total de 55 estaciones muestreadas, no se encontraron larvas de *P. guttatus* en estadios intermedios en 11 y en estadios finales en 20. En la campaña Metamorfosis II, los estadios intermedios de *P. guttatus* mostraron valores de densidad de 0.1-1.0 ind/1000m³ en todas las estaciones donde se encontraron (Fig. 8B). En 16 estaciones de 33 no se colectaron individuos. En cuanto a los estadios finales (Fig. 8D), la mayor parte de las estaciones donde aparecieron se encontraban en la zona norte, las densidades en todos los casos fueron de 0.1-1.0 ind/1000m³. Sólo se capturaron larvas de estadios finales en 9 de 33 estaciones.

Palinurellus gundlachi

Tanto los estadios intermedios (Fig. 9A) como los estadios finales (Fig. 9C) de *P. gundlachi* presentaron densidades dentro del rango de 0.1-1.0 ind/1000m³ en la campaña Metamorfosis I. En la campaña Metamorfosis II, las estaciones donde se colectaron larvas de estadios intermedios (Fig. 9B) presentaron densidades bajas (0.1-1.0 ind/1000m³). En una estación ubicada a 60 km de la costa del continente, al este de Isla Mujeres, se obtuvo la mayor densidad (1.18 ind/1000m³) de larvas en estadios finales (Fig. 9D), pero en todas las demás estaciones donde se obtuvieron estas larvas la densidad se encontró en el rango de 0.1 a 1.0 ind/1000m³. En ninguno de los casos se aprecia un patrón claro de distribución.

Otras especies

Las otras tres especies cuyas larvas se recolectaron en la campaña Metamorfosis I: *J. longimana* (Fig. 10A y 10B), *P. antarcticus* (Fig. 11A y 11B), *S. aequinoctialis* (Fig. 12A y 12C), presentaron valores de densidad bajos (0.1-1.0 ind/1000m³) en todas las estaciones donde se encontraron, así como en ambas categorías de estadio de desarrollo (intermedios y finales) sin apreciarse ningún patrón de distribución definido. En Metamorfosis II no se encontró ningún individuo de *P. antarcticus* y solo se encontró una filosoma de *J. longimana* en estadio intermedio, por lo que no se hizo el mapa de distribución. En cuanto a *S. aequinoctialis*, la densidad de estadios intermedios fue de 0.1 a 1.0 ind/1000m³ en todas las estaciones (Fig. 12B), siete de las cuales se encontraban en la zona norte y tres en la zona sur del área de estudio, mientras que en el resto de estaciones no hubo colecta de larvas de esta especie. Algunos estadios finales de esta especie se encontraron en la red de neuston, por lo que su densidad no pudo ser estimada.

De la especie *S. chacei* en ambas campañas oceanográficas se encontraron individuos en los estadios finales de desarrollo. En la primera campaña solo se encontró un individuo por lo que no se hizo su mapa de distribución. En cambio, en la campaña Metamorfosis II se obtuvieron individuos de dicha especie en 13 estaciones de un total de 33. La estación que presentó la mayor densidad de estas larvas (2.12 ind/1000m³) se localiza al norte de la isla Cozumel, a 18 km al este de la costa. Las otras 12, ubicadas principalmente en la zona norte, presentaron densidades más bajas (de 0.1 a 1.0 ind/1000m³) (Fig. 13).

Discusión

En el presente trabajo se examinó la abundancia de filosomas de langostas Achelata recolectadas en dos campañas oceanográficas realizadas en diferentes épocas del año (otoño y primavera), así como la composición por estadios y su distribución espacial en aguas oceánicas del Mar Caribe frente a las costas de Quintana Roo. En total se encontraron ocho especies, cinco pertenecientes a la familia Palinuridae y tres a la familia Scyllaridae. De estas, la especie que presentó mayor abundancia de filosomas fue *P. argus*, resultado que es consistente con todas las investigaciones anteriores realizadas en aguas del Caribe mexicano y sur del Golfo de México. Además de *P. argus*, Olvera-Limas y Ordoñez-Alcalá (1988) reportaron larvas filosoma de *Scyllarus americanus*, especie que no fue encontrada en la presente investigación, y Briones-Fourzán *et al.* (1988) encontraron algunas larvas identificadas plenamente como *Justitia longimana*, *Palinurellus gundlachi*, y *Parribacus antarcticus*, y otras identificadas tentativamente como *Scyllarus chacei* y *Panulirus guttatus*. Más adelante Manzanilla-Domínguez y Gasca (2004) identificaron larvas de *J. longimana*, y Manzanilla-Domínguez *et al.* (2005) de *Scyllarides aequinoctialis* y *Palinurellus gundlachi* alrededor de banco Chinchorro. En el presente estudio, además de *P. argus*, también se obtuvieron filosomas de cuatro especies más de palinúridos: *P. guttatus*, *P. laevicauda*, *J. longimana*, *P. gundlachi*; y tres de la familia Scyllaridae: *S. aequinoctialis*, *P. antarcticus*, *S. chacei*. Estos resultados son similares a los obtenidos en un estudio más reciente en el cual, en dos campañas oceanográficas, se reportaron filosomas de un total de seis especies, cuatro de la familia Palinuridae: *P. argus*, *P. guttatus*, *J. longimana*, *P. gundlachi*; y dos de la familia Scyllaridae: *S. aequinoctialis* y *P. antarcticus* (Canto-García *et al.* 2016). Sin embargo, cabe señalar que en las capturas obtenidas en el presente trabajo se registraron filosomas de dos especies cuyas larvas no habían sido encontradas anteriormente en las aguas de Quintana Roo. La primera de ellas es *P. laevicauda*, de la cual se encontraron tres individuos, dos de ellos en estadios

IX y X y otro con características que lo ubican en el estadio IX de desarrollo, tomando en cuenta la clasificación de Baisre y Quevedo (1982), ya que dicho estadio no había sido encontrado en investigaciones anteriores. La segunda especie es *S. chacei*, que tampoco había sido reportada en la región, aunque Briones-Fourzán *et al.* (1988) obtuvieron algunas filosomas que identificaron tentativamente como *S. chacei*, y Canto-García (2015) obtuvo individuos del género *Scyllarus* que no pudieron ser identificados hasta especie debido al mal estado en el que se encontraban.

Las investigaciones anteriores llevadas a cabo en la misma región reportan una mayor abundancia de estadios tempranos que intermedios o avanzados, lo cual refleja el tipo de redes que se utilizaron en dichos trabajos, tales como redes tipo bongo de 61 cm de diámetro con malla de 330 micras (Olvera-Limas y Ordoñez-Alcalá 1998; Manzanilla-Domínguez y Gasca 2004) o 500 micras (Briones-Fourzán *et al.* 1988), o bien redes tipo Mocness de 1 m² (y solo ocasionalmente de 10 m²) de abertura de boca con malla de 505 micras (Canto-García *et al.* 2016). En cambio, en el presente estudio la mayoría de filosomas capturadas se encontraban en estadios intermedios y finales, presentándose una escasez de estadios tempranos, debido a las dimensiones de la red utilizada (9m² de área y luz de malla de 10 mm), misma que fue diseñada para obtener principalmente filosomas de *P. argus* en estadios avanzados.

Por otra parte, la composición por estadios presentó un patrón similar en la mayoría de las especies, con una mayor abundancia de estadios intermedios que de estadios finales. Este patrón se presentó en ambas campañas oceanográficas y es consistente con resultados obtenidos para otras especies de palinúridos y esciláridos (Yeung y McGowan 1991; Inoue *et al.* 2004). Esta tendencia refleja las altas tasas de mortalidad que se presentan en la etapa larvaria, por lo que las abundancias de las larvas van disminuyendo conforme avanza el tiempo de desarrollo, encontrándose mayores abundancias de larvas en estadios más jóvenes (Jackson y Strathman 1981). Se han hecho

estimaciones del porcentaje de mortalidad larvaria para algunas langostas Achelata. Estos porcentajes son de 97.3% para *Panulirus interruptus* (Johnson 1960), 98% para *Jasus edwardsii* (Lazarus 1967) y 99.6% para *J. lalandii* (Lesser 1978). Lo anterior muestra una tendencia que apunta a encontrar mayor abundancia de larvas en estadios tempranos que avanzados, como lo demuestran los resultados de composición por estadios. No obstante *S. chacei* presentó únicamente larvas en estadio final; lo que podría deberse simplemente a que el tamaño de los estadios tempranos e intermedios es menor al tamaño de luz de malla utilizado, por lo que no habrían sido capturados. En el caso de *P. gundlachi* se obtuvo un mayor número de filosomas en estadios finales que avanzados en ambas épocas de muestreo, lo que podría ser causa de su época reproductiva. Sims (1963) sugirió épocas de desove para *P. gundlachi* entre verano y comienzos de otoño debido a que encontró larvas del primer estadio en junio, agosto y octubre, además de registrar estadios avanzados tanto en primavera como en verano. En este sentido, en las dos campañas realizadas en la presente investigación (otoño y primavera) se encontraron estadios tempranos, intermedios y finales de *P. gundlachi*; no obstante, debido a la escasez de filosomas de esta especie no se pueden hacer más que generalizaciones en cuanto a su época reproductiva. Asimismo, la frecuencia de aparición de diversos estadios de esta especie se puede explicar por su largo periodo larval, el cual se ha estimado en 10 meses (Sims 1963).

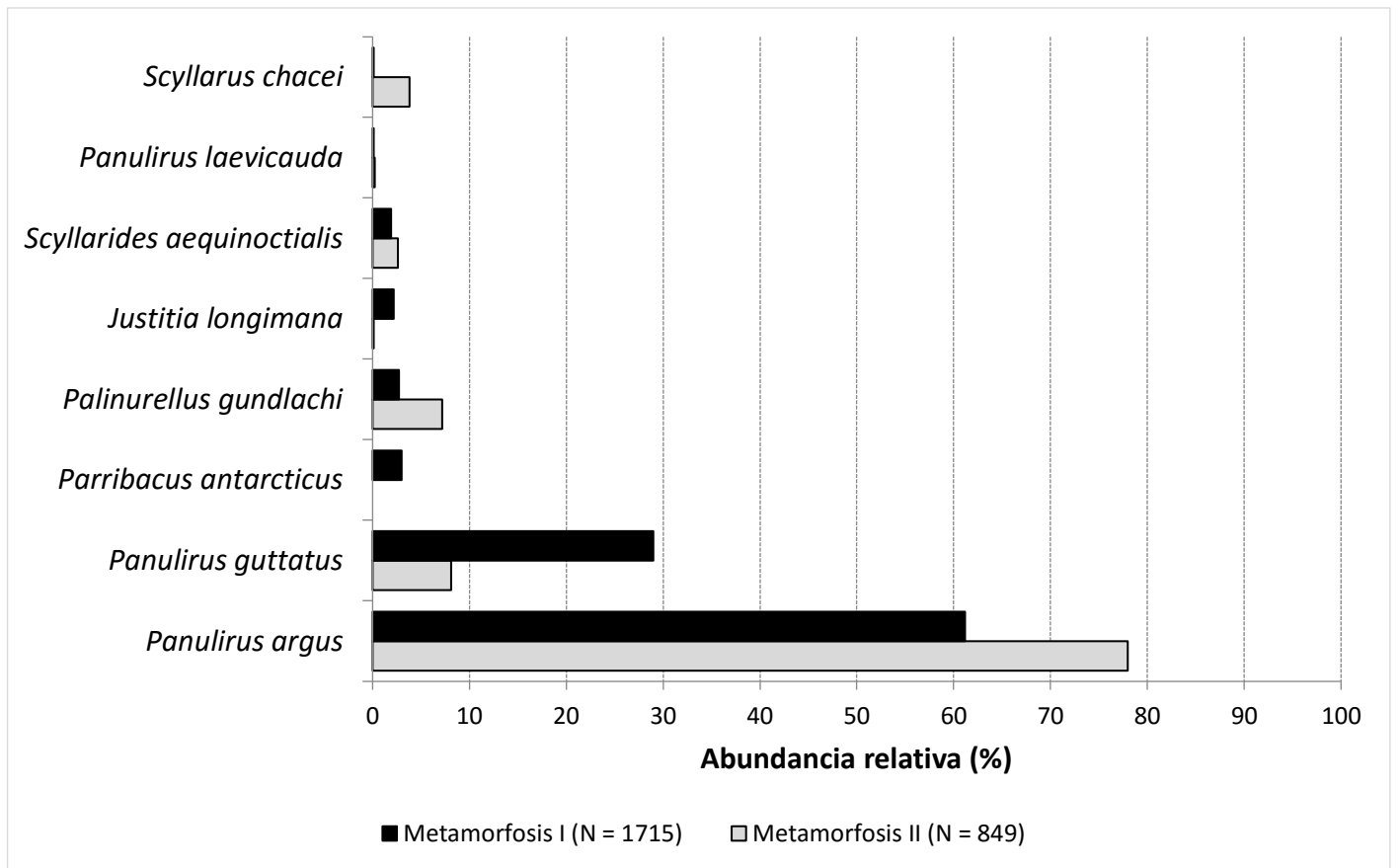


Figura 3. Porcentaje de abundancia relativa de las larvas filosoma de especies de langostas Achelata obtenidas en las campañas Metamorfosis I (noviembre de 2012) y Metamorfosis II (abril de 2013).

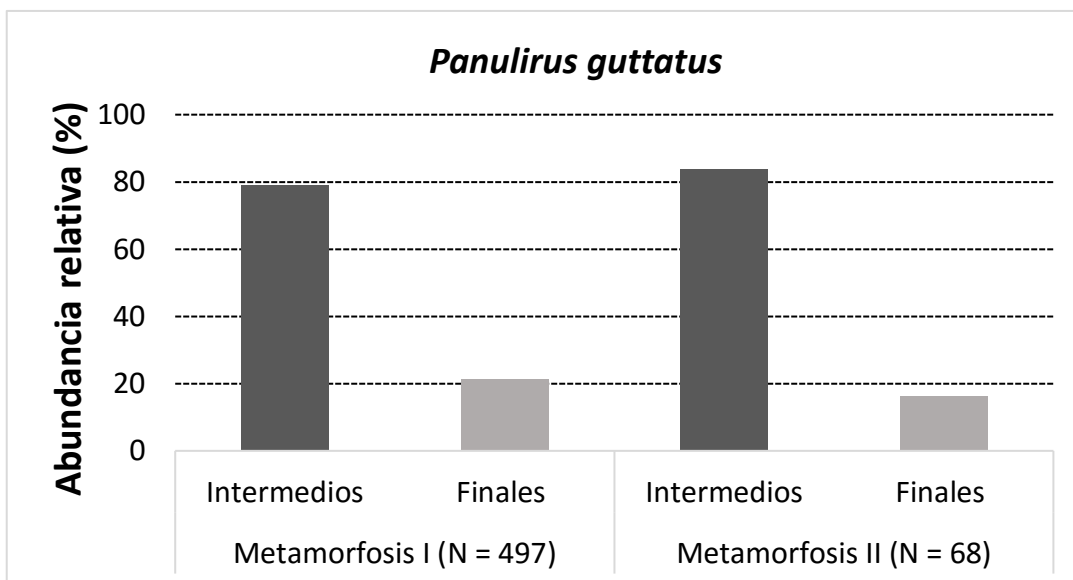
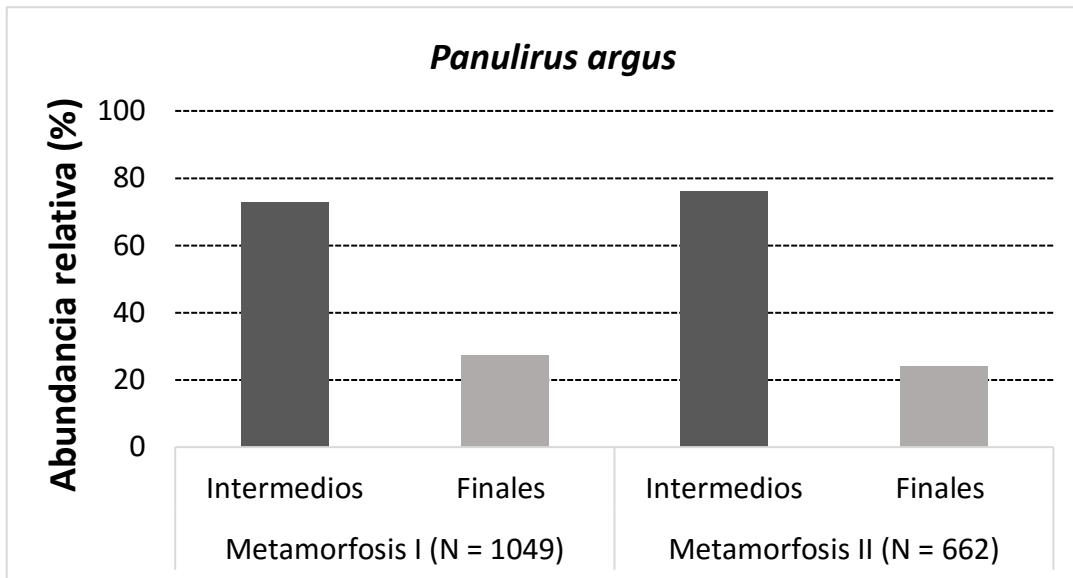


Figura 4. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo en dos categorías (intermedios y finales) de *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus* en las campañas oceanográficas Metamorfosis I (noviembre de 2012) y Metamorfosis II (abril de 2013).

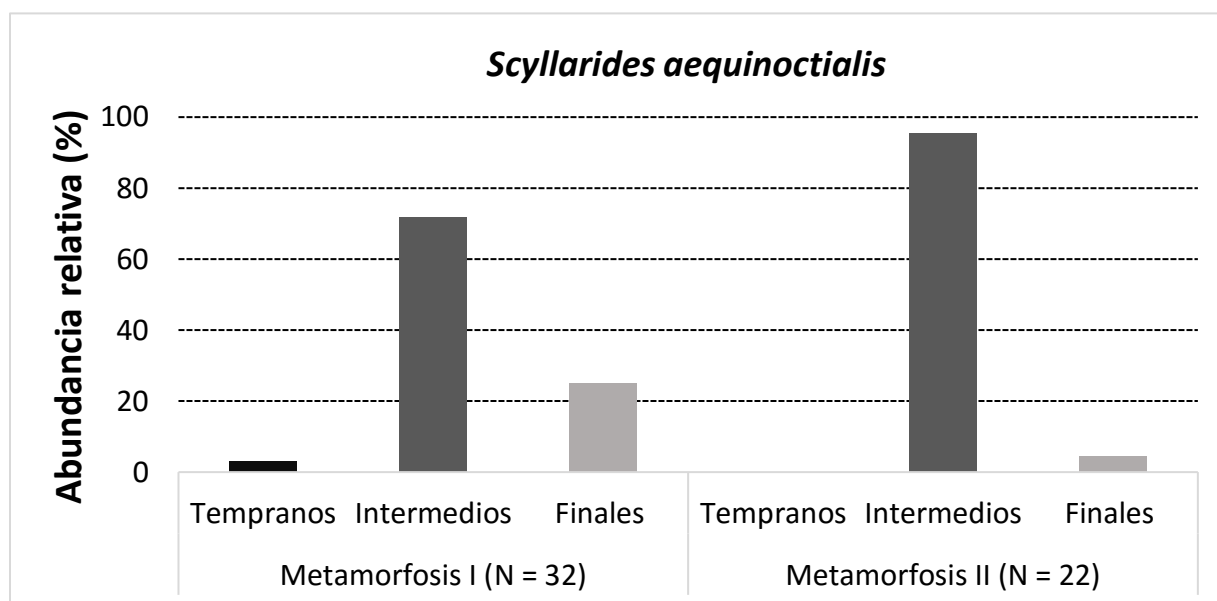
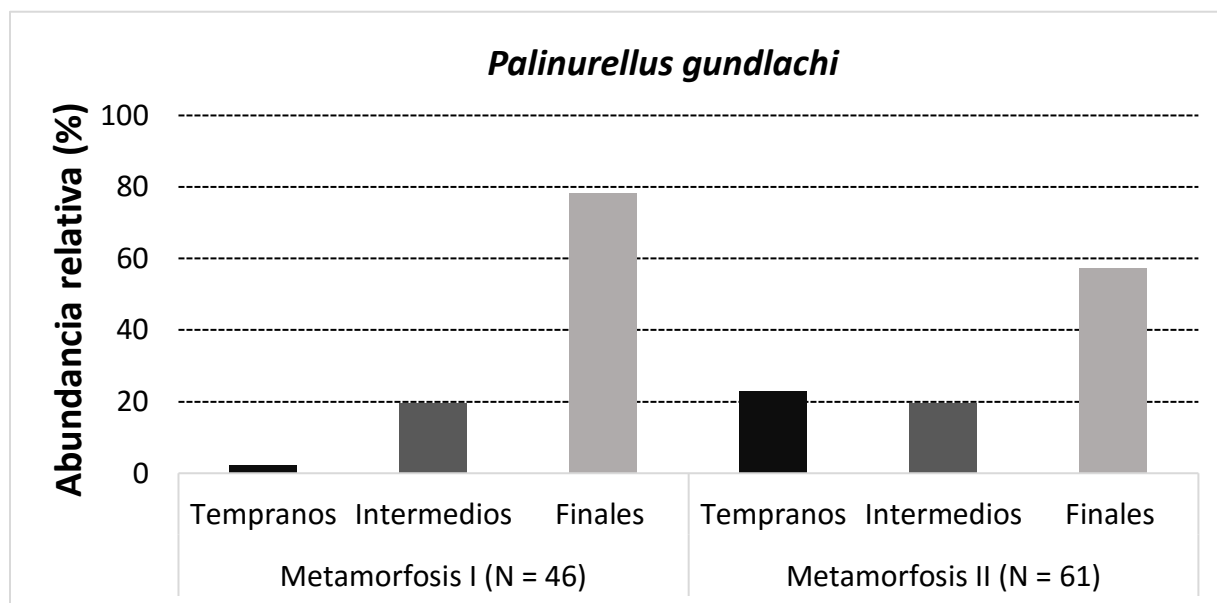


Figura 5. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo en tres categorías (tempranos, intermedios y finales) de *Palinurellus gundlachi* y *Scyllarides aequinoctialis* en ambas campañas oceanográficas.

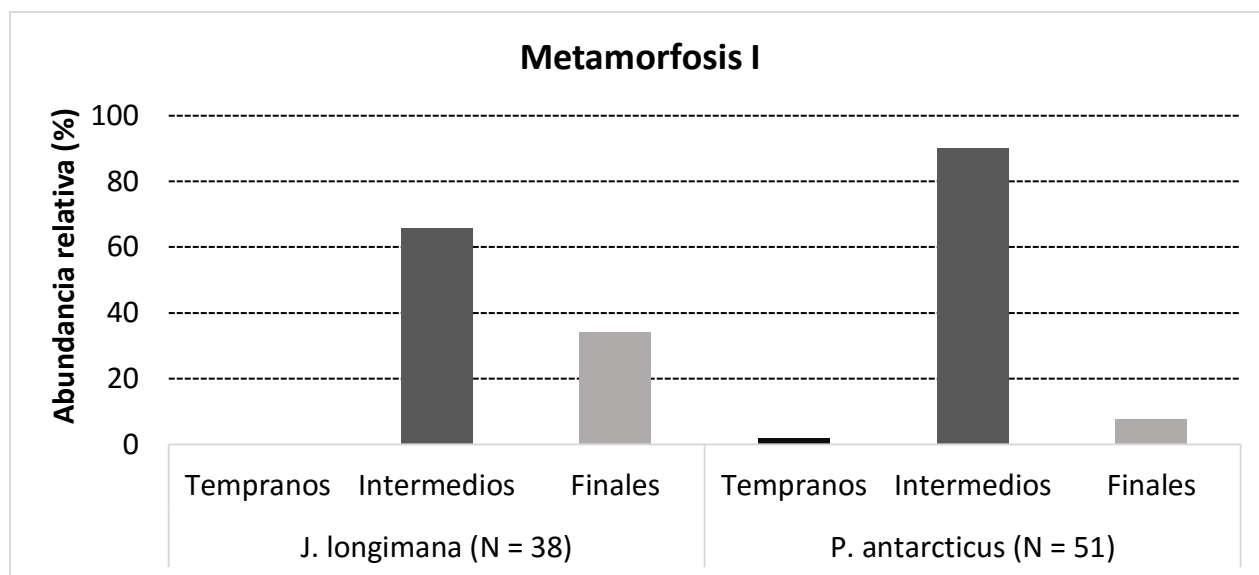


Figura 6. Porcentaje de abundancia relativa de larvas filosoma por estadios de desarrollo de acuerdo a tres categorías (tempranos, intermedios y finales) de *Justitia longimana* y *Parribacis antarcticus* de la Campaña Metamorfosis I

En lo que respecta a las abundancias relativas de las especies, *P. argus* fue la más abundante en ambas estaciones del año (61.2% en otoño y 78.0% en primavera). Estos valores podrían reflejar la abundancia que presentan los adultos de esta especie a lo largo de su amplio rango de distribución en el Atlántico occidental, que abarca de Carolina del Norte (E.U.A.) al noreste de Brasil y todas las Indias Occidentales, las Bahamas y Bermuda (Briones *et al.* 1997; Briones-Fourzán *et al.* 2008). Por otra parte, la causa de que no se haya observado un cambio temporal de abundancias entre épocas puede deberse a que esta especie se reproduce durante todo el año, presentando distintos picos reproductivos dependiendo de la región. Por ejemplo, en las zonas más al norte donde se distribuye (Florida, Bahamas y Bermuda) se ha encontrado que existe desove estacional con picos en primavera y a comienzos de verano, aunque en Bahamas existe un pico reproductivo en otoño. En Cuba, los picos en actividad reproductora ocurren entre marzo y mayo, mientras que en Quintana Roo los picos se presentan dos veces al año, uno en la estación de primavera (marzo-mayo) y otro a finales de verano (agosto-octubre) (Acosta *et al.* 1997; Briones *et al.* 1997). Esta variedad de pulsos reproductivos a lo largo del año podría también explicar la frecuencia de aparición de

diferentes estadios de desarrollo larval, tanto intermedios (del IV al VIII) como finales (IX y X), de esta especie en ambas campañas (Fig. 14). La frecuencia de diferentes estadios de desarrollo permite un asentamiento de postlarvas durante todo el año a lo largo del rango de distribución de la especie. Existe evidencia de este asentamiento anual para las regiones de Quintana Roo, Cuba, Bahamas y Florida (Briones-Fourzán 1994; Acosta *et al.* 1997; Eggleston *et al.* 1998; Cruz 1999; Briones-Fourzán *et al.* 2008).

La segunda especie más abundante en las dos estaciones del año fue *P. guttatus*, lo que coincide parcialmente con los resultados de Canto-García *et al.* (2016), quienes también reportaron a esta especie como la segunda más abundante en su muestreo de invierno, y la tercera más abundante en su muestreo de primavera. En el presente estudio, los porcentajes obtenidos para otoño y primavera fueron de 29.0% y 8.1%, respectivamente. Los adultos de esta especie se encuentran distribuidos a través de todo el Caribe, las Bahamas y Bermuda. Al igual que *P. argus*, *P. guttatus* tiene la capacidad de producir huevecillos a lo largo del año, presentando épocas prolongadas de desove (Negrete-Soto *et al.* 2002); además, dependiendo del tamaño, una hembra puede llegar a presentar de 2-3 desoves al año (Chitty 1973; Sharp *et al.* 1997; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz 1999). Esta capacidad de reproducción y su amplio rango de distribución podrían explicar la abundante presencia de las larvas de *P. guttatus* a lo largo del área de estudio, además de la frecuencia de aparición de diferentes estadios de desarrollo que permite que exista un asentamiento de puerulos a lo largo del año (Briones-Fourzán y McWilliam 1997; Sharp *et al.* 1997).

La diferencia en la abundancia relativa de filosomas de *P. guttatus* entre otoño y primavera podría deberse a fluctuaciones en el ciclo reproductivo de las distintas poblaciones que se encuentran en su rango de distribución. En este sentido, Canto-García *et al.* (2016) reportaron a las

larvas filosoma de *P. guttatus* como la tercera especie más abundante en su muestreo de primavera, con un mayor número de estadios tempranos; sugiriendo que la época de desove más alta en el Caribe mexicano ocurre en primavera, lo que coincide con lo descrito por Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz (1999) y Negrete-Soto *et al.* (2002), quienes encontraron mayores porcentajes de hembras ovígeras en primavera. Igualmente, la reproducción de *P. guttatus* ocurre entre marzo y junio en Florida (Sharp *et al.* 1997) y en el caso de poblaciones al este del área de estudio, como Martinica, el pico reproductivo también ocurre en primavera, abarcando de marzo a julio (Farrugio 1976). De este modo, si se toma en cuenta la duración de la etapa larvaria que presentan las langostas del género *Panulirus*, de 4 a 14 meses en promedio (Phillips *et al.* 2006), las altas abundancias de filosomas de *P. guttatus* en el muestreo de otoño en comparación con primavera podrían ser producto del pico principal de desove que ocurrió en primavera.

Cabe señalar que en investigaciones anteriores no habían sido reportadas larvas de *P. guttatus* en la región del Caribe mexicano (Olvera-Limas y Ordoñez-Alcalá 1998; Manzanilla-Domínguez y Gasca 2004), aunque Briones-Fourzán *et al.* (1988) encontraron larvas que asignaron tentativamente a *P. guttatus* porque no parecían corresponder del todo a *P. argus*. Esto se debe a la gran similitud de los primeros estadios larvarios de esta especie (que fueron los más abundantes en los trabajos arriba mencionados) con los de *P. argus* y *P. laevicauda*. No obstante, las diferencias entre especies son más notorias en estadios avanzados (Baisre y Alfonso 1994). Baisre y Alfonso (1994) solo describieron los estadios VI al X de *P. guttatus* pero recientemente Canto-García *et al.* (2016) identificaron y describieron los estadios del I al V utilizando técnicas moleculares. Cabe resaltar que en las capturas de la presente investigación se obtuvieron filosomas de *P. guttatus* que por su LT y la presencia de branquias totalmente desarrolladas corresponderían al estadio XI, que sería el último estadio larvario de esta especie, mismo que no había sido reportado anteriormente (Fig. 15).

Especies como *J. longimana* y *P. antarcticus* presentaron cambios en su abundancia relativa entre épocas de muestreo, siendo para la primera especie de 2.2% en la primera campaña y 0.1% en la segunda campaña y de 3.0% en otoño y ningún individuo en abril para *P. antarcticus*. Este patrón también podría deberse a las temporadas de desove de estas especies. En el caso de *J. longimana* no se han hecho estudios sobre su época reproductiva, ni estimaciones de la duración de su fase larval, aunque la cantidad de estadios larvarios que tiene esta especie (11) sugiere un periodo de vida larval extendido (Robertson 1969). En el caso de *P. antarcticus* se encontró un mayor número de estadios larvarios intermedios que finales, e incluso se hallaron filosomas en estadios tempranos en otoño. Estos resultados sugieren que la reproducción ocurre en dicha época del año, pero posiblemente también en verano y primavera, ya que la duración de su etapa larval se estima en alrededor de 8-9 meses (Johnson 1971). Sin embargo, la falta de información sobre los periodos reproductivos de estas especies y la escasez de larvas obtenidas en el presente trabajo impiden sacar conclusiones al respecto.

La duración de la etapa larval tiene importantes implicaciones en la distribución espacial de las larvas ya que conforme más larga sea la duración, mayor será la distancia en la que las larvas pueden ser transportadas de manera física (Shanks 2009). De las ocho especies encontradas, únicamente *S. chacei* tiene la duración larvaria más corta, que se ha estimado en 44 días (Robertson 1968b), mientras que la duración larval del género *Scyllarides* y de la especie *Parribacis antarcticus* se ha estimado en alrededor de 8 a 9 meses, lo que podría explicar por qué *P. antarcticus* y *S. aequinoctialis* aparecieron como especies frecuentes pero *S. chacei* no. En especies de palinúridos, la duración larvaria es de 10 meses para *P. gundlachi* y de 6 a 10 meses en el género *Panulirus* (Phillips *et al.* 2006; Sekiguchi *et al.* 2007). En este sentido se ha observado que especies con mayor duración larval se encuentran asociadas a aguas oceánicas mientras que las de menor duración se encuentran en aguas costeras (Coutures 2000). Por tanto, una duración larvaria corta

sugiere una adaptación de la especie para mejorar la retención larval y así mantenerse cerca de las poblaciones de origen, mientras que las especies con periodos larvales extensos tendrían una mayor dispersión (Booth *et al.* 2005). Sin embargo, otro factor que puede influir sobre la distribución de las larvas es la conducta reproductiva del adulto. Se tiene evidencia de que algunos palinúridos realizan migraciones reproductivas. Por ejemplo, las hembras ovígeras de *P. argus* migran hacia aguas más profundas poco antes de que eclosionen sus huevecillos, lo que ayuda a liberar las larvas más cerca de corrientes oceánicas que les permitan una mayor dispersión, mientras que en varias especies de esciláridos no existe evidencia de este tipo de migraciones reproductivas (Herrkind 1980; Yeung y McGowan 1991). Más bien, diversos autores reportan mayores abundancias de filosomas del género *Scyllarus* en aguas consideradas como costeras que en aguas oceánicas, y coinciden en que las especies de este género presentan mayores abundancias larvarias en las zonas costeras que los palinúridos en general (Johnson 1971; Yeung y McGowan 1991; McWilliam *et al.* 1995).

Las filosomas presentan adaptaciones para la vida en el ambiente pelágico, sin embargo, las características oceanográficas juegan un rol principal en su distribución. Lo anterior se aprecia en los resultados de distribución espacial de las densidades por especie y por estadios de desarrollo, en el cual no se observa ningún patrón de distribución espacial claro. Esto podría reflejar la fuerza de arrastre de la corriente de Yucatán, la cual tiene una velocidad promedio de 2 m/s, con magnitudes que llegan exceder los 3 m/s, y es coherente hasta por lo menos 130 m de profundidad (Cetina *et al.* 2006). Lo anterior sugiere que la corriente de Yucatán podría ser el factor principal que influye sobre la dispersión de estos organismos en la región. Asimismo, estas características oceanográficas podrían explicar el hecho de que la mayor parte de las especies encontradas presentan larvas filosoma asociadas a aguas oceánicas, ya que las costas de Quintana Roo se caracterizan por contar con una plataforma continental estrecha (<10 km en su parte más ancha,

Carrillo *et al.* 2015; pero <3 km en gran parte de la costa, Briones-Fourzán *et al.* 2008) por lo que sus aguas se consideran oceánicas. Recientemente, Carrillo *et al.* (2015) describieron un giro al sur de la isla de Cozumel que podría favorecer la retención larvaria. Existen evidencias de que los giros influyen en la retención de larvas filosoma en Nueva Zelanda, en donde se observó que la distribución de filosomas de estadios intermedios de *J. edwardsii* está correlacionada con la altura dinámica del océano en un giro fuera del borde continental (Chiswell y Booth 1999).

Investigaciones sobre la distribución de larvas filosoma en otras partes del mundo reportan hallazgos similares a los encontrados en el presente estudio respecto de la densidad de individuos. Por ejemplo, en la zona del Pacífico noroccidental donde se presenta la corriente de Kuroshio, que al igual que la corriente de Yucatán es una corriente de frontera oeste, se han reportado rangos de densidad de 0.1 a 0.5 ind/1000 m³ para los estadios finales de la especie *Panulirus japonicus* (Yoshimura *et al.* 1999), valores que son semejantes a los encontrados en la presente investigación. Estos bajos valores de densidad podrían ser resultado de la gran fuerza que ejerce la velocidad de las corrientes presentes en dichas zonas sobre el zooplancton, lo que dificultaría el proceso de retención larvaria, pero por otro lado podría aumentar el potencial de dispersión. Diversos estudios de distribución larvaria en la zona (Muhling *et al.* 2013; Canto-García *et al.* 2016), así como estudios de modelos biofísicos de dispersión de larvas de *P. argus* (Briones-Fourzán *et al.* 2008; Butler *et al.* 2011; Kough *et al.* 2013) sugieren que en el Caribe mexicano existe mayor potencial de dispersión de larvas filosoma de langostas en la zona norte que en la zona sur, en la cual existe un mayor potencial de retención. De hecho, en la zona de Centroamérica se han encontrado niveles de conectividad genética altos entre poblaciones de *P. argus* en contraste con las poblaciones más al norte, lo que indica que la diferenciación genética de la zona norte, además de ser altamente dependiente al abastecimiento de postlarvas por poblaciones ubicadas al sureste, es consecuencia de un extenso flujo de genes entre poblaciones, producto de la combinación de factores biológicos

(ej. su prolongada duración larval) y factores oceanográficos (ej. la velocidad de la corriente de Yucatán) (Truelove *et al.* 2013). El área muestreada en el presente estudio comprende la zona norte y central de las costas de Quintana Roo, por lo que los valores de densidad y la ausencia de patrones de distribución de las distintas especies se pueden explicar por el ambiente altamente advectivo de la zona norte que experimenta un flujo superficial fuerte ocasionado por la corriente con el canal de Yucatán.

El largo periodo de vida larval de las langostas Achelata las hace particularmente vulnerables a las variaciones ambientales, ya que durante la etapa larvaria, dichas variaciones, pueden llegar a afectar su advección, crecimiento y supervivencia (Phillips *et al.* 2000; Caputi *et al.* 2013). Por tanto, resulta de gran importancia continuar con el estudio de estos organismos para ampliar el entendimiento de su interacción con procesos oceanográficos que puedan influir sobre la conectividad de distintas poblaciones de langostas y comprender cómo podrían reaccionar ante cambios ambientales que puedan presentarse en un futuro.

Conclusiones

Se encontraron larvas filosoma de ocho especies de langostas Achelata en la campaña oceanográfica Metamorfosis I (otoño) y de siete en la campaña Metamorfosis II (primavera).

En ambas campañas oceanográficas la especie más abundante fue *P. argus*, seguida de *P. guttatus*.

Para todas las especies (excepto *S. chacei*), hubo proporcionalmente más estaciones de muestreo con ausencia de filosomas durante la campaña de primavera (Metamorfosis II) que en la de otoño (Metamorfosis I), lo que podría estar relacionado con los ciclos reproductivos de las poblaciones adultas (por lo general con un pico en primavera) y la duración de los periodos de vida larval (entre 5 y 10 meses por lo general).

En cambio, en el caso de *S. chacei*, cuya duración larvaria es de alrededor de 44 días, solo hubo filosomas en una estación de muestreo de la campaña de otoño (Metamorfosis I), mientras que la abundancia de sus larvas fue mucho mayor en la campaña de primavera (Metamorfosis II).

Aunque las redes utilizadas estaban diseñadas para retener principalmente filosomas tardías, en casi todas las especies hubo mayor abundancia de estadios intermedios que avanzados.

Los valores de densidad de los estadios obtenidos podrían reflejar el arrastre que ejerce la fuerza de la corriente de Yucatán sobre las larvas filosoma; lo que reduciría sus posibilidades de retención, pero incrementa su potencial de dispersión.

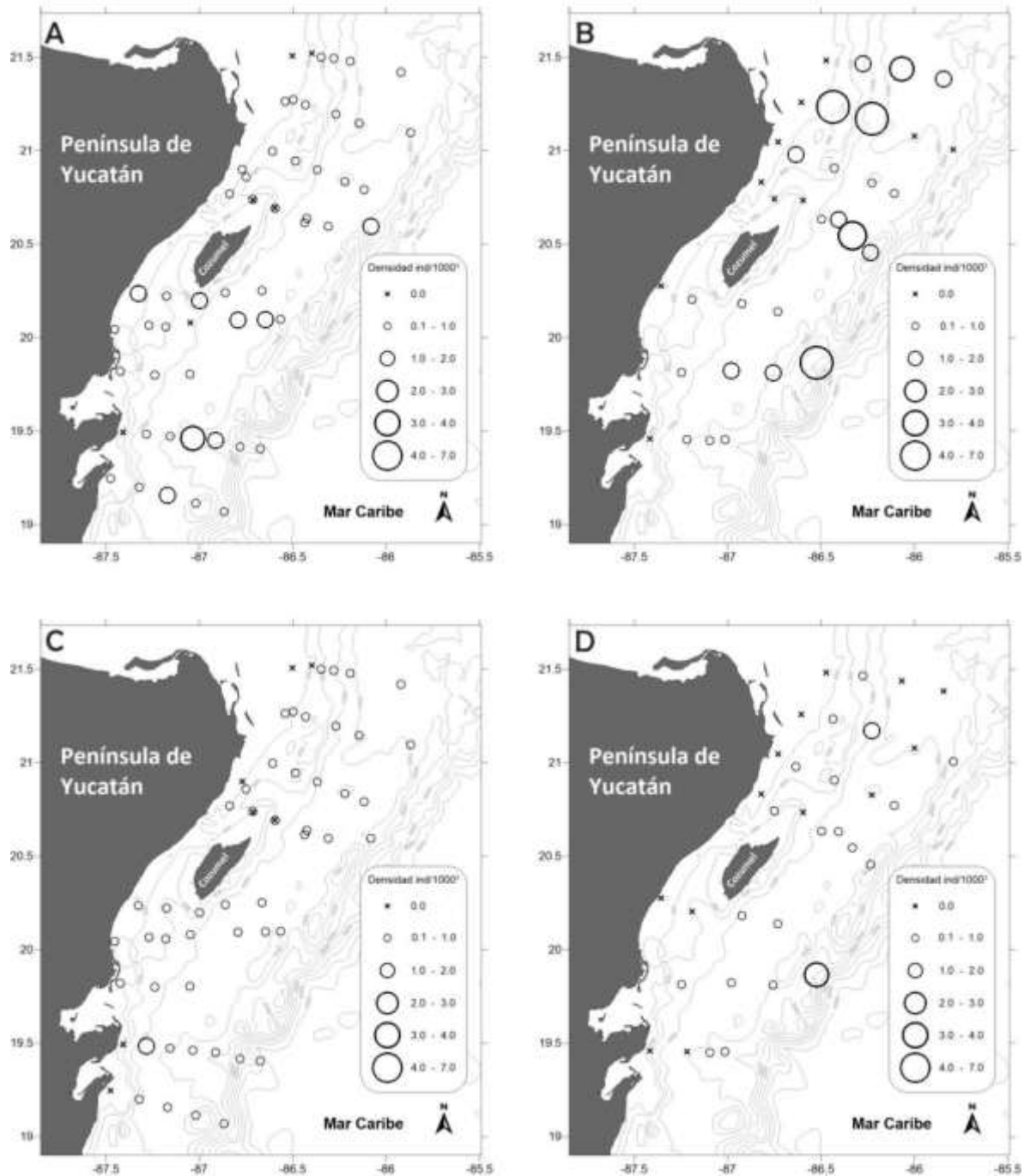


Figura 7. Densidad de larvas filosoma de *Panulirus argus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II.

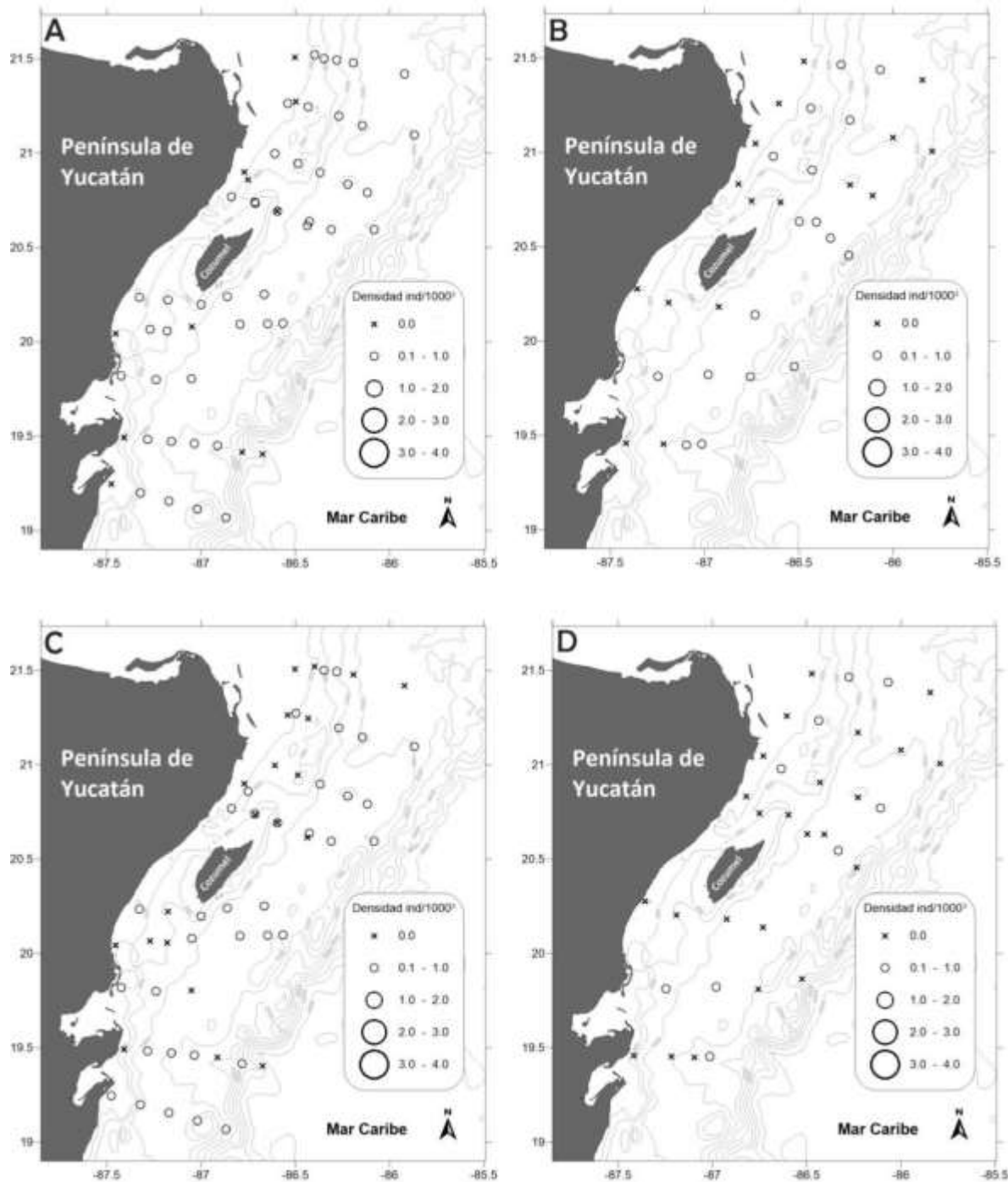


Figura 8. Densidad de larvas filosoма de *Panulirus guttatus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II

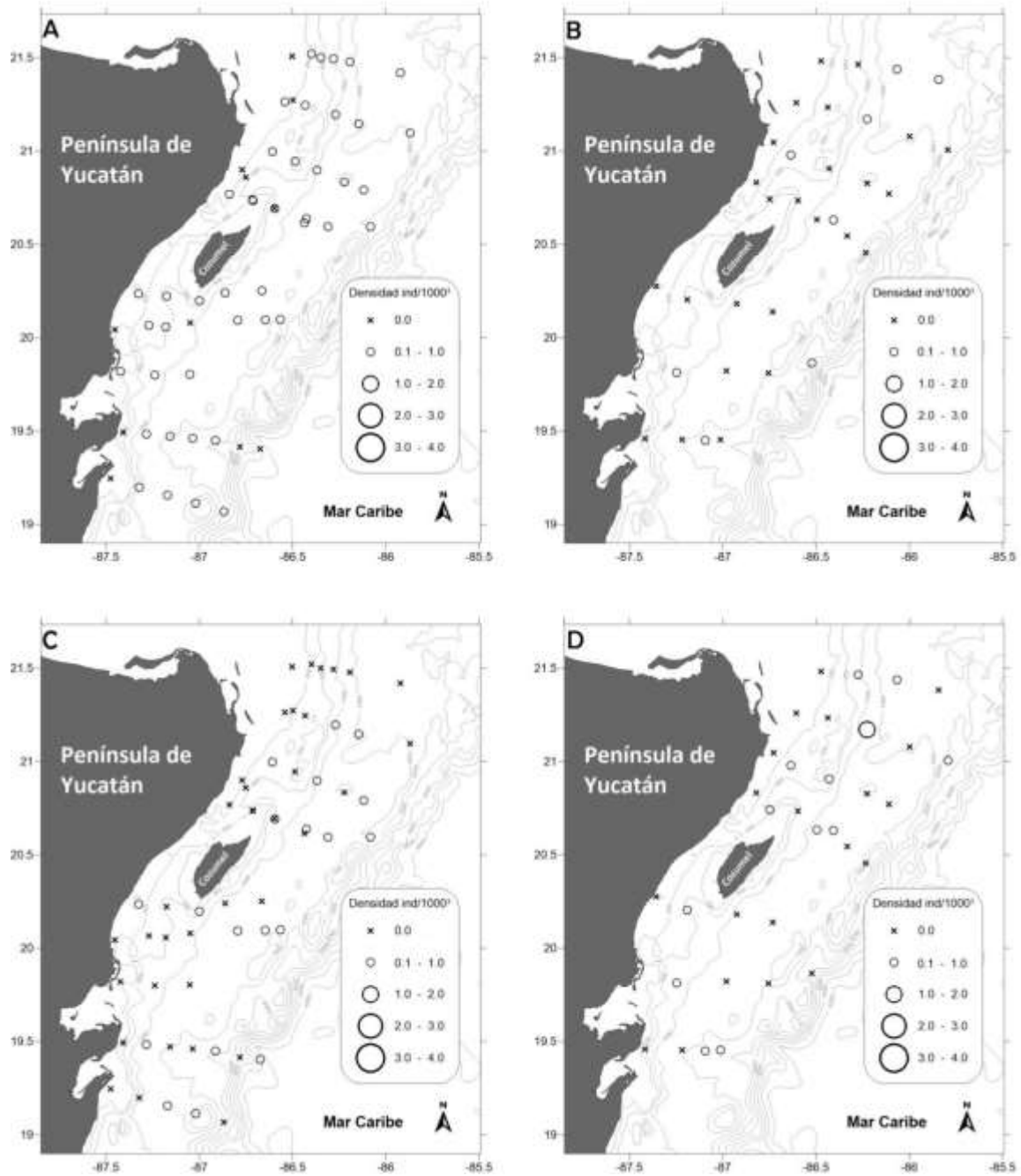


Figura 9. Densidad de larvas filosoма de *Palinurellus gundlachi* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I, **D)** Metamorfosis II

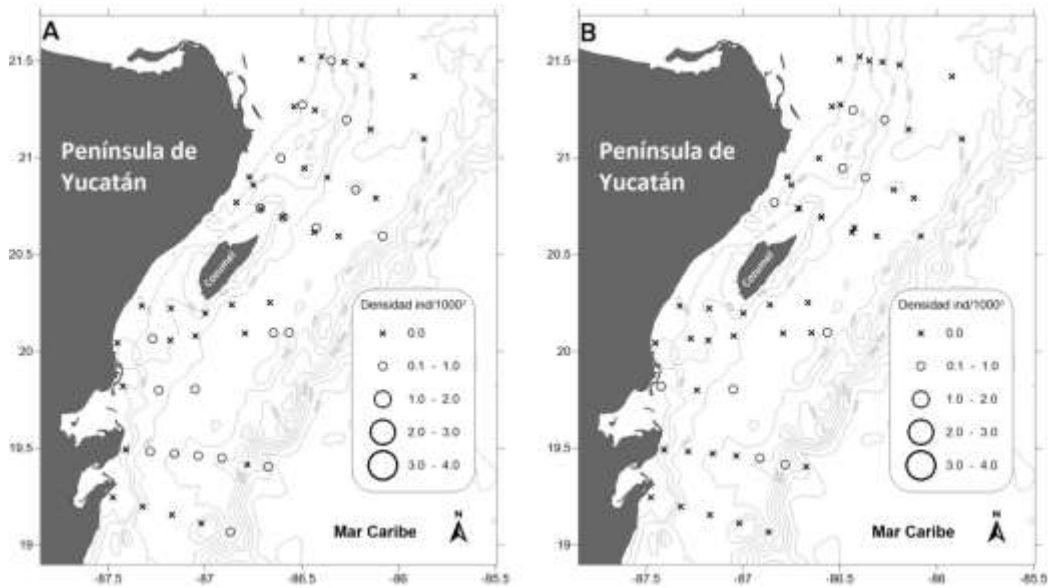


Figura 11 Densidad de larvas filósoma de *Justitia longimana* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo en la campaña Metamorfosis I. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. **A)** Densidad de estadios larvarios intermedios, **B)** Densidad de estadios larvarios finales.

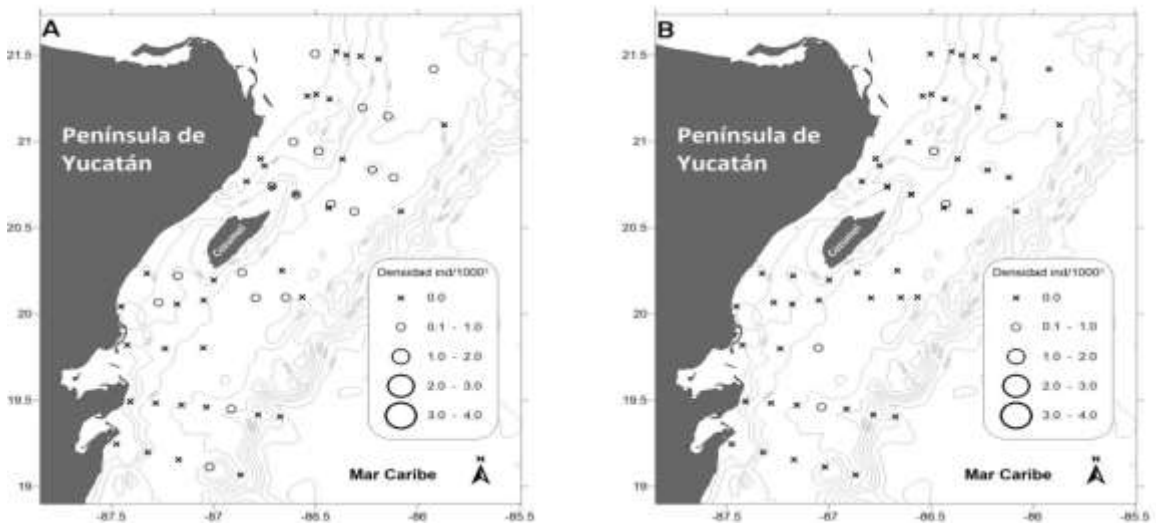


Figura 11. Densidad de larvas filósoma de *Parribacus antarcticus* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo en la campaña Metamorfosis I. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. **A)** Densidad de estadios larvarios intermedios, **B)** Densidad de estadios larvarios finales.

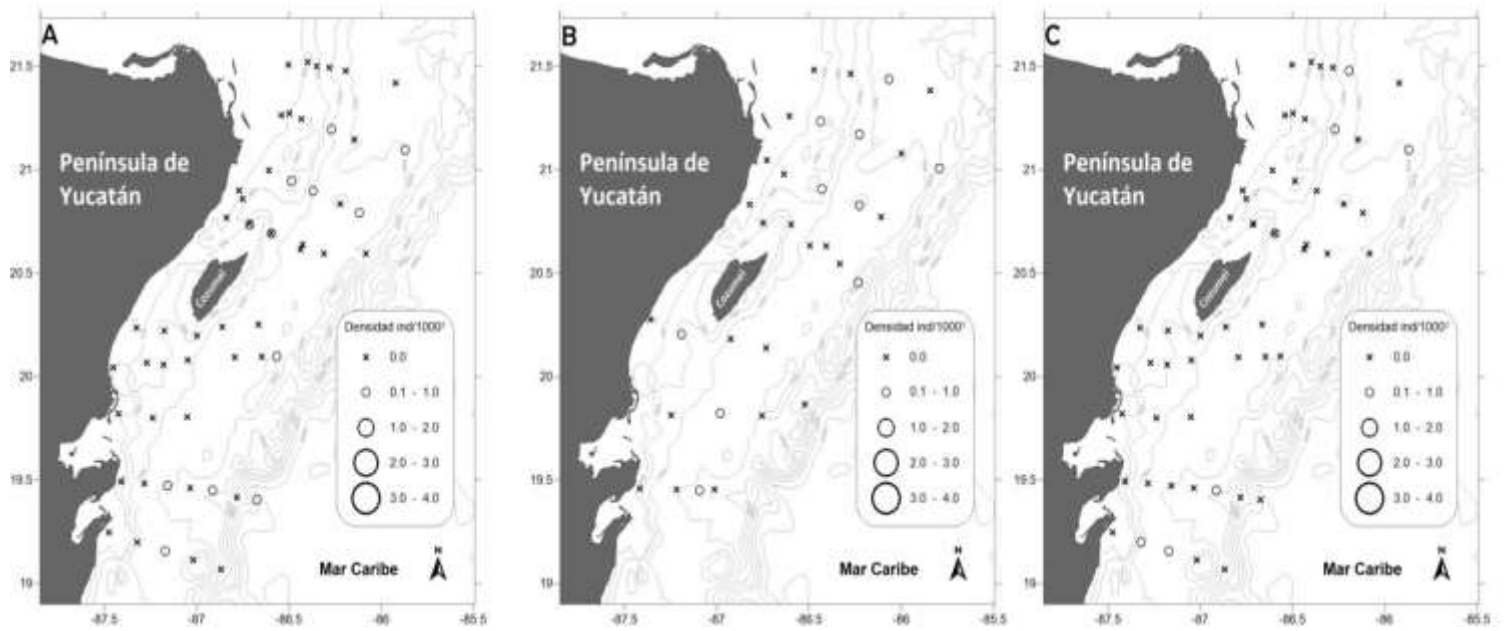


Figura 12. Densidad de larvas filosoma de *Scyllarides aequinoctialis* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios intermedios en la campaña **A)** Metamorfosis I, **B)** Metamorfosis II. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña **C)** Metamorfosis I.

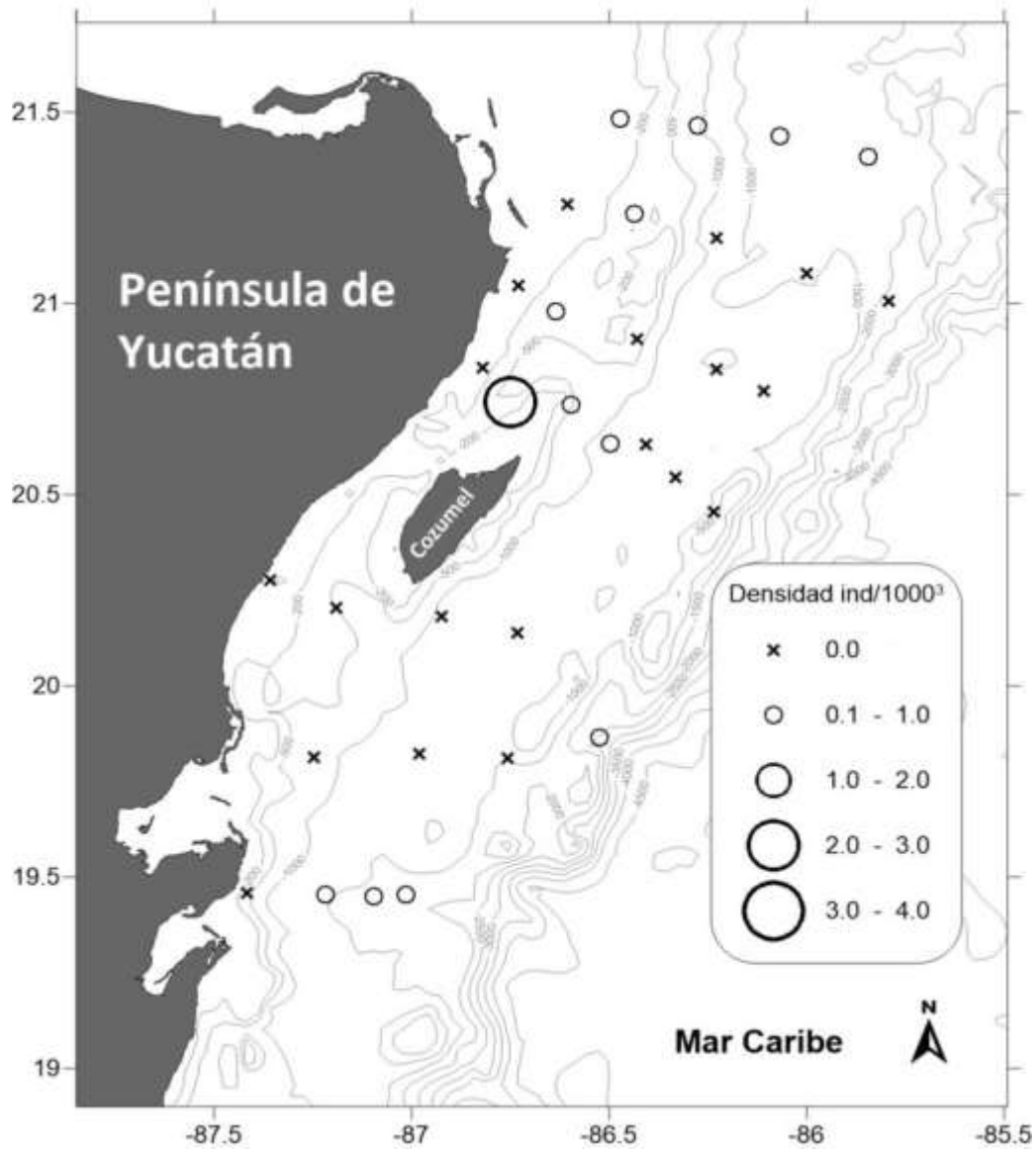


Figura 13. Densidad de larvas filosoma de *Scyllarus chacei* (número de individuos por cada 1000m³ de agua filtrada) colectadas por la red de media agua por estación de muestreo. El tamaño de los círculos corresponde a la densidad de acuerdo al rango que se muestra en la leyenda. La profundidad está en metros. Densidad de estadios larvarios finales en la campaña Metamorfosis II

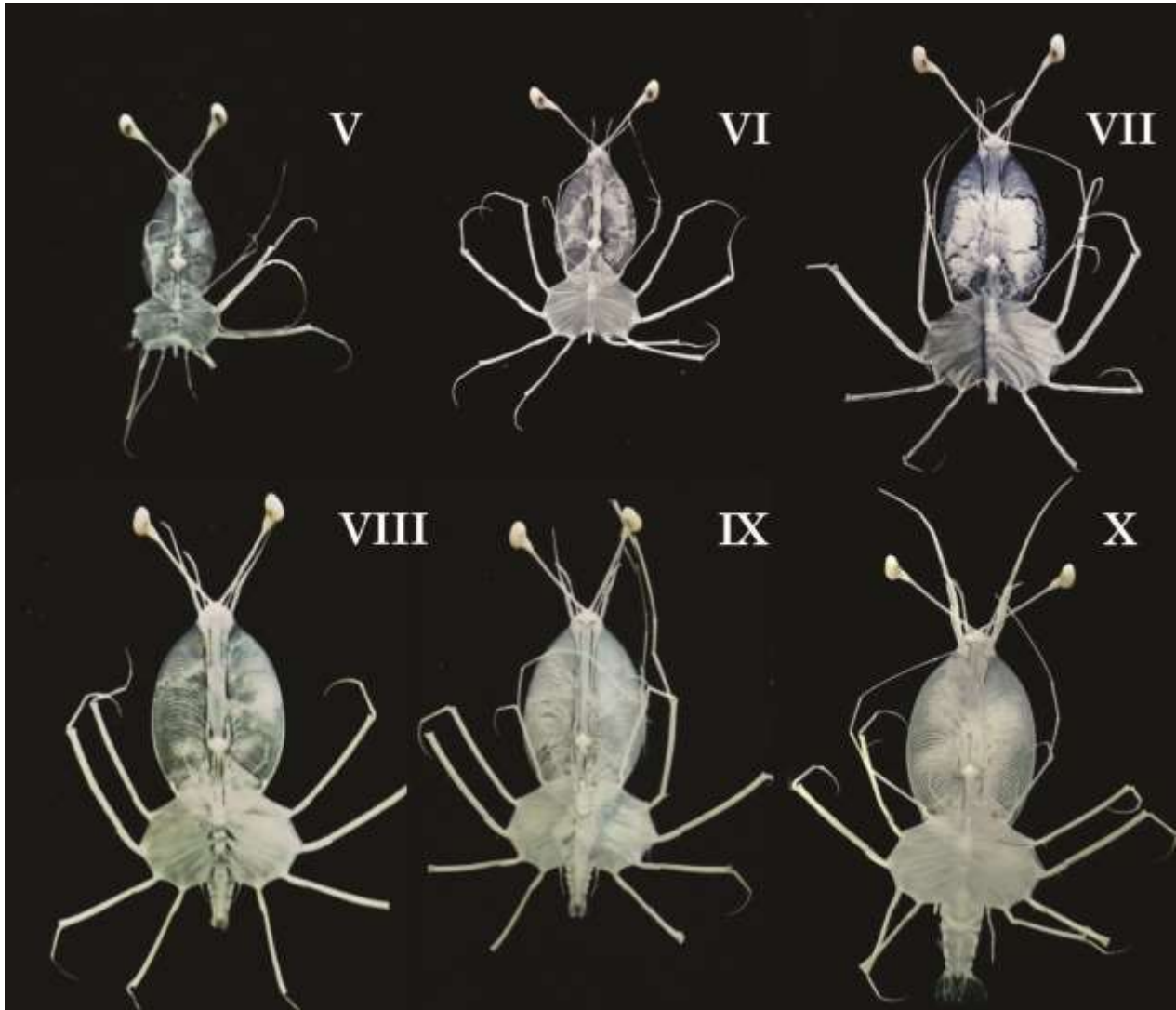


Figura 14. Estadios de desarrollo de larvas filar de *Panulirus argus*. Los números romanos indican el estadio de desarrollo.

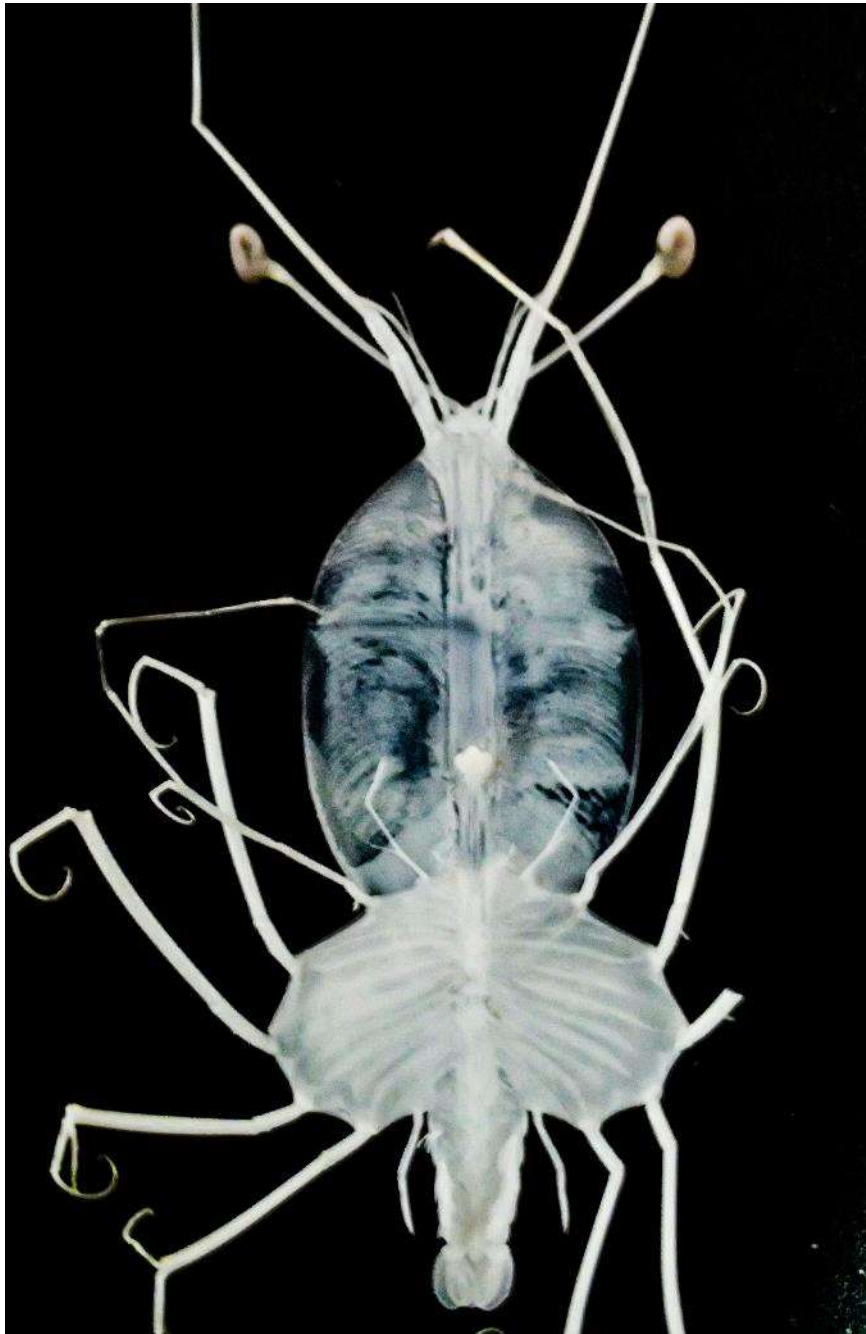


Figura 15. Estadio XI de la larva filosoma de *Panulirus guttatus*.

Literatura Citada

- Acosta C. A., Matthews T. R. y Butler IV M. J. (1997). Temporal patterns and transport processes in recruitment of spiny lobster (*Panulirus argus*) postlarvae to south Florida. *Marine Biology*, 129: 79-85.
- Anger K. (2001). The biology of decapod crustacean larvae. *Crustacean Issues, Vol. 14*. A. A. Balkema Publ., Rotterdam, pp. 1-420.
- Ates R., Lindsay D. J. y Sekiguchi, H. (2007). First record of an association between a phyllosoma larva and a prayid siphonophore. *Plankton and Benthos Research*, 2: 67-69.
- Badan A., Candela J., Sheinbaum J. y J. Ochoa (2005). Upper-layer circulation in the approaches to Yucatan Channel. En: *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models. Geophysical Monograph Series*, 161: 57-69.
- Baisre J. A. (1994). Phyllosoma larvae and the phylogeny of Palinuroidea (Crustacea: Decapoda): a review. *Marine and Freshwater Research*, 45: 925-944.
- Baisre J. A. y Alfonso I. (1994). Later stage larvae of *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae) with notes on the identification of phyllosomata of *Panulirus* in the Caribbean Sea. *Crustaceana*, 66: 32-44.
- Baisre J. A. y Ruiz de Quevedo M. E. (1982). Two phyllosome larvae of *Panulirus laevicauda* (Latreille, 1817) (Decapoda, Palinuridae) from the Caribbean Sea with a discussion about larval groups within the genus. *Crustaceana*, 43: 147-153
- Booth J. D. y Phillips B. F. (1994). Early life history of spiny lobster. *Crustaceana*, 66: 271-294.

- Booth J. D., Webber W. R., Sekiguchi H. y Coutures E. (2005). Diverse larval recruitment strategies within the Scyllaridae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39: 581-592.
- Briones P., Lozano E., Cabrera M. y Arceo P. (1997). Biología y ecología de las langostas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). En: Flores D., Sánchez-Gil P., Seijo J.C., Arreguín F. (eds.) *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche, EPOMEX Serie Científica, 7: 81-99.
- 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. y Contreras-Ortiz G. (1999). Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Decapoda: Palinuridae) on the Caribbean Coast of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 171–179.
- Briones-Fourzán P. y McWilliam P.S. (1997). Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Palinuridae). *Marine and freshwater research*, 48: 699-706.
- Briones-Fourzán P., Candela J. y Lozano-Álvarez E. (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., Lozano-Álvarez E., Colinas-Sánchez F. y Negrete-Soto F. (1988) Distribución de larvas filosomas de la familia Palinuridae (langostas espinosas) en el Caribe mexicano y plataforma de Yucatán. En: *Biología y Dinámica Poblacional de las Langostas del Caribe Mexicano*. Informe final, Proyecto CONACYT PCECBNA-021927, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, pp. 46–70.

- Butler IV M., Paris C. B., Goldstein J. S., Matsuda H. y Cowen R. K. (2011). Behavior constrains the dispersal of long-lived spiny lobster larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 422: 223-237.
- Canto-García A., Goldstein J., Sosa-Cordero E. y Carrillo L. (2016). Distribution and abundance of *Panulirus* spp. phyllosomas off the Mexican Caribbean coast. *Bulletin of Marine Science*, 92: 207-227.
- Caputi N., de Lestang, S., Frusher S. y Wahle R. A. (2013). The impact of climate change on exploited lobster stocks. En: Phillips, B.F. (ed.). *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries* (2nd Ed.), Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 84-112.
- Carrillo L., Largier J. L., Johns E., Smith R. y Lamkin J. (2015). Pathways and upper hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System- Part 1: Circulation. *Continental Shelf Research*, 109: 164-176.
- Cetina P., Candela J., Sheinbaum J., Ochoa J. y Badam A. (2006). Circulation along the Mexican Caribbean coast. *Journal of Geophysical Research*, 111: C08021.
- Chan T. Y. (2010). Annotated checklist of the world's marine lobsters (Crustacea: Decapoda: Astacidea, Glypheidea, Achelata, Polychelida). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 23: 153-181.
- Chiswell S. M. y Booth J. D. (1999). Rock lobster *Jasus edwardsii* larval retention by the Wairarapa Eddy off New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 183: 227-240.
- Chitty N. (1973). Aspects of the reproductive biology of the spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille). M.Sc. Thesis, University of Miami, Miami, FL, E.U.A.

- Coutures E. (2000). Distribution of phyllosoma larvae of Scyllaridae and Palinuridae (Decapoda: Palinuridea) in the south-western lagoon of New Caledonia. *Marine and Freshwater Research*, 51: 363-369.
- Cruz R. (1999). Variabilidad del reclutamiento y pronóstico de la pesquería de langosta (*Panulirus argus*, Latreille 1804) en Cuba. Tesis Doctoral, Universidad de la Habana, La Habana, Cuba.
- Cruz R. Díaz E., Báez M. y Adriano R. (2001). Variability in recruitment of multiple life stages of the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*, in the Gulf of Batabanó, Cuba. *Marine and Freshwater Research*, 52: 1263-1270.
- Dennis D. M., Pitcher C. R. y Skewes T. D. (2001). Distribution and transport pathways of *Panulirus ornatus* (Fabricius, 1776) and *Panulirus* spp. larvae in the Coral Sea, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 52: 1175-1185.
- Eggleston D. B., Lipcius R. N., Marshall Jr L. S. y Ratchford S. G. (1999). Spatiotemporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 33-49.
- Farrugio H. (1976). Contribution à la connaissance de la sexualité des langoustes *Panulirus guttatus* et *Panulirus argus* dans les eaux Martiniquais. *Science et Pêche, Bulletin de l'Institut de Pêches Maritimes*, 254: 1-17
- Funes-Rodríguez R., Ruíz-Chavarría J. A., González-Armas R., Durazo R. y Guzmán-del Proó S. A. (2015). Influence of hydrographic conditions on the distribution of spiny lobster larvae

- off the west coast of Baja California. *Transactions of the American Fisheries Society*, 144: 1192-1205.
- Goldstein J. S., Matsuda H. Takenouchi T. y Butler IV M. J. (2008). The complete development of larval Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in culture. *Journal of Crustacean Biology*, 28: 306-327.
- Herrnkind W. F. (1980). Spiny lobsters: Patterns of movement. En: J. S. Cobb y Phillips B. F. (eds.) *The Biology and Management of Lobsters, Vol. I. Physiology and Behavior*. Academic Press, New York. pp. 349-401
- Holthuis L. B. (1991). *Marine Lobsters of the World*. FAO Species Catalogue No. 13. FAO, Rome.
- Inoue N. y Sekiguchi H. (2001). Distribution of late-stage phyllosoma larvae of *Panulirus japonicus* in the Kuroshio Subgyre. *Marine and Freshwater Research*, 52: 1201-1209.
- Inoue N., Minami H. y Sekiguchi H. (2004). Distribution of phyllosoma larvae (Crustacea: Decapoda: Palinuridae, Scyllaridae and Synaxidae) in the western north Pacific. *Journal of Oceanography*, 60: 963-976.
- Jackson G. A. y Strathmann R. R. (1981). Larval mortality from offshore mixing as a link between precompetent and competent periods of development. *American Naturalist*, 116: 16-26.
- Johnson M. W. (1960). Production and distribution of larvae of the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall) with records on *P. gracilis* (Streets). *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 7: 412-461.
- Johnson M. W. (1971). The phyllosoma larvae of slipper lobsters from the Hawaiian Islands and adjacent areas (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana*, 20: 77-103

- Kittaka J. (1990). Ecology and behaviour of puerulus of spiny lobsters. *La Mer* 28: 255-259.
- Kough A. S., Paris C. B. y Butler IV M. J. (2013). Larval connectivity and the international management of fisheries. *PloS One*, 8(6): e64970.
- Lazarus B. I. (1967). The occurrence of phyllosomata off the Cape with particular reference to *Jasus lalandii*. Department of Commerce and Industries, Division of Sea Fisheries, Republic of South Africa, Investigational Report 63: 1-38.
- Leach W. E. (1816). Tuckey's Narrative of an expedition to explore the river Zaire, usually called the Congo, in South Africa. London. Appendix 4, pp. 413-418.
- Lesser J. H. R. (1978). Phyllosoma larvae of *Jasus edwardsii* (Hutton) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) and their distribution off the east coast of the North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 12, 357-370.
- 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.
- Lyons W. G. (1970). Scyllarid lobsters (Crustacea, Decapoda). *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 1(4): 1-74.
- Manzanilla-Domínguez H. y Gasca R. (2004). Distribution and abundance of phyllosoma larvae (Decapoda, Palinuridae) in the southern Gulf of Mexico and the western Caribbean Sea. *Crustaceana*, 77: 75-94.
- Manzanilla-Domínguez H., Gasca R. y Suárez-Morales E. (2005). Notes on the distribution of phyllosoma larvae in an oceanic atoll-like reef system in the western Caribbean. *Crustaceana*, 78: 505-512.

- McWilliam P. S. y Phillips B. F. (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.
- Minami H., Inoue N. y Sekiguchi H. (2001). Vertical distribution of phyllosoma larvae of palinurid and scyllarid lobsters in the western North Pacific. *Journal of Oceanography*, 57: 743-748.
- Muhling B. A., Smith R. H., Vázquez-Yeomans L., Lamkin J. T., Johns E. M., Carrillo L., Sosa-Cordero E. y Malca, E. (2013). Larval fish assemblages and mesoscale oceanographic structure along the Mesoamerican Barrier Reef System. *Fisheries Oceanography*, 22: 409-428.
- Negrete-Soto F., Lozano-Alvarez E., y Briones-Fourzan P. (2002). Population dynamics of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille) in a coral reef on the Mexican Caribbean. *Journal of Shellfish Research*, 21: 279-288.
- Olvera-Limas R. M. y Ordóñez-Alcalá L. (1998). Distribución, abundancia relativa y desarrollo larvario de langostas *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* en la ZEE del Golfo de México y mar Caribe. *Ciencia Pesquera*, 6: 7-31.
- O'Rourke R., Lavery S. D., Wang M., Gallego R., Waite A. M., Beckley L. E. y Jeffs A. G. (2014). Phyllosomata associated with large gelatinous zooplankton: hitching rides and stealing bites. *ICES Journal of Marine Science* 72(Suppl. 1): i124–i127.
- Palero F., Guerao G., Hall M., Chan T. Y. y Clark P. F. (2014). The 'giant phyllosoma' are larval stages of *Parribacus antarcticus* (Decapoda: Scyllaridae). *Invertebrate Systematics*, 28: 258-276.

- Phillips B. F., Booth J. D., Stanley J. C., Jeffs A. G. y McWilliam P. (2006). Larval and postlarval ecology. En: Phillips B. F. (eds.) *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. Blackwell, Oxford, pp. 231-235.
- Phillips B. F., Pearce A. F., Litchfield R., y del Proo, S. G. (1994). Spiny lobster catches and the ocean environment. En: Phillips B. F. y Kittaka J. (eds.) *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (2nd ed.). Blackwell, Oxford, pp. 321-333.
- Phillips B. F. y McWilliam P. S. (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. y Sastry A. N. (1980). Larval ecology. En: Cobb S. J. y Phillips B. F. (eds). *The Biology and Management of Lobsters*, Vol. 2. Willey-Blackwell, Oxford, pp: 11-57.
- Robertson P. B. (1968a). The complete larval development of the sand lobster, *Scyllarus americanus* (Smith) (Decapoda, Scyllaridae) in the laboratory, with notes on larvae from the plankton. *Bulletin of Marine Science*, 18: 294-342.
- Robertson P. B. (1968b). The larval development of some western Atlantic lobsters of the family Scyllaridae. Ph. D. Dissertation, University of Miami, Coral Gables, FL, USA.
- Robertson P. B. (1969a). Phyllosoma larvae of a palinurid lobster, *Justitia longimana* (H. Milne Edwards), from the western Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 19: 922-944.
- Robertson P. B. (1969b). The early larval development of the scyllarid lobster *Scyllarides aequinoctialis* (Lund) in the laboratory, with a revision of the larval characters of the genus. *Deep Sea Research*, 16: 557-586.

- Robertson P. B. (1971). The larvae and postlarva of the scyllarid lobster *Scyllarus depressus* (Smith). *Bulletin of Marine Science*, 21: 841-865.
- Robertson P. B. (1979). Larval development of the scyllarid lobster *Scyllarus planorbis* (Holthuis) reared in the laboratory. *Bulletin of Marine Science*, 29: 320-328.
- Saunders M. I., Thompson P. A., Jeffs A. G., Säwström C., Sachlikidis N., Beckley L. E. y Waite A. M. (2012). Fussy feeders: phyllosoma larvae of the Western Rock lobster (*Panulirus cygnus*) demonstrate prey preference. *PloS One*, 7(5): e36580.
- Sekiguchi H., Booth J. D. y Webber W. R. (2007). Early life histories of slipper lobsters. En: Lavalli K.L. y Spanier E. (eds.) *The Biology and Fisheries of the Slipper Lobster*. CRC Press, Boca Raton, pp. 69-86.
- Shanks A. L. (2009). Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biological Bulletin*, 216: 373–385.
- Sharp W. C., Hunt J. H. y Lyons W. G. (1997). Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Marine and Freshwater Research*, 48(8): 687-698.
- Sims Jr. H. W. (1966). The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Palinurellus gundlachi* von Martens (Decapoda, Palinuridae). *Crustaceana*, 11: 205-215.
- Snyder E. R., Paris C. B. y Vaz C. A. (2014) How much do marine connectivity fluctuations matter? *American Naturalist*, 184: 523-530.
- Truelove N. K., Griffiths S., Ley-Cooper K., Azueta J., Majil, I., Box S. J., Behringer D. C, Butler IV M. J. y Preziosi R. F. (2015). Genetic evidence from the spiny lobster fishery supports

international cooperation among Central American marine protected areas. *Conservation Genetics*, 16(2): 347-358.

Yeung C. y McGowan M. F. (1991). Differences in inshore-offshore and vertical distribution of phyllosoma larvae of *Panulirus*, *Scyllarus* and *Scyllarides* in the Florida Keys in May-June, 1989. *Bulletin of Marine Science*, 49: 699-714.

Yoshimura T., Yamakawa H. y Kozasa E. (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.