

# Consumo de oxígeno de larvas filosoma-1 de la langosta roja (*Panulirus interruptus*), ante variación de temperatura y salinidad con iluminación y oscuridad

## Oxygen consumption of phyllosoma-1 larvae of the red spiny lobster (*Panulirus interruptus*), in variable temperatures and salinities under light and darkness conditions

Antonio Silva<sup>1</sup>, Eugenio Díaz-Iglesias<sup>2</sup> y Etelberto D. Serrano-Flores<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, km 103 carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, Baja California, 22860. México

<sup>2</sup>Departamento de Acuicultura, División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Carretera Tijuana-Ensenada No. 3918, Zona Playitas, Ensenada, Baja California, 22860. México  
e-mail: as@uabc.edu.mx

---

Silva A., E. Díaz-Iglesias y E. D. Serrano-Flores. 2013. Consumo de oxígeno de larvas filosoma-1 de la langosta roja (*Panulirus interruptus*), ante variación de temperatura y salinidad con iluminación y oscuridad. *Hidrobiológica* 23 (3): 303-312.

### RESUMEN

El propósito de la investigación fue conocer la respuesta inmediata de larvas filosoma de *Panulirus interruptus* a un día de eclosionadas, sobre la  $QO_2$  ( $\mu\text{l O}_2 \text{mg}^{-1} \text{h}^{-1}$ ), ante la variación combinada de temperatura (11, 17, 22, 27 y 31 °C) y salinidad (22, 28, 33.5 y 42 ups), en condiciones de iluminación y oscuridad. Se midió el consumo de oxígeno con equipo polarográfico en cámaras cerradas. A los datos se les aplicó ANOVA de tres vías, se encontró un efecto altamente significativo ( $p < 0.001$ ) de la temperatura, la salinidad e iluminación-oscuridad sobre la  $QO_2$  de las larvas. La interacción entre: temperatura y salinidad fue altamente significativa ( $p < 0.001$ ); entre temperatura e iluminación-oscuridad fue no significativa ( $p = 0.697$ ); entre salinidad e iluminación-oscuridad fue significativa ( $p = 0.016$ ). Los datos se graficaron como superficie de respuesta. El valor de  $QO_2$  en condición de eclosión (22 °C y 33.5 ups) fue mayor 1.8 y 3.7 veces con respecto a 11 °C y 33.5 ups y 11 °C y 42 ups, respectivamente. Los valores de  $QO_2$  fluctuaron entre 0.12 y 0.86  $\mu\text{l O}_2 \text{mg}^{-1} \text{h}^{-1}$ ; los valores de  $Q_{10}$  entre 1.04 y 3.34. Las larvas filosoma-1, mostraron capacidad de compensar su  $QO_2$  en condiciones de temperatura y salinidad menores que las de eclosión (22 °C y 33.5 ups). Los resultados de este trabajo se consideran básicos para continuar con investigaciones sobre el cultivo de larvas de *Panulirus interruptus*.

**Palabras clave:** Consumo de oxígeno, filosoma, *Panulirus interruptus*, salinidad, temperatura.

### ABSTRACT

The purpose of this study was to ascertain the immediate responses of *Panulirus interruptus* phyllosoma larvae one day after hatching in regard to  $QO_2$  ( $\mu\text{l O}_2 \text{mg}^{-1} \text{h}^{-1}$ ), in response to the combined variation of temperature (11, 17, 22, 27 and 31 °C) and salinity (22, 28, 33.5 and 42 ups), in conditions of light and darkness. Their oxygen consumption was measured with polarographic equipment in closed chambers. A three-way ANOVA was applied to the data, and a highly significant ( $p < 0.001$ ) effect was found in regard to temperature, salinity and light-darkness, on the  $QO_2$  of the larvae. The interaction between temperature and salinity was highly significant ( $p < 0.001$ ); between temperature and light-darkness was not significant ( $p = 0.697$ ); between salinity and light-darkness was significant ( $p = 0.016$ ). The data were graphed as a response surface. The value for  $QO_2$  in hatching conditions (22 °C and 33.5 ups) was 1.8 and 3.7 times greater with respect to 11 °C and 33.5 ups and 11 °C and 42 ups respectively. The values for  $QO_2$  fluctuated between 0.12 and 0.86  $\mu\text{l}$

$O_2$   $mg^{-1}h^{-1}$ ; the values for  $Q_{10}$  between 1.04 and 3.34. The larvae phyllosoma-1 displayed an ability to compensate their  $QO_2$  in temperature and salinity conditions lower than those for hatching (22 °C and 33.5 ups). The results of this investigation are considered essential in continuing research regarding the culture of *Panulirus interruptus* larvae.

**Key words:** Oxygen consumption, *Panulirus interruptus*, phyllosoma, salinity, temperature.

## INTRODUCCIÓN

La demanda global e importancia comercial de las langostas espinosas ha rebasado la producción por pesca. Una opción de solución es su cultivo, que básicamente inicia con el conocimiento de su biología y fisiología. En la costa occidental de la península de Baja California, México, la langosta espinosa de mayor importancia económica es la langosta roja, *Panulirus interruptus* (Randall, 1840). Hace más de 30 años se consideró que la posibilidad de cultivarla era nula (Lozano-Álvarez *et al.*, 1981). Resultados experimentales sobre el desarrollo larval completo de otras langostas espinosas (Kittaka, 1994) y sobre los avances de su cultivo (Kittaka, 1997), rompen este paradigma para reconsiderar a *P. interruptus* como un candidato adecuado de cultivo. Sobre su cultivo existen investigaciones previas (Dexter, 1972; Serfling & Ford, 1975; Shaw, 1986) y trabajos posteriores (Vea-Campa, 2003; Díaz-Iglesias *et al.*, 2004; 2010 a, 2010b; López-Zenteno, 2004; Zamudio-Andrade, 2005), así como estudios sobre aspectos fisiológicos (Ortiz-Viveros, 1996; Quiñones-De la Paz, 2005; Torres-Irineo, 2005), inducción de maduración adelantada (Rodríguez-Pruneda, 2002), e inclusive sobre su sistema inmunológico (Soto-Rodríguez, 1993), entre otros.

Aunque el cultivo de langosta espinosa con semilla silvestre se practica en varios países, Phillips y Matsuda (2011) consideran que para asegurar la expansión sustentable del cultivo industrial de las langostas, estas deberán ser cultivadas desde el huevo. En América, Perera (2008) concluye, después de analizar que existen limitantes para una industria sustentable, que es necesario dar respuestas mediante estudios y resultados sobre su posible cultivo.

El presente trabajo aborda aspectos fisiológicos importantes en el desarrollo larval de la langosta roja *Panulirus interruptus*, para entender mejor su manejo en vías de cultivo. Con el propósito de ampliar el conocimiento de la fisiología de la larva y referenciar algunos fundamentos para su cultivo, se evaluó el consumo de oxígeno de larvas filosoma de *P. interruptus* a un día de eclosionadas, en función de diferentes combinaciones de tres factores externos, temperatura, salinidad y fotoperíodo (iluminación-oscuridad).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Reproductores.** A un lote de 315 langostas *Panulirus interruptus* (184 hembras y 131 machos), provenientes de la pesca comercial

en la zona de Bahía de Todos Santos y Salsipuedes, B.C. México, región costera con profundidad hasta 15 m (31°51'27.09 N – 116°40'20.65 O y 31°54'14.63 N – 116°45'07.06 O), se les mantuvo en el mar en una jaula flotante de 8 m<sup>3</sup>, de febrero a agosto de 2001. Esta densidad no se considera condición de hacinamiento, dada la característica de vida gregaria de las langostas espinosas (Childress & Jury, 2006) debida a la atracción química entre organismos de la misma especie (Zimmer & Spanier, 1987). En el sitio de la jaula la temperatura diaria promedio fue de 21.7 ± 1.5 °C (media ± d.e.) y la salinidad de 33.5 ups. A finales de julio, se seleccionaron 18 hembras próximas a liberar larvas, condición determinada por la coloración de los huevos (Tong *et al.*, 2000). Las hembras seleccionadas fueron llevadas al laboratorio de acuicultura de la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California. Se colocaron en tres tinajas (seis en cada una) de 1.8 m<sup>3</sup>, con flujo abierto de agua de mar filtrada a 400 µm, renovada 4 veces al día, proveniente de un aljibe con capacidad de 100 m<sup>3</sup>. Las hembras fueron alimentadas diariamente a saciedad una vez al día, con lonjas de calamar. La temperatura diaria promedio en el agua fue de 22 ± 1 °C (media ± d.e.) (tomada entre las 13:00 y 14:00 horas) y la salinidad de 33.5 ups.

**Larvas.** De un total de 377,100 ± 25 larvas filosoma-1 (en lo sucesivo larvas), provenientes de tres hembras que eclosionaron la misma noche, entre las 20:00 y 23:00 horas, se tomaron, sin aplicar criterio de selección alguno, las que se utilizaron en el experimento, a las cuales no se les alimentó. La longitud total y el peso húmedo promedio de las larvas se obtuvieron de tres grupos de 10 individuos cada uno, diferentes a los utilizados en el experimento. Estos valores se utilizaron para el cálculo del consumo de oxígeno ( $QO_2$ ), ya que en cada jeringa se colocaron 10 larvas. El experimento inició al día siguiente de la eclosión, a partir de las 16:00 h.

En condiciones de iluminación y oscuridad, se evaluó la respuesta inmediata, sin aclimatación halina o termal previas, al efecto combinado de temperatura y salinidad sobre la tasa metabólica, se midió a través del consumo de oxígeno específico del peso ( $QO_2 = \mu l O_2 mg^{-1}h^{-1}$ ) de larvas de *Panulirus interruptus*, después de 18 horas de nacidas. Se evitaron valores críticos de salinidad y temperatura (21 y 51 ups, y 9 y 33 °C), evaluados previamente en el laboratorio. Para evaluar la velocidad de nado hacia una fuente luminosa, se tomaron al azar 20 larvas de la tina de eclosión. Las larvas se colocaron en el fondo de un tubo de acrílico transparente, mediante una manguera que llegaba al

fondo. El tubo se cubrió con papel aluminio, dejando una abertura en la parte superior, en donde se colocó una fuente luminosa. La columna de agua medía 110 cm, y se marco cada 5 cm; a los 10 minutos se evaluó la distancia recorrida por las larvas. Esto se repitió tres veces con nuevas larvas.

**Areglo experimental y procedimientos.** El experimento fue acorde a un diseño factorial aleatorizado  $2 \times 4 \times 5$ . Se prepararon cuatro recipientes de vidrio con forma circular, con 1 l con agua de mar filtrada a 400  $\mu\text{m}$  y salinidades de 23, 28, 33.5 y 42 ups a 22 °C (temperatura de eclosión). En cada recipiente se colocaron aproximadamente 350 larvas provenientes de tres hembras y se les mantuvo con aireación durante 15 minutos. Posteriormente se midió la concentración de oxígeno disuelto en cada condición halina, previo a iniciar los experimentos. De cada recipiente se tomaron 10 larvas y se colocaron en cámaras respiratorias cerradas, llenas de agua filtrada a 400  $\mu\text{m}$  y con la salinidad correspondiente. Como cámaras respiratorias se utilizaron jeringas estériles de 5 ml (Bermudez & Ritar, 2004), las cuales se colocaron en baño maría a temperaturas de 11, 17, 22, 27 y 31 °C, tanto en condiciones de iluminación (2 lámparas fluorescente luz blanca de 40 watts) como de oscuridad. Por cada combinación experimental se tuvieron dos jeringas. Considerando que las larvas filosoma recién eclosionadas, muestran respuesta fototóxica positiva aún en condiciones de iluminación extremadamente baja (Ritz, 1972), cada cámara respiratoria en condición de oscuridad, se cubrió con doble capa de papel aluminio. El consumo de oxígeno por posibles microorganismos, se estimó con cámaras llenas con agua, sin larvas, en las mismas condiciones experimentales.

El consumo de oxígeno se midió con un electrodo polarográfico conectado a un controlador digital (Expandable Ion Analyzer EA940-Orion Research Inc.) con precisión de 0.001 mg l<sup>-1</sup>. Para las lecturas se adaptó el sensor a una microcámara de lectura de 7 mm de diámetro por 2 mm de altura, con dos orificios: uno en la parte inferior, por donde se llenaba con el agua de la cámara respiratoria y otro en la parte superior por donde se drenaba. En el centro de la microcámara de lectura se instaló un microimán y se colocó sobre un agitador magnético. La diferencia del consumo de oxígeno inicial-final no rebasó el 30% del valor inicial (Ikeda *et al.*, 2011). Durante la lectura del oxígeno consumido (duración de uno a dos minutos), el primer ml se tiró para eliminar el agua que hubiera estado en contacto con el aire antes de iniciar las lecturas de oxígeno consumido. El valor final se obtuvo del promedio de dos a tres lecturas de consumo de oxígeno por jeringa. Las larvas estuvieron expuestas a la temperatura experimental durante 4 a 5 horas. El peso húmedo de las larvas, secadas en papel, se obtuvo en una balanza Sartorius (CP2245), con precisión de 0.0001g.

Al final de las lecturas se hicieron las correcciones del consumo de oxígeno de las cámaras respiratorias control (mismas

condiciones experimentales sin larvas), y el ajuste del tiempo que tardó la transferencia de calor del baño maría al interior de las cámaras respiratorias, evaluado previamente al experimento.

**Cálculo de la  $QO_2$ .** El consumo de oxígeno en cada condición experimental, se calculó como la diferencia de la concentración de oxígeno inicial y final (mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>). El oxígeno consumido en el tiempo se estandarizó por hora. A partir de la densidad del oxígeno, se transformaron las unidades de peso a volumen (ml O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) y se multiplicó por el volumen de la cámara respiratoria, para obtener el consumo de oxígeno en ml O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup>. Este valor se dividió entre el peso húmedo (mg) para obtener el consumo de oxígeno específico del peso ( $QO_2 = \text{ml O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). Finalmente se convirtieron las unidades a  $\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

A los valores de  $QO_2$ , obtenidos a partir de la interacción de la temperatura y salinidad, con iluminación y en oscuridad, se les aplicó una regresión y se generó la siguiente ecuación cuadrática:

$$QO_2 (\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}) = -a + b(t) + c(s) + d(t^2) - e(ts) - f(s^2)$$

Donde:

**t** es la temperatura,

**s** la salinidad y

a, b, c, d, e y f son constantes de la ecuación.

**$Q_{10}$ .** En biología, la medida más utilizada para evaluar el efecto de la temperatura es el  $Q_{10}$ . En el presente trabajo el  $Q_{10}$  se calculó aplicando la ecuación:

$$Q_{10} = (R_2/R_1)^{10/(T_2-T_1)} \text{ (Hoar, 1978)}$$

con los valores de  $QO_2$  obtenidos de las ecuaciones descritas en el párrafo anterior, donde:

$R_2$  es la  $QO_2$  en temperatura final ( $T_2$ ) y

$R_1$  es la  $QO_2$  en temperatura inicial ( $T_1$ ).

El  $Q_{10}$  se calculó en los rangos de 22-11, 22-17, 22-27 y 22-31 °C.

**Análisis estadístico.** A los valores se les probó normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianza (Levene). Para evaluar la significancia de los factores experimentales se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) de tres vías. En el caso de efecto significativo de los factores, se utilizó la prueba de Tukey, para la comparación de medias de los valores debidos a los tratamientos. De igual manera se trataron los valores de  $Q_{10}$ . En el análisis estadístico, graficado y ecuaciones se utilizó el software SigmaStat (Systat Software Inc., 2006) y Statistica (StatSoft Inc. 2005) respectivamente.

## RESULTADOS

En el periodo de febrero a agosto se contaron 92 hembras ovígeras (50% del total de hembras) y se obtuvo una sobrevivencia del 96% del total de langostas, lo que se atribuye a su permanencia en el mar, y a que se les alimentó a saciedad cada tercer día.

La biometría promedio de tres grupos de 10 larvas independientes a las del lote de experimentación, fue de  $1.76 \pm 0.03$  mm (media  $\pm$  d.e.) de longitud corporal total y  $105 \pm 0.9$   $\mu$ g de peso húmedo (media  $\pm$  d.e.).

El resultado de las pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza, de los datos de  $QO_2$  y  $Q_{10}$ , fue que se cumplieron los supuestos. La prueba ANDEVA de tres vías (Tabla 1), mostró que los tres factores (temperatura, salinidad e iluminación-oscuridad), tuvieron un efecto altamente significativo ( $p < 0.001$ ) en todos los casos. También hubo efectos significativos de las interacciones entre temperatura y salinidad ( $p < 0.001$ ), entre salinidad e iluminación-oscuridad ( $p = 0.016$ ), y entre los tres factores ( $p < 0.001$ ). Por el contrario la interacción entre temperatura e iluminación-oscuridad fue no significativa ( $p=0.697$ ).

Del análisis de medias de mínimos cuadrados de valores de  $QO_2$ , se encontraron seis grupos homogéneos significativos ( $p=0.05$ ). Es de resaltar que en todas las temperaturas, tanto en iluminación como en oscuridad, la variabilidad dependió de la salinidad. La interacción de temperatura con salinidad y con iluminación y oscuridad, dependió del nivel de la salinidad presente: en los niveles de salinidad de 23 y 42 ups, la interacción entre temperatura e iluminación y oscuridad fue altamente significativa ( $p < 0.001$  en ambos casos); en salinidad 33.5 ups fue significativa ( $p = 0.037$ ); en el nivel 28 ups no fue significativa ( $p = 0.153$ ). En resumen, la  $QO_2$  fue estadísticamente afectada a una salinidad de 42 ups y temperaturas de 11 y 31 °C, presentándose una zona de no significancia entre los valores de 33.5 a 28 ups y de 22 a 27 °C.

Tabla 1. Análisis de varianza de tres vías del efecto de la temperatura, salinidad e iluminación-oscuridad y su interacción, sobre la  $QO_2$  ( $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ ) de larvas filosoma de la langosta roja *Panulirus interruptus* a un día de eclosionadas.

Origen de la Variación	gl	CM	F	p
Temperatura (T)	04	0.61	687.86	<0.001
Salinidad (S)	03	0.27	301.84	<0.001
Iluminación-Oscuridad (I-O)	01	0.37	042.14	<0.001
T x S	12	0.27	030.06	<0.001
I-O x T	04	0.00055	000.62	=0.697
I-O x S	03	0.0034	003.81	=0.016
I-O x T x S	12	0.0066	007.45	<0.001
Error	40	0.00089		
Total	79	0.047		

Previo al experimento, la concentración de oxígeno disuelto en salinidades de 22, 28, 33.5 y 42 ups fue de 5.6, 4.4, 3.9 y 3.2 ml  $O_2$   $l^{-1}$ , respectivamente. El consumo de oxígeno promedio con iluminación en condiciones de eclosión fue  $QO_2 = 0.52$   $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ , con un intervalo de variación de 0.82 a 0.30. En oscuridad la  $QO_2 = 0.55$   $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ , con un intervalo de variación de 0.74 a 0.16. En este trabajo los valores de  $QO_2$  fluctuaron de 0.12 a 0.86  $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ .

De acuerdo con lo anterior, lo sobresaliente del trabajo es que:

1) Las larvas recién eclosionadas poseen fototactismo positivo, realizando un nado vigoroso hacia una fuente de luz, a razón de  $8.7 \pm 0.2$  (media  $\pm$  d.e.)  $cm$   $min^{-1}$  ( $5.22$   $m$   $h^{-1}$ ). 2) Con los valores de  $QO_2$  resultantes del efecto combinado de temperatura (t) y salinidad (s), se generaron las siguientes ecuaciones cuadráticas:

$$QO_2 = -1.1067 + 0.0261(t) + 0.077(s) + 0.0003(t^2) - 0.0004(ts) - 0.0012(s^2) \quad (1)$$

$$R^2 = 0.771, p < 0.001$$

$$QO_2 = -1.1268 + 0.047(t) + 0.0637(s) + 0.0001(t^2) - 0.0008(ts) - 0.0009(s^2) \quad (2)$$

$$R^2 = 0.858, p < 0.001$$

(1) con iluminación, (2) en oscuridad

A partir de estas ecuaciones se graficaron las superficies de respuesta de la figura 1. Los valores de  $QO_2$  de la superficie de respuesta en condición de iluminación, fueron significativamente mayores ( $p < 0.001$ ) respecto a los de oscuridad (Tabla 1). 3) Las larvas aumentaron de manera significativa ( $p < 0.001$ ) su  $QO_2$  conforme aumentó la temperatura. Solo entre 22 y 27 °C no existió diferencia significativa ( $p > 0.05$ ). El efecto de la temperatura predominó sobre el efecto de los cambios de salinidad y de las condiciones de iluminación y oscuridad. 4) Al aumentar la salinidad de 33.5 a 42 ups, la  $QO_2$  de las larvas disminuyó de manera significativa ( $p < 0.001$ ) entre 0.1 y 0.3  $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ . Este patrón se observó en todas las temperaturas, tanto con iluminación como en oscuridad. Al disminuir la salinidad de 33.5 a 28 ups, no hubo un efecto significativo ( $p = 0.728$ ) ya que el  $QO_2$  aumentó alrededor de 1  $\mu$ l  $O_2$   $mg^{-1}$   $h^{-1}$ . Al disminuir de 33.5 a 23 ups sí hubo diferencia significativa ( $p < 0.001$ ). 5) La  $QO_2$  de las larvas en 31 °C y salinidad es de 23 y 28 ups, respecto al valor en condiciones de eclosión, fue mayor en 1.56% en iluminación, y 1.71% en oscuridad. Lo contrario se presentó en 42 ups, con un  $QO_2$  68% y 56% menor en iluminación y oscuridad respectivamente. La  $QO_2$  fue significativamente menor ( $p < 0.001$ ) en salinidades de 23 y 42 ups en todas las temperaturas del experimento, a excepción de la combinación 22 °C y 42 ups ( $p = 0.145$ ).

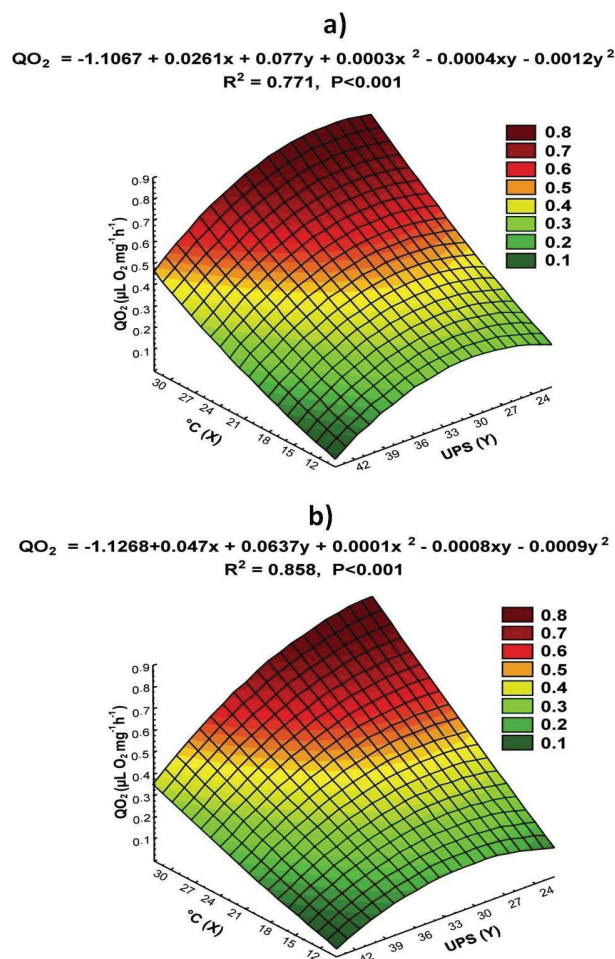


Figura 1a-b. Superficie de respuesta del efecto de salinidad y temperatura sobre la  $QO_2$  ( $\mu\text{L O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) de larvas filósoma de *P. interruptus*, a un día de eclosionadas. Con iluminación (a) y en oscuridad (b).

**$Q_{10}$ .** Los valores de  $Q_{10}$  se presentan en la Tabla 2, y los resultados de su ANDEVA en la Tabla 3. Los resultados sobresalientes son:

1) No hubo una diferencia significativa ( $p = 0.439$ ) entre los valores del  $Q_{10}$  con iluminación respecto a oscuridad, ni por efectos de la variación de salinidad de manera individual ( $p = 0.202$ ). En cambio, la variación de temperatura sí tuvo un efecto significativo ( $p < 0.001$ ) sobre los valores de  $Q_{10}$ , al igual que el efecto combinado de la temperatura, salinidad, e iluminación-oscuridad ( $p < 0.001$ ). 2) El  $Q_{10}$  en todas las condiciones experimentales varió de 1.04 a 3.22. Cabe destacar que los valores más altos de  $Q_{10}$  (entre 1.74 y 3.22), se obtuvieron al reducir la temperatura de 22 °C a 17 y a 11 °C, mientras que los valores más bajos de  $Q_{10}$  (de 1.04 a 1.67), se obtuvieron al aumentar la temperatura de 22 °C a 27 y 31 °C. 3) En la salinidad de 42 ups, en todas las temperaturas, los valores del  $Q_{10}$  medido no correspondieron al patrón descrito ( $Q_{10}$  mayor al bajar temperatura y viceversa), al haberse obtenido valores de 0.25 a 4.90.

## DISCUSIÓN

**Larvas filósoma-1.** La utilización de larvas en condición de ayuno durante las primeras 24 horas de nacidas, evitó el efecto de acción dinámica específica (McCue, 2006) sobre la  $QO_2$ . Mikami y Takashima (1993) reportan que la inanición por 24 horas en larvas de *P. japonicus* (von Siebold, 1824), afectó la sobrevivencia a partir del quinto día en un 97%, mientras que Liddy *et al.* (2003) encontraron que el punto de no retorno del 50% de la población de larvas filósoma, instar-1, de *Panulirus cygnus* (George, 1962) sometidas a inanición, ocurre hasta los 4.5 días. Por lo tanto, es posible que el breve periodo de inanición post-natal al que fueron sometidas las larvas de *P. interruptus* en el presente estudio, no influyera en los valores de  $QO_2$  obtenidos.

La longitud total de la filósoma-1 de *P. interruptus* obtenida en el presente trabajo ( $1.76 \pm 0.03$  mm), se encuentra entre los valores reportados en investigaciones anteriores (1.5 mm: Johnson, 1960;  $1.6 \pm 0.1$  mm: Vea-Campa, 2003; 1.2 a 1.7 mm; López-Zenteno, 2004;  $1.629 \pm 0.158$  mm: Zamudio-Andrade, 2005;  $1.54 \pm 0.07$  a  $1.79 \pm 0.06$  mm: Díaz-Iglesias *et al.*, 2010b), sin embargo, el peso húmedo promedio aquí reportado (105  $\mu\text{g}$ ), fue mayor que el peso seco reportado en otros trabajos (65  $\mu\text{g}$ : Belman & Childress, 1973; 7.24 a 8.60  $\mu\text{g}$ : Díaz-Iglesias *et al.*, 2010b). Una variación similar en el peso seco se encontró en filósomas de *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875):  $80 \pm 1$   $\mu\text{g}$ ,  $212 \pm 11$   $\mu\text{g}$  y  $68.9 \pm 4.6$   $\mu\text{g}$  (Ritar *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2003; Bermudes *et al.*, 2008, respectivamente).

**$QO_2$ : Efecto de los factores del experimento.** El consumo de oxígeno ha sido un parámetro energético de gran aplicación en estudios de fisiología, como en el presente trabajo, ya que representa una medida de la actividad metabólica (Prosser, 1973).

La larva de *P. interruptus* posee fototactismo positivo, como se ha reportado en larvas phyllosomas tempranas de varias especies (Forward *et al.*, 1984; Mikami & Greenwood, 1997; Moss *et al.*, 1999; Bermudes, 2003; Matsuda *et al.*, 2006; Bermudes *et al.*, 2008). En particular, Ritz (1972) encontró que el umbral de fototaxia en filósomas de *Panulirus cygnus* es positivo, incluso en condiciones de luz extremadamente bajas, que corresponden a noches nubladas. Sin embargo, *P. cygnus* eclosiona a una profundidad de alrededor de 100 m (Ritz, 1972), mientras que *P. interruptus* eclosiona a profundidades de 15 m (Johnson, 1960; Mitchell *et al.*, 1969; Shaw, 1986), e inclusive menores. En repetidas ocasiones se han encontrado hembras ovígeras, próximas a liberar larvas, a profundidades de 3 m y distancias a la costa de 20 m (observ. pers. A. Silva).

El fototactismo y la capacidad de natación, juegan un papel importante en los desplazamientos verticales de las larvas. La velocidad de nado de larvas de *P. interruptus* fue  $1.45 \pm 0.33$  (media  $\pm$  d.e.)  $\text{mm seg}^{-1}$ , ligeramente menor a una longitud corporal, contrastando con lo reportado por Matsuda *et al.* (2006) en larvas

Tabla 2.  $Q_{10}$ , promedio y desviación estándar de la  $QO_2$  ( $\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) de larvas filósoma de *Panulirus interruptus*, a un día de eclosionadas, bajo las condiciones experimentales de iluminación (I) y oscuridad (O), a diferentes salinidades y temperaturas.

°C\ups	(I) <sup>a</sup>				(O) <sup>b</sup>			
	23	28	33.5	42	23	28	33.5	42
22 a 11	3.03 <sup>b</sup> ±0.09	2.24 <sup>c</sup> ±0.20	1.64 <sup>c</sup> ±0.13	1.23 <sup>d</sup> ±0.02	2.16 <sup>b</sup> ±0.18	3.22 <sup>a</sup> ±0.12	2.90 <sup>a</sup> ±0.13	1.57 <sup>b</sup> ±0.26
22 a 17	2.94 <sup>b</sup> ±0.14	1.74 <sup>c</sup> ±0.67	1.78 <sup>c</sup> ±0.21	0.25 <sup>f</sup> ±0.06	1.97 <sup>b</sup> ±0.09	3.26 <sup>a</sup> ±0.79	2.07 <sup>b</sup> ±0.39	0.61 <sup>d</sup> ±0.14
22 a 27	1.06 <sup>d</sup> ±0.04	1.46 <sup>c</sup> ±0.56	1.47 <sup>c</sup> ±0.16	2.54 <sup>b</sup> ±0.82	1.67 <sup>b</sup> ±0.14	1.15 <sup>c</sup> ±0.02	1.19 <sup>c</sup> ±0.09	1.08 <sup>c</sup> ±0.18
22 a 31	1.04 <sup>d</sup> ±0.04	1.52 <sup>c</sup> ±0.36	1.66 <sup>c</sup> ±0.08	4.90 <sup>a</sup> ±0.22	1.59 <sup>b</sup> ±0.04	1.34 <sup>c</sup> ±0.03	1.55 <sup>b</sup> ±0.01	2.50 <sup>a</sup> ±0.50

Los superíndices indican diferencias significativas ( $p = 0.05$ ).

Tabla 3. Análisis de varianza de tres vías de los valores de  $Q_{10}$  en función de las variables experimentales sobre la  $QO_2$  de larvas filósoma de *Panulirus interruptus* a un día de eclosionadas.

Origen de la Variación	Gl	CM	F	$p$
Temperatura (T)	3	1.7942	13.667	<0.001
Salinidad (S)	3	0.2138	01.629	=0.202
Iluminación-Oscuridad (I-O)	1	0.0805	00.613	=0.439
T x S	9	3.5874	27.326	<0.001
I-O x T	3	0.8308	06.329	=0.002
I-O x S	3	1.1629	08.858	<0.001
I-O x T x S	9	0.9429	07.182	<0.001
Error	32	0.1313		
Total	63	0.91		

de *Panulirus penicillatus* (Olivier, 1791) recién eclosionadas, las cuales nadan >7 longitudes corporales  $\text{seg}^{-1}$ , siendo su longitud corporal de  $1.776 \pm 0.01$  mm. Al parecer, la velocidad de natación de la filósoma-1 de *Jasus edwardsii* es mayor ( $0.9$  a  $1.2 \text{ cm s}^{-1}$ ) (Bermudes et al., 2008).

Con base en la velocidad de natación de las larvas de *P. interruptus* estimada en el presente estudio, en el medio natural estas larvas podrían recorrer 40 m de desplazamiento vertical en 8 horas, lo que corresponde a lo encontrado en otras larvas filósoma, cuya migración se reportó en 20-40 m en el día y 0-20 m en la noche (Yeung et al., 1993).

La  $QO_2$  de larvas *P. interruptus* fue 0.95%, mayor con iluminación que en oscuridad. En cambio, las larvas de *Jasus edwardsii*, tuvieron un consumo de oxígeno de 28 y 36%, mayor con iluminación baja e intensa, que en oscuridad, respectivamente (Bermudes et al., 2008). La influencia de la iluminación durante el desarrollo de la larva filósoma de langostas espinosas, incide en el período de intermuda (Mikami & Greenwood, 1997) y en las tasas de alimentación y crecimiento (Bermudes & Ritar, 2008). Sin

embargo, en el presente trabajo las condiciones de iluminación y oscuridad duraron solamente 4-5 horas.

La  $QO_2$  de las larvas de *P. interruptus* ante cambios de temperatura, siguió un patrón similar al encontrado en otras larvas filósoma (Bermudes & Ritar, 2004; Matsuda & Yamakawa, 1997; Ikeda et al., 2011), con rangos de tolerancia y resistencia específicos y capacidad de adaptación climática (Hoar, 1978). En particular, las larvas de *P. interruptus* evidenciaron no compensación fisiológica en el rango de las temperaturas estudiadas de 11 a 31 °C, con una variación de la  $QO_2$  de 0.12 a 0.82 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) y  $Q_{10} = 2.6$ . Este valor de  $Q_{10}$  fue similar al encontrado por Varó et al. (1993) en larvas tempranas de *Artemia*, que fue de 2.02 ante una variación de 5 a 35 °C.

En larvas filósoma de *Panulirus japonicus* (Matsuda & Yamakawa, 1997) y de *Sagmariasus verreauxi*, H. Milne Edwards, 1851 (Moss et al., 2001), los cambios de temperatura en periodos de tiempo mayores al del presente estudio, incidieron en la tasa de muda y el desarrollo, por lo que cabría esperar una respuesta similar en el cultivo de larvas de *P. interruptus*. Sin embargo será importante definir la zona de tolerancia térmica y no rebasarla para no incrementar la mortalidad, tal como sucedió con *Jasus edwardsii* (Bermudes & Ritar, 2008).

Es razonable suponer que a una salinidad de 42 ups, las larvas de *P. interruptus* enfrentaron una condición de estrés osmótico, que disminuyó su consumo de oxígeno aproximadamente en un 60% con respecto a 33.5 ups, en todas las temperaturas probadas. Conforme aumentó la salinidad, la solubilidad del oxígeno fue menor y esto pudo ser un factor aditivo en los resultados obtenidos. Es posible que la afectación de la  $QO_2$  de larvas de *P. interruptus* refleje su incapacidad para osmorregular, en un ambiente a 42 ups. Allan et al. (2006) reportan que el consumo de oxígeno de *Palaemon peringueyi* (Stebbing, 1915), aumentó al aumentar la salinidad, y Rosas et al. (1999) reportaron que el consumo de oxígeno en poslarvas de *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus, 1767), aumentó en 10 ups, pero disminuyó en 40 ups. En el presen-

te trabajo, el aumento en el consumo de oxígeno de las larvas de *P. interruptus* al reducir la salinidad de 33.5 ups a 28 ups, se atribuye a tres causas posibles: a) una mayor disponibilidad de oxígeno disuelto, b) mayor actividad por intento de escape o c) una capacidad de osmorregulación limitada. Al respecto, Mantel y Former (1983) postulan que el que un organismo sea osmoconforme (categoría en que se encuentran las larvas marinas), no implica que carezca de mecanismos de regulación iónica ("regulación limitada"), que es un proceso que implica gasto energético.

Por otra parte, Anger (1998) menciona que la respiración en larvas de decápodos en general es reducida en salinidades bajas. Al igual, Bermudes y Ritar (2005) reportaron un crecimiento menor en filosomas de *Jasus edwardsii* aclimatadas a 28 ups y mencionaron que, por lo general, los organismos estenohalinos mostraron una tendencia a disminuir su consumo de oxígeno al ser sometidos a salinidades subnormales. Sin embargo, en el camarón eurihalino *Palaemon peringueyi* (Stebbing, 1915), el consumo de oxígeno se redujo al disminuir la salinidad (Allan *et al.*, 2006), mientras que las larvas zoea-I del cangrejo *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), mostró una ligera hiper-regulación a una salinidad de 17 ups y 100% de sobrevivencia en el rango de 17 a 44 ups durante 24 h (Cieluch *et al.*, 2004). Estos resultados evidencian la variedad de patrones osmóticos que presentan los decápodos, mismos que además pueden cambiar durante el desarrollo (Cieluch *et al.*, 2004).

La similitud de valores de  $QO_2$  de las larvas de *Panulirus interruptus* entre 28 y 33.5 ups sugiere que esta especie no necesariamente posee un mecanismo de regulación limitada, o bien que estas concentraciones salinas se encuentran dentro de su rango de tolerancia. Este comportamiento osmótico de larva de *P. interruptus* fue similar a lo encontrado en larvas del cangrejo *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783), que tuvieron su mayor crecimiento entre 30 y 35 ups, pero no en 40 ups (Samuel & Soundarapandian, 2010).

La regulación limitada propuesta por Mantel y Former (1983) se ha estudiado desde hace tiempo; por ejemplo, Ellar (1978) menciona que diversos invertebrados marinos y eurihalinos regulan su osmolaridad interna alterando la concentración celular de los aminoácidos (no esenciales) mediante la activación de la glutamato-deshidrogenasa. Si bien la mayoría de los estudios de osmorregulación se ha realizado en individuos adultos y muy pocos en larvas, Chartmantier *et al.* (1988) reportan tipos de osmorregulación en estadios post-embrionales de varias especies de crustáceos decápodos. La osmorregulación es importante para las larvas de crustáceos (Cieluch *et al.*, 2004), ya que el proceso de muda está ligado al intercambio iónico y en salinidades bajas se dificulta el endurecimiento de la cutícula, lo que puede causar altas mortalidades (Samuel & Soundarapandian, 2010). Por ejemplo, a una salinidad de 25 ups, las larvas de *Panulirus homarus*

(Linnaeus, 1758) tuvieron una mayor mortalidad y un menor crecimiento (mudas) que a 33 ups (Jha *et al.*, 2010).

**$Q_{10}$ .** Ante variación de la temperatura, se encontraron las características siguientes en la respuesta de la larva de *P. interruptus*:

En el presente trabajo, el uso de  $Q_{10}$ , que por definición es una medida del efecto de la temperatura en organismos, reflejó la influencia aditiva o sustractiva del efecto de la salinidad al efecto de la temperatura. Es decir, la sola influencia de la salinidad fue no significativa, pero su interacción con la temperatura fue altamente significativa ( $p < 0.001$ ).

Al ser la temperatura el factor de mayor incidencia y significancia ( $p < 0.001$ ) sobre el  $Q_{10}$ , en 11 y 17 °C el  $Q_{10}$ , indicó que el metabolismo se redujo 2 a 3 veces con respecto a la temperatura de eclosión. Precht (1958) estableció que valores de  $Q_{10}$  de 2 a 3, representan la zona de no-compensación, mientras que el valor de 1.0 representa la zona de compensación completa. Al aumentar la temperatura a 27 y 31 °C, el valor de  $Q_{10}$  fue menor que 2, lo que evidencia una condición de compensación térmica, puesto que valores cercanos a 1.0 representan compensación instantánea (Hazel & Prosser, 1974). Una respuesta semejante se encontró en larvas zoea-1 del decápodo *Caridina babaulti basrensis* (Al-Adhub & Hamzah, 1987) (Idrisi & Salman, 2005). Con relación al efecto de temperatura mayor a la de eclosión, Serfling y Ford (1975) encontraron que larvas de *Panulirus interruptus* se desarrollaron mejor a 28 °C, respecto a la temperatura ambiente de 17 °C.

En todas las temperaturas del experimento, la  $QO_2$  en salinidad de 42 ups fue la más baja, con respecto a otras salinidades, por lo que se considera la condición más estresante. Sin embargo, el cálculo de  $Q_{10}$  en esta salinidad reflejó inconsistencias, lo que imposibilita una explicación congruente de este resultado.

En conclusión, las larvas de *P. interruptus* mostraron ser altamente sensibles a las bajas temperaturas, lo que se acentuó en salinidad de 42 ups, mientras que en temperaturas superiores a la de eclosión y salinidades de 33.5 hasta 28 ups, las larvas mostraron capacidad de compensación térmica.

Los resultados obtenidos abonan conocimiento sobre la fisiología de la larva filosoma de *Panulirus interruptus*, con un potencial de aplicación en el manejo y cultivo de la misma. Como consideración final, es importante mencionar que sería atrevido generalizar los resultados de este trabajo a toda larva filosoma de *P. interruptus*, ya que en estudios de genética recientes se ha discutido la posibilidad de que existan subpoblaciones a lo largo de su distribución geográfica (desde California, U.S.A., hasta la península de Baja California, México) (Pérez-Enríquez *et al.*, 2001; García-Rodríguez & Pérez-Enríquez, 2006; Ben-Horin *et al.*, 2009).

## AGRADECIMIENTOS

Nuestro amplio agradecimiento y reconocimiento a la Dra. Marysabel Báez Hidalgo, catedrática de estadística en el Centro de Investigación Científica y Estudios Superiores de Ensenada, por sus acertadas observaciones y recomendaciones sobre el análisis estadístico. Así como a José María Domínguez, por su ayuda técnica en la presentación de las figuras.

## REFERENCIAS

- ALLAN, E. L., P. W. FRONEMAN & A. N. HODGSON. 2006. Effects of temperature and salinity on the standard metabolic rate (SMR) of the caridean shrimp *Palaemon peringueyi*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337 (1): 103-108.
- ANGER, K. 1998. Patterns of growth and chemical composition in decapod crustacean larvae. *Invertebrate Reproduction and Development* 33: 159-176.
- BELMAN, B. W. & J. J. CHILDRESS. 1973. Oxygen consumption of the larvae of the lobster *Panulirus interruptus* (Randall) and the crab *Cancer productus* (Randall). *Comparative Biochemistry and Physiology* 44A: 821-828.
- BEN-HORIN, T., M. IACCHEI, K. A. SELKOE, T. MAI & R. J. TOONEN. 2009. Characterization of eight polymorphic microsatellite loci for the California spiny lobster *Panulirus interruptus* and cross-amplification in other achelate lobsters. *Conservation Genetic Resources* 1: 193-197.
- BERMUDES, M. 2003. Aspects of the larval biology of southern rock lobster in Tasmania: north vs south. *The Lobster Newsletter* 16 (1): 13-14.
- BERMUDES, M. & A. J. RITAR. 2004. The ontogeny of physiological response to temperature in early stage spiny lobster (*Jasus edwardsii*) larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 138: 161-168.
- BERMUDES, M. & A. J. RITAR. 2005. Development and metabolic rate of stage I spiny lobster (*Jasus edwardsii*) larvae under constant and fluctuating salinities. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39 (2): 243-249.
- BERMUDES, M. & A. J. RITAR. 2008. Response of early stage spiny lobster *Jasus edwardsii* phyllosoma larvae to changes in temperature and photoperiod. *Aquaculture* 281: 63-69.
- BERMUDES, M., A. J. RITAR & C. G. CARTER. 2008. The ontogeny of physiological response to light intensity in early stage spiny lobster (*Jasus edwardsii*) larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 150: 40-55.
- CHARMANTIER, G., M. CHARMANTIER-DAURES, N. BOUARICHA, P. THUET, D.E. AIKEN & J.P. TRILLES. 1988. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in two decapod crustaceans: *Homarus americanus* and *Penaeus japonicus*. *Biological Bulletin* 175: 102-110.
- CHILDRESS, M. T. & S. H. JURY. 2006. Behaviour. In: B. F. Phillips (Ed.). *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. Blackwell, Oxford, pp: 78-112.
- CIELUCH, U., K. ANGER, F. AUJOULAT, F. BUCHHOLZ, M. CHARMANTIER-DAURES & G. CHARMANTIER. 2004. Ontogeny of osmoregulatory structures and functions in the green crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda). *Journal of Experimental Biology* 207: 325-336.
- DEXTER, D. M. 1972. Moulting and growth in laboratory reared phyllosomas of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *California Fish and Game* 58:107-115.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., F. DÍAZ-HERRERA, D. RE-ARAUJO, M. BAEZ-HIDALGO, M. LÓPEZ ZENTENO, G. VALDÉS-SÁNCHEZ & A. K. LÓPEZ-MURILLO. 2004. Temperatura preferida y consumo de oxígeno circadiano de la langosta roja *Panulirus interruptus* (Randall, 1842). *Ciencias Marinas* 30 (1B): 169-178.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., M. BÁEZ-HIDALGO & L. A. MURILLO-VALENZUELA. 2010a. Capture and rearing of pueruli of the red spiny lobster *Panulirus interruptus* from Northern Pacific coast of México. *Journal of the Marine Biological Association of India* 52 (2): 286-291.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., F. GALICIA-GALICIA, L. F. BÜCKLE-RAMÍREZ, M. BÁEZ-HIDALGO & E. PERERA-BRAVET. 2010b. Respiración, excreción y relación oxígeno: nitrógeno de filosomas de langosta roja *Panulirus interruptus*. *Hidrobiológica* 20 (2): 135-146.
- ELLAR, D. J. 1978. Some strategies of osmoregulation and ion transport in microorganisms. In: Schmidt-Nielsen, K., L. Bolis, S. Hugh & P. Maddrell (Eds.). *Comparative Physiology. Water, Ions and Fluid Mechanics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 125-150.
- FORWARD, R. B. JR., T. W. CRONIN & D. E. STEARNS. 1984. Control of diel vertical migration: Photoresponses of a larval crustacean. *Limnology and Oceanography* 29 (1): 146-154.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, F. J. & R. PÉREZ-ENRÍQUEZ. 2006. Genetic differentiation of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall, 1840) along the west coast of the Baja California Peninsula, México. *Marine Biology* 148 (3): 621-629.
- HAZEL, J. R. & C. L. PROSSER. 1974. Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiological Review* 54 (3): 620-677.
- HOAR, W. S. 1978. *Fisiología General y Comparada*. Ediciones OMEGA, S.A. Barcelona. 855 p.
- IDRISI, N. & S.D. SALMAN. 2005. Distribution, development, and metabolism of larval stages of the warm water shrimp, *Caridina*



*babaulti basrensis* (Decapoda, Atyidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38 (1): 31-42.

IKEDA, T., G. SMITH, M. MCKINNON & M. HALL. 2011. Metabolism and chemical composition of phyllosoma larvae, with special reference to tropical rock lobster *Panulirus ornatus* (Decapoda; Palinuridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405: 80-86.

JHA, D. K., M. VIJAYKUMARAN, T. SENTHIL MURUGAN, J. SANTHANAKUMAR, T. S. KUMAR, N. V. VINITHKUMAR & R. KIRUBAGARAN. 2010. Survival and growth of early phyllosoma stages of *Panulirus homarus* under different salinity regimes. *Journal of the Marine Biology Association of India* 52 (2): 215-218.

JOHNSON, M. W. 1960. The offshore drift of larvae of the California spiny lobster *Panulirus interruptus*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, Report 7*: 147-161.

KITAKA, J. 1994. Culture of phyllosomas of spiny lobster and its application to studies of larval recruitment and aquaculture. *Crustaceana* 66 (3): 258-270.

KITAKA, J. 1997. Culture of larval spiny lobsters: a review of work done in northern Japan. *Marine and Freshwater Research* 48: 923-930.

LIDDY, G. C., B. F. PHILLIPS & G. B. MAGUIRE. 2003. Survival and growth of instar 1 phyllosoma of the western rock lobster, *Panulirus cygnus*, starved before or after periods of feeding. *Aquaculture International* 11 (1-2): 53-67.

LÓPEZ-ZENTENO, M. 2004. Comparación de dos sistemas de cultivo de larva filósoma de la langosta roja *Panulirus interruptus*, a escala de laboratorio. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C. México. 77 p.

LOZANO-ÁLVAREZ, E., P. BRIONES-FOURZÁN & C. B. KENSLER. 1981. Análisis de las posibilidades de cultivar langostas (*Crustacea, Palinuridae*) en México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 8 (1): 69-78.

MANTEL, L. H. & L. L. FORMER. 1983. Osmotic and ionic regulation. In: Bliss, D. E. (Ed.). *The Biology of Crustacea. Vol 5*. Academic Press, New York, pp 54-161.

MATSUDA, H. & T. YAMAKAWA. 1997. Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) phyllosomas under laboratory conditions. *Marine and Freshwater Research* 48: 791-796.

MATSUDA, H., T. TAKENOCHI & J. S. GOLDSTEIN. 2006. The complete larval development of the pronghorn spiny lobster *Panulirus penicillatus* (Decapoda: Palinuridae) in culture. *Journal of Crustacean Biology* 26 (4): 579-600.

MCCUE, M. D. 2006. Specific dynamic action: A century of investigation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 144 (4): 381-394.

MIKAMI, S. & F. TAKASHIMA. 1993. Effects of starvation upon survival, growth and molting interval of the larvae of the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda, Palinuridea). *Crustaceana* 64 (2): 137-142.

MIKAMI, S. & J. G. GREENWOOD. 1997. Influence of light regimes on phyllosomal growth and timing of moulting in *Thenus orientalis* (Lund) (Decapoda: Scyllaridae). *Marine and Freshwater Research* 48 (8): 777-782.

MITCHELL, C. T., C. H. TURNER & A. R. STRACHAN. 1969. Observations on the biology and behavior of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall). *California Fish and Game* 55 (2): 121-131.

MOSS, G. A., L. J. TONG & J. ILLINGWORTH. 1999. Effects of light intensity on the growth and survival of early-stage phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research* 50 (2): 129-134.

MOSS, G. A., L. J. TONG & S. E. ALLEN. 2001. Effects of temperature and food ration on the growth and survival of early and mid-stage phyllosomas of the spiny lobster *Jasus verreauxi*. *Marine and Freshwater Research* 52 (8): 1459-1464.

ORTÍZ-VIVEROS, D. 1996. Adaptaciones fisiológicas de la "Langosta Roja" *Panulirus interruptus* para sobrevivir fuera del agua en relación al tiempo y temperatura de exposición aérea. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C. México. 51 p.

PERERA, E. 2008. Tropical spiny lobsters aquaculture: How far from success? (Prospect for the Caribbean). In: Schwartz, S. H. (Ed.). *Aquaculture Research Trends*. Nova Science Publishers. Hauppauge, N.Y. USA, pp. 1-5.

PÉREZ-ENRÍQUEZ, R., A. VEGA, S. ÁVILA & J. L. SANDOVAL. 2001. Population genetics of red spiny lobster (*Panulirus interruptus*) along the Baja California Peninsula, México. *Marine and Freshwater Research* 52 (8): 1541-1549.

PHILLIPS, B. & H. MATSUDA. 2011. A global review of spiny lobster aquaculture. In: Fotedar, R. K. & B. Phillips (Eds.). *Recent Advances and New Species in Aquaculture*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 22-68.

PRECHT, H. 1958. Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In: Prosser, C. L. (Ed.). *Physiological Adaptation*. American Physiological Society, Washington, D.C., pp. 50-78.

PROSSER, C. L. 1973. *Comparative Animal Physiology*. 3<sup>rd</sup> ed. Saunders, Philadelphia. 966 p.

- QUIÑONES-DE LA PAZ, N. 2005. Abatimiento del oxígeno disuelto y amoníaco producido en un sistema cerrado de mantenimiento de *Panulirus interruptus* (Randall, 1840). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B. C., México. 51 p.
- RITAR, A. J., G. A. DUNSTAN, B. J. CREAR & M. R. BROWN. 2003. Biochemical composition during growth and starvation of early larval stages of culture spiny lobster (*Jasus edwardsii*) phyllosoma. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 136: 353-370.
- RITZ, D. A. 1972. Behavioural response to light of the newly hatched phyllosoma larvae of *Panulirus longipes cygnus* George (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 10: 105-114.
- RODRÍGUEZ-PRUNEDA, A. 2002. Efecto de la ablación del pedúnculo ocular en langosta roja (*Panulirus interruptus*, Randall, 1840). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C., México. 69 p.
- ROSAS, C., L. OCAMPO, G. GAXIOLA, A. SÁNCHEZ & L. SOTO. 1999. Effect of salinity on survival and oxygen consumption of postlarvae (PL10-PL21) of *Litopenaeus setiferus*. *Journal of Crustacean Biology* 19 (2): 244-251.
- SAMUEL, N. J. & P. SOUNDARAPANDIAN. 2010. Effect of salinity on the growth, survival and development of larvae of the commercially important portunid crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst). *Current Research Journal of Biological Sciences* 2 (4): 286-293.
- SERFLING, S. A. & R. F. FORD. 1975. Laboratory culture of juveniles stages of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall) at elevated temperatures. *Aquaculture* 6 (4): 377-387.
- SHAW, W. N. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Southwest) -spiny lobster. *U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report*. 82 (11.47). *United States Army Corps of Engineers*, TR EL-82-4. 10 p.
- SMITH, G.G., P.A. THOMPSON, A.J. RITAR & G.A. DUNSTAN. 2003. Effect of starvation and feeding on the fatty acid profiles of stage I phyllosoma of spiny lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture Research* 34: 419-426.
- SOTO-RODRÍGUEZ, S. A. 1993. Efecto del carragenano en el sistema inmunológico de la langosta *Panulirus interruptus*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C. Mexico. 74 p.
- STATSOFT INC. 2005. Statistica (data analysis software system). version 7.1. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- SYSTAT SOFTWARE, INC. 2006. Sigma Stat for Windows V 3.5. Build 3.5.0.54. [www.systat.com](http://www.systat.com).
- TONG, L. J., G. A. MOSS, T. D. PICKERING & M. P. PAEWAI. 2000. Temperature effects on embryo and early larval development of spiny lobster *Jasus edwardsii*, and description of a method to predict larval hatch times. *Marine and Freshwater Research* 51: 243-248.
- TORRES-IRINEO, E. 2005. Efecto del empaque comercial y la temperatura sobre el consumo de oxígeno y la deuda de oxígeno en la langosta roja *Panulirus interruptus* (Randall, 1840). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California, México. 47 p.
- VARÓ, I., A. C. TAYLOR & F. AMAT. 1993. Comparison of two methods for measuring the rates of oxygen consumption of small aquatic animals (*Artemia*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 106A (3): 551-555.
- VEA-CAMPA, D. O. 2003. Cultivo experimental de los estadios larvarios tempranos de la langosta roja *Panulirus interruptus* (Randall) en un sistema cerrado con microalgas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México. 52 p.
- YEUNG, C., J. T. COUILLARD IV & M. F. MCGOWAN. 1993. The relationship between vertical distribution of spiny lobster phyllosoma larvae (Crustacea: Palinuridae) and isolume depths generated by a computer model. *Revista de Biología Tropical* 41 (1): 63-67.
- ZAMUDIO-ANDRADE, F. A. 2005. Comparación del crecimiento y la supervivencia de larvas filosomas tempranas de la langosta roja *Panulirus interruptus* (Randall, 1842), cultivadas con métodos diferentes, a escala de laboratorio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, Mexico. 45 p.
- ZIMMER-FAUST, R. K. & E. SPANIER. 1987. Gregariousness and sociality in spiny lobsters: implications for den habitation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105 (1): 57-71.

Recibido: 24 de Julio de 2012.

Aceptado: 20 de febrero de 2013.