

Respiración, excreción y relación oxígeno: nitrógeno de filosomas de la langosta roja *Panulirus interruptus*

Respiration, Excretion and Oxygen: Nitrogen Ratio of the Phyllosomes of the Red Spiny Lobster *Panulirus interruptus*

Díaz-Iglesias, Eugenio,¹ Francisco Galicia Galicia,¹ Luis Fernando Bückle Ramírez,¹
Marysabel Báez-Hidalgo¹ y Eric Perera-Bravet²

¹Departamento de Acuicultura, División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, CICESE, Carretera Ensenada-Tijuana No. 3918, Fracc. Zona Playitas, C. P. 22860, Ensenada, Baja California, México.
² Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana. Calle 16 No. 114, Miramar, Playa, C. P. 11300, La Habana, Cuba.
email: ediaz@cicese.mx

Díaz-Iglesias, E., F. Galicia Galicia, L. F. Bückle Ramírez, M. Báez-Hidalgo y E. Perera-Bravet. 2010. Respiración, excreción y relación oxígeno:nitrógeno de filosomas de la langosta roja *Panulirus interruptus*. *Hidrobiológica* 20(2): 135-146.

RESUMEN

El cultivo de la langosta *Panulirus interruptus* está limitado por la ausencia de conocimientos que permitan concluir el ciclo larval con eficiencia. Este trabajo presenta resultados sobre la respiración y la excreción de larvas filosomas tempranas cultivadas en el laboratorio a 21 °C y alimentadas con nauplios de *Artemia* enriquecidos con microalgas *Isochrysis sp.* y *Chaetoceros muelleri*. El estado postabsortivo se obtuvo después de 13.5 horas de ayuno. Durante el ayuno, el consumo del oxígeno de las larvas disminuyó de 5.29 mg O₂ g⁻¹h⁻¹ en la primera hora a 3.54 mg O₂ g⁻¹h⁻¹ después de 14 horas. El consumo de oxígeno diurno fue significativamente mayor que el nocturno en las filosomas de los estadios I y II. Los niveles medios del consumo de oxígeno durante día y noche fueron: 4.28 y 3.66 en filosoma I, y 3.8 y 3.17 en filosoma II, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas en la excreción de amoníaco entre el día y la noche: las filosomas I excretaron de 0.011 a 0.095 mg NH₄ g⁻¹h⁻¹, y las filosomas II, de 0-0.65 mg NH₄ g⁻¹h⁻¹. Las tasas de consumo de oxígeno y excreción del amoníaco fueron significativamente más altas en filosoma I que en filosoma II. No se detectaron diferencias significativas entre el día y la noche, en la relación O: N (oxígeno:nitrógeno). Las relaciones O:N de 59.1 a 422.4 obtenidas en ambas fases indican un catabolismo que va de la utilización de mezclas iguales de proteínas y lípidos a la utilización de lípidos e hidratos de carbono.

Palabras clave: Langosta roja, filosomas, respiración, excreción, tasa metabólica.

ABSTRACT

The culture of the lobster *Panulirus interruptus* is limited due to the lack of knowledge that allow the completion of all larval stages. This work presents data on daytime and nighttime oxygen consumption and ammonia excretion in phyllosoma I and II of the red lobster *Panulirus interruptus* reared in the lab at 21 °C and feeding with enriched *Artemia nauplii*. During starvation, the oxygen consumption by larvae phyllosoma dropped from 5.29 in the first hour to 3.54 mg O₂ g⁻¹h⁻¹ after 14 h. The postabsorptive state was achieved after 13.5 h of starvation. This observation was taken into account to use starved larvae in our study. Oxygen consumption in the daytime was significantly higher than in the nighttime in both larval stages. The levels of oxygen consumption (mg O₂ g⁻¹h⁻¹) during daytime and nighttime were: 4.28

and 3.66 in phyllosoma I and; 3.8 and 3.17 in phyllosoma II, respectively. There were no significant daytime/nighttime differences of ammonia excretion: phyllosoma I excreted 0.011 to 0.095 mg $\text{NH}_4 \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$; phyllosoma II excreted 0 to 0.65 mg $\text{NH}_4 \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$. Oxygen consumption and ammonia excretion were significantly higher in phyllosoma I than in phyllosoma II. There were no significant differences between daytime and nighttime. The Oxygen-Nitrogen ratios of 59.1 to 422.4 obtained in both stages suggest a catabolism ranging from utilization of equal values of proteins and lipids to utilization of lipids and carbohydrates.

Key words: Red Spiny Lobster, early phyllosoma, respiration, excretion, metabolic rate.

INTRODUCCIÓN

La langosta roja de California *P. interruptus* se distribuye en las costas de la Península de Baja California, y sobre la costa oeste del Golfo de California (Ayala *et al.*, 1988). Su mayor abundancia es en la zona centro de las costas de Baja California (Ortuño-Manzanares, 2003). De 1996 a 2004 la pesquería de langosta en la Península de Baja California representó cerca del 70 % del total nacional, del cual el 94 % fue aportado por *P. interruptus*. La captura promedio de esta especie durante los últimos 35 años osciló entre 981 y 2020 toneladas métricas (TM), con una media de 1885 TM (Vega-Velásquez, *et al.* 2008), encontrándose su explotación en la fase de estabilidad con manejo dinámico (CONAPESCA, 2008).

Para evitar la sobre explotación de *P. interruptus* las normas vigentes incluyen el cierre de zonas costeras; un tamaño mínimo legal de pesca (82.5 mm de cefalotórax), restricciones para los aparejos pesqueros y la protección de hembras grávidas (Briónes-Fourzán, 1995 y Lozano-Álvarez *et al.*, 1981). La captura de esta especie en el litoral costero ha disminuido un 50 % desde 1975 a la temporada de 2003-2004. La zona centro de la Península de Baja California presenta una sólida estabilidad pesquera, y el aprovechamiento es cercano al máximo rendimiento. En contraste con las zonas sur y norte que tienen una tendencia a declinar (Caballero-Alegria, 2003).

Con sólo algunas excepciones, los "stocks" de langostas espinosas están plenamente explotados o explotados por encima de niveles sostenibles. Se ha sugerido que una vía de incrementar los niveles actuales de producción es a través de la acuicultura.

Abundando en esta dirección, el primer experimento de cultivo fue realizado hace más de un siglo (Hattori y Oishi, 1899, citado por Kittaka, 1997). Se han cultivado las larvas de varias especies de langostas espinosas (Kittaka, 1988; Kittaka & Ikegami, 1988; Yamakawa *et al.*, 1989; Kittaka & Kimura, 1989; Kittaka, 1997; Matsuda & Yamakawa, 1997; Illingworth *et al.*, 1997; Ritar *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2003 a y b), aunque el cultivo del ciclo larval continúa siendo uno de los principales obstáculos para el desarrollo del cultivo comercial de langostas espinosas, se han dado pasos importantes en este sentido, sin llegar aun a disponer de una tecnología que permita desarrollar una larvicultura comercial rentable.

El desarrollo alcanzado en la recolecta de semilla ha permitido comenzar la cría o engorda de postlarvas en varios países

(Jefferis y Davis, 2003), en algunos de ellos a escala comercial. Un ejemplo es Vietnam, donde la engorda de postlarvas de *Panulirus ornatus* en jaulas en el mar se ha desarrollado rápidamente como la actividad más rentable en las comunidades costeras (Hambrey *et al.*, 2001; Phillips & Melville-Smith, 2006). En Cuba, se han realizado también algunos intentos de engorda con éxito a escala de laboratorio, capturando postlarvas en el medio natural (Díaz-Iglesias, *et al.*, 1991).

Las larvas filosomas cultivadas han sido alimentadas principalmente con *Artemia* sp. y gónadas de mejillón *Mytillus californicus* (Mitchell, 1971, Kittaka, 1997). Para los estudios bioenergéticos relacionados con la nutrición de los organismos acuáticos y en particular en crustáceos decápodos, se utilizan tres índices: el incremento de calor aparente (ICA), la excreción postalimentaria (UPA) como una forma de medir los costos energéticos asociados con las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento (Díaz-Iglesias *et al.*, 2001a, 2001b, 2001c, 2002; Perera, 2000, 2003; Perera *et al.*, 2003a, 2003b, 2005; Rosas, 2003) y la relación oxígeno: nitrógeno (O:N) para inferir el sustrato energético utilizado por los organismos (Mayzaud & Conover, 1988).

Los estudios relacionados con el consumo de oxígeno y excreción de amoniaco, así como los factores que los afectan, son útiles dentro de la acuicultura para determinar las condiciones de manejo de los organismos, asegurando una buena calidad de agua que permita el desempeño óptimo de los organismos cultivados (Crear & Forteach, 2002; Díaz-Iglesias *et al.*, 2004). Además, estos estudios permiten la formulación de modelos para predecir la producción de biomasa y poder determinar la cantidad de alimento con el que se podrá incrementar la producción animal, como han sido en particular aquellos realizados en langostas pailuridos (Díaz-Iglesias *et al.*, 2002; Perera *et al.*, 2005).

El objetivo general del presente trabajo ha sido determinar la diferencia entre la tasa metabólica diurna y nocturna en larvas filosomas de la langosta *Panulirus interruptus* durante sus primeros estadios de desarrollo con el fin de mejorar su producción acuícola.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las larvas filosomas I y II, según la clasificación de Johnson (1955), utilizadas en esa investigación se obtuvieron de 2 hembras

ovígeras de la langosta roja *Panulirus interruptus* capturadas en la localidad Punta San Antonio de El Rosario, Baja California, México, ubicada en una latitud de 29° 44.619' N y una longitud de 115° 40.647' W. (Garmin, GPSmap76Cx) en la concesión de la Asociación Pesquera REGASA 2. Se transportaron al laboratorio de Acuicultura del CICESE, Ensenada, Baja California, México, donde se mantuvieron en tinas de 80 litros con recambio de agua de 200 % día⁻¹ a 21 °C hasta la eclosión de las larvas filosomas. Las hembras se alimentaron con mejillón *Mytilus galloprovincialis* vivo cada tercer día. En la salida de agua de la tina se colocó una malla de 200 micra para retener las larvas filosomas una vez eclosionadas.

Las larvas filosomas se cultivaron en recipientes de 15 litros en los cuales la entrada de agua es desde el fondo para crear una corriente vertical ascendente o afloramiento e impedir el asentamiento de las larvas, este recipiente es conocido como frasco de Hughes. En la salida del agua de cada recipiente se encuentra una malla de 200 micras. El sistema de cultivo consta de una circulación cerrada de agua que pasa sucesivamente por un enfriador, un calentador, un biofiltro para convertir el amoníaco en nitritos y posteriormente en nitratos, un sistema de filtrado físico para partículas de 10, 5 y 1 micras y una lámpara de luz ultravioleta para desinfectar el agua. Se mantuvo una temperatura de 21 °C; el recambio de agua fue diario y del 20 % y un fotoperiodo de 12 horas luz.

El agua de mar antes de entrar al sistema pasó a través de un sistema de filtrado físico con una retención de partículas de 10, 5 y 1 micras, tratamiento de luz UV y se almacenó en un tanque cerrado de 90 litros donde se desinfectó por medio de ozono y se aireó durante toda la noche anterior. De este sistema de filtración y desinfección se tomó el agua para el recambio de agua del sistema de cultivo.

Se recolectaron las larvas en un tamiz, se lavaron con agua de mar filtrada y ozonificada. Posteriormente se colocó dicho tamiz dentro de un recipiente para desinfectarlas con formalina a razón de 15 ppm durante 20 minutos, (Ritar, 2001) lapso que no es tóxico para las larvas, después de este tratamiento se lavaron con agua de mar para retirar los restos de la formalina. Una vez desinfectadas se contaron y se sembraron a una densidad de 100 larvas L⁻¹. Se utilizaron 5 recipientes de 15 litros, sembrando un total de 7500 larvas.

Se sembraron dos grupos de larvas en diferentes fechas para tener disponibilidad de organismos durante el desarrollo de los experimentos. El primer grupo de larvas procedentes de una hembra de 85 mm de longitud cefalotórax se mantuvo durante todo el primer estadio y el segundo grupo procedentes de una hembra de 92 mm de longitud cefalotórax, de filosomas I del primer estadio hasta el segundo estadio o filosoma II, según la clasificación de Johnson (1955).

Se realizó un recambio de agua al sistema de cultivo del 10 % diario para mantener los niveles de nitratos bajos de acuerdo con la experiencia acumulada en estos cultivos (López-Zenteno, 2004). Los factores fisicoquímicos que se midieron fueron: el pH, la temperatura, la concentración de oxígeno, la concentración de amoníaco y la salinidad. El pH se midió con un pH metro digital, la temperatura y la concentración de oxígeno con un oxímetro (YSI) y la salinidad por medio de una sonda digital (YSI). Para medir la concentración de amoníaco se utilizó un electrodo (Thermo Orion 9512). La concentración de oxígeno dentro de los recipientes de cultivo se encontró a un 88 % de la saturación. Los valores de estos factores fueron (media ± desviación estándar): Temperatura: 20.9 ± 1.4 °C; Oxígeno: 6.82 ± 0.13 mg O₂·L⁻¹; Salinidad: 34.2 ± 0.71 ‰; pH: 8.30 ± 0.14; Nitrógeno de amoníaco: 0.036 ± 0.007 mg NH₄·L⁻¹.

Las larvas se alimentaron diariamente con nauplios de *Artemia franciscana*, cosechada a las 48 horas de incubación y de un tamaño de 0.8 mm (desviación estándar = 0.06, n = 20). Estos nauplios de artemia se enriquecieron durante dos horas con las microalgas *Isochrysis sp.* y *Chaetoceros muelleri*, las cuales poseen un perfil alto en ácidos grasos poliinsaturados (Ching-Piao & Liang-Ping, 2001; Ritar *et al.*, 2004; Araújo y Tavano-García, 2005). En la última hora se agregó formalina a razón de 100 ppm para desinfectar las artemias y se lavaron con agua de mar filtrada y purificada antes de alimentar.

La densidad en la que se aplicó el alimento fue de 3 nauplios·ml⁻¹ los cuales se mantuvieron durante 24 horas en el sistema de cultivo de larvas de filosomas y fueron retenidos por mallas de 200 micra, después fueron retirados por medio del cambio de la malla de 200 micra por una de 600 micra. Después de utilizadas, las mallas se desinfectaban con hipoclorito de sodio (6 %) a razón 3 ml L⁻¹ por lo menos durante una hora y posteriormente se neutralizaba con tiosulfato de sodio a razón de 0.16 gl⁻¹.

En los experimentos se midieron el consumo de oxígeno, la excreción de amoníaco y el peso seco de 244 larvas filosoma I y 156 larvas filosoma II, introduciéndose 9 y 6 larvas en cada cámara por experimento de los estadios I y II, respectivamente. Para medir el consumo de oxígeno se utilizaron dos cámaras respirométricas estáticas con un volumen de 2.7 ml acopladas a dos electrodos microcatódicos polarográficos de oxígeno y un oxímetro de dos canales (Strathkelvin 782). Para medir la excreción de amoníaco se extrajo una muestra de agua de la cámara y se midió la concentración con un electrodo (Thermo Orion 9512) para amoníaco. La temperatura en las cámaras respirométricas se mantuvo en 21 °C por medio de cámaras refrigerantes conectadas a un baño refrigerante con bombeo (VWR)

Para obtener el peso seco, se utilizó una balanza analítica (Metler AE 240), todas las larvas se recuperaron después de cada experimento y se lavaban con una solución de formiato de amo-

niaco (3 %) para eliminar las sales del agua de mar, se colocaron en un filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/A 21 mm) prequemado y se secaban en una estufa a 60 °C durante 48 horas. El consumo de oxígeno y la excreción de amoníaco de cada grupo se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$R = (V (C_f - C_i)) \cdot 1000^{-1}$$

Donde:

R: mg de oxígeno consumidos o los mg de amoníaco excretado

V: volumen de la cámara respirométrica en mililitros

C_f: concentración final en mg l⁻¹

C_i: concentración inicial en mg l⁻¹

1000: para escalar a litro

Por último, se dividió el resultado entre el peso seco en g y el tiempo en h, para expresar el resultado en mg·g⁻¹·h⁻¹. Los valores estimados en el consumo de oxígeno se ajustaron restando los datos del grupo control en cada caso. El agua de mar utilizada en las cámaras respirométricas, así como la ocupada en los recipientes utilizados para mantener las larvas en ayuno durante 13.5 horas se filtró a 10, 5 y 0.3 micra, y también se pasó a través de luz ultravioleta.

Además, se evaluó la relación atómica oxígeno consumido-nitrógeno de amoníaco excretado (O:N), convertidos convenientemente en microátomos-gramos, lo que es un indicador de la naturaleza del sustrato metabólico que está siendo oxidado preferentemente por el organismo para la obtención de energía (Harris, 1959; Dall & Smith, 1986). El catabolismo de proteínas puras produce relaciones O:N en el intervalo de 3-16, mezclas de proteínas y lípidos entre 17 y 50, cantidades equivalentes de lípidos y proteínas corresponden con valores del O:N entre 50 y 60, mientras que valores superiores a 60 indican el uso de lípidos y carbohidratos (Mayzaud & Conover, 1988). Para el cálculo se tuvo en cuenta que 1 mg de O₂ = 62.5 microátomos-gramo y 1 mg de N = 48.5 microátomos-gramo.

Se mantuvieron en ayuno las larvas filosomas en recipientes de 200 ml, a una densidad de 25 larvas por recipiente, con recambios del 10 % de agua cada 6 horas. Los tiempos de ayuno utilizados fueron de 1, 5, 14, 21 y 59 h en horas de la mañana. Para cada tiempo de ayuno se hicieron tres repeticiones en los cuales se midió el consumo de oxígeno, la excreción de amoníaco y el peso seco, y se calculó la relación O:N. En cada condición experimental (diferente tiempo de ayuno) muestra se utilizaron nueve larvas, las cuales estuvieron dentro de la cámara respirométrica 1.5 horas. Se ocuparon en este experimento un total de 135 larvas. Estas repeticiones se realizaron bajo condiciones de iluminación a 212 Lux en fotoperíodo luminoso. Sin embargo, al colocar las larvas en periodos de ayuno, para comprobar la existencia de oscilaciones circadianas esta muestra se realizaba en la noche

y se utilizaba luz roja para no alterar a los animales. Esta serie de mediciones se realizó sólo con larvas del primer estadio, después de tres días de eclosión y antes de los doce días. El cálculo del número de larvas colocadas en recipientes de 200 ml para mantenerlas en ayuno, el número de larvas colocadas dentro de las cámaras respirométricas, así como el tiempo en que tardó cada experimento se calculó de acuerdo con experimentos previos de ajuste. A partir de los resultados obtenidos también se calculó la relación oxígeno-nitrógeno. Los resultados de las primeras 21 horas de ayuno se sometieron a una regresión de una función parabólica de forma canónica:

$$y = B_0 + B_1x + B_2x^2$$

Donde:

y: Consumo de oxígeno en mg·g⁻¹·h⁻¹

x: tiempo en h

B₀, B₁, B₂: parámetros de la ecuación

Para determinar el tiempo en el cual el metabolismo se encuentra más bajo se aplicó la siguiente fórmula:

$$X_{\min} = B_1 \cdot (2B_2)^{-1}$$

Donde:

X_{min}: tiempo mínimo en h

B₁, B₂: parámetros de la ecuación

Las larvas filosomas se dejaron 12 horas en ausencia de alimento antes de introducirlas a las cámaras respirométricas, para esto se utilizaron recipientes con un volumen de 200 ml donde se colocaban 25 larvas del primer estadio o 14 larvas del segundo estadio, con un recambio de agua a las 6 horas. Se introdujeron nueve larvas filosomas del estadio I o seis del estadio II en cada cámara respirométrica por repetición. Se mantuvieron dentro de la cámara respirométrica durante 1.5 horas, no consumiendo más del 30 % de la concentración de oxígeno del agua de la cámara para impedir la hipoxia. En las muestras obtenidas durante la noche se utilizó luz roja para introducir las larvas a la cámara y oscuridad durante el resto del experimento. De cada repetición experimental se obtuvo el consumo de oxígeno, la excreción de amoníaco y el peso seco. A partir de estos resultados también se calculó la relación oxígeno-nitrógeno. Se realizaron 14 experimentos en la noche y 14 en el día con larvas de primer estadio, en cambio, en larvas del segundo estadio se realizaron 13 durante la noche y 13 durante el día. Se analizaron un total de 244 larvas de primer estadio y 156 larvas del segundo estadio.

Los resultados de las variables medidas se presentan con la media y la desviación estándar. La comparación entre las variables longitud total, medidas al microscopio estereoscópico con micrómetro ocular y peso seco entre grupos y estadios, se realizó mediante la prueba "t" de Student. En los experimentos, se hicieron diseños de bloques al azar, con tres repeticiones para cada

tiempo de ayuno. Cuando se encontraron diferencias, al menos, significativas, se realizó la prueba estadística de Tukey para detectar cuáles tiempos de inanición eran diferentes. Se aplicó la prueba estadística "t" de Student a los resultados obtenidos del consumo de oxígeno y excreción de amoníaco haciendo comparaciones entre el día y la noche, y entre el estadio uno y dos. Los análisis estadísticos, cálculos y gráficos se realizaron mediante el paquete estadístico STATISTICA 6.1.

RESULTADOS

Se presentan los resultados de las mediciones de las variables longitud total (mm) y peso seco (μg), por estadio y por grupo de estadios I y II, y los resultados de la prueba estadística "t" Student entre estadios en el grupo dos y entre grupos para el estadio uno (Tabla 1). Se encontró diferencia altamente significativa ($p < 0.001$) en todas las comparaciones realizadas: entre estadios en el grupo dos y entre grupos para el estadio uno. Las larvas del primer estadio aumentaron su tamaño en un 34 % y su peso en un 22 %, este incremento corresponde a los 21 días cuando ya han pasado al segundo estadio. La edad del primer estadio fue de 15 días para los dos grupos.

Se presenta el consumo de oxígeno de las filosomas del estadio I, a las horas de ayuno analizadas (Tabla 2). La prueba de dos vías realizada, mostró que se encontraron diferencias altamente significativas en el consumo de oxígeno de las larvas sometidas a diferentes tiempos de ayuno ($F = 38.58^{***}$, $p < 0.001$), así como se confirmó que la variabilidad interna, o sea, entre repeticiones, fue homogénea ($F = 0.61^{ns}$, $p > 0.05$). Por consiguiente, se aplicó el análisis estadístico *a posteriori* de Tukey, entre los tiempos de ayuno.

Se observó un descenso continuo en el consumo de oxígeno a partir de la primera hora de ayuno encontrando un valor significativamente bajo a las 14 horas (Fig. 1). Sin embargo, a las 21 horas de experimentación el consumo se volvió a incrementar siendo igual que al de una y once horas de ayuno. Posteriormente el consumo de oxígeno volvió a disminuir, y a las 59 horas fue

Tabla 2. Consumo de oxígeno de las larvas filosomas de *Panulirus interruptus* del estadio I a diferentes tiempos de ayuno.

Consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	Horas de ayuno (h)					
	1	5	11	14	21	59
Media	5.29	4.76	4.18	3.54	4.55	2.41
Desviación estándar	0.29	0.11	0.17	0.26	0.17	0.46

significativamente más bajo ($p < 0.01^{**}$) que en los demás tiempos de ayuno. En estas variaciones pueden influir las oscilaciones circadianas de estos organismos.

Los resultados de la excreción de amoníaco de las filosomas del estadio I, a las horas de ayuno analizadas, se presentan en la Tabla 3. Con el análisis de varianza de dos vías, se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de ayuno ($F = 3.89^*$, $p < 0.05$), y no entre las repeticiones ($F = 0.13^{ns}$, $p > 0.05$). La prueba Tukey mostró que la excreción a una hora de ayuno es significativamente mayor ($p < 0.05$) que a cinco y catorce horas. En la primera hora de ayuno se registró una excreción de amoníaco de $0.084 \text{ mg NH}_4\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, descendiendo a las 5 horas a $0.028 \text{ mg NH}_4\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. El resto de los valores no difieren estadísticamente (Fig. 2).

Los valores de la relación oxígeno-nitrógeno comprenden desde 61.5 hasta 174.2 (Tabla 4). En concordancia con los resultados de Mayzaud y Conover (1988), se observa que el sustrato metabólico que se consume con preferencia es una mezcla de lípidos y carbohidratos, por los valores de O:N superiores a 60. No se encontró diferencia significativa en ningún caso, en el análisis de varianza de dos vías realizado: entre tiempos de ayuno $F = 3.41^{ns}$ ($p > 0.05$), ni entre las repeticiones $F = 3.49^{ns}$ ($p > 0.05$).

Puesto que se encontraron diferencias significativas en el consumo de oxígeno, se sometieron los datos a una regresión no lineal para encontrar el tiempo en el cual se encuentra un valor mínimo en el metabolismo. El consumo de oxígeno a 59 horas de ayuno se descartó dado que es un tiempo prolongado. Según la función

Tabla 1. Longitud total y peso seco de las larvas filosomas de *Panulirus interruptus*, cultivadas en laboratorio; y resultados de la prueba "t" entre estadios en el grupo dos y entre grupos para el estadio uno.

Variable	n	Estadio I (media \pm s)	n	Estadio II (media \pm s)	Prueba entre	"t"	p
Longitud total (mm)	20	1.79 \pm 0.06	—	—	grupos	7.2***	< 0.001
	20	1.54 \pm 0.07	20	2.07 \pm 0.08	estadios	21.8***	< 0.001
Peso seco (μg)	242	8.60 \pm 0.37	—	—	grupos	10.9***	< 0.001
	127	7.24 \pm 0.34	151	8.88 \pm 0.79	estadios	10.9***	< 0.001

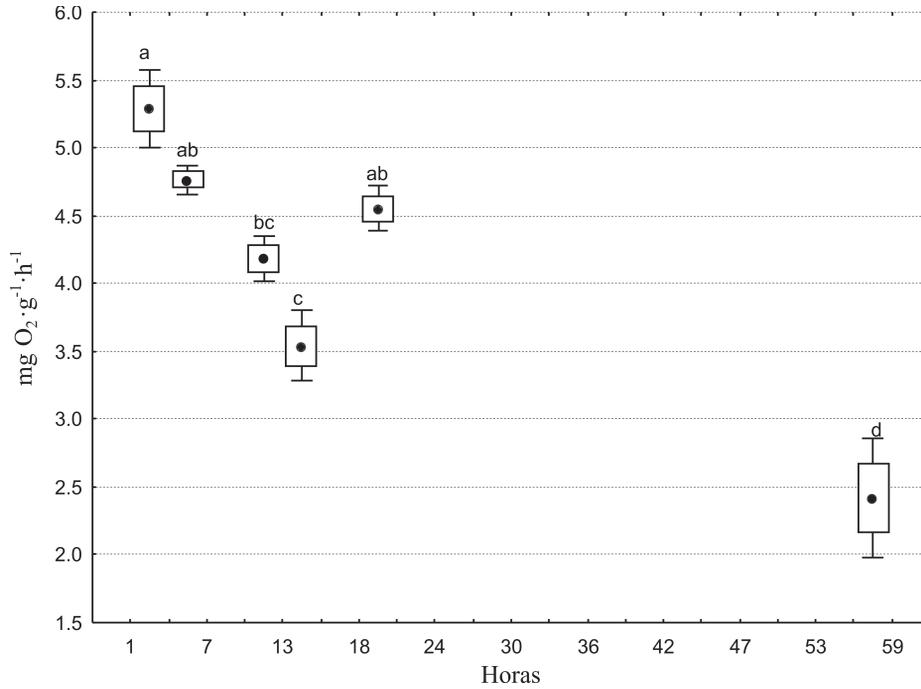


Figura 1. Consumo de oxígeno en las larvas filarinas del estadio I a diferentes tiempos de ayuno. El punto indica la media, el cuadro es error estándar de 0.95 y las líneas verticales la desviación estándar de 0.95. Las letras señalan diferencias significativas de acuerdo a la prueba estadística *a posteriori* de Tukey ($p < 0.05$).

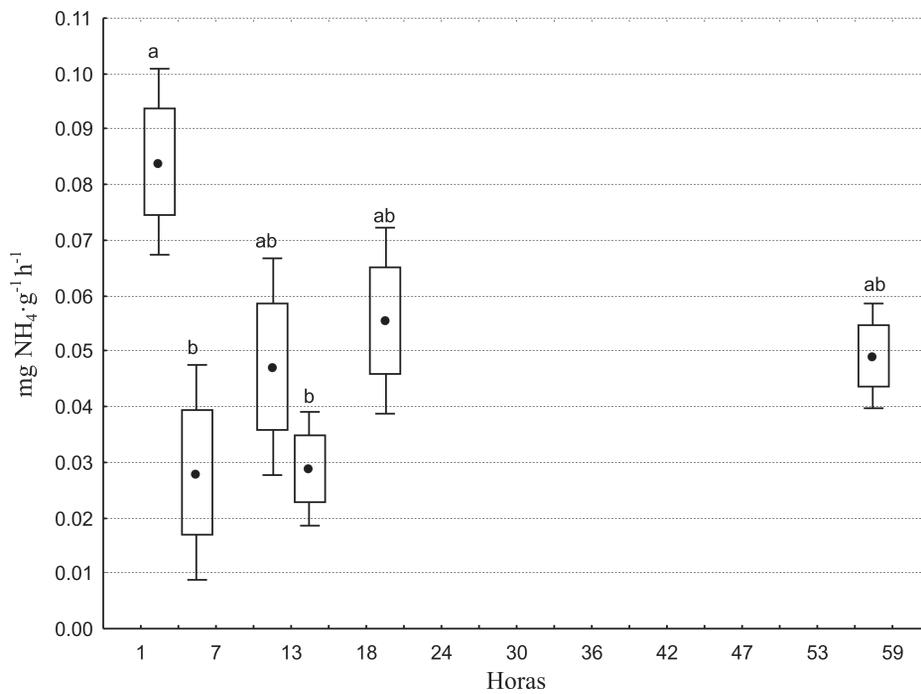


Figura 2. Excreción amoniacal de las larvas filarinas del estadio I a diferentes tiempos de ayuno. El punto indica la media, el cuadro es error estándar de 0.95 y las líneas verticales la desviación estándar de 0.95. Las diferencias significativas se muestran con letra de acuerdo con la prueba estadística *a posteriori* de Tukey ($p < 0.05$).

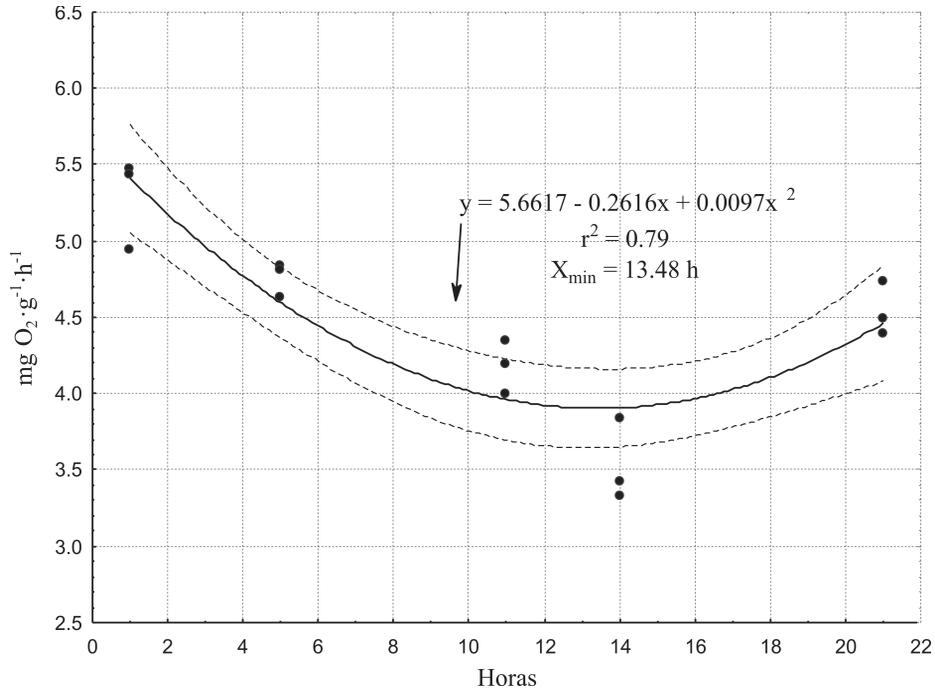


Figura 3. Regresión del consumo de oxígeno por larvas filosasmas de estadio I a diferentes tiempos de ayuno. Las líneas punteadas indican el intervalo de confianza de 95 %.

Tabla 3. Excreción amoniacal de las larvas filosasmas de *Panulirus interruptus* del estadio I a diferentes tiempos de ayuno.

Excreción amoniacal (mg NH ₄ ·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	Horas de ayuno (h)					
	1	5	11	14	21	59
Media	0.084	0.028	0.047	0.028	0.055	0.049
Desviación estándar	0.017	0.020	0.020	0.010	0.011	0.009

Tabla 4. Relación oxígeno-nitrógeno de las larvas filosasmas de *Panulirus interruptus* del estadio I a diferentes tiempos de ayuno.

Relación O:N	Horas de ayuno (h)					
	1	5	11	14	21	59
Media	80.5	174.2	140.3	171.6	109.0	61.5
Desviación estándar	13.6	74.3	78.9	72.7	31.6	1.6

parabólica estimada el tiempo de ayuno en el cual se encuentra el consumo de oxígeno más bajo es a las 13.5 horas (Fig. 3).

El consumo de oxígeno en larvas del I y II estadio se presenta en la Tabla 5. Fue significativamente mayor en el día que en la noche ($p < 0.01^{**}$). En el estadio I consumieron un promedio de 3.66 mg O₂·g⁻¹·h⁻¹ en la noche y 4.28 mg O₂·g⁻¹·h⁻¹ en el día, representado un incremento del 17 %. En cambio, en las larvas del segundo estadio este incremento fue de 19 %. Estas diferencias fueron estadísticamente muy significativas ($p < 0.01$), así como entre estadios cuando se comparan entre grupos diurnos y nocturnos (Tabla 6).

Tabla 5. Consumo de oxígeno diurno y nocturno en las larvas filosasmas de *Panulirus interruptus*.

Estadio	Periodo	n	Consumo de oxígeno (mg O ₂ ·g ⁻¹ ·h ⁻¹)			
			Mínimo	Máximo	Media	Desviación estándar
I	Día	14	3.60	4.80	4.28	0.33
	Noche	14	2.64	4.89	3.66	0.59
II	Día	13	3.09	4.22	3.80	0.29
	Noche	13	2.17	4.50	3.17	0.62

Tabla 6. Comparación entre el consumo de oxígeno diurno y nocturno en las larvas filosasmas de *Panulirus interruptus*.

Comparación	Grupo	"t"	p
Entre día y noche	Estadio I	3.4**	< 0.01
	Estadio II	3.2**	< 0.01
Entre estadio I y II	De día	3.9***	< 0.001
	De noche	2.1*	< 0.05

Estos resultados se presentan en la Tabla 7. La mayor excreción de amoniaco se observó en el estadio filosoama I tanto en mediciones diurnas como nocturnas, pero no se encontraron diferencias significativas en la excreción de amoniaco entre el día y la noche (Tabla 8).

Los promedios de la relación oxígeno-nitrógeno presentan desviaciones estándar muy grandes, relativamente (Tabla 9), por

Tabla 7. Excreción amoniacal diurna y nocturna de las larvas filosas del estadio I y II de la langosta *Panulirus interruptus*.

Estadio	Periodo	n	Excreción amoniacal (mg NH ₄ -g ⁻¹ ·h ⁻¹)			
			Mínimo	Máximo	Media	Desviación estándar
I	Día	14	0.011	0.095	0.047	0.026
	Noche	14	0.012	0.070	0.037	0.017
II	Día	13	0.000	0.065	0.014	0.021
	Noche	13	0.003	0.034	0.016	0.010

Tabla 8. Comparación entre la excreción amoniacal diurna y nocturna en las larvas filosas de la langosta *Panulirus interruptus*.

Comparación	Grupo	"t"	p
Entre día y noche	Estadio I	1.12 ^{ns}	> 0.05
	Estadio II	0.31 ^{ns}	> 0.05
Entre estadio I y II	De día	3.58 ^{**}	< 0.01
	De noche	3.95 ^{***}	< 0.001

Tabla 9. Relación oxígeno-nitrógeno diurna y nocturna de las larvas filosas del estadio I y II de la langosta *Panulirus interruptus*.

Estadio	Periodo	n	Relación O:N			
			Mínimo	Máximo	Media	Desviación estándar
I	Día	14	59.1	422.4	156.7	102.8
	Noche	14	64.2	292.8	148.9	72.6
II	Día	5	74.1	258.2	161.1	77.6
	Noche	5	120.5	346.6	204.5	85.7

lo cual no se encontraron diferencias significativas entre el día y la noche, ni entre estadios (Tabla 10). En el segundo estadio se excluyeron del promedio aquellos experimentos en que la excreción de amoníaco fue cero. Los valores oscilaron entre 59.1 y 422.4 en ambos estadios lo cual indica el uso de sustratos metabólicos que oscilan desde una mezcla en cantidades iguales de proteínas y lípidos, hasta el metabolismo de carbohidratos en su totalidad.

DISCUSIÓN

Las mediciones realizadas sobre la longitud total en los primeros estadios larvales de *Panulirus interruptus* ha indicado que es importante la elección de la hembra desovante para la realización de experimentos, ya que el tamaño de las larvas filosas dependió de la hembra de la cual se obtuvieron, en el primer estadio la longitud total promedio fue de 1.54 y 1.79 mm según la hembra de procedencia. El tamaño de las larvas cultivadas en laboratorio reportados para esta especie para el primer estadio va desde 1.2 a 1.7 mm y para el segundo estadio de 1.81 a 2.18 mm (López-Zenteno, 2004). El aumento de peso del primer al segundo estadio en

Tabla 10. Comparación entre la relación oxígeno-nitrógeno diurna y nocturna de las larvas filosas de la langosta *Panulirus interruptus*.

Comparación	Grupo	"t"	p
Entre día y noche	Estadio I	0.23 ^{ns}	> 0.05
	Estadio II	0.83 ^{ns}	> 0.05
Entre estadio I y II	De día	0.09 ^{ns}	> 0.05
	De noche	1.40 ^{ns}	> 0.05

larvas cultivadas reportado es de 25 % (Dexter, 1972), 23 % (Ramaje, 1971), 36 % (Vea-Campa, 2003), 23 % (López-Zenteno, 2004) y de 34 % en este trabajo. Sin embargo, si el aumento del peso es comparado con el de larvas recolectadas del medio natural es aun reducido, ya que estas aumentan un 86 % del primer al segundo estadio (Johnson, 1956). El tamaño menor de los organismos cultivados es un hecho común (Ritar, 2001), dado que las condiciones ambientales así como las ofertas nutricionales son limitadas en un cultivo. Es por eso que el aumento de tamaño durante los primeros estadios puede ser un indicador sobre el éxito en el desarrollo larvario y por lo cual los estudios bioenergéticos para la especie *P. interruptus* se deben enfocar principalmente a este periodo de vida.

La colocación de organismos en ayuno antes de medir el consumo de oxígeno ha sido ampliamente practicada en organismos adultos para alcanzar el tiempo postabsortivo y disminuir la acción dinámica específica o incremento de calor aparente de los alimentos (Dall y Smith, 1986; Beamish y Triple, 1990), además de aclimatar para disminuir el estrés por el manejo y no obtener errores al realizar las mediciones. Por ejemplo, las langostas adultas de *P. interruptus* se mantienen sin alimento 72 horas antes de realizar experimentos y 12 horas dentro del respirómetro para disminuir el estrés (Díaz-Iglesias *et al.*, 2004), el camarón *Penaeus monodon* requiere de 6 a 8 horas de ayuno (Du-Preez *et al.*, 1992) y en las especies de camarón *Litopenaeus vannamei* y *L. setiferus* se han utilizado 12 horas (Rosas *et al.*, 2001). Sin embargo, en estadios larvares se han realizado pocos trabajos sobre el periodo postabsortivo y la aclimatación no ha sido comúnmente evaluada no estando claro si esto ocurre, ya que un alto consumo de oxígeno puede deberse al efecto calorigénico del alimento y no al estrés por manejo (Lemos *et al.*, 2003).

En las larvas filosa I de la langosta *Jasus edwardsii* el tiempo de ayuno al que se someten antes de realizar experimentos, tiempo en el cual se dejan de utilizar los nutrientes del alimento para el catabolismo e inicio del periodo postabsortivo, se considera de 17.5 horas cuando son cultivadas entre 16 y 17 °C (Bermudes, 2002) y para las larvas zoea III del camarón *Farfantepenaeus paulensis* se considera en 1.6 horas cuando se cultiva a 26 °C (Lemos *et al.*, 2003). En las larvas filosas de *P. interruptus* en estadio I cultivadas a 21 °C el consumo de oxígeno descendió continuamente hasta alcanzar un punto bajo a las 13.5 horas, considerándose este tiempo el comienzo del periodo postabsortivo.

La diferencia en el estado posabsortivo entre este trabajo y los citados anteriormente debe radicar en las diferencias de la tasa metabólica, la temperatura en que se realizaron estos trabajos y el preferendum térmico de la especie, dado que la tasa de consumo de oxígeno en larvas de *J. edwardsii* fue de $1.15 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Bermudes, 2002), mientras que en larvas de *F. paulensis* fue de $18.7 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Lemos *et al.*, 2003) y en este trabajo fue de $3.89 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. También depende de la cantidad, calidad y balance energético del alimento ingerido (Díaz-Iglesias *et al.*, 2001a, 2001b, 2001c, 2002; Perera, 2000, 2003; Perera *et al.*, 2003a, 2003b, 2005; Du-Preez *et al.*, 1992; Rosas *et al.*, 1996). En larvas de *J. edwardsii* después de 17.5 horas de ayuno se incrementó la excreción de amoniaco atribuyéndose al comienzo de la utilización de proteína de reserva (Bermudes, 2002), sin embargo, en el presente estudio después de 13.5 horas sólo se incrementó el consumo de oxígeno y no la excreción de amoniaco. Un comportamiento similar en el metabolismo se ha reportado para en el camarón *L. vannamei*, donde el consumo de oxígeno se incrementó a $1.75 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ entre los días 3 a 9 de ayuno con una excreción de amoniaco estable, disminuyendo a $1.13 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ en los días 12 a 15 de ayuno (Comoglio *et al.*, 2004).

La relación oxígeno-nitrógeno con larvas filosomas del estadio I no arrojaron diferencias significativas entre las horas de ayuno. Los valores promedio se mantuvieron superiores a 80, lo que indica que las larvas utilizaron para el metabolismo una mezcla de lípidos y carbohidratos. A las 59 horas la relación fue de 61.5, pues a diferencia de la primera hora de ayuno este valor es producido por la reducción del consumo de oxígeno y no por el aumento de la excreción de amoniaco, indicando que se utiliza una mezcla de proteína y lípidos. En los organismos marinos los lípidos son el mayor recurso energético durante el ayuno, limitándose al catabolismo de proteínas cuando las reservas de lípidos son limitadas (Anger & Nair, 1979; Dawirs, 1986). El incremento del consumo de oxígeno después de las 13.5 horas en larvas filosomas que ya han consumido los nutrientes del alimento ingerido, podría explicarse por la obtención de energía a partir de la beta-oxidación de los ácidos grasos del hepatopáncreas, como ha sido reportado por Comoglio *et al.* (2004).

Contradictoriamente, las larvas de filosomas de *Jasus edwardsii* y *Panulirus cygnus* al someterse a periodos de ayuno disminuyen el contenido de lípidos sólo el 17.8 y 6.5 %, respectivamente de la diferencia en el peso seco, sugiriendo que los lípidos no son el sustrato catabólico durante periodos de ayuno y que la proteína y en menor cantidad los carbohidratos representan el sustrato catabólico en larvas en ayuno, limitando la utilización de los lípidos para los periodos de muda (Smith *et al.*, 2003b; Liddy *et al.*, 2004). La relación oxígeno-nitrógeno depende del estado nutricional del organismo (Mayzaud & Conover, 1988), por eso si el alimento ingerido es menor que el requerido para el catabolismo, el organismo puede aumentar su dependencia de los lípidos como sustrato energético (Huggins & Munday, 1998). La relación

oxígeno-nitrógeno en los experimentos realizados en este trabajo siempre se mantuvo arriba de 60 por lo cual se deduce que existe una preferencia por los lípidos y carbohidratos durante los periodos de ayuno, sin embargo, no se puede concluir que el alimento sea deficiente, dado que después de la utilización de una mezcla de lípidos y carbohidratos se detectó una disminución de la relación oxígeno-nitrógeno y por consecuente una utilización de una mezcla de lípidos y proteínas. Esta última deducción podría prestarse a confusión dado que no hay diferencias significativas entre los tiempos de ayuno, pero la probabilidad se encontró en un valor crítico ($p = 0.052$).

El aumento de la tasa de consumo de oxígeno en larvas filosomas de *P. interruptus* durante el día, fue similar al *J. edwardsii* (Bermudes, 2002) donde también se ha encontrado una mayor excreción de amoniaco y una mayor tasa de alimentación en condiciones de iluminación que en oscuridad. Larvas de otras especies en que se ha encontrado una mayor tasa de alimentación durante condiciones de iluminación son las de los cangrejos *Rhithropanopeus harrissii* (Cronin & Forward, 1980) y *Ranina ranina* (Minagawa, 1994). Mientras que en la presente investigación el consumo de oxígeno de los estadios filosoma uno y dos fue mayor durante el día que en la noche en condiciones de ayuno, la excreción de amoniaco y la relación oxígeno-nitrógeno no presentó diferencias significativas.

Esto refleja que la iluminación puede afectar indirectamente el consumo de oxígeno al aumentar el movimiento como ha sido reportado en *J. edwardsii* (Bermudes, 2002) y por ello pueden alimentarse más, reflejando un mayor incremento en el tamaño de las larvas con un fotoperiodo donde fase luz es extensa (Moss *et al.*, 1999). Sin embargo, no puede concluirse en este trabajo que fue solamente la iluminación el factor que provocó un aumento en el consumo de oxígeno, ya que en algunos trabajos se sugiere indirectamente la existencia de un ritmo biológico, como en las larvas filosomas de *P. japonicus* (Matsuda *et al.*, 2003) y de *Thenus orientalis* (Mikami, 2005) cultivadas dentro de un fotoperiodo controlado, en las que se ha observado que mudan sincrónicamente a la misma hora del día aunque a unas se les cambie el fotoperiodo unos días antes de este proceso. La luz es probablemente el factor más importante y sincronizador que influye sobre las actividades endógenas de los organismos (Mikami & Greenwood, 1997), aunque existen otros factores como la presión hidrostática (Childress, 2004), salinidad, temperatura, movimientos del agua, respuestas a la gravedad e interacción entre presa y depredador (Naylor, 2006).

Las larvas filosomas de los primeros estadios tienen un fototropismo positivo y por eso se observan durante el día altas densidades de larvas de *J. edwardsii* en la superficie del mar (Bruce *et al.*, 2000). Los cultivos de las larvas filosomas de *P. interruptus* se han realizado con un fotoperiodo de 12 horas luz, sin embargo, en el medio natural la eclosión se inicia a principios de verano

principalmente (Johnson, 1960) cuando el tiempo de iluminación es más largo que el de oscuridad. Esto indica que las larvas filosomas tienen un tiempo de mayor actividad y alimentación, lo cual se refleja en el mayor tamaño de las larvas capturadas que las cultivadas.

La relación oxígeno-nitrógeno en el estadio I y II durante el periodo postabsortivo se mantuvo por arriba de 250 con una utilización catabólica de carbohidratos y lípidos. Esto indica que del alimento suministrado, las proteínas tienen una baja utilización para la obtención de energía y pueden ser canalizadas para el anabolismo. Aunque se necesitan más experimentos para confirmarlo, el alargamiento del tiempo de iluminación en el cultivo de larvas filosomas proporcionaría mejores condiciones para que las larvas ingieran mayor cantidad de alimento lo cual redundaría en un incremento de la tasa de crecimiento.

Se puede concluir que las larvas filosomas de langosta *Panulirus interruptus* del primer estadio alcanzaron el estado postabsortivo a las 13.5 horas de ayuno. Durante el ayuno, el consumo del oxígeno de las larvas disminuyó de 5.29 mg O₂ g⁻¹h⁻¹ en la primera hora a 3.54 mg O₂ g⁻¹ h⁻¹ después de 14 horas ($p < 0.001$). Los niveles del consumo de oxígeno (mg O₂) durante día y noche fueron: 4.28 y 3.66 en filosoma I; 3.8 y 3.17 en filosoma II, respectivamente. La tasa de consumo de oxígeno en larvas del primer y segundo estadio fue mayor ($p < 0.01$) en el día que en la noche en un 16 % y 19 % respectivamente. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la excreción de amoníaco durante el día y la noche: las filosomas I excretaron en un intervalo de 0.011 a 0.095 mg NH₄ g⁻¹h⁻¹; y las filosomas II excretaron 0.00 a 0.65 mg NH₄ g⁻¹h⁻¹. Las tasas de consumo de oxígeno y excreción del amoníaco fueron significativamente más altas ($p < 0.005$) en filosoma I que en filosoma II. No se detectaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre el día y la noche, en la relación O:N. Las relaciones Oxígeno-Nitrógeno de 59.1 a 422.4 obtenidas en ambas fases hacen pensar en un catabolismo que va de la utilización de mezclas iguales de proteínas y lípidos a la utilización de lípidos e hidratos de carbono.

REFERENCIAS

- ANGER, K. Y K. K. C. NAIR. 1979. Laboratory experiments on larval development of *Hyas areneus* (Decapoda: Mejridae), *Helgoländer Meeresunters.* 32: 36-54 p.
- ARAÚJO, S. & V. M. TAVANO-GARCIA. 2005. Growth and biochemical composition of the diatom *Chaetoceros cf. wighamii brighwell* under different temperature, salinity and carbon dioxide levels. I. Protein, carbohydrates and lipids. *Aquaculture* 246: 405-412.
- AYALA, Y., J. G. GONZÁLEZ-AVILES & G. ESPINOZA-CASTRO. 1988. Biología y pesca de langosta en el Pacífico Mexicano. In: *Los Recursos Pesqueros del País*. Secretaría de Pesca. México, pp. 251-286.
- BEAMISH, F. & E. TRIPLE. 1990. Heat increment: a static or dynamic dimension in bioenergetics models? *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 649-661.
- BERMUDES, M. F. M. 2002. *Environmental physiology of cultured early-stage southern rock lobster (Jasus edwardsii Hutton, 1875) larvae*. Tesis de doctorado. Universidad de Tasmania. Australia. 171 p.
- BRIONES-FOURZÁN, P. 1995. Biología y pesca de las langostas en México. In: F. González y J. De la Rosa (Eds.). *Temas selectos de oceanografía biológica en México*. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 207-236 p.
- BRUCE, B., R. BRADFORD, D. GRIFFIN, C. GARDNER & J. YOUNG. 2000. *A synthesis of existing data on larval rock lobster distribution in the southern Australia*. Final Report. Project. No. 96/107. Fisheries research and development corporation. Australia.
- CABALLERO-ALEGRÍA, F. 2003. Estado de la pesquería de langosta roja (*Panulirus interruptus*) en Baja California, México. In: *Memorias del I Foro de Intercambio Científico sobre Recursos Bentónicos de México*, 1-3 de septiembre. Instituto Nacional de Pesca - CRIP, La Paz, Baja California Sur, México, 41 p.
- CHILDRESS, J. J. 2004. Effects of pressure, temperature and oxygen consumption rate of the midwater copepod *Gaussia princeps*. *Marine Biology*. 39 (1): 19-24.
- CHING-PIAO, L. & L. LIANG-PING. 2001. Ultrastructural study and lipid formation of *Isochrysis sp.* CCMP14324. *Botanic Bulletin Academia Sinica* 42: 207-214.
- COMOGLIO, L. I., G. GAXIOLA, A. ROQUE, G. CUZON & O. AMIN. 2004. The effect of starvation on refeeding, digestive enzyme activity, oxygen consumption, and ammonia excretion in juvenile white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Journal of Shellfish Research* 23 (1): 243-249.
- CONAPESCA (Comisión Nacional de la Pesca), SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2008. Programa Rector Nacional de Pesca y Acuicultura, Región Pacífico Norte. (http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/programa_rector_nacional_de_pesca_y_acuicultura_su#)
- CREAR, B. J. & G. N. R. FORTEATH. 2002. Feeding has the largest effect on the ammonia excretion rate of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*, and the western rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Aquacultural engineering* 26: 239-250.
- CRONIN, T. W. & R. B. FORWARD. 1980. The effect of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Biological Bulletin* 158: 283-294.
- DALL, W. & D. M. SMITH. 1986. Oxygen consumption and ammonia excretion in fed and starved tiger prawns, *Penaeus esculentus* Haswell. *Aquaculture* 55: 23-33.
- DAWIRS, R. R. 1986. Influence of limited food supply on growth and elemental composition (C, N, H) of *Carcinus maenas* (Decapoda) larvae reared in the laboratory. *Mar Ecol. Pro. Ser.* 31: 201-208 p.
- DEXTER, D. M. 1972. Molting and growth in laboratory reared phyllosomes of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *California Fish and Games* 58 (2): 107-115.

- DÍAZ-IGLESIAS, E., F. DÍAZ HERRERA, D. RE-ARAUJO, M. BÁEZ 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., R. ADRIANO, M. BÁEZ-HIDALGO Y F. NODAS. 2001c: Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille, 1804): 3. Crustacea. *Revista Investigaciones Marinas* 22 (1): 33-38.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., R. ADRIANO, M. BÁEZ-HIDALGO Y F. NODAS. 2001a: Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille, 1804):1. Pelecypoda. *Revista Investigaciones Marinas* 22 (1): 19-26.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., R. ADRIANO, M. BÁEZ-HIDALGO & F. NODAS. 2001b: Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille, 1804): 2. Gasteropoda. *Revista Investigaciones Marinas* 22 (1): 27-32.
- DÍAZ-IGLESIAS, E., M. BÁEZ-HIDALGO, E. PERERA & I. FRAGA. 2002. Respuesta metabólica de la alimentación natural y artificial en juveniles de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804). *Hidrobiológica* 12 (2): 101-112.
- DÍAZ-IGLESIAS, E.; R. BRITO-PÉREZ & M. BÁEZ-HIDALGO. 1991. Cría de postlarvas de langosta *Panulirus argus* en condiciones de laboratorio. *Revista Investigaciones Marinas* 12 (1-3): 323-331.
- DU PREEZ, H. H., C. HOUNG CHEN & H. CHIEH SHIH. 1992. Apparent specific dynamic action of food in the grass shrimp, *Penaeus monodon* Fabricius. *Comparative Biochemistry Physiology* 103A (1): 173-178.
- HAMBREY, J., I. A. TUAN & T. K. THUONG. 2001: Aquaculture and alleviation. II. Cages culture in costal waters of Viet Nam. *World Aquaculture* 32 (2).
- HARRIS, E. 1959: Oceanography of Long Island Sound. II. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bulletin Bingham Oceanographic College* 17: 31-65.
- HUGGINS, A. K. & K. A. MUNDAY. 1998. Crustacean metabolism. *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry* 3: 271-378.
- ILLINGWORTH, J., L. J. TONG, G. A. MOS & T. D. PICKERING. 1997: Upwelling tank for culturing rock lobster (*Jasus edwardsii*) phyllosomas. *Marine and Freshwater Research* 48: 911-914.
- JEFFS, A. & M. DAVIS. 2003. An assessment of the aquaculture potential of the Caribbean Spiny Lobster, *Panulirus argus*. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 54: 413-426.
- JOHNSON, M. W. 1956. The larval development of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), with notes on *Panulirus gracilis* streets. *California Academy of Sciences* 29 (1): 1-19.
- JOHNSON, M. W. 1960. Production and distribution of larvae of the spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall) with records on *Panulirus gracilis* streets. *Scripps Institution Oceanographic* 6: 413-462.
- KITTAKA, J. & K. KIMURA. 1989: Culture of the Japanese Spiny Lobster *Panulirus japonicus* from egg to juvenile stage. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55 (6): 963-970.
- KITTAKA, J. 1988: Culture of the Palinurid *Jasus lalandii* from egg stage to puerulus. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54 (1): 87-93.
- KITTAKA, J. 1997: Culture of larval spiny lobsters: a review of work done in northern Japan. *Marine and Freshwater Research* 48: 923-930.
- KITTAKA, J. & E. IKEGAMI. 1988. Culture of the Palinurid *Palinurus elephas* from egg stage to puerulus. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54 (7): 1149-1154.
- LEMONS, D., R. L. V. JORGE & V. N. PHAN. 2003. Simultaneous measurements of oxygen consumption and ammonia-N excretion in embryos and larvae of marine invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology A* (13): 321-328.
- LIDDY, G. C., M. M. NELSON, P. D. NICHOLS, B. F. PHILLIPS & G. B. MAGUIRE. 2004. The lipid composition of early stage western rock lobster (*Panulirus cygnus*) phyllosoma: importance of polar lipid and essential fatty acids. *Journal Shellfish Research* 23 (1): 265-273.
- LÓPEZ-ZENTENO, M. 2004. *Comparación de dos sistemas de cultivo de larva filosoma de la langosta roja Panulirus interruptus, a escala de laboratorio*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California, México. 77 p.
- LOZANO-ÁLVAREZ, E., P. BRIONES-FOURZÁN & C. B. KENSLER. 1981. Análisis de las probabilidades de cultivar langostas (Crustacea, Palinuridae) en México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 8 (1): 69-78.
- 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. TAKENOUCI & T. YAMAKAWA. 2003. Diel timing of molting and metamorphosis of *Panulirus japonicus* phyllosoma larvae under laboratory conditions. *Fisheries Science* 69 (1): 124.
- MAYZAUD, P. & R. J. CONOVER. 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. *Marine Ecology Program Serie* 45: 289-302.
- 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: 777-782.
- MIKAMI, S. 2005. Moulting behavior responses of Bay lobster, *Thenus orientalis*, to environmental manipulation. *Marine and Freshwater Research* 39: 287-292.
- MINAGAWA, M. 1994. Effects of photoperiod on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina*. *Aquaculture* 120: 105-114.

- MITCHELL, J. R. 1971. Food preferences, feeding mechanism, and related behavior in phyllosoma larvae of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). Master Thesis. Faculty of San Diego State College, USA, 90 p.
- MOSS, G. A., L. J. TONG & J. ILLINGWORTH. 1999. Effects of light intensity and food density on the growth and survival of early stage phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research* 50 (2): 129-134.
- NAYLOR, E. 2006. Orientation and navigation in coastal marine estuarine zooplankton. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 39 (1): 13-24.
- ORTUÑO-MANZANARES, G. 2003. *Abundancia y distribución de larvas filósoma de langosta roja (Panulirus interruptus) en la parte sur de la corriente de California durante el 2000*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México, 148 p.
- PERERA BRAVET, E. 2000. *Bioenergética de la langosta Panulirus argus (Latreille, 1804), durante el ayuno y la alimentación*. Tesis de Licenciatura. Centro de Investigaciones Marinas. Universidad de la Habana, Cuba. 45 p.
- PERERA BRAVET, E. 2003. *Bioenergética de juveniles de la langosta espino-sa Panulirus argus (Latreille, 1804) durante la alimentación artificial con diferentes fuentes de proteína*. Tesis de Maestría en Biología Marina. Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba. 65 p.
- PERERA, E., DÍAZ-IGLESIAS, E., BÁEZ-HIDALGO, M. Y NODAS, F. 2003a: Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille, 1804): 4. Amphineura. *Revista Investigaciones Marinas* 24 (1): 17-22.
- PERERA, E., DÍAZ-IGLESIAS, M., BÁEZ-HIDALGO & F. NODAS. 2003b: Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille, 1804): 5. Echinoidea. *Revista Investigaciones Marinas*. 24 (1): 23-28.
- PERERA, E., I. FRAGA, O. CARRILLO. E. DÍAZ-IGLESIAS, R. CRUZ, M. BÁEZ-HIDALGO & G. S. GALICH. 2005. Evaluation of practical diets for the Caribbean spiny lobster *Panulirus Aarhus* (Latreille, 1804): effects of protein sources on substrate metabolism and digestive proteases. *Aquaculture* 244: 251-262.
- PHILLIPS, B. F. & R. MELVILLE-SMITH. 2006. *Panulirus Species*. In: B. Phillips (Ed.) *Lobsters. Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. Blackwell Publishing, pp. 359-384.
- RAMAJE, M. J. 1971. *Food preferences, feeding mechanism and related behavior in phyllosoma larvae of the California spiny lobster, Panulirus interruptus (Randall)*. Master Thesis. Faculty of San Diego State College, San Diego, USA, 110 p.
- RITAR, A. J. 2001. The experimental culture of phyllosoma larvae of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) in a flow-through system. *Aquacultural Engineering* 24: 149-156.
- RITAR, A. J., G. A. DUNSTAN, & M. M. NELSON. 2004. Nutritional and bacterial profiles of juvenile *Artemia sp.* fed different enrichments and during starvation. *Aquaculture* 239: 535-373.
- RITAR, A., C. THOMAS & A. BEECH. 2002: Feeding *Artemia* and shellfish to phyllosoma larvae of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*). *Aquaculture*. 212: 179-190.
- ROSAS, C. 2003. Bioenergética de camarones peneidos: una forma de comprender los mecanismos fisiológicos involucrados en la nutrición. *Avances en Nutrición Acuicola III*: 81-98.
- ROSAS, C., A. SÁNCHEZ, E. DÍAZ-IGLESIAS., L. A. SOTO, G. GAXIOLA & R. BRITO. 1996. Effect of dietary protein level on apparent heat increment and post-prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. notialis*, *P. schmitti* and *P. duorarum* postlarvae. *Journal of the World Aquaculture Society* 27: 92-102.
- ROSAS, C., G. CUZON, G. TABEADA, C. PASCUAL, G. GAXIOLA & A. VAN-WORMHOUDT. 2001. Effect of dietary protein and energy levels on growth, oxygen consumption, haemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* (Boone) and *L. setiferus* (Linne) juveniles (Crustacea, Decapoda; Penaeidae). *Aquaculture Research* 32: 531-547.
- SMITH, G. G., A. J. RITAR & G. A. DUNSTAN. 2003a. An activity test to evaluate larval competency in spiny lobster (*Jasus edwardsii*) from wild and captive ovigerous broodstock held under different environmental conditions. *Aquaculture* 218: 293-307.
- SMITH, G., P. THOMPSON, A. RITAR. & G. DUNSTAN. 2003b: Effects of starvation and feeding on the fatty acid profile of stage I phyllosoma of the spiny lobster *Jasus edwardsii*. *Aquaculture Research* 34: 419-426.
- 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, Baja California, México. 52 p.
- VEGA-VELÁSQUEZ, A., E. TREVIÑO, C. CASTRO AGUIRRE, A. DEL VALLE MARTÍNEZ & R. AYALA MURILLO. 2008. Indicadores del estado de la pesquería de langostas espinosas (*Panulirus spp.*) de Baja California Sur durante las temporadas 2006/07-2007/08. In: Catorceavo *Taller Regional de investigación y manejo de langostas espinosas del Noroeste de México*. La Paz, Baja California Sur, México, 22-24 septiembre 2008. Instituto Nacional de La Pesca, CRIP, La Paz.
- YAMAKAWA, T., M. NISHIMURA, H. MATSUDA, A. TSUJIGADO & N. KAMIYA, N. 1989: Complete larval rearing of the Japanese Spiny Lobster *Panulirus japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55 (4): 745.

Recibido: 28 de noviembre de 2008.

Aceptado: 15 de mayo de 2010.