



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

Facultad de Ciencias Marinas

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LARVAS DE *Panulirus interruptus*
ANTE VARIACIÓN DE TEMPERATURA Y SALINIDAD: TEMPERATURA Y
SALINIDAD CRÍTICAS, METABOLISMO Y PREFERENDUM TERMAL.

TESIS
Que para obtener el título de
Oceanólogo
presenta
ETELBERTO D. SERRANO FLORES



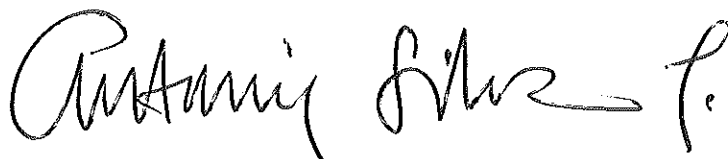
ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, SEPTIEMBRE DE 2001

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LARVAS DE *Panulirus interruptus*
ANTE VARIACIÓN DE TEMPERATURA Y SALINIDAD: TEMPERATURA Y
SALINIDAD CRÍTICAS, METABOLISMO Y PREFERENDUM TERMAL.


Tesis que presenta


ÉTELBERTO D. SERRANO FLORES

Aprobada por:



Director de tesis
M.C. Antonio Silva


Sinodal
M.C. Conal David True


Sinodal
Dra. Roxana Rico Mora

RESUMEN

La gran importancia de la langosta roja *Panulirus interruptus*, como recurso pesquero a nivel nacional contrasta con la escasez de información actual acerca de la especie. El objetivo de este trabajo fue generar información necesaria para el manejo adecuado de la larva phyllosoma y contar con un mejor conocimiento de la manera en que afectan al metabolismo algunos factores ambientales como los cambios de temperatura y las variaciones de salinidad en el agua de mar. Para esto se realizaron experimentos de fisiología en los que se registró la sobrevivencia ante un cambio gradual y repentino de temperatura y salinidad. Se determinó la temperatura (TC) y salinidad (SC) crítica utilizando el movimiento de los apéndices como indicador. Además se cuantificó el metabolismo mediante el consumo de oxígeno (QO_2 μ l O_2 /mg/h) para un grupo de larvas en luz y otro en obscuridad, ambos con diferentes tratamientos de temperatura (12, 17, 22, 27, 32 °C) y salinidad (23, 28, 33, 42‰). Para esto se diseñó una microcámara, adaptada a un electrodo. En otro experimento se determinó el preferendum termal mediante un gradiente vertical de 8 a 38 °C. Los resultados encontrados mostraron que las larvas de *P. interruptus* tienen un amplio rango de sobrevivencia pues la TC_{max} fue de 31-32°C y la TC_{min} de 11-12°C, en tanto que la SC_{max} fue de 50-52‰ y la SC_{min} fue de 20-22‰, indicando esto una gran capacidad de resistencia ante las variaciones de estos factores. Los datos sugieren que las larvas tienen la capacidad de compensar su metabolismo ante un aumento de temperatura. La temperatura preferida de las larvas de *P. Interruptus* fue entre los 21 y 24°C. El comportamiento observado bajo los efectos de luz y obscuridad mostraron que las larvas tienen un fototropismo positivo y una mayor actividad en obscuridad.

AGRADECIMIENTOS

A MIS PADRES Y HERMANOS POR TODO EL APOYO QUE ME BRINDARON DESDE EL PRINCIPIO, POR SUS CONSEJOS Y SU PACIENCIA.

A TODOS MIS GRANDES AMIGOS POR HACER DE ESTA ETAPA UN RECUERDO INOLVIDABLE Y EN ESPECIAL A LIGEIA POR TODO LO QUE APRENDI AL COMPARTIR PARTE DE SU VIDA.

A MI DIRECTOR DE TESIS M.C. ANTONIO SILVA LOERA POR SU GRAN APOYO PARA REALIZAR ESTE TRABAJO Y POR COMPARTIR GRANDES OPINIONES EN TODOS LOS SENTIDOS, ASI COMO SU AMISTAD EN TODO MOMENTO.

A LA EMPRESA LITORAL DE BAJA CALIFORNIA POR FACILITAR LOS ORGANISMOS UTILIZADOS PARA OBTENER LAS LARVAS Y HACER POSIBLE LA REALIZACIÓN ESTE TRABAJO.

A MIS SINODALES DRA. ROXANA RICO MORA Y M.C. CONAL DAVID TRUE POR SU TIEMPO Y APORTACION PARA ESTE TRABAJO.

AL MAESTRO M.C. RUBÉN CASTRO POR SU TIEMPO Y AYUDA PARA REALIZAR LA PARTE MATEMÁTICA DE ESTE TRABAJO.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Antecedentes	Pag. 6
2. OBJETIVOS	Pag. 10
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1 Estimación de la temperatura crítica (TCmin y TCmax)	Pag. 12
3.2 Estimación de la salinidad crítica (SCmin y SCmax)	Pag. 13
3.3 Evaluación del efecto combinado de luz, temperatura y salinidad en la tasa metabólica (QO ₂)	Pag. 13
3.4 Preferendum termal	Pag. 17
4. RESULTADOS	
4.1. Estimación de la temperatura crítica (TCmin y TCmax)	Pag. 20
4.2 Estimación de la salinidad crítica (SCmin y SCmax)	Pag. 20
4.3 Evaluación del efecto combinado de luz, temperatura y salinidad en la tasa metabólica (QO ₂)	Pag. 24
4.4 Preferendum Termal	Pag. 31
5. DISCUSIONES	
5.1. Estimación de la temperatura crítica (TCmin y TCmax)	Pag. 33
5.2 Estimación de la salinidad crítica (SCmin y SCmax)	Pag. 36
5.3 Evaluación del efecto combinado de luz, temperatura y salinidad en la tasa metabólica (QO ₂)	Pag. 38
5.4 Preferendum Termal	Pag. 42
6. CONCLUSIONES	Pag. 46
7. LITERATURA CITADA	Pag. 47

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. ANOVA de tres vías del efecto con y sin luz, temperatura y salinidad en la QO_2 ($\mu\text{l O}_2/\text{mg/h}$) de larvas de *Panulirus interruptus*. Pag. 25

Tabla 2. Preferendum termal de larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus* con luz y sin luz en una columna con agua de mar. Los valores representan el porcentaje de larvas. Pag.32

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Detalle fotográfico de una larva phyllosoma de *Panulirus interruptus* recién eclosionada. Pag. 2
- Figura 2. Detalle de la microcámara utilizada para medir oxígeno disuelto. (magneto, plancha de agitación y electrodo) Pag. 15
- Figura 3. Esquema de la columna con gradiente vertical utilizada para evaluar el preferendum termal de las larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus*. Pag. 19
- Figura 4. Estimación de temperatura crítica en larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*, considerando el movimiento de los apéndices natatorios como indicador. La barra derecha indica la intensidad de movimiento, actividad (azul), inactividad (rojo). Pag. 21
- Figura 5. Efecto del cambio inmediato de la salinidad ("shock" halino) en la mortalidad y recuperación de la actividad natatoria en larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*. La línea roja representa el tiempo (seg) que tardó la larva en recuperar la actividad natatoria ante un "shock" halino. La línea azul representa el porcentaje de mortalidad. Pag. 23
- Figura 6. Superficie de respuesta del efecto combinado de temperatura y salinidad sobre la QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) para larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus* en condiciones de luz. Pag. 26
- Figura 7. Superficie de respuesta del efecto combinado de temperatura y salinidad sobre la QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) para larvas *Panulirus interruptus* en condiciones sin luz. Pag. 26
- Figura. 8 Q_{10} cada 5 °C en función temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* con luz a partir de QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal Pag. 27
- Figura. 9 Q_{10} cada 10 °C en función temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* con luz a partir de QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal Pag. 27

Figura 10. Q_{10} cada 5 °C en función de temperatura y salinidad para larvas de <i>Panulirus interruptus</i> sin luz a partir de QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal.....	Pag. 28
Figura 11. Q_{10} cada 10 °C en función temperatura y salinidad para larvas de <i>Panulirus interruptus</i> sin luz a partir de QO_2 ($\mu lO_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal.....	Pag. 28
Figura 12. Superficie de respuesta para el grupo de larvas phyllosomas de <i>Panulirus interruptus</i> en condiciones de luz con los datos crudos ajustados a una ecuación cuadrática.....	Pag. 30
Figura 13. Superficie de respuesta para el grupo de larvas phyllosomas de <i>Panulirus interruptus</i> sin luz con los datos crudos ajustados a una ecuación cuadrática.....	Pag. 30

1. INTRODUCCIÓN

La época de reproducción de la langosta roja *Panulirus interruptus*, sucede durante los meses de mayo a agosto, durante los cuales se lleva a cabo el apareamiento. El proceso inicia cuando el macho adhiere a la hembra el espermatóforo (estructura espermática color blanco y consistencia chiclosa comúnmente llamado "parche") en la región ventral inferior del cefalotórax, permaneciendo así hasta la fecundación de huevos. A principios de la primavera, los ovarios de la hembra están completamente maduros y en condiciones de liberar óvulos. Estos son fecundados al pasar por el espermatóforo y quedan adheridos a los pleópodos semejando pequeños racimos. Regularmente la hembra produce de 50 a 800 mil huevos dependiendo del tamaño. Al cabo de 3 ó 4 semanas eclosionan en forma de larvas planctónicas (Ramage, 1971).

La larva filosoma de *Panulirus interruptus* mide, aproximadamente, de cabeza-abdomen: 1.76mm; de la cabeza al último par de apéndices; 6.07mm de largo y 6.5mm de ancho. El peso seco promedio es de 1.05mg (figura 1).

La larva phyllosoma de *P. interruptus* posee cuatro pares de apéndices, los tres primeros constan de un endópodo y un exópodo, (Ramage, 1971). El endópodo en la parte final posee varias setas en forma de garfio cuya función es prensil (figura 1).

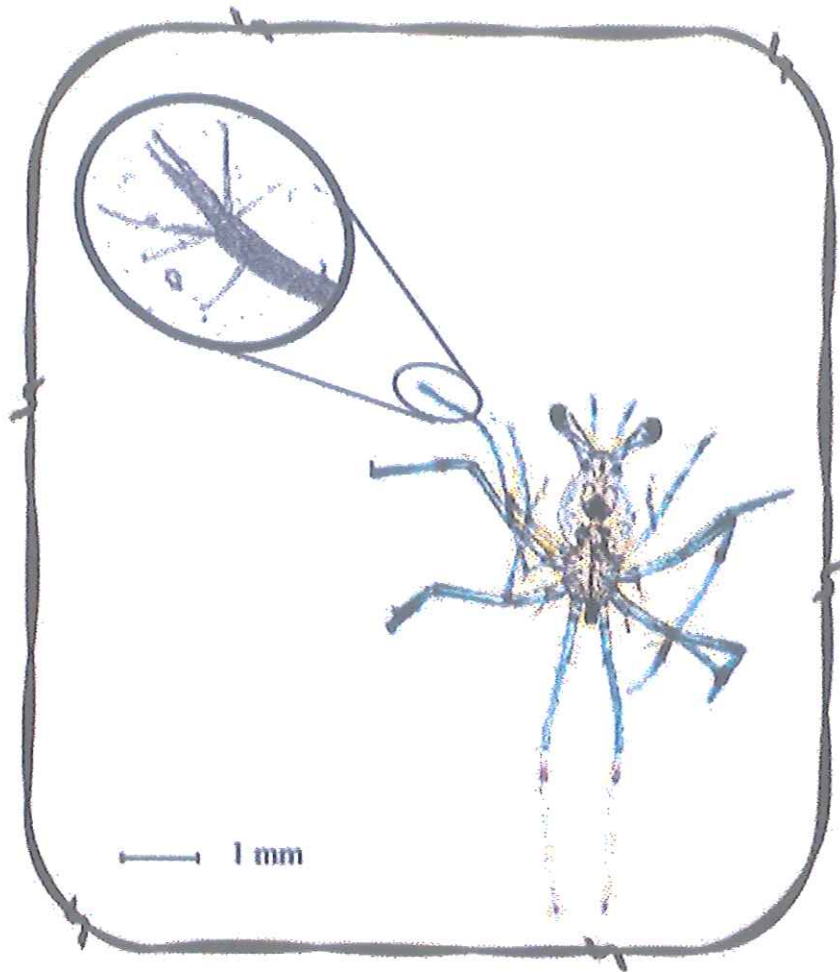


Figura 1. Detalle fotográfico de una larva phyllosoma de *Panulirus interruptus* recién eclosionada.

El exópodo está provisto de varias setas (3- 6 pares) que al moverlas continuamente, le permiten desplazarse verticalmente. El último par de apéndices, que es el más largo, parece funcionar como estabilizador horizontal durante el desplazamiento natatorio de la larva.

El ciclo de vida de la langosta roja está dado en tres etapas principalmente. La primera, inicia a partir del desove de la hembra donde se producen larvas conocidas como phyllosomas, éstas permanecen en estado planctónico aproximadamente 8-10 meses pasando por doce estadios. Después de esto, la larva sufre una metamorfosis en la que alcanza un tamaño de 20 a 30 mm, surgen los pigmentos y se establece en el fondo buscando residencia en lechos de pastos marinos y otras algas que ofrecen protección. De esta manera inicia la segunda etapa larval conocida como puerulus en la cual los organismos migran en busca de alimento y protección a zonas rocosas donde inicia la última etapa o etapa juvenil y permanece así hasta alcanzar la madurez sexual (Ramage, 1971).

A través de todo este proceso de metamorfosis las larvas están expuestas a las condiciones de temperatura y salinidad del medio que son los factores que inciden en mayor grado en la distribución y crecimiento.

De aquí la importancia y énfasis por estudiar el efecto combinado de ambos factores (Kinne, 1970). Estos factores en particular son de gran importancia en cada etapa de desarrollo de los organismos puesto que se ha encontrado que el intervalo de tolerancia usualmente es más estrecho en etapa larvaria respecto al de organismos adultos (Vernberg y Vernberg, 1975).

Para esto es importante conocer primeramente los valores de temperatura y salinidad crítica que son determinados por alguna evidencia fisiológica de ineficiencia en los movimientos o problemas en el sistema respiratorio de los organismos. La intensidad de los factores limitantes como la temperatura se puede expresar como letal o subletal y en cuanto a tiempo de exposición puede ser aguda o crónica, es decir lapsos cortos o a mediano o largo plazo.

El efecto letal de la temperatura se evalúa de distintas maneras, ya sea mediante previa aclimatación o de manera inmediata (efecto letal agudo), este último con cambios graduales o inmediatos de temperatura hasta alcanzar los signos de estrés tales como la pérdida del equilibrio y coordinación de los apéndices, además de natación acelerada considerando el porcentaje de mortalidad y/o tiempo que tardan en morir (Fry, 1947).

Los efectos letales del frío en los organismos han sido menos estudiados que aquellos del calor debido a que en esta condición, el punto de muerte es difícil de establecer y dependiendo de la sensibilidad de los animales se puede ocasionar un daño fisiológico o la muerte. Se ha propuesto que la muerte por frío se debe al debilitamiento del funcionamiento osmorregulador y del sistema respiratorio entre otros (Roots y Prosser, 1962).

Para lograr una descripción más detallada del efecto letal de la temperatura se definen tres zonas en cuanto a la influencia de ésta sobre los organismos. La zona de tolerancia, que está limitada y separada de la zona de

resistencia por las temperaturas letales incipiente inferior (TLII) y superior (TLIS), los límites de la TLII y TLIS representan la temperatura letal media (TL₅₀) donde el 50% de la población muere. La zona de resistencia está caracterizada por la interacción temperatura-tiempo. Los límites inferior y superior de esta zona están representados por las temperaturas críticas mínima y máxima (TCMin y TCMax), las cuales son utilizadas como indicadores de estrés y adaptación de los invertebrados y vertebrados poiquiloterms (Paladino *et al.*, 1980).

Algunos organismos se encuentran más activos en temperaturas desfavorables y menos activos en medios termoneutrales. Esto causa que se ubiquen dentro de una banda de temperaturas también llamada ortotermokinesis (Crawshaw, 1974). De aquí la importancia por conocer esta temperatura preferida que depende de la temperatura de aclimatación y de la velocidad con que se pasa de una temperatura a otra, en consecuencia el término temperatura óptima es poco significativa en la actividad externa en respuesta al gradiente (Claussen, 1979). (Laughlin y French, 1989) definen la temperatura óptima como aquella en la cual el metabolismo de los organismos es más eficiente.

1.1 ANTECEDENTES

Con estos estudios será posible conocer la resistencia de las larvas a cambios de temperatura y salinidad, puesto que estarían expuestas durante el transporte y al momento de la siembra, pensando en acciones de repoblación o bien en algún futuro desarrollo acuícola.

El metabolismo total en un organismo lo constituyen los procesos bioenergéticos que ocurren dentro de cada célula. Este proceso se puede cuantificar en términos de consumo de oxígeno, calor producido o dióxido de carbono liberado (Hainsworth, 1981).

Entre los factores que modifican el consumo de oxígeno, el de mayor influencia es el tamaño corporal (peso o longitud), y la relación dependiente que existe entre consumo y peso se ha explicado mediante un modelo matemático conocido como relación alométrica ($Y = a X^b$) (Prosser y Brown, 1968).

Al ser la langosta roja un organismo poiquilotermo, las variaciones de temperatura afectan directamente su metabolismo. De manera que, si al organismo se le somete por abajo o por arriba de la temperatura en la que sus funciones suceden normalmente, éste manifestará cambios fisiológicos, los cuales pueden ser externamente visibles o no. Al incrementar la temperatura del medio, los animales poiquilotermos aumentan la suya, al llegar a la temperatura crítica máxima, se empiezan a desnaturalizar las proteínas que conforman su masa corporal, se inactivan las enzimas y muchos de sus procesos no se llevan a cabo.

Cuando se sobrepasa la temperatura crítica inferior los procesos enzimáticos se inhiben, los líquidos corporales y celulares se cristalizan y se pierden muchas funciones celulares de intercambio iónico (Hochachka y Somero, 1973).

El efecto combinado de la temperatura y la salinidad es de gran importancia para la determinación del desarrollo y sobrevivencia de las especies. Estos factores son particularmente importantes en la etapa larvaria para encontrar el rango de tolerancia (Watts, 1982).

Entre los trabajos realizados con organismos del género *Penaeus* se encuentran los de Copeland *et al.*, (1974) y Laney (1973), que compararon los niveles máximos y mínimos de temperatura críticos en juveniles de camarón café y camarón blanco. Wiesepepe *et al.*, (1972) determinaron los efectos de la temperatura en postlarvas de camarón café, más tarde Wiesepepe (1975) midió la resistencia termal y la tasa de aclimatación de juveniles de camarón blanco y café. Criales y Chung (1980) establecieron la tolerancia térmica de larvas de camarón rosado.

Entre otros experimentos en los que se combina el efecto de la temperatura y la salinidad está el de Tettelbach y Rhodes (1981) que determinaron el efecto de las dos variables en el desarrollo embrionario, sobrevivencia y crecimiento de las larvas de escalopa *Agropecten irradians irradians*. Al igual, Brown *et al.* (1992) observaron el efecto de la temperatura y la

salinidad en la sobrevivencia y desarrollo de la etapa temprana del cangrejo de roca *Menippe mercenaria* en Florida.

De los pocos trabajos en larvas de langostas espinosas, está el de Matsuda y Yamakawa (1997) que realizaron una evaluación del crecimiento en función de temperatura sobre la larva de langosta *Panulirus japonicus*. Los trabajos referentes a la especie de *Panulirus interruptus* son los realizados por Ramage (1971) que observó las preferencias alimenticias, mecanismos de alimentación y comportamiento de las larvas phyllosomas. Posteriormente, Dexter (1972) observó los periodos de muda y el crecimiento en phyllosomas cultivadas en laboratorio.

En este trabajo se generó información básica que podrá ser útil para iniciar un programa de repoblación de langosta roja, esto como medida complementaria para el sostenimiento y potencial recuperación de la pesquería. La información por parte de los pescadores indica que, actualmente la población de langosta roja de gran tamaño en Baja California tiene una tendencia a disminuir año con año.

Esto debido a la sobrepesca, la pesca furtiva de hembras en predesove y "enhuevada", además de la comercialización con organismos que no alcanzan la talla legal. A pesar de esto, al parecer la población de langosta roja se ha mantenido estable, (Secretaria de desarrollo económico, 1996) sin embargo es bueno siempre tratar de mantener esa estabilidad ya sea con acciones de repoblación o ajustes de la medida legal.

Esto con la finalidad de no perder tan importante pesquería ya que podría darse una situación como la de la pesquería del abulón, pues comenzó a disminuir el número de organismos de gran tamaño y más tarde disminuyó el número de organismos hasta que se colapsó en su totalidad.

2. OBJETIVOS

- I Establecer las temperaturas y salinidades críticas mínima y máxima, en larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*.
- II Evaluar el efecto combinado de luz, temperatura y salinidad sobre la tasa metabólica de larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus* mediante el consumo de oxígeno.
- III Establecer el preferendum termal en larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Los organismos reproductores fueron langostas adultas capturadas en la Bahía de Todos Santos B.C. durante la temporada de pesca 1999-2000. Éstas se mantuvieron dentro del mar en una jaula de 3m³. Fueron seleccionadas las hembras ovígeras próximas a eclosionar (condición identificada por el color del huevo) y se colocaron en tanques de plástico con capacidad de 1300 l en un sistema abierto de agua de mar.

La densidad de organismos no fue mayor a 15 organismos en cada tanque, esto para evitar el estrés, además de facilitar su mantenimiento. Se mantuvo un nivel de agua de 80 cm con aireación constante y el cambio diario de agua fue del 300%. Estas condiciones se consideraron adecuadas puesto que fueron determinadas por experimentos realizados anteriormente durante el periodo de 1999.

Los organismos adultos se alimentaron diariamente a saciedad con alimento fresco congelado disponible (pescado-calamar). La temperatura del agua en los estanques fue la misma que la del medio natural ($22 \pm 1^{\circ}\text{C}$). Se llevó un registro diario de las variaciones de salinidad y temperatura.

Las langostas próximas a eclosionar se colocaron en tanques individuales. Con las larvas recién eclosionadas se realizaron los experimentos fisiológicos para cubrir los objetivos de esta investigación. Se determinaron las temperaturas y salinidades críticas, además del efecto combinado de

temperatura y salinidad sobre el metabolismo, así como la temperatura preferida por las larvas phyllosomas de *P. Interruptus* y el posible efecto de luz-obscuridad.

Para conocer el efecto de la variación gradual y repentina de temperatura al corto plazo se evitó el acondicionamiento de las larvas a temperaturas y salinidades. Los experimentos se realizaron inmediatamente después del desove y a la temperatura a la que se encontraba el estanque ($22 \pm 1^\circ\text{C}$). A partir de ésta, se aumentó y disminuyó hasta llegar a 8°C y 38°C .

Las larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus* son organismos que presentan un cuerpo transparente de forma aplanada, sin embargo poseen ojos prominentes y de color oscuro, su tamaño aproximadamente de 6mm hace posible distinguirlas con facilidad en un recipiente transparente por lo que no fue necesario el marcaje para realizar los experimentos (Figura 1).

3.1 Estimación de temperatura crítica (TC)

La temperatura crítica se determinó colocando diferentes cantidades de larvas (200, 50, 10, por duplicado) en vasos de precipitado de 250 ml a los que se les sometió a un aumento de temperatura a razón de $1^\circ\text{C}/\text{h}$ a partir de $22 \pm 1^\circ\text{C}$, hasta que se observó pérdida de las respuestas neuromotoras (nado y equilibrio). A otro grupo de larvas de la misma hembra se les bajó la temperatura a razón de $1^\circ\text{C}/\text{h}$ a partir de $22 \pm 1^\circ\text{C}$, hasta que ocurrió lo mismo.

Otro experimento consistió en hacer pruebas de respuesta sometiendo las larvas (10–15 org.) a cambios inmediatos de temperatura y salinidad, por separado y sin previo acondicionamiento. En todos los ensayos se evaluó el comportamiento y se registró la sobrevivencia de las larvas.

3.2 Estimación de salinidad crítica (SC)

Los experimentos para determinar la salinidad crítica consistieron en colocar diferente número de larvas (200, 50 y 10), en recipientes con temperatura de 22°C y salinidades de 0 a 90‰ con intervalos de 5 y 10‰ (muestra con duplicado) aumentando y disminuyendo a partir de la del medio ambiente (33.5‰). Se registró la sobrevivencia en función del tiempo ante el cambio repentino de salinidad y se realizó con larvas de diferentes hembras para obtener un valor promedio final.

3.3 Evaluación con y sin luz del efecto combinado de temperatura la salinidad en la tasa metabólica (QO_2)

Se evaluó el efecto combinado de temperatura y salinidad sobre el metabolismo, medido como consumo de oxígeno ó QO_2 (μlO_2 /mg/h) a partir del rango de valores críticos.

El arreglo experimental fue de dos grupos: las larvas que estuvieron en presencia de luz ambiental y las que se mantuvieron en oscuridad total. A cada grupo se sometió a las combinaciones de cuatro condiciones halinas (23, 28, 33.5, 42‰) y cinco temperaturas (12, 17, 22, 27 y 31°C). Se utilizó larva recién

eclosionada, se colocaron alrededor de 300 organismos en recipientes con agua aireada a diferentes salinidades. Se colocaron 10 larvas en jeringas de 5 cc y se llenaron con 4cc de agua. Posteriormente se colocaron en las diferentes temperaturas y se tuvo que hacer una corrección debido al tiempo de transferencia del calor del baño María al interior de la jeringa 12 y 31⁰C (210 seg) y 17 y 27⁰C (90 seg). A las jeringas del grupo de oscuridad se les cubrió con papel aluminio y se mantuvieron en baño maría a la temperatura correspondiente. Por cada condición experimental (jeringa) se hizo un duplicado y se comparó con un control (jeringa sin larvas para cada condición experimental). Esta fue tomada como lectura inicial puesto que solamente se registró el consumo de oxígeno debido a las bacterias presentes en el agua. Las mediciones se hicieron con un electrodo de oxígeno calibrado a las diferentes salinidades. A este electrodo se le adaptó una cámara especial de 7mm de diámetro por 2cm de altura que consistió en un recipiente de plástico transparente del mismo grosor que el electrodo que sostiene la membrana sensible. Por medio de un orificio en la parte baja de la cámara, se introdujo una aguja donde se inyectó el contenido de cada una de las jeringas, esto para analizar las muestras pero con un mínimo volumen o volumen total de la jeringa (4cc) (figura 2).

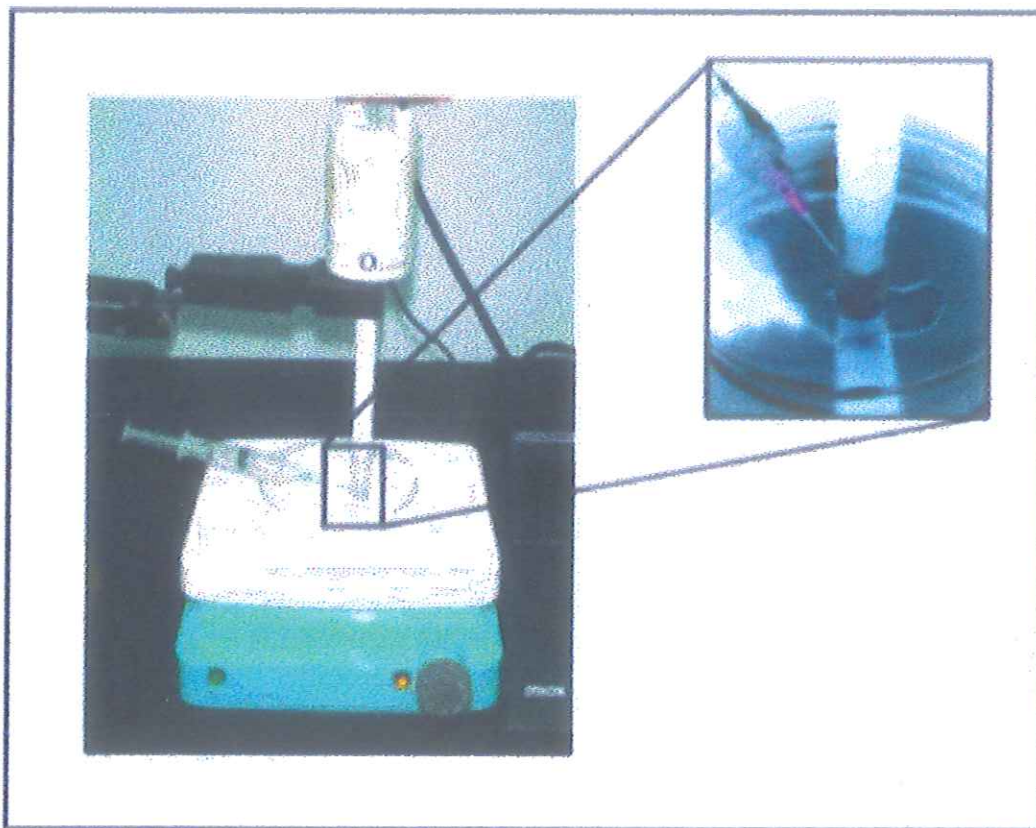


Figura 2. Detalle de la microcámara utilizada para medir oxígeno disuelto. (magneto, plancha de agitación y electrodo).

Al final fue necesario hacer una corrección por el tiempo de compensación en cada condición de salinidad 23‰(35 seg), 28 y 42‰(15 seg). Así como una corrección por consumo de oxígeno del electrodo ($0.1 \mu\text{g}/\text{lO}_2/\text{h}$).

El consumo de oxígeno de cada condición experimental se calculó mediante la diferencia de la concentración de oxígeno inicial y final quedando en unidades de PPM ($\text{mg O}_2/\text{l}$). Después se realizó una transformación de unidades para llegar a $\mu\text{l O}_2/\text{mg}/\text{h}$ de acuerdo a lo siguiente:

$$[(\text{mg O}_2/\text{l})/ t] [60 \text{ min}] = \text{mg O}_2/\text{l}/\text{h}$$

t = duración del experimento

$$(\text{mg O}_2/\text{l}/\text{h}) (0.6998) = \text{ml O}_2/\text{l}/\text{h}$$

$$(\text{ml O}_2/\text{l}/\text{h}) (0.004\text{l}) = \text{ml O}_2/\text{h}$$

$$(\text{ml O}_2/\text{h})/ (1000) = \mu\text{l O}_2/\text{h}$$

$$(\mu\text{l O}_2/\text{h}) /10 \text{ larvas} = \mu\text{l O}_2/\text{larva} /\text{h}$$

ó

$$(\mu\text{l O}_2/\text{h})/ 0.1\text{mg} = \mu\text{l O}_2/ \text{mg} /\text{h}$$

Los datos de QO_2 se sometieron a un ANOVA de tres vías, anteriormente se verificó la normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (Bartlett).

Posteriormente los datos se ajustaron a superficies de respuesta generadas a partir de la ecuación lineal mediante el paquete de software (StatSoft 5.5, 1999). La mayor parte de las líneas de regresión son curvas ajustadas empíricamente, en las que las funciones representan simplemente el ajuste matemático más adecuado (mediante un criterio tal como el de mínimos cuadrados, como en este caso) a un conjunto observado de datos (Sokal y Rohlf, 1979).

Así mismo, con los datos obtenidos a partir de la ecuación de QO_2 se calculó el Q_{10} de acuerdo a Hoar (1978).

$$Q_{10} = (R_2 / R_1)^{(10 / T_2 - T_1)}$$

Donde R_2 es la QO_2 en temperatura final, R_1 es la QO_2 a temperatura inicial, T_2 y T_1 son las temperaturas final e inicial, respectivamente. Se realizaron gráficas de Q_{10} cada $10^\circ C$ y $5^\circ C$ para larvas con luz y sin luz. Esto con la finalidad de visualizar el comportamiento más fácilmente.

3.4 Preferendum termal

Para establecer el preferendum termal se utilizó un tubo de acrílico transparente con 1.50m de altura y 10 cm de diámetro. En posición vertical, el tubo se llenó con agua de mar y se estableció un gradiente de temperatura de 8 a $38^\circ C$ con una estabilidad de hasta 24 h, tiempo suficiente para que una larva pueda ubicarse en una temperatura preferida (preferendum final).

La columna se dividió con cinta transparente en 5 zonas de 30 cm para facilitar el conteo de larvas. Con la finalidad de descartar efectos debidos a la gravedad, en otro ensayo se llenó el tubo con agua de mar a 22^o C y se colocaron diferente número de larvas (10, 50 y 200) tanto en superficie como en el centro y el fondo. También se observó el efecto de la luz colocando una lámpara de luz blanca a lo largo de la columna y posteriormente se cubrió con plástico en un cuarto oscuro.

Este gradiente térmico se consiguió mediante un arreglo de calentadores en la parte superior para las temperaturas altas y con hielo para las bajas temperaturas en la parte inferior usando hielo. A lo largo de la columna se colocaron termómetros en el interior del tubo para registrar la temperatura de cada sección (figura 3). Las larvas (10, 50, y 200) se colocaron en la columna donde el termómetro registró 22^oC que es la temperatura a la que se encontraban en el tanque de eclosión, y se observó su distribución continuamente durante un periodo de hasta 2 h. El número de larvas que se manejó, puesto que resulta difícil contarlas fue aumentando cada vez más considerando 200 organismos como suficiente para un comportamiento masivo.

El preferendum termal se determinó mediante el conteo total de larvas en las diferentes zonas del gradiente. Estos ensayos se realizaron con 6 grupos diferentes de larvas de distintos desoves.

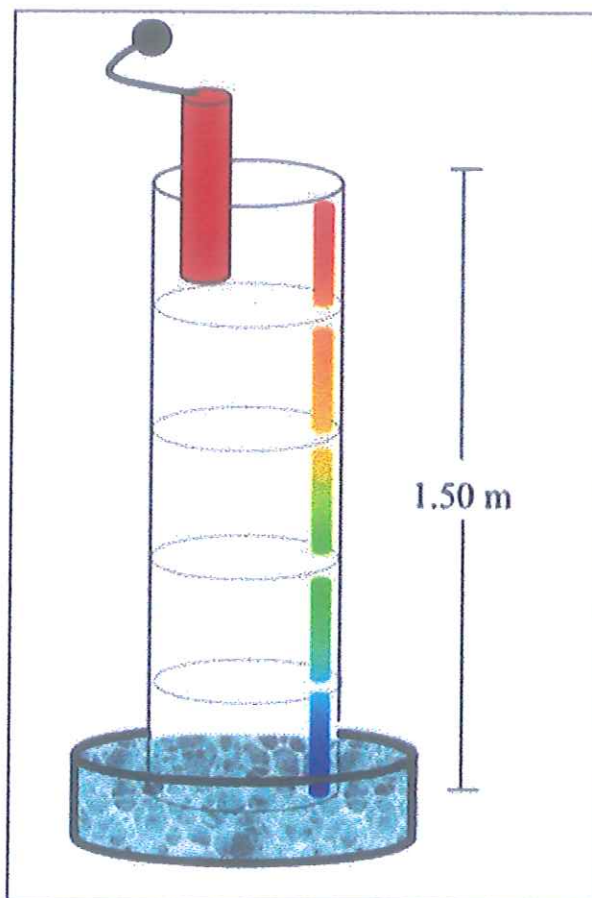


Figura 3. Esquema de la columna con gradiente vertical utilizada para evaluar el preferendum termal de las larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus*.

4. RESULTADOS

4.1 Temperatura Crítica (TC)

En la figura 4 se muestra el efecto de la temperatura sobre el porcentaje de sobrevivencia de larvas de *Panulirus interruptus* al ser sometidas a un cambio de temperatura sin aclimatación previa. En temperatura de 22 °C (en color azul de la figura 4) las larvas presentaron un movimiento constante de los pereiópodos con una frecuencia aproximada de 100-120 movimientos por minuto, con lo que se mantuvieron nadando activamente en toda la columna de agua. Conforme varió la temperatura en ambos sentidos, a partir de la del medio (22°C), la larva disminuyó su actividad natatoria (zona de color amarillo-naranja, figura 4), además se notó la pérdida de coordinación y agilidad en los apéndices, impidiendo con esto mantenerse a flote. Las larvas que llegaron al fondo se consideraron muertas, (zona de color rojo en porcentaje, figura 4). De acuerdo a lo anterior la TCM_{ax} se estableció en 31°C mientras que para la TCM_{in} fue de 12°C (líneas verticales, figura 4).

4.2 Salinidad crítica (SC)

Las salinidades críticas se presentan en la figura 5. La SC_{Min} estuvo entre 20 y 22‰, mientras que la SC_{Max} estuvo entre 50 y 52‰. Se observó que las larvas, al momento de colocarlas en salinidades distintas a las de la concentración del medio natural 33.5 ‰, presentaron una inmovilidad inmediata que ocasionó se precipitaran al fondo.

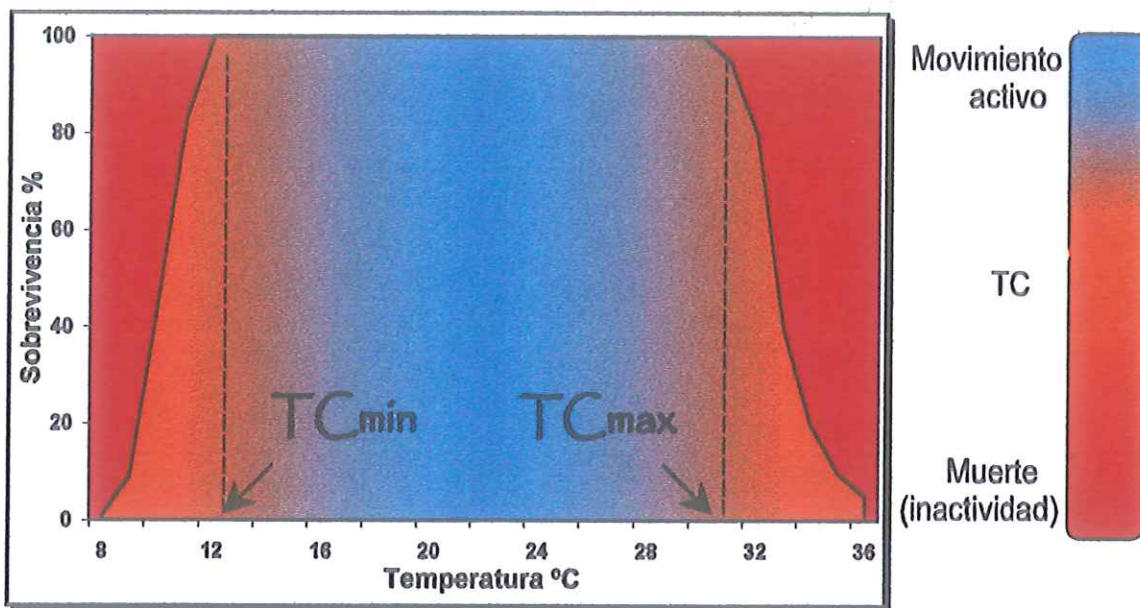


Figura 4. Estimación de temperatura crítica en larvas phyllosoma en *Panulirus interruptus*, considerando el movimiento de los apéndices natatorios como indicador. La barra derecha indica la intensidad de movimiento, actividad (azul), inactividad (rojo).

Es importante resaltar que el tiempo que las larvas quedaron inmóviles, en este caso representado por la línea roja en la figura 5, aumenta al haber una diferencia de concentración de 5‰ a partir de la concentración del mar (33.5‰). Respecto a la línea del tiempo de recuperación (línea roja, figura 5), se presentó una inflexión justo antes de llegar a los valores críticos en ambos sentidos, aproximadamente 10‰ de diferencia a partir de la de agua de mar.

A partir de que se presentó la mortalidad, representada por la línea azul (figura 5), el tiempo de recuperación fue disminuyendo, es decir que al haber una concentración halina más allá de los valores críticos, el tiempo de inmovilidad de la larva fue disminuyendo proporcionalmente con el tiempo que tardo en morir.

La salinidad óptima, o en la cual la larva no presento inmovilidad, fue entre 30 y 40‰, aproximadamente 5‰ de diferencia a partir de la concentración de agua de mar. Sin embargo, la recuperación de la actividad natatoria y la sobrevivencia se presentaron en el intervalo de salinidad de 20 y 50‰, respectivamente.

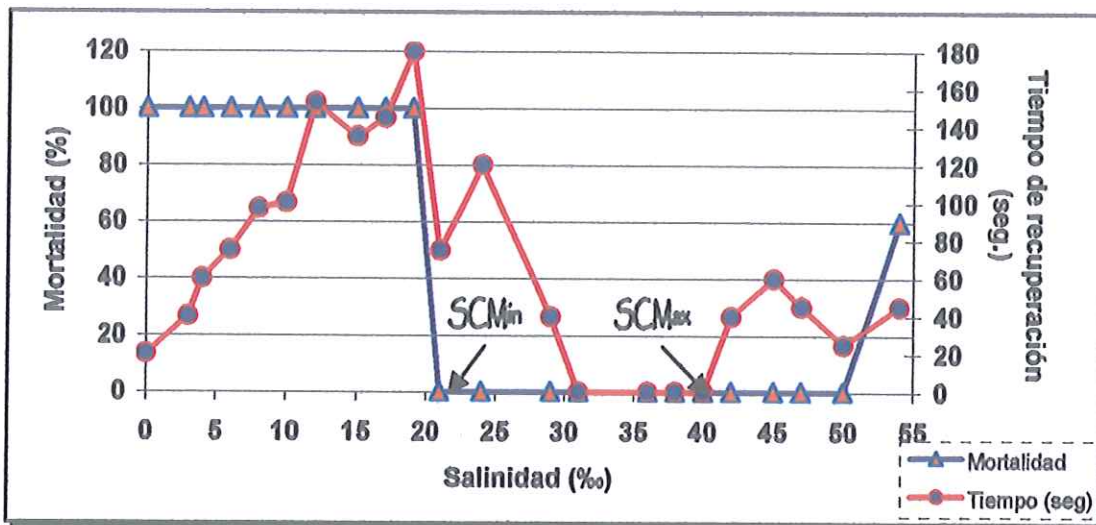


Figura 5. Efecto del cambio inmediato de la salinidad ("shock" halino) en la mortalidad y recuperación de la actividad natatoria en larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*. La línea roja representa el tiempo (seg) que tardó la larva en recuperar la actividad natatoria ante un "shock" halino. La línea azul representa el porcentaje de mortalidad.

4.3 Evaluación del efecto combinado luz, temperatura y salinidad en la tasa metabólica (QO_2)

Los resultados de la prueba de normalidad para la variable QO_2 muestran que los datos tienen una distribución normal con una significancia de $P = 0.056$. En tanto que la significancia de la prueba de homogeneidad de varianzas fue $P < 0.035$. El análisis de varianza de tres vías se muestra en la tabla 1. (StatSoft, 5.5., 1999). El análisis de varianza de 3 vías mostró que a un nivel de significancia de $p < 0.05$ los valores de QO_2 difieren por los factores aplicados, por lo que la hipótesis nula se rechazó concluyendo que hay un efecto evidente de los tres factores sobre el metabolismo ó QO_2 . El factor que mostró menos incidencia sobre el QO_2 fue la luminosidad ($p=0.024$), en tanto que la temperatura y salinidad registraron la mayor incidencia ($p < 0.001$). Es evidente que la incidencia de la temperatura fue mayor que el efecto de la salinidad sobre el metabolismo de las larvas puesto que la pendiente fue mayor en este eje, lo que corresponde con el valor dado por la ecuación de la regresión en ambas figuras (6 y 7).

En la figura 8 el Q_{10} en larvas puestas en luz muestra que en el eje de la salinidad, al aumentar la concentración, éste también se incrementó hasta alcanzar el valor por arriba de 3. Sucede lo contrario respecto a la temperatura, al aumentar ésta, el comportamiento del Q_{10} , disminuyó siendo el valor más bajo de 1.40. Los resultados encontrados para el comportamiento del Q_{10} en larvas sin luz (figura 10), mostraron el mismo comportamiento respecto a las variables de salinidad y temperatura.

Tabla 1. ANOVA de tres vías del efecto con y sin luz, temperatura y salinidad en la QO_2 ($\mu\text{l O}_2/\text{mg/h}$) de larvas de *Panulirus interruptus*.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M .	F	Significancia
Luminosidad (L)	1	1.954	1.954	5.516	0.024
Temperatura (T)	4	239.275	59.819	168.845	<0.001
Salinidad (S)	3	81.182	27.061	76.382	<0.001
L x T	4	0.429	0.107	0.303	0.874
L x S	3	3.188	1.063	3.000	0.042
T x S	12	43.131	3.594	10.145	<0.001
L x T x S	12	12.307	1.026	2.895	0.006
Residual	40	14.171	0.354		
Total	79	395.639	5.008		

g.l. Grados de libertad

S.M. Suma de cuadrados

C.M. Cuadrado medio

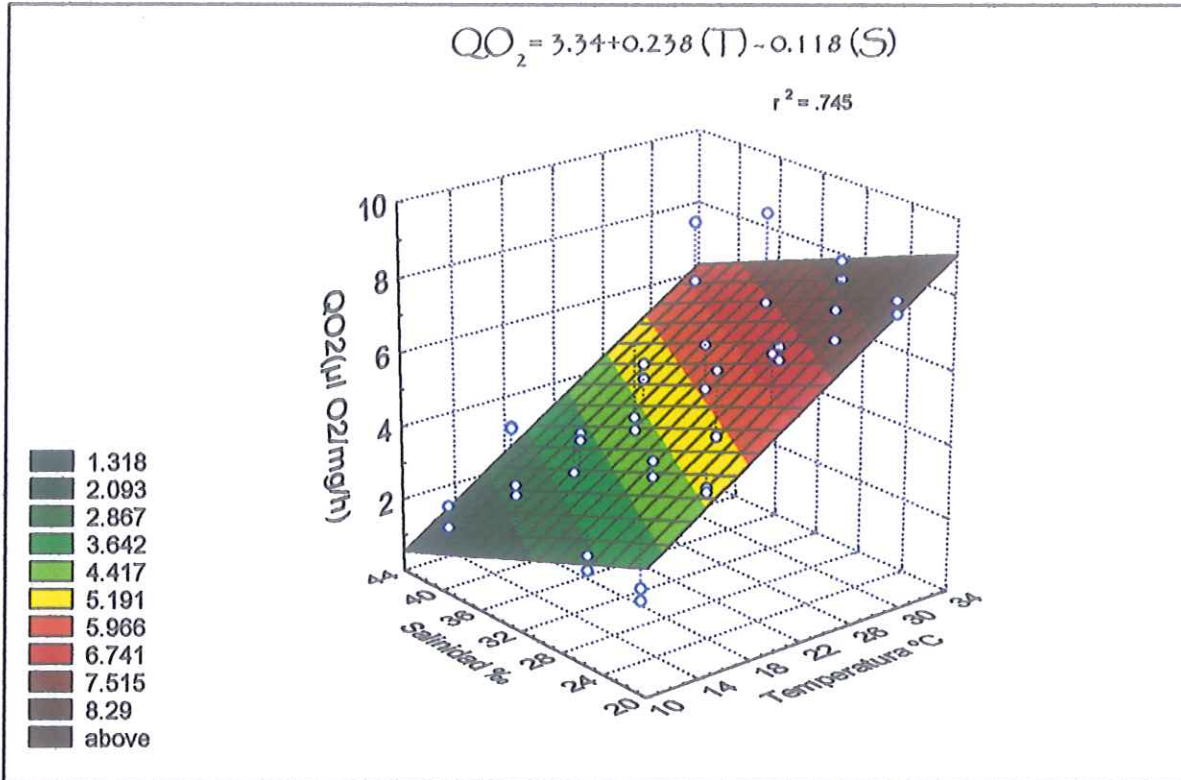


Figura 6. Superficie de respuesta del efecto combinado de temperatura y salinidad sobre la QO₂ (µlO₂/h/mg) para larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus* en condiciones de luz.

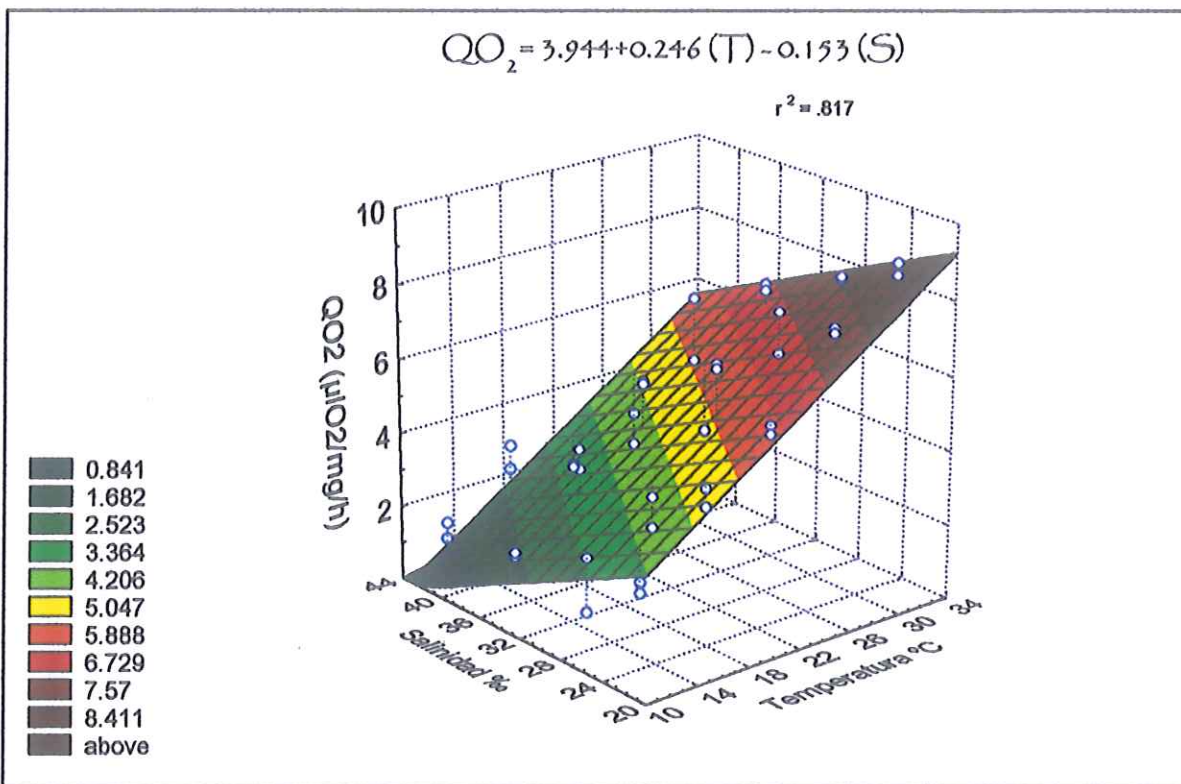


Figura 7. Superficie de respuesta del efecto combinado de temperatura y salinidad sobre la QO₂ (µlO₂/h/mg) para larvas *Panulirus interruptus* sin luz.

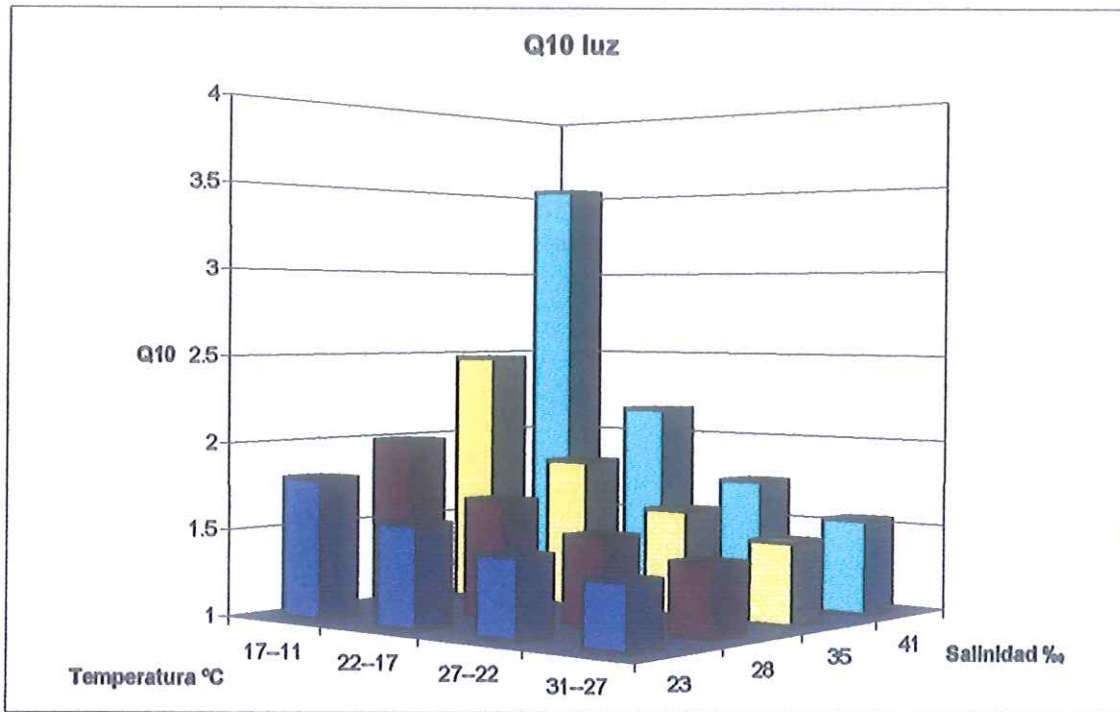


Fig. 8 Q_{10} cada 5 °C en función temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* con luz a partir de QO_2 ($\mu\text{O}_2/\text{h}/\text{mg}$) calculados con la ecuación lineal

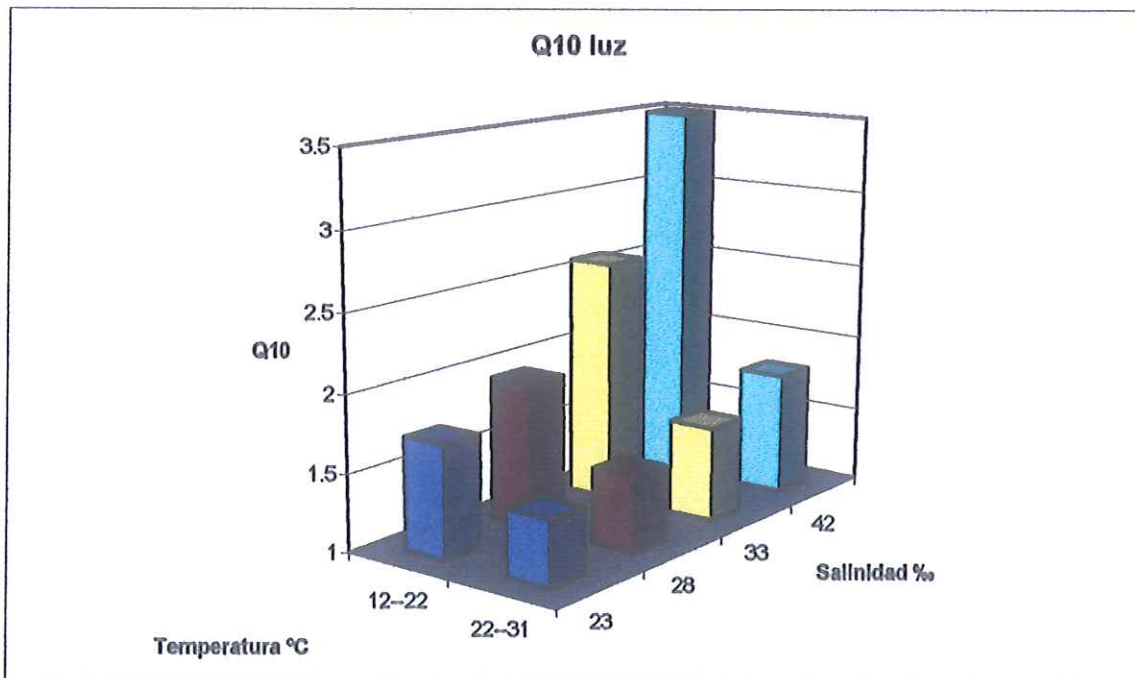


Fig. 9 Q_{10} cada 10 °C en función temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* con luz a partir de QO_2 ($\mu\text{O}_2/\text{h}/\text{mg}$) calculados con la ecuación lineal.

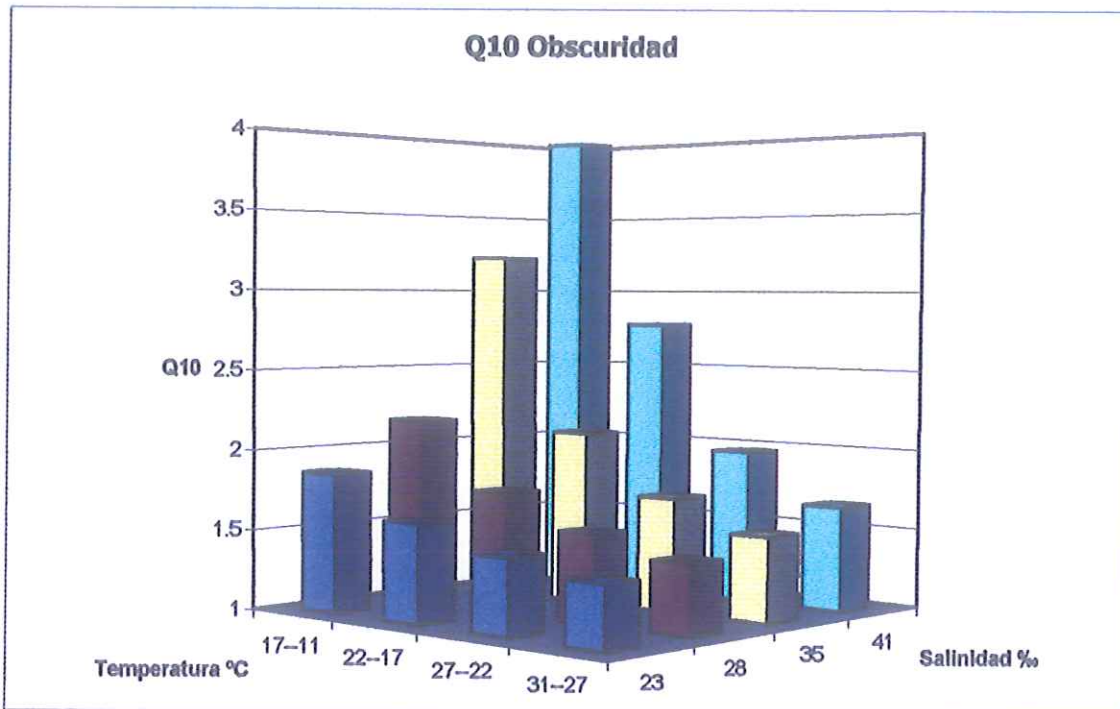


Fig 10. Q_{10} cada 5 °C en función de temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* sin luz a partir de QO_2 ($\mu O_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal.

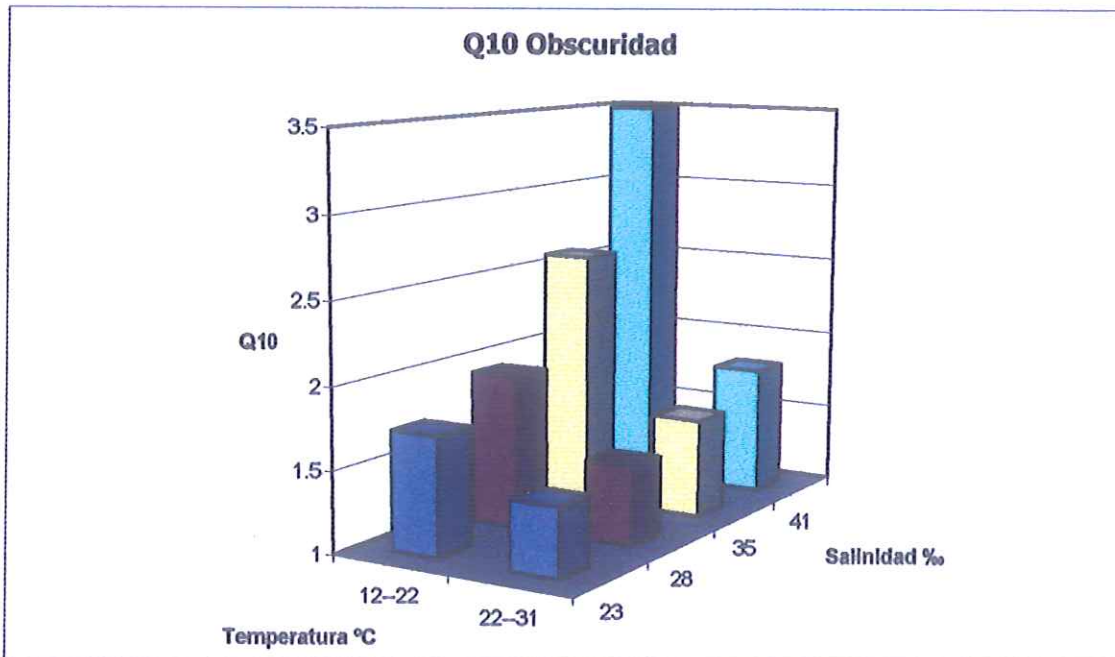


Fig.11. Q_{10} cada 10 °C en función temperatura y salinidad para larvas de *Panulirus interruptus* sin luz a partir de QO_2 ($\mu O_2/h/mg$) calculados con la ecuación lineal.

Las figuras 10 y 11 muestran que la tendencia en general, a partir de la salinidad de agua de mar (33.5‰) hacia salinidades altas, el Q_{10} se incremento exponencialmente con una variación más marcada, desde valores de 1.5 hasta 4 en el caso de larvas sin luz. En salinidades por debajo de la del agua de mar, el comportamiento del Q_{10} permaneció con una tendencia lineal y sin mucha variación con valores de 1.3 a 2.0.

Al analizar las figuras 12 y 13 las superficies de respuesta con los datos crudos, en ambas condiciones (con luz y sin luz) denotan dos comportamientos muy marcados. El primer comportamiento a partir de la salinidad del medio natural 33‰ hacia salinidades altas tiene una tendencia cóncava en función de la temperatura, mientras que en salinidades bajas la tendencia es convexa. Aunado a esto, se observa que la tendencia inhibitoria del metabolismo queda denotada en la disminución de la QO_2 en salinidades extremas es decir en 23 y 42 ‰ y en temperaturas bajas. Esto fue más evidente en el grupo de larvas sometidas a luz (figura 12).

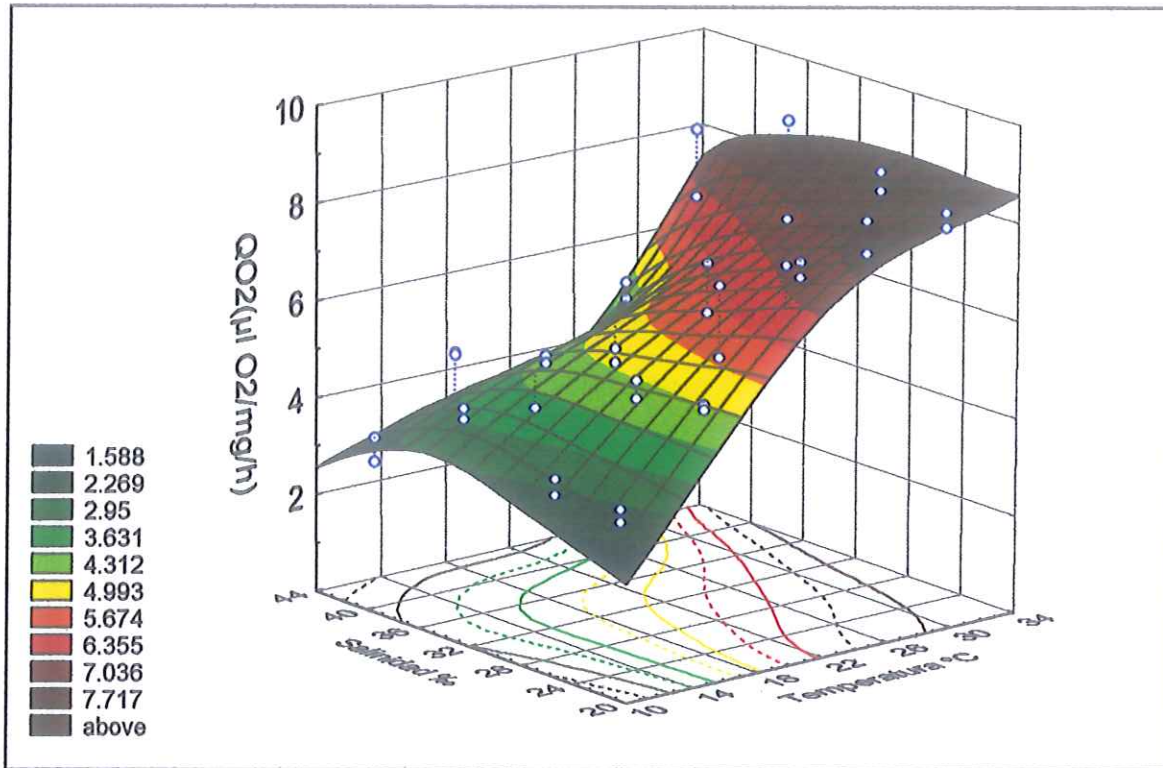


Figura 12. Superficie de respuesta para el grupo de larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus* en condiciones de luz con los datos crudos ajustados a una ecuación cuadrática.

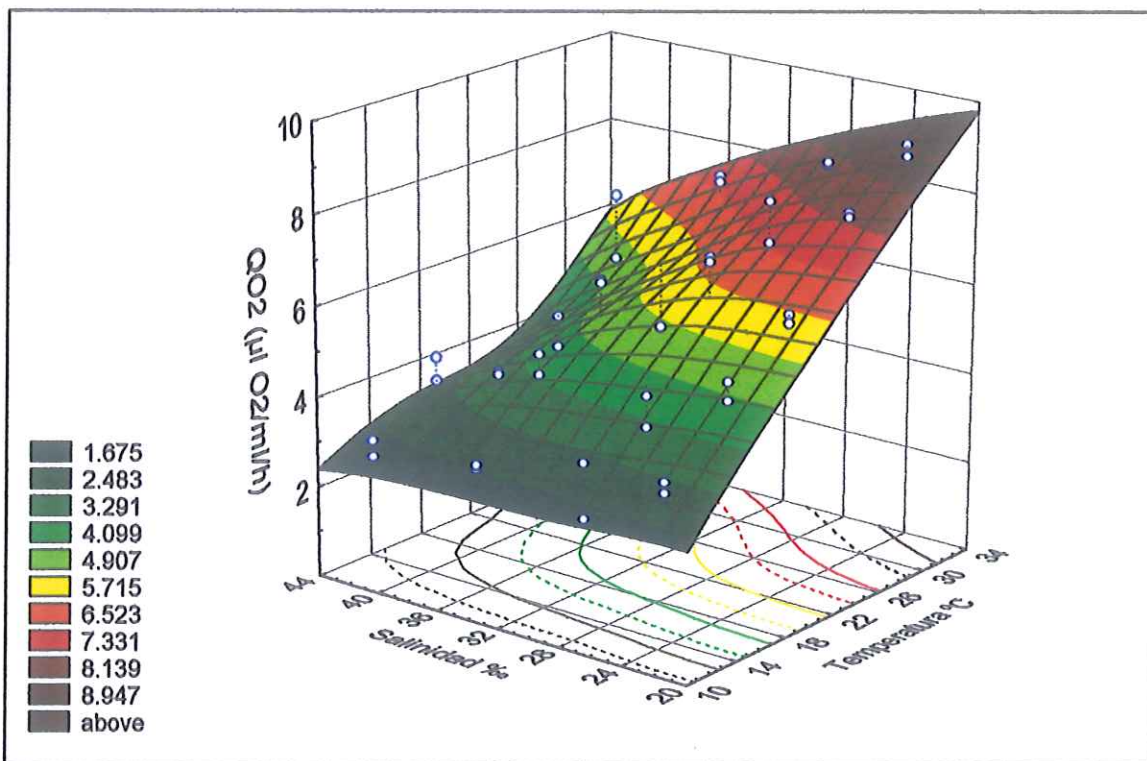


Figura 13. Superficie de respuesta para el grupo de larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus* sin luz con los datos crudos ajustados a una ecuación cuadrática.

4.4 Preferendum termal

En la tabla 2 se representa la distribución de las larvas phyllosomas en la columna de agua en función del tiempo con una temperatura constante de 22°C y con un gradiente de temperatura de 8 a 38 °C. Sin el gradiente las larvas en luz tendieron a irse al fondo mientras que sin luz permanecieron en la superficie con una mayor actividad. Cabe destacar que al colocarlas ya sea en la superficie, en el centro o en el fondo, las larvas comenzaron a descender lentamente hasta acumularse en el fondo.

Con el gradiente, en ambas condiciones de luz y sin luz las larvas se mantuvieron entre 22 y 24 °C. Se registró una velocidad de nado descendiendo a 8.7 cm/min.

En la columna con gradiente térmico, la mayoría de las larvas después de 2h se ubicaron entre los 70 y 80 cm de altura es decir en el rango de temperatura de 22 y 24° C, por lo cual se puede considerar este intervalo como la temperatura preferida. Se encontró que las larvas son bastante resistentes pues al sobrepasar los valores críticos de temperatura (38 y 8 °C), y suspender el tratamiento tiene la capacidad de recuperarse totalmente y comenzar a nadar activamente cuando el agua alcanza nuevamente la temperatura de 22°C.

Tabla 2. Preferendum termal de las larvas de *Panulirus interruptus* con y sin luz en una columna con agua de mar. Los valores representan el porcentaje de larvas.

Altura (cm)	T° C	L u z				O b s c u r i d a d			
		0'	30'	60'	120'	0'	30'	60'	120'
120 - 150	22	0	1	1	0	0	26	45	99
90 - 120	22	0	5	3	1	0	48	49	1
60 - 90	22	100	13	5	3	100	26	6	0
30 - 60	22	0	18	8	4	0	0	0	0
0 - 30	22	0	63	83	92	0	0	0	0
120 - 150	32 - 38	0	0	0	0	0	0	0	0
90 - 120	26 - 32	0	0	0	0	0	0	0	0
80 - 90	24 - 26	0	2	3	2	0	8	7	7
70 - 80	22 - 24	100	90	90	90	100	90	90	90
60 - 70	20 - 22	0	8	7	8	0	2	3	3
30 - 60	14 - 20	0	0	0	0	0	0	0	0
0 - 30	8 - 14	0	0	0	0	0	0	0	0

' = Tiempo en minutos

5. DISCUSIONES

5.1 Temperatura crítica

La actividad natatoria de las larvas phyllosomas de *Panulirus interruptus*, reflejó que los movimientos de los exópodos se volvieron más lentos ante un aumento o disminución de la temperatura (8-9 °C) a partir de la temperatura inicial hasta alcanzar los valores críticos. Esto corresponde con lo propuesto por Cowles y Bogert (1944) que definieron la temperatura crítica máxima (TCmax) como el punto térmico en el que la actividad locomotora comienza a desorganizarse y el organismo pierde su habilidad de escapar de condiciones que seguramente lo llevarían a la muerte. Cox (1974) introdujo el término de primera pérdida de equilibrio como un criterio de tolerancia térmica en el cual se observan los primeros síntomas de la variación de la temperatura y el cese de movimiento opercular de los peces como punto térmico final.

Existen otras opiniones respecto a la terminología utilizada para establecer el criterio de tolerancia térmica, esto se debe a que cada investigador emplea un sintoma diferente del organismo. Algunos consideran este criterio de tolerancia térmica como la temperatura a la cual el organismo muere (Lowe y Heath, 1969; Gibson *et al.*, 1976). Para otros, es el punto en el cual los peces se dan vuelta, luego se ponen rígidos hasta no poder enderezarse (Hassan y Spotilla, 1976). Mahoney y Hutchison (1969) consideran la aparición de espasmos musculares como el punto crítico.

En el caso de crustáceos generalmente se considera como punto de muerte la temperatura a la cual hay un cese total de movimiento de los apéndices (McLeese, 1956; Wiesepape *et al.*, 1972). La importancia de considerar otro término fuera del de temperatura de muerte, se debe básicamente a que algunos investigadores, entre ellos Hutchison (1976), Hassan y Spotilla (1976), han comprobado que los organismos puestos en una temperatura distinta a la de su medio natural muestran reacciones tales como la pérdida del equilibrio y natación acelerada, entre otras, y que al ser puestos inmediatamente en la temperatura previa de aclimatación pueden recobrase y continuar viviendo por periodos más o menos largos, según haya sido el impacto causado por la alta o baja temperatura alcanzada. Por lo antes descrito los valores de temperatura de 12 y 31°C se consideraron como las temperaturas críticas (TC), mediante la observación del movimiento anormal de los apéndices de las larvas.

En estos experimentos, cuando la temperatura superó los valores críticos de 12 y 31 °C (figura 4), los apéndices rápidamente fueron perdiendo movilidad y coordinación ocasionando con esto que las larvas se fueran al fondo y solo pudieran dar vueltas. Además de estas respuestas se observaron "tics" o espasmos musculares en los apéndices.

Estas respuestas de estrés causadas por el descenso gradual de temperatura coinciden con las encontradas en *Poecilia sphenops*, caracterizadas por una disminución de la actividad seguida del cese total de todo movimiento y

posteriormente se observó una rápida actividad esporádica acompañada de espasmos musculares y finalmente un estado de coma (Hernández, 1998).

En estos experimentos, las larvas phyllosoma de *P. interruptus* mostraron una completa recuperación al regresar a la temperatura inicial después de haber sido sometidas a temperaturas de 12 y 31 °C.

A partir de estas evidencias experimentales se puede inferir que estos organismos están fisiológicamente adaptados para soportar las variaciones estacionales al considerar que eclosionan en verano (20-22 °C) y durante su desarrollo larval están expuestas a temperaturas de hasta 12-14 °C (Ramage, 1971). Butler *et al.* (1997) refiere a la temperatura como uno de los factores más importantes en el reclutamiento de juveniles de langosta caribeña.

Eventualmente, se podría pensar que la capacidad reproductora de la langosta roja (*Panulirus interruptus*) potencialmente no estaría limitada a que la veda reproductora sea exclusivamente de condiciones de verano. Se sabe que cerca del 2% de la población pescada en la temporada aparece con parche, con lo que se podría pensar que estos organismos tienen la posibilidad de reproducirse dos veces al año.

En dado caso de que esto sucediera naturalmente, es decir, si llegaran a eclosionar las larvas, potencialmente tienen la posibilidad de lograr complementar su desarrollo larval considerando únicamente los efectos de temperatura y salinidad.

Consideramos necesario ampliar la evidencia experimental en estos aspectos a fin de conocer las respuestas ante eventos de aclimatación en larvas de *Panulirus interruptus* pues no se descarta la posibilidad de que la temperatura crítica puedan modificarse.

5.2 Salinidad crítica

Es evidente que el efecto sobre un organismo con regulación limitada ante un cambio de concentración de salinidad depende de la intensidad y/o duración de la variación halina. A partir de los valores críticos halinos (20-22 y 50-52‰), que representan una diferencia aproximada de 15‰ en ambos sentidos (+ -) a partir de la del mar (33.5‰) se presentó la mortalidad. Esta salinidad crítica (SCmin) es similar a la encontrada para juveniles de cangrejo *Menippe mercenaria* la cual fue entre 10-15‰ (Brown *et al.*, 1992). La respuesta que se presentó respecto al tiempo de recuperación, (línea roja, figura 5) fue una inflexión (disminución repentina del tiempo de recuperación) en ambos lados justo antes de comenzar la mortalidad, alrededor de los 25 y 45‰, ésto evidentemente podría representar una capacidad de compensación de las larvas justamente antes de llegar a los valores críticos de salinidad.

Se observó que el tiempo de recuperación aumentó conforme hubo una variación de salinidad y volvió a disminuir ligeramente, hasta que el punto más bajo de la pequeña inflexión coincidió con el comienzo de la mortalidad de las larvas que disminuyó proporcionalmente con el tiempo de recuperación. Es decir

que a menor o mayor salinidad pasando de los valores críticos, el tiempo de recuperación fue menor así como el tiempo en que la larva tardó en morir. El hecho de que entre 30 y 40 ‰ no se haya presentado pérdida alguna de movimiento natatorio y que entre 20 y 50 ‰ se recuperaron de una pérdida temporal de movimiento, nos indica que poseen una capacidad de recuperación aparentemente sin tener problema alguno cuando se encuentren en un medio con una diferencia de 5 ‰ a partir de la del medio. Con una diferencia de 15 a 20‰ se comprobó que las larvas de *Panulirus interruptus* recuperan totalmente el movimiento natatorio al ser puestas nuevamente a 33‰.

Ésto representa una gran ventaja ya que muchas veces las larvas de *Panulirus interruptus* en laboratorio presentan ectoparásitos y bacterias que terminan por matarlas. Un tratamiento sencillo que potencialmente podría ser utilizado para controlar y terminar con este problema es el uso de baños de agua dulce o bien muy salada puesto que las bacterias y ectoparásitos no resisten cambios tan amplios de salinidad, además se estaría evitando el uso de químicos. Prosser y Brown (1968) hacen referencia de que, en etapas tempranas de desarrollo, se presentan mecanismos ineficientes o limitados de regulación osmótica, sin embargo se consideró a estos valores como un amplio rango, el cual puede ser aprovechado como una aplicación directa en un posible cultivo de esta especie para el tratamiento de enfermedades.

Es necesario complementar esta línea de investigación haciendo experimentos para explorar la capacidad de aclimatación en el largo plazo.

El intervalo de valores críticos halinos puede alterarse dependiendo del tiempo de aclimatación (Wiesepape, 1975). Si la aclimatación es rápida, el intervalo de valores críticos podría ser más estrecho que cuando se aclimata más tiempo, sin embargo estos valores en una misma especie no fluctúan mucho (Layne *et al.*, 1987). Una explicación de este desfase es que los organismos tienen la capacidad de sintetizar enzimas que le permiten desarrollar sus funciones al ser sometidos a una temperatura y/o salinidad diferente (Brown *et al.*, 1992).

Los experimentos realizados para determinar los valores críticos termales y halinos sirvieron para establecer un rango en el experimento de consumo y obtener valores más exactos.

5.3 Evaluación del efecto combinado de luz, temperatura y salinidad sobre el metabolismo.

La importancia fisiológica del consumo de oxígeno se debe a la participación activa del oxígeno molecular (gas) en la formación de ATP (Lehninger, 1975). Lo anterior representa una medida de la actividad metabólica, donde el metabolismo se manifiesta en términos del oxígeno consumido, calor producido o bióxido de carbono liberado (Prosser y Brown, 1968).

Dado lo anterior referiremos las variaciones del metabolismo como el consumo de oxígeno ($\mu\text{IO}_2/\text{mg}/\text{h}$) debido a la influencia de las fluctuaciones de los factores de temperatura y salinidad.

El hecho de que muchas especies en las cuales siendo larvas son hiperosmoconformes o débiles reguladores y en adultos son eficientes osmoreguladores, esta determinado por la transición de larva adulto justo cuando ocurre una metamorfosis. Esta puede ser considerada una combinación de cambios morfológicos, ecológicos y fisiológicos (Charmantier y Daures 1991).

De la significancia estadística se estableció que el efecto de la luz sobre el QO_2 fue menor respecto a salinidad y temperatura. En particular el efecto de la temperatura tiene la mayor incidencia en el metabolismo (Prosser y Brown, 1962). En tanto que el efecto de luz está referido a otros procesos como la actividad (migración vertical).

Al saber que la compensación es la respuesta inmediata ante la variación de temperatura en la que el valor de la tasa fisiológica no se modifica, no obstante la variación de temperatura (Precht *et al.*, 1958), se puede afirmar que el efecto de la salinidad alta fue modificar la capacidad de compensación de las larvas. Por el contrario las salinidades bajas favorecieron esta capacidad.

Como el oxígeno utilizado para la respiración de los organismos acuáticos es oxígeno gaseoso, el cual disminuye su solubilidad en el agua cuando la temperatura y salinidad aumentan se podría pensar que en salinidades altas las larvas consumen menos oxígeno con lo que estarían reduciendo el gasto energético. Hasta ahora no se han realizado estudios de crecimiento en altas salinidades para larvas de langosta espinosa, pero si se han probado diferentes temperaturas. En *Panulirus japonicus* se encontró que la temperatura óptima

para un rápido crecimiento en larvas menores a 15mm fue de 26 °C y de 24 °C para larvas de más de 15mm (Matsuda y Yamakawa, 1997), este valor de temperatura coincide con el de temperatura preferida de *P. interruptus*.

En las figuras 6 y 7 se observó un ligero aumento en el consumo de O₂ de las larvas que estuvieron sin luz respecto a las que estuvieron con luz, esto tal vez tenga que ver con la mayor actividad nocturna de estos organismos y lo reportado por otros autores en otras especies de crustáceos (Ramage, 1971; Scheltema, 1974; Kittaka, 1993). Los resultados encontrados en las figuras 12 y 13 podrían sugerir que el metabolismo hacia salinidades y temperaturas críticas tiene una tendencia inhibitoria que está evidenciada por la disminución de la QO₂. El comportamiento de los datos con una tendencia cóncava en términos de salinidad alta, sugiere que las larvas no tienen muy bien desarrollada la capacidad compensatoria al haber un aumento de temperatura. Sin embargo cuando éstas se encuentran en salinidades bajas y la temperatura disminuye el comportamiento convexo sugiere lo contrario.

En el aspecto biológico al describir de manera adecuada y precisa las relaciones entre fenómenos naturales, las superficies de respuesta tienen un valor real como instrumento temporal, hasta que se obtiene un conocimiento suficiente del fenómeno para poder postular la hipótesis a partir de la cual se puede construir un modelo estructural (Sokal y Rohlf, 1979).

La ecuación de la regresión tanto para larvas con luz como en ausencia de ésta, indicó que la temperatura fue más incidente que el de la salinidad. Con

estas ecuaciones (con y sin luz) se pueden calcular valores de QO_2 dentro de los intervalos de temperatura (12–31 °C) y salinidad (23 - 42 ‰) utilizados en el experimento, también se utilizó para calcular el Q_{10} en función de valores calculados de QO_2 a partir de la ecuación.

El menor aumento en el metabolismo de las larvas que estuvieron sin luz se ve reflejado en estas figuras de Q_{10} calculado para 5 y 10 °C, donde es evidente el mayor efecto de la temperatura que la salinidad, esto corresponde con los resultados encontrados para varias especies de poiquiloterms a los que el Q_{10} se determinó en función del tamaño y temperatura (Pampapathi y Bullock, 1954).

Las figuras 8 y 10 de Q_{10} en general evidencian una capacidad de compensación mayor de las larvas *P. interruptus*, cuando la concentración halina disminuye y la temperatura aumenta. Esto en cierta forma corresponde a lo mencionado por Hoar (1978) cuando refiere que los valores de Q_{10} asociados con los procesos físicos, tales como la difusión y conductividad y los relacionados con las reacciones fotoquímicas son menores a 1.5, mientras que los de las reacciones termoquímicas (enzimáticas) abarcan un intervalo de 2 a 3. Por lo que pensamos que los mecanismos de compensación térmica y halina para esta especie, tal como para los poiquiloterms, son de tipo bioquímico, neuroendocrino y de comportamiento. En este proceso fisiológico, los organismos ajustan la velocidad y la actividad enzimática dependiendo de las variaciones estacionales de temperatura y con la latitud (Engel, 1977; Charmantier y Daures,

1991). Para las larvas de *P. interruptus*, ecológicamente esta capacidad de compensación representa un gran potencial de dispersión puesto que en época de lluvias el agua de mar en la costa llega a disminuir hasta 20 – 15 ‰, concentración que no esperaríamos que incidiera en la mortalidad. Sobre el efecto de la temperatura se podría decir que las langostas *P. interruptus* parecen tener esta adaptación desde sus orígenes (evolutivamente) ya que su distribución es más amplia en aguas cálidas, es decir que la capacidad de la larva posiblemente favorece ampliar su distribución hacia aguas templadas. Esto probablemente por la protección rocosa que ofrece y es más común en esta zona (Baja California) o simplemente debido a la disponibilidad de alimento a lo largo del año.

Nuestros resultados contrastan con los realizados en otras larvas de crustáceos. En postlarvas de camarón café se encontró que fueron hiperosmóticas en todas las salinidades usadas (24, 29 y 34‰). En tanto que larvas de *Penaeus aztecus* han mostrado cierta adaptación para resistir altas temperaturas cuando se encuentran en bahías de bajas salinidades, no así cuando se incrementa la salinidad por encima de 25 °C (Wiesepape, 1975).

5.6 Preferendum termal

El concepto de temperatura preferida no necesariamente coincide con el de temperatura óptima, este último se refiere a una selección tentativa de la temperatura por los organismos, debido a diversos factores externos tales como

una disminución en el estrés en dicha zona, mayor concentración de alimento o bien y la ausencia de depredadores en el caso de un ambiente natural (Prosser y Brown, 1968).

Hasta ahora los sistemas de gradientes verticales para la determinación de temperatura preferida solo se han utilizado en algunas especies de peces como la trucha arcoiris, en otros experimentos, compararon las respuestas de juveniles de salmón puestos en sistemas horizontales y verticales obteniendo el mismo preferendum en ambos sistemas (18 °C). (Ferguson, 1958; Fry, 1958; Garside y Tait, 1958). El sistema vertical presenta la posibilidad de que el organismo pueda responder además de la temperatura, a la intensidad de luz y presión hidrostática (profundidad del agua). Además en este sistema se logra una estratificación como ocurre con las temperaturas en las costas del pacifico.

Para la determinación del efecto de la gravedad se colocaron larvas en diferentes sitios de la columna con una misma temperatura de 22°C y la tendencia fue la misma. En condiciones de luz la distribución de larvas básicamente fue en el fondo sin embargo hubo iluminación a lo largo de la columna y cuando estuvieron sin luz, se distribuyeron en toda la parte superficial.

Es importante resaltar que se hicieron los experimentos de dos formas; una fue colocar la larva dentro de la columna con el gradiente ya establecido, en la temperatura de eclosión (22°C) y de ahí se siguió el comportamiento. Básicamente, la mayoría se mantuvo nadando dentro de los 22-24°C. La otra forma fue colocar larvas en la columna con la misma temperatura y empezar a

formar el gradiente, pero en este caso la mayoría se quedaron en el fondo donde se enfriaron murieron, solo algunas lograron mantenerse nadando en el intervalo de 22 – 24 °C.

La preferencia de muchas especies acuáticas, incluyendo el langostino, está más cercana al valor crítico superior, dado que está regulado de manera más precisa por los organismos, es por eso que presentan un comportamiento evasivo a temperaturas extremas superficiales (Díaz *et al.*, 1993)

Los valores de temperatura preferida en éstos experimentos no fluctuaron mucho en cuanto a corridas de larvas sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que haya un efecto debido a la condición fisiológica de los organismos así como una influencia debida al sistema y metodología usadas. Este rango de selección de temperatura preferida no es un punto fijo en una escala térmica, por lo que sería más realista considerar a la temperatura preferida final como una zona de selección térmica propia de la variabilidad de las larvas. La habilidad de las larvas pelágicas de varios invertebrados marinos de retrasar el asentamiento hasta que un hábitat apropiado es disponible ha sido documentada (Scheltema, 1974 y Doyle, 1975).

Se ha encontrado que las larvas de halibut son transportadas fuera de la costa durante eventos de surgencia cuando experimenta bajas temperaturas (Dorman y Palmer, 1981). Los mecanismos de transporte de agua superficial en las costas de California son esporádicos y están asociados con eventos de surgencias y hundimientos de masas de agua (Winant, 1980).

A partir de aquí se pueden hacer estudios complementarios para la determinación de la temperatura preferida en función de la edad y tamaño de la larva, tiempo y temperaturas de aclimatación y tal vez el uso de algún otro sistema.

Se observó en la columna vertical con agua de mar a una misma temperatura (22 °C) que las larvas son bastante sensibles a la luz, es decir que tienen un foto-tactismo positivo sin embargo queda la incertidumbre de por que se van hacia el fondo al haber iluminación en toda la columna, posiblemente sea el ahorro de energía o que poseen un sentido de la orientación en el medio de acuerdo a la intensidad luminosa. Se podrían hacer experimentos con intensidad luminosa ya que también se experimentó con un foco el cual se fue moviendo a lo largo de la columna y se observó un agrupamiento muy marcado aproximadamente el 85% fue siguiendo la trayectoria de éste.

6. CONCLUSIONES

- ⚡ Los valores críticos de temperatura para las larvas de *Panulirus interruptus* fueron de 12⁰C (TCMin) y 31⁰C (TCMax).
- ⚡ Los valores críticos de salinidad para las larvas de *Panulirus interruptus* fueron entre 20 y 22‰ para la SCMin, mientras que la SCMax se presentó entre 50 y 52‰.
- ⚡ El factor de la luz mostró una diferencia significativa (P=.024) sobre la variación del QO₂ (μl/O₂/h/mg), con valores ligeramente mayores en el grupo de larvas sin luz.
- ⚡ La temperatura, respecto a la salinidad, fue el factor experimental con mayor incidencia sobre el metabolismo (QO₂) de larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus*.
- ⚡ Del efecto combinado de temperatura y salinidad se tuvo que se favoreció la capacidad de compensación en temperaturas mayores a 22 °C y salinidades menores a 33.5 ‰ (Q₁₀ <1.5).
- ⚡ El preferendum termal de las larvas *Panulirus interruptus* en una columna vertical se presentó entre 22 y 24 °C.
- ⚡ La capacidad de compensación de las larvas phyllosoma de *Panulirus interruptus* fue mayor durante el proceso de incremento de temperatura (21-31 °C) respecto a la disminución de ésta (21-11 °C).
- ⚡ Las larvas *Panulirus interruptus* mostraron fototactismo positivo.

7. LITERATURA CITADA

Brown S.D. Theresa M.B. Wendy A.T. Joseph J. T. y William J. L. 1992.

The effects of temperature and salinity on survival and development of early stage Florida stone crabs *Menippe mercenaria* (Say).

Butler IV, M.J, W. F. Herrnkind y J. H. Hunt. 1997. Factors affecting the

recruitment of juvenile Caribbean spiny lobster dwelling in macroalgae. Bulletin of marine science. 61(1):3-19.

Claussen L.D. 1979. Thermal acclimation in the crayfish *Orconectes rusticus*

and *O. Virilis*. Comp. Biochem. Physiol. Oxford, OH 45056 U.S.A. Vol 66A: 377-384.

Cowles, R.B. y C.M. Bogert, 1944. A preliminary study of the thermal

requirements of desert reptiles. Bull. Am.Mus.Nat.Hist., 83: 265-296.

Cox, D.K., 1974. Effects of the three heating rates on the critical thermal

maximum of bluegill. En: Thermal Ecology, J.W. Gibbons and R.R. Sharitz (Eds). AEC Symp. Ser (CONF-430505)Augusta, Gal., 158-163.

Copeland, B.J., R.W. Laney y E.C. Pendleton, 1974. Heat influences in

estuarine ecosystems. En: Thermal Ecology, J.W. Gibbons and R.R. Sharitz (Eds.). AEC Symp. Ser. (CONF-730505), Augusta, Gal., 423-437.

Criales M. M. y Chung K.S. 1980. Tolerancia térmica en postlarvas y

juveniles del camarón rosado *Penaeus brasiliensis*. Informes Museo del mar No. 27. Venezuela.

- Crawshaw, L. I. 1974.** Temperature selection and activity in the crayfish *Orconectes immunis*. J. Comp. Physiol. 95, 315.
- Charmantier, G. y Daures CH. 1991.** Ontogeny of osmorregulation and salinity tolerance in *Cancer irrotatus*; Elements of comparison with *C. borealis* (Crustacea, Decapoda). Biol.Bull. 180:125-134.
- Díaz H.F., Gutierrez M.P., y Garrido M.A. 1993.** Temperatura preferida y óptima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). Rev. Biol. Trop., 41(1) 153-155.
- Dexter D.M. 1972.** Molting and growth in laboratory reared phyllosomes of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. California Fish and game 58(2): 107-115.
- Dorman, C.E. y D.P. Palmer. 1981.** Southern California summer coastal upwelling. In Richards, F.A. (ed.), Coastal upwelling, p. 22-56. Am. Geophys. Union, Wash., DC..
- Doyle, R.W. 1975.** Settlement of planktonic larvae: A theory of habitat selection in varying environments. Am. Nat. 109: 113-126.
- Engel, D.W. 1977.** Comparison of the osmorregulatory capabilities of two portunid crabs, *Callinectes sapidus* and *C. similis*. Mar. Biol. 41, 275-279.
- Ferguson, R.G., 1958.** The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and stream. J. Fish. Res. Board Can. 15:607-624.

Fry, F.E. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55 Publ. Ont. Fish Res. Bd. Lab. 68, 1.

Fry, F.E. 1958. The experimental study of behavior in fish. Proc. Indo-Pac. Fish. Counc. 3:37-42.

Garside, E. T., y J. S. Tait. 1958. Preferred temperature of rainbow trout and its unusual relationship to acclimation temperature. Can. J. Zool.36: 563-567.

Gibson, C.I., T.O. Thatcher y C.W. Apts, 1976. Some effects of temperature, chlorine and copper on the survival and growth of the coon stripe shrimp. En: Thermal ecology II, G.W. Esch and R.W. Mcfarlane (Eds). ERDA Symp.Ser. 40 (CONF-750425) Augusta, Gal., 88-92.

Hainsworth, E.R.1981. Animal Physiology, adaptations in functions. Addison-Wesley Pub. Co. Massachusetts. 669 pp.

Hassan, K.C. y J.R. Spotilla, 1976. The effect of acclimation on the temperature tolerance of young muskellunge fry. En: Thermal Ecology II, G.W. Esch and R.W. Mcfarlane (Eds). ERDA Symp.Ser.40 (CONF-750435) Augusta, Gal., 136-140.

Hernández R.M. 1998 Comportamiento termorregulador de *Poecilia sphenops* (Pisces:Poeciliidae) aclimatada a temperaturas constantes y fluctuantes. Tesis de doctorado en ciencias. CICESE.

- Hoar W. S. 1978.** Fisiología general y comparada. Barcelona. pp 850.
- Hochachka, P.W. y Somero, G.N. 1973.** Strategies of biochemical adaptation. W. B. Saunders Company, pp 358.
- Hutchison, V.H. 1976.** Factors influencing thermal tolerance of individual organism. In: Thermal Ecology II, G.W. Esch and R. W. Mcfarlane (Eds). ERDA Symp. Ser. 40 (CONF-750425) Augusta, Gal., 10-26.
- Kinne, O. 1970.** Environmental factors: temperature. In: Marine ecology, O. Kinne, Ed. Vol.1. Wiley-Interscience. London. 139-155.
- Kittaka Jiro. 1993.** Culture of phyllosomas of spiny lobster and its application to studies of larval recruitment and aquaculture. Crustaceana 66(3).
- Laney, R.W., 1973.** A comparison of the critical thermal maxima of juvenile brown shrimp (*Penaeus aztecus aztecus* Ives) and white shrimp (*Penaeus setiferus* Linnaeus). Ms C. thesis, North Carolina State Univ. Raleigh.
- Laughlin R. B. y W. French, 1989.** Interactions between temperature and salinity during brooding on subsequent zoeal development of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. Mar. Biol. Vol. 102: 377-386.
- Layne Jr. J.R., D.L. Claussen y M.L. Manist† 1987** Effects of acclimation temperature, season, and time of day on the critical thermal and minima of crayfish *Orconectes rusticus*.

- Lehninger A. L. 1975.** Bioenergética. Fondo educativo interamericano. S. A. México 242pp.
- Lowe, C.M. y W.E. Heath, 1969.** Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish *Cyprinodon macularius*. *Physiol. Zool.*, 42:53-59.
- Mahoney, J.I. y V.H. Huchison, 1969.** Photoperiod, acclimation and 24 hour variations in the critical thermal maxima of a tropical and temperature frog. *Oecologie*, 2: 143-161.
- Matsuda H. y Yamakawa T. 1997.** Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) phyllosomas under laboratory conditions. *Mar. Freshwater Res.* 48:791-796.
- Mcleese, D.W.,1956.** Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American lobster. *J.Fish. Res. Bd. Can.*, 13:247-272.
- Paladino F.V., J.R. Spotilla y Kowalski 1980.** The critical thermal maximum: A technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes. *Rev. Can. Biol.* 39(2):115-122.
- Pampapathi, R. K. y T. H. Bullock. 1954.** Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. *The American naturalist*, Vol. 88(838): 33-44.
- Precht, H.J., Hensel C.H. y Larcher W. 1973.** Temperature and life. Springer-Verdag, New York.

Prosser C L., y F. Brown 1968. Fisiología Comparada. Ed. Interamericana, S.A. 2da Ed. 728 pp.

Ramage J.M. 1971. Food preferences, feeding mechanisms, and related behavior in phyllosoma larvae of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), M. Sc thesis. San Diego State College. Estados Unidos.

Roots B.I. y C.L. Prosser. 1962. Temperature acclimation and the nervous system in fish. J. Exp. Biol. 39:617-629.

Scheltema, R.S. 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.* 10: 263-296.

Secretaría de Desarrollo Económico. Gobierno del Edo. de B. C. 1996. Análisis de las exportaciones de Baja California 1991-1994.

Sokal R. R., y Rohlf J.F. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. 1ra Ed. 468-496.

StatSoft, (1999). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Ver. 5.5. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104.

Tettelbach S.T. y E.W. Rhodes 1981. Combined effects of the temperature and salinity on embryos and larvae of the Northern Bay Scallop *Argopecten irradians irradians*. Mar. Biol. 63: 249-256.

Vernberg, F.J., y W. B. Vernberg 1975. Adaptations to extreme environments. *Physiological Ecology of estuarine Organism*, F.J. Vernberg, Ed. Univ. South Carolina Press, Columbia, South Carolina. 165-180.

Watts A.S 1982. Effect of temperature and salinity on larval development of sibling species of *Echinaster* (Echinodermata: Asteroidea) and their hybrids. *Biol. Bull.* 163:348-354.

Wiesepape, L. M., Aldrich D. y Strawn K., 1972. Effect of temperature and salinity on thermal death in postlarval brown shrimp, *Penaeus aztecus*. *Physiol. Zool.*, 45:22-23.

Wiesepape, L. M., 1975. Thermal resistance and acclimation rate in young white and brown shrimp, *Penaeus setiferus linnaeus* and *Penaeus aztecus*. *Physiol. Zool.*, 45(1) : 22-33.

Winant, C. D. 1980. Downwelling over the southern California shelf. *J. Phys. Oceanogr.* 10: 791-799.