

APAREAMIENTO Y DESOVE DE LA LANGOSTA *Panulirus argus* (LATREILLE, 1804) EN CAUTIVERIO EN CUBA.

Desislava Dávila *, Raúl Cruz, Erick Perera y Germán Saavedra

Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Calle 16 No. 114, Playa, CP 11300, Ciudad Habana, Cuba.

(*) Autor correspondiente: Email: ddavila@cim.uh.cu

RESUMEN

Para entender la dinámica reproductiva de la langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en Cuba, es importante realizar estudios en cautiverio con el propósito de conocer algunos aspectos que no pueden inferirse a partir de muestreos en el medio natural. En el presente estudio se mantuvieron, bajo condiciones controladas de laboratorio, 15 ejemplares de esta especie en dos ensayos, conducidos en los meses correspondientes a los picos de actividad reproductiva en Cuba, en los que se constataron 10 apareamientos, 6 desoves y 9 mudas. En el primer ensayo se obtuvo un 16,6 % de apareamientos y de desoves y un 40 % de mudas mientras que en el segundo los resultados fueron de 66,6 % de apareamientos, 33,3 % de desoves y 20 % de mudas. Se realizó un seguimiento de las conductas de estos animales bajo las condiciones impuestas.

Palabras clave: apareamiento; reproducción; desove; cautiverio; *Panulirus argus*.

ABSTRACT

To understand the reproductive dynamic of the lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in Cuba, it is important to perform studies in captivity with the purpose of know some aspects that can not be inferred by samples taken from the wild. In this study, 15 animals of this specie were maintained under controlled conditions during two trials, conducted in the months of the highest reproductive activity in Cuba. It could be seen 10 mates, 5 spawn and 9 molts. In the first trial it was 16,6 % of mates and of spawn and 40 % of molt, while in the second the distribution was 66,6% of mates, 33,3 % of spawn and 20 % of molt. Observations were made on the behavior of the animals.

Key words: breeding; reproduction; spawning; captivity; *Panulirus argus*.

La langosta espinosa es uno de los recursos pesqueros más cotizados en el mundo, siendo capturada y comercializada en cerca de 90 países (Phillips y Kittaka, 2000). Los principales países productores son Australia, Cuba, Brasil, Estados Unidos, México, Nueva Zelanda, y Sudáfrica con cerca del 70 % de las capturas provenientes del Caribe y la región sur-este del Atlántico y del este del Océano Indico (Cruz *et al.*, 1987; Phillips *et al.*, 2000; Phillips y Kittaka, 2000).

Los estudios actuales sobre las langostas incluyen: ecología larval y de los juveniles, conducta, genética, artes de pesca y efectos de las pesquerías, pesca de recreación, enfermedades, prácticas de engorde de puérulos, estudios económicos, acuicultura, manejo de ecosistemas y áreas marinas protegidas entre otros (Phillips, 2005).

Sin embargo, la maduración y los ciclos reproductivos en las langostas espinosas han sido estudiados en detalle solo en pocas especies y la mayoría de las descripciones sobre biología de la

reproducción, información sobre maduración sexual, ciclos anuales de reproducción, épocas de desove y fecundidad han tenido como fuente fundamental los datos provenientes de las pesquerías (Cruz y de León, 1991; Nakamura, 2000).

En los últimos años, dado el interés que ha despertado el cultivo de este recurso, otras fuentes de información son los estudios en cautiverio realizados con diferentes fines y a partir de los cuales se han obtenido datos relacionados con la reproducción (Berry, 1970; Chittleboroug, 1976; Nelson *et al.*, 1983; Quackenbush y Herrnkind, 1981,1983; Lipcius y Herrnkind, 1985, 1987; Gleeson *et al.*, 1987; MacDiarmid, 1989; MacDiarmid y Butler, 1999; MacDiarmid y Kittaka, 2000).

Las referencias de estudios en cautividad son amplias para especies como *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875), *P. argus*, *Panulirus japonicus* (von Siebold, 1824), *Panulirus homarus rubellus*, Berry,

1974, *Palinurus elephas*, Fabricius, 1797 y *Jasus lalandii* (H. Milne-Edwards, 1837) (Quackenbush y Herrnkind, 1981; Lipcius *et al.*, 1983; Lipcius, 1985; Lipcius y Herrnkind, 1985, 1987; MacDiarmid y Butler, 1999; MacDiarmid y Kittaka, 2000; Nakamura, 2000).

Dado que en Cuba no se conoce de la existencia de estudios anteriores en cautividad con propósitos reproductivos el objetivo de este trabajo es exponer los conocimientos obtenidos en dos ensayos realizados a este efecto en el laboratorio del Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron del 23 de enero al 17 de mayo del 2004 y del 10 de marzo al 7 de julio del 2005 en el Laboratorio del Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana.

Este laboratorio está equipado con tres tanques (nombrados Tanque 1, 2 y 3) de asbesto cemento de 600 litros de capacidad dispuestos en serie y conectados a un sistema de recirculación de agua de mar con filtración biológica y mecánica, los cuáles fueron utilizados como unidades experimentales durante los ensayos (Fig. 1).

Todos los animales se colectaron en el Golfo de Batabanó, registrándoseles el largo del cefalotórax (LC) medido con un pie de rey de precisión 0,05 mm., la presencia o no de setas en los pleópodos de las hembras por ser estas indicadores de madurez (Gregory y Labisky, 1981; Radhakrishnan y Vijayakumaran, 1984; Lipcius y Herrnkind, 1987; Ramírez, 1996) así como de espermátforo y estado de muda.

En cada tanque se colocaron cuatro hembras de diferente talla y un macho, oscilando la composición por talla de las hembras entre los 70 y los 125 mm LC y de los machos entre 100 y 140 mm LC (Tabla 1).

Las langostas fueron identificadas con una marca plástica en la base de las antenas cuando fue posible según el estado de la muda.

Los animales que murieron durante los ensayos fueron sustituidos por otro ejemplar manteniendo superior la talla del macho para garantizar apareamientos sin el efecto selectivo de la talla sobre los mismos.

Se realizaron mediciones diarias de la temperatura del agua y de la salinidad con un termómetro ($\pm 2^\circ\text{C}$) y un refractómetro (± 1 ups) respectivamente.

El fotoperíodo se mantuvo en una relación de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad a través de un timer Intermatic (± 15 min.) conectado al sistema de iluminación.

La alimentación consistió en porciones de calamar fresco *ad libitum* con una frecuencia diaria. Se realizaron determinaciones de iones N-NO₂, N-NH₄, y P-PO³⁻₄, y de oxígeno (O₂) para verificar que estuvieran dentro de los valores óptimos para considerar un cuerpo de agua marina de uso pesquero como de Calidad Buena (Norma Cubana, 1999).

RESULTADOS

Factores abióticos

Los resultados de las determinaciones de la concentración de O₂ e iones N-NO₂, N-NH₄ y P-PO³⁻₄ así como las mediciones de temperatura y salinidad de ambos experimentos se muestran en la Tabla 2. Dada la dieta a la que se sometieron los animales, en ocasiones se detectó un aumento del nivel de los iones N-NH₄ y P-PO³⁻₄.

Experimento 1

En el primer experimento se observaron 6 mudas, 2 apareamientos detectados por la presencia de espermátforo en el esternón de las hembras, un desove espontáneo de un ejemplar que murió 7 días después y uno incompleto al final del ensayo (Fig. 2).

Apareamientos

Los apareamientos ocurridos en este Experimento se muestran en la Tabla 3. Los apareamientos sólo ocurrieron en el tanque 1 a los 107 y 108 días de comenzado el experimento con solo un día de diferencia entre ellos.

El espermátforo colocado a la hembra de mayor talla se desprendió parcialmente y los restos todavía adheridos fueron ingeridos por ésta dos días después.

Desoves

La hembra de 123 mm LC desovó espontáneamente en el tanque 1, 20 días después de comenzado el experimento y sin haber ocurrido

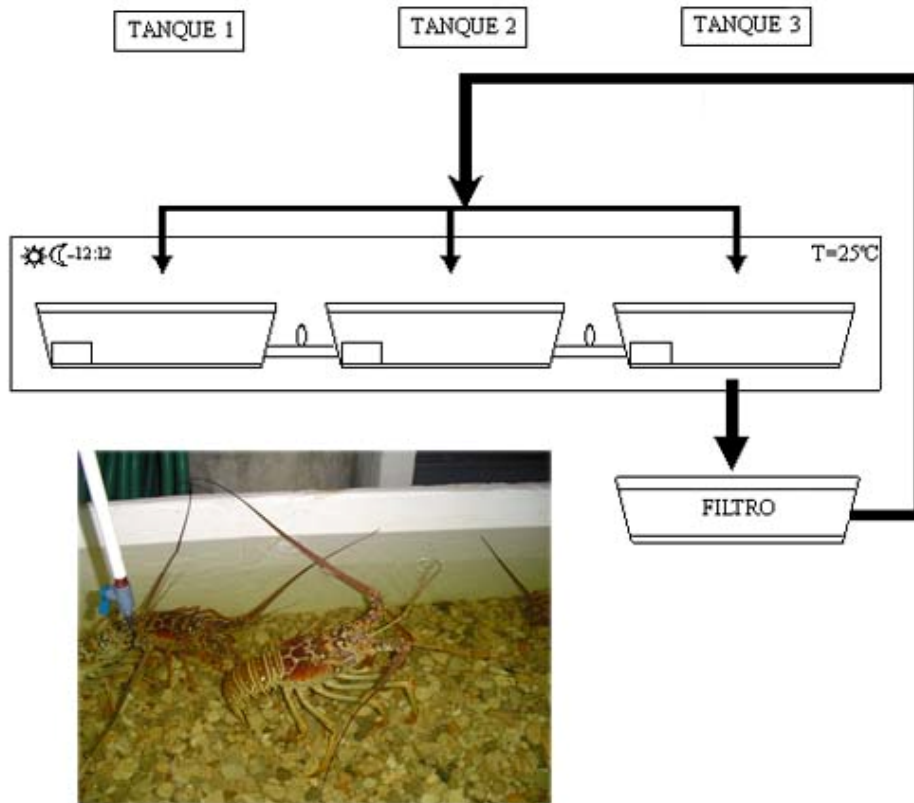


Fig. 1: Disposición de los tanques en el área experimental del Laboratorio del Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana.

Tabla 1: Composición por sexo y por talla - Experimentos 1 y 2.

EXPERIMENTO 1

| TANQUE 1(mm LC) | TANQUE 2(mm LC) | TANQUE 3(mm LC) |
|-----------------|-----------------|-----------------|
| ♂: 132,4 | ♂:126,7 | ♂:122,1 |
| ♀: 87,7 | ♀:87,0 | ♀:86,3 |
| ♀: 92,9 | ♀: 92,2 | ♀:89,3 |
| ♀: 104,7 | ♀:98,6 | ♀:93,0 |
| ♀:123→ 86,5 (S) | ♀:108,1→103(S) | ♀:108,6 |

S: Sustitución por muerte

EXPERIMENTO 2

| TANQUE 1(mm LC) | TANQUE 2(mm LC) | TANQUE 3(mm LC) |
|-----------------|-----------------|-----------------|
| ♂: 105,1 | ♂:113,8 | ♂:137,9 |
| ♀: 78,5 | ♀: 77,35 | ♀: 89,7 |
| ♀: 86,5 | ♀: 91,8 | ♀: 98,9 |
| ♀: 90,3 | ♀: 98,6 | ♀:101,4 |
| ♀: 91,4 | ♀:105,7 | ♀:113,5 |

Tabla 2: Valores de la concentración de los parámetros ambientales determinados.

| Exp. | C(P-PO ³⁻⁴) (Mmol/L) | C(N-NO ₂) (Mmol/L) | C(N-NH ₄) (Mmol/L) | C(O ₂) (mg/L) | T promedio (°C) | S promedio (ups) |
|------|-------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------|--------------------|---------------------|
| 1 | 10.40 | 4.12 | 3.98 | 4.52 | 26.45 | 35.67 |
| 2 | 4.91 | 4.12 | 9.64 | 4.28 | 25 | 35 |

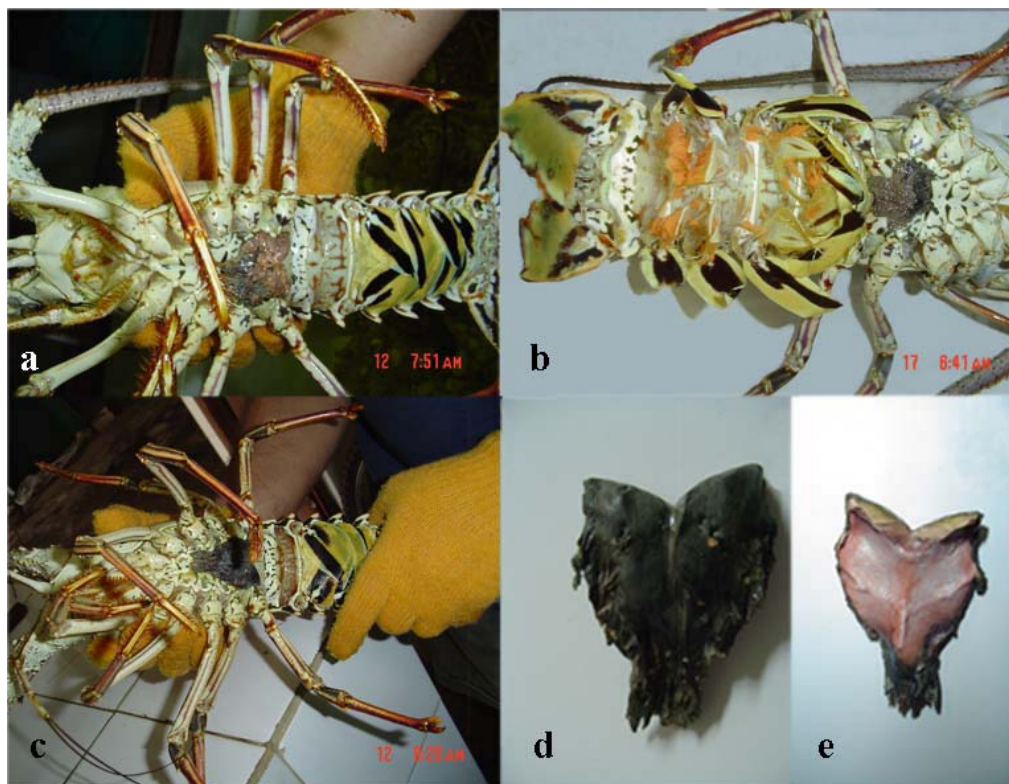


Fig. 2: Apareamientos y desoves del primer experimento, a) y b) Espermatóforo y desove incompleto de la hembra de 94,3 mm LC c) Espermatóforo colocado a la hembra de 108,2 mm LC, detalles del dorso (d) y reverso (e)

un apareamiento previo; esta langosta murió 7 días después de este evento cuando estaba en estadio III de desarrollo de las gónadas (de acuerdo con la escala de colores propuesta por Buesa y Mota Alves, 1970) y presentaba pleópodos con setas muy desarrolladas (Fig. 3). Fue sustituida por otra langosta de 86,5 mm LC.

Se observó además un desove incompleto de la hembra de 94,3 mm LC el último día del experimento; este ejemplar murió mientras desovaba.

Mudas

En el tanque 1 las mudas ocurrieron a los 58, 75 y 90 días luego de comenzado el experimento, siendo

importante destacar que las hembras de 94,3 mm LC y 108,2 mm LC se aparearon 51 y 18 días respectivamente, después de la muda.

En el tanque 2 la muda ocurrió a los 75 días de comenzado el ensayo y este ejemplar murió el día 26 de abril teniendo las gónadas totalmente inmaduras. Se sustituyó por una langosta de 103 mm LC.

En el tanque 3, las mudas del macho y una hembra ocurrieron a los 68 y 84 días respectivamente, después del comienzo del estudio. Los resultados de las mudas del Experimento 1 se muestran en la [Tabla 4](#).

Tabla 3. Apareamientos del Experimento 1.

| TANQUE 1 (mm LC) | Fecha | TANQUE 2 (mm LC) | Fecha | TANQUE 3 (mm LC) | Fecha |
|---------------------|------------|---------------------|-------|---------------------|-------|
| ♂: 132,4 | 10/5; 11/5 | ♂:126,7 | - | ♂:122,1 → 125,8 | - |
| ♀: 94,3 | 11/5* | ♀:87,0 | - | ♀:86,3 | - |
| ♀: 92,9 → 95,5 | - | ♀: 92,2 | - | ♀:89,3 → 95,7 | - |
| ♀:108,2 | 10/5* | ♀:98,6 | - | ♀:93,0 | - |
| ♀:123 | - | ♀:108,1 → 111,7 | - | ♀:108,6 | - |

* Después de la muda

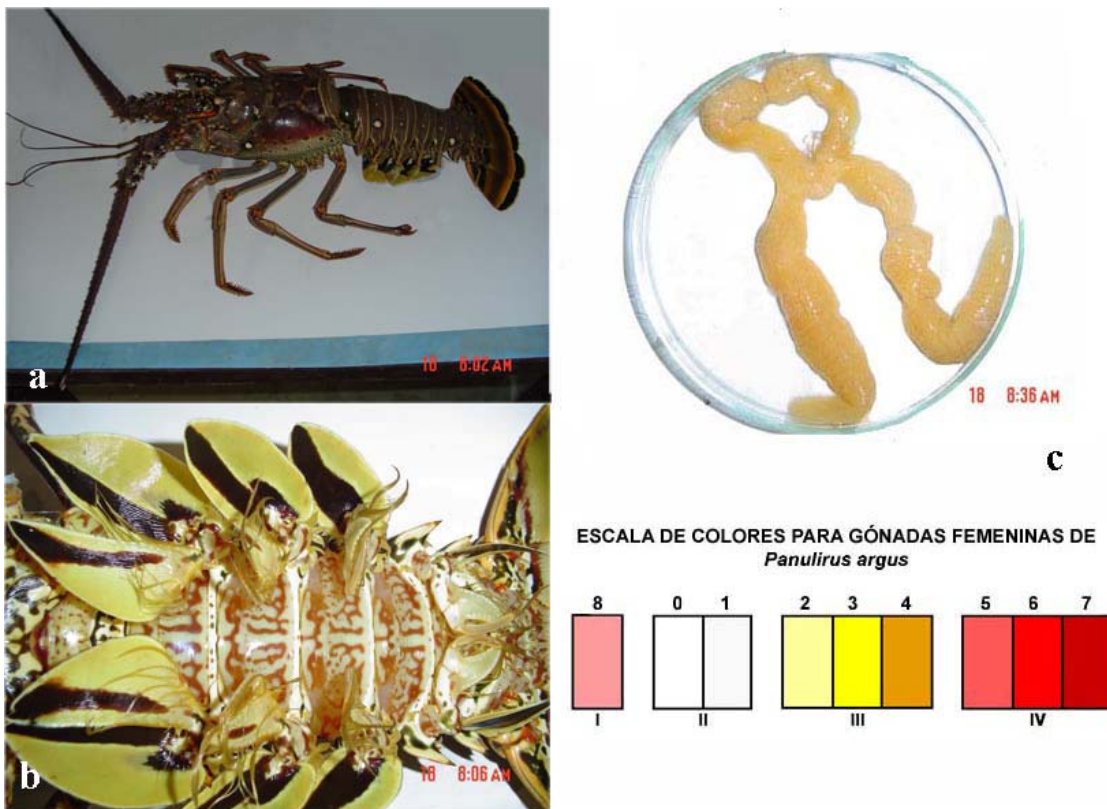


Fig. 3: Hembra de 123 mm LC a) Condiciones del exoesqueleto al momento de la muerte, b) Detalle de las setas ovígeras, c) Gónadas en estadio III de desarrollo.

Tabla 4. Resultados de la muda del Experimento 1.

| TANQUE 1 (mm LC) | In. | TANQUE 2 (mm LC) | In. | TANQUE 3 (mm LC) | In. |
|---------------------|-----|---------------------|-----|---------------------|-----|
| ♂: 132,4 | - | ♂:126,7 | - | ♂:122,1 → 125,8 | 3,7 |
| ♀: 87,7 → 94,3 | 6,6 | ♀: 87,0 | - | ♀: 86,3 | - |
| ♀: 92,9 → 95,5 | 2,6 | ♀: 92,2 | - | ♀: 89,3 → 95,7 | 6.4 |
| ♀: 104,7 → 108,2 | 3,5 | ♀: 98,6 | - | ♀: 93,0 | - |
| ♀:123 | - | ♀:108,1 → 111,7 | 3,6 | ♀:108,6 | - |

In: Incrementos por muda en la talla.

Experimento 2

En el segundo ensayo se observaron 3 mudas, 8 apareamientos y 4 desoves. Los apareamientos (dados por la presencia de espermátforo en el esternón de las hembras) y desoves de este ensayo se ilustran en la [Fig. 4](#).

Apareamientos

En el tanque 1 los apareamientos ocurrieron a los 21 y 25 días respectivamente después de comenzado el segundo ensayo y con solo 3 días de diferencia entre uno y otro apareamiento y ninguna de las langostas habían mudado antes de la cópula.

En el tanque 2, a los 32 y los 42 días después del comienzo del experimento, hubo apareamientos con una hembra de 105,7 mm LC. A esta se le desprendió el espermátforo dos días después de ocurrido el primer evento ([Fig. 5a](#)) siendo ingerido y 10 días más tarde el macho le colocó otro espermátforo en el esternón. Este macho sin embargo, 6 días antes de este segundo apareamiento, copuló con otra hembra de este tanque (o sea, con 4 y 6 días de diferencia entre los apareamientos previo y posterior).

De los ejemplares que se aparearon, sólo el macho había mudado 7 días antes de comenzado el cortejo con la primera hembra con la que copuló.

En el tanque 3, hubo tres apareamientos a los 21 y 25 días después del inicio, siendo importante destacar que los dos últimos ocurrieron el mismo día y que de estas dos hembras, la de mayor talla se colectó en el medio natural siendo portadora de un espermátforo que liberó e ingirió en el laboratorio 24 días antes de que ocurriera el nuevo apareamiento.

Los apareamientos del experimento 2 se muestran en la [Tabla 5](#).

Desoves

A los 31 días de comenzado este ensayo, las dos hembras que se aparearon del tanque 1 desovaron, a los 6 y 10 días después de ocurrido el apareamiento. En el tanque 3 la hembra de 101,4 mm LC también desovó a los 31 días y dos días más tarde la hembra de 89,7 mm LC realizó también el desove. Los espermátforos colocados sufrieron desgaste progresivo hasta ser eliminados.

Mudas

A los 25 días después del comienzo del experimento, ocurrieron mudas, en el tanque 1 (la hembra de 86,5 mm LC) y en el tanque 2 (el macho de 113,8 mm LC). A los 44 días ocurrió otra muda en el tanque 2 (la hembra de 77,35 mm LC).

Los resultados de las mudas del Experimento 2 se muestran en la [Tabla 6](#).

DISCUSIÓN

Las causas de las muertes observadas durante los ensayos no pudieron ser determinadas con exactitud, aunque pudieran estar relacionadas con la vulnerabilidad de estos animales al estrés por traslado, aclimatación o periodos de muda y desove de acuerdo a las observaciones y mediciones realizadas.

La hembra de 123 mm LC del tanque 1, dado el estado de las gónadas (estadio III de desarrollo) y las setas en los pleópodos, estaba lista para el apareamiento, aun habiendo realizado 8 días antes un desove espontáneo, lo que indica que tuvo un desarrollo muy rápido posterior a este evento o que no liberó totalmente los óvulos maduros. Para esta especie se refiere en la literatura que los desoves son completos, es decir, que una vez ocurridos, la gónada queda vacía de óvulos maduros y se observan en ella solo ovogonias y escasos ovocitos primarios muy unidos a los epitelios germinales que les dan origen y que darán lugar a un nuevo ciclo de desarrollo ovárico (Mota y Tomé, 1965; Ramírez, 1996)

Se utilizó igual duración del fotoperiodo y la temperatura que las utilizadas por Chittleboroug (1976) quien con éstas observó en *Panulirus cygnus* George, 1962, un apareamiento continuo y un promedio de 6 desoves por año.

Al parecer las hembras traídas del medio natural, ya se encontraban en un estado al menos incipiente de madurez dada la época del año en que se colectaron y por este motivo llegaron a copular exitosamente en el laboratorio luego de aclimatarse a las condiciones del mismo.

Quackenbush y Herrnkind (1981, 1983) refieren que el fotoperiodo es potencialmente importante en el gobierno de los ciclos de muda de *P. argus* en la naturaleza y exponen que las bajas temperaturas bloquean el proceso de la muda por acción hormonal de modo que un fotoperiodo largo y temperaturas cálidas aceleran la entrada a la conducta sexual de las langostas maduras (opinión



Fig. 4: Apareamientos y desoves del segundo experimento. Nomenclatura de las Marcas: BI (Blanca Izquierda), BD (Blanca Derecha) NI (Negra Izquierda), ND (Negra Derecha)

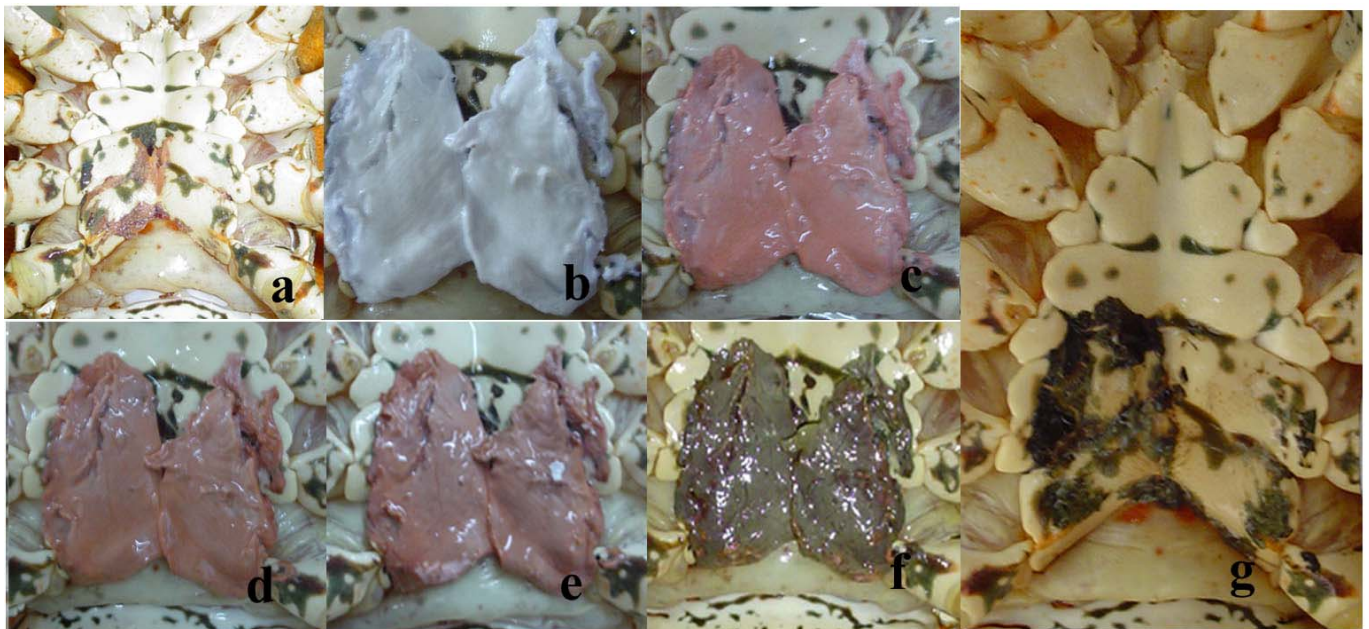


Fig. 5: Cambios de coloración del espermatóforo y su desgaste. a) Restos de espermatóforo colocado el 11 de abril; b-f) Cambios de coloración del espermatóforo desde el momento de colocado el 21 de abril, a las 1, 2, 3 y 20 horas respectivamente, g) Desgaste del espermatóforo a los 12 días de colocado.

Tabla 5. Apareamientos del Experimento 2.

| TANQUE 1 (mm LC) | Fecha | TANQUE 2 (mm LC) | Fecha | TANQUE 3 (mm LC) | Fecha |
|---------------------|-----------|---------------------|-------------------|---------------------|-------|
| ♂: 105,1 | 31/3; 4/4 | ♂:113,8 →117,3 | 11/4*; 15/4; 21/4 | ♂:137,9 | 31/3 |
| ♀: 78,5 | - | ♀: 77,35→ 88,2 | - | ♀:89,7 | 4/4▶ |
| ♀: 86,5→ 89,2 | - | ♀: 91,8 | - | ♀:98,9 | - |
| ♀: 90,3 | 4/4 | ♀: 98,6 | 15/4 | ♀:101,4 | 31/4 |
| ♀: 91,4 | 31/3 | ♀:105,7 | 11/4; 21/4 | ♀:113,5 | 4/4▶ |

* Después de la muda ▶ En el mismo día

Tabla 6. Resultados de la muda del Experimento 2.

| TANQUE 1 (mm LC) | In. | TANQUE 2 (mm LC) | In. | TANQUE 3 (mm LC) | In. |
|---------------------|-----|---------------------|-------|---------------------|-----|
| ♂: 105,1 | - | ♂:113,8 → 117,3 | 3,5 | ♂:137,9 | - |
| ♀: 78,5 | - | ♀: 77,35→ 88,2 | 10,85 | ♀:89,7 | - |
| ♀: 86,5→ 89,2 | 2,7 | ♀: 91,8 | - | ♀:98,9 | - |
| ♀: 90,3 | - | ♀: 98,6 | - | ♀:101,4 | - |
| ♀: 91,4 | - | ♀:105,7 | - | ♀:113,5 | - |

In: Incrementos por muda en la talla.

apoyada igualmente por Lipcius y Herrnkind, 1985, 1987).

Aunque se conoce que estos dos factores actúan de manera conjunta, se utilizó un fotoperíodo de igual cantidad de horas de iluminación y de oscuridad, para evitar el efecto positivo que tiene un fotoperíodo corto (menos horas de iluminación) sobre la muda (Quackenbush y Herrnkind, 1983), dado que la muda y la reproducción son procesos de carácter antagónico y demandan ambos gran cantidad de energía metabólica.

La temperatura cálida, por su parte, aunque según estos autores acorta la duración en los ciclos de la muda, favorece la aparición de conductas relacionadas con la reproducción y parece estar relacionado con el desarrollo gonadal más frecuente que se observa en las poblaciones de *P. argus* que habitan en latitudes más tropicales en relación con las poblaciones subtropicales (Lipcius, 1985; Lipcius y Herrnkind, 1985, 1987).

En el primer experimento, en el momento en que se colectaron los animales, las condiciones ambientales imperantes en el medio natural eran invernales, y aunque tuvieron un proceso de aclimatación a las condiciones del laboratorio. El cambio general ocurrido fue de un fotoperíodo corto a uno largo con temperaturas más cálidas, estas condiciones debieron favorecer el proceso de apareamiento en primera instancia dado que

existen referencias en *Homarus americanus* H. Milne-Edwards de que la respuesta de comienzo y desarrollo de la vitelogénesis ocurre en dos fases, una vitelogénesis inicial o primaria que transcurre bajo condiciones de fotoperíodo corto y una vitelogénesis secundaria que se dispara con el paso de un fotoperíodo de días cortos a uno de días largos, lo que se conoce como Long Day Onset (LDO) (Nelson *et al.*, 1983; Nelson, 1986).

No obstante la respuesta primaria en este ensayo tuvo una mayor tendencia hacia la muda y no hacia el apareamiento.

En el segundo experimento, por el contrario, la respuesta primaria observada fue el apareamiento, y si se tiene en cuenta que las colectas de estos animales se realizaron a finales de febrero, es de esperar que esto ocurriera, dado que la temperatura del agua en el medio natural en los meses de febrero y marzo, no es tan fría como en diciembre y los días tienen un fotoperíodo algo mayor, de modo que prevalecieron los efectos de un cambio a días largos sobre el desarrollo gonadal, potenciados además por temperaturas más cálidas.

Apareamientos

Pudo observarse una tendencia a ocurrir apareamientos en las hembras de mayor talla, lo que concuerda con lo citado en la literatura (Berry,

1970; Lipcius, 1985; MacDiarmid, 1989; Quackenbush, 1994; MacDiarmid y Butler, 1999; MacDiarmid y Kittaka, 2000; Raethke, 2002, 2006).

Raethke (2002) señala que en ensayos donde las hembras pueden escoger entre machos maduros e inmaduros, las hembras seleccionaron a los machos grandes maduros en la mayoría de los casos, lo que indica que estos producen una o más feromonas diferentes a las de los machos inmaduros como señal de que están en estadio reproductivo.

En este estudio, si bien la selección pudo ocurrir en ambos sentidos, se colocaron en los tanques machos siempre mayores que las hembras que estarían potencialmente maduros funcional y fisiológicamente para la reproducción, de modo que el factor que limitaría un apareamiento exitoso sería más, el estado de madurez de la hembra de acuerdo con su talla, que el estado de madurez del macho. Esto sin embargo no puede asegurarse con total certeza puesto que para los machos no se conocen caracteres sexuales secundarios indicativos del estado de desarrollo gonadal (Ramírez, 1996; Nakamura, 2000)

En el experimento siempre dominaron las interacciones las hembras de mayor talla, aun no estando relacionadas con el apareamiento. Se observó roce de las anténulas entre las langostas que se aparearon. El roce de las anténulas era en ocasiones interrumpido por bruscos movimientos en retroceso que hacía que se separaran, esta conducta es también referida por Berry, (1970), Lipcius *et al.*, (1983) y MacDiarmid y Kittaka (2000).

La actividad de cortejo duró desde algunas horas hasta dos días, antes de que se detectaran los apareamientos en los tanques.

Las conductas de cortejo y apareamiento fueron descritas en el medio natural para la especie por Lipcius *et al.*, (1983) y coinciden con las interacciones observadas. Durante este estudio las conductas de cortejo ocurrieron en horarios de tarde y noche excepto la langosta de 105,7 mm LC en que su segundo apareamiento ocurrió en horario diurno, de modo que pudo hacerse una secuencia fotográfica de los cambios de coloración del espermátforo (Figs 5 b-f) con el paso de las horas. Es referido por Lipcius y Herrnkind (1985) que si bien las conductas de cortejo, apareamiento y cópula pueden ser diurnas, crepusculares o nocturnas, son las diurnas las más comunes.

MacDiarmid y Kittaka (2000) por su parte refieren que las cópulas ocurren en la noche.

El color del espermátforo varió desde blanco hasta negro oscuro y luego del desove, estos sufrieron un proceso de desgaste progresivo hasta ser totalmente eliminados sus restos (Fig. 5g). Este cambio de color es también referido por Berry y Heydorn (1970), MacDiarmid y Butler (1999) y MacDiarmid y Kittaka (2000).

En el segundo ensayo se notaron conductas agresivas entre individuos de diferentes sexos, (referidas a su vez por Berry, 1970) cuando comenzaron los apareamientos pero también entre hembras en un mismo tanque. Estas últimas podrían estar orientadas no solo a la competencia por el alimento sino también por el macho, al ser observado que cohabitaron en algunos casos, más de una hembra madura con el único macho disponible.

En estas circunstancias siempre comenzaron las cópulas, las hembras de mayor talla. En el Experimento 1 además, los apareamientos de las hembras de 94,3 mm. LC y 108.2 mm. LC ocurrieron 51 y 18 días después de la muda respectivamente, por lo que puede señalarse como mínimo tiempo necesario para completar un ciclo completo de desarrollo de las gónadas bajo estas condiciones, 18 días para las hembras.

En los machos, durante el Experimento 2, el menor tiempo observado entre la muda y la cópula fue de 7 días, tiempo bastante corto si se tiene en cuenta que este ejemplar tenía que endurecer su exoesqueleto y madurar las gónadas antes de estar apto morfológica y fisiológicamente para realizar apareamientos.

MacDiarmid *et al.* (2006), presentan modelos que describen los sistemas de apareamientos de *P. argus* y *J. edwardsii* y permiten simular en pequeñas poblaciones, la conducta reproductiva, mostrando cómo el éxito reproductivo se afecta con la competencia y selección para los apareamientos, la fecundidad de la hembra y los suplementos de espermatozoides del macho.

MacDiarmid y Butler, (1999) señalan que dada la limitación de espermatozoides por parte de los machos, las hembras tendrían que intentar aparearse temprano en la estación reproductiva con machos disponibles grandes que no se hayan apareado anteriormente y/o copular varias veces para asegurar la cantidad necesaria de espermatozoides para fecundar todos los huevos,

lo que implica una consecuente competencia de éstas por el macho disponible más apto.

Según estos autores la selección del macho ocurre al controlar éstos el tamaño del espermátforo (opinión aceptada además por Berry, 1970) para lo que evalúan la talla de la hembra, ya sea a través de la visión, químicamente a través de la orina durante la fase de cortejo (se ha comprobado la presencia de feromonas en la orina que actúan como atrayente sexual en varias especies, referidas por Berry, 1970; Gleeson *et al.*, 1987; Raethke, 2002, 2006), o a través del tacto durante el abrazo copulatorio. Esto determina el número de contracciones de la pared de los vasos deferentes y el volumen de la eyaculación.

En el medio natural las conductas agresivas entre los machos también contribuyen a que la mayoría de los apareamientos los efectúen los machos más grandes y aptos para copular varias veces y se refieren apareamientos múltiples (Berry, 1970; MacDiarmid y Butler, 1999; MacDiarmid y Kittaka, 2000) no observados durante este estudio. MacDiarmid y Kittaka (2000) indican que la colocación del espermátforo es un proceso que ocurre por intervalos y con eyaculaciones sucesivas que disminuyen la talla de los mismos.

Las mediciones hechas a los espermátforos colocados durante los ensayos apoyan esta idea. Los espermátforos que no fueron debidamente colocados se desprendieron; Chittleboroug (1976), refiere un suceso similar en sus experimentos. Los restos del mismo fueron eliminados por la hembra, con lo que podría inferirse algún tipo de detección por parte de ésta, de que no tuviera la calidad adecuada para realizar la fecundación de los huevos.

MacDiarmid y Butler (1999) refieren que dos hembras en sus ensayos eliminaron completamente el espermátforo colocado por machos de talla pequeña, sin depositar la masa de huevos, además de la ocurrencia de espermátforos de varias capas producto de apareamientos múltiples, que garantizarían la cantidad necesaria de espermatozoides para fecundar grandes masas de huevos.

En el presente estudio se observaron apareamientos consecutivos del macho con hembras diferentes. Para los machos la eyaculación viene asociada no solo al costo de la producción de células reproductivas, sino también a la pérdida de oportunidades de cópula (MacDiarmid y Butler, 1999) lo que está

relacionado con la duración del período de apareamiento y el tiempo en que se recargan las reservas de espermatozoides.

Dado el diseño del experimento, la pérdida de oportunidades de apareamiento no fue un factor limitante y se observó a un macho copular con hembras diferentes con uno, cuatro y siete días de diferencia e incluso con dos hembras en un mismo día.

Desoves

En el primer ensayo, la hembra que desovó de manera espontánea murió 7 días después. Todo parece indicar que ambos eventos pudieran estar relacionados teniendo en cuenta que en la literatura se refiere que las hembras de *P. argus* que no tengan un macho a su disposición para el apareamiento, finalmente expulsan una camada completa de huevos maduros que se unen por un tiempo a las setas pero rápidamente son separados por la hembra. Esto genera una pérdida funcional aparente de actividad reproductiva antes de completar un nuevo ciclo de desarrollo (MacDiarmid y Kittaka, 2000).

En otras especies se refiere que ocurre la reabsorción de los huevos con grandes cambios en los individuos que incluyen debilitamiento, letargo y coloración rosa de la hemolinfa producto de los metabolitos resultantes del proceso de reabsorción de la gónada (MacDiarmid y Kittaka, 2000).

El resto de los desoves durante los ensayos fueron exitosos y no se observaron mudas posteriores a los desoves que son signo inequívoco de detención de los ciclos de desarrollo (Lipcius, 1985). Este autor refiere que cuando la hembra muda, las setas de sus pleópodos son demasiado cortas para portar los huevos lo que se traduce en un estado inmaduro de las gónadas. Lipcius y Herrnkind (1987) y Ramírez (1996) señalan como maduras a las hembras cuyas setas sean de aproximadamente 9 mm.

Mudas

La muda y la reproducción son procesos antagónicos y mutuamente excluyentes. Esto se observa en los resultados obtenidos, en una mayor tendencia a la muda en el primer ensayo respecto al segundo dado el estado de los animales en el momento de colecta y la influencia del cambio de hábitat sobre los mismos.

Teniendo en cuenta que en el primer ensayo la respuesta primaria al período de aclimatación fue la muda, no era probable tener numerosos apareamientos dado que ambos procesos demandan una alta cantidad de energía metabólica (de ahí su carácter excluyente).

Aunque en el segundo ensayo hubo un predominio del apareamiento, que podría tener su origen en la época del año en que estos animales fueron colectados que coincidió con el comienzo de uno de los picos reproductivos que esta especie tiene a lo largo del año en Cuba (Buesa y Mota Alves, 1970; Cruz *et al.*, 1991; Cruz y de León, 1991) también se observaron mudas.

En el tanque 1 las hembras de mayor talla se aparearon y una de las de menor talla por el contrario mudó. En el tanque 2, ocurrió algo similar, siendo la langosta más pequeña la que realizó la muda. Esto tiene su explicación en que las tallas más pequeñas por lo general invierten la energía metabólica en el crecimiento y no en el desarrollo gonadal (Lipcius, 1985)

Hubo varias mudas anteriores a los apareamientos, lo que también se refiere en la literatura (MacDiarmid y Kittaka, 2000): en el Experimento 1 las dos hembras que se aparearon mudaron primero y en el Experimento 2 fue el macho de 113.8 mm. LC, quien en solo 7 días luego de este evento, realizó el primero de tres apareamientos. La muda previa a los apareamientos no parece ser imprescindible en las hembras, opinión aceptada por Berry (1970), Lipcius (1985) y MacDiarmid y Kittaka (2000) y en el segundo ensayo pudo corroborarse esto al ocurrir apareamientos de hembras que no mudaron previamente.

No obstante, se refiere que los machos deben estar en intermuda para aparearse, de modo que necesariamente tienen que mudar muy temprano en la estación reproductiva, o incluso antes de que esta comience, para poder participar de los apareamientos (Lipcius, 1985). Esto podría explicar lo observado en el Experimento 2 en el que un macho mostró una alta actividad reproductiva luego de la muda, pero no lo observado en el Experimento 1, en el cual el macho del tanque 3 mudó, y aun teniendo tiempo suficiente para aparearse, no lo hizo. Es probable que en este tanque las hembras presentes no estuvieran listas para la reproducción siendo esa la limitación.

Las restricciones fisiológicas sobre el crecimiento y la reproducción pueden ser inferidas a través de la

medición de dos caracteres fundamentales del crecimiento discontinuo típico de los crustáceos: la duración de la intermuda, que refleja la frecuencia de mudas, y los incrementos por crecimiento, que reflejan los aumentos en la talla por muda (Lipcius, 1985). Este autor refiere que la intermuda aumenta significativamente con la talla, sin existir diferencias por sexos cuando estos no están aún inmersos en la reproducción, pero con diferencias entre hembras y machos, siendo mayor la duración de la intermuda de las hembras como resultado de un aumento en el crecimiento gonadal a expensas del crecimiento somático más marcado en relación con el macho.

El valor del incremento por crecimiento por su parte, disminuye con el aumento de la talla siendo el crecimiento relativamente mayor en los machos en cada muda (Lipcius, 1985).

Corroborando lo antes expuesto, en los resultados de estos experimentos se observa que los mayores incrementos en la talla por muda, ocurrieron en las langostas de las menores clases de talla, siendo el valor máximo del incremento de 10.85 mm. de una langosta que inicialmente midió 77.35 mm. LC.

Quackenbush y Herrnkind (1981) señalan que *P. argus* tiene una duración del ciclo de la muda de 80 días en verano y de 220 días en invierno. En este estudio tomando como referencia el día inicial de los experimentos, las mudas ocurrieron entre los 25 y los 90 días después del comienzo de los ensayos, lo que concuerda con la respuesta que debe esperarse de estos animales ante condiciones impuestas similares a las que tienen en verano en el medio natural.

Sin embargo, estos resultados pudieran estar sesgados dada la alimentación estable a la que fueron sometidos los animales con raciones que podrían influir en un aumento en el número de mudas. Chittleboroug (1976) refiere al respecto, que la alimentación diaria en acuarios de adultos aptos para la reproducción, tienen este efecto favorecedor de la muda sobre la reproducción.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no podría haberse realizado, sin la ayuda en la captura de los animales de experimentación, de la tripulación del "Felipe Poey" así como de los barcos de pesca de langosta de Batabanó. Se agradece también la ayuda de Aida M. Perigó en las determinaciones químicas

realizadas y a Jorge Angulo, Luis Sánchez e Iván Rodríguez su colaboración durante los viajes.

REFERENCIAS

- Berry, P.F. (1970): Mating Behaviour, Oviposition and Fertilization in the Spiny Lobster *Panulirus homarus* (Linnaeus). *Oceanogr. Res. Inst. (Durban) Invest. Rep.* 24: 1-16.
- Berry, P.F. y A.E.F. Heydorn (1970): A Comparison of the Spermatophoric Masses and Mechanism of Fertilization in Southern African Spiny Lobsters (Palinuridae) S. *Afr. Assoc. Mar. Biol. Res. Invest. Rep.* 25: 1-18.
- Buesa, R.J. y M.I. Mota Alves (1970): Escala de colores para el estudio del ciclo reproductor de la langosta *Panulirus argus* (Latreille) en el área del mar Caribe. *FAO. Fish. Rep.* 71 (2): 9-12.
- Chittleboroug, R.G. (1976): Breeding of *Panulirus longipes cygnus* George Under Natural and Controlled Conditions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 27: 499-516.
- Cruz, R., J. Baisre, E. Díaz, R. Brito, C. García, W. Blanco y C. Carrodegas (1987): *Atlas biológico-pesquero de la langosta en el archipiélago cubano*. Departamento de Pesquerías. Habana, Cuba. 125 pp.
- Cruz, R., M.E. de León, E. Díaz, R. Brito, y R. Puga (1991): Reclutamiento de puérulos de langosta (*Panulirus argus*) a la plataforma cubana. *Rev. Invest. Mar.* 12 (1-3): 66-75.
- Cruz, R. y M.E. de León (1991) Dinámica reproductiva de la langosta (*Panulirus argus*) en el archipiélago cubano. *Rev. Invest. Mar.* 12 (1-3): 234-245.
- Gleeson, R.A., M.A. Adams y A.B. Smith (1987): Hormonal modulation of pheromone-mediated behavior in a crustacean. *Biol. Bull.* 172 (1): 1-9.
- Gregory, D.R. Jr. y R.F. Labisky (1981): Ovigerous setae as an indicator of reproductive maturity in the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille). *Northeast Gulf Science.* 4(2): 109-113.
- Lipcius, R.N. (1985): Size-dependent reproduction and molting in spiny lobsters and other long-lived decapods. In: *Crustacean Issues*, vol. 3, Factors in Adult Growth (W.A. Wenner, ed), Balkema Press, Rotterdam, The Netherlands, pp:129-148.
- Lipcius, R.N., M.L. Edwards, W.F. Herrnkind y S.A. Waterman (1983): In situ mating behavior of the spiny lobster *Panulirus argus*. *J. Crustacean Biol.* 3(2): 217-22.
- Lipcius, R.N. y W.F. Herrnkind (1985): Photoperiodic regulation and daily timing of spiny lobster mating behavior. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 89: 191-204.
- Lipcius, R.N. y W.F. Herrnkind (1987): Control and coordination of reproduction and molting in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.* 96: 207-214.
- MacDiarmid, A.B. (1989): Size at onset of maturity and size-dependent reproductive output of female and male spiny lobsters *Jasus edwardsii* (Hutton)(Decapoda, Palinuridae) in the northern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 127: 229-243.
- MacDiarmid, A.B. y M.J. Butler (1999): Sperm economy and limitation in spiny lobsters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:14-24.
- MacDiarmid, A.B. y J. Kittaka (2000): Breeding. In: *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*, 2nd Ed. (B.F. Phillips y J. Kittaka, eds) Fishing News Books, Blackwell Science: Oxford, pp: 485-507.
- MacDiarmid, A.B., E. Abraham, A. McKenzie, T. Dolan, M. Goodrich y M. Butler (2006): Individual based, spatially explicit models to explore the mating system of the red rock lobster *Jasus edwardsii* and the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *The Lobsters Newsletter.* 19(1): 7-8
- Mota, M.I. y G.S. Tomé (1965): On the histological structure of the gonads of *Panulirus argus* (Latreille). *Arq. Estaç. Biol. Mar. Univ. Feder. Ceará* 5:15-26.
- Nakamura, K. (2000) Maturation. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*, 2nd Ed. (B.F. Phillips y J. Kittaka, eds) Fishing News Books, Blackwell Science: Oxford, pp.474-84.
- Nelson, K., D. Hedgecock y W. Borgeson (1983): Photoperiodic and ecdysial control of vitellogenesis in lobsters (*Homarus*) (Decapoda, Nephropidae). *Can. J. Aquat. Sci.* 40(7): 940-47.
- Nelson, K. (1986): Photoperiodic and Reproduction in Lobsters (*Homarus*). *Amer. Zool.* 26: 447-57.
- Norma cubana (1999): Sistema de normas para la protección del medio ambiente. Especificaciones y

procedimientos para la evaluación de los objetos de uso pesquero. *Hidrosfera* (93-01-105), 9 pp.

Phillips, B.F. (2005) Lobsters: the search for knowledge continues (and why we need to know!) *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 39 (2):231-41.

Phillips, B.F. y J. Kittaka (2000): Preface. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*, 2nd Ed (B.F. Phillips y J. Kittaka, eds.) Fishing News Books, Blackwell Science: Oxford, pp. ix-x.

Phillips, B.F., R. Cruz, N. Caputi y R.S. Brown (2000): Predicting the Catch of Spiny Lobster Fisheries. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*, 2nd Ed (B.F. Phillips y J. Kittaka, eds.) Fishing News Books, Blackwell Science: Oxford, pp: 357-375.

Quackenbush, L.S. y W. Herrnkind (1981): Regulation of molt and gonadal development in the spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea: Palinuridae): effect of eyestalk ablation. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 523-527.

Quackenbush, L.S. y W.F. Herrnkind (1983): Regulation of the molt cycle of the spiny lobster,

Panulirus argus: effect of photoperiod. *Comp. Biochem. Physiol.* 76A (2): 259-63.

Quackenbush, L.S. (1994) Lobsters reproduction: a review. *Crustaceana* 67(1): 82-94.

Radhakrishnan, E.V. y M. Vijayakumaran (1984): Effect of eyestalk ablation in the spiny lobster *Panulirus homarus* (Linnaeus): 3. On Gonadal Maturity. *Ind. J. Fish.* 31(2): 209-16.

Ramirez, A. (1996): Reproducción de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en la costa Noreste de Quintana Roo. México, UNAM, *Tesis de Maestría*, 85 pp.

Raethke, N. (2002): Chemosensory communication in *Jasus edwardsii*. *The Lobsters Newsletter*. 15(1): 6-7.

Raethke, N. (2006): The role and importance of olfaction in the New Zealand red rock lobster. *The Lobsters Newsletter* 19(1):7-8.

Aceptado: 6 de enero de 2007