



**CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S. C.**

Programa de Estudios de Posgrado

**VARIABILIDAD TEMPORAL DE LOS PARÁMETROS
POBLACIONALES DE LA LANGOSTA ESPINOSA DEL CARIBE
Panulirus argus (Latreille, 1804) EN AGUAS DE CUBA**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en: Pesquerías)

p r e s e n t a

María Estela de León González

La Paz, B. C. S. Diciembre 2005

COMITÉ TUTORIAL

Dra. Juana López Martínez

Director

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México

Dr. Julio A. Baisre Álvarez

Co-Director

Ministerio de la Industria Pesquera de Cuba

Dr. Sergio Hernández Vázquez

Co-Tutor

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México

Dr. Francisco Arreguín Sánchez

Co-Tutor

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México

Dra. Silvia Salas Márquez

Co-Tutora

Centro de Investigaciones y Estudios Avanzados, México

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dra. Juana López Martínez

Dr. Sergio Hernández Vázquez

Dr. Francisco Arreguín Sánchez

Dra. Silvia Salas Márquez

Dr. Manuel O. Nevárez Martínez

Centro Regional de Investigaciones Pesqueras Guaymas, México

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dra. Juana López Martínez

Dr. Sergio Hernández Vázquez

Dr. Manuel O. Nevárez Martínez

Dr. Daniel Lluch Cota

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México

Dr. Germán Ponce Beltrán

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México

Suplente

Dra. Sofía Ortega García

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México

RESUMEN.

Variabilidad temporal de los parámetros poblacionales de la langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en aguas de Cuba.

La explotación pesquera durante períodos prolongados o los cambios climáticos pueden conllevar a modificaciones en el ciclo de vida de las especies marinas, manifestándose en cambios de su abundancia. Ambas fuerzas, por separado o combinadas, actúan de forma selectiva y pueden influir en el comportamiento de los parámetros poblacionales, como son las tasas de crecimiento, mortalidad, reproducción y la talla de primera maduración. Por la importancia que posee la langosta espinosa del Caribe (*Panulirus argus*) tanto para Cuba como para otros países del Atlántico centro occidental, se precisa profundizar en estos procesos y los cambios que han ocurrido en ellos, en la escala temporal. Se utilizaron datos de los monitoreos biológicos realizados en el área del Golfo de Batabanó, principal zona de pesca de la especie en Cuba, desde 1963 hasta 2002. Se estimaron los parámetros de crecimiento anuales ajustando la función de crecimiento de von Bertalanffy, los que mostraron una variación en la longitud asintótica entre 170 y 199.1 mm de longitud de cefalotórax y de 0.20 y 0.27 año⁻¹ en el coeficiente de crecimiento. Se determinó la existencia de un comportamiento decadal en ambos parámetros, con ciclos significativos de 16 años en el primero y de 16 y 20 en el segundo. A través de un modelo no-lineal de regresión múltiple, se exploraron las relaciones de los parámetros de crecimiento con los valores medios anuales de biomasa y de temperatura superficial del mar, demostrando un comportamiento denso dependiente en la longitud asintótica, y en el caso del coeficiente de crecimiento una mayor incidencia del factor temperatura. El análisis de frecuencias de longitud de hembras ovígeras en el período de (1983-1995 y 2000-2002) permitió estimar la talla de primera madurez anualmente, donde se denotó una variación interanual con una tendencia al incremento de éste parámetro, con un mínimo de 82.69 mm (1983) y un valor máximo de 102,8 mm (1991) de longitud de cefalotórax. Se encontraron relaciones significativas entre la talla de primera maduración con el esfuerzo pesquero aplicado, la abundancia en número de la población y el reclutamiento, no así con la media anual de la temperatura superficial del mar, lo que pudiera estar indicando que su variabilidad principalmente responde a factores denso dependientes. El por ciento de hembras maduras mensuales (índice de actividad reproductiva) mostró un patrón estacional cambiante interanualmente en la temporada de máxima reproducción de la especie, aunque como promedio ocurrió entre los meses de marzo y mayo, puede presentar mayor o menor intensidad en sus máximos o bien retrasarse o adelantarse; por su parte el valor anual de este índice demostró una anomalía positiva en el período 1990-1997. La estimaciones anuales de la mortalidad natural, en los 40 años analizados, presentó valores entre 0.33 y 0.38 año⁻¹ y una media de 0.36 año⁻¹ para todo el período; respondiendo sus anomalía a la variación encontrada para el coeficiente de crecimiento. Los cambios observados en los parámetros poblacionales de la langosta en Cuba, pudieran estar reflejando una situación semejante para toda el área de distribución de la especie, teniendo en cuenta su amplia dispersión larval, lo que le confiere su carácter de recurso pancaribeño. Los análisis pudieran estar revelando la plasticidad de la especie ante diferentes situaciones de explotación pesquera, tamaño de la población e intensidad del reclutamiento,

comportándose con una estrategia tipo periódica en su ciclo de vida, al enfrentar diferentes procesos denso dependientes y ante cambios ambientales, adecuando sus tasas de crecimiento, mortalidad y talla de primera madurez, en función de incrementar esta última, lo suficiente para garantizar un mayor potencial reproductor y mejorar la supervivencia de adultos. La consideración de estos parámetros poblacionales variables en la escala temporal, que hasta el momento actual han sido utilizados con valores estáticos en los modelos de evaluación pesquera de la langosta espinosa en Cuba, permitirá un mayor acierto de las proyecciones de captura e impactará sobre decisiones de manejo que garanticen su uso sostenible.

Palabras claves: *Panulirus argus*, langosta espinosa, crecimiento, mortalidad natural, talla de primera madurez, variabilidad temporal, Cuba

ABSTRACT

Temporal variability in the population parameters of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in Cuban waters

Modifications in life-history traits are often concomitant with prolonged periods of exploitation or changes in the environment, producing changes in population abundance. Both of them act as selective forces and could affect population parameters behaviour like growth rate, reproduction output, natural mortality rate and size at first maturity. Because of the economic importance of Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) for Cuba and other countries of western central Atlantic, it is necessary to make a careful study in its life cycle processes and changes happened in temporal scale. Data used were obtained from biological monitoring program in Gulf of Batabanó, main fishing ground in Cuban waters, from 1963-2002. Estimates of annual growth parameters of von Bertalanffy's growth function ranged from 170 and 199.1 mm carapace length for asymptotic length and 0.20 to 0.27 year⁻¹ for the growth rate. Both parameters showed a decadal behaviour with significant cycles of 16 years for the asymptotic length and 16 and 20 years for the growth rate. A non linear multiple regression model indicated a relationship of both parameters with mean annual biomass and sea surface temperature, demonstrating a density dependency conduct in the asymptotic length and growth coefficient better related with sea surface temperature. Estimates of annual size at first maturity indicates an increment in the temporal scale, with a minimum value of 82.69 mm (1983) and a maximum of 102,8 mm (1991) of carapace length. Significant negative relationships were obtained between size at first maturity and fishing effort, population abundance and recruitment, but no significant was observed with sea surface temperature, prevailing density dependency factors on the behaviour of this parameter. Average reproductive activity process indicates the maximum expression between March and May, but an interannual variability was observed, this pattern could be delayed or move forward; annual index of ovigerous females showed a positive standardized anomaly between 1990-1997. Annual natural mortality rates obtained in the last 40 years had an average value for the period of 0.36 year⁻¹ with variations between 0.33 and 0.38 year⁻¹, with same standardized anomalies of growth coefficient. Changes observed in Cuban lobster population parameters in the temporal scale, could be reflecting a similar situation in its distribution range, taking into account the wide larval dispersal in the region. Present analysis reveals the plasticity of the species in different conditions of fishing, population size and recruitment, using a periodic strategy in its life history traits when faces density dependency processes or climatic change, adjusting growth, natural mortality and size at maturity, to attain a size sufficient for production of a large clutch and to improve adult survival during periods of suboptimal conditions. Up to the present, lobster population parameters in Cuban waters has been used in population dynamics models with a stationary vision, their consideration in these models will improve catch forecast and will improve management decision to obtain the sustainable use of the stock.

Key words: *Panulirus argus*, spiny lobster, growth, natural mortality, size at first maturity, temporal variability, Cuba

DEDICATORIA

A MI HIJA, MI ESPOSO Y MI TIO

Con todo mi amor, por su apoyo e infinita paciencia

A MIS FAMILIARES Y AMIGOS

Por su constante estímulo y confianza

A LA MEMORIA DE MIS PADRES

Por su ejemplo inolvidable, devoción y cariño

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Pesqueras (CIP) del Ministerio de la Industria Pesquera de Cuba y al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste de México (CIBNOR), que con el apoyo económico de CONACYT (Reg. 182843) hicieron posible el desarrollo de este doctorado.

A la Dra. Juana López Martínez por aceptar la dirección de esta tesis y ampliar mi visión como científico. A los miembros de mi Comité de Tesis, los doctores Sergio Hernández Vázquez, Francisco Arreguín Sánchez, Silvia Salas Márquez y Manuel Nevárez Martínez, por su participación y comentarios de interés.

A los doctores Adela Prieto Trujillo, Sergio Hernández Vázquez y Julio A. Baisre Álvarez, quienes iniciaron el camino de un intercambio exitoso entre ambas instituciones.

A mis compañeros del CIP, que a lo largo de estas tres décadas de trabajo en la investigación, han contribuido con enriquecedores intercambios a mi desarrollo científico. En especial a mis compañeros del colectivo científico de la División de Langosta, por el apoyo impecable y el estímulo brindado.

A mis hermanas, amigas y colegas de México: Martha, Silvia, Edith, Ángeles y María de Jesús, quienes me alentaron siempre a seguir adelante. Muy especialmente a la familia Nevárez-López, por su acogida en el seno familiar como un miembro más.

Finalmente, a todos aquellos, que de una forma u otra, han contribuido a través de los años a desarrollar bases sólidas en el conocimiento de la investigación pesquera en Cuba.

CONTENIDO GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. OBJETIVOS	14
3.1 Objetivo general	14
3.2 Objetivos específicos	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS	14
4.1 Fuentes de información	14
4.2. Análisis de la información	16
4.3. Estimaciones anuales de los parámetros poblacionales	19
4.4. Relaciones con factores que median en la variabilidad de los parámetros	24
5. RESULTADOS	25
5.1. Talla media anual y su variabilidad. Período 1963-2002	25
5.2. Selectividad del arte utilizado en los muestreos	26
5.3. Crecimiento	27
5.4. Mortalidad Natural	36
5.5. Proceso reproductivo y talla de primera madurez	38
6. DISCUSIÓN	49
7. CONCLUSIONES	59
8. REFERENCIAS	61
9. ANEXO: PRODUCCIÓN CIENTÍFICA	72

ABREVIATURAS

A.E.: Anomalías estandarizadas.

ACE: Modelo generalizado aditivo.

B. Biomasa

ELEFAN I: Método de análisis electrónico de frecuencias

f: Esfuerzo pesquero.

IAR: Índice de actividad Reproductiva

k: Coeficiente de crecimiento.

L_{∞} : Longitud asintótica.

LC: longitud cefalotórax.

LC₅₀: Talla de primera madurez sexual.

LCS₅₀: longitud a la cual el 50% de los individuos son retenidos por el arte.

M: Mortalidad natural.

N: Abundancia de la población.

TSM: temperatura superficial del mar.

R: Reclutamiento

R²: Coeficiente de correlación.

NSLCA: Método del Nuevo análisis de composición por longitudes de Shepherd.

t₀: edad hipotética cuando L_t es cero.

$\phi^?$: Índice de desempeño del crecimiento

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. La langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (Latreille, 1804).

Figura 2. Región suroccidental de la plataforma cubana ó Golfo de Batabanó.

Figura 3. Producción histórica de langosta espinosa, *Panulirus argus*, en aguas cubanas 1955-2004.

Fig. 4. Ciclo de vida de la langosta espinosa del Caribe en la escala espacial.

Figura 5. Variación interanual de la talla media de langosta en el Golfo de Batabanó durante el período 1963-2002.

Figura 6. Anomalías estandarizadas (A.E.) de la longitud del cefalotórax LC media anual de la langosta para el período 1963-2002.

Figura 7. Anomalías estandarizadas (A. E.) de las series de la longitud asintótica (A) y el coeficiente de crecimiento (B) de langosta para el período 1963-2002.

Figura 8. Concentración de la varianza o densidad en el espectro de la longitud asintótica (A) y el coeficiente de crecimiento (B).

Figura 9. Diagramas de dispersión de k con (A) TSM media anual y (B) la B media anual y de L_{∞} con (C) TSM media anual y (D) la B media anual.

Figura 10. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando al coeficiente de crecimiento, k , como variable dependiente (A) y como variables predictoras a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma independiente.

Figura 11. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando a la longitud asintótica, L_{∞} , como variable dependiente (A) y como variables predictoras a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma independiente.

Figura 12. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando al coeficiente de crecimiento, k , como variable dependiente (A) y la TSM media anual (B) y la B media anual (C) como predictoras de forma combinada y utilizando a la longitud asintótica, L_{∞} , como variable respuesta (D) y como variables independientes a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma combinada.

Fig. 13. Anomalías estandarizadas de la mortalidad natural en el período 1963-2002 obtenidas según la ecuación de Cruz *et al.* (1981) y la relación de Jensen (1996).

Figura 14. Índice de actividad reproductiva, IAR, su patrón estacional promedio (A) y la variabilidad interanual de éste (B) en el período 1983-2002. (Leyenda en %).

Fig.15. Anomalías estandarizadas del Índice de Actividad Reproductiva (IAR) durante el período 1983-2002.

Figura 16. Patrón estacional promedio de la temperatura superficial del mar, TSM , para el Golfo de Batabanó. Período 1983-2002.

Figura 17. Anomalías estandarizadas (A.E.) de la TSM media anual (A), de la TSM media mensual (B) contra la promedio de todo el periodo y las anomalías de TSM de cada mes durante 1983-2002 (C) para el Golfo de Batabanó. (Leyenda en anomalías estandarizadas).

Figura 18. Series de la TSM media mensual durante los meses de máxima reproducción de la especie y su tendencia respectiva en el período 1983-2002.

Figura 19. Curvas logísticas de talla de primera madurez para la langosta *Panulirus argus* en Cuba 1983-1990 (A) y 1991-1995 y 2000-2002(B).

Figura 20. Talla de primera madurez sexual anual de la langosta *Panulirus argus*. Período 1983-2002.

Figura 21. Relación entre la talla de primera madurez y el esfuerzo pesquero (días pesca).
Período 1983-1995 y 2000-2002.

Figura 22. Relación entre talla primera madurez (LC_{50} madurez) y la abundancia poblacional, N , (millones) de organismos mayores de 2 años.

Figura 23. Relación entre la talla de primera madurez (LC_{50} madurez) y el reclutamiento (R) a la pesquería de ejemplares de 1 año de edad.

Figura 24. Relación entre la talla de primera madurez (LC_{50} madurez) y la TSM media anual con dos años de desfase.

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Estimados del coeficiente de crecimiento (k) y la longitud asintótica (L_{∞}) de la función de von Bertalanffy para el *Panulirus argus* en el Caribe.

Tabla II. Resultados de las curvas de selectividad del arte “pesquero” para los años 1983 y 1995.

Tabla III. Parámetros de crecimiento anuales para el *Panulirus argus* obtenidos a través del método ELEFAN I. Período 1963-2002. (N.C.: No Convergencia; [*] valores sobreestimados).

Tabla IV. Parámetros de crecimiento anuales para el *Panulirus argus* obtenidos a través del método NSLCA. Período 1963-2002.

Tabla V. Estimaciones anuales de mortalidad natural, M , según (*) Ecuación empírica de Cruz *et al.*, (1981) y (**) relación de Jensen (1996).

Relación de Anexos

Anexo 1

de León, M.E., López-Martínez, J., Lluch-Cota, D., Hernández-Vázquez, S., Puga, R. 2005. Decadal variability in growth of Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus* Paniluridae) in Cuban waters. Rev. Biol. Trop. 53(3-4):475-486.

Anexo 2.

de León, M.E., López-Martínez, J., Nevárez-Martínez, M., Puga, R. (Sometido) Adaptive change in size at first maturity of Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) in Cuban waters during the last two decades.

1. INTRODUCCIÓN.

Las pesquerías marinas han tenido un increíble incremento desde principios del pasado siglo, estando basada la principal demanda en los recursos costeros, los que no han mostrado incrementos sustanciales en sus capturas en correspondencia con los aumentos de esfuerzo pesquero (García y Newton 1994).

El panorama actual muestra más de un 60% de los recursos catalogados entre plenamente a sobreexplotados e incluso, agotados (FAO 1997). Las necesidades de regular el uso de estos recursos pesqueros son ahora mayores que nunca. Sin embargo, el manejo estará determinado en gran medida, por el comportamiento de la dinámica de sus poblaciones, en las fluctuaciones de su distribución y su abundancia, que no sólo se ven afectadas por la pesca, sino también por variaciones en el medioambiente (Boehlert, 1997).

Los primeros en apreciar la importancia de la variabilidad en la abundancia de un recurso explotado han sido los pescadores, quienes con sus observaciones empíricas, han sentado las bases para que los científicos hayan sido capaces de detectar, desde los cambios de disponibilidad (por migraciones alimentarias, reproductivas, etc) y su relación con cambios a corto o largo plazo del ambiente y la presión de pesca (McCleave *et al.* 1984, Polovina *et al.* 1994).

Esta fluctuación en la abundancia de los organismos, puede ser producidas por modificaciones en el ciclo de vida, las que a su vez están condicionadas por prolongados períodos de explotación o cambios en el ambiente (Smith 1996). Ambas fuerzas, por separado o combinadas, actúan de forma selectiva y pueden influir en el comportamiento de

los parámetros poblacionales, como son las tasas de crecimiento, mortalidad, reproducción y la talla de primera maduración (Roff 1992, Winemiller 2005).

Se ha mencionado a la pesca como un factor inductor de cambios en los parámetros de una población, como es el caso más clásico en la literatura: el bacalao del Atlántico Norte, el que evolucionó hacia una talla de primera maduración menor ante el colapso de la pesquería (Olsen *et al.* 2004).

En los recursos pesqueros mundiales, la variación temporal de los parámetros poblacionales se han asociados al medioambiente como ocurre con los observados en el crecimiento y el reclutamiento en el lenguado del Pacífico (Clark *et al.* 1999) asociados a factores climáticos en la escala interanual y decadal. En crustáceos, también se ha reconocido el papel que juega la temperatura del mar en las variaciones interanuales del crecimiento (López-Martínez *et al.* 2003), así como en la tasa de mortalidad natural y el reclutamiento (López-Martínez 2000) en el camarón café del Golfo de California.

En los crustáceos de ciclo de vida corto como los camarones, es reconocido el papel que juega el medio ambiente en el éxito de la supervivencia larval (Criales y Lee 1995), pero estos también son de suma importancia en crustáceos de un ciclo de vida más largo, como son las langostas. En éstas, han sido examinadas las relaciones existentes entre la intensidad del asentamiento de post larvas o puerulos a las zonas costeras y las corrientes marinas y la temperatura (Phillips *et al.* 1991, Caputi *et al.* 2001, Yeung *et al.* 2001). A su vez esto se ha correlacionado directamente con el impacto que representan los reclutamientos exitosos en la abundancia de la población y se ha visto reflejado en la relación entre el medioambiente y la variabilidad de las capturas (Caputi *et al.* 1995).

A los stocks en explotación se ha aplicado la ciencia pesquera tradicional, en que la investigación y manejo se ha concentrado específicamente en como la pesquería ha impactado en ellos, suponiendo constancia en muchos parámetros clave de la misma dinámica de los recursos y no ha podido explicar, por qué han acaecido disminuciones o recuperaciones espectaculares tanto en organismo pelágicos como demersales (Hoffman y Powell 1998). Aun el mejor enfoque precautorio puede estar en riesgo si se olvidan los mecanismos básicos que gobiernan una población y la estrategia que puede estar adoptando ésta en su ciclo de vida, cuando efectos ambientales y de pesca pueden estar afectando habitat, migraciones, reclutamiento y los parámetros poblacionales (Winemiller 2005).

2. ANTECEDENTES.

La especie que nos ocupa en el presente documento, la langosta espinosa del Caribe (*Panulirus argus* Latreille, 1804), es un decápodo que se caracteriza por su caparazón sub cilíndrico, ojos pedunculados protegidos por cuernos, antenas largas en forma de látigo, sin pinzas en su primer par de patas y una pequeña uña en el quinto par en las hembras y dos pares de manchas blancas grandes en los segmentos abdominales segundo y cuarto (Fig. 1).

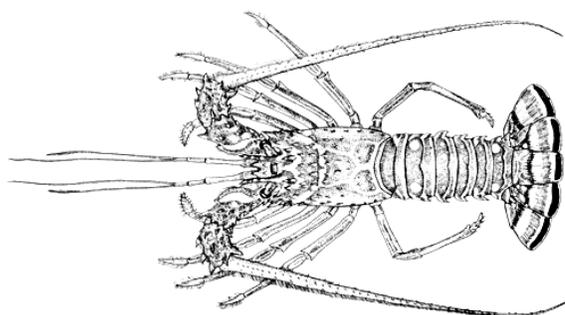


Fig. 1. La langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (Latreille, 1804).

Estos caracteres distintivos la hacen estar ubicada en la siguiente posición taxonómica (Holthius 1991): Phylum Arthropoda, Subphylum Crustacea, Clase Malacostraca, Orden Decapoda, Familia Palinuridae, Género: *Panulirus*, Especie: *argus* Latreille, 1804.

Su distribución en aguas costeras tropicales y sub-tropicales del Océano Atlántico abarca desde Carolina del Norte (Estados Unidos de América) y las Islas Bermudas, hasta el estado de Sao Paulo (incluyendo la Isla Oceánica de Fernando de Noroña) en el Brasil, a través de toda la porción Atlántica del Continente Americano y las Antillas. Con excepción del Norte de la Península de Yucatán, la especie es sólo reportada ocasionalmente en el Golfo de México, al igual que en la región de las Guayanas y Brasil, donde existe la

influencia de las descargas de los ríos Orinoco y Amazonas. Constan reportes aislados de presencia de la especie en Costa de Marfil, África occidental (Tavares 2002). Por ser la región caribeña donde es mayor su presencia, se le conoce también como langosta común del Caribe.

Habita las aguas poco profundas, generalmente hasta 50 m, aunque se han reportado que puede alcanzar mayores profundidades. Como todos los crustáceos, que necesitan desprenderse de su caparazón para crecer, la langosta es particularmente vulnerable a sus enemigos cada vez que realiza una muda. Son organismos de hábitos nocturnos y sólo durante la noche abandonan sus refugios para dirigirse a las zonas de seibadal o pastos marinos.

En Cuba, la especie se distribuye a todo lo largo de la plataforma del archipiélago cubano, pero es particularmente importante su abundancia en la región suroccidental, el también llamado Golfo de Batabanó, de donde se extrae el 60% de la producción nacional por tres empresas pesqueras (Fig. 2). En esta zona es donde se han concentrado las investigaciones biológicas y pesqueras sobre la especie desde los años 1960's.

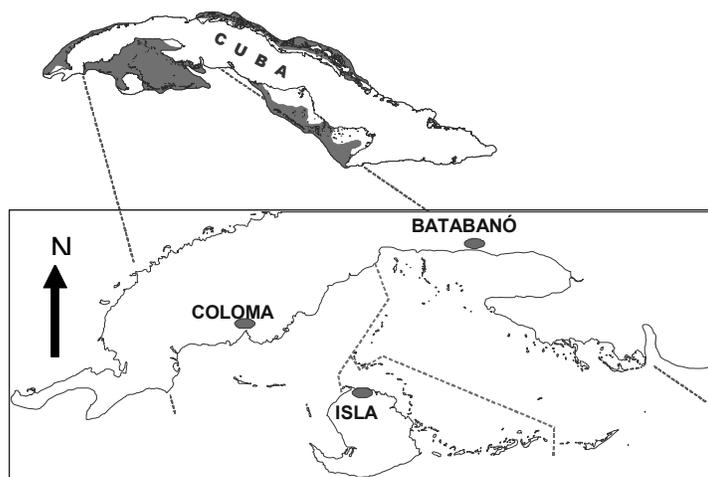


Figura 2. Región suroccidental de la plataforma cubana ó Golfo de Batabanó.

Esta área se describe como un acuífero de aguas someras y fondo aplacerado arenoso, con profundidad media de entre 6 y 7 m, donde es primordialmente abundante la fanerógama *Thalassia testudinum* (Páez y Revilla 1991). Se caracteriza por ser un recinto semi encerrado entre la costa Sur de las provincias occidentales y por barreras coralinas, la Isla de la Juventud y la cadenas de islotes que conforman los Canarreos y San Felipe por el Sur, confiriéndole características de una gran laguna arrecifal. Aquí la especie encuentra condiciones excelentes para desarrollar las fases bentónicas de su ciclo de vida (de León *et al.* 1991a).

Las langostas están entre los productos del mar más estimados y constituyen una de las delicadezas gastronómicas más costosas del mercado mundial, por lo que han sido sometidas a una intensa explotación pesquera por más de 100 años, tanto las especies de aguas templadas como las tropicales y sub tropicales (Hancock 1980).

En los últimos 3 años las capturas promedio de langosta a nivel mundial alcanzan las 200 000 t anuales, siendo el bogavante americano, *Homarus americanus*, la especie más capturada en el mundo con el 34% de los desembarques (FAO 2004).

Entre las langostas espinosas o de roca, la más importante es la del Caribe, *P. argus*, con volúmenes anuales promedio que ascienden a las 37 000 t anuales, lo que representa unos 400 millones de dólares para los países extractores (Puga y de León 2003a). El atractivo de esta pesquería ha implicado un rápido incremento del esfuerzo pesquero en los últimos 50 años (Cochrane y Chakalall 2001), causando que el recurso se considere entre plenamente a sobre explotado a lo largo de su rango de distribución (Ehrhardt 2001, Puga y de León 2003a). Desde el punto de vista social, en la pesca de la especie en la región participan más de 40 000 pescadores, asociados fundamentalmente a una pesca artesanal.

Para Cuba, uno de sus mayores productores mundiales, la especie constituye el más importante recurso pesquero desde el punto de vista de su valor comercial (70-100 millones de dólares anuales) aunque los volúmenes de captura sólo representan el 22% de las pesquerías marinas de la Zona Económica Exclusiva cubana.

Aunque se conoce que la extracción del recurso comienza a inicios del pasado siglo, en sus inicios era utilizada como carnada en la pesquería de pargos y meros; no fue hasta los años 1950's cuando ocurre la pesca dirigida a esta especie, incentivada por los buenos precios que alcanzaba el producto en el mercado estadounidense Baisre (2000a).

La producción histórica reportada para este crustáceo en aguas cubanas (Fig. 3) muestra las fases típicas de desarrollo de una pesquería (Caddy 1984), alcanzando la etapa de madurez entre los años 1978 y 1989 con capturas promedio de 11 565 (Baisre 2000a), con niveles inferiores a partir de ese momento en la etapa de estabilización (Puga *et al.* 2005).

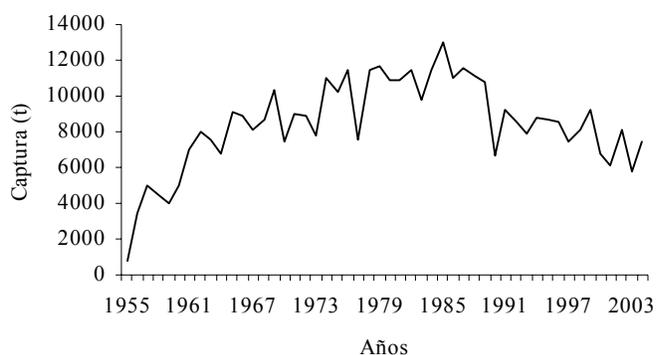


Figura 3. Producción histórica de langosta espinosa, *Panulirus argus*, en aguas cubanas 1955-2004.

Las variaciones interanuales que se observan de la captura, han sido atribuidas hasta el momento, al grado de explotación a que ha sido sometido el recurso y a la variación en el

reclutamiento (Puga *et al.* 2003 y 2005). La declinación observada en los últimos años se ha atribuido al paso del huracán Gilbert en 1988, por el particular deterioro que causó en ese momento en las áreas de cría de la especie, éste impacto debió afectar la sobrevivencia de los reclutas (Puga *et al.* 1995, Baisre 2000a). Esta hipótesis es sustentada también por González-Cano *et al.* (2001) y Ríos y Monroy (2005) para la pesquería de Quintana Roo, donde las capturas descendieron abruptamente en un 60% entre 1988 y 1993, en comparación con años previos.

Desde la década de los 1960's, la pesquería nacional de este recurso se acomete alrededor de todo el archipiélago cubano por 9 empresas extractivas, con un total de 250 embarcaciones operadas por 1 300 pescadores en la actualidad. Cada empresa extractiva tiene demarcada una zona de pesca y a su vez tiene asociada instalaciones industriales que procesan la langosta para ser exportada en seis tipos de producto, aunque prevalecen por intereses del mercado internacional, la langosta entera precocida y la cola congelada, los cuales poseen precios diferenciados por tallas (de León *et al.* 2001b, Puga y de León 2003b).

El arte de pesca más importante en las pesquerías de langosta es una suerte de refugio o arrecife artificial, conocido comúnmente por los pescadores cubanos como "jaula" o "pesquero" y cuya eficacia ha sido demostrada al ser asimilados con éxito, desde hace varios años por pescadores de México y las Bahamas, dónde se les conoce comúnmente como "sombras", "casitas" y "casitas cubanas", Su construcción es una armazón rectangular de acero con láminas de fibrocemento, donde las langostas se refugian y pueden entrar y salir libremente. Éste es utilizado durante todo el año natural de pesca y usualmente cada barco en Cuba esta dotado de 800 a 1000 pesqueros distribuidos en el área

de pesca asignada. En importancia le sigue el “jaulón” que es una nasa o trampa, pero sólo es utilizada entre los meses de octubre y enero, de forma alterna con el pesquero, aprovechando las migraciones (Baisre 2000a).

Las principales medidas regulatorias vigentes para el manejo de la pesquería en Cuba están principalmente basadas en un régimen de propiedad estatal sobre el recurso y los medios e instalaciones para su extracción y procesamiento, por lo que su pesca está prohibida a pescadores deportivos o particulares. Existe un acceso controlado a la pesquería, con división territorial donde están autorizados a operar un número específico de barcos. El período de veda actualmente (febrero-mayo), protege los picos principales de reproducción y reclutamiento de preadultos al área de pesca. Hasta el 2004, rigió una talla mínima legal de 69 mm de largo cefalotórax, incrementándose a 74 mm en el presente año. Existe prohibición de pescar en las principales zonas de cría y el desembarco de hembras con cualquier señal externa de actividad reproductiva (portando huevos o presencia de masa espermatófora). Están proscritos todos los tipos de artes lacerantes.

Por su abundancia y valor comercial, ha recibido especial interés el estudio de su biología, lo que ha permitido que se posean los elementos más importantes de su complejo ciclo de vida (Fig. 4). Los aspectos más destacados del éste serían: un período reproductivo durante todo el año con un máximo entre primavera y verano, especialmente más significativo en los bordes de la plataforma (Lyons *et al.* 1981, Cruz y de León 1991, Ivo 1996); una deriva larval oceánica con duración de 6 a 8 meses recorriendo 11 estadios larvales (Baisre 1976, Alfonso *et al.* 1991); la entrada principal de puerulos a la plataforma de septiembre a noviembre (Cruz *et al.* 1991); la incorporación de los juveniles a áreas de cría muy someras entre julio y agosto (de León *et al.* 1991a); y el ingreso fundamental de

pre-adultos (reclutas) al área de pesca en el período marzo-mayo, a una edad aproximada de 2 años (Cruz *et al.* 1991 y 2001).

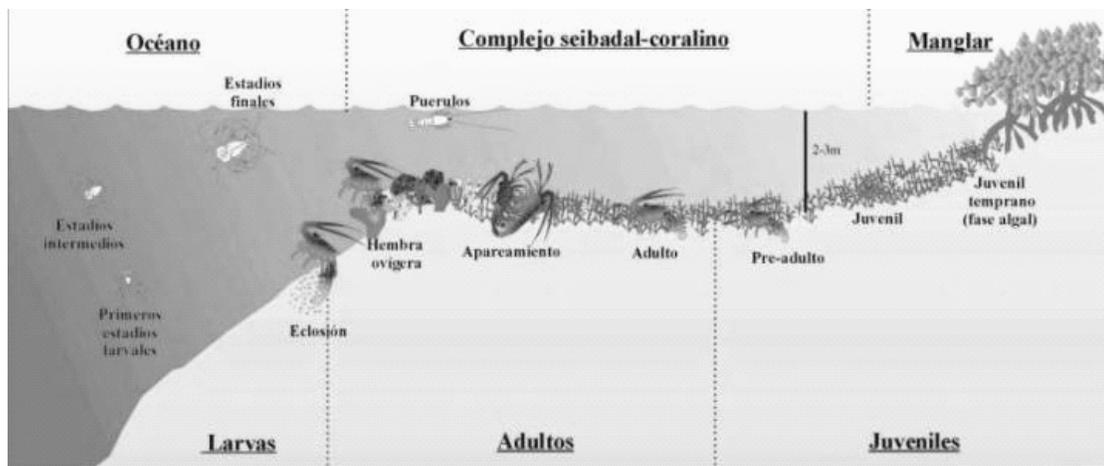


Figura 4. Ciclo de vida de la langosta espinosa del Caribe en la escala espacial.

Es típico en la especie la ocurrencia de migraciones masivas, que realiza en respuesta a los cambios climáticos originados por los primeros frentes fríos o tormentas tropicales de los meses otoñales, comportamiento descrito por Herrnkind y Kanciruk (1978) y estudiado en Cuba por García *et al.* (1991).

La estimación de parámetros poblacionales en *P. argus* han sido abordados por distintos autores en el área caribeña. Varios son los documentos que tratan la estimación de los parámetros de crecimiento, los que se basan en su mayoría en el análisis de frecuencia de tallas para ajustar la función de crecimiento de von Bertalanffy usando una variedad de métodos. Los diferentes resultados ofrecen un rango de $0.16-0.44 \text{ año}^{-1}$ para el coeficiente de crecimiento (k) y de 141-257 mm LC para la longitud asintótica (L_{∞}) (Arce y de León 2001, Tabla I). En Cuba, en particular es donde mayor cantidad de estimaciones al respecto se han realizado, contándose con estimaciones de la década de los 1960's (Buesa 1972), de

los 1970's (Cruz *et al.* 1981), en los 1980's (Báez *et al.* 1991; de León *et al.* 1993) y el más reciente (de León *et al.* 1995), que ofrece estimados de los 1990's por sexo en cada una de las plataformas que configuran el archipiélago cubano.

Tabla. I. Estimados del coeficiente de crecimiento (k) y la longitud asintótica (L_{∞}) de la función de von Bertalanffy para el *Panulirus argus* en el Caribe.

Zona	k (año ⁻¹)	L_{∞} (mm LC)	Autor
Bahamas	0.25	190	Waugh 1980
Bermuda	0.17	198	Evans 1988
Brasil	0.23	245	Ivo 1996
Brasil	0.22	184	González y Sobreira 1995
Cuba, SW	0.16	174	Buesa 1972
Cuba, SW	0.27	154	Cruz <i>et al.</i> 1981
Cuba, SW	0.30	250	Báez, <i>et al.</i> 1991
Cuba, SW	0.26	190	de León <i>et al.</i> 1993
Cuba, SW	0.23	184	de León <i>et al.</i> 1995
Cuba, SE	0.22	186	de León <i>et al.</i> 1995
Cuba, NE	0.22	185	de León <i>et al.</i> 1995
Cuba, NW	0.22	180	de León <i>et al.</i> 1995
Jamaica	0.22	192	Munro 1974
México	0.24	182	González y Sobreira 1995
México	0.30	180	Arce 1990
Nicaragua	0.30	161	Castaño y Cadima 1993
USA, Florida	0.25	190	Warner <i>et al.</i> 1977

No han sido tan prolíficas las estimaciones sobre la mortalidad natural de la especie, el rango en que se reportan los valores es entre un mínimo de 0.26 año⁻¹ reportado por

Buesa (1972) en Cuba y un máximo reportado por Haughton y King (1990) en Jamaica de 0.58 año^{-1} . Para Cuba en la actualidad, el resultado que se tiene en consideración para los modelos de dinámica de la población es de 0.34 año^{-1} obtenido por Cruz et al. (1981).

Los rangos de talla de primera maduración (LC_{50}), considerando la presencia de hueva, para la especie varían desde un mínimo de 72 mm de LC reportado para Brasil (Ivo 1996) hasta un máximo estimado de 92 mm en Colombia (Gallo *et al.* 1997). Para Cuba, Cruz y de León (1991) reportan la hembra más pequeñas portando huevos con una talla de 67 mm LC y un estimando de talla de primera madurez de 81 mm de LC e indicaron también que el 100% se encontraban maduras a los 97 mm LC.

Los rangos de variación que se presentan en estos parámetros poblacionales para la especie en la escala espacial, pueden estar respondiendo a particularidades de cada una de las localidades donde se han obtenido. Como en otros recursos pesqueros, en las langostas de una misma especie, las diferencias en los parámetros poblacionales son comunes entre distintas localidades ya que responden a la abundancia y estructura de la población, las condiciones del habitat, la presión de pesca a que estén sometidos y a las condiciones ambientales particulares del lugar (Hancock 1980).

El crecimiento en langostas puede ser variable y sus componentes, la muda y el incremento en talla, pueden ser afectados por la temperatura, el fotoperíodo, la nutrición, la presencia de conoespecíficos, densidad, estación del año y el estado del desarrollo reproductivo (Chittleborough 1975, Aiken y Waddy 1976). Similares factores también tienen influencia directa sobre la talla de primera maduración y la frecuencia del desove, Aiken y Waddy (1980) han señalado, tanto para la talla de primera madurez como para el

desove, que se encuentran regidos en primer lugar por la temperatura y por una estrecha relación denso-dependiente.

En la población de *P. argus* en aguas cubanas, de León *et al.* (1997) reconocieron que habían acaecido cambios en la estructura por tallas de la población. Estos autores señalaron un incremento como promedio de 10 mm de longitud de cefalotórax entre los años 1980's y los primeros años de los 1990's. Entre las causas probables, se indicaba la ocurrencia de fuertes reclutamientos ocurridos entre 1983 y 1987 (de León *et al.* 1991b, Puga *et al.* 1992 y 1993) y la disminución sostenida de éste en años posteriores (Cruz *et al.* 1995); a su vez recomendaron explorar las causas en la alta tasa de explotación a que había sido sometida la población y en la influencia de otros factores no relacionados con la pesca.

No se han realizados estudios que aborden la variabilidad de los parámetros poblacionales de la langosta del Caribe en la escala temporal, sin embargo en la literatura se han encontrado referencias de cambios ocurridos en otras langostas espinosas como en la langosta surafricana, *Jasus lalandii*, Pollock *et al.* (1997 y 2000), plantearon una declinación en el crecimiento desde la década de los 1980's debido a cambios dramáticos en la corriente de Benguela. Por su parte Chittleborough (1979) reporta incrementos de la talla de primera madurez de *Panulirus longipes cygnus* de la costa occidental de Australia cuando la tasa de explotación es alta provocando una baja en la densidad de la población.

La alta variabilidad mostrada en las capturas cubanas de *P. argus*, con un descenso marcado en los últimos 15 años, así como las diferencias observadas en la estructura de tallas entre las décadas de los 1980's y los 1990's, han motivado a explorar en la variabilidad temporal que hayan podido influir en los procesos poblacionales clave de esta población, como son el crecimiento, la mortalidad natural y el proceso reproductivo,

indagando en las posibles causas que han forzado. Esto aportaría nuevos elementos a tomar en cuenta en los modelos predictivos de la dinámica de la población y permitiría perfeccionar las medidas de manejo pesquero sobre el recurso.

3. OBJETIVOS.

3.1 Objetivo general.

Determinar la variabilidad temporal de parámetros poblacionales clave de la langosta del Caribe en aguas cubanas y su relación con la explotación pesquera y los cambios ambientales.

3.2. Objetivos específicos.

- 1.- Determinar el crecimiento anual durante el periodo 1983 - 2002 y su variabilidad temporal.
- 2.- Determinar la mortalidad natural anual de durante el periodo 1963 - 2002 y su variabilidad temporal.
- 3.- Determinar el periodo reproductivo y la talla anual de primera madurez sexual desde 1983 a 2002 y su variación temporal.
- 4.- Explorar la incidencia de factores que condicionen la variabilidad en los parámetros poblacionales analizados.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Fuente de información:

La información base del presente trabajo parte de diversas fuentes:

Información biológica

Consistió en frecuencias de longitud de cefalotórax (LC) de aproximadamente 800 000 langostas, agrupadas en intervalos de 5 mm, con un rango de tallas de 14 a 199 mm de LC, la cual se encontraba disponible para el período 1963-2002. Estos datos se obtuvieron a partir del monitoreo biológico mensual de la especie en 14 localidades del Golfo de Batabanó. En cada localidad mensualmente se hacía un muestreo de entre 100 a 200 ejemplares, en los “pesqueros” o “casitas cubanas”, donde no se efectuaba una selección previa de talla mínima legal. A cada ejemplar se le tomaba su longitud cefalotórax, el sexo y en el caso de las hembras se les consignaba si había presencia de freza. Lamentablemente, por la pérdida de información, sólo se encuentra diferenciado por sexo y hembras ovígeras, las composiciones por longitud durante el período 1983-1995 y 2000-2002, pero si se dispone del número total de hembras, y de éstas las ovígeras, para el período de 1983-2002.

Información ambiental

Teniendo en cuenta que las condiciones del ambiente pudieran estar incidiendo en el comportamiento del ciclo de vida de la especie, fueron utilizados los datos de la temperatura superficial del mar (*TSM*) media mensual para el Golfo de Batabanó (22.5° N y 82.5° W) La información fue gentilmente suministrada por el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, originalmente obtenidas de <ftp://ftp.cdc.noaa.gov>. Éstas son

basadas en la interpolación óptima de la temperatura superficial del mar según Reynolds *et al.* (2002).

Información de estadísticas de captura y esfuerzo.

La información de esfuerzo pesquero (f) en días pesca (D. P.) proviene de las estadísticas oficiales del Ministerio de la Industria Pesquera de Cuba, correspondiente a las tres flotas langosteras que operan en el Golfo de Batabanó desde los puertos de La Coloma, Isla de la Juventud y Batabanó. Esta información es recopilada en cada puerto diariamente y enviada al sistema general de estadística de dicho ministerio, quien se encarga de efectuar el resumen mensual y anual de operación de cada flota.

Información de abundancia y reclutamiento.

Para establecer las posibles relaciones con los parámetros poblaciones se utilizaron las series anuales de biomasa media (B), abundancia de la población en número de langostas completamente reclutadas, de más de dos años (N), el reclutamiento a la pesquería de los individuos de un año (R) y la producción de huevos como índice del stock de desove, los que fueron gentilmente proporcionadas por Rafael Puga del Centro de Investigaciones Pesqueras, derivados de su Tesis Doctoral (Puga 2005) presentada recientemente.

4.2. Análisis de la información:

Análisis de las frecuencias de tallas de los muestreos.

A partir de las frecuencias por talla se calculó la talla media por año y se estimaron

las anomalías estandarizadas de éstas para el período 1963-2002 según:

$$A.E. = (LC_i - LC_m) / DE$$

Donde:

LC_i : Talla media para el año i .

LC_m : Talla media para el período 1963-2002.

DE : desviación estándar.

Estimación de la selectividad del arte de muestreo.

Dado que este trabajo se basa en su totalidad en análisis de tallas, para descartar cualquier cambio en la selectividad del arte utilizado para captura de los organismos donde se realizan los muestreos, el llamado “pesquero”, que pudiera estar influyendo en las frecuencias por tallas que fueron muestreadas, se eligieron dos años donde las capturas fueron muy disímiles, 1983 y 1995, para determinar la selectividad del arte.

Para la determinación de la selectividad, con las estructuras de tallas presentes en las capturas se ajusto al modelo logístico (Pauly 1984), utilizando para ello estimación no lineal que emplea como método de ajuste el procedimiento de los mínimos cuadrados (Prager *et al.* 1989) Basado en el algoritmo de Marquadt; el método indaga en los parámetros de la función que minimiza la suma de los errores al cuadrado. En la parametrización, la variable dependiente toma valores entre 0 y 1 y la función de este modelo se expresa como:

$$P = 1 / \{ 1 + \exp[-r(LC - LCS_{50})] \}$$

Donde:

P : proporción de individuos a un intervalo de talla dado

r : es un parámetro de ajuste de la curva

LC : longitud para la cual la proporción de individuos es estimada.

LCS_{50} : longitud a la cual el 50% de los individuos son retenidos por el arte.

Una vez obtenidas las curvas de selectividad, las proporciones retenidas por intervalo de talla para cada año fueron comparadas según una prueba de χ^2 .

Análisis de la serie de temperatura superficial del mar media mensual.

A partir de la información de TSM media mensual, se obtuvieron promedios anuales aritméticos para determinar la TSM media anual para el período 1963-2002. Estos fueron utilizados en la exploración con los valores anuales de los parámetros de crecimiento. A su vez se calculó el patrón estacional medio para el período 1983-2002 y la variabilidad de este patrón a partir las anomalías de la TSM mensual para cada año con el fin de observar la variabilidad que pudiera estar presentando.

$$A.E. = (TSM_i - TSM_{m,i}) / DE_i,$$

Donde:

TSM_i : Temperatura mensual del mes i en cada año.

$TSM_{m,i}$: Temperatura media para el mes i en el período.

DE_i : desviación estándar para el mes i en el periodo.

4.3. Estimaciones anuales de los parámetros poblacionales

Crecimiento.

Las frecuencias mensuales por talla se ajustaron al modelo de crecimiento propuesto por von Bertalanffy para estimar los parámetros de crecimiento anuales. Este modelo de crecimiento fue desarrollado para el crecimiento individual y ha demostrado ser ajustable al crecimiento observado en la mayoría de las especies. Arce (1990) confirma que esta función es apropiada para describir el crecimiento de la langosta. La función de von Bertalanffy está basada en la expresión bioenergética del crecimiento de los peces y considera la talla del cuerpo como una función de la edad:

$$L_t = L_\infty \{1 - \exp[-k(t - t_0)]\}$$

Donde:

L_t : Longitud del cefalotórax a la edad t (expresada en mm de LC)

L_∞ : longitud asintótica promedio.

k : Coeficiente de crecimiento que determina cuan rápido es alcanzado el L_∞ .

t_0 : es la edad hipotética cuando L_t es cero.

Esta ecuación continúa siendo la más comúnmente usada en los modelos de la ciencia pesquera, debido a la forma simple en que es incorporada en muchas de las técnicas de evaluación de una pesquería. Arce (1990) confirma que la función es apropiada

El procedimiento de estimar k y L_∞ anualmente se facilitó a través de dos técnicas de análisis de frecuencias de longitud: el New Shepherd Composition Analysis, NSLCA

(Shepherd 1987, Pauly y Arreguín-Sánchez 1995) y el Electronic Length Frequency Analysis, ELEFAN 1 (Pauly y David 1981). Todos estos procedimientos computacionales fueron efectuados con la versión para Windows del paquete de programas FAO ICLARM Stock Assessment Tools Software, FISAT (Gayanillo *et al* 1996).

ELEFAN 1, ajusta la función de von Bertalanffy por un método no paramétrico, a través de iteraciones, donde la curva óptima que cruza el mayor número de crestas posibles, es seleccionada por una bondad de ajuste que se determina por el cociente entre la suma de las modas disponibles y la suma de de las modas explicadas.

El método NSLCA parte de la misma idea que el anterior, es decir califica distintos conjuntos de parámetros según el grado en que las modas predichas se ajustan a las observadas, solo que aquí el ajuste se basa en una función senoidal, donde la longitud de la frecuencia es gobernada por los valores de la curva de von Bertalanffy y el mejor ajuste es obtenido cuando dicha función describe mejor la estructura de la distribución de frecuencia de longitudes, utilizando una función de maximización.

Los valores anuales de t_0 se obtuvieron a través de la función inversa de von Bertalanffy:

$$t_0 = t + \frac{1}{k} * \ln\left[\frac{1 - L_t}{L_\infty}\right]$$

Para este propósito se consideró que el puerulo, al ingresar a la plataforma cubana tiene una talla media de 5.78 mm de LC y una edad de 7 meses (0.58 años) según Cruz *et al.* (1991).

Los valores de L_∞ expresados en LC fueron transformados a longitud total (LT), de acuerdo a la relación indicada por Cruz (2002):

$$LT = 2.5402 * LC + 36.3535$$

Una vez convertidos a longitud total los valores de L_{∞} , se efectuó el cálculo del índice de desempeño del crecimiento, ϕ' , propuesto por Pauly y Munro (1984) para cada año:

$$\phi' = \log_{10} k + 2 * \log_{10} L_{\infty}$$

Este índice fue utilizado para comparar interanualmente los parámetros de crecimiento de *P. argus* hallados en distintos períodos para Cuba o en otras áreas del Caribe, los que se encuentran consignados en Arce y de León (2001).

La variabilidad interanual tanto de k como de L_{∞} fueron inicialmente explorados por el comportamiento de sus anomalías según:

$$A.S. = (X_i - X_m) / DE$$

Donde:

X_i : parámetro analizado en el año i ,

X_m : valor medio para el período, del parámetro analizado

DE : desviación estándar del parámetro analizado.

La extensa serie obtenida en cuanto a parámetros de crecimiento fueron también analizadas a través de funciones de autocorrelación y se inspeccionaron las periodicidades dominantes. El análisis espectral de Fourier permitió descomponer cada serie en su espectro, localizando los ciclos donde se concentra la energía o varianza bajo la curva, se empleo el filtro de Hamming (transformación por promedios móviles) para suavizar el valor del periodograma. El análisis de las series de tiempo se efectuó con el programa STATISTICA (StatSoft 2001).

Según Gulland y Rosemberg (1992), a pesar de la estrecha relación existente entre k y L_{∞} para cada especie en particular, la talla máxima promedio será siempre sensible a la naturaleza del rango de longitudes que han cubierto las muestras, por ello se decidió reconocer la existencia de ciclos para las series de k y L_{∞} , por separado, en lugar de explorarlos directamente en el parámetro ϕ' .

Mortalidad natural.

La tasa instantánea de mortalidad natural (M) para cada año fue obtenida por dos métodos: a partir de la ecuación empírica propuesta por Cruz *et al.* (1981), que relaciona la temperatura media del agua (t) y los parámetros de crecimiento para varias especies de langosta espinosa y que tiene la forma:

$$M = -0.0277 - 0.0004 * L_{\infty} + 0.5397 * k + 0.0119 * t$$

Esta ecuación es similar a la desarrollada para peces por Pauly (1980).

Los otros estimados de éste parámetro se efectuaron por medio de la ecuación empírica de Jensen (1996):

$$M = 1.5 * k$$

Donde M es una proporción del coeficiente de crecimiento de la población.

Las series de mortalidad natural obtenidas fueron exploradas para observar su variación interanual a través de anomalías estandarizadas según:

$$A.E. = (M_i - M_m) / DE$$

Donde:

M_i : Mortalidad natural en el año i .

M_m : valor medio mortalidad natural para el período.

DE : desviación estándar.

Período reproductivo y talla de primera madurez sexual.

El periodo reproductivo anual fue obtenido a través del Índice de Actividad Reproductiva (IAR) reportado mensualmente, el mismo se obtuvo a partir de la ecuación

$$IAR = (\text{Hembras ovígeras} / \text{Total Hembras}) * 100.$$

Lo que no es más que una simple proporción (expresada en por ciento) del número de hembras con presencia de huevo externa u ovígeras contra el total de hembras presente en cada muestra.

La variación interanual del patrón reproductivo fue analizada gráficamente utilizando una superficie de respuesta para estimar la variación interanual del IAR anual para lo cual se calcularon las anomalías estandarizadas para cada mes de acuerdo a:

$$A.E. = (IAR_i - IAR_m) / DE$$

Donde:

IAR_i : Índice de Actividad reproductiva en el mes i .

IAR_m : valor medio del Índice da Actividad Reproductiva.

DE : desviación estándar.

La talla de primera madurez anual (LC_{50}) se calculó a partir de las proporciones de hembras ovígeras para cada intervalo de talla. La relación entre la longitud y la proporción de hembras ovígeras específicas a a cada intervalo de talla se ajustó al modelo logístico, a través estimación no lineal (Prager *et al.* 1989).

$$P = 1 / \{ 1 + \exp[-r(LC - LC_{50})] \}$$

Donde:

P : proporción de hembras ovígeras a un intervalo de talla LC .

r : es un parámetro de ajuste.

LC : longitud para la cual la proporción de hembras ovígeras es estimada.

LC_{50} : longitud a la cual el 50% de las hembras son ovígeras.

4.4. Relaciones con factores que median en la variabilidad de los parámetros.

Con la serie lograda de parámetros de crecimiento, k y L_{∞} , se examinaron sus relaciones con la TSM media anual y la B media anual de la población, a través de un modelo de regresión múltiple no lineal o modelo generalizado aditivo, haciendo uso del ACE (Alternating Conditional Expectations) de Briedman y Friedman (1985), considerando k y L_{∞} como variables respuesta y B y TSM como variables predictoras. El algoritmo que utiliza, converge a soluciones óptimas a partir de la correlación máxima entre transformaciones de la variable dependiente y las variables predictoras o independientes (Cury *et al.* 1995).

De forma cualitativa se observó la correspondencia entre el patrón estacional del IAR mensual y el patrón estacional del patrón la TSM media mensual durante 1983-2002.

Se exploraron las posibles relaciones que podía estar presentando la longitud de primera madurez (LC_{50}) con factores como el esfuerzo (f), la abundancia (N) y el reclutamiento (R), que condicionaran una denso dependencia en su comportamiento y con

la *TSM* media anual como factor denso independiente, indagándose a través de funciones lineales y no lineales el mejor ajuste de la dispersión de puntos.

5. RESULTADOS.

5.1. Talla media anual y su variabilidad. Período 1963-2002

Las frecuencias de talla anuales de los monitoreos biológicos, muestran una *LC* media general de 83.2 mm con valores mínimo de 76 mm en 1969 y máximo de 90.8 mm para 1994. Se observa una variabilidad interanual, con una tendencia al incremento ($y = 0.22092x + 78.737$) en la *LC* media a lo largo de las cuatro décadas (Fig. 5).

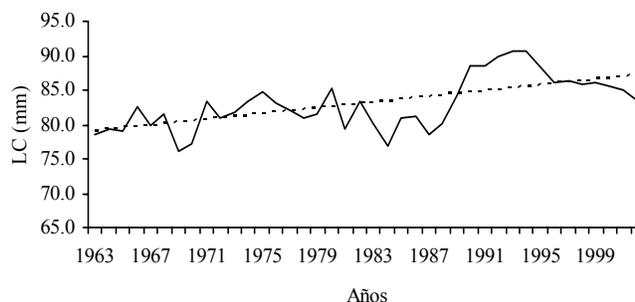


Figura 5. Variación interanual de la talla media de langosta en el Golfo de Batabanó durante el período 1963-2002.

Las anomalías estandarizadas de *LC* media anual, independientemente de la variación interanual muestran la posible presencia de ciclos en la serie: dos de ellos con valores que generalmente se encuentran por debajo de la media general (1963-1970 y 1980-1988), uno que no presenta grandes anomalías con respecto al valor medio (1971-1979) y el último y más reciente (1990-2002) que presenta *LC* mayores que el promedio general de la serie en cuestión (Fig. 6).

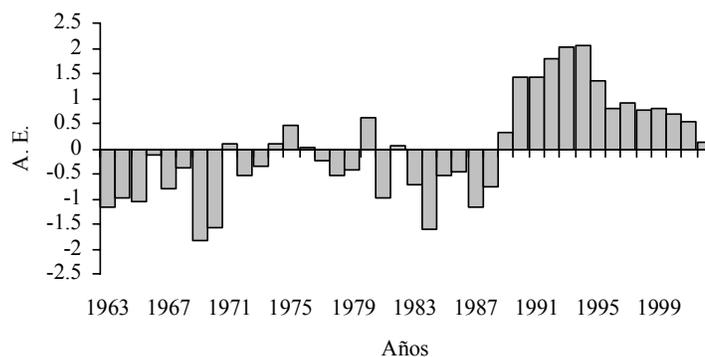


Figura 6. Anomalías estandarizadas (A.E.) de la longitud del cefalotórax *LC* media anual de la langosta para el período 1963-2002.

5.2. Selectividad del arte utilizado en los muestreos.

El análisis efectuado para establecer posibles cambios en el patrón de selectividad del arte en dos momentos de la serie histórica de frecuencias de talla (1983 y 1995) no mostró cambios significativos en la selectividad del arte entre los años analizados ($\chi^2 = 0.07146$, $P \ll 0.001$, Tabla II). Lo anterior permite asegurar que no han existido variaciones en la selectividad del arte, por lo que esto no incidiría en los análisis que se basen en la frecuencia de tallas provenientes de los muestreos.

Tabla II. Resultados de las curvas de selectividad del arte “pesquero” para los años 1983 y 1995.

(mm)	1983	1995
LC 25	66.25	65.86
LC 50	77.64	78.36
LC 75	89.03	89.42
R^2	0.997	0.995

5.3. Crecimiento anual.

Los valores anuales de los parámetros de crecimiento obtenidos por el método ELEFAN I se ofrecen en la Tabla III.

Tabla III. Parámetros de crecimiento anuales para el *Panulirus argus* obtenidos a través del método ELEFAN I. Período 1963-2002. (N.C.: No Convergencia; (*) valores sobreestimados).

Año	L_{∞} (mm LC)	k (1/año)	Año	L_{∞} (mm LC)	k (1/año)
1963	N.C.		1983	250*	0.23
1964	178	0.21	1984	251*	0.26
1965	178	0.25	1985	N.C.	
1966	250*	0.21	1986	188	0.25
1967	N.C.		1987	251*	0.21
1968	N.C.		1988	197	0.23
1969	N.C.		1989	250*	0.21
1970	N.C.		1990	190	0.22
1971	261*	0.29	1991	252*	0.20
1972	270*	0.20	1992	192	0.21
1973	260*	0.27	1993	261*	0.20
1974	250*	0.20	1994	N.C.	
1975	187	0.22	1995	260*	0.20
1976	256*	0.27	1996	260*	0.20
1977	256*	0.28	1997	181	0.24
1978	N.C.		1998	261*	0.18
1979	254*	0.29	1999	263*	0.19
1980	251*	0.26	2000	N.C.	
1981	184	0.24	2001	N.C.	
1982	252*	0.24	2002	190	0.26

Los resultados muestran valores promedios para k de 0.23 año^{-1} (rango: $0.18 - 0.29 \text{ año}^{-1}$) y para L_{∞} de 232.8 mm LC ($178 - 270 \text{ mm LC}$); no exhibieron convergencia óptima en el 25 % de los años analizados.

El resto de los años, el 50% de ellos mostró valores sobreestimados de L_∞ (250-270mm de LC), muy lejanos a los observados en el medio natural, por lo que se considero que este método no fue eficiente con respecto a la naturaleza de la información y las características de un macrocrustáceo, para estimar los parámetros de crecimiento anuales.

Por su parte, NSLCA si expuso convergencia óptima en las 40 estimaciones anuales efectuadas de los parámetros. Los series de valores anuales de L_∞ y k se muestran en la Tabla IV al igual que las estimaciones para t_0 y ϕ' .

Tabla IV. Parámetros de crecimiento anuales para el *Panulirus argus* obtenidos a través del método NSLCA. Período 1963-2002.

Año	L_∞ (mm LC)	k (1/año)	t_0 (año)	ϕ	Año	L_∞ (mm LC)	k (1/año)	t_0 (año)	ϕ
1963	177.5	0.24	0.44	2.76	1983	176.0	0.26	0.45	2.78
1964	175.0	0.22	0.43	2.71	1984	184.0	0.25	0.45	2.80
1965	177.4	0.27	0.46	2.81	1985	183.0	0.25	0.45	2.80
1966	170.0	0.27	0.45	2.77	1986	190.4	0.25	0.46	2.83
1967	170.2	0.27	0.45	2.77	1987	186.0	0.23	0.44	2.77
1968	170.5	0.27	0.45	2.77	1988	189.7	0.23	0.45	2.79
1969	171.0	0.26	0.45	2.76	1989	194.4	0.22	0.44	2.79
1970	170.6	0.24	0.44	2.72	1990	196.8	0.22	0.44	2.80
1971	182.5	0.21	0.43	2.72	1991	185.5	0.22	0.44	2.75
1972	181.4	0.21	0.43	2.72	1992	195.5	0.2	0.43	2.75
1973	181.6	0.21	0.43	2.72	1993	196.1	0.22	0.44	2.80
1974	182.5	0.21	0.43	2.72	1994	194.6	0.23	0.45	2.81
1975	189.0	0.22	0.44	2.77	1995	192.6	0.25	0.46	2.84
1976	180.0	0.23	0.44	2.75	1996	180.0	0.24	0.44	2.77
1977	188.0	0.25	0.46	2.82	1997	180.1	0.24	0.44	2.77
1978	180.3	0.24	0.44	2.77	1998	179.6	0.24	0.44	2.77
1979	187.0	0.25	0.45	2.82	1999	199.1	0.25	0.46	2.87
1980	182.2	0.25	0.45	2.79	2000	190.1	0.27	0.47	2.86
1981	183.5	0.25	0.45	2.80	2001	180.0	0.26	0.45	2.80
1982	179.0	0.25	0.45	2.78	2002	189.4	0.27	0.47	2.86

La longitud asintótica presentó un rango de entre 170 y 199.1 mm de LC , mientras los valores de k se computaron entre 0.20 y 0.27 año⁻¹. El valor promedio de estos parámetros para toda la serie indican una L_{∞} =183.6 mm de LC , $k = 0.2405$ año⁻¹ y $t_0 = 0.45$ año. Los índices de desempeño del crecimiento, ϕ' , oscilaron entre 2.71 y 2.87, con un promedio de 2.78. En otras estimaciones de crecimiento realizadas sobre la especie, ya bien en Cuba o en otras áreas del Caribe, éste presentó un rango entre 2.54 y 3.18 y media de 2.79 (Arce y de León, 2001)

Las anomalías estandarizadas de L_{∞} y k (Fig. 7 a y b) muestran variabilidad interanual en ambos parámetros.

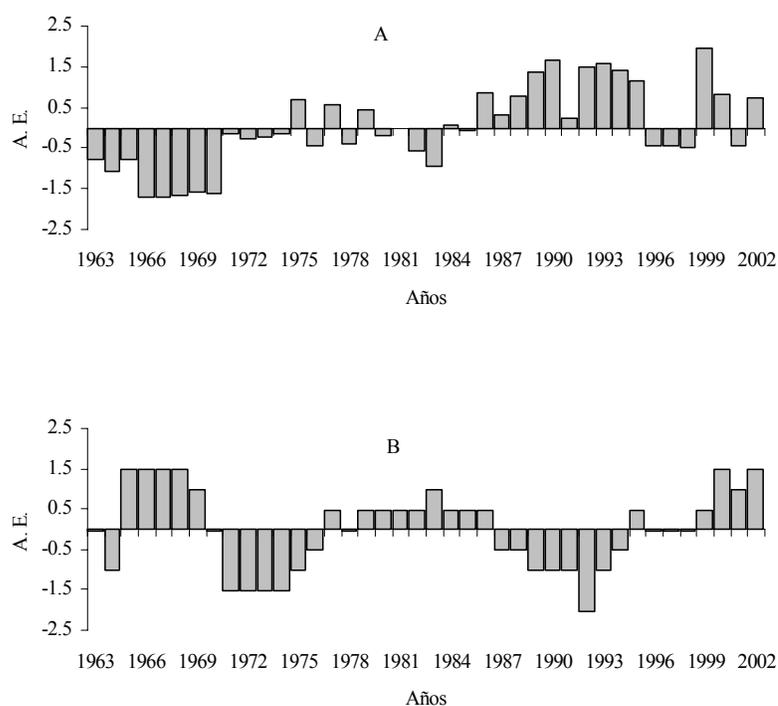


Figura 7. Anomalías estandarizadas (A. E.) de las series de la longitud asintótica (A) y el coeficiente de crecimiento (B) de langosta para el período 1963-2002.

En estas anomalías se observan patrones, los que son más evidentes en el caso de las referentes a k ; éste presenta períodos alternos bien definidos de valores por debajo o por encima del valor medio. Para la L_∞ se observa que hay incorporada una tendencia positiva.

En búsqueda de ciclos de baja frecuencia, la función de autocorrelación indicó períodos aproximados de 15 años para L_∞ y de 18 para k . Profundizando en la presencia de estos ciclos, en el análisis espectral fue removida la media y la tendencia en ambas series (L_∞ : media = 183.6, tendencia = $x - [-9.074 + 0.4426 * t]$ y k : media = 0.2405, tendencia = 0).

Como resultado, el espectro de L_∞ muestra un solo ciclo significativo ($\alpha = 0.05$) a los 16 años (Fig. 8a), mientras que en el de k , la varianza estuvo concentrada de forma significativa ($\alpha = 0.05$) en dos ciclos (Fig. 8b), un de 16 y otro de 20 años.

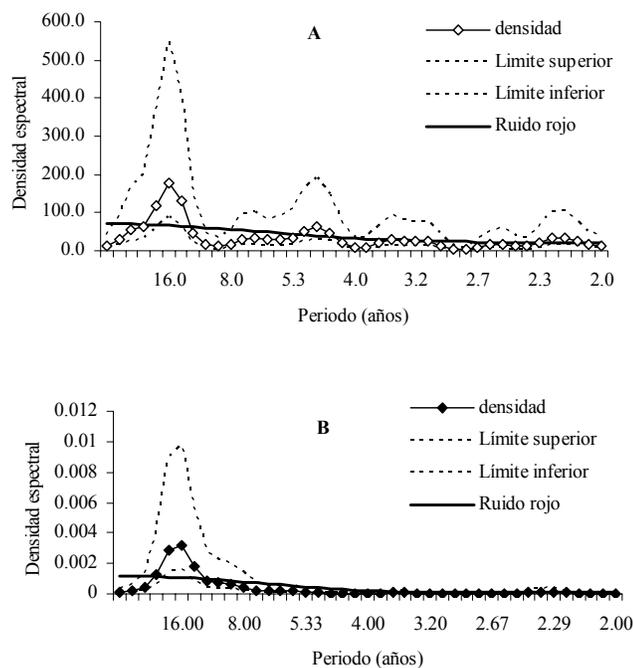


Figura. 8 Concentración de la varianza o densidad en el espectro de la longitud asintótica (A) y el coeficiente de crecimiento (B).

Las funciones seno-coseno que describen a cada serie tuvieron un ajuste con los datos observados de $R^2=0.60$ para la longitud asintótica y de $R^2= 0.63$ para el coeficiente de crecimiento.

En la figura 9, se muestran los diagramas de dispersión entre el coeficiente de crecimiento y la temperatura superficial del mar media anual, TSM (A) y la biomasa media anual, B , (B), y la longitud asintótica, L_∞ , con las variables antes mencionadas en las gráficas (C) y (D) respectivamente..

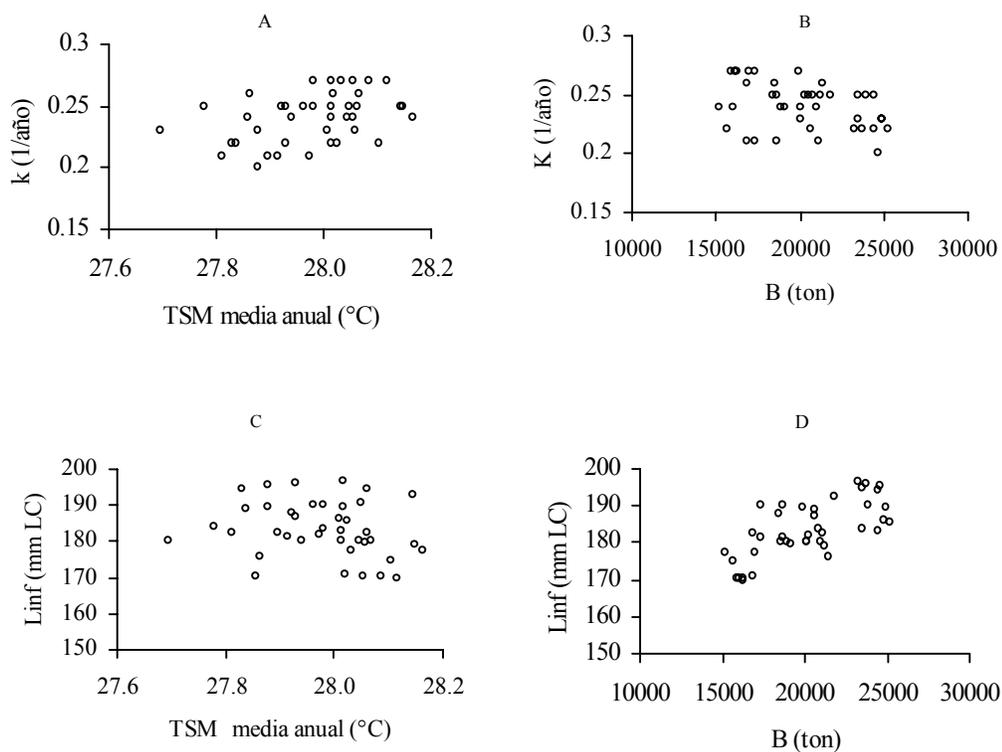


Figura 9. Diagramas de dispersión de k con (A) TSM media anual y (B) la B media anual y de L_∞ con (C) TSM media anual y (D) la B media anual.

En el diagrama (A) de esta figura se observa que los valores más altos de k se encuentran entre 27.9 y 28.1 ° C, mientras que el coeficiente de crecimiento (B), es mayor entre 15 000 y 20 000 t. En cuanto a la longitud asintótica, la dispersión de puntos con la TSM media anual (C) muestra las cifras más altas entre 27.8 y 28.0° C; la relación de este parámetro y la biomasa media anual (D) muestra una relación lineal positiva significativa ($R^2=0.489$; $p = 0.05$).

En las transformaciones empíricas óptimas obtenidas, tanto para las variables respuesta (k y L_{∞} , dependientes) como de las predictoras (TSM y B medias anuales, independientes) a través del algoritmo del ACE para los modelos aditivos generalizados, se obtuvieron mayores varianzas explicadas y se pudieron también delinear, de manera más clara, las relaciones no lineales entre variables dependientes e independientes. Las transformaciones son obtenidas al construir gráficos con los valores transformados de la variable dependiente o independiente(s) en el eje y contra los valores originales observados, en el eje x.

Primero se estimaron las transformaciones empíricas óptimas del coeficiente de crecimiento, k , y de cada una de las variables predictoras por separado (Fig. 10). La transformación de k es una línea recta con ambas variables (A), y la de la temperatura muestra una pendiente positiva (B) explicando el 22% de la varianza, de igual forma se comporta la transformación de la biomasa (C) con una varianza explicada del 15%, aunque con pendiente negativa.

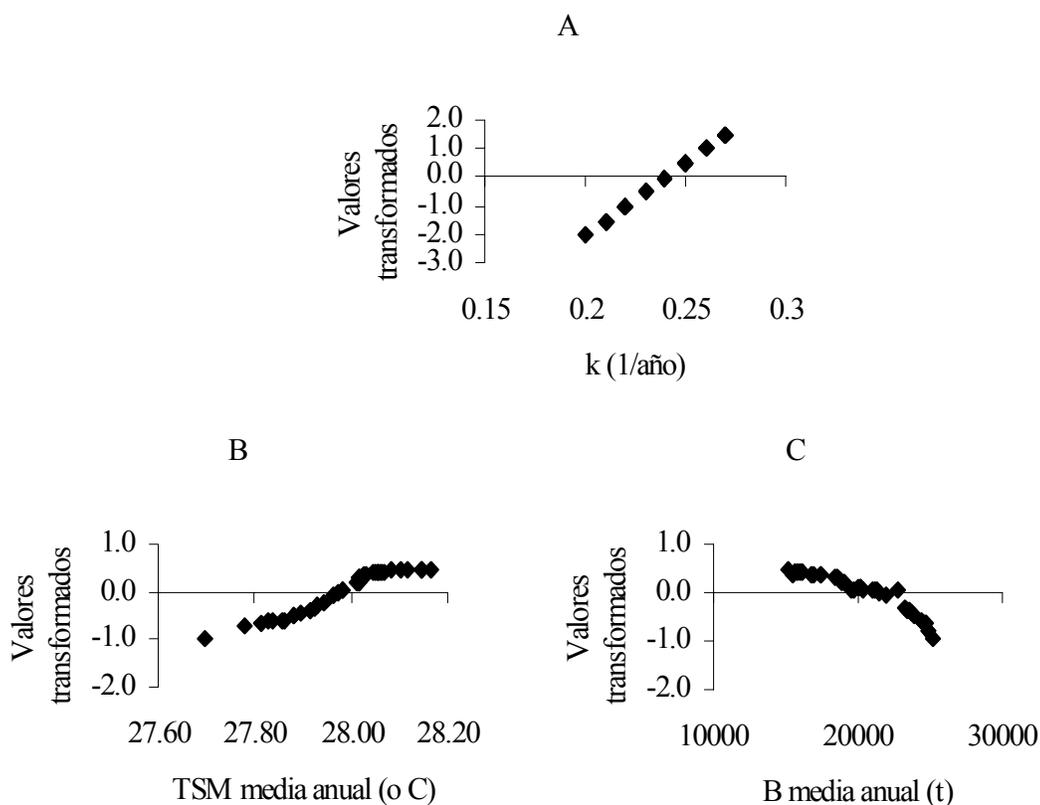


Figura 10. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando al coeficiente de crecimiento, k , como variable dependiente (A) y como variables predictoras a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma independiente.

De igual forma se consideraron las transformaciones empíricas óptimas de la longitud asintótica, L_{∞} , y de cada variables predictoras por separado (Fig. 11). La transformación de L_{∞} es una línea recta con ambas variables (A), mientras que tanto la temperatura (B), como la biomasa (C) se aproximan a curvas en forma de domo, explicando el 13 y el 61% respectivamente.

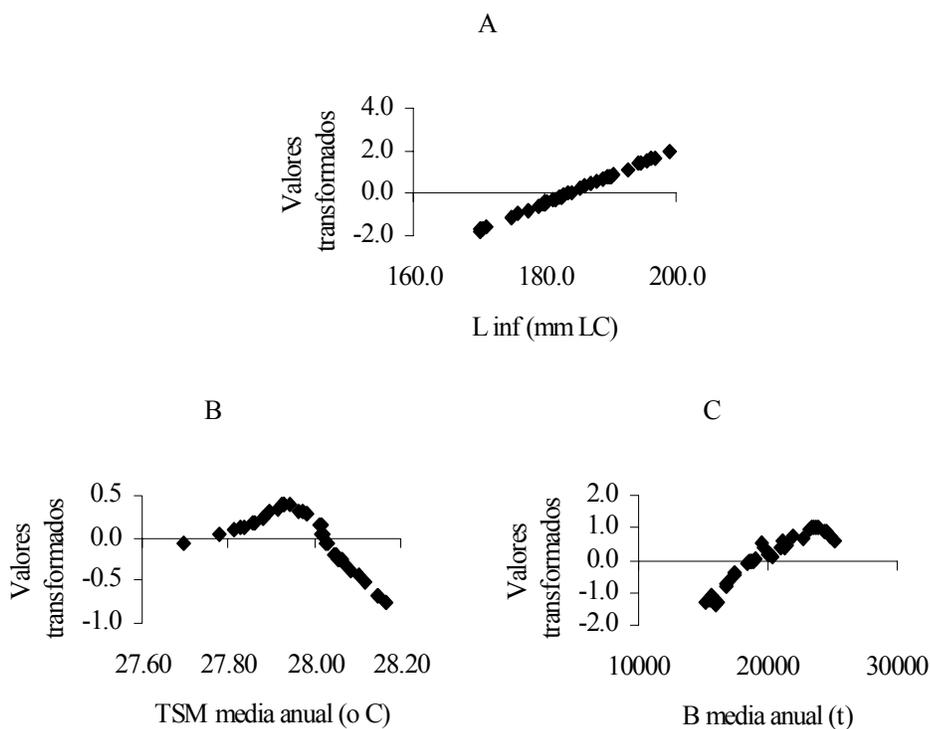


Figura 11. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando a la longitud asintótica, L_{∞} , como variable dependiente (A) y como variables predictoras a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma independiente.

Las transformaciones empíricas óptimas de las variables respuestas, k y L_{∞} , y de la combinación de las variables predictoras, TSM y B medias anuales (Fig. 12), muestran una transformación lineal y positiva para el coeficiente de crecimiento, mientras que las transformaciones de sus variables predictoras combinadas exhiben curvas en forma de domo tanto para la TSM media anual (B) con un máximo en los 28.1° C; de igual forma se observa la forma de domo para la B media anual con el máximo en 18 000 t, explicando entre ambas predictoras el 33% de la varianza.

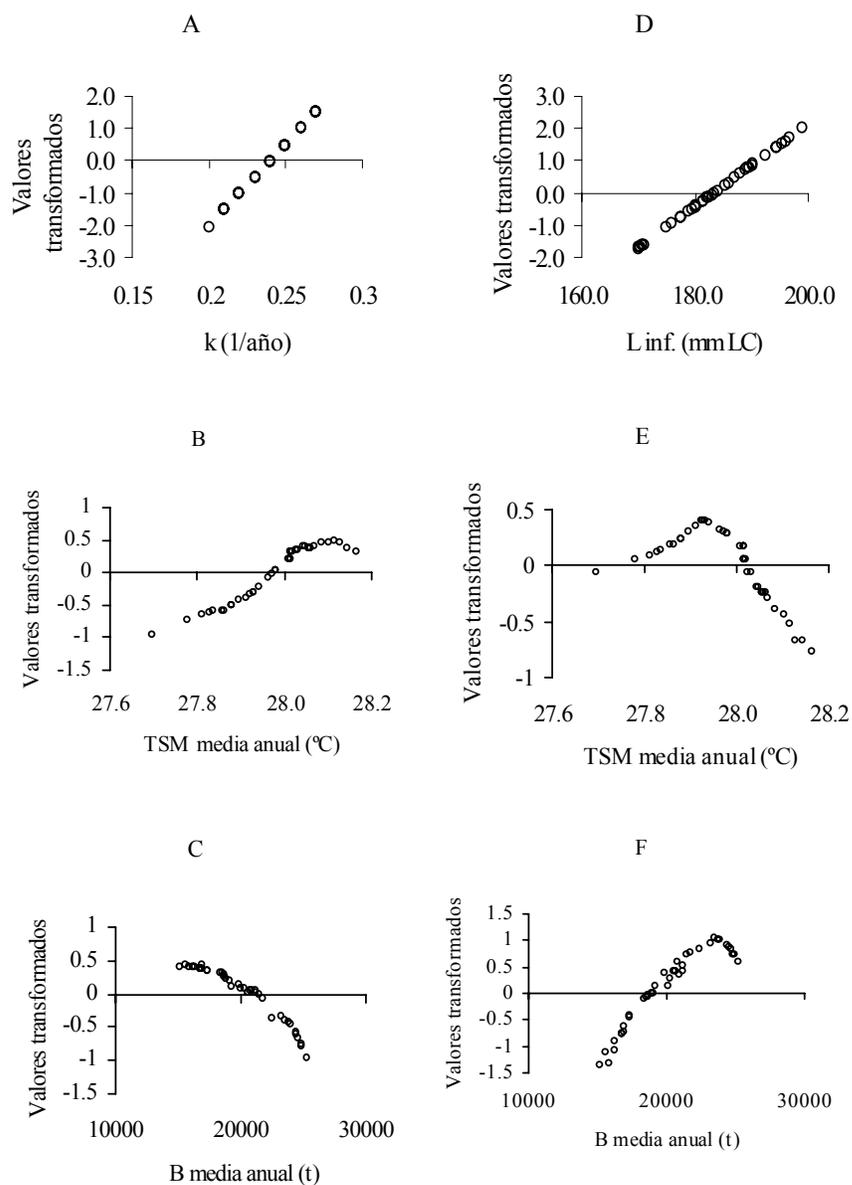


Figura 12. Transformaciones empíricas óptimas obtenidas con el algoritmo ACE, usando a el coeficiente de crecimiento, k , como variable dependiente (A) y la TSM media anual (B) y la B media anual (C) como predictoras de forma combinada y utilizando a la longitud asintótica, L_{∞} , como variable respuesta (D) y como independientes a la TSM media anual (B) y a la B media anual (C) de forma combinada.

Por su parte, la transformación de L_{∞} se comporta de forma lineal y positiva (D) y las transformaciones de las predictoras al ser combinadas, también presentan forma de domo para las transformaciones empíricas óptimas de la temperatura (E) que obtiene su máximo alrededor de los 28° C y de la biomasa media anual (F) con el valor mayor alrededor de las 23 000 t, explicando el 70% de la varianza entre ambas variables independientes.

5.4. Mortalidad natural

Las estimaciones de la mortalidad natural anual, M , tanto por la ecuación empírica de Cruz *et al.* (1981) como la relación de Jensen (1996), se presentan en la Tabla V.

Tabla V. Mortalidad natural anual, M , para la langosta *Panulirus argus* en aguas de Cuba según (*) ecuación empírica de Cruz *et al.* (1981) (*) y la relación empírica de Jensen (1996) (**).

Año	M^*	M^{**}	Año	M^*	M^{**}
1963	0.36	0.36	1983	0.37	0.39
1964	0.35	0.33	1984	0.36	0.38
1965	0.37	0.41	1985	0.36	0.38
1966	0.38	0.41	1986	0.36	0.38
1967	0.38	0.41	1987	0.35	0.35
1968	0.38	0.41	1988	0.35	0.35
1969	0.37	0.39	1989	0.34	0.33
1970	0.36	0.36	1990	0.34	0.33
1971	0.34	0.32	1991	0.35	0.33
1972	0.34	0.32	1992	0.33	0.30
1973	0.34	0.32	1993	0.34	0.33
1974	0.34	0.32	1994	0.35	0.35
1975	0.34	0.33	1995	0.36	0.38
1976	0.35	0.35	1996	0.35	0.36
1977	0.36	0.38	1997	0.36	0.36
1978	0.36	0.36	1998	0.36	0.36
1979	0.36	0.38	1999	0.36	0.38
1980	0.37	0.38	2000	0.37	0.41
1981	0.36	0.38	2001	0.37	0.39
1982	0.36	0.38	2002	0.37	0.41

El valor medio de la mortalidad natural en los 40 años analizados fue similar con ambos medios de estimación, con un valor de $M = 0.36 \text{ año}^{-1}$. El rango de valores de M por la ecuación empírica de Cruz *et al.* (1981) mostró valores entre $0.33 - 0.38 \text{ año}^{-1}$ y por la relación de Jensen (1996) presentó un rango entre $0.30 - 0.41 \text{ año}^{-1}$.

Las anomalías estandarizadas de los estimados anuales halladas con relación al promedio para el período (Fig. 13), muestran un patrón temporal muy semejante en ambas series resultantes, tal y como era de esperar, por estar directamente influenciadas por el comportamiento del coeficiente de crecimiento anual en la figura 7.

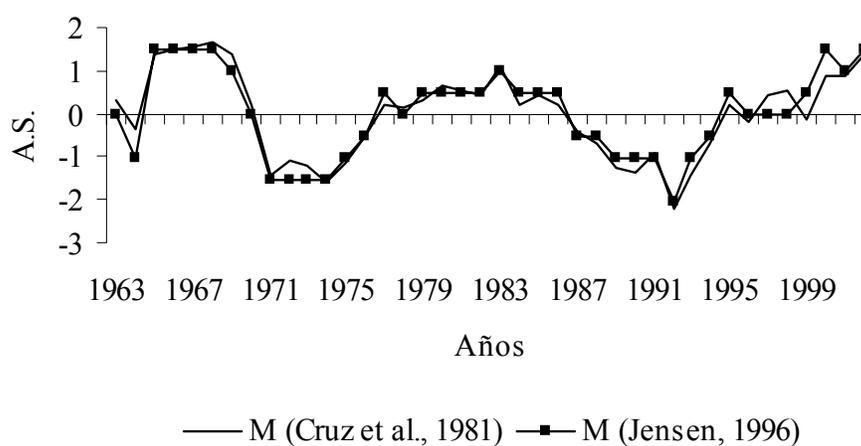


Fig. 13. Anomalías estandarizadas de la tasa de mortalidad natural en el período 1963-2002 obtenidas según la ecuación de Cruz *et al.* (1981) y la relación de Jensen (1996).

5.5. Proceso reproductivo y la talla de primera madurez.

Período reproductivo

El patrón reproductivo promedio muestra un máximo de actividad reproductiva que se extiende de marzo a mayo con valores que sobrepasan el 10% de las hembras involucradas en este proceso (Fig. 14 a), descendiendo posteriormente a mínimos de septiembre a enero.

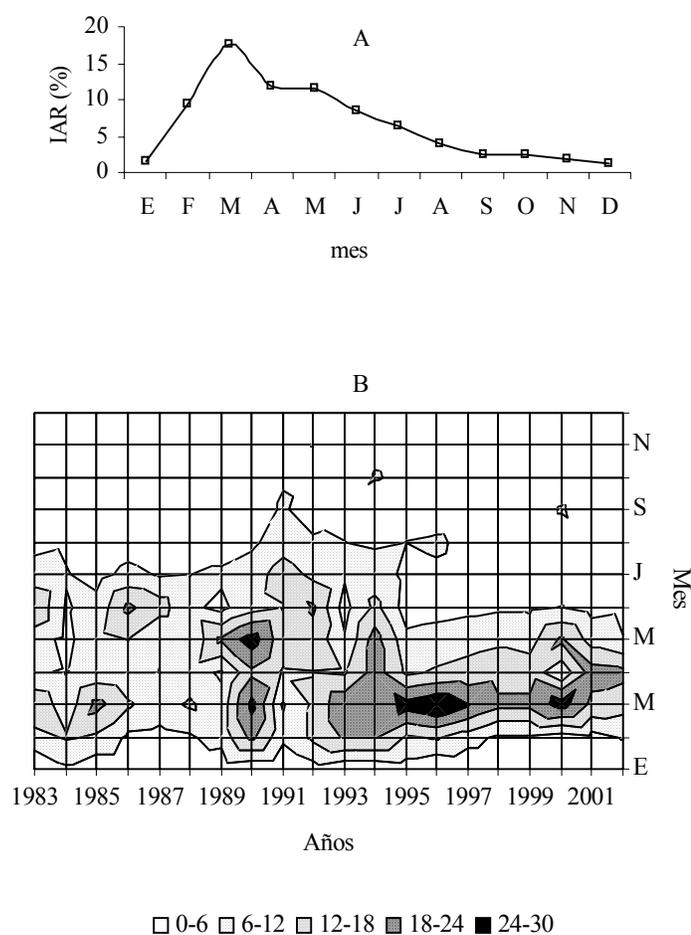


Figura 14. Índice de actividad reproductiva, IAR, su patrón estacional promedio (A) y la variabilidad interanual de éste (B) en el período 1983-2002. (Leyenda en %).

Sin embargo, el análisis más detallado de la serie mensual durante todos esos años (Fig. 14 b), revela que éste patrón estacional presenta una marcada variabilidad interanual.

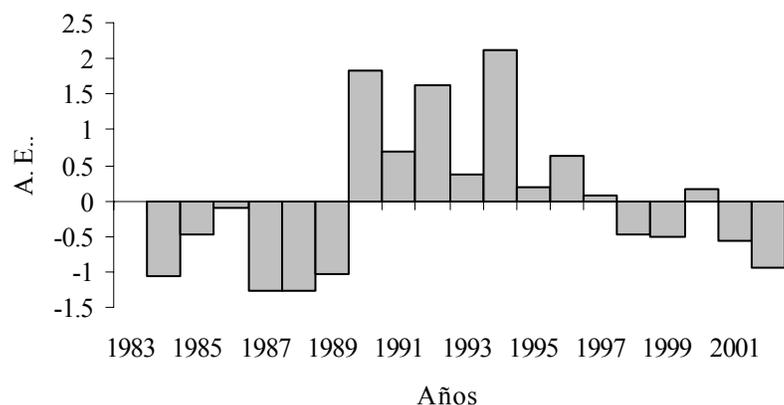


Fig.15. Anomalías estandarizadas del Índice de Actividad Reproductiva (IAR) durante el período 1983-2002.

Es obvio que de 1983 a 1988 el patrón reproductivo se presentó de enero a junio, sin máximos muy marcados. De 1989 a 1994 el período reproductivo se amplía de enero a agosto- septiembre, esto es, de dos a tres meses más en su duración. Además, en 1990 se concentra la actividad reproductiva en marzo-abril. De 1995 en adelante es obvia la disminución de la duración de éste de 6 a 4 meses. Un comportamiento similar se presentó en el IAR anual resaltado por las anomalías estandarizadas (Fig. 15) que muestran la variabilidad interanual de la intensidad del proceso, pero se destaca al período 1990- 1997 con anomalías positivas.

La temperatura superficial del mar, TSM media mensual (1983-2002) presenta un patrón estacional marcado (Fig. 16) con valores de temperatura máximos cercanos a los 30° C en los meses de julio a septiembre y valores mínimos por debajo de los 26° C de enero a marzo.

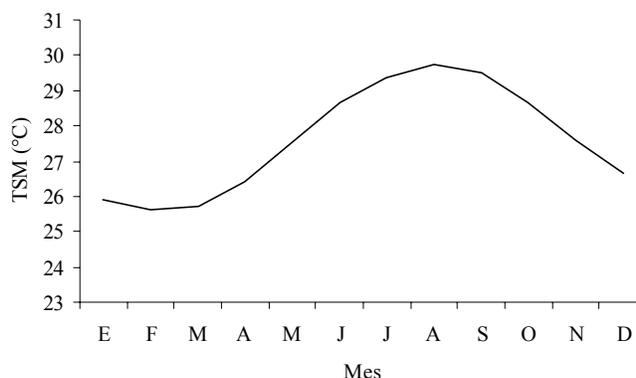


Figura 16. Patrón estacional promedio de la temperatura superficial del mar, *TSM*, para el Golfo de Batabanó. Período 1983-2002.

Así mismo, es evidente una alta variabilidad interanual durante el período analizado si analizamos las anomalías estandarizadas de la *TSM* media anual (Fig. 17 a), donde principalmente sobresalen los años 1997, 1998 y 2002 por sus anomalías positivas. La serie de anomalías estandarizadas de *TSM* media mensual (Fig. 17 b) muestran una tendencia al incremento en la temperatura durante el periodo 1983-2002, destacándose el hecho de que los últimos años se han presentado más cálidos con anomalías de 2+. Cuando se observan las anomalías de cada mes en el periodo en cuestión, también sobresale un cambio durante los meses de máxima actividad reproductiva sobre todo a partir de 1994 (Fig.17 c).

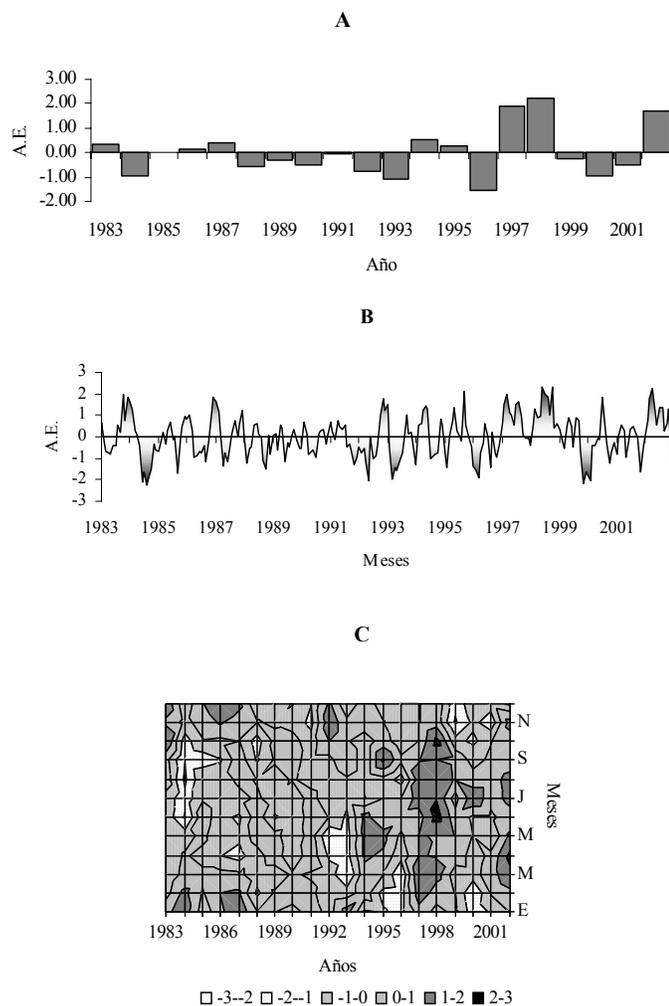


Figura 17. Anomalías estandarizadas (A.E.) de la *TSM* media anual (A), de la *TSM* media mensual (B) contra la promedio de todo el periodo y las anomalías de *TSM* de cada mes durante 1983-2002 (C) para el Golfo de Batabanó. (Leyenda en anomalías estandarizadas).

Para ilustrar mejor esto, se ofrecen los valores medios para los meses de marzo, abril, mayo y junio (Fig. 18), demostrándose en todos una tendencia al incremento en la *TSM* media mensual.

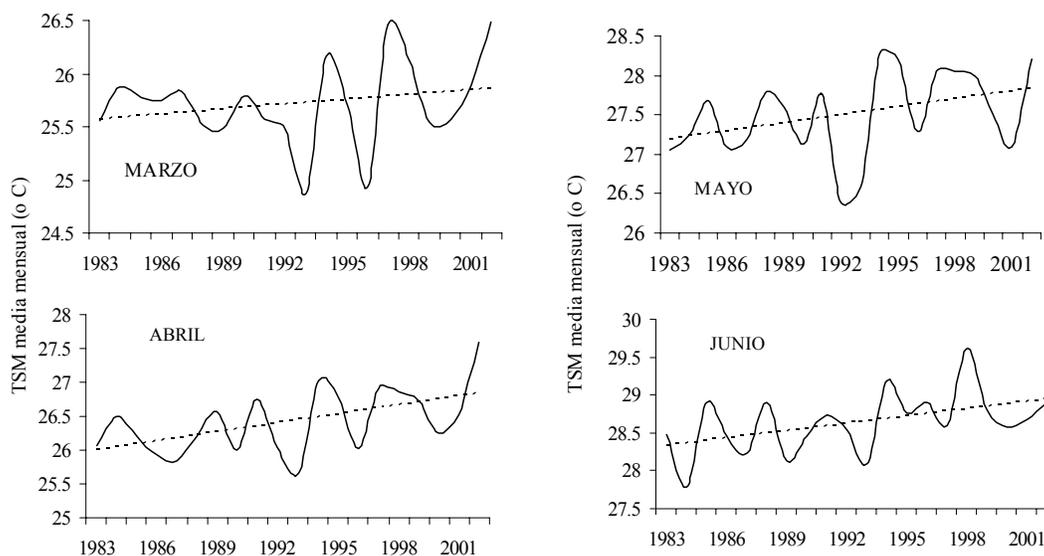


Figura 18. Series de la *TSM* media mensual durante los meses de máxima reproducción de la especie y su tendencia respectiva en el período 1983-2002.

Talla de primera madurez

Durante el período analizado (1983-1995 y 2000-2002) se presentaron hembras ovígeras desde la talla de 57 mm LC. El ajuste de las curvas logísticas de madurez (Fig.19), se presentan en dos partes para su mejor visualización período 1983-1990 (A) y período 1991-1995 y 2000-2002 (B). En todos los casos el ajuste fue altamente significativo con valores de $R^2 > 0.98$.

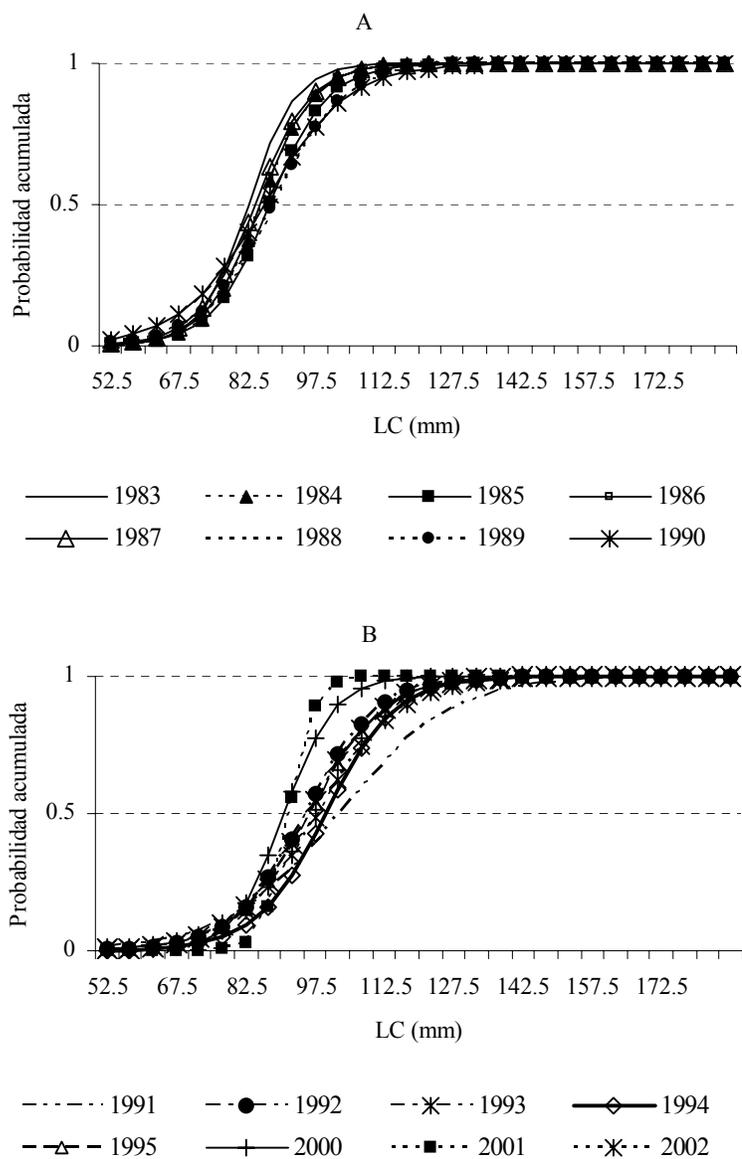


Figura 19. Curvas logísticas de talla de primera madurez para la langosta *Panulirus argus* en Cuba 1983-1990 (A) y 1991-1995 y 2000-2002(B).

Las curvas muestran claramente una alta variación interanual del LC_{50} , variando de un mínimo de 82.7 mm (1983) a 102,8 (1991). En la figura. 19a, la LC_{50} varió entre 82.7

(1983) y 88.4 (1988) mm, mientras que en la figura. 19b, los valores variaron de 90.9 (2000) a 102.5 (1991) mm.

Así mismo es indiscutible en la serie una tendencia al incremento en la talla de primera madurez (Fig.20), más marcada a partir de 1991, similar a la que se mostró para la longitud promedio de la población. Estos LC_{50} correspondieron a edades de primera madurez en el rango de 2.9 a 3.5 años de edad. Para un promedio de edad de primera madurez de 3.2 años.

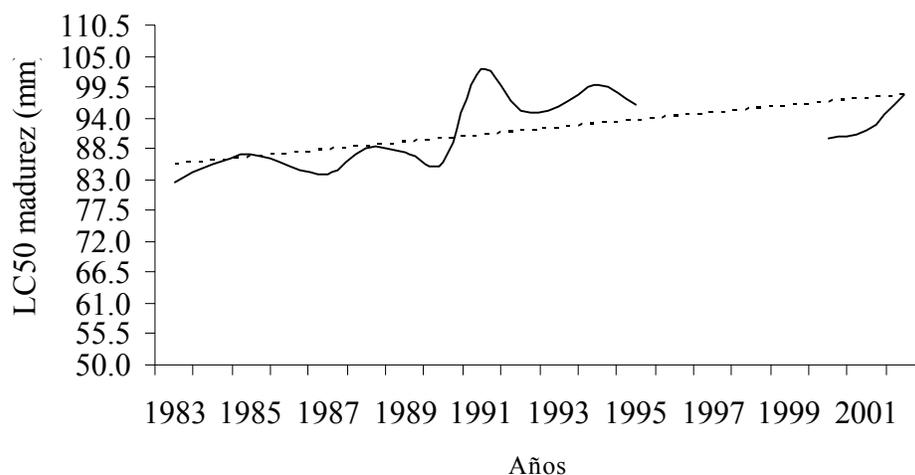


Figura 20. Talla de primera madurez sexual anual de la langosta *Panulirus argus*. Período 1983-2002.

Los cambios de la talla de primera madurez fueron explorados tanto con variables denso dependientes, como con variables denso independientes. Se encontró una relación significativa de tipo logarítmica negativa entre el esfuerzo pesquero aplicado y la LC_{50} (Fig. 21), cuya ecuación es la siguiente:

$$LC_{50} = -23.84 * LN(f) + 327.91$$

Donde:

LC_{50} : Talla de primera madurez (mm LC)

f: esfuerzo pesquero en días pesca (*D. P.*)

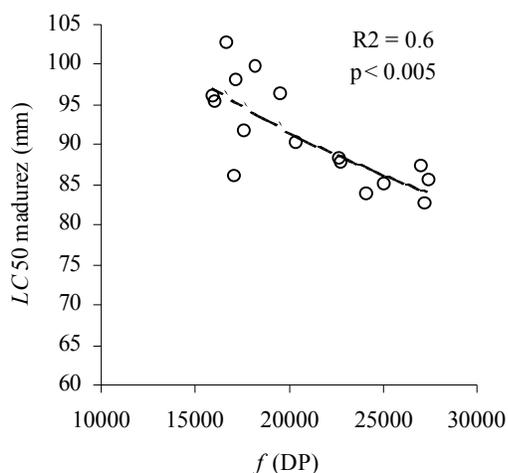


Figura 21. Relación entre la talla de primera madurez y el esfuerzo pesquero (días pesca).
Período 1983-1995 y 2000-2002.

La correspondencia entre la talla de primera madurez sexual, LC_{50} , y la abundancia, N , de ejemplares totalmente reclutados presentó una relación lineal negativa (Fig. 22) de la siguiente naturaleza:

$$LC_{50} = -0.4021 * N + 106.93$$

Donde:

LC_{50} : Talla de primera madurez (mm LC)

N : abundancia de los individuos totalmente reclutados.

Esto indica que ante una alta densidad de la población (período 1983- 1990), la talla de primera madurez disminuye.

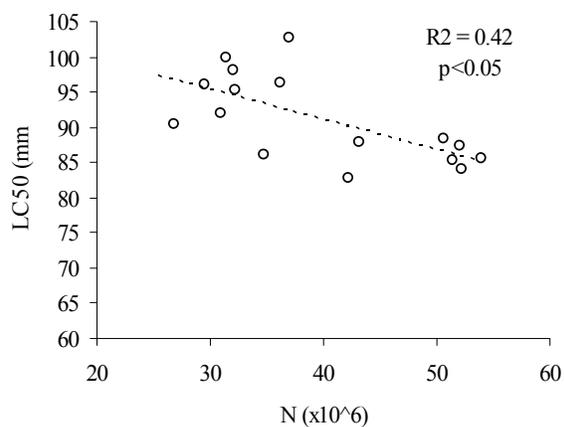


Figura 22. Relación entre talla primera madurez (LC_{50} madurez) y la abundancia poblacional, N , (millones) de organismos mayores de 2 años.

La relación entre el reclutamiento (R), considerando como reclutas a los individuos de 1 año y la LC_{50} (Fig. 23) mostró que al ocurrir el descenso en el reclutamiento en los años más recientes, la talla de primera madurez tendió a incrementarse. La relación R v.s. LC_{50} presentó el mejor ajuste, de forma logarítmica negativa.

$$CL_{50} = -14.137 * LN(R) + 139.2$$

Donde:

LC_{50} : Talla de primera madurez (mm LC)

R : reclutas de 1 año.

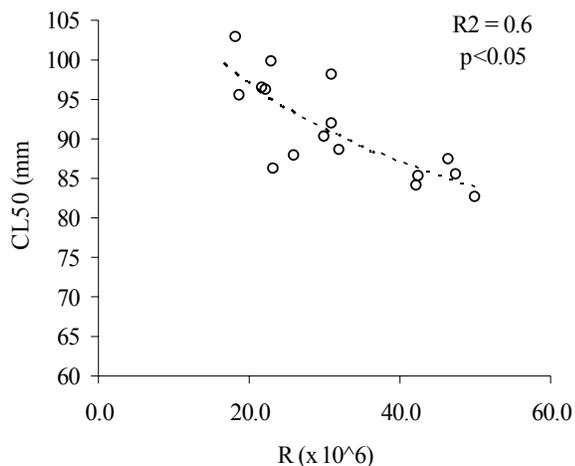


Figura 23. Relación entre la talla de primera madurez (LC_{50} madurez) y el reclutamiento (R) a la pesquería de ejemplares de 1 año de edad.

Como variables denso independientes se exploró la relación entre la *TSM* media anual y la LC_{50} . Para ello, se consideró la temperatura para el período de tiempo que determina la talla de madurez. Teniendo en cuenta que los organismos al alcanzar la madurez llevan dos años aproximadamente de vida betónica en aguas poco profundas, se consideró la *TSM* con dos años de desfase. La dispersión de puntos en la relación entre LC_{50} y la *TSM* (Fig. 24), mostró una relación inversa, esto es, aparentemente, que a mayor temperatura, menor talla de primera madurez, pero no muestra una correlación significativa ($R^2 = 0.17$).

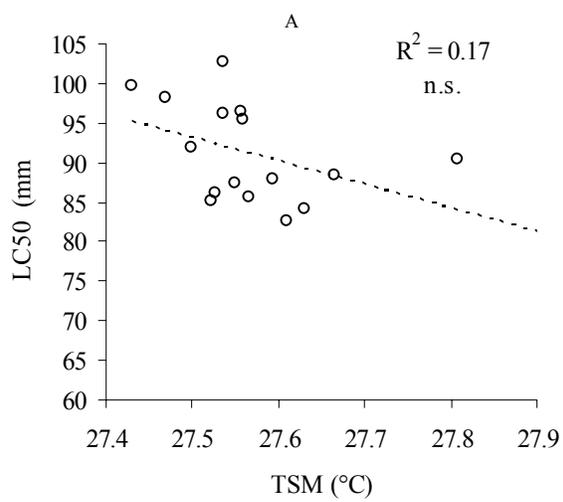


Figura 24. Relación entre la talla de primera madurez (LC_{50} madurez) y la TSM media anual con dos años de desfase.

6. DISCUSIÓN.

Los valores de los parámetros de crecimiento, muestran un organismo con crecimiento lento y una longevidad de 22 años, coincidiendo con los reportados por Munro (1974), González-Cano y Sobreira-Rocha (1995), Arce y de León (2001).

La convergencia optima exhibida en todas las estimaciones por el método NSLCA (Shepherd, 1987; Pauly y Arreguín-Sánchez, 1995), confirma lo hallado por González-Cano y Sobreira-Rocha (1995) en su examen comparativo de diversos métodos indirectos para estimar crecimiento en la especie. En esto radica principalmente, que los presentes resultados difieran fundamentalmente de aquellos que han sido hallados a través del ELEFAN I, como los reportados por Ivo y Pereira (1996) en aguas de Brasil ($L_{\infty} = 257$ mm LC , $K=0.32$ año⁻¹, $\phi' = 3.18$) y los de Báez *et al.* (1991) en aguas del propio Golfo de Batabanó en los años 1980 ($L_{\infty} = 250$ mm LC , $K=0.30$ año⁻¹, $\phi' = 3.06$) Al respecto, Gulland y Rosemberg (1992) puntualizan que el ELEFAN I tiene el riesgo de identificar modas falsas en los animales mas viejos, para las especies de ciclo de vida intermedio a largo, lo que provoca la sobreestimación de los parámetros.

En *P. argus*, el parámetro poblacional más tratado en la literatura ha sido el crecimiento, y es práctica común el efectuar estimaciones una única vez y considerar estos parámetros como únicos, implicando un comportamiento estacionario en el ciclo de vida de la especie (Shuter y Abrams 2005). Se ha mostrado en el presente trabajo que el crecimiento varía en el tiempo en escala interanual e incluso decadal. Este patrón decadal del crecimiento de la especie, parece estar generado, tanto por factores denso dependientes,

explorados en la relación de la longitud asintótica con la biomasa de la población, como con agentes denso independientes, representados por la relación de k con la TSM media anual, lo cual concuerda con lo expresado con Beverton y Holt (1957), quienes basados en los conceptos que fundamentan la función de crecimiento de von Bertalanffy, muestran que el crecimiento denso dependiente se debe a la competencia por el alimento, afectando a la talla asintótica (en longitud o en peso), pero no al coeficiente de crecimiento.

Las relaciones en forma de domo obtenidas con la variable predictoras de la temperatura (TSM) y las respuestas (L_{∞} y k) para el crecimiento del *P. argus*, sigue el comportamiento de las “ventanas óptimas ambientales” propuestas por Cury y Roy (1989). Este concepto realmente se utilizó para explicar el éxito del reclutamiento en los sistemas de frontera en peces pelágicos, sin embargo, parece ser válido para explorar el comportamiento óptimo de los parámetros poblacionales con los factores que condicionan su comportamiento. Las relaciones aquí obtenidas muestran la interrelación entre factores dependientes de la densidad (biomasa) e independientes de la densidad (TSM), con el crecimiento, ambos condicionando el resultado final. Al respecto se ha podido constar en *Jasus tristani* (Pollock 1991) y *P. inflatus* y *P. gracilis* (Briones-Fourzan y Lozano-Alvarez, 2003), que a pesar del carácter gregario que presentan las langostas espinosas, al encontrarse a muy altas densidades ocurre una declinación del crecimiento, coincidiendo con lo aquí encontrado.

Aunque las relaciones denso-independientes exploradas con la TSM media anual explican un menor por ciento de la varianza, es importante destacar que los valores máximos del coeficiente de crecimiento se alcanzan con una TSM media anual de 28.1° C,

lo cual corrobora lo reportado por Chittleborough (1975), quien indica un rango óptimo de temperatura entre 26 y 28° C para la supervivencia y el crecimiento en los palinuros.

Si bien en Cuba, no se han realizado estudios exploratorios sobre variabilidad decadal de factores climáticos, Carton *et al.* (1996) y más recientemente Xie y Carton (2004) plantean que la serie de *TSM* para el sector Norte del Atlántico Tropical contiene en el largo plazo, componentes de variabilidad en la escala de 10 a 20 años, la cual estaría definida por los vientos alisios de superficie, localmente forzados por la intensidad de la Zona de Convergencia Intertropical, y de forma remota por la Oscilación del Atlántico Norte o de la ocurrencia de Eventos ENOS.

Las variaciones de temperatura en la zona tropical se consideraron por mucho tiempo, que al no presentar cambios drásticos, no deberían causar efectos significativos en los parámetros poblacionales como en el crecimiento, sin embargo, Pauly (1980) especificó que su influencia sobre ellos, se potencia bajo la presión del factor pesca.

La tasa de mortalidad natural se encuentra íntimamente ligada a los parámetros anteriores y ha constituido siempre un reto su estimación en los estudios poblacionales, por lo que han sido de mucha utilidad los patrones observados en diferentes poblaciones (Jensen 1997).

Aunque las estimaciones de M para el *P. argus* han sido poco abordadas a lo largo del el Atlántico centro occidental, los valores anuales hallados para Cuba durante estas cuatro décadas (0.33-0.38 año⁻¹) se halla en el rango estimado con anterioridad (mínimo de 0.30 año⁻¹, para Brasil por Ivo 1996 y máximo de 0.59 año⁻¹ para Jamaica por Haugton y King 1990, ambos obtenidos por la ecuación empírica de Pauly 1980) Existe también un estimado de $M = 0.36$ año⁻¹ obtenido por Medley y Ninnes (1997) utilizando datos de

captura y esfuerzo en Islas Turcos y Caicos, que es coincidente con el actual resultado promedio para la serie de mortalidad natural obtenida.

Hasta el momento, en los estudios de la población de langosta en Cuba se ha estado empleando el valor de $M= 0.34 \text{ año}^{-1}$ de Cruz *et al.* (1981) en los modelos de análisis de población estructurados por edad desarrollados, como único valor, tanto anualmente como por edades (de León *et al.*, 1991 b, Puga *et al.* 1991, 1992, 1993 y 1996). Este valor se encuentra por debajo del promedio aquí estimado.

La serie de M y su variabilidad interanual pueden contribuir a tener una mejor aproximación de este parámetro poblacional para la especie. Su tendencia está íntimamente relacionada con el comportamiento del coeficiente de crecimiento donde es una consecuencia de la forma de las ecuaciones empíricas utilizadas. Como en otras poblaciones marinas, son muy difíciles de obtener buenos estimados de mortalidad natural, sin embargo el rango en que varían los estimados anuales de M hallados están incluidos dentro del patrón consistente de $0.3\text{-}0.4 \text{ año}^{-1}$ reportado por Arce y de León (2001) por diversos métodos para la especie en el Atlántico Centro Occidental.

El patrón reproductor por otra parte, igualmente mostró alta variabilidad interanual y aunque la serie de la actividad reproductiva es menos extensa, es interesante señalar que las anomalías positivas encontradas en el IAR anual durante el período 1990-1997 coinciden con la máxima producción de huevos encontrada por Puga *et al.* (2005), lo cual podría estar indicando una adaptación de la especie en su período reproductivo, para compensar el marcado decrecimiento en el reclutamiento que se observa desde 1988, hecho que se ha mostrado a través de diferentes indicadores del reclutamiento (Puga, 2005) y a su vez, muestra procesos compensatorios de la población. Este hecho, asociado con los

cambios de la talla de primera madurez, habla de una alta plasticidad reproductiva de la especie, como fue definida por Charnov *et al.* (2001), lo que por si sólo asegura un éxito de sobrevivencia importante para la langosta en Cuba y habla de una especie con alta resiliencia a las presiones externas (Pollock, 1993).

No obstante, el patrón estacional del *IAR* variable desde 1983 hasta el presente, parece responder a cambios en la *TSM* media mensual del principal periodo reproductivo. La tendencia al aumento o disminución de las temperaturas en los meses de máxima reproducción pudiera estar generando una reducción o alargamiento del período reproductivo, de acuerdo a las condiciones ambientales prevalecientes en el área. Esto concuerda con lo reportado por Lipcius (1985), quien planteó que la existencia de una potencial respuesta de las langostas espinosas adultas ante agentes externos de presión a la población, donde se presenta una interrelación entre el crecimiento y la reproducción: en primer lugar se le asigna toda la energía metabólica a la generación de descendencia y posteriormente ocurre el proceso de muda como expresión del crecimiento, lo que fue mostrado por Aiken (1980) y Chittleborough (1975), desde el punto de vista fisiológico se conoce que de acuerdo con cada especie existe un rango de temperaturas específico para el mejor desarrollo de cada proceso. Bajo este precepto, la conducta exhibida por la *TSM* en el Golfo de Batabanó, con tendencia al incremento, durante el periodo 1983-2002, parece estar favoreciendo a que el proceso de muda se adelante, cuando comienzan a reportarse temperaturas de 28° C.

El incremento en la escala temporal de L_{∞} en *P. argus* se refleja también en los valores anuales de la LC_{50} que se han obtenido. Las relaciones inversas que este parámetro está mostrando con la abundancia de la población en número y con el reclutamiento,

indican una fuerte densidad-dependencia en su comportamiento. Los cambios que se manifiestan a partir de 1991 en LC_{50} de madurez y el IAR , están exponiendo una estrategia de la población para compensar la declinación de su tamaño en número y del reclutamiento, esto le permitiría según Pollock (1993) un incremento en la producción de huevos y tiene una influencia esencial para mantener un nivel de reclutamiento. Similar comportamiento de este parámetro fue observado por Chittleborough (1979) en la población de *P. longipes cygnus* de Australia occidental. También fue observado para *Jasus lanandi*, en Sur Africa por Byers y Goosen (1987) la cual incrementó su LC_{50} al disminuir la abundancia de la población y existir mas alimento disponible.

Entre los patrones descubiertos por Beverton y Holt (1959) se encuentra la proporcionalidad directa entre el largo asintótico y la talla de primera madurez de las especies, donde el cociente entre ambos varía en un rango de 0.4 a 0.8 (Charnov, 1993), el cual se cumple también en el presente caso donde la relación $LC_{50} \text{ madurez} / L_{\infty}$ varía entre 0.44 y 0.55, valores que responden a la característica de organismo considerado como macrocrustáceo de longevidad intermedia (20 años) (Charles, 2001).

No se pudieron establecer relaciones consistentes de la TSM media anual como factor ambiental incidiendo sobre el comportamiento de la LC_{50} de madurez, quizás por la naturaleza de las series de que se dispone de TSM , la cual puede no estar mostrando en toda su magnitud la variabilidad interanual o bien puede haber sido ocasionado por la falta de información sobre hembras ovígeras por talla en el período 1996-1999, años en los cuales se reportan la temperaturas más altas de TSM para el área en cuestión.

Los cambios observados en los parámetros poblacionales en Cuba, pudieran estar reflejando una situación semejante para toda el área de distribución de la especie, teniendo

en cuenta su amplia dispersión larval, lo que le confiere su carácter de recurso pancaribeño (Cruz 2000, Cochrane y Chakalall 2001). Por otra parte, las altas tasas de explotación (sobrepasando el 50%) reportadas para Cuba en la década de los 1980's y en algunos años de los 1990's (Puga *et al.* 2005), se han comportado de forma semejante para las área de pesca de Quintana Roo, México (Sosa-Cordero *et al.* 2001; Ramírez *et al.* 2005), los cayos de Florida (Muller *et al.* 2000), Jamaica (Grant 2001) y la plataforma del Caribe de Nicaragua-Honduras (Ehrhardt 1994).

De igual forma también se ha estado manifestando el reclutamiento, la disminución de un 35% en el reclutamiento de la langosta desde 1988 ocurrida en el Golfo de Batabanó, (Puga 2005) también se ha manifestado en un 50% en Brasil (Ehrhardt y Sobreira-Rocha 2003) y en Florida (Muller *et al.* 2000). Estos mismos autores también reportan que se mantienen bajos los niveles de reclutamientos a pesar de haberse reducido la tasa de explotación desde mediados de los años 1990's.

Es obvio que también deben estar incidiendo otros procesos océano-atmósfera, no tratados con profundidad en la actualidad, que pueden estar apuntando a variaciones en la escala temporal desde la interanual a la decadal y multidecadal, los que potencian eventos extremos como los huracanes en la región. Existen evidencias (Dhuthit *et al.* 2005) de que estos eventos han experimentado un aumento en su frecuencia e intensidad en el área, con un promedio de 0.08 huracanes/año durante el período 1963-1987 han pasado a ser 0.53 huracanes/año desde 1988 al 2004.

Otros procesos pudieran también ser partícipes en estos cambios, como es el represamiento de ríos de forma intensa hasta 1990 como una necesidad socio-económica (Piñeiro 2005), lo que generaría la disminución en el aporte de nutrientes a la plataforma

cubana (Baisre 2000b), esto pudiera causar según Caddy y Defeo (2003) una disminución de la productividad en los recursos pesqueros costeros como los crustáceos y moluscos.

Los resultados presentados pudieran indicar, que la especie ante diferentes situaciones de explotación pesquera, tamaño de la población e intensidad del reclutamiento, se está comportando con una estrategia periódica en su ciclo de vida al enfrentar diferentes procesos denso dependientes ante condiciones ambientales también variables. De acuerdo a Winemiller (1992) los peces, artrópodos, moluscos y plantas son estrategias periódicos en su ciclo de vida, sobre todo aquellos de sistemas marinos tropicales caracterizados por una heterogeneidad espacial de gran escala, (como las zonas de convergencia, giros, etc) o estar sujetos a grandes eventos climáticos como las tormentas tropicales o los eventos ENOS. De aquí que Rose *et al.* (2001) señalan que las especies con estrategia periódica, adecuan sus tasas de crecimiento, mortalidad y talla de primera madurez, en función de incrementar esta última, lo suficiente para garantizar un mayor potencial reproductor y mejorar la supervivencia de adultos, durante períodos de condiciones no óptimas.

El estudio sobre estos ajustes o adaptaciones que toman los parámetros poblacionales del ciclo de vida de las especies en la escala temporal, han estado fundamentalmente tratados en poblaciones, donde hay una larga tradición pesquera en las regiones templadas y frías. Basado en monitoreos biológicos y pesqueros de más de 60 años de la población de lenguado del Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*), Clark *et al.* (1999) muestra como actúan factores denso- dependientes producidos por la explotación pesquera que se combinan con variaciones cíclicas de temperatura en el Pacífico Norte, las que provocan un comportamiento, de carácter decadal, en los parámetros de crecimiento y de talla de primera madurez. Para el bacalao (*Gadus morhua*) del Atlántico Norte, Brander

(1995), le otorga el papel primordial en las variaciones de los parámetros poblacionales, a los cambios climáticos de baja frecuencia, mientras que Hutchings (1999) considera al factor pesca como inductor de la variabilidad en ellos, llegando inclusive a provocar respuestas genotípicas en la población.

Los resultados que se obtuvieron en este estudio sobre la langosta espinosa del Caribe, constituyen los primeros análisis que se efectúan, en la escala temporal, para una especie del Atlántico tropical. Esto ha sido posible gracias a un regular y consistente monitoreo de información biológica y pesquera a lo largo de cuatro décadas en Cuba, requisito indispensable para detectar los efectos que, tanto la intensidad de la actividad pesquera como el ambiente, pudieran estar forzando a cambios en los parámetros poblacionales (Gulland y Rosemberg 1992).

La práctica tradicional en los modelos predictivos que habitualmente ha sido empleada en *P. argus* (Muller *et al.* 2000, Ehrhart y Sobreira 2003, Puga *et al.* 2005) incorporan los parámetros de crecimiento y la mortalidad natural como promedios, son los llamados modelos estacionarios. La incorporación de la variabilidad de estos parámetros en esos modelos constituye un reto para reducir la incertidumbre y el riesgo en las estimaciones de biomasa y por tanto en las decisiones de manejo. De aquí se desprende también, la importancia de establecer estudios sistemáticos sobre las peculiaridades del ciclo de vida, lo que constituye una vía para conocer los cambios en la población (Rose 2005).

En particular en la langosta espinosa del Caribe explotada en aguas cubanas, donde se ha reconocido como una de las mejor manejadas en el Atlántico centro Occidental Cochrane y Chakalall (2001), gracias al régimen de control e inspección pesquera y el

sistema de toma de decisiones de manejo establecidas, será necesario en el corto plazo ajustar en un nivel superior la talla mínima legal. Ésta durante muchos años se mantuvo en 69 mm de LC, bien por debajo de la talla de primera madurez y desde el pasado año se ha comenzado un proceso paulatino al incremento de ésta hasta alcanzar los 78 mm de LC, sin embargo, a la luz de los resultados actuales será necesario acelerar este proceso y que la medida regulatoria en realidad responda a la variabilidad que están manifestando los procesos del ciclo de vida de la especie.

Beverton y Holt (1959) fueron los pioneros en proporcionar evidencias claras de la fuerte correlación interespecífica de los parámetros poblacionales al relacionar el patrón de crecimiento, la estrategia reproductiva y la mortalidad natural entre las especies marinas. Estas relaciones fueron posteriormente denominadas por Charnov (1993) como las invariantes de Beverton y Holt, las que han servido como herramientas prácticas para caracterizar hasta el momento, la dinámica y el curso de vida de una población poco estudiada. Esto implicaba un comportamiento estático e inmutable en el ciclo de vida de las especies en el tiempo ecológico (Shuter y Abrams 2005). Sin embargo, posteriormente, Charnov *et al.* (2001) y Beverton *et al.* (2004) advirtieron de la importancia de estudiar y comprender la flexibilidad que puede presentar el ciclo de vida de las especies en una escala temporal relativamente corta, ante factores capaces de forzar a cambios evolutivos en los stocks.

7. CONCLUSIONES.

La variabilidad en los parámetros poblacionales observada en el ciclo de vida de la langosta espinosa del Caribe en aguas de Cuba, en la escala temporal, constituye un ejemplo más en la literatura actual de la adaptabilidad de las poblaciones a la intensa explotación pesquera y los efectos ambientales.

Se demuestra una variabilidad temporal del crecimiento en la escala interanual a la decadal en los años analizados. Sus relaciones con factores denso dependientes (B media anual) y denso independientes (TSM media anual) indican un funcionamiento de los parámetros de crecimiento dentro de rangos óptimos.

Las anomalías positivas encontradas en el IAR anual durante el período 1990-1997 podrían indicar una adaptación de la especie en su proceso reproductivo, para compensar el marcado decrecimiento en el reclutamiento.

La tendencia al incremento en la talla media de la población y de la longitud asintótica, se ve también reflejada en incrementos en la talla de primera madurez en las hembras, sobre todo a partir de 1991.

Los cambios observados en la talla de primera madurez presentan un ajuste significativo con el esfuerzo pesquero, el tamaño de la población y el reclutamiento, lo que está llevando a respuestas denso dependientes adaptativas en el ciclo de vida de la población para compensar la declinación de la abundancia y del reclutamiento.

De igual manera la mortalidad natural está respondiendo a las variaciones en el crecimiento y los valores obtenidos anualmente, sobre todo en los últimos años, son

superiores al que ha sido utilizado como valor habitual en los análisis poblacionales del recurso.

Ante la variabilidad observada en los parámetros poblacionales sería deseable, que sobre todo, se reevaluara la talla mínima legal de la especie en el corto plazo en Cuba, teniendo en cuenta el incremento observado en la talla de primera madurez en los años recientes y la diferencia sustancial que existe entre ambos valores.

Desafortunadamente en otras áreas de distribución de este recurso pesquero no existe una serie de datos biológicos tan amplia, pero su importancia económica amerita el estudio sistemático de los parámetros poblacionales, por lo que en términos de un adecuado manejo pesquero, todos los países del área deberían basar también sus decisiones en monitoreos biológicos sistemáticos para detectar estos tipos de cambios adaptativos que puedan presentarse ante la variabilidad del ambiente y la presión de pesca.

REFERENCIAS

- Alfonso, I., Frías, M.P., Baisre, J.A., Campos, A. 1991. Distribución y abundancia de larvas de la langosta *Panulirus argus* en aguas alrededor de Cuba. *Rev. Inv. Mar.* 12(1-3), 5-19.
- Aiken, D.E. 1980. Molting and growth. (p. 91-147). In Cobb, J.S., Phillips, B.F (eds.) *The biology and management of lobsters, Vol. I Physiology and Behavior*. Academic Press, New York
- Aiken, D.E. y Waddy, S.L. 1976. Controlling growth and reproduction in the American lobster. *Proc. Ann. Meet.-World Maric. Soc.* 7: 415-430.
- Aiken, D.E. y Waddy, S.L. 1980. Reproductive Biology (p. 215-276) In Cobb, J.S., Phillips, B.F (eds.) *The biology and management of lobsters, Vol. I Physiology and Behavior*. Academic Press, New York.
- Arce, A.M. 1990. Estimación del crecimiento de langosta *Panulirus argus* con metodologías convencionales y a través de funciones de singularidad. Tesis de Maestría en Ciencias. CINVESTAV, Unidad Mérida, 94 p.
- Arce, A.M., de León, M.E. 2001. Biology, (p. 17-25). In: Medley P., Venema S. (eds.). Report on the FAO/DANIDA/ CFRAMP/WECAFC regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619.
- Báez, M., Díaz, E.; Brito R.; Cruz R. 1991. Edad y crecimiento de la langosta en la plataforma suroccidental de Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3): 193-201.
- Baisre, J.A. 1976. Distribución de las larvas de *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* (Crustáceo, Decapoda) en aguas alrededor de Cuba. *Rev. Inv. Inst. Nac. Pesca* 2(3) 211-297.
- Baisre, J.A. 2000a. The Cuban spiny lobster fishery. In: Phillips, B.F., Cobb, J.S., Kittaka, J. (Eds.), *Spiny Lobsters Fisheries and Culture*. Fishing News Books, London, pp. 135-154.
- Baisre, J.A. 2000b. Chronicles of Cuban marine fisheries (1935-1995). Trend analysis and fisheries potential. *FAO Fish. Tech. Pap.* 394, 1-26.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. II* Vol. 19. 533 p.

- Beverton, R.J.H., Holt, S.J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of the fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. *CIBA Foundation Colloquia in Ageing*, 54:142-177.
- Beverton, R.J.H., Hysten, A., Ostvedt, O.J., Alvsvaag, J., Iles, T.C. 2004. Growth, maturation and longevity of maturation cohorts of Norwegian spring-spawning herring. *ICES J. Mar. Sci.*, 61(2): 165-175.
- Boehlert, G. 1997. Changing oceans and changing fisheries: An introduction to the workshop (p. 1-6.) In Boehlert, G.; Schumacher, J.D. Changing oceans and changing fisheries: environmental data for fisheries research and management. Proceedings of a workshop held 16-18 July 1996.
- Brander, K. M. 1995. The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) *ICES J. mar. Sci.* 52:1-10.
- Briedman, L., Friedman, J.H. 1985. Estimating optimal transformation for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Ass.* 80(391): 580-619.
- Briones-Fourzán, P., Lozano-Alvarez, E. 2003. Factors affecting growth of the spiny lobsters *Panulirus gracilis* and *Panulirus inflatus* in Guerrero, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 51 (1): 165-174.
- Buesa, R. 1972. La langosta espinosa *Panulirus argus*: su pesca y biología en aguas cubanas. INP/CIP, Cuba. *Reun. Balance de Trab.* 3(1): 29-78.
- Byers, C.J., Goosen, P.C. 1987. Variations in fecundity and size at sexual maturity of female rock lobster *Jasus lalandii* in the Beguela ecosystem. *S. Af. J. Mar. Sci.*, 5, 513–521.
- Caddy, J.F. 1984. An alternative to equilibrium theory for fishery management. *FAO Fish. Rep.* 289(2), 173-214
- Caddy, J.F., Defeo, O. 2003. Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. *FAO Fish. Tech. Pap.* 448, 1–159.
- Caputi, N., Chubb, C.C., Brown, R.S. 1995. Relationships between spawning stock, environment, recruitment and fishing effort for the western rock lobster, *Panulirus cygnus*, fishery in Western Australia. *Crustaceana*, 68(2), 213-226.
- Caputi, N., Chubb, C.C., Pearce, A. 2001. Environmental effects on recruitment on the western rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Mar. Freshwater Res.* 52, 1167-1174.
- Carton, J.A., Cao, X.H., Giese, B.S., da Silva, D.A. 1996. Decadal and interannual SST variability in the tropical Atlantic Ocean. *J. Physical Oceanography* 26, 1162-1175.

- Castaño, O., Cadima, E. 1993. Biología y evaluación de las langostas espinosas. Simposium sobre evaluación y manejo de las pesquerías de crustáceos en Nicaragua. Managua, Diciembre 1993. Centro de Investigación de Recursos Hidrobiológicos (CIRH)/NORAD: 53 p.
- Charles, A.C. 2001. *Sustainable Fishery system*. Blackwell Science Fish and Aquatic Series 5. pp. 370.
- Charnov, E.L. 1993. *Life history invariants*. Oxford University Press, Oxford.
- Charnov, E.L., Turner, T.F., Winemiller, K.O. 2001. Reproductive constrains and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 98: 9460-9464.
- Chittleborough, R.G. 1975. Environmental factors affecting growth and survival of juvenile Western rock lobster. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 26, 177-196.
- Chittleborough, R.G. 1979. Natural regulation of the population of *Panulirus longiceps cyggnus* George and response to fishing pressure. *Rapp. P. -V Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 175. 24-32.
- Clark, W.G., Hare S.R., Parma, A.M., Sullivan P.J., Trumble, R.J. 1999. Decadal changes in halibut growth and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 (2): 242-252.
- Cochrane, K.L.; Chakalall, B. 2001. The spiny lobster fishery in the WECAFC region – an approach to responsible fisheries management. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1623-1632.
- Criales, M.M. y Lee, N.T. 1995 Larval distribution and transport of penaeid shrimps during the presence of the Tortugas Gyre in May-June 1991. *Fish Bull.* 93: 471-482.
- Cruz, R. 2000. Variabilidad del reclutamiento y pronóstico a la pesquería de langosta (*Panulirus argus* Latreille, 1804) en Cuba. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Centro de Investigaciones Marinas. Universidad de la Habana, Mayo 1999.
- Cruz, R. 2002. Manual de métodos de muestreo para la evaluación de poblaciones de langosta espinosa. *FAO Fish. Tech. Pap.* 399, 43 pp.
- Cruz, R., Coyula, R., Ramírez, A.T., 1981. Crecimiento y mortalidad de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) en la plataforma suroccidental de Cuba. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 6(4), 89-119.
- Cruz, R., de León, M.E. 1991. Dinámica reproductiva de la langosta (*Panulirus argus*) en el archipiélago cubano. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 234-245.

- Cruz, R., de León, M.E., Díaz, E., Brito, R., Puga, R. 1991. Reclutamiento de puerulos de langosta (*Panulirus argus*) a la plataforma cubana. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 66-75.
- Cruz, R., de León, M.E., Puga, R. 1995. Prediction of commercial catches of the spiny lobster *Panulirus argus* in the Gulf of Batabanó, Cuba. *Crustaceana* 68(2), 238-244.
- Cruz, R., Luckhurst, B., Muller, R. 2001. Review of larval recruitment patterns and variability in spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619: 26-32.
- Cury, P., Roy C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:670-680.
- Cury, P., Roy C., Mendelssohn, R., Bakun, A., Husby, D.M., Parrish, R.H. 1995. Moderate is better: exploring nonlinear climatic effect on Californian anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Mar. Aquat. Sci.* 127: 417-424.
- de León, M.E., Cruz, R., Díaz, E., Brito, R., Puga R., del Castillo, J. 1991a. Distribución y estacionalidad de juveniles de *Panulirus argus* en la plataforma cubana. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 117-124.
- de León, M.E., Cruz, R., Puga, R. 1995. Actualización de la edad y el crecimiento de la langosta espinosa *Panulirus argus*. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 19(2), 3-8.
- de León, M.E., Puga, R., Baisre, J. 2001. National report on the lobster fisheries in Cuba. (p. 197-203) In Medley P., Venema S. (eds.). Report on the FAO/DANIDA/CFRAMP/WECAFC regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619.
- de León, M.E., Puga, R., Cruz, R. 1991b. Panorama de la pesquería de langosta en Cuba durante 1989. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 16(3-4), 21-29.
- de León, M.E., Puga, R., Cruz, R. 1993. Estimación de los parámetros de crecimiento de *Panulirus argus* en el Golfo de Batabanó, Cuba. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 18 (1): 9-12.
- de León, M.E., Puga, R., Cruz, R. 1997. Situación de la estructura poblacional de la langosta (*Panulirus argus*) en la década del 90 en aguas cubanas. Trabajo presentado en III Taller Binacional México-Cuba sobre Pesquerías de Langosta. Octubre 1997, Mazatlán, México.
- Dhuthit, R., Puga, R., Piñeiro, R., Cobas, S., de León, M.E. 2005. Relación de los huracanes con las capturas de langosta espinosa en el Golfo de Batabanó. Trabajo presentado en el evento PESCA2005. Marzo 2005, La Habana, Cuba.

- Ehrhardt, N.M. 1994. The lobster fishery of the Caribbean coast of Central America. Pp. 133-144. In Phillips, B.F., Cobb, J.S., Kittaka, J. (Eds.). *Spiny lobster management*. Oxford, Fishing News Books, 550 p.
- Ehrhardt, N.M. 2001. Regional Review.(pp.12-16) In Medley P., Venema S. (eds.). Report on the FAO/DANIDA/ CFRAMP/WECAFC regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619
- Ehrhardt, N.M., Sobreira-Rocha, C.A., 2003. An assessment of the Brazilian spiny lobster, *P. argus*, fishery. *FAO Fish. Rep.* 715, 68-74.
- FAO (Food and Agricultural Organization) 1997. Review of the State of World Fishery Resources: Marine Fisheries. *FAO Fish. Circ.* 920
- FAO (Food and Agricultural Organization) 2004. *Yearbook of Statistics. Capture 2002*. Vol. 94/1
- Gallo, J., Rojas, M., Correa, F. 1997. Aspectos sobre la biología y pesquerías de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) en la República de Colombia. Workshop on the spiny lobster in the WECAFC area. Belize City, Belize, May 1997.
- García, C., Hernández, B., Baisre, J.A., Cruz, R., 1991. Factores climáticos en las pesquerías cubanas de langosta (*Panulirus argus*): su relación con las migraciones masivas. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 131-139.
- García, S., Newton, C.H. 1994 Responsible fisheries: An Overview of FAO policy developments (1945-1994). *Mar. Poll. Bull.* 29: 528-536.
- Gayanilo, F.C., Sparre, P., Pauly, D. 1996. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT). *FAO Computerized Information Series (Fisheries)* No. 8.
- González-Cano, J.M.; Sobreira-Rocha, C.A. 1995. Problems on the estimation of growth parameters for the spiny lobster *Panulirus argus* in the Caribbean and Northeast Brazil. In Sakagawa, G.T. Assessment methodologies and management. *Proceedings of the First World Fisheries Congress*, vol. 5: 147-159.
- Gulland, J.A., Rosenberg, A.A. 1992. Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. *FAO Fish.Tech.Pap.*323, p. 114
- Grant, S. 2001. National report of Jamaica (p.216-226). In P. Medley & S. Venema (Eds.). Report on the FAO/DANIDA/ CFRAMP/WECAFC regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619
- Hancock, D.A. 1980. Management. In Cobb, J.S., Phillips, B.F (eds.) *The biology and management of lobsters, Vol. II Ecology and Management*. Academic Press, New York.

- Haughton, M.O., King, D.P.F. 1990. Population biology of the spiny lobster (*Panulirus argus*) in Jamaica. *Proc. Gulf Carib. Fish.Inst.* 41: 528-542.
- Herrnkind, W.F., Kanciruk, J. 1978. Mass migration of spiny lobster, *Panulirus argus*, (Crustacea: Palinuridae): Synopsis and Orientation. In: Schmidt, S.K., Keeton, W.T. (Eds.), *Animal migration, navigation and homing*. New York, pp. 430-439.
- Hoffman, E.E., Powell, T.M. 1998. Environmental variability effects on marine fisheries: four case histories. *Ecological Applications* 8 (1): 523-532.
- Holthius, L. B. 1991 Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. *FAO Fish. Synopsis* No. 125, Vol. 13. 292p.
- Hutchings, J.A. 1999 Influence of growth and survival costs of reproduction on Atlantic cod, *Gadus morhua*, population growth rate. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1612-1623.
- Ivo C.T.C. 1996. Biología, pesca e dinâmica populacional das langostas *Panulirus argus* (Latreille) e *P. laevicauda* (Latreille) (Crustacea: Palinuridae), capturadas ao longo da plataforma continental do Brasil, entre os estados Amapá e Espírito Santo. Tese de Doutorado, Depart. de Hidrobiología, Universidade Federal de São Carlos, xiii: 277 p.
- Ivo, C.T.C., Pereira, J.A. 1996. Crescimento e idade das lagostas *Panulirus argus* (Latreille) e *Panulirus laevicauda* (Latreille), no norte e nordeste do Brasil. *Arq. Cien. Mar.* 30(1-2): 33-39.
- Jensen, A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants results from optimal trade-off of reproduction and survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 820-822.
- Jensen, A.L. 1997. Origin of the relation between K and L_{inf} and synthesis of relations among life history parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 987-989.
- Lipcius, R.N. 1985. Size-dependent reproduction and molting in spiny lobsters and other long-lived decapods. In: Wenner, A. (Eds.), *Crustacean Issues*. Vol. 3. Factors in adult growth. Balkema:Rotterdam, pp. 129-148.
- López-Martínez, J. 2000. Dinámica de la pesquería de camarón café (*Penaeus californiensis*) en el litoral sonorensé y su relación con algunos parámetros océano-atmosféricos. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México. 160 p.
- López-Martínez, J., Arreguin-Sánchez, F., Hernández-Vázquez, S., García-Juárez, A. R., Valenzuela-Quiñones, W. 2003. Interannual variation of growth of the brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* and its relation to temperature. *Fish. Res.* 61: 95-105.

- Lyons, W.G., Barber, D.G., Foster, S.M., Kennedy, F.S., Milano, G.R. 1981. The spiny lobster, *Panulirus argus*, in the middle and upper Florida Keys: Population structure, seasonal dynamics and reproduction. *Fla. Mar. Res. Publ.* 38:1-38
- McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.J., Neill, W.H. (Eds). 1984. *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press, N. Y. 574.
- Medley, P.A.H., Ninnes, C.H. 1997. A recruitment index and population model for spiny lobster (*Panulirus argus*) using catch and effort data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1414-1421.
- Muller, R.G., Sharp, W.C., Matthews, T.R., Bertelsen, R., Hunt, J.H. 2000. The 2000 update of the stock assessment for spiny lobster, *Panulirus argus*, in the Florida Keys. <http://www.floridamarine.org/publications/>
- Munro, J.L. 1974. The biology, ecology, exploitation and management of Caribbean reef fishes. Crustaceans (spiny lobsters and crabs). *Res. Rep. Zool. Dept. Univ. West Indies* 3 (6): 1-57.
- Olsen, E.M., Heino, M., Lilly, G.R., Morgan, M.J., Brattey, J., Ernande, B., Dieckmann, U. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428: 932-935.
- Páez, J., Revilla, N., 1991. Relación entre la captura por unidad de área de la langosta (*Panulirus argus*) y los diferentes biotopos en el Golfo de Batabanó, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 12(1-3), 269-279.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Jour. CIEM* 39(3): 175-192.
- Pauly, D. 1984. Length-converted catch curves. A powerful tool for fisheries research in the tropics. *ICLARM Fishbyte*, 2(1): 17-19.
- Pauly, D., Arreguín-Sánchez, F. 1995. Improving Shepherd's length composition analysis (SLCA) Method for growth parameter estimations. *NAGA ICLARM Q.* 18(4), 31-33.
- Pauly, D., David, N. 1981. ELEFAN I. a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length frequency data. *Meeresforsch.* 28(4), 205-211.
- Pauly, D., Munro, G. R. 1984. Once more in the comparison of growth in fish and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 2 (1): 21.
- Phillips, B.F., Pearce, A.F., Litchfield, R. 1991. The Leeuwin Current and larval recruitment to the rock (spiny) lobster fishery off Western Australia. *J. Royal Soc. West.Aust.* 74: 93-100

- Piñeiro, R., 2004. Bases para el manejo integrado del recurso langosta (*Panulirus argus*) en la zona costera sur de Pinar del Río. Tesis presentada en opción al grado académico de Maestro en Ciencias en Manejo Integrado de Zonas Costeras. Centro de Investigaciones Pesqueras, Cuba. 65 pp.
- Pollock, D.E. 1991. Spiny lobsters at Tristan da Cunha, South Atlantic: inter-island variations in growth and population structure. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10: 1-12.
- Pollock, D.E. 1993 Recruitment overfishing and resilience in spiny lobster populations. *ICES Journal of Marine Science*, 50: 9-14.
- Pollock, D.E., Cockcroft, A.C., Goosen, P.C. 1997. A note of reduced rock lobster growth and related environmental anomalies in the southern Benguela, 1988-1995. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 18: 287-293.
- Pollock, D.E., Cockcroft, A.C., Groeneveld, J. C., Schoeman, D.S. 2000. The Commercial fisheries for *Jasus* and *Palinurus* species in the south-east Atlantic and south-west Indian Oceans. (p. 105–120). In Phillips, B. F., Kittaka, J. (eds.). *Spiny lobsters: fisheries and culture*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Polovina, J.J., Mitchum, G.T., Graham, N.E., Graig, M.P., DeMartini, E.E., Flint, E.N. 1994. Physical and biological consequences of a climate event in the central North Pacific. *Fisheries Oceanography*. 3: 15-21.
- Prager, M. H., Saila, S. B., Recksiek, C.W. 1989. FISHPARM: a microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science, second edition. Old Dominion University, *Oceanography Technical Report*, 87-10.
- Puga, R. 2005. Modelación bioeconómica y análisis de riesgo de la pesquería de langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Golfo de Batabanó, Cuba. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México. 92 p.
- Puga, R., de León, M.E., 2003a. Report of the scientific meeting of the second workshop on the management of the lobster fisheries in the WECAF area. In: Report of the Second Workshop on the Management of Caribbean Spiny Lobster Fisheries in the WECAF Area. *FAO Fish. Rep.* 715, 197-200.
- Puga, R., de León, M.E., 2003b. La pesquería de la langosta en Cuba. In: Report of the Second Workshop on the Management of Caribbean Spiny Lobster Fisheries in the WECAF Area. *FAO Fish. Rep.* 715, 85-91.
- Puga, R., de León, M.E., Cruz, R., 1991. Evaluación de la Pesquería de langosta espinosa *Panulirus argus* en Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 12 (1-3), 286-294.

- Puga, R., de León, M.E., Cruz, R., 1992. Evolución de la pesquería de langosta en Cuba hasta 1990. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 17(2), 50-55.
- Puga, R., de León, M.E., Cruz, R., 1993. Estacionalidad de la mortalidad por pesca asociada con las técnicas de captura de langosta en el Golfo de Batabanó, Cuba. *En: González, J., Cruz, R. (Eds.), Memorias del Taller Binacional México-Cuba. La utilización de refugios artificiales en las pesquerías de langosta: sus implicaciones en la dinámica y manejo del recurso. Mayo 17-21, Isla Mujeres, Q. Roo, México. SEPESCA-Instituto Nacional de la Pesca, México. pp. 38-46.*
- Puga, R., León, M.E. de, Cruz, R., 1995. Estado de explotación y estructura poblacional de la langosta espinosa *Panulirus argus* en Cuba. *Rev. Cub. Invest. Pesq.* 19(2), 41-49.
- Puga, R., de León, M.E., Cruz, R., 1996. Catchability of the main fishing methods in the Cuban fishery of the spiny lobster *Panulirus argus*, Latreille, 1804, and implications for management (Decapoda, Palinuridae). *Crustaceana* 69(4), 703-718.
- Puga, R., de León, M.E., González-Yáñez, A.A., Baisre, J.A. 2003. Aplicación de un modelo dinámico de biomasa en la evaluación bioeconómica de la pesquería de langosta en Cuba. *Rev. Cub. Invest. Pesq.* 23(1), 35-43.
- Puga, R., Hernández-Vázquez S., López-Martínez J., de León M.E. 2005. Bioeconomic modelling and risk assessment of the Cuban fishery for spiny lobster *Panulirus argus*. *Fish. Res.*, 75,149-163.
- Ramírez-Estévez, A., Hernández, A., Aguilar, C., Coba, M.T. 2005. Aplicación de un modelo de capturas por edades (CAGEAN) para evaluar la población pescable de langosta (*Panulirus argus*) en los caladeros de Isla Mujeres, Quintana Roó, México. Trabajo presentado en XI Foro Científico y Taller sobre Investigación, Evaluación y Manejo de Langostas Espinosas. Julio 2005, La Paz, B.C.S., México.
- Reynolds, R.W., Rayner, T.M., Stokes, D.C., Wang, W. 2002. An improved *in situ* and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate*, 16: 1609-1625.
- Ríos, G.V., Monroy, C. 2005. Evaluación de la población de langosta *Panulirus argus* en la costa de Yucatán. Trabajo presentado en XI Foro Científico y Taller sobre Investigación, Evaluación y Manejo de Langostas Espinosas. Julio 2005, La Paz, B.C.S., México.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Rose, K.A. 2005. Lack of relationship between simulated fish population responses and their life history traits: inadequate models, incorrect analysis, or site-specific factors? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 886-902.

- Rose, K.A., Cowan, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R. 2001. Compensatory dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish Fish.* 2: 293-327.
- Shepherd, J.G. 1987. A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data, pp.113-119. *In* D. Pauly & G.R. Morgan. (eds.) Length-based methods in fisheries research. *ICLARM Conference Proceedings*, 13, 468 pp.
- Shuter, B.J., Abrams, P.A. 2005. Introducing the symposium "Building on Beverton's legacy: life history variation and fisheries management". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 725-729.
- Smith, P.J. 1996. La diversidad genética de los recursos pesqueros marinos: posibles repercusiones de la pesca. *FAO Doc. Tec. Pes.* 344, 59p.
- Sosa-Cordero, E., Ríos-Lara, V., Arce, AM., Cabrera, M. 2001. La pesquería de langosta en México (Yucatán y Quintana Roo). (p.227-237) *In* Medley, P., Venema S. (eds.). Report on the FAO/DANIDA/ CFRAMP/WECAFC regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *FAO Fish. Rep.* 619
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Tavares, M. 2002. Lobsters. (pp. 294-325) *In* Carpenter, K.E. (Ed.) *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. Vol. 1, FAO Species Identification guide for fishery purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Spec. Publ. No. 5, FAO Roma; 600 p.
- Warner, E.E., Combs, C.L., Gregory, D.R. 1977. Biological studies if the spiny lobster *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in South Florida. *Proc. Gulf Caibb. Fish. Inst.* 29: 166-183.
- Winemiller, K.O.1992. Life history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos*, 62: 318-327.
- Winemiller, K.O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 62 (4): 872-885.
- Xie, S.P., Carton, J.A. 2004. Tropical Atlantic variability. Patterns, mechanisms, and impacts. (pp. 121-142) *In* Wang, C. Xie, S.P., Carton, J.A. *Earth Climate: The ocean-atmosphere interaction*. Geophysical Monograph, 147. AGU, Washington DC.

Yeung, C., Jones, D.L., Criales, M.M., Jackson, T.L., Richards, W.J., 2001. Influence of costal eddies and counter-currents on the influx of spiny lobster, *Panulirus argus*, postlarvae into Florida Bay. *Mar. Freshwater Res.* 52, 1217–1232.