

Temperatura preferida y consumo de oxígeno circadiano de la langosta roja,  
*Panulirus interruptus* (Randall, 1842)

Temperature preference and circadian oxygen consumption of the red spiny lobster,  
*Panulirus interruptus* (Randall, 1842)

Eugenio Díaz-Iglesias<sup>1\*</sup>  
Fernando Díaz-Herrera<sup>2</sup>  
Ana Denisse Re-Araujo<sup>2</sup>  
Marysabel Báez-Hidalgo<sup>3</sup>  
Miriam López-Zenteno<sup>4</sup>  
Gustavo Valdés-Sánchez<sup>1</sup>  
Ana K. López-Murillo<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Acuicultura  
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada  
Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada  
Ensenada, CP 22860, Baja California, México  
\* E-mail: ediaz@cicese.mx

<sup>2</sup> Departamento de Biotecnología Marina  
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada  
Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada  
Ensenada, CP 22860, Baja California, México

<sup>3</sup> Centro de Investigaciones Marinas  
Universidad de La Habana, Cuba

<sup>4</sup> Facultad de Ciencias Marinas  
Universidad Autónoma de Baja California  
Apdo. postal 453  
Ensenada, CP 22800, Baja California, México

<sup>5</sup> Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias  
Universidad de Guadalajara  
Zapopan, Jalisco

*Recibido en septiembre de 2003; aceptado en octubre de 2003*

## Resumen

El preferéndum térmico de la langosta roja *Panulirus interruptus*, medido durante un ciclo de 24 h, se caracterizó por dos temperaturas preferidas, una durante la fase de iluminación con una mediana de  $13.3 \pm 0.33^\circ\text{C}$  y otra durante la fase de oscuridad de  $15.5 \pm 0.54^\circ\text{C}$ . Ambas temperaturas preferidas por la langosta fueron significativamente diferentes ( $P < 0.001$ ). El consumo de oxígeno de los organismos tuvo una expresión bimodal, en el día tuvo una tasa con una mediana de  $22.5 \text{ mg O}_2 \text{ kg bh}^{-1} \text{ h}^{-1}$  y en la noche de  $29.4 \text{ mg O}_2 \text{ kg bh}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . La tasa respiratoria de las langostas durante las fases de luz y oscuridad fueron significativamente diferentes ( $P < 0.0024$ ). El metabolismo respiratorio fue más alto durante la tarde y noche debido a los movimientos nómádicos y búsqueda de alimento que realizan las langostas en su hábitat natural.

*Palabras clave:* temperatura preferida, consumo de oxígeno, investigación experimental, langosta roja, *Panulirus interruptus*.

## Abstract

The temperature preference of the red spiny lobster, *Panulirus interruptus*, measured during a 24-h cycle, was characterized by two selected temperatures, one during the light phase (median =  $13.3 \pm 0.33^\circ\text{C}$ ) and another during the dark phase

(median =  $15.5 \pm 0.54^{\circ}\text{C}$ ). Both temperatures preferred by the lobsters were significantly different ( $P < 0.001$ ). The oxygen consumption of the organisms had a bimodal expression, with a median rate of  $22.5 \text{ mg O}_2 \text{ kg wb}^{-1} \text{ h}^{-1}$  during the day and of  $29.4 \text{ mg O}_2 \text{ kg wb}^{-1} \text{ h}^{-1}$  during the night. The respiratory rate of the lobsters during the light and dark phases was significantly different ( $P < 0.0024$ ). The respiratory metabolism was higher during the afternoon and night due to the nomadic movements and food searching activity that the lobsters carry out in their natural habitat.

*Key words:* temperature preferences, oxygen consumption, experimental research, red spiny lobster, *Panulirus interruptus*.

## Introducción

La langosta *Panulirus interruptus* (Randall, 1848) es de los recursos pesqueros más importantes de México, ocupando uno de los primeros lugares de explotación pesquera entre los crustáceos (Díaz-Arredondo y Guzmán del Proo, 1995). La distribución geográfica de esta especie se extiende desde San Luis Obispo, California, EUA, hasta las proximidades de Todos Santos, Baja California Sur, México (Ayala y Chávez, 1985).

De 1989 a 1999 el total de la captura nacional de langosta espinosa fluctuó alrededor de 2219 toneladas métricas de peso vivo (Anónimo, 2000). En 1999 *P. interruptus*, en el Pacífico, y *P. argus*, en el Caribe, en conjunto aportaron 93.6% del total de la captura de langosta espinosa en México, mientras que *P. inflatus* y *P. gracilis*, en el Mar de Cortés, representaron el resto de la producción. La producción de *P. interruptus* ha alcanzado el 61% del total nacional (Anónimo, 2000). El manejo de la pesquería de langosta en Baja California ha sido sustentable, logrando una gran estabilidad, así como un mercado de divisas creciente. Por tal razón, la pesquería ha sido llevada a su límite superior de captura y, por ende, la única vía que se vislumbra para incrementar su producción es el maricultivo (Kittaka, 2000; Díaz-Iglesias *et al.*, 2002).

Para caracterizar una especie desde el punto de vista fisiológico es necesario conocer primero su preferencia térmica, dada la influencia preponderante de la temperatura en el metabolismo y el crecimiento (Díaz y Bückle, 1993). Los organismos acuáticos han desarrollado respuestas adaptativas a las variaciones de los factores ambientales que les permiten desempeñarse fisiológicamente de manera normal fuera de los límites óptimos de dichos factores. El comportamiento termorregulador es la capacidad que tienen los organismos para preferir, evitar, tolerar y resistir un intervalo de temperatura. El preferendum térmico es una respuesta específica de una especie cuando es colocada en un gradiente de temperatura, está fijada genotípicamente, pero puede variar por la influencia de factores ambientales no térmicos (Fry, 1947; Reynolds y Casterlin, 1979a; Kerambrun, 1988).

La temperatura preferida representa el intervalo térmico en el cual los procesos que controlan la actividad de los organismos son efectivos y su eficiencia se incrementa y se optimiza (Prosser y Nelson, 1981; Kelsch y Neill, 1990). Kelsch y Neill (1990) y Kelsch (1996) han demostrado que los organismos acuáticos seleccionan temperaturas en proporción a la cantidad de energía metabólica disponible que puede ser canalizada para crecimiento, actividad, reproducción y otras funciones fisiológicas.

## Introduction

The lobster *Panulirus interruptus* (Randall) is one of the most important fishery resources of Mexico, occupying one of the first places of commercial exploitation among the crustaceans (Díaz-Arredondo and Guzmán del Proo, 1995). The geographical distribution of this species extends from San Luis Obispo, California, USA, to Todos Santos, Baja California Sur, Mexico (Ayala and Chávez, 1985).

From 1989 to 1999, the total national capture of spiny lobster fluctuated around 2219 metric tons of live weight (Anonymous, 2000). In 1999, *P. interruptus*, in the Pacific, and *P. argus*, in the Caribbean, comprised 93.6% of the total capture of spiny lobster in Mexico, while *P. inflatus* and *P. gracilis*, in the Sea of Cortés, represented the rest. The production of *P. interruptus* has reached 61% of the national total (Anonymous, 2000). The management of the lobster fishery in Baja California (Mexico) has been sustainable, granting great stability and a growing market of foreign currencies, taking it towards its highest capture limits, and consequently the only way to increase its production is mariculture (Kittaka, 2000; Díaz-Iglesias *et al.*, 2002).

To characterize a species from a physiological point of view it is first necessary to know its thermal preference, because of the preponderant influence of temperature on metabolism and growth (Díaz and Bückle, 1993). Aquatic organisms have developed adaptative responses to the variations of the environmental factors that allow them to act physiologically in a normal way outside of the optimal limits of these factors. The thermoregulatory behavior is the capacity of the organisms to prefer, avoid, tolerate and resist a range of temperature. The thermal *preferendum* is the specific response of a species when it is placed in a temperature gradient, which is fixed genotypically, but it can vary due to the influence of nonthermal environmental factors (Fry, 1947; Reynolds and Casterlin, 1979a; Kerambrun, 1988).

The preferred temperature represents the thermal range in which the processes that control the activity of the organisms are effective and their efficiency is increased and optimized (Prosser and Nelson, 1981; Kelsch and Neill, 1990). Kelsch and Neill (1990) and Kelsch (1996) have demonstrated that aquatic organisms select temperatures in proportion to the amount of available metabolic energy that can be channeled into growth, activity, reproduction and other physiological functions.

Few studies have been carried out on the thermoregulatory behavior of crustacean species in the marine environment. Among the most relevant are those on *Homarus americanus*

Se han realizado pocos trabajos acerca del comportamiento termorregulador de especies de crustáceos de ambientes marinos. Entre éstos destacan los realizados en *Homarus americanus* (Reynolds y Casterlin, 1979b; Crossin *et al.*, 1998; Jury y Watson, 2000), *Palaemonetes vulgaris* (Casterlin y Reynolds, 1979), *Panulirus argus* (Reynolds y Casterlin, 1979c), *Farfantepenaeus duorarum* (Reynolds y Casterlin, 1979d), *F. chinensis* (Miau y Tu, 1995) y *Penaeus monodon* (Chen y Chen, 1999).

En los crustáceos el crecimiento se da por un proceso de mudas sucesivas. En las filomas de *Panulirus japonicus* Matsuda y Yamakawa (1997) mencionan que el periodo de intermuda se incrementa y el incremento por muda disminuye al disminuir la temperatura de 26°C a 24°C, siendo 26°C la temperatura óptima para el crecimiento y la supervivencia. Sin embargo, el uso de la temperatura para acelerar el crecimiento se deberá hacer sólo si se conocen los límites zoogeográficos y de tolerancia de cada especie, ya que esta manipulación ambiental puede modificar la eficiencia de conversión alimentaria, acentuar la incidencia de enfermedades, así como reducir la producción animal (Booth y Kittaka, 2000).

La temperatura determina la velocidad del metabolismo energético o consumo de oxígeno en poiquiloterms (Prosser, 1993; Schmidt-Nielsen, 2001). El consumo de oxígeno ha sido usado como un indicador del estado fisiológico de los crustáceos ya que a través de su determinación se puede conocer la cantidad de energía disponible para la realización de trabajo biológico; también se ha utilizado para evaluar el metabolismo activo, de rutina y postalimentario, a fin de conocer los destinos de la energía ingerida a través del alimento cuando los organismos se exponen a diferentes condiciones ambientales (Villareal y Rivera, 1993; Rosas *et al.*, 2001). Para conocer el gasto metabólico en relación con diferentes condiciones ambientales en la langosta espinosa *P. interruptus*, Winget (1969) estudió su tasa de consumo de oxígeno por peso específico a diferentes temperaturas, el efecto de diferentes concentraciones de oxígeno y sus niveles de actividad.

El objetivo de este trabajo es conocer, en la langosta roja *P. interruptus*, la temperatura preferida en un ciclo diurno y nocturno, así como la medición de sus tasas metabólicas a la temperatura preferida, y las modificaciones circadianas del ritmo respiratorio correspondientes a los niveles de reposo y actividad durante las fases de luz y oscuridad.

## Materiales y métodos

Los juveniles de *P. interruptus* (Randall, 1840) fueron donados por la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Pescadores Nacionales de Abulón y fueron capturados en la Isla Cedros, Baja California, zona de pesca concesionada a esta empresa.

Los organismos fueron trasladados por vía aérea en hieleras de poliespuma, entre frondas de *Macrocystis pyrifera* y con humedad relativa cercana al valor de saturación. En el laboratorio, las langostas se colocaron primero en estanques de

(Reynolds and Casterlin, 1979b; Crossin *et al.*, 1998; Jury and Watson, 2000), *Palaemonetes vulgaris* (Casterlin and Reynolds, 1979), *Panulirus argus* (Reynolds and Casterlin, 1979c), *Farfantepenaeus duorarum* (Reynolds and Casterlin, 1979d), *F. chinensis* (Miau and Tu, 1995), and *Penaeus monodon* (Chen and Chen, 1999).

Growth in crustaceans is through a process of successive moultings. In the phyllosoma of *Panulirus japonicus*, Matsuda and Yamakawa (1997) mention that the inter-moulting period increases and the increment per moulting decreases when the temperature is lowered from 26°C to 24°C, the former being a good temperature for growth and survival. However, temperature may be used to accelerate growth if the zoogeographical limits and tolerance of each species are known, as this environmental manipulation can modify the efficiency of food conversion, accentuate the incidence of diseases and reduce animal production (Booth and Kittaka, 2000).

Temperature determines the speed of energy metabolism or oxygen consumption in poikilotherms (Prosser, 1993; Schmidt-Nielsen, 2001). Oxygen consumption has been used as an indicator of the physiological state of the crustaceans because through its determination one may know the amount of energy available for the performance of biological work. It has also been used to evaluate active, routine and post-feeding metabolism, in order to know the destinations of the energy ingested through the food when the organisms are exposed to different environmental conditions (Villareal and Rivera, 1993; Rosas *et al.*, 2001). Winget (1969) studied the rate of oxygen consumption per specific weight in the spiny lobster *P. interruptus* at different temperatures, the effect of different concentrations of oxygen and the activity level, in order to determine the metabolic expense in relation to different environmental conditions.

The objective of this work is to know the temperature preference during a day/night cycle in the red spiny lobster *P. interruptus*, and to measure the metabolic rate of the lobsters in the preferred temperature and the circadian modifications of the respiratory rhythm during the dark/light phases, corresponding to the levels of rest and activity.

## Materials and methods

Juveniles of *P. interruptus* were donated by the Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Pescadores Nacionales de Abulón and captured on Isla Cedros, Baja California, area conceded to this company for fishing.

The organisms were moved by plane in polystyrene ice boxes among fronds of *Macrocystis pyrifera* with relative humidity near the saturation value. In the laboratory, the lobsters were placed in 2000-L tanks with seawater recirculation and aeration. Later, they were moved to 500-L tanks containing artificial shelters, where they stayed at a temperature of 17 ± 1.5°C and a photoperiod of 12 h light and 12 h darkness for 30 days.

2000 L, con recirculación de agua de mar y aireación, y posteriormente se trasladaron a estanques de 500 L provistos con refugios artificiales donde se mantuvieron a una temperatura de  $17 \pm 1.5^\circ\text{C}$  y un fotoperíodo de 12 h de luz y 12 h de oscuridad durante 30 días.

La dieta se suministró *ad libitum* y consistió en trozos de filete de calamar (*Loligo* sp.) y mejillón entero (*Mytilus galloprovincialis*). Los animales fueron mantenidos sin alimentar durante 72 h antes de comenzar los experimentos (Conceição *et al.*, 1996). La longitud del cefalotórax de las langostas se midió con vernier y su biomasa húmeda con balanza digital de 0.001 g de precisión. Los datos medios y el sexo de los ejemplares utilizados en esta investigación se presentan en la tabla 1.

Para la determinación de la temperatura preferida se utilizó un gradiente horizontal diseñado para invertebrados (Díaz *et al.*, 2000), construido con un tubo de PVC de 0.20 m de diámetro y longitud total de 3.00 m, con un canal en la parte superior, dividido en 15 segmentos de 0.20 m de longitud cada uno. Cada segmento tuvo un sensor digital de temperatura de  $0.1^\circ\text{C}$  de precisión. El sistema de enfriamiento y calentamiento funciona por medio de un termostato Neslab (modelo HX 150) conectado en un extremo del tubo y un calentador de 1000 W colocado en el otro, para crear y mantener un gradiente térmico lineal con un intervalo de  $9^\circ\text{C}$  a  $26^\circ\text{C}$ .

Para evitar la estratificación de la columna de agua, de 9 cm, se mantuvo aireación constante utilizando 15 difusores de aire, uno para cada segmento. La tasa de recambio de agua de mar en el gradiente fue de 180 a 200 mL  $\text{min}^{-1}$ . A lo largo del gradiente se mantuvo una concentración de oxígeno disuelto de 7.0 mg  $\text{L}^{-1}$ , en promedio y una salinidad de 35‰. Para la determinación de la temperatura preferida en las langostas se realizaron siete repeticiones; en cada repetición se utilizó un grupo de cuatro organismos de aproximadamente el mismo tamaño y peso marcados de manera individual (Díaz *et al.*, 1994). Los ejemplares de langosta roja se introdujeron en el gradiente, en el segmento de temperatura similar a la del lugar de donde provenían. Las mediciones de la temperatura preferida se hicieron durante 24 h en las que se simuló un ciclo diurno de 12 h con una fase de transición de 30 min. La fase nocturna del ciclo se simuló utilizando lámparas fluorescentes rojas. Durante las fases diurna (fotofase) y nocturna (escotofase) del ciclo se registró la intensidad luminosa en cada segmento del gradiente con un irradiómetro (Biospherical Inc.). Durante la fotofase, la intensidad luminosa fue de 46.7 a 73.3  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y para la escotofase ésta fue de 1.7 a 5.0  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Cada hora, durante el ciclo de 24, se registró el número de organismos y su posición en el gradiente mediante un espejo orientado en un ángulo de  $45^\circ$ , y simultáneamente se midió la temperatura del agua en cada segmento.

La respuesta metabólica de las langostas se cuantificó mediante la determinación del consumo de oxígeno por peso específico respecto a la biomasa húmeda (bh) (Duncan y Klekowski, 1975). Para ello se utilizó una instalación respirométrica dinámica o abierta, similar a la descrita por Díaz

The diet was given *ad libitum* and consisted of pieces of squid fillets (*Loligo* sp.) and whole mussel (*Mytilus galloprovincialis*). The animals were maintained without feeding for 72 h before beginning the experiments (Conceição *et al.*, 1996). The cephalothorax length of the lobsters was measured with a vernier caliper and the wet biomass with a digital scale of 0.001 g precision. The data means and the sex of the specimens used in this research are presented in table 1.

For the determination of the preferred temperature, a horizontal gradient, designed for invertebrates, was used (Díaz *et al.*, 2000), built with a PVC tube of 0.20 m diameter and a total length of 3.00 m with a channel at the top, divided into 15 segments, each one 0.20 m long. Each segment had a temperature digital sensor of  $0.1^\circ\text{C}$  precision. The cooling and heating system works with a connection to a Neslab thermoregulator (Model HX 150) at the end of the tube and a heater of 1000 W placed at the other end, to form and maintain a linear thermal gradient with a range of  $9^\circ\text{C}$  to  $26^\circ\text{C}$ .

To avoid stratification of the 9-cm water column, constant aeration, using 15 diffusers of air, was maintained for each segment. The rate of seawater replacement in the gradient was 180–200 mL  $\text{min}^{-1}$ . The concentration of dissolved oxygen along the gradient was on average 7.0 mg  $\text{L}^{-1}$ . Salinity was 35‰. To determine the preferred temperature, seven repetitions were carried out, using a group of four individually-marked lobsters of approximately the same size and weight in each repetition (Díaz *et al.*, 1994). The specimens of *P. interruptus* were introduced into the gradient in the segment where the temperature was the same as the temperature from where they came. The measurements of the preferred temperature had a duration of 24 h, during which a 12-h day cycle was simulated with a phase of transition of 30 min. The night phase of the cycle was simulated using red fluorescent lamps. During the day (photophase) and night (scotophase) phases of the cycle the luminous intensity in each segment of the gradient was registered with an irradiance meter (Biospherical Inc.). The luminous intensity was 46.7–73.3  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  during the photophase and 1.7–5.0  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  during the scotophase. Every hour during the 24-h cycle, the number of organisms and their position in the gradient was registered using a mirror at an

**Tabla 1.** Datos biométricos de los ejemplares utilizados.

**Table 1.** Biometric data of the specimens used in the experiments.

Estimadores	Largo cefalotórax (mm)		Biomasa húmeda (g)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Media	60.22	61.59	221.95	221.49
Error típico	0.32	0.22	4.81	4.32
Desv. estándar	1.43	2.06	21.54	21.20
Mínimo	56.2	58.69	185.95	187.03
Máximo	62.2	66.42	264.84	260.65
<i>n</i>	20		24	

*et al.* (1989), en la que se recirculan 500 L de agua y que se caracteriza por mantener constante el flujo de agua mediante un presostato colocado en la parte superior del respirómetro. En el respirómetro se utilizaron 17 cámaras respirométricas de acrílico, de 3 L, con una forma cilindro-cónica, 3 orificios superiores que permiten la entrada y la salida del agua, y en cuya parte inferior se encuentra otro orificio para la recolecta de heces y alimento no consumido. En la unión cilindro-cónica de la cámara se encuentra una placa de acrílico con ranuras de 3 mm donde permanece el animal.

En el respirómetro se colocaron 16 organismos en cada cámara, de manera individual y en estadio de intermuda (Aiken, 1973), 12 h antes de iniciar las mediciones; como es usual en esta metodología, una cámara permaneció vacía como control. La concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro YSI (modelo 57) provisto de un sensor polarográfico. La salinidad fue controlada a 35‰ y la temperatura fue regulada por un sistema de enfriamiento que logró bajar la temperatura del respirómetro a  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , muy cerca del intervalo máximo de temperatura preferida de la especie.

El consumo de oxígeno fue registrado durante cada hora en un ciclo de 24 h, con un fotoperíodo de 12 h luz 12 h oscuridad. El cálculo del consumo de oxígeno se efectuó según la siguiente fórmula (Pora, 1968, citado por Martínez y Díaz, 1975):

$$\text{VO}_2 = \frac{(n_1 - n_2) \times f \times 60}{W}$$

donde  $\text{VO}_2$  es el oxígeno consumido por el animal en  $\text{mg O}_2 \text{ kg bh}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $n_1$  es el oxígeno disuelto en el agua que entra en  $\text{mg L}^{-1}$ ,  $n_2$  es el oxígeno disuelto en el agua que sale en  $\text{mg L}^{-1}$ ,  $f$  es el flujo del agua en  $\text{L min}^{-1}$ , y  $W$  es el peso del animal en kg de biomasa húmeda.

Los datos de la temperatura preferida y el consumo de oxígeno de las langostas en un ciclo de 24 h se representaron por medio de cajas en paralelo (Tukey, 1977). Los cálculos se hicieron con el programa Excel XP, mientras que la estadística descriptiva, las gráficas y las pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas se efectuaron con los paquetes estadísticos Statistica 5.5 y Sigma-Stat 2.0. La discriminación de los datos extremos, es decir aquellos que excedieron el valor de 2s, se realizó con el criterio de Chauvenet.

## Resultados

El intervalo de temperatura preferida para los ejemplares de la langosta roja *P. interruptus* tuvo una mediana de  $12.3^\circ\text{C}$  a  $16.6^\circ\text{C}$ . Se observó que durante la fotofase (luz) éstas prefirieron una temperatura de  $13.3^\circ\text{C}$ , mientras que el preferendum en la escotofase (oscuridad) fue de  $15.5^\circ\text{C}$  (tabla 2). El intervalo de transición interpreferenda fue de  $2.2^\circ\text{C}$  (fig. 1), en el cual las langostas se empezaron a desplazar de acuerdo con el fotoperíodo hacia temperaturas más altas. El análisis de

angle of  $45^\circ$  and the water temperature was measured in each segment.

The metabolic response of the lobsters was quantified by measuring oxygen consumption per specific weight relative to the wet biomass (wb) (Duncan and Klekowski, 1975). A dynamic or open respirometric installation was used, similar to the one described by Díaz *et al.* (1989), where 500 L of water are recirculated, which is able to maintain a constant flow of water by means of a presostat placed at the top of the respirometer. In the respirometer, 17 acrylic 3-L cameras were used, with a cylindro-conical shape and 3 top holes that allow the entrance and exit of the water. There is another hole below for the collection of feces and unconsumed food. In the cylindro-conical union of the camera there is an acrylic plate with 3-mm grooves where the animal remains.

In the respirometer, 16 organisms in inter-moult stage were individually placed in each camera (Aiken, 1973) 12 h before beginning the measurements; one camera remained empty and served as control, as is usual in this method. The concentration of dissolved oxygen was measured with a YSI oxymeter (model 57) equipped with a polarographic sensor. Salinity was controlled at 35‰ and temperature was regulated by a cooling system that was able to drop the temperature of the respirometer to  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , very near to the maximum range of the preferred temperature of the species.

Oxygen consumption was recorded every hour in a 24-h cycle, with a photoperiod of 12 h light and 12 h darkness, and calculated according to the following formula (Pora, 1968, cited in Martínez and Díaz, 1975):

$$\text{VO}_2 = \frac{(n_1 - n_2) \times f \times 60}{W}$$

where  $\text{VO}_2$  is the oxygen consumed by the animal in  $\text{mg O}_2 \text{ kg wb}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $n_1$  is the dissolved oxygen in the incoming water in  $\text{mg L}^{-1}$ ,  $n_2$  is the dissolved oxygen in the outflowing water in  $\text{mg L}^{-1}$ ,  $f$  is the flow rate of the water in  $\text{L min}^{-1}$ , and  $W$  is the weight of the animal in kg of wet biomass.

The data of the preferred temperature and consumption of oxygen by the lobsters in a 24-h cycle were represented by means of boxes in parallel (Tukey, 1977). The Excel XP program was used for the calculations, and the Statistica 5.5 and Sigma-Stat 2.0 packages were used for the descriptive statistics, the graphs and the parametric and nonparametric statistical tests. The discrimination of the extreme data, that is to say, those that exceeded the value of 2s, was carried out with Chauvenet's approach.

## Results

The specimens of the red spiny lobster, *P. interruptus*, had a preferred temperature range with a median of  $12.3$ – $16.6^\circ\text{C}$ . During the photophase (light) they preferred a temperature of  $13.3^\circ\text{C}$ , while the preferendum in the scotophase (darkness)

**Tabla 2.** Preferencia térmica de la langosta roja, *Panulirus interruptus*, expuestos a un fotoperiodo diurno y nocturno de iluminación. Los valores medianos están expresados en grados centígrados.

**Table 2.** Temperature preference of the red spiny lobster, *Panulirus interruptus*, exposed to a day (light) and night (darkness) photoperiod of illumination. The median values are expressed in degrees Celsius.

Estimadores	Luz	Oscuridad
Mediana	13.3	15.5
Intervalo de confianza 95%	0.33	0.54
Mínimo	10.7	10.4
Máximo	21.6	22.3
<i>n</i>	240	

Prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 16.4$ ; 1 gl;  $P < 0.001$

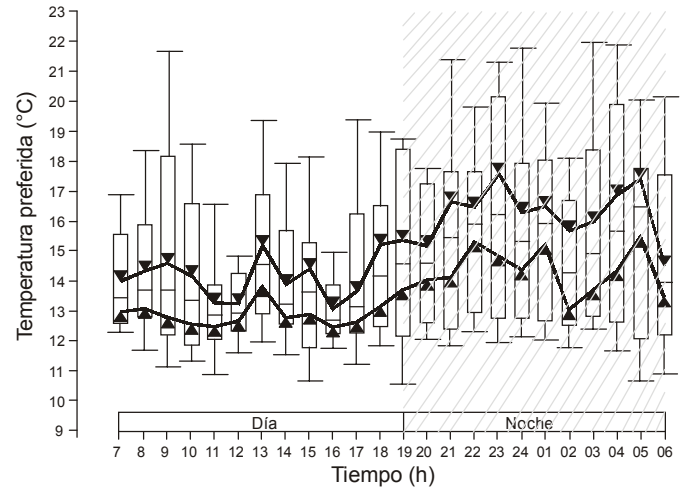
Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas ( $P < 0.001$ ) entre la temperatura preferida por los organismos durante el día y la noche.

La respuesta metabólica de los organismos se midió a la temperatura de  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , la más baja que se pudo lograr en el respirómetro debido al volumen de agua en recirculación (500 L). Esta respuesta, medida a través de la determinación del consumo de oxígeno, se resume en la tabla 3, en donde se detectó que la tasa metabólica de la langosta roja difirió significativamente ( $P = 0.0024$ ) entre la fase diurna y nocturna del ciclo, según el análisis de Kruskal-Wallis, observándose además un comportamiento oscilatorio bimodal. La primera moda se produjo alrededor de las 11:00 h, con un consumo de oxígeno con una mediana de  $39.2 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . La segunda moda se presentó entre las 24:00 y las 03:00 h, con un mediana de  $45.4 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (fig. 2).

## Discusión

La diferencia en las temperaturas preferidas diurna y nocturna determinada para *P. interruptus* en este trabajo fue similar a la obtenida en *Procambarus spiculifer* por Taylor (1984), quien reportó una temperatura preferida mínima en el día y máxima en la noche. Bückle-Ramírez *et al.* (1994) también describieron para *Procambarus clarkii* una preferencia térmica diurna de  $24.0^\circ\text{C}$  y de  $26.7^\circ\text{C}$  durante la noche, con un intervalo interpreferencia de  $3.3^\circ\text{C}$ . Este comportamiento de preferir temperaturas diferentes durante la fotofase y la escotofase ha sido descrito en otros vertebrados poiquilotermos, como *Amia calva* (Reynolds *et al.*, 1978), *Micropterus salmoides* y *M. dolomieu* (Reynolds y Casterlin, 1978), y *Oreochromis mossambicus* (Rosas *et al.*, 1986).

Las diferencias entre la preferencia de temperatura diurna y nocturna de esas especies pueden ser explicadas por medio de la hipótesis bioenergética propuesta por Brett (1971), que menciona que los organismos utilizan el comportamiento termorregulador al elegir temperaturas bajas en el día y altas en la noche para favorecer el balance metabólico diario y preservar



**Figura 1.** Preferencia térmica de la langosta roja, *Panulirus interruptus*, en un ciclo de 24 h, con fotoperiodo de 12 h luz:12 horas oscuridad. La zona delimitada por los triángulos representa el intervalo de confianza de la mediana al 95%; las barras muestran los límites de la distribución de los organismos al 50%.

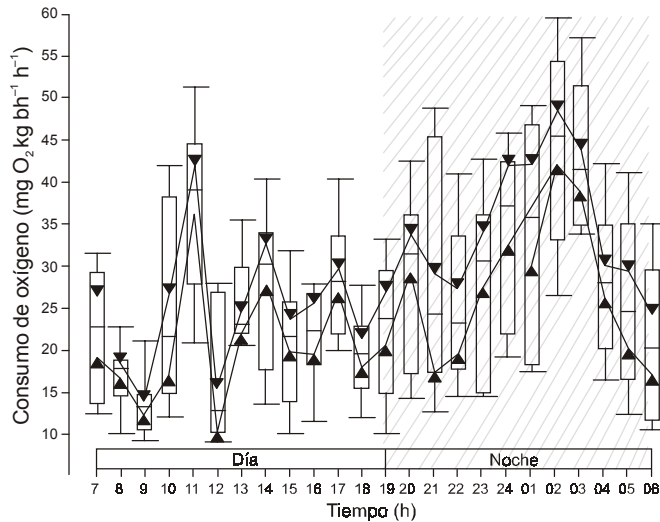
**Figure 1.** Temperature preference of the red spiny lobster, *Panulirus interruptus*, in a 24-h cycle, with a photoperiod of 12 h light and 12 h darkness. The area defined by the triangles represents the 95% confidence interval of the median; the bars show the limits of the distribution of the organisms at 50%.

was  $15.5^\circ\text{C}$  (table 2). The interval of inter-preference transition was  $2.2^\circ\text{C}$  (fig. 1), in which the lobsters began to move, according to the photoperiod, toward higher temperatures. The Kruskal-Wallis test indicated significant differences ( $P < 0.001$ ) between the temperature preferred by the organisms during the day and night.

The metabolic response of the organisms was measured at a temperature of  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , the lowest that could be achieved in the respirometer due to the volume of recirculated water (500 L). This response, measured through the determination of oxygen consumption, is summarized in table 3. The metabolic rate of the red spiny lobster differed significantly ( $P = 0.0024$ ) between the day and night phases of the cycle, according to the Kruskal-Wallis test. A bimodal oscillatory behavior was also observed; the first mode took place at around 11:00 h, with an oxygen consumption with a median of  $39.2 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , and the second mode was present between 24:00 and 03:00 h, with a median of  $45.4 \text{ mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (fig. 2).

## Discussion

The difference in the day and night preferred temperatures determined in this work for *P. interruptus* is similar to the one obtained for *Procambarus spiculifer* by Taylor (1984), who reported a minimum selected temperature during the day and a maximum at night. For *Procambarus clarkii*, Bückle-Ramírez *et al.* (1994) also described a thermal preference of  $24.0^\circ\text{C}$  during the day and of  $26.7^\circ\text{C}$  during the night, with an



**Figura 2.** Ritmo respiratorio ( $\text{mg O}_2 \text{ kgbw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) de la langosta roja, *Panulirus interruptus*, durante un ciclo de 24 h a la temperatura de  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , con fotoperiodo de 12 h luz:12 h oscuridad. La zona delimitada por los triángulos representa el intervalo de confianza de la mediana al 95%; las barras muestran los límites de la distribución de los organismos al 50%. **Figure 2.** Respiratory rhythm ( $\text{mg O}_2 \text{ kgbw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) of the red spiny lobster, *Panulirus interruptus*, during a 24-h cycle at a temperature of  $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ . The area defined by the triangles represents the 95% confidence interval of the median; the bars show the limits of the distribution of the organisms at 50%.

energía cuando el alimento es limitante en el hábitat. Esto les permite incrementar su eficiencia energética al reducir los costos metabólicos durante las horas en que los organismos no se alimentan. La langosta espinosa se caracteriza por realizar movimientos nomádicos durante la noche, mientras que durante el día presenta un comportamiento críptico (Buesa, 1970; Cruz *et al.*, 1986a, b; Herrnkind, 1980; Lipcius y Eggleston, 2000). Constatando esto, una migración probablemente de carácter trófico hacia aguas menos profundas durante la noche, expresa en su preferencia por temperaturas más altas en este lapso, posiblemente indicaría que esos organismos se alimentan durante el periodo de transición entre la escotofase y la fotofase.

Se conocen determinadas alteraciones fisiológicas causadas por efecto del alejamiento de la temperatura óptima. En el camarón café, *Penaeus aztecus*, se obtuvo una variación significativa ( $P < 0.05$ ) del punto isosmótico conforme aumentó la temperatura de  $20^\circ\text{C}$  a  $30^\circ\text{C}$  (Hernández y Díaz, 1995). En ejemplares de *P. interruptus* sometidos a temperaturas de  $7^\circ\text{C}$  y  $4^\circ\text{C}$  se ha demostrado que se produce una disminución de la hemocitemia, indicando esto una sobrecarga fisiológica (Gómez-Jiménez *et al.*, 2000).

En *Homarus americanus* se ha descrito una relación entre temperatura, crecimiento y reproducción (Crossin *et al.*, 1998). La temperatura preferida obtenida para *P. interruptus* en este trabajo es un buen indicador del ambiente térmico que esta especie necesita, y podrá usarse como un punto de referencia para la elaboración de una metodología de cultivo de la misma

**Tabla 3.** Consumo de oxígeno ( $\text{mg O}_2 \text{ kg bh}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) de la langosta roja, *Panulirus interruptus*, en las fases de luz y oscuridad a la temperatura preferida.

**Table 3.** Oxygen consumption ( $\text{mg O}_2 \text{ kg wb}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) of the red spiny lobster, *Panulirus interruptus*, in the light and dark phases at the preferred temperature.

Estimadores	$\text{VO}_2/\text{W-luz}$	$\text{VO}_2/\text{W-osc}$
Mediana	22.5	29.4
Intervalo de confianza 95%	2.61	4.12
Mínimo	9.7	10.2
Máximo	50.5	60.0
<i>n</i>	79	73

Prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 9.22$ ; 1 gl;  $P = 0.0024$

inter-preference interval of  $3.3^\circ\text{C}$ . This behavior of preferring different temperatures during the photophase and scotophase has been described in other vertebrate poikilotherms, such as *Amia calva* (Reynolds *et al.*, 1978), *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* (Reynolds and Casterlin, 1978), and *Oreochromis mossambicus* (Rosas *et al.*, 1986).

The difference between the day and night preferred temperatures of those species can be explained by means of the bioenergetic hypothesis proposed by Brett (1971), who suggests that the organisms use the thermoregulatory behavior when choosing low temperatures in the day and high at night, in order to favor the daily metabolic balance and to preserve energy when the food is restrictive in the habitat; this allows them to increase their energy efficiency, reducing the metabolic costs in hours when the organisms do not feed. The spiny lobster is characterized by nomadic movements during the night and a cryptic behavior during the day (Buesa, 1970; Cruz *et al.*, 1986a, b; Herrnkind, 1980; Lipcius and Eggleston, 2000). Verifying this, a migration, probably of trophic character, toward less deep waters during the night, which is expressed by their preference for higher temperatures at this time, would possibly indicate that those organisms feed during the period of transition between the scotophase and the photophase.

Estrangement from the optimal temperature is known to cause certain physiological alterations in the brown shrimp *Penaeus aztecus*, as shown by the significant variation of the isosmotic point ( $P < 0.05$ ) as the temperature increased from  $20^\circ\text{C}$  to  $30^\circ\text{C}$  (Hernández and Díaz, 1995). In specimens of *Panulirus interruptus* subjected to temperatures of  $7^\circ\text{C}$  and  $4^\circ\text{C}$ , a decrease in haemocytes takes place, indicating a physiological overload (Gómez-Jiménez *et al.*, 2000).

A relationship between temperature, growth and reproduction has been found for *Homarus americanus* (Crossin *et al.*, 1998). The preferred temperature obtained for *P. interruptus* in this paper is a good indicator of the thermal environment that this species needs, and it may be used as a reference point for the elaboration of a methodology for the cultivation of the species, starting from seeds captured in the natural

a partir de semillas capturadas en el medio natural. De acuerdo con Nichelmann (1983), en ese intervalo de temperaturas las langostas estarían expuestas a un estrés mínimo y, por tanto, sus funciones fisiológicas se optimizarían, lo que se reflejaría en un máximo crecimiento.

Además, se constató que el consumo de oxígeno de las langostas durante un ciclo de 24 h, a una temperatura cercana a la preferida ( $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ), produjo una respuesta metabólica rítmica bimodal con diferencias estadísticamente significativas; el consumo de oxígeno diurno tuvo una mediana de  $22.50 \pm 2.61 \text{ mg O}_2 \text{ kgbh}^{-1} \text{ h}^{-1}$  y el nocturno de  $29.40 \pm 4.12 \text{ mg O}_2 \text{ kgbh}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Por otra parte, los valores más altos del consumo se observan durante el transcurso de la noche, lo que coincide con la expresión del preferendum térmico (figs. 1, 2) y los hábitos de vida nocturnos de los palinúridos, y de esta especie en particular (Herrnkind, 1980).

Los valores del consumo de oxígeno obtenidos en este trabajo para *P. interruptus* se asemejan a lo consignado por Winget (1969) para la misma especie y temperatura, de 20 a 60  $\text{mg O}_2 \text{ kg bh}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , y se enmarcan en general dentro de los valores obtenidos para palinúridos por otros autores (Booth y Kittaka, 2000; Díaz-Iglesias *et al.*, 2002).

La expresión bimodal del ritmo biológico circadiano es común entre los decápodos; éste es un comportamiento de los organismos ligados a los sedimentos y a los cambios de marea en el cangrejo verde *Carcinus maenas* (Arudpragasam y Naylor 1964), la jaiba *Carcinus mediterraneus* (Díaz-Iglesias, 1975), y el camarón café *Penaeus aztecus* (Díaz *et al.*, 1989), entre otros, e indica el desarrollo de actividades específicas como, por ejemplo, la limpieza de las branquias durante el zenit, y la búsqueda y captura de alimentos durante la noche. En estas actividades el fotoperiodo juega un papel sincronizador. En el caso de esta especie de langosta, se desconoce con precisión las causas que originan este aumento del consumo de oxígeno al mediodía.

### Agradecimientos

Ante todo es menester reconocer que sin la colaboración de la Cooperativa Pescadores Nacionales de Abulón en cuanto a la donación de los ejemplares para esta investigación, así como las facilidades brindadas en sus instalaciones durante los viajes de colecta a Isla Cedros, este artículo no hubiera visto la luz. Se debe resaltar el apoyo de los oceanólogos Daniel Romero y José Guadalupe González, socios de esta cooperativa, en los viajes de captura a la zona de pesca. Así como a José M. Domínguez y Francisco Javier Ponce del Departamento de Dibujo del CICESE.

### Referencias

- Aiken, D.E. (1973). Proecdysis, setal development, and molt prediction in the American lobsters (*Homarus americanus*). J. Fish. Res. Board Can., 30: 1337–1344.
- Anónimo (2000). Anuario Estadístico de Pesca, 1999. SEMARNAP, México, DF, 255 pp.

environment. According to Nichelmann (1983), in that range of temperature the lobsters would be exposed to minimum stress and their physiological functions would therefore be optimized, which would be reflected in maximum growth.

Also, oxygen consumption by the lobsters during a 24-h cycle, at a temperature near the preferred one ( $16.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ), produced a rhythmic bimodal metabolic response with statistically significant differences. Oxygen consumption had a median of  $22.50 \pm 2.61 \text{ mg O}_2 \text{ kgwb}^{-1} \text{ h}^{-1}$  during the day and of  $29.40 \pm 4.12 \text{ mg O}_2 \text{ kgwb}^{-1} \text{ h}^{-1}$  during the night. The highest values occurred during the course of the night, which coincides with the expression of the thermal preferendum (figs. 1, 2), and with the nocturnal habits of the palinurids and of this species in particular (Herrnkind, 1980).

The values of oxygen consumption obtained in herein for *P. interruptus* resemble those consigned by Winget (1969) for the same species and temperature of 20–60  $\text{mg O}_2 \text{ kg wb}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , and are in general within the values obtained by other authors for palinurids (Booth and Kittaka, 2000; Díaz-Iglesias *et al.*, 2002).

The bimodal expression of the circadian biological rhythm is common among decapods. This is a behavior of organisms associated with sediments and tidal changes, such as the green crab *Carcinus maenas* (Arudpragasam and Naylor, 1964), the crab *C. mediterraneus* (Díaz-Iglesias, 1975), the brown shrimp *Penaeus aztecus* (Díaz *et al.*, 1989), among others; it indicates the development of specific activities, like the cleaning of the gills during the zenith and the search and capture of food at night, where the photoperiod plays a synchronizing role of these activities. In the case of the red spiny lobster, the causes that originate this increase in oxygen consumption at noon are not known.

### Acknowledgements

We are indebted to the Cooperativa Pescadores Nacionales de Abulón, without whose logistical support during the collection trips to Isla Cedros and donation of the specimens this work would not have been possible. Special thanks to Daniel Romero and José Guadalupe González, partners of this cooperative, for their assistance during the collections, and José M. Domínguez and Francisco Javier Ponce of the Drawing Department at CICESE.

English translation by the authors.

- 
- Arudpragasam, K.D and Naylor, E. (1964). Gill ventilation volumes, oxygen consumption and respiratory rhythms in *Carcinus maenas*. J. Exp. Biol., 41: 309–321.
- Ayala, M.Y. y Chávez, H. (1985). Notas sobre la colecta de larvas y juveniles de langosta roja, *Panulirus interruptus* (Randall), en la costa occidental de Baja California, México. Cienc. Mar., 11(2): 93–100.
- Booth, J.D. and Kittaka, J. (2000). Spiny lobsters growout. In: B.F. Phillips and J. Kittaka (eds.), Spiny Lobsters: Fisheries and



- Culture (2nd ed.). Fishing News Books, Blackwell Science, London, UK, pp. 556–585.
- Brett, J.R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Am. Zool.*, 11: 99–113.
- Bückle-Ramírez, L.F., Díaz-Herrera, F., Correa-Sandoval, F., Barón-Sevilla B. and Hernández-Rodríguez, M. (1994). Diel thermoregulation of the crawfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae). *J. Therm. Biol.*, 19: 419–422.
- Buesa Más, R.J. (1970). Migraciones de la langosta, *Panulirus argus*. *Mar y Pesca, Inst. Nac. Pesca, La Habana, Cuba*, 60: 22–27.
- Casterlin, M.E. and Reynolds, W.W. (1979). Behavioral thermoregulation in the grass shrimp *Palaemonetes vulgaris* Say. *Rev. Can. Biol.*, 38: 45–46.
- Chen, J.C. and Chen, J.N. (1999). Temperature preferendum of postlarval black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Mar. Freshwat. Res.*, 50: 67–70.
- Conceição, R.N., Díaz-Iglesias, E., Brito, R. y Báez-Hidalgo, M. (1996). Bioenergética de juveniles de la langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804). Efectos del ayuno prolongado. *Arq. Cienc. Mar. Fortaleza*, 30: 49–53.
- Crossin, G., Al-Ayoub, S.A., Jury, S.H., Howell, W.H. and Watson III, W.H. (1998). Behavioral thermoregulation in the American lobster *Homarus americanus*. *J. Exp. Biol.*, 201: 365–374.
- Cruz, R., Brito, R., Díaz-Iglesias, E. y Lalana R. (1986a). Ecología de la langosta (*Panulirus argus*) al SE de la Isla de la Juventud. I. Colonización de arrecifes artificiales. *Rev. Invest. Mar. Univ. La Habana, Cuba*, 7(3): 3–17.
- Cruz, R., Díaz-Iglesias, E., Brito, R. y Lalana R. (1986b). Ecología de la langosta *Panulirus argus* al SE de la Isla de la Juventud. II. Patrones de movimiento. *Rev. Invest. Mar. Univ. La Habana, Cuba*, 7(3): 19–35.
- Díaz, F. and Bückle L.F. (1993). Thermoregulatory behaviour of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Trop. Ecol.*, 34: 199–203.
- Díaz, F., Espina, S., Sánchez, A. y Díaz, E. (1989). Ritmo respiratorio y amplitud metabólica del camarón café *Peneus aztecus* (Tamiahua, México) con ablación de los pedunculos oculares. *Rev. Invest. Mar.*, 10(1): 27–38.
- Díaz, F., Espina, S. and Bückle, L.F. (1994). Thermal stress responses of *Procambarus clarkii*. *Riv. Ital. Acquacolt.*, 29: 149–154.
- Díaz, F., del Río-Portilla, M.A., Sierra, E., Aguilar, M. and Re-Araujo, A.D. (2000). Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens*. *J. Therm. Biol.*, 25: 257–261.
- Díaz-Arredondo, M.A. y Guzmán del Proo, S. (1995). Hábitos alimentarios de la langosta roja (*Panulirus interruptus*, Randall, 1840) en Bahía Tortugas, Baja California Sur. *Cienc. Mar.*, 21(4): 439–462.
- Díaz-Iglesias, E. (1975). Consumo de oxígeno y ritmo respiratorio del cangrejo *Carcinus mediterraneus*, del litoral rumano del Mar Negro. *Rev. Cienc., Univ. La Habana, Cuba, Ser. 8, No. 30*, 11 pp.
- Díaz-Iglesias, E., Báez-Hidalgo, M., Perera-Bravet, E. y Fraga-Castro, I. (2002). Respuesta metabólica de la alimentación natural y artificial en juveniles de la langosta espinosa, *Panulirus argus* (Latreille, 1804). *Hidrobiologica*, 12: 101–112.
- Duncan, A. and Klekowski, R.Z. (1975). Physiological approach to ecological energetics. In: W. Grodzinski, R.Z. Klekowski and A. Duncan (eds.), *Methods for Ecological Energetics*. Blackwell Sci., pp. 15–64.
- Fry, F.E. (1947). Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 55, Ontario Fish. Res. Lab. Publ.*, 68: 1–62.
- Gómez-Jiménez, S., Uglow, R.F. and Gollas-Galvan, T. (2000). The effects of cooling and emersion on total haemocyte count and phenoloxidase activity of the spiny lobster *Panulirus interruptus*. *Fish Shellfish Immunol.*, 10: 631–635.
- Hernández, M. y Díaz, F. (1995). Interacción de la temperatura y la salinidad sobre la excreción de amonio y osmorregulación en *Penaeus aztecus* (Crustacea: Penaeidae). *Caribb. J. Sci.*, 31: 284–288.
- Herrnkind, W.F. (1980). Spiny lobsters: Patterns of movement. Chap. 7. In: J.S. Cob and B.F. Phillips (eds.), *The Biology and Management of Lobsters*. Vol. I. Academy Press, New York.
- Jury, S.H. and Watson III, W.H. (2000). Thermosensitivity of the lobster *Homarus americanus*, as determined by cardiac assay. *Biol. Bull.*, 199: 257–264.
- Kelsch, S.W. (1996). Temperature selection and performance by bluegills: Evidence for selection in response to available power. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 125: 948–955.
- Kelsch, S.W. and Neill, W.H. (1990). Temperature preference versus acclimation in fishes: Selection for changing metabolic optima. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119: 601–610.
- Kerambrun, P. (1988). Adaptation a la temperature: Aspects physiologiques et genetiques. *Oceanis*, 14: 565–578.
- Kittaka, J. (2000). Culture of larval spiny lobsters. Chap. 28. In: B.F. Phillips and Kittaka J. (eds.), *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*. 2nd ed. Fishing News Books, Blackwell Sci., London, UK.
- Lipcius, R.N. and Eggleston, D.B. (2000). Ecology and fishery biology of spiny lobsters. Introduction. In: B.F. Phillips and J. Kittaka (eds.), *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*. 2nd ed. Fishing News Books, Blackwell Sci., London, UK.
- Martínez, A. y Díaz-Iglesias, E. (1975). Instalación respirométrica para el estudio de la acción de diversos agentes presentes en el agua de mar. *Centro Invest. Mar., Univ. La Habana, Cuba, Ciencias*, 8: 1–6.
- Matsuda, H. and Yamakawa T. (1997). Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) phyllosomas under laboratory conditions. *Mar. Freshwat. Res.*, 48: 791–796.
- Miao, S. and Tu, S. (1995). Modelling thermal effect on growth of Chinese shrimp *Penaeus chinensis* (Osbeck). *Ecol. Model.*, 80: 187–196.
- Nichelmann, M. (1983). Some characteristics of the biological optimum temperature. *J. Therm. Biol.*, 8: 69–71.
- Prosser, C.L. (1993). *Environmental and Metabolic Animal Physiology*. 4th ed. J. Wiley-Liss, New York.
- Prosser, C.L. and Nelson, D.O. (1981). The role of nervous system in temperature adaptation of poikilotherms. *Ann. Rev. Physiol.*, 43: 281–300.
- Reynolds, W.W. and Casterlin, M.E. (1978). Complementarity of thermoregulation rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu*. *Hydrobiologia*, 60: 89–91.
- Reynolds, W.W. and Casterlin, M.E. (1979a). Behavioral thermoregulation and the “final preferendum” paradigm. *Am. Zool.*, 19: 211–224.
- Reynolds, W.W. and Casterlin, M.E. (1979b). Behavioral thermoregulation and activity in *Homarus americanus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 64A: 25–28.
- Reynolds, W.W. and Casterlin, M.E. (1979c). Behavioral thermoregulation in the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille). *Hidrobiologica*, 67: 141–143.
- Reynolds, W.W. and Casterlin, M.E. (1979d). Thermoregulatory behavior of the pink shrimp *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Hydrobiologia*, 67: 179–182.

- Reynolds, W.W., Casterlin, M.E. and Millington, S.T. (1978). Circadian rhythm of preferred temperature in the bowfish *Amia calva*, a primitive holostean fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 60A: 107–109.
- Rosas, C., Latournerie, J., Sánchez, A. y Espina, S. (1986). Respuestas metabólicas de *Sarotherodon mossambicus* medidas experimentalmente en un gradiente térmico (Pisces: Cichlidae). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 13: 243–250.
- Rosas, C., Lopez, N., Mercado, P. and Martinez, E. (2001). Effect of salinity acclimation on oxygen consumption of juveniles of the white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *J. Crust. Biol.*, 21: 912–922.
- Schmidt-Nielsen, K. (2001). *Animal Physiology: Adaptation and environment*. 5th ed. Cambridge Univ. Press, New York.
- Taylor, R.C. (1984). Thermal preference and temporal distribution in three crayfish species. *Comp. Biochem. Physiol.*, 77A: 513–517.
- Tukey, J.W. (1977). *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley, Massachusetts.
- Villareal, H. and Rivera, R. (1993). Effects of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus californiensis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 106A: 103–107.
- Winget, R. (1969). Oxygen consumption and respiratory energetics in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). *Biol. Bull.*, 136: 301–312.