

# Tasa de depredación de *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) sobre moluscos gastrópodos en dos zonas pesqueras al sur de Cuba

Predation rate of *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) on gastropod mollusks in two fishing areas of southern Cuba

Diana Martínez-Coello<sup>1</sup>, Alexander Lopeztegui-Castillo<sup>1,2\*</sup> y Ulises Amador-Marrero<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones Pesqueras, Ministerio de la Industria Alimentaria, Calle 246, No. 503 entre 5ta. Avenida y Mar, Barlovento, Playa, C.P. 19100, La Habana, Cuba

<sup>2</sup>Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, C.P. 23096, La Paz, BCS, México

\*Autor corresponsal: [alopeztegui@yahoo.com](mailto:alopeztegui@yahoo.com)

**Abstract.** The meso-predator *Panulirus argus* has an impact on the populations of benthic mollusks that constitute its food. In the present study, composition of *P. argus* diet and predation pressure exerted on gastropods population from Santa Cruz del Sur (SCrso) and Gulf of Batabanó (GB) fishing regions, Cuba, were determined. Gastropod density and diversity were quantified by trawling, which based on the abundance of lobsters reported for each region, served to estimate the impact of predation on gastropod community. 250 lobsters were captured: 62 from SCrso in October 2012, 136 from GB in February 2014 and 52 from GB in July 2018. The void was similar in SCrso (38.7%) and GB (38.0%). Thirteen trophic categories were recorded, the most frequent: operculums (48.8%), crustacean remains (48.0%), shell remains (47.2%) and plant remains (35.0%), showing that the diet is mainly composed of mollusks and crustaceans. The frequency of occurrence of plant remains suggests non-accidental consumption. Seventeen species of mollusks were identified, being *Tegula fasciata*, *Phrontis antillarum*, *Aliger gigas*, *Turbo castanea* and *Chione cancellata* the most frequent. The most predated species were *T. fasciata* (3.36), *P. antillarum* (0.54) and *A. gigas* (0.45). Predation pressure was 0.92 gastropods lobster<sup>-1</sup> in SCrso and 3.31 gastropods lobster<sup>-1</sup> in GB, which according to the respective densities of lobsters (3,546 lobsters km<sup>-2</sup> and 3,837 lobsters km<sup>-2</sup>) and gastropods (3.76 ind. m<sup>-2</sup> and 1.45 ind. m<sup>-2</sup>), allowed estimating that lobsters consume 0.087% of the gastropod community in SCrso and 0.887% in GB. Evidence of cannibalism was also found.

**Key words:** Lobster, decapods, natural diet, feeding, mollusks, trophic spectrum

**Resumen.** La langosta espinosa *Panulirus argus* es un mesodepredador que tiene un impacto en las poblaciones de moluscos bentónicos que constituyen su alimento. En el presente estudio, se determinó la composición de la dieta de *P. argus* y la presión de depredación que ejerce sobre los gastrópodos de las regiones pesqueras Santa Cruz del Sur (SCrso) y golfo de Batabanó (GB), Cuba. Mediante arrastres se cuantificó la densidad y diversidad de gastrópodos, que, basado en la abundancia de langostas, sirvió para estimar el impacto de la depredación. Se capturaron 250 langostas: 62 en SCrso octubre 2012, 136 en el GB febrero 2014 y 52 en el GB julio 2018. La vacuidad fue similar en SCrso (38,7%) y en el GB (38,0%). Se registraron 13 categorías tróficas, las más frecuentes: opérculos (48,8%) y restos de crustáceos (48,0%), de conchas (47,2%) y vegetales (35,0%), demostrando que la dieta se compone principalmente de moluscos y crustáceos. La frecuencia de ocurrencia de vegetales sugiere consumo no accidental. Se identificaron 17 especies de moluscos, siendo *Tegula fasciata*, *Phrontis antillarum*, *Aliger gigas*, *Turbo castanea* y *Chione cancellata* las más frecuentes. La mayor tasa de depredación fue sobre las especies *T. fasciata* (3,36), *P. antillarum* (0,54) y *A. gigas* (0,45). La presión de depredación fue 0,92 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> en SCrso y 3,31 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> en el GB, lo que según las respectivas densidades de langostas (3.546 langostas km<sup>-2</sup> y 3.837 langostas km<sup>-2</sup>) y gastrópodos (3,76 ind. m<sup>-2</sup> y 1,45 ind. m<sup>-2</sup>), demostró que *P. argus* consume 0,087% de los gastrópodos en SCrso y 0,887% en el GB. Se encontraron además evidencias de canibalismo.

**Palabras clave:** Langosta, decápodos, dieta natural, alimentación, moluscos, espectro trófico

## INTRODUCCIÓN

La langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804), constituye un importante recurso pesquero en países tropicales y subtropicales. Es la única especie de langosta relevante para la industria pesquera en Cuba, donde su comercialización aporta aproximadamente el 75% de los

ingresos económicos del sector, aunque en los últimos años las capturas han disminuido progresivamente hasta un promedio cercano a las 4.000 t anuales (Baisre 2018). Esta disminución, también encontrada en México, Estados Unidos y otros países, tiene su origen en múltiples factores tanto dependientes como independientes de la pesquería (Buesa 2018).



Asimismo, investigaciones sobre la alimentación natural de *P. argus* han aportado información sobre su dinámica poblacional y han permitido establecer su conducta alimentaria nocturna, su función como mesodepredador omnívoro y su amplio espectro trófico (Phillips *et al.* 2013, Blamey *et al.* 2019, Briones-Fourzán *et al.* 2019). Entre los organismos que integran la dieta de las langostas, moluscos y crustáceos han sido descritos como grupos principales (Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán 1990, Herrera *et al.* 1991, Martínez-Coello *et al.* 2015). En Cuba, los moluscos constituyen el alimento fundamental de las langostas y entre éstos, los gastrópodos resultan las principales presas, especialmente en el seibadal, biotopo más frecuente en las áreas de pesca (Espinosa *et al.* 1990, Herrera *et al.* 1994, Martínez-Coello *et al.* 2015).

La relevancia ecológica de los gastrópodos no sólo depende de su grupo trófico (herbívoros, detritófagos, omnívoros y carnívoros), que deriva de su función como integrantes de la trama trófica, sino que además proveen refugio y sustrato para cangrejos ermitaños, gusanos, algas incrustantes y otros organismos que colonizan las conchas y también sirven de alimento a las langostas (Alcolado 1990, Alcaraz *et al.* 2020). Usualmente, los gastrópodos presentan alto valor nutritivo (Díaz-Iglesias *et al.* 2001), algunas especies, como el caracol rosado (cobo) *Aliger gigas* (Linnaeus, 1758), poseen incluso importancia comercial (Herrera *et al.* 1994).

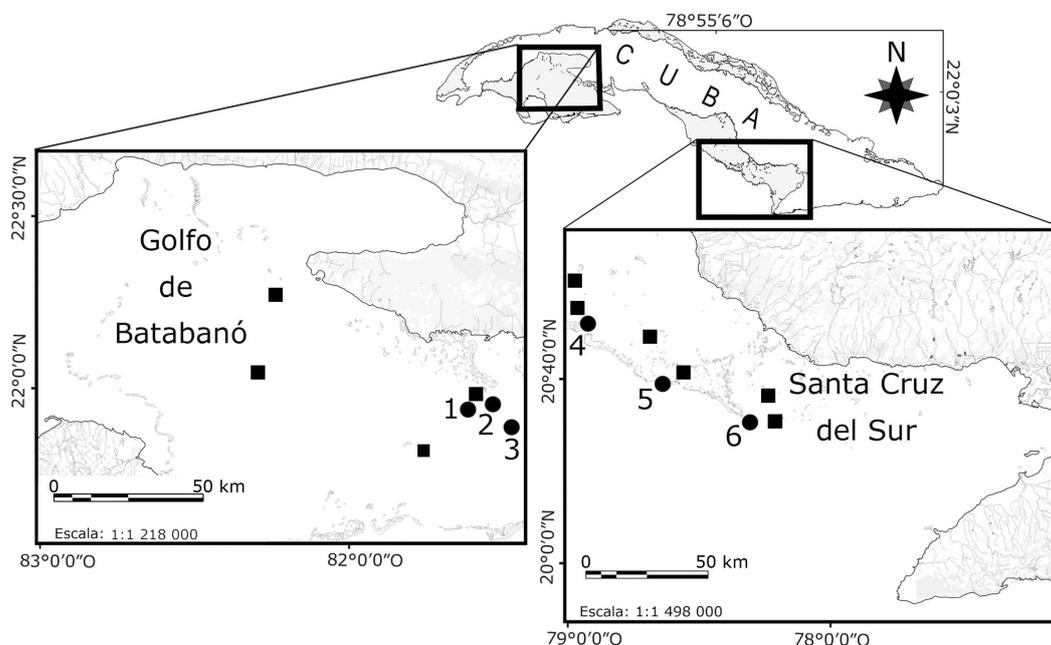
Particularmente en el golfo de Batabanó, principal región pesquera de Cuba, se han descrito variaciones en las condiciones hidrológicas, tales como aumento de temperatura, salinidad y turbidez (Betanzos-Vega *et al.* 2019), y deterioro en los pastos marinos (Cerdeira-Estrada *et al.* 2008) y en las

comunidades bentónicas que constituyen alimento para las langostas (Lopeztegui-Castillo & Martínez-Coello 2020), lo que afecta tanto a predadores y presas como a la interacción entre éstos (Thompson *et al.* 2007, Kintzing & Butler 2014, Hempson *et al.* 2017). Los estudios sobre estos aspectos pueden aportar evidencias para inferir el impacto de las langostas, como mesodepredadores, en las poblaciones de moluscos bentónicos de las áreas de pesca. En este contexto, el objetivo de este trabajo fue identificar los organismos que conforman la dieta natural de *P. argus*, cuantificar la importancia de éstos y determinar la presión de depredación que ejerce esta langosta sobre las especies de gastrópodos del hábitat natural.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ZONAS DE MUESTREO

El muestreo se realizó en dos regiones pesqueras de Cuba: Santa Cruz del Sur (plataforma suroriental) y golfo de Batabanó (plataforma suroccidental) (Fig. 1). El golfo de Batabanó (GB) posee un área aproximada de 20.850 km<sup>2</sup>, aunque la langosta es extraída por pesca en el 94% de esta área, presenta fondos mayormente fangosos o areno-fangosos y praderas constituidas fundamentalmente por *Thalassia testudinum* (KD Koenig, 1805), de mediana y baja densidad (Cruz *et al.* 1990, Cerdeira-Estrada *et al.* 2008). En esta región, se capturaron 136 langostas en 2014 (muestreo GB14) y 52 en 2018 (muestreo GB18), en tres subzonas de pesca: 1, 2 y 3; pertenecientes a la zona Diego Pérez, en el borde este del golfo.



**Figura 1. Localización de las zonas y subzonas de estudio. Círculos: sitios de colecta de langostas para análisis de contenido estomacal; Cuadros: sitios de arrastres de bentos (organismos  $\geq 4$  mm) para estimación de densidad y diversidad de gastrópodos / Location of study areas and subzones. Circles: lobster collection sites for stomach content analysis; Squares: benthic crawl sites (organisms  $\geq 4$  mm) for estimation of gastropod density and diversity**

La plataforma suroriental posee una extensión de 18.800 km<sup>2</sup>, aunque sólo en el 30% se practica la pesca de la langosta. Los fondos son areno-fangosos, cubiertos de vegetación conformada principalmente por *T. testudinum* de densidad media o baja (Cruz *et al.* 1990). La extracción de 62 langostas en la zona de Santa Cruz del Sur (SCrso), se realizó en tres subzonas del borde exterior de la plataforma: subzona 4, conocida como Caballones y de la que se extrajeron 21 langostas, subzona 5, conocida como Peralta y de la que se extrajeron 21 langostas, y subzona 6, conocida como Ancón de Levisa y de la que se extrajeron 20 langostas.

#### COLECTA DE LANGOSTAS Y EXTRACCIÓN DE ESTÓMAGOS

Las langostas se capturaron entre las 6:00 y 8:00 h. En SCrso se muestreó en octubre 2012, en el GB se muestreó en febrero 2014 y julio 2018. A cada animal se le midió el largo del cefalotórax (LC) con un vernier de 1 mm de precisión. Se incluyeron en el muestreo sólo los ejemplares comerciales (mayores de 76 mm LC, medida establecida como talla mínima legal de pesca).

Para la extracción de los estómagos, se realizaron tres cortes longitudinales en el cefalotórax (dos laterales y uno medio dorsal). Se extrajo el estómago, ubicado en posición delantera justo encima de la boca, después de cortar el esófago. Posteriormente se anudaron con hilo quirúrgico los extremos (bucal e intestinal) para evitar la pérdida del contenido. Los estómagos extraídos se colocaron en recipientes sólidos de plástico y se fijaron con formol al 10%. En el laboratorio se practicó la disección de los mismos con la utilización de pinzas y tijeras. Mediante observación bajo el estereoscopio, los restos de alimentos encontrados fueron agrupados en categorías tróficas generales y en el caso de los moluscos, fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible (Redfern 2013, Mikkelsen & Bieler 2017).

#### DETERMINACIÓN DE LA RIQUEZA DE ESPECIES Y DENSIDAD DE GASTRÓPODOS

La densidad de gastrópodos se determinó a partir de muestreos de bentos, realizados con una rastra de 56 x 25 cm<sup>2</sup> de área efectiva, con una red acoplada de 4 mm de luz de malla para la colecta del material. Los sitios de muestreo se ubicaron próximos a los sitios donde se capturaron las langostas, y en cada uno de ellos se realizaron tres arrastres (réplicas) a velocidad promedio de dos nudos por un tiempo de 40 s, para un área arrastrada de 21 m<sup>2</sup> por arrastre. En SCrso se situaron seis sitios, muestreados en octubre 2012. En el GB se situaron cuatro sitios que se muestrearon en febrero 2014 y julio 2018.

Cada muestra de bentos fue lavada en un tamiz de 4 mm de luz de malla. Los gastrópodos vivos fueron recolectados y almacenados en bolsas plásticas con formaldehído neutralizado al 4%. En el laboratorio fueron cuantificados e identificados hasta el nivel taxonómico de especie basados en bibliografía especializada (Redfern 2013, Mikkelsen &

Bieler 2017), bases de datos internacionales (WoRMS 2021) y el criterio de expertos. La abundancia de gastrópodos se estandarizó a individuos por metro cuadrado (ind. m<sup>-2</sup>).

#### ABUNDANCIA DE LANGOSTAS

A partir de lo reportado por Alzugaray-Martínez & Puga-Millán (2010) respecto al número de langostas en las áreas pesqueras de la plataforma suroriental (20 millones de individuos), se calculó la densidad como índice de abundancia de langostas en esta región. Los cálculos en el golfo de Batabanó, plataforma suroccidental, se basaron en lo obtenido por Alzugaray-Martínez *et al.* (2016), quienes reportaron 75 millones de individuos en la región. El área de pesca efectiva que se utilizó para calcular la densidad en cada plataforma, 5.702 km<sup>2</sup> suroriental y 19.600 km<sup>2</sup> suroccidental, fue reportada por Cruz *et al.* (1990).

#### ÍNDICES CALCULADOS COMO DESCRIPTORES DEL RÉGIMEN ALIMENTARIO Y LA DIETA NATURAL

Basado en los muestreos de 2012 (SCrso) y 2014 (GB14), se calculó en cada zona el índice de repletos (IR) y el índice de vacuidad (IV) (Molineró & Flos 1992):

$$IV = (\text{N}^\circ \text{ de estómagos vacíos}) / (\text{total de estómagos examinados}) \times 100$$

$$IR = \frac{(\text{N}^\circ \text{ de estómagos con más de la mitad de su volumen})}{(\text{total de estómagos examinados})} \times 100$$

La representatividad de cada una de las categorías tróficas fue determinada mediante su frecuencia de ocurrencia (F) calculada respecto al total de estómagos con contenido (Hyslop 1980). Debido a que cada categoría trófica puede aparecer en varios estómagos, incluso en todos (F= 100%), la suma de las F de cada categoría trófica puede resultar en un valor superior a 100%. Teniendo en cuenta el valor de F, las presas se clasificaron según Franco & Bashirullah (1992) en ocasionales (F < 10), secundarias (10 < F < 50) y primarias (F > 50).

F= (n / NE) x 100; donde n= número de estómagos que contienen una categoría trófica determinada y NE= número total de estómagos con alimento.

A partir de los datos de los tres muestreos (SCrso, GB14 y GB18) y debido a la importancia de los gastrópodos en la dieta de las langostas, se cuantificó numéricamente la presencia de opérculos en los estómagos, se determinó su abundancia numérica (N) (Hyslop 1980) y la presión de depredación (Pd) (Herrera *et al.* 1994) que ejerce *P. argus* sobre aquellas especies cuyos opérculos fueron encontrados:

N= (n / N<sub>T</sub>) x 100; donde: n= número de opérculos de una determinada especie y N<sub>T</sub>= número total de opérculos.

Pd= número de opérculos de una determinada especie / número total de estómagos con alimento.

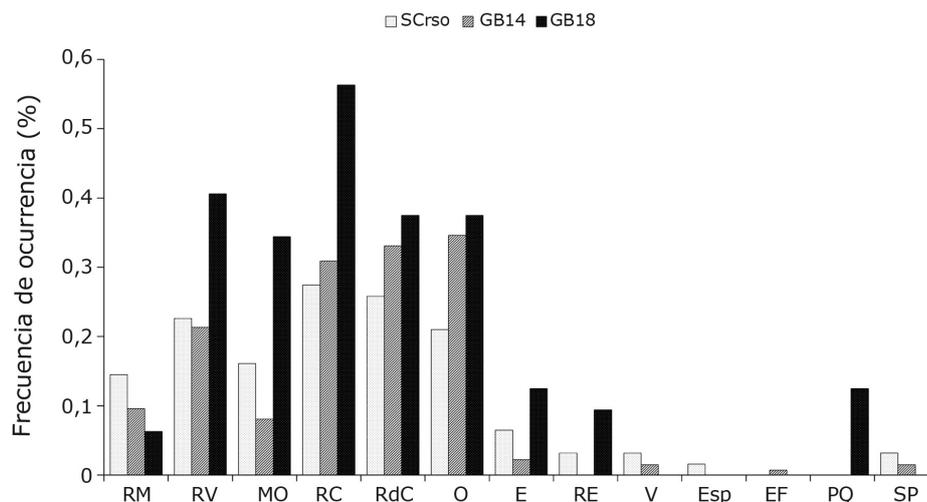
## ORGANIZACIÓN DE LOS DATOS Y PROCESAMIENTO ESTADÍSTICO

Basado en los muestreos de 2012 y 2014, más cercanos temporalmente, se estableció la comparación espacial entre SCrso y el golfo de Batabanó (GB14), respecto a la composición de la dieta (índices de vacuidad, repletos, número de categorías tróficas y su correspondiente frecuencia de ocurrencia). La comparación temporal se realizó entre los muestreos de 2014 (GB14) y 2018 (GB18), ambos en la subzona de Diego Pérez, en el GB. En este caso, además del número de categorías tróficas y su frecuencia de ocurrencia, se particularizó en la presión de depredación, como exponente de la tasa de consumo de gastrópodos y en la abundancia numérica de aquellas especies identificadas a partir de opérculos. Los datos fueron analizados mediante el programa Statistica 8.0 (StatSoft Inc., Tulsa). Se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para verificar la normalidad de los datos. Al no cumplirse esta premisa, se aplicó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para determinar diferencias entre zonas (SCrso y el GB) y muestreos (GB14 y GB18). La prueba de Kruskal-Wallis se utilizó para detectar diferencias entre las subzonas de cada región. Todos los análisis se realizaron con un nivel de significación de  $P < 0,05$ .

## RESULTADOS

En la zona suroriental se encontraron 24 estómagos completamente vacíos, para una vacuidad de 38,7%. En el GB el índice de vacuidad fue de 37,5% (51 estómagos vacíos) en 2014 y de 38,5% (20 estómagos vacíos) en 2018. Respecto al total de estómagos analizados en la comparación espacial (198), el índice de vacuidad fue de 37,8%. La prueba U de Mann-Whitney detectó que no existen diferencias significativas entre zonas en cuanto al IR e IV ( $P = 0,274$  y  $P = 0,275$  respectivamente).

Se identificaron en total (todos los muestreos) 13 categorías tróficas, las más frecuentes fueron: opérculos (48,8%), restos de crustáceos (48,0%), restos de conchas (47,2%) y restos vegetales (35,0%). Las categorías tróficas en las que, en general, se agrupó el material no identificado (restos minerales y materia orgánica), junto con los restos de erizos y las escamas, tuvieron también una representación importante (Fig. 2). Sólo los opérculos alcanzaron una clasificación primaria en la región del GB, el resto de las categorías tróficas resultaron secundarias u ocasionales (Tabla 1).



**Figura 2.** Frecuencia de ocurrencia de las categorías tróficas encontradas como alimento de la langosta *Panulirus argus* en las regiones de Santa Cruz del Sur (SCrso) y golfo de Batabanó (GB14 y GB18). RM: restos minerales, RV: restos vegetales, MO: materia orgánica, RC: restos de conchas, RdC: restos de crustáceos, O: opérculos, E: escamas, RE: restos de erizo, V: vermes, Esp: espículas de esponjas, EF: restos de estrellas frágiles (ofiuroideos), PQ: placas de quitón (poliplacóforos) y SP: setas de poliquetos / Frequency of occurrence of the trophic categories found as food for *Panulirus argus* in Santa Cruz del Sur (SCrso) and the Gulf of Batabanó (GB14 and GB18). RM: mineral remains, RV: plant remains, MO: organic matter, RC: shell remains, RdC: crustacean remains, O: operculums, E: scales, RE: hedgehog remains, V: vermes, Esp: sponge spicules, EF: fragile star remains (ophiuroids), PQ: chiton plates (polyplacophores) and SP: polychaete setae

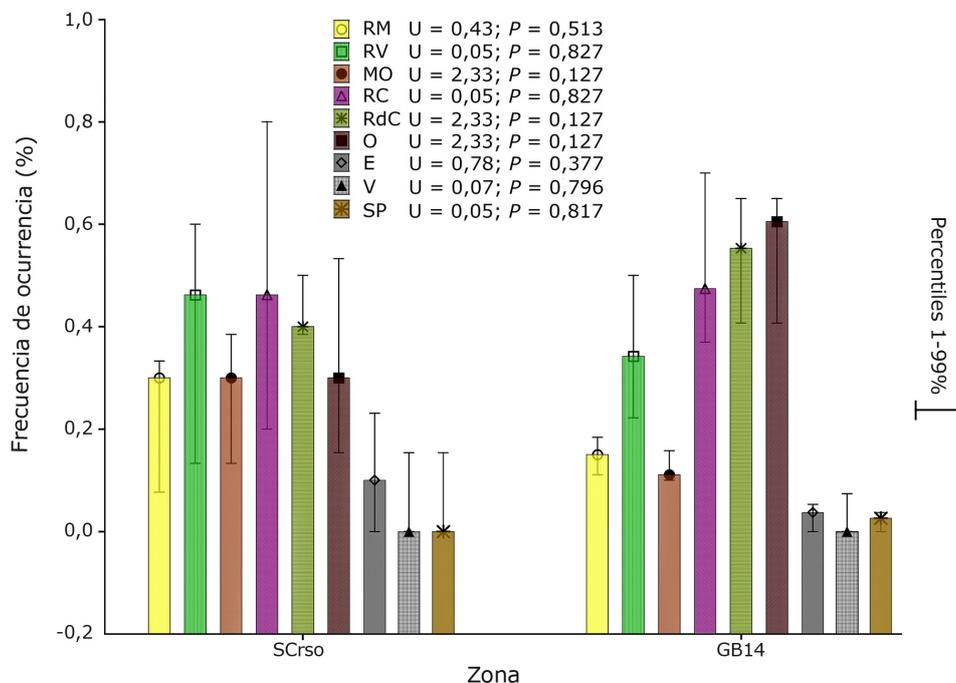
**Tabla 1. Clasificación de las categorías tróficas (CT) encontradas en Santa Cruz del Sur y en el golfo de Batabanó según los criterios de Franco & Bashirullah (1992) / Classification of the trophic categories (CT) found in Santa Cruz del Sur and in the gulf of Batabanó according to Franco & Bashirullah (1992) criteria**

	Santa Cruz del Sur - CT			Golfo de Batabanó - CT		
	Irias	2rias	Ocasionales	Irias	2rias	Ocasionales
Restos vegetales		x			x	
Opérculos		x		x		
Restos de conchas		x			x	
Restos de crustáceos		x			x	
Restos minerales		x			x	
Materia orgánica		x			x	
Vermes			x			x
Escamas		x				x
Erizos			x			
Setas de poliquetos			x			x
Restos de Ofiuriodeos						x
Espículas			x			
Placas de quitón						x

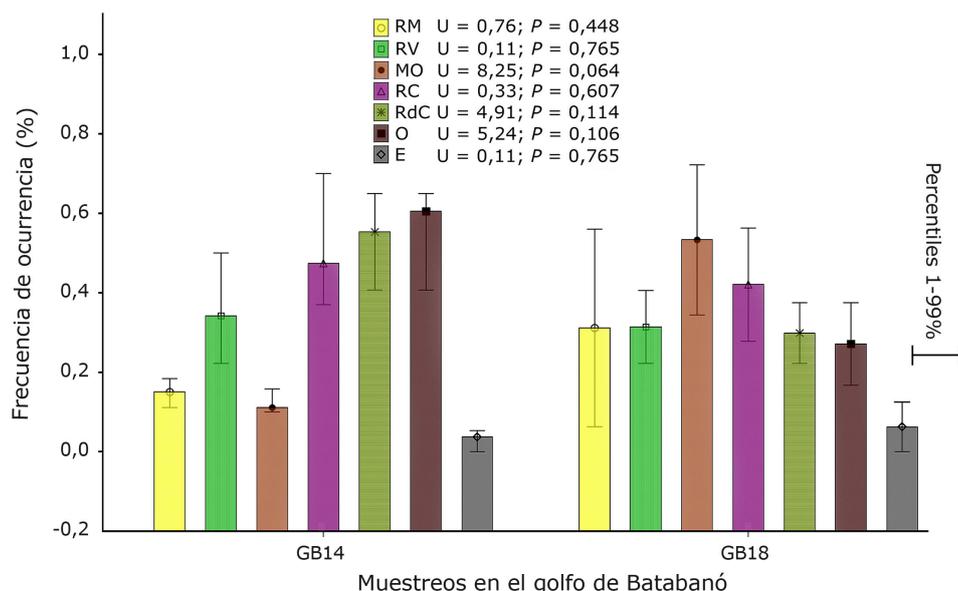
Al comparar entre zonas la frecuencia de ocurrencia de las categorías tróficas encontradas tanto en SCrso (2012) como en el GB (2014), se observó que en ningún caso las diferencias resultaron estadísticamente significativas ( $P > 0,05$ ) (Fig. 3).

La comparación temporal en la región del GB (entre 2014 y 2018), demostró que las frecuencias de ocurrencia de las principales categorías tróficas encontradas no difieren significativamente entre ambos años ( $P > 0,05$ ) (Fig. 4).

Se identificaron 10 especies de gastrópodos, de las cuales la más frecuente fue *Tegula fasciata*, la cual se encontró en 51 estómagos (F= 41,5%). De los bivalvos encontrados se identificaron siete especies, siendo la especie dominante *Chione cancellata* que se encontró en cinco estómagos (F= 4,1%) (Tabla 2). Aunque en los contenidos estomacales analizados se encontraron mayormente fragmentos de las partes duras de los moluscos consumidos, también se encontraron conchas completas de las especies: *Prunum guttatum* y *Cerithium eburneum*.



**Figura 3. Frecuencias de ocurrencia de las nueve categorías tróficas encontradas en común para las regiones Santa Cruz del Sur (SCrso) y golfo de Batabanó (GB14). RM: restos minerales, RV: restos vegetales, MO: materia orgánica, RC: restos de conchas, RdC: restos de crustáceos, O: opérculos, E: escamas, V: vermes y SP: setas de poliquetos / Frequencies of occurrence of the nine trophic categories found in common for Santa Cruz del Sur (SCrso) and Gulf of Batabanó (GB14) regions. RM: mineral remains, RV: plant remains, MO: organic matter, RC: remains of shells, RdC: remains of crustaceans, O: operculums, E: scales, V: vermes and SP: polychaete setae**

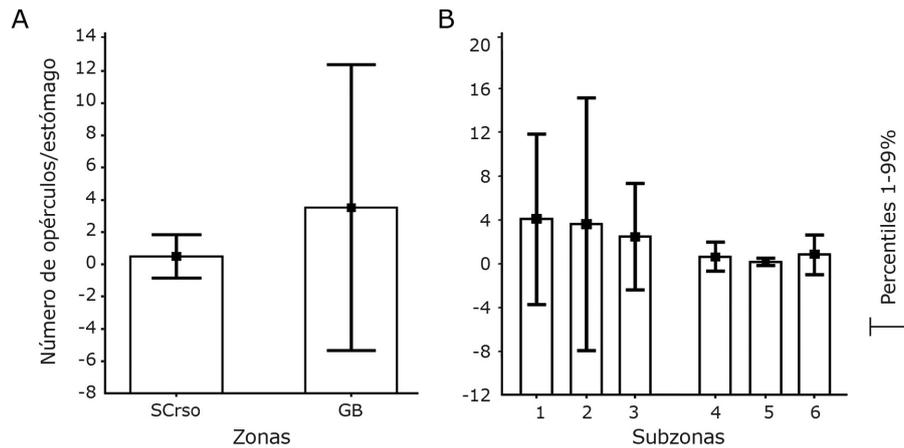


**Figura 4.** Frecuencias de ocurrencia de las siete categorías tróficas encontradas en el golfo de Batabanó, que fueron comunes en 2014 y 2018 (GB14 y GB18). RM: restos minerales, RV: restos vegetales, MO: materia orgánica, RC: restos de conchas, RdC: restos de crustáceos, O: opérculos, E: escamas / Frequencies of occurrence of the seven trophic categories found in the Gulf of Batabanó, which were common in 2014 and 2018 (GB14 and GB18). RM: mineral remains, RV: plant remains, MO: organic matter, RC: shell remains, RdC: crustacean remains, O: operculums, E: scales

**Tabla 2.** Número de estómagos y frecuencia de ocurrencia (F) total de las especies y grupos identificadas en el contenido estomacal de *Panulirus argus* / Number of stomachs and total frequency of occurrence (F) of the species and groups identified in the stomach contents of *Panulirus argus*

Grupos y especies	Número de estómagos	F (%)
<b>Gastropoda</b>		
<i>Aliger gigas</i> (Linnaeus, 1758)	21	17,1
<i>Cerithium eburneum</i> (Bruguière, 1792)	1	0,8
<i>Diodora listeri</i> (d'Orbigny, 1847)	2	1,6
<i>Fasciolaria tulipa</i> (Linnaeus, 1758)	2	1,6
<i>Lucapina philippiana</i> (Finlay, 1930)	1	0,8
<i>Modiolus americanus</i> (Leach, 1815)	1	0,8
<i>Phrontis antillarum</i> (d'Orbigny, 1847)	23	18,7
<i>Prunum guttatum</i> (Dillwyn, 1817)	4	3,3
<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)	51	41,5
<i>Turbo castanea</i> (Gmelin, 1791)	6	4,9
<b>Bivalvia</b>		
<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1767)	5	4,1
<i>Codakia orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	2	1,6
<i>Ctena orbiculata</i> (Montagu, 1808)	1	0,8
<i>Fulvia laevigata</i> (Linnaeus, 1758)	1	0,8
<i>Lucina pensylvanica</i> (Linnaeus, 1758)	1	0,8
<i>Lyropecten</i> sp. (Conrad, 1862)	1	0,8
<i>Tucetona pectinata</i> (Gmelin, 1791)	1	0,8
<b>Crustacea</b>		
Anomura	17	13,8
Cirripedia	1	0,8
<i>Panulirus argus</i>	4	3,3

Las especies y géneros identificados a partir de los opérculos y su abundancia numérica fueron: *Aliger gigas* (6,9%), *Turbo castanea* (1,1%), *Fasciolaria tulipa* (1,8%), *Phrontis antillarum* (8,1%), *T. fasciata* (74,9%), *Cerithium* sp. (1,4%) y *Phrontis* sp. (5,8%). Los opérculos más abundantes fueron los de la especie *T. fasciata*, con 423 unidades (27 en la región suroriental y 396 en el golfo de Batabanó). La frecuencia de ocurrencia de opérculos de *T. fasciata* en SCrso fue de 16,1% respecto al total de estómagos (incluyendo los vacíos) y de 26,3% respecto a los estómagos con contenido. En el GB, la frecuencia de ocurrencia de opérculos de *T. fasciata* fue de 28,6% respecto al total de estómagos, y de 45,9% respecto sólo a los estómagos con contenido. Se encontraron un total de 39 opérculos de *A. gigas* en el GB (15,4%), con un máximo de hasta cinco ejemplares en un mismo estómago. La prueba U de Mann-Whitney arrojó que existen diferencias significativas ( $U = 3.482,5; P \leq 0,05$ ) en cuanto al número de opérculos por estómago entre zonas (Fig. 5A), en cambio la prueba de Kruskal-Wallis permitió detectar que no existieron diferencias estadísticas entre las subzonas 1, 2 y 3, del GB ( $KW-H_{(2;136)} = 4,15; P = 0,126$ ) o entre las subzonas 4, 5 y 6, de SCrso ( $KW-H_{(2;62)} = 4,41; P = 0,110$ ) (Fig. 5B).



**Figura 5. Comparación del número de opérculos/estómago, por zonas (A) y por subzonas (B).** SCrso: Santa Cruz del Sur; GB: golfo de Batabanó / Comparison of the number of operculums/stomach, A) by zones and B) by sub-zones. SCrso: Santa Cruz del Sur; GB: Gulf of Batabanó

En tres de los seis muestreos realizados se encontraron opérculos de *P. antillarum* y de *A. gigas*, para una presión de depredación promedio de 0,54 y 0,45, respectivamente. En cambio, la especie *T. fasciata* apareció en todos los muestreos para un promedio de 3,36 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> (Tabla 3). La presión total de depredación sobre gastrópodos en SCrso fue de 0,92 gastrópodos langosta<sup>-1</sup>. En el GB fue de 5,57 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> en 2014 y de 1,05 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> en 2018 (3,31 gastrópodos langosta<sup>-1</sup> como promedio).

En SCrso se registraron 1.420 gastrópodos que determinaron una densidad de 3,76 ind. m<sup>-2</sup> y la existencia de 25 especies. En el 2014, para el GB, se contabilizaron 487 gastrópodos que se agruparon en 23 especies y determinaron una densidad de 1,93 ind. m<sup>-2</sup>. En el 2018, se registraron 361 gastrópodos (0,96 ind. m<sup>-2</sup>) que se agruparon en 26 especies. La densidad de langostas en la plataforma suroriental se estimó en 3.546 langostas km<sup>-2</sup>. En la plataforma suroccidental, como promedio entre el 2014 y 2018, la densidad fue de 3.827 langostas km<sup>-2</sup>. A partir de la tasa de consumo de gastrópodos, se encontró que esta cantidad de langostas ejercen una presión de depredación de 3.262 gastrópodos km<sup>-2</sup> en SCrso y de 12.667 gastrópodos km<sup>-2</sup> en el GB (como promedio entre 2014 y 2018). Basado en la densidad de moluscos de cada región, se estimó que las langostas en SCrso consumen el 0,087% de la comunidad de gastrópodos disponibles como alimento. En Batabanó, en cambio, este consumo fue superior, con un valor de 0,887%.

## DISCUSIÓN

Los opérculos, restos de crustáceos y restos de conchas fueron las categorías tróficas encontradas con mayor frecuencia, este resultado es consistente con lo obtenido por Lopeztegui-Castillo & Capetillo-Piñar (2012) y Martínez-Coello *et al.* (2015), en Cuba, y por Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán (1990) y Cox *et al.* (1997) en otros países. De esto se infiere que la dieta natural de *P. argus* se compone fundamentalmente de moluscos y crustáceos, lo que pudiera ser característico de la especie. Al respecto, Igarashi & Kiyoshi-Kobayashi (1997) concluyeron que, en conjunto, ambos grupos brindan una eficiencia metabólica mayor que la que pudieran brindar otros organismos también abundantes en el bentos.

Aunque en el GB los opérculos fueron la única categoría trófica de importancia primaria, la presencia de otras categorías corrobora el carácter omnívoro de las langostas. El alto porcentaje de materia orgánica en los estómagos sugiere una diversidad alimentaria mayor a la realmente observada. La degradación que propicia el eficiente sistema digestivo de las langostas dificulta la identificación de organismos de cuerpo blando como nudibranchios, celenterados, tunicados y otros (Herrera *et al.* 1991, Martínez-Coello *et al.* 2015). Los crustáceos también fueron un grupo bien representado, siendo los anomuros los más frecuentes. Kanazawa (1994) plantea que los crustáceos proveen proteínas y nutrientes esenciales para la producción de hormonas sexuales, crecimiento

**Tabla 3. Presión de depredación (Pd) que ejerce *Panulirus argus* sobre las especies de gastrópodos identificadas a partir de opérculos (todas las subzonas muestreadas) / Predatory pressure (Pd) exerted by *Panulirus argus* on the gastropod species identified from operculums (all sub-areas sampled)**

Especies	Zonas	Total de estómagos	Estómagos con opérculos	Total de opérculos	Pd
<i>Aliger gigas</i>	1	38	13	26	0,68
	2	27	1	1	0,04
	3	20	7	12	0,60
	Total	85	21	39	0,46
<i>Tegula fasciata</i>	1	38	19	192	5,05
	2	27	11	161	5,96
	3	20	9	34	1,70
	4	10	3	10	1,00
	5	13	2	2	0,15
	6	15	5	15	1,00
Total	123	49	414	3,37	
<i>Turbo castanea</i>	3	20	3	3	0,15
	6	15	3	3	0,20
	Total	35	6	6	0,17
<i>Prunum antillarum</i>	1	38	13	19	0,50
	2	27	4	8	0,30
	3	20	6	19	0,95
	Total	85	23	46	0,54
<i>Fasciolaria tulipa</i>	2	27	2	5	0,19
	Total	27	2	5	0,19

somático y desarrollo gonádico, por lo cual constituyen un alimento primordial. Díaz-Iglesias *et al.* (2001) indican que los juveniles de langostas destinan las proteínas de los crustáceos al crecimiento en una mayor proporción que al metabolismo energético.

Los resultados obtenidos demuestran la importancia de las poblaciones de *T. fasciata*, *P. antillarum* y *A. gigas* en la alimentación natural de *P. argus*, lo cual es consistente con lo obtenido por Herrera *et al.* (1994), Segura-García *et al.* (2016) y Briones-Fourzán *et al.* (2019), quienes además sugirieron que los moluscos herbívoros (*T. fasciata*, *Cerithium* sp., entre otros) son las presas más abundantes de langostas que se alimentan fundamentalmente en el seibadal. En el presente estudio, la abundancia numérica de *T. fasciata* fue la más elevada. Sin embargo, Espinosa *et al.* (1990) y Herrera *et al.* (1991), reportaron a *Cerithium litteratum*, *Modulus modiolus* y *Polinices lacteus* como presas más abundantes, lo cual pudiera indicar disminución en la diversidad o disponibilidad de presas y en la variedad de la dieta.

La densidad de gastrópodos en SCrso resultó ser casi el doble (49,0% superior) a la hallada en el GB, sin embargo, la tasa de consumo de gastrópodos en esta región fue sólo el 17,0% de la encontrada en el GB. En la interpretación de este hecho sobresalen dos enfoques. El primero, es que la mayor calidad ambiental de la región suroriental, debido principalmente a la existencia de mayores extensiones de áreas protegidas, favorece el desarrollo de las poblaciones de moluscos y de otros componentes de la comunidad bentónica. La mayor densidad de gastrópodos soportaría, mejor que en Batabanó, la presión de depredación que ejercen las langostas, que además podrían suplir sus requerimientos energéticos mediante el consumo de otros grupos de organismos también

abundantes en los fondos de esta región. El segundo enfoque se basa en que, independientemente de las condiciones ambientales, hay más gastrópodos en la plataforma oriental porque, por alguna razón desconocida, las langostas los depredan menos (Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán 1990, Castellano 2019).

El GB ha sido objeto de numerosos estudios que fundamentan el deterioro de la flora y fauna bentónica (Cerdeira-Estrada *et al.* 2008, Capetillo-Piñar *et al.* 2015, 2016; Lopeztegui-Castillo & Martínez-Coello 2020). Sin embargo, no puede descartarse que la presión de depredación que ejerce el mayor número de langostas presentes en este golfo contribuya a mantener deprimidas las comunidades de aquellos organismos que, como los gastrópodos, constituyen parte fundamental de su dieta. Basado en los valores obtenidos para la tasa de depredación, puede inferirse que el impacto ecológico que ejercen las langostas sobre las poblaciones de gastrópodos, es mayor en el GB que en SCrso, tanto en magnitud como en diversidad de especies consumidas.

En cuatro estómagos del GB se encontraron restos de *P. argus* (fragmentos de antenas y pereiópodos). El canibalismo también ha sido reportado por Kanciruk (1980) en estanques de cultivo bajo régimen intensivo de alimentación. Estos autores plantean que es probable que las langostas ingirieran fragmentos de exuvia como fuente adicional de calcio para el endurecimiento del nuevo exoesqueleto. Sin embargo, en este estudio, los fragmentos encontrados contenían tejido blando, lo cual evidencia que no provenían de exuvias. Esto confirma la existencia de canibalismo, pero sin evidencias para diferenciar entre el consumo de partes de organismos vivos o de congéneres encontrados ya muertos.

La presencia de restos vegetales también fue frecuente (35%) en las muestras de ambas zonas. El consumo de materia vegetal ha sido reportado anteriormente en *P. argus* (Lopeztegui-Castillo & Capetillo-Piñar 2012) y otros representantes del género como *P. interruptus* (Díaz-Arredondo & Guzmán-del-Proo 1995) y *P. cygnus* (Joll & Phillips 1984). Aunque Kanciruk (1980) y Cox *et al.* (1997) sugirieron que la presencia de restos vegetales se debe al consumo accidental durante la ingestión de organismos epífitos, Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán (1990) plantearon que la elevada frecuencia de material vegetal en los estómagos pudiera deberse a un importante pero aún desconocido papel de esta categoría trófica en la dieta de las langostas.

Aunque para *P. argus* se ha demostrado *in vitro* que la digestión de carbohidratos que provienen de la materia vegetal, como alginato, agar y celulosa, poseen baja hidrólisis (Casuso *et al.* 2014), en algunas langostas de agua dulce, como *Cherax quadricarinatus* (Xue *et al.* 1999, Dammannagoda *et al.* 2015), *Cherax destructor* y *Euastacus* sp. (Linton *et al.* 2006), se han reportado genes que codifican la expresión de enzimas capaces de digerir la celulosa. En varios camarones se ha descrito que la incorporación de fibras de celulosa en dietas con altos contenidos de proteína estimula el crecimiento y la asimilación de nitrógenos (Venkataramiah *et al.* 1975, Fair *et al.* 1980). En el presente estudio, la frecuencia de ocurrencia de restos vegetales sugiere un consumo no ocasional. Los fragmentos encontrados fueron en su mayoría restos de *T. testudinum*, lo cual corrobora que las langostas alimentaron principalmente en el seibadal. Herrera *et al.* (1991) obtuvieron un 90,0% de similitud al comparar las especies de gastrópodos del seibadal y las del contenido estomacal.

Las frecuencias de ocurrencia de todas las categorías tróficas fueron similares entre zonas. Este hecho podría deberse a que tales elementos pertenecen a grupos de organismos que habitan tanto en la región suroriental como en el GB, de lo que se infiere que *P. argus* puede tener un espectro trófico similar en ambas regiones.

Durante el 2018 en el GB disminuyeron tanto la diversidad de categorías tróficas (espectro trófico) como la frecuencia de ocurrencia de cada una de las categorías encontradas. Esto se atribuye principalmente a la afectación reportada para las comunidades bentónicas de este golfo, particularmente aquellas que constituyen alimento para las langostas (Capetillo-Piñar *et al.* 2015, 2016; Lopeztegui-Castillo & Martínez-Coello 2020). Debido a que, tanto en 2014 como en 2018 las langostas se capturaron en los mismos horarios de la mañana, teniendo en cuenta los criterios de Herrnkind *et al.* (1975) y Joll & Phillips (1984), la influencia del horario de captura en la mencionada disminución se descarta. No obstante, es válido mencionar que Herrera *et al.* (1991), obtuvieron mejores resultados realizando las capturas en horario nocturno, lo cual es, según el criterio de los propios autores, logísticamente complejo, pero biológicamente más eficiente.

El impacto de fenómenos climáticos extremos como huracanes y tormentas tropicales puede provocar cambios significativos en la comunidad bentónica y, en consecuencia, afectar la composición de la dieta de las langostas (Capetillo-Piñar *et al.* 2016). Entre 2012 y 2014 no se reportó la incidencia de huracanes en las regiones de estudio, esto condiciona que las diferencias entre ellas se deban a las características físico-geográficas, hidrológicas y biológicas que usualmente presentan. Sin embargo, en 2017 la región del GB fue afectada indirectamente por el huracán Irma (de gran intensidad) y por la tormenta tropical Philippe, que directamente influyó en la subzona de Diego Pérez. Estos impactos pueden haber contribuido a la afectación de las comunidades bénticas en esta región y explicar parte de las variaciones encontradas en la dieta de las langostas entre 2014 y 2018 (Alzugaray-Martínez *et al.* 2016, Capetillo-Piñar *et al.* 2016).

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiese sido posible sin los cruciales aportes de José Espinosa Sáez en la identificación de los organismos, especialmente moluscos, y en la comprensión de las conductas alimentarias de las langostas. DMC reconoce el apoyo recibido de los trabajadores de las empresas pesqueras de Batabanó y Santa Cruz. ALC y UAM agradecen además el apoyo financiero del sistema de becas CONACYT y el asesoramiento recibido de especialista de CICIMAR-IPN, México.

## LITERATURA CITADA

- Alcolado PM. 1990.** El bentos de la macrolaguna del Golfo de Batabanó, 160 pp. Editorial Academia, La Habana.
- Alcaraz G, K Kruesi & LM Burciaga. 2020.** The exploitation strategy determines the resource partitioning in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 523: 151272. <doi: 10.1016/j.jembe.2019.151272>
- Alzugaray-Martínez R & R Puga-Millán. 2010.** Dinámica poblacional de la langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en la región suroriental de Cuba. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 27(1): 1-6.
- Alzugaray-Martínez R, R Puga-Millán & ME de León-González. 2016.** Relación stock-reclutamiento de *Panulirus argus* bajo el efecto de los ciclones tropicales en el golfo de Batabanó, Cuba. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 33(1): 64-71.
- Baisre JA. 2018.** An overview of Cuban commercial marine fisheries: the last 80 years. *Bulletin of Marine Science* 94(2): 359-375.
- Betanzos-Vega A, N Capetillo-Piñar, A Lopeztegui-Castillo, Y Garcés-Rodríguez & A Tripp-Quezada. 2019.** Parámetros meteorológicos, represamiento fluvial y huracanes. Variaciones en la hidrología del golfo de Batabanó, Cuba. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 54(3): 308-318.

- Blamey LK, AM de Lecea, LDS Jones & GM Branch. 2019.** Diet of the spiny lobster *Jasus paulensis* from the Tristan da Cunha archipelago: Comparisons between islands, depths and lobster sizes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 219: 262-272.
- Briones-Fourzán P, L Álvarez-Filip, C Barradas-Ortiz, PS Morillo-Velarde, F Negrete-Soto, I Segura-García, A Sánchez-González & E Lozano-Álvarez. 2019.** Coral reef degradation differentially alters feeding ecology of co-occurring congeneric spiny lobsters. *Frontiers of Marine Science* 5:516. <doi: 10.3389/fmars.2018.00516>
- Buesa RJ. 2018.** Spiny lobsters fisheries in the Western Central Atlantic (Research Final Report- 27 January 2018). <[https://www.researchgate.net/publication/322754555\\_Spiny\\_lobsters\\_fisheries\\_in\\_the\\_Western\\_Central\\_Atlantic\\_RESEARCH\\_FINAL\\_REPORT\\_-\\_27\\_January\\_2018](https://www.researchgate.net/publication/322754555_Spiny_lobsters_fisheries_in_the_Western_Central_Atlantic_RESEARCH_FINAL_REPORT_-_27_January_2018)>
- Capetillo-Piñar N, MT Villalejo-Fuerte & A Tripp-Quezada. 2015.** Distinción taxonómica de los moluscos de fondos blandos del Golfo de Batabanó, Cuba. *Latin American Journal of Aquatic Research* 43(5): 856-872.
- Capetillo-Piñar N, J Espinosa-Sáez, A Tripp-Valdez & A Tripp-Quezada. 2016.** The impact of cyclonic activity during 1981-1985 and 2004-2009 on taxonomic diversity of mollusks in the Gulf of Batabanó, Cuba. *Hidrobiológica* 26(1): 121-131.
- Castellano S. 2019.** Putting mechanisms in foraging theory: the role of computational mechanisms in optimal decision making. *Animal Behaviour* 153: 159-169.
- Casuso A, L Rodríguez-Viera & E Perera. 2014.** Digestibilidad in vitro de carbohidratos en la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804). *Revista de Investigaciones Marinas* 33(2): 62-72.
- Cerdeira-Estrada S, S Lorenzo-Sánchez, A Areces-Mallea & C Martínez-Bayón. 2008.** Cartografía de la distribución espacial de los hábitats bentónicos en el golfo de Batabanó utilizando imágenes Landsat-7. *Ciencias Marinas* 34: 213-222.
- Colinas-Sánchez F & P Briones-Fourzán. 1990.** Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille, 1804) en el Caribe mexicano. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 17(1): 89-106.
- Cox C, JH Hunt, WG Lyons & GE Davis. 1997.** Nocturnal foraging of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) on offshore reefs of Florida, USA. *Marine Fisheries Research* 48: 671-679.
- Cruz R, JA Baisre, E Díaz, R Brito, C García, W Blanco & C Carrodegua. 1990.** Atlas biológico-pesquero de la langosta en el archipiélago cubano. Publicación Especial de la Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras & Revista Mar y Pesca, 125 pp.
- Dammannagoda LK, A Pavasovic, PJ Prentis, DA Hurwood & PB Mather. 2015.** Expression and characterization of digestive enzyme genes from hepatopancreatic transcripts from redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*). *Aquaculture Nutrition* 21(6): 868-880.
- Díaz-Arredondo MA & SA Guzmán-del-Proo. 1995.** Hábitos alimentarios de la langosta roja (*Panulirus interruptus* Randal, 1840) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 21: 439-462.
- Díaz-Iglesias E, R Adriano, M Báez-Hidalgo & F Nodas. 2001.** Análisis bioenergético de la alimentación natural en juveniles de la langosta común *Panulirus argus* (Latreille 1804): 3. *Crustacea. Revista de Investigaciones Marinas* 22(1): 33-38.
- Espinosa J, A Herrera, R Brito, D Ibarzábal, G González, E Díaz-Iglesias & G Gotera. 1990.** Los moluscos en la dieta de la langosta del Caribe *Panulirus argus* (Crustacea: Decapoda). *Iberus* 9(1-2): 127-139.
- Fair PH, AR Fortner, MR Millikin & LV Sick. 1980.** Effects of dietary fiber on growth, assimilation and cellulose activity of the prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). *Proceedings of the World Mariculture Society* 11: 369-381.
- Franco L & KM Bashirullah. 1992.** Alimentación de la lisa (*Mugil curema*) del golfo de Cariaco Estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Tropical* 10: 219-238.
- Hempson TN, NAJ Graham, MA MacNeil, DH Williamson, GP Jones & GR Almany. 2017.** Coral reef mesopredators switch prey, shortening food chains, in response to habitat degradation. *Ecology and Evolution* 7: 2626-2635.
- Herrnkind WF, J Vanderwalker & L Barr. 1975.** Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobster, *Panulirus argus* of St. John, U.S. Virgin Islands: Habitation and pattern of movements. Results of the Tektite Program, Vol. 2. *Science Bulletin, Natural History Museum, Los Angeles County* 320: 31-45.
- Herrera A, E Díaz-Iglesias, R Brito, G González, G Gotera, J Espinosa & D Ibarzábal. 1991.** Alimentación natural de la langosta *Panulirus argus* en la región de los Indios (Plataforma SW de Cuba) y su relación con el bentos. *Revista de Investigaciones Marinas* 12(1-3): 172-182.
- Herrera A, J Espinosa & D Ibarzábal. 1994.** Datos sobre el cobo *Strombus gigas* (Mollusca: Gastropoda) en la dieta de la langosta *Panulirus argus* (Crustacea: Decapoda) del borde de la plataforma suroccidental de Cuba. En: Appeldoorn RS & B Rodríguez (eds). *Biología, pesquería y cultivo del Caracol Strombus gigas*, pp. 159-167. Fundación Científica Los Roques, Caracas.
- Hyslop EJ. 1980.** Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Igarashi MA & R Kiyoshi-Kobayashi. 1997.** Crescimento de lagostas juvenis de *Panulirus argus* sob diferentes dietas. *Ciência Agronômica* 28(1/2): 9-13.
- Joll LM & BF Phillips. 1984.** Natural diet and growth of juvenile western rock lobsters *Panulirus cygnus* George. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 75(2): 145-169.
- Kanazawa A. 1994.** Nutrition and food. In: Phillips BF, JS Cobb & J Kittaka (eds). *Spiny Lobsters management*, pp. 483-494. Fishing News Books, Oxford.
- Kanciruk P. 1980.** Ecology of juvenile and adult Palinuridae. In: Cobb JS & BF Phillips (eds). *The biology and management of lobsters* 2: 59-96. Ecology and Management, Academic Press, New York.
- Kintzing MD & MJ Butler IV. 2014.** Effects of predation upon the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* by the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. *Marine Ecology Progress Series* 495: 185-191.

- Linton S, P Greenaway & D Towle. 2006.** Endogenous production of endo- $\beta$ -1, 4-glucanase by decapod crustaceans. *Journal of Comparative Physiology B*, 176: 339-348.
- Lopeztegui-Castillo A & N Capetillo-Piñar. 2012.** Contenido estomacal de langostas *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) en playa El Holandés, Sur de la Península de Guanahacabibes, Cuba. *Revista Electrónica de Veterinaria REDVET* 13(4): 1-10.
- Lopeztegui-Castillo A & D Martínez-Coello. 2020.** 35 años de cambio en densidad y biomasa del megazoobentos del golfo de Batabanó, Cuba, e implicaciones para la langosta, *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae). *Revista de Biología Tropical* 68(4): 1346-1356.
- Martínez-Coello D, A Lopeztegui-Castillo & U Amador-Marrero. 2015.** Diferencias entre sexos en la composición de la dieta natural de la langosta *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) al este del golfo de Batabanó, Cuba. *Research Journal of the Costa Rican Distance Education University* 7(2): 269-277.
- Mikkelsen PM & R Bieler. 2007.** *Seashells of Southern Florida. Living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions: Bivalves*, 496 pp. Princeton University Press, New York.
- Molinero A & R Flos. 1992.** Influence of season on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Marine Biology* 113(3): 499-507.
- Phillips BF, R Melville-Smith, MC Kay & A Vega-Velázquez. 2013.** *Panulirus* species. In: Phillips BF (eds). *Lobsters: Biology, management, aquaculture and fisheries*, pp. 289-326. Wiley-Blackwell Publication, Hoboken.
- Redfern C. 2013.** Bahamian seashells: 1161 Species from Abaco, Bahamas, 501 pp. *Bahamian Seashells*, Boca Raton.
- Segura-García I, P Briones-Fourzán, S de Lestang & E Lozano-Álvarez. 2016.** Dietary partitioning between sympatric species of spiny lobster in a coral reef system. *Bulletin of Marine Science* 92(3): 355-369.
- Thompson RM, M Hemberg, BM Starzomsky & JB Shurin. 2007.** Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* 88: 612-617.
- Venkataramiah A, GJ Lakshmi & G Gunter. 1975.** Effect of protein level and vegetable matter on growth and food conversion efficiency of brown shrimp. *Aquaculture* 6: 115-125.
- WoRMS. 2021.** Peracarida. WoRMS, World Register of Marine Species. Flanders Marine Institute (VLIZ), Oostende. <<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1090>>
- Xue XM, AJ Anderson, NA Richardson, AJ Anderson, GP Xue & PB Mather. 1999.** Characterization of cellulase activity in the digestive system of the red claw crayfish (*Cherax quadricarinatus*). *Aquaculture* 180: 373-386.

---

Recibido el 29 de junio 2021  
Aceptado el 4 de marzo 2022