



00366  
**Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología**  
Universidad Nacional Autónoma de México



**“Efectos del riesgo de depredación en el uso del refugio,  
el crecimiento y la sobrevivencia de juveniles de la  
langosta común del caribe *Panulirus argus* (latreille,  
1804) en condiciones experimentales”**

# TESIS

que para obtener el grado académico de

**Maestro en Ciencias  
(Biología Marina)**

presenta

**Luis González Reynoso**

**Director de Tesis: Dr. Enrique Lozano Álvarez.**

### Comité Tutorial:

**Dra. Patricia Briones Fourzán  
Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata**

**Dr. Roberto Iglesias Prieto  
Dr. Carlos Rosas Vázquez**

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas  
UNAM a difundir en formato electrónico e im-  
contenido de mi trabajo recepc

NOMBRE: Luis González Reynoso

FECHA: 24 Junio - 2003

FIRMA: PA. Briones

**Puerto Morelos, Q. R. Junio de 2003**

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

**A**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**A mi padre por ser un gran ejemplo para mi**

**A mi madre por todo su cariño y apoyo**

**A ambos con todo mi cariño y admiración  
porque gracias a esa mezcla de  
caracteres, genes y circunstancias  
soy lo que soy**

**A mis hermanos Alberto y Arsenio  
por quienes siento una gran admiración**

**A Itzel por compartir su vida conmigo  
y hacerme tan feliz  
Todo mi amor**

B

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Enrique Lozano Álvarez por la oportunidad de realizar éste trabajo por ser una gran persona y su paciencia infinita. A la Dra. Patricia Briones Fourzán por sus correcciones al escrito siempre muy atinadas.

Al Dr. Carlos Rosas por su rápida y atinada colaboración que ayudó a aclarar el diseño experimental y otros puntos importantes del escrito.

Al Dr. Miguel Ángel Cisneros y al Dr. Roberto Iglesias por sus comentarios en el escrito que ayudaron a mejorar la calidad de esta tesis..

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el otorgamiento de la beca-crédito para estudiar estudios de Maestría de agosto de 1999 a julio del 2001 que hizo posible la estancia en Puerto Morelos.

Agradezco también el apoyo de la unidad Académica Puerto Morelos de la UNAM por el apoyo como residente de su Unidad Habitacional y por el uso de las instalaciones.

Al M.C. Fernando Negrete por su apoyo en la realización de este proyecto y por enseñarme a bucear a pesar de ser el consentido.

A la M.C. Cecilia Barradas por su apoyo en las bases de datos bibliográficos, su amabilidad y por la realización de los esquemas de los estanques y acuarios que aparecen en esta tesis.

A mis compañeros del laboratorio de crustáceos: Biol. Lorenzo Álvarez Filip, Oc. Claudia Rivera, Oc. Cesar Meiners, M.C Verónica Monroy, Biol. Iris Segura. Biol.. Eleuterio y Biol. Andrea Osorio por su ayuda en la realización de este trabajo.

Al personal Administrativo de la Unidad Académica Puerto Morelos por facilitar la realización de trámites, especialmente a Judith Vázquez por su eficiencia y buen humor. Al personal de vigilancia e intendencia, especialmente a Ricardo, Felipe, Amauri, Eutimio, etc.

Por su gran amistad y por esos grandes momentos que hicieron de mi estancia en Puerto Morelos una experiencia única agradezco a mis amigos: Lorenzo, Hugo, Griselda, Tito, Marissa, Alex, Kor, Cesar, Gloria, Claudia, Daniel, Richard, Vania, Miguel y a Norma por haberme enseñado a ver la vida desde su peculiar punto de vista.

A Calin, Armando, Eusebio, Sixto, el Rush, el Capi, Chuz, Primix, Memo, Chimuelo, Fausto, Rafa, el negro y todos mis amigos pescadores y nauticos del muelle y del buceo (Victor, Marilú, Neo, Balú, Juan Carlos, "juanito" y Arturo) por su amistad y enseñarme lo que es el Mar Caribe.

A Ricardo Arias por su reggea y por haberme enseñado otra dimensión de lo que es una amistad incondicional, siempre estaré en deuda.

A todos aquellos que me han dado su apoyo y amistad, no podría nombrar a todos.

C

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>ANTECEDENTES</b>	<b>4</b>
<b>HIPÓTESIS</b>	<b>11</b>
<b>OBJETIVO GENERAL</b>	<b>11</b>
Objetivos particulares	11
<b>MÉTODOS GENERALES</b>	<b>12</b>
Descripción general de los experimentos	13
<b>1. EFECTOS DEL RIESGO DE DEPRDACIÓN EN LOS JUVENILES ALGALES</b>	
Métodos	17
Resultados	
Efectos de los depredadores nocturnos	21
Efectos de los depredadores diurnos	26
<b>2. EFECTOS DE LA PRESENCIA DE UN DEPRDADOR DIURNO EN LA TRANSICIÓN DE JUVENILES ALGALES A POSTALGALES</b>	
Métodos	28
Resultados	30
<b>3. EFECTOS DE LA PRESENCIA DE UN DEPRDADOR DIURNO EN LOS JUVENILES POSTALGALES</b>	
Métodos	34
Resultados	38
<b>DISCUSIÓN</b>	
Juveniles algales	42
Transición de juveniles algales a postalgales	45
Juveniles postalgales	46
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>52</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>54</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de los acuarios experimentales para los experimentos con juveniles algales	17
Figura 2. Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles algales en ausencia y presencia de depredadores nocturnos.	21
Figura 3. Comparación del crecimiento de los juveniles algales en presencia y ausencia de depredadores nocturnos: a) en primavera; b) Invierno-primavera; c) en invierno	22
Figura 4. Comparación del efecto del riesgo de depredación en la talla de los juveniles algales a) en primavera y b) en invierno-primavera.	24
Figura 6. Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles algales en presencia y ausencia de un depredador diurno	26
Figura 7. Comparación del crecimiento de juveniles algales en ausencia y presencia de un depredador diurno.	27
Figura 8. Esquema de los estanques experimentales para el experimento de transición de juveniles algales a postalgales de <i>Panulirus argus</i>	28
Figura 9. Ocupación de dos tipos de refugio (filástica vs bloques) durante la transición de juvenil algal a postalgal	30
Figura 10. Distribución de tallas de las langostas que ocuparon el refugio de filástica y el refugio de bloques de concreto	31
Figura 11. Comparación del crecimiento de <i>Panulirus argus</i> durante la transición de juvenil algal a postalgal en ausencia y presencia de un depredador diurno	32
Figura 12. Efectos de la presencia de un depredador diurno en la sobrevivencia de <i>Panulirus argus</i> durante la transición de juvenil algal a postalgal	33
Figura 13. Esquema de los estanques experimentales para el experimento con juveniles postalgales de <i>Panulirus argus</i> .	34
Figura 14. Refugio de bloques de concreto usado en el experimento con juveniles postalgales de <i>Panulirus argus</i> .	37
Figura 15. Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles postalgales	38
Figura 16. Sobrevivencia de juveniles postalgales de <i>Panulirus argus</i> en ausencia y presencia de un depredador diurno.	41

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los experimentos con juveniles algales de <i>Panulirus argus</i> .	18
Tabla 2. Comparación de las tallas de los juveniles algales entre los grupos con depredador y sin depredador de los experimentos con depredadores nocturnos	23
Tabla 3. Análisis de varianza de dos factores: entre los factores época del año y riesgo de depredación	23
Tabla 4. Comparación de la sobrevivencia de los juveniles algales entre los acuarios con depredador y sin depredador	25
Tabla 5. Comparación de las tallas de los juveniles algales entre los grupos con depredador y sin depredador diurno	27
Tabla 7. Comparación entre las tallas de las langostas que ocuparon el refugio de filástica y el refugio de bloques de concreto	31

## RESUMEN

El riesgo de depredación tiene una fuerte influencia en las fases juveniles de *Panulirus argus*. En este estudio se exploraron los efectos del riesgo de depredación en el uso de refugios, el crecimiento y sobrevivencia en las fases de juveniles algales y postalgales en experimentos realizados en acuarios y en estanques. En los juveniles algales, la presencia de depredadores disminuyó la sobrevivencia y eliminó sus excursiones afuera del refugio durante el tiempo en que el depredador estaba activo. Así, en presencia de depredadores diurnos, los juveniles se mantuvieron adentro del refugio durante el día pero no durante la noche -cuando se alimentan- y su crecimiento no se vio afectado. Mientras que en presencia de depredadores nocturnos los juveniles no salieron de sus refugios ni durante el día ni durante la noche; sus estrategias de obtención de alimento se modificaron y en primavera disminuyó su crecimiento. Los efectos de los depredadores nocturnos en el crecimiento fueron enmascarados en invierno-primavera debido a que al parecer las temperaturas subóptimas tienen mayor efecto en el crecimiento que la presencia de los depredadores.

La presencia de un depredador diurno, no afectó la talla ni la fecha de transición de juvenil algal a juvenil postalgal pero a partir de la transición las langostas crecieron más en presencia de depredadores que en su ausencia.

Los juveniles postalgales en presencia de un depredador diurno, tuvieron una mayor tendencia a compartir refugio, crecieron más y sobrevivieron igual que los juveniles algales mantenidos en ausencia de depredadores. Se confirma que el riesgo de depredación es un factor importante en el mantenimiento de la conducta gregaria de *Panulirus argus* y se propone un sistema hipotético de regulación del gregarismo que involucra la competencia por el refugio en ausencia de depredadores.

G

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## INTRODUCCIÓN

La langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (Latreille 1804) tiene un ciclo de vida largo y complejo que comienza con una fase larvaria planctónica de dispersión (filosoma) con una duración de 6 a 9 meses (Lewis 1951; Baisre 1964). Al completarse la fase larvaria, la fase postlarval o puerulo (5 – 6 mm de longitud cefalotorácica, LC) regresa a la costa (Little 1977; Butler & Herrnkind 1991; Acosta & Butler 1999), donde se asienta en lugares someros cubiertos de vegetación marina (macroalgas y pastos marinos) (Marx & Herrnkind 1985a; Herrnkind & Butler 1986; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a). Una vez en el bentos, el puerulo sufre la metamorfosis a juvenil, el cual ya presenta la fisonomía de langosta que va a mantener hasta la fase adulta; sin embargo, durante su desarrollo cambia de comportamiento y utiliza distintos hábitats por lo que se ha dividido en tres fases ecológicas (Butler & Herrnkind 1997). La primera, los juveniles algales (6 – 15 mm LC), viven dentro de la cobertura algal donde se alimentan y permanecen relativamente protegidos de los depredadores gracias a su color críptico y su carácter asocial y solitario (Herrnkind & Butler 1986; Childress & Herrnkind 1996; Marx & Herrnkind 1985b; Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez 2001a). Aproximadamente a los 15 mm LC y dos o tres meses después de haberse asentado en el bentos ocurre un cambio de hábitat (Marx & Herrnkind 1985a), lo cual representa la segunda fase juvenil llamados juveniles postalgales (15 - 45 mm LC) (Herrnkind *et al.* 1994, Childress & Herrnkind 1994). Estos habitan en áreas someras y cubiertas de vegetación marina, se alimentan durante la noche y cambian de refugiarse entre las algas de manera solitaria a refugiarse durante el día en cuevas, oquedades y grietas en grupos de dos o más individuos (Davis 1971; Herrnkind 1980). Se considera que a partir de esta fase *P. argus* tiene un comportamiento social gregario, que se presume es un mecanismo de defensa contra los depredadores (Berrill 1975; Herrnkind & Buttler 1986; Spanier & Zimmer-Faust 1988; Lozano-Álvarez & Spanier 1997). Posteriormente, los subadultos (45 – 80 mm LC) migran al arrecife. Una vez que alcanzan la madurez

sexual, se consideran adultos, los cuales se van a aguas más profundas (60 - 100 m) donde desovan, completando así el ciclo (Herrnkind 1980; Kanciruk 1980).

Actualmente, debido a que las langostas de la familia Palinuridae son un recurso de importancia económica en los países donde se pescan (Báez-Hidalgo *et al.* 1996; Cruz *et al.* 1987), se tiene gran interés en su cultivo (Lozano *et al.* 1981; Chen 1990; Koganezawa 1991; Kittaka & Booth 1994;). No obstante, debido a su larga y compleja fase larvaria (6-9 meses), el cultivo desde huevo plantea grandes dificultades (Kittaka & Booth 1994). Por lo tanto, se considera que el semicultivo a partir de postlarvas o juveniles es más viable (Booth & Kittaka 1994; Lozano-Álvarez 1996).

Sin embargo, el mantenimiento de los juveniles en confinamiento ha planteado ciertos problemas. De esta forma, en un estudio donde se exploró el semicultivo de juveniles postalgaes y subadultos de *Panulirus argus* en cercos en el mar, Lozano-Álvarez (1996) reportó que los encuentros agresivos entre juveniles aumentaron con el tiempo y que después de 45 días la sobrevivencia y las tasas de crecimiento disminuyeron a pesar de que las langostas contaban con suficientes refugios y abundante alimento. Este autor discutió que entre los factores que probablemente determinaron este cambio en el comportamiento, están la ausencia de depredadores y el espacio limitado de los cercos y propuso que la presencia de depredadores es un factor importante para el mantenimiento de la conducta gregaria normal de *P. argus*.

Los depredadores pueden afectar a sus posibles presas en diferentes formas además de causarles la muerte (Taylor 1984). Existe evidencia de que algunas especies pueden evaluar el riesgo de depredación y modificar su conducta de acuerdo a esa evaluación; por ejemplo, pueden modificar el uso de refugio, el patrón de actividad, las interacciones intraespecíficas y las actividades de forrajeo (ver revisión en Lima & Dill 1990; Spanier *et al.* 1998). Estos cambios de comportamiento disminuyen el riesgo de depredación pero pueden tener costos en el crecimiento y la reproducción de los individuos debido a que requieren un gasto energético y evitan que los animales desempeñen comportamientos más redituables como alimentarse o reproducirse (Lima & Dill 1990; Maier 1998). Sin

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

embargo, los efectos del riesgo de depredación no siempre son predecibles porque la estrategia expresada y sus costos asociados pueden ser influenciados por factores tanto ambientales como sociales resultando en relaciones complejas (Lima & Dill 1990; Alcock 1998).

*Panulirus argus* presenta diferentes estrategias contra la depredación en sus fases juveniles. En los juveniles algales el uso de refugio es asocial y permanente, mientras que en los juveniles postalgales es gregario y sólo durante el día. El entendimiento de la relación entre los costos del riesgo de depredación y el uso del refugio durante estas fases juveniles de *P. argus* puede proporcionar información valiosa para el entendimiento de su ecología y debido a su valor comercial también puede tener implicaciones en el desarrollo de su cultivo.

El presente trabajo explora en condiciones experimentales los posibles efectos del riesgo de depredación en la dinámica de ocupación de refugios, el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles algales y postalgales de *Panulirus argus*.

## ANTECEDENTES

La langosta espinosa del Caribe, *Panulirus argus* (Latreille 1804), se distribuye en las zonas costeras del Atlántico occidental desde Bermudas hasta el sur de Brasil. En México se distribuye en las zonas con arrecifes coralinos de los estados de Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Veracruz y Tamaulipas (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2000).

La primera fase bentónica de esta especie de langosta se conoce como juvenil algal (5 a ≈15 mm LC: Cobb & Phillips 1980) ya que los individuos habitan en la cobertura algal, donde además de alimentarse de epibiontes (Marx & Herrnkind 1985b) se mantienen relativamente bien protegidos contra la depredación debido a la estructura compleja de las algas donde habitan, a su coloración críptica (bandas claras y oscuras alternadas en el cuerpo y los apéndices) (Herrnkind & Butler 1986) y a que son típicamente solitarios y asociales (Childress & Herrnkind 1996). Durante este periodo, estos organismos no tienen un refugio fijo (Cobb & Phillips 1980) y su alimentación consiste principalmente en moluscos pequeños y crustáceos, aunque incluye una gran variedad de otros invertebrados (Lalana *et al.* 1987; Herrnkind *et al.* 1988).

En los juveniles algales, la depredación por peces es muy alta y se piensa que ésta es la principal causa de su mortandad (Herrnkind & Butler 1986; Smith & Herrnkind 1992). Se ha estimado que en esta fase las langostas tienen una mortalidad por depredación mayor al 90% (Herrnkind *et al.* 1994). Los depredadores de juveniles algales incluyen pulpos, cangrejos, elasmobranquios, así como muchos peces óseos entre los que se encuentran los lutjanidos y los haemúlidos (Herrnkind & Butler 1986).

Después de 2 a 3 meses de residir entre la vegetación marina y alcanzar una talla aproximada de 15 mm LC en Florida (Marx & Herrnkind 1985a) o hasta de 12 mm LC en el Caribe mexicano (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a), se produce un cambio ecológico a una nueva fase: el juvenil postalgal, con cambios en el tipo de refugio que utilizan, en el comportamiento y en las áreas de forrajeo.

Se ha propuesto que la talla a la que se produce el cambio de hábitat ( $\approx 15$  mm LC), es la talla en que los juveniles son menos vulnerables a los depredadores pequeños y más abundantes (lutjanidos y haemúlidos), además de que al parecer su mayor tamaño les impide moverse eficientemente dentro de una cobertura algal densa. De esta forma, durante la noche pueden forrajear afuera de la cobertura algal, ya que el mayor tamaño y las características dependientes del tamaño como la longitud de las antenas, el tamaño de las espinas y la rigidez del exoesqueleto reducen mucho el riesgo de depredación (Smith & Herrnkind 1992).

Los juveniles postalgales pasan de ocultarse permanentemente en las algas de forma solitaria y asocial a refugiarse en cavidades, bajo las grietas, esponjas, rocas u otros refugios durante el día, en compañía de coespecíficos (Herrnkind 1980). Durante la noche forrajean de forma solitaria en áreas abiertas de pastos marinos en el hábitat circundante, alimentándose principalmente de moluscos y crustáceos (Herrnkind *et al.* 1994; Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán 1990). Los juveniles postalgales pequeños se alimentan a sólo pocos metros de su refugio diurno (Herrnkind & Butler 1986), mientras que los juveniles mayores a 45 mm LC se vuelven nómadas y forrajean en áreas más extensas (Herrnkind 1980, Lozano-Álvarez *et al.* 1991).

La mortalidad por depredación, principalmente por depredadores diurnos, sigue siendo importante durante esta fase (Cruz *et al.* 1986; Herrnkind & Butler 1986) y el uso de un refugio adecuado durante las horas del día la disminuye significativamente (Smith & Herrnkind 1992; Eggleston *et al.* 1992; Mintz *et al.* 1994). Los depredadores de los juveniles postalgales incluyen a los tiburones gata (*Ginglymostoma cirratum*) (Eggleston *et al.* 1990), tiburones martillo (*Sphyma tiburo*), rayas (*Dasyatis americana*) y peces óseos como *Albula vulpes* (Smith & Herrnkind 1992) y *Balistes vetula* (Kanciruk 1980).

Debido a que el refugio disminuye la mortalidad por depredación, se piensa que la disponibilidad de refugio puede ser un factor limitante en el crecimiento de las poblaciones de esta especie (Eggleston *et al.* 1990; Herrnkind *et al.* 1994), por lo que se ha sugerido que en hábitats con refugios limitados, pero con suficiente alimento, el aumento de refugios artificiales puede aumentar la abundancia de

juveniles postalgales y adultos. Recientemente, Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2001b) reportaron que la densidad de juveniles postalgales se incrementa en los sitios con refugios artificiales (casitas) lo que confirma parcialmente esta hipótesis.

Antes del amanecer, las langostas regresan al mismo refugio diurno que ocuparon el día anterior después de haberse alimentado durante la noche (Herrnkind 1980). De esta forma, se ha considerado que los adultos y juveniles de *P. argus* presentan una fuerte fidelidad al refugio (Herrnkind *et al.* 1975; Ramos-Aguilar 1992; Childress & Herrnkind 1996). Sin embargo, en un estudio reciente se ha descrito que en lugares con refugios artificiales adicionales, los juveniles postalgales, no presentan fidelidad al refugio, sino fidelidad a un área con refugios (Meiners 2002). Por lo que parece ser que la necesidad de refugio es la causa de que las langostas regresen a un refugio o a un área con refugios de acuerdo a su disponibilidad.

Zimmer-Faust y Spanier (1987) describen que la preferencia de refugio está influenciada por la percepción química de coespecíficos y produce la agregación de *Panulirus interruptus* en sus refugios, lo que interpretan como un gregarismo intrínseco que estructura el uso de refugio y la distribución espacial de las langostas. En *P. argus*, se considera que la atracción química contribuye al cambio ontogenético en su sociabilidad, ya que sólo las langostas postalgales y no las algales, son atraídas hacia refugios con coespecíficos y la producción de las señales químicas para la agregación se produce sólo antes del amanecer, durante las horas que las langostas están buscando refugio (Ratchford y Eggleston 1998, 2000).

De esta forma, los juveniles postalgales comparten refugios grandes y grupales, lo cual se considera un comportamiento gregario (Berrill 1975; Cobb & Phillips 1980; Kanciruk 1980; Herrnkind & Buttler 1986; Zimmer-Faust & Spanier 1987; Glaholt 1990). Se ha observado que durante sus migraciones (Herrnkind & Cummings 1964) y en cautiverio (Berrill 1975; Lozano-Álvarez & Spanier 1997) *P. argus* forma filas indias y rosetas (agrupaciones de langostas con las colas juntas y las antenas hacia el exterior). Estos fenómenos de agregación de langostas se

consideran como estrategias de defensa contra la depredación ya que al acercarse un depredador agitan colectivamente sus antenas espinosas (Berrill 1975; Herrnkind & Buttler 1986; Spanier & Zimmer-Faust 1988; Lozano-Álvarez & Spanier 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

Sin embargo, la relación entre el riesgo de depredación, el uso de refugio y la agregación, es compleja. Existen dos hipótesis sobre las razones del gregarismo de *P. argus*: la primera considera al gregarismo como resultado de un aumento en la capacidad defensiva grupal, mientras que la segunda lo considera como resultado de lo que Childress y Herrnkind (1997) llaman el "efecto del guía" con beneficios únicamente en la obtención de un refugio adecuado, como se explicará más adelante.

Eggleston y Lipcius (1992), después de una serie de experimentos de elección de refugio en la Bahía de la Ascensión en el Caribe mexicano, usando refugios artificiales llamados "casitas" diseñados para aumentar la captura comercial de la langosta (Briones-Fourzán *et al.* 2000), proponen un modelo en donde se refleja cierta flexibilidad en la elección de refugio como una función de la variación en las densidades de coespecíficos, depredadores y el tamaño de los refugios (Eggleston & Lipcius 1992) y donde además, los patrones de elección de refugio reflejan los patrones de sobrevivencia en el condiciones naturales (Eggleston *et al.* 1990). De acuerdo con este modelo, a bajas densidades las langostas prefieren usar refugios pequeños mientras que a altas densidades prefieren agregarse en refugios grandes, por lo que proponen que la disponibilidad de coespecíficos puede verse como un recurso limitante para el desarrollo de su comportamiento gregario. De esta forma, a altas densidades (de 20 y hasta 80 individuos por casita) la sobrevivencia es directamente proporcional al número de coespecíficos que comparten el refugio e inversamente proporcional a la abundancia de depredadores. Así, la probabilidad de sobrevivencia de una langosta dentro de un refugio depende no sólo de las características del refugio sino también del balance entre la abundancia de langostas dentro del refugio y la presión de depredación local (Mintz *et al.* 1994). Esto parece apoyar la hipótesis de que la defensa colectiva de las langostas es la causa de las agregaciones observadas.

Sin embargo, Childress y Herrnkind (1997), en la Bahía de Florida (EUA), no encontraron en los refugios una frecuencia de agregación de langostas mayor a la esperada por el azar por lo que plantearon la hipótesis de que las agregaciones de langostas son producto únicamente de la atracción de coespecíficos al refugio por señales químicas y no por el aumento de las capacidades defensivas, lo que llaman "el efecto del guía". Esta hipótesis supone que los individuos se benefician únicamente en la búsqueda de refugio ya que pueden encontrar un refugio ocupado por coespecíficos de una forma más eficiente y en menos tiempo que un refugio sin langostas, reduciendo de esta forma el tiempo en que son vulnerables a los depredadores y asegurando encontrar refugio antes del amanecer (Childress & Herrnkind 2001b). Otro de sus argumentos es que la sobrevivencia de una langosta refugiada con 2 coespecíficos no produce mayor sobrevivencia que el refugio en sí (Childress & Herrnkind 2001a), lo que sugiere que la defensa grupal no es más efectiva que la simple presencia del refugio. Entonces, dichos autores proponen que los juveniles compartirán el refugio cuando éste sea escaso y haya una alta densidad de coespecíficos, es decir cuando las condiciones los obliguen a hacerlo y no por efecto de una disminución en la mortalidad (Childress & Herrnkind 1997).

Por otra parte, en un trabajo reciente, se reportó que tanto en estanques como en el campo grupos de cinco langostas formando una roseta fueron mas efectivos en repeler el ataque de un pez depredador que las langostas solitarias (Herrnkind *et al.* 2000).

En síntesis, parece ser que el aumento en las capacidades defensivas de *P. argus* depende del número de coespecíficos que participan en la defensa y que el efecto del guía reduce el tiempo de búsqueda de refugio, reduciendo así el riesgo de depredación. De esta forma, en lugares con bajas densidades de langostas como la Bahía de Florida el efecto del guía es la única explicación de las agregaciones observadas en los refugios mientras que en lugares con mayores densidades, puede haber aumento de las capacidades defensivas o incluso un efecto de dilución cuando las densidades son muy altas. Esto apoya la hipótesis de Mintz *et al.* (1994), quienes sostienen que la abundancia de coespecíficos

puede ser un factor limitante en las capacidades defensivas de las langostas. Así, parece claro que en *P. argus* el beneficio de compartir refugio es una disminución en la mortalidad por depredación por cualquiera de los mecanismos propuestos.

Uno de los costos inevitables de vivir en grupo es el aumento de la competencia intra-específica, que se puede expresar como comportamiento agresivo. Al respecto, se ha descrito que después de tres semanas de confinamiento en cercos de mar (jaulas instaladas en lugares someros) se produce un incremento en las interacciones agresivas de juveniles grandes y adultos jóvenes de *P. argus*, y que después de 45 días se reduce la tasa de crecimiento y aumenta la mortalidad a pesar de que las langostas contaban con refugios y abundante alimento. Las agresiones intra-específicas pueden haber sido la causa de la mortalidad observada y los factores que determinaron estos cambios en la conducta, probablemente incluyen la ausencia de depredadores y el espacio limitado en los cercos (Lozano-Álvarez 1996; Lozano-Álvarez & Spanier 1997). De esta forma, Lozano-Álvarez (1996) planteó la hipótesis de que estos cambios conductuales pueden deberse a la exclusión de depredadores y que el riesgo de depredación es un factor importante en el mantenimiento de la conducta gregaria normal de *P. argus*.

De la misma forma, en observaciones hechas en estanques con *P. argus*, Berrill (1975) reportó que los juveniles postalgaes son gregarios en la utilización del refugio, sin embargo registró interacciones agresivas entre ellos. Los encuentros agresivos ocurrieron en defensa de un refugio por su ocupante contra otro juvenil que intentaba entrar a su refugio o contra otro juvenil con el que lo compartía, empujándolo o alejándolo de éste. Generalmente, pero no siempre, el encuentro agresivo resultó en el abandono del refugio por uno de los juveniles. Esto sugiere competencia por el refugio. Además este autor, encontró que en los momentos de mayor estrés por el manejo (los primeros 10 minutos, después de introducir las langostas al estanque) las interacciones agresivas fueron menores, permitiendo una mayor capacidad para compartir refugios. Esto parece reflejar un balance entre la atracción intraespecífica y el comportamiento agresivo o competencia por el refugio de acuerdo con las condiciones imperantes.

Al parecer dentro de la dinámica de la formación de las agregaciones de langostas en los refugios, existe un balance entre la atracción y las conductas agresivas, lo cual puede tener un significado adaptativo ya que el ambiente en el que se mueve *P. argus* es altamente cambiante.

Con base en lo anterior se detecta un vacío en el entendimiento de las agregaciones en los refugios de los juveniles postalgaes de *P. argus*, ya que no se han evaluado los costos de vivir agrupados en la adecuación de los individuos, ni se ha evaluado su significado en relación con el riesgo de depredación.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## **HIPÓTESIS**

El riesgo de depredación es uno de los factores que definen la estrategia del uso de refugio y tiene efectos en el crecimiento y la sobrevivencia de *Panulirus argus* durante las fases de juvenil algal y postalgal.

## **OBJETIVO GENERAL**

Explorar la influencia del riesgo de depredación en el uso de refugio, el crecimiento y la sobrevivencia de las fases juveniles de *Panulirus argus* en condiciones experimentales.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

### **➤ Juveniles algales**

- Evaluar los efectos de la presencia de peces depredadores de hábitos nocturnos y diurnos en el uso del refugio, el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles algales en distintas épocas del año.

### **➤ Transición de juvenil algal a juvenil postalgal**

- Describir la influencia de un depredador diurno en el cambio de tipo de refugio (refugio algal a cuevas) de los juveniles de langosta y evaluar sus efectos en el crecimiento y la sobrevivencia.

### **➤ Juveniles postalgales**

- Describir la estrategia de uso del refugio en presencia y en ausencia de depredadores y evaluar sus efectos en el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## MÉTODOS GENERALES

El estudio se realizó en el cuarto de acuarios y el área de estanques de la Unidad Académica Puerto Morelos (UAPM) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México en Puerto Morelos, Q.R. (20°51' N; 86° 55' W). Para mantener la calidad del agua, tanto el cuarto de acuarios como el área de estanques están conectados a un sistema abierto de circulación de agua proveniente de la laguna arrecifal, que se encuentra enfrente de la UAPM.

### Colecta de organismos

Los experimentos de juveniles algales se realizaron con puerulos y juveniles algales tempranos capturados en la laguna arrecifal de Puerto Morelos mediante colectores tipo Phillips (1972) modificados (Briones-Fourzán 1994), colocados en el arrecife posterior, es decir, atrás de la barrera arrecifal, y con un colector "tipo red", diseñado en el Laboratorio de Crustáceos de la UAPM, construido con una red de pesca (2.70 m de largo x 1.30 m de alto y abertura de malla de 2 cm) como base, donde se amarraron mechones de filástica roja (una fibra sintética) cada seis centímetros para simular la estructura compleja de la cobertura algal). Este colector se colocó abajo del muelle de la UAPM.

Los juveniles postalgales se capturaron manualmente en la laguna arrecifal mediante buceo autónomo. Posteriormente, las langostas fueron aclimatadas durante 9 a 12 días para permitirles recuperarse y eliminar a los individuos afectados durante la captura que murieron por el manejo.

Para la captura de los peces depredadores se utilizaron diferentes métodos. Los depredadores nocturnos (*Haemulon plumieri*) se capturaron mediante buceo libre con ayuda de una red (atarraya). Los depredadores diurnos grandes (*Balistes vetula*) se compraron a pescadores de la zona, mientras que los depredadores diurnos pequeños (*Balistes capricus*) se colectaron de objetos a la deriva en la superficie del mar, donde suelen refugiarse (Humann 1994).

## **DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS**

El presente trabajo se dividió en tres apartados independientes: 1. Efectos del riesgo de depredación en los juveniles algales (4 experimentos); 2. Efectos de la presencia de un depredador diurno en la transición de juveniles algales a postalgales (1 experimento) y 3. Efectos de la presencia de un depredador diurno en los juveniles postalgales (1 experimento). Los experimentos del apartado 1 (juveniles algales) se llevaron a cabo en acuarios, mientras que los experimentos de los apartados 2 y 3 se realizaron en estanques (la descripción de los acuarios y estanques se encuentra en cada apartado).

Todos los experimentos de los tres apartados se hicieron independientemente y el diseño fue el mismo. En cada experimento se tenían simultáneamente un grupo control, sin depredador (S/D) y un grupo experimental, con depredador (C/D) con 3 réplicas o unidades experimentales en cada grupo. Es decir, en cada experimento se utilizaron simultáneamente 6 acuarios (apartado 1) o estanques (apartado 2 y 3) de las mismas dimensiones. La elección de cuáles acuarios o estanques pertenecerían al grupo control o al grupo experimental se realizó aleatoriamente antes de empezar cada experimento.

Cada uno de los seis acuarios (o estanques) de cada experimento contaba con un refugio de las mismas características y dimensiones, adecuado a la fase juvenil correspondiente (se describe en cada apartado). Se mantuvieron con el fotoperiodo y temperatura ambiente y para mantener la calidad del agua todas las réplicas contaban con un sistema abierto que recibía agua de mar cruda con la misma tasa de recambio de agua en cada unidad experimental (se describe en cada apartado). Las altas tasas de recambio usadas mantuvieron oxigenada el agua por lo que en ningún caso se les proporcionó aireación adicional.

Después del periodo de aclimatación se introdujo el mismo número de langostas en cada unidad experimental, escogidas aleatoriamente del estanque de aclimatación. Un día después se introdujeron los peces depredadores durante las horas de luz; de esta forma al introducir los peces, las langostas se encontraban dentro de su refugio diurno, dándoles la oportunidad de percatarse del riesgo de depredación antes de salir por la noche a las áreas desprotegidas.

### Alimentación

En todos los experimentos las langostas se alimentaron diariamente *ad libitum* con mejillón picado (*Perna canaliculus*) entre las 22:00 y 23:00 h. El alimento se distribuyó homogéneamente afuera del refugio para forzar a las langostas a abandonar su refugio para alimentarse. Al siguiente día por la mañana (9:00 h), se retiró el alimento no consumido.

Los peces usados como depredadores también se alimentaron diariamente *ad libitum* con mejillón y ocasionalmente con calamar. Los peces nocturnos se alimentaron unos minutos antes de alimentar a las langostas y los diurnos durante el día (09:00 - 10:00 h).

### Uso de refugio

El uso de refugio se evaluó de diferente forma en cada fase debido a los objetivos de cada experimento y a las diferencias ecológicas entre los juveniles algales y los postalgales. Por lo que en cada apartado se definirá la forma particular de evaluar el uso de refugio.

### Crecimiento

Para evaluar el crecimiento, en cada fecha de medición se capturaron a las langostas durante el día (12:00- 13:00 h) y se obtuvo la longitud cefalotorácica (LC) de cada individuo, la cual se midió con un vernier en milímetros ( $\pm 0.1$  mm) desde el borde interorbital hasta la parte posterior del cefalotórax. Para evitar que el muestreo afectara la capacidad de las langostas para evitar la depredación, en las unidades experimentales del grupo con depredador, se capturó al pez depredador antes de capturar a las langostas y se aisló en una jaula del resto del estanque o acuario. Después de obtener la LC, las langostas se regresaron a su unidad experimental e inmediatamente regresaban a su refugio. El pez depredador se liberaba de su jaula hasta el siguiente día para evitar que por algún efecto del manejo se le facilitara la captura de las langostas.

El crecimiento en los crustáceos es un proceso continuo que se hace aparente cuando los animales mudan y se despojan de su caparazón viejo mediante un proceso denominado ecdisis que permite el incremento tanto en talla como en peso (Phillips *et al* 1980). De esta forma, el crecimiento puede separarse

en dos componentes: el incremento por muda (la diferencia entre las tallas antes y después de la ecdisis) y el periodo intermuda (la duración en tiempo entre dos mudas sucesivas) (Cobb & Phillips 1980).

La tasa de crecimiento es una medida que refleja los efectos combinados del incremento por muda y el periodo intermuda, reduciendo así la variabilidad inherente a los datos de crecimiento y permitiendo las comparaciones entre un amplio intervalo de tallas y condiciones (Hunt & Lyons 1986). La tasa de crecimiento semanal se calcula con la siguiente formula:

$$\text{Tasa de crecimiento semanal} = (\text{Incremento por muda} / \text{periodo intermuda}) \times (7 \text{ días/semana})$$

Donde el Incremento por muda es el aumento de la longitud del cefalotórax (LC) en milímetros entre mudas sucesivas y el periodo intermuda es el periodo de tiempo en días transcurrido entre las dos mudas.

Por lo tanto, para calcular las tasas de crecimiento semanal se requiere de la identificación de cada individuo y del registro de cada muda en el tiempo.

En los experimentos con juveniles algales (apartado 1) y en el experimento de transición (apartado 2), debido a la dificultad de identificar individualmente a las langostas, no fue posible calcular la tasa de crecimiento individual. Las comparaciones de crecimiento entre el grupo con depredador y el grupo sin depredador y entre experimentos se hicieron tomando en cuenta la talla media de los individuos en las unidades experimentales (acuarios) en cada fecha de medición.

En el experimento con juveniles postalgales (apartado 3), para obtener un análisis del crecimiento con mayor resolución, se calculó la tasa de crecimiento individual de las langostas que mudaron más de dos veces debido a que fue posible identificarlas individualmente como se describe en el método de dicho apartado.

#### Sobrevivencia

En todos los experimentos, la sobrevivencia se obtuvo contando el número de langostas vivas en cada acuario o estanque en cada fecha de medición y transformando este número a porcentaje.

Antes de realizar los análisis estadísticos cada grupo de datos se sometió a un análisis de normalidad y de homogeneidad de varianzas. Para el análisis de los datos de crecimiento, se aplicó una ANOVA simple sobre las tallas promedio de las repeticiones de cada tratamiento en cada fecha de medición. Por otra parte para comparar la sobrevivencia, se utilizó una prueba de t, precedida de la transformación arcoseno de los datos (Hurlbert 1992). En todos los casos, la hipótesis nula fue que no hay diferencia significativa entre grupos (control vs. experimental) y el nivel de significancia fue de 0.05.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

# 1. EFECTOS DEL RIESGO DE DEPREDACIÓN EN LOS JUVENILES ALGALES

## MÉTODOS

Se realizaron cuatro experimentos con juveniles algales en diferentes épocas del año para explorar la influencia del tipo de depredador (nocturno y diurno) en el uso de refugio, el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles algales.

Los experimentos con juveniles algales se llevaron a cabo en acuarios de  $\approx 150$  litros ( $1.0 \times 0.4 \times 0.4$  m) con un área de  $0.40 \text{ m}^2$  (Fig. 1), a excepción del experimento 3, que se realizó en acuarios de  $\approx 60$  l ( $0.6 \times 0.3 \times 0.4$  m) y  $0.18 \text{ m}^2$  de área. La tasa de recambio en los acuarios de  $0.40 \text{ m}^2$  fue de 24 veces al día (150 l/h) mientras que en los acuarios de  $0.18 \text{ m}^2$  de 30 veces al día (75 l/h).

Cada uno de los 6 acuarios en los cuatro experimentos, contaba con un refugio elaborado con mechones de filástica verde de las mismas dimensiones ( $0.2 \times 0.2 \times 0.3$  m) simulando la estructura compleja de la vegetación marina.

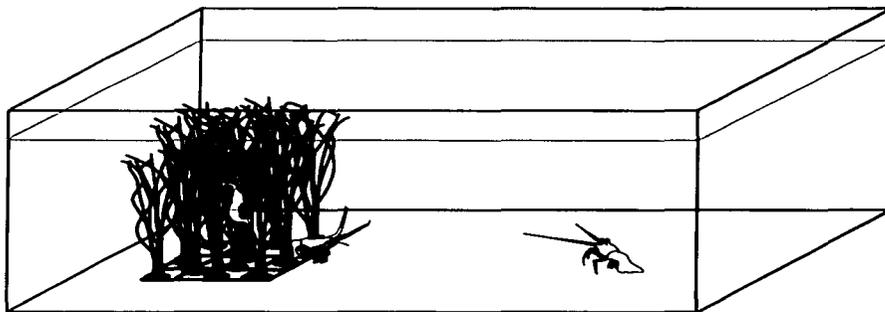


Figura 1. Esquema de los acuarios experimentales ( $\approx 150$  L;  $1.0 \times 0.4 \times 0.4$  m) para los experimentos con juveniles algales de *Panulirus argus*. Se muestra el refugio de filástica. El esquema no está a escala y no se muestra la entrada y salida de agua del acuario.

La descripción de cada experimento se encuentra resumida en la tabla 1, donde se indica el tipo de depredador (nocturno o diurno), la estación del año, las fechas durante las cuales se realizó cada experimento, la temperatura media del agua, el número inicial de juveniles algales en cada réplica, la talla media inicial en mm de LC, el volumen y área de los acuarios y la densidad de siembra.

Cada experimento fue codificado con una clave de dos letras para identificarlo rápidamente. La primera letra representa el tipo de depredador: "N" para nocturno y "D" para diurno; la segunda representa la estación del año en que se realizó el experimento: "P" para primavera, "V" para verano e "I" para invierno. Así, al experimento 1 realizado con depredadores nocturnos (N) en primavera (P) se le asignó la clave NP; al experimento 2, con depredador nocturno (N) en invierno-primavera (I-P), la clave NI-P y así para los demás experimentos (Tabla 1).

**Tabla 1.** Descripción de los experimentos con juveniles algales de *Panulirus argus*. Tipo de depredador, estación del año y fechas en que se realizó cada experimento, número inicial de juveniles por acuario, talla media inicial (en mm de longitud cefalotorácica LC) y densidad de langostas (langostas / m<sup>2</sup>; l/m<sup>2</sup>).

Experimento N°	Clave	Tipo de depredador	Estación del año	Fecha de inicio - termino	Temperatura del agua (°C) media ± DE (intervalo)	N <sub>i</sub>	LC <sub>i</sub> Media ± EE (Intervalo de tallas)	Unidad experimental (Densidad l/m <sup>2</sup> )
1	NP	Nocturno	Primavera	24.III.00 - 20.VI.00	27.3 ± 0.88 (25.0 - 28.9)	9	6.4 ± 0.05 (5.9-7.0)	150 l; 0.40 m <sup>2</sup> (22.5)
2	NI-P	Nocturno	Inv-Prim	28.I.01 - 9.IV.01	25.7 ± 0.88 (23.5 - 27.0)	10	6.5 ± 0.04 (5.9 - 8.5)	150 l; 0.40 m <sup>2</sup> (25.0)
3	NI <sub>p</sub>	Nocturno	Invierno	8.XII.00 - 16.II.01	24.8 ± 1.30 (21.7 - 27.7)	13	6.6 ± 0.07 (5.5-8.0)	60 l; 0.18 m <sup>2</sup> (72.2)
4	DI	Diurno	Invierno	8.XII.00 - 15.II.01	24.8 ± 1.30 (21.7 - 27.7)	13	6.5 ± 0.06 (5.5 - 8.2)	150 l; 0.40 m <sup>2</sup> (32.5)

NP = con depredador nocturno en primavera (2 ejemplares de *Haemulon plumieri* por acuario); NI-P = con depredador nocturno en invierno (2 ejemplares de *Haemulon plumieri* por acuario); NI<sub>p</sub> = con depredador nocturno en invierno en acuarios más pequeños (2 ejemplares de *Haemulon plumieri* por acuario); DI = con un depredador diurno en invierno (1 ejemplar de *Balistes caprisicus* por acuario).

En los experimentos con depredador nocturno (experimentos 1, 2 y 3) se utilizó *Haemulon plumieri*, un pez abundante en la Laguna arrecifal de Puerto Morelos que se ha identificado como depredador nocturno de los juveniles algales

(Herrnkind & Butler 1986). Se introdujeron dos peces por acuario (11.0 - 13.5 cm de longitud furcal, LF) ya que en observaciones preliminares, al ponerlos solos, los peces mostraban un comportamiento demasiado tímido escondiéndose en una esquina durante todo el día sin alimentarse. Sin embargo, al estar en parejas se alimentaban y nadaban normalmente por el acuario.

Para el experimento 4 con depredador diurno en invierno (DI) en cada acuario experimental (C/D) se introdujo un ejemplar del pez diurno *Balistes caprisкус* (8 - 9 cm LF); un balístido pequeño capaz de vivir en los acuarios de 150 l y que en observaciones preliminares (en ausencia de refugios) demostró tener la capacidad para capturar y alimentarse de los juveniles algales.

#### Uso de refugio

En los experimentos con juveniles algales el uso de refugio se evaluó como "el porcentaje de ocupación del refugio", el cual se definió con fines prácticos, como el porcentaje de langostas adentro del refugio durante un ciclo diario. Para ello, se hicieron observaciones aproximadamente cada hora, desde las 05:00 hasta las 01:00 del siguiente día. Las observaciones se realizaron al inicio de cada experimento durante un periodo de 14 días, procurando obtener un mínimo de tres registros para cada hora. En cada registro se anotó el número de langostas afuera del refugio y debido a que las langostas no se ven en el refugio de filástica, el porcentaje de ocupación se obtuvo sustrayendo el número de langostas afuera del refugio del número total de langostas.

Para evitar una posible alteración en la conducta durante las observaciones nocturnas, se usó una lámpara de luz roja (> 600 nm de longitud de onda) construida con cuatro diodos Radio Shack<sup>MR</sup> (Nº de catálogo: 276-086-A), debido a que las langostas son incapaces de percibir la luz por encima de esta longitud de onda (Ache & Mc Millan 1980; Cummings *et al.* 1984).

## Crecimiento y sobrevivencia

La medición de la LC y la estimación de la sobrevivencia se realizaron aproximadamente cada 20 días con el método que se indicó en la descripción general de los experimentos.

## Comparaciones

En cada experimento se comparó el grupo control, sin depredador (S/D) vs. el grupo experimental, con depredador (C/D) para evaluar el impacto del riesgo de depredación en cada situación.

Para evaluar el efecto de la época del año en el crecimiento de los juveniles algales, se compararon los experimentos 1 y 2 mediante una ANOVA de dos vías de efectos fijos. Se consideró como variable dependiente a la talla media de los organismos de cada réplica a los  $\approx 70$  días y como variables independientes o factores el riesgo de depredación (S/D vs. C/D) y la época del año (Primavera vs. invierno-primavera).

En primavera (experimento 1) el fotoperiodo tuvo una duración de 12:17 h a 13:24 horas de luz de día y la temperatura media del agua ( $27.3\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.88$ ; media  $\pm$  DE) fue significativamente más alta ( $t=9.49$ ;  $gl=116$ ;  $p<0.001$ ) que en invierno-primavera (experimento 2:  $25.7^{\circ}\text{C} \pm 0.88$ ) con un fotoperiodo más corto (11:09 a 12:32 horas de luz de día).

Esta comparación fue posible porque ambos experimentos se realizaron en igualdad de condiciones, es decir, en los mismos acuarios de  $0.40\text{ m}^2$ , con los mismos refugios de filástica, el mismo tipo de depredador, la misma tasa de recambio de agua, se alimentaron *ad libitum* con el mismo alimento y con densidades de siembra muy similares [experimento 1:  $22.5\text{ langostas/m}^2$  (9 langostas /  $0.40\text{ m}^2$ ) y el experimento 2:  $25\text{ langostas/m}^2$  (10 langostas /  $0.40\text{ m}^2$ )].

Para explorar el efecto de la densidad se compararon los grupos control de los dos experimentos realizados simultáneamente, es decir, el experimento 3 ( $72.2\text{ langostas/m}^2$ ) y el experimento 4 ( $32.5\text{ langostas/m}^2$ ). Las comparaciones entre acuarios C/D no fueron posibles porque se usaron depredadores de diferentes hábitos: nocturnos para el experimento 3 y diurnos para el experimento 4.

## RESULTADOS

### Efectos de los depredadores nocturnos en los juveniles algales

#### Uso de refugio

El porcentaje de ocupación del refugio de los juveniles algales en presencia de depredadores nocturnos se obtuvo en los experimentos 2 y 3. En los dos experimentos se observó la misma tendencia y los valores no difirieron, por lo que se presentan los resultados del experimento 2 como representativos del efecto de los depredadores nocturnos. Con fines prácticos, en la figura 2 se representó el porcentaje de langostas afuera del refugio debido a que de esta forma se pueden observar mejor las tendencias. En presencia de depredadores nocturnos, los juveniles prácticamente no salieron de su refugio ni durante el día, ni durante la noche, a excepción de una langosta (de 9 en una réplica) que salió a las 05:00 h en una ocasión. Mientras que en el grupo sin depredador, un mayor porcentaje de langostas salieron del refugio durante la noche que durante el día con máximos a las 18:00, 23:00 y 01:00 h.

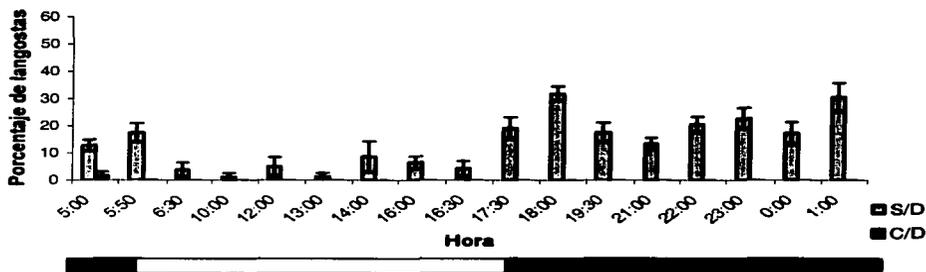
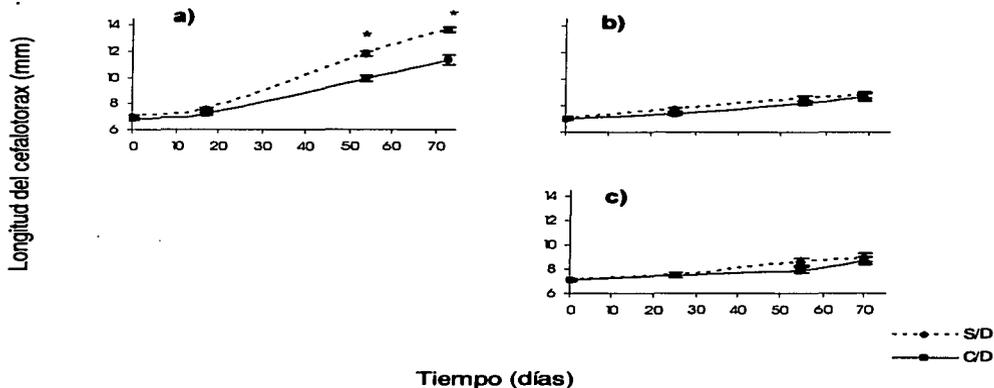


Figura 2. Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles algales de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y presencia (C/D) de depredadores nocturnos (*Haemulon plumieri*). Cada barra en el histograma representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas. La parte oscura de la barra horizontal representa la noche, mientras que la parte clara representa el día. Nota: el eje de las X no está a escala.

## Crecimiento

En primavera [experimento 1; Fig. 3a], a partir del día 54 y hasta el final del experimento, la talla de las langostas del grupo con depredador fue significativamente menor que la del grupo sin depredador (Tabla 2).

En cambio en invierno-primavera [experimento 2] y en invierno [experimento 3] no se detectaron diferencias significativas en las tallas de los juveniles algales entre los grupos con y sin depredador en ninguna de las fechas evaluadas (Tabla 2; Fig.3b,c).



**Figura 3.** Comparación del crecimiento de los juveniles algales de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y en presencia de depredadores nocturnos (*Haemulon plumieri*) (C/D). a) en primavera (experimento 1, NP); b) en invierno-primavera (experimento 2, NI-P) y c) en invierno con mayor densidad (experimento 3, NIId). Cada punto representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas. \* =  $p < 0.05$ .

**Tabla 2.** Comparación de las tallas (mm LC) de los juveniles algales de *Panulirus argus* entre los grupos con depredador y sin depredador de los experimentos con depredadores nocturnos.

Día	SIN DEPREDADOR		CON DEPREDADOR		gl	F	p
	LC (media ± DE)	n	LC (media ± DE)	n			
<b>Experimento 1 (NP)</b>							
0	6.5 ± 0.15	9; 9; 9	6.3 ± 0.14	9; 9; 9	1, 4	0.9746	ns
17	7.1 ± 0.36	9; 9; 9	6.7 ± 0.15	7; 8; 6	1, 4	2.8394	ns
54	11.3 ± 0.11	9; 9; 8	9.4 ± 0.46	5; 4; 0	1, 4	55.3664	<0.05
73	13.2 ± 0.60	9; 9; 8	10.8 ± 0.40	5; 4; 0	1, 4	22.3922	<0.05
<b>Experimento 2 (NI-P)</b>							
0	6.5 ± 0.06	10; 10; 10	6.5 ± 0.03	10; 10; 10	1, 4	0.0066	ns
25	7.6 ± 0.04	9; 8; 7	7.2 ± 0.30	6; 8; 9	1, 4	5.1289	ns
43	8.4 ± 0.11	8; 8; 7	8.4 ± 0.18	4; 4; 3	1, 4	0.3969	ns
71	9.5 ± 0.22	5; 6; 7	9.1 ± 0.21	2; 3; 2	1, 4	6.8025	ns
<b>Experimento 3 (NI<sub>p</sub>)</b>							
0	6.6 ± 0.08	13; 13; 13	6.6 ± 0.06	13; 13; 13	1, 4	0.0472	ns
25	7.1 ± 0.48	7; 10; 10	7.0 ± 0.46	7; 6; 10	1, 4	0.0056	ns
55	8.1 ± 0.60	7; 9; 8	7.4 ± 0.70	6; 5; 6	1, 4	1.951	ns
70	8.4 ± 0.32	6; 5; 6	8.2 ± 0.44	1; 1; 1	1, 4	0.5992	ns

n = número de individuos en cada réplica; F = valor de la prueba F; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; ns = no significativo.

### Efecto de la época del año

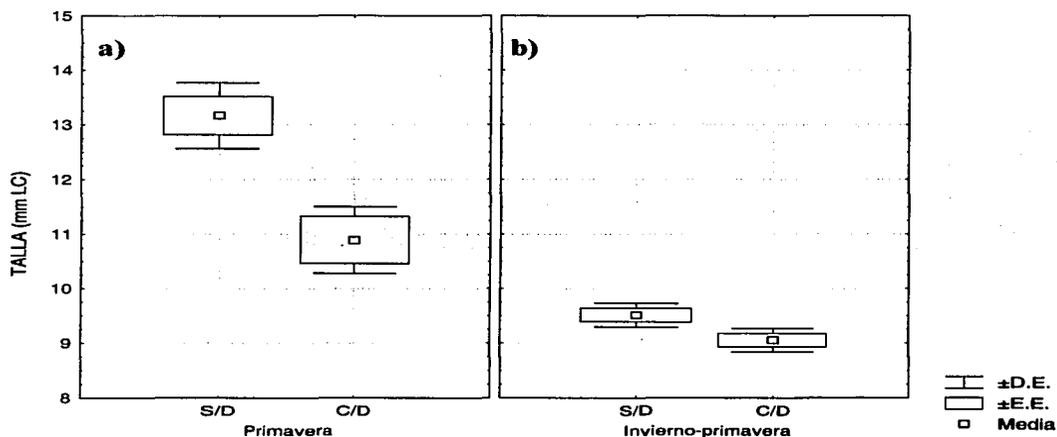
Tanto el factor "época del año" como el factor "riesgo de depredación" tuvieron influencia significativa en la talla media de los juveniles algales a los =70 días (Tabla 3). Además la interacción entre los factores también resultó significativa, lo que indica que nivel de un factor esta influenciado por el nivel del otro (Sokal & Rohlf 1979). Es decir, el efecto del factor "riesgo de depredación" depende del nivel del factor "época del año".

**Tabla 3.** Análisis de varianza de dos factores. Diferencias en la talla de los juveniles algales alcanzada a los =70 días de los experimentos 1 (primavera) y 2 (invierno-primavera). Los factores son la época del año (primavera vs. invierno-primavera) y el riesgo de depredación (sin depredador vs. con depredador nocturno).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F	p
Epoca del año	1	20.069	20.069	109.055	0.00002
Riesgo de depredación	1	4.979	4.979	27.055	0.00125
Interacción	1	2.191	2.191	11.905	0.01068
Error	7	1.288	0.184		

gl= grados de libertad; SC= suma de cuadrados; CM= cuadrado medio; F = valor de la prueba F; p = probabilidad estadística.

Así, en primavera, los juveniles alcanzan una mayor talla en el grupo S/D que en el grupo C/D, sin embargo en invierno no se produce esta diferencia (Fig.4; Tabla 2). Adicionalmente, en primavera [experimento 1], los juveniles algales (Tabla 2) alcanzaron una mayor talla que en invierno-primavera [experimento 2] tanto entre grupos control ( NP =  $13.2 \pm 0.60$  vs NI-P =  $9.5 \pm 0.22$ ; media  $\pm$  DE; F = 11.03, gl = 1,4, p < 0.001) como entre grupos experimentales ( NP =  $10.8 \pm 1.02$  vs NI-P =  $9.0 \pm 0.91$ ; t = 3.65, gl = 14, p<0.05). De esta forma, el efecto del riesgo de depredación en el crecimiento de los juveniles algales sólo fue evidente en primavera cuando el crecimiento fue mayor (Fig. 4).



**Figura 4.** Comparación del efecto del riesgo de depredación en la talla de los juveniles algales de *Panulirus argus* alcanzada a los  $\approx$  70 días: a) en primavera [experimento 1] y b) en invierno-primavera [experimento 2]. S/D = sin depredador; C/D = con depredadores nocturnos (*Haemulon plumieri*); DE = desviación estándar; EE = error estándar.

Efecto de la densidad de siembra en el crecimiento de los juveniles algales en ausencia de depredadores

Se ha reportado que a densidades mayores de 50 langostas/m<sup>2</sup> disminuye el crecimiento de los juveniles algales en condiciones experimentales (Blanco *et al.* 2002). En el presente trabajo, solamente un experimento se realizó con una densidad de siembra mayor a las 50 langostas/ m<sup>2</sup>. Así, con el objetivo de detectar posibles diferencias en el crecimiento causadas por la densidad de siembra se compararon las tallas alcanzadas por los juveniles a los ≈ 70 días entre los grupos control (S/D) de dos experimentos realizados simultáneamente en invierno (8 dic. 2000 – 16 feb. 2001; 21.7 – 27.7 °C): el experimento 3 con una densidad de siembra de 72.2 langostas/m<sup>2</sup> y el experimento 4 con 32.5 langostas/m<sup>2</sup>. Las densidades de siembra comparadas no afectaron el crecimiento de los juveniles algales (experimento 3: 8.4 ± 1.50 mm LC; media ± DE; experimento 4: 8.2 ± 1.27 mm LC; F = 1.126; gl = 1, 4; p=0.348).

### Sobrevivencia

En todos los experimentos con depredadores nocturnos, la sobrevivencia de las langostas del grupo experimental fue significativamente menor que la del grupo control (Tabla 4).

**Tabla 4.** Comparación de la sobrevivencia de los juveniles algales de *Panulirus argus* entre los acuarios con depredador nocturno (C/D) y sin depredador (S/D) a los ≈ 70 días.

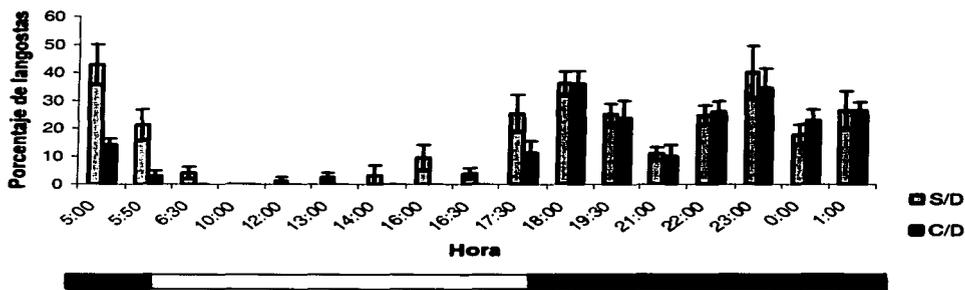
Experimento	Tiempo (días)	Sobrevivencia (%)		t	gl	p
		S/D	C/D			
1 (NP)	73	83.5	30.0	3.25	4	0.03
2 (NI-P)	71	50.9	28.8	5.43	4	0.006
3 (NI <sub>p</sub> )	70	47.2	16.1	12.14	4	0.0003

La sobrevivencia representa el porcentaje medio de las tres replicas; t = valor de la prueba t de Student; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; ns = no significativo.

## Efectos de los depredadores diurnos en los juveniles algales

### Uso de refugio

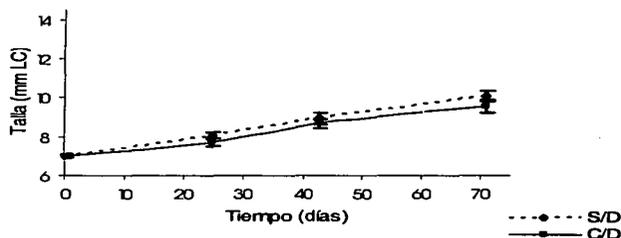
En la figura 6 se representó el porcentaje de langostas afuera del refugio obtenido en el experimento 4 (DI). En los acuarios con depredador, durante las horas de luz, cuando el depredador se encontraba activo, los juveniles algales se mantuvieron adentro del refugio, mientras que en los acuarios sin depredador un pequeño porcentaje de langostas salió de su refugio. Durante el amanecer (05:50) y el ocaso (17:30), un mayor porcentaje de juveniles salió del refugio en los acuarios control que en los acuarios con depredador. Finalmente, durante la noche, cuando los depredadores diurnos están inactivos y las langostas se alimentan, no hubo diferencias en los patrones de ocupación del refugio entre los grupos S/D y C/D. En todos los acuarios, durante la noche, un mayor porcentaje de langostas salió del refugio y se presentaron dos máximos, uno a las 18:00 horas y otro a las 23:00 horas.



**Figura 6.** Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles algales de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y presencia (C/D) de un depredador diurno (*Balistes capriscus*). Cada barra en el histograma representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas. La parte oscura de la barra horizontal representa la noche, mientras que la parte clara representa el día. Nota: el eje de las X no está a escala.

## Crecimiento

No se detectaron diferencias significativas de las tallas de los juveniles algales entre el grupo con depredador diurno y el grupo sin depredador del experimento 4 (Fig.7; Tabla. 5).



**Figura 7.** Comparación del crecimiento de juveniles algales de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y presencia de un depredador diurno (C/D) (experimento 4, DI; *Balistes capriscus*). Cada punto representa la media  $\pm 1$  EE de tres réplicas.

**Tabla 5.** Comparación de las tallas (mm LC) de los juveniles algales de *Panulirus argus* entre los grupos con depredador (C/D) y sin depredador (S/D) del experimento 4 con depredador diurno (*Balistes capriscus*) en invierno.

Día	LC (media $\pm$ DE)						
	S/D	n	C/D	n	gl	F	p
0	6.5 $\pm$ 0.47	13 ; 13 ; 13	6.5 $\pm$ 0.61	13 ; 13 ; 13	1, 4	0.0869	ns
25	7.2 $\pm$ 0.71	12 ; 9 ; 11	6.9 $\pm$ 0.67	9 ; 10 ; 10	1, 4	6.0799	ns
55	8.0 $\pm$ 0.93	12 ; 9 ; 11	7.7 $\pm$ 0.54	5 ; 6 ; 9	1, 4	2.1347	ns
69	8.2 $\pm$ 1.27	12 ; 9 ; 9	8.2 $\pm$ 0.91	3 ; 3 ; 5	1, 4	0.0251	ns

n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; ns = no significativo

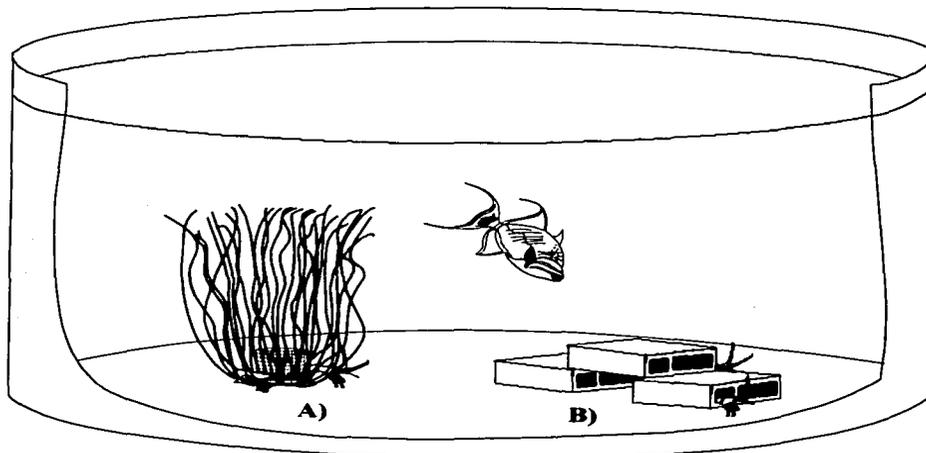
## Sobrevivencia

En el experimento 4 (DI), la sobrevivencia a los = 70 días en los estanques con depredador diurno (31.9 %) fue menor ( $t= 4.53$ ;  $gl=4$ ;  $p=0.01$ ) que en los estanques sin depredador (62.2 %).

## 2. EFECTOS DE LA PRESENCIA DE UN DEPREDADOR DIURNO EN LA TRANSICIÓN DE JUVENILES ALGALES A POSTALGALES

### MÉTODOS

Este experimento se realizó del 11 de julio al 13 de noviembre del 2000 en 6 estanques circulares de fibra de vidrio de 2 m de diámetro y 1 m de altura ( $\approx 2700$  L;  $3.14$  m<sup>2</sup>) con una tasa de recambio de agua de  $\approx 9$  veces al día ( $\approx 1000$  l/h). Los estanques se encontraban a la intemperie y estaban cubiertos con malla sombra (70%) para evitar el paso directo de la radiación solar. Cada estanque contaba con dos tipos de refugio (Fig. 8): un refugio de filástica (adecuado para juveniles algales) y un refugio postalgal o tipo cueva formado por un arreglo de 3 bloques de concreto ( $0.2 \times 0.4 \times 0.1$  m), dos asentados en el piso del estanque con una separación de aproximadamente 15 cm y otro encima de éstos. Adicionalmente cada bloque contaba con tres huecos ( $0.10 \times 0.04 \times 0.20$  m).



**Figura 8.** Esquema de los estanques experimentales para el experimento de transición de juveniles algales a postalgales de *Panulirus argus*. Se muestra el depredador diurno (*Balistes vetula*) y los dos tipos de refugio: A) refugio de filástica y B) refugio de bloques de concreto. La descripción completa del estanque se encuentra en el texto. El esquema no está a escala y no se muestra la entrada y salida de agua.

Se introdujeron 23 juveniles algales (5.0-8.0 mm LC,  $5.9 \pm 0.05$ ; media  $\pm$  EE) por estanque y al siguiente día se introdujo un pez depredador (*Balistes vetula*; 29 – 32 cm LF) en cada uno de los tres estanques experimentales. Los otros tres estanques permanecieron sin depredador.

#### Uso de refugio

Con la finalidad de describir los efectos del riesgo de depredación en el cambio de tipo de refugio (algal a cuevas) se registró la preferencia del tipo de refugio en cada día de medición (aproximadamente cada 20 días) y se obtuvo la talla (LC) de los juveniles que se encontraban en el refugio de filástica y la de aquéllos que se encontraban en el refugio de bloques de concreto.

#### Crecimiento y sobrevivencia

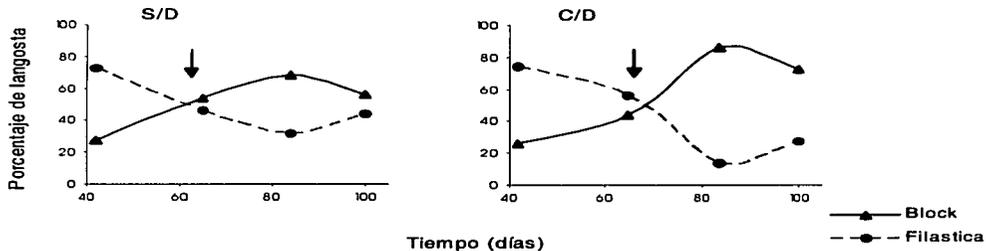
Para el análisis estadístico del crecimiento y la talla media en cada tipo de refugio, en cada fecha de medición se compararon las tallas medias de las tres réplicas de cada grupo (S/D vs. C/D) mediante una ANOVA simple. La sobrevivencia se evaluó con una prueba de t previa transformación a arcoseno de los porcentajes (Hurlbert 1992). La hipótesis nula fue que no hay diferencia significativa entre grupos (control vs. experimental) y el nivel de significancia fue de 0.05.

## RESULTADOS

### Uso de refugio

#### Preferencia por el tipo de refugio

La preferencia durante el tiempo por los dos tipos de refugio fue similar tanto en ausencia como en presencia de un depredador diurno (Fig. 9a,b).



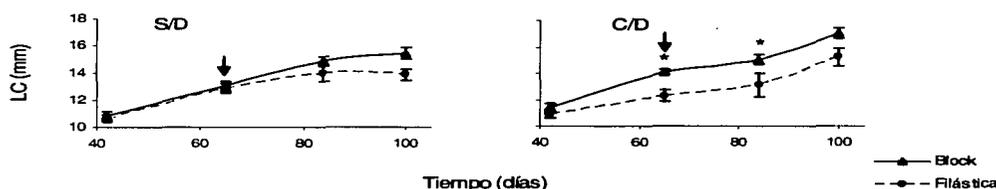
**Figura 9.** Ocupación de dos tipos de refugio (filástica vs block) para juveniles de *Panulirus argus* durante la transición de juvenil algal a postalgal. S/D) en ausencia de depredadores y C/D) en presencia de un depredador diurno (*Balistes vetula*). La flecha indica el tiempo aproximado en que ocurre la transición de juvenil algal a postalgal ( $\approx 65$ días). Cada punto representa la media de tres réplicas.

Al inicio del experimento (día 42), hubo una fuerte preferencia de los juveniles por el refugio de filástica tanto en los estanques sin depredador (73 %  $\pm$  8.3) como en los estanques con depredador (72 %  $\pm$  18.9). Aproximadamente a los 65 días, el 50 % de las langostas se encontraba en cada tipo de refugio en ambos grupos (filástica: S/D: 46 %  $\pm$  11.2 y C/D: 54 %  $\pm$  15.6). Para el día 84, se encontró un mayor porcentaje de langostas ocupando el refugio de bloques en ambos grupos (S/D: 68%  $\pm$  11.9 ; C/D: 85 %  $\pm$  7.6) y para el día 100, el número de langostas en los bloques disminuyó ligeramente (S/D: 56%  $\pm$  3.6 ; C/D: 69 %  $\pm$  23.9) pero se mantuvo más alto que en el refugio de filástica; este posible regreso al refugio de filástica se analiza en la discusión.

Se propone que en este experimento la transición de juvenil algal a postalgal ocurrió aproximadamente a los 65 días, tanto en el grupo control como en el grupo experimental.

### Tallas de los juveniles en los dos tipos de refugio

En los estanques con depredador, en los días 65 y 84 (Fig. 10b), las langostas que ocuparon el refugio de filástica fueron significativamente más pequeñas que las que ocuparon el refugio de bloques (Tabla 7). Para el final del experimento (día 100) esta tendencia continuó pero dejó de ser significativa ( $F=8.68$ ;  $gl=1, 4$ ;  $p=0.06$ ; Tabla 7). Mientras que en los estanques sin depredador (Fig.10a) no hubo diferencias en las tallas de las langostas entre los dos tipos de refugio en ninguna de las fechas evaluadas (Tabla 7).



**Figura 10.** Distribución de tallas de juveniles de *Panulirus argus* en dos tipos de refugio (filástica vs block) durante la transición de juvenil algal a postalgal. S/D) en ausencia de depredadores y C/D) en presencia de un depredador diurno (*Balistes vetula*). La flecha indica el tiempo en que ocurre la transición de juvenil algal a postalgal ( $\approx 65$  días). Cada punto representa la media  $\pm 1$  EE de tres réplicas. \* =  $p < 0.05$ .

**Tabla 7.** Comparación entre las tallas (mm LC; media  $\pm$  DE) de las langostas (*Panulirus argus*) que ocuparon el refugio de filástica y el refugio de bloques de concreto de los grupos sin depredador y con depredador del experimento de transición.

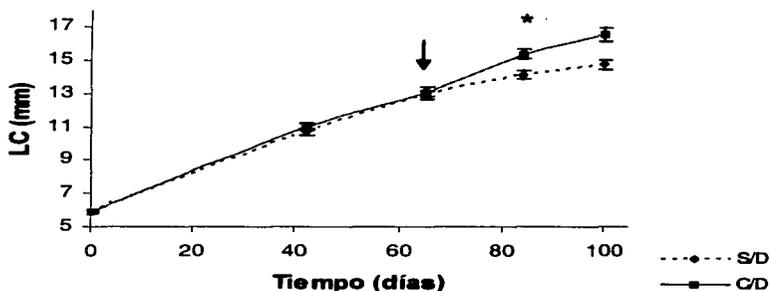
Día	TIPO DE REFUGIO		gl	F	p
	FILÁSTICA	BLOQUES			
<b>SIN DEPREDADOR</b>					
42	10.6 $\pm$ 0.99	11.1 $\pm$ 0.68	1, 4	0.513	0.513
65	12.6 $\pm$ 0.77	13.2 $\pm$ 0.73	1, 4	0.829	0.414
84	14.0 $\pm$ 2.06	15.0 $\pm$ 0.86	1, 4	0.633	0.471
100	13.9 $\pm$ 1.42	15.5 $\pm$ 0.77	1, 4	2.747	0.173
<b>CON DEPREDADOR</b>					
42	10.9 $\pm$ 0.17	11.4 $\pm$ 0.24	1, 4	7.671	0.069
65	12.3 $\pm$ 0.76	14.2 $\pm$ 0.33	1, 4	16.050	0.016
84	13.1 $\pm$ 0.08	15.1 $\pm$ 0.64	1, 4	17.030	0.026
100	14.8 $\pm$ 1.21	17.0 $\pm$ 0.52	1, 4	8.680	0.060

gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## Crecimiento

Del inicio del experimento al día 65 (Fig. 11), es decir, mientras las langostas aún eran juveniles algales, no se detectaron diferencias en las tallas entre los grupos con y sin depredador (Tabla 8). Sin embargo, en el día 84, cuando la mayoría de las langostas ya eran juveniles postalgales, las langostas de los estanques con depredador alcanzaron una talla promedio mayor que las de los estanques sin depredador. Al final del experimento (día 100) esta diferencia fue marginalmente significativa (Tabla 8).



**Figura 11.** Comparación del crecimiento de *Panulirus argus* durante la transición de juvenil algal a postalgal en ausencia (S/D) y en presencia de un depredador diurno (C/D: *Balistes vetula*). La flecha indica el tiempo en que ocurre la transición ( $\approx$  65 días). Cada punto representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas. \* =  $p < 0.05$ .

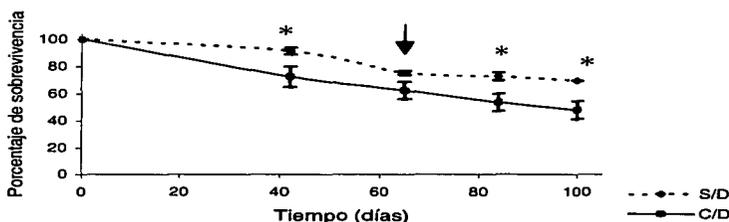
**Tabla 8.** Comparación de las tallas (mm LC; media  $\pm$  DE) de los juveniles algales de *Panulirus argus* entre el grupo sin depredador y el grupo con depredador del experimento de transición (ANOVA simple).

Día	SIN DEPREDADOR	CON DEPREDADOR	gl	F	p
Juveniles algales					
0	5.9 $\pm$ 0.11 (n=23, 23, 23)	5.9 $\pm$ 0.11 (n=23, 23, 23)	1, 4	0.379	0.571
42	10.7 $\pm$ 0.75 (n=22, 20, 21)	11.0 $\pm$ 0.31 (n=16, 20, 14)	1, 4	0.433	0.546
65	12.9 $\pm$ 0.60 (n=17, 17, 18)	13.1 $\pm$ 0.74 (n=14, 17, 12)	1, 4	0.076	0.796
Juveniles postalgales					
84	14.1 $\pm$ 0.49 (n=16, 16, 18)	15.4 $\pm$ 0.45 (n=12, 15, 10)	1, 4	11.177	0.029
100	14.8 $\pm$ 0.94 (n=16, 16, 16)	16.5 $\pm$ 0.89 (n= 9, 14, 10)	1, 4	5.840	0.073

n= número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p= probabilidad estadística.

## SOBREVIVENCIA

La sobrevivencia de juveniles de *P. argus* en los estanques con depredador fue menor que en los estanques S/D antes (día 42) y después (días 84 y 100) de la transición (Fig.12; Tabla 9). Sin embargo, durante el periodo de transición al refugio postalgal (día 65), en el grupo sin depredador la mortalidad aumentó y desaparecieron las diferencias de sobrevivencia con el grupo C/D ( $t = 2.04$ ,  $gl = 4$ ,  $p = 0.111$ ).



**Figura 12.** Efectos de la presencia de un depredador diurno en la sobrevivencia de *Panulirus argus* durante la transición de juvenil algal a postalgal. S/D) en ausencia de depredadores, C/D) en presencia de un depredador diurno (*Balistes vetula*). La flecha indica el tiempo en que ocurre la transición de juvenil algal a postalgal ( $\approx 65$ días). Cada punto representa la media  $\pm 1EE$  de tres réplicas. \* =  $p < 0.05$ .

**Tabla 9.** Comparación de la sobrevivencia de los juveniles algales de *Panulirus argus* entre los estanques con depredador (C/D) y sin depredador (S/D) del experimento de transición.

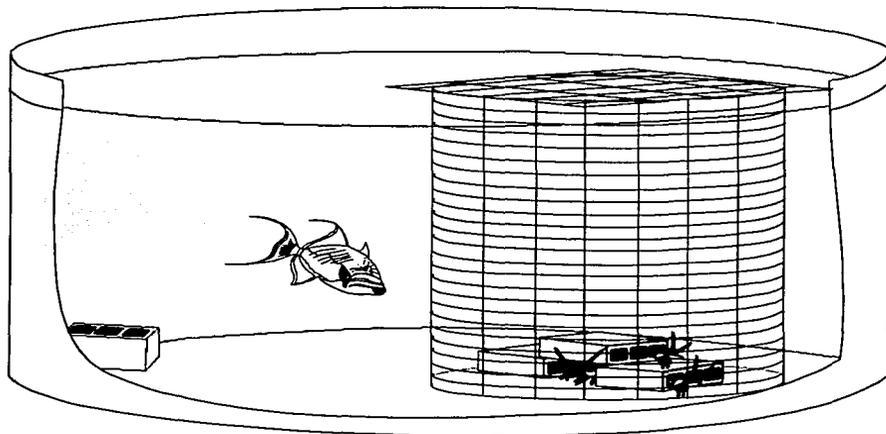
Tiempo (días)	Sobrevivencia (%)		t	gl	p
	S/D	C/D			
42	73.2 (n = 63)	58.9 (n = 50)	2.46	4	0.035
65	60.3 (n = 52)	52.3 (n = 43)	2.04	4	ns
84	58.4 (n = 50)	47.1 (n = 37)	2.74	4	0.026
100	56.5 (n = 48)	43.8 (n = 33)	3.33	4	0.014

La sobrevivencia representa el porcentaje medio de las tres réplicas; n = número de individuos en tres réplicas; t= valor de la t de Student; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; ns = no significativo.

### 3. EFECTOS DE LA PRESENCIA DE UN DEPREDADOR DIURNO EN LOS JUVENILES POSTALGALES

#### MÉTODOS

Este experimento se realizó de manera independiente a los demás del 15 de diciembre del 2000 al 20 de mayo del 2001 (156 días) en los seis estanques circulares descritos para el experimento de transición con una tasa de recambio de agua de  $\approx 9$  veces/día ( $\approx 1000$  l/h). Cada estanque contaba con un refugio tipo cueva (Fig. 13) formado por el arreglo de 3 bloques de concreto descrito en el experimento de transición. Adicionalmente, este arreglo con forma de pirámide,



**Figura 13.** Esquema de los estanques experimentales para el experimento con juveniles postalgaes de *Panulirus argus*. Se muestra el refugio de bloques de concreto, la malla metálica de protección y el bloque usado como refugio por el pez depredador (*Balistes vetula*). La descripción completa del estanque se encuentra en el texto. El esquema no está a escala y no se muestra la entrada y salida de agua.

estaba rodeado de una malla metálica para evitar la entrada del pez depredador pero que permitía el libre paso de las langostas del refugio al resto del estanque, ya que en observaciones preliminares se observó que el pez podía sacar a las

langostas de su refugio y devorarlas. De esta forma, con la malla las langostas percibían el riesgo de depredación pero no eran devoradas en su refugio, permitiendo evaluar los efectos del riesgo de depredación en el crecimiento y en el uso de refugio.

Afuera de la malla de protección se colocó otro bloque de concreto junto a la pared del estanque de tal manera que durante la noche sirviera como refugio para el pez depredador.

Se introdujeron 10 juveniles postalgales, de mayor talla que en los experimentos anteriores ( $32.94 \pm 7.6$  mm LC; media  $\pm$  DE: 20.6 – 45.0 mm LC), por estanque; tanto en los tres estanques control (S/D) como en los tres estanques experimentales (C/D). Un día después se introdujo un pez depredador diurno (*Balistes vetula* de 29.0 - 33.5 cm de LF) en cada estanque experimental.

#### Identificación de los individuos

Para identificar a cada langosta y cada muda, se construyó una base de datos con las características individuales de cada langosta como sexo, apéndices faltantes, longitud de las antenas, daños en los urópodos y su LC. Cada vez que se media una langosta o que se obtenía una exuvia, sus características se comparaban con la base de datos y se anotaban los cambios. Para identificar una langosta después de haber mudado, se comparaba su sexo y sus apéndices regenerados (que son más cortos) con la base de datos. Con este método las langostas y la fecha en que mudaron se identificaron eficientemente sin necesidad de marcarlas, debido a que no todas las langostas mudaron al mismo tiempo.

#### Crecimiento y sobrevivencia

Todos los días, antes de alimentar a los peces (9:00-10:00 hrs), se sacaba el alimento no consumido del día anterior y se revisaba el estanque en busca de exuvias para registrar el día en que había ocurrido cada muda. Cada exuvia se midió y sexó para identificar la langosta que había mudado.

En cada fecha de medición se registró el número de sobrevivientes, la longitud del cefalotórax (LC) de cada langosta, su posición en el refugio y sus

características individuales para su identificación posterior. Antes de capturar a las langostas se capturó el pez depredador y se aisló del resto del estanque en una jaula, se liberó al estanque un día después como se describió en la descripción general de los experimentos.

Para el análisis de crecimiento debido a que fue posible identificar individualmente a las langostas y con el objetivo de obtener un análisis de mayor resolución, se obtuvo el incremento por muda, el periodo intermuda y se calculó la tasa de crecimiento de las langostas que mudaron más de una vez.

Para el análisis de los datos de crecimiento, se aplicó una ANOVA simple a las tasas de crecimiento promedio de las repeticiones de cada tratamiento en cada fecha de medición. El mismo método se utilizó para el análisis del número de mudas, el periodo intermuda y el incremento por muda.

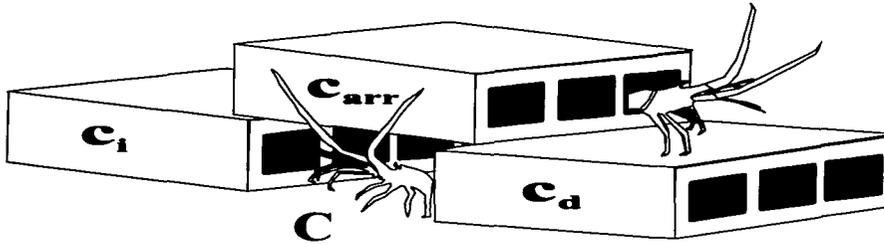
La sobrevivencia entre grupos se comparó mediante una prueba de t previa transformación arcoseno de los porcentajes (Hurlbert 1992).

#### Uso de refugio

El porcentaje de ocupación del refugio se obtuvo al inicio del experimento (del 19 de diciembre del 2000 al 5 de enero del 2001) como se describió para los juveniles algales.

Por otra parte, con el objetivo de caracterizar la ocupación individual del refugio y de detectar diferencias influenciadas por el riesgo de depredación, en cada fecha de medición se registró la ubicación de cada langosta dentro del refugio. Para hacer esto, el refugio se dividió en varios compartimientos (Fig.14). A la cavidad formada entre los tres bloques (0.15 x 0.10 x 0.40 m), se le nombró compartimiento grande (C) y a los huecos de cada bloque (0.10 x 0.04 x 0.20 m) se les denominó compartimientos chicos (c). A su vez los compartimientos chicos se dividieron en: compartimiento chico del bloque de la derecha (cd), compartimiento chico del bloque de la izquierda (ci), compartimiento chico del bloque de arriba (carr) y compartimiento chico del bloque de afuera de la protección (caf), al bloque colocado como refugio para el pez depredador.

Con estos datos, se analizó el número y tamaño de las langostas que ocuparon cada compartimiento, la tendencia a compartir refugio y el número de cambios de compartimiento de cada langosta.



**Figura 14.** Refugio de bloques de concreto usado en el experimento con juveniles postalgales de *Panulirus argus*. Se muestra los compartimientos en que se dividió el refugio para registrar la posición de cada langosta: C) compartimiento grande; Cd) compartimiento chico del bloque de la derecha; Ci) compartimiento chico del bloque de la izquierda y Carr) compartimiento chico del bloque de arriba.

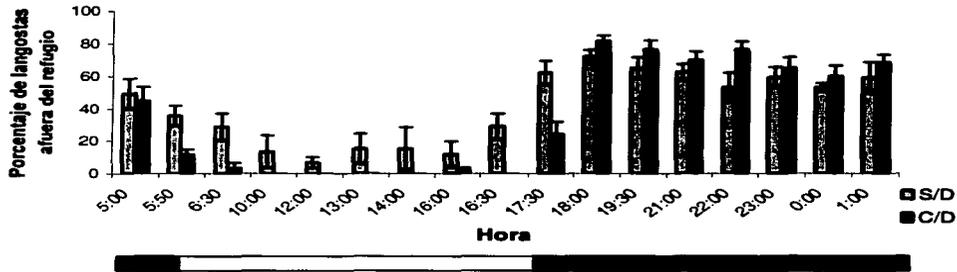
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RESULTADOS

### Uso de refugio

#### Porcentaje de ocupación del refugio

El porcentaje de ocupación del refugio fue similar en los grupos con depredador y sin depredador (Fig. 15). Durante la noche, cuando los depredadores diurnos están inactivos y las langostas se alimentan, un alto porcentaje de langostas salió del refugio con una mínima ocupación del refugio a las 18:00 y 22:00 h. Sin embargo, durante el día, cuando el depredador diurno está activo, en los estanques experimentales la totalidad de las langostas permanecieron adentro del refugio, mientras que en los estanques control un bajo porcentaje salió del refugio. Finalmente, durante el amanecer (5:50) y el ocaso (17:30) el porcentaje de ocupación del refugio fue mayor en los estanques C/D que en los estanques S/D.



**Figura 15.** Comparación del porcentaje de langostas afuera del refugio de los juveniles postalgales de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y presencia de un depredador diurno (C/D: *Balistes vetula*). Cada barra del histograma representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas. La parte oscura de la barra horizontal representa la noche, mientras que la parte clara representa el día. Nota: el eje de las X no está a escala.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### Ocupación individual del refugio

El análisis de la ocupación del refugio se llevó a cabo durante el período comprendido entre los 49 y los 109 días a partir del inicio del experimento (n=6 fechas de medición).

Durante el estudio, el compartimiento grande (C) de los seis estanques fue ocupado por más de una langosta, principalmente (95 %, 97 de 102 observaciones) por las langostas más grandes de los estanques (langostas > 40 mm LC). Por esta razón, para el análisis de la ocupación del refugio, la población de langostas de todos los estanques se dividió en langostas mayores (>) a 40 mm LC y langostas menores (<) a 40 mm LC. El número inicial de langostas > 40 mm LC fue similar en todos los estanques (4 langostas) a excepción de un estanque del grupo sin depredador (estanque N° 5; 2 langostas), por lo que se eliminó del análisis de uso de refugio.

Por otra parte, los compartimientos chicos fueron ocupados como refugios individuales principalmente por langostas < 40 mm LC (79 %, 141 de 178 observaciones) y en menor medida por langostas > 40 mm (21 %, 37 de 178 observaciones).

### Tendencia a compartir refugio

En los estanques con depredador, el número de langostas que compartieron el compartimiento grande ( $3.4 \pm 0.35$  langostas; media  $\pm$  DE) fue mayor ( $F=12.73$ ,  $gl=1, 3$ ,  $p=0.04$ ) que en los estanques sin peces ( $2.25 \pm 0.33$  langostas).

Por otra parte, el número de langostas grandes (> 40 mm LC) que ocuparon los compartimientos chicos en el grupo sin depredador ( $2.33 \pm 0.0$  langostas; media  $\pm$  DE) fue marginalmente mayor ( $F=9.06$ ,  $gl=1, 3$ ,  $p=0.057$ ) que en el grupo con depredador ( $0.77 \pm 0.69$  langostas).

Es decir, a pesar de que en todos los estanques había el mismo número de langostas > 40 mm LC, en el grupo S/D, la mitad de éstas ( $51.7 \pm 2.33$  %)

ocuparon compartimientos chicos. En contraste ( $F= 10.26$ ;  $gl=1, 3$ ;  $p=0.049$ ), en el grupo C/D solo el  $16.1 \pm 14.68$  % ocuparon los compartimientos chicos.

El porcentaje de langostas  $>40$  mm LC que ocuparon el compartimiento grande fue marginalmente mayor ( $F=9.95$ ;  $gl=1, 3$ ;  $p= 0.051$ ) en los estanques con depredador ( $83.61 \pm 14.68$  %) que en los estanques sin depredadores ( $48.75 \pm 2.94$  %).

Por otra parte, el número de langostas que permanecieron en el compartimiento grande durante todas las observaciones ( $n=6$ ; del día 49 al día 109) en el grupo S/D ( $0.50 \pm 0.70$ ; media  $\pm$  DE) fue menor ( $F=10.37$ ;  $gl=1, 3$ ;  $p=0.048$ ) que en el grupo C/D ( $2.33 \pm 0.57$ ). Lo que indica que en ausencia de depredadores las langostas compartieron el compartimiento grande en menos ocasiones.

### **Crecimiento**

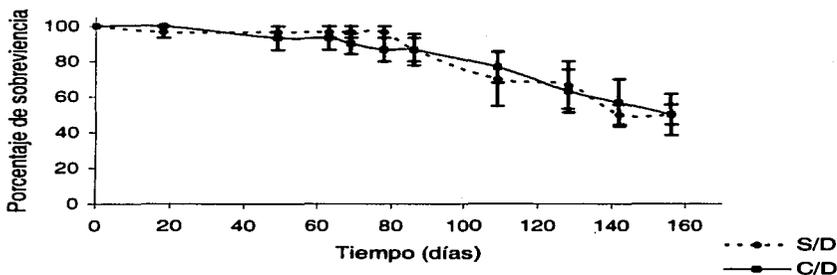
El número total de mudas por estanque fue similar ( $F = 0.70$ ;  $gl= 1, 4$ ;  $p= 0.45$ ) en ambos grupos (S/D:  $11.6 \pm 4.04$  mudas; C/D:  $14.0 \pm 2.65$  mudas). De la misma forma, el número de langostas por estanque que mudaron 2 o más veces no difirió ( $F= 0.14$ ;  $gl= 1, 4$ ;  $p= 0.729$ ) entre el grupo control ( $4.7 \pm 2.08$  langostas) y el grupo experimental ( $5.3 \pm 3.31$  langostas).

Las tasas de crecimiento de las langostas del grupo S/D ( $0.28 \pm 0.046$  mm LC / semana; media  $\pm$  DE) fueron menores ( $F=51.32$ ;  $gl=1, 4$ ;  $p=0.002$ ) que las de las langostas del grupo C/D ( $0.49 \pm 0.024$  mm LC/semana). Esta diferencia se debió a que el periodo intermuda de las langostas que estaban en ausencia de depredadores ( $83.9 \pm 14.1$  días; media  $\pm$  DE) fue más largo ( $F = 12.60$ ;  $gl =1, 4$ ;  $p=0.024$ ) que las que se encontraban bajo riesgo de depredación ( $51.3 \pm 7.5$  días).

Por otra parte, no hubo diferencias significativas en los incrementos por muda ( $F = 5.14$ ;  $gl =1, 4$ ;  $p = 0.086$ ) entre los grupos control ( $3.2 \pm 0.25$  mm LC; media  $\pm$  DE) y experimental ( $3.8 \pm 0.36$  mm LC).

### Sobrevivencia

En los estanques con depredador, las langostas que murieron mostraban señales de haber sido consumidas parcialmente por el pez depredador y generalmente les faltaban las antenas, clásico comportamiento de este pez depredador para cazar. Sin embargo, durante el experimento no hubo diferencias significativas en la sobrevivencia entre los grupos con y sin depredador en ninguna de las fechas de medición (Fig.16). Se registró una sobrevivencia alta hasta el día 86 (S/D= 86.7 %; C/D= 86.7 %). Después de esa fecha, la mortalidad aumentó en forma lineal hasta el final del experimento (día 156), cuando se observó una sobrevivencia del 50 % tanto en presencia como en ausencia de depredador.



**Figura 16.** Sobrevivencia de juveniles postalgaes de *Panulirus argus* en ausencia (S/D) y en presencia de un depredador diurno (C/D: *Balistes vetula*). Cada punto representa la media  $\pm$  1 EE de tres réplicas.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## DISCUSIÓN

### JUVENILES ALGALES

El riesgo de depredación es una causa importante de selección natural en las presas y además de la obvia mortalidad puede producir cambios conductuales como estrategias contra la depredación. En la mayoría de las especies, el riesgo de depredación incrementa el uso de refugios, ya que estar en un refugio tiene beneficios en la evasión de depredadores, pero también tiene costos en términos de pérdida de oportunidades de alimentación al disminuir el tiempo de forrajeo (Krause *et al.* 2000; Van Buskirk & Yurewicz 1998; Lima & Dill 1990). En el presente estudio, en ausencia de depredadores, las langostas salían de su refugio durante la noche, explorando el fondo del acuario en busca de alimento debido a que el alimento se les suministró afuera del refugio durante la noche. La presencia de depredadores nocturnos eliminó estas exploraciones nocturnas afuera del refugio, por lo que las estrategias de adquisición de alimento fueron diferentes; en ausencia de depredadores, una vez que los juveniles localizaban el alimento en sus exploraciones nocturnas, lo consumían en donde lo encontraban, es decir, afuera del refugio. En contraste en presencia de depredadores nocturnos, los juveniles algales permanecían "asomados" en el refugio, es decir, con el abdomen adentro del refugio y el cefalotórax expuesto. Una vez que el alimento se encontraba en el piso del acuario, salían, lo tomaban y regresaban a consumirlo adentro del refugio, reduciendo así el tiempo de exposición al riesgo de ser depredados. Este mismo fenómeno ha sido descrito en experimentos realizados con la langosta *Homarus americanus* en presencia de depredadores, en donde además, se reportó que estos individuos consumieron menos alimento que los que no se encontraban bajo riesgo de depredación (Spanier *et al.* 1998). Por lo tanto, el aumento en el uso de refugio de los juveniles algales de *P. argus* en presencia de los depredadores nocturnos sugiere que la disminución de su crecimiento en primavera se debió a una menor ingesta de alimento ya que se produjo un conflicto entre la adquisición de alimento y la evasión de los depredadores.

En contraste, en presencia de un depredador diurno, los juveniles algales se mantuvieron adentro del refugio sólo durante el día, cuando el depredador está activo. Es decir, la presencia del pez diurno no afectó las excursiones nocturnas afuera del refugio, cuando los juveniles algales se alimentan y tampoco se observaron diferencias en el crecimiento de estas langostas ni en verano ni en invierno. Estos resultados apoyan la interpretación de que la disminución del crecimiento en presencia de depredadores nocturnos en primavera fue consecuencia de la disminución en las actividades de forrajeo debido a que los juveniles se vieron obligados a permanecer en el refugio durante las horas de alimentación porque el riesgo de depredación siempre estaba presente, ya que la sobrevivencia de los juveniles algales fue menor en presencia que en ausencia de depredadores en todos los experimentos, lo que sugiere que esta diferencia se debió a la muerte por depredación a pesar de que los depredadores eran alimentados diariamente.

La época del año es un factor importante en el crecimiento de *Panulirus argus*. Se ha reportado mayor crecimiento en verano, cuando las temperaturas son más elevadas, que en invierno (Hunt & Lyons 1986; Lellis & Russell 1990; Baez-Hidalgo *et al.* 1996). En el presente trabajo se observó mayor crecimiento en los experimentos realizados en primavera, con una temperatura dentro del intervalo reportado como óptimo (27-30°C: Lellis & Russell 1990; Díaz-Iglesia *et al.* 1991), que en los realizados en invierno-primavera cuando las temperaturas fueron menores. Al parecer, la exposición prolongada a temperaturas por debajo de la óptima, tiene un efecto tan fuerte en la disminución del crecimiento de los juveniles algales que puede enmascarar otros efectos. Por ejemplo, Baez-Hidalgo *et al.* (1996) en condiciones experimentales, reportaron que en verano los individuos agrupados presentan mayor crecimiento que los aislados, pero en invierno desaparecen estas diferencias. En el presente trabajo, en primavera los juveniles algales crecieron menos en presencia de depredadores nocturnos que en su ausencia; sin embargo, en invierno-primavera no se observaron diferencias en el crecimiento de los juveniles entre los acuarios con y sin depredadores nocturnos, lo que sugiere que la disminución del crecimiento provocado por una

temperatura subóptima enmascara el efecto del riesgo de depredación en el crecimiento y que este efecto es evidente únicamente en condiciones más favorables, es decir, en primavera, cuando el crecimiento es mayor.

Las densidades de coespecíficos excesivamente altas y la limitación de espacio pueden afectar el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles de *P. argus* (Phillips & Kittaka 2000). De esta forma, se ha observado que a densidades mayores de 50 langostas/m<sup>2</sup> disminuye el crecimiento de los juveniles algales en condiciones experimentales (Blanco *et al.* 2002). En el presente trabajo las densidades de siembra fueron menores a 50 langostas/m<sup>2</sup>, a excepción del experimento 3 (72.2 langostas/m<sup>2</sup>); sin embargo, no se detectaron diferencias en el crecimiento de los juveniles algales con respecto a una densidad de 32.5 langostas/m<sup>2</sup>, lo que sugiere que las densidades de juveniles usadas en este trabajo no afectaron su crecimiento. Esto es importante porque no fue posible mantener el mismo número inicial de juveniles por acuario en todos los experimentos, ya que debido a la gran variabilidad del reclutamiento en esta especie (Briones-Fourzán 1994) el tamaño de muestra de cada experimento fue impuesto en gran medida por el número de juveniles algales recolectados antes de cada experimento.

Los juveniles algales habitan en la vegetación marina, donde se mantienen protegidos de los depredadores debido a su coloración críptica y a la estructura compleja de las algas (Herrnkind & Butler 1986). En este trabajo, se usó como refugio un mechón de una fibra sintética que asemeja la estructura compleja de las algas y en verano, las langostas en ausencia de depredadores alcanzaron una mayor talla (experimento 1: 73 días,  $13.4 \pm 0.2$ ; experimento de transición: 65 días,  $12.9 \pm 0.24$ ; media  $\pm$  EE) que la reportada por Lellis & Rusell (1990) a la temperatura óptima (30°C, 70 días:  $11.0 \pm 0.3$ ; media  $\pm$  EE) en condiciones de aislamiento y con un tubo de PVC como refugio. Adicionalmente, se ha reportado una alta incidencia de mortalidad por canibalismo al mantener juveniles algales sin refugios adecuados (Díaz-Iglesia *et al.* 1991; Báez-Hidalgo *et al.* 1996). En el presente estudio, la sobrevivencia en primavera fue muy alta (96.3 %), lo que sugiere que la ausencia de un refugio adecuado para esta fase juvenil puede tener

implicaciones negativas en su crecimiento y sobrevivencia. Por tanto, se sugiere que las características del refugio deben ser tomadas en cuenta para el mantenimiento de los juveniles algales en condiciones controladas ya sea para el desarrollo de su cultivo o para el estudio de su ecología en condiciones experimentales.

### **TRANSICIÓN DE JUVENILES ALGALES A POSTALGALES**

La transición de juvenil algal a postalgal ocurrió aproximadamente a una talla de 13 mm LC ya los 65 días cuando se observó un 50 % de ocupación en ambos tipos de refugios, tanto en ausencia como en presencia del depredador diurno. Antes de la fecha de transición, los juveniles mostraron una fuerte preferencia por el refugio de filástica en todos los estanques, lo que coincide con la preferencia por la estructura compleja de las algas reportada para los juveniles algales (Herrnkind & Butler 1986). Después de la fecha de transición los juveniles se consideraron juveniles postalgales porque ocuparon preferentemente, aunque no exclusivamente el refugio tipo cueva, lo cual es característico de los juveniles postalgales tempranos (Herrnkind & Butler 1986). La talla de transición encontrada en este trabajo coincide con la sugerida por Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2001a) para la región de Puerto Morelos, Q. R.

De esta forma, debido a que el riesgo de depredación no afectó ni la talla promedio, ni la fecha de transición, el cambio de preferencia por un refugio de tipo algal a uno tipo cueva parece ser un cambio conductual que se produce a una edad determinada después de haberse asentado en la cobertura algal (Childress & Herrnkind 1994, 1996, 2001a).

Sin embargo, en los estanques con depredador los juveniles que ocuparon el refugio tipo cueva fueron significativamente más grandes que los juveniles que ocuparon el refugio de filástica a partir de la fecha de transición y hasta el final del experimento. En contraste, en ausencia de depredador no hubo diferencias en las tallas de las langostas entre los dos tipos de refugio, sugiriendo que a nivel individual, las langostas modifican su preferencia de refugio de acuerdo al riesgo de depredación detectado. Esta ocupación diferencial de los refugios

probablemente esté reflejando una optimización del uso de refugio como protección contra los depredadores. Así, las langostas pequeñas se ocultan mejor adentro de la filástica que en el refugio tipo cueva, a diferencia de las langostas más grandes, que por su tamaño no pueden moverse tan eficientemente dentro de la vegetación espesa (Smith & Herrnkind 1992). Es decir, a nivel individual, a partir de la fecha de transición la preferencia del tipo de refugio parece estar influenciada por una evaluación de las capacidades protectoras del refugio que dependen de la talla de cada langosta y de la percepción del riesgo de depredación.

Por otra parte, la sobrevivencia fue menor en presencia de depredador; sin embargo, durante la transición a juveniles postalgales (día 65) en ausencia de depredadores se presentó un aumento en la mortalidad y desaparecieron las diferencias de sobrevivencia con las langostas de los estanques con depredador. Esto, aunado a la disminución en el crecimiento en ausencia de depredadores a partir de la fecha de transición, sugiere que durante la transición las langostas mantenidas en ausencia de depredador tuvieron alguna desventaja con respecto a los que se encuentran en presencia de depredador y que esta desventaja probablemente se debió a interacciones intraespecíficas porque en todos los demás sentidos los estanques eran iguales. Esta posible desventaja se exploró en el experimento con juveniles postalgales

## **JUVENILES POSTALGALES**

Las langostas son organismos principalmente nocturnos, pero en cautiverio pueden salir de su refugio durante el día, tanto en ausencia de depredadores (Glaholt 1990; Lozano-Álvarez 1996) como en su presencia (Lozano-Álvarez & Spanier 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). En este trabajo, en ausencia de depredador, un bajo porcentaje de juveniles postalgales salió del refugio durante las horas de luz, mientras que en presencia del depredador diurno, todos los juveniles permanecieron adentro del refugio durante el día. Esta diferencia con respecto al trabajo de Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán (2001)

puede atribuirse a que en el presente trabajo las langostas fueron de menor talla (20-50.9 mm LC) que en el trabajo mencionado (54.8-71.4 mm LC). El tamaño de las langostas es un factor importante en sus capacidades defensivas debido a la rigidez del exoesqueleto y al tamaño de las antenas y espinas (Smith & Herkind 1992). Por otra parte, durante la noche un alto porcentaje de langostas salieron del refugio en todos los estanques tanto en ausencia como en presencia del depredador diurno, lo que indica que la presencia del depredador no afectó las actividades nocturnas de alimentación.

Las tasas de crecimiento semanales del grupo con depredador estuvieron dentro del intervalo registrado para juveniles postalgaes en el campo y en cautiverio (0.41-0.95 mm LC/ semana: Lozano-Álvarez *et al.* 1991; Hunt & Lyons 1986; Forcucci *et al.* 1994; Lozano-Álvarez & Spanier 1997), mientras que en ausencia de depredador, las langostas presentaron tasas de crecimiento menores. Esta diferencia se debió a una disminución de las tasas de crecimiento del grupo sin depredador causada por periodo intermuda más largo; lo cual coincide con la disminución de las tasas de crecimiento reportadas por Lozano-Alvarez (1996) en ausencia de depredadores y confirma el menor crecimiento del grupo sin depredador observado en la fase postalga del experimento de transición.

En general, el compartimiento grande del refugio fue ocupado por más de una langosta y las langostas que lo ocuparon fueron las más grandes (>40 mm LC) de los estanques. Esto no se debe únicamente al tamaño de las langostas ya que también se observaron langostas >40 mm LC adentro de los compartimientos chicos, los cuales fueron ocupados como refugios individuales. En un estudio de campo con refugios similares (bloques de concreto) De la Guardia *et al.* (1996) encontraron que a pesar de que *P. argus* puede ocupar refugios chicos (0.15 x 0.03 x 0.20 m), las langostas de todas las tallas evaluadas (20-60 mm LC) prefieren usar los refugios grandes, de dimensiones similares (0.20 x 0.08 x 0.20 m) al compartimiento grande del presente estudio (0.15 x 0.10 x 0.40 m). Esta preferencia por el compartimiento grande puede deberse a que adentro de los refugios las langostas necesitan cierto espacio para realizar sus conductas normales como acicalarse, formar agregaciones defensivas o desplegar conductas

de dominancia que incluyen alzarse sobre sus patas lo más alto posible (Lozano-Álvarez & Spanier 1997).

En los estanques en donde había un pez diurno, el compartimiento grande del refugio fue ocupado por un mayor número de langostas que en los estanques sin depredador. Esto no se debió a que hubiera más langostas grandes en estos estanques sino a que en ausencia de depredadores, un mayor número de langostas grandes ocuparon los compartimientos chicos. Adicionalmente, en los estanques sin depredador, las langostas no permanecieron en el compartimiento grande durante todas las observaciones, mientras que en presencia de depredadores el 70% de las langostas que usaron el compartimiento grande lo hicieron en el 100 % de las ocasiones. Es decir, un mayor número de langostas compartieron el refugio en más ocasiones bajo riesgo de depredación que en ausencia de depredadores, lo que sugiere que la tendencia de *P. argus* a formar grupos en los refugios está regulada, al menos en parte, por el riesgo de depredación, lo que confirmaría la hipótesis de Lozano-Álvarez (1996) de que el riesgo de depredación es un factor importante en el mantenimiento de la conducta gregaria de *P. argus*.

Para entender esta regulación en la tendencia a compartir refugio hay que tomar en cuenta que las especies que forman grupos o sociedades lo hacen en situaciones ecológicas en las cuales los beneficios de vivir en grupo superan sus costos (Maier 1998; Lima & Dill 1990). Los principales beneficios son un aumento en la capacidad de defensa contra los depredadores y en la adquisición de alimento; mientras que entre los costos están la competencia intraespecífica por los recursos cuando éstos son limitantes y una mayor probabilidad de adquirir enfermedades (Maier 1998; Lima & Dill 1990; Wilson 1980).

En este contexto, es claro que en el medio natural, el beneficio de compartir refugio en *P. argus* es una disminución de la mortalidad por depredación (Smith & Herrnkind 1992; Eggleston *et al.* 1992; Mintz *et al.* 1994); sin embargo, no se han analizado sus costos, es decir la competencia intraespecífica o la adquisición de enfermedades a pesar de que los resultados de un estudio realizado con juveniles

postalgales en cautiverio y sin depredadores sugieren que bajo ciertas circunstancias puede producirse competencia por el refugio (Berrill 1975).

De esta forma, por un lado la teoría indica que la competencia intraespecífica es un costo inevitable en la formación de grupos y por otro se ha sugerido que en *P. argus* puede producirse competencia por el refugio. Esto dio origen a una nueva hipótesis para explicar los resultados de este estudio: que en ausencia de depredadores la menor incidencia de formación de grupos y la disminución en las tasas de crecimiento en los juveniles postalgales de *P. argus* reflejan un fenómeno de competencia por el refugio.

En condiciones de laboratorio, algunas langostas pueden expresar competencia intraespecífica por el refugio cuando éste es un recurso limitante. Por ejemplo, la langosta *Homarus americanus* compite por refugios e incluso se ha reportado reconocimiento individual y memoria en la dominancia (Spanier *et al.* 1998; Karavanich & Atema 1998); la langosta *Jasus lalandei* aunque no es territorial, defiende refugios si éstos son limitados y forma jerarquías de dominancia en función de la capacidad para ganar y retener un refugio (Fielder 1965); mientras que en *P. argus*, en ausencia de depredadores se han reportado agresiones comunes dentro del refugio (Berrill 1975). En el presente estudio, en ausencia de depredadores, las langostas se mantuvieron en un compartimiento del refugio en menos ocasiones que en presencia del depredador diurno. Es decir, en ausencia de depredadores las langostas tuvieron una menor capacidad para retener un refugio. Esto, en conjunto con la disminución de las tasas de crecimiento y la menor incidencia de formación de grupos en ausencia de depredadores, sugiere que se produjo un fenómeno de competencia por el refugio y que éste fue menor en los estanques con el depredador diurno. Existe evidencia de que en diversas especies la presencia de depredadores produce una disminución de las conductas agresivas y una relajación de la competencia intraespecífica (peces: Wisenden & Sargent 1997; anfibios: Werner & Anholt 1996; reptiles: Cooper 1999; insectos: Haskings *et al.* 1997; crustaceos: Tayasu *et al.* 1996), lo que podría explicar los resultados obtenidos.

Debido a que la competencia intraespecífica generalmente se produce para obtener un recurso limitante (Wilson 1980), se presume que el refugio que se les proporcionó en el presente estudio fue inadecuado o insuficiente, ya que en un estudio de larga duración (110 días) con juveniles postalgales de *Panulirus argus* usando refugios en exceso y en ausencia de depredadores, no se reportaron interacciones agresivas, competencia por el refugio, ni disminución en el crecimiento y sobrevivencia (Glaholt 1990).

En condiciones naturales, la competencia intraespecífica produce la dispersión entre individuos (Goodenough *et al.* 1993; Alcock 1998), sin embargo, en cautiverio, al no tener la opción de dispersarse libremente, la competencia puede producir un gasto excesivo de energía (Fox 1968; Monaghan & Wood-Gush 1990; Kleiman *et al.* 1996) que se refleja en una disminución del crecimiento y puede provocar la muerte de los individuos subordinados, ya sea por estrés social o por inanición (Fox 1968; Erwin *et al.* 1979; Creel 2001). En *P. argus* se ha reportado que después de tres semanas de estar confinadas en ausencia de depredadores aumentan las interacciones agresivas y que después de 45 días, disminuye el crecimiento y la sobrevivencia (Lozano-Álvarez 1996), como también se observó en el presente trabajo.

Se propone que los juveniles postalgales de *P. argus* tienen la capacidad de evaluar el riesgo de depredación y responder de acuerdo a dicha evaluación dando como resultado un sistema de regulación del gregarismo donde el riesgo de depredación y la competencia por el refugio son factores antagónicos que regulan el gregarismo. Así, bajo riesgo de depredación las langostas comparten refugios, mientras que en ausencia de depredadores compiten por el refugio, produciendo la dispersión de los individuos. Sin embargo, al estar confinados, los juveniles postalgales no tienen la opción de dispersarse y la competencia puede producir una disminución en las tasas de crecimiento y en la sobrevivencia de los individuos subordinados.

Este sistema hipotético de regulación del gregarismo podría ayudar a explicar las diferencias en el uso de refugio observadas en el medio natural y los efectos del cautiverio en el crecimiento y en la sobrevivencia reportados en la literatura,

por lo que se sugiere hacer experimentos encaminados a probar esta posible competencia y todas sus posibles implicaciones.

Finalmente, a manera de resumen se puede decir que los juveniles algales y postalgales de *Panulirus argus* tienen la capacidad de evaluar el riesgo de depredación y cambiar de conducta en el uso de refugio de acuerdo a esa evaluación.

En los juveniles algales el riesgo de depredación disminuye la sobrevivencia y produce un aumento en el porcentaje de ocupación del refugio cuando el depredador está activo, lo cual puede producir una disminución del crecimiento cuando los juveniles se encuentran en presencia de depredadores nocturnos pero no diurnos, ya que los depredadores nocturnos afectan sus actividades de forrajeo durante la noche. De esta forma, los mejores resultados en crecimiento y sobrevivencia se obtuvieron en ausencia de depredadores con una temperatura cercana al óptimo y con un refugio adecuado.

En los juveniles postalgales el riesgo de depredación favorece el uso gregario del refugio mientras que la ausencia del riesgo de depredación favorece la competencia por el refugio y disminuye el crecimiento de las langostas, lo que sugiere que el refugio que se les proporcionó fue un recurso limitante. Por lo tanto, se sugiere que para intentar el cultivo de esta especie es necesario hacer experimentos encaminados a detectar los requerimientos mínimos de refugio en cantidad, tamaño y disposición para evitar la competencia por el refugio y eliminar sus costos en el crecimiento y la sobrevivencia.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONCLUSIONES

### Juveniles algales

El tipo de depredador (diurno o nocturno) tuvo efectos diferentes en los juveniles algales:

- La presencia de depredadores nocturnos produjo que los juveniles algales se mantuvieran adentro del refugio durante el día y durante la noche, y disminuyó la sobrevivencia y el crecimiento de los juveniles en primavera pero no en invierno-primavera ni en invierno.
- La presencia de un depredador diurno produjo que los juveniles algales se mantuvieran en su refugio durante el día pero no durante la noche; disminuyó la sobrevivencia pero no afectó el crecimiento ni en verano ni en invierno.

La época del año afectó el crecimiento de los juveniles algales: en primavera se registró mayor crecimiento que en invierno-primavera. Adicionalmente, la época del año tuvo interacción con el efecto del riesgo de depredación nocturna en el crecimiento de los juveniles de algales: en primavera los juveniles crecieron mas en ausencia de depredadores que en su presencia y en Invierno primavera no se detectó esta diferencia.

Las densidades de siembra comparadas (72.2 vs. 32.5 langostas/ m<sup>2</sup>) no tuvieron efectos en el crecimiento de los juveniles algales mantenidos en ausencia de depredadores en invierno.

### **Transición de juvenil algal a postalgal**

La presencia de un depredador diurno no produjo diferencias ni en la talla (  $\approx 13$  mm LC), ni en la fecha de transición (día 65) entre los refugios de tipo algal y los de tipo oquedad.

En presencia de un depredador diurno, las langostas que ocuparon el refugio tipo oquedad fueron significativamente más grandes que las que ocuparon el refugio tipo algal a partir de la fecha de transición; mientras que en ausencia de depredadores no se observó esta diferencia.

Durante la fase algal, la presencia de un depredador diurno no afectó el crecimiento, sin embargo, después de la transición, durante la fase postalgal, las langostas sujetas al riesgo de depredación alcanzaron una mayor talla que las langostas mantenidas en ausencia de depredadores.

### **Juveniles postalgales**

La tendencia de las langostas para compartir refugio fue mayor en presencia de un depredador diurno que en su ausencia.

Las tasas de crecimiento de los juveniles postalgales mantenidos bajo riesgo de depredación fueron mayores que las de los juveniles postalgales mantenidos en ausencia de depredadores. Esta diferencia se debió a que en ausencia de depredadores el periodo intermuda fue más largo que en presencia del depredador diurno.

La sobrevivencia de los juveniles postalgales mantenidos bajo riesgo de depredación fue similar a la de los juveniles postalgales mantenidos en ausencia de depredadores.

## LITERATURA CITADA

- Ache, B.W. & D.L. MacMillan 1980. Neurobiology. Pp.165-202. In: J.S. Cobb & Phillips (Eds.) The Biology and Management of Lobster, Vol. 1: Physiology and Behaviour. Academic Press, N.Y.
- Acosta, G. & M. J. Butler IV. 1999. Adaptative strategies that reduce predation on Caribbean spiny lobster postlarvae during onshore transport. *Limnol. Oceanogr.* 44 (3): 494-501
- Alcock J. 1998. Animal Behavior: an evolutionary approach. Sinaeur associates Inc. 642 pp.
- Baez-Hidalgo M., Conceicao R., Díaz-Iglesia E y R. Brito. 1996. Crecimiento y supervivencia de postlarvas de la langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en condiciones experimentales. *Rev. Invest. Mar.* 17 (1):65-71.
- Baisre, J. A. 1964. Sobre los estadios larvales de langosta común, *Panulirus argus*. *Contrib. Centro Inv. Pesq. (Cuba)* 19: 1-37
- Berrill M. 1975. Gregarious behavior of juveniles of the spiny lobster *Panulirus argus* (Crustacea, Decapoda). *Bull. Mar. Sci.* 25 (4): 515-522.
- Blanco W., Fraga I., Tizol R., y M. Artilles. 2002. Efecto del tipo e alimento y densidades en el crecimiento y la supervivencia en postlarvas de Langosta Espinosa (*Panulirus argus*). Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura 2002: 510-517.
- Bohnsack, J. A. 1989. Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioral preference? *Bull. Mar. Sci.* 44: 631-645
- Booth, J. D. & J. Kittaka. 1994. Growout of juvenile spiny lobster. Pp. 424-445. In: B. F. Phillips, J. S. Cobb & J. Kittaka (eds). *Spiny lobster Management*. Fishing News Books (Blackwell), Oxford
- Briones-Fourzán, P. 1994. Variability in postlarval recruitment of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) to the Mexican Caribbean coast. *Crustaceana* 66: 326-240
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2000. The spiny lobster fisheries in Mexico. Pp.169-188. In: *Spiny Lobster Management* (Eds. B. F. Phillips, J. S. Cobb and J. Kittaka. 2<sup>nd</sup> Ed.) Fishing News Books, Oxford.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001a. The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta: Dictyotales) as a habitat for small juveniles of *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in a tropical reef lagoon. *Bull. Mar. Sci.* 68 (2): 207-219
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001b. Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*, in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 221: 221-232
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez & D. B. Eggleston. 2000. The use of artificial shelters (Casitas) in research and harvesting of Caribbean spiny lobsters in Mexico. Pp. 420-446. In: *Spiny Lobster Management* (Eds. B. F. Phillips, J. S. Cobb and J. Kittaka. 2<sup>nd</sup> Ed.) Fishing News Books, Oxford.

- Butler, M. J. IV & W. F. Herrnkind. 1991. The effect of benthic microhabitat cues on the metamorphosis of spiny lobster, *Panulirus argus*, postlarvae. *J. Crust. Biol.* 11: 23-28
- Butler, M. J. IV & W. F. Herrnkind. 1997. A test of recruitment limitation and the potential for artificial enhancement of spiny lobster (*Panulirus argus*) populations in Florida. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 452-463
- Chen L.C. 1990. Culture of the spiny lobster in Aquaculture in Taiwan. *Fishing News Books* 273 pp.
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1994. The behavior of juvenile Caribbean spiny lobster in Florida Bay: Seasonality, ontogeny and sociality. *Bull. Mar. Sci.* 54: 819-827
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1996. The ontogeny of social behavior among juvenile Caribbean lobsters. *Anim. Behav.* 51: 675-687
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1997. Den sharing by juvenile Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) in nursery habitat: cooperation or coincidence?. *Mar. Freshwater Res.* 48: 751-758.
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 2001a. Influence of conspecifics on the ontogenetic habitat shift of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1077-1084
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 2001b. The guide effect influence on the gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters *Anim. Behav.* 62: 465-472
- Cooper W. 1999. Tradeoffs between courtship, fighting and antipredatory behaviour by a lizard, *Eumeces laticeps*. *Behav. Ecol. & Soc.* 47:54-59.
- Cobb J. & B. Phillips 1980. *The Biology and Management of Lobsters*, 1: 349-407. Academic Press, Toronto.
- Colinas-Sánchez, F. & P. Briones-Fourzán. 1990. Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille 1804) en el Caribe Mexicano. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 17 (1): 89-106.
- Creel S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecol. Evol.* 16 (9):491-497.
- Cruz, R., Brito, R., Díaz, E. & R. Lalana. 1986. Ecología de la langosta (*Panulirus argus*) al SE de la Isla de la juventud. I.-Colonización de arrecifes artificiales. *Rev. invest. Mar.* 7 (3): 3-17.
- Cruz, R., J. A. Baisre, E. Díaz, R. Brito, C. García, W. Blanco & C. Carrodegua. 1987. Atlas biológico-pesquero de la langosta del Archipiélago Cubano. Centro de Investigaciones Pesqueras, La Habana. 125 pp.
- Cummings D.R., Chen D.M. & T.H. Goldsmith. 1984. Spectral sensitivity of the spiny lobster *Panulirus cygnus*. *Biol. Bull.* 166:269-276.
- Davis, E. G. 1971. Aggregations of spiny sea urchins, *Diadema antillarum*, as shelter for young spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*,(3): 586-587.

- De la Guardia E., González-Sansón G., Aguilar C., Bosch A., y E. Guevara. 1996. Colonización de refugios artificiales experimentales por juveniles de langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804). *Rev. Inv. Mar.* 17 (2-3):125-131
- Díaz-Iglesia E., Brito P. R. y Báez-Hidalgo M. 1991. Cría de postlarvas de langosta *Panulirus argus* en condiciones de laboratorio. *Rev. Inv. Mar.* 12: 323-331.
- Eggleston, D. B., R. N. Lipcius, D. L. Millar & L. Coba-Cetina. 1990. Shelter scaling regulates survival of juvenile Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 79-88.
- Eggleston, D. B. & R. N. Lipcius. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions and shelter size. *Ecology* 73 (3): 992-1011
- Eggleston, D. B., R. N. Lipcius & D. L. Miller. 1992. Artificial shelters and survival of juvenile Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*: Spatial, habitat, and lobster size effects. *Fish. Bull.* 90: 619-702
- Eggleston, D. B., R. N. Lipcius & J. L. Glover. 1997. Predator and shelter-size effects on coral reef fish and spiny lobster prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149: 43-59
- Erwin J., Maple T. & G. Mitchell. 1979. Captivity and behaviour. Van Nostrand Reinhold Co. 282 pp.
- Feder M & G Lauder. 1986. Predator-prey relationships: Perspectives and approaches in lower vertebrates. The University of Chicago Press. Chicago. P.112.
- Fielder D. 1965. A dominance order for shelter in the spiny lobster *Jasus lalandii*. *Behaviour* 24: 236-245.
- Forcucci, D., M. J. Butler, IV & J. H. Hunt. 1994. Population dynamics of juvenile Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*, in Florida Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 54 (3): 805-818
- Fox, M. W. 1968. Agression: Its adaptative and maladaptive significance in man and animals. In *Abnormal Behaviour in Animals*. Sounders Ed. 558 pp.
- Glaholt, R.D. 1990. Social behavior and habitat use of captive juvenile spiny lobster, *Panurilus argus* (Latreille, 1804) (decapoda, Palinuridae) *Crustaceana.* 58: 200-206.
- Goodenough J., Mc Guire B, & R. Wallace. 1993. Perspectives on animal behavior. John Wiley & Sons, Inc. NY.
- Haskins K., Sih A. & J. Krupa. 1997. Predation risk and social interference as factors influencing habitat selection in two species of stream-dwelling waterstriders. *Behav. Ecol.* 8 (4): 351-363.
- Heck, K. L. & P. J. Orth. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity competition and predation in structuring associated fix and motile invertebrate assemblages. Pp 449-464. In: *Estuarine perspectives* (Ed. V. S. Kennedy) Academic Press, New York.
- Heck, K. L. & T. A. Thoman. 1981. Experiments on predatory-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 53: 125-134.

- Herrnkind, W. 1980. Spiny lobsters: patterns of movement. In: J. Cobb & B. Phillips (eds), *The Biology and Management of Lobsters*, vol. 1: 349-407. Academic Press, Toronto.
- Herrnkind, W. F. & W. C. Cummings. 1964. Single file migrations of the spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille). *Bull. Mar. Sci. Gulf. & Caribb.* 14 (1): 123-125.
- Herrnkind, W. F., J. A. VanDerwalker & L. Barr. 1975. Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobster, *Panulirus argus*, of St. John, U. S. V. I. IV.- Habitation, patterns of movement and general behavior. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Science Bull.*, 20: 31-45.
- Herrnkind, W.F. & Buttler, M.J. IV 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters, *Panirulus argus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34, 23-30
- Herrnkind, W. F., M. J. Butler IV & R.A. Tankersley. 1988. The effects of sitation on recruitment of spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Fish. Bull.*, 86 (2): 331-338.
- Herrnkind, W. F., P. Jernakoff & M. J. Butler IV. 1994. Puerulus and postpuerulus ecology. Pp. 213-329 In: *Spiny Lobster Management* (Eds. B. F. Phillips, J. S. Cobb and J. Kittaka.) Fishing News Books, Oxford.
- Herrnkind, W. F., K. Lavalli & M. Childress. 2000. Group defense against a piscine predator by exposed spiny lobster, *Panulirus argus*. Sixth international conference and workshop on lobster biology and management. Key West, Florida USA.
- Hixon M.A. 1993. Predation, prey refuges and the structure of coral reef fish assemblages. *Ecol. Monog.* 63 (1):77-101.
- Howard, R.K. 1988. Fish predators of western rock lobster (*Panirulus cygnus*) in a nearshore nursery habitat. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 39, 307-16.
- Humann P. 1994. Reef Fish Identification: Florida Caribbean Bahamas. 2<sup>nd</sup> edition. New World Publications. 396 pp.
- Hunt, J. H. & W. G. Lyons. 1986. Factors affecting growth and maturation of spiny lobster, *Panulirus argus*, in the Florida Keys. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2243-2247.
- Hurlbert S. H. 1992. Rebel statistics for confused limnologists in search of purity. 25<sup>th</sup> International Congress of limnology. Barcelona, Spain.
- Jernakoff, P. 1990. Distribution of newly settled western rock lobsters *Panulirus cygnus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 66, 63-74.
- Kanciruk, P. 1980. Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). In: J. Cobb & B. Phillips (eds), *The Biology and Management of Lobsters*, vol. 2: 59-96. Academic Press, Toronto.
- Karavanich C & J Atema. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. *Animal Behavior* 56: 1553-1560.
- Kittaka, J. & Booth, J.D. 1994. Prospectus for Aquaculture. In: Phillips, J.S. Cobb & Kittaka (eds.), *Spiny lobster management* : 365-373. (Fishing News Books Oxford).

- Kleiman D., M. Allen, V. Thompson & Lumpking S. 1996. Wild animals in captivity. The University of Chicago Press. 636 pp.
- Koganezawa, A. 1991. Present status and future of the marime ranching program. *NOAA.Tech. Rep. NMFS*, 102, 161 – 4.
- Krause J; Cheng S; Kirkman E & G Roxton. 2000. Species-specific patterns of refuge use in fish: the role of metabolic expenditure and body length. *Behaviour* 137 (7-8): 1113-1127.
- Lalana, R., Diaz, E., Brito, R. & D. Kodjo. 1987. Ecología de la langosta (*Panulirus argus*) al SE de la Isla de la Juventud. III Estudio cualitativo y cuantitativo del Bentos. *Rev. Invest. Mar.* 8 (2): 31-53.
- Lellis, W.A. & Russell, J.A. 1990. Effect of temperature on survival, growth, and feed intake of postlarval spiny lobsters, *Panurilus argus*. *Aquaculture* 90: 1-9.
- Lewis, J. B. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean* 1(2): 89-103
- Lima & Dill 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-634.
- Little, E. J. 1977. Observations on recruitment of postlarval spiny lobster, *Panulirus argus*, to the South Florida Coast. *Fla. Mar. Res. Publ.* 29 : 1-35.
- Lozano-Alvarez, E., 1996. Ongrowing of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus* (Latreille 1804) (Decapoda. Palinuridae), in portable sea enclosures. *Crustaceana* 69 (8): 958-973.
- Lozano, A. E., Briones, F. P. & C. B. Kensler. 1981. Análisis de las posibilidades de cultivar langostas (Crustacea, Palinuridae) en México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 8 (1): 69-78.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & B. F. Phillips. 1991. Fisheries characteristics, growth, and movements of the spiny lobster *Panulirus argus* in Bahía de la Ascensión, Mexico. *Fish. Bull. U.S.* 89: 79-89
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & F. Negrete-Soto. 1994. An evaluation of concrete blocks as shelter for juvenile Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci.* 55: 351-362
- Lozano-Alvarez, E. & E. Spanier. 1997. Behaviour and growth of captive spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreillie, 1804) under the risk of predation. *Mar. Freshwater. Res.* 48: 707 –714.
- Lozano-Alvarez, E. & P. Briones-Fourzán. 2001. Den choice and occupation patterns of shelters by two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*, under experimental conditions. *Mar. Freshwater Res.* 52 (8): 1145-1155
- Maier R. 1998. Comparative animal behavior: an evolutionary and ecological approach. Allyn and Bacon. Chicago USA. 613 pp.

- Marx, J. M. & W. F. Herrnkind. 1985a. Macroalgae (Rhodophita: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*. Bull. Mar. Sci., 36: 423-431.
- Marx, J. M. & W. F. Herrnkind. 1985b. Factors regulating microhabitat for juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*: food and shelter. J. Crust. Biol. 5: 650-657
- Meiners M. C. 2002. Importancia de refugios artificiales tipo casita para juveniles de langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804): Dinámica de ocupación y heterogeneidad del sustrato en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Maestría. ICMYL, UNAM. 59 pp.
- Mintz, J. D., R. N. Lipcius, D. E. Eggleston & M. S. Seebo. 1994. Survival of juvenile Caribbean spiny lobster: effect of shelter size, geographic location and conspecific abundance. Mar. Eco. Prog. Ser. 112: 255-266
- Monaghan P. & D. Wood-Gush. 1990. Managing the behaviour of animals. Chapman and Hall. NY. 264 pp.
- Parrish, F. A. & J. J. Polovina. 1994. Habitat thresholds and bottlenecks in production of the spiny lobster (*Panulirus argus*) in the northwestern Hawaiian Islands. Bull. Mar. Sci. 54: 151-163
- Phillips, B. F. 1972. A semi-quantitative collector of the puerulus larvae of the Western rock lobster *Panulirus longipes cygnus* George (Decapoda, Palinuridea). Crustaceana, 22 (2): 147-154.
- Phillips, B. F., J. S. Cobb & R. George. 1980. General biology. In: The Biology and Management of Lobster. Vol. I: Physiology and Behavior (Eds. J. S. Cobb & B. F. Phillips) Academic Press, New Cork 461 pp.
- Phillips B. F. & J. Kittaka. 2000. Spiny lobsters: fisheries and culture. 2<sup>nd</sup> edition. Fishing News Books 672 pp.
- Ramos-Aguilar, M. E. 1992. Aspectos de los patrones de movimiento (regreso a refugio y ámbito hogareño) de la langosta *Panulirus argus*, en la Bahía de la Ascensión Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México 58 pp
- Ratchford, S. G. & D. B. Eggleston. 1998. Size- and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociality. Anim. Behav. 56 : 1027-1034.
- Ratchford, S. G. & D. B. Eggleston. 2000. Temporal shift in the presence of chemical cue contributes to a dial shift in sociality. Anim. Behav. 59: 793-799
- Smith, K. N. & W. F. Herrnkind. 1992. Predation on early juveniles spiny lobsters, *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 64: 1-16
- Sokal, R. R & F. Rohlf. 1979. Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones. Madrid, España. 834 pp.
- Spanier, E. & K. Zimmer-Faust. 1988. Some physical properties of shelter that influence in preference in spiny lobsters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121: 137-149
- Spanier, E.; T.P. McKenzie; J. S. Cobb & M. Clancy. 1998. Behavior of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, under predation risk. Mar. Biol. 130: 397- 406

- Tayasu I., Shigesada N., Mukay H. & H. Caswell. 1996. Predator-mediated coexistence of epiphytic grass shrimps that compete for refuges. *Ecol. Model.* 84: 1-10.
- Taylor R. 1984. *Predation*. Chapman and Hall. New York.
- Thomas C., Carter C. & B. Crear. 2002. Feed availability and its relationship to survival, growth, dominance and the agonistic behaviour of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii* in captivity. *Aquaculture* 215 (1-4): 45-65.
- Van Buskirk J & K Yurewicz 1998. Effects of predators on prey growth rate: Relative contributions of thinning and reduced activity. *Oikos* 82 (1):20-28.
- Werner E. & B. Anholt 1996. Predator-induced indirect effects: consequences to competitive interactions in anuran larvae. *Ecology* 77:157-169.
- Wilson E. O. 1980. *Sociobiology: the new synthesis*. 2<sup>nd</sup> edition. The Belknap Press of Harvard University. Cambridge. 680 pp.
- Winer, B. J. 1971. *Statistical principles in experimental designs* (2<sup>nd</sup> ed.) McGraw-Hill, N.Y. 907 pp.
- Wisenden B. & C. Sargent. 1997. Antipredatory behaviour and suppressed aggression by convict cichlids in response to injury-related chemical cues of conspecifics but not to those of an allopatric heterospecific. *Ethology* 103: 283-291.
- Zimmer-Faust, R. K. & E. Spanier. 1987. Gregariousness and sociality in spiny lobsters: implications for den habitation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105: 57-71.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4<sup>th</sup> edition. Prentice Hall. 663 pp.