



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



U N A M

INFLUENCIA DE 'OLORES DE ALARMA' EN EL COMPORTAMIENTO Y EN  
LA ELECCIÓN DE REFUGIOS EN DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DE  
LANGOSTAS, *Panulirus guttatus* Y *Panulirus argus*  
(DECAPODA: PALINURIDAE).

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias**

(Biología Marina)

p r e s e n t a

**Eunice Ramírez Zaldívar**

Directora de tesis: Dra. Patricia Briones Fourzán

Comité Tutorial: Dr. Enrique Lozano Álvarez  
Dr. Adolfo Gracia Gasca  
Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui  
Dr. Michel Hendrickx Reners

Puerto Morelos, Q. R. 2006



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.

## ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Planteamiento del problema	10
Objetivos	12
Material y Métodos	13
Resultados	
Serie experimental 1	23
Serie experimental 2	28
Discusión	32
Conclusiones	40
Literatura citada	41

## **INTRODUCCIÓN**

Las interacciones químicas son una de las formas más primitivas de comunicación entre organismos. En el medio marino, juegan un papel importante en numerosos procesos biológicos y ecológicos, tales como el asentamiento de postlarvas, la búsqueda de alimento o de pareja, el comportamiento social y la orientación en el medio (Dunham 1978; Ache 1982; Zimmer-Faust & Case 1982, 1983; Burke 1986; Hazlett 1985, 1990a, 1990b; Cowan 1991; Zimmer-Faust et al. 1996; Bushmann & Atema 1997; Vickers 2000). La detección y algunas respuestas de depredadores y presas pueden también estar moduladas por señales químicas (Weissburg & Zimmer-Faust 1993; Zimmer-Faust et al. 1996; Rittschof & Hazlett 1997; Edjung 1998; Wisenden 2000).

La comunicación química se lleva a cabo principalmente a través de feromonas, sustancias producidas por un organismo que al contacto con otro miembro de la misma especie inducen respuestas de comportamiento o de desarrollo adaptativas para esa especie (Karlson & Butenandt 1959; Karlson & Lüscher 1959). En los crustáceos decápodos, algunas feromonas son liberadas en la orina o a través de las branquias (Gleeson 1991; Bushmann & Atema 1994, 1997; Zimmer & Butman 2000) y los receptores de feromonas se encuentran principalmente en las anténulas (Karavanich & Atema 1998). En algunos casos, la hormona de la muda o crustecdisona actúa también como feromona sexual; en otros casos, algunos metabolitos secundarios, entre los que se han identificado compuestos peptídicos, actúan como señales químicas (Rittschof 1993).

Sin embargo, se desconoce la composición química de muchas de estas sustancias y podría darse el caso de que no sea un solo compuesto, sino la mezcla de varios compuestos, la que produzca efectos en otros organismos (Zimmer & Butman 2000). Por ejemplo, animales heridos o recién muertos liberan una mezcla de fluidos corporales provenientes de la hemolinfa, de los tejidos musculares, piel o caparazón y de diversos órganos internos. Esta mezcla de fluidos constituye un tipo de olores de alarma, denominados “olores liberados por daño” (“damage-released odors”, Chivers & Smith 1998). Su presencia puede señalar

un riesgo de peligro y su detección puede causar respuestas de huida o rechazo en individuos coespecíficos (Hazlett 1985; Weissburg & Zimmer-Faust 1993; Tomba et al. 2001; Bouwma & Hazlett 2001, Acquistapace et al. 2004).

En el medio marino, el refugio es uno de los recursos más importantes para los organismos, ya que su sobrevivencia depende de la disponibilidad de refugios de tamaños y características adecuadas (Phillips et al. 1980; Acosta & Butler 1997; Childress & Herrnkind 1997; Herrnkind et al. 1997; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001). En diversas especies de crustáceos, algunos de los cuales constituyen recursos pesqueros importantes, la atracción entre coespecíficos mediada por señales químicas puede influir en la localización y en la elección de refugios adecuados, mientras que en algunos casos los olores de alarma pueden provocar que los coespecíficos evadan las áreas de donde provienen dichos olores (e.g., Zimmer-Faust et al. 1985; Childress & Herrnkind 1997; Ratchford & Eggleston, 1998, 2000; Butler & Herrnkind 2000; Tomba et al. 2001; McCarthy & Dickey 2002). Esto puede influenciar la distribución espacial de dichos organismos e, incluso, su susceptibilidad a la pesca (MacDiarmid 1994; Childress & Herrnkind 1997). Por tanto, independientemente de la composición de las señales químicas, es importante determinar la influencia que tienen dichas señales en la elección de refugios.

### **Generalidades sobre langostas**

Existen cuatro familias de crustáceos decápodos conocidos como langostas: Nephropidae, Palinuridae, Synaxidae y Scyllaridae. Las langostas tienen cinco segmentos cefálicos y ocho segmentos torácicos fusionados que forman un cefalotórax cubierto por un caparazón en forma de escudo, y seis segmentos abdominales. Cada segmento posee un par de apéndices. De la parte anterior a la posterior, el orden de los apéndices de la cabeza son: primera antena, segunda antena o anténula, mandíbula, primera maxila y segunda maxila. Los apéndices de los ocho segmentos torácicos son los tres pares de maxilípedos y los cinco pares de pereiópodos. Los tres pares de maxilípedos y los primeros cuatro pares de pereiópodos tienen branquias. Los pereiópodos son unirrámeos. Los cinco primeros

segmentos abdominales tienen cada uno un par de apéndices natatorios llamados pléopodos y los apéndices del último segmento abdominal son los urópodos. Al final del abdomen se encuentra el telson, que no es un segmento verdadero y tampoco tiene apéndices (Phillips et al. 1980).

Algunos géneros de las familias Nephropidae y Palinuridae tienen la habilidad de producir sonido de baja frecuencia utilizando un órgano de estridulación llamado “plectrum” (Phillips et al. 1980). Dentro del grupo de los palinúridos estridentes se encuentra el género *Panulirus* (Phillips & Kittaka 2000).

Las langostas, como todos los crustáceos, tienen órganos sensoriales de diversos tipos. Entre ellos se encuentran los ojos compuestos. La estructura de los ojos permite concentrar los rayos de luz e intensificar la imagen bajo condiciones de poca iluminación. Las langostas también tienen habilidades quimiorreceptivas, es decir, pueden discriminar e identificar olores, aun si se trata de combinaciones de muchos químicos (Steullet et al. 2002). Los sitios quimiorreceptores son los órganos de las setas que se proyectan a través de la superficie cuticular y que se encuentran principalmente en las anténulas, las partes bucales y el dactilo de los pereiópodos. En general, las anténulas son responsables de la quimiorrecepción a distancia (es decir, responden a compuestos químicos en muy bajas concentraciones), mientras que los receptores de las partes bucales y de los pereiópodos tienen un umbral más alto y responden principalmente al contacto con los compuestos químicos (Phillips et al. 1980; Ache 1982).

Además de los órganos visuales y quimiorreceptivos, las langostas poseen mecanorreceptores, que proveen información concerniente a la gravedad, la vibración y la posición de un miembro. La mayoría de los sentidos son mediados vía órganos del pelo cuticular (pequeñas proyecciones de la nervadura cuticular), por células nerviosas bipolares. Los receptores táctiles están distribuidos por toda la superficie de las langostas y pueden tener formas variadas, pero, por lo general, se presentan en forma de setas. Los órganos de los sentidos responden al desplazamiento de un objeto en movimiento o por las

corrientes de agua que generan. Las langostas mantienen su orientación gravitacional y detectan aceleración por medio de estatocistos presentes en el segmento basal de la primera antena (Phillips et al. 1980).

### **La familia Palinuridae**

Las especies de la familia Palinuridae carecen de quelas en los pereiópodos y se les denomina comúnmente langostas espinosas porque poseen muchas espinas en el caparazón y en los segmentos basales de las antenas. Estas langostas tienen un caparazón subcilíndrico y, en lugar de rostro, poseen un par de “cuernos” sobre los ojos (Phillips et al. 1980).

Los palinúridos tienen una fase larvaria planctónica larga y compleja, con una duración de 6 a 22 meses según la especie, lo cual tiene efectos sobre su distribución y dispersión (Briones et al. 1997). Las larvas se denominan “filosomas” por su cuerpo aplanado en forma de hoja y, a lo largo de su desarrollo, pasan por numerosos estadios (entre 9 y 22, según la especie). El primer estadio de filosoma es muy pequeño (< 2 mm de longitud), mientras que en los últimos estadios las filosomas miden ~ 35–40 mm de largo. El último estadio de filosoma sufre una metamorfosis a la postlarva (llamada “puerulo”). El puerulo es una fase de transición entre la vida planctónica y la béntica. Es un organismo transparente, con forma de langosta, que nada activamente hacia la zona costera. Al llegar a ésta se establece en fondos someros (1–20 m). Después de asentarse, los puerulos mudan y se convierten en unas pequeñas langostas pigmentadas, muy parecidas a los adultos (Butler & Herrnkind 1997, 2000).

### **Las langostas *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus***

La langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) es una especie tropical cuya distribución abarca desde el norte de Brasil hasta el estado de Carolina del Norte, EUA, incluyendo las Antillas, Bahamas y las islas Bermuda (Briones-Fourzán 1995a). A lo largo de todo su ámbito de distribución geográfica, *P. argus* es un recurso pesquero de gran importancia. En

México se pesca principalmente en los márgenes oriental y norte de la península de Yucatán (Arceo et al. 1997). A lo largo de las costas de Quintana Roo, algunas áreas de pesca de langosta son altamente productivas, mientras que en otras, como en Puerto Morelos, *P. argus* es más escasa (Padilla-Ramos & Briones-Fourzán 1997).

La alimentación de *P. argus* se compone de diferentes grupos tróficos; entre ellos, los crustáceos y moluscos son los más importantes (Briones-Fourzán et al. 2003). *Panulirus argus* ocupa diversos hábitats durante su ontogenia. El periodo de reproducción abarca la mayor parte del año y disminuye durante el invierno (Briones-Fourzán 1995a, Briones et al. 1997). Su fase larvaria planctónica dura entre 6 y 9 meses, durante los cuales pasa por 11 estadios de filosoma. Los puerulos (~ 6 mm de longitud cefalotorácica, LC) regresan a la costa y se establecen en fondos con vegetación marina, donde permanecen como juveniles por unos cuantos meses (Butler & Herrnkind 1997). Los hábitats donde se asientan los puerulos y residen los juveniles de *P. argus* incluyen raíces de mangle, praderas de pastos marinos y especialmente lechos de macroalgas rodofitas del género *Laurencia* (Marx & Herrnkind 1985) o de feofitas como *Lobophora variegata* (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001). Por esta razón, los juveniles pequeños de *P. argus* (6 a 15–20 mm LC) reciben el nombre de “juveniles algales” (Butler & Herrnkind 1997, 2000).

Los juveniles algales son solitarios y se encuentran muy dispersos, pero a partir de ~ 20 mm LC dejan los lechos de algas para buscar refugios estructurados y se vuelven gregarios (“juveniles postalgales”, 15–20 a 35–45 mm LC). Los juveniles más grandes (“subadultos”, 35–45 a 75–80 mm LC) migran hacia el hábitat arrecifal coralino, y los adultos (> 80 mm LC) presentan movimientos muy amplios. Durante el día, los juveniles postalgales y subadultos suelen agruparse en refugios comunales, lo que parece ser un mecanismo de defensa contra los depredadores (Butler & Herrnkind 2000). El comportamiento intra e interespecífico de las langostas, así como su crecimiento, pueden ser afectados por la presencia o ausencia de depredadores (Lozano-Álvarez & Spanier 1997; González-Reynoso 2003). A lo largo de sus fases juveniles y adulta, *P. argus* presenta tres tipos de



movimientos: a) regreso al refugio (“homing behaviour” o fidelidad al sitio), b) nomadismo y c) migraciones (Herrnkind 1980).

La langosta pinta *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) es una especie de langosta tropical y de talla pequeña. Se distribuye en las costas del oeste del Atlántico Central desde el sur de Florida hasta Surinam, en todas las Antillas y en las islas Bahamas y Bermuda.

Es una especie no migratoria, que vive en el hábitat arrecifal coralino durante toda su vida béntica (Sharp et al. 1997; Lozano-Álvarez et al. 2002). Los individuos de *P. guttatus* no parecen ser tan gregarios como los de *P. argus* y sólo dejan sus refugios por periodos breves durante la noche (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). *Panulirus guttatus* es una especie más pequeña que *P. argus*, por lo que no representa un recurso pesquero importante, aunque ocasionalmente es pescada junto con *P. argus* (Briones-Fourzán 1995b).

*Panulirus guttatus* tiene numerosas características que la diferencian de *P. argus*. No se conocen todos sus estadios de filosoma, aunque los últimos estadios son más grandes que los de *P. argus* y presentan las antenas espatuladas, mientras que las de *P. argus* son puntiagudas (Baisre & Alfonso 1994). Los puerulos de *P. guttatus* también son más grandes que los de *P. argus* y, al igual que los últimos estadios de filosoma, poseen largas antenas espatuladas (Briones-Fourzán & McWilliam 1997). En cambio, los adultos de *P. guttatus* son mucho más pequeños que los de *P. argus* y están restringidos al hábitat arrecifal coralino, principalmente entre 5 y 10 m de profundidad (Briones-Fourzán & McWilliam 1997; Negrete-Soto et al. 2002).

Aunque los adultos de las dos especies tienen una dieta similar, la composición del alimento puede ser diferente a nivel específico porque cada especie se alimenta en un hábitat distinto: *P. argus* lo hace en los pastizales marinos y fondos de grava, mientras que *P. guttatus* lo hace en el propio hábitat arrecifal coralino (Briones-Fourzán & McWilliam 1997; Sharp et al. 1997). *Panulirus guttatus* y *P. argus* tienen un ámbito de distribución muy similar, es decir existen en simpatria (Holthuis 1991; Lozano-Álvarez & Briones-

Fourzán 2001). Además, todas las fases de *P. guttatus* comparten el hábitat arrecifal coralino con los subadultos y adultos de *P. argus* (Negrete-Soto et al. 2002).

### **Influencia de señales químicas en el comportamiento de *P. argus* y *P. guttatus***

Existen numerosos trabajos sobre la influencia de señales químicas en el comportamiento de una gran variedad de animales marinos. En crustáceos, en particular, se han analizado las respuestas de individuos sujetos a estímulos que consisten de soluciones elaboradas con diversas concentraciones de olores de alimento, olores de alarma provenientes de coespecíficos, congéneres o depredadores, y por diversas combinaciones de olores que pueden provocar respuestas conflictivas (por ejemplo, olores de alimento junto con olores de depredadores). Las variables analizadas han incluido la cantidad de tiempo durante el que los animales incrementan su actividad o permanecen dentro de su refugio (McCarthy & Dickey 2002), o durante el que los animales realizan (1) movimientos no ambulatorios, tales como cambios de posición o postura corporal que indican excitación o estado de alerta (Hazlett 1994, 1999, 2000); (2) movimientos locomotores, que pueden ser hacia o en contra del estímulo (Hazlett 1999, Campbell et al. 2001, Pecor & Hazlett 2003), o (3) actividad de alimentación (Acquistapace et al. 2004). En otras ocasiones, la variable de respuesta ha sido la distancia recorrida hacia o en contra del estímulo (Bouwma & Hazlett 2001).

Estos trabajos han demostrado que el efecto de los olores de alarma varía entre los grupos taxonómicos de crustáceos. Por ejemplo, los olores de alarma incrementan la locomoción en cangrejos ermitaños extraídos de sus conchas (Rittschof & Hazlett 1997) pero la reducen en ermitaños con conchas, los cuales tienden a retraerse dentro de la misma (Rittschof et al. 1992). El langostino *Orconectes propinquus* elude olores de alarma (Bouwma & Hazlett 2001), mientras que su congénere *O. virilis* presenta un incremento en el estado de alerta con subsecuente regreso al refugio y disminución de movimientos no ambulatorios (Hazlett 1994, 1999). En presencia de olores conflictivos (alimento + olores de alarma de coespecíficos), las actividades de alimentación y de locomoción disminuyen considerablemente en *O. propinquus* y *O. rusticus* (Hazlett 2000).

En el caso de langostas, se han realizado extensos estudios de esta naturaleza en *Homarus americanus* (Atema & Cobb 1980; Bushmann & Atema 1994, 1997; Karavanich & Atema 1998), pero pocos en langostas palinúridas. En *Panulirus interruptus*, los olores de alimento incrementaron los movimientos asociados a la alimentación (Zimmer-Faust & Case 1982), y los individuos fueron atraídos por señales químicas de coespecíficos vivos y rechazaron olores liberados por coespecíficos triturados (Zimmer-Faust et al. 1985). Con base en experimentos realizados en laberintos en “Y”, Ratchford & Eggleston (1998, 2000) demostraron que los juveniles postalgaes y subadultos de *P. argus* responden positivamente a señales químicas de coespecíficos vivos, lo que puede mediar el comportamiento altamente gregario de esta especie. Esto fue comprobado en un experimento de campo efectuado por Nevitt et al. (2000). Un efecto similar se observó en los juveniles de la langosta *Jasus edwardsii*, tanto en el laboratorio como en el campo (Butler et al. 1999). En cambio, utilizando también laberintos en “Y”, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez (2005) observaron que la respuesta a olores de coespecíficos en adultos de *P. guttatus* varía en función de la intensidad reproductiva en la población, la talla y el sexo de los individuos, lo que puede influenciar los patrones de cohabitación de individuos maduros en el hábitat arrecifal.

## RESUMEN

La comunicación química juega un papel fundamental en diversos procesos biológicos y ecológicos de gran importancia para los organismos marinos. Esta comunicación se lleva a cabo principalmente a través de feromonas y otros compuestos químicos. Las langostas de la familia Palinuridae, crustáceos decápodos de gran tamaño y que representan importantes recursos pesqueros, suelen agregarse en refugios, lo cual parece estar regulado por señales químicas ('olores') emitidas por individuos coespecíficos. En algunas especies, sin embargo, los olores que provienen de coespecíficos heridos o recién muertos ('olores de alarma') provocan evasión porque pueden indicar una situación de riesgo, tal como la proximidad de un depredador. En el presente trabajo se estudió si los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus*, especies simpátricas en el mar Caribe, responden a olores de coespecíficos y de congéneres, tanto vivos como recién muertos, y cómo estas señales afectan su elección de refugios. Se llevaron a cabo dos series experimentales. En la serie experimental 1 se determinó la influencia de olores de individuos coespecíficos y congéneres, tanto vivos como recién muertos y heridos, en la elección de refugios, usando "laberintos en Y" como unidades experimentales. En la serie experimental 2 se evaluó la respuesta inmediata (comportamiento a corto plazo) de las langostas ante una solución concentrada de olores de alarma de coespecíficos triturados, utilizando acuarios. Los resultados obtenidos sugieren que *P. argus* y *P. guttatus* tienen habilidades quimiorreceptoras similares, puesto que ambas especies se comportaron de manera similar a corto plazo en presencia de olores de alarma, mostrando un aumento en el tiempo invertido en la limpieza de anténulas (principal órgano quimiorreceptor) y en movimientos no ambulatorios (signo de excitación), pero que ambas especies difieren en su patrón de elección de refugios bajo la influencia de señales químicas de individuos coespecíficos y congéneres. *Panulirus guttatus* fue indiferente hacia refugios con olores de alarma tanto de coespecíficos como de congéneres recién muertos, pero sólo mostró atracción hacia refugios con señales químicas de coespecíficos vivos. Por su parte, *P. argus* evitó refugios con olores de alarma tanto de coespecíficos como de congéneres muertos, pero no mostró atracción hacia refugios con señales químicas de coespecíficos ni de congéneres vivos. No se observaron respuestas positivas hacia refugios con señales químicas entre congéneres vivos. Estos resultados apoyan otras evidencias de que no hay competencia interespecífica por refugios y que aunque ambas especies presentan sobreposición de hábitat, parecen ocupar nichos diferentes, factor importante que permite su coexistencia.

## PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En muchas especies de la familia Palinuridae, los individuos se agregan en refugios grupales (Atema & Cobb 1980; Kanciruk 1980) y los defienden de manera colectiva, utilizando sus antenas largas y espinosas para repeler ataques de depredadores (Cobb 1981; Zimmer-Faust et al. 1985; Herrnkind et al. 2001). Este comportamiento gregario se ha aprovechado en diversas pesquerías de langosta a través de la utilización a gran escala de refugios artificiales (revisión en Briones-Fourzán et al. 2000) o de la práctica de introducir una langosta en una trampa para atraer a otras (Hunt et al. 1986). El comportamiento social gregario en estas langostas se desarrolla ontogenéticamente y el agrupamiento de individuos a partir de ciertas tallas, parece estar regulado por atracción química entre coespecíficos, por lo menos en tres especies: *Panulirus interruptus* (Zimmer-Faust et al. 1985; Zimmer-Faust & Spanier 1987), *P. argus* (Ratchford & Eggleston 1998, 2000; Ratchford 1999; Nevitt et al. 2000) y *Jasus edwardsii* (Butler et al. 1999). Sin embargo, no todas las especies de palinúridos tienen el mismo comportamiento social (Atema & Cobb 1980; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2005) y las variaciones en dicho comportamiento pueden provocar, a su vez, diferencias marcadas en los mecanismos de defensa, patrones de distribución e, incluso, en la susceptibilidad a la pesca de diferentes especies de langostas (MacDiarmid 1994).

Por otro lado, las señales químicas no son necesariamente especie-específicas; en algunos casos pueden tener efectos sobre otra especie cercanamente emparentada (Brown et al. 1970), lo que podría reflejar una ancestría común (Burke 1986). *Panulirus argus* y *P. guttatus* son especies filogenéticamente cercanas (George & Main 1967; McWilliam 1995; Ptacek et al. 2001), que pertenecen al mismo grupo ecológico dentro de su género (George 1997) y pueden compartir refugios sin que se presenten interacciones interespecíficas agresivas (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

Por tanto, podría esperarse que, en situaciones normales, estas langostas respondan a señales químicas emitidas por coespecíficos vivos y quizá también por congéneres

cercanos. Sin embargo, hasta la fecha no se conocen las respuestas de estas langostas a los olores de alarma provenientes de otras langostas heridas o recién muertas. Ratchford (1999) sugirió, sin demostrarlo, que los individuos estresados de *P. argus* podrían liberar una feromona de perturbación que inhibiría la atracción de coespecíficos. En el Caribe mexicano, donde se comercializa principalmente la cola (abdomen) de *P. argus*, los pescadores de langosta evitan desechar las cabezas de las langostas recién ‘descoladas’ en los mismos sitios de captura porque afirman que esta práctica ahuyenta a otras langostas. Esta evidencia anecdótica no se ha probado experimentalmente. De ser cierta, podría indicar que algunos componentes químicos que emanan de langostas heridas provocan rechazo en coespecíficos. Por otro lado, si las langostas heridas o muertas inhiben la atracción de otras langostas, esto podría tener efectos negativos en la selección de refugios de langostas, tanto en el hábitat natural como en condiciones de cultivo, donde muchos individuos se encuentran confinados en espacios limitados.

## HIPÓTESIS

Puesto que los olores de alarma liberados por daño pueden indicar a otros individuos de la misma especie la cercanía de un depredador, se pondrá a prueba la hipótesis de que los olores de alarma provenientes de langostas heridas y recién muertas tienen una influencia negativa en la elección de refugios de individuos coespecíficos. Y dada la cercanía filogenética entre *Panulirus argus* y *P. guttatus*, se espera que dichos olores de alarma afecten también negativamente la elección de refugios de individuos congéneres.

## OBJETIVO GENERAL

Determinar de manera experimental en el laboratorio la posible influencia de señales químicas entre individuos vivos y la posible influencia de ‘olores de alarma’ en la elección de refugios y en el comportamiento de *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus*.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Determinar si los olores provenientes de individuos heridos o recién muertos de *P. argus* provocan atracción, rechazo o resultan indiferentes para la elección de refugios en individuos de la misma especie.
- 2) Determinar si los olores provenientes de individuos heridos o recién muertos de *P. guttatus* provocan atracción, rechazo o resultan indiferentes para la elección de refugios en individuos de la misma especie.
- 3) Determinar si los olores provenientes de individuos heridos o recién muertos de *P. argus* provocan atracción, rechazo o resultan indiferentes para la elección de refugios en individuos de *P. guttatus* y viceversa.
- 4) Conocer y evaluar los cambios en el comportamiento que presentan, a corto plazo, los individuos de *P. argus* y *P. guttatus* al detectar en el agua olores de alarma provenientes de individuos recién muertos de la misma especie.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las langostas experimentales fueron recolectadas en el arrecife y en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (20°51'N, 87°56'W), al norte de Quintana Roo, en el Caribe mexicano. Las langostas fueron capturadas a mano por buzos o con trampas y se trasladaron de inmediato a la Unidad Académica Puerto Morelos, donde permanecieron en estanques de aclimatación durante dos semanas, el tiempo recomendado para que las langostas se adapten a las condiciones de cautiverio y recuperen su estado fisiológico normal (Dall 1975).

Los estanques de aclimatación se encuentran en el exterior y se alimentaban con un sistema de bombeo continuo de agua marina que proviene de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Dichos estanques son de fibra de vidrio, cilíndricos, de 2 ó 3 m de diámetro por 1 m de alto (Segura-García et al. 2004). Cada estanque contó con un refugio artificial tipo cueva o con varios tubos de PVC de 9.5 cm de diámetro por 35 cm de largo, que funcionaban como refugios. El agua de los estanques se recambiaba totalmente cada 24 horas, lo que mantenía la temperatura del agua similar a la temperatura ambiente de la laguna arrecifal (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). El promedio de la temperatura del agua de mar durante las etapas de aclimatación y experimentales fue 24.57°C (intervalo: 19.5–32.1°C).

Durante el período de aclimatación las langostas se alimentaron cada tercer día con una mezcla de carne de mejillón, camarón, calamar, jaiba y pescado, proporcionado *ad libitum*. Los restos de alimento no ingerido se recogían cada mañana para evitar contaminación por exceso de materia orgánica en el estanque. Cada estanque contenía langostas de la misma especie y, a pesar de que los palinúridos son especies gregarias (Atema & Cobb 1980), se procuró que no estuvieran hacinadas en los estanques.

### SERIE EXPERIMENTAL 1

Esta serie experimental constó de ocho experimentos en los que se probó la influencia de olores de individuos coespecíficos o congéneres en la elección del refugio de



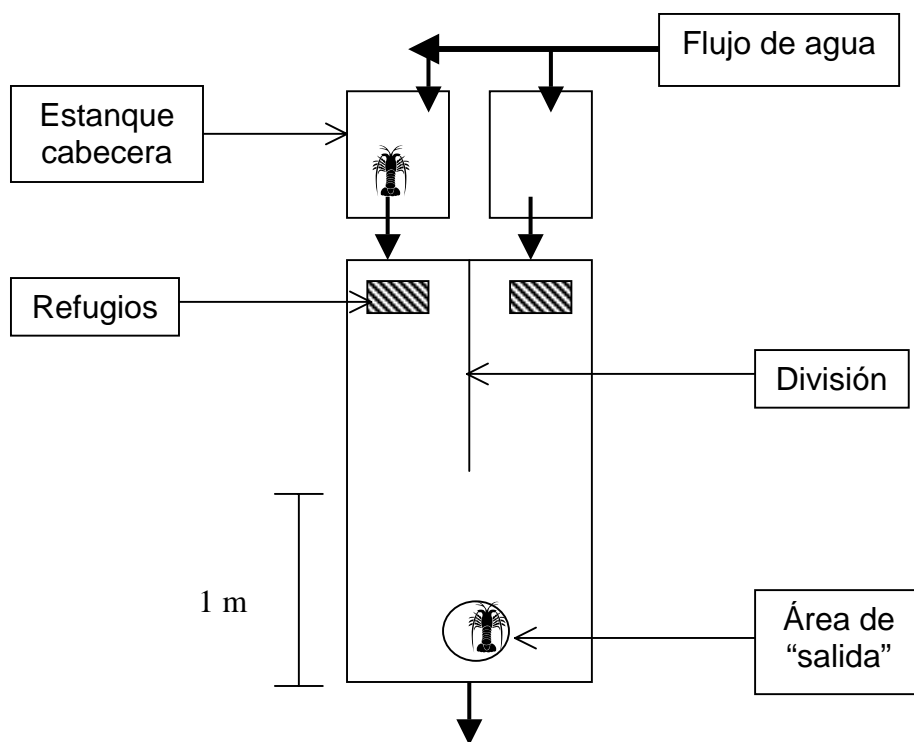
*Panulirus argus* y *P. guttatus*. En cuatro de ellos se probó la influencia de señales químicas de individuos vivos. En los otros cuatro se probó la influencia de olores de alarma provenientes de individuos recién muertos y seccionados. La Tabla 1 brinda la información relevante de cada experimento.

Tabla 1: Diseño de la serie experimental 1, para probar la respuesta de individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* a señales químicas de coespecíficos vivos (experimentos 1 y 3) y de congéneres vivos (experimentos 5 y 7), y a olores liberados por daño de coespecíficos (experimentos 2 y 4) y congéneres (experimentos 6 y 8) recién muertos y seccionados. N efectiva es el número de repeticiones que se tomaron en cuenta después de eliminar los casos en los que el receptor no eligió ningún refugio al finalizar el experimento, o aquéllos en que la diferencia en el flujo de agua entre los dos estanques cabecera de un laberinto fue menor a  $-0.25$  o mayor a  $0.25$  L/min.

<b>Experimento No.</b>	<b>Individuo receptor</b>	<b>Individuo Emisor</b>	<b>Condición del emisor</b>	<b>Número (N) de repeticiones</b>	<b>N efectiva</b>
1	<i>P. guttatus</i>	<i>P. guttatus</i>	Vivo	24	24
2	<i>P. guttatus</i>	<i>P. guttatus</i>	Muerto	25	14
3	<i>P. argus</i>	<i>P. argus</i>	Vivo	28	21
4	<i>P. argus</i>	<i>P. argus</i>	Muerto	29	21
5	<i>P. guttatus</i>	<i>P. argus</i>	Vivo	28	25
6	<i>P. guttatus</i>	<i>P. argus</i>	Muerto	21	16
7	<i>P. argus</i>	<i>P. guttatus</i>	Vivo	27	17
8	<i>P. argus</i>	<i>P. guttatus</i>	Muerto	28	22
Total				212	160

### Desarrollo de la serie

La unidad experimental para estudiar la elección de refugio como respuesta de las langostas a señales químicas de otras langostas fue un “laberinto en Y” (Gleeson 1991; Bushmann & Atema 1997; Ratchford & Eggleston 1998, 2000). Los “laberintos en Y” son dispositivos que permiten a un individuo ‘receptor’ elegir entre dos recursos o sustratos (en este caso dos refugios iguales) colocados cada uno en el extremo de uno de los brazos de la Y (Fig. 1). Cada brazo recibe agua que pasa primero por uno de dos estanques pequeños (“estanques cabecera”), uno de los cuales contiene a un individuo ‘emisor’ de señales químicas mientras que el otro (control) sólo contiene agua. Los estanques cabecera reciben agua del sistema de bombeo general.



**Fig. 1.** Esquema de un “laberinto en Y” y estanques cabecera. En un estanque cabecera, elegido al azar, se coloca al individuo emisor. Las flechas negras indican el flujo de agua en el sistema. El individuo receptor queda libre para recorrer el estanque grande (“laberinto en Y”) durante la noche. Al amanecer escogerá uno de los dos refugio para resguardarse durante el día. Los dos refugios en los brazos de la Y son iguales. El esquema no está a escala.

El “laberinto en Y” es un estanque rectangular de fibra de vidrio, de  $2.0 \times 0.8 \times 0.6$  m, con una división del mismo material de  $1.0 \times 0.6$  m que separa longitudinalmente la mitad del estanque en dos brazos iguales (“Y”) (Ratchford & Eggleston 1998). Cada laberinto tiene dos estanques cabecera de  $0.6 \times 0.5 \times 0.5$  m (Fig. 1). Tanto el laberinto como los estanques cabeceras tenían un nivel de agua de 0.3 m, regulado por la altura del tubo de salida de agua. De esta manera, la capacidad del laberinto era de  $\sim 500$  L, mientras que la capacidad de cada estanque cabecera era de  $\sim 90$  L. Se utilizaron cuatro unidades experimentales.

Tanto los estanques cabecera como los “laberintos en Y” eran completamente opacos para impedir la comunicación visual entre los organismos sujetos a experimentación y se montaron en superficies independientes para eliminar la transferencia de vibraciones.

Además, el agua de los estanques cabecera caía en los brazos de la Y desde una altura de 5 cm por encima de la superficie del agua del laberinto para impedir la transferencia de señales acústicas por medio del agua. Los refugios se construyeron con tres bloques de concreto, de  $15 \times 15 \times 10$  cm, colocados en forma de pirámide cerca de los extremos de los brazos de la Y (Ratchford & Eggleston 1998, 2000).

Con fines comparativos, el flujo de entrada del agua a los estanques cabecera se reguló a 1.5 L/min, que fue la velocidad utilizada por Ratchford & Eggleston (1998) y Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez (2005). Con esta velocidad de flujo se hicieron cuatro pruebas piloto, utilizando colorante vegetal en sólo uno de los dos estanques cabecera (elegido al azar), para determinar si el flujo era suficiente para mantener separada el agua de las dos ramas de la Y pero permitiendo que se mezclara en el área de “salida” del laberinto (Fig. 1). En todas las pruebas, el colorante sólo se presentó en la rama de la Y que recibía el agua teñida y se mezclaba en el área de salida con el agua limpia proveniente de la otra rama de la Y, sin penetrar a ésta, antes de irse por el tubo de salida.

Puesto que las langostas son de hábitos nocturnos y vuelven a refugiarse antes del amanecer, los experimentos se realizaron durante la noche, aunque los preparativos empezaron un poco antes de la hora del ocaso (17:30 h durante el horario de verano y 16:30 h durante el de invierno). Primero se regularon los flujos de agua en cada estanque cabecera. Una vez hecho esto, se colocó al individuo emisor dentro de un estanque cabecera previamente seleccionado al azar. Posteriormente, se colocó al individuo receptor en el área de “salida” del “laberinto en Y” (Fig. 1), dentro de un cilindro de malla donde se le dejó aclimatarse por dos horas. Después de este período, se retiró el cilindro de malla y se dejó al individuo receptor en libertad para moverse por el “laberinto en Y” durante toda la noche. Alrededor de las 8:00–9:00 h de la mañana siguiente se registró en cuál de los dos refugios se encontraba el individuo receptor. Además, se volvió a medir el flujo de agua a los estanques cabecera al final de cada repetición para determinar si el flujo había cambiado desde el inicio del experimento. Ninguna langosta fue utilizada más de una vez como emisora o como receptora.

Los individuos de *P. guttatus* viven en el hábitat arrecifal durante toda su vida béntica, pero los de *P. argus* sólo ocupan dicho hábitat temporalmente. En el arrecife de Puerto Morelos, la mayoría de las langostas *P. argus* que habitan en el arrecife se encuentran dentro del intervalo de talla 35–80 mm LC (Negrete-Soto et al. 2002, Osorio-Arciniegas 2005). En este intervalo de tallas, que corresponde a la distribución de tallas de los individuos adultos de *P. guttatus* (Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999; Robertson & Butler 2003), *P. argus* aún no alcanza la madurez sexual (Fonseca-Larios & Briones-Fourzán 1998). Sin embargo, puesto que es en este intervalo de tallas que ambas especies comparten el mismo hábitat, en la serie experimental 1 se trató de utilizar individuos de ambas especies entre 35 y 80 mm LC. Los individuos se midieron al finalizar la repetición correspondiente para evitar someterlos a estrés por manipulación antes del experimento. La LC se midió entre la escotadura interorbital y el extremo posterior del cefalotórax con un vernier ( $\pm 0.1$  mm).

En las series donde se utilizaron individuos muertos, estos individuos se sacrificaron atravesando rápidamente su cefalotórax con un cuchillo a la altura del sternum, lo que les provoca la muerte instantánea. Inmediatamente después se partieron a la mitad en sentido longitudinal para permitir la liberación de olores provenientes tanto de la hemolinfa como de los órganos internos y masa muscular. Se utilizó la mitad de una langosta en cada unidad experimental.

Para evitar que permanecieran rastros de olores de la repetición anterior, al finalizar cada repetición se vaciaron y limpiaron tanto los estanques cabecera como los “laberintos en Y”, y posteriormente se dejó fluir el agua a velocidad elevada hasta antes de la siguiente repetición.

### **Análisis estadístico**

Se analizó la variabilidad en los flujos de agua en todos los experimentos, ya que era indispensable que la velocidad del flujo fuera similar en los dos estanques cabecera de cada laberinto en cada repetición. Para ello, se restó el flujo final del flujo inicial en cada cabecera, y luego se restó la diferencia de flujos de uno de los estanques de la del

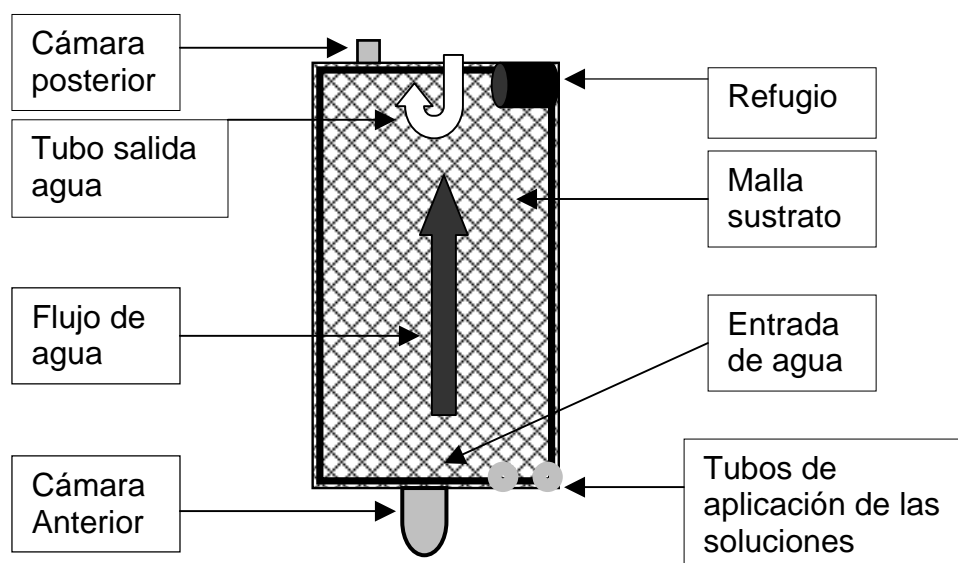
otro estanque cabecera, obteniendo así la diferencia de flujos entre estanques cabecera. Al graficar las diferencias de flujo de todas las corridas experimentales (repeticiones de todos los experimentos,  $N = 212$ ), se observó que hubo algunas corridas con diferencias muy extremas, dando un intervalo de diferencias de  $-1.35$  hasta  $+1.1$  L/min, con una media  $\pm$  DS de  $0.052 \pm 0.310$  L/min. Sin embargo, el 80 % de los resultados (170 corridas) se encontraron en el intervalo de diferencias de flujo de  $-0.25$  y  $+0.25$  L/min. Por tanto, se eliminaron las 42 corridas en las que la diferencia de flujos entre estanques fuera menor a  $-0.25$  L/min o mayor a  $0.25$  L/min. Con estos resultados depurados, la media  $\pm$  DS de la diferencia de flujos entre estanques cabecera de un laberinto se redujo a  $0.018 \pm 0.124$  L/min.

Una vez eliminadas las repeticiones donde se detectaron problemas de flujo, los resultados de cada experimento se analizaron con una prueba binomial de una cola (Zar, 1999). En el caso de la respuesta a señales químicas de coespecíficos o congéneres vivos, la hipótesis nula fue que los individuos serían atraídos, por lo que la probabilidad acumulada de escoger el refugio con señales químicas sería  $P \leq 0.5$ . En el caso de la respuesta a olores de alarma, la hipótesis nula fue que los individuos serían rechazados, por lo que la probabilidad acumulada de evitar el refugio con olores de alarma sería  $P \leq 0.5$ . Para el análisis de los resultados, se eliminaron aquellas repeticiones en que la langosta receptora no se encontraba en ninguno de los dos refugios a la hora de la revisión de los laberintos. El número final de repeticiones válidas para cada experimento se presenta en la última columna de la Tabla 1.

## **SERIE EXPERIMENTAL 2**

El objetivo de esta serie experimental fue observar los cambios en el comportamiento y cuantificar el tiempo invertido en realizar cada comportamiento presentado por individuos de ambas especies ante un estímulo químico consistente en una solución concentrada de olores de alarma de individuos coespecíficos. La unidad experimental fue un acuario rectangular de vidrio de  $100 \times 40 \times 30$  cm, con un nivel de agua de 15 cm y un volumen de  $\sim 56$  L.

Los acuarios se aislaron visualmente cubriendo sus paredes exteriores con láminas de unicel desde el fondo hasta una altura de 15 cm y colocando una malla negra que cubría el acuario por completo. El piso del acuario se cubrió con malla de alambre para que la langosta pudiera desplazarse sin resbalar. En la parte posterior derecha de cada acuario se colocó un refugio construido con un tubo de PVC de 5 cm de diámetro y 15 cm de longitud. El refugio se fijó a la malla del fondo (Fig. 2).



**Fig. 2.** Esquema del acuario usado en las pruebas de olores de alarma inyectados en el agua. Se aprecia la ubicación de los aditamentos utilizados. La langosta se encontraba en la parte posterior del acuario. El esquema no está a escala.

Para evaluar cambios en el comportamiento en presencia de olores de alarma de individuos coespecíficos, cada individuo experimental fue sometido durante un período similar (300 s) a una solución control (agua de mar filtrada) y posteriormente a una solución concentrada de olores de alarma de individuos coespecíficos (estímulo).

La solución del estímulo se preparó con una langosta recién muerta, triturada (licuada) completa en agua de mar filtrada, en una proporción de 8 ml de agua de mar filtrada por gramo de peso corporal (Bouwma & Hazlett 2001). La solución así obtenida se pasó por un papel filtro grueso para eliminar las partículas sólidas. El estímulo se preparó cada día justo antes de la experimentación y se aplicó fresco, debido a que la fuerza o naturaleza del olor puede cambiar si se congela o se refrigera (Hazlett 1994).

Los experimentos se llevaron a cabo entre las 11:00 y 16:00 h. Se utilizó una langosta en cada acuario. Las langostas experimentales se colocaban dentro de los acuarios 24 horas antes del inicio de la experimentación para su aclimatación.

Antes de empezar el experimento, se esperaba a que la langosta estuviera en reposo en el extremo posterior del acuario (Fig. 2). Una vez estabilizada la langosta, se cerraba la llave de entrada de agua al acuario y se introducían 100 ml de solución control por el extremo anterior del acuario, permitiendo su difusión durante 20 min. Este período fue determinado en pruebas piloto aplicando agua de mar con colorante vegetal y cronometrando el tiempo que tardaba en llegar de extremo a extremo del acuario. Transcurrido dicho tiempo, empezaba el período de observación de 5 min (300 s). Al terminar el período de observación, se abría la llave de agua a un flujo elevado para permitir la renovación del agua y la oxigenación del acuario durante 10 min. Posteriormente, se cerraba de nuevo la llave de agua y se introducían 100 ml de la solución de estímulo, permitiendo su difusión durante 20 min. Pasado este tiempo, empezaba el segundo período de observación de 300 s.

Tanto la solución control como el estímulo se aplicaron al interior de cada acuario por medio de dos jeringas de plástico de 50 ml conectadas a dos tubos de vidrio colocados en una de las esquinas en la parte anterior del acuario (Fig. 2), es decir en el extremo más alejado a la posición donde se encontraba la langosta (Hazlett 1999, 2000; Pecor & Hazlett 2003; Acquistapace et al. 2004).

Los experimentos con *P. guttatus* consistieron en 22 repeticiones y los de *P. argus* en 23 repeticiones. Todos los individuos experimentales fueron machos y se usaron una sola vez. Se utilizaron sólo machos debido a que los experimentos se realizaron en la época de máxima reproducción de *P. guttatus* y la mayoría de las hembras de esta especie estaban grávidas. Puesto que el comportamiento de las hembras cambia cuando se encuentran grávidas (Atema & Cobb 1980), se optó por descartar las hembras de ambas especies en los experimentos. Además, para evitar variaciones en el comportamiento causadas por los distintos estados en el ciclo de la muda, se determinó este estado en todos los individuos experimentales con base en la observación del

extremo de un pleópodo al microscopio (Lyle & McDonald 1983). Todos los individuos se encontraron en intermuda.

El comportamiento de cada langosta se filmó durante toda la fase experimental con dos cámaras, una de ellas colocada en la parte anterior del acuario (Digital Handycam SONY, DCR-TRV17) y la otra (CCD SYSCOM), en la parte posterior. En el laboratorio, las películas se analizaban en una videocasetera (SONY SLV-L4) y en la misma Handycam SONY. En los tramos de cinta correspondientes a los períodos de observación de 300 s con la solución control y los 300 s con el estímulo, se cuantificó el número de segundos que cada langosta mostró cuatro comportamientos:

*I.- Limpieza de anténulas.* En las langostas, los órganos responsables de la quimiorrecepción a distancia se encuentran principalmente en las anténulas (Atema & Cobb 1980), por lo que las langostas limpian frecuentemente estos apéndices, en particular cuando perciben estímulos químicos. Al limpiar las anténulas, la langosta se encuentra en posición alta, apoyándose en el abdomen curvado. Los pereiópodos están dirigidos hacia delante y en postura media. Las anténulas bajan y los maxilípedos terceros las sujetan a la altura de la bifurcación. La anténula es jalada hacia arriba mientras se desliza entre los maxilípedos. La limpieza de las anténulas se hace de forma alternada (Segura-García et al. 2004).

*II.- Permanencia dentro del refugio.* Ante una señal de peligro, una langosta con un refugio disponible puede optar por permanecer en él si ya se encontraba refugiada, o por regresar a él si se encontraba expuesta (McCarthy & Dickey 2002). Cuando la langosta se encontraba dentro del refugio, mantenía su cuerpo en posición baja o media, con los pereiópodos hacia delante. Dependiendo del tamaño de la langosta, ésta resguardaba casi todo el cuerpo dentro del refugio, hasta los cuernos del cefalotórax, o solamente el abdomen.

*III.- Movimientos no ambulatorios.* Los movimientos no ambulatorios son aquellos que no implican locomoción, es decir cambios en la posición o en la actividad de una langosta mientras permanece en un mismo lugar. Estos movimientos (movimientos de



maxilípedos o de pereiópodos; giros, elevación, descenso, estiramiento o recogimiento del cuerpo) indican un estado de excitación o de alerta (Hazlett 1994, 1999, 2000).

*IV.- Locomoción.* Son movimientos que implican un desplazamiento de la langosta por el piso del acuario. Dentro de esta categoría se encuentran las pautas de *caminar* y *explorar*, e incluso el *coletazo* (Atema & Cobb 1980; Cobb 1981; Segura-García et al. 2004). Al caminar, la langosta se encuentra en postura intermedia, con el abdomen extendido o recogido, generalmente con los pleópodos y urópodos extendidos y el abanico caudal horizontal. Las antenas se dirigen hacia delante o hacia atrás y las anténulas se mantienen en constante agitación. En la exploración, la postura de la langosta es intermedia; camina a lo largo y ancho del acuario con el abdomen y los urópodos extendidos, y el abanico caudal en posición horizontal. Las antenas se mueven hacia delante, hacia atrás y hacia los lados, a veces tocando las paredes del acuario; hay mucha agitación y movimiento de las anténulas. En el coletazo, la langosta curva el abdomen bruscamente y con retracción muscular, dirigiendo los pereiópodos y antenas hacia adelante para dar mayor propulsión debido a que el desplazamiento es hacia atrás. El coletazo es un típico movimiento de escape.

### **Análisis estadístico**

Se comparó el tiempo invertido por cada langosta en cada una de las cuatro unidades de comportamiento consideradas durante el período control y durante el período de aplicación del estímulo. Debido a la distribución no-normal de los datos, los resultados de cada especie se analizaron por medio de pruebas de muestras pareadas de Wilcoxon con aproximación normal (Zar 1999), comparando el tiempo invertido en cada comportamiento entre el periodo control y el período con estímulo. Además, se comparó el tiempo invertido por ambas especies en cada comportamiento en presencia del control y, posteriormente, en presencia del estímulo, con pruebas de Mann-Whitney con aproximación normal (Zar 1999).

## RESULTADOS

### SERIE EXPERIMENTAL 1

En la tabla 2 aparecen las fechas en las que se llevó a cabo cada experimento, así como el número de repeticiones y datos relevantes (intervalo de tallas y sexo) de los individuos utilizados en cada una de ellas.

Con fines comparativos, primero se presentan en forma conjunta los resultados en donde se probó la respuesta de *Panulirus guttatus* hacia señales químicas de individuos vivos y hacia olores de alarma de individuos muertos de coespecíficos y de congéneres (experimentos 1, 2, 5 y 6). Y a continuación se presentan los resultados en los que se probó la respuesta de *P. argus* a señales químicas de coespecíficos y congéneres vivos, y a olores de alarma de coespecíficos y congéneres muertos (experimentos 3, 4, 7 y 8).

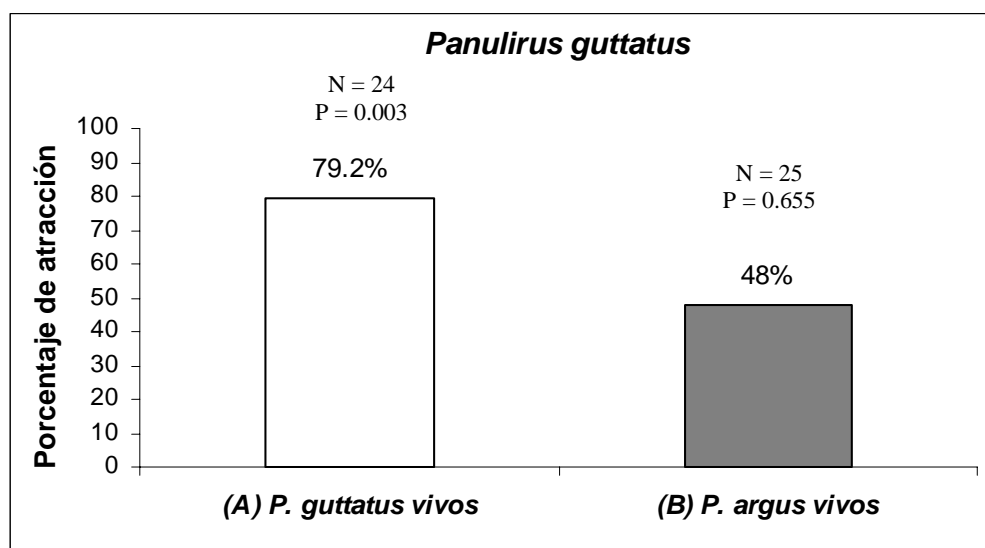
**Tabla 2.** Datos relevantes de la serie experimental 1 y de los individuos utilizados en cada experimento (LC: longitud cefalotorácica).

Experi- mento	Fecha	Especie receptora	Intervalo de talla (mm LC)	Talla promedio (mm LC)	Especie Emisora	Intervalo de talla (mm LC)	Talla promedio (mm LC)
1	Marzo-abril, 2002	<i>P. guttatus</i>	42.9-74.3	59.3	<i>P. guttatus</i> (vivos)	42.6-74.2	59.3
2	Marzo-abril, 2004	<i>P. guttatus</i>	38.8-75.9	56.2	<i>P. guttatus</i> (muertos)	49.6-75.2	56.5
3	Abril-junio, 2004	<i>P. argus</i>	41.4-77.3	59.5	<i>P. argus</i> (vivos)	41.8-77.2	59.0
4	Marzo-abril, 2004	<i>P. argus</i>	37.0-76.0	55.7	<i>P. argus</i> (muertos)	43.7-69.8	57.5
5	Marzo, 2003	<i>P. guttatus</i>	46.2-68.7	58.4	<i>P. argus</i> (vivos)	39.5-72.0	54.0
6	Noviembre, 2004	<i>P. guttatus</i>	38.9-73.0	54.9	<i>P. argus</i> (muertos)	40.8-67.8	55.7
7	Marzo-abril, 2003	<i>P. argus</i>	46.0-69.0	55.1	<i>P. guttatus</i> (vivos)	45.8-69.0	56.7
8	Noviembre, 2004	<i>P. argus</i>	38.5-95.6	62.7	<i>P. guttatus</i> (muertos)	46.0-69.9	58.7

### Influencia de señales químicas de coespecíficos vivos y congéneres vivos en la elección de refugios de *P. guttatus*

En el caso de la respuesta de *Panulirus guttatus* a señales químicas de coespecíficos vivos, el resultado fue significativo ( $P = 0.003$ ), ya que 19 de los 24 individuos receptores (79.2 %) eligieron el refugio que recibía las señales químicas de los individuos emisores (Fig. 3A).

Por el contrario, cuando se probó la respuesta de individuos de *P. guttatus* a señales químicas emitidas por individuos vivos de *P. argus*, el resultado no difirió del azar ( $P = 0.655$ , Fig. 3B), ya que 12 de los 25 individuos probados (48 %) escogió el refugio que recibía las señales.

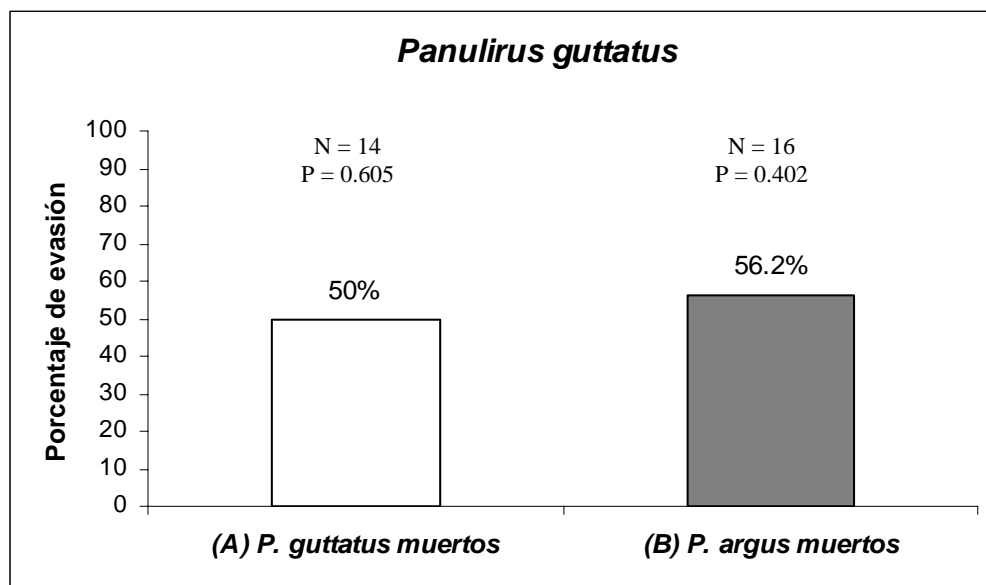


**Fig. 3.** Porcentaje de individuos de *P. guttatus* que eligieron refugios con señales químicas emitidas por (A) individuos vivos de *P. guttatus* y (B) individuos vivos de *P. argus*. Hubo una atracción significativa hacia refugios con señales químicas de coespecíficos vivos. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas binomiales de una cola.

### Influencia de olores de alarma de coespecíficos y congéneres recién muertos en la elección de refugios de *P. guttatus*

En la respuesta de *P. guttatus* a los olores de alarma de sus coespecíficos muertos, el resultado no difirió del azar ( $P = 0.605$ ), ya que en sólo en siete de las 14 repeticiones (50 %) los individuos receptores evitaron los refugios con olores de alarma. Por lo tanto, en *P. guttatus* la elección del refugio parece ser independiente de la presencia de olor de alarma de coespecíficos (Fig. 4A).

Un resultado similar se obtuvo al probar la respuesta de *P. guttatus* a olores de alarma provenientes de individuos muertos de *P. argus* (Fig. 4B). En nueve de las 16 repeticiones (56.2 %), los individuos de *P. guttatus* evitaron el refugio con olores de alarma de *P. argus* ( $P = 0.402$ ). Por lo tanto, los olores de alarma de *P. argus* no parecen influir en la elección de refugio de *P. guttatus*.

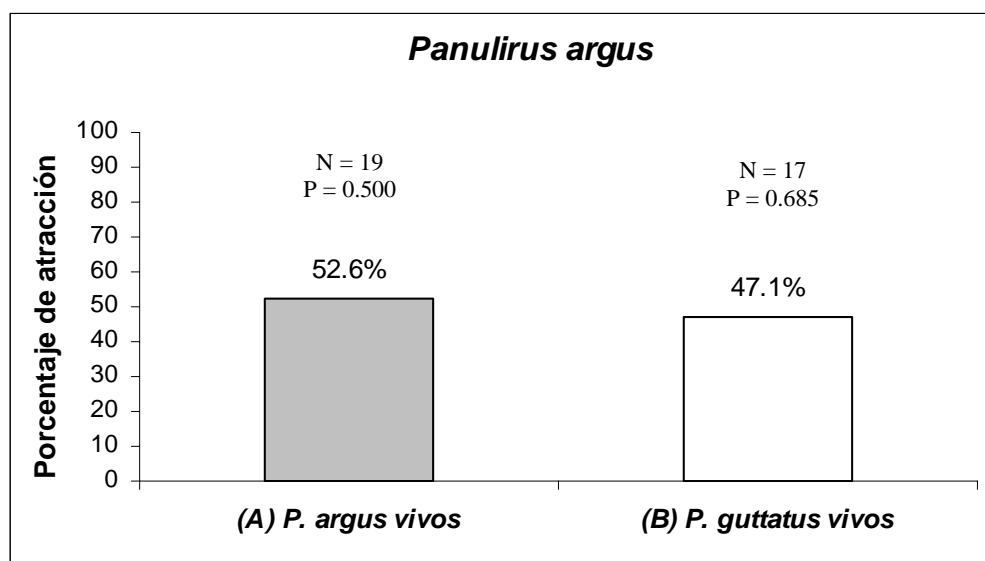


**Fig. 4.** Porcentaje de individuos de *P. guttatus* que evadieron refugios con olores de alarma provenientes de (A) individuos muertos de la misma especie y (B) de individuos muertos de *P. argus*. No se observó una evasión significativa de refugios con olores de alarma de coespecíficos ni de congéneres muertos. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas binomiales de una cola.

### Influencia de señales químicas de coespecíficos y congéneres vivos en la elección de refugios de *P. argus*

La respuesta de *P. argus* a las señales químicas de coespecíficos vivos no difirió significativamente del azar ( $P = 0.500$ ), debido a que de las 19 repeticiones llevadas a cabo, sólo en 10 (52.6 %) se seleccionó el refugio con señales químicas, sugiriendo que no hay preferencia por elegir refugios con olores de coespecíficos, es decir, no se observó atracción entre coespecíficos vivos (Fig. 5A).

De igual manera, los individuos de *P. argus* no respondieron significativamente a las señales químicas emitidas por individuos vivos de *P. guttatus* ( $P = 0.685$ ), ya que sólo ocho de los 17 individuos probados (47.1 %) escogieron el refugio que recibía dichas señales (Fig. 5B).

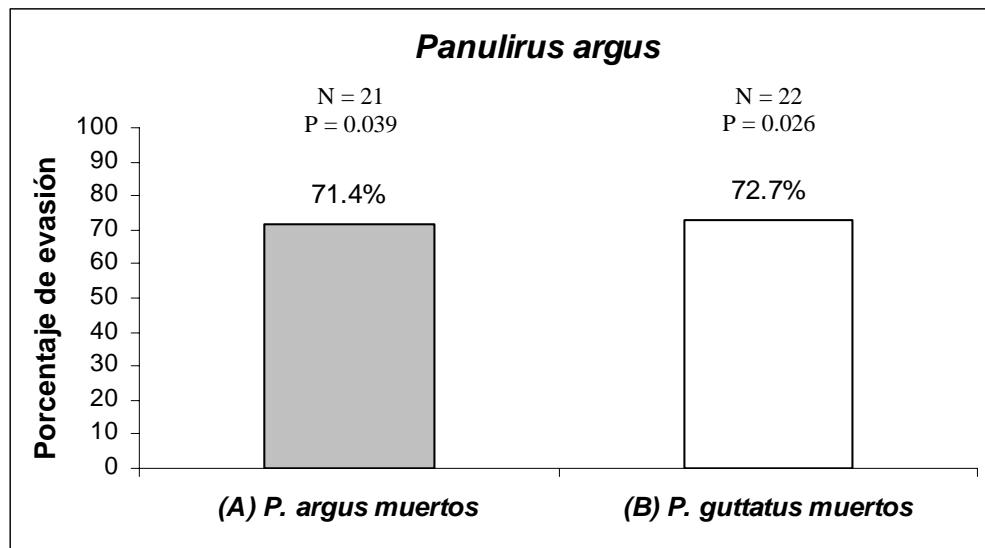


**Fig. 5.** Porcentaje de individuos de *P. argus* que eligieron refugios con (A) señales químicas emitidas por (A) individuos vivos de la misma especie y (B) individuos vivos de *P. guttatus*. En ninguno de los casos los resultados difirieron significativamente del azar. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas binomiales de una cola.

### Influencia de olores de alarma de coespecíficos y congéneres recién muertos en la elección de refugios de *P. argus*

Cuando se probó la respuesta de *P. argus* hacia coespecíficos recién muertos, en 15 de las 21 repeticiones (71.4 %) los individuos receptores evitaron el refugio con olores de alarma de individuos muertos. Este resultado fue significativo ( $P = 0.039$ ) y sugiere que *P. argus* evita los refugios con olores de alarma de coespecíficos recién muertos (Fig. 6A).

Asimismo, hubo una respuesta significativa de los individuos de *P. argus* a los olores de alarma provenientes de individuos de *P. guttatus* recién muertos. En este caso, 16 (72.7 %) de los 22 individuos receptores evitaron el refugio de donde provenían olores de alarma de *P. guttatus*, ( $P = 0.026$ , Fig. 6B). Estos resultados sugieren que los individuos de *P. argus* evitan utilizar refugios con olores de individuos de *P. guttatus* recién muertos.



**Fig. 6.** Porcentaje de individuos de *P. argus* que evadieron refugios con olores de alarma provenientes de (A) individuos muertos de *P. argus* y (B) individuos de *Panulirus guttatus*. La evasión de los refugios con olores de alarma de coespecíficos y congéneres muertos fue significativa. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas binomiales de una cola.

## SERIE EXPERIMENTAL 2

### Comportamiento de *P. guttatus* y *P. argus* como respuesta a “olores de alarma” de individuos coespecíficos

El intervalo de tallas de las langostas utilizadas en la serie experimental 2 fue de 42.6–70.7 mm LC (media de 56.73 mm LC) en *P. guttatus* y de 39.3–72.3 mm LC (media de 49.85 mm LC) en *P. argus*.

#### *Panulirus guttatus*

En *P. guttatus*, tanto en el período del control como en el período del estímulo (Fig. 7), los individuos de *P. guttatus* pasaron la mayor parte del tiempo dentro del refugio, sin mostrar diferencias significativas entre ambos períodos ( $Z = 0$ ;  $P = 0.500$ ). De manera similar, aunque se observó un aumento en el tiempo dedicado a la locomoción en presencia del estímulo, la diferencia con respecto al control no alcanzó a ser significativa ( $Z = 1.784$ ;  $P = 0.074$ ).

En los otros dos comportamientos analizados sí se presentaron diferencias significativas. Los individuos de *P. guttatus* ocuparon significativamente más tiempo limpiando sus anténulas ( $Z = 3.059$ ;  $P = 0.002$ ) y mostrando movimientos no ambulatorios ( $Z = 3.201$ ;  $P = 0.001$ ) en presencia del estímulo.

#### *Panulirus argus*

Al igual que *P. guttatus*, en ambos períodos de observación (Fig. 8) los individuos de *P. argus* invirtieron la mayor parte del tiempo dentro del refugio, sin observarse diferencias significativas entre ellos ( $Z = 1.095$ ;  $P = 0.273$ ). Asimismo, aunque el tiempo de locomoción aumentó ligeramente en presencia del estímulo, la diferencia con el control no fue significativa ( $Z = 1.826$ ;  $P = 0.068$ ).

Aunque en el periodo del control no se observó la limpieza de anténulas, este comportamiento sí se presentó en el periodo del estímulo, resultando significativamente diferente ( $Z = 2.366$ ;  $P = 0.018$ ) el tiempo invertido en dicho comportamiento entre los dos periodos experimentales. Los movimientos no ambulatorios de los individuos de *P. argus* también aumentaron significativamente durante la presencia del estímulo ( $Z = 2.533$ ;  $P = 0.011$ ).

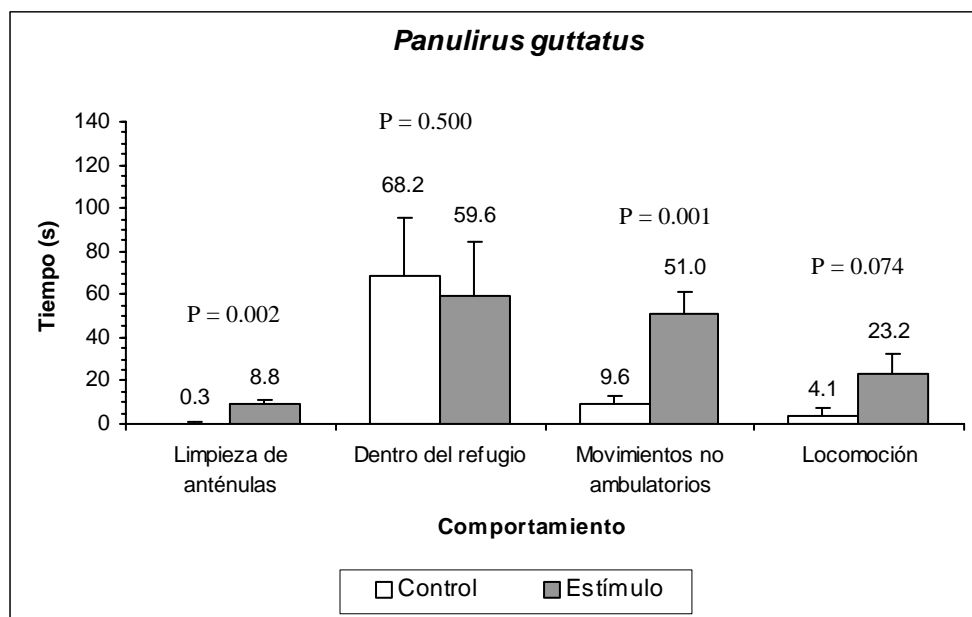
### **Comparación entre *Panulirus guttatus* y *P. argus***

Durante el periodo del control (Fig. 9), no hubo diferencias significativas entre especies en el tiempo invertido en limpieza de anténulas ( $Z = 1.022$ ;  $P = 0.307$ ), movimientos no ambulatorios ( $Z = 1.518$ ;  $P = 0.129$ ), locomoción ( $Z = 1.462$ ;  $P = 0.129$ ), o dentro del refugio ( $Z = -0.882$ ;  $P = 0.378$ ).

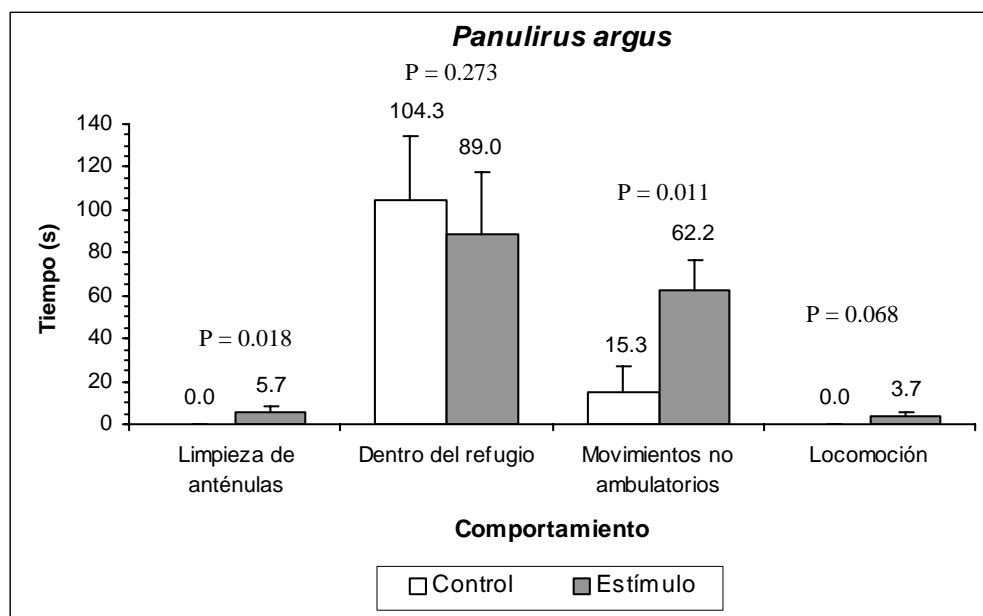
Al comparar los resultados obtenidos entre ambas especies en presencia del estímulo (Fig. 10), tampoco hubo diferencias significativas en el tiempo invertido por *P. guttatus* y *P. argus* en limpieza de anténulas ( $Z = -1.668$ ;  $P = 0.095$ ), movimientos no ambulatorios ( $Z = -0.056$ ;  $P = 0.963$ ), locomoción ( $Z = 1.887$ ;  $P = 0.059$ ), o dentro del refugio ( $Z = -0.558$ ;  $P = 0.577$ ).

Es decir, ambas especies tuvieron un patrón de comportamiento similar durante el periodo del control, y respondieron también de manera similar en presencia del estímulo (olores de alarma) procedente de individuos coespecíficos.

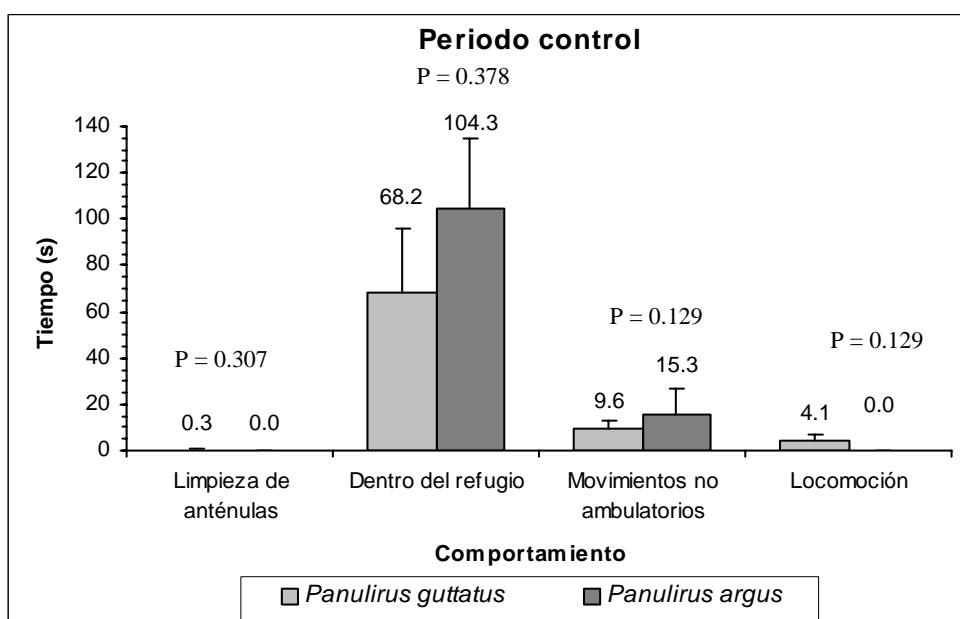




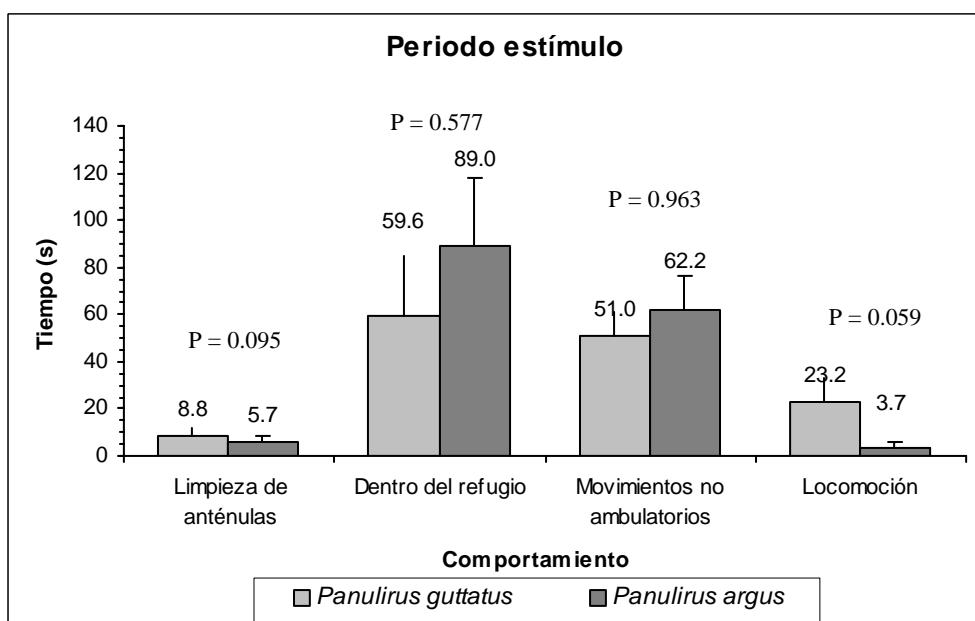
**Fig. 7.** Tiempo en segundos (media  $\pm$  ES) invertido en cada una de cuatro categorías de comportamiento, como respuesta a las soluciones control (agua de mar filtrada) y estímulo (olores de alarma de coespecíficos) presentadas a 22 individuos de *P. guttatus*. El tiempo total de observación en cada tratamiento fue de 300 s. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas pareadas de Wilcoxon para cada categoría de comportamiento.



**Fig. 8.** Tiempo en segundos (media  $\pm$  ES) invertido en cada una de cuatro categorías de comportamiento, como respuesta a las soluciones control (agua de mar filtrada) y estímulo (olores de alarma de coespecíficos) presentadas a 23 individuos de *P. argus*. El tiempo total de observación en cada tratamiento fue de 300 s. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas pareadas de Wilcoxon para cada categoría de comportamiento.



**Fig. 9.** Comparación entre *P. argus* y *P. guttatus* del tiempo en segundos (media  $\pm$  ES) invertido en cada una de cuatro categorías de comportamiento, durante el periodo sometido a la solución control (agua de mar filtrada). El tiempo total de observación fue de 300 s. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas de Mann-Whitney para cada categoría de comportamiento.



**Fig. 10.** Comparación entre *P. argus* y *P. guttatus* del tiempo en segundos (media  $\pm$  ES) invertido en cada una de cuatro categorías de comportamiento, durante el período sometido al estímulo (solución concentrada de olores de alarma de individuos coespecíficos). El tiempo total de observación fue de 300 s. Los resultados estadísticos corresponden a pruebas de Mann-Whitney para cada categoría de comportamiento.

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio sugieren que: (a) *P. guttatus* y *P. argus* tienen habilidades quimiorreceptoras similares, ya que ambas especies mostraron cambios similares en el comportamiento a corto plazo en presencia de olores de alarma de individuos coespecíficos, pero que (b) la influencia en la elección de refugios de señales químicas emitidas por individuos coespecíficos y congéneres es diferente en cada especie. En *P. guttatus* hubo una atracción significativa hacia los refugios con señales químicas de coespecíficos vivos y un resultado no significativo hacia los refugios con olores de alarma de coespecíficos muertos. En *P. argus* los resultados fueron a la inversa: un resultado no significativo a refugios con señales químicas de coespecíficos vivos y un rechazo significativo a refugios con olores de alarma de coespecíficos muertos. En los experimentos interespecíficos, en ninguna de las dos especies hubo una influencia significativa de las señales químicas de los congéneres vivos, pero *P. argus* respondió negativamente a los olores de alarma de individuos recién muertos de *P. guttatus*, mientras que esta última especie no respondió a los de *P. argus*.

### **Cambios en el comportamiento a corto plazo**

El comportamiento en presencia de olores de alarma de individuos triturados se ha analizado en langostinos de diferentes especies, tales como *Procambarus acutus acutus* y *P. clarkii* (Acquistapace et al. 2004); *Orconectes propinquus*, *O. virilis* y *O. rusticus* (Hazlett 1994, 1999, 2000; Bouwma & Hazlett 2001; Pecor & Hazlett 2003); y *P. clarkii* y *O. juvenilis* (Mccarthy & Dickey 2002). En dichos estudios, se comparó el comportamiento de los individuos puestos en presencia de olores de alarma provenientes tanto de individuos coespecíficos como heteroespecíficos. En el presente trabajo, se compararon cuatro comportamientos determinados en dos tratamientos (control y olores de alarma de coespecíficos) en *P. argus* y *P. guttatus*. En ambas especies, aumentó el tiempo invertido en la limpieza de las anténulas y en los movimientos no ambulatorios cuando se les aplicó el olor de alarma de individuos coespecíficos (estímulo) en comparación con el control (sin estímulo). En cambio, el

tiempo invertido dentro del refugio y en locomoción no difirió significativamente entre los dos tratamientos.

Ambas especies permanecieron la mayor parte del tiempo de observación dentro del refugio, tanto en el periodo control como en el periodo con presencia del estímulo. Permanecer dentro del refugio es el típico comportamiento diurno de las langostas, puesto que son animales nocturnos. En el langostino *O. virilis* (Hazlett 1994, 1999), los olores de alarma de coespecíficos causaron una reducción en la locomoción y aumentaron la actividad de regreso al refugio, que es una manera común y efectiva de reducir el riesgo de depredación (Tomba et al. 2001).

Sin embargo, aunque el tiempo dentro del refugio no varió entre el control y el estímulo en *P. guttatus* y *P. argus*, se registró un aumento significativo en los movimientos no ambulatorios tanto en individuos refugiados como en individuos fuera del refugio en presencia de olores de alarma, lo que sugiere un estado de excitación de las langostas experimentales al percibir dichos olores. Esta respuesta se manifestó principalmente en una elevación del cuerpo (postura de alerta, Atema & Cobb 1980) y un incremento en el movimiento de los maxilípedos y en el raspado del sustrato con los dactilos de los pereópodos, donde también se encuentran setas quimiorreceptoras (Phillips et al. 1980). Algo similar se ha observado en individuos de *Orconectes virilis* expuestos al olor de coespecíficos triturados, los cuales exhibieron la postura intermedia típica del estado de alerta (Hazlett 1994, 1999).

La diferencia en el tiempo invertido en la locomoción entre los tratamientos no alcanzó a ser significativa en ninguna de las dos especies. Sin embargo, hubo una gran variabilidad en los datos ya que, en particular en *P. guttatus*, algunos individuos se mostraron más activos que otros en ambos tratamientos. En unos cuantos casos, las langostas incluso mostraron el coletazo de huida al percibir el estímulo. Bouwma & Hazlett (2001) obtuvieron resultados similares en langostinos *O. propinquus*, que no mostraron un cambio significativo en la locomoción en presencia de olores de alarma de coespecíficos y sólo algunos individuos mostraron coletazos. En cambio, en el cangrejo ermitaño *Clibanarius vittatus*, la principal respuesta a olores de alarma de coespecíficos

fue un incremento en la locomoción (Rittschof & Hazlett 1997). En el caso de *P. argus* y *P. guttatus*, la gran variación en los resultados no podría estar relacionada con diversos estados en el ciclo de la muda, ya que todos los individuos se encontraban en intermuda o en la fase temprana de la premuda, por lo que quizá se requeriría un mayor número de repeticiones.

La limpieza de las anténulas es una respuesta importante a estímulos olfatorios, ya que los sitios quimiorreceptores se encuentran principalmente en dichos apéndices. Además, las anténulas son responsables de la quimiorrecepción a distancia; es decir, responden a sustancias químicas en muy bajas concentraciones (Ache 1982). Por tanto, la limpieza de anténulas mejora la percepción de los olores, lo que fue evidente tanto en *P. guttatus* como en *P. argus*, ya que los individuos de ambas especies invirtieron significativamente más tiempo limpiando sus anténulas en presencia del estímulo que durante el periodo del control.

### **Influencia de olores de alarma en la elección de refugios**

Las diferencias observadas en la manera como las señales químicas influyen la elección de refugios en ambas especies pueden estar relacionadas con la historia de vida y los requerimientos ecológicos de cada especie.

*Panulirus argus* es una especie de gran movilidad que presenta varios cambios ontogenéticos de hábitat y de comportamiento. Los juveniles y subadultos de *P. argus* son gregarios, lo que se piensa es un mecanismo de defensa contra los depredadores (Butler & Herrnkind 2000). La fase adulta es migratoria (Herrnkind 1980). En cambio, *P. guttatus* es una especie sedentaria, no migratoria, que vive en el hábitat arrecifal coralino durante toda su vida béntica (Sharp et al. 1997; Lozano-Álvarez et al. 2002). Los individuos de *P. guttatus* pueden compartir refugios, pero su gregarismo parece variar en función de la intensidad de la época reproductiva y de la talla (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez 2005).

Los subadultos y adultos de *P. argus* utilizan el hábitat arrecifal para refugiarse, pero no se alimentan ahí. Se alimentan en pastizales marinos y fondos de grava adyacentes o cercanos a los arrecifes (Cox et al. 1997; Briones-Fourzán et al. 2003). En cambio, los individuos de *P. guttatus* viven y se alimentan exclusivamente en el hábitat arrecifal coralino (Sharp et al. 1997). Por otro lado, aunque ambas especies requieren de refugios para sobrevivir, el tipo de refugio y la manera como ocupan estos refugios difieren entre *P. argus* y *P. guttatus*. Al parecer, los requerimientos de *P. guttatus* son más específicos que los de *P. argus*. Los refugios que utilizan los individuos de *P. argus* abarcan desde pequeñas cavidades donde esconden sólo el abdomen, hasta grandes cavernas y las partes inferiores de los cabezos de coral con múltiples entradas. En contraste, *P. guttatus* prefiere refugios tales como cavernas grandes y oscuras donde los individuos puedan ocultarse por completo (Sharp et al. 1997).

Puesto que la distribución de las dos especies se sobrepone en el hábitat arrecifal, algunos refugios pueden ser compartidos por individuos de ambas especies. Cuando esto ocurre, los individuos de *P. argus* generalmente se encuentran en el piso y ocasionalmente en las paredes, mientras que los individuos de *P. guttatus* ocupan de preferencia el techo y las porciones más altas de la caverna (Sharp et al. 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). De esta manera, cada especie tiene diferentes requerimientos ecológicos y estilos de vida distintos.

El experimento para probar la influencia de las señales químicas emitidas por individuos vivos de *P. guttatus* en la elección de refugios de sus coespecíficos se llevó a cabo en marzo de 2002, que coincide con el período de máxima reproducción de *P. guttatus* en el norte de Quintana Roo (Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999; Negrete-Soto et al. 2002). Los resultados significativos podrían interpretarse como una respuesta hacia feromonas sexuales, en virtud de que los individuos experimentales fueron en su totalidad adultos. Sin embargo, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez (2005) encontraron que en la época de máxima reproducción los individuos adultos de *P. guttatus* tienden a elegir refugios con señales químicas de coespecíficos independientemente del sexo de los individuos receptores y emisores, por lo que la respuesta no parece depender de manera exclusiva de feromonas sexuales. Al repetir el

experimento en julio-septiembre, cuando la población local de *P. guttatus* se encuentra en el período de mínima reproducción, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez (2005) no encontraron resultados significativos de la influencia de señales químicas en la elección de refugios de los coespecíficos. Por lo tanto, los resultados sugieren que las variaciones en la respuesta a señales químicas de coespecíficos están relacionadas con la intensidad de la actividad reproductiva de la población, así como del género y talla de los individuos en las diferentes estaciones.

Con fines comparativos, se decidió hacer el experimento 2 de la serie experimental 1 (influencia de olores de alarma de individuos muertos de *P. guttatus* en la elección de refugios en coespecíficos) en la misma época que el experimento 1. En este caso, el resultado no fue significativo pero el porcentaje de evasión del refugio con olores de alarma fue del 50%, lo que sugiere que los olores de alarma no afectan la elección de refugios de *P. guttatus* y apoya el argumento de que la estrategia de defensa de los individuos de *P. guttatus* (ocultar todo su cuerpo en la parte más profunda del refugio) es lo suficientemente adecuada como para protegerlos de sus depredadores, aunque algún coespecífico cercano sea atacado o muerto por algún depredador. Por ejemplo, Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán (2001) describieron el comportamiento de un grupo de individuos de *P. guttatus* frente al riesgo de depredación en condiciones experimentales. Cuando el depredador (el pez *Balistes vetula*) entraba a una cueva ocupada por cuatro individuos de *P. guttatus*, estas langostas no se agrupaban para defenderse. Al contrario, sólo el individuo atacado trataba de defenderse de los embates del pez mientras los demás se replegaban lo más posible en la parte más inaccesible de la cueva y permanecían inmóviles.

En cambio, los individuos de *P. argus* tienen un comportamiento gregario y muestran defensa grupal (Childress & Herrnkind 1997; Herrnkind et al. 2001). Existen varios trabajos en los que se ha probado la elección de refugios de individuos de *P. argus* en función de señales químicas de coespecíficos vivos, tanto en el laboratorio (Ratchford y Eggleston 1998, 2000) como en el campo (Nevitt et al. 2000). En todos esos estudios, la respuesta fue significativa, con un alto porcentaje de individuos siendo atraídos por dichas señales. Es posible que los individuos de *P. argus* utilicen las señales químicas

de sus coespecíficos para localizar guaridas de manera oportunista ya que, dada su naturaleza gregaria, la presencia o ausencia de coespecíficos puede ser tan importante como las características físicas del refugio al evaluar la calidad de un sitio potencial de guarida (Nevitt et al. 2000).

Sin embargo, en el presente trabajo no se obtuvo una respuesta significativa de individuos de *P. argus* a señales químicas de sus coespecíficos vivos. No se tiene una explicación clara a este fenómeno. Es posible que, como en el caso de *P. guttatus*, la respuesta química varíe estacionalmente también en *P. argus*. Los individuos de *P. argus* < 30 mm LC parecen no producir una cantidad de señales químicas suficiente para atraer a otros coespecíficos (Ratchford y Eggleston 1998), pero en el presente trabajo todos los individuos de *P. argus* fueron > 30 mm LC. De hecho, todos los individuos experimentales de *P. argus* utilizados en el presente trabajo eran sexualmente inmaduros (juveniles), ya que la talla de madurez sexual en hembras en el Caribe mexicano es de 75–80 mm LC (Padilla-Ramos & Briones-Fourzán 1997; Fonseca-Larios & Briones-Fourzán 1998), y las fases juveniles tardías (> 25 mm CL) son las que exhiben un mayor comportamiento gregario. Por tanto, sería conveniente repetir este experimento en otra época del año o variar las tallas de los individuos experimentales.

A diferencia de *P. guttatus*, *P. argus* presentó una respuesta negativa a los olores de alarma, tanto de coespecíficos como de congéneres muertos. En condiciones de laboratorio, se ha determinado que *P. argus* es una especie altamente quimiosensible, con capacidad de discriminar olores (Steullet et al. 2001, 2002). Esta capacidad podría representar una ventaja para evaluar la calidad del refugio y evitar situaciones de alto riesgo de depredación (Nevitt et al. 2000). En el presente trabajo, se observó que ante la presencia del estímulo con olores de alarma de coespecíficos triturados, los individuos de *P. argus* limpiaron por más tiempo sus anténulas y aumentaron su actividad no ambulatoria, claros signos de alerta y excitación.

El rechazo especie-específico a olores de coespecíficos muertos ha sido documentado en la langosta de California *P. interruptus* y el cangrejo *Cancer pagurus* (Zimmer-Faust



et al. 1985). La evasión de coespecíficos muertos parecer ser un mecanismo de defensa, porque dichos olores pueden señalar la presencia de un depredador activo y cercano, o bien pueden indicar que un refugio cercano es sub-óptimo (Zimmer-Faust et al. 1985). Por ello, se ha considerado que la detección de señales químicas a larga distancia representa una ventaja, puesto que permite a una presa potencial detectar a un depredador antes que el depredador la detecte a ella (Tomba et al. 2001). Sin embargo, el rechazo puede no ser exclusivamente especie-específico, como lo indica la respuesta de *P. argus* a refugios con olores de alarma de *P. guttatus*. Es posible que dadas las características de *P. argus*, que es una especie mucho más móvil y que suele estar más expuesta a la depredación por la manera como utiliza los refugios, resulte ventajoso evadir olores de alarma tanto de coespecíficos como de congéneres recién muertos. Sería conveniente llevar a cabo la evaluación conductual ante olores de alarma de congéneres recién muertos y triturados para determinar si *P. argus* reacciona igual o diferente al olor de alarma de *P. guttatus*.

### **Implicaciones ecológicas y evolutivas**

En la naturaleza, los organismos interactúan directa o indirectamente con otras especies, resultando interacciones tanto benéficas (mutualismo y comensalismo) como dañinas (competencia y depredación) (Krebs 1985). Por ejemplo, la utilización de los mismos refugios por individuos de dos especies distintas puede provocar competencia por interferencia o por explotación (Keddy 1989), lo que en casos extremos puede causar que una de las especies elimine completamente a la otra por el principio de exclusión competitiva (Pianka 1982; Krebs 1985; Kneitel & Chase 2004). Por tanto, la coexistencia de especies requiere de una diferenciación del nicho y de una repartición de recursos tal, que la fuerza de la competencia intra-específica sea mayor en relación con la competencia íter-específica (Amaraserake 2003). Es decir, para que dos especies coexistan, es necesario que existan diferencias ecológicas entre ellas (Pianka 1982; Krebs 1985; Keddy 1989). Por ejemplo, en especies simpátricas de isópodos del género *Idotea*, las diferencias en el uso de hábitat, más que las diferencias en la dieta y/o el tiempo, parecen favorecer su coexistencia (Franke & Janke 1998).

En el caso de *P. argus* y *P. guttatus*, aunque estas especies son filogenéticamente cercanas (George 1997, Ptacek et al. 2001), viven en simpatría a lo largo de todo el Caribe (Holthuis 1991), coexisten en el hábitat arrecifal coralino (Sharp et al. 1997; Negrete-Soto et al. 2002) y llegan a compartir refugios sin que se presenten interacciones agresivas entre ellas (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001), también presentan diferencias en sus requerimientos ecológicos y en su comportamiento. Por ejemplo, ambas especies utilizan diferentes hábitats durante su ontogenia (Briones-Fourzán & McWilliam 1997; Sharp et al. 1997), se alimentan en hábitats diferentes (Cox et al. 1997; Briones-Fourzán et al. 2003; Robertson & Butler 2003), usan los refugios de manera diferencial (Sharp et al. 1997) y responden de manera distinta al riesgo de depredación (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Esto es, aunque ambas especies presentan sobreposición de hábitat, parecen ocupar nichos diferentes, lo que permite su coexistencia.

En el presente trabajo, cada especie mostró diferentes patrones de elección de refugio en función de olores de alarma de coespecíficos y congéneres, y no se observó una respuesta significativa a señales químicas interespecíficas; es decir, no parece existir una interacción química entre individuos vivos de *P. guttatus* y *P. argus*. Esto podría sugerir que no existe interferencia competitiva, al menos por refugio, entre estas especies, lo que podría ser un factor importante que ha permitido su coexistencia. Sería conveniente ampliar los estudios de esta naturaleza; por ejemplo, evaluar los cambios a corto plazo en el comportamiento de individuos de cada especie ante diferentes concentraciones de olores de alarma de individuos de la otra especie.

## CONCLUSIONES

1. La influencia de las señales químicas en la elección de refugios difirió entre *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus*.
2. *Panulirus argus* mostró sensibilidad a los olores de alarma de coespecíficos y congéneres al evitar los refugios con olores de alarma provenientes de individuos muertos de *P. argus* y *P. guttatus*.
3. *Panulirus guttatus* prefirió refugios con señales químicas de coespecíficos vivos, pero no evitó refugios con olores de alarma de coespecíficos recién muertos.
4. No se observaron respuestas positivas en la elección de refugios con señales químicas entre congéneres vivos.
5. *Panulirus argus* y *P. guttatus* mostraron habilidades quimiorreceptivas similares: ambas especies se comportaron de manera similar ante la presencia de una solución control y de una solución concentrada de olores de alarma de coespecíficos, mostrando un aumento en el tiempo invertido en la limpieza de las anténulas (principal órgano quimiorreceptor) y en los movimientos no ambulatorios (signos de alerta y excitación).
6. El presente trabajo presenta algunas evidencias de la diferenciación de nichos entre ambas especies, lo que ha reducido su competencia interespecífica y ha permitido su coexistencia.

## LITERATURA CITADA

- Ache, B. W. 1982. Chemoreception and thermoreception. Pp. 369–398 in H. L. Atwood & D. C. Sandeman, eds. *The Biology of Crustacea, Vol 3: Neurobiology*. Academic Press, New York.
- Acosta, C. A. & M. J. Butler IV. 1997. Role of mangrove habitat as a nursery for juvenile spiny lobster, *Panulirus argus*, in Belize. *Mar. Freshwater Res.*, 48: 721–727.
- Acquistapace, P., W. H. Daniels & F. Gherardi. 2004. Behavioral responses to “alarm odors” in potentially invasive and non-invasive crayfish species from aquaculture ponds. *Behaviour* 141: 691–702.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Lett.* 6: 1109–1122.
- Arceo, P., A. M. Arce, P. Briones, E. Lozano, S. Salas, J. C. Seijo, E. Sosa-Cordero. 1997. La pesquería de la langosta *Panulirus argus* en la plataforma de Yucatán y Caribe mexicano. Pp. 101–126 in: D. Flores-Hernandez, P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo F. Arreguín-Sánchez (Eds.). *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. EPOMEX Serie Científica 7, Univ. Autón. Campeche.
- Atema, J. & J. S. Cobb. 1980. Social behavior. Pp. 409–450 in J. S. Cobb & B. F. Phillips, eds. *The Biology and Management of Lobsters, Vol 1*. Academic Press, New York.
- Baisre, J. A. & I. Alfonso. 1994. Later stage larvae of *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae) with notes on the identification of phyllosomata of *Panulirus* in the Caribbean sea. *Crustaceana* 66: 32–44.
- Bouwma, P. & B. A. Hazlett, 2001. Integration of multiple predator cues by the crayfish *Orconectes propinquus*. *Anim. Behav.* 61: 771–776.
- Briones-Fourzán, P. 1995a. Biología y pesca de las langostas de México. Pp. 207–236 in: J. de la Rosa & F. González (Eds) *Temas de Oceanografía Biológica en México, Vol. 2*. Univ. Autón. Baja California.

- Briones-Fourzán, P. 1995b. Diferencias y similitudes entre *Panulirus argus* y *P. guttatus*, dos especies de langostas comunes en el Caribe Mexicano. *Rev. Cubana Inv. Pesq.* 19(2): 14–20.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001. 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: 207–219.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2005. Seasonal variations in chemical response to conspecific scents in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille). *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 39: 383–390.
- Briones-Fourzán, P. & P. S. McWilliam. 1997. Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 48: 699–705.
- 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 B. F. Phillips & J. Kittaka, eds. *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture, 2<sup>nd</sup> ed.* Fishing News Books (Blackwell), Oxford.
- Briones, P., E. Lozano, M. A. Cabrera & P. Arceo-Briseño. 1997. Biología y ecología de las langostas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). Pp. 81–99 in: D. Flores, P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo and F. Arreguín (eds.) *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. EPOMEX Serie Científica 7, Univ. Autón. Campeche.
- Briones-Fourzán, P. & Contreras-Ortíz, G. 1999. Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Decapoda: Palinuridae) on the Caribbean coast of México. *J. of Crustac. Biol.* 19(1): 171–179.
- Briones-Fourzán, P., V. Castañeda-Fernández de Lara, E. Lozano-Álvarez & J. Estrada-Olivo. 2003. Feeding ecology of the three juvenile phases of the spiny lobster *Panulirus argus* in a tropical reef lagoon. *Mar. Biol.* 142: 855–865.
- Brown, W. L. Jr., T. Eisner & R. H. Whittaker. 1970. Allomones and kairomones: trans-specific chemical messengers. *Bioscience* 20: 21–22.
- Burke, R. D. 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. *Bull. Mar. Sci.* 39: 323–331.

- Bushmann, P. J. & J. Atema. 1994. Aggression-reducing courtship signals in the lobster, *Homarus americanus*. *Biol. Bull.* 187: 275–276.
- Bushmann, P. J. & J. Atema. 1997. Shelter sharing and chemical courtship signals in the lobster *Homarus americanus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 647–654.
- 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.
- Butler, M. J. IV & W. F. Herrnkind. 2000. Puerulus and juvenile ecology. Pp. 276–300 in B. F. Phillips & J. Kittaka, eds. *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*, 2<sup>nd</sup> Ed. Fishing News Books (Blackwell), Oxford.
- Butler, M. J. IV, A. B. MacDiarmid & J. D. Booth. 1999. The cause and consequence of ontogenetic changes in social aggregations in New Zealand spiny lobster. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188: 179–191.
- Campbell, A. C., S. Coppard, C. D’Abreo & R. Tudor-Thomas. 2001. Escape and aggregation responses of three echinoderms to conspecific stimuli. *Biol. Bull.* 201: 175-185.
- Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1997. Den sharing by juvenile Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) in a nursery habitat: cooperation or coincidence? *Mar. Freshwater Res.* 48: 751–758.
- Chivers, D. P. & R. Jan F. Smith. 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. *Ecoscience* 5: 315–321.
- Cobb, J. S. 1981. Behavior of the Western Australian spiny lobster, *Panulirus cygnus* George, in the field and laboratory. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 399–409.
- Cowan, D. F. 1991. The role of olfaction in courtship behavior of the American lobster, *Homarus americanus*. *Biol. Bull.* 181: 402–407.
- Cox, C., J. H. Hunt., W. G. Lyons & G. E. Davis. 1997. Nocturnal foraging of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) on offshore reefs of Florida, USA. *Mar. Freshwater Res.* 48: 671–679.
- Dall, W. 1975. Indices of nutritional state in the western rock lobster, *Panulirus longipes* (Milne Edwards). II. Gastric fluid constituents. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 1–18.
- Dunham, P. J. 1978. Sex pheromones in Crustacea. *Biol. Rev.* 53: 555–583.

- Edjung, G. 1998. Behavioural responses to chemical cues of predation risk in a three-trophic-level Baltic Sea food chain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 137–144.
- Fonseca-Larios, M. E. & P. Briones-Fourzán. 1998. Fecundity of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in the Caribbean coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 63: 21–32.
- Franke, H. D. & M. Janke. 1998. Mechanisms and consequences of intra- and interspecific interference competition in *Idotea baltica* (Pallas) and *Idotea emarginata* (Fabricius) (Crustacea: Isopoda): a laboratory study of possible proximate causes of habitat segregation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 227: 1–21.
- George, R. W. 1997. Tectonic plate movements and the evolution of *Jasus* and *Panulirus* spiny lobsters (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 48: 1121–1130.
- George, R. W. & A. R. Main. 1967. The evolution of spiny lobsters (Palinuridae): a study on evolution in the marine environment. *Evolution* 21 803–820.
- Gleeson, R. A. 1991. Intrinsic factors mediating pheromone communication in the blue crab, *Callinectes sapidus*. Pp. 17–32 in R. T. Bauer & J. W. Martin, eds. *Crustacean Sexual Biology*. Columbia University Press, New York.
- González-Reynoso, L. 2003. 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 de Maestría, Univ. Nal. Autón. México, 60 pp.
- Hazlett, B. A. 1985. Disturbance pheromones in the crayfish, *Orconectes virilis*. *J. Chem. Ecol.* 11: 1695–1711.
- Hazlett, B. A. 1990a. Source and nature of disturbance-chemical system in crayfish. *J. Chem. Ecol.* 16: 2263–2275.
- Hazlett, B. A. 1990b. Disturbance pheromone in the hermit crab *Calcinus laevimanus* (Randall, 1840). *Crustaceana* 58: 314–316.
- Hazlett, B. A. 1994. Alarm responses in the crayfish *Orconectes virilis* and *Orconectes propinquus*. *J. Chem. Ecol.* 20: 1525–1535.
- Hazlett, B. A. 1999. Responses to multiple chemical cues by the crayfish *Orconectes virilis*. *Behaviour* 136: 161–177.
- Hazlett, B. A. 2000. Information use by an invading species: do invaders respond more to alarm odors than native species? *Biol. Invasions* 2: 289–294.

- Herrnkind, W. F. 1980. Spiny lobsters: patterns of movement. Pp. 349–407 in: J. S. Cobb & B. F. Phillips (eds.). *The Biology and Management of Lobsters, Vol. 1*. Academic Press, New York.
- Herrnkind, W. F., M. J. Butler IV., J. H. Hunt & M. Childress. 1997. Role of physical refugia: implications from a mass sponge die-off in a lobster nursery in Florida. *Mar. Freshwater Res.* 48: 759–769.
- Herrnkind, W. F., M. J. Childress & K. L. Lavalli. 2001. Cooperative defence and other benefits among exposed spiny lobsters: inferences from group size and behaviour. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1113–1124.
- Holthuis, L. B. 1991. FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries know to date. *FAO Fisheries Synopsis* No. 125. 292 pp.
- Hunt, J. H., W. G. Lyons & F. S. Kennedy Jr. 1986. Effects of exposure and confinement on spiny lobsters, *Panulirus argus*, used as attractants in the Florida trap fishery. *Fish. Bull.* 84: 69–76.
- Kanciruk, P. 1980. Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). Pp. 59–96 in: J. S. Cobb & B. F. Phillips, eds. *The Biology and Management of Lobsters, Vol. 2*. Academic Press, Nueva York.
- Karavanich, C. & J. Atema. 1998. Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobsters, *Homarus americanus*. *Behaviour* 135: 719–730.
- Karlson, P. & A. Butenandt. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 4: 39.
- Karlson, P. & M. Lüscher. 1959. ‘Pheromones’: a new term for a class of biological active substances. *Nature* 183: 55–56.
- Keddy, P. A. 1989. *Competition*. Chapman & Hall. London.
- Kneitel, J. M. & J. M. Chase 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol. Lett.* 7: 69–80.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª ed. Harla. México, D. F.
- Lozano-Alvarez, E. & E. Spanier. 1997. Behaviour and growth of captive spiny lobsters (*Panulirus argus*) under the risk of predation. *Mar. Freshwater Res.* 48: 707–713.



- Lozano-Álvarez, E. & P. Briones-Fourzán. 2001. Den choice and shelter occupation patterns in two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*, under experimental conditions. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1145–1155.
- Lozano-Álvarez, E., Carrasco-Zanini, G. & P. Briones-Fourzán. 2002. Homing and orientation in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Decapoda, Palinuridae), towards a subtidal coral reef habitat. *Crustaceana* 75: 859–873.
- Lyle W.G. & C. D. MacDonald. 1983. Moults stage determination in the Hawaiian spiny lobster *Panulirus marginatus*. *J. Crustacean Biol.* 3: 208–216.
- MacDiarmid, A. B. 1994. Cohabitation in the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875). *Crustaceana* 66: 341–355.
- Marx, J. M. & W. F. Herrnkind. 1985. Macroalgae (Rhodophita: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci.* 36: 423–431.
- McCarthy, T. M. & B. F. Dickey. 2002. Chemically mediated effects of injured prey on behavior of both prey and predators. *Behaviour* 139: 585–602.
- McWilliam, P. S. 1995. Evolution in the phyllosoma and puerulus phases of the spiny lobster genus *Panulirus* White. *J. Crustacean Biol.* 15: 542–557.
- Negrete-Soto, F., E. Lozano-Álvarez & P. Briones-Fourzán. 2002. Population dynamics of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille) in a coral reef on the Mexican Caribbean. *J. Shellfish Res.* 21: 279–288.
- Nevitt, G., N. D. Pentcheff, K. J. Lohmann & R. K. Zimmer. 2000. Den selection by the spiny lobster *Panulirus argus*: testing attraction to conspecific odors in the field. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203: 225–231.
- Osorio-Arciniegas, A. C. 2005. Distribución y patrones de ocupación de refugios naturales de las langostas *Panulirus argus* (Latreille 1804) y *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) en el hábitat arrecifal coralino. Tesis de Maestría, Univ. Nal. Autón. México, 55 pp.
- Padilla-Ramos, S. & P. Briones-Fourzán. 1997. Biological characteristics of the spiny lobsters (*Panulirus* spp.) from the commercial catch in Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Cienc. Mar.* 23: 175–193.

- Pecor, K. W. & B. A. Hazlett. 2003. Frequency of encounter with risk and the trade-off between pursuit and antipredator behaviours in crayfish: a test of the risk allocation hypothesis. *Ethology* 109: 97–106.
- Phillips, B. F., J. S. Cobb & R. W. George. 1980. General biology. Pp. 1–82 in J. S. Cobb & B. F. Phillips, eds. *The Biology and Management of Lobsters, Vol. 1*. Academic Press, Nueva York.
- Phillips, B. F. & J. Kittaka. 2000. *Spiny lobsters, fisheries and culture*. 2a ed. Blackwell science.
- Pianka, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega. Barcelona, España.
- Ptacek, M. B., S. K. Sarver, M. J. Childress & W. F. Herrnkind. 2001. Molecular phylogeny of the spiny lobster genus *Panulirus* (Decapoda: Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 52: 1037–1047.
- Ratchford, S. G. 1999. The influence of chemical communication on shelter selection, shelter sharing, and aggregation among spiny lobsters, *Panulirus argus*. Ph.D Thesis, North Carolina State Univ., Raleigh, USA.
- 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 a chemical cue contributes to a diel shift in sociality. *Anim. Behav.* 59: 793–799.
- Rittschof, D. 1993. Body odors and neutral-basic peptide mimics: a review of responses by marine organisms. *Am. Zool.* 33: 487–493.
- Rittschof, D. & B. A. Hazlett. 1997. Behavioural responses of hermit crabs to shell cues, predator haemolymph and body odour. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 77: 737–751.
- Rittschof, D., D. W. Tsai, P. G. Massey, L. Blanco, G. L. Kueber Jr. & R. J. Haas Jr. 1992. Chemical mediation of behavior in hermit crabs: alarm and aggregation cues. *J. Chem. Ecol.* 18: 959–984.
- Robertson, D. N. & M. J. Butler, IV. 2003. Growth and size at maturity in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. *J. Crustacean Biol.* 23: 265–272.

- Segura-García I. H., E. Lozano-Álvarez & P. Briones-Fourzán. 2004. Within-shelter behaviour of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804), in simulated communal dens: an exploratory study. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.* 37: 17–30.
- Sharp, W. C., J. H. Hunt & W. G. Lyons. 1997. Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Mar. Freshwater Res.* 48: 687–698.
- Steuillet, P., O. Dudar, T. Flavus, M. Zhou & C. Derby. 2001. Selective ablation of antennular sensilla on the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* suggests that dual antennular chemosensory pathways mediate odorant activation of searching and localization of food. *J. Exp. Biol.* 204: 4259–4269.
- Steuillet, P., D. R. Krützfeldt, G. Hamidani, T. Flavus, V. Ngo & C. D. Derby. 2002. Dual antennular chemosensory pathways mediate odor-associative learning and odor discrimination in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *J. Exp. Biol.* 205: 851–867.
- Tomba, A. M., T. A. Keller & P. A. Moore. 2001. Foraging in complex odor landscapes: chemical orientation strategies during stimulation by conflicting chemical cues. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20: 211–222.
- Vickers, N. J. 2000. Mechanisms of animal navigation in odor plumes. *Biol. Bull.* 198: 203–212.
- Weissburg, M. J. & R. J. Zimmer-Faust. 1993. Life and death in moving fluids: hydrodynamic effects of chemosensory-mediated predation. *Ecology* 74: 1428–1443.
- Wisenden, B. D. 2000. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 355: 1205–1208.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4<sup>th</sup> ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Zimmer, R. K & C. A. Butman. 2000. Chemical signaling processes in the marine environment. *Biol. Bull.* 198: 168–187.
- Zimmer-Faust, R. K. & J. F. Case. 1982. Odors influencing foraging behavior of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*, and other decapod species. *Mar. Behav. Physiol.* 9: 35–58.

- Zimmer-Faust, R. K. & J. F. Case. 1983. A proposed dual role of odor in foraging by the California spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). *Biol. Bull.* 164: 341–353.
- Zimmer-Faust, R. K. & E. Spanier. 1987. Gregariousness and sociability in spiny lobsters: implications for den habitation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105: 57–71.
- Zimmer-Faust, R. K., P. B. O'Neill & D. W. Schar. 1996. The relationship between predator activity state and sensitivity to prey odor. *Biol. Bull.* 190: 82–87.
- Zimmer-Faust, R. K., J. E. Tyre & J. F. Case. 1985. Chemical attraction in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), and its probable ecological significance. *Biol. Bull.* 169: 106–118.