



*Posgrado en
Ciencias del Mar
y Limnología*



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA LANGOSTA

PINTA *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGIA MARINA)

P R E S E N T A

ERIKA MAGALLON GAYON

DIRECTOR DE TESIS: DRA. PATRICIA BRIONES FOURZAN

COMITE TUTORAL: DR. ENRIQUE LOZANO ALVAREZ

DR. MICHEL HENDRICKX RENERS

DRA. MAITE MASCARO MIQUELA JAUREGUI

DR. NUNO SIMOES DIAS MARQUES

PUERTO MORELOS, Q. ROO.

2008



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.

Hay una fuerza motriz más poderosa que el vapor,
la electricidad y la energía atómica: la voluntad.

(Albert Einstein)

La ciencia puede descubrir lo que es cierto,
pero no lo que es bueno, justo y humano.

(Marcus Jacobson)

Una vez más a mis padres...

AGRADECIMIENTOS

Le doy gracias a Dios por permitirme terminar exitosamente esta maravillosa etapa de mi vida.

A mis papás por todo el amor, comprensión y apoyo que me han dado en todo momento.

A la Dra. Patricia Briones por el gran apoyo que me brindó mientras estuve bajo su dirección. Muchas gracias por haber tenido siempre la mejor disposición para escucharme, aclarar mis dudas y motivarme en todo momento. Asimismo, te agradezco por la “Beca Crustáceo” proporcionada, la cual me permitió terminar el manuscrito de la tesis.

A mi Comité Tutoral integrado por el Dr. Enrique Lozano, el Dr. Michel Hendrickx, la Dra. Maite Mascaró y el Dr. Nuno Simoes, por sus valiosas aportaciones al presente trabajo.

Al M. en C. Fernando Negrete y la M. en C. Cecilia Barradas por el invaluable apoyo que me otorgaron en la realización de las actividades tanto de campo como de laboratorio. Gracias Fer por toda la paciencia que tuviste para enseñarme a bucear. Gracias Cecy por todas tus enseñanzas durante este par de años. Les agradezco profundamente su cariño y las atenciones que me brindaron.

A la D.I. Andrea Hernández por la ayuda en la realización de los esquemas del presente trabajo.

A mis compañeros de laboratorio Marisol Pérez y David Placencia por ayudarme en los experimentos y en el trabajo de campo. Igualmente agradezco al M. en C. Edgar Escalante por la ayuda en la captura de langostas.

A mis amigos Karina, Edgar, Daniella, Kor, Mélina, Adrien y Mario por hacer amena y divertida mi estancia en Puerto Morelos. Un agradecimiento muy especial a Aimé por todo su cariño y apoyo incondicionales que recibí en todo momento.

A todo el personal académico y administrativo de la UAPM y del Posgrado del ICMYL por las facilidades y la ayuda proporcionadas durante mis estudios de maestría.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	ii
INDICE DE FIGURAS	iii
RESUMEN	v
INTRODUCCIÓN	1
1. Biología y ecología de las langostas palinúridas	1
2. Especies de palinúridos en México	2
3. Biología de <i>Panulirus guttatus</i>	2
4. Ciclo de vida de <i>Panulirus guttatus</i>	3
5. Estructura poblacional y reproducción de <i>Panulirus guttatus</i>	3
6. Comportamiento social y reproductivo de <i>Panulirus guttatus</i>	4
7. Apareamiento con parejas de talla similar	5
OBJETIVOS	7
HIPÓTESIS	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9
1. Ocupación de refugios por individuos de <i>Panulirus guttatus</i> en función de la época reproductiva	9
2. Experimento controlado en laboratorio. Selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa	12
RESULTADOS	18
1. Ocupación de refugios por individuos de <i>Panulirus guttatus</i> en función de la época reproductiva	18
2. Experimento controlado en laboratorio. Selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa	26
DISCUSIÓN	30
CONCLUSIONES	40
APÉNDICE I	41
LITERATURA CITADA	43

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Tratamientos utilizados en el experimento de selección de refugio por hembras de *Panulirus guttatus* en función del tamaño del macho que lo ocupa. Tratamientos con opción (CO, un macho grande y uno pequeño): n = 24 repeticiones; tratamientos sin opción (SO_G, dos machos grandes y SO_P, dos machos pequeños), n = 12 repeticiones. 14
- Tabla 2. Número de hembras maduras grandes observado (Obs.) y esperado (Esp.) que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño. Las hembras que se encontraban en su propio refugio (localizado en el extremo del área común del laberinto) se registraron como hembras que no eligieron refugio. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño; tratamiento SO_G: dos machos grandes; tratamiento SO_P: dos machos pequeños. 26
- Tabla 3. Número de hembras maduras pequeñas observado (Obs.) y esperado (Esp.) que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño. Las hembras que se encontraban en su propio refugio (localizado en el extremo del área común del laberinto) se registraron como hembras que no eligieron refugio. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño; tratamiento SO_G: dos machos grandes; tratamiento SO_P: dos machos pequeños. 27
- Tabla A. Tabla de contingencia asimétrica con χ^2 utilizada para el análisis estadístico de los resultados del experimento de selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa. Tratamiento con opción (CO): un macho grande y un macho pequeño; tratamiento sin opción SO_G: los dos machos eran grandes; tratamiento sin opción SO_P: los dos machos eran pequeños; n_1 y n_2 son el número de hembras que se encontraban en el refugio del macho grande y del macho pequeño, respectivamente y N es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento. Tratamiento sin opción SO_G; m_1 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho grande y M_1 es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento. Tratamiento sin opción SO_P; m_2 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho pequeño y M_2 es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento. 41

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Área de estudio (arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo) y ubicación de los tres sitios fijos de muestreo en la zona frontal del arrecife. 10
- Figura 2. **A.** Esquema del laberinto en “Y” utilizado en el experimento de selección de refugio por hembras de *Panulirus guttatus* en función del tamaño del macho que lo ocupa. En el esquema se muestran las cabeceras que proporcionan el agua de mar a cada uno de los brazos, los refugios de los machos localizados en cada uno de los brazos y el refugio de la hembra experimental localizado en el área común del laberinto. **B.** Esquema del dispositivo que sujetaba a los machos: (a) tubo de PVC sujetado al techo del refugio, (b) hilo de nylon y (c) destorcedor, al cual se sujetaba el cordón que rodeaba el cefalotórax del macho. 13
- Figura 3. Distribución de tallas de la muestra total de hembras y machos de *Panulirus guttatus* durante 11 censos realizados de agosto de 2006 a agosto de 2007. 19
- Figura 4. Porcentaje de hembras de *Panulirus guttatus* ovígeras y no ovígeras en cada uno de los censos de agosto de 2006 a agosto de 2007. Los números sobre las barras indican el tamaño de la muestra. 20
- Figura 5. Porcentaje de hembras de *Panulirus guttatus* ovígeras y no ovígeras durante las épocas de máxima, mediana y mínima actividad reproductiva. 20
- Figura 6. Densidad poblacional (número de individuos/100 m²) de *Panulirus guttatus* en cada uno de los tres sitios fijos de muestreo y densidad promedio por censo en el arrecife frontal de Puerto Morelos. 21
- Figura 7. Porcentaje de refugios ocupados por 0, 1, 2, y 3 ó más individuos de *Panulirus guttatus* en cada uno de los censos de agosto de 2006 a agosto de 2007. 22
- Figura 8. Distribución de los refugios ocupados con 0, 1, 2, y 3 ó más individuos de *Panulirus guttatus* durante cada una de las épocas reproductivas (**A.** Máxima; **B.** Mediana; **C.** Mínima). Las frecuencias

esperadas se calcularon a partir de la distribución de Poisson.	23
Figura 9. <i>Panulirus guttatus</i> . Porcentaje de hembras y machos solitarios durante las tres épocas reproductivas (hembras, n = 87; machos, n = 159).	24
Figura 10. Relación entre la densidad promedio (individuos/100 m ²) de <i>Panulirus guttatus</i> y el porcentaje de refugios con ocupación múltiple (dos o más langostas) por censo. Los círculos negros corresponden a los meses de máxima, los grises a los meses de mediana y los blancos a los meses de mínima actividad reproductiva.	24
Figura 11. Relación entre el porcentaje de hembras ovígeras de <i>Panulirus guttatus</i> y el porcentaje de refugios con ocupación múltiple (dos o más langostas) por censo. Los círculos negros corresponden a los meses de máxima, los grises a los meses de mediana y los blancos a los meses de mínima actividad reproductiva.	25
Figura 12. Porcentaje de hembras maduras grandes de <i>Panulirus guttatus</i> que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño y que no eligieron refugio (hembras que se encontraban en el refugio localizado en el extremo del área común del laberinto) en cada uno de los tratamientos. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño (n = 24); tratamiento SO _G : dos machos grandes (n = 12); tratamiento SO _P : dos machos pequeños (n = 12).	27
Figura 13. Porcentaje de hembras maduras pequeñas de <i>Panulirus guttatus</i> que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño y que no eligieron refugio (hembras que se encontraban en el refugio localizado en el extremo del área común del laberinto) en cada uno de los tratamientos. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño (n = 24); tratamiento SO _G : dos machos grandes (n = 12); tratamiento SO _P : dos machos pequeños (n = 12).	28
Figura 14. A. Relación entre la longitud cefalotorácica (LC, mm) de las hembras de <i>Panulirus guttatus</i> y el área del espermatóforo (cm ²) depositado por machos durante el apareamiento (n = 17). B. Relación entre la longitud cefalotorácica del macho y el área del espermatóforo depositado en hembras durante el apareamiento (n = 17).	29

RESUMEN

Panulirus guttatus es una langosta espinosa tropical que habita exclusivamente en arrecifes coralinos del Caribe y que presenta reproducción continua, aunque variable, a lo largo del año. Las langostas espinosas permanecen en sus refugios durante el día y pueden compartirlos, pero *P. guttatus*, que tiene hábitos sedentarios, no parece ser tan gregaria como otras especies de langostas espinosas. Para determinar si la agregación en refugios depende del grado de actividad reproductiva en la población, se marcaron 136 refugios (oquedades en el arrecife ocupados por individuos de *P. guttatus*) distribuidos en tres sitios fijos, cuya área (en m²) se estimó, en la zona frontal del arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo. Entre agosto de 2006 y agosto de 2007, los refugios se revisaron en 11 ocasiones. En cada ocasión, se registró el número de langostas en cada refugio, así como su sexo, talla y el estado reproductivo de las hembras (ovígeras o no ovígeras), y se estimó la densidad poblacional.

Aunque hubo hembras ovígeras a lo largo del año, su porcentaje varió en el tiempo, lo que permitió definir tres épocas con diferente actividad reproductiva: una época de máxima actividad reproductiva (octubre a diciembre de 2006, marzo, mayo y julio de 2007), con 80–100% de las hembras ovígeras; una época de mediana actividad reproductiva (principios de agosto de 2006, y febrero y agosto de 2007), con 45–65% de las hembras ovígeras, y una época de mínima reproducción (finales de agosto y septiembre de 2006), con menos del 30% de las hembras ovígeras. En las tres épocas, un alto porcentaje de los refugios ocupados contenía un solo individuo, con más machos que hembras solitarios. Sin embargo, se observó que la agregación (porcentaje de refugios con ocupación múltiple) aumentó con la densidad media de langostas, pero fue independiente de la actividad reproductiva de la población (porcentaje de hembras ovígeras).

Para determinar si las hembras *P. guttatus* a punto de desovar muestran una mayor preferencia por cohabitar con machos grandes que con machos pequeños, se realizó un experimento en laboratorio. En cada uno de los brazos de un laberinto en Y se colocó un refugio con un macho amarrado, mientras que en el extremo opuesto del laberinto se colocó un refugio con una hembra a punto de desovar libre. Dos días después se registró dónde se encontraba la hembra. El diseño experimental consistió en someter a las hembras a un tratamiento con opción (un macho grande + un macho pequeño) y dos tratamientos sin opción (los dos machos grandes o los dos pequeños). Las hembras grandes seleccionaron los refugios ocupados por los machos grandes, mientras que la selección de refugio por parte de las hembras pequeñas no difirió del azar. Estos resultados sugieren que las hembras grandes pueden obtener un mayor beneficio reproductivo al seleccionar como pareja a los machos grandes. En los casos en los que hubo apareamiento, no se encontró una relación significativa del tamaño del espermátforo con la talla de la hembra, ni con la talla del macho.

INTRODUCCIÓN

1. Biología y ecología de las langostas palinúridas

Las langostas espinosas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) tienen una distribución tropical y subtropical, localizándose la mayor diversidad de especies en los trópicos. La familia Palinuridae comprende 47 especies, de las cuales el 70% sostiene pesquerías comerciales. De éstas, la mayoría pertenecen al género *Panulirus* que, por lo general, se encuentra a profundidades menores a 100 m (Holthuis, 1991).

Como todas las langostas palinúridas, las especies del género *Panulirus* son nocturnas y buscan refugio durante las horas de luz, tales como oquedades en fondos rocosos y coralinos e intersticios entre la vegetación marina (Eggleston y Lipcius, 1992). La mayor parte posee un comportamiento gregario, el cual se ve reflejado en la utilización de refugios comunales que les proveen de protección en contra de los depredadores diurnos (Eggleston y Lipcius, 1992). Durante la noche, las langostas salen de sus refugios para alimentarse. Consumen presas del bentos, tales como moluscos, crustáceos, equinodermos, poliquetos y otros taxa, así como materia vegetal, (Edgar, 1990; Briones-Fourzán *et al.*, 2003). A su vez, las langostas forman parte de la dieta de algunos tiburones, pulpos y peces teleósteos (Eggleston *et al.*, 1990).

Los palinúridos, al igual que la mayoría de los decápodos, presentan dimorfismo sexual que permite diferenciar a simple vista los sexos (Gracia y Kensler, 1980). En general, los machos alcanzan tallas mayores que las hembras y poseen el segundo par de pereiópodos más largo y robusto. Los orificios genitales de las hembras, o gonoporos, se localizan en la base del tercer par de pereiópodos (apéndices caminadores), mientras que en los machos se localizan en la base del quinto par de pereiópodos (Gracia y Kensler, 1980). Asimismo, el dactilo del último par de pereiópodos es simple en los machos, mientras que en las hembras es subquelado. Además, los pleópodos (apéndices abdominales) de los machos son pequeños y monorrámeos, mientras que los de las hembras son grandes y birrámeos (Gracia y Kensler, 1980).

Las especies de palinúridos localizadas en latitudes templadas y subtropicales generalmente tienen una época reproductiva bien definida (primavera-verano o verano-otoño), mientras que los palinúridos de latitudes tropicales pueden reproducirse durante todo el año (Lipcius y Cobb, 1994). El apareamiento en las langostas palinúridas consiste en la depositación del espermatóforo del macho en la parte ventral inferior del cefalotórax (sternum) de la hembra. El espermatóforo puede permanecer adherido a la hembra entre unas cuantas horas y varias semanas, dependiendo de la especie. Luego, los óvulos salen de los gonoporos y cuando pasan sobre el espermatóforo, la hembra lo rasga con las pequeñas subquelas del quinto par de pereiópodos para liberar los espermatozoides. Una vez fertilizados los huevos,

son fijados en los pleópodos de la hembra, cuyos endópodos (rama interna del pleópodo) poseen filamentos que sirven para retener los huevos. Una vez que concluye el desarrollo embrionario dentro de los huevos (la masa ovígera cambia de color naranja brillante a café oscuro), los huevos eclosionan, dando lugar al primer estadio larvario (Gracia y Kensler, 1980).

Las hembras de los palinúridos son capaces de desovar en varias ocasiones a lo largo de un año (Lipcius y Herrnkind, 1987). Se ha determinado experimentalmente que el fotoperiodo tiene un efecto sobre la frecuencia de desoves y el desarrollo gonádico de las hembras (días con más horas de luz aceleran dichos procesos). Asimismo, las temperaturas elevadas aceleran el desarrollo gonádico y los desoves múltiples. Por esta razón, las langostas en zonas tropicales desovan más frecuentemente que las langostas en latitudes subtropicales (Chittleborough, 1974; Lipcius y Herrnkind, 1987). Además, las hembras de mayor talla son capaces de desovar más veces en un año que las pequeñas, hasta cuatro veces en algunas especies (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 1992; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; MacDiarmid y Kittaka, 2000). En general, las hembras más grandes tienden a tener el primer desove de la temporada antes que las pequeñas (Lipcius y Cobb, 1994).

2. Especies de palinúridos en México

En la costa mexicana del Pacífico se distribuyen cuatro especies de la familia Palinuridae: *Panulirus interruptus* (Randall, 1840), *P. gracilis* Streets, 1871, *P. inflatus* (Bouvier, 1895) y *P. penicillatus* (Olivier, 1791). En el golfo de México y el mar Caribe se presentan tres especies: *P. argus* (Latreille, 1804), que es una de las especies de mayor importancia comercial (Williams, 1988); *P. guttatus* (Latreille, 1804), que debido a su talla pequeña no se captura con fines comerciales en México pero que, sin embargo, constituye entre el 5 y el 10% de las capturas de las costas de Quintana Roo (Briones-Fourzán, 1995; Briones-Fourzán *et al.*, 2005); y *P. laevicauda* (Latreille, 1817), que raramente se encuentra en las capturas (Briones-Fourzán *et al.*, 2005).

3. Biología de *Panulirus guttatus*

Panulirus guttatus es una langosta de talla pequeña que se distribuye desde la costa oriental de Florida hasta Surinam, a lo largo del mar Caribe, en las Bahamas y Bermuda (Holthuis, 1991). En México, se localiza en las costas de Quintana Roo, donde comparte el hábitat arrecifal coralino con su especie congénere, *P. argus* (Briones-Fourzán, 1995). *Panulirus guttatus* es una langosta de hábitos crípticos y sedentarios que vive en el hábitat arrecifal coralino durante toda su vida béntica (Briones-Fourzán, 1995; Sharp *et al.*, 1997) y que ocupa refugios tales como agujeros y grietas en el arrecife, de los cuales sólo sale por cortos periodos de tiempo durante la noche para alimentarse (Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán,

2001; Negrete-Soto *et al.*, 2002), sin aventurarse más allá de los límites del arrecife (Sharp *et al.*, 1997). A pesar de no ser una especie migratoria, *P. guttatus* ha demostrado tener, aunque limitada, la capacidad de regresar a su refugio una vez que ha sido removida de éste (Lozano-Álvarez *et al.*, 2002). En un estudio de campo, Lozano-Álvarez *et al.* (2002) encontraron que el ámbito hogareño de los individuos de *P. guttatus* comprende un radio de ~100 m en el tracto arrecifal y que individuos desplazados fuera del hábitat arrecifal son capaces de orientarse hacia el arrecife mediante la dirección del oleaje. Esta especie posee una dieta omnívora, consumiendo organismos del bentos, principalmente crustáceos, moluscos y algas coralinas. Sin embargo, eventualmente consumen equinodermos, esponjas, ascidias y otra materia vegetal (Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán, 1990).

4. Ciclo de vida de *Panulirus guttatus*

Como en todos los palinúridos, el ciclo de vida de *P. guttatus* presenta cinco fases de desarrollo: embrión (dentro del huevo), larva (filosoma), postlarva (puerulo), juvenil y adulto. La fase larvaria de *P. guttatus* no se conoce en su totalidad y tampoco se ha determinado su duración. Sin embargo, Baisre y Alfonso (1994) describieron los estadios larvarios VI a X, encontrando que presentan características morfológicas claramente diferentes con respecto a las larvas de *P. argus* y *P. laevicauda* (e.g., tamaño mayor, pedúnculo ocular más largo, antenas espatuladas). Asimismo, dichas características se conservan durante la fase de postlarva. (Briones-Fourzán, 1995; Briones-Fourzán y McWilliam, 1997). Briones-Fourzán y McWilliam (1997) sugieren que las antenas largas y espatuladas de las postlarvas podrían servirles para navegar a través de las aguas costeras y/o para seleccionar su sustrato específico, el arrecife coralino, ya que una vez que los individuos se asientan en este sustrato permanecen en él por el resto de su vida (Sharp *et al.*, 1997). Así, las postlarvas o puerulos se asientan directamente en el arrecife coralino (Briones-Fourzán y McWilliam, 1997), donde mudan y adquieren pigmentación para comenzar la fase juvenil. Cuando los individuos alcanzan la madurez sexual empieza la fase adulta.

5. Estructura poblacional y reproducción de *Panulirus guttatus*

Diversos trabajos sobre la estructura poblacional y la reproducción de *P. guttatus* han arrojado resultados variados (véase Chitty, 1973; Briones-Fourzán, 1995; Sharp *et al.*, 1997). En el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México, los machos y las hembras adultos de *P. guttatus* presentan intervalos de talla de 40.0–87.5 mm LC y 36.0–73.5 mm LC, respectivamente (Briones-Fourzán, 1991; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; Negrete-Soto *et al.*, 2002; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005). La reproducción ocurre durante todo el año, con una variación estacional muy amplia. Sin embargo, se puede destacar un

periodo de mayor reproducción en invierno-primavera y un periodo de menor reproducción hacia finales del verano (Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; Acosta y Robertson, 2003; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005).

Aparentemente, la talla a la cual las hembras y los machos de *P. guttatus* alcanzan la madurez sexual varía según la localidad (Sharp *et al.*, 1997; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999). Por ejemplo, en diferentes localidades de Florida, USA, Chitty (1973) encontró hembras ovígeras desde los 36 mm LC. En el arrecife de Looe Key, Florida, Sharp *et al.* (1997) determinaron que las hembras empiezan a madurar a los 38 mm CL y los machos a los 48 mm LC; mientras que en los Cayos de Florida, Robertson y Butler (2003) sugieren que el 50% de las hembras de *P. guttatus* son sexualmente maduras cuando alcanzan los 32 mm LC, y que los machos alcanzan la madurez sexual a los 36–37 mm LC. Sin embargo, en Quintana Roo no se han observado hembras ovígeras por debajo de los 36 mm LC (Briones-Fourzán, 1991; Briones-Fourzán, com. pers.).

6. Comportamiento social y reproductivo de *Panulirus guttatus*

En el arrecife, los individuos de *P. guttatus* tienden a ocupar agujeros o cuevas lo suficientemente profundos como para que su cuerpo quede completamente oculto, siendo ésta su principal estrategia de defensa en contra de sus depredadores, ya que no presentan defensa comunal del refugio como otras especies de langostas (e.g., *P. argus*) (Briones-Fourzán *et al.*, 2006). Además, es común encontrarlos sostenidos del techo o de las paredes de los refugios, independientemente de que los refugios alberguen solamente individuos de *P. guttatus* o sean compartidos con individuos de *P. argus*, los cuales tienden a ocupar el piso del refugio (Sharp *et al.*, 1997; Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán, 2001, 2007).

Es común que dos o más individuos de *P. guttatus* cohabiten en el mismo refugio (Briones-Fourzán, 1995; Sharp *et al.*, 1997; Segura-García *et al.*, 2004). En el arrecife de Looe Key en Florida, Sharp *et al.* (1997) encontraron una proporción sexual sesgada hacia las hembras en la población de *P. guttatus* y observaron que algunos refugios eran compartidos por dos o más hembras y un macho grande. Sobre la base de esta observación, dichos autores propusieron que en la época de reproducción los machos grandes protegían su “harem” de hembras. La ocupación de un refugio con un macho grande y dos o más hembras también ha sido observada en *P. argus* (Herrnkind y Lipcius, 1989) y en la langosta subtropical *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875) (MacDiarmid, 1994). Sin embargo, a diferencia de Sharp *et al.* (1997), MacDiarmid (1994) sugiere que lo que defienden los machos grandes no es un harem de hembras, sino una guarida con alto valor como refugio y sitio de reproducción.

En experimentos de laboratorio, Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2005) analizaron el efecto de señales químicas (olores) de coespecíficos en la elección de refugios de individuos de *P. guttatus*. Sus resultados mostraron que los individuos de *P. guttatus* tienden a elegir refugios con olores de coespecíficos, pero que esta respuesta varía en función del sexo, la talla y la época del año, siendo más intensa en las épocas de mayor actividad reproductiva en la población natural. Si esto mismo ocurriera en el hábitat arrecifal, se esperaría encontrar una mayor proporción de individuos agregados en refugios durante la época de mayor actividad reproductiva que cuando la reproducción no es tan intensa o cesa. Además, Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2008) encontraron que la agregación de individuos de *P. guttatus* en refugios en el hábitat arrecifal tenía una relación positiva y significativa con la densidad poblacional. Por tanto, en el presente trabajo se analizó la distribución de individuos de *P. guttatus* entre refugios en su hábitat natural en función del sexo, la época reproductiva y la densidad poblacional.

7. Apareamiento con parejas de talla similar

Una característica importante del comportamiento reproductivo de los organismos es la selección de pareja, la cual parece estar relacionada con el tamaño corporal (Andersson, 1994, en Shäfer y Uhl, 2004). El apareamiento de los organismos con parejas de talla similar ("size-assortative mating") es muy común en las poblaciones naturales (véase Crespi, 1989). Crespi (1989) propuso que existen tres factores que pueden explicar el apareamiento con parejas cercanas a su talla en los artrópodos: a) la selección de pareja, por medio de la cual tanto los machos como las hembras grandes eligen aparearse con parejas grandes, presuntamente debido a los beneficios reproductivos; b) la disponibilidad de parejas, esto es que el tamaño tanto de los machos como de las hembras está fuertemente correlacionado en tiempo y espacio; y c) las restricciones para el apareamiento, que ocurre cuando la diferencia en la talla entre las hembras y los machos ocasiona dificultades físicas o energéticas para realizar los procesos de cortejo y el apareamiento. Aunque las razones y las implicaciones no son aún lo suficientemente claras, se ha sugerido que en los palinúridos el apareamiento se da entre parejas de talla similar; y que la selección de pareja es el factor que parece explicar mejor dicho tipo de apareamiento. (Kittaka y MacDiarmid, 1994).

Existen pocos trabajos experimentales sobre la selección de pareja en las langostas palinúridas. Por ejemplo, en *J. edwardsii* se observó que las hembras en postmuda y cercanas a desovar mostraron una notoria selección por los refugios que contienen al macho más grande disponible, mientras que las hembras en premuda u ovígeras no demostraron ninguna preferencia entre refugios vacíos o refugios ocupados por machos grandes, por machos pequeños o por hembras (MacDiarmid y Kittaka, 2000). Otro trabajo experimental sugiere que la selección de machos grandes por parte de las hembras de *P. argus* y *J. edwardsii* es crítica

para el éxito de la fertilización, debido a que las masas ovígeras resultantes de los apareamientos entre hembras grandes y machos pequeños son significativamente más pequeñas que cuando el apareamiento ocurre entre hembras grandes y machos grandes (MacDiarmid y Butler, 1999). En el caso particular de *J. edwardsii*, el tamaño de la masa ovígera parece estar determinado tanto por la talla de los progenitores como por el número de apareamientos previos del macho, es decir que conforme aumenta el número de apareamientos de un macho, el tamaño de la masa ovígera disminuye en forma secuencial. En este mismo trabajo, los autores demostraron que el área cubierta por el espermátforo depositado en una hembra de *P. argus* se incrementa en función de la talla del macho y que los machos son capaces de regular el tamaño del espermátforo de acuerdo con la talla de las hembras.

Para el caso particular de *P. guttatus* existen pocos trabajos que aborden su comportamiento reproductivo (e.g., Robertson, 2001). Sin embargo, se ha propuesto que la selección de pareja por parte de las hembras y la competencia entre machos juegan un papel fundamental en el comportamiento reproductivo de dicha especie. (Robertson, 2001). Por estos motivos, en el presente trabajo se evaluó la selección de pareja por parte de hembras de *P. guttatus* de diferente tamaño por medio de experimentos de laboratorio.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar algunos aspectos del comportamiento reproductivo de la langosta pinta *Panulirus guttatus* por medio de estudios de campo y experimentos de laboratorio.

Objetivos particulares

- a. Determinar a lo largo de un ciclo anual si ocurren cambios en el patrón de agregación de los individuos de *P. guttatus* dentro de los refugios en el hábitat arrecifal coralino, y si dichos cambios se encuentran relacionados con la intensidad en la actividad reproductiva y/o la densidad poblacional.
- b. Determinar de manera experimental si, dada la opción de elegir entre dos refugios, cada uno de ellos con una pareja potencial (un macho grande y uno pequeño), las hembras maduras muestran alguna preferencia y si esta preferencia varía en función de la talla de la hembra.

HIPÓTESIS

- a. Se espera que durante la época de máxima actividad reproductiva exista una mayor incidencia de refugios ocupados por grupos de langostas (dos o más individuos) que por individuos solitarios en comparación con la época de mínima actividad reproductiva.

- b. Se espera que, dada la opción, las hembras sexualmente maduras y con las gónadas en un grado de maduración cercano al desove elijan compartir un refugio con un macho más grande que ellas que un refugio con un macho de talla similar a la suya, ya que un mayor tamaño corporal del macho podría reflejar una mayor producción de gametos.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Ocupación de refugios por individuos de *Panulirus guttatus* en función de la época reproductiva

Área de estudio

El estudio de campo se llevó a cabo en el arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo (Figura 1). Este arrecife se encuentra separado de la costa por una laguna arrecifal de 350-1600 m de ancho (Jordán-Dahlgren, 1979) y una profundidad media de 3 m. El fondo de la laguna se encuentra cubierto con pastos marinos, principalmente *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) y *Syringodium filiforme* (Kützing, 1860), y una gran diversidad de macroalgas. El arrecife coralino de Puerto Morelos se clasifica como “arrecife bordeante extendido”, que es una forma intermedia entre los verdaderos arrecifes bordeantes y los verdaderos arrecifes de barrera (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003).

Desde el punto de vista morfológico, el arrecife se encuentra dividido en tres zonas: (1) el arrecife posterior, el cual corresponde a la zona protegida, a sotavento, que queda comprendida entre el fondo de la laguna y la cresta arrecifal o zona de rompiente, presentando una profundidad de 1–5 m; (2) la cresta arrecifal, que corresponde a la zona más somera del arrecife, con profundidades de 0.5–1 m; y (3) el arrecife frontal, que corresponde a la zona expuesta, a barlovento, y abarca desde la zona de rompiente hasta aproximadamente 20–30 m de profundidad, donde comienza una plataforma arenosa que se extiende hasta una distancia de entre 3 y 9 km de la costa (Merino y Otero, 1991).

El arrecife posterior está constituido principalmente por corales escleractinios, tales como *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), *Montastraea annularis* (Ellis y Solander, 1786), *Porites astreoides* (Lamarck, 1816), *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758) y *Diploria strigosa* (Dana, 1848) (Jordán-Dahlgren, 1993). La cresta arrecifal está compuesta por fragmentos de coral (Jordán-Dahlgren, 1989), mientras que el arrecife frontal está representado por corales gorgonáceos y una gran cantidad de corales duros, en particular del género *Montastraea*.

El arrecife frontal se caracteriza por poseer una gran cantidad de refugios potenciales para *P. guttatus* en forma de grietas, agujeros y cuevas, por lo cual ahí existe una mayor densidad poblacional con respecto al arrecife posterior (Osorio-Arciniegas, 2005; Lozano-Álvarez *et al.*, 2007). Con base en lo anterior, se seleccionaron tres sitios fijos de muestreo distribuidos a lo largo de 12 km del tracto arrecifal: el sitio 1 (20° 49.486' N - 86° 52.511' W), el sitio 2 (20° 49.931' N - 86° 52.449' W) y el sitio 3 (20° 54.436' N - 86° 49.960' W) (Figura 1). El área estimada de cada sitio, considerada desde la cresta arrecifal hasta la profundidad máxima de la zona frontal del arrecife (12 m), fue de 1350, 745 y 718 m², respectivamente.

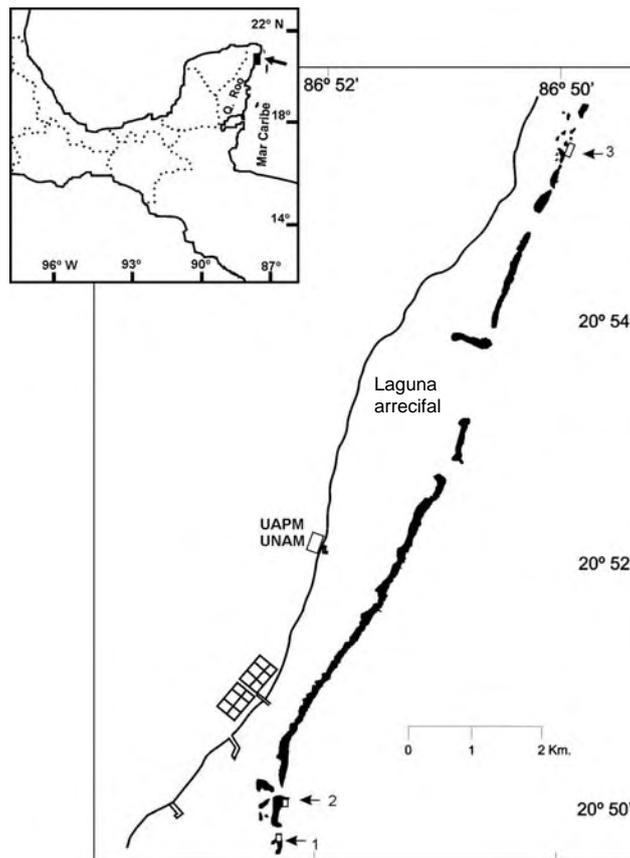


Figura 1. Área de estudio (arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo) y ubicación de los tres sitios fijos de muestreo en la zona frontal del arrecife.

Censos en el campo

A lo largo de un ciclo anual comprendido entre agosto del 2006 y agosto del 2007 se realizaron 11 censos diurnos en cada uno de los sitios por medio de buceo SCUBA y con ayuda de tres buzos. Durante el primer censo, se marcaron todos los refugios (oquedades que contenían una o más langostas) en cada sitio, con la finalidad de identificarlos en los censos subsiguientes. El marcaje de los refugios consistió en colocar en su parte externa una placa de metal grabada con el número del censo y el número asignado al refugio, así como un trozo de alambre recubierto de plástico de color y una cinta fluorescente. En caso de encontrarse algún refugio nuevo durante los censos subsiguientes, éste era marcado con el número del censo y el número de refugio correspondiente a partir del último utilizado en el censo anterior, así como con un alambre recubierto con un color diferente y una cinta fluorescente. A partir del censo correspondiente al mes de marzo 2007, ya no se marcaron nuevos refugios debido a limitaciones de tiempo de buceo.

En cada uno de los censos se registró el número de langostas de *P. guttatus* observadas en cada refugio. A cada langosta se le estimó la talla visualmente (longitud cefalotorácica, LC) en intervalos de 10 mm. Se hizo una prueba preliminar en la que los buzos participantes en el estudio estimaron visualmente el intervalo de talla de 16 langostas, después de lo cual dichas langostas fueron medidas con un vernier (Lozano-Álvarez *et al.*, 2007). Sólo uno de los participantes asignó de manera correcta el intervalo de talla a todas las langostas, por lo que esta persona fue la encargada de estimar el intervalo de talla de las langostas en los muestreos de campo. El sexo de las langostas observadas en cada refugio se determinó por observación de los caracteres dimórficos (por ejemplo, el segundo par de pereiópodos es largo y robusto en los machos y en las hembras el dactilo del quinto par de pereiópodos es subquelado). En el caso de las hembras, se anotó el estado reproductivo (si se encontraba o no ovígera). Asimismo, se observó si los individuos, en particular los machos, se localizaban a la entrada del refugio y si mostraban algún tipo de comportamiento defensivo (e.g., movimiento de antenas).

Análisis estadísticos

La proporción sexual machos:hembras se analizó por medio de una prueba de bondad de ajuste con χ^2 para determinar si difería significativamente de la unidad (1:1). Sobre la base de la proporción de hembras ovígeras obtenida en cada censo, se establecieron las épocas de máxima, mediana y mínima reproducción (>65, 30-65 y <30% de hembras ovígeras, respectivamente). Para analizar si la proporción de hembras ovígeras cambiaba a través de las épocas reproductivas se utilizó una tabla de contingencia con χ^2 (Zar, 1999).

Con los datos de distribución de langostas entre refugios en cada una de las tres épocas de reproducción, se aplicó una prueba de bondad de ajuste a la distribución de Poisson con χ^2 para determinar si las langostas se encontraban distribuidas al azar entre los refugios (Zar, 1999). Para analizar si la proporción de hembras solitarias y machos solitarios cambiaba a través de las épocas reproductivas se utilizó una tabla de contingencia con χ^2 (Zar, 1999).

Puesto que se conocía el área de cada sitio y la observación de langostas en refugios fue exhaustiva, se estimó la densidad poblacional (individuos/100m²) para cada sitio y censo, y se obtuvo la densidad promedio por censo. Posteriormente, se realizó un análisis de correlación múltiple para examinar la relación entre la densidad poblacional promedio de *P. guttatus*, la proporción de hembras ovígeras y la proporción de refugios con langostas agrupadas (e.g., refugios con dos o más langostas). Con base en análisis de residuales, los datos de la densidad fueron transformados a Log (X + 1), mientras que a los datos de las proporciones se les hizo una transformación angular (Zar, 1999) antes de hacer el análisis de correlación múltiple.

2. Experimento controlado en laboratorio. Selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa

Recolección y mantenimiento de los organismos experimentales

Se recolectaron hembras y machos sexualmente maduros de *P. guttatus* en el arrecife posterior de Puerto Morelos mediante trampas y buceo SCUBA nocturno. Las áreas de captura se encontraban distantes de los sitios fijos de muestreo en el campo. Los organismos recolectados se transportaron de inmediato a la Unidad Académica Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, donde fueron separados por sexo y colocados en estanques circulares de aclimatación (1–3 m de diámetro) con flujo abierto de agua de mar y fotoperiodo natural. Durante la aclimatación, las langostas fueron alimentadas *ad libitum* cada dos noches con trozos de mejillón, calamar y/o jaiba. Aunque originalmente se estableció un tiempo de aclimatación de dos semanas (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005), en algunos casos dicho tiempo varió entre 1 y 45 días. Esto se debió al estado de madurez gonádica que presentaban las hembras al momento de su captura. Las hembras cuyas gónadas estaban en el grado de madurez adecuada (a punto de desovar) debían ser utilizadas rápidamente, mientras que aquéllas cuyas gónadas se encontraban inmaduras se mantenían en los estanques de aclimatación hasta que sus gónadas alcanzaban el grado de maduración adecuado (ver *Diseño Experimental*).

Para facilitar su identificación, las langostas fueron marcadas individualmente atando un cordón alrededor del cefalotórax, entre el tercer y cuarto par de pereiópodos. El cordón tenía una marca elaborada con un trozo de cinta adhesiva numerado. Así también, se registraba la talla (LC, entre la escotadura interorbital y el extremo posterior del cefalotórax) medida con un vernier (± 0.1 mm) y, en el caso de las hembras, el estado gonádico.

Diseño experimental

El dispositivo experimental consistió en un laberinto en “Y”. El laberinto en Y era un estanque rectangular de fibra de vidrio, de 2.0 m x 0.8 m x 0.6 m, con una división del mismo material de 1.0 m x 0.6 m que separaba longitudinalmente la mitad del estanque en dos brazos iguales (de ahí el nombre de “Y”). La otra mitad del estanque era un área común donde se mezclaba el agua proveniente de los dos brazos de la “Y”. Cada brazo del laberinto era alimentado con agua de mar por medio de un tubo localizado en la cabecera del laberinto. El agua salía del laberinto por el extremo contrario, donde se encontraba el área común. Durante los experimentos los laberintos se encontraban a la sombra, con fotoperiodo natural. Asimismo, se estableció un flujo continuo de agua de mar (entre 1.5 y 2.0 L min⁻¹) y un nivel de agua de 0.3 m (Figura 2A).

Tanto en cada uno de los brazos de la Y como en el área común, se colocó un refugio consistente en una maceta de barro de paredes rectas, de 0.28 m de diámetro x 0.32 m de alto, colocada en forma invertida. Los refugios contaban con una entrada para las langostas y un orificio en el techo para facilitar la observación. El orificio se mantenía cubierto durante el experimento. Los refugios colocados en los brazos de los laberintos poseían un dispositivo que permitía mantener a una langosta atada, de manera que dicha langosta podía entrar, salir y moverse alrededor del refugio en un radio de acción corto. El dispositivo consistía en un tubo de PVC de 2 cm de diámetro, uno de cuyos extremos estaba fijo de manera horizontal sobre el techo del refugio. En el extremo libre del tubo se practicó un orificio a través del cual se ató un hilo de nylon de 0.35 m de largo. En el otro extremo del hilo se colocó un destorcedor, dentro del cual se pasó el cordón que rodeaba el cefalotórax de la langosta (Figura 2B).

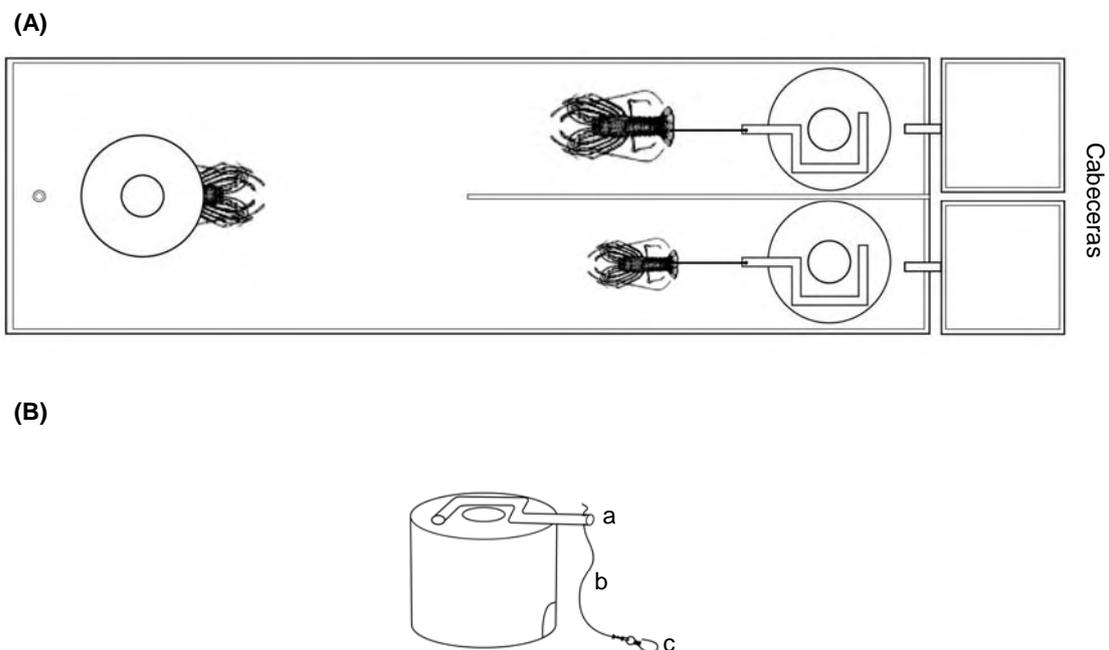


Figura 2. **A.** Esquema del laberinto en “Y” utilizado en el experimento de selección de refugio por hembras de *Panulirus guttatus* en función del tamaño del macho que lo ocupa. En el esquema se muestran las cabeceras que proporcionan el agua de mar a cada uno de los brazos, los refugios de los machos localizados en cada uno de los brazos y el refugio de la hembra experimental localizado en el área común del laberinto. **B.** Esquema del dispositivo que sujetaba a los machos: (a) tubo de PVC sujetado al techo del refugio, (b) hilo de nylon y (c) destorcedor, al cual se sujetaba el cordón que rodeaba el cefalotórax del macho.

Durante los últimos años, los diseños experimentales para probar preferencias por algún hábitat o presa en particular han sido perfeccionados (Olabarria *et al.*, 2002; Underwood *et al.*, 2004). Un organismo muestra una preferencia por una alternativa cuando ésta es

seleccionada mayormente con respecto a otras alternativas ofrecidas. Sin embargo, para determinar si los organismos muestran una preferencia o un comportamiento de selección activo, es necesario someter a los individuos a una situación en la que tengan la posibilidad de elegir entre dos o más opciones, y a otra situación en la que no existan opciones. De esta forma, la preferencia quedará demostrada por medio de la diferencia en el comportamiento exhibida por un organismo en una situación con opción de elegir con respecto a una situación sin opción de elegir (Underwood *et al.*, 2004; Underwood y Clarke, 2005). Sobre la base de este tipo de diseño experimental, las hembras experimentales de diferente talla (grandes y pequeñas) fueron sometidas a un primer tratamiento en el cual tenían la posibilidad de elegir entre dos refugios, uno de ellos ocupado por un macho grande y el otro por un macho pequeño (tratamiento con opción, CO), y a dos tratamientos adicionales en los cuales los dos refugios estaban ocupados por machos grandes o por machos pequeños (tratamientos sin opción, SO) (Tabla 1). Cada uno de los tratamientos con opción constó de 24 repeticiones, mientras que los tratamientos sin opción constaron de 12 repeticiones.

Tabla 1. Tratamientos utilizados en el experimento de selección de refugio por hembras de *Panulirus guttatus* en función del tamaño del macho que lo ocupa. Tratamientos con opción (CO, un macho grande y uno pequeño): n = 24 repeticiones; tratamientos sin opción (SO_G, dos machos grandes y SO_P, dos machos pequeños), n = 12 repeticiones.

Tratamiento	Macho A	Macho B	Hembra
CO	grande	pequeño	
SO _G	grande	grande	grande
SO _P	pequeño	pequeño	
CO	grande	pequeño	
SO _G	grande	grande	pequeña
SO _P	pequeño	pequeño	

Para los tratamientos con opción (CO) se sujetó un macho pequeño a uno de los refugios en los brazos de la “Y” y un macho grande al otro. La selección de la rama de la “Y” donde se colocó a cada uno de los machos fue al azar. El procedimiento previo se realizó de igual forma para los tratamientos sin opción (SO), con la diferencia de que en estos tratamientos los dos machos eran de la misma talla (grandes o pequeños).

En el caso de las hembras, la definición de las clases de talla “pequeña” y “grande” estuvo en función de la distribución de tallas de una muestra grande de hembras sexualmente maduras (n = 240) obtenida en éste y otros trabajos (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005). A esta muestra se le calculó la mediana (52.5 mm LC). Hembras con una LC menor que la mediana fueron consideradas pequeñas (42.0–52.5 mm LC en el presente trabajo), mientras que aquéllas con una LC mayor que la mediana fueron consideradas grandes (52.6–68.0 mm LC). Por su parte, los machos fueron considerados como pequeños o grandes en función de la

talla de la hembra, es decir, los machos pequeños debían ser de una talla menor (hasta -7 mm LC) o similar (hasta 2 mm LC más grandes) a la talla de la hembra experimental, mientras que los machos grandes debían ser de una talla superior (entre 7 y 16 mm más grandes) a la de la hembra experimental. En los tratamientos sin opción, los dos machos eran de la misma talla o con una diferencia de talla de ± 1.8 mm LC entre sí.

Para la realización del experimento sólo se utilizaron hembras que presentaran las gónadas maduras. La madurez gonádica se determinó observando el color y el tamaño de las gónadas en el interior de la cavidad cefalotorácica a través de la membrana artrodial transparente entre el cefalotórax y el abdomen. Las gónadas maduras se observan de color naranja brillante, turgentes y grandes (Briones *et al.*, 1981). La madurez gonádica de los machos no puede ser determinada por medio de la observación de caracteres externos (Chitty, 1973; Chittleborough, 1974). Sin embargo, Robertson y Butler (2003) argumentan que los machos de *P. guttatus* alcanzan la madurez sexual a los 36–37 mm LC. Con base en lo anterior, la talla mínima de los machos utilizados para este experimento fue de 45 mm LC.

Los experimentos consistieron en colocar a una hembra dentro del refugio localizado en el extremo del área común del laberinto. Dicho refugio quedaba rodeado por un cilindro de malla metálica durante tres horas para que la hembra se aclimatara. A las 20:00 h se retiraba el cilindro y se dejaba a la hembra libre para moverse por el laberinto. En la mañana del tercer día (es decir, aproximadamente 36 h más tarde), se revisaban los laberintos y se registraba si la hembra se encontraba en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño. Las hembras que se encontraban en su propio refugio localizado en el extremo del área común del laberinto se registraron como hembras que no eligieron refugio. También se registraba si había ocurrido apareamiento (presencia del espermátforo en el sternum de la hembra) y/o desove (presencia de masa ovígera en los pleópodos de la hembra). Los tratamientos sin opción en los que ambos machos eran pequeños se denominaron SO_P, mientras que los tratamientos sin opción en los que ambos machos eran grandes se denominaron SO_G. Al finalizar cada corrida experimental los laberintos eran lavados y se dejaba que el agua corriera libremente a un flujo fuerte hasta la siguiente corrida. Durante el experimento, los organismos no fueron alimentados.

Las hembras experimentales fueron utilizadas en una sola ocasión, mientras que, dadas las restricciones de tallas de los machos, 33 machos de un total de 192 fueron utilizados un máximo de dos ocasiones. Sin embargo, el tiempo transcurrido para la reutilización de estos machos nunca fue menor a una semana. Se estableció este intervalo de tiempo para que los machos pudieran alimentarse y para que los días entre experimentos no fueran tan cercanos entre sí.

A las hembras que se aparearon con algún macho en el transcurso del experimento se les dibujó el perímetro del espermatozoido con ayuda de una hoja de acetato transparente y un plumón indeleble. Utilizando el dibujo, se calculó el área del espermatozoido por medio del programa SCANPRO. Las hembras que presentaron espermatozoido y/o masa ovigera al final del experimento fueron colocadas en un estanque independiente para darles seguimiento.

Análisis estadísticos

Para el experimento se planteó la siguiente hipótesis:

$$H_{(\text{exp})} = \frac{q_1}{p_1} > \frac{q_2}{p_2}$$

Donde $H_{(\text{exp})}$ es la hipótesis experimental, p_1 es la proporción de hembras localizadas en el refugio del macho grande en el tratamiento SO_G , p_2 es la proporción de hembras localizadas en el refugio del macho pequeño en el tratamiento SO_P , q_1 y q_2 son las proporciones de hembras que se encontraban en el refugio del macho grande y del macho pequeño, respectivamente, en el tratamiento CO. La preferencia por los machos grandes quedaría demostrada si la diferencia entre la proporción de hembras en los refugios de los machos grandes en el tratamiento CO y SO_G fuera mayor que la diferencia entre la proporción de hembras en los refugios de los machos pequeños en el tratamiento CO y SO_P .

Para comprobar la hipótesis experimental, los datos se analizaron por medio de una tabla de contingencia asimétrica con χ^2 basada en el procedimiento propuesto por Underwood y Clarke (2005), el cual reduce el sesgo en el cálculo de las proporciones esperadas cuando los tamaños de muestra (es decir, el número de repeticiones) es limitado. Dicho procedimiento se basa en la utilización del método de máxima verosimilitud, cuyo objetivo es mantener la probabilidad de cometer el error tipo I en el valor estipulado de alfa (0.05). En el Apéndice I se presentan las ecuaciones de máxima verosimilitud utilizadas para obtener las proporciones esperadas.

Se realizaron dos análisis de correlación, uno para determinar la relación entre el tamaño (área) del espermatozoido y la talla (LC) de los machos, y el otro entre el tamaño del espermatozoido y la talla de las hembras. Para aumentar el tamaño de la muestra en estos análisis se incluyeron algunos datos obtenidos de un experimento preliminar. Este experimento tenía la finalidad de examinar el efecto de la talla de la pareja sobre el tamaño del espermatozoido y de la masa ovigera. Sin embargo, se decidió no continuar con el desarrollo de

dicho experimento debido a la gran incidencia de hembras que producen huevos infértiles en cautiverio.

RESULTADOS

1. Ocupación de refugios por individuos de *Panulirus guttatus* en función de la época reproductiva

Número de refugios censados

Se marcó un total de 136 refugios en los tres sitios de muestreo (sitio 1: 36 refugios, sitio 2: 57 refugios y sitio 3: 43 refugios). Sin embargo, en los censos de diciembre de 2006 a agosto de 2007 no fue posible revisar todos los refugios marcados debido a condiciones climáticas adversas. Durante los meses de invierno inciden en la región los “nortes”, que son frentes fríos acompañados de fuertes vientos, mientras que el verano es la época de tormentas tropicales, lo que aumenta el oleaje en el arrecife y la turbidez del agua. El fuerte oleaje, además, puede provocar el derrumbe de algunos refugios o el desprendimiento y pérdida de algunas de las marcas que señalaban los refugios individuales. Dichas condiciones dificultaron la localización o la revisión exitosa de algunos refugios. El número de refugios que no fue posible revisar varió entre 2 y 14 en los diferentes censos.

Proporción sexual de las langostas

Como consecuencia de la intrincada estructura que presentan los refugios muestreados y dada la tendencia de los individuos de *P. guttatus* a retraerse lo más posible dentro de sus refugios, en algunos casos se dificultó obtener la información completa de cada langosta. En algunos individuos sólo fue posible observar sus antenas y anténulas por estar el resto de su cuerpo retraído en algún receso profundo dentro del refugio. Por tanto, de un total de 765 langostas observadas, se pudo determinar el sexo a 463 (60.5%). De estos individuos, 200 (43.2%) fueron hembras y 263 (56.8%) machos. La proporción sexual macho:hembra fue de 1.3:1, significativamente diferente de la unidad ($\chi^2 = 8.572$, g.l = 1, P = 0.003).

Distribución de tallas de las langostas

El intervalo de talla observado en los machos fue de 40–90 mm LC, encontrándose el 48% entre 61 y 70 mm LC. Por su parte, el intervalo de talla de las hembras abarcó desde los 30 hasta los 80 mm LC, encontrándose el 65% entre 51 y 60 mm LC (Figura 3).

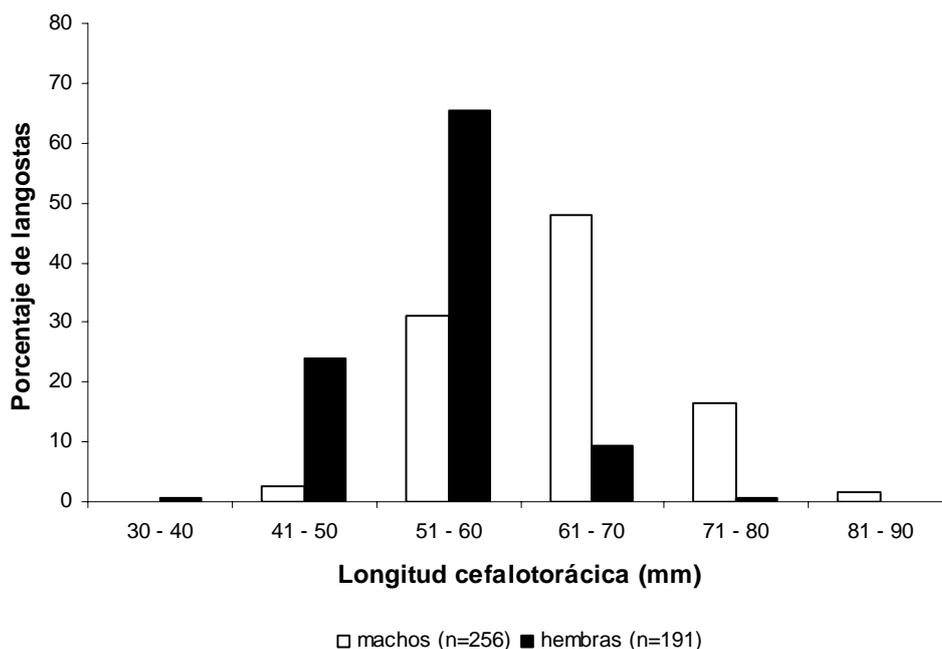


Figura 3. Distribución de tallas de la muestra total de hembras y machos de *Panulirus guttatus* durante 11 censos realizados de agosto de 2006 a agosto de 2007.

Estado reproductivo de las hembras

Se determinó el estado reproductivo de 172 hembras. La proporción de hembras ovígeras varió a través del tiempo, observándose más del 80% de hembras ovígeras en los censos de octubre, noviembre y diciembre de 2006, y marzo, mayo y julio de 2007. Durante los censos de principios de agosto de 2006 [ago 06(a)], y febrero y agosto de 2007, los porcentajes de hembras ovígeras fueron 46, 64 y 65%, respectivamente, y en los censos de finales de agosto de 2006 [ago 06(b)] y septiembre de 2006 las hembras ovígeras constituyeron menos del 30% (Figura 4). Por tanto, la época de máxima actividad reproductiva comprendió los censos de octubre a diciembre del 2006, marzo, mayo y julio de 2007. La época de mediana actividad reproductiva correspondió a los censos de principios de agosto de 2006, febrero y agosto del 2007. Finalmente, la época de mínima actividad reproductiva correspondió a los censos de finales de agosto y septiembre de 2006. A cada una de las tres épocas reproductivas se le estimó el porcentaje promedio de hembras ovígeras. Así, los porcentajes de hembras ovígeras en las épocas de máxima, mediana y mínima actividad reproductiva fueron, respectivamente, 88%, 58%, y 22%. Estos porcentajes fueron significativamente diferentes entre sí ($\chi^2 = 53.972$, g.l = 2, $P < 0.001$) (Figura 5).

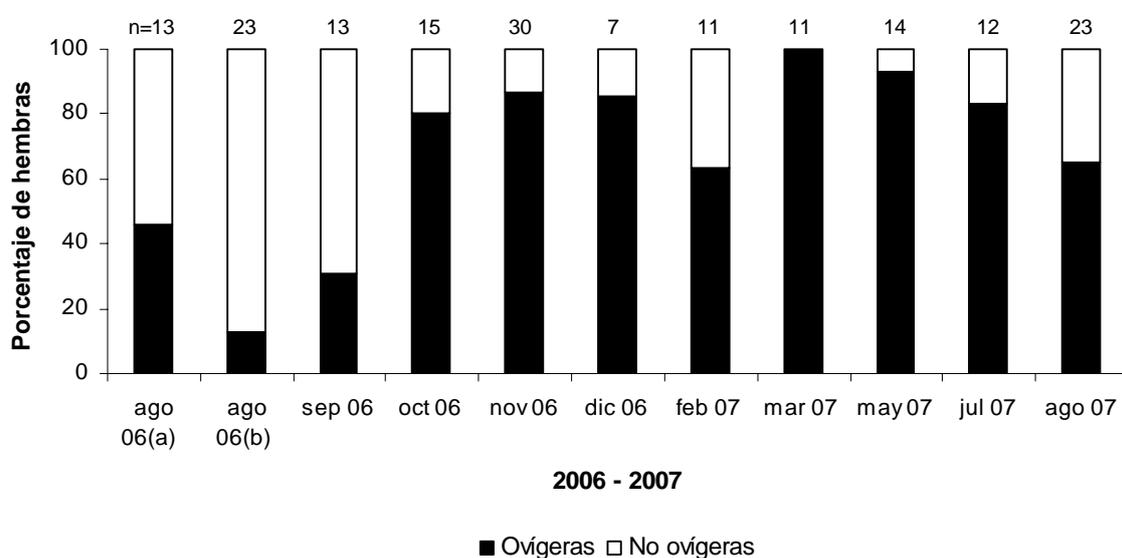


Figura 4. Porcentaje de hembras de *Panulirus guttatus* ovígeras y no ovígeras en cada uno de los censos de agosto de 2006 a agosto de 2007. Los números sobre las barras indican el tamaño de la muestra.

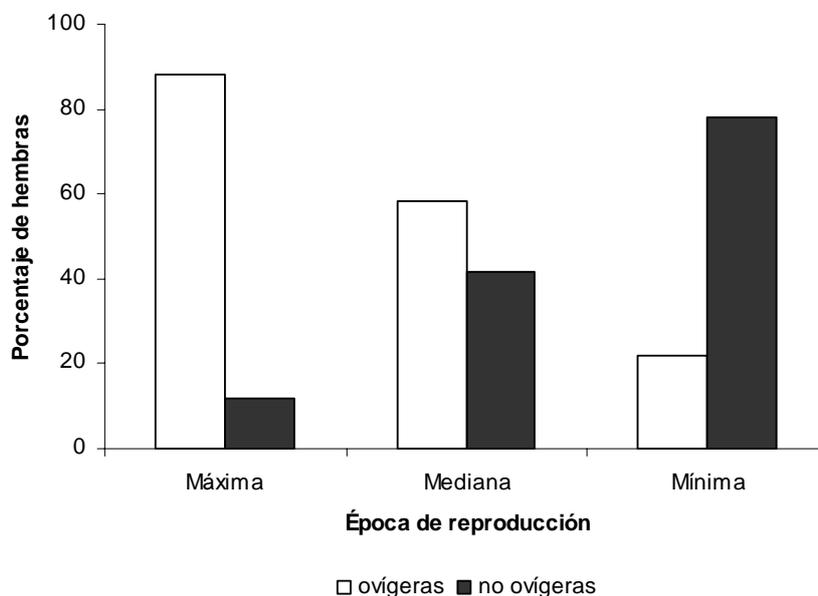


Figura 5. Porcentaje de hembras de *Panulirus guttatus* ovígeras y no ovígeras durante las épocas de máxima, mediana y mínima actividad reproductiva.

Densidad poblacional de *Panulirus guttatus*

Se registró la densidad poblacional promedio de *P. guttatus* en el arrecife frontal de Puerto Morelos. La densidad máxima (4.7 individuos/100m²) se presentó en noviembre de 2006, y la mínima (2.0 individuos/100m²) en marzo de 2007. En todos los censos, de manera consistente, las densidades fueron menores en el sitio 1, mayores en el sitio 2, e intermedias en el sitio 3. Sin embargo, la densidad poblacional en los sitios 1 y 2 mostró tendencias similares en el tiempo, mientras que la densidad poblacional en el sitio 3 fue más variable (Figura 6).

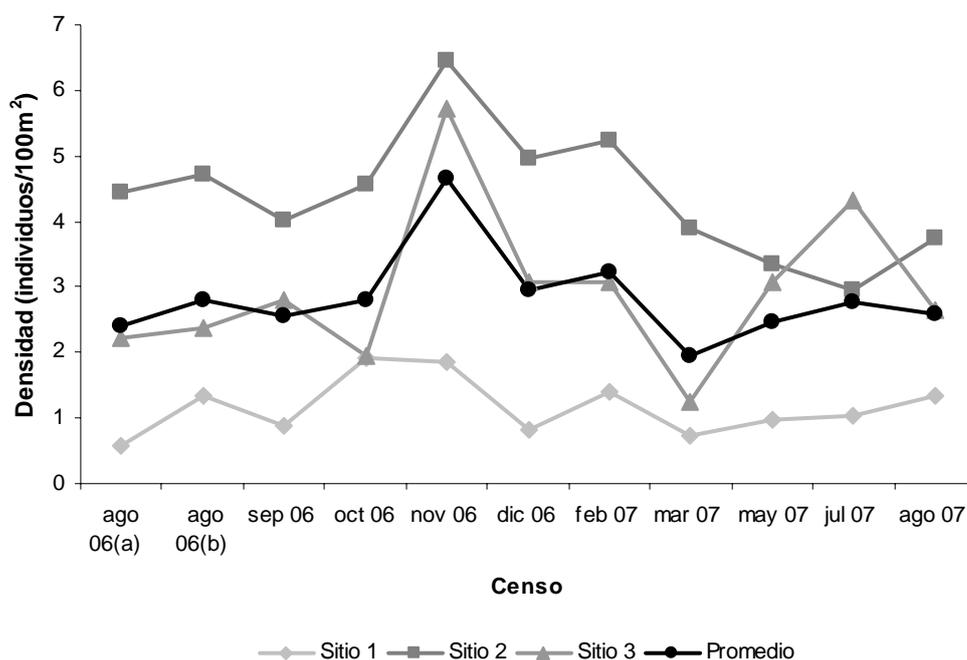


Figura 6. Densidad poblacional (número de individuos/100 m²) de *Panulirus guttatus* en cada uno de los tres sitios fijos de muestreo y densidad promedio por censo en el arrecife frontal de Puerto Morelos.

Distribución de los individuos de *Panulirus guttatus* en los refugios

La tendencia que se observó a lo largo de los 11 censos fue la de encontrar una mayor cantidad de refugios desocupados, seguido por los refugios con una, dos, y tres o más langostas, respectivamente (Figura 7). Con los datos agrupados por época reproductiva, la distribución de langostas entre refugios difirió significativamente del azar (Poisson) en las épocas de máxima y mínima actividad reproductiva ($\chi^2 = 29.686$, g.l = 1, $P < 0.001$; $\chi^2 = 8.558$, g.l = 1, $P < 0.01$, respectivamente), pero no difirió del azar en la época de mediana actividad reproductiva ($\chi^2 = 2.471$, g.l = 1, $P = 0.116$) (Figura 8).

La mayoría de los refugios ocupados albergaban a un solo individuo. Los porcentajes de machos solitarios y de hembras solitarias no difirieron significativamente en las tres épocas reproductivas ($\chi^2 = 0.474$, g.l = 2, $P = 0.789$) (Figura 9), con un mayor porcentaje global de machos solitarios (65%) que de hembras solitarias (35%) ($\chi^2 = 21.073$, g.l = 1, $P < 0.001$).

Durante el estudio se realizaron 1454 revisiones a los refugios, de las cuales en 147 se observaron refugios con ocupación múltiple, es decir, con agrupaciones de dos hasta 14 langostas. En el censo de noviembre de 2006 (correspondiente a la época de máxima actividad reproductiva), se obtuvo tanto el mayor porcentaje de refugios con ocupación múltiple como la mayor densidad poblacional promedio durante el estudio. Sin embargo, el análisis de correlación múltiple desechó la proporción de hembras ovígeras por no mostrar una relación significativa con la agregación (proporción de refugios con dos o más langostas), mientras que la densidad de langostas sí mostró una correlación positiva y significativa con la agregación (R del modelo = 0.911, $n = 11$, $P < 0.001$; Figuras 10 y 11).

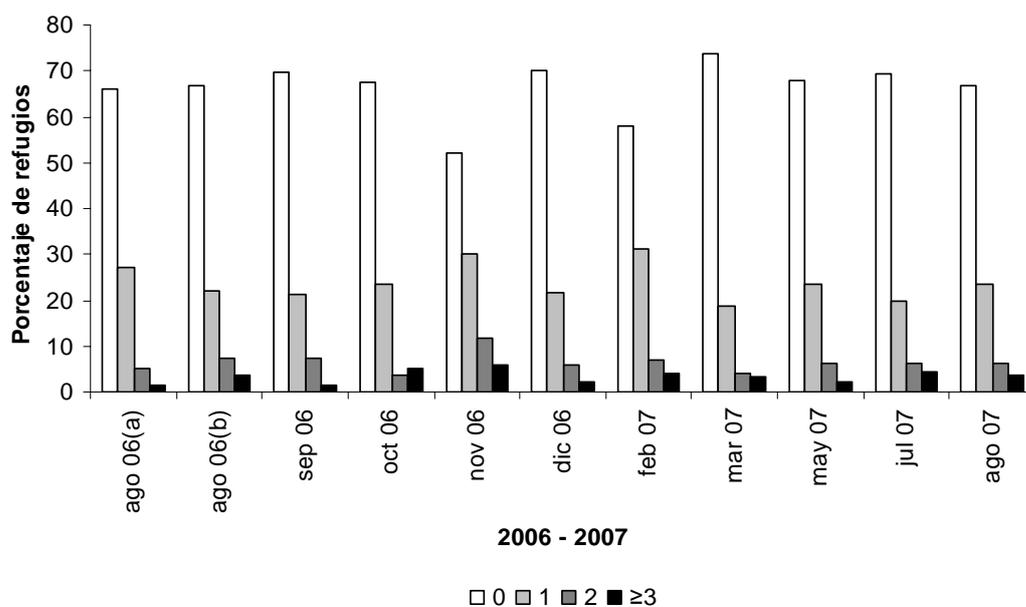


Figura 7. Porcentaje de refugios ocupados por 0, 1, 2, y 3 ó más individuos de *Panulirus guttatus* en cada uno de los censos de agosto de 2006 a agosto de 2007.

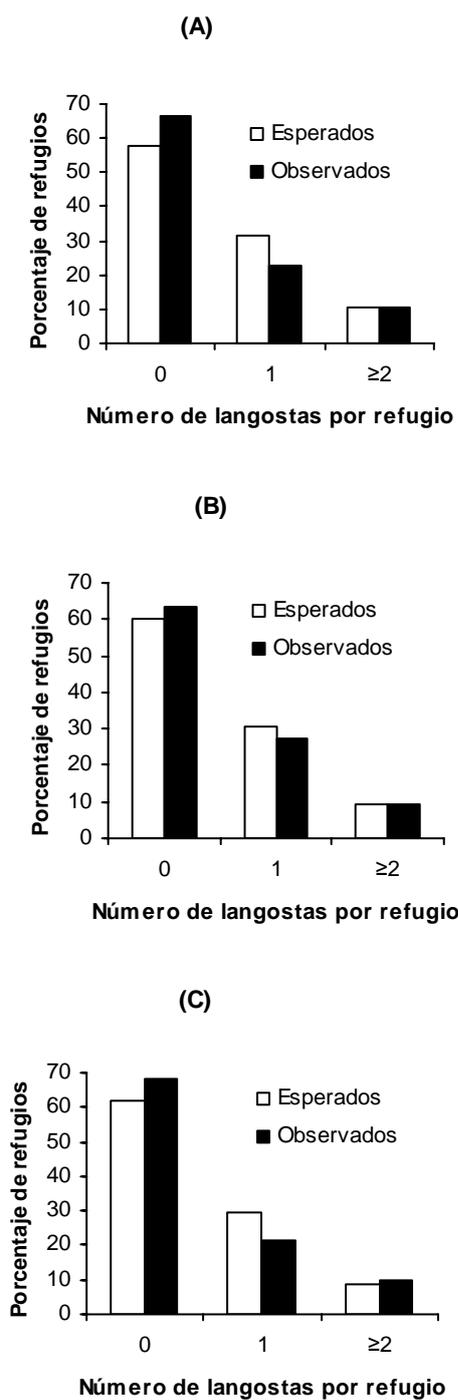


Figura 8. Distribución de los refugios ocupados con 0, 1, 2, y 3 ó más individuos de *Panulirus guttatus* durante cada una de las épocas reproductivas (**A.** Máxima; **B.** Mediana; **C.** Mínima). Las frecuencias esperadas se calcularon a partir de la distribución de Poisson.

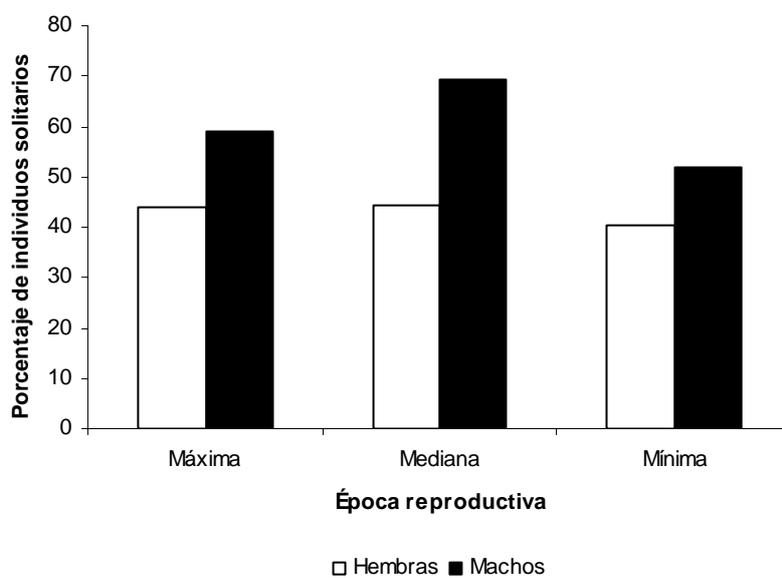


Figura 9. *Panulirus guttatus*. Porcentaje de hembras y machos solitarios durante las tres épocas reproductivas (hembras, n = 87; machos, n = 159).

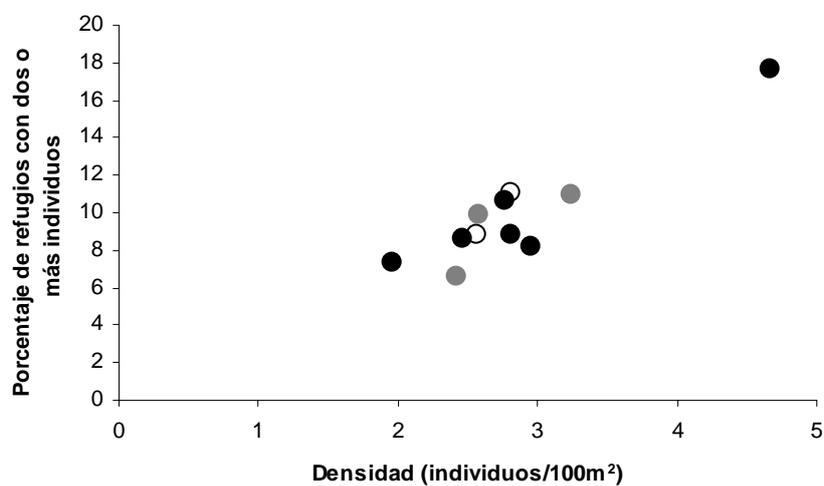


Figura 10. Relación entre la densidad promedio (individuos/100 m²) de *Panulirus guttatus* y el porcentaje de refugios con ocupación múltiple (dos o más langostas) por censo. Los círculos negros corresponden a los meses de máxima, los grises a los meses de mediana y los blancos a los meses de mínima actividad reproductiva.

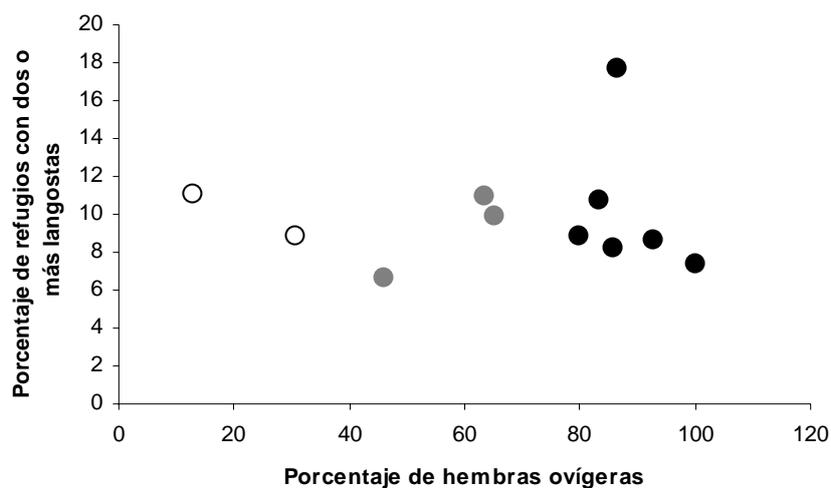


Figura 11. Relación entre el porcentaje de hembras ovígeras de *Panulirus guttatus* y el porcentaje de refugios con ocupación múltiple (dos o más langostas) por censo. Los círculos negros corresponden a los meses de máxima, los grises a los meses de mediana y los blancos a los meses de mínima actividad reproductiva.

Debido a la imposibilidad de determinar el sexo de todos los individuos, no se consiguió estimar la composición sexual de los grupos de langostas que se encontraron dentro de los refugios con ocupación múltiple; por lo tanto, no se logró determinar si existen “harems” de hembras con un macho dominante. Sin embargo, en los refugios en que sí se consiguió determinar el sexo de todos sus habitantes, en 13 ocasiones se observaron refugios ocupados exclusivamente por hembras, en 11 ocasiones se observaron refugios ocupados solo por machos y en 21 ocasiones refugios con individuos de ambos sexos.

A lo largo del estudio, se hicieron 102 observaciones de refugios cohabitados por *P. guttatus* y *P. argus*, lo que corresponde al 7% de las observaciones de refugios.

2. Experimento controlado en laboratorio. Selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa

Hembras grandes

El análisis estadístico para las hembras grandes (Tabla 2) arrojó como resultado que existen diferencias significativas entre las proporciones observadas y las esperadas ($\chi^2 = 4.451$, g.l = 1, P = 0.035), lo que indica que las hembras grandes seleccionaron significativamente los refugios que contenían a los machos grandes.

Tabla 2. Número de hembras maduras grandes observado (Obs.) y esperado (Esp.) que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño. Las hembras que se encontraban en su propio refugio (localizado en el extremo del área común del laberinto) se registraron como hembras que no eligieron refugio. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño; tratamiento SO_G: dos machos grandes; tratamiento SO_P: dos machos pequeños.

Tratamiento	Macho grande		Macho pequeño		No eligieron		Total	χ^2	g.l	P
	(Obs.)	(Esp.)	(Obs.)	(Esp.)	(Obs.)	(Esp.)				
CO	13	8.81	4	8.19	7	7	24	4.451	1	0.035
SO _G	11	11.26	-	-	1	0.74	12			
SO _P	-	-	11	10.46	1	1.54	12			

Durante los tratamientos SO_G y SO_P se observó que un gran porcentaje de hembras grandes se localizaron en el refugio de cualquiera de los dos machos. En cambio, en el tratamiento CO, el mayor porcentaje de hembras se localizó en el refugio ocupado por el macho grande con respecto al porcentaje de hembras que se localizó en el refugio del macho pequeño. Estos resultados sugieren que las hembras grandes prefieren compartir algún refugio con otro coespecífico a permanecer en un refugio individual, pero que ante la posibilidad de elegir entre refugios ocupados por parejas potenciales de diferentes tallas, expresan un comportamiento selectivo por el refugio ocupado por un macho grande (Figura 12).

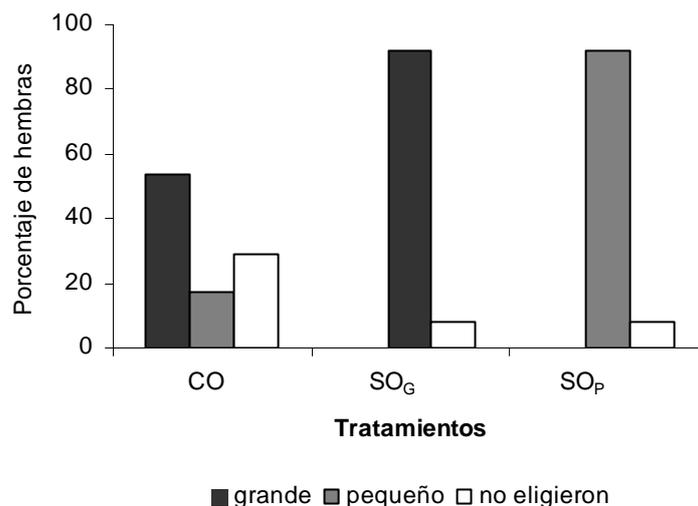


Figura 12. Porcentaje de hembras maduras grandes de *Panulirus guttatus* que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño y que no eligieron refugio (hembras que se encontraban en el refugio localizado en el extremo del área común del laberinto) en cada uno de los tratamientos. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño (n = 24); tratamiento SO_G: dos machos grandes (n = 12); tratamiento SO_P: dos machos pequeños (n = 12).

Hembras pequeñas

El análisis estadístico para las hembras pequeñas (Tabla 3) no mostró diferencias significativas entre las proporciones observadas y las esperadas ($\chi^2 = 0.170$, g.l = 1, P = 0.680). Estos resultados indican la ausencia de un comportamiento selectivo.

Tabla 3. Número de hembras maduras pequeñas observado (Obs.) y esperado (Esp.) que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño. Las hembras que se encontraban en su propio refugio (localizado en el extremo del área común del laberinto) se registraron como hembras que no eligieron refugio. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño; tratamiento SO_G: dos machos grandes; tratamiento SO_P: dos machos pequeños.

Tratamiento	Macho grande		Macho pequeño		No eligieron		Total	χ^2	g.l	P
	(Obs.)	(Esp.)	(Obs.)	(Esp.)	(Obs.)	(Esp.)				
CO	11	10.11	10	10.89	3	3	24	0.170	1	0.680
SO _G	10	10.14	-	-	2	1.86	12			
SO _P	-	-	11	10.92	1	1.08	12			

Las hembras pequeñas se localizaron con más frecuencia en el refugio de algún macho en los tratamientos SO_G y SO_P . Sin embargo, el porcentaje de hembras que no eligieron refugio fue ligeramente mayor en el tratamiento SO_G con machos grandes. En el tratamiento CO los porcentajes de hembras localizadas en los refugios de los machos grandes y pequeños fue muy similar (Figura 13). Estos resultados muestran que las hembras pequeñas no despliegan una conducta de selección activa en función de la talla del macho.

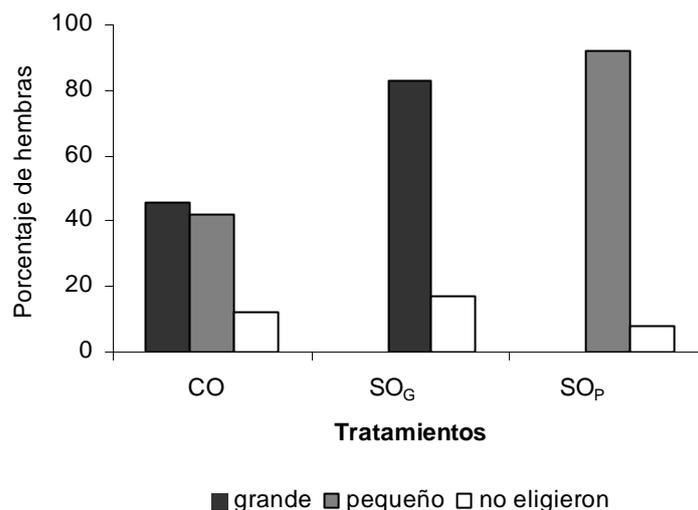


Figura 13. Porcentaje de hembras maduras pequeñas de *Panulirus guttatus* que se encontraban en el refugio del macho grande o en el refugio del macho pequeño y que no eligieron refugio (hembras que se encontraban en el refugio localizado en el extremo del área común del laberinto) en cada uno de los tratamientos. Tratamiento CO: un macho grande y un macho pequeño ($n = 24$); tratamiento SO_G : dos machos grandes ($n = 12$); tratamiento SO_P : dos machos pequeños ($n = 12$).

Tamaño del espermátforo vs. talla de los progenitores

En el transcurso del experimento ocurrieron algunos eventos de apareamiento, con o sin desove. Se encontraron 15 hembras con espermátforos adheridos, incluyendo algunas que no se encontraban dentro del refugio de algún macho el día del registro. Esto sugiere que dichas hembras copularon con alguno de los machos disponibles previo al día del registro, y luego regresaron a su propio refugio.

Para aumentar el tamaño de muestra, se incluyeron datos de cinco apareamientos obtenidos durante el experimento preliminar. Sin embargo, para los análisis de correlación sólo se incluyeron 17 espermátforos, ya que en dos casos no se pudo determinar de cuál de los

dos machos (grande o pequeño) provenían, debido a que las hembras se encontraron en el refugio localizado en su propio refugio el día del registro y eran parte de un tratamiento CO, y en el otro caso el espermatozoido tenía un valor de área extremo. Los resultados de los análisis no mostraron una relación significativa entre el tamaño del espermatozoido y la talla de la hembra ($r = 0.258$, $n = 17$, $P = 0.317$) (Figura 14A), ni entre el tamaño del espermatozoido y la talla del macho ($r = 0.279$, $n = 17$, $P = 0.278$) (Figura 14B).

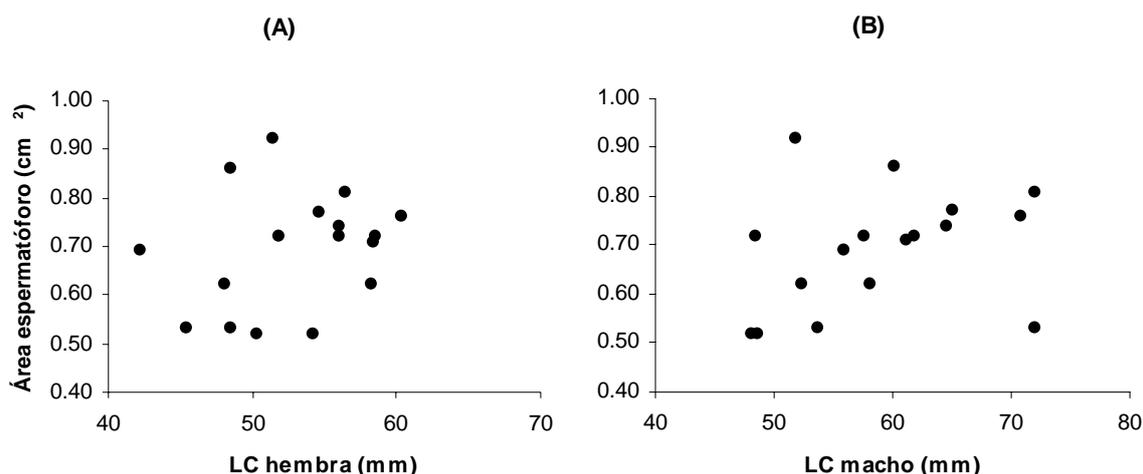


Figura 14. **A.** Relación entre la longitud cefalotorácica (LC, mm) de las hembras de *Panulirus guttatus* y el área del espermatozoido (cm^2) depositado por machos durante el apareamiento ($n = 17$). **B.** Relación entre la longitud cefalotorácica del macho y el área del espermatozoido depositado en hembras durante el apareamiento ($n = 17$).

En todos los casos, las hembras con espermatozoido y/o masa ovígera fueron colocadas en un estanque independiente para darles seguimiento. De las 15 hembras apareadas durante el experimento de selección, la mayoría de las hembras (10) poseían masa ovígera el día del registro; sin embargo, se presentaron casos en los cuales las hembras (2) desovaron al día siguiente o hasta tres días después del registro (1). Asimismo, hubo dos casos en los cuales las hembras nunca desovaron a pesar de haberse apareado y cuatro casos en los cuales las hembras desovaron sin presentar espermatozoidos adheridos al sternum. Cinco de las trece hembras que desovaron después del apareamiento produjeron masas ovígeras con huevos fértiles (desarrollados exitosamente hasta el primer estadio de larva). El resto de las masas ovígeras fueron infértiles y por lo tanto no se fijaron a los pleópodos de las hembras.

DISCUSIÓN

1. Ocupación de refugios por individuos de *Panulirus guttatus* con respecto a la época reproductiva

En las langostas Palinuridae (palinúridas), como en muchos otros animales, la duración y el inicio de las épocas reproductivas se encuentran bajo la influencia de factores ambientales tales como el fotoperiodo y la temperatura (Chittleborough, 1974; Deguchi *et al.*, 1991; Matsuda *et al.*, 2002). Por tanto, existen variaciones geográficas en el periodo reproductivo de *P. guttatus*. En Florida, México y Belice la reproducción se lleva a cabo todo el año, con un mínimo hacia finales de verano (Chitty, 1973; Sharp *et al.*, 1997; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; Acosta y Robertson, 2003), mientras que en Bermuda cesa durante el invierno y la primavera, cuando la temperatura del agua es baja y el fotoperiodo corto (Sutcliffe, 1953). En el presente trabajo, la variabilidad estacional en las actividades reproductivas fue alta (Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; Negrete-Soto *et al.*, 2002). No obstante, fue posible definir tres épocas reproductivas sobre la base de los porcentajes de hembras ovígeras obtenidas en los censos mensuales. Los resultados fueron similares a los obtenidos por Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz (1999) y Negrete-Soto *et al.* (2002). La diferencia en el presente trabajo, es que la época de máxima actividad reproductiva fue más amplia y estuvo interrumpida por un breve periodo de mediana actividad reproductiva, que podría representar un periodo de transición entre el final del principal pico de actividad reproductiva de las hembras grandes y el inicio del pico de actividad reproductiva de las hembras maduras pequeñas (Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz 1999).

En los decápodos, las señales químicas entre coespecíficos juegan un papel central en la comunicación social. En las langostas palinúridas, las señales químicas emanadas por individuos refugiados pueden ser percibidas por otros coespecíficos como una indicación de la calidad del refugio, lo cual puede favorecer la agregación (Nevitt *et al.*, 2000; Childress y Herrnkind, 2001). Los juveniles son altamente gregarios, pero la agregación de los adultos dentro de los refugios parece variar ampliamente (e.g., épocas reproductivas, sexo de los organismos). En el caso particular de *P. guttatus*, los resultados experimentales obtenidos por Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2005) mostraron que la respuesta de los organismos adultos a elegir refugios con olores de coespecíficos tiende a ser más intensa en la época de mayor actividad reproductiva. Sin embargo, en el presente estudio no se observó una correlación entre la agregación y la intensidad en la actividad reproductiva. Pero por otro lado, se observó una correlación significativa entre el porcentaje de refugios con ocupación múltiple (dos o más langostas) y la densidad promedio de langostas por censo, sobresaliendo el mes de noviembre de 2006 como el mes con la mayor densidad poblacional y el mayor porcentaje de refugios cohabitados. Estos resultados son congruentes con los obtenidos por Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2008), quienes observaron que la agregación en *P. guttatus* tiende a

umentar con la densidad poblacional. Con base en lo anterior, se puede sugerir que la densidad poblacional es el factor que promueve la cohabitación dentro de los refugios, más que las épocas de actividad reproductiva.

La prevalencia de refugios desocupados a través del tiempo sugiere que el número de refugios potenciales en el hábitat arrecifal no está limitado (Childress y Herrnkind, 1997; Lozano-Álvarez *et al.*, 2007; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2008). Por otro lado, los refugios con ocupación múltiple fueron relativamente escasos. Aunque el número máximo de langostas encontradas dentro de un refugio fue de 14, notablemente mayor a las siete langostas reportadas por Sharp *et al.* (1997) en un solo refugio, la mayor cantidad de refugios con ocupación múltiple sólo albergaba a dos coespecíficos. De cualquier manera, a lo largo del estudio se observó un mayor número de refugios ocupados por individuos solitarios que por individuos agrupados, y los machos presentaron una mayor tendencia que las hembras a ocupar refugios de manera solitaria. Además, el 69% de los machos solitarios tuvieron una LC mayor a 60 mm. Estos resultados son congruentes con observaciones hechas en laboratorio de que los machos grandes de *P. guttatus* muestran un comportamiento agresivo contra coespecíficos más pequeños, a los cuales desplazan de sus refugios (Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán, 2001; Segura-García *et al.*, 2004; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2008).

El comportamiento críptico de *P. guttatus*, aunado a la estructura intrincada del arrecife coralino, dificultó la determinación sexual de algunos individuos refugiados. Sin embargo, la proporción global macho:hembra estimada en el presente trabajo fue de 1.3:1, similar a la obtenida por Osorio-Arciniegas (2005) en Puerto Morelos (1.4:1) y por Sharp *et al.* (1997) en el arrecife de Looe Key en Florida (1.2:1). Estas proporciones fueron obtenidas durante el día, cuando las langostas se encuentran refugiadas. Sin embargo, Sharp *et al.* (1997) observaron una proporción notablemente sesgada hacia las hembras (1:3) durante la noche, cuando las langostas salen de sus refugios. Estos autores concluyeron que la proporción sexual observada durante la noche es la que mejor se aproxima a la proporción sexual real de la población. Ciertamente, en diversos trabajos donde se han reportado capturas de *P. guttatus* por medio de trampas y redes se han obtenido proporciones sexuales sesgadas hacia los machos (1.7:1, Farrugio, 1975; 1.9:1, Carrasco-Zanini, 1985; 2.6:1, Negrete-Soto, 1988), debido probablemente a que los machos son más activos en la búsqueda de alimento durante la noche, mientras que las hembras, en particular si se encuentran ovígeras, tienden a permanecer más tiempo en sus refugios. En cambio, los muestreos obtenidos por medio de buceo suelen dar como resultado proporciones más balanceadas, o bien, sesgadas hacia las hembras (Caillouet *et al.*, 1971; Chitty, 1973). En resumen, las proporciones sexuales estimadas a partir de muestras obtenidas con diversos métodos arrojan resultados contrastantes, los cuales pueden ser explicados como una expresión diferencial del comportamiento de las hembras y de los machos relacionado con actividades de alimentación

o reproductivas que, finalmente, se ven reflejados en el número de hembras y machos capturados (Morgan, 1974).

En otras especies de langostas palinúridas tales como *P. argus* y *J. edwardsii* se ha observado, tanto en el campo (ambas especies) como en el laboratorio (*P. argus*), que algunos refugios son ocupados por dos o más hembras y un solo macho (los llamados “harems”) y que el macho tiende a permanecer a la entrada del refugio (Herrnkind y Lipcius, 1989; MacDiarmid, 1994). MacDiarmid (1994) propuso que los machos de *J. edwardsii* protegen el refugio por su valor como guarida, y no al grupo de hembras que lo ocupan. La cohabitación de dos o más hembras con un solo macho también fue observado en *P. guttatus* por Sharp *et al.* (1997), quienes plantearon la hipótesis de que el macho protege al “harem” de hembras contra la posible incursión de otros machos al refugio. En el presente trabajo, no fue posible conocer la composición sexual de todos los grupos de langostas que compartían un solo refugio, pero en los casos en que sí fue posible se observó una amplia heterogeneidad en la proporción sexual de los cohabitantes (sólo hembras, sólo machos, o hembras y machos). En aquellos grupos que estaban integrados por una o más hembras y un macho, se observó que los individuos eran de diferentes tallas, siendo por lo general el macho más grande o bien de la misma clase de talla que la(s) hembra(s). Sin embargo, no se observó que el macho se ubicara en la entrada del refugio. Más bien, las langostas (independientemente de su sexo) tendieron a ubicarse en las partes profundas y menos accesibles de los refugios, comportamiento intrínseco de esta especie (Briones-Fourzán *et al.*, 2006). Al observar el patrón de utilización del espacio interno del refugio por individuos de *P. guttatus*, éstos tienden a aferrarse del techo o las paredes en las partes más profundas de los refugios, de tal manera que su cuerpo quede completamente oculto. Este comportamiento, que contrasta con el de su congénere *P. argus* (que tiende a ocupar el piso y la entrada de los refugios), fue mencionado por primera vez por Sharp *et al.* (1997) y subsecuentemente observado, tanto en el hábitat arrecifal como en experimentos de laboratorio, por Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán (2001), Segura-García *et al.* (2004) y Lozano-Álvarez *et al.* (2007). El uso del espacio del refugio y el comportamiento altamente críptico de *P. guttatus* parecen estar estrechamente relacionados con su mayor vulnerabilidad a la depredación en comparación con *P. argus* (Briones-Fourzán *et al.*, 2006; Lozano-Álvarez *et al.*, 2007).

Panulirus guttatus y *P. argus* coexisten a escala regional a lo largo del mar Caribe y localmente en arrecifes coralinos e, incluso, en ocasiones pueden compartir un mismo refugio. Durante el presente trabajo se observaron pocos refugios cohabitados por *P. guttatus* y *P. argus* (7%). Estos resultados son similares a los obtenidos por Sharp *et al.* (1997) en Looe Key, Florida, donde observaron un 4% de refugios cohabitados, y a los obtenidos por Lozano-Álvarez *et al.* (2007) en el mismo arrecife de Puerto Morelos, donde la cohabitación entre ambas especies se presentó en un 2% de los refugios revisados.

En el hábitat arrecifal es posible encontrar hembras de *P. guttatus* con masas ovígeras en las diferentes etapas de desarrollo (Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999; Negrete-Soto *et al.*, 2002), lo que indica que todas las actividades asociadas a la reproducción se realizan en el hábitat arrecifal. Sin embargo, los puerulos y los pequeños juveniles son raramente observados en dicho hábitat. Durante las visitas realizadas a los refugios se observaron en tres diferentes ocasiones las antenas largas y espatuladas características de los puerulos de *P. guttatus* (Briones-Fourzán y McWilliam, 1997) emergiendo de pequeñas oquedades en el arrecife. Lo anterior confirma que los puerulos de *P. guttatus* se establecen directamente en el hábitat arrecifal y que los individuos residen en dicho hábitat durante toda su vida bentónica (Briones-Fourzán y McWilliam, 1997; Sharp *et al.*, 1997).

Como se mencionó anteriormente, el comportamiento de *P. guttatus* y la complejidad estructural del hábitat arrecifal dificultaron la observación de las langostas, motivo por el cual vale la pena proponer algunas consideraciones para el desarrollo de trabajos futuros. La utilización de una cámara subacuática facilitaría la determinación sexual de los individuos y permitiría la filmación de las actividades realizadas por los organismos dentro de los refugios naturales, proporcionando una valiosa información sobre su comportamiento en general, y más aún durante la época de máxima actividad reproductiva, cuando tal vez se podrían observar eventos tales como cortejos y apareamientos. Además, sería enriquecedora la realización de experimentos controlados en laboratorio que permitan probar la hipótesis sobre la agregación de hembras dentro de refugios artificiales con un macho dominante, si éste muestra un comportamiento defensivo y si es capaz de aparearse con más de una hembra.

2. Experimento controlado en laboratorio. Selección de refugio por hembras en relación al tamaño del macho que lo ocupa

Recientemente, se ha incrementado el interés en diseñar experimentos apropiados para evaluar las respuestas conductuales de los animales (e.g., Liszka y Underwood, 1990; Olabarria *et al.*, 2002; Underwood *et al.*, 2004; Magallón, 2005; Underwood y Clarke, 2005; Jackson y Underwood; 2007). Esto se debe a que muchos experimentos que tienen como finalidad analizar el comportamiento selectivo de los organismos suelen carecer de controles adecuados y de independencia estadística en los datos, lo que dificulta su interpretación (Chapman, 2000; Underwood *et al.*, 2004). Frecuentemente, los organismos son sometidos a tratamientos que les permiten elegir entre dos o más alternativas (tratamientos con opción), a partir de los cuales se considera como una respuesta de conducta selectiva aquella alternativa con la mayor frecuencia de elección. Sin embargo, para poder concluir que la respuesta de los organismos es resultado de una preferencia, es necesaria la aplicación de tratamientos control

en los cuales los organismos no tengan la posibilidad de elegir (tratamientos sin opción), obteniéndose de esta manera la independencia entre tratamientos.

Para demostrar que los patrones observados en la naturaleza son el resultado de una preferencia o conducta selectiva por parte de los organismos, es necesario realizar análisis experimentales muy cuidadosos. Una de las implicaciones interpretativas de dichos análisis es que la selección activa puede ser positiva (a favor) o negativa (en contra) del opuesto (Underwood *et al.*, 2004). Por ejemplo, en el presente trabajo más del 80% de las hembras grandes se encontraron en el refugio de los machos pequeños (tratamiento sin opción), pero cuando las hembras fueron sometidas al tratamiento con opción con machos grandes y pequeños, éstas seleccionaron a favor de los machos grandes, rechazando a los pequeños. Underwood *et al.*, (2004) sugieren al menos tres maneras diferentes en las cuales algunos artefactos del diseño experimental pueden provocar problemas de falta de independencia en los datos. Estos problemas potenciales se mencionan a continuación, ubicándolos dentro del contexto del presente trabajo, y para cada uno de ellos se menciona la solución propuesta.

1. El uso de la misma hembra en más de una repetición. Esto podría causar un problema si la hembra experimental presenta una tendencia intrínseca a moverse hacia la derecha o hacia la izquierda del laberinto en Y, ya que podría expresar dicha tendencia al momento de encontrar la bifurcación en el laberinto más veces que las esperadas por azar, sin importar las características del macho que se encuentre en cada brazo del laberinto. En el caso específico de *P. guttatus*, se ha comprobado que las langostas tienden a explorar ambos brazos del laberinto durante la noche, antes de hacer una elección de refugio (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005).

2. El uso repetido de los mismos machos (estímulos). Es posible que alguno de los estímulos cause una respuesta inusual en los organismos experimentales, es decir, pudiese darse el caso que algún macho poseyera alguna característica particular que desencadenara una respuesta inusual a su favor o en su contra. Si este macho fuese reutilizado en subsiguientes repeticiones, podría causar esa misma respuesta en las hembras experimentales, lo que aumentaría la proporción de hembras que lo eligieran o rechazaran con respecto al otro macho. En el presente trabajo, debido a la limitación para obtener machos de las tallas y en las cantidades requeridas para la realización del experimento, fue necesario utilizar a 33 machos (el 17% del total de machos) en más de una ocasión. Sin embargo, estos machos no fueron reutilizados inmediatamente, sino por lo menos una semana más tarde.

3. Que a pesar de que las hembras y los machos utilizados en cada repetición fuesen diferentes, las hembras dejaran algún rastro por el laberinto que pudiera representar una pista a seguir por las siguientes hembras experimentales, de tal forma que los datos obtenidos podrían no reflejar una preferencia o comportamiento activo de los organismos. En los

crustáceos decápodos la comunicación entre organismos está mediada primordialmente por señales químicas liberadas al medio a través de la orina y las branquias y detectadas por los receptores localizados principalmente en las anténulas (Zimmer y Butman, 2000; Grasso y Basil, 2002). Por tal motivo, los laberintos y los refugios eran drenados y lavados al terminar cada corrida experimental y, posteriormente, se dejaba un flujo de agua corriente tanto tiempo como fuera posible para evitar la persistencia de cualquier señal química potencial hasta la siguiente corrida.

A las tres consideraciones anteriores se podría agregar una cuarta, la cual consistiría en que el flujo de agua hacia ambos brazos del laberinto fuera diferente. Para efectos de este experimento, se consideró adecuado un flujo de agua de entre 1.5 y 2.0 L min⁻¹. Esta velocidad de flujo se ha utilizado regularmente en estudios de comunicación química en langostas, ya que permite que el agua proveniente de ambos brazos se mezcle en el área común del laberinto antes de salir por el tubo localizado en el extremo posterior del área común (Ratchford y Eggleston, 1998; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2005). Sin embargo, en el presente trabajo las hembras no estaban sujetas solamente a estímulos químicos de los machos, sino también visuales y posiblemente táctiles. De cualquier manera, el flujo se revisaba tanto al inicio como al final de cada corrida. En ningún caso el flujo fue menor a 1.5 L min⁻¹ o mayor a 2.0 L min⁻¹.

Vale la pena resaltar que, si bien otros estudios han demostrado que la orina excretada por los palinúridos, aún disuelta en bajas concentraciones, es suficiente para atraer a otros coespecíficos a ocupar un refugio (Horner *et al.*, 2006), el diseño experimental utilizado en el presente trabajo permitió que la hembra también recibiera estímulos visuales y táctiles de cada uno de los machos, ya que estudios previos han sugerido que las hembras de los palinúridos pueden discriminar entre dos parejas potenciales usando una combinación de diferentes sentidos (olfato, vista y tacto) (Raethke *et al.*, 2004). A su vez, con dicho diseño se evitó que los machos se agredieran al no tener contacto físico entre sí.

Los resultados del experimento sobre la selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa mostraron que las hembras de *P. guttatus* expresaron comportamientos diferentes en función de su propia talla. Las hembras grandes seleccionaron los refugios con los machos grandes, mientras que las hembras pequeñas no presentaron una conducta selectiva por refugios ocupados por machos grandes o pequeños. Por otra parte, las hembras de ambas clases de talla se comportaron de manera similar en los tratamientos sin opción, ya que menos del 20% de las hembras se encontraron en su propio refugio, lo cual sugiere que las hembras prefieren cohabitar con algún coespecífico a permanecer en un refugio por sí solas. Estos resultados son congruentes con el patrón de ocupación de refugios observado en el hábitat arrecifal, donde más del 50% de las hembras se encontraron cohabitando con coespecíficos (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2008). Por el contrario,

contrastan con los resultados experimentales obtenidos por Robertson (2001). Esta autora, quien dividió a las hembras experimentales en tres categorías de talla (pequeñas, medianas y grandes), observó que todas tendían a aparearse con el macho más grande disponible. Sin embargo, el diseño experimental utilizado por Robertson (2001) fue diferente del utilizado en el presente estudio. En particular, careció de los tratamientos “control” necesarios para comprobar la hipótesis sobre el comportamiento selectivo (Underwood y Clarke, 2005).

El comportamiento de selección de pareja expresado por las hembras grandes fue diferente al de las hembras pequeñas, ya que las hembras grandes seleccionaron a los machos grandes, mientras que las hembras pequeñas no exhibieron un comportamiento selectivo. Dado que las hembras dentro del intervalo de talla de 55–65 mm LC aportan más de la mitad de la producción de huevos de la población (Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz, 1999), la capacidad de las hembras grandes de seleccionar a favor de los machos grandes para el apareamiento podría conferirles el beneficio de que sus masas ovígeras no sufran una reducción en tamaño como consecuencia del apareamiento con machos pequeños (MacDiarmid y Butler, 1999; Robertson, 2001).

Si bien las hembras pequeñas no muestran una preferencia por los machos grandes, las masas ovígeras obtenidas del apareamiento con machos pequeños se ven menos afectadas en reducción de tamaño que cuando el apareamiento se realiza entre hembras grandes y machos pequeños (Robertson, 2001), de tal forma que durante la época reproductiva las hembras pequeñas podrían aparearse con los machos de las tallas disponibles y así tener una aporte en la producción de huevos de la población, en lugar de liberar óvulos sin fertilizar.

Los machos de diversos taxa, incluyendo langostas palinúridas (MacDiarmid y Butler, 1999), sufren de limitación espermática (Hosken y Stockley, 1998; Kendall y Wolcott, 1999; Wedell *et al.*, 2002). En este contexto, MacDiarmid y Butler (1999) realizaron experimentos con dos especies de langosta, *P. argus* y *J. edwardsii*, en los cuales manipularon la talla de las parejas para determinar el efecto que ésta tiene tanto en el tamaño (área) del espermátforo, como en el tamaño de la masa ovígera. En el caso de *J. edwardsii*, MacDiarmid y Butler (1999) no consiguieron medir el área del espermátforo debido a que éste se desintegra rápidamente, pero en el caso de *P. argus*, dichos autores observaron que el tamaño del espermátforo tiene una relación positiva con la talla de los machos, y que incluso, los machos medianos y grandes son capaces de controlar la cantidad de masa espermática que transfieren en función de la talla de la hembra, lo que sugiere que son capaces de evaluar la talla de la pareja. Asimismo, para esta especie el área del espermátforo tiene una mayor influencia sobre el tamaño de la masa ovígera que la talla de la hembra. En el caso de *J. edwardsii* el tamaño de la masa ovígera está determinado por la talla de la hembra, la talla del macho y el número de apareamientos previos del macho. Sin embargo, en el caso de *P. guttatus*, los resultados

mostraron una alta variabilidad en el tamaño del espermátforo y por tanto, éste no parece tener una correlación con la talla de la hembra ni con la del macho.

La limitación espermática tiene consecuencias potenciales en las poblaciones de langosta que son explotadas comercialmente, en particular si sus medidas de regulación incluyen una talla mínima de captura, ya que los machos alcanzan tallas muy superiores a las hembras. Por ejemplo, en varias especies de decápodos, incluyendo langostas [e.g., *J. edwardsii*, *J. lalandii*, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896)], la pesca intensa, además de disminuir la abundancia de machos y sesgar la proporción sexual de la población, ha reducido la talla media de los machos. Esto ha conducido a una limitación espermática, en la cual la calidad y la cantidad del esperma provisto por los machos disponibles resultan insuficientes para fertilizar los huevos producidos por las hembras, afectando directamente el potencial reproductivo de la población (MacDiarmid y Butler, 1999; Carver *et al.*, 2005; Wolcott *et al.*, 2005). Aunque *P. guttatus* no se explota tan intensamente en México como en otras localidades del Caribe (e.g., Bermuda y Martinica) (Evans y Lockwood, 1994) por ser capturada incidentalmente con *P. argus* (Padilla-Ramos y Briones-Fourzán, 1997), es posible que las capturas de *P. guttatus* aumenten en el futuro al incrementarse la presión de pesca sobre *P. argus*. Por tanto, para profundizar en el conocimiento del papel que juegan los machos en el éxito reproductivo de las hembras, es importante realizar experimentos que permitan determinar el efecto de la limitación espermática de los machos de *P. guttatus* en la fecundidad de las hembras (Robertson, 2001).

En su trabajo, MacDiarmid y Butler (1999) mencionan de manera incidental que el espermátforo de *P. guttatus* se desintegra fácilmente, por lo que debe ser utilizado inmediatamente por la hembra. Sin embargo, dicha noción no es sustentada por observaciones hechas en el presente estudio que muestran que el espermátforo de *P. guttatus* es más duradero de lo que sugieren estos autores. Por ejemplo, en algunas ocasiones, los espermátforos ni siquiera se encontraban rasgados al momento de dibujarlos en las hojas de acetato. Además, cuando se capturaban las langostas experimentales era frecuente encontrar hembras con masas ovígeras en desarrollo avanzado (con huevos de color café oscuro) y que aún presentaban restos de espermátforo en el sternum. Incluso, las hembras experimentales que desovaron y liberaron larvas poseían restos de espermátforo. Estas observaciones parecen indicar que, al menos durante un periodo de tiempo de entre tres y cuatro semanas (duración aproximada del período de incubación de *P. guttatus*), los restos del espermátforo pueden permanecer adheridos al sternum de la hembra.

El experimento de selección de pareja requería de la utilización de hembras cuyas gónadas estuvieran lo más maduras posibles, es decir, que estuvieran cerca del desove. Fue difícil obtener un número adecuado de hembras con estas características a lo largo del desarrollo del experimento. Sin embargo, durante las diferentes fechas de recolección de

langostas en el arrecife, se obtuvieron algunas hembras que presentaban una masa ovígera en avanzado estado de desarrollo (con los huevos de color café) pero cuyas gónadas también se observaban maduras. Esto se debe a que las hembras de *P. guttatus* pueden desovar dos o más veces durante el año, por lo que (dichas hembras) fueron utilizadas en el experimento una vez que sus huevos eclosionaron. Sin embargo, algunas de las hembras que desovaron nuevamente presentaron una masa ovígera con apariencia semilíquida y con los huevos poco definidos. Se sabe que en especies que presentan desoves sucesivos, incluyendo a *P. guttatus*, los óvulos que no son expulsados son reabsorbidos en los ovarios (Chitty, 1973; Briones-Fourzán y Contreras-Ortiz 1999). Se desconoce si las masas ovígeras anómalas fueron resultado de un proceso de reabsorción defectuoso, pero es más probable que fueran resultado de una falta o de una deficiencia en el desarrollo de los pedúnculos o filamentos de adhesión de los huevos. En particular, en las hembras que desovaron sin haberse apareado, los huevos no se mantenían adheridos a los pleópodos. Esta misma observación fue hecha por MacDiarmid y Buttler (1999) en hembras de *J. edwardsii* y *P. argus*. Ellos plantearon que los huevos infértiles no pueden desarrollar el filamento de adhesión que los fija en los pleópodos. La pérdida parcial o total de huevos no es una peculiaridad exclusiva de las langostas palinúridas. En las langostas de la familia Nephropidae (nephropidas), tales como *Homarus americanus* (H. Milne Edwards, 1837) y *H. gammarus* (Linnaeus, 1758), se presenta el mismo fenómeno. Más aún, se ha comprobado que las langostas mantenidas en cautiverio tienden a perder más huevos que las langostas silvestres debido a que los pedúnculos o filamentos de adhesión presentan anomalías (Talbot y Harper, 1984).

En el presente trabajo no se evaluó la selección de pareja por parte de los machos. No obstante, el trabajo experimental realizado por Robertson (2001) sugiere que los machos de *P. guttatus* no muestran preferencia por alguna talla de hembra en particular, sino que cortejan a las hembras de todas las tallas y que, incluso, los machos más grandes compiten por las hembras pequeñas. Estas observaciones sugieren que, dado que las hembras de *P. guttatus* pueden reproducirse en repetidas ocasiones durante la época reproductiva, los machos podrían obtener un mayor beneficio reproductivo apareándose con múltiples hembras de diversas tallas, siempre y cuando transcurra el tiempo suficiente entre apareamientos sucesivos como para que se realice la regeneración de esperma (se desconoce la tasa de regeneración de espermatozoides en los vasos deferentes de las langostas espinosas). Sin embargo, el diseño experimental utilizado por Robertson (2001) no permite concluir que sus resultados reflejen una selección o comportamiento activos por parte de los organismos. Por tal motivo, sería conveniente realizar un experimento con un diseño similar al desarrollado en el presente trabajo para evaluar si los machos exhiben alguna preferencia por hembras de determinada talla.

En resumen, la selección de pareja por parte de las hembras de *P. guttatus* varía en función de la talla de las mismas. Si bien se ha sugerido que las hembras grandes podrían

sufrir un detrimento en el tamaño de la masa ovígera al aparearse con machos pequeños como resultado de su limitación espermática, en el presente estudio no se encontró una relación entre la talla del macho o de la hembra y el tamaño del espermátforo. Sin embargo, estos resultados pueden ser consecuencia de que las condiciones en cautiverio no son las apropiadas para esta especie. Por tal motivo, sería recomendable descubrir las condiciones óptimas de cautiverio para *P. guttatus* y realizar un experimento especialmente diseñado para determinar los posibles efectos de la talla de la pareja en el tamaño del espermátforo y del tamaño del espermátforo en el tamaño de la masa ovígera de las hembras.

CONCLUSIONES

- *Panulirus guttatus* se reproduce a lo largo de todo el año en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Sin embargo, sobre la base de la incidencia de hembras ovígeras en la población se logró definir tres épocas reproductivas: una época de máxima actividad reproductiva que comprendió del otoño de 2006 hasta mediados del verano de 2007, una época de mediana actividad reproductiva en febrero de 2007 y a mediados del verano de 2006 y 2007, y la época de mínima actividad reproductiva a finales de verano de 2006.
- La abundancia de refugios desocupados, así como de refugios con un solo individuo observados en el arrecife frontal, sugieren que el refugio no es un recurso limitado para *P. guttatus* en el hábitat arrecifal.
- *Panulirus guttatus* es básicamente una especie críptica y solitaria, lo que se manifestó en la alta incidencia de individuos solitarios dentro de los refugios; siendo mayor la frecuencia de machos solitarios que de hembras solitarias. Sin embargo, los resultados del presente estudio no sustentaron la hipótesis de que la agregación de individuos de *P. guttatus* aumentaría con la intensidad reproductiva. Más bien, los cambios en la agregación de individuos están relacionados con cambios en la densidad poblacional, independientemente de la intensidad en las actividades reproductivas.
- No fue posible probar la hipótesis propuesta por Sharp *et al.* (1997) de que los refugios ocupados por dos o más hembras y un macho representan un "harem" protegido por el macho debido a que la estructura intrincada del hábitat arrecifal, aunada al comportamiento críptico de *P. guttatus*, dificultaron la determinación del sexo de todos los organismos observados.
- En el experimento de laboratorio, las hembras grandes de *P. guttatus* seleccionaron significativamente los refugios ocupados por los machos grandes, mientras que las hembras pequeñas no desplegaron una conducta selectiva.
- No se encontró una relación entre el tamaño del espermátforo y la talla de la hembra, ni entre el tamaño del espermátforo y la talla del macho.

APÉNDICE I

Tabla A. Tabla de contingencia asimétrica con χ^2 utilizada para el análisis estadístico de los resultados del experimento de selección de refugio por hembras en función del tamaño del macho que lo ocupa. Tratamiento con opción (CO): un macho grande y un macho pequeño; tratamiento sin opción SO_G: los dos machos eran grandes; tratamiento sin opción SO_P: los dos machos eran pequeños; n_1 y n_2 son el número de hembras que se encontraban en el refugio del macho grande y del macho pequeño, respectivamente y N es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento. Tratamiento sin opción SO_G; m_1 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho grande y M_1 es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento. Tratamiento sin opción SO_P; m_2 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho pequeño y M_2 es el número total de hembras utilizadas en dicho tratamiento.

Tratamiento	Macho grande	Macho pequeño	No eligieron	Total
CO	n_1	n_2	$N - n_1 - n_2$	N
SO _G	m_1	-	$M_1 - m_1$	M_1
SO _P	-	m_2	$M_2 - m_2$	M_2

La verosimilitud de obtener los estimados de las proporciones de los tratamientos con y sin opción está dada por:

$$L(p_1, p_2, \theta | m_1, m_2, n_1, n_2) \propto p_1^{m_1} p_2^{m_2} \times (1 - p_1 - p_2)^{(M - m_1 - m_2)} (\theta p_1)^{n_1} (\theta p_2)^{n_2} \times (1 - \theta p_1 - \theta p_2)^{(N - n_1 - n_2)}$$

Donde:

L es la verosimilitud, p_1 , p_2 y θ son parámetros desconocidos; m_1 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho grande en el tratamiento SO_G, m_2 es el número de hembras localizadas en el refugio del macho pequeño en el tratamiento SO_P; n_1 y n_2 son el número de hembras que se encontraban en el refugio del macho grande y del macho pequeño, respectivamente, en el tratamiento CO; M_1 es el número total de hembras utilizadas en el tratamiento SO_G, M_2 es el número total de hembras utilizadas en el tratamiento SO_P y N es el número total de hembras utilizadas en el tratamiento CO.

De las ecuaciones máxima verosimilitud resultantes de obtener logaritmos y diferenciales es posible derivar los siguientes estimados de los parámetros bajo la H_0 . Para el estimado del parámetro \hat{p}_1 :

$$a\hat{p}_1^3 + b\hat{p}_1^2 + c\hat{p}_1 + d = 0$$

Donde:

$$\begin{aligned}
 a &= (M_1 + M_2)(M_1 - n_2) \\
 b &= m_1 n_2 + m_2 n_1 + M_1(M_1 - M_2) + M_1(n_1 + n_2 + m_2 - 2m_1) + M_2(2n_2 - m_1) \\
 c &= -(m_1 n_1 + m_1 n_2 + 2m_2 n_1 + m_1 m_2 - m_1^2 + M_1(2m_1 + m_2 + n_1) + M_2(n_2 - m_1)) \\
 d &= (m_1 + m_2)(m_1 + n_1)
 \end{aligned}$$

La siguiente ecuación para \hat{p}_1 puede resolverse por medio de iteraciones:

$$\hat{p}_{1(i)} = \hat{p}_{1(i-1)} - \left(a(\hat{p}_{1(i-1)}^3) + b(\hat{p}_{1(i-1)}^2) + c(\hat{p}_{1(i-1)}) + d \right) / \left(3a(\hat{p}_{1(i-1)}^2) + 2b(\hat{p}_{1(i-1)}) + c \right)$$

con $\hat{p}_{1(0)} = \frac{m_1}{M_1}$ como valor inicial y reemplazando $\hat{p}_{1(0)}$ por $\hat{p}_{1(i)}$ para cada iteración.

El resto de los parámetros pueden ser estimados de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}
 \hat{p}_2 &= \frac{m_1 - M_1 \hat{p}_1 + m_2(1 - \hat{p}_1)}{m_1 - M_1 \hat{p}_1 + M_2(1 - \hat{p}_1)} \\
 \hat{q}_1 &= \hat{\theta} \hat{p}_1 = \frac{\hat{p}_1(n_1 + n_2)}{(\hat{p}_1 + \hat{p}_2)N} \\
 \hat{q}_2 &= \hat{\theta} \hat{p}_2 = \frac{\hat{p}_2 \hat{q}_1}{\hat{p}_1}
 \end{aligned}$$

En el caso de los tratamientos SO_G y SO_P el número de hembras utilizado para realizar el análisis estadístico corresponde a la suma de la hembras localizadas en el refugio de la derecha y de la izquierda, dado que en cada uno de los tratamientos el par de machos es de la misma talla.

Los grados de libertad están dados por: (No. celdas del renglón 1 - 1) + (No. celdas del renglón 2 - 1) + (No. celdas del renglón 3 - 1) - No. parámetros estimados bajo la

$H_0 = \frac{q_1}{p_1} = \frac{q_2}{p_2}$, siendo estos p_1 , p_2 y θ . De tal forma que, $(3 - 1) + (2 - 1) + (2 - 1) - 3 = 1$

(Tabla A) (Underwood y Clarke, 2005).

LITERATURA CITADA

- Acosta, C.A., D.N. Robertson. 2003. Comparative spatial ecology of fished spiny lobsters *Panulirus argus* and an unfished congener, *P. guttatus*, in an isolated marine reserve at Glover's Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs* 22: 1–9.
- 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: 32–33.
- Briones, P., E. Lozano, A. Martínez-Guerrero, A.S. Cortés. 1981. Aspectos generales de la biología y pesca de las langostas en Zihuatanejo, Gro., México (Crustacea: Palinuridae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 8(1): 79–102.
- Briones-Fourzán, P. 1991. Consideraciones sobre el manejo de *Panulirus guttatus* en Quintana Roo, México. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Técnica* 1: 81–89.
- Briones-Fourzán, P. 1995. Diferencias y similitudes entre *Panulirus argus* y *P. guttatus*, dos especies de langosta comunes en el Caribe Mexicano. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 19(2): 14–20.
- Briones-Fourzán, P., G. Contreras-Ortiz. 1999. Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Decapoda: Palinuridae) on the Caribbean coast of Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 19: 171–179.
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez. 1992. Aspects of the reproduction of *Panulirus inflatus* (Bouvier) and *P. gracilis* Streets (Decapoda: Palinuridae) from the Pacific coast of Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 12: 41–50.
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez. 2005. Seasonal variations in chemical response to conspecific scents in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 383–390.
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez. 2008. Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differences in conspecific aggregation patterns and their potential antipredator benefits. *Coral Reefs* 27: (en prensa, doi:10.1007/s00338-007-0322-y).

- Briones-Fourzán, P., P.S. McWilliam. 1997. Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Palinuridae). *Marine and Freshwater Research* 48: 699–706.
- 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. *Marine Biology* 142: 855–865.
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez, V. Monroy-Velázquez. 2005. Langostas Palinuroideas. Pp. 207–235 En: Hernández Aguilera, J.L., J.A. Ruiz Nuño, R.E. Toral Almazán, V. Arenas Fuentes (Eds). *Camarones, Langostas y Cangrejos de la Costa Este de México, Volumen I. Estudio y Conservación de La Naturaleza*, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Briones-Fourzán, P., M. Pérez-Ortiz, E. Lozano-Álvarez. 2006. Defense mechanisms and antipredator behavior in two sympatric species of spiny lobsters, *Panulirus argus* and *P. guttatus*. *Marine Biology* 149: 227–239.
- Caillouet, C.W., G.L. Beardsley, N. Chitty. 1971. Notes on size, sex ratio and spawning of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille), near Miami Beach, Florida. *Bulletin of Marine Science* 21: 944–951.
- Carrasco-Zanini, G. 1985. Algunos aspectos del patrón de movimiento (regreso al refugio, ámbito hogareño y orientación) de la langosta del Caribe *Panulirus guttatus* (Latreille). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 66 pp.
- Carver, A.M., T.G. Wolcott, D.L. Wolcott, A.H. Hines. 2005. Unnatural selection: Effects of a male-focused size-selective fishery on reproductive potential of a blue crab population. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 319: 29–41.
- Chapman, M.G. 2000. Poor design of behavioural experiments gets poor results: examples from intertidal habits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 77–95.
- Childress, M.J., W.F. Herrnkind. 1997. Den sharing by juvenile Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) in nursery habitats: cooperation or coincidence? *Marine and Freshwater Research* 48: 751–758.
- Childress, M.J., W.F. Herrnkind. 2001. The guide effect influence on the gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Animal Behavior* 62: 465–472.

- Chittleborough, R.G. 1974. Western rock lobster reared to maturity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 221–225.
- Chitty, N. 1973. Aspects of the reproductive biology of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille). M. Sc. Thesis. University of Miami, EUA. 60 pp.
- Colinas-Sánchez, F., P. Briones-Fourzán. 1990. Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille, 1804) en el Caribe Mexicano. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 17(1): 89–106.
- Crespi, B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behavior* 38: 980–1000.
- Deguchi, Y., H. Sugita, F.I. Kamemoto. 1991. Spawning control of the Japanese spiny lobster. *Memoirs of the Queensland Museum* 31: 449.
- Edgar, G.J. 1990. Predator-prey interactions in seagrass beds. III. Impacts of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George on epifaunal gastropod populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 139: 1–22.
- Eggleston, D.B., R.N. Lipcius. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions, and shelter size. *Ecology* 73: 992–1011.
- Eggleston, D.B., R.N. Lipcius, D.L. Miller, L. Coba-Cetina. 1990. Shelter scaling regulates survival of juvenile Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 62: 79–88.
- Evans, C.R., A.P.M. Lockwood. 1994. Population field studies of the guinea chick lobster (*Panulirus guttatus* Latreille) at Bermuda: abundance, catchability, and behavior. *Journal of Shellfish Research* 13: 393–415.
- Farrugio, H. 1975. Observations sur deux langoustes de la Martinique: *Panulirus argus* et *Panulirus guttatus*; premières données biométriques et étude comparée de leur croissances relatives. *Science et Pêche, Bulletin de l'Institut de Pêches Maritimes*: 247: 11–22.
- Gracia, A., C.B. Kensler. 1980. Las langostas de México: su biología y pesquería. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 7(2): 111–128.

- Grasso, F., J. Basil. 2002. How lobsters, crayfishes, and crabs locate sources of odor: current perspectives and future directions. *Current Opinion in Neurobiology* 12: 721–727.
- Herrnkind, W.F., R.N. Lipcius. 1989. Habitat use and population biology of Bahamian spiny lobster. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 39: 265–278.
- Holthuis, L.B. 1991. FAO species catalogue. Marine lobster of the world. *FAO Fisheries Synopsis* 13(125): 292 pp.
- Horner, A.J., S.P. Nickles, M.J. Weissburg, C.D. Derby. 2006. Source and specificity of chemical cues mediating shelter preference of Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*). *Biological Bulletin* 211: 128–139.
- Hosken, D.J., P. Stockley. 1998. Sperm counts. *Trends in Ecology and Evolution* 13(3): 91–92.
- Jackson, A.C., A.J. Underwood. 2007. Application of new techniques for the accurate analysis of choice of prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 341: 1–9.
- Jordán-Dahlgren, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 6: 69–86.
- Jordán-Dahlgren, E. 1989. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 16(1): 105–118 pp.
- Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 157–175.
- Jordán-Dahlgren, E., R.E. Rodríguez-Martínez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. Pp. 131–158. In: Cortés J (Ed). *Latin American coral reefs*. Elsevier, Amsterdam.
- Kendall, M.S., T.G. Wolcott. 1999. The influence of male mating history on male–male competition and female choice in mating associations in the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun). *Journal of Marine Biology and Ecology* 239: 23–32.
- Kittaka, J., A.B. MacDiarmid. 1994. Breeding. Pp. 384–401. In: Phillips, B.F., Cobb, J.S., Kittaka, J. (Eds.). *Spiny Lobster Management*. Blackwell Scientific. Oxford, U.K.

- Lipcius, R.N., W.F. Herrnkind. 1987. Control and coordination of reproduction in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology* 96: 207–214.
- Lipcius, R.N., J.S. Cobb. 1994. Introduction: Ecology and Fisheries Biology of Spiny Lobsters. Pp. 1–30. In: Phillips, B.F., Cobb, J.S., Kittaka, J. (Eds.). *Spiny Lobster Management*. Blackwell Scientific. Oxford, U.K.
- Liszka, D., A.J. Underwood. 1990. An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 137: 47–62.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán. 2001. Den choice and occupation patterns of shelters by two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*, under experimental conditions. *Marine and Freshwater Research* 52: 1145–1155.
- Lozano-Álvarez, E., G. Carrasco-Zanini, 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.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán, A. Osorio-Arciniegas, F. Negrete-Soto, C. Barradas-Ortíz. 2007. Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differential use of shelter resources and vulnerability to predators. *Coral Reefs* 26: 361–373.
- MacDiarmid, A.B. 1994. Cohabitation in the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Hutton, 1875). *Crustaceana* 66: 341–355.
- MacDiarmid, A.B., M.J. Butler IV. 1999. Sperm economy and limitation in spiny lobsters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 14–24.
- MacDiarmid, A.B., J. Kittaka. 2000. Breeding. Pp. 485–507. En: Phillips, B.F., Kittaka, J. (Eds.). *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture*. Segunda edición. Fishing News Books, Oxford.
- Magallón, E. 2005. Selección de microhabitat por juveniles de *Litopenaeus setiferus*: efecto del tipo de sustrato, la presencia de un depredador (*Callinectes sapidus*) y de un competidor (*L. vannamei*) potenciales. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 51 pp.
- Matsuda, H., T. Takenouchi, T. Yamakawa. 2002. Effects of photoperiod and temperature on ovarian development and spawning of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus*. *Aquaculture* 205: 385–398.

- Merino, M., L. Otero. 1991. *Atlas ambiental costero de Puerto Morelos - Quintana Roo*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 80 pp.
- Morgan, G.R. 1974. Aspects of the population dynamics of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George. 2. Seasonal changes in the catchability coefficient. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 249–259.
- Negrete-Soto, F. 1988. Aspectos poblacionales de la langosta *Panulirus guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 41 pp.
- Negrete-Soto, F., E. Lozano-Álvarez, P. Briones-Fourzán. 2002. Population dynamics of the spiny lobster *Panulirus guttatus* in a coral reef on the Mexican Caribbean. *Journal of Shellfish Research* 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. *Marine Ecology Progress Series* 203: 225–231.
- Olabarria, C., A.J. Underwood, M.G. Chapman. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia* 132: 159–166.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 55 pp.
- Padilla-Ramos, S.A., P. Briones-Fourzán. 1997. Características biológicas de las langostas provenientes de la captura en Puerto Morelos, Q.R, México. *Ciencias Marinas* 23: 175–193.
- Raethke, N., A.B. MacDiarmid, J.C. Montgomery. 2004. The role of olfaction during mating in the southern temperate spiny lobster *Jasus edwardsii*. *Hormones and Behavior* 46: 311–318.
- Ratchford, S.G., D.B. Eggleston. 1998. Size and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociality. *Animal Behavior* 56: 1027–1034.

- Robertson, D.N. 2001. The implications of the target-area hypothesis on the population dynamics of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. Ph. D. Thesis, Old Dominion University, EUA. 102 pp.
- Robertson, D.N., M.J. Butler IV. 2003. Growth and size at maturity in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. *Journal of Crustacean Biology* 23: 265–272.
- Segura-García, I., E. Lozano-Álvarez, P. Briones-Fourzán. 2004. Within-shelter behavior of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille), in simulated communal dens: an exploratory study. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 37: 17–30.
- Schäfer, M.A., G. Uhl. 2004. Sequential mate encounters: female but not male body size influences female remating behavior. *Behavioral Ecology* 16: 461–466.
- Sutcliffe, Jr., W.H. 1953. Notes on the biology of the spiny lobster *Panulirus guttatus* in Bermuda. *Ecology* 34: 794–796.
- Sharp, W.C., J.H. Hunt, W.G. Lyons. 1997. Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef dweller. *Marine Freshwater Research* 48: 687–698.
- Talbot, P., R. Harper. 1984. Abnormal egg stalk morphology is correlated with clutch attrition in laboratory maintained lobsters (*Homarus*). *Biological Bulletin* 166: 349–356.
- Underwood, A.J., M.G. Chapman, T.P. Crowe. 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300: 161–187.
- Underwood, A.J., K.R. Clarke. 2005. Solving some statistical problems in analyses of experiments on choices of food and on associations with habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 318: 227–237.
- Wedell, N., M.J.G. Gage, G.A. Parker. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution* 17(7): 313–320.
- Williams, A.B. 1988. *Lobsters of the world. An Illustrated Guide*. Osprey Books, Nueva York. 186 pp.
- Wolcott, D.L., C. Wynne Bost Hopkins, T.G. Wolcott. 2005. Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun: Effects of male

mating history, male size and season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 319: 43–55.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 929 pp.

Zimmer, R.K., C.A. Butman. 2000. Chemical signaling processes in the marine environment. *Biological Bulletin* 198: 168–187.