



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

INFLUENCIA DE LA ESTRUCTURA
VEGETAL EN LA SUPERVIVENCIA DE
JUVENILES DE *PANULIRUS ARGUS*
(LATREILLE, 1804) EN LA LAGUNA
ARRECIFAL DE PUERTO MORELOS,
QUINTANA ROO, MÉXICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

ALVAR DOMINGO FUENTES BREÑA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TUTOR:
DR. ENRIQUE LOZANO ÁLVAREZ
2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

| | |
|---|----|
| Resumen | 4 |
| Abstract | 5 |
| Introducción | 6 |
| Antecedentes | 11 |
| Objetivos | 11 |
| Hipótesis de Trabajo | 12 |
| Área de Estudio | 12 |
| Material y Métodos | 15 |
| Resultados | 20 |
| 1. Análisis de la Vegetación. | 20 |
| 2. Prueba de supervivencia de juveniles mediante experimentos de amarre. | 28 |
| Discusión | 30 |
| Conclusiones | 34 |
| Recomendaciones | 34 |
| Literatura Citada | 35 |

Resumen

Los organismos en las primeras etapas juveniles de la langosta espinosa *Panulirus argus* se encuentran ampliamente distribuidos en la vegetación marina de zonas costeras someras, donde encuentran protección contra depredadores. Con el fin de determinar la forma en que la complejidad estructural de la vegetación subacuática influye en la supervivencia de dichos juveniles, se midieron y compararon diversos atributos de la vegetación entre dos zonas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Quintana Roo) con características ecológicas distintas: la zona cercana al arrecife posterior (LP) y la zona de la laguna media (LM). La zona de la LM resultó significativamente más compleja en términos de área foliar y biomasa de *Thalassia testudinum*, al igual que en biomasa y densidad tanto del pasto *Syringodium filiforme* como del grupo denominado "macroalgas" (categoría en la que se agruparon los ocho géneros de macroalgas presentes en las muestras). Posteriormente, se amarraron al sustrato 39 juveniles tempranos de *P. argus* (distribuidos en cuatro sitios) en cada zona y se determinó el porcentaje de sobrevivientes después de 24 horas. La supervivencia no difirió significativamente entre ambas zonas (LM 58.6% y LP 51.1%) pero se observó mayor variabilidad en los cuatro sitios de la LM (40-80%) que en los de la LP (40-60%). La mayor variabilidad en la LM podría reflejar una mayor heterogeneidad local del hábitat vegetal en dicha zona y/o estar relacionada con la presencia y comportamiento de los depredadores presentes en cada zona. Por tanto, para estudios futuros se recomienda aumentar el número de sitios por zona en el experimento de amarre, utilizar técnicas de video in situ para determinar el tipo y abundancia de los depredadores locales y, de ser posible, repetir el experimento en distintas temporadas del año.

Abstract

Early *Panulirus argus* juveniles are widely distributed throughout shallow coastal zones submerged aquatic vegetation (SAV), where they find protection against predators. In order to determine how structural complexity of submerged aquatic vegetation influences survival rates in such juveniles, several SAV attributes were measured and compared for two ecologically distinct reef lagoon zones in Puerto Morelos (Quintana Roo, México): the near-backreef zone (LP) and the mid-lagoon zone (LM). The mid-lagoon zone showed significantly higher values for biomass and leaf area of seagrass *Thalassia testudinum*, biomass and density of seagrass *Syringodium filiforme* as well as biomass and density of the group "Macroalgae", which contains eight macroalgae genera found in samples. 39 early *P. argus* juveniles were tethered in each zone throughout four sites and the survival rate was determined after 24 hours. Survival rates did not differ significantly between LM (58.6%) and LP (51.1%) but showed high variability within the four sites of the LM (40-80%) zone, in comparison to LP (40-60%). The greater variability within the LM zone might reflect a higher local habitat heterogeneity and/or be related to the presence and behaviour of local predators. Therefore, more tethering sites within each zone, in-situ video techniques in order to determine the kind and abundance of local predators and year through repetitions whenever possible are recommended for future studies.

Introducción

La langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (Latreille 1804) (Fig. 1) es una especie de de la familia Palinuridae que vive en las formaciones rocosas de la plataforma continental, los arrecifes y manglares, en bahías y lagunas costeras de la zona occidental del Océano Atlántico, desde Brasil hasta Carolina del Norte en EU (Lipcius & Cobb 1994). En México, se distribuye en zonas de arrecife coralino de las costas del Caribe en Quintana Roo, y de los estados de Yucatán, Campeche, Veracruz y Tamaulipas (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2000). El prolongado ciclo larval y la alta movilidad de larvas por efecto de las corrientes marinas hacen que a pesar de su amplia distribución, las poblaciones de langostas espinosas del Caribe presenten alta variabilidad genética. Esta heterogeneidad genética hace evidente una metapoblación (Silberman et al. 1994).

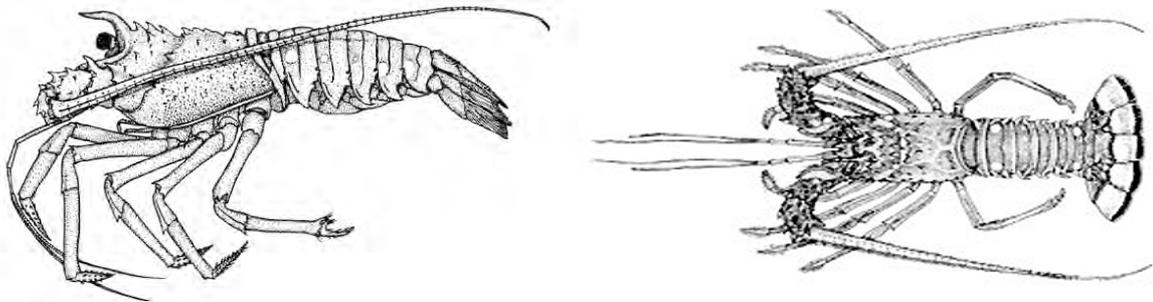


Fig. 1. Vista lateral y aérea de la langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* (modificado de <http://ccma.nos.noaa.gov/products/biogeography/efh/gom-efh/fl.shtml>).

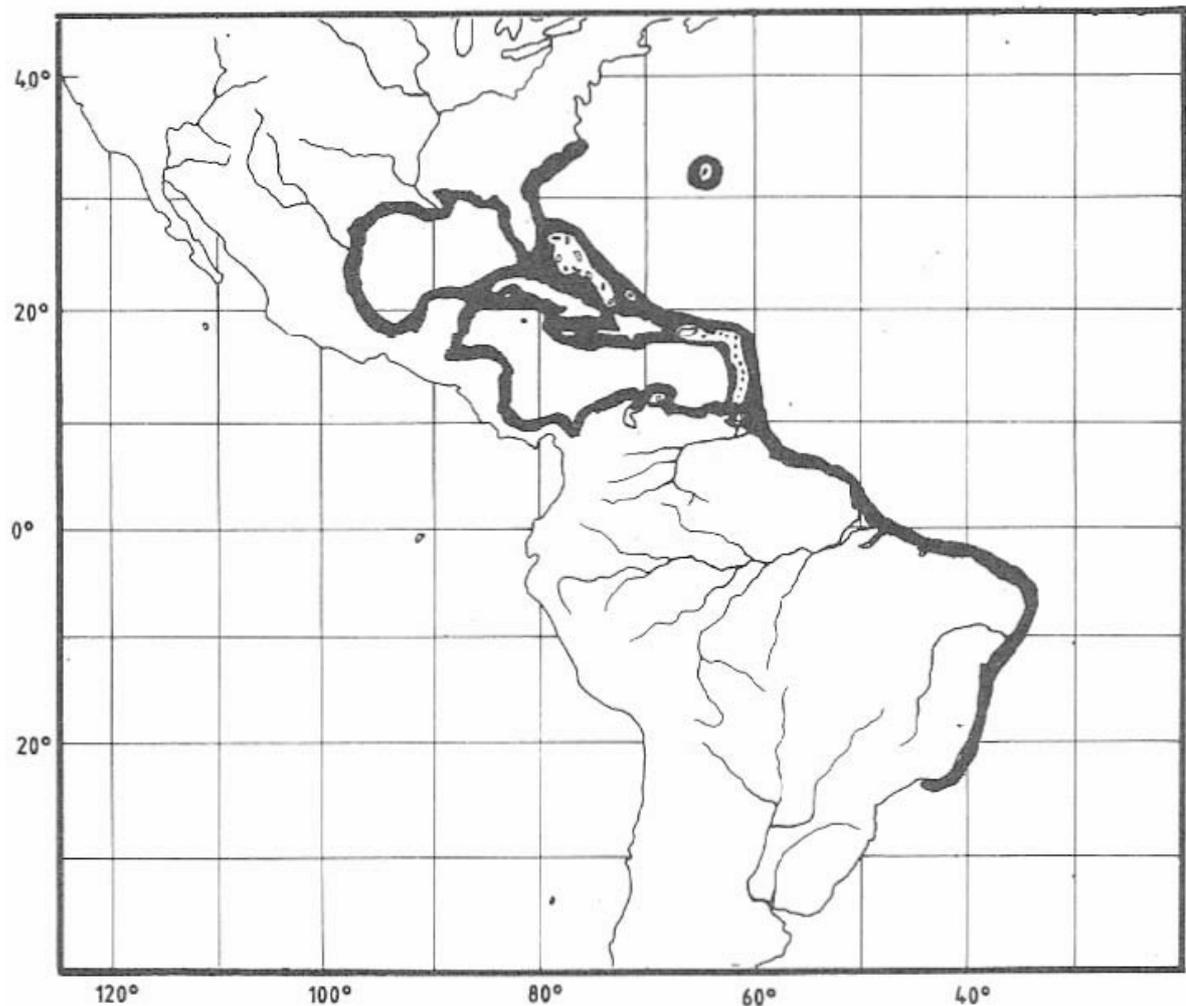


Figura 2. Distribución geográfica de *Panulirus argus* (Holthuis, 1991)

Panulirus argus constituye una importante fuente de recursos pesqueros, sosteniendo en promedio al 50% de la captura mundial de langostas espinosas (Lipcius & Eggleston 2000).

Historia de Vida

Panulirus argus tiene un ciclo de vida complejo que requiere de tres hábitats distintos para completarse: arrecife de coral, océano abierto y zonas costeras someras con cobertura vegetal. El apareamiento y la eclosión de los huevecillos ocurren a lo largo de los márgenes costeros en la plataforma continental cerca de los arrecifes de coral o rocosos que están conectados con el mar abierto (Fig. 3).

El ciclo de vida de las langostas del Caribe, al igual que todas las langostas de la familia Palinuridae, exhibe cinco fases distintivas: adulto, huevo (embrión), larva (filosoma), postlarva (puerulo) y juvenil. A diferencia de la mayoría de los crustáceos que liberan una larva nauplio, las larvas de estas langostas pasan ese estado larvario dentro del huevo antes de eclosionar como una larva distintiva: la filosoma. La filosoma (del griego: *phyllos*: hoja; *soma*: cuerpo) es una larva de forma aplanada, transparente y adaptada para el transporte horizontal pasivo modulado por la migración vertical diurna.

La fase larvaria de *P. argus* comprende 10 estadios que pueden durar entre 5 y 9 meses antes de que ocurra la metamorfosis a puerulo (Goldstein et al. 2008). Se sabe que durante la fase de filosoma existen movimientos importantes en la columna de agua, tanto horizontales como verticales, aunque existe poca información cuantitativa al respecto (Lipicus & Cobb 1994).

Una vez completada la fase larvaria, el último estado de filosoma, después de sufrir una metamorfosis se convierte en un puerulo (postlarva). El puerulo es transparente, capaz de nadar activamente y no se alimenta, pero obtiene su energía de cuerpos grasos que se encuentran en el homocelo del cefalotórax (Meiners 2002). Los puerulos nadan hacia la costa para establecerse en el bentos, en donde eligen hábitats estructuralmente complejos. Es posible que para orientarse, los puerulos de *P. argus* respondan a una mezcla de estímulos como campos magnéticos, señales acústicas e hidrodinámica del oleaje (Jeffs et al. 2005). Al establecerse, adquieren una pigmentación oscura y en unos días se transforman en la primera etapa juvenil (Marx & Herrnkind 1985a).

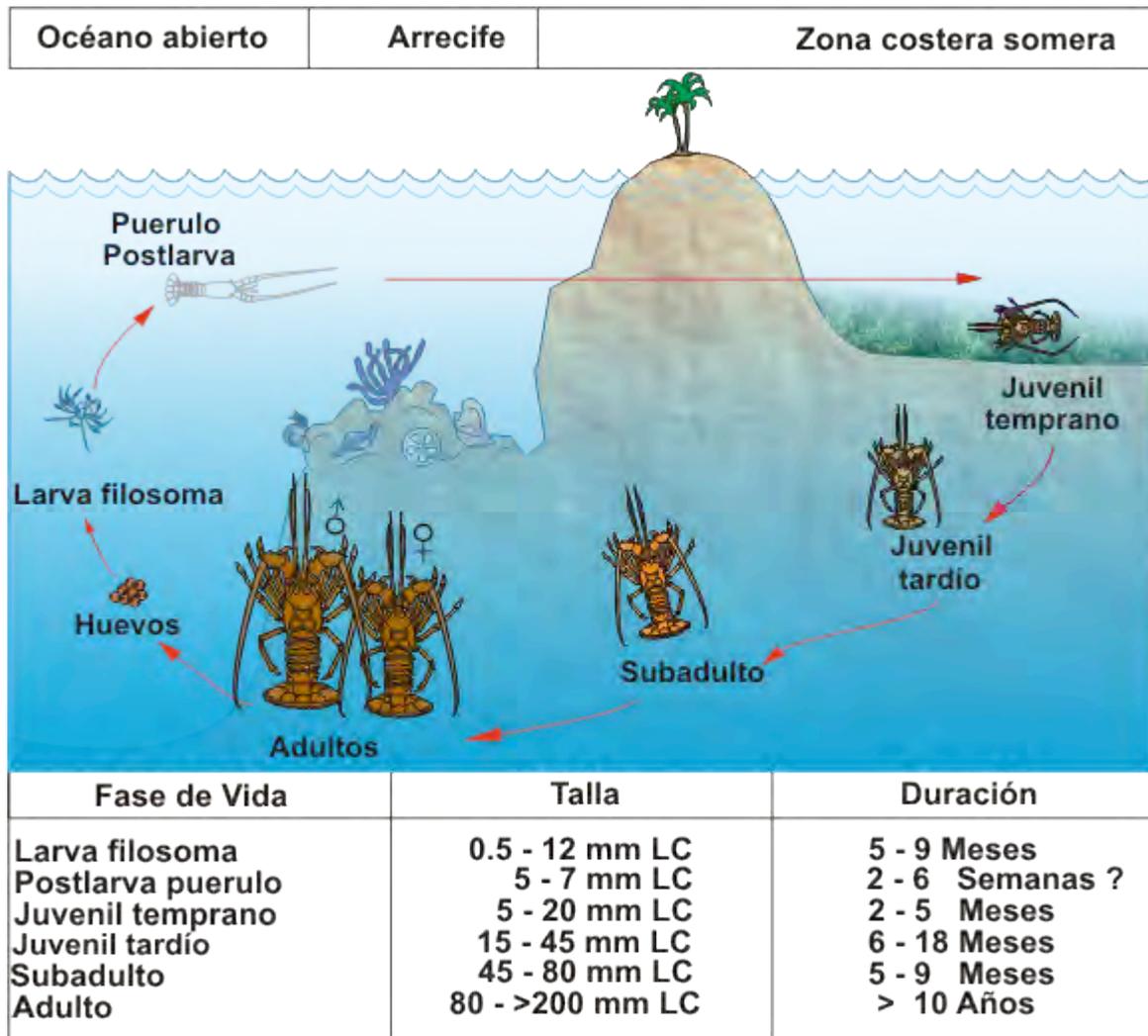


Figura 3. Ciclo de vida de *Panulirus argus* (modificado de Butler & Herrnkind 1997).

Los juveniles recién establecidos ocupan vegetación densa como algas marinas o pastos. En estas primeras etapas son muy pequeños, solitarios y extremadamente vulnerables a depredadores y no disfrutan aún de los beneficios que brinda la agrupación con otros individuos de su especie (Childress & Herrnkind 2001a, 2001b). En trabajos anteriores (Herrnkind & Butler 1986, Herrnkind et al. 2001, Childress & Herrnkind 1996, Briones-Fourzán et al. 2003) se ha determinado que los juveniles en etapas tempranas se benefician de la arquitectura vegetal tanto de las comunidades de pasto marino como de masas de algas “flotantes” o de “deriva” (p. ej. *Laurencia* spp., *Lobophora* spp.) y otras macrofitas bentónicas, entre las cuales encuentran refugio y alimento (Marx & Herrnkind 1985b, Briones-

Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a). Los patrones distintivos en el color de los juveniles en esta etapa representan una combinación de caracteres crípticos y disruptivos. Los colores del cuerpo incluyen tonalidades de café negro y morado. Las antenas y periópodos son blancos mientras que una raya blanca se extiende a lo largo de la línea media dorsal del caparazón y abdomen. En combinación con su talla pequeña, los colores del cuerpo hacen que los juveniles en las primeras etapas sean extremadamente difíciles de ver entre la vegetación del bentos (Marx & Herrnkind 1985a).

Los juveniles mayores y subadultos presentan un cambio ontogenético de la conducta social (Herrnkind et al. 2001) y abandonan la cobertura vegetal para formar grupos que ocupan refugios en forma de grietas (Lozano-Álvarez et al. 2007). Este cambio de la vida solitaria a la ocupación de refugios con coespecíficos está mediado por la vía olfatoria por la detección de señales químicas en la orina de otras langostas (Horner et al. 2008).

En el caso particular de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, los juveniles en etapa temprana (antes conocidos como juveniles algales) se encuentran en abundancia. Sin embargo, la escasez local de refugios estructurados tipo grieta lleva a *P. argus* los hace mas vulnerables a la depredación, con una drástica reducción en la abundancia de juveniles tardíos (antes conocidos como juveniles postalgales) y subadultos (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b, Briones-Fourzán et al. 2003, 2007).

Entre los principales depredadores de *P. argus* se encuentran el tiburón gata (*Ginglymostoma cirratum*), el tiburón martillo (*Sphyrna tiburo*), las rayas (*Dasyatis americana*), los pargos (Familia: Lutjanidae) y meros (Familia: Serranidae), el cangrejo moro (*Menippe mercenaria*), y los pulpos (*Octopus* spp.). Además, hay numerosos depredadores potenciales entre los peces que se alimentan de invertebrados con concha o caparazón, tales como el boquinete o pez perro (*Lachnolaimus maximus*) y los peces globo (Familia Diodontidae) (Randall 1967, Smith & Herrnkind 1992, Mintz et al. 1994). Los pulpos tienen una fuerte interacción con *P. argus*, ya que ambas especies prefieren los refugios de tipo grieta. La presencia de un pulpo en un refugio

puede orillar a juveniles de *P. argus* a buscar otro refugio (Berger & Butler 2001).

Antecedentes

En diversos estudios (e.g., Heck & Thoman 1981, Leber 1985, Hovel & Lipcius 2001) se ha comprobado que la vegetación puede proveer protección contra depredadores para diversas especies de invertebrados habitantes de los pastos marinos, incluyendo juveniles de *P. argus* (Herrnkind & Butler 1986). Aunque los refugios de tipo grieta son el hábitat primario para langostas juveniles más grandes, las praderas de *Thalassia* son importantes porque permiten una mayor supervivencia de los juveniles tempranos de tallas pequeñas ofreciéndoles refugio (Acosta 1999). Más aún, Lipcius et al. (1998) encontraron que una vegetación compleja, en términos del espacio que ofrece como protección, podía brindar refugio adecuado no sólo a los juveniles en etapas tempranas, sino también a juveniles en etapas tardías de *P. argus* en áreas donde los refugios tipo grieta son escasos o subóptimos. Las macroalgas de estructura compleja (p. ej. *Laurencia* sp.), proveen alimento abundante para las langostas. Moluscos gasterópodos, isópodos, anfípodos y ostrácodos se encuentran comúnmente en el tracto digestivo de las langostas en etapas juveniles tempranas (Marx & Herrnkind 1985b). Por tanto, la estructura de la vegetación y la complejidad del hábitat pueden influir significativamente en las interacciones de los juveniles de *P. argus* con sus depredadores o eventuales depredadores (Lozano-Álvarez et al. 2009, 2010) en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Hipótesis de Trabajo

se espera que en este experimento, los juveniles de *P. argus* amarrados en la zona de laguna media presenten mayor supervivencia como resultado de encontrar un mejor refugio en una vegetación con mayor complejidad estructural de esta zona, comparado con la zona del arrecife posterior, en donde se espera una menor tasa de supervivencia, lo cual estaría relacionado con una vegetación de menor complejidad estructural.

Objetivos

1. Determinar si existen diferencias en cuanto a la complejidad estructural (definida en términos de biomasa y densidad de haces o individuos) de la vegetación marina en dos zonas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (la zona de laguna media y la zona del arrecife posterior).
2. Determinar, por medio de experimentos de amarre, si la complejidad de la vegetación se trata de un factor que influye en la supervivencia de los juveniles tempranos de *P. argus*.

Área de Estudio

Puerto Morelos (20° 51'N, 86° 55'W) se encuentra ubicado en el Caribe mexicano; 32 km al sur de la ciudad de Cancún en la península de Yucatán. El clima de la región es cálido húmedo con lluvias en verano tipo AW. Durante el invierno, las masas de aire continental provenientes de Norteamérica, cruzan el Golfo de México y penetran en la península de Yucatán, causando los denominados “Nortes” (Merino & Otero 1991).

La laguna arrecifal de Puerto Morelos está delimitada por una barrera arrecifal que corre casi paralela a la línea de costa con dirección noreste-suroeste. (Merino & Otero 1991). Tiene una profundidad promedio de 3 m y un ancho que va de los 550 a los 1500 m (Reyes-Zavala 1998, Briones-Fourzán et al. 2003).

El fondo de la laguna es arenoso y está cubierto por pastizales marinos dominados por *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, con parches ocasionales de *Halodule wrightii* y macroalgas calcáreas como *Halimeda* sp. *Penicillus* sp. y *Udotea* sp., además de algas esponjosas y algas flotantes o de deriva (Reyes-Zavala 1998).

La laguna arrecifal de Puerto Morelos se ha clasificado en tres regiones sobre la base de su vegetación (Ruiz-Rentería et al. 1998):

1. Zona costera: Con amplitud de 20 m a 50 m; elevada densidad de *S. filiforme* y menor densidad de *T. testudinum*.
2. Zona de laguna Media: Con una anchura de 200 a 1000 m y presenta elevada densidad de *T. testudinum* con menor densidad de *S. filiforme*.
3. Zona del arrecife posterior, expuesta al oleaje con una anchura de 100 a 300 m, y una composición variable en cuanto a la densidad y tamaño de las hojas de *T. testudinum*. En esta zona *S. filiforme* es poco abundante.

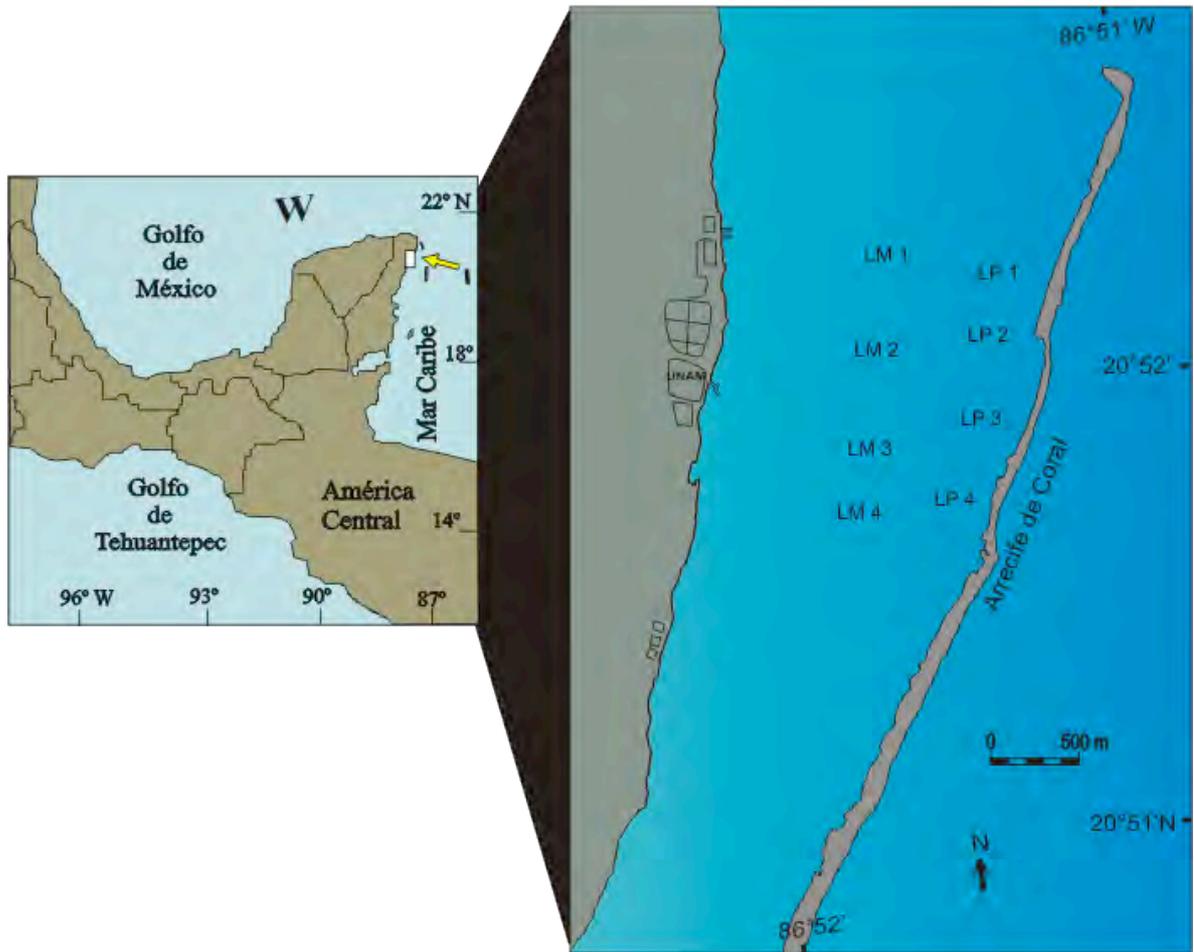


Figura 4. Área de estudio y sitios de muestreo. (LM 1 – 4 = sitios en la zona de la laguna media del 1 al 4; LP 1 – 4 = sitios en la laguna posterior del 1 al 4)

Tabla 1. Localización de los sitios de muestreo (coordenadas geográficas).

| Posición : | Laguna posterior | | Laguna media | |
|------------|------------------|-------------|--------------|-------------|
| | LN | LW | LN | LW |
| Sitio 1 | 20° 52.325' | 86° 51.279' | 20°52.307' | 86°51.623' |
| Sitio 2 | 20° 52.177' | 86° 51.348' | 20° 52.146' | 86° 51.623' |
| Sitio 3 | 20° 51.977' | 86° 51.388' | 20° 51.980' | 86° 51.783' |
| Sitio 4 | 20° 51.837' | 86° 51.449' | 20° 51.662' | 86° 51.948' |

Material y métodos

El estudio se divide en dos partes: 1) la caracterización de la estructura vegetal y 2) la prueba de supervivencia de juveniles mediante experimentos de amarre.

Para realizarlo, se consideró un total de ocho sitios de muestreo, de los cuales cuatro se encontraron en la zona de laguna media (LM) y cuatro en la zona cercana al arrecife posterior a la que se le denominó "laguna posterior" (LP) (Fig. 4). El trabajo de campo se llevó a cabo con el apoyo de técnicas de buceo autónomo (SCUBA), en la tabla 1 se puede ver la localización geográfica de cada uno de los sitios. Tanto para la caracterización de la vegetación como para los experimentos de amarre se llevaron a cabo 2 muestreos preliminares a manera de ensayos para probar la efectividad de la metodología así como prevenir posibles fallas logísticas en el muestreo.

1) Caracterización de la vegetación

Para realizar el muestreo de la vegetación, se contó con el apoyo especializado de cuatro personas del Laboratorio de Crustáceos de la Unidad Académica Puerto Morelos de la UNAM. En cada sitio, cada una de estas personas lanzaba al azar 20 veces los cuadrantes que se utilizaron para el muestreo. Los cuadrantes eran marcos de 0.2 m × 0.2 m (= 0.04 m² de área) elaborados con solera de aluminio de 5/8" x 1/8", que a su vez fueron subdivididos en cuatro partes iguales de 0.1 m × 0.1 m (= 0.01 m²) utilizando piola de multifilamento negro del # 21. En cada lance de cuadrante, se contó el número total de haces de hojas del pasto marino *T. testudinum* y el número total de talos de macroalgas en el área total de cada cuadrante. En el caso de *S. filiforme*, que por lo general presenta un número elevado de haces por unidad de área debido a su forma de hilo, se contó el número de haces dentro de una subdivisión del cuadrante elegida al azar. La densidad de cada especie se estandarizó como número de haces (o de talos en el caso de las macroalgas) por metro cuadrado.

Posteriormente, toda la vegetación dentro del área total del cuadrante se cortó a nivel del sustrato con un cuchillo y se introdujo a una bolsa de plástico. Las muestras fueron trasladadas al laboratorio donde se separaron por grupo para ser contadas, medidas y pesadas. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron limpiadas de epibiontes y se trataron con ácido fosfórico al 5% para remover el CaCO_3 con el objeto de que estos elementos no influyeran en la medición de la biomasa (van Tussenbroek 1998).

Las muestras vegetales fueron separadas en tres grupos funcionales: *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, y “macroalgas”. El grupo de macroalgas incluyó individuos de los ocho géneros de macroalgas que se presentaron en las muestras; (*Avrainvillea*, *Caulerpa*, *Dyctiota*, *Halimeda*, *Laurencia*, *Penicillus*, *Rhipocephallus* y *Udotea*) los cuales para efectos del estudio y debido a la similitud morfológica y estructural que presentan fueron agrupados en una sola categoría.

De cada cuadrante se tomaron las 10 hojas más largas de *T. testudinum* y se midió su longitud total en centímetros (Reyes-Zavala 1998, van Tussenbroek 1995, 1998). También se midió el ancho de las hojas en centímetros y se calculó el área de la hoja (cm^2). Posteriormente, se determinó la biomasa (g peso seco/ m^2) de cada uno de los tres grupos (*T. testudinum*, *S. filiforme*, y macroalgas) y la biomasa vegetal total. Para ello, cada componente fue introducido en un horno a 75°C durante 24 h y posteriormente pesado en una balanza digital con una precisión de $\pm 0.1 \text{ g}$.

Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) anidado para comparar, entre las dos zonas lagunares, (1) el ancho de las hojas de *Thalassia testudinum* (datos transformados a $[\text{Log del área} + 1]$), (2) la densidad de cada uno de los tres grupos de vegetación (datos transformados a $[\text{raíz cuadrada} (\text{N} + 0.05)]$), y (3) la biomasa de cada grupo (datos transformados a $[\text{Log} (x + 1)]$). En todos los casos, el factor principal fue la Zona Lagunar (ZL), con dos niveles, LM y LP. Cada nivel contó con cuatro repeticiones (sitios). El factor sitio se consideró como aleatorio y anidado en la ZL (Underwood 1981).

Con el objeto de analizar conjuntamente las características de la cobertura vegetal y dividirlas en 2 conglomerados sobre la base de su similitud, se realizó un análisis multivariado de conglomerados o “clusters” por el método de *k*-medias. El algoritmo de este análisis utiliza distancias euclidianas entre grupos de medias para generar centroides, alrededor de los cuales se aglomeran los datos restantes según la cercanía que tengan éstos con los centroides. En este estudio se analizaron conjuntamente 6 variables en 160 mediciones realizadas: biomasa de *Thalassia testudinum*, biomasa de *Syringodium filiforme*, biomasa de macroalgas, número de haces *T. testudinum*, número de haces de *S. filiforme* y número de talos de macroalgas.

2) Prueba de supervivencia de juveniles mediante experimento de amarre

La técnica de amarre es una técnica que se ha utilizado en diferentes estudios para estimar tasas relativas de depredación entre tratamientos (Heck & Thoman 1981, Heck & Wilson 1987, Mintz et al. 1994, Adams et al. 2004). Esta técnica consiste en amarrar al sustrato en el medio natural a individuos que estarán sujetos a la depredación y revisar un tiempo después (generalmente entre 24 y 48 h), cuántos de los animales amarrados sobrevivieron a esa depredación. El amarre restringe el movimiento de los animales y por lo tanto la respuesta en tratamientos experimentales (p. ej. la mortalidad) de animales amarrados no es la misma que la de animales sin amarrar. Sin embargo, las técnicas de amarre son apropiadas para comparar variables de respuesta, en especial en tratamientos con el mismo tamaño de muestra. (Aronson et al. 2001, Weiss et al. 2006). En este estudio se siguió, con algunas modificaciones, el método de amarre utilizado por Herrnkind & Butler (1986) para juveniles de *P. argus*.

En cada uno de los ocho sitios de muestreo (cuatro por cada zona lagunar) fueron dispuestos, en dos filas de 5 separadas por ~10 metros y con dirección N-S, 10 juveniles de talla menor a 37 mm de LC previamente recolectados en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Los juveniles de langosta fueron extraídos mediante buceo de refugios artificiales que se

encuentran en la laguna arrecifal, pero lejos de los sitios de muestreo. Se les capturó a mano o con ayuda de una red de cuchara (“jamo”) y transportados al laboratorio en menos de una hora, en donde fueron aclimatados en estanques de un metro de diámetro durante por lo menos 48 h. Cada juvenil fue amarrado a una varilla de acero, la cual se clavó en el sedimento hasta el pavimento calcáreo. A la varilla se ató, por uno de sus extremos, un tramo de monofilamento de nylon de 0.3 mm de grueso y 20 cm de longitud y un listón fluorescente para facilitar su localización entre la vegetación marina. Al final del hilo se colocó un seguro con un pequeño destorcedor giratorio para evitar que la langosta se enredara en el hilo. A cada langosta se le hizo una lazada alrededor del cefalotórax de tal forma que el hilo quedara ajustado entre los pares de pereiópodos 4^o y 5^o, agregando una gota de cianoacrilato (“cola loca”) para asegurar la parte superior de la lazada a la parte superior del cefalotórax, de la cual partía otra lazada a manera de argolla asegurada también con cianoacrilato. A través de esta gasa de nylon se colocó el seguro, completando así el amarre (Fig. 5).

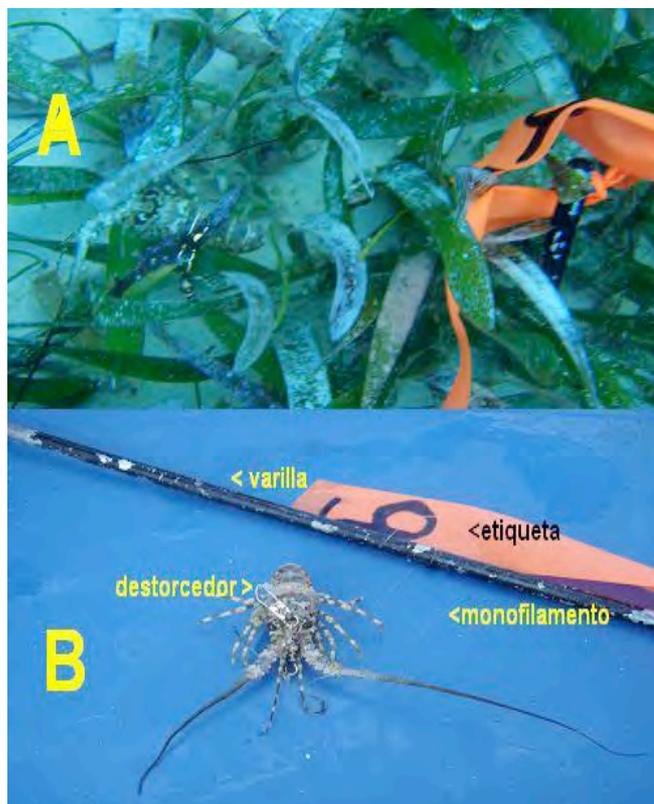


Figura 5. A) Foto que muestra a un juvenil de *Panulirus argus* amarrado en el campo. Se distingue el juvenil (círculo amarillo) y el amarre en un área de

Thalassia testudinum. B) Foto que muestra los diferentes componentes y la forma del amarre de un juvenil de langosta, antes de ser llevado al campo.

El experimento se realizó entre octubre y diciembre de 2009. En el transcurso del día (~13:00 horas) se instaló en el campo a los juveniles amarrados. Al día siguiente, después de ~24 h, se revisó el sitio de amarre y se determinó cuántos juveniles sobrevivieron y cuántos fueron consumidos por depredadores. Se consideró que los juveniles fueron consumidos si no se encontraban o si se encontraban restos del cefalotórax adherido al hilo de amarre.

Las proporciones de individuos que sobrevivieron, previamente transformadas a arcoseno de la raíz cuadrada, fueron sometidas a una prueba de *t* de Student para comparar la supervivencia entre zonas (laguna media y laguna posterior) (Hulbert & White 1993).

Los resultados se expresan como media (\pm desviación estándar) a menos que se indique otra cosa. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p < 0.05$.

Resultados

1) Análisis de la Vegetación

En total, se obtuvieron 160 muestras de vegetación (20 cuadrantes x cuatro sitios x dos zonas). Se procesaron 7,492 haces de pastos y/o talos de macroalgas, 2669 (35.6%) en la zona laguna posterior (LP) y 4823 (64.3%) en la laguna media (LM). Estas muestras dieron una biomasa total de 769.52 g/m² con 175.3 g/m² (22.7%) pertenecientes a la LP y 594.2 g/m² (77.2%) a la LM.

Thalassia testudinum

En los sitios de la LP, se presentaron densidades de *T. testudinum* entre 150 y 1350 haces/m² (media \pm DE = 648 \pm 265 haces/m²) mientras que en la LM se observaron densidades entre 100 y 1225 haces/m² (458 \pm 187 haces/m²). En cuanto a la biomasa, la LP presentó valores entre 10.75 y 106.86 g/m² (35.1 \pm 18 g/m²), mientras que en la LM la biomasa osciló entre 11.59 y 117.09 g/m² (56.9 \pm 24.0 g/m²) (Tabla 2).

El ANOVA mostró que no hubo diferencias significativas en la densidad de *T. testudinum* entre las dos zonas de la laguna arrecifal ($F_{1,6} = 4.60$, $p = 0.076$) (Tabla 3), debido a la alta variabilidad entre los sitios de cada zona (Fig. 6). Sin embargo, sí hubo diferencias significativas en la biomasa entre ambas zonas ($F_{1,6} = 12.80$, $p = 0.012$) (Tabla 3). Este último resultado refleja que el área de las hojas de *Thalassia* fue mayor en la LM comparado con la LP ($F_{1,6} = 21.469$, $p = 0.004$) (Fig. 8).

Syringodium filiforme

En los sitios de la LP, se presentaron densidades de *S. filiforme* entre 0 y 725 haces/m² (102 \pm 181 haces/m²). Sin embargo, es importante hacer notar que

no se encontraron haces de esta especie en más de la mitad de los cuadrantes muestreados en esta zona (46 cuadrantes, que equivalen al 57.5% del total), mientras que en la LM se observaron densidades desde 0 (en un sólo cuadrante = 1.25%) hasta 2900 haces/m² (795 ± 560 haces/m²). En cuanto a la biomasa de *S. filiforme*, la LP presentó valores entre 0 (el 57.5% de los cuadrantes) y 14.04 g/m² (1.69 ± 2.97 g/m²), mientras que en la LM la biomasa osciló entre 0 (en un cuadrante) y 128.02 g/m² (19.5 ± 23.22 g/m²) (Tabla 2).

En el caso de *S. filiforme* sí se encontraron diferencias significativas entre las dos zonas de la laguna arrecifal, tanto en la densidad ($F_{1,6} = 20.696$, $p = 0.004$) (Tabla 3, Fig. 6), como en la biomasa ($F_{1,6} = 6.512$, $p = 0.043$) (Tabla 3), con una mayor biomasa en la LM respecto de la LP (ver Fig. 7).

Macroalgas

En la LP, se presentaron valores entre 0 (el 27.5% de los casos) y 325 individuos/m² (89.38 ± 87 individuos/m²) del conjunto de macroalgas, mientras que en la LM se observaron densidades entre 0 (el 5%) y 800 individuos/m² (243.13 ± 159 individuos/m²). En cuanto a biomasa de macroalgas, en la LP se presentaron valores entre 0 (el 5%) y 227.46 g/m² (17.99 ± 32.52 g/m²), mientras que en la LM la biomasa osciló entre 0 y 410.89 g/m² (105.87 ± 88.08 g/m²) (Tabla 2).

Se encontraron diferencias significativas entre zonas tanto en la densidad ($F_{1,6} = 17.7431$, $p = 0.006$) como en la biomasa ($F_{1,6} = 37.40$, $p = <0.001$) de macroalgas (Tabla 3, Figs. 6 y 7).

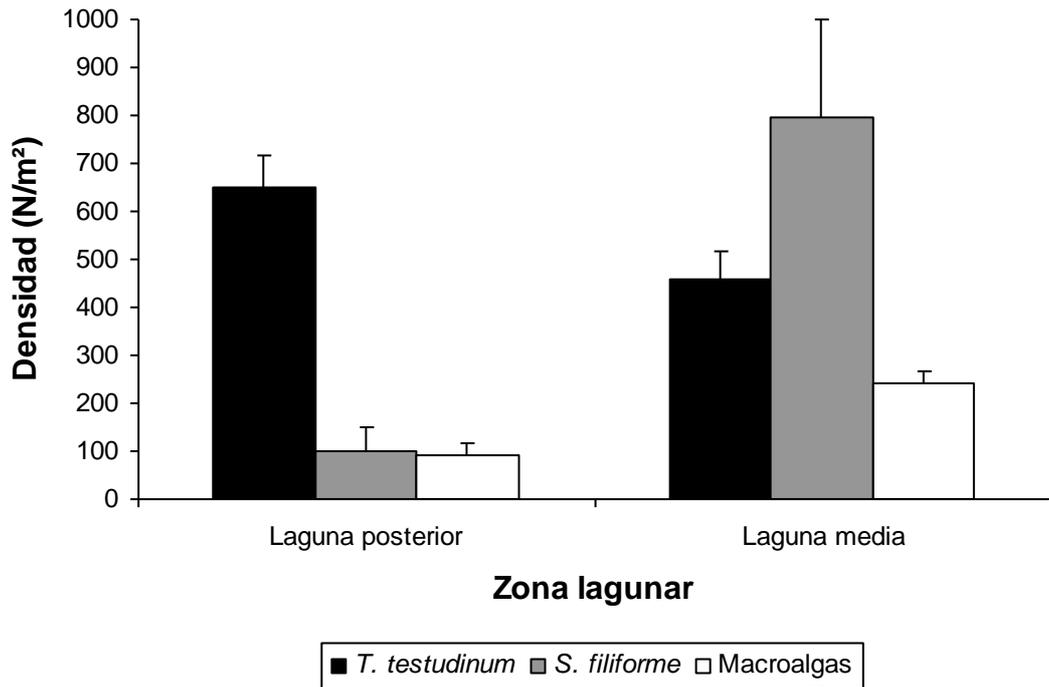


Figura 6. Densidad (N/m^2 , media + error estándar) de *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y macroalgas en cuatro sitios dentro de la zona lagunar cercana al arrecife posterior (laguna posterior) y en la zona de laguna media, en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo (N = 4 sitios por zona, 20 cuadrantes por sitio).

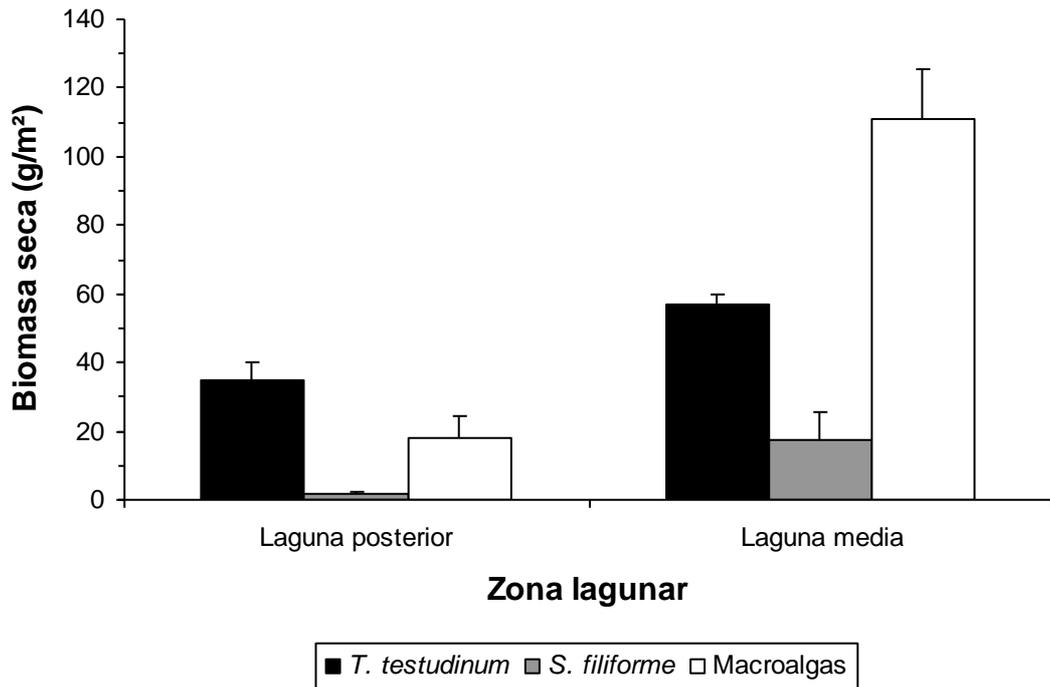


Figura 7. Biomasa (g de peso seca/m², media + error estándar) de *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y macroalgas en la zona lagunar cercana al arrecife posterior (laguna posterior) y en la zona de laguna media. Laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo (N = 4 sitios por zona, 20 cuadrantes por sitio).

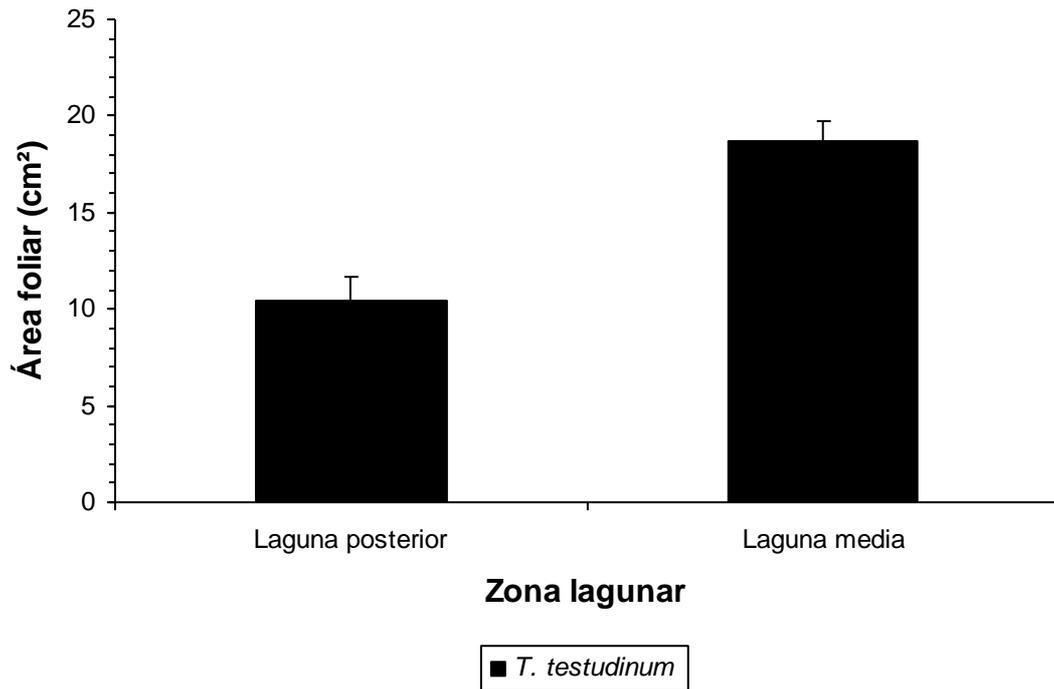


Figura 8. Área foliar (cm², media + error estándar) de *Thalassia testudinum* en la zona lagunar cercana al arrecife posterior (laguna posterior) y en la zona de laguna media. Laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo (N = 4 sitios por zona, 20 cuadrantes por sitio, 10 hojas por cuadrante).

Tabla 2. Valores descriptivos de densidad y biomasa de *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y macroalgas en ambas zonas de la laguna arrecifal, estandarizados por m² (N = 4 sitios por zona con datos de 20 cuadrantes cada uno; DE: desviación estándar).

a) *Thalassia testudinum*

| | Laguna posterior | | Laguna media | |
|--------|---|--------------------------------|---|--------------------------------|
| | Densidad (No. haces/m ²) | Biomasa (g/m ²) | Densidad (No. haces/m ²) | Biomasa (g/m ²) |
| Máximo | 1350 | 106.86 | 1225 | 117.09 |
| Mínimo | 150 | 10.75 | 100 | 11.59 |
| Media | 648 | 35.08 | 458 | 56.87 |
| DE | 265 | 17.98 | 187 | 23.99 |

b) *Syringodium filiforme*

| | Laguna posterior | | Laguna media | |
|--------|---|--------------------------------|---|--------------------------------|
| | Densidad (No. haces/m ²) | Biomasa (g/m ²) | Densidad (No. haces/m ²) | Biomasa (g/m ²) |
| Máximo | 725 | 14.04 | 2900 | 128.02 |
| Mínimo | 0 | 0.00 | 0 | 0.00 |
| Media | 102 | 1.69 | 795 | 17.51 |
| DE | 181 | 2.97 | 560 | 23.22 |

c) **Macroalgas**

| | Laguna posterior | | Laguna media | |
|--------|---------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|
| | Densidad (No. ind/m ²) | Biomasa (g/m ²) | Densidad (No. ind/m ²) | Biomasa (g/m ²) |
| Máximo | 325 | 227.46 | 800 | 410.89 |
| Mínimo | 0 | 0.00 | 0 | 0.00 |
| Media | 89 | 17.99 | 243 | 105.87 |
| DE | 87 | 32.52 | 159 | 88.08 |

Tabla 3. Resultado de los ANOVA anidados aplicados a los datos transformados de densidad [raíz cuadrada de (N + 0.5)] y biomasa [Log (x + 1)] por cuadrante de 0.04 m². (SC = suma de cuadrados, CM = cuadrado medio, gl = grados de libertad).

a) **Densidad (N/0.04 m²)**

Thalassia testudinum

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|---------|---------|-----|--------|--------|
| Zona | 24.5880 | 24.5880 | 1 | 4.6052 | 0.076 |
| Sitio(Zona) | 32.0354 | 5.3392 | 6 | 7.5384 | <0.001 |
| Error | 107.658 | 0.708 | 152 | | |

Syringodium filiforme

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|----------|----------|-----|---------|---------|
| Zona | 555.4771 | 555.4771 | 1 | 20.6963 | 0.004 |
| Sitio(Zona) | 161.0365 | 26.8394 | 6 | 14.9966 | < 0.001 |
| Error | 272.034 | 1.790 | 152 | | |

Macroalgas

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|----------|---------|-----|---------|-------|
| Zona | 58.3924 | 58.3924 | 1 | 17.7431 | 0.006 |
| Sitio(Zona) | 19.7459 | 3.2910 | 6 | 3.8272 | 0.001 |
| Error | 130.7028 | 0.8599 | 152 | | |

b) Biomasa (g/0.04 m²)

Thalassia testudinum

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|---------|---------|-----|---------|-------|
| Zona | 0.6952 | 0.6952 | 1 | 12.7974 | 0.012 |
| Sitio(Zona) | 0.3259 | 0.0543 | 6 | 3.9619 | 0.001 |
| Error | 2.08411 | 0.01371 | 152 | | |

Syringodium filiforme

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|--------|--------|-----|---------|---------|
| Zona | 1.1023 | 1.1023 | 1 | 6.5121 | 0.043 |
| Sitio(Zona) | 1.0157 | 0.1693 | 6 | 20.1631 | < 0.001 |
| Error | 1.2761 | 0.0084 | 152 | | |

Macroalgas

| Efecto | SC | CM | gl | F | p |
|-------------|---------|--------|-----|---------|---------|
| Zona | 7.8608 | 7.8608 | 1 | 37.3998 | < 0.001 |
| Sitio(Zona) | 1.2611 | 0.2102 | 6 | 3.1682 | 0.006 |
| Error | 10.0839 | 0.0663 | 152 | | |

Análisis de Clusters o Conglomerados

En el análisis multivariado se analizaron en total 960 datos (6 variables x 160 cuadrantes). De los 160 cuadrantes que se tomaron en la laguna arrecifal, 79 (49.37%) pertenecieron a un mismo conglomerado o cluster mientras que 81 (50.62%) pertenecieron a otro conglomerado distinto. Del primer conglomerado, 77 cuadrantes (97.4%) fueron tomados en la LP, mientras que de los 81 restantes, 78 (96.2%) fueron tomados en la LM (ver Fig. 9).. La

distancia entre ambos clusters fue diferente para cada variable, siendo mayor en la densidad de *S. filiforme* y la biomasa de macroalgas y menor en la densidad de *T. testudinum*

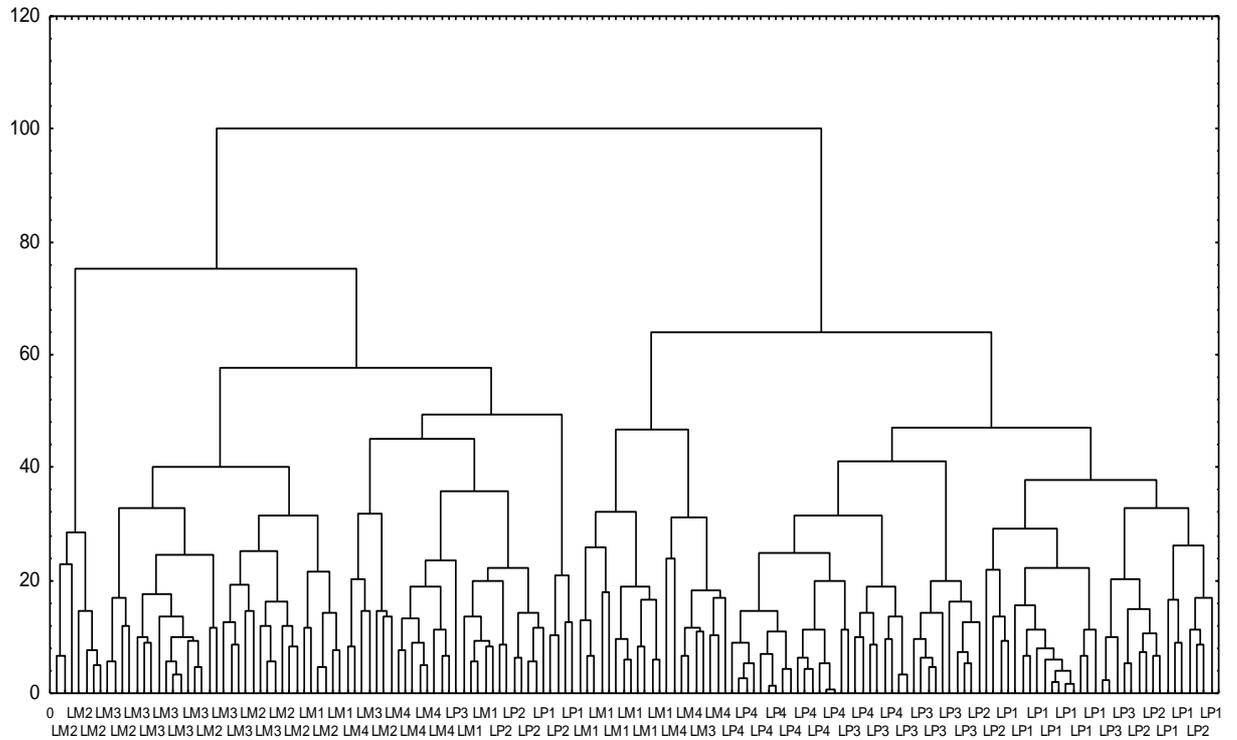


Figura 9. Dendrograma para las 160 muestras de vegetación tomadas en la laguna arrecifal por zona y sitio (p.ej. LM2 = Zona de laguna media, sitio número 2).

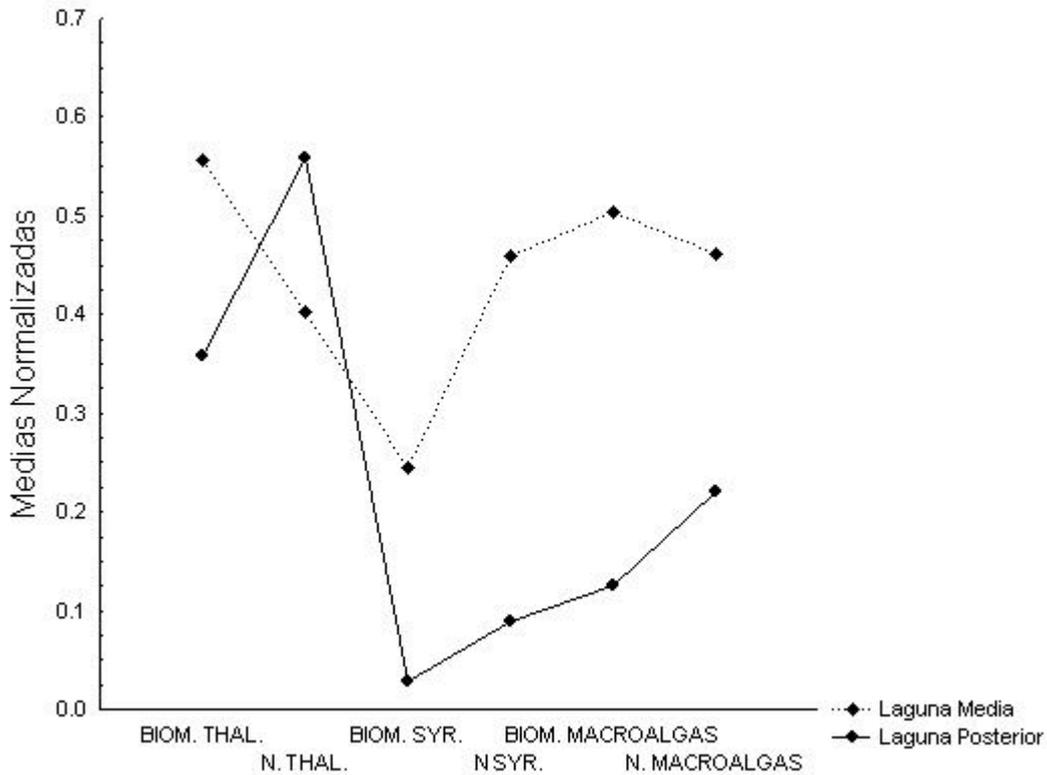


Figura 10. Distancias entre las medias normalizadas en ambos clusters para cada una de las variables. BIOM. THAL. = biomasa de *Thalassia testudinum*; N. THAL. = densidad de *T. testudinum*; BIOM. SYR. = biomasa de *Syringodium filiforme*; N. SYR. = densidad de *S. filiforme*; BIOM. MACROALGAS = biomasa de macroalgas; N. MACROALGAS = densidad de macroalgas.

2) Prueba de supervivencia de juveniles mediante experimento de amarre

Se colocaron 39 langostas en ambas zonas de la laguna arrecifal, registrando un total de 78 langostas. Debido a limitaciones de muestreo, no fue posible completar la muestra de 10 individuos por sitio en el sitio 2 de la LP y en el sitio 1 de la LM (ver Tabla 4), colocándose nueve individuos en cada uno de estos dos sitios.

El porcentaje global de juveniles sobrevivientes en la LP fue de 51% mientras que en la LM fue de 59%. No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de juveniles entre zonas ($t = -0.762$, $gl = 6$, $p = 0.475$) (Fig. 11).

Para determinar si la talla de los juveniles amarrados podría ser un factor que influyera en los resultados de supervivencia, se utilizó una prueba de t de Student para comparar, entre la LP y la LM, la talla media de todos los individuos utilizados en el experimento, con los datos previamente transformados a $[\text{Log}(x+1)]$. Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre zonas en la talla media de los individuos experimentales ($t = 1.96$, $gl = 76$, $p = 0.053$). Posteriormente, se utilizaron dos pruebas de t para comparar la talla media entre los individuos sobrevivientes y los no sobrevivientes en cada zona. La diferencia en la talla media de los sobrevivientes y no sobrevivientes no fue significativa en la LP ($t = 1.864$, $gl = 37$, $p = 0.070$) ni en la LM ($t = -0.148$, $gl = 37$, $p = 0.880$).

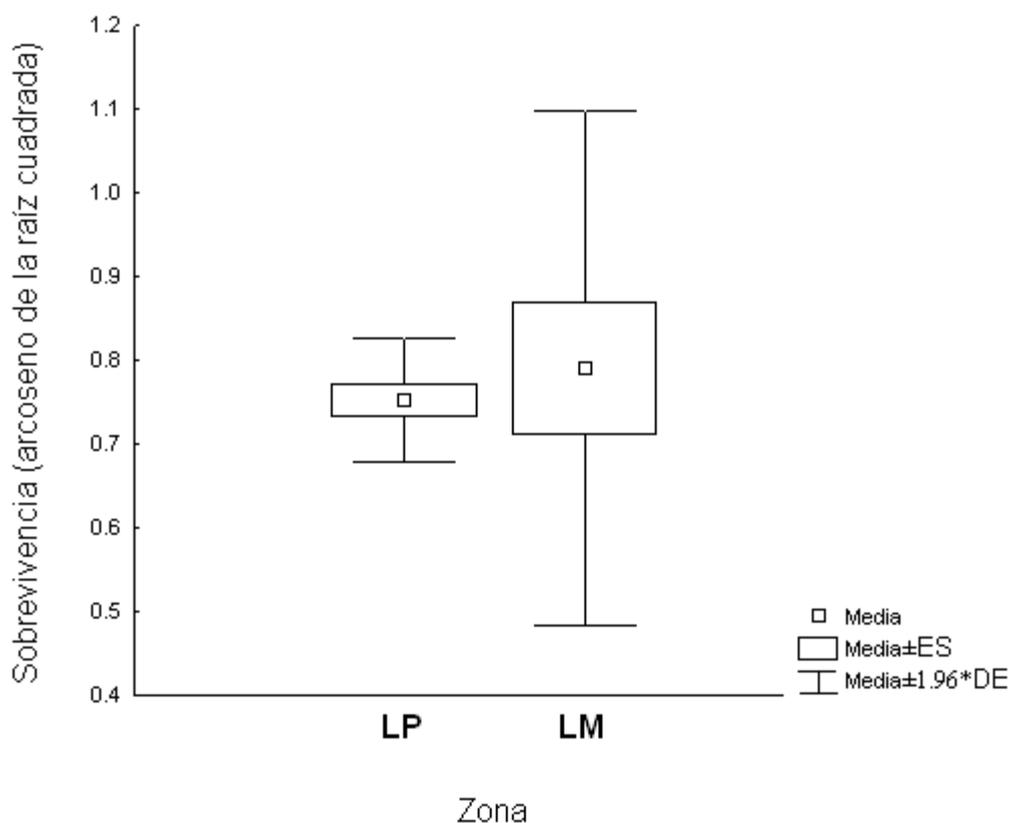


Figura 11. *Panulirus argus*. Supervivencia de langostas juveniles amarradas en 4 sitios en la laguna posterior y 4 sitios en la laguna media. Laguna

arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo (Medias, Error Estándar y Medias ± 19.6 *Desv. Estándar)).

Tabla 4. *Panulirus argus*. Número de juveniles sobrevivientes y no sobrevivientes por sitio y zona en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Q. R.

| Zona | Laguna Posterior | | | | Laguna Media | | | |
|------------------------------|------------------|---|----|----|--------------|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Sitios | | | | | | | | |
| Total de juveniles amarrados | 10 | 9 | 10 | 10 | 9 | 10 | 10 | 10 |
| Sobrevivientes | 5 | 4 | 6 | 5 | 4 | 4 | 7 | 8 |
| No sobrevivientes | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 6 | 3 | 2 |

Tabla 5. *Panulirus argus*. Talla media (longitud del cefalotórax en mm) (\pm desviación estándar) de los sobrevivientes, no sobrevivientes y del total de las langostas juveniles amarradas en ambas zonas de la laguna arrecifal en Puerto Morelos, Q. R.

| Zona | Laguna Posterior | Laguna Media |
|-------------------|---------------------|---------------------|
| Sobrevivientes | 19.4 (± 5.16) | 18.7 (± 3.02) |
| No sobrevivientes | 22.3 (± 5.32) | 18.5 (± 3.12) |
| Total | 20.8 (± 5.38) | 18.6 (± 3.02) |

Discusión

Complejidad estructural de la vegetación

La laguna arrecifal de Puerto Morelos exhibe diferentes composiciones en la cubierta vegetal (Reyes-Zavala 1998, van Tussenbroek 1995, Lozano-Álvarez et al 2009). De las dos zonas analizadas en este estudio, la LM fue la que presentó una mayor complejidad estructural. Se encontraron diferencias significativas entre las dos zonas consideradas en 5 de las 6 variables seleccionadas (densidad y biomasa), tanto en las especies de pasto marino analizadas, como del grupo denominado “macroalgas”.

La densidad media del pasto *Thalassia testudinum* no mostró diferencias significativas entre zonas, pero su biomasa media fue significativamente mayor en la laguna media (ver Figs. 6 y 7). Lo anterior sugiere que las hojas de *T. testudinum* en la LM, a pesar de ser menores en número tienen mayores dimensiones. Esto se observó al momento de realizar el muestreo preliminar, por lo que se decidió medir el largo y ancho de cada hoja en los siguientes muestreos con el fin de estimar el área de la hoja. En efecto, el área de la hoja de *T. testudinum* fue significativamente mayor en la zona de la laguna media (ver Fig. 8). Una mayor área de las hojas implica una mayor atenuación de la luz (Enríquez & Pantoja 2005), además de que las hojas muertas que van cayendo al sustrato ofrecen también pequeños refugios potenciales. Por lo tanto, se podría considerar que los parches de *T. testudinum* ubicados en la LM tienen el potencial para ofrecer a los juveniles tempranos de langosta un refugio de mejor calidad en términos de cobertura y atenuación de la luz en comparación a la cobertura que ofrecen otros pastizales de la LP.

Este estudio coincide con otros realizados con anterioridad (Reyes-Zavala 1998, van Tussenbroek 1995, Enríquez & Pantoja 2005) en que, en términos generales, la LM tiene una mayor densidad y biomasa de pastos marinos y macroalgas, lo que hace más compleja la estructura vegetal de esta zona en comparación con la LP y según la hipótesis establecida en este trabajo, debería ofrecer a las langostas juveniles un mejor refugio contra la depredación que la LP.

Experimento de amarre de juveniles de langostas

El papel de las praderas de pasto marino en el asentamiento, crianza y protección de invertebrados juveniles contra la depredación está bien documentado (Nelson 1979, Orth & van Montfrans 1987, Minello 1993, Williams & Heck 2001, Forrester 2004) y la idea de que la vegetación más densa brinda un mejor refugio constituyó una especie de paradigma para la mayoría de los estudios sobre las interacciones depredador-presa en pastizales marinos en las últimas tres décadas del siglo XX (Matilla et al. 2008). Sin embargo en los últimos años, varios autores han optado por reevaluar esta idea (Heck et al. 2003, Canon & Heck 2009, Behringer et al. 2009).

El presente estudio tuvo como objetivo principal relacionar la complejidad estructural de la vegetación en la laguna arrecifal con la supervivencia de juveniles de langosta expuestos a la depredación. Sin embargo, a pesar de la mayor complejidad estructural de la vegetación en la LM, la supervivencia de juveniles utilizados en el experimento no difirió significativamente entre la LM y la LP. No obstante, en la LM la supervivencia fue más variable entre zonas, es decir, la supervivencia de juveniles de langosta fue más heterogénea en la LM que en la LP (ver Fig. 11). Esto no necesariamente implica que la calidad de refugio en una zona cubierta por una vegetación más densa y compleja sea la misma que en una zona con menor cobertura, pero existen otros factores externos que regulan la supervivencia en los pastizales; como la relación entre la abundancia de depredadores y presas y la heterogeneidad del hábitat. Ambos aspectos se discutirán más adelante.

En este estudio las tallas no fueron un factor que haya podido promover la depredación de las langostas más grandes. Al seleccionar las langostas se procuró que el intervalo de tallas no excediera los 25mm, evitando así que se reflejara una depredación más intensa hacia los animales de tallas mayores a los 25 mm que se encuentren en zonas menos vegetadas, como lo documentaron Smith y Herrnkind (1992).

Proporción depredador:presa y heterogeneidad del hábitat

La proporción depredador:presa (D:P) donde D representa la abundancia de depredadores y P es la abundancia de presas, es una relación que fluctúa en la naturaleza y únicamente puede mantenerse constante bajo condiciones controladas (Matilla et al. 2008). En el experimento realizado, el número de juveniles se mantuvo constante en los 8 sitios de muestreo. Sin embargo no es posible determinar la abundancia de depredadores en los diferentes sitios de cada zona, quedando así una incógnita en la proporción. Aunque en este experimento se trató de que los cuatro sitios de amarre de los juveniles dentro de cada zona fueran lo más parecido posible en términos de su complejidad vegetal, puede ser que algunos sitios tuvieran un mayor número de visitantes depredadores, disminuyendo así sus probabilidades de sobrevivir. En el Caribe, los peces de las familias Haemulidae y Lutjanidae son depredadores potenciales de langostas y suelen vagar en los pastos marinos en busca de alimento durante las noches (Randall 1967, Ogden & Ehrlich 1977). Además, es posible que, en cada zona, el valor de la complejidad vegetal como refugio para juveniles pequeños de langosta difiera entre el día y la noche en función del comportamiento que puedan presentar sus depredadores (Weiss et al. 2008).

La proporción D:P puede estar a su vez regulada por la heterogeneidad del hábitat y la estacionalidad. Los parches que conforman la pradera de pasto marino varían en dimensiones y en continuidad según la época del año y en ciertos meses se presentan parches más extensos, los cuales se fragmentan posteriormente. También se puede presentar una mayor o menor cobertura de algas de deriva como suele suceder con *Lobophora variegata* (Reyes-Zavala 1998, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a). Hovel & Lipcius (2001) encontraron que la supervivencia de juveniles de jaiba azul (*Callinectes sapidus*) en praderas de pastos marinos se correlaciona negativamente con el tamaño del parche y positivamente con la complejidad estructural de la vegetación, sin embargo en un estudio posterior (Hovel & Regan, 2007) se encontró que las presas con libertad de movimiento sobreviven mejor en hábitats continuos. En los sitios y momentos elegidos para el experimento que se llevó a cabo el presente trabajo, los parches de

vegetación presentaron una continuidad aparente, pero no está documentada la forma en que cambió el paisaje durante los meses que duró este experimento, o entre el tiempo en el que se tomaron las muestras de vegetación y el tiempo en el que se llevó a cabo el experimento. Por otro lado, las langostas experimentales se iban capturando para cada sitio, por lo que necesariamente había un lapso de tiempo entre los resultados generados en un sitio y otro, lapso durante el cual se iban capturando los juveniles que iban a ser amarrados en otro sitio. Tampoco se midió la variación estacional debido a restricciones de tiempo y logísticas.

Conclusiones

La mortalidad observada en el experimento de amarre de los juveniles tempranos de la langosta *P. argus*, de 49% en la zona cercana al arrecife posterior (la laguna posterior) y de 41% en la laguna media, no difirió significativamente. Por lo tanto, no se puede concluir que alguna de estas dos zonas, dadas sus características de complejidad vegetal, tenga un mayor valor como refugio para juveniles de esta especie. Sin embargo, en ambas zonas hubo una amplia variación en la densidad, biomasa, morfología, y estructura foliar de la vegetación, es decir, se trata de un hábitat altamente heterogéneo. Los factores que producen esta heterogeneidad podrían mitigar el efecto de la depredación sobre la población de langostas juveniles, dependiendo también de la abundancia y sobre todo del comportamiento y las características específicas de los depredadores.

Recomendaciones

Las cuatro repeticiones por zona que se hicieron en este estudio parecen ser insuficientes para poder determinar si la vegetación aparentemente más compleja de la laguna media puede ofrecer mejor refugio a las langostas juveniles que la vegetación aparentemente menos compleja de la zona cercana al arrecife posterior, por lo que se recomienda en estudios posteriores incrementar el número de sitios por zona, además de incluir datos sobre el número y la composición de los depredadores locales y, de ser posible, repetir el experimento de supervivencia de juveniles para determinar posibles diferencias estacionales.

Literatura Citada

- Acosta CA (1999) Benthic dispersal of Caribbean spiny lobsters among insular habitats: implications for the conservation of exploited marine species. *Conserv Biol* 13:603-612
- Adams JA, Locascio JV, Robbins BD (2004) Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 299:19-33
- Aronson RB, Heck KL, Valentine JF (2001) Measuring predation with tethering experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 214:311–312
- Behringer DC, Butler MJ, Herrnkind WF (2009) Is seagrass an important nursery habitat for the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus* in Florida? *Mar Freshw Res* 43:327-337
- Berger DK, Butler MJ (2001) Octopuses influence den selection by juvenile Caribbean spiny lobster. *Mar Freshw Res* 52:1049-1053
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2000) The spiny lobster fisheries in Mexico. *In: Phillips BF, Kittaka J (eds.) Spiny Lobsters: Fisheries and Culture (2nd edition)*. Fishing News Books (Blackwell), Oxford, pp. 169–188
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2001a) The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta: Dictyotales) as a habitat for small juveniles of *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in a tropical reef lagoon. *Bull Mar Sci* 68: 207–219.
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2001b) Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* in a habitat-limited reef lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 221:221–231
- Briones-Fourzán P, Castañeda-Fernández de Lara V, Lozano-Alvarez E, Estrada-Olivo J (2003) Feeding ecology of three juvenile phases of the spiny lobster *Panulirus argus* in a tropical reef Lagoon. *Mar Biol* 142:855–865
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C (2007) Enhancement of juvenile Caribbean spiny lobsters: an

- evaluation of changes in multiple response variables with the addition of large artificial shelters. *Oecologia* 151:401–416
- Butler MJ, Herrnkind WF (1997) A test of recruitment limitation and the potential for artificial enhancement of spiny lobster (*Panulirus argus*) populations in Florida. *Can J Fish Aquat Sci* 54:452-463.
- Canion CR, Heck KL (2009) Effect of habitat complexity on predation success: re-evaluating the current paradigm in seagrass beds. *Mar Ecol Prog Ser* 393:37-46
- Childress MJ, Herrnkind WF (1996) The ontogeny of social behaviour among juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim Behav* 51:675–687.
- Childress MJ, Herrnkind WF (2001a) Influence of conspecifics on the ontogenetic habitat shift of juvenile Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). *Mar Freshw Res* 52:1077–1084
- Childress MJ, Herrnkind WF (2001b) The gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim Behav* 62:465-472
- Enríquez S, Pantoja-Reyes I (2005) Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia* 145:235-243
- Forrester GE, Steele MA (2004) Predators, prey refuges, and the spatial scaling of density-dependent prey mortality. *Ecology* 85:1332–1342
- Goldstein JS, Matsuda H, Takenouchi T, Butler MJ (2008) The complete development of larval Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in culture. *J Crust Biol* 28:306–327
- Heck KL, Thoman TA (1981) Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 53:125-134.
- Heck KL, Wilson KA (1987) Predation rates on decapod crustaceans in latitudinally separated seagrass communities: a study of spatial and temporal variation using tethering techniques. *J Exp Mar Biol Ecol* 107:87–100
- Heck KL, Hays G, Orth RJ (2003) Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Mar Ecol Prog Ser* 253:123-136

- Herrnkind WF, Butler MJ (1986) Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Mar Ecol Prog Ser* 34:23–30
- Herrnkind WF, Childress MJ, Lavalli KL (2001) Cooperative defence and other benefits among exposed spiny lobsters: inferences from group size and behaviour. *Mar Freshw Res* 52:1113–1124
- Holthuis LB (1991) FAO species catalogue. Marine lobsters of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis, No. 125, Vol. 13, FAO, Rome. 292 pp.
- Horner AJ, Weissburg MJ, Derby CD (2008) The olfactory pathway mediates sheltering behavior of Caribbean spiny lobsters, *Panulirus argus*, to conspecific urine signals. *J Comp Physiol* 194:243-253
- Hovel KA, Lipcius RN (2001) Habitat fragmentation in a seagrass landscape: patch size and complexity control blue crab survival. *Ecology* 82:1814-1829
- Hovel KA, Regan HM (2007) Using an individual-based model to examine the roles of habitat fragmentation and behavior on predator-prey relationships in seagrass landscapes. *Landsc Ecol* 23:75-89
- Hulbert SH, White MD (1993) Experiments with freshwater invertebrate zooplanktivores: quality of statistical analyses. *Bull Mar Sci* 53:128-153
- Jeffs AG, Montgomery JC, Tindle CT (2005) How do spiny lobster post-larvae find the coast? *Mar Freshw Res* 39:605-617
- Leber KM (1985) The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology* 66:1951-1964
- Lipcius RN, Cobb JS (1994) Introduction: Ecology and fishery biology of spiny lobsters In: Phillips BF, Kittaka J (eds.) *Spiny Lobster Management*. Fishing News Books, Oxford, pp 1–30.
- Lipcius RN, DB Eggleston (2000) Ecology and fishery biology of spiny lobsters. In Phillips BF, Kittaka J (eds.), *Spiny lobsters: Fisheries and culture*, 2nd ed. Fishing News Books, Oxford, pp 1–41.
- Lipcius RN, Eggleston DB, Miller DL, Luhrs TC (1998) The habitat-survival function for Caribbean spiny lobster: an inverted size effect and non-

- linearity in mixed algal and seagrass habitats. *Mar Freshw Res* 49:807–816
- Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P, Osorio-Arciniegas A, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C (2007) Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differential use of shelter resources and vulnerability to predators. *Coral Reefs* 26:361–373.
- Lozano-Álvarez E, Meiners C, Briones-Fourzán P (2009) Ontogenetic habitat shifts affect performance of artificial shelters for Caribbean spiny lobsters. *Mar Ecol Prog Ser* 396:85-97
- Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P, Alvarez-Filip L, Weiss HM, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C (2010) Influence of shelter availability on interactions between Caribbean spiny lobsters and moray eels: implications for artificial lobster enhancement. *Mar Ecol Prog Ser* 400:175-185.
- Marx J, Herrnkind WF (1985a) Macroalgae (Rhodophyta: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobsters *Panulirus argus*. *Bull Mar Sci* 36:423-431.
- Marx J, Herrnkind WF (1985b) Factors regulating microhabitat use by young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*: food and shelter. *J Crust Biol* 5: 650-657.
- Matilla J, Heck KL, Millistein E, Miller E, Gustafson C, Williams S, Byron D (2008) The effect of habitat complexity on predation efficiency of perch *Perca fluviatilis* L. and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.). *Mar Ecol Prog Ser* 361:15-20.
- Meiners, CG (2002) Importancia de refugios artificiales tipo casita para juveniles de langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) Dinámica de ocupación y heterogeneidad de sustrato en la laguna arrecifal de Puerto Morelos Quintana Roo. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Merino M, Otero L (1991) Atlas ambiental costero, Puerto Morelos-Quintana Roo. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. México. 80 pp.

- Minello T (1993) Chronographic tethering: a technique for measuring prey survival time and testing predation pressure in aquatic habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 101:99-104
- Mintz JD, Lipcius RN, Eggleston DB, (1994) Survival of juvenile Caribbean spiny lobster: effects of shelter size, geographic location and conspecific abundance. *Mar Ecol Prog Ser* 112:255–266
- Nelson WG (1979) Experimental studies on selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J Exp Mar Biol Ecol* 38:225-245
- Ogden JC, Ehrlich PR (1977) The behaviour of heterotypic resting schools of juvenile grunts (*Pomadasydae*). *Mar Biol* 42:273-280
- Orth RJ, van Montfrans J (1987) Utilization of a seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variations in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. *Mar Ecol Prog Ser* 41:283-294
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes in the West Indies. *Stud Trop Oceanogr* 5:665–847
- Reyes-Zavala G (1998) Monitoreo de las macrofitas bénticas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Q. R. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Rentería, F., B. I. Van Tussenbroek y E. Jordán-Dahlgren. 1998. Puerto Morelos, Quintana Roo, México. pp. 57-66. In: B. Kjerve (ed.) *Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP): Coral Reef, Seagrass, and Mangrove Site Characteristics*. UNESCO, Paris.
- Silberman JD, Sarver SK, Walsh PJ (1994) Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar Biol* 120:601-608
- Smith KN, Herrnkind WF (1992) Predation on early juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. *J Exp Mar Biol Ecol* 157:3–18
- Underwood AJ (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 19:513–605
- van Tussenbroek BI (1995) *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Mar Biol* 122:33–40

- van Tussenbroek BI (1998) Above- and below-ground biomass and production by *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. *Aquat Bot* 61:69–82
- Weiss H, Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P (2008) Circadian shelter occupancy and predator-prey interactions of juvenile Caribbean spiny lobsters in a reef lagoon. *Mar Biol* 153:953-963
- Weiss HM, Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P, Negrete-Soto F (2006) Using red light with fixed-site video cameras to study the behavior of spiny lobsters, *Panulirus argus*, and associated animals at night and inside their shelters. *Mar Tech Soc J* 40(3): 86–95.
- Williams SL, Heck KL Jr. (2001) Seagrass community ecology. En: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds.), *Marine community ecology*. Sinauer Associates. 317-337