



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



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

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias
(BIOLOGÍA MARINA)

P r e s e n t a

ANDREA CAROLINA OSORIO ARCINIEGAS

Director de tesis: Dr. Enrique Lozano Álvarez

Comité Tutorial: Dra. María Luisa Fanjul Peña
Dra. Patricia Briones Fourzán

Dr. Adolfo Gracia Gasca
Dra. Cecilia Vanegas Pérez

Puerto Morelos, Quintana Roo, Marzo del 2005



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.

*Para quien fue ejemplo de fortaleza
y admiración.....para ti tía Nina*

*A mi Diosito lindo por bendecir siempre todos
mis proyectos, por permitirme estar aquí*

*Para las dos mamás más maravillosas del mundo,
por apoyarme incondicionalmente, por amarme,
este triunfo es de ustedes.*

*Para la flaca más linda que hay sobre la
tierra (mi hermanita), eres la bendición más
hermosa que Dios ha puesto en mi vida.*

*A mi Gus, por todo su amor, por toda
su comprensión.....te amo*

AGRADECIMIENTOS

Por el hecho de encontrarme en otro país hace que cada persona que conocí y que me tendió la mano sean muy importantes para mí y que directa o indirectamente ayudaron a la culminación de esta etapa, así que para todos ellos mil gracias.

A mi director de tesis Dr. Enrique Lozano por todas sus enseñanzas, no te imaginas todo lo que aprendí y por toda la calma que tuviste conmigo.....gracias.

A mis sinodales, Dra. Patricia Briones, Dra. Maria Luisa Fanjul, Dra. Cecilia Vanegas y al Dr. Adolfo Gracia por todos los comentarios tan acertados en esta tesis

Con quien pase uno de los peores sustos de mi vida, muchas gracias Cecy Vanegas por recibirme y brindarme todo tu apoyo sin conocerme, definitivamente sin tu ayuda no estaría aquí.

A los dos tíos más maravillosos que he podido conocer:

M. C. Fernando Negrete (Tío Fer) gracias por enseñarme a trabajar en el agua por brindarme tu amistad, mejor dicho eres un “duro” como decimos en Colombia.....nadie como tú.

M. C. Cecilia Barradas (Tía Cecy) definitivamente solo te faltan las alitas y la aureola, eres un ángel....gracias por todo tu apoyo en la búsqueda de la información y en las salidas de campo, por tus consejos y cariño, te quiero mucho.

A la monstra del pantano, mi amiga inseparable (Vania).....sin palabras, gracias por ayudarme a ver este lugar con otros OJOS, a disfrutarlo.....si que hicimos muchas cosas.

A mi Kari Cruz, tu ternura le dio un toque muy especial a éste lugar, gracias por tu amistad.

A mis dos langosteros favoritos: mi amiga Marichole, gracias por estar siempre conmigo por ser incondicional, te quiero un chorro (como dicen ustedes) y a la draguita Domínguez (Roberto), me reí mucho contigo, te fuiste y la estación no fue lo mismo.

A mi Carlangas tranzas, que buen compañero de apartamento resultaste, pero sobre todo que amigazo el que conocí.

A Vero, Luis L, Kari J y Richy quienes con su granote de arena ayudaron a la culminación de esta gran etapa.

A mis parceros, Carlos, Alejo, Pilar, Juan y Adriana que siempre tuvieron miles de palabras de aliento para que siguiera adelante.

A todos mis compañeros de la estación, que buenos momentos pasamos, gracias por la grata compañía.

Agradezco el apoyo a la Unidad Académica de Puerto Morelos de la UNAM por brindarme el apoyo como residente en su unidad habitacional de marzo del 2003 a marzo del 2005 para la realización de este trabajo.

A la fundación Arciniegas quien me otorgó una beca incondicional.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
OBJETIVO GENERAL	9
Objetivos específicos.....	9
HIPÓTESIS	9
AREA DE ESTUDIO	10
Descripción de los sitios de muestro en el área de estudio.....	11
Zona posterior del arrecife.....	11
Zona frontal del arrecife.....	12
Características ambientales.....	13
MATERIALES Y METODOS	13
Prospección general.....	13
Censos en el campo.....	15
Análisis de resultados.....	16
Experimento 1: ¿Qué tan gregaria es <i>Panulirus guttatus</i> ?.....	17
Experimento 2: ¿Tiende a agruparse <i>Panulirus guttatus</i> cuando comparte el ambiente con <i>P. argus</i> ?.....	19
Análisis de resultados.....	20
RESULTADOS	20
Censos.....	20
Talla.....	22
Sexo.....	24
Distribución de individuos en refugios (al azar o agregados).....	24

Posición de los individuos dentro del refugio.....	26
Ubicación de las langostas en el perfil vertical del arrecife.....	27
Refugios.....	27
Depredadores potenciales.....	30
Competidores potenciales por el refugio.....	30
RESULTADOS EXPERIMENTALES.....	31
Experimento 1: ¿Qué tan gregaria es <i>Panulirus guttatus</i> ?.....	31
Experimento 2: ¿Tiende a agruparse <i>Panulirus guttatus</i> cuando comparte el ambiente con <i>P. argus</i> ?.....	33
DISCUSIÓN.....	36
CONCLUSIONES.....	45
LITERATURA CITADA.....	47

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. - Intervalo de talla en mm de la longitud cefalotorácica (LC), media y desviación estándar (\pm DE) de machos y hembras de <i>Panulirus guttatus</i> utilizados en cada uno de los estanques en el experimento 1.....	19
Tabla 2. - Datos de los individuos de <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> (longitud del cefalotórax - LC - en mm), utilizados en cada uno de los estanques en el experimento 2.....	20
Tabla 3. - Número total y porcentaje de langostas <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> observadas en el arrecife de Puerto Morelos.....	21
Tabla 4. - Número total y porcentaje de las langostas <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> observadas según la posición que ocupaban dentro del refugio (piso, pared o techo).....	26
Tabla 5. - Número total y porcentaje de las langostas <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> observadas en el perfil vertical (superior, medio o inferior).....	27
Tabla 6. - Número total y porcentaje de refugios ocupados por <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> en el arrecife de Puerto Morelos.....	28
Tabla 7. - Número total y porcentaje del tipo de refugios ocupados por <i>Panulirus argus</i> y/o por <i>P. guttatus</i> en el arrecife de Puerto Morelos.....	29
Tabla 8. - Número total y porcentaje de refugios ocupados por grupos de dos o más langostas <i>Panulirus argus</i> o <i>P. guttatus</i> en el arrecife de Puerto Morelos.....	29
Tabla 9. - Número de depredadores potenciales de langosta observados en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal.....	30
Tabla 10. - Número de competidores potenciales de langosta por el refugio observados en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal.....	31
Tabla 11. - Número de langostas <i>Panulirus guttatus</i> distribuidas en cuatro refugios de posición diferente (N,E,S,W) en el experimento 1.....	31
Tabla 12. - Número de langostas <i>Panulirus guttatus</i> y <i>P. argus</i> distribuidas en cuatro refugios de posición diferente (N,E,S,W) en el experimento 2.....	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. - Localización del área de estudio en la barrera arrecifal de Puerto Morelos).....	10
Figura 2. - Representación esquemática de uno de los ocho estanques utilizados para conocer que tan gregaria es <i>Panulirus guttatus</i>	18
Figura 3. - Densidad (número de individuos / ha) (media \pm ES) de <i>Panulirus guttatus</i> en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal.....	21
Figura 4. - Densidad (número de individuos / ha) (media \pm ES) de <i>Panulirus guttatus</i> y <i>P. argus</i> en la zona del arrecife posterior.....	22
Figura 5. - Estructura de talla (longitud cefalotorácica en mm - LC -) de los individuos de <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> en la zona del arrecife posterior.....	23
Figura 6. - Estructura de talla (longitud cefalotorácica en mm - LC -) de los individuos de <i>Panulirus argus</i> y <i>P. guttatus</i> en la zona del arrecife frontal.....	23
Figura 7. - Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por <i>Panulirus argus</i> en el arrecife posterior.....	24
Figura 8. - Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por <i>Panulirus guttatus</i> en el arrecife posterior.	25
Figura 9. - Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por <i>Panulirus guttatus</i> en el arrecife frontal.....	25
Figura 10. - Distribución en el quinto día de individuos de <i>Panulirus guttatus</i> a los que se permitió seleccionar entre cuatro refugios en cada estanque en el experimento 1.....	33
Figura 11. - Distribución en al sexto día de individuos de <i>Panulirus guttatus</i> y <i>P. argus</i> a los que se les permitió seleccionar entre cuatro refugios en cada estanque en el experimento 2.....	36

RESUMEN

Se analizaron la distribución y los patrones de ocupación en refugios naturales de las langostas *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus* en el arrecife coralino de Puerto Morelos. Se seleccionaron seis sitios de muestreo, tres en la zona del arrecife posterior y tres en la zona del arrecife frontal, en los que se llevaron a cabo seis censos de langostas, con un intervalo aproximado de dos meses, entre junio de 2003 y junio de 2004. En cada censo se determinó: el número de individuos de cada especie, su sexo, su talla aproximada, su distribución de acuerdo con el perfil vertical en el arrecife (parte superior, media o inferior). Asimismo, se hizo una descripción del refugio, se anotó la posición de las langostas en el refugio (en el piso, la parte lateral o el techo) y el número de langostas por refugio. Se obtuvo una mayor abundancia de *P. guttatus* que de *P. argus* en todo el hábitat arrecifal. Por zonas, *P. guttatus* fue más abundante en la zona frontal que en la zona posterior, mientras que *P. argus* fue más abundante en la zona posterior. Los individuos de *P. guttatus* se encontraron agregados en el arrecife frontal y solitarios en el arrecife posterior, mientras que los individuos de *P. argus* se encontraron por lo general agregados sólo en el arrecife posterior. Los patrones de ocupación del refugio son similares entre los tres sitios de cada zona (posterior y frontal), *P. argus* en la ocupación dentro del refugio, prefiere el piso y en el perfil vertical del arrecife se ubica en la parte inferior, por el contrario *P. guttatus* prefiere ocupar el techo y las paredes del refugio en la zona del arrecife posterior, donde se encuentra compartiendo el ambiente con su especie congénere, en la zona del arrecife frontal esta especie no presentó ninguna preferencia por la posición dentro del refugio y se ubicó en la parte media y superior en cuanto al perfil vertical del arrecife.

INTRODUCCIÓN

Las langostas marinas (Crustacea: Decapoda) se encuentran clasificadas en cuatro familias: Nephropidae, Scyllaridae, Synaxidae y Palinuridae. Las langostas de la familia Palinuridae se distribuyen extensamente alrededor del mundo y pueden encontrarse en aguas tropicales, subtropicales y templadas, entre los 0° y 35° de latitud en ambos hemisferios (Phillips et al. 1980). Las langostas palinúridas se conocen comúnmente como “langostas espinosas”, ya que poseen un caparazón cubierto de espinas. En México, existen siete especies del género *Panulirus*: *P. inflatus*, *P. gracilis*, *P. interruptus*, *P. penicillatus*, *P. guttatus*, *P. argus* y *P. laevicauda* (Gracia & Kensler 1980). En el Caribe mexicano sólo se encuentran tres especies: *Panulirus argus* (Latreille 1804), *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) y *Panulirus laevicauda* (Latreille 1817).

El ciclo de vida de las langostas de la familia Palinuridae es largo y complejo (Briones-Fourzán & Mc William 1997). Por ejemplo, *P. argus* presenta un estado embrionario (dentro del huevo) y cuatro fases de desarrollo: 1) larva (filosoma), de forma aplanada, transparente y planctónica, la cual pasa por once estadios en un periodo de 6 a 11 meses, 2) el undécimo estadio de filosoma sufre una metamorfosis hacia la postlarva, llamada puerulo, que sigue siendo transparente pero ya con la forma típica de una langosta y con adaptaciones para la vida pelágica. El puerulo retorna a las zonas costeras, donde se asienta en hábitats de vegetación adoptando hábitos bentónicos. A través de varias mudas, adquiere una coloración críptica que le confiere protección contra los depredadores, 3) los juveniles se encuentran por lo general en aguas someras (< a 10 m) con vegetación marina, pero su distribución y densidad depende de varias características del hábitat, como tipo de fondo, turbidez, densidad y altura de los pastos (Lozano-Álvarez et al. 1994), y en particular de la cantidad y calidad de refugios (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b) y 4) adulto, encontrándose en aguas mas profundas donde desovan y se cierra el ciclo (Phillips et al. 1980).

No obstante, algunos aspectos del ciclo de vida de *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) tales como fases larvarias, sitios de reclutamiento de las postlarvas, los hábitats favorecidos por los juveniles tempranos así como las zonas de reproducción, no se conocen completamente (Briones-Fourzán & Mc William 1997)

Características generales de *Panulirus guttatus* y *Panulirus argus*

Panulirus guttatus se distribuye en la costa oeste central del Atlántico, desde Surinam hasta el sur de Florida en EEUU, a lo largo del Mar Caribe, Bahamas y las Islas Bermudas. En México se encuentra en arrecifes coralinos a lo largo de la costa de Quintana Roo, en la Península de Yucatán (Briones-Fourzán 1995).

Es una especie tropical, no migratoria, que permanece la mayor parte del día dentro de sus refugios, pequeña, ya que llega a medir únicamente hasta 20 cm de longitud total (≈ 88 mm de longitud cefalotorácica – LC –) (Sutcliffe 1953), que vive en el hábitat arrecifal durante toda su vida béntica (Negrete-Soto et al. 2002), y en la parte sumergida de escolleras y estructuras artificiales de concreto (Briones-Fourzán 1995). Se reproducen todo el año, teniendo un periodo máximo entre febrero y junio y un mínimo en agosto-septiembre. La talla mínima de madurez sexual en México es de 36 mm LC (Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999). *Panulirus guttatus* presenta una dieta omnívora, aunque fundamentalmente carnívora. Su alimento preferencial lo constituyen los moluscos y crustáceos, mientras que las algas coralinas y equinodermos representan un alimento secundario, y las ascidias, esponjas, foraminíferos y briozoarios un alimento ocasional (Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán 1990).

El ámbito hogareño de los individuos de esta especie comprende un radio alrededor de 100 m a lo largo del tracto arrecifal, y dentro de este ámbito los individuos pueden utilizar varios refugios. Tanto machos como hembras presentan habilidades para orientarse y regresar a su ámbito hogareño (Lozano-Álvarez et al. 2002).

Panulirus argus presenta una amplia distribución latitudinal, existiendo en la costa oriental de América desde el norte de Brasil, hasta el estado de Carolina del Norte, EUA, y en todas las Antillas, la Bahamas y las islas Bermudas (Briones-Fourzán 1995). Representa el 38% de la producción mundial de langosta espinosa (Williams 1986).

En México se distribuye principalmente en las costas de los estados de Yucatán y Quintana Roo, aunque también se presenta en formaciones arrecifales frente a las costas de Campeche, Veracruz y Tamaulipas (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2000). *Panulirus argus* también es un especie tropical, relativamente grande, especialmente si se compara con *P. guttatus* (la talla máxima registrada de *P. argus* en el Caribe mexicano fue un macho de 204 mm de LC – Lozano-Álvarez et al. 2003), que ocupa una gran variedad de hábitats a lo largo de su vida béntica. Esta especie presenta gran capacidad para moverse y para orientarse en su medio por lo que es una especie altamente migratoria (Herrnkind 1980), con movimientos registrados de 25 a 400 m diarios (Briones-Fourzán 1995). El período de reproducción abarca la mayor parte del año, con picos entre marzo-mayo y agosto-octubre (Fonseca-Larios & Briones-Fourzán 1998). Las hembras adquieren la madurez sexual alrededor de los 76 mm LC. *Panulirus argus* presenta una dieta similar a la de *P. guttatus*, con consumo preferencial de crustáceos y moluscos. Sin embargo su dieta puede estar constituida por diferentes especies y tallas de presas, ya que *P. guttatus* sólo se alimenta en el arrecife mientras que *P. argus* es capaz de salir de su refugio hacia lugares que no se encuentren cercanos al arrecife, como pastizales y fondos descubiertos (Briones-Fourzán 1995).

Presentación del problema

En algunas especies de langostas espinosas, los individuos se agrupan en refugios y presentan un comportamiento social gregario. Este comportamiento se define como una adaptación para obtener algunas ventajas que confiere la agrupación *per se* (Moynihan 1962, en Zimmer-Faust & Spanier 1987).

Sin embargo, no todas las especies de Palinúridos tienen el mismo comportamiento social (Atema & Cobb 1980) y las variaciones en dicho comportamiento pueden provocar diferencias en los mecanismos de defensa, en los patrones de ocupación del refugio e incluso en la susceptibilidad a la pesca (McKoy & Leachman 1982). A partir de la fase juvenil postalgal, *P. argus* presenta un comportamiento social gregario, el cual se presume es un mecanismo de defensa contra depredadores (Herrnkind & Butler 1986; Spanier & Zimmer-Faust 1988; Lozano-Álvarez & Spanier 1997). En condiciones experimentales, *P. guttatus* presentó una tendencia a agruparse en un refugio (Segura-García et al. 2004).

Panulirus argus y *P. guttatus* son especies simpátricas que cohabitan durante una parte de su vida en el hábitat arrecifal coralino, el cual es un ambiente muy heterogéneo y con una alta diversidad biológica. Este ambiente es el resultado de la morfología compleja que presentan las colonias coralinas (Jordán-Dahlgren 1993) y de la gran cantidad de organismos de diferentes especies que se encuentran allí, interactuando unos con otros. Por tanto, las tramas tróficas en el arrecife coralino pueden ser muy complejas. Las langostas consumen una gran variedad de especies de organismos bénticos, pero también cuentan con una gran cantidad de depredadores, en particular peces y pulpos. Entre los peces depredadores mas comunes se encuentran representantes de las familias Orectolobidae, Lutjanidae, Haemulidae, Serranidae, Batrachoidae, Balistidae y Sphyrnaeidae.

En el arrecife, las langostas son depredadas principalmente por peces de las familias Balistidae, Lutjanidae, Haemulidae y Serranidae, y por pulpos del género *Octopus*. La depredación es una de las principales fuerzas selectivas en la evolución de la estructura social animal. Las evidencias indican que los animales pueden valorar y modificar conductualmente su riesgo de depredación durante su ciclo de vida (Lima & Dill 1990), además, puede ser un factor importante para el mantenimiento de la conducta gregaria normal por lo menos en *P. argus* (Lozano-Álvarez 1996).

En la naturaleza, los patrones de distribución y la abundancia de las langostas dependen en gran medida de los recursos que tengan disponibles y de sus interacciones con otros organismos. Así, cuando las langostas encuentran un refugio adecuado deben balancear su necesidad de permanecer en el refugio para protegerse de sus depredadores y defenderlo de sus competidores (defienden sus refugios utilizando sus antenas largas, rígidas y espinosas - Cobb 1981, Zimmer-Faust et al. 1985, Herrnkind et al. 2001-) con la necesidad de abandonarlo para la búsqueda de alimento o pareja (Sih 1992, Vanninni & Cannicci 1995). Puesto que los fondos duros poseen menos refugios potenciales grandes que pequeños debido a su naturaleza fractal (Caddy 1986), el refugio es uno de los principales recursos limitantes para las poblaciones de langostas (Phillips et al. 1980) y gran parte del comportamiento individual y social de las langostas gira en torno al refugio.

Algunos depredadores de langosta también utilizan refugios en el hábitat arrecifal coralino y su presencia puede afectar la elección de los mismos por parte de las langostas (Berger & Butler 2001) y modificar el patrón de actividad, las interacciones intraespecíficas así como las actividades de forrajeo (Lima & Dill 1990). Sin embargo, se ha observado la cohabitación de langostas y algunas especies de peces depredadores en refugios artificiales (revisión en Lozano-Álvarez & Spanier 1997).

El presente trabajo pretende determinar la distribución que presentan *Panulirus argus* y *P. guttatus* en refugios naturales y su variación en el tiempo en el arrecife coralino de Puerto Morelos; establecer los patrones de ocupación de los individuos de cada especie dentro de los diferentes refugios que utilizan, conocer si existe una relación con la distribución y la abundancia de sus depredadores potenciales y determinar si *P. guttatus* es una especie gregaria.

ANTECEDENTES

Existen numerosos trabajos que han abordado diversos aspectos de la ecología de langostas en el Caribe mexicano. Sobre *Panulirus guttatus* se han publicado trabajos sobre su distribución de tallas (Briones-Fourzán 1991), la descripción de su postlarva puerulo (Briones-Fourzán & Mc William 1997); la dinámica reproductiva (Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999); su dinámica poblacional (Negrete-Soto et al. 2002); sus patrones de movimiento (Lozano-Álvarez et al. 2002) y su comportamiento dentro del refugio (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001; Segura-García et al. 2004).

La información existente sobre *P. argus* es más abundante, pero en el área de estudio del presente estudio se cuenta con trabajos sobre distribución de langostas en la plataforma continental (Lozano-Álvarez et al. 1991), reclutamiento de postlarvas (Briones-Fourzán 1994), abundancia de juveniles algales (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a) y postalgales, así como el efecto de refugios artificiales sobre la abundancia y biomasa de juveniles (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b), y características de la captura (Padilla-Ramos & Briones-Fourzán 1997). Lozano-Álvarez & Spanier (1997) analizaron el efecto del riesgo de depredación en el comportamiento social de *P. argus* y concluyeron que la respuesta gregaria de las langostas está en función de quién ocupa primero el refugio: el depredador o las langostas.

Existen tres trabajos que realizaron análisis comparativos de aspectos biológicos y ecológicos de *P. guttatus* y *P. argus* en el área de estudio, y que representan los antecedentes más directos al presente trabajo: Briones-Fourzán (1995) presenta un análisis sucinto de las diferencias y similitudes entre *P. guttatus* y *P. argus*, y discute la necesidad de desarrollar estudios para comprender el uso y la repartición que hacen de sus recursos estas dos especies.

Negrete-Soto et al. (2002) analizaron la dinámica poblacional y distribución de tallas de *P. guttatus* y *P. argus* en una porción del arrecife coralino de Puerto Morelos, encontrando una mayor abundancia de *P. guttatus* que de *P. argus* en éste hábitat en particular y Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán (2001) estudiaron la selección y el patrón de ocupación de refugios artificiales por individuos de las dos especies en condiciones experimentales. Estos últimos autores encontraron que la arquitectura del refugio no era importante para ninguna de las dos especies mantenidas de manera aislada, pero que al juntar individuos de las dos especies, los de *P. guttatus* preferían refugios altos, tipo “cueva”, sobre refugios más bajos y aplanados, tipo “casita”, mientras que los de *P. argus* seguían ocupando ambos tipos de refugio indistintamente. Asimismo, como otro antecedente directo al presente estudio, se tiene el trabajo realizado por Sharp et al. (1997) en los Cayos de Florida (USA), en donde se presenta información sobre los diferentes tipos de refugio que utiliza *P. guttatus* en el arrecife, la abundancia de juveniles y adultos, la estructura de la población y su dinámica reproductiva, además de describir interacciones entre *P. guttatus* y *P. argus* relacionadas con la utilización de refugios. Estos autores encontraron que los refugios naturales en el hábitat arrecifal pueden ser compartidos por individuos de las dos especies, pero que tienden a tener una ocupación diferencial de dichos refugios, donde *P. guttatus* prefiere el techo del refugio y *P. argus* el piso.

El gregarismo en *Panulirus guttatus* casi no se ha estudiado y por lo tanto no se sabe si este es un comportamiento que se presenta por ventajas concretas. Segura-García et al. (2004) ofrecieron las primeras observaciones sobre este

comportamiento en condiciones experimentales, concluyendo que esta especie tiende a ser gregaria y que dicho comportamiento está influenciado por la disponibilidad del refugio y por posibles jerarquías sociales relacionadas con el tamaño de los animales.

Se han abordado trabajos en otras especies sobre este tema como el realizado por Butler et al. (1999), quienes determinaron las causas y consecuencias de los cambios ontogénicos en la agregación social de *Jasus edwardsii* en Nueva Zelanda, encontrando que este comportamiento gregario es mediado por las señales químicas de coespecíficos. Asimismo McKoy & Leachman (1982), aportaron información sobre las agregaciones de hembras ovígeras de *Jasus edwardsii* en Nueva Zelanda.

Por otro lado, en condiciones experimentales Childress & Herrnkind (1996) realizaron una investigación sobre los cambios ontogénicos en el comportamiento social de juveniles de *P. argus*, encontrando que langostas menores a 20 mm LC tienen una distribución no agrupada, es decir, tienden a refugiarse solitarios en algas y pastos marinos y sólo en raras ocasiones utilizan refugios como grietas o huecos en el sustrato, mientras que las mayores a esta talla prefieren agregarse en estos tipos de refugios. Además, determinaron que las langostas postalgales tienen una fuerte influencia en la selección del refugio y en el comportamiento gregario de sus coespecíficos mediado por señales químicas (Ratchford & Eggleston 2000).

OBJETIVO GENERAL

Determinar los patrones de distribución de las langostas *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus* en el hábitat arrecifal coralino de Puerto Morelos, y su dinámica de ocupación de refugios a lo largo de un período anual.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar y cuantificar los refugios potenciales de langostas y determinar la ocupación espacial y temporal de los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* en cada uno de estos refugios en el tracto arrecifal.
- Conocer el patrón de ocupación dentro del refugio (piso, paredes o techo) de individuos de ambas especies de langostas.
- Determinar en condiciones experimentales si los individuos de *Panulirus guttatus* por un lado y *P. guttatus* y *P. argus* juntas, tienden a agruparse cuando el refugio no es un factor limitante. Es decir, cuando se les ofrece varias opciones de refugio.
- Identificar los depredadores potenciales de las langosta *Panulirus guttatus* y *P. argus* en el hábitat arrecifal coralino.

HIPÓTESIS

Es posible que la incidencia de individuos solitarios o agregados de ambas especies sea similar en refugios en el hábitat arrecifal coralino, y que esto esté determinado por la cantidad y la calidad de dichos refugios y por el riesgo de depredación relacionado con el refugio.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en un arrecife coralino que se ubica frente al poblado de Puerto Morelos, Quintana Roo, México, en el noreste de la Península de Yucatán entre los $20^{\circ} 55'N - 86^{\circ} 49'W$ y $20^{\circ} 49'N - 86^{\circ} 53'W$. La porción del arrecife considerada en el presente estudio abarca una distancia aproximada de 8 km, desde Punta Petempich hasta el sur del muelle fiscal de Puerto Morelos (Fig 1).

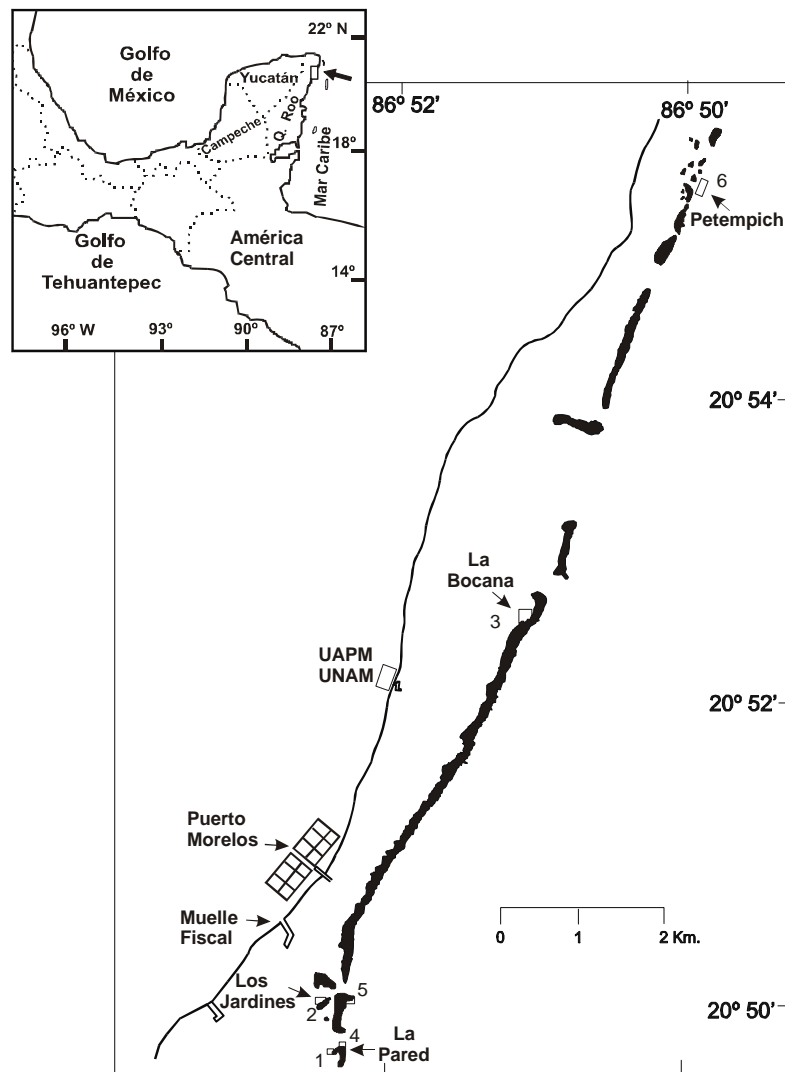


Figura 1. Localización del área de estudio en la barrera arrecifal de Puerto Morelos, desde Petempich, frente a Punta Petempich en el norte, hasta los parches arrecifales que se encuentran al sur enfrente del muelle fiscal del Puerto. Los números del 1 a 6 indican los sitios de muestreo. UAPM (Unidad Académica Puerto Morelos de la UNAM).

Este arrecife forma parte del complejo arrecifal coralino más importante de los mares mexicanos que corre en forma discontinua a lo largo de la costa Oriental de la Península de Yucatán, desde Isla Contoy hasta Belice, donde continúa hasta la bahía de Honduras (Jordán 1980; En: Rodríguez 1998. Fig 1).

Según Jordán-Dahlgren (1989), el arrecife de Puerto Morelos está dividido en cuatro zonas, teniendo en cuenta la topografía de fondo y los parámetros de estructura comunitaria. Estas zonas son: 1) laguna arrecifal, comprendida entre la línea de la costa y la barrera arrecifal. Esta depresión tiene una anchura que varia entre 350 y 1600 m y su profundidad entre 2 y 6 m; 2) zona posterior, se localiza entre la laguna y la cresta arrecifal y presenta la mayor cobertura y diversidad específica de corales; 3) zona de rompiente (o cresta arrecifal), es la zona más somera del arrecife, se observan en el fondo principalmente fragmentos de padecería de corales y 4) zona frontal, se encuentra entre la cresta arrecifal y una plataforma arenosa hacia mar adentro. En la zona frontal del arrecife de Puerto Morelos, el desarrollo de la comunidad coralina es relativamente bajo si se compara con otros arrecifes coralinos del Caribe y no presenta los sistemas de macizos y canales característicos de éstos.

La presente investigación se desarrolló en la zona posterior y en la zona frontal del arrecife.

Descripción de los sitios de muestreo en el área de estudio

Zona posterior del arrecife

Esta zona se localiza sobre una estrecha plataforma cuya extensión oscila entre 50 y 200 m aproximadamente y una profundidad promedio de entre 1 y 3 m.

Presenta la mayor cobertura y diversidad específica de corales escleractinios, siendo las especies dominantes *Acropora palmata*, *Montastrea annularis*, *Porites astreoides*, *Agaricia agaricites* y *Diploria strigosa*. Entre las formaciones coralinas se encuentran parches de arenas gruesas y/o una combinación de pastos marinos y algas (Jordán-Dahlgren 1993).

Los tres sitios seleccionados en esta zona presentan un fondo arenoso cubierto por pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y por algas verdes de crecimiento erecto de los géneros *Penicillum*, *Ripicephalus*, *Halimeda* y *Udotea*. En algunos casos se presentó un fondo mixto (arena, pedacera de coral, algas) con una alta diversidad de especies en donde se desarrollan colonias de escleractineos, constituidas en su mayoría por pequeños cabezos de coral conformando un solo macizo y por grandes parches arrecifales que se elevan casi hasta la superficie. El área de cada sitio fue de 800 m² (sitio 1), 1060 m² (sitio 2) y 1525 m² (sitio 3).

La profundidad máxima se encuentra entre los 3 y 7 m y la ictiofauna estuvo representada por peces de la familia Acanthuridae, Pomacentridae, Pomacanthidae, Scaridae, Haemulidae, Aulostomidae y Kyphosidae.

Zona frontal del arrecife

Esta zona se ubica entre la zona de rompiente y una plataforma arenosa de entre 20 y 25 m de profundidad que presenta una suave pendiente en dirección perpendicular a la barrera arrecifal con un valor aproximado de 3 a 8° (Rodríguez-Martínez 1998). El desarrollo de la comunidad coralina es bajo y no presenta los sistemas de macizos y canales característicos de otros arrecifes del Caribe, sin embargo, la comunidad coralina tiende a ser más diversa ya que el efecto del oleaje es reducido (Jordán-Dahlgren 1993). Los gorgonáceos y las macro-algas son los organismos bentónicos más abundantes (Rodríguez-Martínez 1998).

Los tres sitios de esta zona se caracterizaron por la alta cobertura de coral formado por grandes cabezos del género *Montastrea*, además de la presencia de colonias de gorgonáceos. Su fondo es arenoso y carece de vegetación marina. El área de cada sitio fue de 1400 m² (sitio 4), 530 m² (sitio 5) y 600 m² (sitio 6) y la ictiofauna más conspicua se encuentra representada por la familias Acanthuridae, Serranidae, Pomacentridae, Pomacanthidae, Haemulidae, Mullidae, Scaridae y Holocentridae.

Características Ambientales

El arrecife de Puerto Morelos está expuesto a olas generadas por los vientos alisios, dominantes de febrero a julio. Entre los meses de julio y septiembre se presenta una época de calmas a la que le sigue una época de Nortes (masas de aire polar) de octubre a enero en donde el oleaje llega a ser considerable. La incidencia las tormentas tropicales y huracanes en el área de estudio es entre los meses de agosto y octubre. El régimen de mareas es semidiurno mixto, con un intervalo de oscilación diurna promedio de 20 a 30 cm (Merino y Otero 1991).

El clima en esta zona es cálido, con temperatura media mayor a los 22°C y poca oscilación térmica (entre 5 y 7°C), de los mas húmedos con lluvias en verano. Dada la naturaleza kárstica del suelo, el drenaje es básicamente subterráneo y la influencia terrestre sobre el arrecife es mínima (Merino y Otero 1991).

MATERIALES Y METODOS

Prospección general

Durante los meses de marzo y abril de 2003, se realizó una prospección general en el área de estudio con el fin de determinar los sitios de muestreo para el presente trabajo. Esta fase de prospección se efectuó haciendo recorridos por medio de buceo autónomo (SCUBA) con una duración aproximada de 1 h. Para

seleccionar los sitios de muestreo se consideraron los siguientes aspectos: el tipo de macizo arrecifal (cabezos aislados o continuos), la profundidad (someros hasta los 7 m o profundos hasta los 12 m), los refugios potenciales de las langostas y si los sitios se encuentran en la zona posterior o frontal del arrecife.

Durante 7 días, entre el 18 de marzo y el 7 de abril de 2003, se revisaron cuatro lugares diferentes: la Pared, los Jardines, la Bocana y Petempich (Fig 1), teniendo en cuenta si pertenecían a la zona del arrecife posterior o a la zona del arrecife frontal. Dentro de estos cuatro lugares se definieron 6 sitios de muestreo, tres en la zona del arrecife posterior (sitios 1,2 y 3), cuya profundidad varía entre los 3.0 y los 7.0 metros y tres en la zona del arrecife frontal (sitio 4,5 y 6) con una profundidad que oscila entre los 7.1 y 12.0 m (Fig 1), con el fin de realizar tres repeticiones en cada zona, para contar con medidas de variabilidad.

Una vez finalizada la prospección, entre los meses de mayo y junio de 2003, se llevó a cabo la medición del área en cada uno de los sitios. Un equipo de 4 buzos con equipo autónomo, delimitó el área de cada sitio señalando los puntos de inicio y fin, y algunos puntos intermedios con cintas plásticas de color fucsia sujetas a clavos de 6 pulgadas de longitud. Para medir el perímetro del área de cada sitio de muestreo se utilizó una cinta métrica de plástico de 50 m (± 0.01 m).

Los clavos fueron enterrados en el fondo o bien colocados en lugares estratégicos sobre los corales sin lastimarlos. En el sitio 3 (la Bocana), que es un conjunto de siete cabezos separados, se utilizaron números de plástico, con el fin de diferenciar en forma permanente cada cabezo. En cada uno de los sitios se anotó el área aproximada, la profundidad, el tipo de fondo, los corales dominantes, la ictiofauna visible y los tipos y formas de los posibles refugios de langosta. Lo anterior fue apoyado por medio de video submarino para analizar y verificar de una forma más detallada en el laboratorio la información capturada en el campo.

Censos en el campo

Se realizaron seis censos de langostas durante un ciclo anual con una periodicidad aproximada de 2 meses en cada uno de los seis sitios de muestreo, entre el 18 de junio del 2003 y el 1 de junio del 2004. Los censos se realizaron con la participación de tres buzos, quienes revisaron todos los refugios potenciales en cada sitio, cada vez que se observaba una o más langostas, se anotaban los siguientes datos en una tablilla: especie, sexo (si se podía determinar a simple vista), talla aproximada, distribución de acuerdo con el perfil vertical en el arrecife (parte superior, media o inferior), es decir, en el perfil vertical del arrecife se observó si las langostas se encontraban cerca del fondo, en la parte media o en la parte superior del mismo; descripción del refugio, posición de las langostas dentro del refugio (piso, lateral, techo) y el número de langostas por refugio. Además se marcó con cinta plástica aquellos refugios en donde se observaron langostas.

Por otro lado, a partir del tercer censo, cada vez que se censaba un sitio se anotaba la presencia de peces potencialmente depredadores de langosta y si éstos se encontraban afuera o adentro de un refugio. Además, se tomó información de aquellos organismos que son competidores potenciales de las langostas por el refugio. Los criterios que determinaron a un pez como potencial depredador fueron, (a) que hubieran sido registrados como tales en otros trabajos, para lo cual se hizo una amplia revisión bibliográfica y (b) que fueran mayores de 35 cm de longitud total (Eggleston & Lipcius 1992), tamaño mínimo necesario para poder comer a una langosta ≥ 60 mm LC. El criterio que se utilizó para definir a los competidores potenciales fue que pudieran competir con las langostas por el refugio, independientemente del tamaño de las langostas, es decir, desde pequeños juveniles hasta adultos grandes.

Análisis de los datos

Los resultados de los censos de langostas fueron estandarizados a densidad (número de individuos por hectárea o ind/ha). El análisis de la densidad se llevó a cabo de manera separada para cada especie. En el caso de *P. guttatus*, se comparó su densidad entre las dos zonas del arrecife con una ANOVA bifactorial de medidas repetidas, con la zona y el tiempo (fecha de los censos) como factores fijos. Cuando el tiempo es la medida repetida, como en el presente estudio, los valores de densidad en fechas contiguas podrían estar más relacionados que los valores de fechas lejanas, lo que puede violar el supuesto de esfericidad, fundamentalmente para aplicar este tipo de prueba estadística. Este problema se resolvió, tanto para los efectos del tiempo como de sus interacciones, utilizando el estimador denominado épsilon de Greenhouse-Geisser ($G-G_\epsilon$), que reduce los grados de libertad y ajusta el valor de P (Scheiner & Gurevitch 1993; Howell 2002).

Esta comparación no se pudo hacer en el caso de *P. argus*, ya que esta especie estuvo virtualmente ausente en la zona frontal del arrecife (ver Resultados). Sin embargo, se aplicó también un ANOVA bifactorial de medidas repetidas, con la especie y el tiempo como factores fijos, para comparar los resultados de la densidad de ambas especies en la zona posterior del arrecife. En ambas pruebas, los datos fueron previamente transformados a los $(x + 1)$ para homogeneizar las varianzas.

Para cada una de las dos especies, se analizó si la proporción sexual machos:hembras difería en forma significativa de la unidad (proporción 1:1) con pruebas de bondad de ajuste con χ^2 (Zar 1999).

Para determinar si los individuos de cada especie se distribuían al azar o en forma diferente al azar entre los refugios ocupados, se compararon los resultados con una distribución truncada de Poisson (Cohen 1960; Zimmer-Faust & Spanier 1987). Se utilizó la distribución truncada porque sólo se registró el número de

individuos en aquellos refugios que estaban ocupados por al menos una langosta; es decir, no hubo conteos de refugios con cero langostas.

Por otro lado, se determinó si los individuos de *P. argus* y *P. guttatus* presentaron diferencias en la ocupación de interior del refugio (en el piso, en las paredes o en el techo), así como en su distribución en el perfil vertical del arrecife (parte inferior, parte media o parte superior), por medio de pruebas de bondad de ajuste o tablas de contingencia con χ^2 (Zar 1999).

Experimento 1: ¿Qué tan gregaria es *Panulirus guttatus*?

El arrecife es un lugar intrincado en donde las langostas *Panulirus guttatus* suelen esconderse lo más profundo dentro de sus refugios como un mecanismo de defensa, lo que dificulta su observación (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001), por lo tanto es común encontrar un número reducido de langostas agrupadas (Sharp et al. 1997). Por tal motivo se realizó un experimento en el laboratorio con el fin de determinar qué tan gregaria es *Panulirus guttatus*.

Se utilizaron 8 estanques cilíndricos de fibra de vidrio de 3 m de diámetro y 0.9 m de alto, con capacidad de ~ 6300 L de agua, alimentados con un sistema de bombeo continuo de agua de mar (4.2 L min^{-1}) proveniente de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. El agua de los estanques se recambia diariamente en su totalidad. En cada uno de estos estanques fueron colocados 4 refugios altos tipo “cueva”, hechos de botes de plástico de 0.71 m de alto y 0.47 m de diámetro y con una base de placa de aluminio de 0.13 m dejando dos entradas de 0.15 – 0.20 m de ancho por 0.065 m de alto orientadas en dirección norte – sur. Los refugios estaban separados del borde del estanque por una distancia aproximada de 0.5 m. La parte interior de cada bote fue forrada con malla de alambre galvanizada de 4 x 4 mm y pintada de color negro para evitar los reflejos. En la parte superior de cada refugio se hizo un orificio para realizar las observaciones. El orificio se mantenía cubierto entre observaciones. Finalmente en la parte central de cada estanque se

depositó un cilindro de malla de criba de 4 x 4 mm de 0.47 m de diámetro por 0.51 m de alto con una base y tapa de plástico en donde fueron colocadas 6 langostas *P. guttatus* por estanque (tres machos y tres hembras) (Fig 2).

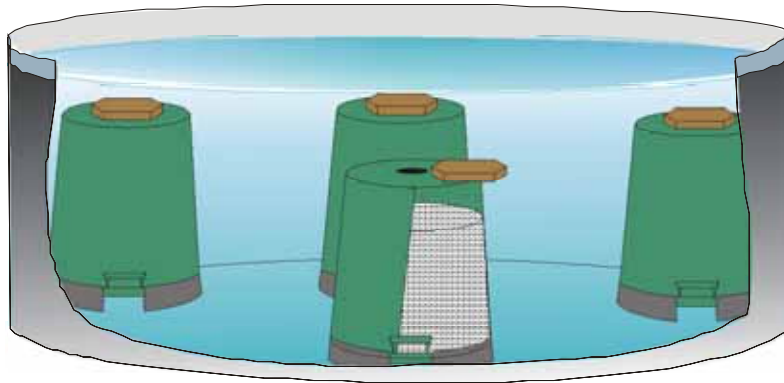


Figura 2. Representación esquemática de uno de los ocho estanques utilizados para conocer que tan gregaria es *Panulirus guttatus*. El estanque con 4 refugios “tipo cueva”, se muestra en uno de ellos la parte interior forrada con malla de criba y el orificio en la parte superior para realizar las observaciones.

En el campo se encuentra una proporción sexual 1:1 (Negrete-Soto et al. 2002), por lo tanto en este experimento se utilizó esa misma proporción; 48 individuos, 24 machos y 24 hembras. A cada uno de ellos se le midió la longitud cefalotorácica (LC), por medio de un vernier con una precisión de 0.1 mm. Las tallas de las langostas utilizadas oscilaron entre 30.5 y 62.5 mm LC para hembras y 45.5 y 67.3 mm LC para machos, considerando a la mayoría sexualmente maduras (Tabla 1).

Robertson & Butler (2003), en los cayos de Florida, sugieren que la talla de madurez en hembras se presenta a partir de los 32 mm LC y para los machos a partir de los 36 mm LC y en México Briones-Fourzán (1991) registró hembras ovígeras a partir de 36 mm de LC y Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz (1999), a partir de los 40 mm LC.

Tabla 1. Intervalo de talla en mm de la longitud cefalotorácica (LC), media y desviación estándar (\pm DE) de machos y hembras de *Panulirus guttatus* utilizados en cada uno de los estanques en el experimento 1.

Estanque	Machos Intervalo LC, mm	Media (\pm DE)	Hembras Intervalo LC, mm	Media (\pm DE)
1	53.6 - 57.3	55.5 \pm 1.9	48.3 - 52.8	50.5 \pm 2.3
2	45.5 - 66.2	55.8 \pm 11.4	39.0 - 46.0	42.5 \pm 3.5
3	53.6 - 66.2	59.9 \pm 6.5	36.5 - 59.4	48.0 \pm 11.6
4	47.3 - 60.7	54.0 \pm 7.3	46.0 - 50.0	48.0 \pm 2.0
5	46.3 - 64.2	55.2 \pm 9.3	50.4 - 57.6	54.0 \pm 3.6
6	57.4 - 67.3	62.3 \pm 5.0	47.0 - 54.5	50.7 \pm 3.8
7	54.7 - 64.3	59.5 \pm 5.5	30.5 - 53.0	41.7 \pm 11.7
8	45.5 - 62.5	54.0 \pm 9.8	44.0 - 62.5	53.2 \pm 9.4

Alrededor de las 18:30 h las langostas se introdujeron en los cilindros al centro del estanque, donde permanecieron por un tiempo de 2 horas para su aclimatación. Transcurrido este lapso se retiró la tapa del cilindro cuidadosamente para evitar cualquier perturbación a las langostas, con el fin de que éstas salieran y eligieran su refugio. Entre las 09:00 y 09:30 h del siguiente día se revisó cada uno de los refugios a través del orificio para determinar la ubicación de las langostas. Para poder llevar a cabo esta observación, una persona se introducía en cada estanque y observaba cada refugio con ayuda de un visor, mientras que otra persona registraba los datos en un formato que contenía el número de estanque, número de langostas por refugio, posición del refugio (N, E, S, W) en el estanque y la hora de observación. Las observaciones se continuaron por cinco días.

Experimento 2: ¿Tiende a agruparse *Panulirus guttatus* cuando comparte el ambiente con *P. argus*?

Con base en la metodología ya descrita, se llevó a cabo un segundo experimento, para determinar si *Panulirus guttatus* se agrega en los refugios cuando está presente *P. argus*. Se utilizaron 64 langostas, 32 de cada especie (16 hembras y 16 machos). En cada estanque fueron colocados 8 individuos; 4 de *P. argus* (2 hembras y 2 machos) y 4 de *P. guttatus* (2 hembras y 2 machos). El intervalo de

tallas fue de 41.3 – 71.8 mm LC para machos y 42.1 – 67.4 mm LC para hembras en *P. argus* y de 54.0 – 76.0 para machos y 38.6 – 55.6 mm LC para hembras en *P. guttatus* (Tabla 2).

Tabla 2. Datos de los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* (longitud del cefalotórax - LC - en mm), utilizados en cada uno de los estanques en el experimento 2

Estanque	<i>Panulirus argus</i> LC, mm		<i>Panulirus guttatus</i> LC, mm	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
1	58.7 - 60.8	53.3 - 55.6	54.3 - 61.4	52.1 - 55.4
2	54.9 - 56.0	46.8 - 61.0	60.3 - 65.0	46.0 - 50.0
3	55.6 - 71.8	42.1 - 56.2	59.2 - 69.3	38.5 - 46.0
4	59.0 - 61.6	46.0 - 60.6	58.3 - 76.0	46.1 - 52.6
5	58.2 - 66.5	55.3 - 60.0	64.0 - 67.3	51.0 - 54.7
6	58.9 - 61.2	57.0 - 58.9	67.8 - 70.7	40.0 - 50.4
7	51.3 - 58.0	67.4 - 75.2	59.0 - 62.7	49.4 - 55.0
8	41.3 - 41.5	42.6 - 46.0	54.0 - 54.9	40.3 - 49.8

Análisis de los resultados

En los dos experimentos se analizó si hubo alguna preferencia de los individuos por un refugio, según su localización en el estanque ya sea el que se encuentre al N, E, S ó W durante cinco días de observación con una prueba G. Por otro lado, se determinó la distribución de las langostas en los cuatro refugios de cada estanque al quinto (experimento 1) y sexto (experimento 2) día de observación y se comparó con la distribución esperada de Poisson por medio de χ^2 (Childress & Herrnkind 1996).

RESULTADOS

Censos

Los seis censos para determinar la distribución, la abundancia y los patrones de ocupación de refugios de individuos de *Panulirus guttatus* y *P. argus* se llevaron a cabo en junio, agosto y octubre del 2003 y en enero, marzo y junio del 2004. Se

registró un total de 595 langostas, de las cuales, 99 correspondieron a *P. argus* y 496 a *P. guttatus*. De este total 238 langostas se encontraron en el arrecife posterior (39.1% *P. argus*; 60.9% *P. guttatus*) y 357 en el arrecife frontal (1.7% *P. argus*; 98.3% *P. guttatus*) (Tabla 3).

Tabla 3. Número total y porcentaje de langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* observadas en el arrecife de Puerto Morelos, Q. R., de junio de 2003 a junio de 2004 (seis censos). N = número de individuos

Especie	Arrecife posterior		Arrecife frontal		Total
	N	%	N	%	
<i>Panulirus argus</i>	93	39.1	6	1.7	99
<i>Panulirus guttatus</i>	145	60.9	351	98.3	496
Total	238	100.0	357	100.0	595

La densidad (número de individuos por hectárea) de langostas *P. guttatus* no fue significativamente diferente entre las dos zonas del arrecife, aunque el número de individuos en la zona del arrecife frontal siempre fue mayor; tampoco fue significativamente diferente en el tiempo, ni en la interacción zona tiempo (entre zonas: $F = 7.437$, $gl = 1$, $P = 0.052$; en el tiempo: $F = 4.792$, $gl = 20$, $G-G\varepsilon = 0.358$, P ajustada = 0.0501; en la interacción zona-tiempo: $F = 0.382$, $gl = 20$, P ajustada = 0.674) (Fig 3). Es importante hacer notar que la falta de diferencias significativas entre las zonas y en el tiempo fue marginal.

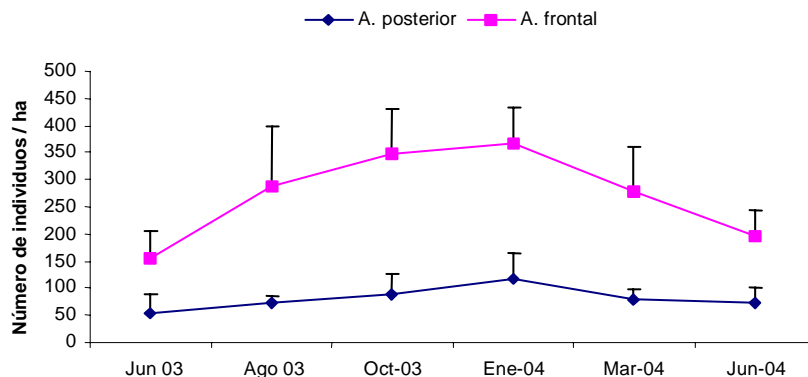


Figura 3. Densidad (número de individuos / ha) (media \pm ES) de *Panulirus guttatus* en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal en cada uno de los censos bimestrales (N = 3 sitios por zona).

En la zona del arrecife posterior no hubo diferencias significativas en la densidad de *P. argus* y *P. guttatus* ni en el tiempo, ni en la interacción especie tiempo (entre especies: $F = 1.979$, $gl = 1$, $P = 0.232$; en el tiempo: $F = 0.973$, $gl = 20$, $G-G\varepsilon = 0.251$, P ajustada = 0.393; en la interacción especie-tiempo: $F = 2.551$, $gl = 20$, P ajustada = 0.172) (Fig 4).

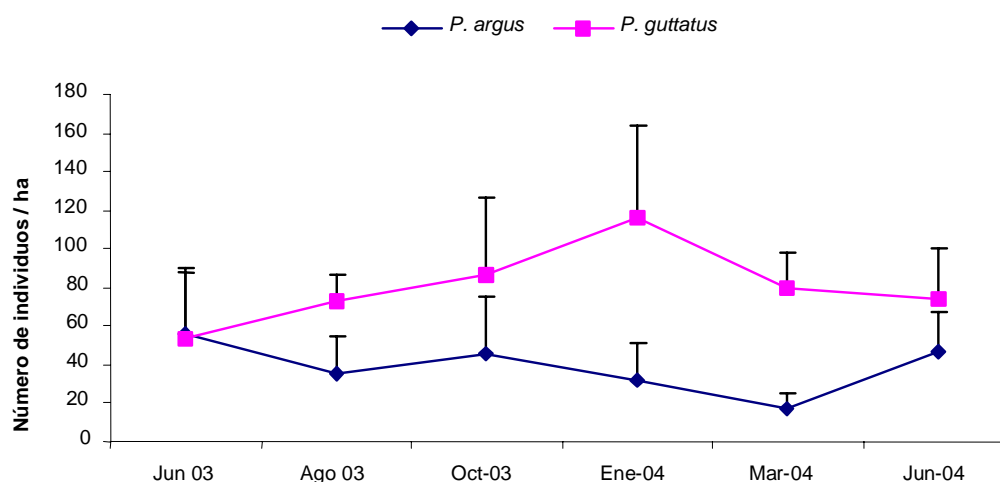


Figura 4. Densidad (número de individuos / ha) (media \pm ES) de *Panulirus guttatus* y *P. argus* en cada uno de los censos bimestrales realizados en los tres sitios de la zona del arrecife posterior (N = 3 sitios).

Talla

Se pudo estimar la talla en 75 (75.7%) de los 99 individuos de *Panulirus argus*, mientras que en *P. guttatus* solamente en 281 (56.6%) de 496. En el conjunto de ambas zonas el intervalo de tallas de *P. argus* abarcó desde los 10 hasta los 130 mm de longitud del cefalotórax (LC) (media \pm DE = 60.9 ± 13.3 mm LC) y de 8 a 90 mm de LC en *P. guttatus* (media \pm DE = 58.4 ± 11.0 mm LC). La mayoría de las langostas (60.5% *P. argus* y 56.5% *P. guttatus*) se encontraron entre los 50 y 70 mm de LC (ver Figs. 5 y 6).

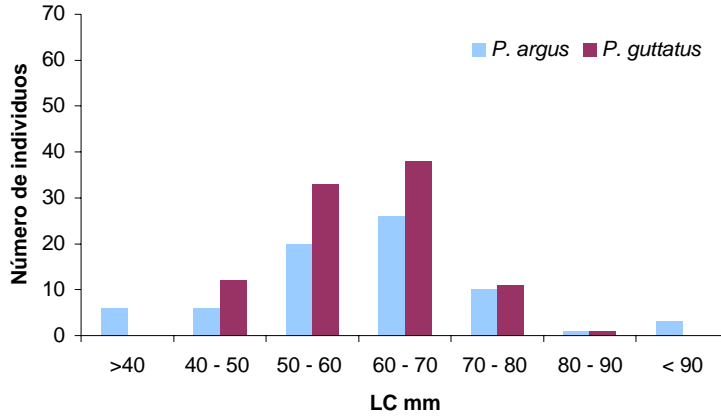


Figura 5. Estructura de talla (longitud cefalotorácica en mm - LC -) de los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* en los seis censos bimestrales realizados de junio de 2003 a junio de 2004 en la zona del arrecife posterior.

En la zona del arrecife posterior la moda de ambas especies se encontró en la clase de talla de 60 a 70 mm de LC (Fig 5), mientras que en la zona del arrecife frontal la talla de *P. guttatus* tuvo la moda en la clase de 50 a 60 mm de LC (Fig 6).

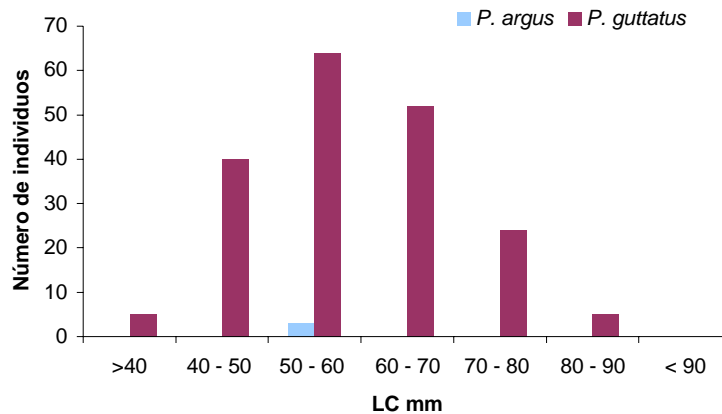


Figura 6. Estructura de talla (longitud cefalotorácica en mm - LC -) de los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* en los seis censos bimestrales realizados de junio de 2003 a junio de 2004 en la zona del arrecife frontal.

Sexo

Se pudo determinar el sexo en 287 (57.8%) de los 496 individuos de *Panulirus guttatus* en las dos zonas del arrecife (posterior y frontal). De éstos, 169 fueron machos y 118 hembras, encontrando una proporción machos:hembras de 1.4:1, lo cual difiere significativamente de la unidad (1:1) ($\chi^2 = 9.06$, $gl = 1$, $P < 0.005$). En *P. argus* se determinó el sexo en 60 (60.6%) de los 99 individuos sólo en la zona del arrecife posterior, encontrando una proporción machos:hembras de 1.6:1, Este proporción no difirió significativamente de la unidad ($\chi^2 = 3.27$, $gl = 1$, $P > 0.05$), pero esto pudo deberse al reducido tamaño de la muestra.

Distribución de individuos en refugios (al azar o agregados)

En el arrecife posterior, los valores observados de *Panulirus argus* fueron significativamente diferentes a los esperados de una distribución al azar ($\chi^2 = 14.48$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Fig 7).

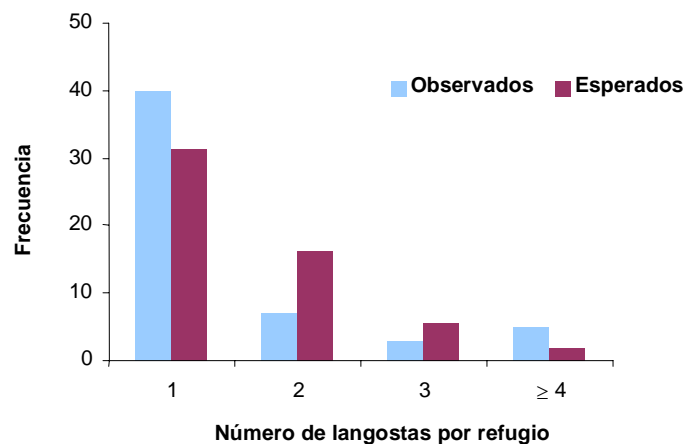


Figura 7. Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por *Panulirus argus* en el arrecife posterior. Los valores esperados ■ fueron generados usando una distribución truncada de Poisson (no hay ceros) y comparados con los observados ■. Las distribuciones son significativamente diferentes ($\chi^2 = 14.48$ $gl = 2$, $P < 0.001$).

Por el contrario, *P. guttatus* presentó una distribución aleatoria ($\chi^2 = 2.79$, $gl = 1$, $P > 0.05$) (Fig 8).

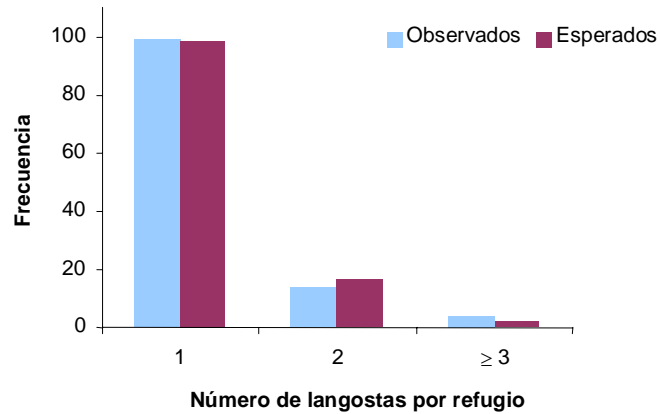


Figura 8. Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por *Panulirus guttatus* en el arrecife posterior. Los valores esperados ■ fueron generados usando una distribución truncada de Poisson (no hay ceros) y comparados con los observados ■. Las distribuciones no son significativamente diferentes ($\chi^2 = 2.79$, $gl = 1$, $P > 0.05$).

Sin embargo, *P. guttatus* se comportó de manera diferente en la zona del arrecife frontal, donde los valores observados fueron significativamente diferentes a los esperados de una distribución al azar ($\chi^2 = 52.88$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Fig 9).

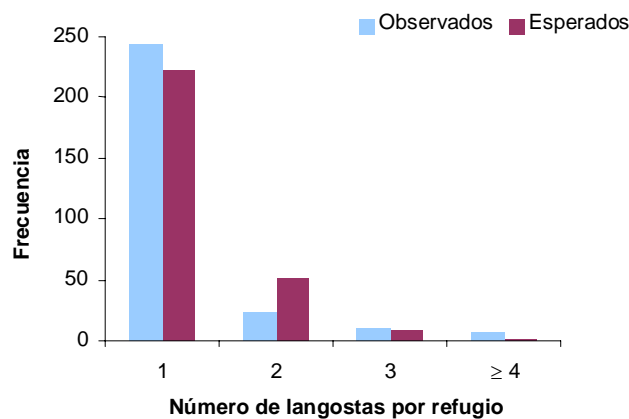


Figura 9. Histograma de la distribución de frecuencias para la ocupación de refugios por *Panulirus guttatus* en el arrecife frontal. Los valores esperados ■ fueron generados usando una distribución truncada de Poisson (no hay ceros) y comparados con los observados ■. Las distribuciones son significativamente diferentes ($\chi^2 = 52.88$, $gl = 2$, $P < 0.001$).

Posición de los individuos dentro del refugio

En la zona del arrecife posterior, *P. argus* y *P. guttatus* difirieron significativamente en la posición que ocuparon dentro del refugio (piso, pared o techo) ($\chi^2 = 72.1$, $gl = 2$, $P < 0.001$), *P. argus* prefirió el piso y *P. guttatus* las paredes y el techo del refugio. Al analizar a cada especie por separado no se encontró en *P. guttatus* ninguna preferencia por la posición dentro del refugio ($\chi^2 = 3.55$, $gl = 2$, $P > 0.10$), mientras que en *P. argus* se observó una marcada preferencia por ocupar el piso del refugio ($\chi^2 = 111.73$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 4).

En la zona del arrecife frontal, al igual que en la zona posterior, los individuos de *P. argus* se encontraron principalmente en el piso del refugio, mientras que *P. guttatus* no presentó ninguna preferencia por la posición dentro del refugio ($\chi^2 = 0.228$, $gl = 2$, $P > 0.75$) (Tabla 4)

Tabla 4. Número total y porcentaje de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* observadas según la posición que ocupaban dentro del refugio (piso, pared o techo) en un ciclo anual (junio 2003 a junio 2004 – seis censos -) en el arrecife de Puerto Morelos. N = número de individuos

	Ocupación del refugio							
	Piso		Lateral		Techo		Total	%
Arrecife posterior	N	%	N	%	N	%		
<i>Panulirus argus</i>	79	84.9	9	9.7	5	5.4	93	100.0
<i>Panulirus guttatus</i>	42	29.0	44	30.3	59	40.7	145	100.0
Arrecife frontal	Piso		Lateral		Techo		Total	%
	N	%	N	%	N	%		
<i>Panulirus argus</i>	5	83.3	1	16.7	0	0.0	6	100.0
<i>Panulirus guttatus</i>	120	34.2	118	33.6	113	32.2	351	100.0

Por otro lado, se comparó a *P. guttatus* en las dos zonas del arrecife (posterior y frontal), encontrando que no hay diferencias significativas de las langostas por la posición dentro del refugio ($\chi^2 = 3.33$, $gl = 2$, $P > 0.10$).

Ubicación de las langostas en el perfil vertical del arrecife

En la zona del arrecife posterior se observaron diferencias significativas en la ubicación de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* en el perfil vertical del arrecife (superior, medio, inferior) ($\chi^2 = 15.8$, $gl = 2$, $P < 0.001$). La mayoría de los individuos de *P. guttatus* (51.0%) se distribuyeron en la parte media. Por el contrario el 49.5% de los individuos de *P. argus* se encontraron en la parte inferior del perfil vertical del arrecife (Tabla 5). En la zona del arrecife frontal *P. guttatus* también presentó preferencia por la parte media del arrecife ($\chi^2 = 30.88$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 5).

Tabla 5. Número total y porcentaje de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* observadas en el perfil vertical (superior, medio o inferior) en un ciclo anual (junio 2003 a junio 2004 – seis censos -) en la zona del arrecife posterior. N = número de individuos

Arrecife posterior	Perfil vertical						Total	%
	Superior		Medio		Inferior			
	N	%	N	%	N	%		
<i>Panulirus argus</i>	12	12.9	35	37.6	46	49.5	93	100.0
<i>Panulirus guttatus</i>	35	24.1	74	51.0	36	24.9	145	100.0
Arrecife frontal	Superior		Medio		Inferior		Total	%
	N	%	N	%	N	%		
<i>Panulirus argus</i>	1	16.7	1	16.7	4	66.7	6	100.0
<i>Panulirus guttatus</i>	118	33.6	159	45.3	74	21.1	351	100.0

Finalmente, se comparó a *P. guttatus* en las dos zonas del arrecife (posterior y frontal), encontrando que no hubo diferencias significativas en la ubicación de los individuos respecto del perfil vertical del arrecife ($\chi^2 = 4.3$, $gl = 2$, $P > 0.10$)

Refugios

Se registraron un total de 442 refugios ocupados por langostas de alguna de las dos especies. En la zona del arrecife posterior se observaron 62 refugios ocupados por *Panulirus argus* y 108 por *P. guttatus*, mientras que en el frontal solamente 5 fueron ocupados por *P. argus* y 267 por *P. guttatus* (Tabla 6).

Tabla 6. Número total y porcentaje de refugios ocupados por *Panulirus argus* y *P. guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Q. R., de junio de 2003 a junio de 2004 (seis censos). N = número de refugios

Especie	Refugios ocupados por langosta				Total
	Arrecife posterior		Arrecife frontal		
	N	%	N	%	
<i>Panulirus argus</i>	62	36.5	5	1.8	67
<i>Panulirus guttatus</i>	108	63.5	267	98.2	375
Total	170	100.0	272	100.0	442

El 52.5 % de los refugios estuvieron representados por corales del género *Acropora spp*, el 41.8 % por *Montastrea sp* y el 5.7 % por *Agaricia sp* y pedacería de coral (Tabla 7). En esta zona los refugios de langosta no están bien definidos debido a la intrincada estructura del arrecife. Algunos refugios presentan una entrada pequeña y en el interior bóvedas amplias pero no profundas, las cuales pueden estar comunicadas entre sí. Sin embargo, en la mayoría de los casos las entradas son múltiples y es común encontrar a *P. argus* cerca de ellas, en la parte mas iluminada del refugio , generalmente en el piso, mientras que *P. guttatus* se encuentra generalmente en lugares con poca luz, muy retraídas dentro de los refugios y son mas difíciles de observar. De hecho, en varias ocasiones únicamente se pudo observar las anténulas y antenas características de esta especie, en el interior del refugio.

En la zona del arrecife frontal el 50.2 % de los refugios estuvieron representados por *Montastrea sp.*, seguido del género *Acropora* con el 47.8 % y el resto (2 %) por *Agaricia sp.* y pedacería de coral (Tabla 7). En esta zona se encuentran grandes cabezos de coral proporcionando refugios de entradas grandes, y su interior es amplio y profundo, encontrando allí a los individuos de *P. guttatus*.

Tabla 7. Número total y porcentaje del tipo de refugios ocupados por *Panulirus argus* y/o por *P. guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Q. R., de junio de 2003 a junio de 2004 (seis censos). N = número de refugios

Tipo de refugio	Arrecife posterior		Arrecife frontal		Total
	N	%	N	%	
<i>Acropora sp</i>	74	52.5	120	47.8	194
<i>Montastrea sp</i>	59	41.8	126	50.2	185
<i>Agaricia sp</i>	7	5.0	4	1.6	11
Pedacería de coral	1	0.7	1	0.4	2
Total	141	100.0	251	100.0	392

Del total de refugios ocupados (442), sólo 75 (16.9%) presentaron grupos de dos o mas langostas de cualquiera de las dos especies (Tabla 8). En la zona del arrecife posterior, los refugios ocupados por grupos de dos o mas langostas fueron 34. De éstos, el 52.9 % (18 refugios) fueron ocupados por *P. argus* y el 47.1% (16 refugios) por *P. guttatus*, mientras que en la zona del arrecife frontal en los 41 refugios ocupados por grupos de dos o mas langostas sólo se observaron individuos de *P. guttatus* (Tabla 8). Por otra parte, la cohabitación de individuos de las dos especies sólo se observó en la zona del arrecife posterior en el 2.9% del total de los refugios ocupados en esa zona.

Tabla 8. Número total y porcentaje de refugios ocupados por grupos de dos o más langostas *Panulirus argus* o *P. guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Q. R., de junio de 2003 a junio de 2004 (seis censos). N = número de refugios

Especie	Arrecife posterior		Arrecife frontal		Total
	N	%	N	%	
<i>Panulirus argus</i>	18	52.9	0	0.0	18
<i>Panulirus guttatus</i>	16	47.1	41	100.0	57
Total	34	100.0	41	100.0	75

Depredadores potenciales

En el arrecife de Puerto Morelos, se registraron un total de 13 especies de peces depredadores potenciales de langosta distribuidas en 6 géneros y 4 familias (Tabla 9).

Tabla 9. Número de depredadores potenciales de langosta observados en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal en cuatro de los censos bimestrales (3,4,5,6) a partir de octubre de 2003 hasta junio de 2004, realizados en el arrecife de Puerto Morelos. LT = Longitud total estimada en cm.

Especie	LT	Arrecife posterior	Arrecife frontal
<i>Batrachoides gilberti</i>	50 – 70	13	12
<i>Epinephelus cruentatus</i>	40 – 50	4	2
<i>Epinephelus morio</i>	50 – 70	1	2
<i>Epinephelus guttatus</i>	40 – 50	2	2
<i>Epinephelus adscensionis</i>	40 – 50	0	1
<i>Mycteroperca venenosa</i>	50 – 80	0	1
<i>Mycteroperca tigris</i>	50 – 80	1	1
<i>Mycteroperca bonasi</i>	50 – 80	0	1
<i>Haemulon sciurus</i>	40 – 50	0	1
<i>Haemulon album</i>	40 – 50	1	0
<i>Haemulon parra</i>	40 – 50	1	0
<i>Anisotremus surinamensis</i>	70 – 80	1	1
<i>Ginglymostoma cirratum</i>	150	1	0

Las tallas de los peces oscilaron entre los 40 y 80 cm de Longitud total (LT). En las dos zonas del arrecife (posterior y frontal) el pez depredador con más registros fue *Batrachoides gilberti*, encontrándose individuos dentro de los posibles refugios de langosta y en algunas ocasiones en refugios que habían sido ocupados por langosta previamente.

Competidores potenciales por el refugio

Se observaron un total de 7 especies distribuidas en 5 géneros y 4 familias de organismos que pueden competir con langostas por el refugio. La especie con más registros fue *Mithrax spinosissimus* en ambas zonas del arrecife (Tabla 10).

Tabla 10. Número de competidores potenciales de langosta por el refugio observados en la zona del arrecife posterior y en la zona del arrecife frontal en cuatro de los censos bimestrales (3,4,5,6) a partir de octubre de 2003 hasta junio de 2004, realizados en el arrecife de Puerto Morelos.

Especie	Arrecife posterior	Arrecife frontal
<i>Scyllarides aequinoctialis</i>	10	5
<i>Mithrax spinosissimus</i>	12	14
<i>Mithrax pilosus</i>	0	3
<i>Mithrax forceps</i>	0	1
<i>Parribacus antarcticus</i>	1	3
<i>Carpilius corallinus</i>	1	0
<i>Palinurellus gundlachi</i>	1	0

RESULTADOS EXPERIMENTALES

Experimento 1: ¿Qué tan gregaria es *Panulirus guttatus*?

En este experimento no se encontró una preferencia significativa de las langostas por ninguno de los cuatro refugios (N, E, S y W) dentro del estanque ($G = 2.772$, $gl = 3$, $P > 0.25$) (Tabla 11).

Tabla 11. Número de langostas *Panulirus guttatus* distribuidas en cuatro refugios de posición diferente (N,E,S,W) dentro de 8 estanques, durante cinco días de observación en el experimento 1. Los recuadros indican el refugio con el mayor número de langostas.

Prueba	Fecha	Número de langostas			
		N	E	S	W
1	27-Ago	2	4	0	0
	28-Ago	0	5	0	1
	29-Ago	0	1	1	3
	30-Ago	3	0	1	2
	31-Ago	1	5	0	0
2	27-Ago	6	0	0	0
	28-Ago	5	1	0	0
	29-Ago	4	1	1	0
	30-Ago	6	0	0	0
	31-Ago	5	0	0	1
3	27-Ago	0	0	6	0
	28-Ago	5	1	0	0
	29-Ago	0	0	3	3

	30-Ago	0	1	4	1
	31-Ago	0	0	5	1
4	27-Ago	6	0	0	0
	28-Ago	6	0	0	0
	29-Ago	6	0	0	0
	30-Ago	4	0	2	0
	31-Ago	6	0	0	0
5	27-Ago	6	0	0	0
	28-Ago	2	0	0	4
	29-Ago	3	0	2	0
	30-Ago	3	0	3	0
	31-Ago	5	0	1	0
6	27-Ago	6	0	0	0
	28-Ago	6	0	0	0
	29-Ago	6	0	0	0
	30-Ago	5	0	0	1
	31-Ago	5	1	0	0
7	02-Sep	2	1	3	0
	03-Sep	0	1	1	4
	04-Sep	5	0	0	1
	05-Sep	3	0	0	3
	06-Sep	1	1	0	4
8	02-Sep	0	1	1	4
	03-Sep	1	0	4	1
	04-Sep	2	0	1	2
	05-Sep	0	0	2	4
	06-Sep	0	0	0	6
	Esperados	2	2	2	2
	Observados	4	1	1	2

Prueba de G: $G = 2.7724$, $gl = 3$ $P > 0.25$

La distribución de individuos en el quinto día fue significativamente diferente a una distribución al azar ($\chi^2 = 43.933$, $gl = 3$, $P < 0.001$) (Fig 10). En particular, hubo una mayor incidencia de refugios con 0, 5 y 6 langostas.

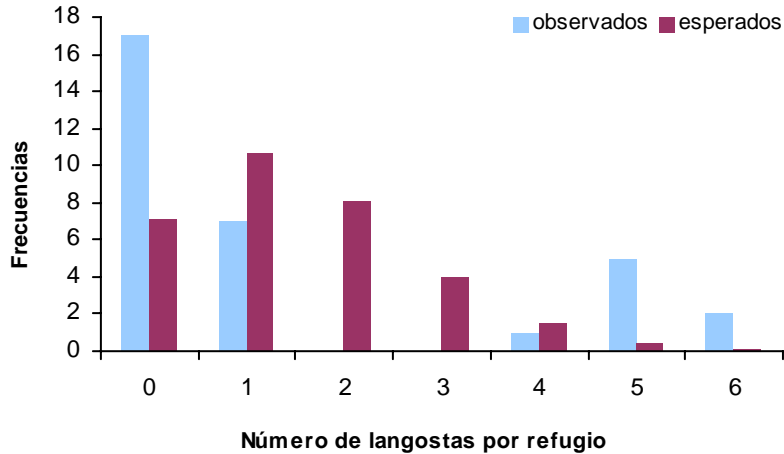


Figura 10. Distribución en el quinto día de individuos de *Panulirus guttatus* a los que se permitió seleccionar entre cuatro refugios en cada estanque (datos de ocho estanques). Se compara la distribución de Poisson esperada ■ con la distribución observada □. Las distribuciones fueron significativamente diferentes ($\chi^2 = 43.933$, $gl = 3$, $P < 0.001$).

Experimento 2: ¿Tiende a agruparse *Panulirus guttatus* cuando comparte el ambiente con *P. argus*?

No se encontró una preferencia significativa de *Panulirus argus* y *P. guttatus* por ninguno de los cuatro refugios (N, E, S, W) dentro del estanque ($G = 5.545$, $gl = 3$, $P > 0.10$) (Tabla 12).

Tabla 12. Número de langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* distribuidas en cuatro refugios de posición diferente (N,E,S,W) dentro de 8 estanques, durante seis días de observación en el experimento 2. Los recuadros indican el refugio con el mayor número de langostas.

Prueba	Fecha	Especie	Número de langostas			
			N	E	S	W
1	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	2	0	2	0
	28-Feb-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	1
		<i>P. guttatus</i>	0	3	1	0
	29-Feb-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	1
		<i>P. guttatus</i>	2	1	1	0
	01-Mar-04	<i>P. argus</i>	0	3	0	0
		<i>P. guttatus</i>	3	0	1	0
	02-Mar-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	4
		<i>P. guttatus</i>	2	2	0	0
	03-Mar-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	3
		<i>P. guttatus</i>	2	1	1	0

2	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	1	3
		<i>P. guttatus</i>	0	0	0	4
	28-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	1	2	1
		<i>P. guttatus</i>	0	3	1	0
	29-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	4
		<i>P. guttatus</i>	0	4	0	0
	01-Mar-04	<i>P. argus</i>	2	0	0	2
		<i>P. guttatus</i>	0	3	0	1
	02-Mar-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	3
		<i>P. guttatus</i>	2	2	0	0
	03-Mar-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	4
		<i>P. guttatus</i>	1	2	1	0
3	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	3	0	0	1
	28-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	1	0
		<i>P. guttatus</i>	1	3	0	2
	29-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	3	0
		<i>P. guttatus</i>	0	0	0	4
	01-Mar-04	<i>P. argus</i>	2	0	0	2
		<i>P. guttatus</i>	0	3	1	0
	02-Mar-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	3
		<i>P. guttatus</i>	0	1	3	0
	03-Mar-04	<i>P. argus</i>	0	0	4	0
		<i>P. guttatus</i>	0	3	1	0
4	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	3	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	0	0	4
	28-Feb-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	4	0	0
	29-Feb-04	<i>P. argus</i>	1	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	0	0	4
	01-Mar-04	<i>P. argus</i>	0	0	4	0
		<i>P. guttatus</i>	2	1	0	1
	02-Mar-04	<i>P. argus</i>	2	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	4	0	0	0
	03-Mar-04	<i>P. argus</i>	1	0	1	2
		<i>P. guttatus</i>	0	1	2	1
5	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	3	1	0
	28-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	1
		<i>P. guttatus</i>	3	1	0	0
	29-Feb-04	<i>P. argus</i>	1	0	2	0
		<i>P. guttatus</i>	2	0	0	2
	01-Mar-04	<i>P. argus</i>	2	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	1	2	0	1
	02-Mar-04	<i>P. argus</i>	3	1	0	0
		<i>P. guttatus</i>	2	2	0	0
	03-Mar-04	<i>P. argus</i>	3	0	1	0
		<i>P. guttatus</i>	3	0	0	1

6	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	2	2	0
28-Feb-04		<i>P. argus</i>	1	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	1	3	0
29-Feb-04		<i>P. argus</i>	0	0	1	0
		<i>P. guttatus</i>	0	2	0	2
01-Mar-04		<i>P. argus</i>	0	0	1	1
		<i>P. guttatus</i>	1	3	0	0
02-Mar-04		<i>P. argus</i>	0	0	1	1
		<i>P. guttatus</i>	2	1	1	0
03-Mar-04		<i>P. argus</i>	0	1	0	2
		<i>P. guttatus</i>	0	1	1	2
7	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	0	0	4
		<i>P. guttatus</i>	4	0	0	0
28-Feb-04		<i>P. argus</i>	0	0	1	2
		<i>P. guttatus</i>	0	1	3	0
29-Feb-04		<i>P. argus</i>	0	1	0	0
		<i>P. guttatus</i>	1	0	3	0
01-Mar-04		<i>P. argus</i>	1	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	0	0	1	3
02-Mar-04		<i>P. argus</i>	1	0	0	1
		<i>P. guttatus</i>	0	2	1	1
03-Mar-04		<i>P. argus</i>	0	0	0	0
		<i>P. guttatus</i>	2	2	0	0
8	27-Feb-04	<i>P. argus</i>	0	3	1	0
		<i>P. guttatus</i>	4	0	0	0
28-Feb-04		<i>P. argus</i>	0	0	0	4
		<i>P. guttatus</i>	0	4	0	0
29-Feb-04		<i>P. argus</i>	3	1	0	0
		<i>P. guttatus</i>	2	2	0	0
01-Mar-04		<i>P. argus</i>	0	1	3	0
		<i>P. guttatus</i>	0	4	0	0
02-Mar-04		<i>P. argus</i>	1	0	0	3
		<i>P. guttatus</i>	0	1	3	0
03-Mar-04		<i>P. argus</i>	2	0	0	2
		<i>P. guttatus</i>	3	0	1	0
	Esperados		2	2	2	2
	Observados		2	1	2	3
	Prueba de G=5.545, gl =3			P>0.10		

La distribución conjunta en el sexto día de individuos de las dos especies no fue significativamente diferente a la de una distribución al azar ($\chi^2 = 6.319$, $gl = 3$, $P = P > 0.10$) (Fig 11).

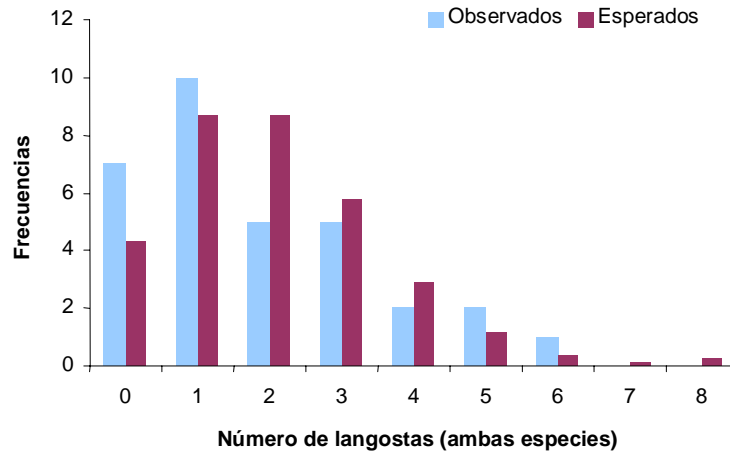


Figura 11. Distribución en el sexto día de individuos de *Panulirus guttatus* y *P. argus* a los que se les permitió seleccionar entre cuatro refugios en cada estanque (datos de ocho estanques). Se compara la distribución de Poisson esperada ■ con la distribución observada □. Las distribuciones no son significativamente diferentes ($\chi^2 = 6.319$, $gl = 3$, $P > 0.10$).

Sin embargo, al analizar los datos para cada especie por separado, se encontró que los individuos de *P. guttatus* se distribuyeron al azar entre los refugios ($\chi^2 = 1.09$, $gl = 3$, $P > 0.50$), mientras que los individuos de *P. argus* se distribuyeron de manera significativamente diferente a la distribución al azar ($\chi^2 = 13.584$, $gl = 3$, $P < 0.005$).

DISCUSION

En la zona del arrecife posterior, la densidad promedio general de *P. argus* fue de 38.8 individuos por hectárea (ind/ha), sin presentar variaciones significativas en el tiempo, en tanto para la zona del arrecife frontal fue solamente de 3.6 ind/ha. En

otros lugares del Caribe se han registrado densidades de *P. argus* desde 3.7 ind/ha en las Bahamas (Smith & Nierop 1986) hasta 16.9 ind/ha en Cayos Cochinos en Honduras (Tewfik et al. 1998) y de 19.4 ind/ha en St. John, USVI (Olsen et al. 1975). Acosta & Robertson (2003) encontraron en el arrecife Glover's en Belice una densidad promedio de *P. argus* de 91.2 ind/ha en el arrecife posterior y 15.2 ind/ha en el arrecife frontal. Estas cifras son superiores a las encontradas en el presente estudio. Lo notorio, tanto en el arrecife Glover's como en el de Puerto Morelos, es que la densidad de *P. argus* es mucho menor en el arrecife frontal, comparada con aquélla del arrecife posterior.

La baja densidad poblacional de *P. argus* en el arrecife de Puerto Morelos podría estar relacionada con cambios ontogenéticos de hábitat que presenta esta especie (revisión en Lipcius & Eggleston 2000) y la escasez de refugios para juveniles postalgales en la laguna arrecifal. La laguna arrecifal de Puerto Morelos reúne las características apropiadas para la sobrevivencia de los primeros estadios (juveniles algales) de langosta (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a), pero no para los juveniles postalgales, debido a la escasez de refugios en esa zona (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b). Es decir, la abundancia de *P. argus* en el arrecife posterior depende de la abundancia de los juveniles postalgales que se encuentran en la laguna arrecifal, que son los potenciales inmigrantes al arrecife.

El refugio es uno de los principales factores que limita la abundancia de juveniles postalgales de *P. argus*. Varios autores consideran como cuellos de botella poblacional a la escasez de hábitats disponibles para el asentamiento, el cambio de hábitat y el crecimiento de juveniles de *P. argus* (Smith & Herrnkind 1992, Childress & Herrnkind 1994). En el mismo sentido, Briones-Fourzán (1994) menciona que la escasez de hábitats adecuados en algunas zonas costeras a lo largo de Caribe mexicano puede ser un factor regulador de la abundancia de langosta, ya que esto aumenta el nomadismo (Herrnkind 1980), lo que a su vez incrementa el riesgo de depredación.

Por otro lado, la diferencia de densidades de *P. argus* entre la zona del arrecife posterior y la zona del arrecife frontal, podría estar relacionada con la presión de depredación, la emigración de langostas de esta especie del arrecife a zonas más profundas, y la pesca. Es poco probable que la causa de esta baja en la densidad de langostas sea la pesca de langosta en el arrecife, ya que el arrecife de Puerto Morelos está dentro de un parque marino donde la pesca en general está restringida. Además, los pescadores de esta población tradicionalmente capturan la langosta en áreas arrecifales más al norte de Puerto Morelos y en aguas más profundas (Padilla-Ramos & Briones-Fourzán 1997). Otra posibilidad es que las langostas de *P. argus* no permanezcan en el arrecife frontal y migren desde el arrecife posterior hacia aguas más profundas, permaneciendo poco tiempo en el frontal (Negrete-Soto et al. 2002). En todos los casos, el riesgo a la depredación es un factor importante a considerar, como se verá más adelante.

Al igual que *P. argus*, la densidad de *P. guttatus* no presentó variaciones significativas en el tiempo ni entre las dos zonas del arrecife, sin embargo el nivel de significancia fue marginal (ver figura 4), ya que la densidad siempre fue más alta en el arrecife frontal que en el posterior y más alta durante el invierno que durante el verano en ambas zonas.

La densidad promedio global de *P. guttatus* fue de 80.4 ind/ha en la zona del arrecife posterior y de 272.6 ind/ha en la zona del arrecife frontal, densidades comparables a las reportadas en otros trabajos. Negrete-Soto et al. (2002) utilizaron técnicas de marcaje-recaptura, en el arrecife de Puerto Morelos, con base en las cuales estimaron una densidad promedio de 126 ind/ha de *P. guttatus* en un solo parche arrecifal, mientras que Sharp et al. (1997) encontraron una densidad promedio de 115 – 118 ind/ha de *P. guttatus* en dos parches arrecifales en Looe Key, Florida (USA).

La variación en las densidades de *P. guttatus* a lo largo del tiempo, podría estar relacionada con cambios en el comportamiento reproductivo de esta especie.

Briones-Fourzán & Contreras-Ortíz (1999) señalan que en esta especie la actividad reproductiva tiene un máximo en invierno y primavera y un mínimo a finales de verano o en otoño ¿Las hembras de *P. guttatus* se agregan y son protegidas por un macho en refugios comunes como sugieren Sharp et al. (1997) (ver más adelante) y por lo tanto son más fáciles de observar? O ¿Son otros parámetros poblacionales (mortalidad natural, migraciones, etc.) la causa de esta variación en el tiempo? Estas preguntas están fuera del alcance del presente estudio, pero merecen ser exploradas en el futuro.

En general, en ambas especies se registraron más machos que hembras. Sin embargo, es probable que las estimaciones de proporción sexual estén sesgadas, en particular en el caso de *P. guttatus*. Los individuos de *P. argus* suelen estar cerca de las entradas de los refugios con las antenas y a menudo con el cefalotórax parcialmente expuesto. Por lo tanto, en esta especie se facilitó determinar el sexo en una mayor proporción del total de los individuos observados y la proporción machos:hembras no fue significativamente diferente de 1:1. Por otro lado, una de las maneras para determinar el sexo de las langostas es observando el segundo y tercer par de pereiópodos, los cuales están más desarrollados en los machos que en las hembras, sobre todo en animales adultos.

En el caso de *P. guttatus* que es una especie más pequeña, la mayoría de los individuos observados fueron adultos y por lo tanto parecería más fácil identificar el sexo en las estimaciones visuales. Sin embargo, los individuos de esta especie suelen esconderse en lo más profundo del refugio y en muchas ocasiones sólo se detectó alguna parte del cefalotórax o únicamente las antenas y anténulas, que tienen características distintivas. En *P. guttatus*, la proporción machos:hembras de los individuos registrados fue de 1.4:1, significativamente diferente a la proporción 1:1. Sin embargo, es probable que esta estimación esté sesgada debido a los problemas antes explicados. Diferencias en la proporción sexual de *P. guttatus* han sido registradas en diferentes lugares de su distribución geográfica (revisión

en Negrete-Soto et al. 2002), es probable que la proporción sexual real sea de 1:1, con variaciones locales o temporales (Chitty 1973).

Además en *P. guttatus*, fue común observar a un macho grande cerca de la entrada del refugio y más adentro a otros individuos cuyo sexo no siempre fue posible determinar. Sharp et al. (1997) observaron en varias ocasiones, a un macho en la entrada del refugio y a varias hembras en el fondo del mismo refugio. Estos autores sugirieron que esto podría indicar que, en la época reproductiva, los machos grandes protegen a “harems” de hembras de otros machos. Sin embargo, MacDiarmid (1994) quien trabajo en un arrecife de Nueva Zelanda con *Jasus edwardsii*, planteó la hipótesis alternativa de que los machos grandes, más que proteger a las hembras, lo que hacen es defender refugios de otros machos y que son las hembras quienes eligen con qué macho convivir y aparearse.

A pesar de que *P. argus* y *P. guttatus* comparten el hábitat arrecifal durante una parte de su vida (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001), estas dos especies raramente comparten un mismo refugio (Sharp et al. 1997). En el presente estudio, se observaron muy pocos refugios cohabitados por *P. argus* y *P. guttatus*. Tan sólo el 2.9 % de los refugios en el arrecife posterior fueron ocupados simultáneamente por las dos especies. Esto es similar al 4.0 % encontrado por Sharp et al. (1997) en Looe Key Florida.

Panulirus argus presentó una distribución no aleatoria en el arrecife posterior, es decir, fue común encontrar grupos de dos o más individuos más allá de lo esperado al azar. Sin embargo, en el arrecife posterior *P. guttatus* presentó una distribución aleatoria, es decir, los individuos de esta especie no se agregaron significativamente en esta zona del arrecife. En el experimento en el laboratorio la situación fue similar cuando se observó la distribución de las dos especies juntas en los refugios: *P. argus* agrupada y *P. guttatus* no agrupada.

En cambio, en el arrecife frontal, *P. guttatus* presentó una distribución agrupada; lo mismo sucedió cuando se exploró este aspecto de manera experimental cuando esta especie se encontraba sola en los estanques.

Lo anterior sugiere que (a) *P. guttatus* es gregaria, pero cambia este comportamiento en presencia de su especie simpátrica (cambios de comportamiento en *P. guttatus* cuando se encuentra sola o con *P. argus* fueron registrados por Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001); (b) *P. guttatus* es gregaria en el arrecife frontal por ser éste su hábitat preferido y por no tener competencia por refugio por parte de su especie simpátrica debido a que esta última es poco abundante en esta zona (Acosta & Robertson 2003, este estudio); (c) se agrega en el arrecife frontal con fines reproductivos (i.e. Sharp et al. 1997, MacDiarmid 1994).

El carácter gregario de *P. argus* es ampliamente conocido. Esta especie es gregaria durante casi toda su vida béntica, especialmente en las fases de juvenil postalgal y subadulto, y este comportamiento se ha registrado tanto en refugios naturales (revisiones en Atema & Cobb 1980, Lipcius & Eggleston 2000), como en refugios artificiales en el campo y en laboratorio (Eggleston et al. 1990, Eggleston & Lipcius 1992, Childress & Herrnkind 1996, Mintz et al. 1994, Nevitt et al. 2000, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b). Zimmer-Faust & Spanier (1987) quienes trabajaron con la langosta roja de California *P. interruptus*, y Ratchford & Eggleston (1998) y Nevitt et al. (2000) con *P. argus*, demostraron que la agregación está influenciada por señales odoríferas de otros coespecíficos, las cuales actúan como señales comunes de ocupación gregaria de refugios (Nevitt et al. 2000).

En el hábitat arrecifal, los refugios pueden variar de tamaño, desde agujeros pequeños y grietas estrechas hasta cuevas grandes y profundas. Sharp et al. (1997) encontraron que *P. argus* se encontraba en huecos pequeños, en la parte inferior de los cabezos de coral y en refugios con múltiples entradas en donde las

langostas ocultan sólo el abdomen, mientras que *P. guttatus* se encontraba típicamente en huecos largos y cavernas oscuras ocultándose en ellos por completo. Según Sharp et al. (1997) estas dos especies presentan requerimientos diferentes del refugio siendo los de *P. guttatus* más específicos que los de *P. argus*.

En el arrecife de Puerto Morelos, la zona del arrecife frontal presenta un alto relieve topográfico y un alto desarrollo coralino (Jordán-Dahlgren 1989) donde los cabezos de coral forman grietas largas y grandes cavernas; es ahí donde se encuentra a los individuos de *P. guttatus* (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Por el contrario, en la zona del arrecife posterior las formaciones coralinas son de bajo relieve (Jordán-Dahlgren 1989), con refugios pequeños, siendo éstos ocupados principalmente por *P. argus* (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán (2001) compararon los patrones de selección del refugio de estas dos especies en condiciones experimentales y encontraron que *P. argus* no mostró preferencia por ningún tipo de los refugios que podía elegir: tipo “cueva” (con entradas pequeñas y el interior amplio y alto) o “casitas” (con entradas amplias alargadas y un techo bajo) en presencia o en ausencia de *P. guttatus* y de un depredador diurno (*Balistes vetula*). En cambio, *P. guttatus* prefirió significativamente el refugio tipo “cueva” en presencia del depredador y de su especie congénere. Estos autores observaron, además, que ambas especies difieren en su horario de ocupación del refugio, siendo *P. guttatus* estrictamente nocturna, es decir, tuvo actividades afuera del refugio únicamente durante la noche, mientras que *P. argus* presentó actividades fuera del refugio tanto en la noche como en el día.

En la zona del arrecife posterior, los individuos de *P. argus* se encontraron cerca de la entrada del refugio, en refugios representados en su gran mayoría por corales del género *Acropora* que forman cavernas poco altas entrelazadas en la parte interior, mientras que en la zona del arrecife frontal los individuos de *P.*

guttatus se encontraron principalmente en grandes cavernas con amplias entradas formadas por corales del género *Montastrea*.

Tanto en condiciones experimentales (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001) como en el campo (Sharp et al. 1997) se ha observado que *P. argus* y *P. guttatus* ocupan diferentes partes dentro del refugio (piso, pared o techo) de manera similar a lo observado en este estudio, donde *P. argus* se encontraba preferentemente en el piso, en tanto que *P. guttatus* ocupaba las paredes y el techo de los refugios en ambas zonas del arrecife. Además, se observó que en el perfil vertical del arrecife, *P. argus* se ubicaba principalmente en la parte inferior del arrecife, cerca del fondo; por el contrario, *P. guttatus* se encontró en la parte media y superior del arrecife.

En resumen, la densidad poblacional de *P. guttatus* fue mucho mayor que la de *P. argus* en el hábitat arrecifal coralino de Puerto Morelos. En el caso de *P. argus*, la mayoría de los individuos registrados eran juveniles o subadultos. Estos individuos (a) se encontraron por lo general agregados, (b) fueron más abundantes en el arrecife posterior que en el frontal; (c) se encontraron en refugios con múltiples entradas y techos más bien bajos, en especial en la parte inferior del perfil vertical del arrecife y (d) se encontraron por lo regular ocupando el piso de los refugios.

En contraste, la mayoría de los individuos de *P. guttatus* eran adultos. Estos individuos (a) se encontraron por lo general agregados en el arrecife frontal, pero solitarios en el posterior; (b) fueron más abundantes en el arrecife frontal que en el posterior; (c) se encontraron más bien en refugios grandes y amplios, donde los individuos se podían ocultar casi por completo en nichos en el interior del refugio; en particular en las partes media y superior del perfil vertical del arrecife, y (d) tendieron a ocupar las paredes o el techo de los refugios.

El riesgo de depredación puede ser la fuerza conductora de la distribución y abundancia de las langostas y tiene una importancia relativa para modular la

elección del tamaño del refugio utilizado por las langostas y los cambios en la agregación de los organismos en el mismo (Eggleston & Lipcius 1992). En general, el riesgo de depredación tiene una fuerte influencia en el comportamiento de los animales (Lima & Dill 1990). Robertson & Butler (2003) señalan que el riesgo de depredación, en particular para *P. guttatus*, podría ser relativamente alto, ya que esta especie se desarrolla y vive de manera exclusiva en el arrecife coralino en donde la abundancia de peces depredadores es grande.

En el arrecife de Puerto Morelos, la gran cantidad de refugios potenciales que ofrecen las dos zonas del arrecife a los individuos de *P. argus* y *P. guttatus* y la manera que estas langostas los utilizan, parecen muy efectivos contra sus posibles depredadores, especialmente aquellos de hábitos diurnos. Entre los peces depredadores potenciales que fueron observados en ambas zonas del arrecife, la especie más abundante fue *Batrachoides gilberti*, una especie de hábitos nocturnos que se resguarda durante el día. En algunas ocasiones, se observó a individuos de *B. gilberti* dentro de refugios en donde previamente se habían registrado langostas o en refugios cercanos a éstos. La estrategia de esta especie es la de emboscar y puede llegar a ser muy voraz, ya que es capaz de morder las redes con langostas cuando son capturadas en la noche (Lozano-Álvarez, comunicación personal).

A pesar de que se pueden encontrar grandes depredadores en el arrecife, la dieta de estos individuos es variada y las langostas no son su alimento preferencial (Randall 1967). Mintz et al. (1994), incluyeron a los grandes depredadores de langosta *P. argus* teniendo en cuenta tres criterios, (a) que las langostas se encuentren en el contenido estomacal: *Ginglymostoma cirratum*, *Sphyrna tiburo*, *Dasyatis americana*, *Lutjanus spp.*, *Epinephelus spp.*, (b) aquellos depredadores que no son peces, pero que fueron observados comiendo individuos *P. argus*: *Menippe mercenaria*, *Octopus vulgaris* y (c) aquellos peces identificados por Randall (1967) como carnívoros generalistas: además de Serranidos y Lutjanidos de gran tamaño a miembros de la familia Labridae y Tetraodontidae.

En el arrecife de Puerto Morelos, hay una amplia disponibilidad para ambas especies de langosta de refugios con características adecuadas para protegerlas de sus depredadores, en particular de aquellos de hábitos diurnos. Sin embargo, la gran mayoría de depredadores potenciales registrados en el presente estudio fueron peces de hábitos nocturnos (meros, tiburón gata, peces sapo, etc.). Es común que los peces depredadores habiten en los mismos lugares que las langostas, y que en ocasiones cohabiten con ellas en el mismo refugio (Cruz & Phillips 2000). Lozano-Álvarez & Spanier (1997) observaron este fenómeno de cohabitación de depredadores y langostas en refugios artificiales en el campo, y concluyeron que la selección de refugio por parte de las langostas podría depender de quién ocupara primero dicho refugio, el depredador o las langostas.

Con la información que se obtuvo en el presente estudio no es posible determinar la magnitud de la presión de depredación sobre langostas, ni cómo influye ésta en su distribución en el hábitat arrecifal coralino. Por tanto, sería recomendable desarrollar estudios más específicos enfocados a analizar este aspecto tan importante para la dinámica poblacional de las langostas.

CONCLUSIONES

- *Panulirus argus* y *P. guttatus* presentaron distribuciones y abundancias diferentes tanto en el tiempo como en el espacio en el arrecife coralino de Puerto Morelos, Q.R.
- *P. guttatus* es la especie mas abundante en el arrecife de Puerto Morelos, encontrando un mayor número de individuos en la zona del arrecife frontal.
- *P. guttatus* es una especie que tiende a ser gregaria cuando se encuentra sola en el arrecife coralino y solitaria cuando comparte el ambiente con su especie congénere *P. argus*.

- Los individuos de *P. guttatus* prefieren refugios profundos de entradas amplias (en su mayoría conformados por corales del género *Montastrea*). Estos individuos se ubican principalmente en la parte media y superior del perfil vertical del arrecife y en donde pueden ocultarse por completo.
- En la zona del arrecife posterior los individuos de *P. guttatus* prefieren el techo y las paredes del refugio, mientras que en la zona del arrecife frontal no hay una preferencia por esta posición.
- La abundancia de *P. argus* fue menor en comparación con *P. guttatus* en las dos zonas del arrecife de Puerto Morelos, sin embargo el mayor número de individuos se observó en la zona del arrecife posterior.
- El bajo número de individuos subadultos y adultos de *P. argus* en el arrecife coralino de Puerto Morelos posiblemente se debe a la escasez de reclutas al hábitat debido a la escasez de refugios adecuados para los juveniles postalgales de esta especie en la laguna arrecifal.
- Los individuos de *P. argus* prefieren refugios con múltiples entradas y techos bajos (en su mayoría conformados por corales del género *Acropora*). Estos individuos se ubican en la parte inferior del perfil vertical del arrecife y por lo general se encuentran en la entrada del refugio ocultando solamente el abdomen.
- En la zona del arrecife posterior, los individuos de *P. argus* prefieren ubicarse en el piso dentro del refugio.
- El bajo número de individuos de *P. argus* en la zona del arrecife frontal posiblemente se debe a la migración de langostas de esta especie del

arrecife posterior a zonas más profundas mar adentro o a la presión de depredación.

- Ambas especies pueden compartir refugios en el arrecife posterior, pero la incidencia de cohabitación con congéneres fue baja (únicamente el 2.9 % de los refugios ocupados por langosta).

LITERATURA CITADA

Atema, J. & J. S. Cobb. 1980. Social behavior. pp. 409-450. *In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (Eds.) The biology and management of lobsters, Vol. 1: Physiology and behavior.* Academic Press, New York.

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): 1-9.

Berger D.K. & Butler M.J. IV. 2001. Octopuses influence den selection by juvenile Caribbean spiny lobsters. *Mar. Freshwater Res.*52: 1049-1053.

Briones-Fourzán, P. 1991. Consideraciones para el manejo de *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) en Quintana Roo, México. En: P. Briones-Fourzán, ed. Taller regional sobre manejo de la pesquería de la langosta. *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Antón. México, Publ. Tecn.*, 1: 81-89.

Briones-Fourzán, P. 1994. Variability in Postlarval recruitment of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) to the Mexican Caribbean Coast. *Crustaceana*, 66 (3) : 326-340

Briones-Fourzán, P. 1995. Diferencias y similitudes entre *Panulirus argus* y *P. guttatus*, dos especies de langosta comunes en el Caribe mexicano. *Rev. Cubana Inv. Pesq.*, 19(2), 14-20.

Briones-Fourzán, P. & Mc William P.S. 1997. Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 48: 699-706.

Briones-Fourzán, P. & Contreras-Ortiz G. 1999. Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) on the Caribbean coast of Mexico. *J. Crustaceana Biol.* 19: 171-179.

Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2000. The spiny lobster fisheries in México. pp. 144-157. In: B.F. Phillips & J. Kittaka, Eds. *Spiny Lobster: Fisheries and Culture* (2nd ed). Blackwell Science, Oxford.

Briones-Fourzán, P. & E Lozano-Álvarez. 2001 a. The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta: Dictyotales) as a habitat for small juveniles of the spiny lobster, *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in tropical reef lagoon. *Bull. Mar. Sci.* 68: 207-219.

Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001 b. Effects of artificial shelter (casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobster, *Panulirus argus*, in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 221: 221-232.

Butler IV, M. J. , A. B. MacDiarmid & John D. Booth. 1999. The cause and consequence of ontogenetic changes in social aggregation in New Zealand spiny lobsters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188: 179-191

Caddy J.F. 1986. Modelling stock-recruitment processes in Crustacean: some practical and theoretical perspectives. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2330-2344.

Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1994. The behavior of juvenile Caribbean spiny lobster in Florida Bay: Seasonality, Ontogeny and sociality. *Bull. Mar. Sci.* 54 (3): 819-827.

Childress, M. J. & W. F. Herrnkind. 1996. The ontogeny of social behavior among juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim. Behav.* 51: 675-687.

Chitty, N. 1973. Aspects of the reproductive biology of the spiny lobster, *Panulirus guttatus* Latreille. Ms. Thesis, Univ. of Miami, Fla. 60 p.

Cobb, J.S. 1981. Behavior of the western Australian spiny lobster, *Panulirus cygnus* George, in the field and laboratory. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 399-409.

Cohen, A. C., Jr. 1960. Estimating the parameter in a conditional Poisson distribution. *Biometrics*, Vol. 16. pp. 203 – 211.

Colinas-Sánchez, F & Briones-Fourzán, P. 1990. Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille 1804) en el Caribe mexicano. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México*, 17(1): 89-106.

Cruz, R. & B. F. Phillips. 2000. The artificial shelters (pesqueros) used for the spiny lobsters (*Panulirus argus*) fisheries un Cuba. In 'Spiny lobsters Fisheries and Culture, 2nd Ed. (Eds B.F. Phillips and J. Kittaka) pp 400 – 419 (Fishing News Books: Oxford).

Eggleston, D. B. & R. N. Lipcius. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions, and shelter size. *Ecology*, 73 (3): 992-1011.

Eggleston, D. B., R. N. Lipcius, D. L. Miller & L. Coba-Cetina. 1990. Shelter scaling regulates survival of juvenile Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 79-88.

Fonseca-Larios, M. E. & P. Briones-Fourzán. 1998. Fecundity of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in the Caribbean Coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 63 (1): 21-32.

Gracia A. & C. B. Kensler. 1980. Las langostas de México: su biología y pesquería. *An. Centro de Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. de México*, 7 (2): 111-128.

Jordán-Dahlgren, E. 1989. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 16 (1): 105-118

Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. Vol. Esp. (XLIV) *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 157-175.

Herrnkind, W. F. 1980. Spiny lobster: patterns of movement. In: *The biology and Management of lobster, Vol. I* (Ed. by J. S. Cobb & B. F. Philips), pp 349 – 407. New York: Academic Press.

Herrnkind, W. F. & M. J. Butler IV. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 23-30.

Herrnkind W.F., M.J. Childress & K.L. Lavalli. 2001. Cooperative defense and other benefits among exposed spiny lobster: inferences from group size and behavior. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1113-1124.

Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68, 619-640.

Lipcius, R.N. & Eggleston, D.B. 2000. Introduction: Ecology and Fishery Biology of Spiny Lobsters. In 'Spiny lobsters Fisheries and Culture, 2nd Ed. (Eds B.F. Phillips and J. Kittaka) pp 1 – 42 (Fishing News Books: Oxford).

Lozano-Álvarez, E. 1996. Ongrowing of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae), in portable sea enclosures. *Crustaceana.*, 69 (8): 958-973

Lozano-Álvarez, E. & E. Spanier. 1997. Behavior and growth of captive spiny lobsters (*Panulirus argus*) under the risk of predation. *Mar. Freshwater Res.* 48: 707-713

Lozano-Álvarez, E. & P. Briones-Fourzán. 2001. Den choice and shelter occupation patterns in two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*, under experimental conditions. *Mar. Freshwater Res.* 52: 1145-1155.

Lozano-Álvarez, E, P. Briones-Fourzán & B. F. Phillips. 1991. Fishery Characteristics, Growth, and movements oh the spiny lobster *Panulirus argus* in Bahía de la Ascension, Mexico. *Fish. Bull. U. S.* 89: 79-89.

Lozano-Álvarez, E, P. Briones-Fourzán & F. Negrete-Soto. 1994. An evaluation of concrete block structures as shelter for juvenile Caribbean spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci.* 55(2-3=: 351-362.

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: 859-874.

Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & Negrete-Soto, F. 2003. Chankanaab Lagoon (Cozumel Island, México): a prime refuge for spiny lobsters *Panulirus argus*? *Bull. Mar. Sci.* 73 (3): 1033-1042.

MacDiarmid, A.B. 1994. Cohabitation in the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Hutton,1875). *Crustaceana.* 66 (3):341-355

Mckoy, J. L. & A. Leachman. 1982. Aggregations of ovigerous female rock lobster, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 16 : 141-146.

Merino, M & L. Otero. 1991. Atlas ambiental costero de Puerto Morelos, Quintana Roo. Centro de investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. 80 pp.

Mintz, J. D., R. N. Lipcius, D. B. Eggleston & M. S. Seebo. 1994. Survival of juvenile Caribbean spiny lobster: effects of shelter size, geographic location and conspecific abundance. *Mar. Ecol. Prog Ser.* 112: 255-266.

Negrete-Soto, F., E. Lozano-Álvarez & P. Briones-Fourzán, 2002. Population dynamics of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, in coral reef of the Mexican Caribbean. *J. Shellfish Res.* 21: 279-288.

Nevitt, G.; N. D. Pentcheff; J. Lohmann & R. K. Zimmer. 2000. Den selection by the spiny lobster *Panulirus argus*: testing attraction to conspecific odors in the field. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203: 225-231

Olsen, D. A., W. F. Herrnkind & R. A. Cooper. 1975. Population dynamics, ecology and Behavior of spiny lobster, *Panulirus argus*, of St. John, U. S. V. I. (1).- Introd. and general population characteristics. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Science Bull.*, 20: 11-16.

Padilla-Ramos, S. & P. Briones-Fourzán. 1997. Características biológicas de las langostas (*Panulirus* spp.) provenientes de las capturas en Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Ciencias marinas* 23(2): 175 – 193.

Phillips B.F., Cobb J.S. George R.W. 1980. General biology. Pp. 1-82 in Cobb J.S. Phillips B.F, eds. *The biology and management of lobsters*, Vol. 1. Academic Press, Nueva York.

Randall. J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. Ints. Mar. Sci. Univ. Miami* 5 :665 – 847

Ratchford, S. G. & D. B. Eggleston. 1998. Size- and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociality. *Anim. Behav.* 56 : 1027-1034.

Ratchford, S. G. & D. B. Eggleston. 2000. Temporal shift in the presence of a chemical cue contributes to a diel shift in sociality. *Anim. Behav.* 59: 793-799

Robertson. D. & Butler, M. 2003. Growth and size at maturity in the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*. *J. Crustacean Biol.*, 23(2): 265-272

Rodríguez-Martínez. 1998. Patrones de recuperación de *Acropora palmata* en un área perturbada por el huracán Gilberto (1998). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Scheirner S. M. & Gurevitch J. 1993. Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall. 445 pp.

Segura-García, I. Lozano-Álvarez, E & Briones-Fourzán, P. 2004. Within-Shelter behavior of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille), in simulated communal dens: an exploratory study. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 37 (1) : 17-30

Sharp, W. C., J. H. Hunt & W. G. Lyons. 1997. Life history of the spotted spiny lobsters, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Mar. Freshwater Res.*, 48: 687-698.

Sih A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am. Nat.* 139: 1052-1069.

Smith, K. N. & W. F. Herrnkind. 1992. Predation on early juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157: 3-18.

Smith, G. B. & M. van Nierop. 1986. Abundance and potential yield of spiny lobster (*Panulirus argus*) on the little and great Bahama Banks. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (3): 646-656

Spanier, E. & R. K. Zimmer-Faust. 1988. Some physical properties of shelter that influence den preference in spiny lobsters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 121: 137-149.

Sutcliffe, W. H., Jr. 1953. Notes on the biology of the spiny lobster *Panulirus guttatus* in Bermuda. *Ecology*, 34(4): 794-796.

Tewfik, A., H. M. Guzmán & G. Jácome. 1998. Distribution and abundance of the spiny lobster populations (*Panulirus argus* and *P. guttatus*) in Cayos Cochinos, Honduras. *Rev. Biol. Trop.* 46 Suppl. 4 : 123-136

Vannini M, Cannicci S. 1995. Homing behavior and possible cognitive maps in crustacean decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 193:67-91.

Williams, A. B. 1986. Lobsters- Identification, world distribution and U.S. Trade. *Mar. Fish. Rev.*, 48 (2): 1-36.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis (4th Ed.) Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 929 pp.

Zimmer-Faust, R. K. & E. Spanier. 1987. Gregariousness and sociality in spiny lobsters: implications for den habitation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 105 : 57-71.

Zimmer-Faust, R.K., J.E Type., & J.F, Case. 1985. Chemical attraction in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), and its probable ecological significance. *Biol. Bull.* 169: 106-118