



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACIÓN Y COMPARACIÓN DE  
MECANISMOS DE DEFENSA EN DOS ESPECIES  
SIMPÁTRICAS DE LANGOSTA, *Panulirus argus*  
(Latreille 1804) Y *Panulirus guttatus* (Latreille 1804)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

MARISOL PÉREZ ORTIZ

DIRECTORA: DRA. PATRICIA BRIONES FOURZÁN

2006





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.

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno  
Marisol  
Pérez  
Ortiz  
58 10 25 28  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
092356825
2. Datos del tutor  
Dra  
Patricia Dolores  
Briones  
Fourzán
3. Datos del sinodal 1  
Dr  
Enrique  
Lozano Álvarez
4. Datos del sinodal 2  
Dr  
Jorge Luis  
Hernández  
Aguilera
5. Datos del sinodal 3  
M en C  
Rosa Estela  
Toral  
Almazán
6. Datos del sinodal 4  
M en C  
Fernando  
Negrete  
Soto
7. Datos del trabajo escrito  
Caracterización y comparación de mecanismos de defensa en dos especies simpátricas de langosta, *Panulirus argus* (Latreille 1804) y *Panulirus guttatus* (Latreille 1804)  
47 p  
2006

*Con mucho cariño para mi familia*

*A Elton, con todo mi amor*

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer muy especialmente a la **Dra. Patricia Briones Fourzán**, por toda la paciencia que me tuvo durante el tiempo que duró éste trabajo, por sus consejos y apoyo, por todo lo que me enseñó... mil gracias.

Al **Dr. Enrique Lozano Álvarez**, por su apoyo, paciencia, por ser parte de este proyecto, por sus observaciones, por todo... muchas gracias

Al **Dr. Jorge Luis Hernández Aguilera**, gracias por enseñarme tantas cosas, y por ser parte de éste trabajo.

Muchas gracias a la **M. en C. Rosa Estela Toral Almazán**, por ser parte del comité y por brindarme su apoyo.

Quiero agradecer sinceramente al **M. en C. Fernando Negrete Soto** por todo su apoyo, tanto en el trabajo de campo como por sus acertados comentarios sobre este trabajo, gracias por tu enorme paciencia, y sobre todo, mil gracias por tu amistad y por hacer de mi estancia en el laboratorio más agradable.

Y muy especialmente, quiero agradecer a la **M. en C. Cecilia Barradas Ortiz** por haberme enseñado tantas cosas, por contar contigo siempre que lo necesité, por toda la paciencia que me tuviste, por toda la ayuda que me brindaste, y sobre todo, por tu amistad, por tu cariño...mil gracias.

También quiero agradecer al **CONACYT** (proyecto SEP-CONACYT 40159) por la beca proporcionada para poder llevar a cabo este trabajo, muchas gracias.

Quiero dar las gracias a todas las personas que de una forma u otra me ayudaron a que este trabajo se llevara a cabo.

En especial, quiero dar las gracias a mis compañeros de laboratorio por su ayuda en la realización de éste trabajo; al Biol. Jair Gaspar Valladares, por todo lo que vivimos y compartimos, a la M. en C. Eunice Ramírez Saldívar, muchas gracias por tu amistad, por tu apoyo, por todos esos momentos tan padres que pasamos juntas; y muy especialmente quiero agradecer al Biol. Roberto Domínguez Gallegos y a la M. en C. Andrea Osorio Arciniegas por todo lo que pasamos juntos, mil gracias por su amistad, por hacer que las cosas valieran la penas...los quiero mucho.

Mil gracias a Carlos, Karina y Vero, por brindarme su amistad, créanme que son correspondidos, y no acabaré de agradecerles todo lo que ayudaron y apoyaron, los quiero muchísimo.

Rich... me enseñaste muchas cosas, gracias por tu amistad y por esos momentos tan padres que pasamos, eres una gran persona y un gran amigo, te quiero mucho.

Juanjo... llegaste en muy buen momento, gracias por todo lo que me ayudaste, no sabes cuánto te quiero.

Y muy sinceramente, Gracias a todos mis compañeros y amigos de la UAPM, por haber hecho de mi estancia en ese lugar algo inolvidable. Así como a todo el personal que labora en dicha unidad, que de una manera u otra, colaboraron para que éste trabajo se llevara a cabo.

A mis grandes amigos y compañeros de la facultad de ciencias, muchas gracias por todo: Marcos, Celia, Ricardo, Ramón, Leo, Enrique y Cris...los quiero mucho.

Y muy especialmente a Silvestre, por toda tu ayuda...gracias!!!

# ÍNDICE

**Págs.**

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	4
OBJETIVOS.....	9
HIPÓTESIS.....	10
MATERIAL Y MÉTODOS.....	10
RESULTADOS.....	19
DISCUSIÓN.....	33
CONCLUSIONES.....	40
LITERATURA CITADA.....	41

**Caracterización y comparación de mecanismos de defensa en dos especies simpátricas de langosta, *Panulirus argus* (Latreille 1804) y *Panulirus guttatus* (Latreille 1804)**

**RESUMEN**

Se compararon 10 mecanismos de defensa en dos especies simpátricas de langostas de la familia Palinuridae que coexisten en el Mar Caribe, *Panulirus argus* y *P. guttatus*, para explorar si las diferencias en su desempeño en cada mecanismo pueden contribuir a la diferenciación en su nicho ecológico. Para cada mecanismo, con base en su valor potencial contra la depredación, se asignó un signo positivo a la especie con el mejor desempeño y un signo negativo a la otra especie. El desempeño de ambas especies fue significativamente diferente en la mayoría de los mecanismos analizados, pero el valor global de la suma de sus mecanismos no difirió significativamente. *Panulirus argus* tuvo un mejor desempeño en talla corporal, retraso a la perturbación, velocidad de escape (natación) y despliegues de defensa grupal, mientras que el desempeño de *P. guttatus* fue mejor en horario de actividad, uso de refugios, fuerza de agarre al sustrato, reacción al ataque directo y distancia de escape. El desempeño de ambas especies fue similar en la respuesta de autospasia. Estos resultados sugieren que cada especie ha desarrollado una estrategia de defensa adecuada a su historia de vida y requerimientos ecológicos particulares. La principal estrategia de defensa de *P. guttatus* es ocultarse lo más profundamente en su refugio para evitar el alcance del depredador, mientras que la de *P. argus* consiste en enfrentar al depredador, en particular de forma grupal, utilizando sus largas antenas como arma defensiva. Estas estrategias de defensa contribuyen a la diferenciación en el nicho ecológico de *P. argus* y *P. guttatus*, lo que puede facilitar su coexistencia.



## INTRODUCCIÓN

A lo largo del tiempo los depredadores y las presas desarrollan adaptaciones que reducen el efecto de uno sobre otro, originando los llamados mecanismos de ataque y de defensa. Para sobrevivir, los depredadores precisan encontrar y capturar a su presa; por consiguiente, estos depredadores están todo el tiempo desarrollando estrategias para lograr su objetivo. De igual forma, las presas tienen que desarrollar maneras de anular tales estrategias (Sih, 1992).

Para disminuir el riesgo de depredación y aumentar la supervivencia, algunos animales desarrollan sus mecanismos de defensa; tales mecanismos pueden ser de comportamiento, morfológicos o bioquímicos (Mitchell & Hazlett 1996; Hazlett et al. 2000). Los mecanismos de defensa se pueden dividir en dos categorías (Sih 1985; Brodie et al. 1991):

1. **Mecanismos pasivos:** son mecanismos que actúan independientemente de la presencia de un depredador. Por ejemplo, presencia de veneno (en la piel o en glándulas), presencia de espinas en el cuerpo, coloración aposemática (coloración que indica cautela o advertencia, normalmente presente en animales venenosos), camuflaje (que el animal presente la misma coloración del sustrato en que se encuentra), mimetismo (coloración similar entre una especie inofensiva y una peligrosa; o el parecido entre dos especies que son peligrosas), etc.
2. **Mecanismos activos:** son mecanismos de comportamiento que son utilizados por el animal cuando están en riesgo de depredación. Algunos sirven para impedir que el depredador detecte a la presa (horario de actividad cuando los depredadores están inactivos, inmovilidad, respuesta a olores de alarma de individuos coespecíficos) , y otros para defenderse del ataque del depredador, tales como escapar, amenazar (ya sea con sonidos o movimientos), contraatacar, morder, desprenderse de apéndices (autotomía), o fingir la muerte (tanatosis).

Los crustáceos poseen una gran variedad de mecanismos de defensa que incluyen adaptaciones morfológicas, como son la presencia de espinas en el cuerpo o

que las de diversos tamaños; de hecho, hasta su propia forma del cuerpo les brinda protección. Pero sus mecanismos de defensa no son sólo de tipo morfológico, también pueden presentar ciertos tipos de comportamientos defensivos, tales como enterrarse en la arena, camuflajearse con el medio [como lo hacen cangrejos de la familia Majidae, que toman algas y otros objetos u organismos sésiles del medio y los colocan en su cuerpo para pasar desapercibidos (Grier et al.1992)], emitir sonidos (estridulaciones), fingirse muertos, escapar con movimientos rápidos, o si ya han sido atrapados por su depredador, pueden desprender apéndices (autotomía) y así logran escapar, aunque a largo plazo los miembros autotomizados pueden tener un impacto en la habilidad del crustáceo para alimentarse, crecer, y para encontrar pareja (Juanes & Hartwick 1990; Smith 1995).

El presente trabajo pretende caracterizar y comparar algunos mecanismos de defensa en dos especies simpátricas de langostas de la familia Palinuridae que coexisten en el Mar Caribe: *Panulirus argus* y *P. guttatus* (Holthuis, 1991).

La langosta común del Caribe, *Panulirus argus* (Latreille, 1804), es una especie tropical con una amplia distribución latitudinal en la costa oriental de América, desde el norte de Brasil hasta el estado de Carolina del Norte, EUA, y en todas las Antillas, las Bahamas y las Islas Bermudas. En México, se distribuye principalmente en las costas de Quintana Roo y Yucatán (Briones-Fourzán 1995a, 1995b). *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804), conocida comúnmente como langosta pinta o moteada, comparte la distribución de *P. argus* desde Surinam hasta Bermudas. En México, solamente se encuentra en los arrecifes coralinos de Quintana Roo, y posiblemente en el arrecife Alacranes y áreas similares de la plataforma continental de la Península de Yucatán (Briones et al. 1997).

Estas dos especies de langostas comparten algunos atributos, pero difieren en otros. Por ejemplo, las fases bénticas de *Panulirus argus* presentan varios cambios ontogenéticos de hábitat, desde pastizales marinos y lechos de macroalgas, hasta fondos duros con refugios estructurados, incluyendo el hábitat arrecifal (Butler & Herrnkind 1997). En contraste, *P. guttatus* se restringe al hábitat arrecifal durante toda su vida béntica (Briones-Fourzán 1995; Sharp et al. 1997). Por lo tanto, aunque *P. argus* y *P. guttatus* difieren en el uso del hábitat, las dos cohabitan en el arrecife coralino en algún momento de sus vidas, pero su comportamiento referente al uso de recursos y sus

interacciones con depredadores se conocen poco (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

## ANTECEDENTES

Las langostas espinosas son crustáceos decápodos de la familia Palinuridae, con una amplia distribución alrededor del mundo (Phillips et al. 1980). Muchas especies de langostas espinosas poseen gran importancia pesquera a nivel mundial (Williams 1988). En México se encuentran siete especies del género *Panulirus*, cuatro de ellas en el litoral del Pacífico (*Panulirus interruptus*, *P. penicillatus*, *P. inflatus* y *P. gracilis*), y tres en el Caribe y parte del Golfo de México (*P. argus*, *P. guttatus* y *P. laevicauda*) (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2000).

El ciclo de vida de los palinúridos es complejo. Son especies longevas, que pueden vivir más de veinte años (Phillips et al. 1980). Las hembras desovan numerosas veces a lo largo de su vida. Después de ser expulsados y fecundados, los huevecillos permanecen adheridos a los pleópodos de la hembra durante varias semanas, periodo en el cual se desarrollan los embriones. Al eclosionar, los huevos liberan larvas planctónicas transparentes y de forma aplanada (llamadas *filosomas*) las cuales permanecen en las masas de agua entre seis y once meses, pasando por once estadios y presentando migraciones verticales. El último estadio de filosoma sufre una drástica metamorfosis hacia una postlarva neotónica (llamada *puerulo*), de forma similar a la langosta adulta, la cual no se alimenta y sólo se ocupa de nadar activamente hacia la costa (Phillips & Macmillan 1987). Una vez en la costa, el puerulo se asienta en el fondo seleccionando el sustrato más adecuado, según la especie, para su sobrevivencia. A partir de ese momento, la langosta adopta hábitos bentónicos (Herrnkind 1980).

Debido a la gran importancia económica que representa *P. argus*, son muy numerosos los trabajos que se han realizado sobre esta especie. En México, su reproducción ocurre durante varios meses al año, teniendo su pico mayor en la primavera, durante los meses de marzo-mayo, y un segundo pico en otoño, durante los meses de agosto-octubre (Ramírez-Estévez 1997), mientras que en invierno reduce su actividad reproductora. Fonseca-Larios y Briones-Fourzán (1998) estimaron la fecundidad de hembras ovígeras de *P. argus* en un intervalo de tallas de 76 a 138 mm de longitud cefalotorácica (LC), siendo ésta de entre 120,000 y 1,550,000 huevos.

La duración del periodo larvario de *P. argus* ha sido estimada entre 6 y 11 meses (Lyons 1980). El puerulo se establece en fondos poco profundos donde se encuentren pastos marinos y algas, particularmente rodofitas (Marx & Herrnkind 1985) o feofitas (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001a). En México, se diseñó un colector artificial para puerulos (Gutiérrez-Carbonell et al. 1992), que se ha utilizado para monitorear el asentamiento de puerulos desde 1987 en Bahía de la Ascensión y desde 1990 en Puerto Morelos. Los resultados han permitido caracterizar el patrón anual de reclutamiento de puerulos (Briones-Fourzán & Gutiérrez-Carbonell 1992; Briones-Fourzán 1993, 1994).

Los juveniles permanecen en zonas someras con vegetación, aunque su distribución en estos hábitats puede depender de factores como la turbidez, el tipo de fondo y la densidad y altura de los pastos, y más adelante, la disponibilidad de refugios estructurados (Lozano-Álvarez et al. 1994; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b). Poco antes de adquirir la madurez sexual, los individuos de *P. argus* migran hacia hábitats arrecifales y zonas de la plataforma continental, donde se reproducen (Kanciruk 1980). Por tanto, esta especie tiene una gran capacidad para moverse y orientarse en su medio. Los adultos de *P. argus* pueden alcanzar tallas muy grandes, de hasta ~200 mm LC (Lozano-Álvarez et al. 2003a).

Herrnkind (1980) describe los tipos de movimientos que presenta *P. argus* como (1) regreso al refugio (homing), (2) nomadismo y (3) migraciones organizadas. En México, diversos estudios han brindado observaciones sobre los dos primeros tipos de movimiento, en particular en Bahía de la Ascensión y en Puerto Morelos (Lozano-Álvarez et al. 1991a, 1991b; Lozano-Álvarez 1992; Ramos-Aguilar 1992; Lozano-Álvarez et al. 2003b). Las migraciones organizadas se presentan por lo general en el periodo de frentes fríos o *nortes*, y se han observado cerca de Isla Mujeres y Contoy, al norte de Quintana Roo (Ramos 1974; Kanciruk & Herrnkind 1978).

En contraste con *P. argus*, *P. guttatus* no es un recurso pesquero de importancia, y por tanto los estudios sobre su biología y ecología son más escasos. El ciclo de vida de *P. guttatus* no se conoce por completo. Briones-Fourzán & McWilliam (1997) hicieron la descripción de los puerulos de esta especie, y sugirieron que éstos se asientan directamente en el hábitat coralino donde se piensa que pasan toda su vida béntica. Esta hipótesis es compartida por Sharp et al. (1997), puesto que tanto la fase

juvenil como la adulta se han encontrado en los arrecifes coralinos del Caribe (Briones-Fourzán 1991, 1995a; Sharp et al. 1997; Acosta & Robertson 2002) y en escolleras de bloques de concreto de Florida (Caillouet et al. 1971).

En comparación con *P. argus*, *P. guttatus* es una especie de talla relativamente pequeña. En México, se han encontrado individuos de hasta 87.5 mm LC (Carrasco-Zanini 1985; Negrete-Soto 1988; Briones-Fourzán 1991). Los adultos presentan reproducción durante todo el año, con un máximo en primavera y/o verano (Negrete-Soto 1988; Contreras-Ortiz 1992). Las hembras ovígeras en el intervalo de tallas de 40 a 73 mm LC pueden producir entre 27,500 y 188,400 por desove (Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999).

*Panulirus guttatus* no es una especie migratoria como lo es *P. argus*, sino sedentaria, con movimientos de escasa magnitud (Herrnkind 1983). A través de estudios de desplazamiento de individuos marcados, se ha determinado que poseen un ámbito hogareño que abarca un radio de ~ 100 m a lo largo del tracto arrecifal, y que tienen un sentido de orientación muy desarrollado ya que pueden regresar a su refugio original desde 200 m de distancia (Carrasco Zanini 1985; Lozano-Álvarez et al. 2002). Negrete-Soto et al. (2002) analizaron la dinámica poblacional y distribución de tallas de *P. guttatus* y *P. argus* en el arrecife coralino, encontrando una mayor abundancia de *P. guttatus* que de *P. argus* en este hábitat, y un tiempo menor de residencia de los individuos de *P. argus* que los de *P. guttatus*.

En general, el comportamiento de las langostas palinúridas no ha sido estudiado en detalle. Atema & Cobb (1980) y Cobb (1981) describieron algunos patrones conductuales, como son selección del hábitat, migraciones ontogenéticas, interacciones depredador-presa, y algunas interacciones sociales.

Sharp et al. (1997) analizaron 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. Estos autores encontraron que los refugios naturales en el hábitat arrecifal pueden ser compartidos por individuos de *P. argus* y *P. guttatus*, pero que tienden a tener una ocupación diferencial de dichos refugios.

Este patrón de utilización de refugios fue analizado de manera experimental por Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán (2001), introduciendo grupos monoespecíficos y biespecíficos de individuos en estanques provistos de dos tipos de refugios diferentes: refugios altos tipo cueva y “casitas”, que son refugios planos de muy baja altura. Dichos autores encontraron que el tipo del refugio no era importante para ninguna de las dos especies mientras se mantenían separadas, pero que al juntar ambas especies, *P. guttatus* prefería los refugios altos tipo cueva mientras que *P. argus* no mostró ninguna preferencia por el tipo de refugio. En los refugios tipo cueva, *P. guttatus* tendió a ocupar la bóveda y *P. argus* el piso sin que mediaran agresiones interespecíficas. Este trabajo también brindó información sobre algunos mecanismos de defensa de *P. argus* y *P. guttatus* ante la presencia de un depredador: *P. argus* mostró más despliegues de defensa comunal, tales como formaciones de grupos, rosetas y filas indias (revisión en Herrnkind et al. 2001), mientras que *P. guttatus* no exhibió dicho comportamiento grupal. La estrategia de defensa de *P. guttatus* más bien se basó en buscar refugios donde su cuerpo quedara completamente fuera del alcance de los depredadores.

Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán (2001) plantearon la hipótesis de que, al permanecer los individuos de *P. guttatus* dentro de refugios comunitarios por largos períodos, pudiera desarrollarse algún tipo de jerarquía social dentro de dichos refugios. Más adelante, Segura-García (2001) y Segura-García et al. (2004) realizaron estudios sobre el comportamiento en cautiverio de *P. guttatus*, describiendo el ritmo diario de actividad de esta especie, sus patrones de ocupación del refugio, y elaborando un detallado etograma de esta especie.

Entre los estudios que describen mecanismos de defensa de langostas espinosas, se encuentra el de Kanciruk (1980), quien observó que, en el campo, las langostas *P. argus* se agrupan y dirigen sus antenas hacia un depredador, de tal manera que el depredador se enfrenta a un compacto grupo de largas y espinosas antenas, lo que dificulta su ataque. Este mismo comportamiento ha sido observado en numerosas ocasiones, tanto en el campo (revisión en Herrnkind et al. 2001) como en laboratorio (Lozano-Álvarez & Spanier 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

En un estudio reciente, Barshaw et al. (2003) compararon diversos mecanismos antidepredador en tres langostas con diferentes tipos morfológicos, correspondientes a

las familias Nephropidae (*Homarus gammarus*), Palinuridae (*Palinurus elephas*) y Scyllaridae (*Scyllarides latus*). Estas langostas difieren entre sí en la magnitud y efectividad de su armamento y del grosor de su caparazón, además de que *Homarus* tiene poderosas quelas, de las que carecen las langostas palinúridas y scylláridas. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que la mayor fuerza del caparazón de las langostas scylláridas es un mecanismo antidepredador más efectivo que las armas ofensivas morfológicas de *Homarus* (quelas) y de las langostas palinúridas (caparazón y largas antenas espinosas).

En el resto de los decápodos, hay numerosos trabajos que analizan diferentes mecanismos de defensa. En particular, Hazlett et al. (2000) realizaron un estudio comparativo de los mecanismos de defensa (talla, autotomía, camuflaje, velocidad de movimiento, respuestas a alarmas de olor, entre otros) en cinco especies simpátricas de cangrejos a lo largo de un gradiente mareal. Sus resultados indicaron que las distintas especies utilizan diversos mecanismos de defensa en distinto grado, pero que estos mecanismos no variaban en función del gradiente mareal. Más aún, los resultados sugieren que los individuos de especies diferentes tendrían ciertas ventajas si no utilizan los mismos mecanismos y tácticas de defensa que otras especies en la misma área.

En sus respectivos estudios, Hazlett et al. (2000) y Barshaw et al. (2003) compararon mecanismos de defensa en especies simpátricas pero filogenéticamente distantes. En cambio, *P. argus* y *P. guttatus* son especies simpátricas y filogenéticamente cercanas (George & Main 1967, McWilliam 1995, Ptacek et al. 2001); pertenecen al mismo ‘grupo ecológico’ dentro de su género (George 1997), y pueden compartir refugios sin que medien interacciones agresivas interespecíficas (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Además, es posible que ambas especies se enfrenten a los mismos tipos de depredadores al coexistir en el mismo hábitat (Negrete-Soto et al. 2002). En este sentido, no se ha abordado el estudio del posible papel de varias especies de presas en las tácticas defensivas de las especies individuales (Hazlett et al. 2000), por lo que el presente trabajo pretende ser una contribución sobre este tópico utilizando a *P. argus* y *P. guttatus*.



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general:**

Describir y comparar diversos mecanismos de defensa de *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus*, dos especies de langostas simpátricas y filogenéticamente cercanas, pero con diferentes historias de vida y patrones de ocupación del hábitat.

### **Objetivos particulares:**

- Describir y comparar mecanismos de defensa en individuos de cada especie, tales como capacidad de autotomizar apéndices, tiempo de reacción a la perturbación, velocidad de movimiento, y reacción a la presencia física de un depredador.
- Describir y comparar mecanismos de defensa en grupos de cada especie, tales como la incidencia de despliegues de defensa grupal (rosetas, filas indias) ante un depredador.

## **HIPÓTESIS**

Los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus* presentan mecanismos de defensa similares debido a su cercanía filogenética; sin embargo, se espera que difieran en su desempeño en la mayoría de estos mecanismos debido a las marcadas diferencias en sus historias de vida, pero que la suma de sus mecanismos sea similar, reflejando la adaptación de ambas especies a las presiones de depredación en su contexto ecológico particular y permitiendo la coexistencia de ambas especies en el hábitat arrecifal coralino.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

El trabajo se llevó a cabo en la Unidad Académica Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, ubicada en Puerto Morelos, Quintana Roo (20° 51' N, 86° 55' W), en la costa del Caribe mexicano.

Los individuos experimentales se recolectaron de diferentes maneras. Algunos individuos de las dos especies se recolectaron en el arrecife coralino de Puerto Morelos tomándolas manualmente en búsquedas nocturnas por medio de buceo SCUBA. Otros individuos de *P. guttatus* se capturaron por medio de trampas instaladas en el borde de la zona posterior del arrecife coralino (Negrete-Soto et al. 2002), mientras que algunos individuos de *P. argus* se extrajeron de refugios artificiales (casitas) que están instalados en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, cerca del arrecife (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001b).

Una vez capturadas, las langostas se colocaron en recipientes con agua de mar dentro de una embarcación para transportarlas a la Unidad Académica Puerto Morelos, donde se colocaron en estanques para su aclimatación. El tiempo transcurrido entre la captura y la colocación en estanques fue de alrededor de una hora. El período de aclimatación es importante para reducir el estrés debido al manejo y permite a las langostas recuperar sus niveles fisiológicos normales. El tiempo de aclimatación recomendado para palinúridos y observado en el presente trabajo es de dos semanas (Dall 1975).

Los estanques de aclimatación eran de forma cilíndrica, de 2 m de diámetro y 1 m de altura, con una capacidad de 10,000 L. Los estanques estuvieron sujetos a un sistema de flujo abierto, con bombeo de agua directo del mar. Los individuos de cada especie se mantuvieron en estanques separados durante su aclimatación, y fueron alimentadas cada tercer día con mejillones (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

### **Mecanismos de defensa comparados**

Se tomaron en consideración 10 mecanismos de defensa. Tres de ellos (talla corporal, uso del refugio y horario de actividad) se determinaron con base en estudios

realizados por diversos autores, mientras que los siete restantes fueron determinados a través de cinco experimentos diferentes en el presente estudio. En experimentos en los que se utilizaron estanques grandes (de 2 y 3 m de diámetro), éstos se encontraban en el exterior pero bajo techo, mientras que los experimentos en los que se utilizaron recipientes más pequeños o en los que se mantuvo a los individuos experimentales fuera del agua por breves periodos se desarrollaron en un laboratorio cerrado. En cada experimento, las langostas de ambas especies tenían un intervalo de tallas similar, aproximadamente entre 35 y 80 mm LC, que son las tallas más comunes de ambas especies cuando cohabitan en el hábitat arrecifal coralino (Negrete-Soto et al. 2002; Acosta & Robertson, 2003). En todos los casos se utilizaron individuos nuevos de ambas especies de langostas, es decir, cada individuo fue sometido a un solo experimento.

### **Talla corporal**

El tamaño de una presa tiene por lo general un efecto en su tasa de depredación. A mayor talla, mayor protección contra la depredación porque hay menos depredadores que puedan atacar con éxito presas de gran tamaño (Werner & Gilliam 1984, Smith & Herrnkind 1992). Las tallas máximas de individuos adultos de cada especie en su ámbito geográfico se tomaron de diversas fuentes documentales.

### **Uso del refugio**

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. Sin embargo, especies simpátricas de langostas pueden ocupar hábitats distintos y/o utilizar diferentes tipos de refugio (Berry 1971, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 1992), o bien utilizar los mismos tipos de refugios de forma distinta (Sharp et al. 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Se tomó de diversas fuentes documentales el tipo y uso del refugio que utiliza cada una de estas especies.

### **Horario de actividad**

En términos generales, las langostas son especies de hábitos nocturnos; es decir, suelen refugiarse y reducir su actividad durante el día, cuando hay un mayor riesgo de depredación. Sin embargo, algunas especies no son estrictamente nocturnas mientras que otras sí lo son (Phillips et al. 1980, Lipcius et al. 1983). Se revisaron varias fuentes documentales para contrastar los horarios de actividad que presentan los individuos de *P. argus* y *P. guttatus*.

### **Retraso de reacción a la perturbación**

Cuando un animal es perturbado puede alejarse rápida o lentamente, o bien permanecer estacionario durante un tiempo para intentar evitar su detección. Con el objeto de determinar el tiempo de retraso a la perturbación, se tomó una langosta y se le dejó caer en un recipiente opaco de 60 cm de diámetro con un nivel de agua de 30 cm. La langosta se soltó a ~ 5 cm por encima del nivel del agua. A partir de su contacto con el agua, se midió el tiempo que tardó en moverse con un cronómetro digital marca DIGI mod. DT500. Además, un observador describió el comportamiento mostrado por la langosta durante 60 s, registrándolo en una grabadora de voz marca SONY TCM-200DV, al tiempo que otro observador filmaba a la langosta con una cámara de video DCR SONY TRV-17 mini DV. El experimento se repitió en 25 langostas *P. argus* y 19 *P. guttatus*. Los resultados del tiempo de retraso a la perturbación de las dos especies se compararon mediante una prueba de rangos de Mann-Whitney.

### **Respuesta de escape: tiempo, distancia y velocidad**

Los intentos por escapar de un depredador dependen de la habilidad de la presa para moverse más rápidamente que el depredador (Hazlett et al. 2000). Las langostas huyen de sus depredadores por medio de contracciones rápidas del abdomen que las impulsan nadando hacia atrás (Atema & Cobb 1980; Cromarty et al. 2000). Para examinar la respuesta de escape de *P. guttatus* y *P. argus*, se llevó a cabo el siguiente experimento. En un estanque de 3 m de diámetro se construyó un canal recto de 3 m de largo  $\times$  0.5 m de ancho  $\times$  0.4 m de altura. El canal, que se dejó abierto por su parte superior, se construyó con dos líneas paralelas de bloques de concreto de 10 cm  $\times$  15 cm

×40 cm. El nivel de agua en el estanque era de 30 cm. El canal se marcó cada 10 cm en toda su longitud. En uno de los extremos del canal, a 40 cm de la pared del estanque, se colocó un panel de madera perpendicular formando un compartimiento con una compuerta levable que comunicaba con el resto del canal. En este compartimiento se colocó al individuo experimental y se le permitió estabilizarse por un minuto antes de empezar el experimento cubriendo el compartimiento con un techo removible formado por otro panel.

Una vez estabilizada la langosta, se retiró el techo y se abrió la compuerta hacia el canal al tiempo en que se espantaba a la langosta con un movimiento brusco, simulando el ataque directo de un depredador. Para ello, se construyó un dispositivo con varillas de aluminio en forma de una gran tijera con una especie de quijadas en los extremos. Las quijadas se encontraban dentro del compartimiento desde antes de introducir a la langosta. Al manipular el dispositivo por su otro extremo fuera del estanque, las quijadas se cerraban rápidamente frente a la langosta, simulando un ataque directo y provocando su respuesta de escape. En este experimento, las variables que se midieron fueron: (a) el tiempo que tardó la langosta en responder al ataque, es decir, en empezar su escape; (b) la velocidad de escape, medida como  $\text{cm s}^{-1}$ , y (c) la distancia recorrida durante su natación de escape, expresada en centímetros. El tiempo se midió con un cronómetro digital marca DIGI. Se consideró como un evento de escape desde el momento en que la langosta empezó a nadar hacia atrás hasta el momento en que se volvió a posar sobre el fondo.

El experimento se aplicó a 25 individuos de *P. argus* y a 20 de *P. guttatus*. Las tres variables se compararon entre especies con pruebas de rangos de Mann-Whitney, debido a la distribución no-normal de los datos y a sus varianzas heterogéneas (Zar 1999).

### **Fuerza de agarre al sustrato**

Cuando los decápodos bénticos, en particular las langostas, alcanzan a ser apresados por un depredador, pueden intentar reducir el riesgo de morir de dos maneras: aferrándose fuertemente al sustrato o autotomizando apéndices. La fuerza de “agarre” al sustrato varía ampliamente entre familias de langosta (Barshaw et al. 2003), pero no se

ha explorado en especies del mismo género. Para determinar la fuerza de agarre al sustrato de *P. argus* y *P. guttatus*, se construyó un sustrato artificial consistente en un cilindro apretado con varias vueltas de malla de criba galvanizada de 3 × 3 cm de luz, unido fuertemente a una de las caras de un bloque de concreto de 10 × 15 × 40 cm. A cada individuo experimental se le rodeó el cefalotórax, entre los pereiópodos III y IV, con un lazo de alambre de pescar de 40 libras. El extremo libre del alambre, de 20 cm de longitud, se ató al gancho de un dinamómetro manual marca Ohaus con capacidad de 3000 g y una precisión de 20 g. Mientras la langosta se agarraba al sustrato, el hilo se mantenía flojo. Una vez que la langosta pasaba sus dactilos entre la malla de alambre, aferrándose al sustrato, se tensaba el hilo gradualmente hasta forzar a la langosta a soltarse del sustrato, momento en que se leía la fuerza aplicada.

Se hicieron 19 repeticiones para *P. argus* y 20 para *P. guttatus*. Se construyeron regresiones Longitud cefalotorácica (mm) vs. Fuerza aplicada (g) para cada especie. Posteriormente, se hizo una comparación de las regresiones (Zar 1999) para determinar si ambas especies se comportaban de manera similar.

### **Autospasia**

Algunos crustáceos pueden desprenderse de sus apéndices por medio de dos mecanismos: la autotomía, que es la separación refleja de uno o más miembros en respuesta a una lesión o a su amenaza, ocurriendo siempre en un plano predeterminado de fractura; y la autospasia, que es la separación de un apéndice en dicho plano cuando es jalado por un agente externo (Bliss 1961). Muchos decápodos pueden desprenderse de sus apéndices cuando son atacados, pero la facilidad con la que lo hacen varía ampliamente entre especies (McVean 1982). Puesto que los resultados del experimento anterior mostraron que tanto *P. guttatus* como *P. argus* pueden aferrarse fuertemente al sustrato con los primeros tres o cuatro pares de pereiópodos sin desprenderlos, se midió la capacidad de los individuos para desprender el V pereiópodo, que es el más pequeño y delgado de los cinco pares. El dispositivo utilizado consistió en un tramo de alambre de pescar de 40 libras de 20 cm de longitud, que en uno de sus extremos se encontraba sujeto a un dinamómetro marca OHAUS con capacidad de 3000 g y precisión de 20 g, y en el otro extremo tenía una pinza metálica con los extremos planos y de borde aserrado, de las conocidas como “caimanes”. Cada individuo experimental se colocó en

una superficie plana y se le prensó el V pereiópodo derecho a la altura del meropodito con el “caimán”, manteniendo el hilo flojo. Posteriormente, se iba jalando el dinamómetro y tensando el hilo de la manera más constante posible, hasta que la langosta se desprendía del apéndice (autospasia), momento en que se registraba la fuerza aplicada en gramos.

Esta variable se midió en 20 langostas *P. argus* y 18 *P. guttatus*. Los resultados de ambas especies fueron comparados con una prueba de rangos de Mann-Whitney.

### **Capacidad e incidencia de despliegues de defensa grupal frente a un depredador diurno**

Un mecanismo de defensa muy eficaz en grupos de langosta es la defensa grupal, es decir, el enfrentamiento en grupo contra el depredador, en particular cuando se encuentran expuestos en áreas abiertas fuera del refugio (Kanciruk 1980, Herrnkind et al. 2001). Este mecanismo se encuentra muy desarrollado en *P. argus*, pero se desconoce si se presenta en *P. guttatus*. Por tanto, se diseñó un experimento para medir el tiempo de incidencia de despliegues de defensa grupal en conjuntos de individuos de *P. argus* por un lado, y de *P. guttatus* por otro lado.

En un estanque de 2 m de diámetro × 1 m de altura se colocó un pez *Balistes vetula*, ampliamente referido como depredador diurno de *P. argus* (Kanciruk 1980; Lozano-Álvarez & Spanier 1997, Herrnkind et al. 2001), y se le dejó aclimatarse al estanque durante 24 h antes de exponerlo a un grupo de seis langostas. Terminada su aclimatación, el pez se separó en una sección del estanque con una malla de alambre galvanizado plastificado de luz de malla de 2.5 × 5.0 cm. En un cilindro construido con el mismo tipo de malla, se colocó a seis langostas de la misma especie dentro del estanque. Poco después se retiró el cilindro de malla para dejar a las langostas en libertad dentro del estanque, y posteriormente se retiró la malla que mantenía separado al pez. Se filmó el comportamiento de las animales durante 600 s con una cámara de video DCR SONY TRV-17 mini DV. Se hicieron cuatro repeticiones para cada especie de langosta, utilizando siempre langostas y peces nuevos.



Los videos fueron analizados en el laboratorio. En cada caso, se midió el tiempo total de filmación efectiva y la proporción de dicho tiempo en el que dos o más langostas mostraron despliegues de defensa grupal. Estos despliegues son los siguientes (Atema & Cobb 1980, Herrnkind et al. 2001):

1. *Fila india*: movimiento en línea de dos o más individuos de manera tal que el cefalotórax espinoso de la langosta de atrás cubre y protege el abdomen de la de enfrente.
2. *Roseta*: agrupamiento compacto de las langostas formando una especie de “alfiletero”, con las antenas apuntando hacia el depredador y moviéndolas para mantener al pez a raya,
3. *Falange*: alineación de langostas lado a lado, extendiendo las antenas en forma lateral.

Se comparó la proporción de tiempo ocupado en defensa grupal entre especies con una prueba de t de Student. Para ello, las proporciones de tiempo se transformaron a raíz cuadrada del arcoseno (Zar 1999).

Adicionalmente, se realizó el mismo procedimiento con las dos especies de langosta en conjunto, introduciendo en el mismo estanque tres langostas de la especie *P. argus* y tres de *P. guttatus*, con el objeto de analizar (a) si se presentaban interacciones entre las dos especies de langostas y (b) si la proporción del tiempo ocupado en defensa grupal por los individuos de una especie variaba en presencia de individuos de la otra especie.

### **Análisis global de los mecanismos de defensa**

Se asignó el signo + ó – a cada especie para cada uno de los mecanismos analizados, de acuerdo con su valor potencial contra la depredación en un contexto general (Hazlett et al. 2000). Es decir, para cada uno de los 10 mecanismos considerados, se asignó el signo + a la especie que presentara:

1. Una talla corporal mayor, porque una talla grande brinda de forma natural un mejor ‘refugio’ contra depredadores (Werner & Gilliam 1984).

2. Un uso del refugio que haga más difícil al depredador alcanzar a las langostas (Sharp et al. 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).
3. Un horario de actividad exclusivamente nocturno, porque la mayoría de depredadores de langostas son peces de comportamiento diurno.
4. Un mayor retraso de reacción a la perturbación, porque la mayoría de los depredadores que están buscando presas responden al movimiento (Hazlett et al. 2000).
5. Un menor tiempo de respuesta al ataque directo, porque cuando el depredador ataca, una respuesta rápida puede tomarlo por sorpresa (Barshaw & Spanier 1994).
6. Una mayor velocidad de huida, porque una vez detectada la presa ésta tiene más probabilidades de sobrevivir si puede huir rápidamente (Atema & Cobb 1980).
7. Una mayor distancia recorrida en un solo intento de escape, porque esto puede remover a la presa del campo visual y de acción del depredador.
8. Una mayor fuerza de agarre, porque esto puede desalentar a un depredador si no logra que la presa se suelte (Barshaw et al. 2003).
9. Una menor fuerza aplicada hasta lograr la autospasia, porque el soltar más rápidamente un apéndice incrementa las probabilidades de sobrevivir de un crustáceo (McVean 1982).
10. Una mayor proporción de tiempo con despliegues de defensa grupal, porque los depredadores tienen más dificultades para atacar cuando las presas se agrupan (Herrnkind et al. 2001; Lavalli & Spanier 2001).

En caso de que los valores no fueran significativamente diferentes en algunos de dichos mecanismos, se asignó un valor de 0 a cada especie. Posteriormente se aplicó una prueba de signos de Wilcoxon (Zar 1999) para determinar si existen diferencias significativas en el conjunto global de los mecanismos de defensa de ambas especies.

## RESULTADOS

### Talla corporal máxima

Los estudios que han comparado las tallas de individuos de *P. argus* y *P. guttatus* en una misma localidad (p. ej. Tewfik et al. 1998, Acosta & Robertson 2002, Negrete-Soto et al. 2002), muestran que *P. argus* alcanza una talla corporal significativamente mayor que *P. guttatus* (Tabla 1). Por tanto, el signo + se asignó a *P. argus*.

**Tabla 1.** Tallas máximas de longitud cefalotorácica (LC, mm) registradas en la literatura científica para *Panulirus argus* y *P. guttatus*.

#### *Panulirus argus*

LC (mm)	Localidad	Referencia
142.4	Bahía de la Ascensión, México	Lozano-Álvarez et al. (1991)
180.0	Arrecife de Glover, Belice	Acosta & Robertson (2003)
204.0	Isla Cozumel, México	Lozano-Álvarez et al. (2003a)

#### *Panulirus guttatus*

LC (mm)	Localidad	Referencia
85.0	Florida	Caillouet et al. (1971)
88.0	Bermuda	Sutcliffe (1953)
88.0	Puerto Morelos, México	Negrete-Soto et al. (2002)

### Uso del refugio

*Panulirus argus* y *P. guttatus* cohabitan en el arrecife coralino durante una parte de su vida, pero difieren en el uso del hábitat. Estas dos especies raramente se observan compartiendo un mismo refugio, pero cuando lo comparten presentan una ocupación diferencial, ya que *P. guttatus* tiende a colocarse “boca arriba” en el techo del refugio y *P. argus* tiende a colocarse en el piso, cerca de la entrada (Sharp et al. 1997). Por otro lado, cuando los individuos de *P. argus* se encuentran refugiados, suelen dejar expuestas las antenas y parte del cefalotórax, mientras que los de *P. guttatus* tienden a preferir refugios más profundos donde puedan ocultar todo su cuerpo (Sharp et al. 1997,

Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Puesto que el uso del refugio de *P. guttatus* dificulta más el ataque exitoso de un depredador, se asignó el signo + a esta especie.

### **Horario de actividad**

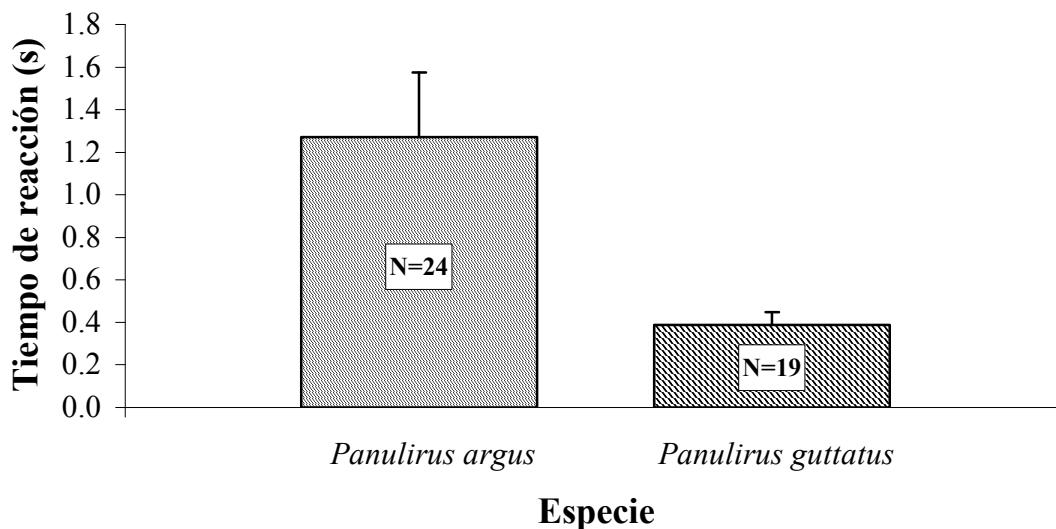
*Panulirus guttatus* aparentemente pasa la mayor parte del tiempo dentro de sus refugios, y sólo sale de ellos para realizar sus actividades durante la noche (Sharp et al. 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001, Segura-García et al. 2004). En contraste, *P. argus* puede encontrarse fuera del refugio durante las horas claras del día (Lozano-Álvarez & Spanier 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). De hecho, la búsqueda de pareja y el apareamiento de *P. argus*, así como sus migraciones masivas, se llevan a cabo durante las horas del día (Lipcius et al. 1983, Herrnkind et al. 2001). Dado que esto aumenta el riesgo de ataque por depredadores diurnos, se asignó el signo + a *P. guttatus*, la especie exclusivamente nocturna.

### **Retraso de reacción a la perturbación**

Este experimento se realizó los días 5 y 19 de diciembre de 2004, entre las 12:00 y las 16:00 h. Los datos de los individuos de cada especie utilizados para medir el tiempo de retraso de reacción a la perturbación se muestran en la tabla 2. *Panulirus guttatus* mostró una mayor rapidez de reacción (es decir, un menor tiempo de retraso de reacción) a la perturbación que *P. argus* (Tabla 2). Los datos mostraron varianzas heterogéneas aún después de su transformación a  $\log(x + 1)$ , por lo que se aplicó una prueba de U de Mann-Whitney, la cual mostró diferencias significativas entre ambas especies ( $U = 403$ ,  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 24$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig 1). En este caso, el signo + correspondió a *P. argus* porque los depredadores cercanos tienden a responder al movimiento.

**Tabla 2.** Características de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* utilizadas en el experimento para medir el tiempo de retraso de reacción a la perturbación (TRP) y resumen de los resultados obtenidos.

Características	<i>Panulirus argus</i>	<i>Panulirus guttatus</i>
N total	25	19
N machos	12	12
N hembras	13	7
Intervalo LC (mm)	32.5 – 81.7	41.4 – 71.4
Promedio LC (mm)	52.3	56.6
Intervalo TRP (s)	0.28 – 7.62	0.21 – 1.12
Promedio TRP (s)	1.22	0.38



**Fig 1.** Tiempo de retraso de reacción a la perturbación (media  $\pm$  ES) de *Panulirus argus* y *P. guttatus*. Los tiempos fueron significativamente diferentes entre especies (Prueba de rangos de Mann-Whitney:  $U = 403$ ;  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 24$ ;  $P < 0.0001$ ).

Las unidades de comportamiento que presentaron ambas especies durante la perturbación se muestran en la tabla 3. *Panulirus guttatus* presentó todas, mientras que *P. argus* no presentó todas, pero sí la mayoría. En general, los individuos de *P. argus* se hundían hasta el fondo del recipiente con las patas y el abdomen extendidos. Una vez en el fondo, tardaban más en moverse. Luego tendían a explorar el recipiente, caminando

hacia adelante o hacia los lados alrededor de la pared durante el período de observación. En cambio, la mayoría de los individuos de *P. guttatus* nadaban por la columna de agua (reacción de escape) antes de llegar al fondo, y una vez ahí, tendían de inmediato a caminar hacia atrás con el abdomen flexionado bajo el cuerpo, incluso después de topar con la pared del recipiente, como si trataran de meterse a algún refugio inexistente.

**Tabla 3.** Unidades de comportamiento mostradas por las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* durante el experimento de tiempo de reacción a la perturbación (con base en Atema & Cobb 1980, Segura-García et al. 2004).

<i>Actividad</i>	<i>Unidad de comportamiento</i>	<i>Panulirus argus</i>	<i>Panulirus guttatus</i>
Al momento de soltarlas:	Abdomen flexionado	si	si
	Abdomen extendido	si	si
	Huída	si	si
Antenas:	Movimiento	si	si
	Posición atrás	si	si
	Posición a los lados	si	si
	Posición arriba	no	si
Anténulas:	Movimiento	si	si
	Limpieza	si	si
Maxilípedos:	Movimiento	si	si
Abdomen:	Pleópodos abiertos	si	si
	Pleópodos abanicando	no	si
	Movimiento de urópodos	no	si
	Abanico caudal abierto	si	si
Cuerpo:	Quedarse quieta	si	si
	Caminar	si	si
	En posición baja	si	si
	En posición elevada	no	si

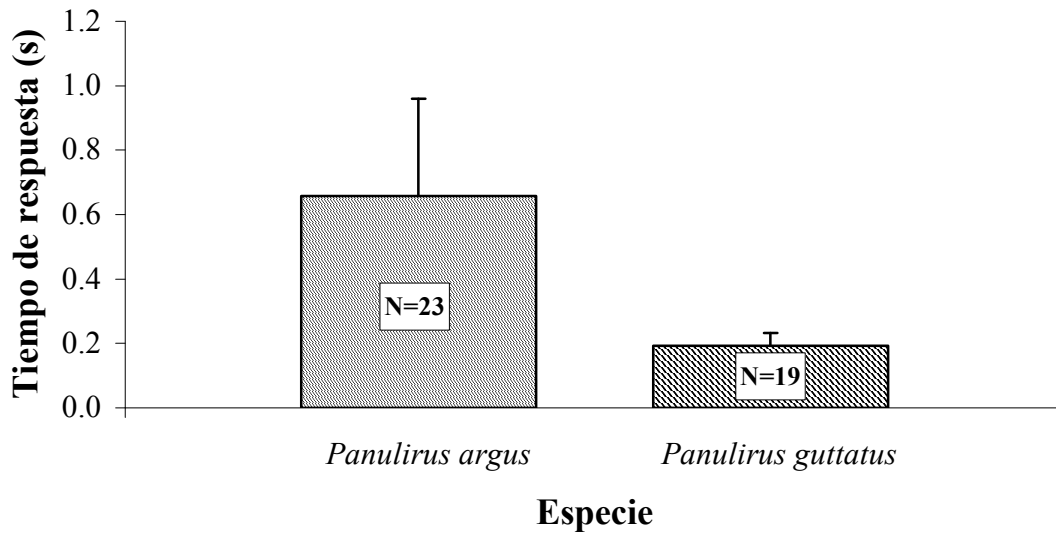
### **Respuesta de escape: tiempo, distancia y velocidad**

El experimento para medir la respuesta de escape al ataque simulado de un depredador se llevó a cabo los días 8 y 10 de diciembre de 2004, entre las 10:50 y 16:20 h. Las características de los individuos experimentales de *P. argus* y *P. guttatus* utilizados en este experimento se muestran en la tabla 4.

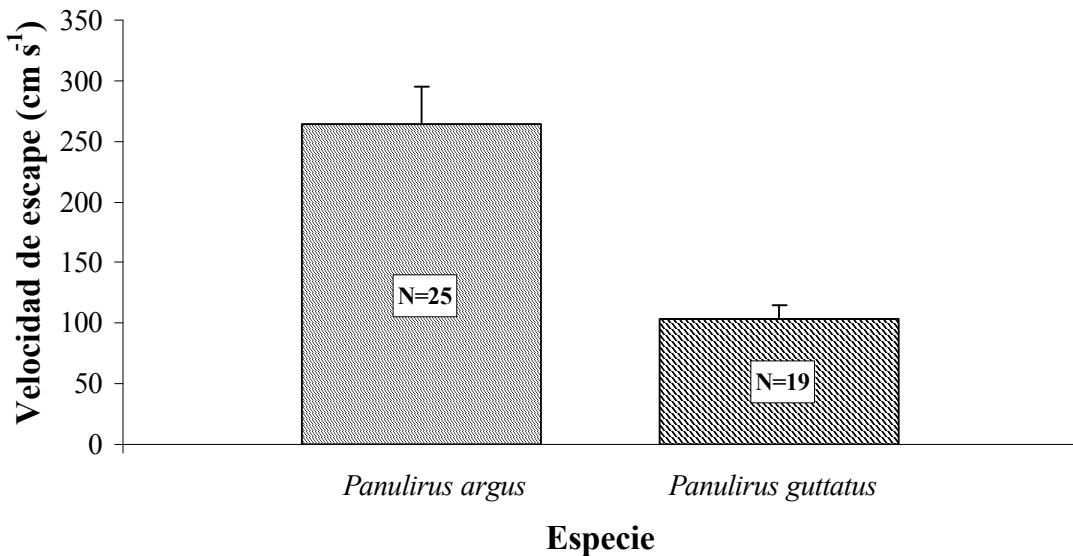
**Tabla 4.** Datos de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* utilizadas para analizar la respuesta al ataque simulado de un depredador, donde se midió (a) el tiempo de inicio de respuesta al ataque (TRA), (b) la velocidad de escape (VE) y (c) la distancia recorrida en un solo evento de escape (DR). LC: longitud cefalotorácica.

<b>Características</b>	<b><i>Panulirus argus</i></b>	<b><i>Panulirus guttatus</i></b>
N total	25	20
N machos	12	13
N hembras	13	7
Intervalo LC (mm)	32.5 – 81.7	39.0 – 71.4
Promedio LC (mm)	52.3	55.7
Intervalo TRA (s)	0.175 – 7.090	0.120 – 0.900
Promedio TRA (s)	0.658	0.193
Intervalo VE (cm s <sup>-1</sup> )	71.4 – 620.9	46.5 – 210.0
Promedio VE (cm s <sup>-1</sup> )	284.2	98.1
Intervalo DR (cm)	16.66 – 125.05	20.0 – 230.1
Promedio DR (cm)	49.87	107.67

(a) *Tiempo de respuesta:* *Panulirus argus* tardó más tiempo en responder al ataque simulado que *P. guttatus* (Tabla 4, Fig. 2). Las varianzas de los datos de respuesta fueron heterogéneas entre ambas especies, aún después de transformar los datos a  $\log(x + 1)$ , por lo que se compararon con una prueba no-paramétrica (U de Mann-Whitney). La prueba mostró que hubo diferencias significativas entre los tiempos de respuesta de escape de ambas especies ( $U = 406$ ;  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 23$ ;  $P < 0.0001$ ). En el momento de ser atacado, es mejor huir rápidamente, por lo que se asignó el signo + a *P. guttatus*.



**Fig 2.** Tiempo de respuesta al ataque (media  $\pm$  ES) de los individuos de *Panulirus argus* y *P. guttatus*. Los resultados entre especies fueron significativamente diferentes (Prueba de rangos de Mann-Whitney:  $U = 403$ ,  $gl = 19, 23$ ,  $P < 0.0001$ ).



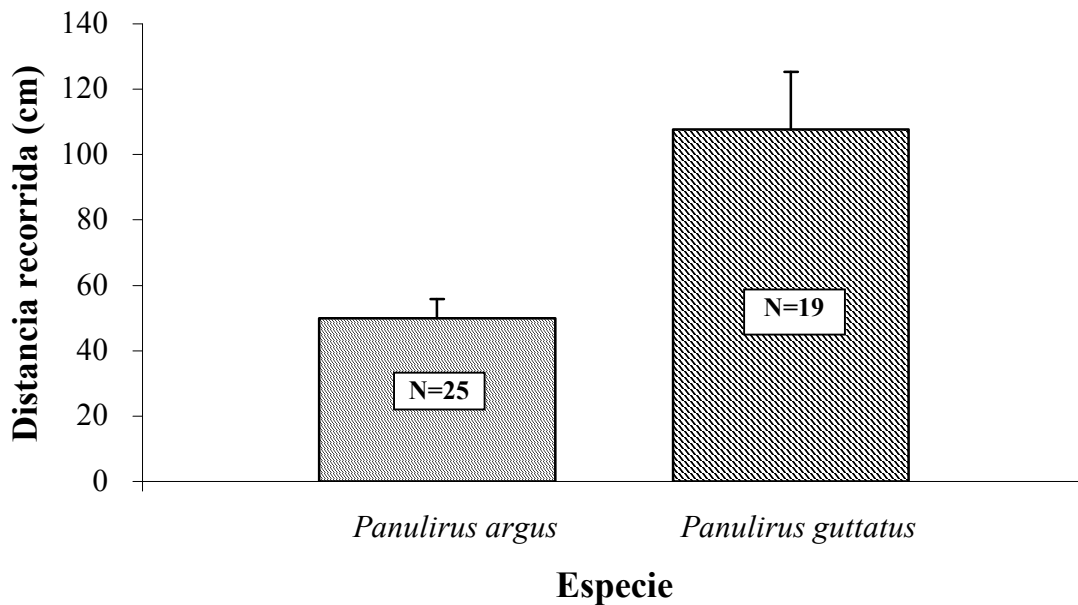
**Fig 3.** Velocidad de escape (media  $\pm$  ES) en *Panulirus argus* y *P. guttatus*. Las velocidades de escape fueron significativamente diferentes entre especies (Prueba de rangos de Mann-Whitney:  $U = 454$ ;  $gl = 19, 25$ ;  $P < 0.0001$ ).

(b) *Velocidad de escape*: Aunque tardó más en responder al ataque, *P. argus* se desplazó nadando hacia atrás más velozmente que *P. guttatus* (Tabla 4, Fig 3).



Las varianzas de los datos de velocidad también fueron heterogéneas entre ambas especies, por lo que también se compararon con una prueba de U de Mann-Whitney. La prueba demostró que hubo diferencias significativas entre las velocidades de escape de ambas especies ( $U = 432$ ;  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 25$ ;  $P < 0.0001$ ). En esta característica, el signo + correspondió a *P. argus* por su mayor velocidad de escape.

(c) *Distancia recorrida al escapar*: Las distancias recorridas por *P. guttatus* y *P. argus* durante su escape fueron significativamente diferentes ( $U = 358$ ;  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 25$ ;  $P = 0.004$ ), siendo *P. guttatus* la especie que recorrió una mayor distancia (Tabla 4; Fig 4). Puesto que esto aleja más a la presa potencial del depredador, se asignó el signo + a *P. guttatus*.



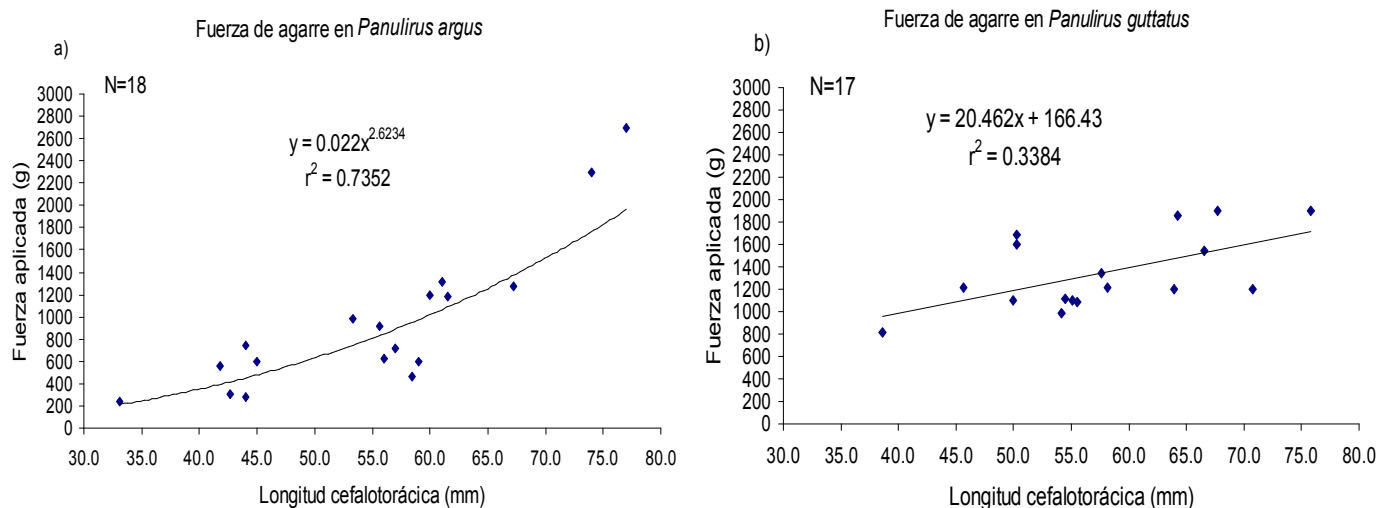
**Fig 4.** Distancia recorrida al escapar (media ± ES) por *Panulirus argus* y *P. guttatus*. Las distancias fueron significativamente diferentes entre especies (Prueba de rangos de Mann-Whitney:  $U = 358$ ;  $n_1 = 19$ ,  $n_2 = 25$ ;  $P = 0.004$ ).

## Fuerza de agarre al sustrato

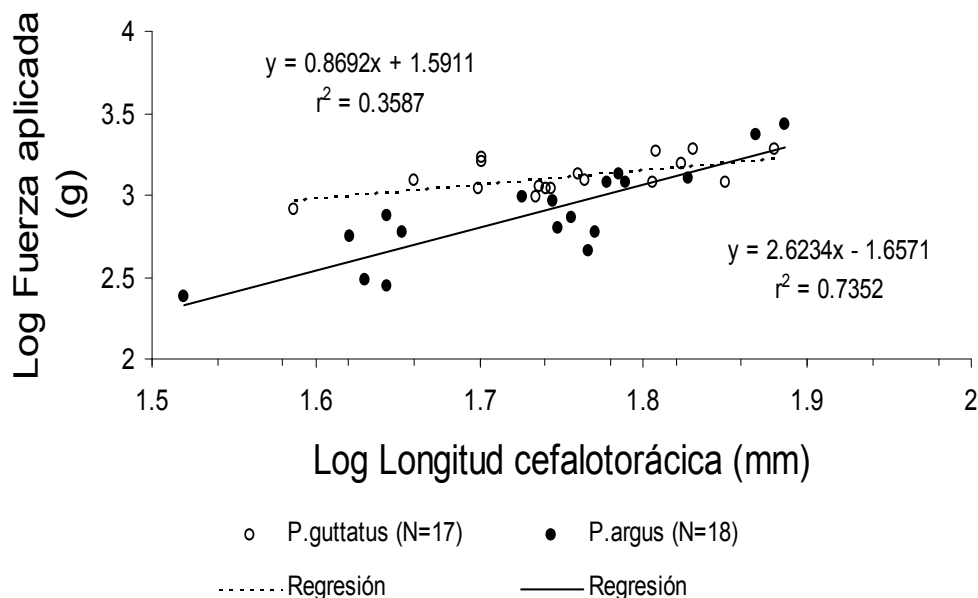
El experimento se desarrolló el día 4 de marzo de 2004, entre las 12:00 y las 15:40 h. Se utilizaron 19 langostas *P. argus* y 20 *P. guttatus*, cuyas características se presentan en la tabla 5. En *P. argus*, la relación LC vs. fuerza de agarre al sustrato (FAS) fue de tipo exponencial (Fig.5a), por lo que los datos fueron transformados logarítmicamente para obtener la ecuación lineal. Al retransformar la ecuación, se obtuvo la relación  $FAS = 0.022 LC^{2.6234}$  ( $r^2 = 0.7352$ ,  $P < 0.0001$ ). En el caso de *P. guttatus*, la relación entre ambas variables fue lineal (Fig. 5b), definida por la ecuación  $FAS = 166.43 + 20.462 LC$  ( $r^2 = 0.3384$ ,  $P = 0.011$ ).

**Tabla 5.** Características de los individuos experimentales de *Panulirus argus* y *P. guttatus* utilizados para medir la fuerza de agarre al sustrato (FAS), y resumen de los resultados obtenidos. LC: longitud cefalotorácica.

<b>Características</b>	<b><i>Panulirus argus</i></b>	<b><i>Panulirus guttatus</i></b>
N total	19	20
N machos	11	11
N hembras	8	9
Intervalo LC (mm)	33.1 – 77.0	38.6 – 75.8
Promedio LC (mm)	54.6	57.4
Intervalo FAS (g)	240 – 2700	240 – 1900
Promedio FAS (g)	906.3	1236.0



**Fig 5.** Relación entre tamaño (Longitud cefalotorácica, mm) y la fuerza de agarre al sustrato (g) en *Panulirus argus* y *P. guttatus*. En *P. argus*, la relación fue de tipo potencial (Fig 5a), mientras que *P. guttatus* presentó una relación de tipo lineal (Fig 5b).



**Fig 6.** Comparación de las rectas de regresión, la relación está dada entre el Log del tamaño (Longitud cefalotorácica mm) y el Log de la Fuerza aplicada (g) en *Panulirus argus* y *P. guttatus*, la comparación mostró que existen diferencias significativas entre las pendientes las rectas ( $t = 3.275$ ;  $gl = 31$ ;  $P < 0.005$ ).

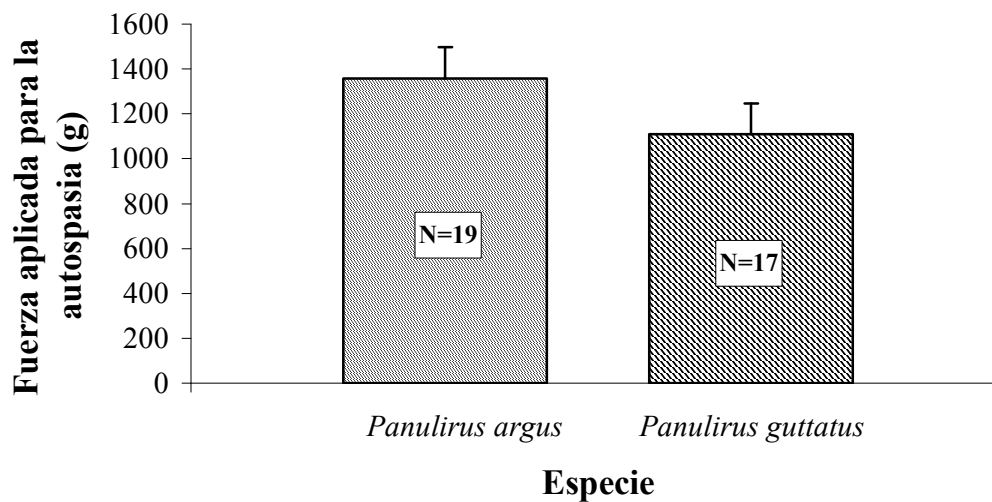
Para comparar las pendientes de las rectas de regresión, los datos de cada especie se transformaron logarítmicamente. La comparación mostró que las pendientes fueron significativamente diferentes ( $t = 3.275$ ;  $gl = 31$ ;  $P < 0.005$ ) (Fig. 6). Puesto que la fuerza de agarre al sustrato fue alta en *P. guttatus* desde los individuos de talla más pequeña, se asignó el signo + a esta especie.

### Autospasia

Este experimento se llevó a cabo el día 05 de Mar de 2004, en un horario de 13:23 a 16:00 h. Para medir la fuerza aplicada hasta lograr que los individuos soltaran el pereiópodo V, se utilizaron 17 individuos de *P. guttatus* y 19 de *P. argus* (Tabla 6). Entre ambas especies no hubo diferencias significativas en la fuerza aplicada para lograr que el individuo soltara dicho apéndice ( $U = 192$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 19$ ,  $P = 0.333$ ) (Fig. 7). Por tanto, se asignó un valor de 0 a ambas especies.

**Tabla 6.** Características de los individuos experimentales de *Panulirus argus* y *P. guttatus* utilizados para medir la fuerza aplicada hasta lograr que el V pereiópodo fuera desprendido (CA: capacidad de autospasia = fuerza aplicada) y resumen de los resultados obtenidos. LC: longitud cefalotorácica.

<b>Características</b>	<b><i>Panulirus argus</i></b>	<b><i>Panulirus guttatus</i></b>
N total	20	18
N machos	13	9
N hembras	7	9
Intervalo LC (mm)	42.2 – 71.0	37.0 – 70.8
Promedio LC (mm)	54.3	53.8
Intervalo CA (g)	600 – 3000	0 – 2000
Promedio CA (g)	1357.9	1109.4



**Fig 7.** Fuerza aplicada (g) (media  $\pm$  ES) hasta lograr que los individuos experimentales autotomizaran el V pereiópodo. Los resultados entre especies no difirieron significativamente (Prueba de rangos de Mann-Whitney:  $U = 192$ ;  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 19$ ;  $P = 0.333$ ).

### **Capacidad e incidencia de despliegues de defensa grupal frente a un depredador diurno**

Los datos de los grupos de langostas y de los peces utilizados en este experimento se muestran en las tablas 7a y 7b. Los porcentajes de tiempo que los grupos de *P. argus* exhibieron despliegues de defensa grupal también aparecen en estas tablas. Los grupos de *P. guttatus* no mostraron defensa grupal en ningún caso, por lo que no fue posible hacer comparaciones estadísticas entre especies. Sin embargo, en dos de las repeticiones hechas con grupos de *P. guttatus* el pez logró atacar con éxito a individuos de esta especie, mientras que esto no ocurrió en ninguna de las repeticiones con grupos de *P. argus*. Por tanto, el signo + correspondió a *P. argus*.

**Tabla 7.** Características de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* utilizadas para medir el tiempo de despliegues de defensa grupal. (a) Cuatro repeticiones por especie, utilizando seis langostas de cada especie por repetición (grupos monoespecíficos); (b) Cuatro repeticiones utilizando tres langostas de cada especie en forma conjunta (grupos biespecíficos). LC: longitud cefalotorácica, %T: porcentaje de tiempo total de grabación en que se presentaron despliegues de defensa grupal, TDG: tipos de despliegue de defensa grupal registrados.

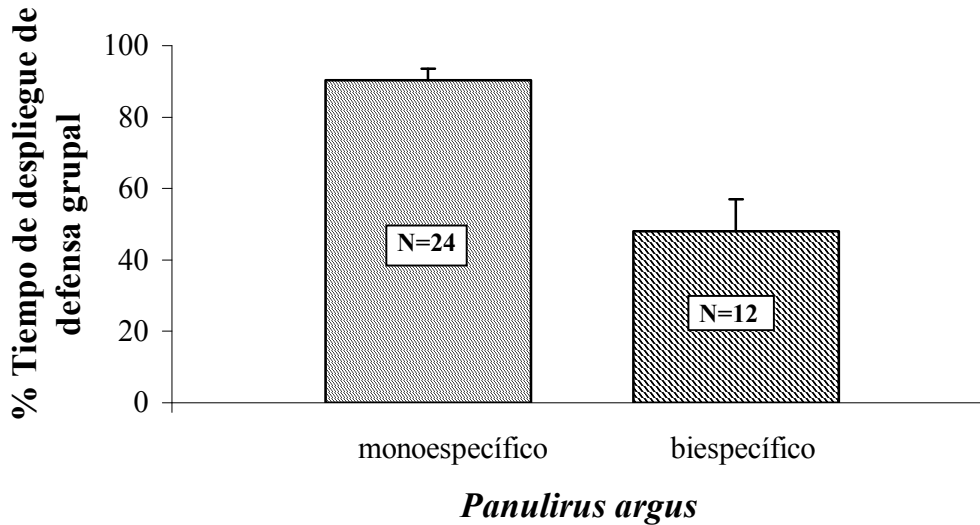
**(a) Grupos monoespecíficos**

<b>Características</b>	<b><i>Panulirus argus</i></b>	<b><i>Panulirus guttatus</i></b>
N total	24	25
N machos	16	14
N hembras	8	11
Intervalo LC (mm)	39.8 – 76.5	44.0 – 75.9
Promedio LC (mm)	56.9	58.4
Intervalo % T	84.51 – 99.79	0
Promedio % T	90.24	0
TDG	Roseta, fila india y falange	-

**(b) Grupos biespecíficos**

<b>Características</b>	<b><i>Panulirus argus</i></b>	<b><i>Panulirus guttatus</i></b>
N total	12	12
N machos	8	6
N hembras	4	6
Intervalo LC (mm)	44.8 – 75.8	45.3 – 67.3
Promedio LC (mm)	59.8	54.9
Intervalo %T	24.79 – 67.93	0
Promedio %T	46.83	0
TDG	Roseta, fila india y falange	-

Por otro lado, al comparar la proporción de tiempo que los individuos de *P. argus* exhibieron despliegues de defensa grupal cuando los grupos era monoespecíficos (sólo individuos de *P. argus*) y cuando eran biespecíficos (las dos especies juntas), se observó que los tiempos fueron significativamente diferentes ( $t = 4.352$ ;  $gl = 6$ ;  $P = 0.005$ ) (Fig 8).



**Fig 8.** Porcentaje de tiempo (media  $\pm$  ES) que *Panulirus argus* presentó despliegues de defensa grupal. Los tiempos fueron significativamente diferentes ( $t = 4.352$ ;  $gl = 6$ ;  $P = 0.005$ ) cuando se encontraba la especie sola o con *P. guttatus*.

Estos experimentos permitieron ver el conjunto de mecanismos de defensa contra el depredador en ambas especies. En los estanques en los que el grupo consistía en seis individuos de *P. argus*, éstos formaban grupos de dos a seis langostas, siendo más comunes los grupos de más de tres individuos, desde el momento en que eran liberados. Estos grupos caminaban por todo el estanque, tanto por el borde como a través del fondo, en hileras o filas indias. Cuando el pez se acercaba, formaban rosetas o falanges con las antenas listas para defenderse del pez, al cual llegaron a raspar y latigar en el cuerpo. Si algún individuo de *P. argus* escapaba, lo hacía con un coletazo muy rápido, pero sólo a corta distancia. Al tocar el piso, de inmediato se colocaba de frente al pez en posición defensiva, con las antenas a los lados o hacia delante para mantener al pez a raya. En ningún momento se observaron interacciones agresivas entre individuos de *P. argus*.

En cambio, en los estanques con grupos de seis individuos de *P. guttatus*, no se presentó ningún tipo de despliegue de defensa grupal. Al ser liberados, los individuos se dispersaban hasta llegar al borde del estanque. Ahí, algunos permanecían con el abdomen encogido bajo el cuerpo y otros caminaban siguiendo siempre el borde del estanque. Cuando dos individuos que bordeaban el estanque en direcciones opuestas se encontraban, se producían interacciones agresivas. En ocasiones, dos o más individuos

formaban una especie de montón, con unos encima de otros. Sin embargo, estos amontonamientos no fueron considerados como defensa grupal porque no impedían ni dificultaban los ataques del pez, y sólo el individuo que era atacado en forma directa por el pez respondía al ataque. Su defensa consistía en mover sus antenas, las cuales eran mordidas y cortadas fácilmente por el pez. Los demás individuos se quedaban inmóviles y no dirigían sus antenas contra el pez. A veces, algún individuo de *P. guttatus* escapaba por medio de un coletazo, nadando a velocidad relativamente lenta pero por largo tiempo, llegando incluso hasta la superficie del agua. Esta maniobra lograba remover a la langosta del campo visual y de acción del pez. Al dejar de nadar y tocar el piso, se quedaban inmóviles contra pared del estanque.

Cuando los grupos eran biespecíficos, no se observó ningún tipo de interacción entre individuos de *P. argus* y *P. guttatus*. Además, los individuos de cada especie presentaron el mismo comportamiento que cuando los grupos eran monoespecíficos.

### **Análisis global de mecanismos de defensa**

Al realizar el análisis global de los mecanismos de defensa estudiados entre las dos especies, *P. argus* obtuvo el signo + en los siguientes mecanismos: talla, velocidad de escape, retraso de reacción a la perturbación y tiempo ocupado en despliegues de defensa grupal. En cambio, *P. guttatus* obtuvo el signo + en uso del refugio, horario de actividad, tiempo de respuesta al ataque directo, distancia recorrida en el escape y fuerza de agarre al sustrato. Ambas especies presentaron una capacidad de autotomía similar, por lo que se les asignó un valor de 0 en este mecanismo (Tabla 8). La prueba de Signos de Wilcoxon mostró que no hubo diferencias significativas en la “suma” de los mecanismos de defensa entre estas dos especies ( $P = 0.508$ ).



**Tabla 8.** Análisis global de los mecanismos de defensa en *P. argus* y *P. guttatus* mediante una prueba de Signos de Wilcoxon ( $P = 0.508$ ). Se asignó el signo + ó - a cada especie para cada uno de los mecanismos analizados, de acuerdo con su valor potencial contra la depredación en un contexto general (Hazlett et al. 2000). En caso de que los valores no fueran significativamente diferentes en algunos de dichos mecanismos, se asignó un valor de 0 a cada especie.

Mecanismo de defensa	<i>Panulirus argus</i>	<i>Panulirus guttatus</i>
Talla	+	-
Uso del refugio	-	+
Horario de actividad	-	+
Retraso de reacción a perturbación	+	-
Tiempo de respuesta al ataque directo	-	+
Velocidad de escape	+	-
Distancia recorrida en el escape	-	+
Fuerza de agarre al sustrato	-	+
Capacidad de autospasia	0	0
Tiempo de despliegues de defensa grupal	+	-
Total +	4	5

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo muestran que, aún cuando *Panulirus argus* y *P. guttatus* pueden enfrentar a depredadores similares cuando coexisten en el hábitat arrecifal coralino (Sharp et al. 1997; Negrete-Soto et al. 2002), los individuos de cada especie presentan un desempeño diferente en casi todos los mecanismos de defensa analizados. Sin embargo, el conjunto de mecanismos utilizado por cada una de estas especies, que conforman sus estrategias de defensa, les puede conferir ventajas de acuerdo a su particular historia de vida y requerimientos ecológicos (Sih et al. 2004).

Sih et al. (2004) sugieren que el tipo de comportamiento de un individuo o especie (“arrojado” vs. “tímido”) es fijado durante la ontogenia por una combinación del genotipo y del medio ambiente. En términos generales, y a pesar de la variabilidad intraespecífica, el tipo de comportamiento de *P. argus* en un contexto antidepredador puede considerarse como más “arrojado” que el de *P. guttatus*. Esto podría estar relacionado, al menos parcialmente, con la mayor movilidad y la mayor cantidad de cambios ontogenéticos de hábitat que presenta *P. argus* en comparación con *P. guttatus*, que es una especie sedentaria y con requerimientos de hábitat más restringidos (Herrnkind 1980, Butler & Herrnkind 1997, Sharp et al. 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001).

En su fase juvenil temprana (< 20 mm LC, llamada también juvenil “algal”), *P. argus* tiene una distribución no agrupada; es decir, los individuos tienden a refugiarse de manera solitaria y dispersa entre la vegetación marina, sin mostrar despliegues de defensa grupal (Butler & Herrnkind 1997). Es a partir de la fase de juvenil postalgal (es decir, a partir de ~ 20 mm LC), cuando la vegetación marina ya no representa un refugio adecuado para ellos, que los individuos tienden a agruparse en refugios estructurados, tales como grietas, agujeros, grandes esponjas, bases de corales blandos, o cabezos de corales duros (Kanciruk 1980). Entonces empiezan a mostrar un comportamiento gregario (Childress & Herrnkind 1996), que se presume es un mecanismo de defensa contra depredadores (Herrnkind & Butler 1986; Spanier and Zimmer-Faust 1988; Lozano-Álvarez & Spanier 1997).

Aunque *P. argus* puede utilizar varios hábitats para refugiarse, suele alimentarse en hábitats de pastizal marino o fondos de cascajo, es decir, en áreas extensas caracterizadas por condiciones efímeras y un alto nivel de competencia (Cox et al. 1997; Briones-Fourzán et al. 2003). En estas áreas abiertas, el tener un mayor retraso de reacción a la perturbación le puede resultar ventajoso para pasar desapercibida a los depredadores potenciales. Cobb (1981) realizó observaciones en el campo sobre el comportamiento de respuesta a un depredador (pulpo) en juveniles de *P. cygnus*, otra especie de langosta que muestra cambios ontogenéticos de hábitat. Berry (1971) hizo observaciones similares en *P. homarus*. En ambas especies, el principal comportamiento defensivo fue la reacción lenta, seguida de posturas de alerta marcadas, similar a lo encontrado en el presente estudio para *P. argus*.

Independientemente del tipo de refugios que ocupen en los distintos hábitats, los individuos de *P. argus* tienden a permanecer en el suelo, cerca de la entrada del refugio, con las antenas y a menudo una parte del cefalotórax expuestos (Sharp et al. 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Este comportamiento lo presentan incluso los juveniles pequeños, como lo observó González-Reynoso (2003) en acuarios experimentales que contenían juveniles algales de *P. argus* y peces depredadores. Los pequeños juveniles dejaban su refugio para buscar el alimento que se les brindaba, pero regresaban a consumirlo al refugio, minimizando el riesgo de ser depredados. Podría pensarse que el mantener las antenas expuestas facilitaría la detección de los individuos de *P. argus* por parte de los depredadores. Sin embargo, las antenas de *P. argus*, que a simple vista son más largas y anchas que las de *P. guttatus* (observación personal), son órganos que responden fuertemente a estímulos mecanosensoriales como los que produce un depredador al acercarse (Wilkens et al. 1996). Las antenas de *P. argus* son también, como se demostró en el presente estudio, son una eficiente arma defensiva, cuyo valor aumenta cuando dos individuos o más las utilizan en forma conjunta.

Cuando se enfrenta a un depredador, *P. argus* dirige hacia él sus largas y fuertes antenas espinosas. Los individuos de *P. argus* utilizan sus antenas como látigos para fustigar, raspar e incluso intentar atrapar a un depredador (Kanciruk 1980). Si el depredador logra esquivar la defensa de las antenas de la langosta, ésta puede recurrir al escape. En el presente trabajo, se observó que la velocidad de escape de *P. argus* es rápida, aunque la distancia de escape es relativamente corta: sólo lo suficiente como

para permitir a la langosta redirigir sus antenas hacia el depredador. Cobb (1981) observó que en *P. cygnus* la respuesta de escape es más común en condiciones experimentales que en el campo.

El ataque de un pez de la familia Balistidae hacia una langosta consiste en tratar de morder la cabeza o directamente los ojos de la langosta, asumiendo una postura diagonal o vertical (Barshaw et al. 2003). La langosta se defiende golpeando, empujando, raspando o atrapando al pez con las antenas. Si el pez tiene éxito en sus acercamientos, va cortando con certeras mordidas pequeños trozos de las antenas, hasta que logra morder los ojos de la langosta, cegándola, o bien muerde repetidamente la unión entre el cefalotórax y el abdomen de la langosta, por donde empieza a comerla (Lozano-Álvarez & Spanier 1997).

En el experimento en que grupos de *P. argus* se enfrentaron a un pez *Balistes*, las langostas presentaron formaciones, tales como filas indias, rosetas y falanges, que abarcaban desde dos hasta seis langostas. Fue muy raro observar a una langosta sola. Este comportamiento de defensa grupal, documentado en múltiples experimentos donde las langostas *P. argus* han sido expuestas al riesgo de depredación (p. ej., Lozano-Álvarez & Spanier 1997, Herrnkind et al. 2001; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001), fue descrito originalmente en langostas en el campo, en particular durante las migraciones masivas. Al migrar, los individuos de *P. argus* forman hileras que caminan a campo abierto durante el día, quedando completamente visibles y expuestas. Cuando un depredador se acerca, la hilera de langostas se va transformando en un espiral cada vez más cerrada hasta conformar un círculo defensivo compacto (“roseta”) difícil de penetrar, ya que el conjunto de individuos dirige sus antenas hacia el depredador, lo que dificulta su ataque (Herrnkind et al. 1975).

Por tanto, es posible que la capacidad de defensa grupal de *P. argus* y la forma en que utilizan sus antenas como arma defensiva esté estrechamente relacionado con el hecho de que esta especie suele encontrarse fuera de sus refugios durante el día (Kanciruk 1980; Herrnkind et al. 2001, Lozano-Álvarez & Spanier 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Debido a este comportamiento defensivo, la estrategia de ataque de los peces experimentales no surtió efecto en los grupos de *P. argus*.

En fuerte contraste con *P. argus*, *P. guttatus* ocupa un solo hábitat durante toda su vida béntica: el arrecife coralino (Briones-Fourzán 1995; Sharp et al. 1997). Este hábitat se caracteriza por un elevado nivel de riesgo de depredación, pero también por una gran cantidad de refugios potenciales. De esta manera, antes que enfrentar a un depredador como lo hace *P. argus*, la estrategia de defensa de *P. guttatus* se basa en retraerse en refugios lo suficientemente profundos como para esconder todo su cuerpo, incluyendo las antenas, que son más cortas y delgadas que las de *P. argus*. Esto dificulta las maniobras de ataque de los peces depredadores (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Además, *P. guttatus* pasa una gran parte del tiempo dentro de sus refugios y su horario de actividad es totalmente nocturno. Esto podría estar relacionado con su carencia de despliegues de defensa grupal, lo que a su vez se relacionaría con su marcado sedentarismo.

La mayor fuerza de agarre al sustrato mostrada por *P. guttatus* puede también estar relacionada con el hecho de que esta especie está restringida al hábitat arrecifal coralino y con la manera como utiliza el refugio. Si un depredador logra entrar al refugio y atacar a una langosta *P. guttatus*, aferrarse con fuerza al sustrato puede dificultar su extracción del refugio por el depredador y éste puede terminar dándose por vencido. Este mecanismo puede resultar más ventajoso en individuos pequeños, como lo sugieren los resultados para *P. guttatus*. Un comportamiento similar lo presentan los individuos pequeños de la langosta *Scyllarides latus*, que en lugar de escapar se aferran firmemente a una depresión de su refugio (Spanier et al. 1991; Barshaw & Spanier 1994).

En las langostas, el control sobre la pérdida de sus apéndices (autospasia) es común. En el presente trabajo, se observó que la capacidad de autospasia de *P. argus* y *P. guttatus* fue similar. La autospasia de patas y antenas se ha documentado en *P. interruptus* (Lindberg 1955), *P. homarus*, *P. penicillatus*, *Palinurus gilchristii* (Berry 1971) y *S. latus* (Barshaw and Spanier 1994). La pérdida de apéndices es más fácil cuando las langostas se encuentra en un estado de excitación, tal como el ataque de un depredador (Lindberg 1955). En un estudio comparativo de mecanismos de defensa en cinco especies simpátricas de cangrejos, Hazlett et al. (2000) encontraron que *Petrolisthes elongatus* perdía los quelípedos con mayor facilidad que las otras especies.

Esto lo adjudicaron a que este animal es filtrador, y no requiere de los quelípedos para alimentarse ni para interacciones sociales, por lo que su pérdida aparentemente no le confiere desventajas.

Si la langosta es atacada fuera de su refugio, la respuesta de escape mediante un coletazo le permite huir. En el presente trabajo, *P. guttatus* reaccionó mucho más rápido al ataque directo simulado, y aunque en general nadó más lentamente que *P. argus*, recorrió una distancia mayor. Puesto que *P. guttatus* es estrictamente nocturna, este método de escape la puede remover del campo de visión del depredador de una manera muy efectiva (Lozano-Álvarez, comunicación personal). Estos resultados pueden estar relacionados con las diferentes estrategias de defensa de ambas especies cuando se encuentran fuera del alcance de un refugio. Por lo general, *P. argus* tiende a enfrentar al enemigo, y el escapar es su último recurso; en cambio, *P. guttatus* no enfrenta a su enemigo, por lo que su respuesta de escape es más rápida que la que presenta su congénere. Otras especies de langostas, tales como *P. japonicus*, *P. penicillatus* y *P. interruptus*, muestran un comportamiento similar al de *P. argus*, utilizando las antenas como armas defensivas y recurriendo a la natación como último recurso (Lindberg 1955). En *Scyllarides latus*, la principal estrategia de defensa cuando detecta a un depredador es permanecer inmóvil, y sólo si el depredador amenaza con morderla reacciona con un rápido coletazo que sobresalta al pez (Barshaw et al. 2003). Al nadar, *S. latus* se eleva del fondo, como lo hizo *P. guttatus* en el presente estudio, lo que quizá le permite detectar refugios alternativos en los cuales pueda resguardarse rápidamente (Spanier et al. 1991). En cambio, *Palinurus elephas* y *Homarus gammarus* enfrentan al depredador con sus respectivas armas defensivas: las antenas en el caso de *P. elephas*, y las grandes quelas en el caso de *H. gammarus*. En otra especie de langosta con grandes quelas, *H. americanus*, Cromarty et al. (2000) sugieren que la natación de escape pudo haberse desarrollado como una estrategia primaria para la sobrevivencia en animales juveniles recién mudados, y que esta estrategia puede conservarse en los adultos, aunque dichos autores observaron que la respuesta de escape por natación era poco común en animales de tallas grandes; es decir, el escape mediante coletazos disminuye conforme el animal crece.

La velocidad promedio de natación de *P. argus* ( $284 \text{ cm s}^{-1}$ ) fue casi tres veces mayor que la de *P. guttatus* ( $98 \text{ cm s}^{-1}$ ), pero la distancia de escape fue superior en *P.*

*guttatus* que en *P. argus*. Si la distancia de escape disminuye a medida que aumenta su costo (Spanier et al. 1991), esto sugiere que *P. argus* tiene un mayor gasto de energía durante el escape que *P. guttatus*. Aún así, la velocidad de escape de ambas especies es alta si se les compara con otras especies y tipos de langostas; por ejemplo, *S. latus* ( $48 \text{ cm s}^{-1}$ , Spanier et al. 1991), *Nephrops norvegicus* ( $56 \text{ cm s}^{-1}$ , Stentiford et al. 2000) y *H. americanus* ( $56 \text{ cm s}^{-1}$ , Cromarty et al. 2000), mientras que la velocidad de *P. guttatus* es similar a la estimada para *P. interruptus* ( $90\text{--}120 \text{ cm s}^{-1}$ , Lindberg 1955).

Cromarty et al. (1998) no encontraron diferencias en la velocidad de natación entre machos y hembras de *H. americanus*, pero los machos recorrieron mayores distancias que las hembras cuando éstas se encuentran ovígeras. Sin embargo, en el presente trabajo no se utilizaron hembras ovígeras para medir la velocidad de escape. Otros factores, como el estado en el ciclo de muda, la presencia de infecciones, o la temperatura del agua también pueden afectar la velocidad de nado. Los individuos de *H. americanus* en intermuda tienen una mayor velocidad de escape que los individuos en premuda o postmuda (Cromarty et al. 2000). En *N. norvegicus*, la velocidad de natación, así como la distancia recorrida, disminuye conforme aumenta la tasa de infección por el dinoflagelado *Hematodinium* (Stentiford et al. 2000), mientras que en *S. latus*, la actividad de natación puede aumentar conforme aumenta la temperatura (Spanier et al. 1991). En el presente trabajo, todos los individuos experimentales de ambas especies estaban en intermuda, no presentaban infecciones visibles, y el experimento se realizó en un período breve, por lo que la temperatura del agua fue similar.

En el presente trabajo, cuando un grupo de *P. guttatus* se enfrentó a un depredador, no se observaron despliegues de defensa grupal. El comportamiento mostrado por estos individuos sugiere que se encontraban buscando algún refugio y los amontonamientos que en ocasiones formaban no dificultaron los ataques del pez. Cuando el pez atacaba, algunos individuos se quedaban quietos o agitaban sus antenas contra el pez, pero esta estrategia no resultó efectiva: los peces experimentales lograron vencer y matar a una langosta *P. guttatus* en dos ocasiones. Otros individuos escapaban nadando, constatándose lo observado en el experimento de respuesta de escape: que su natación es lenta pero prolongada y que logra removerlos del campo de visión y de acción del pez.

En general, ambas especies mostraron los mismos mecanismos de defensa (excepto la defensa grupal, exclusiva de *P. argus*), pero sólo en uno, la autospasia, mostraron un desempeño similar. En el resto de los mecanismos analizados su desempeño fue muy diferente. Estos resultados sugieren que los individuos de cada especie tendrían ciertas ventajas si no utilizan los mismos mecanismos y tácticas de defensa que utiliza su especie congénere simpátrica (Hazlett et al. 2000). Sin embargo, el valor del conjunto global de mecanismos utilizados por cada especie fue similar. Esto significa que cada especie ha desarrollado estrategias de defensa que le confieren mayores probabilidades de sobrevivir en función de su historia de vida y requerimientos ecológicos particulares. La principal estrategia de defensa de *P. guttatus* consiste en refugiarse lo más profundamente para evitar el alcance del depredador (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán 2001). Si son atacadas fuera del refugio, caminan hacia atrás o nadan lenta pero prolongadamente, poniendo una distancia considerable entre ellas y el depredador. En cambio, cuando los individuos de *P. argus* son atacados, confrontan al depredador, tienden a agruparse, y se basan principalmente en la formidable defensa que representan sus largas y fuertes antenas espinosas. Cuando escapan lo hacen a gran velocidad pero a corta distancia, lo suficiente para mantener al pez a raya con sus antenas. Estas estrategias defensivas tan distintas forman parte de la diferenciación de los nichos ecológicos entre *P. argus* y *P. guttatus* (Sih et al. 2004), lo que puede facilitar su coexistencia.



## CONCLUSIONES

- ❖ *Panulirus guttatus* y *P. argus* presentan los mismos mecanismos de defensa, pero muestran un desempeño diferente en la mayoría de ellos.
- ❖ *Panulirus guttatus* alcanza una menor talla corporal, es exclusivamente nocturna y utiliza refugios que le permiten ocultarse por completo, mientras que *P. argus* alcanza una mayor talla, no es exclusivamente nocturna, y es más flexible en su uso de refugios.
- ❖ *Panulirus guttatus* tiene un retraso a la perturbación menor que *P. argus*.
- ❖ Ante un ataque directo, *P. guttatus* reacciona más rápido, nada más lentamente pero recorre una mayor distancia que *P. argus*.
- ❖ En ambas especies, la fuerza de agarre a un sustrato rugoso se incrementa con la talla, pero este incremento es más rápido en *P. argus* que en *P. guttatus*. Por debajo de los 69 mm de longitud cefalotorácica, los individuos de *P. guttatus* se aferran al sustrato con mayor fuerza que los de *P. argus*.
- ❖ Ambas especies tienen una respuesta de autospasia similar.
- ❖ En presencia de un pez depredador, *P. argus* presenta despliegues de defensa grupal, mientras que *P. guttatus* no los presenta.
- ❖ El valor del conjunto global de los mecanismos utilizados por cada especie fue similar, lo que sugiere que cada una de ellas utiliza una estrategia de defensa adecuada a su historia de vida y requerimientos ecológicos particulares.
- ❖ La principal estrategia de defensa de *P. guttatus* consiste en refugiarse lo más profundo posible para evitar ser alcanzada por el depredador, mientras que la de *P. argus* es enfrentar al depredador en grupo, utilizando sus antenas largas y espinosas como arma defensiva.

- ✧ Las distintas estrategias de defensa contribuyen a la diferenciación del nicho entre ambas especies, lo que les permite coexistir en el hábitat arrecifal coralino.

## LITERATURA CITADA

- Acosta, C. & D. Robertson. 2003. Comparative spatial ecology of spiny lobster *Panulirus argus* and a unfished congener *P. guttatus* in an isolated marine reserve at Glover's Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs* 22: 1–9.
- 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.
- Barshaw, D. E. & E. Spanier. 1994. Anti-predator behaviors of the Mediterranean slipper lobster, *Scyllarides latus*. *Bull. Mar. Sci.* 55: 375–382.
- Barshaw, D. E., K. L. Lavalli & E. Spanier. 2003. Offense versus defense: responses of three morphological types of lobsters to predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 256: 171–182.
- Berry, P. F. 1971. The spiny lobsters (Palinuridae) of the east coast of Southern Africa: distribution and ecological notes. *Oceanogr. Res. Inst. Invest. Rep.* 27: 1–23.
- 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. Técn.* 1: 81–89.
- Briones-Fourzán, P. 1993. Reclutamiento de postlarvas de la langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Caribe mexicano: patrones, posibles mecanismos e implicaciones pesqueras. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. 140 pp.
- Briones-Fourzán, P. 1994. Variability in postlarval recruitment of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) to the Mexican Caribbean coast. *Crustaceana* 66: 326–340.
- Briones-Fourzán, P. 1995a. 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. 1995b. Biología y pesca de las langostas de México. Pp. 207–236 In: J. De la Rosa y F. González (eds.) *Temas de Oceanografía Biológica en México, Vol. 2*. Univ. Autón. Baja California.

- Briones-Fourzán, P., E. Lozano, M. Cabrera y P. Arceo. 1997. Biología y ecología de las langostas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). Pp. 81–99. In: D. Flores-Hernández, P. Sánchez-Gil, J.C. Seijo y F. Arreguín-Sánchez (eds.) *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. EPOMEX Serie Científica 7, Universidad Autónoma de Campeche.
- Briones-Fourzán, P. & G. Contreras-Ortiz. 1999. Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) on the Caribbean coast of Mexico. *J. Crustacean Biol.* 19: 171–179.
- Briones-Fourzán, P. & D. Gutiérrez-Carbonell, 1992. Postlarval recruitment of *Panulirus argus* (Latreille) in Bahía de la Ascensión, Q. R., México. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 41: 492–507.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2000. The spiny lobster fisheries in México. Pp. 169–188. In: B. F. Phillips & J. Kittaka (eds.) *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture (2<sup>nd</sup> ed)*. Blackwell Science, Oxford.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001a. The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta: Dictyotales) as a habitat for small juveniles of *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in a tropical reef lagoon. *Bull. Mar. Sci.* 68: 201–219.
- Briones-Fourzán, P. & E. Lozano-Álvarez. 2001b. Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*, in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 221: 221–232.
- Briones-Fourzán, P. & P. S. McWilliam. 1997. Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 48: 699–706.
- Brodie, E. D Jr., D. R. Jr. Formanowicz & E. D. III. Brodie. 1991. Predator avoidance and Antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethol. Ecol. Evol.* 3: 73–77.
- Butler, M. J. IV & W. F. Herrkind. 1997. A test of recruitment limitation and the potential of artificial enhancement of spiny lobster populations in Florida. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 452–463.
- Caillouet, C. W. Jr., G. L. Beardsley & N. Chitty. 1972. Notes on size, sex ratio, and spawning of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille) near Miami Beach, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 21: 944–951.
- Carrasco-Zanini Rincón, G. 1985. Algunos aspectos del patrón de movimientos (regreso al refugio, ámbito hogareño y orientación) de la langosta del Caribe *Panulirus guttatus* (Latreille). Tesis profesional, Fac. Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. 66 pp.

- Cobb, J. S. 1981. Behaviour of the Western Australian spiny lobster, *Panulirus cygnus* George, in the field and laboratory. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 399–409.
- Contreras-Ortiz, G. 1992. Fecundidad de la langosta *Panulirus guttatus* (Latreille) del norte de Quintana Roo, México. Tesis profesional, Universidad Simón Bolívar de México. 63 pp.
- Cromarty, S. I., J. Mello & G. Kass-Simon. 1998. Comparative analysis of escape behavior in male, and gravid and non-gravid, female lobsters. *Biol. Bull.* 194: 63–71.
- Cromarty, S. I., J. Mello & G. Kass-Simon. 2000. Molt-related and size-dependent differences in the escape response and post-threat behavior of the American lobster, *Homarus americanus*. *Biol. Bull.* 199: 265–277.
- Dall, W. 1975. Indices of nutritional state in the western rock lobster, *Panulirus longipes* (Milne-Edwards). II. Gastric fluid constituents. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 1–18.
- Fonseca-Larios, M. E. & P. Briones-Fourzán. 1998. Fecundity of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in the Caribbean coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 63: 21–32.
- George, R. W. 1997. Tectonic plate movements and the evolution of *Jasus* and *Panulirus* spiny lobsters (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 48: 1121–1130.
- George R. W. & A. R. Main. 1967. The evolution of spiny lobsters (Palinuridae): a study on evolution in the marine environment. *Evolution* 21: 803–820.
- González-Reynoso, L. 2003. Efecto del riesgo de depredación en el uso del refugio, el crecimiento y la sobrevivencia de juveniles de la langosta común del caribe *Panulirus argus* (Latreille 1804) en condiciones experimentales. Tesis de Maestría, Univ. Nac. Autón. México. 60 pp.
- Grier, J. W. & T. Burk. 1992. *Biology of Animal Behavior*, 2<sup>nd</sup> ed. Mosby Year Book, St. Louis. 890 pp.
- Gutiérrez-Carbonell, D., J. Simonín-Díaz & P. Briones-Fourzán. 1992. A simple collector for postlarvae of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille). *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 41: 516–527.
- Hazlett, B. A., C. E. Bach, C. McLay & R. W. Thacker. 2000. A comparative study of the defense syndromes of some New Zealand marine crustacea. *Crustaceana* 73: 899–912.
- Herrnkind, W. F. 1980. Spiny lobsters: patterns of movement. Pp. 349–407 In: Cobb, J.S. & B. F. Phillips (eds.) *The Biology and Management of Lobsters, Vol. 1: Physiology and Behavior*. Academic Press, Nueva York.

- Herrnkind, W. F. 1983. Movement patterns and orientation. Pp. 41–105 *In*: Vernberg, F. J & W. B. Vernberg (eds). *The Biology of Crustacea, Vol. 7: Behavior and ecology*. Academic Press, Nueva York.
- 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.
- Holthuis, L. B. 1991. *FAO Species Catalogue, Vol. 13: Marine Lobsters of the World*. FAO Fisheries Synopsis No. 125, FAO, Rome. 292 pp.
- Juanes, F. & E. B. Hartwick. 1990. Prey size selection in Dungeness crabs: the effect of claw damage. *Ecology* 71: 744–758.
- Kanciruk, P. 1980. Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). Pp. 59–96 *In*: J. S. Cobb & B. F. Phillips (eds.) *The Biology and Management of Lobsters, Vol 2: Ecology and Management*. Academic Press, Nueva York.
- Kanciruk, P. & W. F. Herrnkind. 1978. Mass migration of spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea: Palinuridae): behavior and environmental correlates. *Bull. Mar. Sci.* 28: 601–623.
- Lavalli, K. L. & E. Spanier. 2001. Does gregarious behaviour function as an anti-predator mechanism in the Mediterranean slipper lobster, *Scyllarides latus*? *Mar. Freshwater Res.* 52: 1133–1143.
- Lindberg, R. G. 1955. Growth, population dynamics, and field behavior in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 59(6): 157–248.
- Lozano-Álvarez, E. 1992. Pesquería, dinámica poblacional y manejo de la langosta *Panulirus argus* (Latreille 1804) en la Bahía de la Ascensión, Q. R., México. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, 142 pp.
- 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. & 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 & J. González-Cano. 1991a. Pesca exploratoria de langostas con nasas en la plataforma continental del área de Puerto Morelos, Q.R. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México* 18(1): 49–58.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & B. F. Phillips. 1991b. Fishery characteristics, growth and movements of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille) in Bahía de la Ascensión, México. *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: 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: 859–873.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & F. Negrete-Soto. 2003a. Chankanaab Lagoon (Cozumel Island, Mexico): a prime refuge for spiny lobsters (*Panulirus argus*)? *Bull. Mar. Sci.* 73: 1033–1042.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán & M. E. Ramos-Aguilar. 2003b. Distribution, shelter fidelity, and movements of subadult spiny lobsters (*Panulirus argus*) in areas with artificial shelters (casitas). *J. Shellfish Res.* 22: 533–540.
- Lyons, W. 1980. The postlarval stage of scyllaridean lobsters. *Fisheries* 5(4): 47–49.
- Marx J. M. & W. F. Herrnkind. 1985. Macroalgae (Rhodophyta: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobster, *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci.* 36: 423–431.
- McVean, A. 1982. Autotomy. Pp. 107–132 In: Atwood, H. L. & D. C. Sandeman (eds.) *The Biology of Crustacea, Vol 3: Neurobiology: Structure and Function*. Academic Press, Nueva York.
- McWilliam, P. S. 1995. Evolution in the phyllosoma and puerulus phases of the spiny lobster genus *Panulirus* White. *J. Crustacean Biol.* 15: 542–557.
- Mitchell, B. & B.A. Hazlett. 1996. Predator avoidance strategies of the crayfish *Orconectes virilis*. *Crustaceana* 69: 400–412.
- Negrete-Soto, F. 1988. Aspectos poblacionales de la langosta *Panulirus guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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.
- Phillips, B. F. & D. L. Macmillan. 1987. Antennal receptors in puerulus and postpuerulus stages of the rock lobsters *Panulirus cygnus* (Decapoda:Palinuridae) and their potential role in puerulus navigation. *J. Crustacean Biol.* 7: 122–135.
- Phillips B. F., J. S. Cobb & R. W. George. 1980. General biology. Pp. 1–82 In Cobb J. S. & B. F. Phillips (eds.) *The biology and management of lobsters, Vol. 1: Physiology and Behavior*. Academic Press, Nueva York.

- Ptacek, M.B., S. K. Sarver, M. J. Childress & W. F. Herrnkind. 2001. Molecular phylogeny of the spiny lobster genus *Panulirus* (Decapoda: Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.* 52: 1037–1047.
- Ramírez-Estévez, A. E. 1997. Reproducción de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804), en la costa noreste de Quintana Roo. Tesis de Maestría, Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 85 pp.
- Ramos, R. 1974. El recalón de Contoy. *Est. Biol. Pesq. Isla Mujeres, Inst. Nal. Pesca, México, Bol. No. 1*: 1–7.
- Ramos-Aguilar, M. E. 1992. Búsqueda de alimento y regreso al refugio de la langosta *Panulirus argus* en Bahía de la Ascensión, Q. R., México. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México. 64 pp.
- Segura-García, I. 2001. Ritmo diario de actividad y comportamiento de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus*. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México. 49 pp.
- Segura-García, I., E. Lozano-Álvarez & P. Briones-Fourzán. 2004. Within-shelter behaviour of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille), in simulated communal dens: an exploratory study. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.* 37: 17–30.
- Sharp, W. C., J. H. Hunt & W. G. Lyons. 1997. Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Mar. Freshwater Res.* 48: 687–698.
- Sih, A. 1985. Evolution, predator avoidance, and unsuccessful predation. *Am. Nat.* 125: 153–157.
- Sih, A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am. Nat.* 139: 1052–1069.
- Sih, A., A. Bell & J. C. Johnson. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19: 372–378.
- Smith, L. D. 1995. Effects of limb autotomy and tethering on juvenile blue crab survival from cannibalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 65–74.
- Sokal R. R. & F. Rohlf. 1981. *Biometry*, 2<sup>nd</sup> ed. W.H. Freeman, San Francisco, CA.
- Spanier, E., D. Weihs & G. Almog-Shtayer. 1991. Swimming of the Mediterranean slipper lobster. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 145: 15–31.
- Stentiford, G.D., Neil, D.M., R.J.A. Atkinson & N. Bailey. 2000. An analysis of swimming performance in the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* L. infected by a parasitic dinoflagellate of the genus *Hematodinium*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 247: 169–181.



- Underwood, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 19: 513–605.
- Werner, E. E. & J. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.
- Wilkins, L. A., B. Schmitz & W. F. Herrnkind. 1996. Antennal responses to hydrodynamic and tactile stimuli in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Biol. Bull.* 191: 187–198.
- Williams, A. B. 1986. Lobsters of the world —an illustrated guide. Osprey Books, Huntington, NY.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4<sup>th</sup> ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.