



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES PUERTO MORELOS

(BIOLOGÍA MARINA)

**INFLUENCIA DE LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL DEL HÁBITAT EN LA  
DIETA Y NIVEL TRÓFICO DE *Panulirus guttatus* EN EL ARRECIFE DE PUERTO  
MORELOS, QUINTANA ROO.**

# TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA  
NELIA LUVIANO APARICIO

DIRECTOR DE TESIS: DR. ENRIQUE LOZANO ÁLVAREZ  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (PUERTO MORELOS).

COMITÉ TUTORAL:

DRA. ELVA G. ESCOBAR BRIONES  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJÁUREGUI  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIDAD ACADÉMICA SISAL

DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA  
FACULTA DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DR. ADOLFO GRACIA GASCA  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

PUERTO MORELOS A MARZO DE 2016



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.



*Posgrado en  
Ciencias del Mar  
y Limnología*



**Influencia de la complejidad estructural del hábitat en la dieta y nivel trófico  
de *Panulirus guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo.**

# **T E S I S**

**que para obtener el grado académico de**

**Maestro en Ciencias**

**Orientación: Biología Marina**

**presenta:**

**NELIA LUVIANO APARICIO**

**Director**

**Dr. Enrique Lozano Álvarez**

**Comité Tutorial**

**Dra. Elva G. Escobar Briones**

**Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui**

**Dr. Sergio Cházaro Olvera**

**Dr. Adolfo Gracia Gasca**

**Dr. José Luis Villalobos Hiriart**

**Puerto Morelos, Quintana Roo**

**Marzo, 2016**

## **Dedicatoria**

A mi madre Genoveva Aparicio Hernández por ser la mejor mamá del mundo y darme siempre su apoyo, su confianza, cariño, amor y comprensión.

A mi padre Antonio Luviano y a mis hermanos Leonardo, Carlos Gerónimo y Antonio porque a pesar de todo son mi familia, los amo mucho y siempre los tengo presentes.

A ti Sylvain-Emré Malod por todo tu apoyo, tu paciencia y tu amor... Te amo.

A mis amigas: Olinka, Sarahí, Marisa y mi hermanita Paulina, gracias por todo su cariño por su gran amistad y su gran motivación a seguir siempre adelante.

A mis amigos y colegas de laboratorio: Leslie, Rogelio, Rubén, Roberto, Piedad, Rebeca, Alí, Fernando, Enrique, Paty y Ceci, gracias por todo el apoyo otorgado desde el principio de este trabajo hasta el final y por todos los buenos recuerdos que me llevo de Puerto Morelos.

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer al Consejo de Ciencia y Tecnología CONACyT por la beca otorgada para que mis estudios de maestría y la realización de este trabajo fueran posibles.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por la valiosa formación que me ha otorgado a través de profesores inigualables.

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por otorgarme todo el apoyo necesario para alcanzar el grado de maestría.

A mi tutor, el Dr. Enrique Lozano Álvarez por haberme aceptado como alumna y por su apoyo en todo momento para poder finalizar este trabajo, así mismo, agradezco la enorme confianza y apoyo que siempre me otorgo de manera personal, de verdad le estoy inmensamente agradecida.

A la Dra. Patricia Briones Fourzán por sus valiosos comentarios y correcciones a este trabajo así como su gran colaboración a mi formación a lo largo de la maestría.

A Fernando Negrete Soto por su gran apoyo en los buceos nocturnos, en las colectas, en el mantenimiento de las langostas en los estanques, por las extracciones de la hemolinfa a las 10 de la noche y por todo el trabajo rudo del laboratorio, mil gracias Fer.

Asimismo a Cecilia Barradas por su gran apoyo en todo lo concerniente al trabajo, desde la elaboración del escrito, la base de datos, el orden en todo, sus valiosos consejos, mil gracias Ceci sin tu apoyo no hubiera sido posible.

Al Dr. Adolfo Gracia Gasca por sus valiosos comentarios y correcciones, gracias por aceptar ser parte de mi comité tutorial.

A la Dra. Maite Mascaro Miquelajauregui por su gran apoyo en la parte estadística de este trabajo y por sus valiosos conocimientos que me hicieron mejorar el trabajo.

A la Dra. Elva Escobar Briones por su amable disposición para formar parte del comité y por sus valiosos comentarios y sugerencias que han servido para enriquecer esta tesis.

Al Dr. Sergio Chazaro Olvera por su ayuda en la realización de esta tesis, sus comentarios, y su apoyo.

Al Dr. Jose Luis Villalobos Hiriart por aceptar ser mi tutor externo y por el apoyo incondicional durante la realización de esta tesis.

Al M. en C. Brian Urbano Alonso por su apoyo con la redacción y correcciones importantes del escrito así como sus comentarios personales que me sirvieron mucho para seguir adelante.

## CONTENIDO

<b>I. Resumen</b>	<b>2</b>
<b>II. Introducción</b>	<b>3</b>
<b>III. Antecedentes</b>	<b>4</b>
<b>IV. Justificación</b>	<b>9</b>
<b>V. Objetivo e hipótesis</b>	<b>10</b>
<b>VI. Área de estudio</b>	<b>11</b>
<b>VII. Material y método</b>	<b>13</b>
7.1 Caracterización de la complejidad estructural	<b>13</b>
7.2 Estimación de la densidad poblacional de <i>P. guttatus</i>	<b>17</b>
7.3 Muestreo de langostas y medición de índices de condición nutricional	<b>18</b>
7.4 Caracterización de la dieta de <i>P. guttatus</i>	<b>20</b>
7.5 Determinación de señales isotópicas de C y N de <i>P. guttatus</i>	<b>22</b>
<b>VIII. Resultados</b>	<b>26</b>
8.1 Complejidad estructural	<b>26</b>
8.2 Densidad de <i>P. guttatus</i>	<b>31</b>
8.3 Condición nutricional de <i>P. guttatus</i>	<b>32</b>
8.4 Dieta de <i>P. guttatus</i>	<b>33</b>
8.5 Señales isotópicas de C y N de <i>P. guttatus</i>	<b>36</b>
<b>IX. Discusión</b>	<b>38</b>
<b>X. Conclusiones</b>	<b>45</b>
<b>XI. Literatura citada</b>	<b>47</b>

## RESUMEN

Las langostas espinosas se encuentran entre los principales habitantes de arrecifes coralinos y su supervivencia depende de la disponibilidad de refugios que son cuevas y huecos entre los corales. Por esta razón, las langostas espinosas pueden ser directamente afectadas por la pérdida de complejidad estructural en los arrecifes. Los objetivos de este trabajo fueron caracterizar la complejidad estructural de dos parches arrecifales así como determinar la variación en la densidad, la condición nutricional, la dieta y las señales isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de *Panulirus guttatus*. Se esperaba que las diferencias en la complejidad estructural, la rugosidad y los atributos del hábitat afectaran la densidad, condición nutricional y alimentación de *Panulirus guttatus*. Se midió la rugosidad y se hizo una evaluación visual tomando en cuenta diferentes atributos del hábitat en dos parches arrecifales como son el tamaño de los refugios, el número de formas de crecimiento coralinas, la altura del relieve arrecifal, la cobertura de sustrato duro y la cobertura de corales, macroalgas y esponjas. Además se midió la densidad de las langostas en ambos sitios así como su condición nutricional, su dieta y se analizó el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo del abdomen para ver si había diferencias entre las langostas de los dos sitios muestreados. Los índices de rugosidad de ambos sitios fueron significativamente diferentes  $t= 7.12$ ,  $g.l.= 13.9$ ,  $p < 0.05$ . Sin embargo, no se observaron diferencias en la densidad de langostas *P. guttatus* en los dos sitios de muestreo; tampoco se encontraron diferencias significativas en los índices de refracción de la hemolinfa  $t= -1.65$ ,  $g.l.= 42.03$ ,  $p = 0.94$  ni en el índice hepatosomático  $t= -1.14$ ,  $g.l.= 50.64$ ,  $p = 0.12$ . Por otra parte, en el análisis de isótopos estables, las pruebas de t indicaron que no hubo diferencias significativas entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los dos sitios  $t= 1.02$ ,  $g.l.= 38$ ,  $p = 0.31$  indicando que las langostas ocupan el mismo nivel trófico isotópico. No obstante, si se encontraron diferencias significativas en el  $\delta^{13}\text{C}$  ( $t= -7.76$ ,  $g.l.= 38$ ,  $p < 0.001$ ) además se encontró una diferencia  $>1 \text{ ‰}$  en el  $\delta^{13}\text{C}$  lo cual indica que la base de carbono de las cadenas tróficas es distinta en cada sitio, lo cual indica que la base de las cadenas alimenticias es distinta y que hay diferencias en los componentes del primer nivel trófico por lo que la hipótesis solo se cumple a nivel isotópico donde vemos diferencias claras debidas a las diferencias a la complejidad del hábitat

## INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad espacial, el tamaño de oquedades en el arrecife, la rugosidad o complejidad topográfica y la profundidad juegan un papel muy importante en la estructura y organización trófica de la comunidad arrecifal. La complejidad estructural abarca la diversidad y la disposición de elementos estructurales tridimensionales sobre una superficie, y es definida por los taxones que tienen una amplia influencia en la estructura, función, y estabilidad en el ecosistema (Crowder y Cooper, 1982).

La complejidad estructural que poseen los arrecifes de coral es importante ya que se correlaciona positivamente con una alta diversidad de especies (Randall, 1963; Wilson *et al.*, 2007). Una mayor complejidad estructural aumenta la disponibilidad de sitios para desove, de refugio para los juveniles y de recursos alimentarios; así como también aumenta la superficie disponible para que se establezcan algas e invertebrados, es decir hay una mayor cantidad de micro hábitats disponibles, lo cual impacta el grado de competencia entre las especies y los individuos, así como la permanencia del depredador y su presa. Esto a su vez modifica directamente los diferentes atributos de la comunidad (abundancia, densidad, riqueza de especies y diversidad) (Hyatt y Strasburg, 1960; Crowder y Cooper, 1982; Moreno-Sánchez, 2009).

En el mar Caribe, la complejidad estructural de los arrecifes coralinos ha disminuido drásticamente en los últimos 40 años con una pérdida de hasta el 80% debido principalmente a la muerte de los corales (Alvarez-Filip *et al.*, 2009). Los patrones de degradación de los arrecifes se mide a través de cambios en la cobertura de coral (Mumby *et al.*, 2007). La disminución de la cobertura de coral vivo en los arrecifes no resulta de inmediato en la pérdida de complejidad estructural, es decir; no se pierde el hábitat disponible para otros organismos debido a que la estructura del arrecife puede persistir mucho tiempo después de la muerte de los corales; sin embargo el coral muerto se degrada más fácilmente (Alvarez-Filip *et al.*, 2011a). La capacidad de los arrecifes de continuar desempeñando las funciones de oferta de refugio dependerá de que la arquitectura del arrecife persista durante un periodo sustancial de tiempo después de la pérdida de coral vivo, por lo tanto la disminución de complejidad estructural dependerá de que tan rápido

se de la erosión posterior a la mortalidad de corales (<12 años) (Alvarez-Filip *et al.*, 2011b).

Las langostas espinosas se encuentran entre los principales habitantes de arrecifes coralinos, su supervivencia depende de la disponibilidad de refugios que son cuevas y huecos entre los corales ya que no pueden construirlos ni modificar los ya existentes. Por esta razón, las langostas espinosas pueden ser directamente afectadas por la pérdida de complejidad estructural en los arrecifes (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez 2013).

Las langostas espinosas *Panulirus guttatus* son depredadores que juegan un papel importante en la regulación de la abundancia de especies de invertebrados de los cuales se alimenta y a su vez son un importante componente en la dieta de niveles tróficos superiores como son algunas especies de peces y pulpos (Bodreau y Worm, 2012). La abundancia de *P. guttatus* puede estar determinada por diversos factores entre los que la complejidad estructural del hábitat arrecifal es muy importante, ya que es una especie críptica altamente dependiente de los refugios entre los corales por lo que en arrecifes con menos disponibilidad de refugios son más vulnerables a la depredación.

## ANTECEDENTES

### Generalidades de la langosta *Panulirus guttatus*

La langosta pinta del Caribe, *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804), es una especie restringida al hábitat arrecifal coralino. A diferencia de otras especies de la familia Palinuridae, *P. guttatus* no exhibe cambios ontogénicos de hábitat, sino que habita el arrecife coralino durante toda su vida bentónica. *P. guttatus* es una especie poco gregaria y es común encontrar individuos caminando y forrajeando en el arrecife coralino durante las noches (Sharp *et al.*, 1997; Segura-García *et al.*, 2004).

*Panulirus guttatus* (Fig. 1) es una langosta de talla pequeña, que llega a medir hasta 20 cm. de longitud total y hasta ~ 9 cm. de longitud de cefalotórax (LC), los machos son significativamente más grandes que las hembras (Negrete-Soto *et al.*, 2002). Al igual que todas las especies de la familia Palinuridae, *P. guttatus* presenta cinco fases de desarrollo a lo largo de su ciclo de vida (Phillips *et al.*, 1980): huevo, larva (filosoma), postlarva

(puerulo), juvenil y adulto (Chitty, 1973). Se reproduce todo el año, teniendo un periodo máximo entre febrero y junio, mientras que el mínimo es en agosto-septiembre. El desove sólo se lleva a cabo en el arrecife coralino (Briones-Fourzán, 1991). Sharp *et al.* (1997) concluyeron que *P. guttatus* es un habitante obligado del arrecife coralino, ya que todas las fases bénticas de su ciclo de vida se han encontrado en hábitat arrecifal, incluyendo a las postlarvas recién asentadas. En estudios sobre el patrón de movimientos se ha descrito que *P. guttatus* es una especie no migratoria, altamente residencial, es un habitante obligado del arrecife durante toda su vida béntica y con un ámbito hogareño estimado de 100 m de radio (Lozano-Álvarez *et al.*, 2002) por lo que es particularmente vulnerable a la pérdida de complejidad estructural (Negrete-Soto *et al.*, 2002; Robertson y Butler 2009; Briones-Fourzán 2014).

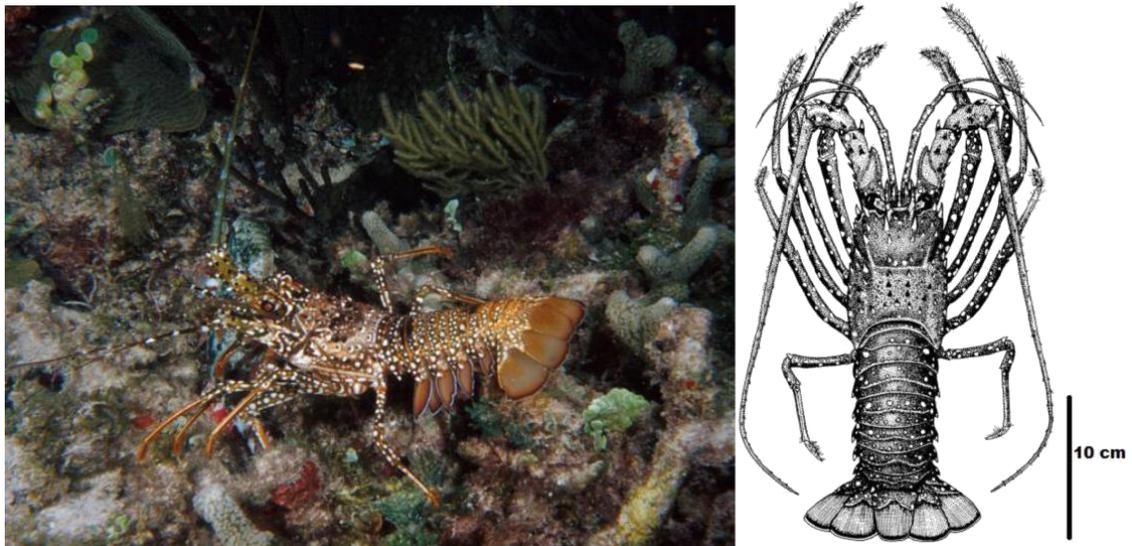


Figura. 1. Foto y esquema de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus*. (Foto: Fernando Negrete Soto y esquema obtenido de: [www.fao.org](http://www.fao.org)).

*Panulirus guttatus* se distribuye ampliamente en la costa oeste central del Atlántico (Fig. 2), a lo largo de las costas del continente Americano, desde Bermuda a Surinam, con poblaciones en el sureste de Florida, en las Bahamas, Bermudas, en Anguila, Jamaica y las Antillas francesas a lo largo del Mar Caribe (Holthuis, 1991; Evans y Lockwood, 1996). En México se encuentra en arrecifes de coral a lo largo de la costa de Quintana Roo en la península de Yucatán (Briones-Fourzán, 1995). A diferencia de su especie simpátrica *P. argus*, *P. guttatus* es de interés comercial limitado, solamente existen pesquerías artesanales debido a su pequeño tamaño, a sus hábitos crípticos y a su limitada distribución en arrecifes

de relieve alto (Losada-Tosteson *et al.*, 2001). Las pesquerías dirigidas para esta especie sólo se encuentran en las Bermudas, Martinica y Anguila (Wynne y Côté, 2007).

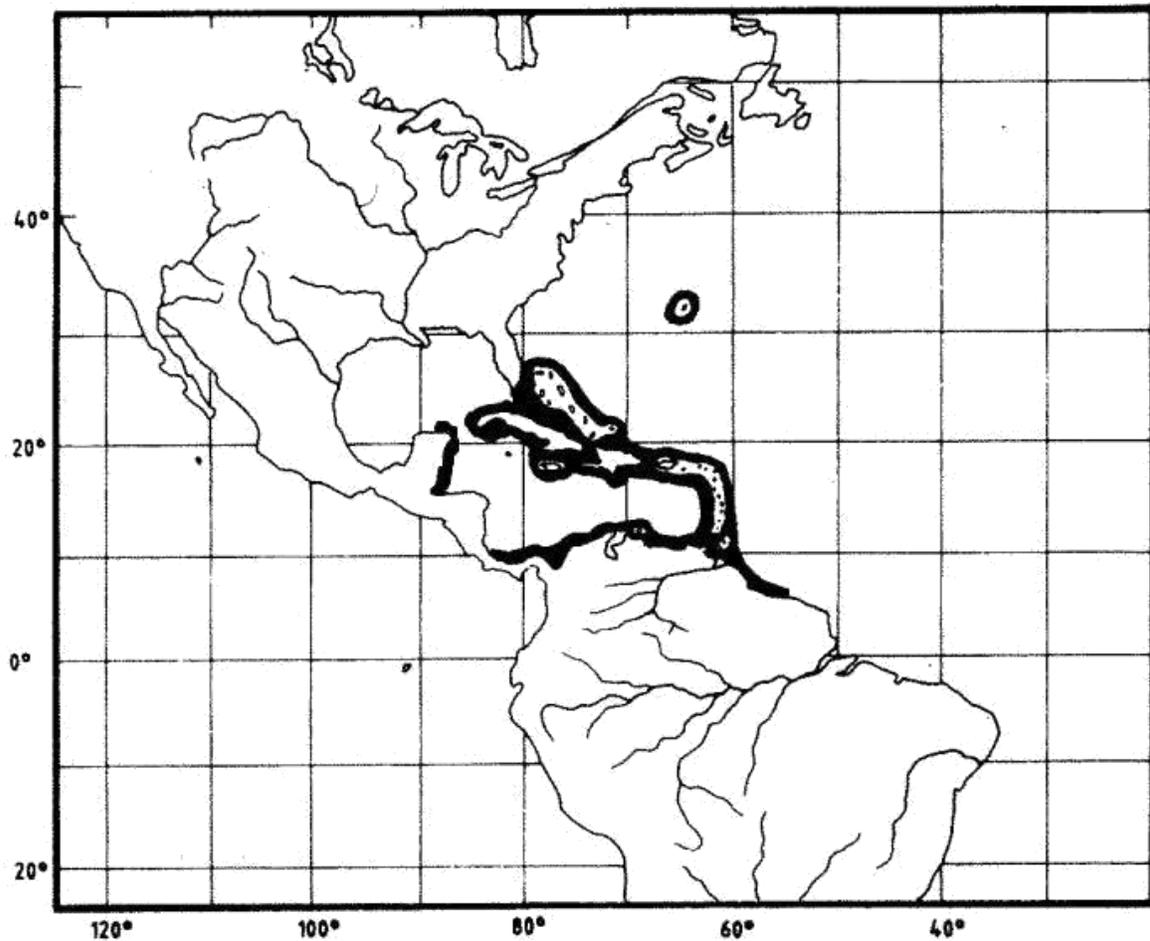


Figura 2. Distribución geográfica de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus*. (Mapa obtenido y modificado de: [www.fao.org](http://www.fao.org))

### *Complejidad estructural*

Wynne y Côté (2007) encontraron que las densidades de *Panulirus guttatus* en Anguila son significativamente mayores en arrecifes con buena calidad del hábitat o mayor complejidad estructural que en aquellos arrecifes con pobre complejidad, por lo que concluyeron que es muy importante en el mantenimiento de las poblaciones de *P. guttatus* lo cual indica que los esfuerzos de gestión y protección de las especies arrecifales deben ser destinados a mejorar la salud del arrecife coralino.

*P. guttatus* ejerce una fuerte influencia en la abundancia de algunos grupos tróficos como lo son los cangrejos herbívoros. Mojica (2009) observó una correlación negativa entre las densidades de *P. guttatus* y el cangrejo herbívoro *Mithrax spinosissimus* en los parches arrecifales de los cayos de Florida; encontró que en presencia de esta langosta hay una menor abundancia de cangrejos herbívoros. En otro estudio realizado en la misma zona por Kintzing (2011), se encontró una relación entre esta especie y el cambio de fase coral-macroalgas, ya que *P. guttatus* depreda al erizo herbívoro *Diadema antillarum* y otros crustáceos que también son herbívoros, por lo que concluyeron que *P. guttatus* está disminuyendo drásticamente las poblaciones de erizos y cangrejos herbívoros que son los principales invertebrados que regulan la abundancia de las macroalgas verdes.

#### *Condición nutricional de las langostas*

La condición nutricional depende principalmente de la disponibilidad de alimento y de la calidad del mismo (Lozano-Álvarez y Aramoni-Serrano 1996). Además de esto, la disponibilidad de refugios y la ocurrencia de enfermedades pueden también influir en el estado nutricional de estos crustáceos (Behringer y Butler 2006); sin embargo, los cambios más evidentes en dicho estado son causados por períodos de hambruna relativamente prolongados.

El estado nutricional de las langostas puede estimarse mediante varios métodos (Robertson *et al.*, 2000, Briones-Fourzán *et al.*, 2009). El índice de condición nutricional más utilizado es el de peso total de la langosta entre la longitud del cefalotórax (Lozano-Álvarez y Aramoni-Serrano, 1996). El índice hepatosomático es otro índice utilizado para evaluar el estado nutricional en el que se toma en cuenta el peso del hepatopáncreas que es el órgano encargado de la digestión en las langostas (Dall, 1974).

Recientemente los metabolitos han sido utilizados como una herramienta de monitoreo fisiológico en crustáceos expuestos a diferentes condiciones ambientales, tanto en su hábitat como en cautiverio. Las concentraciones de las proteínas en la sangre fluctúan con los cambios en el ambiente y por las condiciones fisiológicas, juegan un papel importante en la fisiología de los crustáceos, desde el transporte de O<sub>2</sub> hasta la reproducción o las respuestas al estrés (Moore *et al.*, 2000). Es por ello que el índice de refracción de la hemolinfa es

utilizado para evaluar la condición nutricional, y se ha visto que la muda, reproducción, estado nutricional, infección, hipoxia, y variaciones en la salinidad son los factores más importantes que lo afectan. (Lorenzon *et al.*, 2011).

#### *Dieta de P. guttatus*

Tradicionalmente los estudios de ecología trófica se han basado en observaciones de campo y en análisis de contenido estomacal para inferir las relaciones en la trama trófica (Polunin y Pinnegar, 2002; Briones-Fourzán *et al.*, 2003).

Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán (1990) caracterizaron la dieta de la langosta del Caribe *Panulirus argus* y de la langosta pinta *P. guttatus*. Encontraron que ésta última muestra una marcada preferencia por los crustáceos, y es generalista y oportunista en términos alimenticios. El análisis del contenido estomacal sugirió que presenta una dieta omnívora aunque principalmente carnívora.

Briones-Fourzán *et al.* (2003) estudiaron la ecología alimenticia de *Panulirus argus* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos y observaron diferencias en la cantidad de alimento del estómago dependiendo del estado de muda, encontraron que la dieta entre las fases juveniles de la langosta son parecidas indicando que se alimentan en general de los mismos grupos de invertebrados que son principalmente crustáceos y gasterópodos.

#### *Señales isotópicas de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$*

Jack y Wing (2011) proporcionan un ejemplo de los vínculos entre la variabilidad individual en el uso de recursos y el hábitat de un omnívoro, la langosta roja *Jasus edwardsii* en Nueva Zelanda. Encontraron que la variabilidad en la utilización de los recursos era distinta dentro y fuera de su hábitat que es el lecho de algas marinas. En los lechos de algas marinas, las langostas se alimentan a un nivel trófico promedio más alto, con una baja variabilidad. Fuera de los lechos de algas marinas, la variabilidad individual indica la amplia diversificación trófica. Estas tendencias apuntan a la fuerte influencia del paisaje en la nutrición a escala de la metapoblación debido a que dependiendo de los diferentes atributos del hábitat habrá poblaciones que se beneficien y otras que no, por lo que esto desencadena cambios en las abundancias de las poblaciones y por ende en las

interacciones entre los individuos como son la competencia y depredación que juegan un papel muy importante en la estructura poblacional.

MacArthur *et al.* (2011) investigaron la influencia de la disposición espacial de los parches arrecifales en la dieta y la nutrición de un consumidor generalista común asociado a los arrecifes, la langosta de Australia Occidental *Panulirus cygnus*. Los isótopos estables ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) y el contenido estomacal se utilizaron para evaluar la dieta y la nutrición de las langostas recolectadas en arrecifes de la costa de Australia Occidental, encontrando que el hábitat sí influyó en la dieta y nivel trófico de la langosta ya que la mayoría de las diferencias en la dieta de las langostas se debieron a la complejidad del hábitat.

Segura-García *et al.* (Datos no publicados) estudiaron la dieta de *P. argus* y *P. guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos mediante contenido estomacal y análisis de isótopos estables y encontraron que ambas especies hacen un uso diferencial de los recursos del hábitat y que el uso diferencial de los recursos alimentarios facilita la coexistencia local de estas dos especies estrechamente relacionadas.

## **JUSTIFICACIÓN**

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad, esto debido a su arquitectura altamente compleja que ofrece refugio y recursos a una amplia gama de organismos marinos. En el mar Caribe los arrecifes de coral están cada vez más degradados debido a la pérdida de corales constructores de arrecife, la degradación de hábitats arrecifales puede producir efectos negativos, pero se desconocen en gran medida sus efectos potenciales en la densidad poblacional, la dieta, la condición nutricional y las relaciones tróficas de los organismos arrecifales, entre ellos la langosta espinosa *Panulirus guttatus*. Algunos estudios sugieren que el nivel trófico medio, la densidad y el consumo de energía en comunidades de langostas espinosas (Mac Arthur *et al.*, 2011) y de peces arrecifales (Álvarez-Filip *et al.*, 2011) varían en función de la complejidad estructural.

## **OBJETIVO**

El objetivo de este trabajo es caracterizar la variación en la densidad poblacional, la condición nutricional, la dieta y los  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Panulirus guttatus* en dos parches arrecifales con diferente complejidad estructural. Además como objetivo metodológico determinar si la presencia de lípidos afecta de manera significativa los datos obtenidos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las muestras para establecer si se extraen o no los lípidos a todas las muestras.

## **HIPÓTESIS**

*Panulirus guttatus* es un habitante obligado del arrecife coralino y depende de la disponibilidad de refugios, entonces las diferencias en la complejidad estructural del sustrato arrecifal, afectarán su densidad poblacional, condición nutricional y alimentación.

Se espera que en el arrecife con mayor complejidad estructural, la densidad poblacional de *P. guttatus* sea mayor, que se *P.guttatus* tenga una mejor condición nutricional y que sus deltas isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  sean distintos a los del sitio menos complejo.

## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México (20°51'N, 86°52.1'O). El arrecife de Puerto Morelos es un arrecife de tipo bordeante compuesto por una serie de parches de coral de diferente tamaño y complejidad estructural (Fig. 3). El arrecife posterior está dominado por los corales escleractinios *Acropora palmata* y *Orbicella annularis* y varía desde zonas superficiales protegidas de bajo relieve (2-3 m), hasta zonas más profundas (5-7 m), relativamente más expuestas con un relieve más alto, además podemos encontrar corales como, *Diploria labyrinthiformis*, *Undaria tenuifolia*, *Porites spp.*, *Millepora spp.* entre otras especies.

El arrecife frontal está compuesto de áreas de sustratos duros con una pendiente relativamente suave, ocupada por muchas colonias pequeñas de escleractinios y numerosas gorgonias y esponjas, en las áreas de alto relieve es donde dominan los corales escleractinios (Jordán-Dahlgren, 1989). La zona entre el arrecife y la línea de costa se denomina laguna arrecifal (~ 500 a 1500 m de ancho y < 5 m de profundidad). La laguna arrecifal alberga extensas praderas de pastos marinos y una variedad de algas marinas con parches intercalados de arena y pavimento calcáreo (Ruiz- Rentería *et al.*, 1998). Las zonas de estudios están comprendidas en el Parque Nacional “Arrecife de Puerto Morelos”, que fue declarado área protegida en Febrero de 1998 (Instituto Nacional de Ecología, 2000). Este Parque Nacional comprende 9,066 ha de hábitats marinos a lo largo de 22 km de costa, donde se incluye todo el arrecife coralino de Puerto Morelos.

La pesca está limitada en ciertas porciones del parque, en el área donde se tomaron las muestras del presente estudio no está permitida la pesca por lo que se solicitó un permiso de colecta (Lozano-Álvarez *et al.*, 2007). El arrecife en donde se realizó el muestreo se denomina “Jardines” y está compuesto por varios parches arrecifales de diferente complejidad.

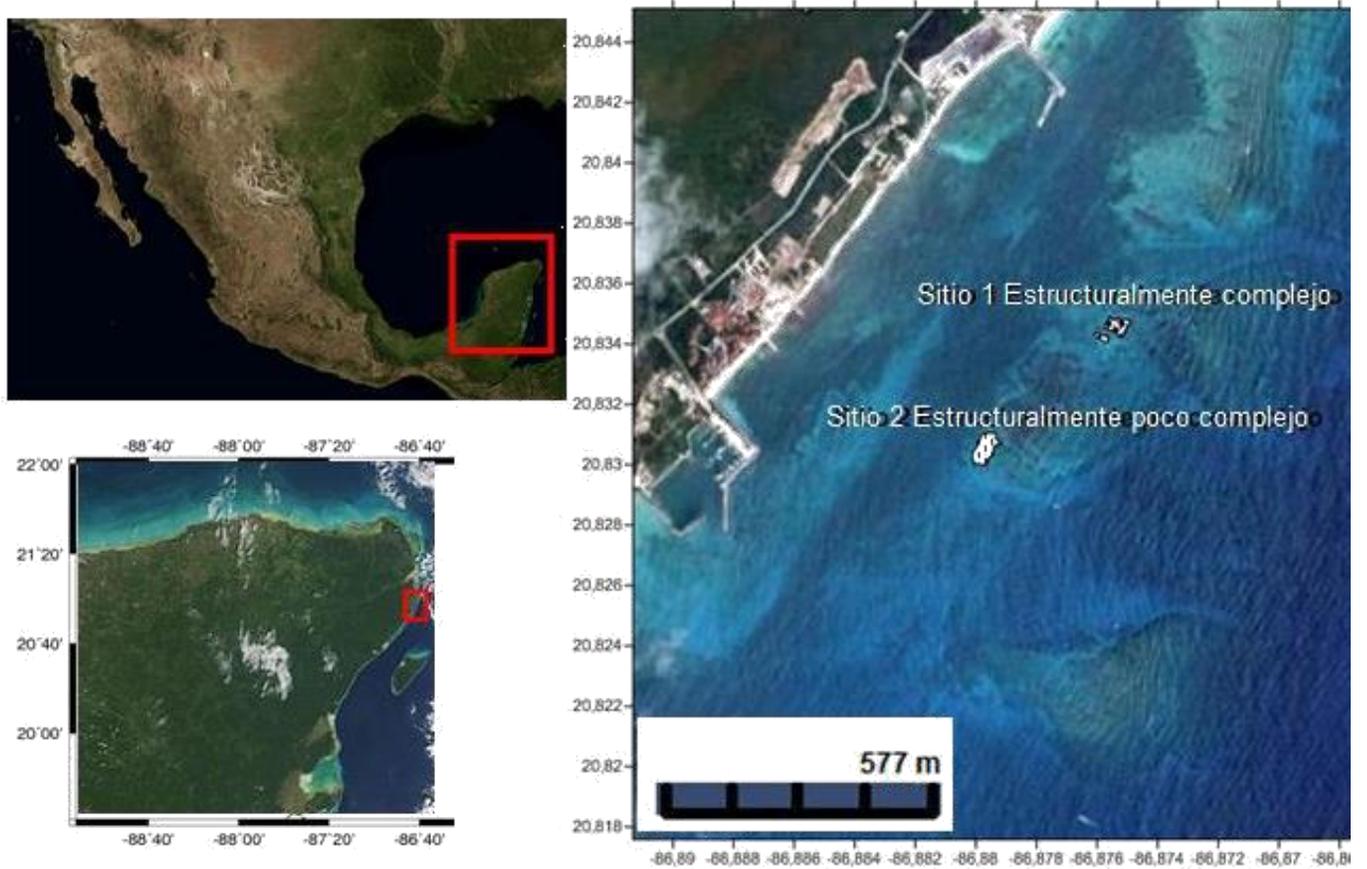


Figura 3. Mapa de la zona de estudio arrecife “Jardines” dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos, Quintana Roo. En el mapa de la derecha se señalan los dos sitios de muestreo: sitio complejo y sitio menos complejo. (Mapa obtenido y modificado de <https://earth.google.com>).

## MATERIAL Y MÉTODO

### *Caracterización de la complejidad estructural*

Se realizaron buceos libres para examinar la zona arrecifal y seleccionar los sitios de estudio. Asimismo, los sitios seleccionados fueron caracterizados morfológicamente. Mediante buceo autónomo se midió el ancho, largo y el perímetro de los dos parches arrecifales. El perfil batimétrico de cada sitio se obtuvo realizando navegaciones sobre los sitios de estudio utilizando una lancha con motor fuera de borda equipada con un gps (GPSMAP 500/700 Series) y ecosonda (echoMAP 50/70 Series marca GARMIN). Se eligieron dos parches arrecifales con diferencias en la complejidad estructural, el sitio 1 (Fig. 4) es el arrecife complejo y el sitio 2 (Fig. 5) es el arrecife menos complejo.

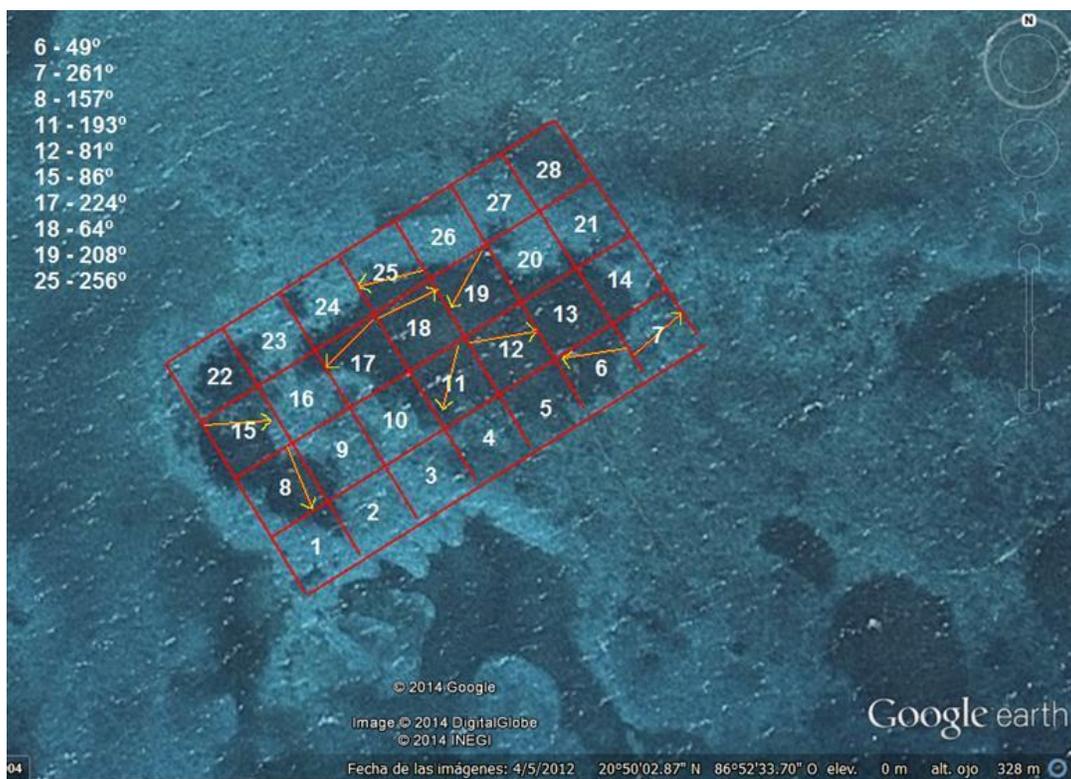


Figura 4. Sitio 1. Parche arrecifal complejo, 20° 50' 02.87" N, 86° 33.70" O. Cada cuadro rojo representa 400 m<sup>2</sup> y las flechas amarillas representan la orientación en grados de los transectos, los grados de orientación de cada transecto se muestran en el costado izquierdo de la imagen (los grados y los transectos fueron seleccionados aleatoriamente).



Figura 5. Sitio 2. Parche arrecifal poco complejo, 20° 49' 48.22" N, 86° 52' 47.21" O. Cada cuadro rojo representa 400 m<sup>2</sup> y las flechas amarillas representan la orientación en grados de los transectos, los grados de orientación de cada transecto se muestran en el costado izquierdo de la imagen (los grados y los transectos fueron seleccionados aleatoriamente).

La complejidad estructural se midió a través del índice de rugosidad, el cual es una estimación del relieve del arrecife sin tomar en cuenta la cobertura coralina (Alvarez-Filip *et al.*, 2011a). El índice de rugosidad empleado es la razón de la longitud de una cadena amoldada a la superficie arrecifal sobre la distancia en línea recta entre los puntos de inicio y final de la cadena (Álvarez-Filip *et al.*, 2011). Se utilizó una cadena de 15 m de longitud (con eslabones de 1 cm de largo) que se colocó en el arrecife siguiendo cuidadosamente el contorno detallado de los corales y otros atributos del arrecife (grietas de las rocas, esponjas) alineando las ramas individuales y el montaje de la cadena entre los módulos de los corales (Fig. 6). Para calcular el índice de rugosidad del arrecife, la distancia del contorno se divide por la distancia lineal entre el inicio y el punto final ( $IR = L/d$ ) donde IR es el índice de rugosidad, L es la longitud total (m) y d es la distancia horizontal de la

cadena siguiendo el contorno del sustrato. Se realizó esto tres veces a lo largo de 10 transectos, y el promedio se tomó como la medida de rugosidad a lo largo del eje del transecto. Una superficie perfectamente plana tiene un índice de rugosidad de 1, mientras que los números más grandes indican una complejidad más alta (Alvarez Filip *et al.*, 2009).

Se realizaron pruebas de t para muestras independientes para ver la diferencia entre las medias del índice de rugosidad del sitio complejo y el sitio poco complejo para esto se compararon 10 réplicas por cada sitio (Zar, 1996).

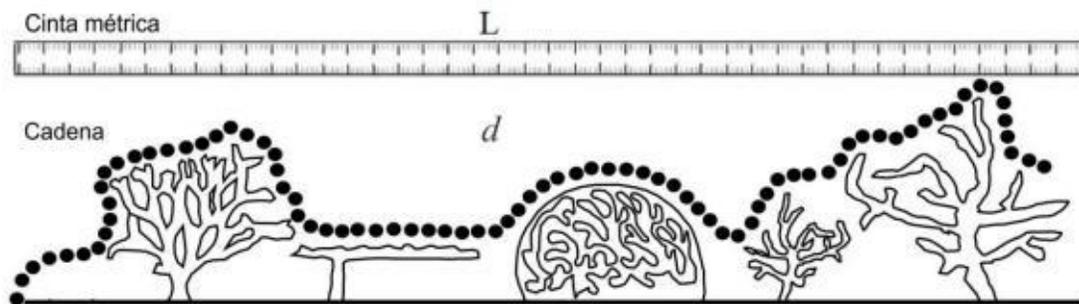


Figura 6. Método de cadena para medir el índice de rugosidad (IR) (modificado de Friedman *et al.*, 2012)

Además de medir el índice de rugosidad mediante el método de la cadena, también medimos la complejidad del hábitat en 10 transectos de 25 metros, con base en la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS-Habitat Assessment Score) que toma en cuenta las siguientes variables: rugosidad, formas de crecimiento, altura, tamaño de los refugios, cobertura viva de corales, macroalgas, esponjas, y el porcentaje de sustrato duro. La Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) es un método diseñado por Gratwicke y Speight (2005) para medir la complejidad estructural en ambientes tropicales marinos, para cada una de las variables observadas la escala va del 1 al 5. Se compararon de manera descriptiva las variables medidas y además se realizó un análisis exploratorio de datos mediante un Análisis de Componentes Principales. También se realizó una t de student para muestras independientes entre los valores de los 10 transectos medidos para cada sitio.

La rugosidad se midió de acuerdo a como era el relieve del sustrato coralino, un valor de 1 es un sustrato plano y un valor de 5 un sustrato muy rugoso. Se observaron las formas de crecimiento, masiva, incrustante, ramificada, cilíndrica y la escala del 1 al 5 dependió de

cuantas formas se observaban, en la figura 5 podemos observar la puntuación que se le dió a cada una de estas variables de acuerdo a las características que se presentaban. En cuanto a la altura, esta se estimó visualmente y de acuerdo a la escala descrita en la figura 7 se asignaba el valor. En el porcentaje de cobertura viva se observaron los corales, esponjas vivas y además el grupo de las macroalgas, se estimó su porcentaje dentro de cada transecto así como también el porcentaje de sustrato duro, que en este caso eran los esqueletos de corales muertos. Se hicieron anotaciones generales del hábitat alrededor de los transectos.

Los datos de tamaño de refugios fueron analizados por separado ya que fueron el atributo de la calidad del hábitat más importante para las langostas ya que son altamente dependientes de estos, por ello mediante una prueba de t de dos muestras independientes observamos si se presentaban diferencias significativas entre el tamaño de los refugios de los dos sitios de muestreo.

<b>Escala HAS</b>					
<b>Rugosidad</b> – estimación visual topográfica del sustrato	1	2	3	4	5
					
<b>Número de formas de crecimiento</b> – Lobulada/Flamentosa/Masiva/Plana/Incrustante	<2	3 & 4	5 & 6	7 & 8	9–10
<b>Altura</b> – estimación visual de la altura de la arquitectura del hábitat en cm.	0–9	10–19	20–39	40–79	>80
<b>Tamaño de los refugios</b> – huecos o cuevas en el hábitat y el tamaño aproximado en cm. 1)1-5,2)6-15,3)16-30,4)31-50 y 5)>50cm.	0–1	2	3	4	5
<b>Porcentaje de cobertura viva</b> corales, macroalgas, esponjas (%)	0–19	20–39	40–59	60–79	80–100
<b>Porcentaje de Sustrato duro (%)</b>	0–19	20–39	40–59	60–79	80–100

Figura 7. Tabla con la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) para medir la complejidad estructural de los parches arrecifales (modificado de Gratwicke y Speight, 2005).

## *Estimación de la densidad poblacional de Panulirus guttatus*

Las langostas *P. guttatus* son de hábitos nocturnos y es común encontrarlas caminando o forrajeando durante buceos nocturnos en el arrecife, mientras que durante el día el carácter críptico de estas langostas hace difícil la observación ya que permanecen escondidas en lo más profundo dentro de sus refugios (grietas, cavidades y cuevas). Se utilizaron dos métodos diferentes para estimar la densidad de *P. guttatus*.

1) Se realizaron 4 buceos nocturnos el 20, 25, 27 y 28 de agosto del 2014 con una duración de 20 minutos y con 4 buzos. Cada buzo anotó cuántas langostas se observaron durante cada buceo. Posteriormente la velocidad de nado fue estimada cronometrando el tiempo que se tardaba cada buzo en recorrer un transecto de 2 x 30 m, esto se midió dos veces por buzo, para así estimar la velocidad y por ende los m<sup>2</sup> que revisaron cada uno. Con estos datos se estimó cuántas langostas se observaron por cada 1000 m<sup>2</sup> mediante la siguiente ecuación (modificada de Wynne y Côté, 2007):

$$\text{Densidad observable (langostas/1000 m}^2\text{)} = \left( \frac{\text{Abundancia relativa (langostas/minuto)}}{\text{Velocidad de nado (m}^2\text{/minuto)}} \right) \times 1000$$

2) Método de transectos, se realizaron buceos nocturnos y se extendieron 10 transectos de 4 x 25 m = 100 m<sup>2</sup> en cada parche arrecifal. Un buzo extendió el transecto que consistió en una cinta de medir plástica de 25 m de longitud, mientras que otros dos buzos recorrieron el área y observaron dos metros de cada lado contando el número de langostas que caían dentro del transecto de banda. De esta manera se estimó también el número de langostas por cada 1000 m<sup>2</sup>.

Se realizaron estos dos métodos de medición poblacional de las langostas para compararlos entre sí, ya que el más utilizado en trabajos anteriores es el de transectos, pero el de tiempo de buceo es un método más práctico ya que puede ser realizado por menos buzos y en menos tiempo.

Los datos de la densidad de langostas fueron transformados a ln (n+1) para normalizarlos y aumentar la homogeneidad de varianzas, lo cual se corroboró con el Test de Levene para la igualdad de varianzas (Zar, 1996). Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM por

sus siglas en inglés) asumiendo que los datos tienen una distribución normal, este análisis se realizó con el programa STATISTICA para examinar el efecto del método (2 niveles: transecto y tiempo) y el sitio (2 niveles: sitio complejo y sitio no complejo) en la densidad de *P. guttatus* (N° de individuos/ 1000 m<sup>2</sup>).

Además se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para observar qué variables de la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) se relacionaban más y además para observar si los datos del sitio poco complejo y sitio complejo se separaban en dos grupos.

### *Muestreo de langostas*

Mediante buceo scuba entre los meses de noviembre 2014 y marzo 2015 se colectó 29 langostas en el sitio complejo y 31 en el sitio poco complejo. Todos los individuos fueron adultos de la especie *Panulirus guttatus*, las langostas se capturaron con redes manuales.

De cada langosta se registró la longitud del cefalotórax (LC,  $\pm 0.1$  mm, medición entre las espinas rostrales y el margen posterior del cefalotórax), el peso total (PT,  $\pm 0.1$  g después de eliminar el exceso de agua), el sexo y la fase sexual así como el estadio gonádico.

Después de estas mediciones las langostas se colocaron en hielo con el fin de detener la digestión y preservar los tejidos y los contenidos gástricos, para después sacrificarlas, disectarlas y conservar el estómago en alcohol al 70% para su posterior análisis al microscopio. Adicionalmente, se tomó una muestra de músculo que se congeló a -20° para el análisis de isótopos estables.

### *Medición de Índices de condición nutricional*

El estado o condición nutricional de las langostas es una medida del grado en que éstas han acumulado las reservas energéticas necesarias para la adecuada realización de las funciones fisiológicas y el crecimiento (Moore *et al.*, 2000). Esta condición depende principalmente de la disponibilidad de alimento y de la calidad del mismo (Lozano-Álvarez y Aramoni-Serrano 1996). Además de esto, la disponibilidad de refugios y la ocurrencia de

enfermedades pueden también influir en el estado nutricional de estos crustáceos (Behringer y Butler 2006), sin embargo, los cambios más evidentes en dicho estado son causados por períodos de hambruna relativamente prolongados.

Decidimos analizar si la complejidad del hábitat afectaba el índice de condición nutricional debido a que posiblemente en el sitio menos complejo las langostas son más vulnerables a la depredación y salen menos de sus refugios a forrajear lo cual provoca que pasen más tiempo sin alimentarse y por lo tanto esto posiblemente afecte su condición nutricional.

Se midieron tres índices de condición nutricional, el primero es la razón del peso total entre la longitud del cefalotórax (PT/LC), el segundo es el índice Hepatosomático (IHS) y el tercero el índice de refracción de la hemolinfa (IRH), los tres métodos son muy utilizados en trabajos donde se evalúa la condición nutricional de langostas.

Para calcular el primer índice de condición nutricional se dividió el Peso Total de las langostas entre la Longitud del Cefalotórax (PT/LC).

Se disectaron las langostas para extraer la glándula digestiva, ésta fue pesada y el peso relativo de la glándula digestiva (peso de la glándula digestiva (PGD)/peso total (PT) x 100) fue utilizado como el índice hepatosomático (IHS).

Para medir el índice de refracción de la hemolinfa (IRH) se utilizó el método de Lorenzon *et al.* (2011) con algunas modificaciones, se secaron las langostas con papel absorbente, después se extrajeron 100  $\mu\text{L}$  de hemolinfa del seno pericardial o de las membranas articulares de los pereopodos con una jeringa estéril de 1 mL. Se colocó una gota de hemolinfa directamente sobre el refractómetro previamente calibrado con NaCl al 3%. El rango de medición de la densidad de la hemolinfa por el refractómetro fue de 1.333-1.360  $\text{gL}^{-1}$  con una precisión de 0.0005. Se guardó la punta del pleópodo para examinar en el microscopio la retracción de las setas en el pleópodo y determinar el estado de muda (Lyle y MacDonald, 1983) ya que es importante considerarla en las mediciones de condición nutricional debido a que se ha visto que cerca y durante la muda no se alimentan (Behringer y Butler, 2006).

El IRH, provee un estimado de la concentración de proteína de suero de la hemolinfa, lo cual es una aproximación de la condición fisiológica una vez que se toma la etapa de muda en cuenta (Behringer y Butler, 2006). Esta técnica fue descrita inicialmente para *Jasus edwardsii* (Musgrove, 2001) y también se ha observado que es un buen indicador de la condición nutricional en la langosta de quebras americana *Homarus americanus* (Stewart *et al.*, 1967; Oliver y Mac Dairmid, 2001).

El IRH es convertido a proteína de suero usando la ecuación (1).

Ecuación 1:  $y = -0.139 + 1.203 * X$

Donde X es la lectura del refractómetro (Behringer y Butler, 2006).

Para probar la significancia estadística en la diferencia entre los valores de los tres índices de condición nutricional de los dos sitios de muestreo se llevó a cabo una prueba t-student con un nivel de significancia de 0.05 asegurando que la distribución fuese normal (test Shapiro Wilk) y las varianzas homogéneas (Test de Levene).

#### *Caracterización de la dieta de P. guttatus*

Se analizó el contenido estomacal de todos los individuos recolectados según el método de Briones-Fourzán *et al.* (2003) con algunas modificaciones. Se revisaron todos los individuos recolectados por sitio de muestreo. Los estómagos se colocaron en cajas de Petri con alcohol al 70% bajo el microscopio estereoscópico.

Se observaron los contenidos estomacales para identificar de que se habían alimentado. Se realizó un análisis cualitativo del contenido estomacal con una escala visual para fines prácticos, se vio el porcentaje de llenado del estómago de acuerdo a la siguiente escala: 0% (0-5%), 10% (6-15%), 25% (16-35%), 50% (36-65%), 75% (66-90%) y 100% (91-100%). Las estimaciones visuales del porcentaje de llenado del estómago son subjetivas, tienen la ventaja de ser simples y rápidas de realizar y proveen de una medida fiable para determinar diferencias en la cantidad de contenido estomacal entre los individuos de la misma especie independientemente de su tamaño. Se realizó una prueba de  $\chi^2$  para ver si había diferencias en el llenado del estómago entre un sitio y otro. El análisis de la dieta se llevó a cabo con los estómagos que tenían  $\geq 10\%$  de llenado. La selección de las categorías

dietéticas se realizó según (Colinas-Sánchez y Briones Fourzán, 1990) con algunas modificaciones.

Se realizaron análisis del contenido estomacal con ayuda de un microscopio estereoscópico. De los restos de organismos encontrados se identificó hasta el menor nivel taxonómico posible. La mayoría solamente pudieron clasificarse hasta familia u orden debido a que estaban parcialmente digeridos o muy fragmentados. Se determinó el porcentaje de ocurrencia para cada categoría taxonómica del contenido estomacal (%F= el número de estómagos que contienen cierta categoría de alimento/ número total de estómagos examinados x 100).

El porcentaje de ocurrencia provee de una medida cualitativa de la contribución de cada categoría taxonómica a la alimentación de las langostas. Se estimó el porcentaje de volumen de cada categoría de alimento en el estómago de la langosta, se utilizó papel milimétrico pegado debajo de la caja de Petri que nos permite tener una escala para medir el área (mm<sup>2</sup>) por grupo trófico dentro del estómago (V%°) (Briones-Fourzán *et al.*, 2003).

Se obtuvo el Índice de Importancia Relativa (IRR) a partir de la ecuación 2. Ecuación 2:

$$IRR = F\% \times V\% / 100$$

Donde F% es el porcentaje de ocurrencia y V% el porcentaje de volumen de cada presa en el estómago (Hyslop, 1980).

#### *Extracción de lípidos del músculo de P. guttatus*

Bajo la consideración de que el contenido de lípidos puede repercutir en la señal isotópica de una muestra (Dowdall, 2006) se decidió analizar un número reducido de muestras de músculo de la langosta *P. guttatus* (12 muestras) abarcando un análisis de muestras con (6) y sin lípidos (6).

Se extrajeron los lípidos de las muestras de músculo de langosta, se utilizó el método de Folch *et al.* (1957), con algunas modificaciones. Se pesaron seis muestras de un gramo de músculo de *Panulirus guttatus* elegidas al azar, tres del sitio complejo y tres del sitio no complejo. Se colocó el gramo de músculo en un tubo de ensayo pesado previamente, se agregó a la muestra 2 mL de cloroformo y 1 mL de metanol. Para desintegrar el tejido se

colocaron los tubos en un sonicador con hielo durante 20 minutos y se cambió la atmósfera de los tubos de O<sub>2</sub> a N<sub>2</sub>, se taparon los tubos y se sellaron con parafilm, guardándolos en estas condiciones en un congelador a -20°C por 24 horas.

Después de las 24 horas se agregó 1 mL de agua ultrapura *Milli-Q* a cada tubo y se agitó con vortex y se metió nuevamente al sonicador por 20 minutos. Posteriormente se colocaron los tubos balanceados en la centrífuga por 10 minutos a 300 rpm a 5°C. Los lípidos (base de abajo) se extrajeron utilizando una pipeta Pasteur para cada muestra y se desecharon. Los tubos que contenían el primer extracto se les agregó 2 mL de cloroformo y se repitió el procedimiento de agitarlos con vortex, sonicarlos y centrifugarlos en las mismas condiciones; se volvieron a extraer los lípidos con pipeta Pasteur. Finalmente se puso la muestra de músculo sobre papel filtro para enjuagar el cloroformo y después se colocaron sobre papel aluminio para posteriormente ponerlos a secar en la incubadora y realizar el protocolo para el análisis de isótopos estables.

Se realizaron pruebas de *t* pareada para muestras dependientes para ver la diferencia entre las medias del  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$  de los músculos de langosta con y sin lípidos (nA=6, nB=6, g.l.=10).

#### *Determinación de señales isotópicas de C y N de P. guttatus*

Se tomaron biopsias de músculo de la cola de cada langosta capturada en un tiempo no mayor a 30 min después de la recolecta, el tejido se preservó congelado a -20° C. La preparación de la muestra de tejido para la determinación de la composición isotópica consta de cuatro pasos principales: extracción de lípidos (no siempre), secado, molienda, y pesaje. Cada paso debe realizarse con precaución para asegurarse de que las muestras no se contaminen. Las muestras se enjuagaron con agua ultrapura *Milli-Q* y se colocaron en charolas de papel aluminio que a su vez se metieron en un refractario de aluminio para poner a secar en un horno a 50-60°C durante 24 h o hasta que el tejido estuviera completamente seco (Fig. 8-a). El tejido seco se pulverizó en mortero de ágata hasta obtener un polvo fino (Fig. 8-b). Se utilizó una balanza analítica para el pesaje de muestras de abundancia natural y 1mg +/- 0.2mg del polvo obtenido fue transferido y pesado en las cápsulas de estaño por tratarse de muestras de invertebrados (pesos estándares

internacionales) (Fig. 8-c), las cápsulas fueron comprimidas al máximo para evitar presencia de aire que pudiera afectar el análisis (Fig. 8-d). Cada cápsula comprimida se colocó en una bandeja de muestras de la marca Costech. La composición específica de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de todas las muestras se determinó utilizando un espectrómetro de masas atómicas, en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del IPN en La Paz, Baja California Sur a donde se enviaron todas las muestras.



a)



b)



c)



Figura 8. Técnica para encapsular la muestra de músculo para su posterior análisis en el espectrómetro de masas atómicas. a) El músculo se deja en la incubadora a 60° por 24 horas, b) una vez seco, el pedazo de músculo se pulveriza en un mortero de ágata, c) se coloca 1 mg del polvo dentro de una cápsula de estaño, d) la cápsula se comprime con pinzas hasta no dejar nada de aire dentro.

Los valores isotópicos ( $\delta$ ) de carbono y nitrógeno fueron estimados sobre la base de valores estándares internacionales de carbonatos y nitrógeno atmosférico, respectivamente. La abundancia de los isótopos de mayor peso ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) en las muestras se expresa como una razón en partes por mil (ppm) por medio de la ecuación 3:

$$\text{Ecuación 3: } \delta^{15}\text{N o } \delta^{13}\text{C} = [(R \text{ muestra}) / (R \text{ estándar} - 1)] \times 1000$$

Donde R es  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  respectivamente, el promedio y los intervalos de confianza al 95% de los isótopos de carbono y nitrógeno se graficaron para detectar la posición relativa entre las langostas de los dos sitios de muestreo (Michener y Kauffman, 2007).

Se hizo una prueba de normalidad gráfica haciendo histogramas de frecuencia con los datos así como el test de Shapiro Wilk, por otro lado para la homogeneidad de varianzas se hizo el test de Levene con los datos de los deltas isotópicos de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ . Se realizaron pruebas de  $t$  para muestras independientes (Zar, 1996) para ver la diferencia entre las medias del  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$  entre el sitio complejo y sitio poco complejo.

## RESULTADOS

### Complejidad estructural

El índice de rugosidad del sitio complejo fue de  $1.9 \pm 0.6$  y el índice de rugosidad del sitio menos complejo fue de  $1.02 \pm 0.05$ . Los índices de rugosidad de ambos sitios son significativamente diferentes  $t= 7.125$ ,  $g.l.= 13.9$ ,  $p < 0.05$ . Por lo que efectivamente, un sitio es más complejo estructuralmente que el otro.

En las figuras 10 y 11 se puede observar el relieve de los dos parches arrecifales de diferente complejidad estructural obtenidos a partir de los datos de la ecosonda y en el programa Surfer 11: el sitio 1 es el estructuralmente complejo (Fig.9) y el sitio 2 el estructuralmente poco complejo (Fig. 10).

El sitio estructuralmente complejo (Fig. 10 y 12) tiene un área de 140 x 80 m., presenta un relieve abrupto formado por los esqueletos de corales hermatípicos, además el lugar presenta muchos gorgonáceos del género *Gorgonia* y otros octocorales. Se pueden observar los corales de la especie *Acropora palmata* que están distribuidos por todo el contorno del parche arrecifal y a los costados está el coral de fuego *Millepora complanata*, también se pueden ver los corales *Porites astreoides* y *Undaria tenuifolia* distribuidos por todo el parche. Se pueden observar numerosas cuevas en el arrecife de hasta 1 x 2 m que son utilizadas como refugio por las langostas. El parche arrecifal presenta además macroalgas verdes del género *Halimeda* y las macroalgas pardas del género *Dyctiota* en su mayoría, así como varias especies de esponjas entre las que se encuentra el género *Cliona*. La puntuación en la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) para este sitio fue de 14.7.

El sitio menos complejo (Fig.11 y 13) tiene un área de 140 x 100 m, presenta un relieve muy plano a comparación del parche arrecifal complejo, exceptuando la pendiente que hay al inicio. Se pueden observar en su mayoría corales muertos y gran dominancia de macroalgas verdes y pardas (*Halimeda spp.* y *Dyctiota spp.*). El sustrato duro está conformado por fragmentos de coral por lo que los refugios existentes son más pequeños que los del parche arrecifal complejo con un tamaño aproximado de 20x20 cm. La puntuación

en la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) para este sitio fue de 12.50 menor al del sitio complejo por lo que de acuerdo a esta Escala de Caracterización del Hábitat si son dos parches arrecifales con calidad del hábitat diferente. Aunque la prueba de t entre los dos valores de cada sitio no resulto ser estadísticamente diferente ( $t= 1.98, g.l.=18, p=0.06$ )

En el Análisis de Componentes Principales (ACP) entre las variables medidas por la Escala de Caracterización del Hábitat (HAS) se encontró que el componente principal 1 explica el 62% de la variación en los datos y el componente 2 explica el 16%. Las formas de crecimiento, la rugosidad y la altura fueron las variables que más se relacionaron entre sí además de que se agruparon más con el sitio complejo. Por otro lado, las variables sustrato duro y tamaño de los refugios se agruparon con el sitio de menor complejidad estructural. La cobertura viva de corales, algas y esponjas fue la única variable que no se agrupó con otras variables. Además se analizó por separado las diferencias en el tamaño de los refugios del sitio complejo y el poco complejo y las diferencias no fueron significativas ( $t=1.75, g.l.=18, p=0.09$ ).

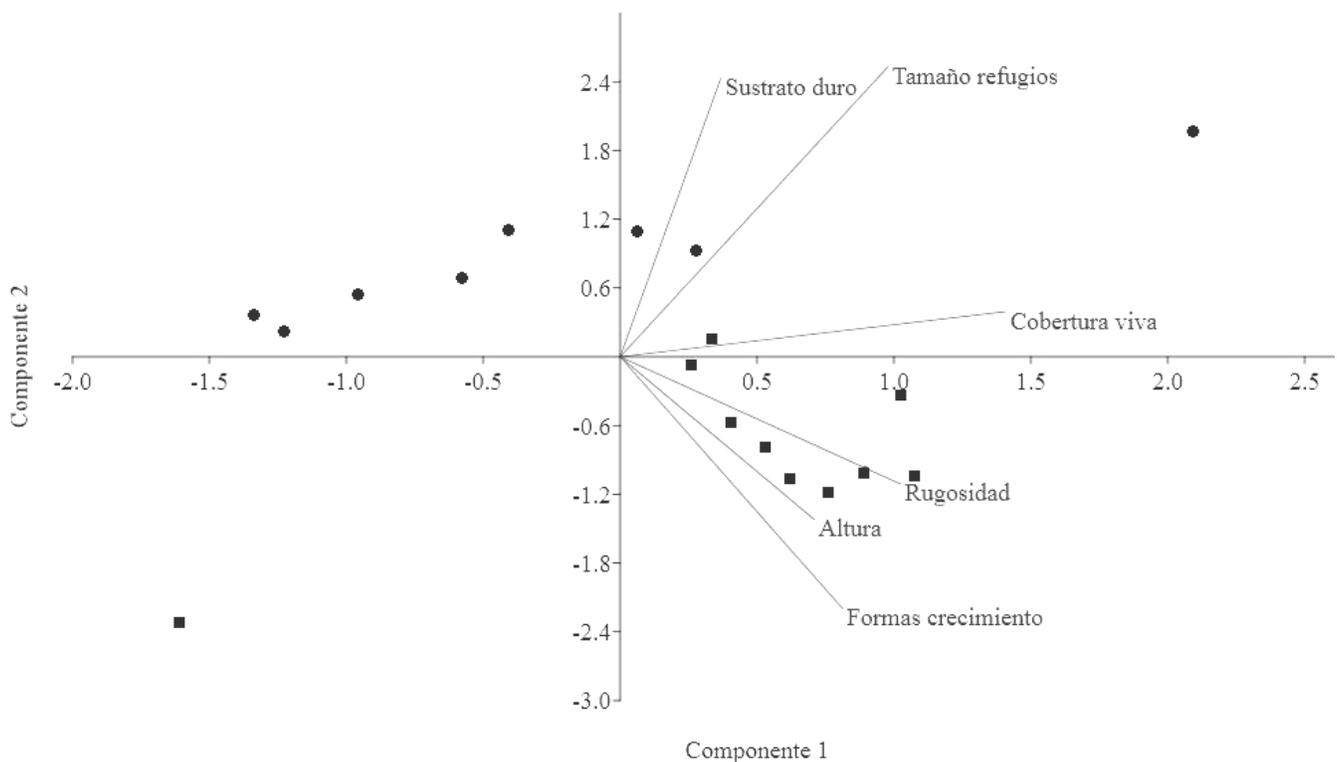


Figura 9. Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado en el Programa Past 3.0 entre el sitio complejo (●) y el sitio menos complejo (■).

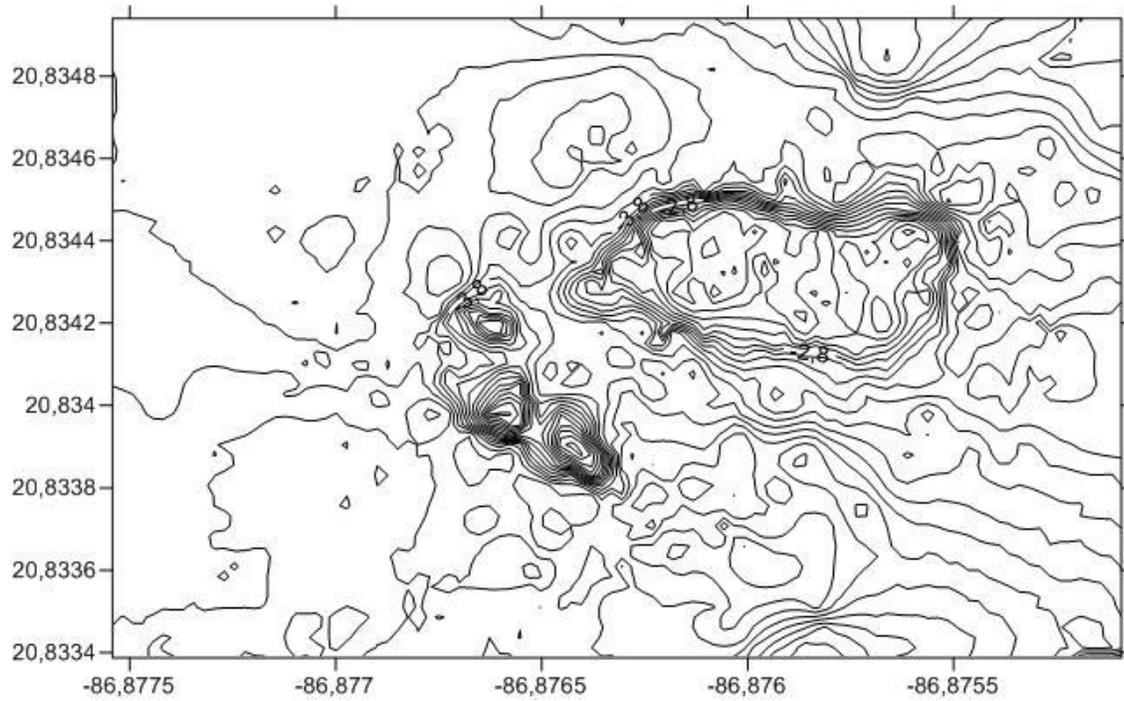


Figura 10. Mapa del relieve arrecifal del parche complejo. Las líneas más juntas indican un relieve más rugoso.

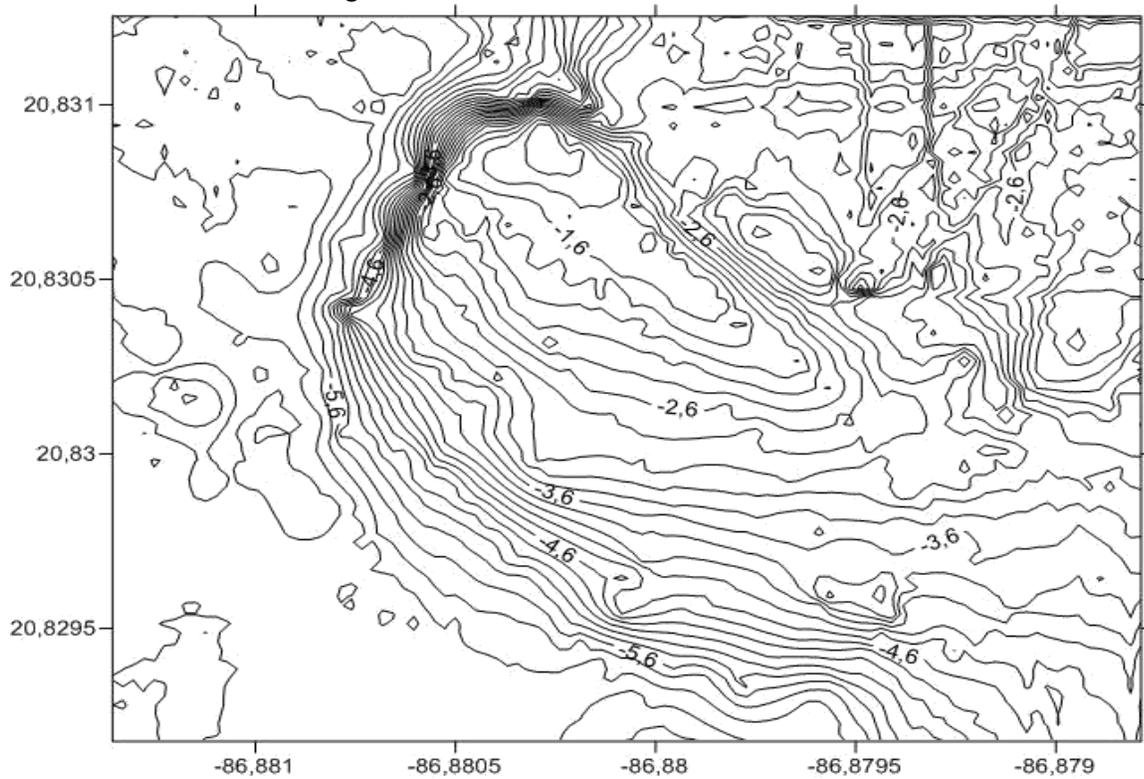


Figura 11. Mapa del relieve arrecifal del parche menos complejo y menos rugoso.

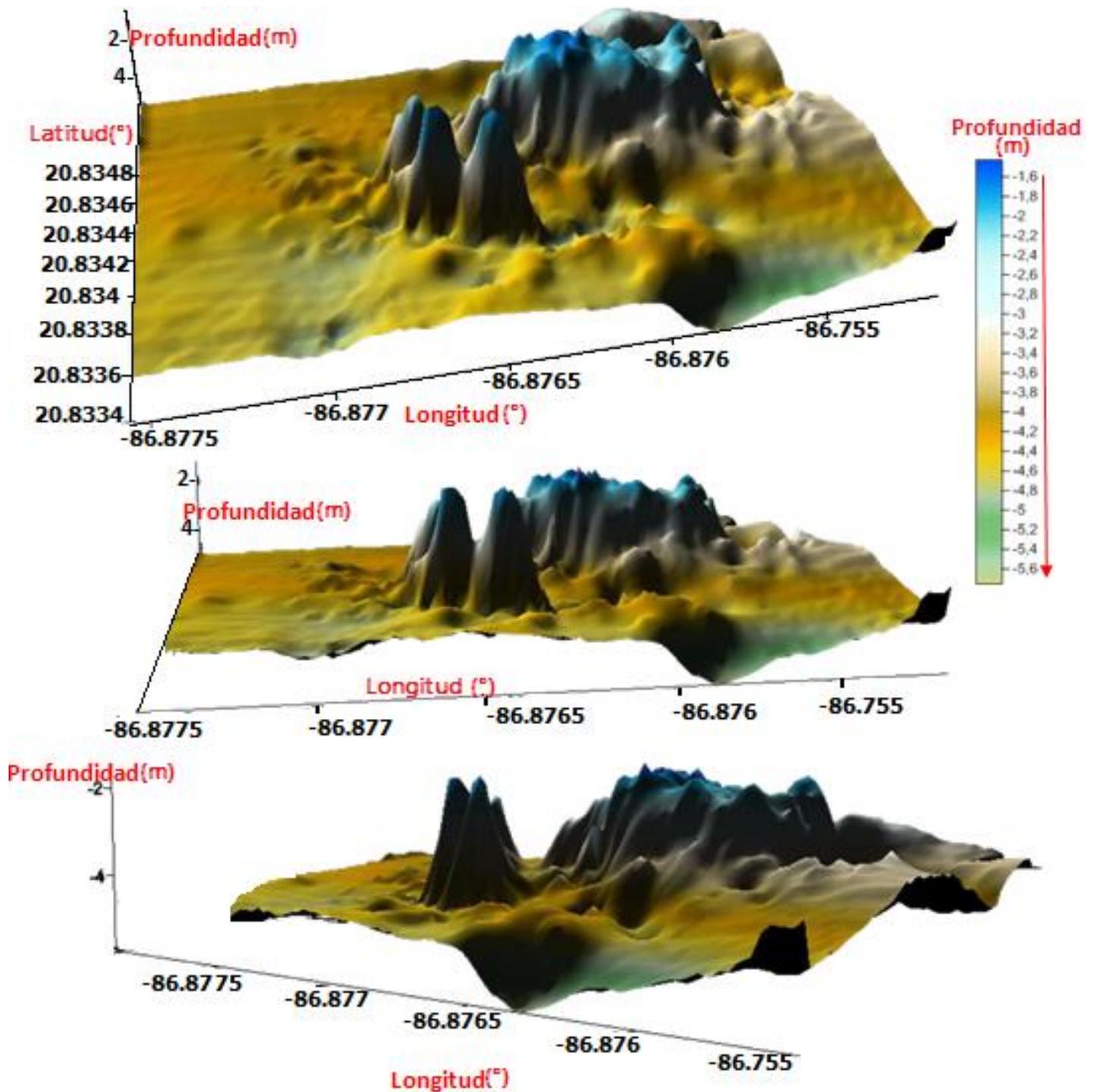


Figura 12. Batimetría en 3D del sitio estructuralmente complejo realizado con el programa Surfer 11. Los colores indican la profundidad conforme a la escala que se muestra al costado derecho y en los ejes de las figuras podemos observar la latitud y longitud.

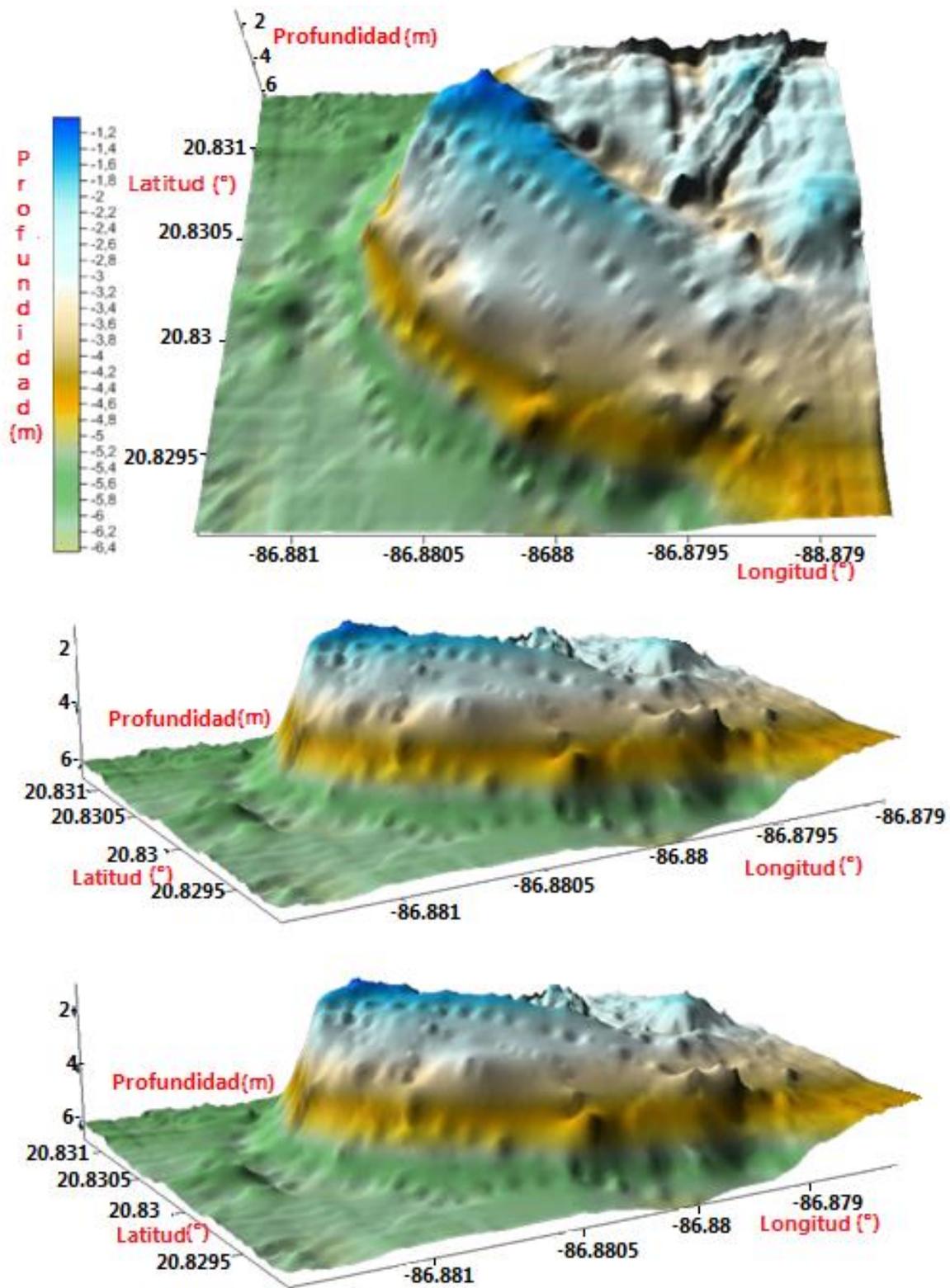


Figura 13. Batimetría en 3D del sitio estructuralmente poco complejo realizado con el programa Surfer 11. Los colores indican la profundidad conforme a la escala que se muestra al costado derecho de la tercera imagen, en los ejes de las figuras podemos observar la latitud y longitud.

## Densidad de *Panulirus guttatus*

Al analizar los datos, no se observaron diferencias significativas entre la densidad poblacional de las langostas del sitio complejo y el menos complejo. La densidad poblacional se midió con dos métodos distintos, tiempo de buceo y transecto y tampoco se encontraron diferencias significativas (Tabla 1).

Tabla 1. Modelo Linear General para densidad de *Panulirus guttatus* en los dos parches arrecifales y con dos métodos de medición distintos (Tiempo de buceo y transectos).

Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	P
Intercepto	78720.23	1	78720.24	113.25	<0.001
Sitio	291.67	1	291.67	0.42	0.52
Método	975.24	1	975.24	1.40	0.24
Sitio×Método	420.00	1	420.0040	0.60	0.44
Error	30583.43	44	695.08		

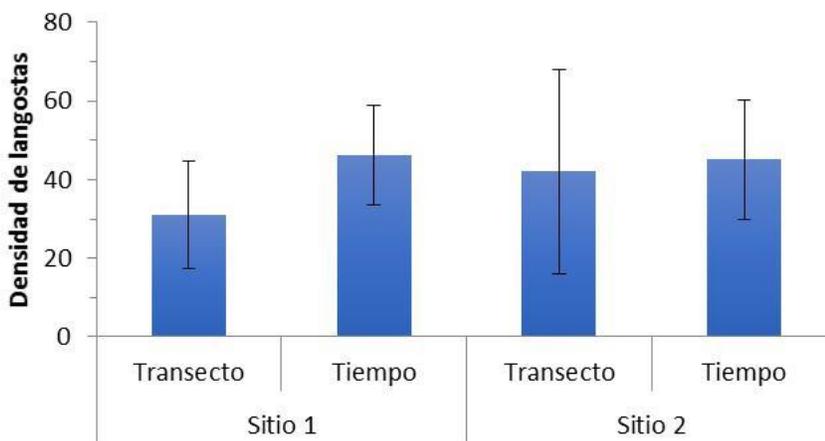


Figura 14. Densidad de langostas *Panulirus guttatus* (No. de individuos/ 1000 m<sup>2</sup>) en los dos parches arrecifales dentro del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos y con dos métodos de medición distintos, las barras de error indican un intervalo de confianza del 95%.

Al analizar los datos de la longitud del cefalotórax (LC), no se encontraron diferencias significativas entre la LC de las langostas del sitio complejo y el no complejo,  $t = 1.9762$ ,  $g.l = 55.311$ ,  $p = 0.053$ , sin embargo el valor de la  $p$  es marginal por lo que para saberlo con certeza habría que aumentar el número de muestra.

### **Condición nutricional de *P. guttatus***

Al analizar los datos del índice nutricional de peso total/ longitud del cefalotórax (PT/LC) de las langostas del sitio complejo y el menos complejo ( $t = 1.61$ ,  $g.l = 52.62$ ,  $p = 0.055$ ) no se encontraron diferencias significativas. Se tenía la hipótesis de que sí existían diferencias, esto debido a que las langostas en el sitio poco complejo podrían estar sometidas a un estrés mayor al tener menor disponibilidad de refugios y estar más tiempo fuera de uno para poder forrajear, siendo así más vulnerables a la depredación, sin embargo dichas diferencias no fueron observadas.

En el caso del índice de refracción de la hemolinfa tampoco se encontraron diferencias significativas entre los índices de las langostas de ambos sitios ( $t_c = -1.6507$ ,  $g.l = 42.033$ ,  $p = 0.9469$ ). Esto nos sugiere que los cambios en el hábitat no resultaron directamente en cambios fisiológicos como la concentración de proteínas en la hemolinfa de las langostas.

El índice hepatosomático tampoco resultó ser diferente entre los dos sitios con diferente complejidad estructural ( $t_c = -1.1424$ ,  $g.l = 50.64$ ,  $p = 0.1293$ ). Por lo que tampoco se encontró una relación entre las diferencias del hábitat y el estado del hepatopáncreas.

### Dieta de *P. guttatus*

En el sitio complejo, los moluscos fueron el alimento preferencial y como alimento secundario, encontramos a los crustáceos, erizos y las algas verdes, mientras que como alimento ocasional o circunstancial, se encontraron las algas coralinas, los poliquetos, las esponjas y la materia orgánica no identificada (MONI). Por otro lado, en el sitio poco complejo el grupo preferencial fueron los moluscos y los crustáceos, el alimento secundario fueron los poliquetos, los equinodermos y las algas verdes, y como alimento ocasional o circunstancial se encontraron las esponjas (Figura 15). No se encontraron diferencias significativas entre el llenado de los estómagos de las langostas de los dos sitios de muestreo ( $\chi^2 = 7,202$  g.l. = 11  $p = 0.78$ ). En cuanto a la vacuidad de los estómagos ésta se presentó en un porcentaje muy bajo, 10.34% en el sitio complejo y 3.22% en el sitio menos complejo.

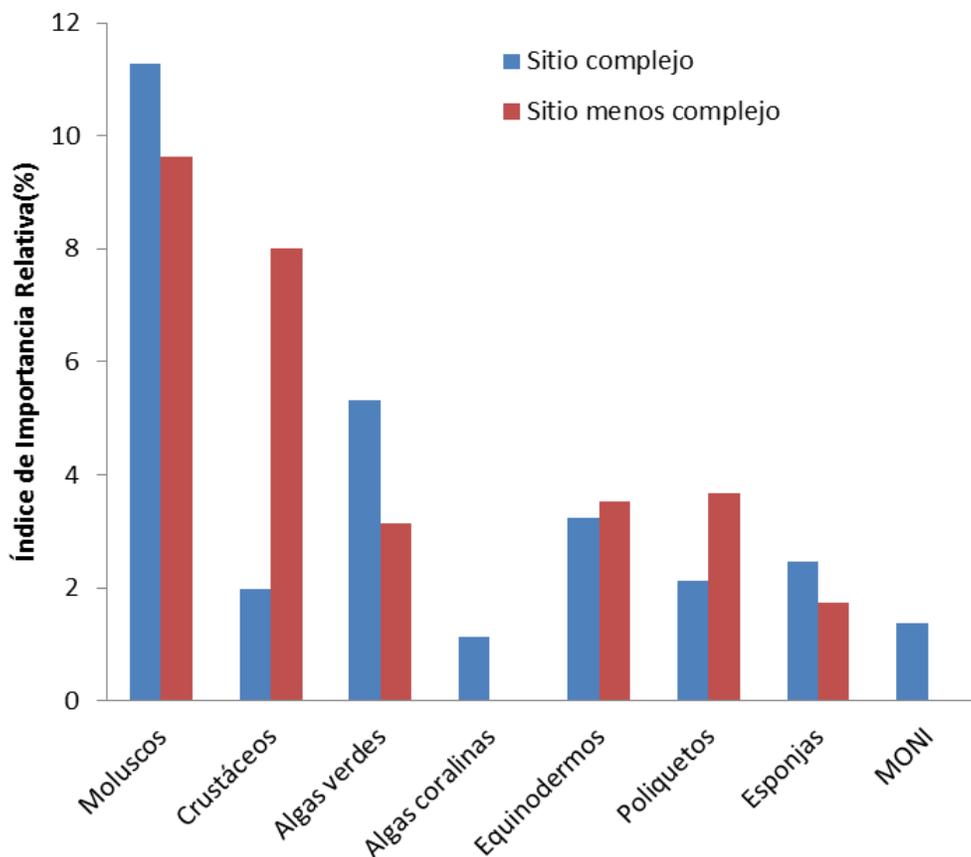


Figura 15. Índice de Importancia Relativa (IRI) de cada categoría de alimento en los dos sitios de muestreo, MONI son las siglas de materia orgánica no identificada.

El porcentaje de ocurrencia (%) y el volumen (%) de cada categoría de alimento encontrada en el estómago de las langostas fueron diferentes para cada sitio, sin embargo, las principales diferencias se dieron en el volumen de las algas coralinas que se encontraron exclusivamente en estómagos del sitio complejo. Además la materia orgánica no identificada tuvo un porcentaje de ocurrencia y un volumen mayor en el sitio complejo (tabla 2).

Los moluscos fueron el grupo predominante en ambos sitios, en segundo lugar el grupo de los crustáceos sin embargo estos fueron más abundantes en el sitio menos complejo; en tercer lugar las algas verdes, siendo más abundantes en el sitio complejo. Los poliquetos fueron más numerosos en los estómagos de las langostas del sitio menos complejo, los equinodermos fueron ligeramente más abundantes en el sitio menos complejo, sin embargo cabe mencionar que en el sitio complejo predominaron los erizos y en el sitio menos complejo los ofiuros. El grupo menos abundante fue el de las esponjas el cual se presentó en mayor proporción en los estómagos del sitio complejo.

En el sitio complejo se encontraron cangrejos ermitaños del género *Paguristes* los cuales no aparecieron en los estómagos de las langostas del otro sitio, además se encontró más variedad de formas de quelas de cangrejo que aunque no pudieron identificarse a nivel específico sino solo a Subfamilia (Mithracinae) y en algunos casos hasta género (*Mithrax* y *Mitrachulus*) si se separaron en morfotipos diferenciando hasta 5 tipos de quelas de cangrejo diferentes (a diferencia de solo 2 en el sitio no complejo), también se encontraron huevos de langosta que parecen ser de alguna especie de langosta de la familia Scyllaridae (Briones-Fourzán, com. pers.). En el sitio poco complejo se encontraron ofiuros, lapas e isópodos en algunos estómagos y aunque no representaron un gran volumen solo aparecieron en estómagos de langostas recolectadas en este sitio.

Tabla 2. Porcentaje de ocurrencia (F%) y volumen de alimento dentro del estómago (V%) de los diferentes componentes en la dieta de *Panulirus guttatus* en los dos sitios de muestreo

Categoría de alimento	Sitio complejo		Sitio menos complejo	
	%F	%V	%F	%V
Moluscos	65.5	17.2	61.2	15.7
Crustáceos	24.1	8.2	41.9	19.1
Algas verdes	31.0	17.1	25.8	12.2
Algas coralinas	6.8	16.7	0	0
Equinodermos	31.0	10.4	29.0	12.2
Poliquetos	20.6	10.3	16.1	22.7
Esponjas	20.6	11.9	9.6	18
Materia orgánica no identificada (MONI)	17.2	7.9	6.4	0.06

### Señales isotópicas de carbono y nitrógeno de *P. guttatus*

Se analizaron las diferencias entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las muestras con y sin lípidos del sitio complejo, y no se encontraron diferencias significativas  $t= 2.23$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p=0.13$ . En el caso de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  tampoco se encontraron diferencias entre las muestras con y sin lípidos  $t= 2.94$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p=0.09$ .

En las muestras del sitio menos complejo, no se encontraron diferencias en el  $\delta^{13}\text{C}$  entre las muestras con y sin lípidos  $t= -0.89$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p=0.4$ . Sólo en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  si hubo diferencias significativas  $t= 4.48$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p=0.04$ .

Tabla 3. Valores isotópicos promedio del musculo de la langosta *Panulirus guttatus* en función del sitio de muestreo.

	Con lípidos		Sin Lípidos	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<b>Sitio complejo</b>	-15.76	8.64	-15.34	9.27
<b>Sitio poco complejo</b>	-15.63	8.14	-15.03	9.17

Las muestras analizadas contienen lípidos y en cuanto a la comparación de los valores del  $\delta^{15}\text{N}$  entre los dos sitios con diferente complejidad estructural, no se encontraron diferencias significativas,  $t = 1.02$ ,  $g.l. = 38$ ,  $p = 0.31$ . Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas entre las medias del  $\delta^{13}\text{C}$  del sitio complejo y el menos complejo,  $t = -7.76$ ,  $g.l. = 38$ ,  $p < 0.001$ . Además la media del  $\delta^{13}\text{C}$  del sitio complejo es de  $-11.01$  y la del sitio menos complejo es  $-9.45$  por lo que se puede observar que la diferencia entre las medias es mayor a  $1 \text{ ‰}$  (Fig. 18).

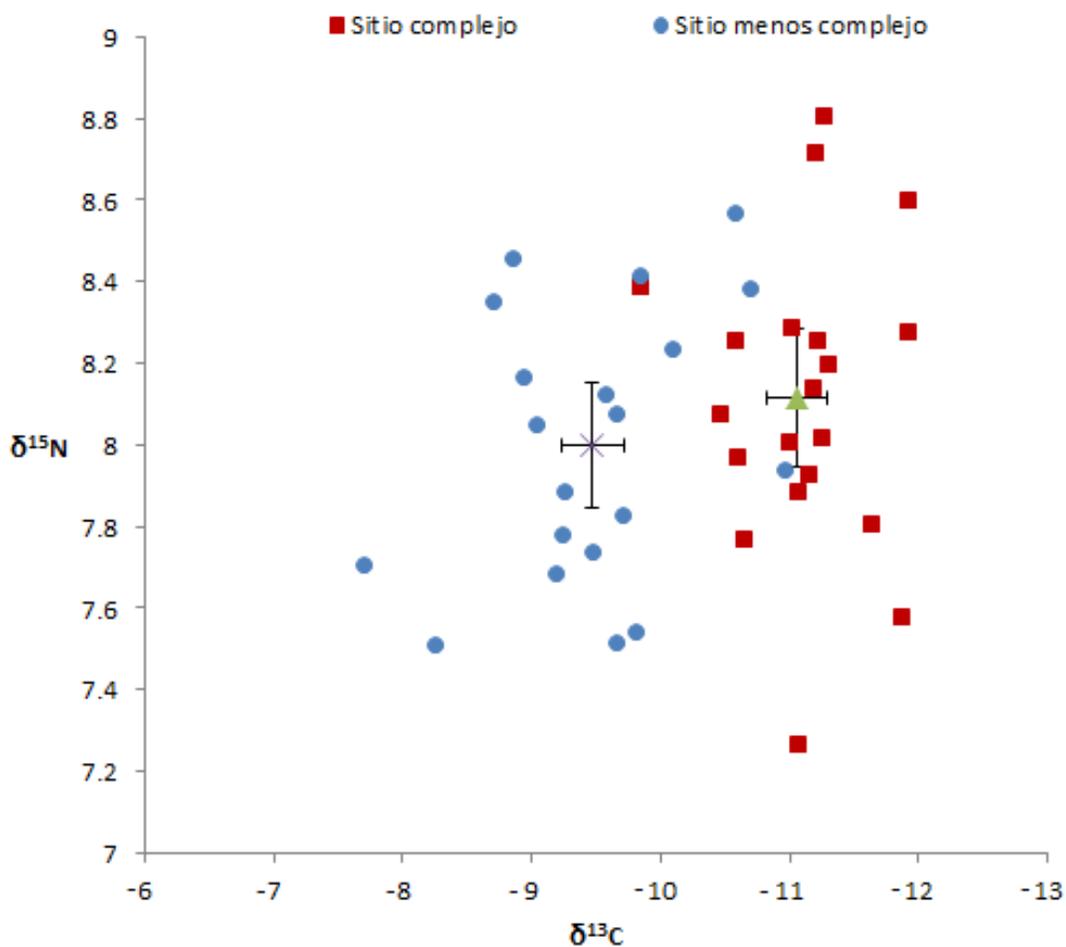


Figura 16. Deltas isotópicos de las langostas del sitio complejo y el no complejo. Las barras de error indican un Intervalo de Confianza del 95%.

## DISCUSIÓN

### *Complejidad estructural de los sitios de muestreo*

El índice de rugosidad (IR) de los dos sitios de muestreo fue estadísticamente diferente, el IR del sitio complejo fue de  $1.9 \pm 0.6$  y el del sitio menos complejo  $1.02 \pm 0.05$ . Un arrecife totalmente plano tiene un IR de 1 y en general los arrecifes planos del Caribe mexicano tienen un IR igual o menor a 1.5; además, teóricamente el índice puede tener valores infinitos pero en la naturaleza es poco común encontrar un arrecife con un IR mayor a 3 (Álvarez-Filip *et al.*, 2009). En las últimas cuatro décadas se ha visto que la complejidad estructural de los arrecifes del Caribe se redujo significativamente, de arrecifes con IR de 2.5, a arrecifes en la mejor de las condiciones con índices de 1.5 (Alvarez-Filip *et al.*, 2009). Esto se debe al aplanamiento constante de los arrecifes de coral y la pérdida de rugosidad, como consecuencia de la reducción de cobertura de coral vivo que es de  $\sim 1.4\%$  al año (Gardner *et al.*, 2003). La variación en la complejidad estructural entre zonas se debe a que los arrecifes pueden presentar diferencias en la estructura y composición de la comunidad bentónica los cuales determinan el grado de complejidad estructural del arrecife (Chávez-Ortiz, 2006). En el caso de este trabajo en el sitio complejo existía una mayor rugosidad en el sustrato coralino además de que habían varias formas de crecimiento de especies de corales como cabezos de *Diploria labyrinthiformis* y *Pseudodiploria strigosa* así como grandes estructuras ramificadas de *Acropora palmata*. Además había gorgonáceos (*Gorgonia spp.*) y otras especies de octocorales, así como esponjas del género *Cliona* y macroalgas verdes (*Halimeda spp.*) y pardas (*Dyctiota spp.*). La presencia de varias formas de crecimiento de corales aumenta la complejidad estructural coincidiendo con lo reportado por Dustan *et al.*, (2013) y Alvarez-Filip *et al.*, (2009).

Orvañanos-Donis, (2014) encontró una correlación positiva entre la complejidad estructural y el grupo de los corales escleractinios y por otra parte, encontró una correlación negativa entre la complejidad estructural y la abundancia de macroalgas, en el arrecife de Puerto Morelos, lo cual coincide con lo que observamos en este trabajo en donde el sitio complejo estaba dominado por corales escleractinios y el poco complejo por macroalgas.

Se observó una dominancia de las macroalgas verdes *Halimeda spp.* y pardas *Dyctiota spp.* en el arrecife menos complejo. Se ha visto que las macroalgas son un componente importante en las comunidades de arrecifes coralinos y que juegan un papel ecológico en las áreas donde estos se desarrollan (McCook, 1994b) y a la vez son los mayores competidores por espacio, luz y nutrientes con los corales, lo que afecta adversamente la sobrevivencia y distribución de los corales mediante mecanismos de abrasión y apropiación del espacio (Chadwick, 1988; Hughes, 1994). El incremento algal se presenta por diversos factores que favorecen su desarrollo como: disminución de herbívoros, aumento de nutrientes, cambios climáticos estacionales y variaciones en el ambiente físico (Hughes, 1994, Kaehler y Williams, 1998). Se ha observado que los arrecifes degradados presentan cambios de fase, pasando de ser comunidades dominadas por corales a dominadas por macroalgas (Steneck y Deither, 1994); sin embargo, los mecanismos causales de esta transformación a lo largo del Caribe aún son discutidos (Lapointe, 1989 y McCook *et al.*, 2001).

La escala de caracterización del Hábitat (HAS) fue de 14.7 en el sitio complejo y de 12.5 en el menos complejo por lo que de acuerdo a esta escala y a como se agruparon las variables en el análisis de componentes principales si se observaron diferencias en la calidad del hábitat entre ambos sitios, aunque en la prueba de t no se encontraron diferencias significativas ( $t= 1.98$ ,  $g.l.=18$ ,  $p=0.06$ ).

La Escala de caracterización del hábitat (HAS Habitat Assessment Score), además de incluir la rugosidad toma en cuenta otras variables como son el tamaño de los refugios, la altura de la arquitectura arrecifal, el número de las formas de crecimiento de los corales, así como la cobertura de coral vivo, algas, esponjas y sustrato duro, por lo que esto lo hace un buen indicador de la calidad del hábitat al tomar en cuenta otras variables. El Análisis de componentes principales mostró que la rugosidad se agrupó con la altura de la arquitectura arrecifal y las formas de crecimiento de los corales. Mientras que, por otro lado, el porcentaje de sustrato duro se relacionó más con el tamaño de los refugios aunque cabe mencionar que este fue solo un análisis exploratorio de datos y no un análisis de inferencia estadística.

### *Densidad poblacional de P. guttatus*

Los arrecifes de coral altamente complejos se correlacionan con una diversidad de organismos alta, debido al suplemento de carbono que les proporcionan (Wild *et al.*, 2004), la rugosidad de los corales modifica la turbulencia del agua y esto hace que haya más nutrientes suspendidos y zooplancton en la columna de agua como alimento disponible para otros organismos lo cual promueve el paso de energía a los organismos suspensívoros y sésiles (Atkinson y Bilger, 1992), los corales además generan microhábitats físicos como huecos o cuevas que son utilizados por organismos arrecifales sésiles para asentarse y por organismos móviles como refugio (Steele, 1999). Idjadi y Edmunds (2006) evaluaron el papel de los corales escleratinios como facilitadores para otros invertebrados encontraron que efectivamente los corales escleractinios se asocian a una alta diversidad de invertebrados pero no necesariamente con la abundancia de éstos. Posiblemente no se encontraron diferencias entre las densidades poblacionales de las langostas debido a que las langostas encuentran refugio aun en arrecifes poco complejos, además de que no encontramos diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los refugios. Además se observó que las langostas del sitio menos complejo utilizan como refugio pedacería de coral acumulada, sin embargo esto no significa que no existan diferencias debidas a la complejidad estructural en otro nivel de organización.

### *Caracterización de la dieta de Panulirus guttatus*

El análisis de contenido estomacal reveló numerosos taxa consumidos por *Panulirus guttatus*: crustáceos, moluscos, equinodermos, poliquetos, esponjas, algas verdes y algas coralinas por lo que *P. guttatus* es un omnívoro oportunista como es el caso de otras langostas de la familia Palinuridae (i.e. *Panulirus elephas*, Goni *et al.*, 2001; *Panulirus argus*, Briones Fourzan *et al.*, 2003; *Jasus edwardsii*, Guess *et al.*, 2009; *Panulirus cygnus*, MacArthur *et al.*, 2011).

Una de las principales diferencias encontradas en el contenido estomacal es que solo se encontraron algas coralinas en los estómagos de las langostas del sitio complejo. Las algas coralinas pueden contribuir a la cantidad de nitrógeno y carbono que conforma al músculo

como ha sido encontrado en *Panulirus cygnus* (MacArthur *et al.*, 2011) y además provee Ca para el mantenimiento del exoesqueleto como lo ha reportado Joll y Crossland (1983).

Existen estudios sobre el cambio de fase coral-macroalgas (McCook, 1999) pero estos estudios no consideran la pérdida de la diversidad de otras algas marinas, dos grupos de algas se ven afectados por el cambio de fase coral-macroalgas y son las zooxantelas que se encuentran como simbiontes dentro de los corales (LaJeunesse, 2002) y las algas coralinas incrustantes que estimulan el asentamiento del coral (Heyward y Negri 1999) por lo que la presencia o ausencia de estas algas también debe afectar la cadena trófica del arrecife coralino.

El hecho de haber encontrado un gran porcentaje de algas verdes en los contenidos estomacales puede deberse a que estas algas son hábitat para varias especies de crustáceos herbívoros como los cangrejos del género *Mithrax* y *Mithraculus* que posiblemente al forrajear entre las algas verdes son ingeridos por las langostas junto con las algas, además de que *P. guttatus* es omnívora y también se alimenta de macroalgas.

Se puede apreciar que los moluscos fueron el principal grupo en la dieta de las langostas *P. guttatus* algo similar a lo reportado por Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán (1990). En el caso de los crustáceos, que fueron el segundo grupo más abundante en la dieta, se encontró mayor abundancia en los estómagos de las langostas del sitio menos complejo. En Florida, Kintzing (2011) estudió el contenido estomacal de *P. guttatus* y encontró que se alimentan principalmente de crustáceos, seguido de bivalvos, gasterópodos, erizos, poliquetos, ofiuros y algas verdes, encontrando que *P. guttatus* controla la población de herbívoros (cangrejos y erizos) que conforman su alimento principal, por lo que podría presentarse este mismo caso en la zona de estudio en Puerto Morelos, donde tal vez *P. guttatus* controle la población de cangrejos herbívoros los cuales fueron el segundo grupo más dominante en la dieta de *P. guttatus*. Los cangrejos que se lograron identificar a nivel género fueron *Mithrax* y *Mithraculus* que son herbívoros, y cabe mencionar que se encontró un porcentaje mayor de cangrejos en los estómagos de las langostas del sitio menos complejo donde existe una mayor cobertura de macroalgas.

### *Caracterización de los índices de condición nutricional*

No se han realizado estudios donde observen las diferencias en condición nutricional con respecto a la complejidad estructural, la mayoría de los trabajos donde evalúan la condición nutricional son para estudiar la enfermedad PaV1 y comparar el Índice de refracción de la hemolinfa entre langostas sanas y enfermas o para ver si esta condición cambia con la edad, entre juveniles, subadultos y adultos (Briones-Fourzán *et al.*, 2009). Los índices de condición nutricional muestran diferencias a nivel fisiológico y en periodos largos de tiempo, por ejemplo, en condiciones experimentales donde se ha visto que son muy buenos para indicar periodos de hambruna muy prolongados. Por ello decidimos usar estos índices nutricionales ya que teníamos la hipótesis de que las langostas del arrecife menos complejo salían menos a forrajear por ser más vulnerables a la depredación y por ende alimentarse menos.

Los índices de condición nutricional (peso total/ longitud de cefalotórax, Índice de refracción de la hemolinfa e índice hepatosomático) no fueron significativamente diferentes entre los dos sitios, esto puede deberse a que las langostas *P. guttatus* son depredadores oportunistas, generalistas y plásticos (Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán, 1990) y tienen una gran variedad de opciones alimenticias que incluyen varios taxa de invertebrados sésiles y móviles así como algas. Sin embargo, el hecho de no haber encontrado diferencias en estos índices sólo nos indica que las diferencias en la complejidad del hábitat no afectan directamente el tamaño y peso de las langostas, ni tampoco el peso de su hepatopáncreas, ni la concentración de proteínas en la hemolinfa. Posiblemente en otro nivel de organización si hay diferencias entre las langostas del sitio complejo y el menos complejo ya que las presas que consumen son diferentes en algunos casos por lo que faltaría usar metodologías más enfocadas a cambios en las biomoléculas como los ácidos grasos.

### *Caracterización de las señales isotópicas de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$*

En cuanto a los resultados de isótopos estables, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los músculos de *P. guttatus* analizados con y sin lípidos, a excepción del  $\delta^{15}N$  del sitio menos complejo donde si hubo diferencias

significativas, sin embargo ésta diferencia fue de 0.5‰ por lo que, tomando en cuenta que el índice de enriquecimiento isotópico entre un nivel trófico y otro es de 3.4‰, y que este aumento de  $^{15}\text{N}$  puede deberse a la excreción preferente de  $^{14}\text{N}$ . Por lo tanto decidimos que el músculo de la cola de la langosta es muy útil para comparar los deltas isotópicos de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  entre dos poblaciones de langostas y no es necesario aplicar el protocolo de extracción de lípidos a menos que se evalúen los deltas isotópicos de las presas. La información sobre los macronutrientes (en este caso los lípidos) es muy importante para no hacer inferencias erróneas a la hora de aplicar los modelos mixtos para saber la contribución de las presas a la dieta (Layman *et al.*, 2012).

La tasa de recambio isotópico es una combinación de dilución isotópica como consecuencia al crecimiento y reemplazo, debido a procesos metabólicos y en crustáceos este reemplazo parece ser rápido (Frazer *et al.*, 1997; Schmidt *et al.*, 2003). La tasa de recambio isotópico en el músculo de la langosta se ha estimado solo para *Jasus edwardsii* (Suring y Wing, 2009) que es de la misma familia que *P. guttatus* (Palinuridae) y reportaron que el tiempo de vida medio de los isótopos en el músculo de esta langosta fue de 147 días, por lo que este es el tiempo de información que proporciona acerca de la dieta ya que durante ese tiempo mantiene la misma dieta y después de este tiempo pueden cambiarla o modificarla (Layman *et al.*, 2012).

Hubo una diferencia de 1 ‰ en el  $\delta^{13}\text{C}$  entre las langostas *P. guttatus* del sitio complejo y el menos complejo, lo que indica un cambio en la fuente de carbono, por lo que a nivel isotópico si encontramos diferencias entre las langostas de los dos sitios. Estas diferencias en el  $\delta^{13}\text{C}$  sugieren que las diferencias entre las redes tróficas de ambos sitios se dan a nivel de productores primarios.

A nivel general los altos valores en el  $\delta^{13}\text{C}$  están asociados a altas tasas de crecimiento de los productores primarios (Goericke y Fry, 1994; Popp *et al.* 1998). En los océanos los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  de los productores primarios dan una señal de cómo está la productividad, frecuentemente los valores altos están asociado a áreas costeras productivas en comparación a las zonas menos productivas en regiones oceánicas, debido a la toma preferencial del  $\delta^{12}\text{C}$  por los organismos fotosintetizadores.

El incremento de nutrientes incrementa el  $\delta^{13}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  acuoso en unas partes por mil lo cual conduce a un bajo fraccionamiento durante el proceso fotosintético y por lo tanto el plancton y las macroalgas presentan altos valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . En los resultados de este trabajo se observó que el  $\delta^{13}\text{C}$  fue más alto en el sitio menos complejo donde la mayoría de los corales están muertos y existe una mayor cobertura de algas verdes y pardas que debieron surgir con un aumento significativo de nutrientes.

En los corales las algas endosimbióticas son las que se encargan de la producción primaria. Las zooxantelas, las algas endosimbióticas del coral contribuyen con un gran porcentaje a la producción primaria de los arrecifes de coral, pero los corales eliminan la mitad de este carbono asimilado en el mucus, además el mucus de coral es una trampa de materia orgánica de la columna de agua muy eficiente (Wild *et al.*, 2004). *Acropora* elimina 4.8 litros de mucus por metro cuadrado por día y entre 56% y 80% de este mucus se disuelve en el agua, y es transferida a otros hábitats (Wild *et al.*, 2004). El mucus de coral contiene grandes cantidades de carbono y nitrógeno en relación a otras fuentes de alimentación (Meikle *et al.*, 1988) el mucus y la materia orgánica disuelta posiblemente entran directamente a la cadena alimentaria por el consumo de los organismos suspensívoros y cuando llegan a la superficie del fondo arenoso marino son consumidos por los invertebrados intersticiales y después sufren un enriquecimiento microbiano (Benson y Muscatine, 1974) o una degradación microbiana (Richman *et al.*, 1975).

En un arrecife con alta complejidad el carbono pasa por muchos procesos antes de poder ser consumido por los niveles tróficos superiores como es el caso de las langostas, mucha de la producción primaria de las zooxantelas es transferida directamente al tejido del coral, donde es respirado, almacenado y liberado a la columna de agua, en general, el exceso de la producción en los arrecifes de coral es en promedio solo el 3% de la producción primaria total, y menos del 1% de la producción total está disponible para el consumo por parte de los invertebrados (Hatcher, 1990). Por otro lado, en un ambiente dominado por macroalgas el carbono puede pasar directamente a los eslabones superiores de la cadena trófica ya que al ser ingeridas por herbívoros, el carbono pasa directamente a sus consumidores, y por ejemplo, los cangrejos herbívoros se alimentan de macroalgas y las langostas a su vez se alimentan de los cangrejos herbívoros por lo que podemos inferir estos dos niveles tróficos entre las macroalgas y las langostas, mientras que en el caso de

los ecosistemas más complejos dominados por los corales escleractinios el carbono tiene que pasar por más procesos y eslabones antes de llegar al consumo por parte de las langostas.

### **Consideraciones futuras**

Es conveniente analizar las señales isotópicas de los invertebrados presa de la langosta *Panulirus guttatus* como son los crustáceos, moluscos, erizos y poliquetos que fueron abundantes en los contenidos estomacales, esto con el fin de observar si hay diferencias en las cadenas tróficas de ambos sitios. Debido a que se observaron diferencias en el  $\delta^{13}\text{C}$  se puede hacer un estudio de las contribuciones de carbono orgánico de todos los productores primarios, fitoplancton, algas verdes, pardas y rojas para saber cuáles son las diferencias en los componentes del primer nivel trófico.

### **CONCLUSIONES**

La caracterización de la complejidad estructural del hábitat demostró que los dos parches arrecifales muestreados tienen diferente complejidad estructural ya que los índices de rugosidad y los valores de la escala de caracterización del hábitat fueron significativamente diferentes.

De la caracterización de la variación de la densidad poblacional se concluye que la diferente complejidad estructural no afectó la densidad poblacional de las langostas *P. guttatus* ya que no se presentaron diferencias significativas entre el número de langostas de los dos parches arrecifales muestreados lo que seguramente se debe a que el tamaño de los refugios no fue significativamente diferente entre ambos sitios.

Asimismo, de la caracterización en la variación de la condición nutricional se concluye que no hay diferencias significativas debidas a la complejidad estructural del hábitat o que al menos estas diferencias no resultan directamente en cambios fisiológicos de la langosta *P. guttatus*.

En cuanto a la caracterización de la variación en la dieta se concluye que en general las langostas de los dos sitios con diferente complejidad estructural se alimentan de lo mismo siendo los grupos predominantes los moluscos y los crustáceos, sin embargo, la diferencia más evidente fue encontrar algas coralinas sólo en los estómagos de las langostas del sitio complejo.

Finalmente, de la caracterización de las señales isotópicas del  $\delta^{15}\text{N}$  y el  $\delta^{13}\text{C}$  se concluye que no hubo diferencias significativas entre los valores del  $\delta^{15}\text{N}$  por lo que las langostas de ambos sitios están en el mismo nivel trófico isotópico. Sin embargo, si hubo una diferencia  $>1\%$  entre los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  de ambos sitios, lo cual indica que la base de las cadenas alimenticias es distinta y que hay diferencias en los componentes del primer nivel trófico por lo que concluimos que la hipótesis solo se cumple a nivel isotópico donde vemos diferencias claras debidas a las diferencias a la complejidad del hábitat.

## LITERATURA CITADA

- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. C., Gill, J.A., Côté, I. M. y A. R. Watkinson. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: región-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society* 276: 3019-302
- Alvarez-Filip, L., Gill, J. A., y N. K. Dulvy. (2011a). Complex reef architecture supports more small-bodied fishes and longer food chains on Caribbean reefs. *Ecosphere*, 2(10), art118.
- Alvarez-Filip, L., Côté, I. M, Gill, J. A., Watkinson A. R. y N. K. Dulvy. (2011b). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology* 17 (7): 2470-2477.
- Atkinson M. J. y R. W. Bilger. (1992). Effects of water velocity on phosphate uptake in coral reef-flat communities. *Limnology and Oceanography* 37:273–279
- Behringer, D. C., y M. J. Butler IV. (2006). Stable isotope analysis of production and trophic relationships in a tropical marine hard-bottom community. *Oecologia*, 148(2), 334-341.
- Behringer, D. C., y M. J. Butler IV. (2006). Density-dependent population dynamics in juvenile *Panulirus argus* (Latreille): The impact of artificial density enhancement. *Journal of experimental Marine Biology and ecology*, 334(1), 84-95.
- Benson, A. y L. Muscatine. (1974). Wax in coral mucus- energy transfer from corals to reef fishes. *Limnology and Oceanogry* 19: 810–814
- Briones-Fourzán P. (1995). Biología y pesca de las langostas de México. In: González-Farías F, de la Rosa-Vélez J (eds) *Temas de Oceanografía Biológica en México*, Vol. 2. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, pp 207-236.
- Briones-Fourzán, P. y G. Contreras-Ortíz. (1999). Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) on the Caribbean coast of Mexico. *Journal Crustaceana Biologyl.* 19: 171-179.

- Briones-Fourzán, P., Castaneda-Fernandez de Lara V., Lozano- Álvarez y J. Estrada-Olivo. (2003). Feeding ecology of the three juvenile phases of the spiny lobster *Panulirus argus* in a tropical reef lagoon. *Marine Biology* 142: 855-865.
- Briones-Fourzán, P., K. Baeza-Martínez y E. Lozano Álvarez. (2009). Nutritional indices of juvenile Caribbean spiny lobsters in a Mexican reef lagoon: Are changes over a 10-year span related to the emergence of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370: 82-88.
- Briones-Fourzán P. (2014) Differences in life-history and ecological traits between co-occurring *Panulirus* spiny lobsters (Decapoda, Palinuridae). *ZooKeys* 457: 289-311.
- Butler, M. J., y W. F. Herrnkind. (2000). Puerulus and juvenile ecology. *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture, 2a Ed.*, 276-301
- Carreón-Palau, L. C., Parrish, C. C., Ángel-Rodríguez, J. A., Pérez-España, H. y S. Aguíñiga –García. (2013). Revealing organic carbon sources fueling a coral reef food web in the Gulf of Mexico using stable isotopes and fatty acids. *Limnology and Oceanography* 58(2): 593-612.
- Chadwick, N. E. (1988). Competition and locomotion in a free living fungiid coral. *Journal Experimental Marine Biology Ecology* 123: 189-200.
- Chitty, N. (1973). Aspects of the reproductive ecology of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille). Tesis maestría. University of Miami, Florida, 60 pp.
- Colinas-Sánchez, F., y P. Briones-Fourzán. (1990). Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille, 1804) en el Caribe mexicano. *Anales del Instituto Ciencias del Mar y Limnología*, 89-106.
- Crowder, L. B. y W. E. Cooper. (1982). Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* (63). 1802-1813.
- Dall, W. (1974). Indices of nutritional state in the western rock lobster, *Panulirus longipes* (Milne-Edwards). I.- Blood and tissue constituents and water content. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 16: 167-180.

- Dustan, P., Doherty O. y S. Pardede. (2013). Digital Reef Rugosity Estimates Coral Reef Habitat Complexity. *PLoS ONE* 8 (2).
- Evans, C. R., y A. M. Lockwood. (1996). Field studies of the population dynamics of the spotted spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille) at Bermuda. *Gulf of Mexico Science* 2, 55-65.
- Frazer, T., Ross, R., Quetin, L. y J. Montoya. (1997). Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, *Euphausia superba* Dana: a stable isotope approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 212, 259–275
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., y A. R. Watkinson. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958-960.
- Gratwicke, B y M. R. Speight. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66: 650-667.
- Hatcher B. G. (1990). Coral reef primary productivity: a hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology and Evolution* 5, 149-155.
- Herrnkind, W. F., Vanderwalker, J. A. y L. Barr. (1975). Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobsters, *Panulirus argus*, of St. John, USVI (IV) habitation, patterns of movement and general behavior. *Science Bulletin of Natural History Museum of Los Angeles County*, (20), 31.
- Heyward, A. J. y A. P. Negri. (1999). Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs* 18:273–279
- Holthuis, L. B. (1991). FAO species catalogue. Marine lobsters of the world FAO Fisheries synopsis. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.
- Hyatt R.W., Strasburg D.W. (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* 30:65-127

- Hyslop, E.J. J. (1980). Stomach content analysis -a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Jack, L. y Wing, S. R. (2011). Individual variability in trophic position and diet of a marine omnivore is linked to kelp bed habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 443, 129-139.
- Joll L. M. y C. J. Crossland. (1983). Calcium uptake by juvenile western rock lobster, *Panulirus cygnus* George, from dietary coralline algae. *Journal of Experimental and Marine Biology Ecology* 66: 69-80.
- Jordán-Dahlgren, E. (1989). Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. In *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* (Vol. 16, pp. 105-118).
- Kaehler, S. y G. A. Williams. (1998). Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 172: 61-71.
- Kintzing, M. D. 2011. Impacts of the spotted spiny lobster (*Panulirus guttatus*) on the long-spined sea urchin (*Diadema antillarum*) and patch reef communities in the Florida Keys. PhD thesis. University of North Carolina at Chapel Hill. 102 p.
- LaJeunesse T. C. (2002) Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Marine Biology* 141:387–400
- Lapointe B. E. (1989). Caribbean coral reefs: are they becoming algal reef? *Sea Frontiers*: 84-91.
- Layman, C. A.; Araujo M. S.; Hammerschlag-Peyer, C. M.; Matich, P.; Ronsenblatt, E. A.; Vaudo, J. J.; Yeager, L. A.; Post D. M. y S. Bearhop. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87(3): 545-562.
- Lorenzon, S.; Martinis M. y E. A. Ferrero. (2011). Ecological Revelance of Hemolymph total protein concentration in seven unrelated crustacean species from different habitats measured predictively by a density-salinity refractometer. *Journal of Marine Biology*. 7 p.

- Lozano-Álvarez, E., Aramoni-Serrano, G., (1996). Alimentación y estado nutricional de las langostas *Panulirus inflatus* y *Panulirus gracilis* (Decapoda: Palinuridae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical* 44/45, 453–461.
- Lozano-Álvarez, E., Carrasco-Zanini, G. y P. Briones-Fourzán (2002). Homing and Orientation in the Spotted Spiny Lobster, *Panulirus guttatus* (Decapoda, Palinuridae), towards a subtidal coral reef habitat. *Crustaceana*, 75(7): 859-87.
- Lozano-Álvarez, E., Briones-Fourzán, P., Osorio-Arciniegas, A., Negrete-Soto, F., y Barradas-Ortíz, C. (2007). Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differential use of shelter resources and vulnerability to predators. *Coral Reefs*, 26(2), 361-373.
- MacArthur, L. D., Phillips, D. L., Hyndes, G. A., Hanson, C. E., y M. A. Vanderklift. (2011). Habitat surrounding patch reefs influences the diet and nutrition of the western rock lobster. *Marine Ecology Progress Series*, 436, 191-205.
- McCook, L. J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetation* 110: 115-147.
- McCook, L.J. (1999). Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 18: 357–367
- McCook, L. J., Jompa, J. y G. Díaz-Pulido (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.
- Meikle, G.; Richards, G y D. Yellowlees (1988) Structural investigations on the mucus from six species of coral. *Marine Biology* 99: 187–193
- Mojica-Osorio A. M. (2009). Effects of the herbivorous channel clinging crab (*Mithrax spinosissimus*) on the patch reef algal communities of the Florida Keys, FL (USA). Tesis maestría. Old Dominion University. Norfolk, Virginia. 63 pp.

- Moore, L.E., Smith, D.M. y N.R. Loneragan. (2000). Blood refractive index and whole body lipid content as indicators of nutritional condition for penaeid prawns (Decapoda: Penaeidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244, 131–143.
- Moreno-Sánchez, X.G. (2009). Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de los Frailes, B.C.S., México. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 107 p.
- Negrete-Soto, F., Lozano-Álvarez, E., y Briones-Fourzan, P. (2002). Population dynamics of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille) in a coral reef on the Mexican Caribbean. *Journal of Shellfish Research*, 21(1), 279-288.
- Orvañanos-Donis, D. P. (2014). Método alternativo para medir la complejidad topográfica en zonas arrecifales. Tesis de maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. 66 p.
- Polunin, N. V. C. y J. K. Pinnegar. (2002). Trophic ecology and the structure of marine food webs. In: *Handbook of Fish Biology and Fisheries*, Vol 1. Blackwell, Oxford.
- Randall, J. E. (1963). An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribbean Journal Science* 3:31-47
- Riccialdelli, L. (2011). Ecología trófica de cetáceos subantárticos utilizando el análisis de isótopos estables. *Mastozoología Neotropical*, 18(2), 319-320.
- Richman, S.; Loya, Y. y L. B. Slobodkin. (1975). The rate of mucus production by corals and its assimilation by the coral reef copepod *Acartia negligens*. *Limnology and Oceanography* 20:918–924
- Robertson, D.N., M.J. Butler y F.C. Dobbs. (2000). An evaluation of lipid and morphometric based indices of nutritional condition for early benthic stage of spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Freshwater Behavior and Physiology*. 33: 161-171.
- Robertson, D. N y Butler M.J. (2009). Variable reproductive success in fragment populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 377 (2): 84-92.

- Román-Reyes, J. C. (2003). Preparación de muestras para la determinación de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno en el espectrómetro de masas. Informe de actividades. Doctorado en ciencias. Centro Interdisciplinarios de Ciencias Marinas. 36 p.
- Ruiz-Rentería F., van Tussenbroek B. I. y E. Jordán-Dahlgren. (1998). Puerto Morelos, Quintana Roo, México. In: Kjerve B (ed) CARICOMP–Caribbean coral reef, seagrass, and mangrovesites. UNESCO, Paris, 56–66.
- Sharp, W. C., Hunt, J. H. y W. G. Lyons. (1997). Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Marine and Freshwater Research* 48:687–698.
- Steele, M. A. (1999) Effects of shelter and predators on reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233:65–79
- Steneck, R. S. y M. Dethier. (1994). A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Segura-García, I. H. (2001). Ritmo diario de actividad y comportamiento de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus* (Latreille 1804). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 49 p.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Stuebing, D., McClelland, J., Montoya, J. y M. Voss. (2003). Trophic relationships among southern ocean copepods and krill: Some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnology and Oceanography* 48, 277–289.
- Wild, C.; Huettel, M.; Klueter, A.; Kremb S. G.; Rasheed M. y B. Jørgensen. (2004). Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature* 428: 66–70
- Williams, A. B. (1986). Lobsters - Identification, world distribution, and U.S. trade. *Marine Fisheries Review*, 48(2):1-36.

Wilson, S. K., Graham N. A. y N. V. Polunin. (2007). Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology* 151:1069-1076

Wynne, S. P. e I. M.Côté. (2007). Effects of habitat quality and fishing on Caribbean spotted spiny lobster populations. *Journal of applied ecology*, 44(3), 488-494.

Zar, J.H. (1996) Biostatistical Analysis. 3a edición. Ed. Prentice Hall. México. 663pp.