

197



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

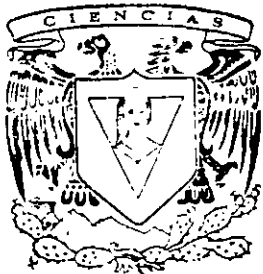
Ritmo diario de actividad y comportamiento de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus* (Latreille 1804).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIOLOGA

P R E S E N T A

IRIS HAYDEÉ SEGURA GARCÍA



Director de Tesis: Dr. Enrique Lozano Álvarez

2001

29 1205





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente


Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Ritmo diario de actividad y comportamiento de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus*
(Latreille 1804)

realizado por **Iris Haydeé Segura García**


con número de cuenta **9650452 3**, pasante de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

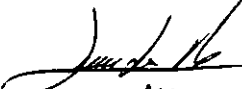
Atentamente

Director de Tesis **Dr. Enrique Lozano Alvarez**
 Propietario 

Propietario **Biol. Rita Arenas Fuentes**



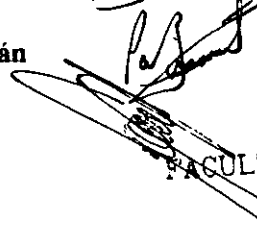
Propietario **M. en C. Jorge Luis Hernández Aguilera**



Suplente **Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán**



Suplente **M. en C. Fernando Negrete Soto**



FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología





Dra. Edna María Suárez Díaz
 DEPARTAMENTO
 DE BIOLOGIA

A mi madre con todo mi amor, admiración y agradecimiento.

*A mi hermano Eduardo
Sigue adelante*

*A Alberto F. Alfaro G.
Todo mi amor*

A mis abuelo Rosa y Tomás Jácome

Agradezco a:

Dr. Enrique Lozano Álvarez, a la Dra. Patricia Briones Fourzán, por su conocimiento, apoyo y confianza.

El apoyo del Proyecto UNAM-CONACYT: “Selección y patrón de ocupación de refugios en dos especies de langostas del género *Panulirus*”.

Biól. Rita Arenas y al M. en C. Fernando Negrete por su apreciable colaboración en este trabajo, sus ideas y su apoyo.

M. en C. Jorge Luis Hernández, a la M. en C. Lilian Mayagoitia y al M. en C. Enrique Moreno por sus acertados comentarios.

Dr. Julio Candela por su colaboración en el análisis de este trabajo y su amistad.

Alberto F. Alfaro Gómez por la realización de los dibujos presentados en este trabajo de tesis.

Servicio de Computo Académico del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por su apoyo.

El personal que hace posible el funcionamiento de la Unidad Académica Puerto Morelos, por su apoyo.

M. en C. Verónica Monroy, a los Biól. Gabriela Reyes, Norma Pantoja, Luis Reynosos, a los Oceanól. César Meiners y Claudia Rivera, al Pas. de Biol. Lorenzo Álvarez Filip por su amistad y colaboración.

Mis mejores amigos:, Antonio Almazán, Mario García, Mayra Grano, Erick Jardón, Ramón Pérez, Constanza Ribot, Ulises Razo, Angelita Ruiz, Mario Vallejo y Carlos Vázquez, por los grandes momentos y su amistad incondicional.

Mis familiares a amigos: Pedro García V. y Fam., a la Fam. Gómez Cruz, Fam. Guerrero, Fam. Medina-Martínez, Sra. Consuelo de León, Sra. Carmen Tapia.

En memoria a la Sra. Sara Bringas Río de la Loza †, y a todos aquellos que siempre me brindaron su cariño y apoyo.

A la familia Alfaro-Gómez por su cariño, su apoyo y confianza.

CONTENIDO

	Pág.
Resumen	i
Introducción	2
Antecedentes	4
Objetivos	10
Material y Métodos	10
Recolecta, mantenimiento y medición de los organismos	11
Serie I: Ritmo diario de actividad	12
Serie II: Patrón de ocupación del refugio	16
Serie III: Registro de las pautas conductuales	16
Elaboración del etograma	17
Comportamiento de <i>Panulirus guttatus</i> dentro del refugio	17
Resultados	18
Ritmo diario de actividad de <i>Panulirus guttatus</i>	18
Patrón de ocupación del refugio	23
Etograma de la langosta pinta del Caribe <i>P. guttatus</i>	25
Pautas de descanso	25
Pautas de limpieza y/o acicalamiento	28
Pautas sociales	30
Pautas de alimentación	32
Pautas de tránsito	32
Pautas ocasionales	33
Comportamiento de <i>P. guttatus</i> dentro del refugio	34
Discusión	35
Ritmo diario de actividad de <i>Panulirus guttatus</i>	35
Patrón de ocupación del refugio	38
Etograma	40
Comportamiento de <i>Panulirus guttatus</i> dentro del refugio	41
Conclusiones	45
Literatura citada	47

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

		Pág.
Fig. 1	Esquema del ciclo de vida de <i>Panulirus guttatus</i> _____	5
Fig. 2	Ubicación de las trampas de recolecta en el arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo _____	11.
Fig. 3	Representación esquemática del estanque experimental, refugios "tipo cueva" y equipo de videograbación _____	14
Fig. 4	Actividad de <i>P. guttatus</i> dentro del refugio registrada a partir de las 01:00 horas del 28 de abril hasta las 24:00 horas del 3 de mayo del 2000. _____	19
Fig. 5	Análisis espectral de Fourier de la actividad registrada entre las 01:00 h del 28 de abril y las 24:00 h del 3 de mayo del 2000. _____	20
Fig. 6	Análisis armónico del ritmo de actividad de <i>P. guttatus</i> entre las 01:00 h del 28 abril y las 24:00 h del 3 de mayo del 2000. _____	20
Fig. 7	Ritmo diario de actividad promedio de <i>P. guttatus</i> dentro del refugio. _____	21
Fig. 8	Porcentaje de las langostas <i>P. guttatus</i> fuera del refugio _____	22
Fig. 9	Porcentaje de ocupación del refugio de <i>P. guttatus</i> observado durante la serie II del 9 al 19 de mayo del 2000. _____	23
Fig. 10	Patrón de ocupación del refugio en <i>P. guttatus</i> durante la serie II en horario diurno de 07:00 a 18:00 h. _____	24
Fig. 11	Patrón de agregación de <i>P. guttatus</i> dentro del refugio observado durante la serie II en horario diurno. _____	24
Fig. 12 a	Esquema de la morfología externa de <i>P. guttatus</i> . Vista dorsal. _____	26
Fig. 12 b	Esquema de la morfología externa de <i>P. guttatus</i> . Vista ventral. _____	27
Fig. 13	Postura corporal de la categoría de descanso, pauta conductual "Agitar anténulas" en <i>P. guttatus</i> . _____	28
Fig. 14	Postura corporal de la categoría de acicalamiento o limpieza, pauta conductual de limpieza de abdomen en <i>P. guttatus</i> . _____	29
Fig. 15	Esquema de la pauta conductual "Encuentro frontal" en <i>P. guttatus</i> . _____	31
Fig. 16	Postura corporal de la categoría de alimentación en <i>P. guttatus</i> , pauta conductual de "Alimentarse". _____	32
Fig. 17	Postura corporal de la categoría de tránsito en <i>P. guttatus</i> , pauta conductual "Caminar". _____	33
Fig. 18	Postura corporal de a categoría pautas ocasionales, pauta Conductual "Estirarse" en <i>P. guttatus</i> . _____	34
Fig. 19	Comportamiento dentro del refugio de <i>P. guttatus</i> . _____	35

Tabla

1	Características de los individuos <i>P. guttatus</i> utilizados en cada una de las series observacionales. _____	13
---	--	----

RESUMEN

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 es una especie migratoria, sino que ocupa el mismo hábitat durante toda su vida bentónica, y permanece en sus refugios la mayor parte del tiempo. Se estudió en condiciones de laboratorio el comportamiento de *P. guttatus*, particularmente dentro de refugios comunales. A través de tres series observacionales, se analizó (1) el ritmo diario de actividad, definida como todas aquellas acciones que involucran el desplazamiento de un individuo a una distancia igual o mayor a la longitud de su cuerpo, (2) el patrón espacial y temporal de ocupación dentro del refugio, y (3) las pautas conductuales, con las que se elaboró un etograma para esta especie. Las observaciones se hicieron en un estanque cilíndrico de 3 m de diám. x 0.9 m de altura, en el cual se colocó un refugio que simulaba una cueva. Se utilizó un sistema de cámaras de circuito cerrado y videograbación, que registraban el interior de la cueva.

El ritmo diario de actividad se analizó durante la primavera, la mayor actividad de los individuos de *P. guttatus* se inició en el ocaso (19:00 h) y terminó al amanecer (06:00 h) del día siguiente. La actividad presentó un patrón bimodal, con un pico a las 20:00 - 21:00 h, cuando la mayoría de las langostas se encontraban fuera de los refugios, y otro pico a las 05:00 - 06:00 h, cuando la mayoría ya se encontraban dentro de los refugios. Durante las horas claras del día se registró un 100% de ocupación, mientras que la menor ocupación de refugios (18%) se detectó a las 20:00 h dentro de los refugios, los individuos de *P. guttatus* tendieron a agregarse y a ocupar preferencialmente las paredes de las cuevas. Se determinaron 32 pautas conductuales, las cuales se dividieron en seis categorías: de descanso, de acicalamiento, de alimentación, sociales, de tránsito y "otras". En ésta última se incluyeron pautas poco comunes. Finalmente, se obtuvo la frecuencia de emisión de cada una de estas categorías de pautas conductuales a lo largo del horario de mayor actividad.

Los resultados indican que *P. guttatus* (a) es una especie de hábitos netamente nocturnos, (b) tiende a ocupar las paredes de las cuevas en lugar del piso o el techo, y (c) tiene un comportamiento social altamente desarrollado en términos de la ocupación del refugio.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio y conocimiento del comportamiento es una parte importante de la biología de todo animal. El comportamiento ha sido descrito como el flujo continuo de movimientos y sucesos, a los cuales se les denomina pautas conductuales, que son la parte más pequeña de un patrón conductual (Martin & Bateson 1993). Estas pautas son uno de los recursos más importantes que tienen los animales para adaptarse a las condiciones en las que desarrollan su actividad vital (Martin & Bateson 1993). Para la realización de cualquier estudio etológico (de comportamiento) se recomienda partir de un inventario de las pautas, al cual se le denomina etograma (Eibl-Eibesfeldt 1991).

En las langostas de la familia Palinuridae, es fácil destacar la importancia del conocimiento del comportamiento de estos crustáceos. Se ha observado que alteraciones en el comportamiento afectan las relaciones intra e interespecíficas de las langostas. Las pesquerías se ven directamente afectadas por el ritmo de actividad de las langostas, que dan por resultado cambios en la capturabilidad. Por otro lado, se han observado conductas agresivas, incluso de canibalismo, cuando las langostas se mantienen por largo tiempo en confinamiento, lo cual podría afectar gravemente a los semicultivos de langosta (Lipcius & Herrnkind 1982, Lozano-Álvarez 1996).

Las langostas palinúridas son crustáceos decápodos de la familia Palinuridae que se distribuyen extensamente alrededor del mundo. En México, la familia Palinuridae se encuentra representada por siete especies del género *Panulirus*: *P. inflatus*, *P. gracilis*, *P. interruptus*, *P. Penicillatus*, *P. guttatus*, *P. argus* y *P. laevicauda* (Gracia & Kensler 1980). Las tres últimas se encuentran en aguas del Golfo de México y mar Caribe, principalmente en la Península de Yucatán (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2000).

Panulirus guttatus, conocida como "langosta pinta del Caribe", es una especie no migratoria, que habita en el arrecife coralino durante toda su vida bentónica. Es un animal retraído, que permanece la mayor parte del día dentro de sus refugios. Los principales refugios de *P. guttatus* son cuevas o huecos profundos entre los corales, aunque es relativamente común encontrarlos caminando en el arrecife coralino durante las noches (Sutchiffe 1953, Carrasco-Zanini 1985, Sharp *et al.* 1997). Esta especie ha sido poco estudiada en comparación con otras especies del mismo género, tales como la langosta del Caribe (*P. argus*) y la de Australia Occidental (*P. cygnus*), las cuales, por su importancia comercial, han sido objeto de estudio por muchos años.

El presente estudio es parte del Proyecto de investigación "Selección y patrón de ocupación de refugios en dos especies de langosta del género *Panulirus*", en el cual se pretende buscar y entender las relaciones ecológicas entre las especies simpátricas *P. argus* y *P. guttatus*, que cohabitan en los arrecifes coralinos del mar Caribe durante una parte de su vida bentónica, mediante el estudio del comportamiento de ambas especies.

Para la descripción del comportamiento de las langostas se utilizaron estanques equipados con refugios "tipo cueva", empleando un sistema de videograbación simultánea. El uso de cintas de video facilitó el registro del comportamiento, evitando la pérdida de información y permitiendo una mejor descripción de las pautas de comportamiento observadas.

En este trabajo se describe el ritmo diario de actividad de *P. guttatus* durante la primavera del 2000, entendiéndose como actividad todas aquellas acciones que involucran el desplazamiento de un individuo a una distancia igual o mayor a un cuerpo, dentro o fuera del refugio. Con base en esta definición, se pueden considerar como actividades: caminar,

explorar, la búsqueda de alimento, un cambio de lugar dentro del refugio, alimentarse, entre otras.

Se construyó el etograma general de *P. guttatus* con observaciones realizadas durante las cuatro estaciones del año. Este estudio es la primera aportación al conocimiento del comportamiento de *P. guttatus* desde el punto de vista etológico, que a su vez ayuda a comprender más sobre la biología y ecología de la langosta pinta del Caribe.

1.1. Antecedentes

Las langostas de la familia Palinuridae se distribuyen extensamente alrededor del mundo. Pueden encontrarse en aguas tropicales, subtropicales y templadas, entre los 0° y 35° de latitud en ambos hemisferios (Cobb & Phillips 1980).

La clasificación taxonómica de *P. guttatus* es la siguiente (Phillips *et al.* 1994):

Phyllum: Arthropoda

Clase: Crustacea

Orden: Decapoda

Suborden: Pleocyemata

Infraorden: Palinura

Superfamilia: Palinuroidea

Familia: Palinuridae

Género: *Panulirus*

Especie: *Panulirus guttatus* (Latreille 1804)

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

Es una langosta de talla pequeña, que llega a medir hasta 20 cm de longitud total [~88 mm longitud cefalotorácica (LC), Sutcliffe 1953]. 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 (Fig. 1). Se sabe que el estadio I de la fase filosoma de *P. guttatus* es casi indistinguible del de *P. argus* (Chitty 1973). En contraste, los últimos estadios de filosoma (del VI al X) de *P. guttatus* son de mayor talla, en comparación con los de *P. argus* y *P. laevicauda*, y presentan antenas muy largas y espatuladas (Baisre & Alfonso 1994).

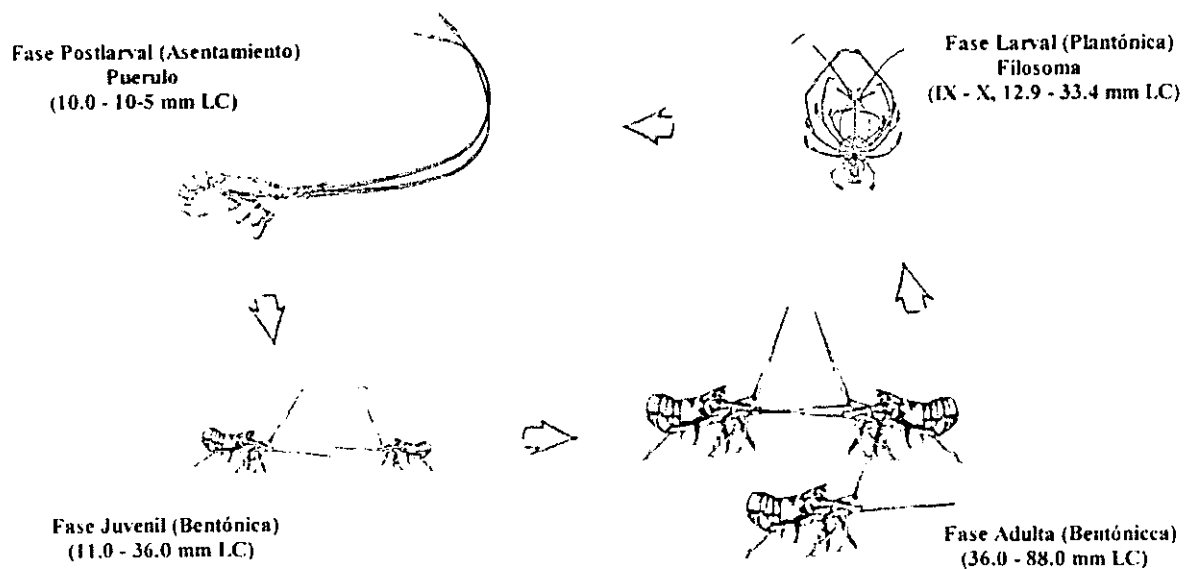


Fig. 1 Esquema del ciclo de vida de *Panulirus guttatus*. Información obtenida de: Chitty 1973, Farrugio 1975, Briones *et al.* 1988, Contreras Ortíz 1992, Baisre & Alfonso 1994, Briones & MacWilliam 1997, Sharp *et al.* 1997.

La postlarva, comúnmente llamada puerulo, es una fase nadadora que se caracteriza por su tamaño relativamente grande y por presentar antenas espatuladas y espinas esternales bien desarrolladas (Briones-Fourzán & McWilliam 1997). Al parecer, los puerulos se asientan directamente en el hábitat de arrecife coralino, en donde pasan el resto de su vida bentónica (Sharp *et al.* 1997). Sobre la fase juvenil se conoce muy poco, pero se han observado langostas juveniles en el arrecife coralino en el techo de cuevas formadas en los cabezos de coral (Sharp *et al.* 1997). Las langostas en fase adulta probablemente comparten el mismo hábitat arrecifal con langostas juveniles-subadultas (Briones-Fourzán 1995, Sharp *et al.* 1997).

En México, *P. guttatus* se reproduce todo el año, con un período de máxima reproducción entre febrero y junio. La talla mínima de madurez sexual registrada es de 36 mm de LC (Negrete-Soto 1988, Briones-Fourzán 1991, Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999). El desove sólo se lleva a cabo en el arrecife coralino (Briones-Fourzán 1991). Sharp *et al.* (1997) llegaron a la conclusión de 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 postlarvas recién asentadas. En estudios sobre el patrón de movimientos se ha descrito que *P. guttatus* es una especie no migratoria, altamente residencial, y con un ámbito hogareño menor a 50 m (Herrnkind 1980, Carrasco-Zanini 1985).

Panulirus guttatus presenta una dieta omnívora, aunque fundamentalmente carnívora. Su alimento preferencial lo constituyen moluscos y crustáceos, mientras que algas coralinas y equinodermos representan un alimento secundario, y las ascidias, esponjas, foraminíferos y briozoarios un alimento ocasional (Colinas-Sánchez & Briones-

Fourzán 1990). Existen variaciones estacionales en el porcentaje de los grupos que conforman la dieta de *P. guttatus* (Colinas-Sánchez & Briones-Fourzán 1990).

En general, el comportamiento de las langostas palinúridas no ha sido estudiado en detalle. Sin embargo, algunos patrones conductuales, tales como selección del hábitat, migraciones ontogenéticas, algunas interacciones depredador - presa e interacciones sociales, se han generalizado para los miembros de la familia Palinuridae (Cobb & Phillips 1980). El comportamiento social de muchas especies de langostas no se conoce con precisión. Este tipo de comportamiento incluye tanto conductas agresivas y de dominancia, como no agresivas y gregarias. Glaholt (1990) menciona que debido a su importancia económica, los estudios del comportamiento social de las langostas palinúridas se han inclinado más bien hacia el aspecto pesquero, con énfasis en las relaciones de crecimiento y productividad, dejando de lado los estudios etológicos *per se*.

El ritmo diario de actividad ha sido estudiado solamente en cuatro especies de palinúridos: *Jasus lalandii* (Fielder 1965, Paterson 1969), *J. edwardsii* (Williams & Dean 1989 en Phillips *et al.* 1994), *P. cygnus* (Morgan 1978) y *P. argus* (Kanciruk & Herrnkind 1973, Herrnkind 1980, Andrée 1981, Lipcius & Herrnkind 1982). En estos estudios, se han empleado distintos parámetros para describir cuando un individuo, o un grupo de ellos, se encuentran activos, así como diferentes métodos para registrar dicha actividad, a pesar de que todos estos estudios se llevaron a cabo en condiciones de laboratorio. Fielder (1965) cuantificó los movimientos de una langosta *J. lalandii* en un acuario, por medio de un interruptor con terminaciones radiales conectadas a un circuito de bajo voltaje, el cual se cerraba intermitentemente con el roce de una fibra de nylon amarrada a la langosta. Paterson (1969) describió la actividad de los individuos de *J. lalandii* como todos los movimientos exploratorios que ejecutaban fuera del refugio. Para ello, realizó observaciones

intermitentes (1-2 h⁻¹) a lo largo del día, cuantificando el porcentaje de langostas activas. Andrée (1981) estudió la actividad de los juveniles pequeños de *P. argus*, empleando registros videográficos (time-lapsing video recorder), y revisando los videos a intervalos de 20 minutos, para registrar cuántas langostas se encontraban en actividad (caminando, buscando alimento, o alimentándose) o inactivas. Kanciruk & Herrnkind (1973) emplearon un dispositivo llamado actógrafo, que registraba el paso de langostas alrededor del estanque mediante un sensor, y cuantificaron la actividad locomotriz relativa del grupo experimental por hora. Lipcius & Herrnkind (1982) también cuantificaron la actividad locomotriz de *P. argus* con un actógrafo, el cual, mediante un sensor registraba el número de veces que las langostas pasaban por un punto determinado sobre la periferia del estanque, al realizar sus caminatas en fila india. Estos autores cuantificaron el número de eventos registrados en el actógrafo por langosta por hora.

En los trabajos realizados con *P. argus*, se ha observado que estas langostas no tienen un patrón de actividad exclusivamente nocturno y que presentan un ritmo bimodal de actividad diaria, con un pico al atardecer y otro al amanecer (Kanciruk & Herrnkind 1973, Herrnkind 1980, Andrée 1981, Lipcius & Herrnkind 1982, Glaholt 1990). Lipcius & Herrnkind (1982) determinaron que este ritmo bimodal de actividad en *P. argus* persiste a lo largo de todo el ciclo de muda; sin embargo, los componentes de la actividad (búsqueda de alimento, interacciones agresivas y alimentación) varían dependiendo del estado de muda en que se encuentren.

En otros estudios, se ha comparado la actividad de crustáceos decápodos (langosta: *P. longipes* y camarón: *Penaeus latisulcatus*), mediante experimentos de exposición a diferentes longitudes de ondas luminosas, encontrando que, en general, la actividad disminuye cuando estos animales son expuestos a luz blanca (Hindley & Penn 1975).

Se ha analizado el efecto del fotoperíodo sobre los ritmos diarios en las diferentes estaciones del año de la actividad locomotriz (Kanciruk & Herrmkind 1973) y de la actividad reproductiva en *P. argus*, encontrando que las conductas de búsqueda de pareja, cortejo y cópula ocurren durante el día y se presentan con mayor frecuencia en días largos (Lipcius & Herrmkind 1985).

Por otro lado, Atema & Cobb (1980) describieron detalladamente algunas pautas conductuales, y sus respectivas posiciones corporales, utilizando ejemplares adultos de *P. cygnus*. Estos autores sugieren que las pautas descritas para *P. cygnus* pueden hacerse extensivas a las demás especies del género *Panulirus*. Lozano-Álvarez (en prensa) describió algunas pautas de interacciones intraespecíficas en *P. argus*. También se han descrito las pautas conductuales del patrón de natación del puerulo de *P. cygnus* (Phillips & Olsen 1975) y de *P. argus* (Calinski & Lyons 1983).

En estudios recientes se ha estudiado la selección y el patrón de ocupación del refugio en *P. argus* y *P. guttatus* en condiciones de laboratorio, los resultados sugieren que *P. guttatus* pasa más tiempo dentro del refugio, tiene preferencia por ocupar los refugio "tipo cueva" (con techo alto y cóncavo) y una marcada tendencia a ocupar las paredes del refugio, no así *P. argus* la cual pasa más tiempo fuera del refugio y presenta una marcada tendencia a ocupar los refugios "tipo casita" (con techo plano) (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa).

1.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo general:

El propósito del presente estudio es contribuir al conocimiento de la conducta de las langostas palinúridas, describiendo el comportamiento de la especie *Panulirus guttatus*.

1.2.2 Objetivos Particulares

- Determinar el ritmo diario de actividad de la fase adulta de *P. guttatus* durante la primavera.
- Definir el horario de mayor actividad de esta especie.
- Describir el patrón espacial y temporal de ocupación del refugio de *P. guttatus*.
- Describir las principales pautas conductuales de *P. guttatus* y elaborar con dichas pautas el etograma general de la especie.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El presente estudio se llevó a cabo en la Unidad Académica Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, en Puerto Morelos, Q. R., México (20° 51' N y 86° 55' W). La Unidad cuenta con estanques exteriores alimentados con un sistema de bombeo continuo de agua de mar (4.2 L min⁻¹) proveniente de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Se utilizaron estanques cilíndricos de fibra de vidrio, de 3 m de diámetro y 0.9 m de altura, con capacidad de ~ 7000 L de agua. El agua de los estanques se recambia diariamente mediante el sistema abierto de bombeo.

2.1. Recolecta, mantenimiento y medición de los organismos

Las langostas utilizadas en las series observacionales fueron capturadas por medio de trampas del tipo "australiano" cebadas con cabezas de pescado, las cuales se colocaron en el borde del arrecife coralino a una profundidad de 5 - 6 m (Fig. 2). Las trampas se revisaban diariamente, mediante buceo libre y autónomo. Los buzos extraían cuidadosamente las langostas de las trampas y las colocaban en una red de buceo, transaladándolas hasta un contenedor con agua marina a bordo de la embarcación. De esta manera, las langostas se transportaron al área de estanques en donde finalmente se introdujeron en un estanque denominado de "cuarentena", en el cual se mantuvieron un promedio de siete días antes de iniciar cada experimento. El tiempo transcurrido desde la captura hasta la introducción de las langostas en el estanque de cuarentena, no excedió una hora.

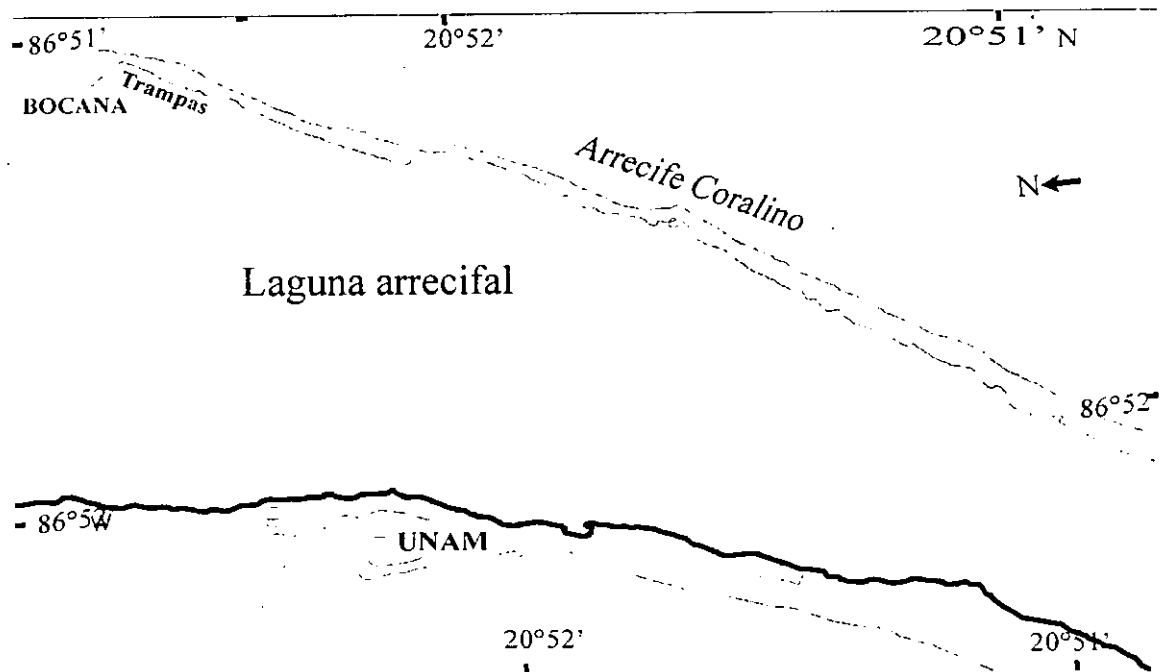


Fig. 2 Ubicación de las trampas de recolecta en el arrecife coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo.

Las series observacionales se realizaron con individuos adultos en fase de internuda, es decir, la fase dentro del ciclo de muda en la cual el exoesqueleto del animal está completamente endurecido. Las langostas fueron alimentadas diariamente con almejas y mejillones. Cada mañana se retiraban los restos de alimento y conchas del día anterior. Periódicamente, se realizó una limpieza de los estanques mediante cepillado y aspiración, excepto durante los días en que se realizaron las observaciones.

Antes de introducir las langostas al estanque experimental, se tomaron los siguientes datos de cada individuo: sexo, longitud cefalotorácica (LC = distancia desde la base de los cuernos supraorbitales hasta el borde posterior del cefalotórax) en milímetros, con un vernier (± 0.1 mm de precisión), y las condiciones generales de los organismos, tales como la falta de apéndices (antenas o pereiópodos). En la tabla 1 se brinda la información de los individuos empleados en cada serie.

2.2. Serie I: Ritmo diario de actividad

Esta serie de observaciones se realizó con el fin de conocer tanto el ritmo como el horario de mayor actividad de las langostas. En esta serie se utilizaron seis langostas, dos hembras y cuatro machos (LC media \pm DS = 60.7 ± 6.6 mm). Cada individuo fue marcado en las antenas y el abdomen con cintas reflejantes adheridas con pegamento de contacto, con el objeto de reconocerlas de manera individual. Se asignó un número a cada langosta, el cual correspondía a una determinada combinación de cintas de colores (blanco y verde). Las langostas fueron colocadas en un estanque experimental equipado con un refugio que imitaba una cueva de tres compartimientos, fabricado con tres contenedores de plástico de color verde oscuro para evitar el paso de luz. Los contenedores tenían forma de prisma rectangular, con una base de 50 x 35 cm y una altura de 70 cm. Las paredes interiores de los contenedores se forraron con cortes de malla de acero, para que las langostas se

Tabla 1. Características de los individuos *Panulirus guttatus* utilizados en cada una de las series observacionales. Dac.= dactilopodito, PADI= punta antena derecha e izquierda. I= falta de los pereiópodos izquierdos, se indica cuales. D= falta de pereiópodos derechos, se indica cuales. AD= antena derecha.

Sexo	Longitud cefalotorácica (mm)	Observaciones
Experimento I		
♀	52.2	Completo
♀	63.6	Completo
♂	52.4	Completo
♂	63.6	Dac. 5, PADI, 2-3 I
♂	66.8	1,3 D
♂	66.0	2D, Media AD-I
Experimento II		
♀	52.3	Completo
♀	56.8	Completa ovigera
♂	62.7	Completo
♂	71.0	2-4 D
♂	58.3	Completo
Registro de Pautas		
♀	58.3	2-4 D, 5 I
♂	53.5	1 I, AI
♂	59.4	Completo
♂	65.3	Completo
♂	56.8	Completo
♂	57.0	Completo

podieran sostenerse en estos. El diseño de este refugio se hizo con base en la estructura del hábitat arrecifal de *P. guttatus*. Los contenedores se colocaron invertidos sobre dos tubos paralelos de PVC de 7.5 cm de diámetro, lastrados para evitar su flotabilidad dentro del estanque (Fig. 3).

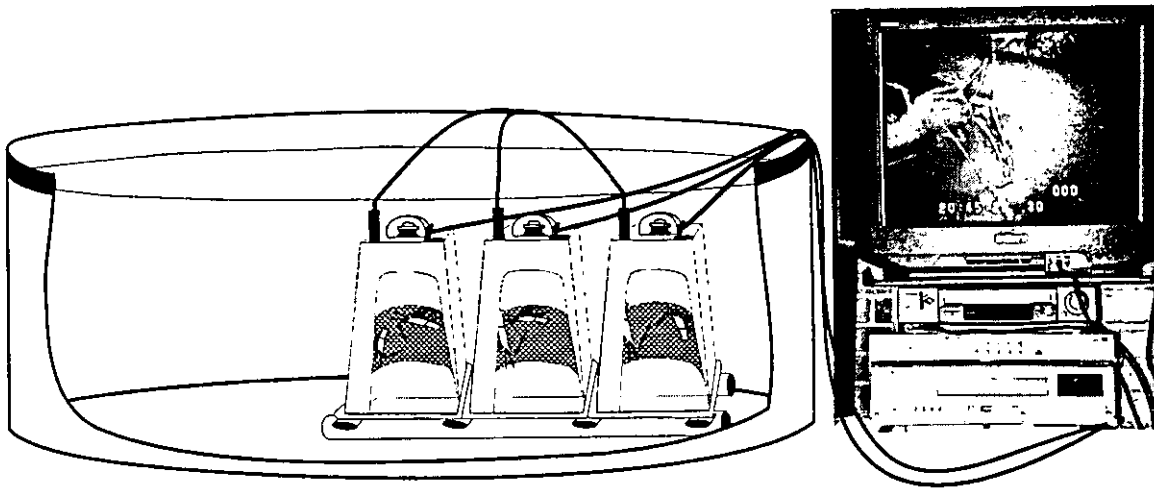


Fig. 3 Representación esquemática del estanque experimental, refugios "tipo cueva" y equipo de videograbación.

Para observar y registrar en video la actividad de las langostas, se practicó una perforación en la parte superior de cada compartimento. En cada una de estas perforaciones se colocó una cámara de circuito cerrado dentro de una caja estanca. Además, se hizo otra perforación pequeña en el techo de cada contenedor para introducir una lámpara cilíndrica a prueba de agua con un filtro rojo que permite pasar luz por arriba de 600 nm, con el objeto de facilitar la visibilidad y grabación sin afectar la conducta de las langostas, ya que éstas son incapaces de percibir la luz por encima de esta longitud de onda (Ache & MacMillan 1980, Cummins *et al.* 1984).

Las cámaras de video se conectaron a un multiplexor (Panasonic WJ- FS 216), que permitió la grabación simultánea de las tres cámaras. A su vez, el multiplexor se conectó a

una videograbadora de tiempo (SONY SVT-L400) con capacidad para grabar a diferentes velocidades por medio de destellos intermitentes. En este caso, se utilizó un destello por segundo, frecuencia que permitió registrar los movimientos casi a la misma velocidad con que ocurren.

Entre las 01:00 h del 28 de abril y las 24:00 h del 3 de mayo de 2000, se anotó cada hora el número de langostas que se encontraban dentro y fuera del refugio. Sin embargo, debido a que el equipo de video no era suficiente para grabar la actividad de las langostas fuera del refugio, únicamente se grabó la actividad de las langostas dentro del refugio, durante cinco minutos cada hora. La fecha y hora de grabación quedaban registradas en la cinta de video.

La observación de las cintas de video se llevó a efecto con base en la “regla de muestreo de conducta” (Martin & Bateson 1993). Esta regla indica que el investigador debe observar el grupo completo de sujetos y registrar cada ocasión en la que se produce un tipo concreto de comportamiento. En este caso en particular, se registró la frecuencia de las actividades de cada individuo (es decir, de todas aquellas acciones que involucraron el desplazamiento de un individuo a una distancia igual o superior a la longitud de su cuerpo) a lo largo de cinco minutos de cada hora de filmación. Esto se hizo utilizando, a su vez, la “regla de registro continuo” (Martin & Bateson 1993). Esta regla permite la obtención de un registro exacto y fiel de la conducta, midiendo frecuencias, duraciones reales y los instantes en que las pautas de conducta terminan o empiezan. Finalmente, se definió el horario de mayor actividad como aquellas horas dentro de un ciclo completo (24 h) en las que los individuos del grupo presentaron más de dos desplazamientos en promedio.

2.3. Serie II: Patrón de ocupación del refugio

En esta serie se cuantificó el porcentaje de ocupación del refugio a lo largo del día, la distribución espacial de los animales dentro de éste, es decir, si se encontraban en el piso o las paredes del refugio y si se presentaba una conducta gregaria o no durante la parte clara del día (07:00 - 18:00 h). La serie de observaciones se llevó a efecto del 9 al 19 de mayo del 2000, en un estanque con un refugio “tipo cueva” de tres compartimientos, en donde se colocaron cinco langostas, dos hembras y tres machos (LC media \pm DS = 60.2 \pm 8.4 mm). Se realizaron observaciones cada hora para cuantificar el número de individuos dentro o fuera del refugio y registrar la posición de los animales que se encontraban en su interior. El período de observación se dividió en bloques al azar de cuatro a seis horas, hasta completar un total de diez observaciones para cada hora del día. Se consideró una agregación (evidencia de conducta gregaria), cuando más de dos individuos se encontraban en el mismo compartimiento del refugio.

2.4. Serie III: Registro de las pautas conductuales

Para tomar un registro lo más completo posible de las diferentes pautas conductuales de *P. guttatus*, se grabó – en diferentes ocasiones— una cinta completa entre el 19 y el 22 de septiembre de 2000 que abarcara el horario de mayor actividad de *P. guttatus* (de las 19:00 a las 06:00 h, ver resultados) incluyendo, desde luego, las horas en las que se presentan los picos la actividad. En esta serie se utilizaron seis langostas adultas, una hembra y cinco machos (LC media \pm DS = 58.3 \pm 4.2 mm), colocadas en un estanque equipado con un refugio “tipo cueva” de un solo compartimiento, es decir, fabricado con un solo contenedor. La grabación se realizó con una cámara de video casera (SONY TRV-46) con un lente gran angular 4:1, colocada dentro de una caja estanca submarina.

2.5. Elaboración del etograma

Se realizó un muestreo preliminar *ad libitum* (el cual no tiene limitación alguna sobre lo que se registra ni cuando se registra, Martin & Bateson 1993) de los videos obtenidos del 19 al 22 de septiembre del 2000, identificando las principales unidades o pautas conductuales. Posteriormente, se volvieron a revisar los videos para realizar la descripción detallada de cada una de las pautas conductuales encontradas, utilizando los siguientes criterios: (1) la descripción del comportamiento basada en la estructura, que es la apariencia física, es decir, la postura o movimientos del sujeto; (2) la descripción basada en las consecuencias, que son los efectos del comportamiento del sujeto sobre el medio, sobre otros individuos o sobre él mismo; (3) la descripción con referencia a la relación espacial del individuo, es decir, su posición y orientación con relación a algún objeto o a otro individuo (Martin & Bateson 1993). Paralelamente, con el fin de enriquecer el listado y la descripción de las pautas conductuales obtenidas, se revisaron videos obtenidos en fechas anteriores a las del presente trabajo y que forman parte del acervo filmográfico del Laboratorio de Crustáceos de la Unidad Académica Puerto Morelos. Algunas de estas cintas contenían información sobre el comportamiento de individuos de *P. guttatus* en condiciones que incluían la presencia de un depredador diurno, el pez "ballesta" *Balistes vetula* (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa). Una vez completada la descripción de las pautas se procedió a elaborar el etograma general de la especie.

2.6. Comportamiento de *Panulirus guttatus* dentro del refugio

Una vez que se tuvo el etograma general de *P. guttatus* y para conocer el comportamiento dentro del refugio en el horario de mayor actividad, se revisó una cinta de archivo del 14 al 15 abril del 2000, filmada entre las 19:00 y las 06:00 del día siguiente, que

contenía la videograbación de cuatro langostas de esta especie, un macho y tres hembras (LC media \pm DS = 57.1 \pm 7.6 mm), en un estanque con un refugio de un solo compartimiento. La grabación se dividió en intervalos regulares de cinco minutos y la revisión se hizo utilizando los criterios de (a) la “regla de muestreo de barrido”, con la que, a intervalos regulares de tiempo, se explora o se censa rápidamente a un grupo completo de individuos, registrando la conducta de cada individuo en ese instante y (b) la “regla de registro temporal instantáneo”, con base en la cual se divide la sesión de observación en intervalos muestrales cortos y se registra si la pauta conductual estudiada es emitida en el instante del punto muestral (Martin & Bateson 1993).

3. RESULTADOS

3.1. Ritmo diario de actividad de *Panulirus guttatus*

3.1.1 Dentro del refugio

Para tratar de encontrar un patrón que indicara alguna ritmicidad en la actividad de las langostas dentro del refugio, se elaboró la figura 4 graficando como un continuo el número de desplazamientos observados por hora a lo largo de cinco días. En esta figura se observa una tendencia al ciclo circadiano; es decir, de 24 h. En la gráfica se observan también algunos componentes menores cuya descripción podría ser importante. Con el objeto de conocer la duración del ritmo y sus principales componentes, se aplicó el análisis espectral de Fourier (Martin & Bateson 1993) trabajando los datos como una serie de tiempo. El análisis mostró cuatro picos principales de frecuencia (Fig. 5). El pico de mayor energía se encontró en un valor de frecuencia= 0.041 que corresponde a un período de 24 horas y el de menor energía en un valor de frecuencia =0.208 a 4.8 horas. El análisis

armónico para las principales frecuencias mostró que las frecuencias correspondientes a 24 horas (Fig. 6a) y 24 + 8 horas (Fig. 6b) explican, respectivamente, el 62 y el 67% de la varianza de los datos y son las que le otorgan la forma principal al ritmo de actividad obtenido.

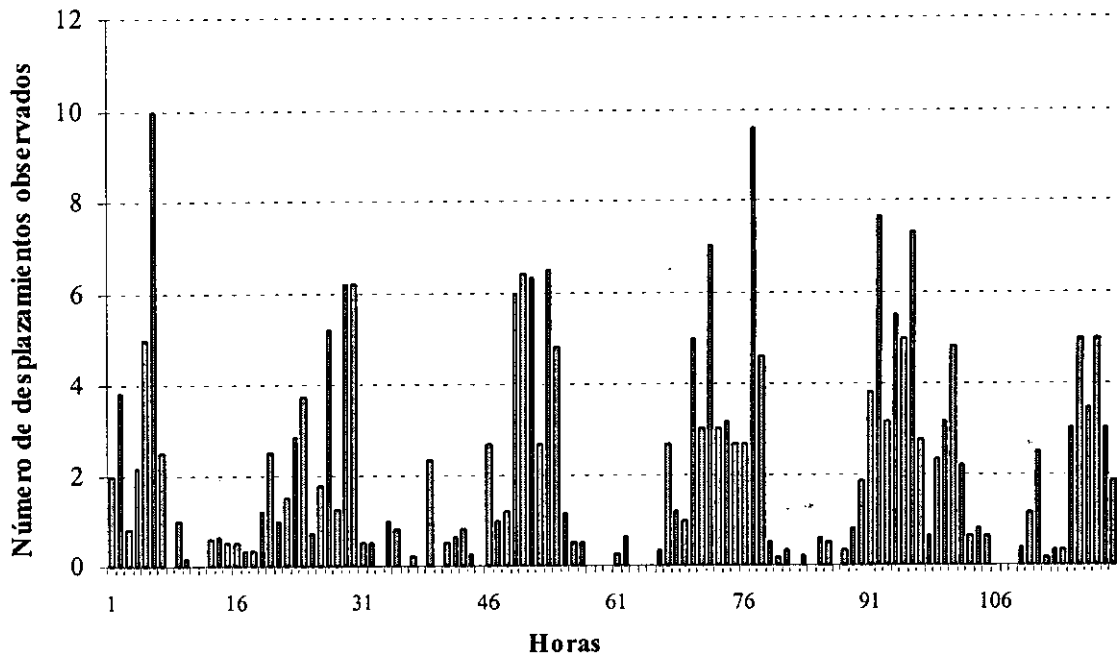


Fig. 4 Actividad de *Panulirus guttatus* dentro del refugio, registrada a partir de las 01:00 h del 28 de abril hasta las 24:00 h del 3 de mayo del 2000, (total de horas revisadas= 120).

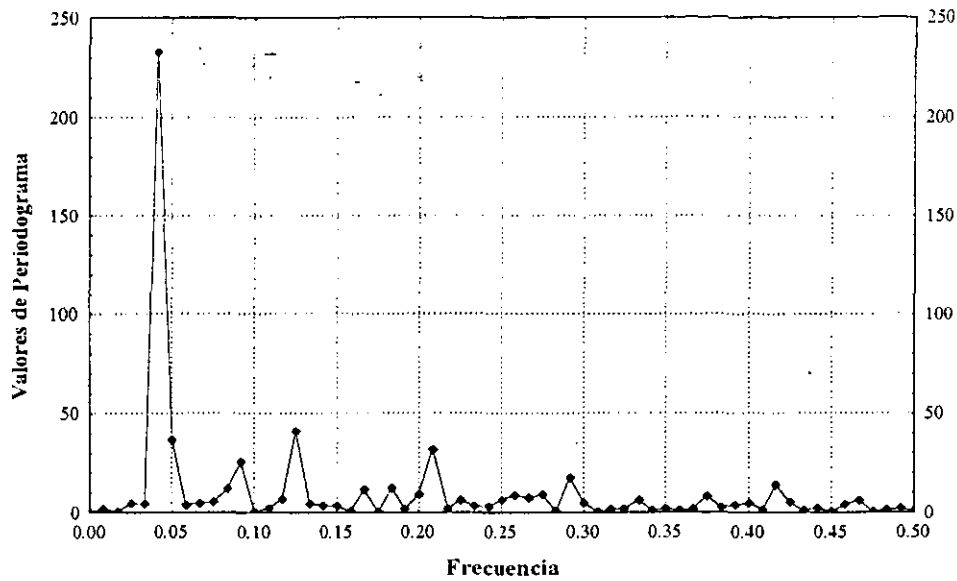


Fig. 5 Análisis espectral de Fourier de la actividad registrada entre las 01:00 h del 28 de abril y las 24:00 h del 3 de mayo del 2000. El análisis muestra cuatro picos de frecuencia predominantes en el ritmo de actividad de *Panulirus guttatus* durante la primavera.

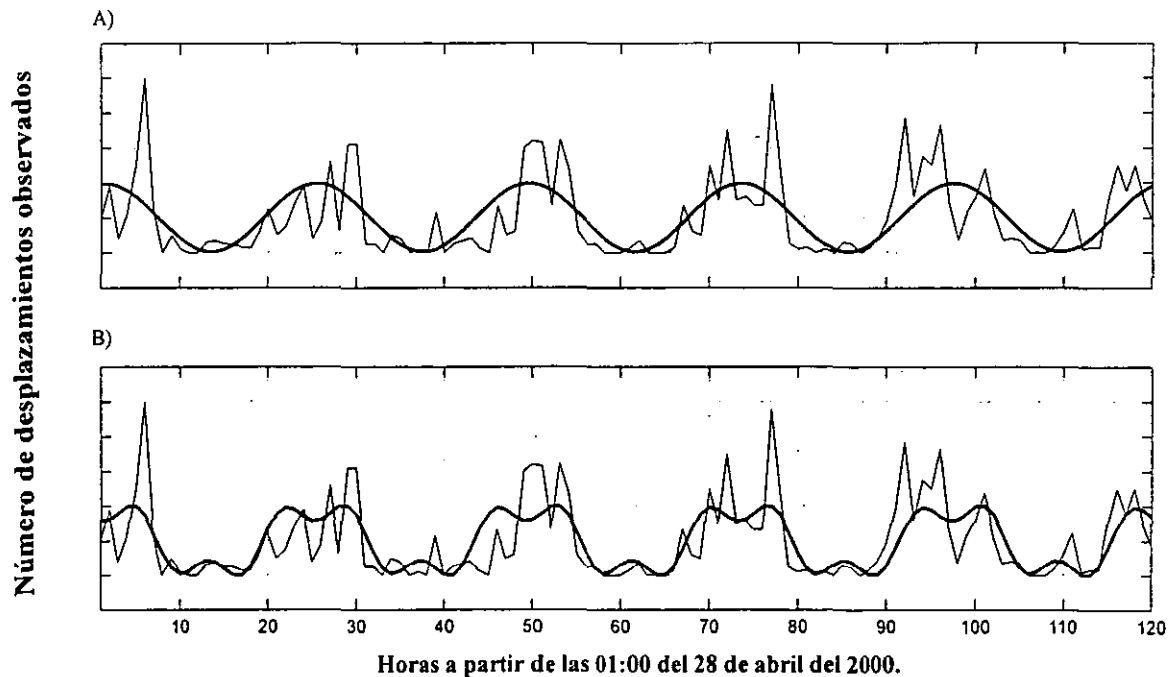


Fig. 6 Análisis armónico del ritmo diario de actividad de *Panulirus guttatus* entre las 01:00 h del 28 de abril y las 24:00 h del 3 de mayo del 2000. A) Armónico de 24 h (Desviación estandar (DS) = 0.62, $v_r = 1.78$), B) Armónico de 8 + 24 h (DS = 0.67, $v_r = 1.67$).

La actividad promedio de las langostas dentro del refugio (Fig. 7) presentó un incremento entre las 19:00 y 20:00 h, manteniendo valores similares a lo largo de toda la noche, hasta justo antes del amanecer a las 5:00 y 6:00 h, cuando se presenta el pico máximo de esta actividad (acrofase). Posteriormente, la actividad decae en forma drástica hasta valores mínimos, que persisten a lo largo de las horas claras del día. Por tanto, el horario de mayor actividad de *P. guttatus* dentro del refugio comprende de las 19:00 a las 06:00 h. La prueba de Friedman (Zar 1984), comprobó que efectivamente existían diferencias significativas en la actividad de las langostas a lo largo del día ($\chi^2 = 130.64$, $gl = 23$, $p < 0.001$). Para contrastar estas diferencias, se aplicó *a posteriori* la prueba de Wilcoxon (Zar 1984), la cual agrupó los datos en dos grupos principales: uno que comprende de las 01:00 a las 06:00 y de las 19:00 a las 24:00 h y otro de las 07:00 a las 18:00 h ($\alpha = 0.05$).

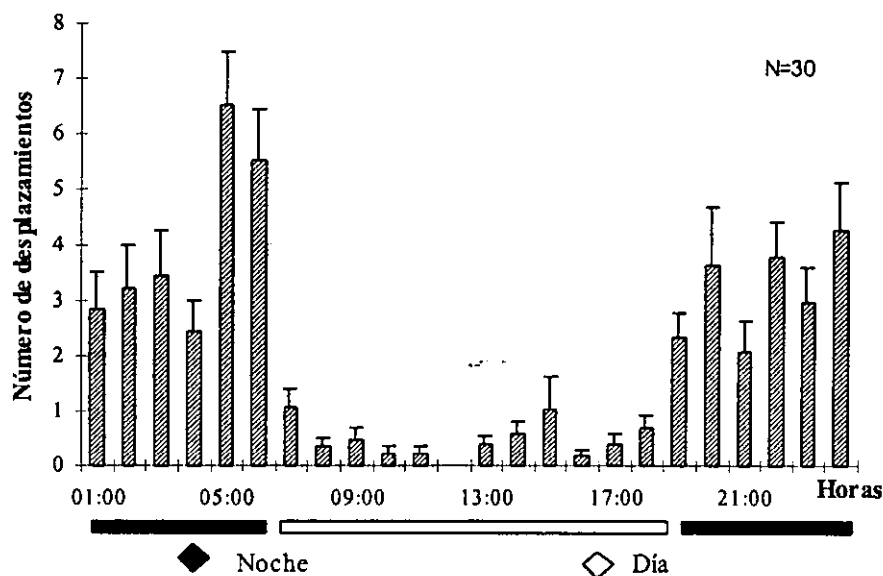


Fig. 7 Ritmo diario de actividad promedio de *Panulirus guttatus* dentro del refugio registrado de las 01:00 h del 28 de abril a las 24:00 h del 3 de mayo del 2000. Cada barra indica la media (+ ES) del número de desplazamientos registrados.

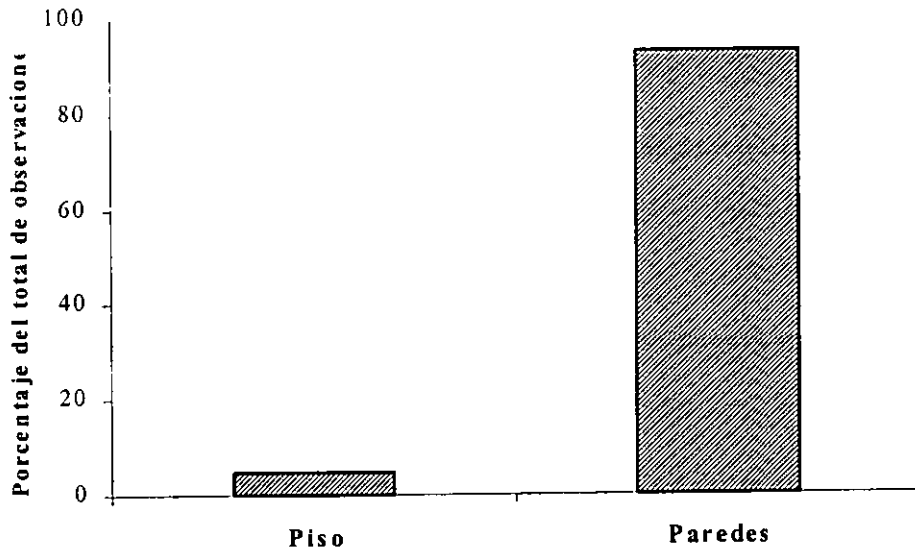


Fig. 10 Patrón de ocupación del refugio observado en *Panulirus guttatus* durante la serie II, en horario diurno de 07:00 a 18:00 horas. Cada barra indica el porcentaje del total de individuos del grupo experimental fueron observados ocupando el piso y/o las paredes del refugio (total de observaciones= 240).

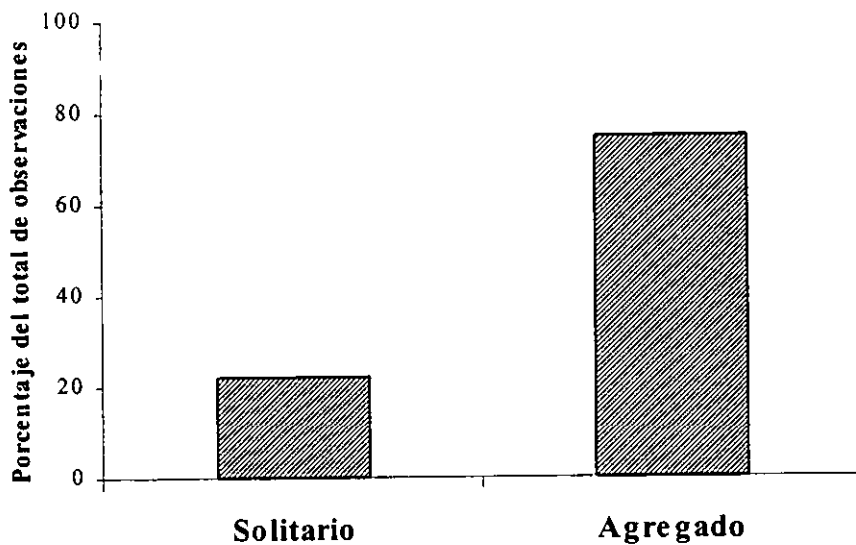


Fig. 11 Patrón de agregación de *Panulirus guttatus* dentro del refugio, observado durante la serie II, en horario diurno. Cada barra indica el porcentaje del total de individuos del grupo experimental fueron observados agregados o solitarios (total de observaciones= 240).

3.3. Etograma de la langosta pinta del Caribe *Panulirus guttatus*

En total, se revisaron 40 horas de videograbación, que incluyeron registros durante las cuatro estaciones del año (diciembre de 1999, abril, julio y septiembre del 2000). Se obtuvieron 32 pautas conductuales, las cuales fueron agrupadas en seis diferentes categorías: de descanso, de acicalamiento, de alimentación, sociales, de tránsito y otras. Esta última categoría incluyó pautas poco comunes y/o de difícil interpretación.

A continuación se describen las pautas conductuales de las seis categorías propuestas. Se tomó en consideración la descripción de posturas propuesta originalmente por Atema y Cobb (1980), con el fin de conservar la terminología en los estudios etológicos de las langostas palinúridas.

Para facilitar la descripción de las pautas conductuales se muestran esquemas de la morfología externa de *P. guttatus* (Fig. 12 a y b) y esquemas de algunas pautas conductuales (Fig. 13 - 18).

3.3.1. Pautas de descanso

- *Descanso*: Postura baja, abdomen plegado o arqueado, pocas veces extendido, urópodos doblados, abanico caudal vertical; pereiópodos bajos, en ocasiones extendidos al frente, el V par hacia atrás. Anténulas hacia adelante, se mantienen en agitación suave; antenas paralelas al sustrato, ya sea hacia adelante, hacia atrás o a los lados.
- *Balancear pereiópodos*: Postura baja o media, abdomen curvado o extendido, urópodos plegados, abanico caudal vertical; antenas a los lados o hacia arriba; anténulas en agitación circular suave. Pereiópodos de uno o ambos lados se arrastran de afuera hacia adentro del cuerpo o de adelante hacia atrás, como barriendo el piso. Pereiópodos en postura intermedia o alta, el V par se mantiene hacia atrás sin balancear. En ocasiones el par de maxilípedos III se balancean a la par de los primeros pereiópodos.

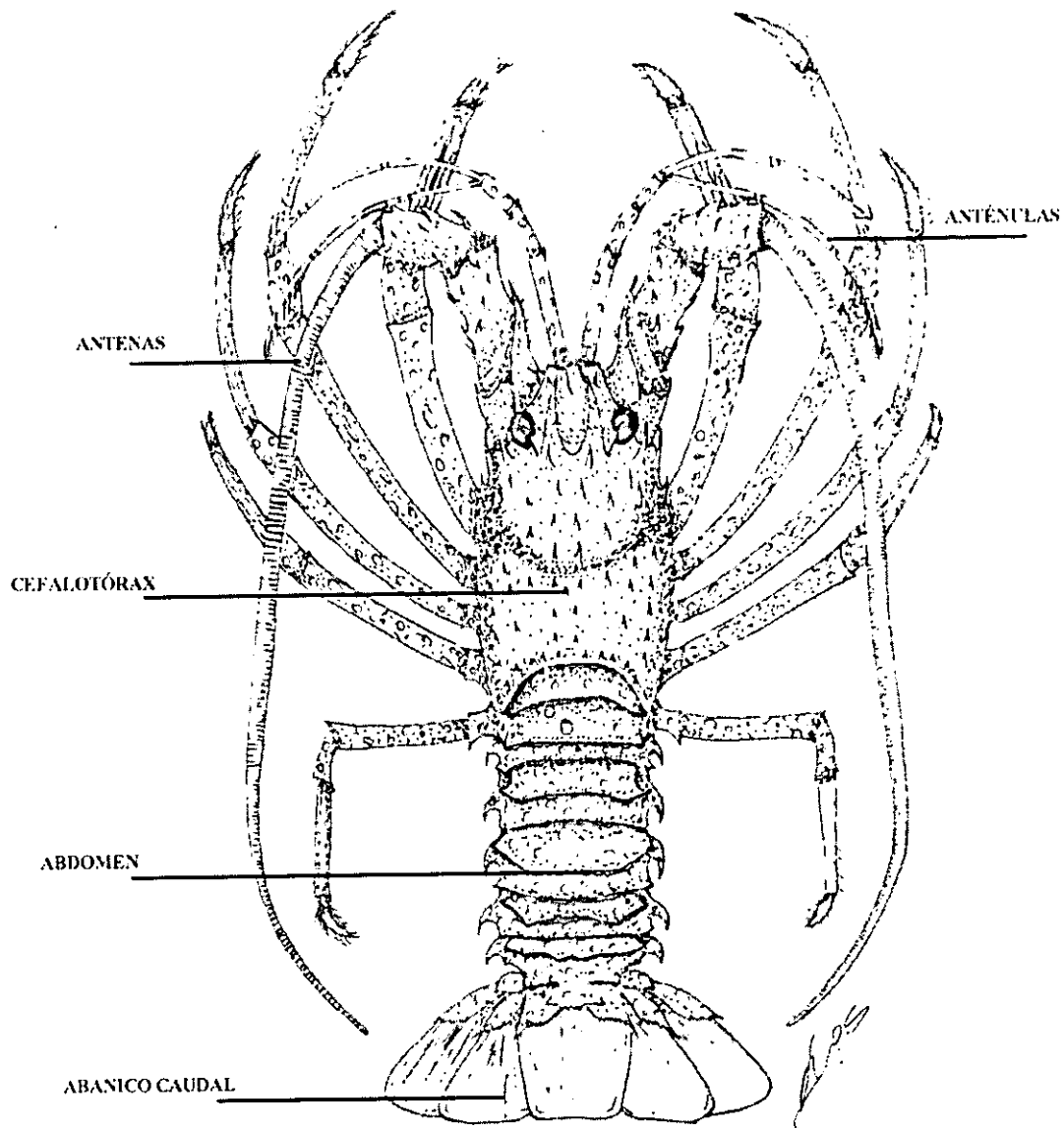


Fig. 12 a Esquema de la morfología externa de *Panulirus guttatus*. Vista dorsal.

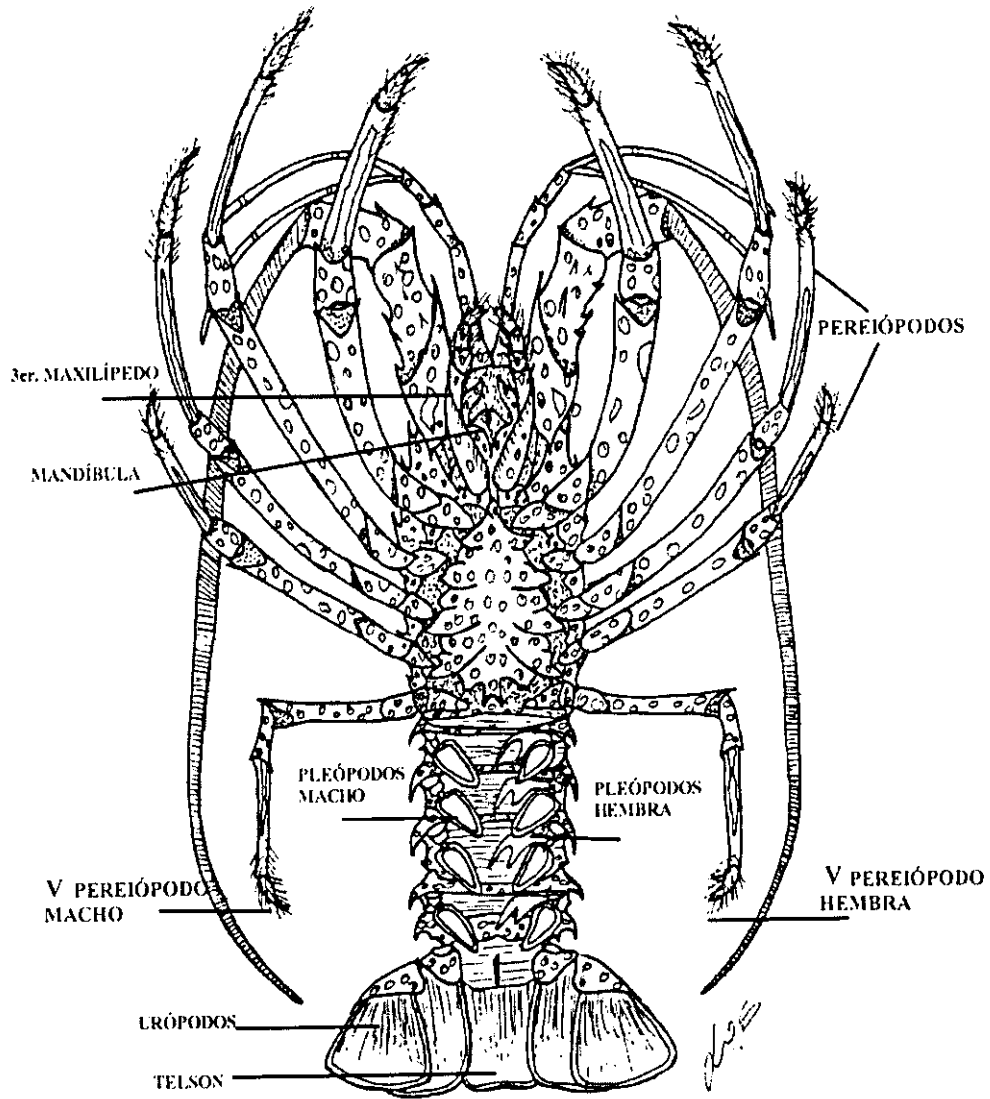


Fig. 12 b. Esquema de la morfología externa de *Panulirus guttatus*. Vista ventral.

- *Agitar anténulas*: Es una conducta muy frecuente en las langostas; generalmente mantienen en movimiento las anténulas realizando movimientos circulares suaves, ya sea cuando la langosta está en descanso o activa. Esta agitación se puede volver más rápida o brusca en algunas circunstancias. Se observó comunmente cuando la langosta estaba agrupada con varios individuos dentro del refugio. (Fig. 13).

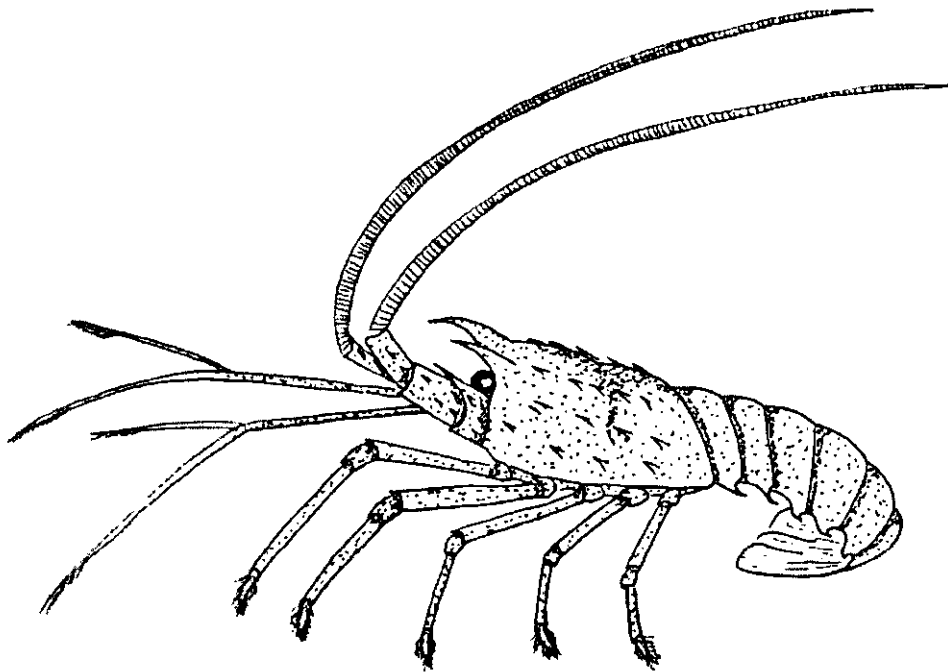


Fig. 13 Postura corporal de la Categoría de descanso, pauta conductual: "Agitar anténulas" en *Panulirus guttatus*.

3.3.2 Pautas de limpieza y/o acicalamiento

- *Limpieza de pereiópodos*: Todos los pereiópodos en postura baja se dirigen al frente, frotando uno contra otro longitudinalmente. Cuando se va a iniciar una sesión de aseo se frota solo los dactilopoditos entre sí y contra el par de maxilípedos III.
- *Limpieza de anténulas*: Postura alta, las langostas se apoyan en el abdomen curvado. Pereiópodos en postura intermedia, dirigidos al frente; anténulas bajan hasta alcanzar los maxilípedos III, éstos últimos sujetan las anténulas a la altura de la bifurcación. Las anténulas se jalan hacia arriba mientras se deslizan entre los maxilípedos.
- *Limpieza del abdomen*: Postura media, pereiópodos altos; pleópodos extendidos; abdomen extendido medianamente curvado y ligeramente levantado formando un

puente desde el abanico caudal hasta los primeros pereiópodos, los cuales están bien extendidos. El abanico caudal se mantiene vertical, con el V par de pereiópodos tallan las placas abdominales tanto ventrales como dorsales y los urópodos, los cuales se encuentran extendidos. (Fig. 14).

- *Limpieza de la masa ovígera*: Esta pauta sólo la presentan las hembras cuando se encuentran en período de incubación de la masa ovígera. La estructura de la pauta es semejante a la de limpieza del abdomen, con la variante de que en ésta se agitan los pleópodos, que a su vez mueven la masa ovígera, probablemente con el fin de mantener la oxigenación de los huevos. Con la subquela de los pereiópodos V remueven cuidadosamente los huevecillos no fertilizados y la basura acumulada entre ellos.
- *Limpieza del cefalotórax*: Postura intermedia, las antenas se mantienen hacia el frente; los pereiópodos IV tallan los procesos orbitales, el rostro, las bases de las antenas, los ojos y todo el cefalotórax.
- *Limpieza de antenas*: Postura media, abdomen extendido o arqueado; pereiópodos encogidos; antenas a los lados, la antena que se va a limpiar la coloca a un lado, el dactilopodito de uno de los pereiópodos III o IV, se desliza a lo largo de la antena.

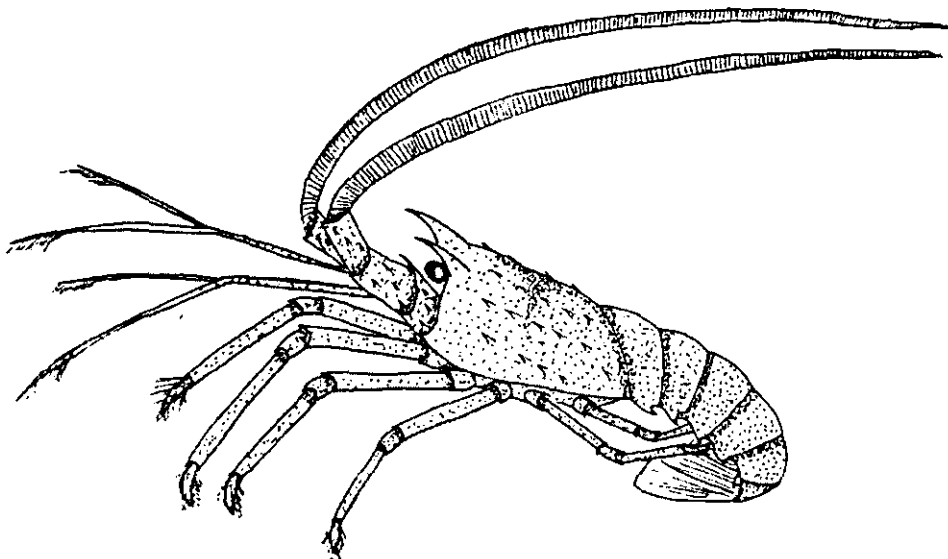


Fig. 14 Postura corporal de la categoría de Acicalamiento o Limpieza, pauta conductual de limpieza de abdomen en *Panulirus guttatus*.

3.3.3. Pautas sociales

- *Abrazar*: abarcar a otro animal con todos los pereiópodos o los de un solo lado.
- *Agarrar*: Postura alta, abdomen extendido; pereiópodos en postura intermedia, extendidos; antenas hacia atrás; con los dos primeros pares de pereiópodos principalmente tocan alguna parte del cuerpo de otro animal, tratando de sujetarlo, las anténulas las dirigen al otro individuo.
- *Alcanzar*: Pauta de agresión, se dejan ir hacia otro individuo caminando más o menos rápido, con antenas levantadas, tratando de alcanzar el cuerpo del otro animal con los pereiópodos.
- *Sujetar*: Postura alta, sujetan el abdomen o el cefalotórax de otro individuo con los pereiópodos, el animal sujetado puede luchar para liberarse (en este estudio se observó en tres ocasiones, con un tiempo de duración fue de 10 y 40 seg y 10 min). El individuo que sujeta mantiene los pereiópodos en postura alta muy extendidos y al frente; antenas dirigidas hacia atrás.
- *Coletazo*: Desplazamiento rápido y con ganancia de distancia, la langosta se mueve en la columna de agua. El animal curva el abdomen bruscamente con retracción muscular; los pereiópodos y antenas se dirigen rápidamente hacia adelante para dar mayor propulsión ya que el desplazamiento es hacia atrás; después de ejecutado el coletazo extiende el abdomen para frenar. La consecuencia de esta pauta es por lo general escapar.
- *Huir*: Postura baja; abdomen extendido; urópodos extendidos, abanico caudal horizontal; pereiópodos en postura baja; pleópodos extendidos; antenas hacia arriba; manteniendo una caminata rápida. Conducta de sumisión y escape como consecuencia.
- *Perseguir*: Postura alta, abdomen y urópodos extendidos, abanico caudal horizontal, pereiópodos en postura alta; antenas hacia arriba. Primero señala con las antenas a un individuo y después camina rápidamente hacia él.
- *Empujar*: abdomen y urópodos extendidos; abanico caudal horizontal; con la base de la antena empuja a otro individuo por la parte lateral o posterior del cuerpo.
- *Evitar*: Postura baja; cambiar el rumbo del desplazamiento rápidamente o cambiarse de lugar dentro del refugio.
- *Señalar con antena*: dirigir las antenas hacia otra langosta u objeto.

- *Tocar con antenas*: Postura variable; antenas hacia atrás o hacia delante según donde se encuentre el otro animal u objeto; tocan con las antenas el piso, objetos o alguna otra parte del cuerpo de otro animal. Puede ser en decanso o en caminata lenta.
- *Tocar con anténulas*: Postura baja; abdomen extendido, urópodos extendidos, abanico caudal horizontal; antenas hacia atrás. Toca con las anténulas el piso, o bien el abdomen o alguna otra parte del cuerpo de otro animal. Puede ser en decanso o en caminata lenta.
- *Contacto antenular*: se presenta cuando dos individuos se encuentran frontalmente en postura media, abdomen curvado; con los pereiópodos en postura intermedia dirigidos hacia el frente, se tocan mutuamente las anténulas de manera cautelosa. Esta conducta se mantiene por varios minutos. Es interrumpida por aseos cortos de anténula de ambos individuos.
- *Encuentro frontal no agresivo*: Postura alta en ambos animales. Los dos individuos se colocan uno enfrente del otro, se frotan mutuamente las antenas; pereiópodos en postura intermedia; las antenas hacia arriba; abdomen curvado; llegan a tocarse mutuamente con las anténulas. (Fig. 15).
- *Agitar antenas*: Agitación vigorosa de antenas, tiene apariencia como de espadazos. Esta conducta se presenta como defensa y se dirige hacia un depredador que ha entrado al refugio.

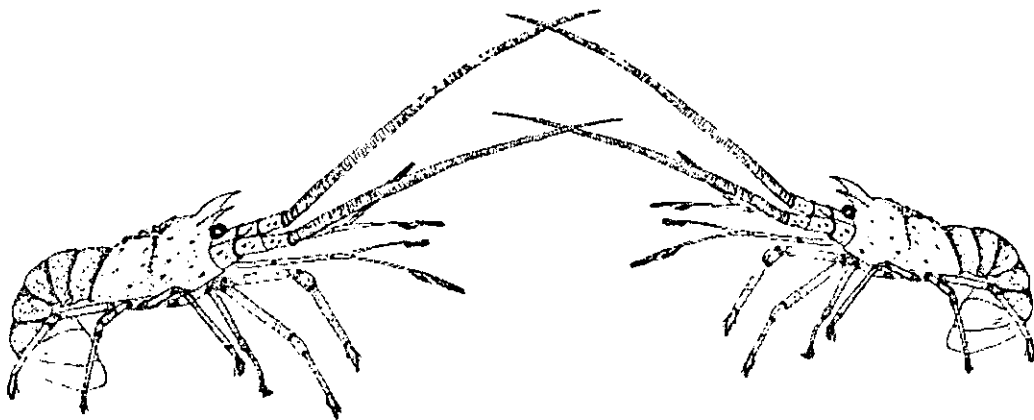


Fig. 15 Esquema de la pauta conductual "Encuentro frontal" en *P. guttatus*. Categoría de comportamiento social.

3.3.4 Pautas de alimentación

- *Sostener alimento*: Pereiódodos I tocan el alimento, lo sujetan y llevan hacia los maxilípedos III.
- *Alimentarse*: Pereiódodos I y maxilípedos III sujetan y manipulan la concha hasta abrirla y consumir la carne con ayuda de los maxilípedos III. (Fig. 16).
- *Búsqueda de alimento*: salir del refugio con movimientos exploratorios, en busca de alimento. Pereiódodos I exploran el sustrato con movimientos laterales, mientras las anténulas se mantienen "chasqueando" (movimiento de tijera).

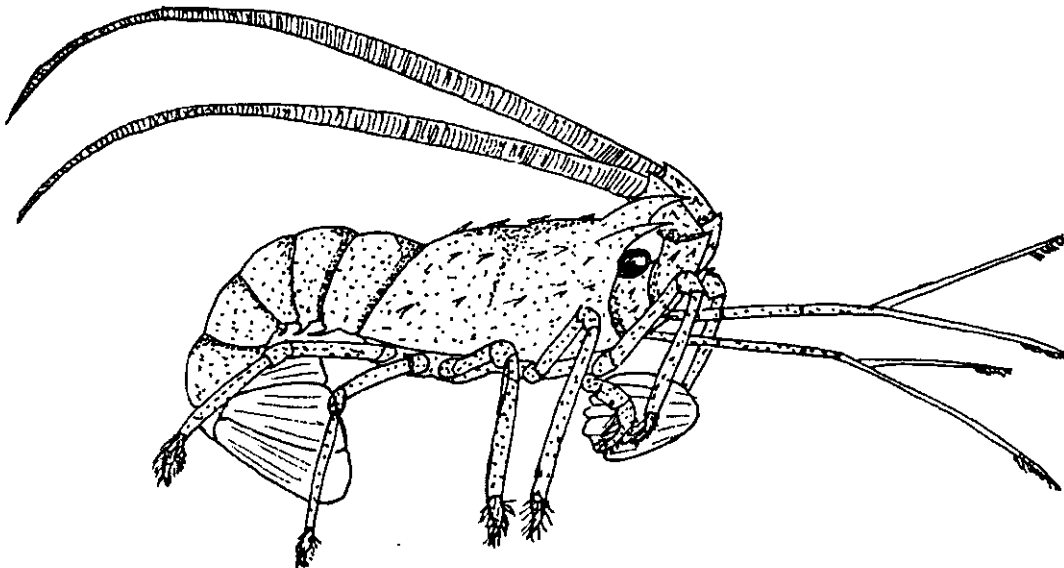


Fig. 16 Postura corporal de la categoría de Alimentación en *Panulirus guttatus*, pauta conductual "Alimentarse".

3.3.5 Pautas de tránsito

Caminar: Postura media, el movimiento puede ser hacia delante, hacia atrás o a los lados, generalmente con los pleópodos extendidos. Abdomen extendido, aunque algunas veces se observó caminar con abdomen curvado dentro del refugio; urópodos extendidos; abanico caudal horizontal; pereiópodos intermedios, los primeros pares de pereiópodos hacia el frente, el par V se mantiene hacia atrás; antenas hacia delante, más o menos arriba o pueden dirigirlas hacia atrás; las anténulas mantienen una agitación medianamente "brusca". (Fig. 17).

- *Explorar*: Postura media. Camina a todo lo largo del refugio o área a explorar; abdomen y urópodos extendidos; abanico caudal horizontal; antenas y anténulas al frente, manteniéndolas en agitación, llegando a tocar el piso y paredes con estos apéndices. Se observa frecuentemente al entrar al refugio, incluso la agitación de antenas es más brusca, dando como latigazos con ellas.

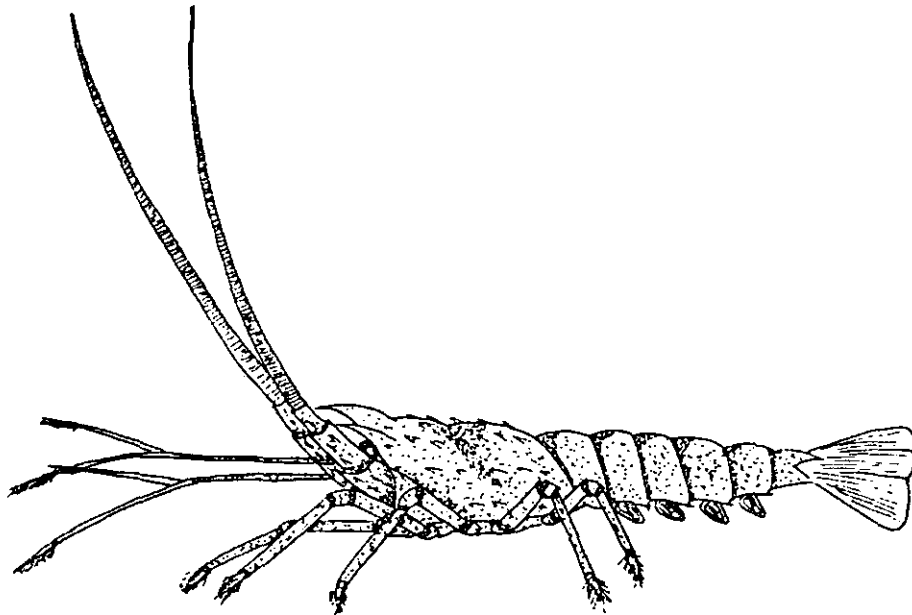


Fig. 17 Postura corporal de la categoría de Tránsito en *Panulirus guttatus*, pauta conductual "Caminar".

3.3.6 Pautas ocasionales

- *Descolgarse*: Es una conducta un tanto súbita en la cual el animal extiende o encoge completamente y de manera repentina los pereiópodos, soltándose de la pared para dejarse caer, ya sea hasta el piso o a una parte más baja del refugio. El abdomen y el abanico caudal permanecen extendidos.
- *Estirarse*: Conducta repentina, con postura media, pero en general depende de la conducta que se encuentre realizando previamente; dan un coletazo incompleto, extienden los pereiópodos y antenas hacia el frente con un movimiento brusco. (Fig. 18).
- *Sacudir pleópodos*: Postura media; abdomen arqueado; pereiópodos en posición intermedia; los pleópodos extendidos mantienen una agitación de adentro hacia afuera del cuerpo y de adelante hacia atrás.

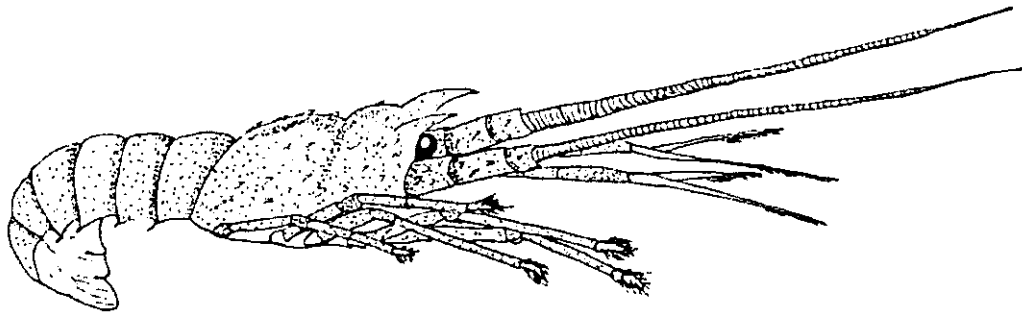


Fig. 18 Postura corporal de la categoría pautas ocasionales, pauta conductual "Estirarse" en *P. guttatus*.

3.4. Comportamiento de *Panulirus guttatus* dentro del refugio.

En la figura 19 se presenta el comportamiento de *P. guttatus* dentro del refugio la noche del 14 a la mañana del 15 de abril de 2000. Esta figura se elaboró graficando la distribución de las frecuencias con que las langostas exhibieron cada una de las categorías de comportamiento propuestas en el etograma general. Se observó que las langostas inician su actividad con el abandono de las posturas de descanso, para continuar con sesiones de aseo entre las 19:00 y 20:00 h. Más tarde, entre las 20:00 y 23:00 h la mayoría de las langostas abandonan el refugio, en la figura 19 se muestra este comportamiento como "salir del refugio". Posteriormente, la mayor parte de las langostas regresan al refugio después de las 23:00 horas; simultáneamente comienzan sesiones de descanso y aseo. Este comportamiento se mantuvo con una frecuencia relativamente alta a partir de las 23:00 hasta las 06:00 h. Las pautas de comportamiento social comenzaron a ser más frecuentes a partir de las 04:00 h y hasta el amanecer (06:00 h), mientras que la emisión de pautas de tránsito dentro del refugio permaneció más o menos constante a lo largo de la noche,

incrementándose ligeramente a partir de las 02:00 h. En la figura 19 no aparecen las pautas ocasionales, ya que éstas presentaron valores mínimos de frecuencia de emisión.

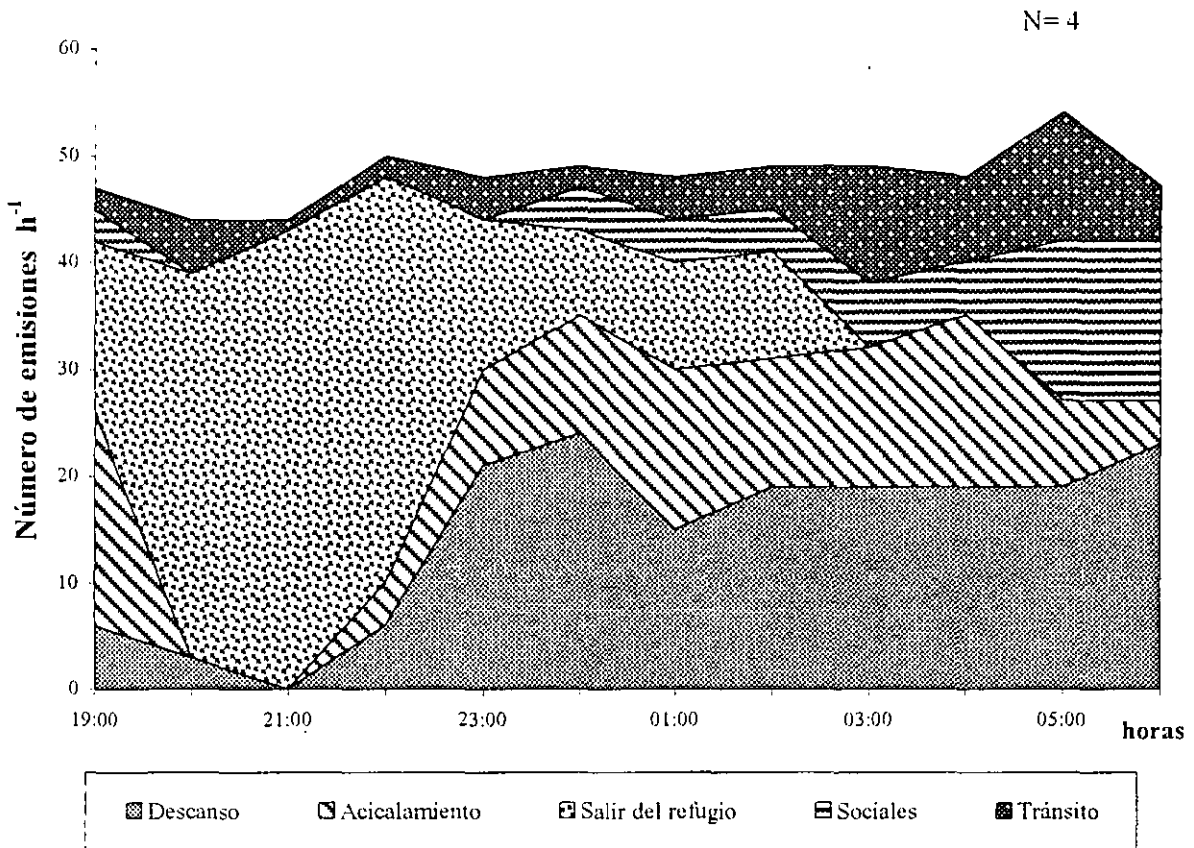


Fig. 19 Comportamiento dentro del refugio de *Panulirus guttatus*. Se muestra la frecuencia de emisión de pautas conductuales registrada durante el horario de mayor actividad (19:00 - 06:00 h). En esta figura no aparecen las pautas de alimentación, ya que estas se realizan fuera del refugio y en las observaciones dentro del refugio solo es posible registrar cuando las langostas abandonan el refugio.

4. DISCUSIÓN

4.1. Ritmo diario de actividad de *Panulirus guttatus*

Los ritmos biológicos son importantes ya que expresan procesos endógenos que ocurren regularmente en un intervalo de tiempo determinado. En las langostas palinúridas, es importante conocer el ritmo actividad, ya que en éste se expresan procesos endógenos vitales tales como el ciclo de crecimiento y muda, reproducción y alimentación (Lipcius &

Herrnkind 1982). Cuando un patrón de actividad se repite de manera cíclica cada 24 horas, se conoce como ritmo diario de actividad (Martin & Bateson 1993); cada especie exhibe un ritmo de actividad con períodos de inactividad y de actividad característicos.

Debido a que la mayoría de las especies de langostas palinúridas tienen hábitos nocturnos (Kanciruk & Herrnkind 1973, Herrnkind 1980, Lipcius & Herrnkind 1982), la actividad de las langostas ha sido estudiada principalmente en la noche cuando las langostas se encuentran fuera del refugio (Fielder 1965, Paterson 1969, Kanciruk & Herrnkind 1973, Andrée 1981, Lipcius & Herrnkind 1982). Sin embargo, *P. guttatus* es una langosta retraída que aparentemente pasa una gran parte de las 24 horas del día dentro de sus refugios (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa). Por esta razón se decidió estudiar la actividad de esta langosta tanto dentro como fuera del refugio. Para no afectar el comportamiento de los individuos de *P. guttatus* dentro del refugio, se utilizó el filtro de 600 nm de longitud de onda.

La actividad de los individuos de *P. guttatus* dentro del refugio fue variable, notablemente nocturna pero sin cesar totalmente durante las horas claras del día. El periodograma y el análisis armónico indicaron que *P. guttatus* presenta un ritmo de actividad circadiano, es decir, que se repite aproximadamente cada 24 horas.

En resumen, *P. guttatus* es una langosta que se encuentra prácticamente inactiva durante la parte clara del día. Su actividad, tanto dentro como fuera del refugio, se inicia a las 19:00 h y termina a las 05:00 fuera del refugio y disminuye notablemente a las 07:00 h dentro del refugio, por lo menos durante la primavera, que fue la estación del año en la que se hicieron estas observaciones. La forma de esta actividad es bimodal, con un pico a las 20:00 y 21:00 h fuera del refugio y otro pico más a las 05:00 y 06:00 h dentro del refugio. Estos picos de actividad fueron relacionados con el horario astronómico del amanecer

(06:16 horas) y del ocaso (19:12 horas) correspondiente a las fechas de las observaciones. Esto sugiere que la actividad de *P. guttatus* está relacionada directamente con la exposición a la luz, como sucede en otros crustáceos decápodos (Hindley & Penn 1975, Jernakoff 1987).

Por otro lado, la actividad diaria de *P. guttatus* difiere de la de su especie simpátrica *P. argus* en esa misma época del año (abril-mayo). La actividad de *P. argus* fuera del refugio, comienza a las 19:00 h, alcanza rápidamente una asíntota a las 20:00 h y se mantiene en un nivel alto durante toda la noche, hasta un decaimiento brusco al amanecer 06:00 h, cuando las langostas regresan a su refugio (Kanciruk & Herrnkind 1973). El horario de actividad de *P. guttatus* es totalmente nocturno, en comparación con el de *P. argus*, que no es exclusivamente nocturno. (Glaholt 1990, Lozano-Álvarez & Spanier 1997, Lozano-Álvarez & Briones Fourzán en prensa).

El comportamiento de los crustáceos puede ser afectado por los ciclos de muda. Por ejemplo, Lipcius & Herrnkind (1982) caracterizaron cada fase del ciclo de muda de *P. argus* en relación con el ritmo locomotor y alimenticio de esta langosta. Sin embargo, se conoce muy poco sobre los ciclos de muda de *P. guttatus*. En Martinica, la población de *P. guttatus* presenta dos ciclos de muda al año, en enero-febrero y en septiembre (Marfin, 1978), pero no se sabe su frecuencia de muda poblacional en México. Puesto que los animales utilizados en la serie I del presente trabajo se encontraban con el exoesqueleto duro y la duración de la serie de observaciones fue breve, se evitó el posible efecto del proceso de muda en la actividad de los individuos de *P. guttatus* estudiados.

Finalmente, el horario de actividad de *P. guttatus* observado en este trabajo fue similar al de *P. cygnus*, especie en la cual la actividad diurna también presentó valores muy bajos (Jernakoff 1987).

4.2. Patrón de ocupación del refugio

La mayoría de los individuos de *P. guttatus*, pero no todos, salían del refugio durante la noche. Por otro lado, en observaciones de campo realizadas en Looe Key Reef, Florida, Sharp *et al.* (1997) encontraron que todos los individuos de *P. guttatus* salen de sus refugios durante la noche, aunque estos autores no mencionan las horas en que los refugios fueron revisados. En el presente estudio, se observó que los individuos de *P. guttatus* regresaban al refugio justo antes del amanecer y permanecían en su interior durante las horas claras del día. Esto indica una diferencia en comportamiento con su especie simpátrica, *P. argus*, cuyos individuos suelen encontrarse fuera del refugio durante las horas claras del día (Glaholt 1990, Lozano-Álvarez & Spainer 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa), lo cual podría deberse a que *P. argus* exhibe despliegues de defensa comunal fuera del refugio (Berrill 1975, Zimmer-Faust & Spainer 1987, Lozano-Álvarez & Spanier 1997). Estos despliegues no se han observado en *P. guttatus*, cuya estrategia de defensa parece basarse en esconderse en refugios durante las horas claras del día, seleccionar refugios en los que no pueda ser alcanzada por sus depredadores y la agitación vigorosa de antenas cuando son atacadas. Este comportamiento se ha registrado en otros estudios donde se mantuvieron individuos de *P. guttatus* con depredadores. Los depredadores (*Balistes vetula*) llegaron a atacar individuos de *P. guttatus* dentro del refugio (Lozano-Álvarez & Briones Fourzán, en prensa).

Aunque *P. guttatus* y *P. argus* pueden cohabitar en los mismos refugios, raramente se encuentran individuos de las dos especies en la misma guarida (Sharp *et al.* 1997), ya que *P. argus* tiene una mayor flexibilidad de hábitat que *P. guttatus*. Sin embargo, en condiciones experimentales con refugio limitado, se ha observado que cada una de estas

dos especies tiende a ocupar partes diferentes del refugio (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa), lo cual también es común en el hábitat arrecifal natural (Sharp et al. 1997).

La marcada tendencia de *P. guttatus* a ocupar las paredes del refugio es congruente con el tipo de hábitat que ocupan estas langostas. El arrecife coralino brinda una gran cantidad de refugios potenciales, en su mayoría cuevas u oquedades formadas por la misma estructura del coral (Sharp et al. 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa). Sin embargo, este patrón de ocupación del refugio puede ser afectado por la cohabitación con *P. argus* o con depredadores potenciales (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa).

El comportamiento gregario se define como una adaptación para obtener algunas ventajas que confiera la agrupación *per se* (Moynihan 1962, en Zimmer-Faust & Spanier 1987). Se ha sugerido que las langostas presentan un comportamiento gregario ya que éste reduce el riesgo de depredación (Atema & Cobb 1980, Zimmer-Faust et al. 1985, Eggleston & Lipcius 1992, Lozano-Álvarez y Spanier 1997, Butler et al. 1999). En el presente estudio se observó que los individuos de *P. guttatus* tienden a agruparse en refugios durante el día, aún cuando se encuentren en condiciones de cautiverio y en ausencia de depredador. No se puede afirmar que este comportamiento social sea un comportamiento gregario, como en el caso de *P. argus*, ya que no se presentaron despliegues de defensa comunal. Por otro lado, no se conoce la estructura de las agrupaciones, debido a que no se sabe cómo se distribuyen las diferentes fases bénticas de *P. guttatus* en el hábitat arrecifal. Es posible que los individuos se agrupen como respuesta a estímulos químicos producidos por otros individuos de la misma especie, como ocurre en *P. interruptus* (Zimmer-Faust et al. 1985) y en *P. argus* (Ratchford & Eggleston 1998). Esta última posibilidad está siendo estudiada actualmente (Lozano-Álvarez, datos no publicados). Con la información generada en el

presente estudio, solamente es posible afirmar que *P. guttatus* presenta un comportamiento social conocido como agregación, siendo el refugio el estímulo al cual obedece esta agrupación. Sin embargo, esto está aún en controversia, ya que se ha observado que *P. guttatus* presenta una organización social jerárquica compleja con relación al refugio (Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa).

4.3. Etograma

Las pautas conductuales observadas en *P. guttatus* son en general las mismas que se han registrado para *P. cygnus* y que se han extrapolado a la mayoría de palinúridos. Sin embargo, considerando que el etograma fue el punto de partida de la investigación de muchos naturalistas (Eibl-Eisbesfeldt 1991), era necesaria la obtención del etograma de *P. guttatus* para conocer mejor su biología y entender los patrones conductuales que determinan su ecología.

No obstante lo anterior, se registraron pautas conductuales en *P. guttatus* que no habían sido reportadas en trabajos anteriores. Incluso, algunas pautas son referidas con nombres similares a los utilizados por Atema & Cobb (1980) y Cobb (1981), pero la descripción no es equivalente.

La pauta conductual denominada “extenderse”, solo se había reportado y referido en *P. cygnus* (Cobb, 1981), mientras que la pauta conductual denominada “descolgarse” no se había reportado en ninguna otra especie. Desafortunadamente, debido a la carencia de estudios de este tipo en la familia Palinuridae, no es posible proponer su función ni comparar con otras especies la presencia de estas pautas de baja emisión.

Las pautas conductuales registradas en trabajos anteriores (Atema & Cobb 1980, Cobb 1981, Lozano-Álvarez, en prensa), se han enfocado principalmente al

comportamiento social de las langostas palinúridas. En el presente trabajo se prestó igual atención a todas las categorías de comportamiento observadas; resultando tres pautas en la categoría de descanso y seis pautas en la categoría de acicalamiento, mientras que Cobb (1981) sólo menciona una postura de descanso y una pauta de acicalamiento en *P. cygnus*.

Con respecto a las pautas de comportamiento social, se obtuvo la descripción de únicamente 15 pautas, las cuales no necesariamente son equivalentes a las registradas en otros trabajos (Atema & Cobb 1980, Cobb 1981). En esta categoría no se consideraron las agresiones observadas como pautas o unidades de conducta, ya que la conducta de agresión o lucha es en realidad la combinación y secuencia de algunas de las pautas sociales descritas en el etograma obtenido en este estudio. Por otro lado, aunque no se registró ninguna pauta conductual de comportamiento sexual, esto no necesariamente significa que no se haya presentado esta categoría de comportamiento, ya que algunas pautas de comportamiento sexual pueden ser fácilmente confundidas con pautas de agresión (Lipcius *et al.* 1983).

4.4. Comportamiento de *Panulirus guttatus* dentro del refugio.

Como ya se mencionó, la mayor actividad de las langostas comienza después del atardecer (19:00), este inicio de actividad, se presentó cuando las langostas comienzan a abandonar las posturas de descanso; las pautas de descanso y de acicalamiento presentaron una frecuencia de emisión similar. En este momento las langostas realizan sesiones largas de acicalamiento (por ejemplo, la limpieza de anténulas es muy frecuente) y comienzan las caminatas dentro del refugio. Entre las 20:00 y 23:00 h las langostas abandonaron parcialmente el refugio; presumiblemente salen en busca de alimento, emitiendo pautas de la categoría de alimentación y tránsito fuera del refugio, aunque debido a la falta de

información de la actividad de las langostas fuera del refugio no fue posible confirmarlo. Sin embargo, Andrée (1981) y Lipcius & Herrnkind (1982) sugieren que la búsqueda de alimento predomina en la actividad nocturna fuera del refugio. Después de este horario, las pautas de descanso volvieron a incrementar su aparición, al igual que las pautas de acicalamiento, disminuyendo las salidas de refugio. La categoría de comportamiento social aumentó su frecuencia de aparición hacia el amanecer. En contraste, las interacciones sociales en *P. argus* presentan un incremento en el atardecer (Kanciruk & Herrnkind 1973). Se sugiere que, en el caso de *P. guttatus*, el incremento de frecuencia de emisión en las pautas de tránsito dentro del refugio y sociales hacia el amanecer se debió a la búsqueda de un lugar dentro del refugio en el cual permanecieran durante las horas claras del día. La pautas de acicalamiento se expresaron como aseos cortos a lo largo de toda la noche y como sesiones de aseo en las horas en las que la frecuencia de emisión presentó valores altos.

La frecuencia de emisión de las pautas conductuales descritas en *P. guttatus*, sirve para conocer la distribución de dichas pautas a lo largo del día. Esta distribución podría considerarse en estudios posteriores del comportamiento de *P. guttatus* o de otras especies de palinúridos ya que, al conocerse el horario en el cual determinadas pautas de interés son más frecuentes, no será necesario muestrear a lo largo del todo el día.

En este estudio solamente se registró el comportamiento de individuos de *P. guttatus* en fase adulta. Sin embargo, es importante considerar existen diferencias ontogenéticas en el comportamiento de las langostas palinúridas. Es posible que algunas pautas de comportamiento sean más frecuentes en una fase que en otra, o que solo sean emitidas en alguna fase en particular (Andrée 1981, Zimmer-Faust & Sapiner 1987,

Childress & Herrnkind 1996, Butler *et al.* 1999). Por lo tanto, sería necesario extender este tipo de estudios a las fases bénticas de *P. guttatus* no consideradas en este estudio.

Hasta la fecha, existen pocos estudios conductuales cuantitativos sobre langostas. Sin embargo, se observa un creciente interés sobre la “ecología del comportamiento”, ya que se ha observado que la descripción y cuantificación de las pautas de comportamiento, son una herramienta crucial para el estudio de la ecología de las langostas palinúridas. Las pautas conductuales han sido empleadas para la descripción de numerosos patrones conductuales relacionados con (1) el riesgo de depredación y comportamiento social (Berrill 1975, Cobb 1981, Lozano-Álvarez & Spanier 1997; Lozano-Álvarez, en prensa), (2) aspectos reproductivos (Berry 1970, McKoy 1979, Lipcius *et al.* 1983, Lipcius & Herrnkind 1985), (3) el patrón de ocupación y selección de refugio (Sharp *et al.* 1997, Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, en prensa), (4) alimentación y actividad locomotriz (Kanciruk & Herrnkind 1973, Andrée 1981, Lipcius & Herrnkind 1982), (5) patrones de movimiento (Carrasco-Zanini 1985, Jernakoff 1987), (6) ontogenia (Childress & Herrnkind 1996, Butler *et al.* 1999).

El presente trabajo es el primer estudio cuantitativo del comportamiento de la langosta *P. guttatus*, por lo que aún quedan muchas interrogantes sobre el comportamiento de esta especie. Se propone (a) la realización de estudios del ritmo de actividad en períodos más extensos, para conocer si existen variaciones estacionales, (b) considerar el efecto de las fases lunares en la actividad de *P. guttatus*, ya que se sabe que en *P. argus*, éstas tienen influencia sobre la actividad locomotriz (Sutcliffe 1956) y (c) el efecto de las diferentes fases del ciclo de muda en ritmo de actividad y el comportamiento en general de *P. guttatus*. Asimismo, para describir el comportamiento sexual y algunos aspectos sobre la reproducción de esta especie, se propone realizar observaciones en las fechas próximas a

los períodos de máxima reproducción de esta especie en México (febrero a julio, Negrete-Soto 1988, Briones-Fourzán & Contreras-Ortiz 1999).

Por otro lado, estudios como el presente no deberían limitarse a las especies de interés comercial, ya que éstas comparten el hábitat con otros organismos, por lo que es recomendable conocer más acerca de sus interacciones, lo que permitiría mejorar el conocimiento y manejo de las langostas como recurso pesquero.

6.1 CONCLUSIONES

- El método empleado permitió describir el ritmo de actividad fuera del refugio, así como ritmo de actividad y comportamiento dentro del refugio de *Panulirus guttatus*.
- *P. guttatus* presentó hábitos exclusivamente nocturnos durante la primavera.
- *P. guttatus* presentó un ritmo bimodal de actividad durante la primavera, con un pico de actividad fuera del refugio en las primeras horas de la noche y otro dentro del refugio antes del amanecer.
- El horario diurno estuvo dominado por la inactividad y el confinamiento total de las langostas dentro del refugio.
- En el horario nocturno, se expresaron diferentes categorías del comportamiento y se caracterizó por presentar actividad dentro y fuera del refugio.
- El horario de inicio y fin de la actividad presentó una relación directa con la exposición a la luz.
- *P. guttatus* abandonó parcialmente el refugio durante la noche, con un máximo de langostas fuera del refugio, alrededor de las 20:00 y 21:00 horas.
- *P. guttatus* presentó una marcada tendencia por ocupar las paredes del refugio, lo cual es congruente con el hábitat que ocupan estas langostas en el arrecife coralino.
- *P. guttatus*, presenta un comportamiento social conocido como agregación, siendo el refugio el estímulo al cual obedece dicha agregación.
- Se reconocieron 32 pautas conductuales, divididas en seis categorías de comportamiento: descanso, acicalamiento, alimentación, sociales, tránsito y otras.

- Las pautas conductuales que emitió *P. guttatus* son similares a las descritas en otras especies de la familia Palinuridae.
- El inicio del horario de actividad estuvo dominado por la emisión de pautas de acicalamiento, seguidas por las pautas de tránsito fuera del refugio.
- Las pautas de conducta social y tránsito dentro del refugio fueron más frecuentes antes del amanecer.

Literatura citada

- Ache, B. W. & D.L. MacMillan. 1980. Neurobiology. Pp. 165-202. In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (Eds.) *The biology and Management of Lobster*, Vol.1: Physiology and Behavior. Academic Press, New York.
- Atema, J. & J.S. Cobb. 1980. Social behavior. Pp. 409-450. In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (Eds.) *The biology and Management of Lobster*, Vol.1: Physiology and Behavior. Academic Press, New York.
- Andrée, S.W. 1981. Locomotor activity patterns and food items of benthic postlarval spiny lobsters, *Panulirus argus*. M.Sc.Thesis, The Florida State University, College of Arts and Sciences.
- Baisre, J. & Alfonso, I. 1994. Later stage larvae of *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae) with notes on the identification of phyllosomata of *Panulirus* in the Caribbean Sea. *Crustaceana*, (Leiden) **66**: 32-44.
- Berrill, M. 1975. Gregarious behavior of juveniles of the spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea: Decapoda) *Bull. Mar. Sci.*, **25**, 515-522.
- Berry, P.F. 1970. Mating behaviour, ovoposition and fertilization in the spiny lobster *Panulirus homarus* (Linnaeus). *S. Afr. Oceanogr. Res. Inst., Invest. Rep.*, **27**, 1-23.
- Briones-Fourzán P. 1991. Consideraciones para el manejo de *Panulirus guttatus* (Latreille) en Quintana Roo, México. En: P. Briones-Fourzán, ed. Taller regional sobre manejo de la pesquería de la langosta. *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Técn.*, **1**: 81-89.
- Briones-Fourzán P. 1995. Diferencias y similitudes entre *Panulirus argus* y *P. guttatus*, dos especies de langosta comunes en el Caribe Mexicano. *Rev. Cub. Inv. Pesq.*, **19**(2), 14-20.
- Briones-Fourzán P. & P.S. McWilliam 1997. Puerulus of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Latreille, 1804) (Palinuridae). *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 699-705.
- Briones-Fourzán, P. & G. Contreras Ortiz 1999. Reproduction of the spiny lobster *Panulirus guttatus* (Decapoda: Palinuridae) on the Caribbean coast of Mexico. *J. Crust. Biol.*, **19**(1): 171-179.
- Briones-Fourzán P. & E. Lozano-Álvarez. 2000. The spiny lobster fisheries in Mexico. Pp. 144-157. In: B.F. Phillips & J. Kittaka, Eds. *Spiny Lobster: Fisheries and Culture*. Blackwell Science, Oxford.
- Briones, P., E. Lozano, F. Colinas, F. Negrete. 1988. Biología y dinámica poblacional de las langostas del Caribe mexicano. Informe final Proyecto Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México/Consejo Nacional de Ciencia y tecnología, Clave PCECBNA-21927. 231 p.
- Butler, M.J. , A. B. MacDiarmid, J. D. Booth. 1999. The cause and consequence of ontogenetic changes in social aggregations in New Zealand spiny lobster. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **188**: 179-191.
- Calinski, M. D. & W.G. Lyons. 1983, Swimming behavior of the puerulus of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Crustacea: Palinuridae). *J. Crust. Biol.*, **3**(3): 329-335.
- Carrasco-Zanini, G. 1985. Algunos aspectos del patrón de movimientos, (regreso al refugio, ámbito hogareño y orientación) de la langosta del Caribe *Panulirus guttatus* (Latreille). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM.

- Childress, M.J. & W.F. Herrnkind. 1996. The ontogeny of social behaviour among juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim. Behav.*, **51**:675-687.
- Chitty, N. 1973. Aspects of the reproductive biology of the spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille). M.Sc.Thesis, University of Miami, Coral Gables, Fl. 60 pp.
- Cobb, J.S. 1981. Behavior of the western Australian spiny lobster, *Panulirus cygnus* George, in the field and laboratory. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **32**: 399-409.
- Cobb, J. S. & B.F. Phillips (Eds.). 1980. *The Biology and Management of Lobsters*. Academic Press Inc. London. Vol. I
- Colinas Sánchez F. & P. Briones-Fourzán. 1990. Alimentación de las langostas *Panulirus guttatus* y *P. argus* (Latreille, 1804) en el caribe Mexicano. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, **17**(1):89-106.
- Cummis, D.R., D.M. Chen & T.H., Goldsmith. 1984. Spectral sensitivity of the spiny lobster *Panulirus cygnus*. *Biol. Bull.* **166**:269-276.
- Eggleston, D.B., R.N. Lipcius. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable risk of predation, social conditions and shelter size. *Ecology*, **73**:992-1011.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1991. *Etología: Introducción al estudio comparado del comportamiento*. Omega, Barcelona.
- Fielder, D.R. 1965. The spiny lobster, *Jasus lalandei* (H. Milne-Edwards), in South Australia. III Food, Feeding and locomotor activity. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **16**: 351-367
- Farrugio, H. 1975. Observations sur deux langoustes de la Martinique: *Panulirus argus* et *Panulirus guttatus*. Premières données biométriques et étude comparée de leurs croissances relatives. *Science et Pêche, Inst. Pêches marit.*, **247**:11-20
- Glaholt, R.D. 1990. Social behavior and habitat use of captive juvenile spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Decapoda: Palinuridea), *Crustaceana*, **58**(2): 200-206.
- Gracia A. & C.B., Kensler. 1980. Las langostas de México: su biología y pesquería. *An. Centro de Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, **7**(2): 111-128.
- Herrnkind, W.F. 1980. Spiny lobsters: Patterns of movement. Pp. 349-401. In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.) *The biology and Management of Lobster*, Vol.1: Physiology and Behavior. Academic press, New York.
- Hindley, J.P.R. & J.W. Penn. 1975. Activity measurement of decapod crustaceans a comparison of white and infrared photographic illumination. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **26**: 281-285.
- Jernakoff, P. 1987. Foraging patterns of juvenile western rock lobsters *Panulirus cygnus* George. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **113**: 125-144.
- Kanciruk, P. & W. F. Herrnkind 1973. Preliminary investigations of the daily and seasonal locomotor activity, rhythms of the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Mar. Behav. Physiol.*, **1**: 351-359.
- Lipcius R.N. & W.F. Herrnkind. 1982. Molt cycle alteration in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.*, **68**: 241:252.
- Lipcius, R.N. & W.F. Herrnkind. 1985. Photoperiodic regulation and daily timing of lobster behaviour. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **89**: 191-204.
- Lipcius, R.N., M.L. Edwards, W.F. Herrnkind & S.A. Waterman. 1983. *In Situ* mating behaviour of the spiny lobster *Panulirus argus*. *J. Crust. Biol.*, **3**(2):217-222.

- Lozano-Álvarez, E. 1996. Ongrowing of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae) in portable sea enclosures. *Crustaceana*, **69**, 8: 958-973.
- Lozano-Álvarez, E. Comportamiento de la langosta del Caribe *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en cautiverio. *Ciencias del Mar, UAS*, **16**:(en prensa).
- Lozano-Alvarez, E. y Spainer E. 1997. Behavior and growth of captive spiny lobsters (*Panulirus argus*) under the risk of predation. *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 707-713.
- Lozano-Álvarez E. & P. Briones-Fourzán. Den choice and occupation patterns of shelter by two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus*, under experimental condtions. *Mar. Freshwater Res.*, (en prensa).
- McKoy, J.L. 1979. Mating behaviour and egg laying in captive rock lobster, *Jasus edwardsii* (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). *N.Z.J. Mar. Freshw. Res.*, **13**: 407-413.
- Marfin, J. P. 1978. Biologie et peche de la langouste *Panulirus guttatus* en Martinique. *Science et Peche, Bull. Inst. Peches marit.*, **28**:1-10.
- Martin, P. & P. Bateson. 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press.
- Morgan, G.R. 1978. Locomotor activity in the western rock lobster *Panulirus longipes cygnus*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **29**: 169-174.
- Negrete Soto F. 1988. Aspectos poblacionales de la langosta *Panulirus guttatus* en el arrecife de puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 41 pp.
- Paterson, N.F. 1969. The behavior of captive cape rock lobsters, *Jasus lalandii* (H. Milne Edwards). *Ann. S. Afr. Mus.*, **52**:10 (225-264).
- Phillips, B.F. & L. Olsen. 1975. Swimming behavior of the puerulus larvae of the western rock lobster. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **26**, 415-417.
- Phillips, B.F., J.S. Cobb, & R.W. George. 1980. General Biology. Pp. 1-7. In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.) *The biology and Management of Lobster*, Vol.1: Physiology and Behavior. Academic Press, New York.
- Phillips, B.F., J.S. Cobb, & J. Kittatka.1994. *Spiny lobster management*. Fishing New Books (Blackwell).
- Ratchford, S.G. & D.B. Eggleston. 1998. Size- and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociability. *Anim. Behav.*, **56**: 1027-1034.
- Sharp, W. C., J. H. Hunt & W. G. Lyons. 1997. Life history of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, an obligate reef-dweller. *Mar. Freshwater Res.*, **48**:687-698.
- Sutcliffe, W. H. 1953. Notes on the biology of a spiny lobster *Panulirus guttatus* in Bermuda. *Ecology*, **34**(4):794-796.
- Sutcliffe, W.H. 1956. Effect of light intensity on the activity of Bermuda spiny lobster *Panulirus argus*. *Ecology* **37**(1):200-201.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Zimmer-Faust, R.K. & E. Spainer. 1987. Gregariousness and sociability in spiny lobsters: implications for den habitation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **105**:57-71.
- Zimmer-Faust, R.K., J.E Tyre., & J.F, Case. 1985. Chemical attraction in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall), and its probable ecological significance. *Biol. Bull.* **169**:106-118.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA