



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LA LANGOSTA *PANULIRUS ARGUS*:
ELECCIÓN DEL REFUGIO EN PRESENCIA DE COESPECÍFICOS ENFERMOS
DE *PANULIRUS ARGUS* VIRUS 1**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
LESLIE NAYELI CID GONZÁLEZ**

TUTOR PRINCIPAL: DR. ENRIQUE LOZANO ÁLVAREZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTORAL: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

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

DRA. KARLA KRUESI CORTÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX., AGOSTO, 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



**Comportamiento social de la langosta *Panulirus argus*:
elección del refugio en presencia de coespecíficos enfermos
de *Panulirus argus* Virus 1**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Maestra en Ciencias

(Biología Marina)

P R E S E N T A

Biól. Leslie Nayeli Cid González

Director de Tesis: **Dr. Enrique Lozano Álvarez**
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (PUERTO MORELOS)

Comité Tutorial: **Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia**
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Dr. Adolfo Gracia Gasca
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

Dra. Karla Kruesi Cortés
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz
POSGRADO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Puerto Morelos, Quintana Roo, Agosto, 2016

“La ciencia será siempre una búsqueda, jamás un descubrimiento real.

Es un viaje, nunca una llegada”

Karl Popper

Dedicatorias

A mis papás, Magdalena González y Jesús Cid, por su apoyo absoluto y su amor incondicional, que sin ellos esto no sería posible. Porque todo lo bueno que hay en mí se los debo a ellos. **¡Los AMO!**

A mis hermanos, por toda su ayuda, confianza, enseñanzas y por consentirme siempre. A Liliana por ser además de mi hermana una amiga, y un apoyo físico y emocional. A Gerardo, Marco y Rodrigo, quienes día a día trabajan para lograr sus sueños. **¡Los AMO!**

A mis tíos, Concepción Escalante y Manuel Cid, quienes siempre han sido un apoyo constante en mi crecimiento personal y profesional, junto con mis primos Oscar, Vanesa e Iván. A mis tíos, Javier González y Margarita Morales, quienes me han enseñado que la unión familiar es primordial para ser completamente feliz, junto a mis primos Joel, Mauricio y Javier. Gracias a todos por compartir tantas risas.

A mis sobrinos. Ximena, Carlos, Luis, Iván, Diego, Sofia y Emilio, quienes desde su aparición me han hecho mejor persona y enseñado que una simple sonrisa o un beso, dice más que mil palabras. **¡Los quiero muchísimo!**

A Grecia Ramírez, porque tu amistad siempre ha sido una constante en mi vida, que pese a la lejanía siempre tenemos tiempo y palabras precisas una para la otra, y Paula Romero, quien me ha brindado la dicha de volver a ser tía y porque siempre me alientas con tus palabras. Son unas mujeres excepcionales.

A Paulina Arévalo, porque siempre te encuentras a mi lado en cualquier tipo de situación, nuestra amistad no tiene fronteras **¡Siempre juntas!**

A Pamela Dominique Orvañanos, que siempre tenemos tiempo una para la otra y al final de cada charla imperan las risas.

A mis amigos langosteros, a Rogelio porque así de simple te convertiste en mi mejor amigo; a Rebeca por las charlas y risas dentro y fuera del cubículo; a Rubén, Piedad y Roberto por la amistad forjada dentro y fuera del laboratorio, y por todos los momentos compartidos.

A mis amigos que me han acompañado en esta travesía por la UASA, Sacnité Chávez y Esmeralda Pérez por las carcajadas compartidas y su amistad sincera; Nancy Pérez, porque siempre hubo risas en los momentos que más se necesitaban; Alejandra, porque así de simple nació una bonita amistad; Alexis, por tu amistad y apoyo incondicional; Edgar, por compartir miedos y risas en este lugar; a Nancy, Ana Karen, Christian, Gabriela (Pekas), Sara, Tatiana, Gabriela Ang, Parmenio, Mariana, Raúl, Luis, Miguel, Antonia, Javier, Patricia, Isabel, por compartir ideas, charlas y muchas risas.

A todos lo que se me pudieran haber pasado pero que saben forma parte de mí y de este logro.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado durante el curso de la Maestría.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi *alma máter*, por permitirme crecer en el ámbito científico y personal a lado de maestros, compañeros y amigos únicos. Es un orgullo ser azul y oro.

Al posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por la formación recibida y por el apoyo institucional y económico brindado para la realización de este trabajo.

A mi tutor principal el Dr. Enrique Lozano Álvarez, por permitir formar parte de su valioso grupo de trabajo y por el apoyo para la elaboración del trabajo de tesis, así como por brindarme su apoyo incondicional en el ámbito profesional y personal.

A los técnicos y amigos de laboratorio 1 de ecología de crustáceos, al M. en C. Fernando Negrete Soto, quien sin su invaluable ingenio y ayuda este trabajo no hubiera sido posible, por compartir sus conocimientos pacientemente de buceo; a la M. en C. Cecilia Barradas Ortiz, por aportar sus valiosos conocimientos y experiencia durante la realización de este trabajo.

Al comité revisor al Dr. Adolfo Gracia Gasca y Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz por sus comentarios hechos al trabajo, especialmente un agradecimiento a la Dra. Karla Kruesi Cortes y a la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por sus acertadas sugerencias hechas al trabajo, y por siempre aportar su valioso conocimiento en mi formación científica y personal.

A la Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán, por sus sugerencias hechas para la mejora de este trabajo.

A los compañeros y amigos del laboratorio, Rogelio Martínez Calderón, Rebeca Iliana Candía Zulbarán, Rubén Muñoz de Cote Hernández, Piedad Sánchez Murillo Velarde, Roberto González Gómez, Nelia Luviano Aparicio y Ali Espinosa Magaña, por compartir muy buenos momentos y por su invaluable apoyo como equipo durante la colecta de organismos y montaje de los experimentos. A Martha Oropeza Ríos por el tiempo invertido en la revisión de las filmaciones de este trabajo.

Al proyecto UNAM-CONACyT, CLAVE: 82724, “Prevalencia e impacto de la enfermedad viral emergente PAV1 en poblaciones de la langosta *Panulirus argus* en hábitats marinos con y sin refugios”, por el apoyo económico para llevar a cabo el proyecto de la maestría.

Contenido

Índice de Figuras	I
Índice de Tablas.....	IV
Resumen.....	1
Introducción.....	2
·	
Pregunta de investigación	9
Objetivo General.....	9
Objetivos Específicos.....	9
Material	y 10
Métodos.....	
Diseño Experimental.....	11
Registro complementario de conductas de interacción entre langostas	13
Análisis de datos.....	16
Resultados.....	16
Conductas de interacción entre langostas <i>P. argus</i>	20
Discusión.....	25
Conclusiones.....	29
Literatura Citada.....	30

Índice de Figuras

Figura 1. Distribución geográfica de <i>Panulirus argus</i> . Mapa modificado de Briones-Fourzán, 2014.....	4
Figura 2. Morfología de la langosta <i>Panulirus argus</i>	5
Figura 3. Ciclo de vida de la langosta <i>Panulirus argus</i> . Esquema modificado de Gracia y Kensler, 1980.....	6
Figura 4. Esquema de los diferentes tratamientos del experimento 1. a. Tratamiento 1, langosta sana amarrada (LS) a una casita (C); b. Tratamiento 2, langosta enferma de PaV1 amarrada (LE) a una casita (C); c. Tratamiento 3, una langosta sana amarrada (LS) a cada una de las casitas (C); y d. Tratamiento 4, una langosta enferma (LE) a cada una de las casitas (C). Se evaluó la elección de un grupo de 6 langostas sanas en cada réplica (3 réplicas por tratamiento) de todos los tratamientos.....	12
Figura 5. Esquema de los diferentes tratamientos del experimento 2. a. Tratamiento 5, langosta sana amarrada (LS) a una casita (C) y un pez; b. Tratamiento 6, langosta enferma de PaV1 (LE) a una casita (C) y un pez; c. Tratamiento 7, una langosta sana amarrada (LS) a cada una de las casitas (C) y un pez; y d. Tratamiento 8, una langosta enferma (LE) a cada una de las casitas (C) y un pez. Se evaluó la elección de refugio de un grupo de 6 langostas sanas en presencia de un depredador (<i>B. vetula</i>) en cada réplica (3 réplicas por tratamiento) de todos los tratamientos.....	13
Figura 6. Elección de langostas <i>Panulirus argus</i> entre refugio sin langosta, o refugio con langosta o permanecían fuera de los refugios. Tratamiento con un refugio ocupado por una langosta sana amarrada (T-1) y tratamiento con un refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-2). Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.....	17
Figura 7. Elección de langostas <i>Panulirus argus</i> entre refugios ocupados por langostas o permanecían fuera de los refugios. Tratamiento con refugios ocupados por una langosta sana amarrada (T-3) y tratamiento con refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-4). Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.....	17

Figura 8. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugio sin langosta, o refugio con langosta o permanecer fuera de los refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Tratamiento con un refugio ocupado por una langosta sana amarrada (T-5) y tratamiento con un refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-6). Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.....18

Figura 9. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugios ocupados por langostas o permanecían fuera de los refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Tratamiento con refugios ocupados por una langosta sana amarrada (T-7) y tratamiento con refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-8). Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.....19

Figura 10. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada al refugio. Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de oscuridad (de 18:00 – 06:00 h).....21

Figura 11. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones fuera del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada al refugio. Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de oscuridad (de 18:00 – 06:00 h).....21

Figura 12. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada a uno de los dos refugios. Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de oscuridad (de 18:00 – 06:00 h).....22

Figura 13. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada a uno de los dos refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de oscuridad (de 18:00 – 06:00 h).....23

Figura 14. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta enferma de PaV1 amarrada a uno de los dos refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los

períodos de obscuridad (de 18:00 – 06:00 h).....24

Figura 15. Frecuencia de interacciones (int/min) durante las 48 h de filmación en la cámara que filmó las interacciones dentro del refugio ocupado por una langosta sana, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). En el eje de las X, los recuadros blancos representan los períodos de luz (de 7 a 17 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18 – 6 h).....24

Índice de Tablas

- Tabla 1.** Conductas de interacción de las langostas *Panulirus argus* registradas. Las descripciones fueron tomadas de: Krekorian *et al.* (1974), Lozano-Álvarez y Spanier (1997) y Segura-García *et al.* (2004).....15
- Tabla 2.** Prueba exacta de Fisher comparando el efecto del depredador en la elección de las langostas entre tratamientos similares, un refugio vacío y el otro refugio ocupado por una langosta sana (1 vs. 5), un refugio vacío y el otro refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 (2 vs. 6) y ambos refugios ocupados por langostas sanas (3 vs. 7).....20

RESUMEN

El comportamiento gregario de las langostas *Panulirus argus* se ha visto perturbado a partir de la presencia de una enfermedad viral mortal *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1), que infecta principalmente a los juveniles de las langostas. Algunos autores han evaluado el cambio del comportamiento gregario en experimentos de laboratorio de manera individual. Se ha encontrado que las langostas sanas evitan refugios ocupados por langostas portadoras del virus, una vez que han desarrollado los signos clínicos de la enfermedad, lo cual genera implicaciones en la sobrevivencia de los organismos en términos de depredación. Por lo tanto, las langostas juveniles evalúan entre compartir refugio con coespecíficos enfermos de PaV1 o bien buscar otro refugio sin el beneficio de la defensa grupal, volviéndose más vulnerables a la depredación. En este trabajo se evaluó la elección del refugio tipo casita de grupos de langostas juveniles *P. argus* cuando se enfrentan a los siguientes escenarios: a) un refugio vacío y un refugio con una langosta sana o enferma de PaV1, b) los dos refugios con langostas sanas o enfermas de PaV1 y, los escenarios anteriores, pero añadiendo un depredador (c y d). En ausencia del riesgo de depredación, el grupo de las langostas sanas evitaron los refugios ocupados por coespecíficos enfermos. Mientras que, en presencia del pez *Balistes vetula* como depredador, las langostas sanas compartieron refugios con coespecíficos sanos y también con enfermos. En el caso de los experimentos con langostas enfermas en ambos refugios, algunas langostas se quedaron fuera de los refugios a pesar del riesgo del depredador. Se observaron más conductas de interacción entre langostas sanas, mientras que las interacciones con langostas enfermas fueron escasas. Lo anterior sugiere que las langostas sanas están compensando (eligiendo) entre el riesgo de depredación y la infección. No se sabe con exactitud cuál es la señal química que reciben las langostas de las langostas infectadas; posiblemente la señal que perciban sea similar a la señal que libera una langosta muerta y por lo tanto, la perciban como señal de alarma y tomen la prevención de evitar los sitios de donde provenga la señal. Este comportamiento podría tener severas implicaciones en la dinámica poblacional de la langosta *P. argus*, como cambios en las densidades de langostas adultas, en las tasas de crecimiento, en el estado nutricional, por mencionar algunos.

INTRODUCCIÓN

La competencia por los recursos es común en la naturaleza (Huntingford y Turner, 1987). Los organismos compiten principalmente por el alimento, acceso a parejas reproductivas y refugios (Blanckenhorn, 1991; Kemp y Alock, 2003). Los refugios son un recurso importante porque brindan protección a los organismos ante los depredadores (Godin, 1997). La depredación es una de las fuerzas principales que controlan la distribución y abundancia de las presas (Sih, 1987). A través de su historia evolutiva, tanto los depredadores como las presas han desarrollado adaptaciones, morfológicas, fisiológicas y conductuales (Hazlett, 1995; Hazlett *et al.*, 2000) que representan estrategias de ataque y defensa (Briones-Fourzán *et al.*, 2006). Por ejemplo, algunos animales desarrollan estrategias de defensa como la producción de veneno (en la piel o glándulas), camuflaje, desprendimiento de apéndices (autotomía), fingimiento de la muerte (tanatosis), entre muchos otros (Sih, 1985; Brodie *et al.*, 1991).

Las langostas espinosas *Panulirus argus* poseen una gran variedad de estrategias con las que evitan y/o atacan al depredador (Sih, 1987; Brodie *et al.*, 1991; Briones-Fourzán *et al.*, 2006); estas incluyen adaptaciones como la presencia de espinas en antenas y cefalotórax, así como la longitud y la fuerza en las antenas que les brinda protección. Además, las langostas presentan adaptaciones conductuales como es emitir sonidos (estridulaciones); escapar con movimientos rápidos o bien, si han sido capturadas por su depredador, pueden desprender apéndices (autotomía); compartir refugio; entre otros (Smith, 1995; Segura-García *et al.*, 2004).

La langosta *P. argus* es una especie gregaria, el comportamiento gregario está mediado por señales químicas liberadas a través de la orina (Ratchford y Eggleston, 1998; Nevitt *et al.*, 2000). El gregarismo no se genera solo por la atracción química de las langostas, a menos que los beneficios funcionales de la agregación superen los costos (Loehle, 1995; Childress, 2007; Candia-Zulbarán *et al.*, 2015). Las ventajas del comportamiento gregario para las langostas son el incremento de las oportunidades de reproducción y la reducción del riesgo de depredación (Dolan y Butler, 2006; Briones-Fourzán *et al.*, 2007; Childress, 2007). Los costos son el incremento potencial de endogamia (disminución de la diversidad genética) y el incremento en el riesgo de

transmisión de parásitos y enfermedades patógenas (Loehle, 1995; Childress, 2007; Candia-Zulbarán *et al.*, 2015).

La ventaja principal de *P. argus* por compartir refugio (agregarse) es el aumento de protección contra la depredación a través del “efecto guía” (los organismos utilizan la señalización química de coespecíficos como “guías” para encontrar los recursos potencialmente benéficos); el “efecto de dilución” (la formación de grupos grandes de organismos disminuye la probabilidad de ser seleccionado cuando un depredador selecciona un solo objetivo); y en particular la “defensa grupal” o defensa coordinada del refugio, este último efecto se define por los comportamientos de contra-ataque coordinados del grupo de organismos contra los depredadores (Eggleston *et al.*, 1990; Childress y Herrnkind, 2001).

El comportamiento gregario de *P. argus* es alterado por la presencia de una enfermedad viral mortal, que ataca principalmente a los juveniles de las langostas: *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1; Childress *et al.*, 2015). Como respuesta al virus, las langostas sanas evitan a las langostas portadoras del virus una vez que han desarrollado los signos clínicos de la enfermedad (Behringer *et al.*, 2006; Candia-Zulbarán *et al.*, 2015). Sin embargo, Lozano-Álvarez *et al.* (2008) y Briones-Fourzán *et al.* (2012) registraron en el Caribe mexicano un alto nivel de cohabitación entre las langostas sanas y enfermas en refugios artificiales “casitas”, distribuidos en sitios con poca disponibilidad de refugios naturales. La prevención de la enfermedad puede depender en cierta medida de la disponibilidad del refugio, así como del nivel de riesgo de depredación (Briones-Fourzán *et al.*, 2012). Dolan y Butler (2006) consideran que esta enfermedad afecta el comportamiento gregario al interferir en el uso eficiente de los refugios disponibles (principalmente en hábitats con refugios limitados) y en la defensa grupal contra los depredadores.

I. Generalidades de *Panulirus argus*

Las langostas espinosas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) se distribuyen tanto en los mares tropicales como en los templados. Se han registrado 50 especies de palinúridos, de las cuales 33 tienen importancia pesquera, sin embargo, la langosta común del Caribe (*P.*

argus) constituye, por sí sola, alrededor del 50% de la captura total mundial de langostas espinosas (Phillips *et al.*, 2013). La distribución geográfica de *P. argus* abarca una extensa porción del Atlántico occidental, desde Carolina del Norte (USA) hasta Rio de Janeiro (Brasil) y en todas las Antillas, las islas Bahamas y Bermudas (Holthuis, 1991; Figura 1). En México, *P. argus* se encuentra principalmente en los estados de Quintana Roo y Yucatán, donde representa uno de los principales recursos pesqueros (Briones-Fourzán *et al.*, 2000).



Figura 1. Distribución geográfica de *Panulirus argus*. Mapa modificado de Briones-Fourzán, 2014.

El cuerpo de la langosta *P. argus* consiste en una cabeza fusionada al tórax llamada cefalotórax y un abdomen. El cefalotórax está conformado por 14 segmentos fusionados llamados somitas; está cubierto de espinas, y en la parte superior resaltan dos espinas supraorbitales (“cuernos”), los cuales cubren los ojos pedunculados que están asociados con la primera somita. Las estructuras que forman la boca están ubicadas de la somita tres a la nueve. De la somita 10 a la 14 se encuentran los pereiópodos o patas caminadoras (Phillips *et al.*, 1980; Porter, 2004). El abdomen, en cambio, es una estructura muscular dividida en seis segmentos, cuatro de ellos presentan un par de pleópodos o apéndices natatorios, el sexto segmento del abdomen termina en un telson central que en cada lado cuenta con un

par de urópodos. Esta especie de langosta cuenta con un par de largas antenas que están cubiertas de espinas muy cortas (Figura 2).

Las langostas *P. argus* son omnívoras, su alimentación comprende un amplio espectro trófico que involucra principalmente crustáceos y moluscos; en menor proporción, equinodermos, algas coralinas, esponjas, ascidias y materia vegetal (Colinas-Sánchez y Briones-Fourzán, 1990; Briones-Fourzán *et al.*, 2003).

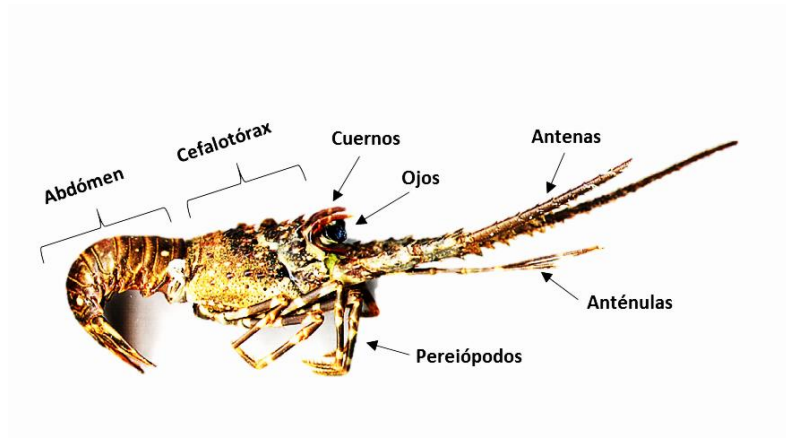


Figura 2. Morfología de la langosta *Panulirus argus*

El ciclo de vida de *P. argus* es complejo, la fase larvaria (filosoma) es oceánica y tiene una duración de entre 5 y 9 meses antes de la metamorfosis a la fase de postlarva (puerulo). Las postlarvas nadan activamente hacia zonas costeras someras (bahías y lagunas arrecifales), donde se asientan entre la vegetación marina (pastizales marinos, lechos de macroalgas, raíces de mangle), adquiriendo hábitos béntonicos (Figura 3).

Los estados de desarrollo de juveniles de *P. argus* han sido subdivididos en tres fases ecológicas debido a que estas langostas presentan cambios ontogénicos del hábitat y del comportamiento antes de la maduración sexual (entre 75–80 mm a un poco más de 200 mm de longitud de cefalotórax, LC; mm medidos entre las espinas rostrales y el margen posterior del cefalotórax). Las fases son: juveniles tempranos (5-6mm a 15-20 mm de LC) se encuentran solitarios, ampliamente dispersos en el hábitat de asentamiento, pero unos cuantos meses después emergen de la vegetación para buscar refugios en áreas someras.

Los juveniles tardíos (15-20mm a 45-50 mm de LC) adquieren hábitos gregarios (es decir, tienden a agregarse en refugios con coespecíficos) que persisten durante el resto de su vida béntica (Childress y Herrnkind, 1996). Más adelante, cuando llegan a la etapa de subadultos (> de 45-50 hasta 80 mm de LC). Las langostas migran hacia los arrecifes coralinos, donde comparten el hábitat con los adultos, aunque los adultos pueden desplazarse ampliamente y ocupar diversos tipos de hábitat hasta profundidades de ~100 m (Lipcius y Eggleston, 2000).

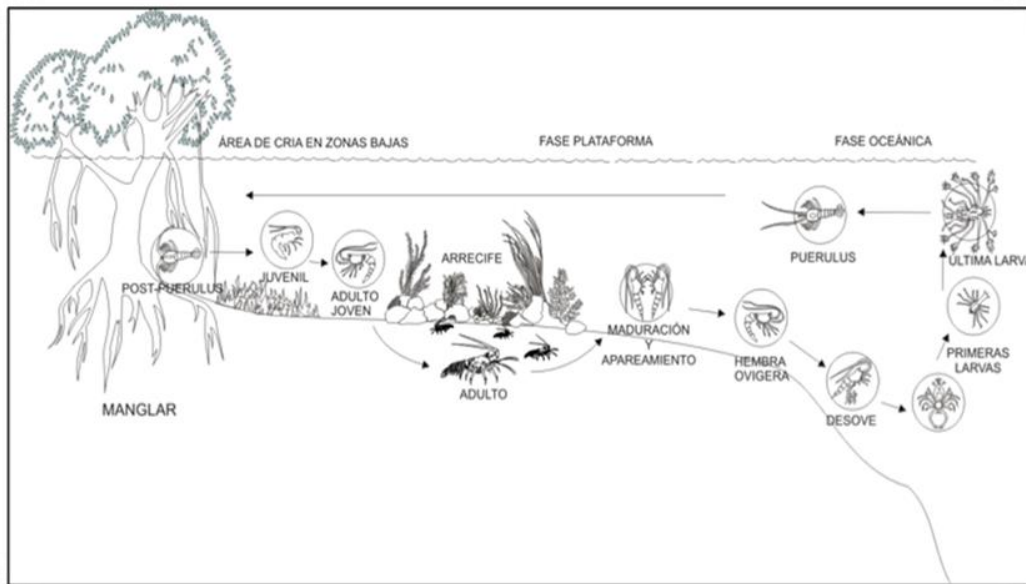


Figura 3. Ciclo de vida de la langosta *Panulirus argus*. Esquema modificado de Gracia y Kensler, 1980.

Las langostas *P. argus* son de hábitos nocturnos y permanecen en sus refugios durante el día. Los refugios consisten en cualquier estructura que provea de un espacio donde las langostas se puedan retraer, tales como grietas, esponjas, incluso refugios artificiales conocidos como “casitas”. La agregación de langostas en refugios es mediada por señalización química entre coespecíficos (Ratchford y Eggleston, 1998). La agregación les brinda protección a las langostas de los depredadores.

Entre los depredadores de las langostas *P. argus* hay una gran variedad de peces óseos y cartilagosos, así como pulpos y cangrejos carnívoros. Las langostas pueden

defenderse de sus depredadores utilizando sus largas antenas espinosas como armas defensivas; o bien, escapan nadando hacia atrás (Briones-Fourzán *et al.*, 2006); estas estrategias de defensa resultan ser poco eficientes en juveniles tempranos y tardíos (Childress y Herrnkind, 1997). Por tanto, la depredación es la principal causa de muerte entre juveniles de langosta (Butler y Herrnkind, 1997). Sin embargo, la mortalidad tanto de langostas pequeñas como grandes, disminuye cuando las langostas se encuentran agrupadas en refugios (Eggleston *et al.*, 1990; Briones-Fourzán *et al.*, 2007).

II. *Panulirus argus* Virus 1

A diferencia de otros crustáceos decápodos, las langostas espinosas en estado silvestre son menos susceptibles a patógenos, parásitos y simbiontes (Lightner, 1996; Shields, 2011; Motte *et al.*, 2003). Sin embargo, en 1999 se detectaron algunos juveniles de *P. argus* en la bahía de Florida (USA) con signos de una enfermedad nueva que parecía ser letal, causada por un virus icosaédrico (Behringer *et al.*, 2001). El virus, hasta entonces desconocido, fue denominado “*Panulirus argus* Virus 1”, o PaV1 (Shields y Behringer, 2004). El virus infecta y destruye los hialinocitos y semigranulocitos de la hemolinfa, el tejido conectivo esponjoso del hepatopáncreas y otros órganos, lo que causa la muerte por desgaste metabólico en langostas con un grado de infección severo (Shields y Behringer, 2004; Li *et al.*, 2006; Li y Shields, 2007; Montgomery-Fullerton *et al.*, 2007; Huchin-Mian *et al.*, 2007).

La prevalencia del virus PaV1 es mayor en langostas juveniles (<50 mm LC), que en langostas de tallas más grandes (>50 mm LC; Behringer *et al.*, 2001, 2006; Huchin-Mian *et al.*, 2007) y es altamente patogénico. Los signos principales que se manifiestan en las langostas severamente infectadas por PaV1 son una decoloración rojiza en el exoesqueleto y hemolinfa delgada y lechosa que no coagula (Shields y Behringer, 2004). Además, la mayoría de las langostas enfermas a menudo están aletargadas debido al severo desgaste metabólico que sufren durante la infección y por la desaparición de células de reserva de glucógeno en el hepatopáncreas (Huchin-Mian, 2007; Montgomery-Fullerton *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2007). En el Caribe mexicano se encontraron algunos juveniles con los signos visuales de la enfermedad por PaV1 a finales del 2000. La presencia de PaV1 en

juveniles se confirmó más adelante por medio de análisis histopatológicos, microscópicos y moleculares (Huchin-Mian, 2007).

Los mecanismos de transmisión del PaV1 se desconocen en su totalidad, aunque se ha comprobado que el virus puede transmitirse por la ingesta de tejido infectado, a través del agua a corta distancia y por contacto físico (Behringer *et al.*, 2006; Butler *et al.* 2008). La transmisión por contacto podría ser muy alta debido al comportamiento gregario de *P. argus*. No obstante, la atracción química entre coespecíficos, y por ende el gregarismo, parece ser afectado por el PaV1. En la bahía de Florida, donde existen abundantes refugios naturales, los juveniles enfermos tienden a encontrarse solos en su refugio; mientras que la mayoría de los individuos sanos compartían refugios entre sí (Behringer *et al.*, 2006). En experimentos de laboratorio, estos mismos autores evaluaron la elección del refugio de juveniles de *P. argus* sanos y/o enfermos de forma individual. Los experimentos consistieron en colocar una langosta sana y/o enferma que podía elegir entre un refugio vacío u otro ocupado por una langosta sana o una enferma de PaV1. Los autores observaron que el juvenil sano tendía a evitar el refugio ocupado por un individuo enfermo de PaV1, mientras que el individuo con PaV1 no discriminaba entre el refugio ocupado por un coespecífico sano o uno enfermo.

En hábitats naturales con disponibilidad de refugio las langostas sanas evitan compartir refugio con individuos infectados (Behringer *et al.*, 2006; Dolan y Butler, 2006); mientras que cuando la disponibilidad de refugios es escasa cohabitan langostas sanas con enfermas (Lozano-Álvarez *et al.*, 2008; Briones-Fourzán *et al.*, 2012). Esto puede deberse a que las langostas enfrentan la disyuntiva entre evitar compartir refugios con coespecíficos enfermos de PaV1 y evitar el riesgo de depredación (Lozano-Álvarez *et al.*, 2008). El cambio de comportamiento de *P. argus* frente a la enfermedad PaV1 ha sido demostrado en diversos estudios (Behringer y Butler 2009; Lozano-Álvarez *et al.*, 2008); sin embargo, las respuestas conductuales se han evaluado en individuos y no en grupos de langostas como comúnmente se presenta en la naturaleza. En el presente estudio se analiza, a través de experimentos de laboratorio, el comportamiento de elección de refugio de las langostas *P. argus* de manera grupal, bajo diferentes situaciones: en presencia de langostas sanas y enfermas de PaV1, y bajo el riesgo de depredador.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la elección de un grupo de langostas juveniles *P. argus* sanas cuando se encuentran ante dos refugios en los siguientes escenarios?

- a) Un refugio vacío y un refugio con una langosta sana
- b) Un refugio vacío y un refugio con una langosta enferma de PaV1.
- c) Dos refugios con langostas sanas.
- d) Dos refugios con langostas enfermas de PaV1.
- e) Los escenarios anteriores, pero añadiendo un depredador.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la elección de refugio de un grupo de langostas juveniles de *Panulirus argus*, cuando se enfrentan a diferentes escenarios de riesgo de infección del virus *Panulirus argus* Virus 1 y de depredación.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar cuál es la elección de refugio de las langostas *P. argus* sanas cuando un refugio está ocupado por una langosta sana, con y sin riesgo de un depredador.
- Determinar cuál es la elección de refugio de las langostas *P. argus* sanas cuando un refugio está ocupado por una langosta enferma de PaV1, en presencia y ausencia de un depredador.
- Determinar la preferencia de refugio de las langostas *P. argus* sanas entre refugios con langosta sana o con langosta enferma de PaV1, en presencia y ausencia de un depredador.

- Comparar las conductas de interacción entre las langostas sanas y las langostas sanas y enfermas de PaV1 dentro de los refugios, en presencia y ausencia de un depredador.

MATERIALES Y METODOS

El trabajo se realizó en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales Puerto Morelos (UASA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, ubicada en Puerto Morelos, Quintana Roo. Por medio de buceo se colectaron langostas juveniles con la ayuda de una red manual de cuchara. Se recolectaron 24 juveniles de *P. argus* enfermas de PaV1 identificadas por el signo diagnóstico de la enfermedad, la coloración y aspecto blanquecino de la hemolinfa, claramente visible a través de la membrana artrodial semitransparente entre el cefalotórax y el abdomen (Huchin-Mian *et al.*, 2013) y 216 juveniles visualmente sanos (langostas sin signos de la infección por PaV1). Las langostas se transportaron al laboratorio en redes separando las langostas enfermas de las sanas.

Las langostas se mantuvieron en dos tanques (uno para langostas enfermas y otro para sanas) de forma cilíndrica de 3 m de diámetro y 0.9 m de profundidad, con una capacidad de 6 500 L. Los tanques contaron con un sistema de bombeo de agua marina proveniente de la laguna arrecifal. Las langostas se alimentaron *ad libitum* diariamente con mejillones (Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán, 2001) durante el periodo de aclimatación. Las langostas se aclimataron de uno a tres días antes del comienzo del experimento.

El pez *Balistes vetula* se utilizó como depredador en los experimentos. El pez fue elegido por ser un depredador diurno de juveniles y adultos de varias especies de langostas espinosas (Kanciruk, 1980; Barshaw y Spanier, 1994; Lozano-Álvarez y Spanier, 1997; Lozano-Álvarez y Briones-Fourzán, 2001). Los peces *B. vetula* se capturaron en la laguna arrecifal con ayuda de una red atarraya. Los peces se mantuvieron en tanques separados bajo las mismas condiciones físicas que las langostas. Los peces se alimentaron *ad libitum* con una mezcla de mariscos (camarón, mejillones, calamar y pulpo). Los organismos experimentales (langostas y peces) no se alimentaron durante los experimentos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Los experimentos se realizaron en tanques de 3 m de diámetro x 1 m de altura que contenían dos refugios artificiales tipo casita de 60 cm de largo × 40 cm de ancho y una altura de 6 cm, con entradas de 30 cm de largo (ver figura 4). Se colocó un grupo de seis langostas sanas en cada réplica de los diferentes tratamientos (tres réplicas por tratamiento). Las seis langostas sanas se introdujeron en un cilindro de malla en el centro de cada tanque durante una hora para aclimatarse al tanque del experimento. El cilindro se removió después del tiempo de aclimatación, dejando que las langostas sanas salieran libremente.

La elección del refugio del grupo de las langostas sanas se registró en cada tanque experimental. Se tomaron fotografías del interior de cada refugio 48 h después de iniciar el experimento. Se registró la posición y cantidad de langostas dentro o fuera de los refugios. Este procedimiento se realizó en todos los tratamientos de los experimentos 1 y 2.

Experimento 1 “Elección de un grupo de juveniles de langosta *P. argus* entre refugios con juveniles sanos o enfermos de PaV1, sin riesgo de un depredador”.

El experimento constó de cuatro tratamientos. En los tratamientos 1 y 2 se amarró una langosta sana o enferma de PaV1, respectivamente, a una de las dos casitas (Figura 4a y 4b) y la otra casita quedó vacía (sin langosta). En los tratamientos 3 y 4 a las dos casitas se les amarró una langosta sana o enferma de PaV1, respectivamente (Figura 4c y 4d). Se realizaron 3 réplicas por tratamiento.

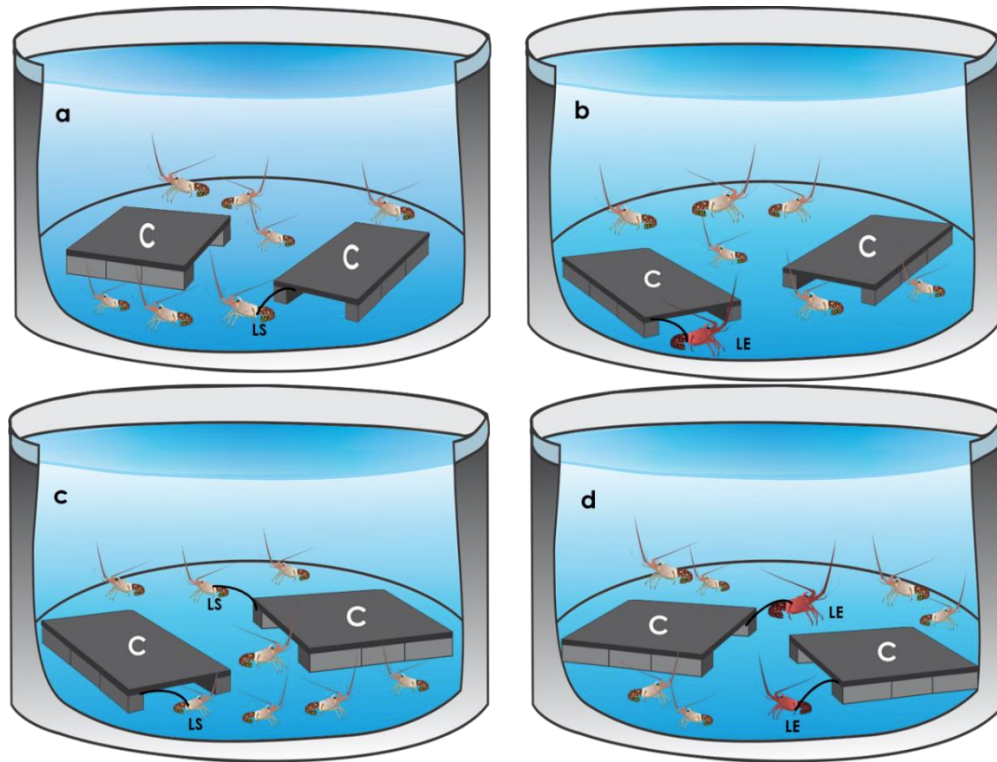


Figura 4. Esquema de los diferentes tratamientos del experimento 1. **a.** Tratamiento 1, langosta sana amarrada (LS) a una casita (C); **b.** Tratamiento 2, langosta enferma de PaV1 amarrada (LE) a una casita (C); **c.** Tratamiento 3, una langosta sana amarrada (LS) a cada una de las casitas (C); y **d.** Tratamiento 4, una langosta enferma (LE) a cada una de las casitas (C). Se evaluó la elección de un grupo de 6 langostas sanas en cada réplica (3 réplicas por tratamiento) de todos los tratamientos.

Experimento 2 “Elección de un grupo de juveniles de langosta *P. argus* entre refugios con juveniles sanos o enfermos de PaV1, con riesgo de un depredador”.

En el experimento se realizaron los mismos escenarios del experimento 1 pero añadiendo un pez (*B. vetula*) como depredador en cada tanque (tratamientos 5, 6, 7 y 8; Figura 5). El pez se colocó en otro cilindro de malla a un metro aproximadamente del cilindro de las langostas. Los organismos experimentales se colocaron en los cilindros de malla durante una hora para aclimatarse al tanque del experimento. El cilindro de las langostas se removió primero, y una hora más tarde se removió el cilindro del pez con el fin de que las langostas percibieran las señales del depredador y no quedaran expuestas al depredador inmediatamente. La elección del refugio se registró a las 48 h posteriores después de iniciar el experimento, tomando fotos dentro y fuera de los refugios. Se realizaron tres repeticiones de cada tratamiento.

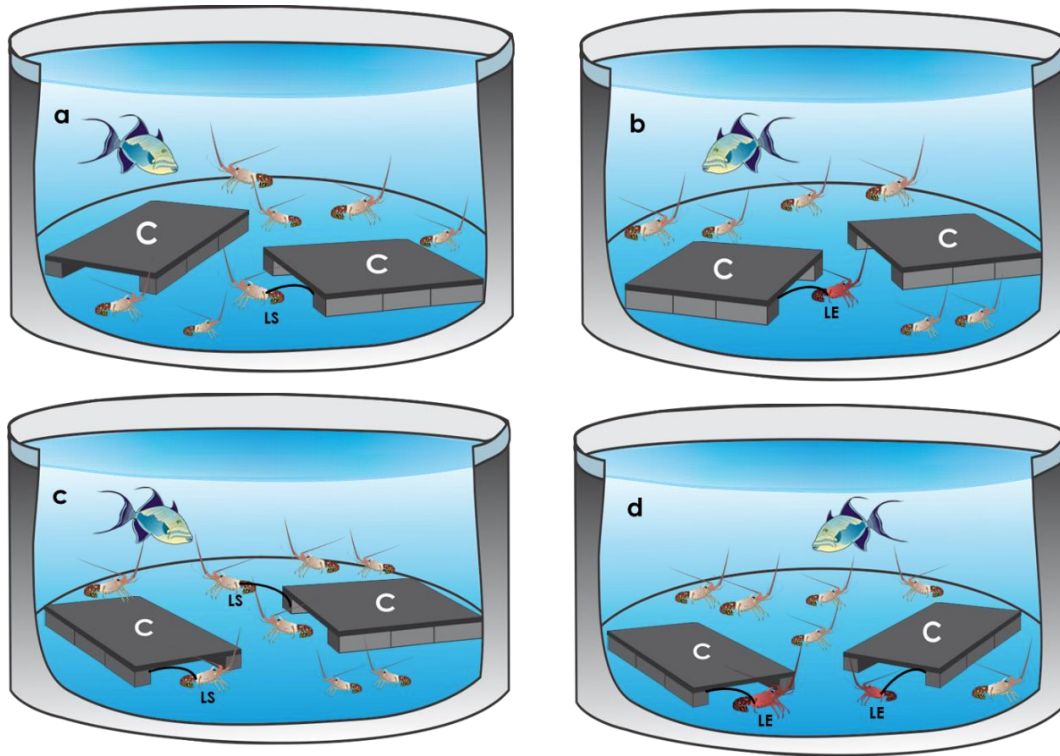


Figura 5. Esquema de los diferentes tratamientos del experimento 2. **a.** Tratamiento 5, langosta sana amarrada (LS) a una casita (C) y un pez; **b.** Tratamiento 6, langosta enferma de PaV1 (LE) a una casita (C) y un pez; **c.** Tratamiento 7, una langosta sana amarrada (LS) a cada una de las casitas (C) y un pez; y **d.** Tratamiento 8, una langosta enferma (LE) a cada una de las casitas (C) y un pez. Se evaluó la elección de refugio de un grupo de 6 langostas sanas en presencia de un depredador (*B. vetula*) en cada réplica (3 réplicas por tratamiento) de todos los tratamientos.

Registro complementario de conductas de interacción entre langostas

Se realizó una filmación por tratamiento (del 1 al 8), empleando refugios cilíndricos de 0.5 m de diámetro por 0.8 m de altura ($\sim 0.2 \text{ m}^2$) de superficie. Se colocaron dos refugios cilíndricos en cada tanque experimental. El tipo de refugio cilíndrico permitió registrar las conductas de interacción y la posición específica de las langostas sanas con respecto a la langosta amarrada (sana o enferma de PaV1). Los refugios estaban equipados con una cámara y dos lámparas de luz roja que no es visible para diferentes organismos, como las langostas y por tanto no afecta su comportamiento (Weiss *et al.*, 2006, 2008). En el tanque se colocaron soportes para dos lámparas de luz roja y una cámara de video, el campo visual

de la cámara abarcó las entradas de los dos refugios. Las tres cámaras (una en cada refugio y una en el tanque) se conectaron con cables a un multiplexor con un grabador de VCR de pulsos de grabación (time-lapse).

Las conductas de interacción entre langostas que se consideraron son las descritas en la tabla 1. Las conductas de interacción incluyen conductas agonísticas y sociales de las langostas espinosas. El conjunto de estas dos pautas conductuales se debe a que es difícil de discernir entre ellas en un organismo social, como son las langostas *P. argus* (Lozano-Álvarez y Spanier, 1997; Segura-García *et al.*, 2004).

Se seleccionó al azar un intervalo de 5 minutos de duración durante la primera mitad y otro durante la segunda mitad de cada hora de grabación. Se utilizó la regla de muestreo de barrido (Martin y Bateson, 1993), que consiste en registrar rápidamente las conductas de interacción de las langostas sanas con langostas que se encontraban ocupando el refugio previamente (sanas o enfermas de PaV1), y posteriormente se registró detalladamente la conducta.

Tabla 1. Conductas de interacción de las langostas *Panulirus argus* registradas. Las descripciones fueron tomadas de: Krekorian *et al.* (1974), Lozano-Álvarez y Spanier (1997) y Segura-García *et al.* (2004).

Nombre de la conducta social-agonística	Descripción
Contacto antenal	Tocar otra langosta u objeto con una o ambas antenas.
Acercamiento	Movimiento hacia otra langosta, ya sea hacia adelante, hacia atrás o de lado.
Evasión	Alteración de la dirección del movimiento original, o reorientación del cuerpo debida, aparentemente, a la acción de otra langosta.
Abrazar	Montarse en otra langosta y “abrazarla” con todos los pereiópodos.
Perseguir	Movimiento activo y sostenido hacia otra langosta, causando que esta última huya por contracciones abdominales.
Encogerse	Superficie ventral del cuerpo tocando o casi tocando el sustrato; las patas se mantienen cerca del cefalotórax y el abdomen curvado.
Huir	Movimiento rápido para alejarse de otro animal.
Encuentro frontal	Dos individuos de frente con postura alta y abdomen recogido. Hay contacto antenal, y a veces antenular.
Agarrar	Extender pereiópodos y agarrar (sin soltar) alguna parte de otra langosta. Tocar con pereiópodo: tocar o “picar” activamente a otra langosta con uno o más pereiópodos.
Empujar	Impulsar el cuerpo contra otro animal, resultando en su desplazamiento.
Embestir	Acercamiento rápido, con dos o tres primeros pares de pereiópodos levantados.
Coletazo	Retirada hacia atrás por medio de la respuesta de escape de flexiones rápidas de la cola o abdomen.
Alejarse	Retroceder ante otra langosta; puede ser hacia delante, hacia atrás o de lado.
Contacto antenular	Tocar otra langosta u objetos con anténulas. A veces, dos langostas mantienen contacto antenular por varios minutos. La acción puede ser interrumpida por breves momentos de limpieza de anténulas.

Análisis de datos

Se contabilizó el número de langostas *P. argus* en las diferentes opciones de elección de refugio en los tratamientos del 1 al 8. Se registró también el número de langostas que se encontraban fuera de los refugios. Los resultados se expresan como porcentajes de langostas en las diferentes opciones de elección. Se utilizó el método de puntuación con corrección para continuidad (Newcombe, 1998) para calcular los intervalos de confianza al 95% de los porcentajes.

Se utilizó una prueba G independiente para comparar las frecuencias de elección entre refugios ocupados por langostas sanas vs. langostas enfermas de PaV1, en los tratamientos con escenarios similares. Los análisis estadísticos se realizaron con el número de langostas que eligieron ocupar alguno de los dos refugios disponibles.

Las frecuencias de la elección del refugio de las langostas entre los tratamientos sin y con depredador (del tratamiento 1 al 4 y del 5 al 8, respectivamente) se compararon con una prueba exacta de Fisher (Zar, 2010). Los resultados se consideraron estadísticamente significativos si $p < 0.05$.

RESULTADOS

Experimento 1 “Elección de un grupo de juveniles de langosta *P. argus* entre refugios con juveniles sanos o enfermos de PaV1, sin riesgo de depredador”.

El 39% por ciento de las langostas eligieron el refugio ocupado por una langosta sana y el 61% el refugio vacío (tratamiento 1; Figura 6). Mientras que, el 78% del grupo de langostas eligieron el refugio vacío, un 11% eligió compartir refugio con la langosta enferma de PaV1, y un 11% más se quedaron fuera de los refugios (tratamiento 2; Figura 6). Las langostas eligen de manera indistinta entre refugios vacíos y refugios ocupados por una langosta sana o enferma de PaV1 ($G=1.883$; $gl=1$; $p=0.170$), cuando no hay riesgo de depredador.

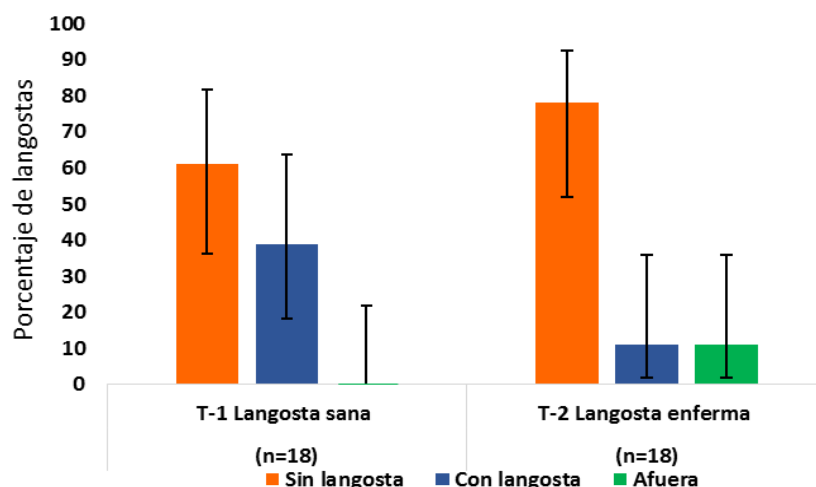


Figura 6. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugio sin langosta, o refugio con langosta o permanecían fuera de los refugios. Tratamiento con un refugio ocupado por una langosta sana amarrada (T-1) y tratamiento con un refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-2). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

Por otro lado, el grupo de langostas se distribuyó entre los dos refugios ocupados por una langosta sana, 61% en un refugio y un 39% en el otro refugio (tratamiento 3; Figura 7). Cuando los dos refugios estaban ocupados por una langosta enferma de PaV1, el 100 % permaneció fuera de los refugios (tratamiento 4; Figura 7).

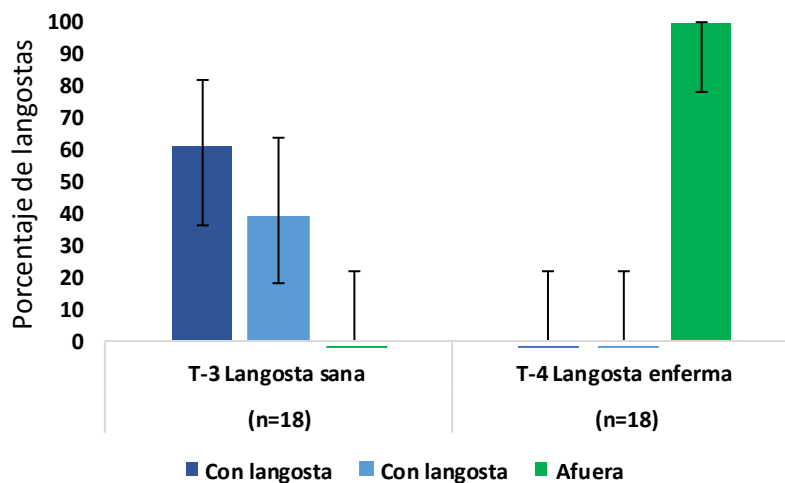


Figura 7. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugios ocupados por langostas o permanecían fuera de los refugios. Tratamiento con refugios ocupados por una langosta sana amarrada (T-3) y tratamiento con refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-4). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

Experimento 2 “Elección de un grupo de juveniles de langosta *P. argus* entre refugios con juveniles sanos o enfermos de PaV1, con riesgo de un depredador”.

El 100% por ciento del grupo de langostas eligió el refugio ocupado por una langosta sana al refugio vacío o quedarse fuera, en presencia del depredador *B. vetula* (tratamiento 5; Figura 8). En cambio, el 100% del grupo de langostas en presencia del pez *B. vetula* eligió el refugio vacío en lugar del refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1, o de quedarse fuera (tratamiento 6; Figura 8).

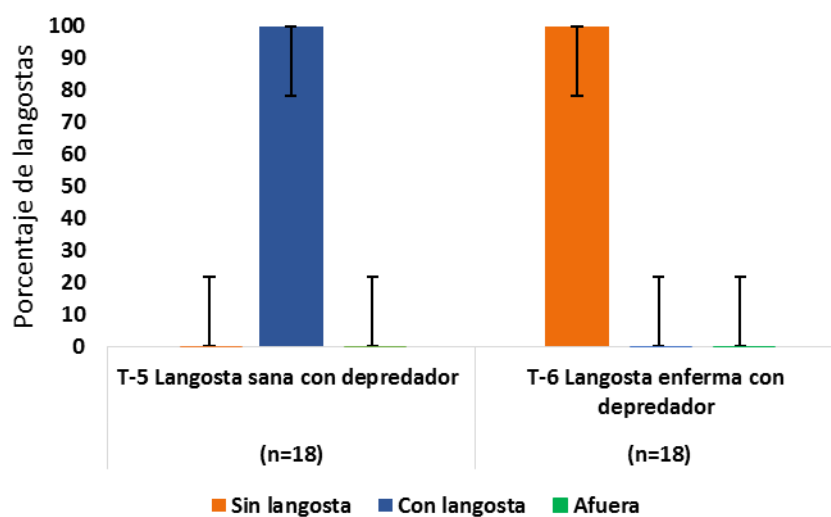


Figura 8. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugio sin langosta, o refugio con langosta o permanecer fuera de los refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Tratamiento con un refugio ocupado por una langosta sana amarrada (T-5) y tratamiento con un refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-6). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

En presencia del pez *B. vetula*, las langostas sanas eligieron alguno de los dos refugios ocupados por una langosta sana; 39% en un refugio y 56% en el otro refugio, el 5% faltante corresponde a una langosta que murió antes de las 48 h experimentales (tratamiento 7; Figura 9). El 45% de las langostas se quedó fuera de los refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 en presencia del pez (*B. vetula*), mientras que el 55%

restante del grupo de langostas se distribuyó entre los dos refugios ocupados por langostas enfermas, un 33% en un refugio y 22% en el otro refugio (tratamiento 8; Figura 9). Las langostas eligen de manera similar entre refugios vacíos y refugios ocupados por una langosta sana o enferma de PaV1, cuando hay un depredador ($G=1.883$; $gl=1$; $p=0.170$). Las langostas que compartieron refugio con langostas enfermas de PaV1, siempre se ubicaron en la entrada opuesta a la langosta enferma.

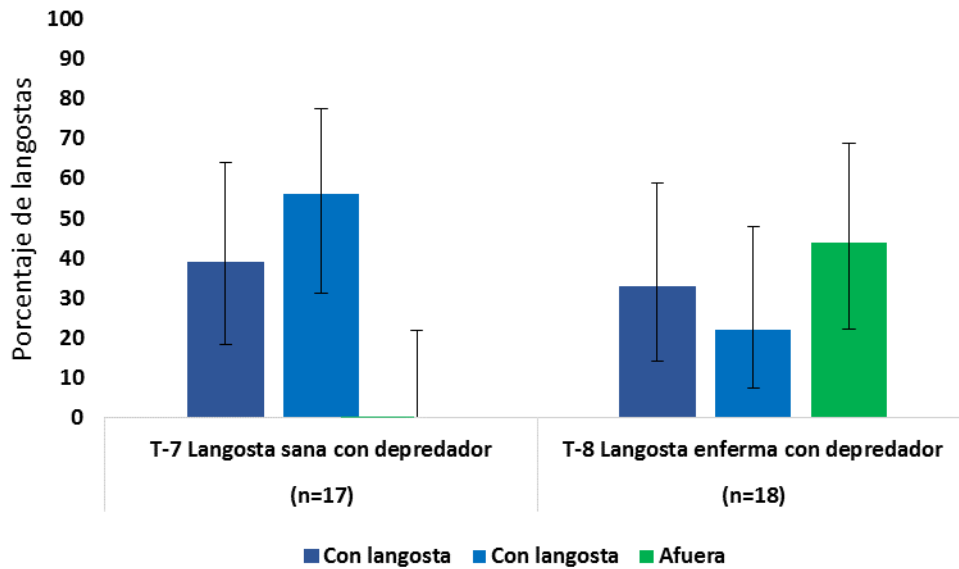


Figura 9. Elección de langostas *Panulirus argus* entre refugios ocupados por langostas o permanecían fuera de los refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*). Tratamiento con refugios ocupados por una langosta sana amarrada (T-7) y tratamiento con refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 amarrada (T-8). Las barras de error indican el intervalo de confianza al 95%.

Las langostas eligieron refugio diferente en presencia del pez *B. vetula*, en el escenario de un refugio vacío y un refugio ocupado por una langosta sana ($F= 0.008$; Tabla 2). El grupo de langostas se distribuyeron de manera similar entre el refugio vacío y el refugio ocupado por una langosta sana cuando no había pez (Figura 6). En cambio, el 100% del grupo de las langostas eligieron el refugio con langosta sana en presencia *B. vetula* (Figura 8).

Tabla 2. Prueba exacta de Fisher comparando el efecto del depredador en la elección de las langostas entre tratamientos similares, un refugio vacío y el otro refugio ocupado por una langosta sana (1 vs. 5), un refugio vacío y el otro refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1 (2 vs. 6) y ambos refugios ocupados por langostas sanas (3 vs. 7).

Tratamiento	Comparación	F
1 vs. 5	Efecto del depredador en la elección del refugio de las langostas entre un refugio vacío y un refugio ocupado por una langosta sana	0.008
2 vs. 6	Efecto del depredador en la elección del refugio de las langostas entre un refugio vacío y un refugio ocupado por una langosta enferma de PaV1	0.214
3 vs. 7	Efecto del depredador en la elección del refugio de las langostas entre refugios ocupados por una langosta sana	0.317

Conductas de interacciones entre langostas *P. argus*

Se registró un mayor número de conductas de interacción entre langostas sanas experimentales y las langostas sanas amarradas (tratamientos 1, 3, 5 y 7 de observación de conductas), a diferencia de las interacciones entre langostas experimentales sanas con enfermas de PaV1, en el que el registro fue casi nulo tanto en presencia como en ausencia del depredador *B. vetula*.

Las langostas usaron el refugio cilíndrico ocupado por una langosta sana, en lugar del refugio cilíndrico vacío (tratamiento 1 de observación de conductas). Se registró un mayor número de conductas de interacción entre las langostas dentro del refugio en el periodo de luz del día (Figura 10). Las langostas sanas experimentales interactuaron poco tiempo con la langosta sana amarrada fuera del refugio durante los periodos de obscuridad, periodos en los cuales las langostas se encuentran fuera del refugio (Figura 11).

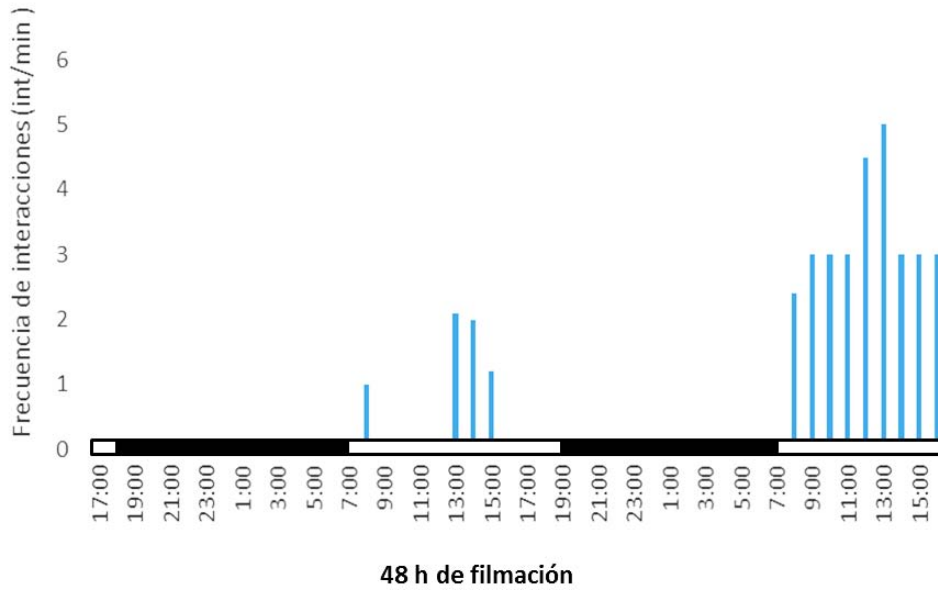


Figura 10. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada al refugio (tratamiento 1 de observación de conductas). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18:00 – 06:00 h).

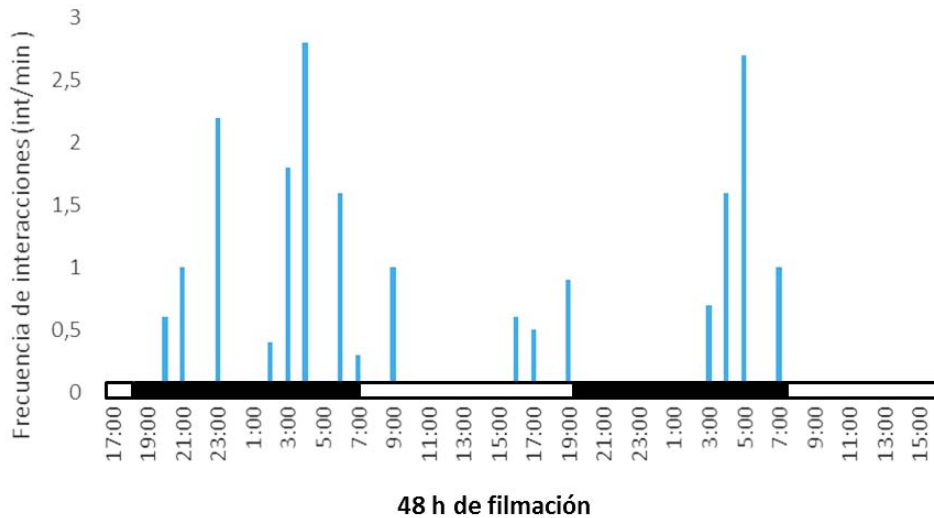


Figura 11. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones fuera del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada al refugio (tratamiento 1 de observación de conductas). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18:00 – 06:00 h).

Las langostas sanas se agregaron en el refugio vacío, por lo tanto no se registraron conductas de interacción dentro o fuera del refugio entre langostas sanas y la langosta enferma de PaV1 amarrada al refugio (tratamiento 2 de observación de conductas). La langosta enferma falleció a las 23 horas y fue remplazada por otra langosta enferma. En ninguno de los dos casos se registraron interacciones de las langostas sanas con las langostas enfermas.

Las langostas sanas se distribuyeron entre los refugios ocupados por langostas sanas (tratamiento 3 de observación de conductas). Cinco langostas en un refugio y una en otro refugio, por lo que, se registró un mayor número de interacciones entre las langostas en el refugio donde había cinco langostas. En la figura 12 se observa que la mayor actividad se registró dentro del refugio durante el periodo de luz. En cambio, el grupo de las seis langostas se quedaron fuera de los refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1 (tratamiento 4 de observación de conductas), por lo tanto, no se registraron conductas de interacción.

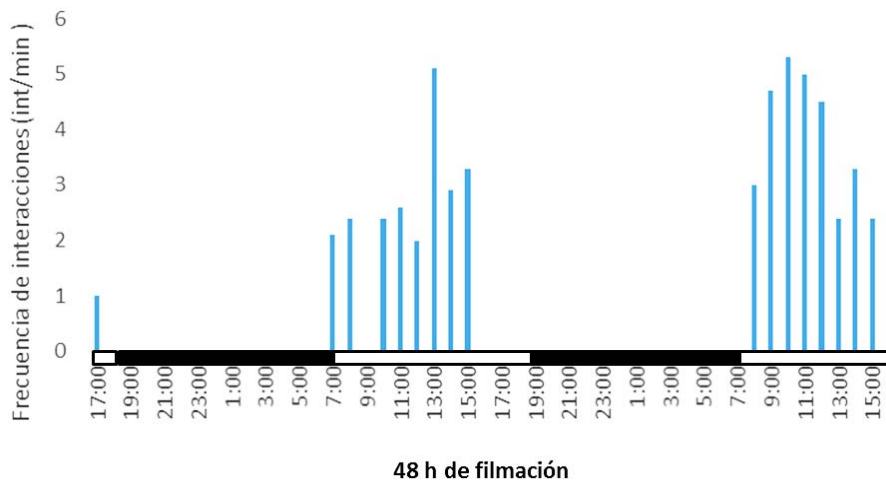


Figura 12. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada a uno de los dos refugios (tratamiento 3 de observación de conductas). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de oscuridad (de 18:00 – 06:00 h).

Las langostas eligieron el refugio ocupado con una langosta sana, en lugar del refugio vacío (tratamiento 5 de observación de conductas). En la figura 13 se observa que el mayor número de interacciones entre langostas se llevaron a cabo durante el periodo de luz de día.

En la figura 14 se observa el único registro de interacción entre las langostas sanas con la langosta enferma de PaV1, en presencia del pez *B. vetula* (tratamiento 6 de observación de conductas). Las interacciones que realizaron las langostas eran esporádicas, ya que el grupo de langostas sanas se agregó la mayor parte del tiempo en el refugio vacío

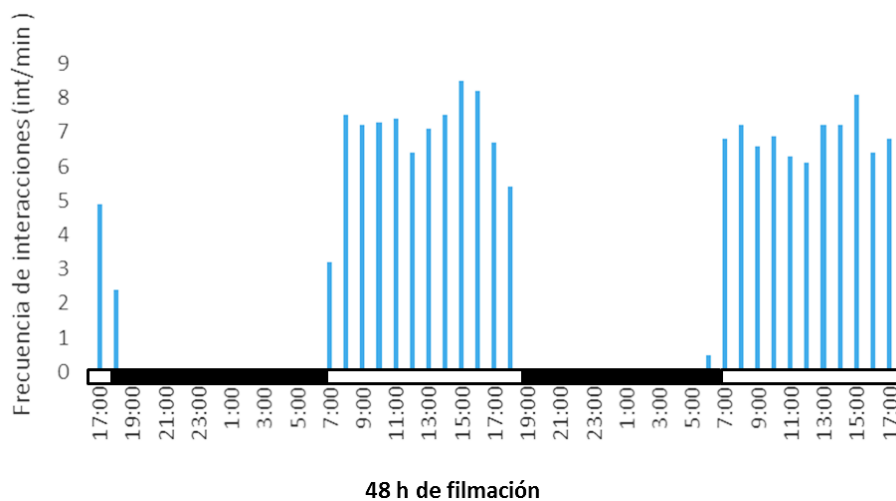


Figura 13. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta sana amarrada a uno de los dos refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*, tratamiento 5 de observación de conductas). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18:00 – 06:00 h).

Las langostas eligieron uno de los dos refugios ocupados por una langosta sana, en presencia del pez *B. vetula* (tratamiento 7 de observación de conductas). Se registró un mayor número de interacciones entre langostas dentro del refugio en los periodos de luz (Figura 15). Las langostas sanas se quedaron fuera de los refugios ocupados por langostas enfermas de PaV1 (tratamiento 8 de observación de conductas), por lo tanto, no se registró ninguna interacción entre langostas sanas y langosta enferma.

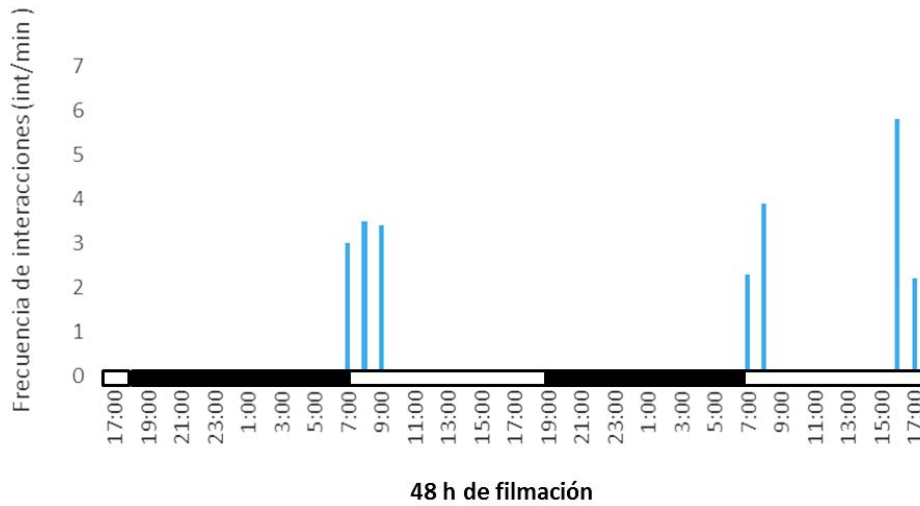


Figura 14. Frecuencia de conductas de interacción por minuto (int/min) durante las 48 h. Interacciones dentro del refugio entre las langostas sanas y la langosta enferma de PaV1 amarrada a uno de los dos refugios, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*, tratamiento 6 de observación de conductas). Los recuadros blancos del eje X representan los períodos de luz (de 07:00 a 17:00 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18:00 – 06:00 h).

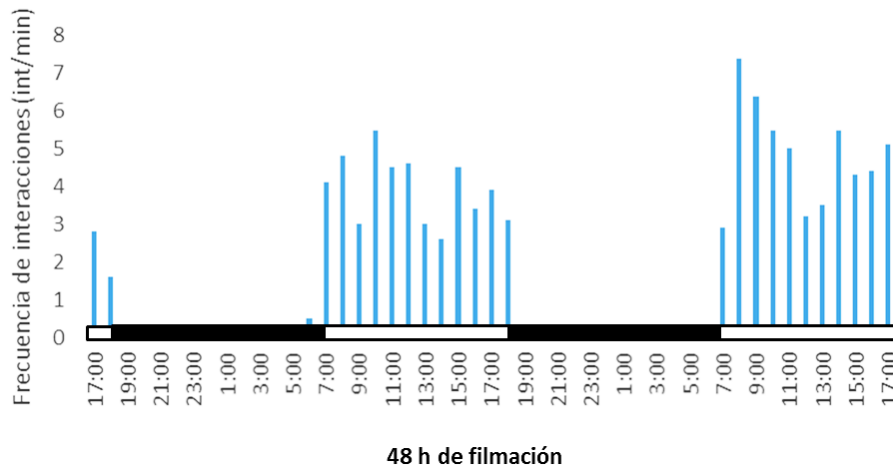


Figura 15. Frecuencia de interacciones (int/min) durante las 48 h de filmación en la cámara que filmó las interacciones dentro del refugio ocupado por una langosta sana, en presencia de un depredador (*Balistes vetula*, tratamiento 7 de observación de conductas). En el eje de las X, los recuadros blancos representan los períodos de luz (de 7 a 17 h) y los recuadros negros representan los períodos de obscuridad (de 18 – 6 h).

DISCUSIÓN

Las langostas sanas evitaron compartir el refugio ocupado por coespecíficos enfermos de PaV1 en la mayoría de los casos, estos resultados ponen en evidencia que las langostas han desarrollado la capacidad de detectar y evitar a sus congéneres enfermos, como ha sido reportado en otros trabajos (Behringer *et al.*, 2006; Anderson y Behringer, 2013; Childress *et al.*, 2015). El comportamiento gregario les confiere beneficios a *P. argus*, aunque también existen riesgos, como el aumento de propagación de enfermedades patógenas (Dolan *et al.*, 2014). El comportamiento gregario en las langostas se ha visto afectado desde la aparición de la enfermedad de PaV1, un virus letal que se puede transmitir por el contacto cercano a individuos enfermos (Shields y Behringer, 2004; Butler *et al.*, 2008; Childress *et al.*, 2015).

Los patógenos influyen en el comportamiento del hospedero, por ejemplo, en las langostas hay un aletargamiento. Por otro lado, se ha registrado que los individuos sanos evitan a los organismos portadores de patógenos (Anderson y Behringer, 2013). En presencia de un depredador, los juveniles de *P. argus* prefieren distribuirse entre refugios vacíos o con langostas sanas, o bien quedarse fuera del refugio, que compartir el refugio con langostas enfermas de PaV1. Esta respuesta fue similar a la reportada por Behringer y Butler (2009), quienes evaluaron la elección del refugio de las langostas de manera individual, y registraron que los individuos prefieren un refugio vacío que uno ocupado por una langosta con PaV1. Las filmaciones mostraron que las langostas sanas interactúan activamente con la langosta sana (amarrada); en contraste, el contacto y las conductas de interacción con la langosta enferma de PaV1 es casi nulo. El comportamiento de evitar contacto con individuos enfermos por parte de congéneres sanos también se ha observado en los renacuajos de ranas toro (*Rana catesbeiana*), quienes evitan a renacuajos parasitados por la levadura *Candida humicola* (Kiesecker, 1999).

Es evidente el cambio de comportamiento gregario de las langostas espinosas *P. argus* frente a la enfermedad PaV1. El 100% de las langostas sanas evitaron ocupar los refugios ocupados por langostas enfermas de PaV1, sin presencia del depredador (*B. vetula*). En todas las réplicas del tratamiento se observó que las seis langostas sanas

experimentales se mantuvieron juntas fuera de los refugios. Las langostas *P. argus* tienen una fuerte tendencia a agregarse y utilizar el comportamiento defensivo colectivo para reducir el riesgo de depredación (Herrnkind *et al.*, 2001; Briones-Fourzán *et al.*, 2006; Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2008; Briones-Fourzán, 2009). Aunque las langostas quedaron vulnerables a la depredación por no utilizar un refugio, las langostas se agregaron probablemente para estar alerta a cualquier amenaza (Smith y Herrnkind 1992; Behringer *et al.*, 2009). Los organismos pueden reconocer y responder a los costos potenciales asociados a la interacción con sus congéneres enfermos. La conducta de evitación es estimulada por señales químicas a partir de individuos enfermos y por lo tanto no requiere el contacto directo entre los individuos (Kiesecker, 1999).

Las langostas *P. argus* se encuentran en la búsqueda constante de refugios a partir de la etapa juvenil tardío, ya que es esencial para su supervivencia. La agregación de las langostas *P. argus* en refugios está mediada por señalización química a través de los olores liberados por sus congéneres (Ratchford y Eggleston, 1998): La comunicación química es un modo muy eficaz entre los organismos, ya que les permite llevar a cabo una evaluación del hábitat en el medio marino. La quimiorrecepción permite a las langostas obtener información sobre la calidad del refugio (Zimmer-Faust, 1993), encontrar comida (Finelli *et al.*, 2000), evitar a los depredadores (Larson y McCormick, 2005), y ahora se ha demostrado que les ayuda a evitar organismos enfermos de PaV1 (Behringer *et al.*, 2006; Anderson y Behringer, 2013; Candia-Zulbarán *et al.*, 2015); lo cual es ventajoso para las langostas sanas, considerando que la manera más frecuente de contagio es el contacto directo con langostas enfermas de PaV1. Por lo tanto, las langostas evalúan las señales que reciben del medio que los rodea, y evitan el riesgo de contagio al no compartir refugio con congéneres enfermos de PaV1 sin riesgo de depredador, o bien, agregándose en un refugio vacío, cuando hay un depredador.

Las langostas son presas de una gran cantidad de depredadores, así que el acceso a un refugio es fundamental, principalmente cuando las langostas son pequeñas, por ser más vulnerables (Eggleston *et al.*, 1990; Smith y Herrnkind, 1992; Weiss *et al.*, 2008). Por lo tanto, las langostas usualmente buscan el mejor refugio disponible y se agregan con coespecíficos para poder defenderse de manera grupal ante los depredadores. El 100% de

los juveniles experimentales se agregaron en el refugio ocupado por una langosta sana, en presencia del pez *B. vetula*. La conducta gregaria provee beneficios a los organismos, por ejemplo, la vigilancia cooperativa ante depredadores y la defensa grupal, entre otros (Pulliam, 1973; Treisman, 1975). Las filmaciones mostraron conductas de interacción entre las langostas sanas experimentales y las langostas sanas amarradas, por ejemplo, contacto de antenas, contacto antenular y encuentro frontal. Mientras que las conductas que se registraron en las filmaciones entre langostas sanas y la langosta enferma de PaV1 amarrada, eran de huida y escape. Las langostas sanas recibían un tipo de señal que les hizo evitar los refugios de donde provenían las señales.

Behringer *et al.* (2006) ha comprobado que las langostas sanas usualmente no se agregan con langostas enfermas cuando existe disponibilidad de refugio. El cambio de comportamiento gregario en las langostas se ha registrado desde la aparición de la enfermedad PaV1 (Childress *et al.*, 2015). La presencia de un organismo enfermo altera la estructura de la población, originando una redistribución de los organismos a partir del lugar donde se encuentre el animal enfermo (Finelli, 2000). Posiblemente, la respuesta de las langostas sanas al no refugiarse con un coespecífico enfermo se deba a que reciben la señal química de la enfermedad de PaV1 similar a la señal de un organismo muerto, como lo proponen otros investigadores (Candia-Zulbarán *et al.*, 2015).

La enfermedad PaV1 desempeña un papel fundamental en el comportamiento gregario de las langostas *P. argus*. La enfermedad puede tener un impacto en la estructura y dinámica poblacional, por el movimiento y redistribución de los organismos, que a su vez se ve afectado por las tasas de depredación (Anderson y Behringer, 2013). Los patógenos pueden interrumpir las interacciones entre especies, las jerarquías competitivas y las relaciones depredador-presa (Kiesecker y Skelly, 2001; Koprivnikar *et al.*, 2008; Lefèvre *et al.*, 2009; Behringer y Butler, 2009).

La aparición del virus PaV1 en las poblaciones de la langosta espinosa *P. argus* también tiene implicaciones en la pesca, los pescadores en Florida, EUA explotan la agregación de las langostas utilizando trampas para su captura (Behringer *et al.*, 2011). En el Caribe Mexicano se utilizan refugios artificiales llamados “casitas” (1 a 2 m² de superficie), útiles para atraer langostas, aumentar la producción (al aumentar la

sobrevivencia) y facilitar su captura (Briones –Fourzán *et al.*, 2007). Las casitas al facilitar la agregación de las langostas podrían incrementar el contagio entre ellas; por la falta de refugios disponibles. Sin embargo, la prevalencia de la enfermedad viral PaV1 no es diferente a la que se encuentra en las pesquerías que utilizan trampas (Lozano-Álvarez *et al.*, 2008). Lozano-Álvarez *et al.* (2008) registraron que las langostas sanas cohabitan con langostas con PaV1. Las langostas realizan una evaluación del medio y eligen entre las opciones que tienen, compartir refugio con coespecíficos enfermos o bien enfrentarse al riesgo de depredación (Lozano-Álvarez *et al.*, 2008; Behringer y Butler, 2009), y es por eso que en algunos casos se registra cohabitación de langostas sanas con enfermas. Si bien en los experimentos únicamente se utilizó un depredador de hábitos diurnos; las langostas en su hábitat natural se enfrentan a un mayor número de depredadores y la presión es mayor entre elegir y compartir refugios con coespecíficos enfermos o no hacerlo.

En los tratamientos de observación de conductas la mayoría de las interacciones entre langostas se realizaron dentro del refugio durante el periodo de luz de día. *Panulirus argus* es una langosta que a lo largo de su vida bentónica se refugia durante el día y se alimenta durante la noche (Herrnkind, 1980; Kanciruk y Herrnkind, 1980). Las langostas se refugiaron durante las horas de luz y salieron del refugio durante la noche. En los casos donde los refugios tenían langostas con PaV1 amarradas, las langostas sanas usaron esporádicamente el refugio y por lo tanto las interacciones que se registraron con las langostas amarradas fueron casi nulas. En presencia de un depredador las langostas eligieron refugio en menos de una hora, cuando los refugios estaban ocupados por langostas sanas. En cambio, las langostas se quedaron fuera de los refugios ocupados por una langosta enferma, pero éstas langostas siempre estuvieron juntas.

El cambio del comportamiento gregario en las langostas *P. argus* frente a la enfermedad de PaV1, posiblemente se deba a que las langostas sanas perciban la señal de la enfermedad como una señal de alarma y eviten los sitios de donde provenga la señal. La evitación de agregarse con coespecíficos enfermos provocará implicaciones muy severas en la dinámica poblacional de la langosta *P. argus*, como cambios en las densidades de langostas adultas, en las tasas de crecimiento, en el estado nutricional, por mencionar algunos.

CONCLUSIONES

- Las langostas sanas *P. argus* reconocen y responden a los costos potenciales que están asociados a compartir refugio con coespecíficos enfermos de PaV1. No eligieron ninguno de los dos refugios ocupados por una langosta enferma de PaV1, cuando no hay depredador.
- Las langostas sanas *P. argus* eligen indiferentemente entre un refugio vacío y uno ocupado por una langosta sana, cuando no hay depredador.
- En presencia de *B. vetula* las langostas compartieron refugio con langostas sanas y enfermas de PaV1, y se quedaron fuera del refugio.

LITERATURA CITADA

- Anderson JE, Behringer DC (2013) Spatial dynamics in the social lobster *Panulirus argus* in response to diseased conspecifics. *Mar Ecol Prog Ser* 474: 191-200.
- Barshaw DE, Spanier E (1994) Anti-predator behaviors of the Mediterranean slipper lobster *Scyllarides latus*. *Bull Mar Sci* 55: 375-82.
- Behringer DC, Butler MJ, Herrnkind WF, Hunt JH, Acosta CA, Sharp WC (2009) Is seagrass an important nursery habitat for the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* in Florida? *NZ J Mar Fres Res* 43: 327-337.
- Behringer DC, Butler MJ (2009) Disease avoidance influences shelter use and predation in Caribbean spiny lobster. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 747-755.
- Behringer DC, Butler MJ, Shields JD (2001) The first viral disease reported in lobsters. *Lobster Newsl* 14: 1-3.
- Behringer DC, Butler MJ, Shields JD (2006) Avoidance of disease by social lobsters. *Nature* 441: 421.
- Behringer DC, Butler MJ IV, Shields JD, Moss J (2011) Review of *Panulirus argus* Virus 1 a decade after its discovery. *Dis Aquat Organ* 94:153-160.
- Blankenhorn WU (1991) Fitness consequences of food-based territoriality in water striders, *Gerris remigis*. *Anim Behav* 42: 147-149.
- Briones-Fourzán P (2009) Assessment of predation risk through conspecific alarm odors by spiny lobsters. *Communicative & Integrative Biology* 2: 302-304.
- Briones-Fourzán P (2014) Differences in life-history and ecological traits between co-occurring *Panulirus* spiny lobsters (Decapoda, Palinuridae). *Zoo Keys* 457: 289-311.
- Briones-Fourzán P, Candia-Zulbarán RI, Negrete-Soto F, Barradas-Ortíz C, Huchin-Mian JP, Lozano-Álvarez E (2012). Influence of local habitat features on disease avoidance by Caribbean spiny lobsters in a casitas-enhanced bay. *Dis Aquat Organ* 100:135-148.
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2001) Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*, in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 221: 221-232.

- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2008) Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differences in den sharing by conspecifics and its potential antipredator benefits. *Coral Reefs* 27:275-87.
- Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C (2007) Enhancement of juvenile Caribbean spiny lobsters: an evaluation of changes in multiple response variables with the addition of large artificial shelters. *Oecologia* 151: 401-416.
- Briones-Fourzán P, Pérez-Ortiz M, Lozano-Álvarez E (2006) Defense mechanisms and antipredator behavior in two sympatric species of spiny lobsters, *Panulirus argus* and *P. guttatus*. *Mar Biol* 149:227–239.
- Brodie ED Jr, Formanowicz DR Jr, Brodie ED III (1991) Predator-avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethol Ecol Evol* 3:73–77.
- Butler MJ, Behringer DC, Shields JD (2008) Transmission of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1) and its effect on the survival of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Dis Aquat Organ* 79: 173-182.
- Butler MJ, Herrnkind WF (1997) A test of recruitment limitation and the potential for artificial enhancement of spiny lobster (*Panulirus argus*) populations in Florida. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 452–463.
- Butler MJ, Herrnkind WF (2000) Puerulus and juvenile ecology. In: Phillips BF, Kittaka J (eds.) *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (2nd Edition). Blackwell (Fishing News Books), Oxford, pp. 276-301.
- Candia-Zulbarán RI, Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E, Barradas-Ortiz C, Negrete-Soto F (2015) Caribbean spiny lobsters equally avoid dead and clinically PaV1-infected conspecifics. *ICES Journal of Marine Science* 72 (Suppl. 1): i164–i169.
- Candia-Zulbarán RI, Briones-Fourzán P, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C, Lozano-Álvarez E. (2012) Variability in clinical prevalence of PaV1 in Caribbean spiny lobsters occupying commercial casitas over a large bay in Mexico. *Dis Aquat Organ* 100: 125–133.
- Childress MJ (2007) Comparative sociobiology of spiny lobsters. In: *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms*, pp. 271-193. Ed. by J. M. Duffy, and M. Thiel. Oxford University Press, Oxford. 520 pp.
- Childress MJ, Herrnkind WF (1996) The ontogeny of social behaviour among juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim Behav* 51: 675–687.

- Childress MJ, Herrnkind WF (1997) Den sharing by juvenile Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) in nursery habitats: cooperation or coincidence? *Mar Freshwater Res* 48: 751–758.
- Childress MJ, Herrnkind WF (2001) The guide effect influence on the gregariousness of juvenile Caribbean spiny lobsters. *Anim Behav* 62: 465–472.
- Childress MJ, Heldt KA, Miller SD (2015) Are juvenile Caribbean spiny lobsters (*Panulirus argus*) becoming less social? *ICES J Mar Sci* 72: 170-176.
- Colinas-Sánchez F, Briones-Fourzán P (1990) Alimentación de las langostas *Panulirus argus* y *P. guttatus* (Latreille, 1804) en el Caribe mexicano. *An Inst Cienc Mar Limnol Univ Nac Auton Mex* 17:89-109.
- Cruz R, Phillips B (2000) The artificial shelter (pesqueros) used for the spiny lobster (*Panulirus argus*) fisheries in Cuba. In: Phillips BF, Kittaka J (Eds). *Spiny lobsters: fisheries and culture*. Blackwell, Oxford, pp. 400-419.
- Dolan TW, Butler MJ (2006) The adaptive value of aggregation among juvenile Caribbean spiny lobster: an evaluation using individual-base modeling. *J Crustacean Biol* 26: 565–578.
- Dolan TW, Butler MJ, Shields JD (2014) Host behavior alters spiny lobster–viral disease dynamics: a simulation study *Ecology* 95: 2346-2361.
- Eggleston DB, Lipcius RN, Miller D, Cobá-Cetina L (1990) Shelter scaling regulates survival of Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. *Mar Ecol Prog Ser* 62: 70–88.
- Finelli CM (2000) Velocity and concentration distributions in turbulent odor plumes in the presence of vegetation mimics: a flume study. *Mar Ecol Prog Ser* 207: 297–309.
- Finelli CM, Pentcheff ND, Zimmer RK, Wetthey DS (2000) Physical constraints on ecological processes: a field test of odor-mediated foraging. *Ecology* 81: 784-797.
- Gracia A, Kensler CB (1980) Las langostas de México: su biología y pesquería. *An Centro Cienc del Mar y Limnol Univ Nal Autón México* 7: 111-128.
- Godin JJ (1997) *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, New York.
- Hazlett BA (1995) Behavioral plasticity in crustacea: why not more? *J Exp Mar Biol Ecol* 193: 57–66.

- Hazlett BA (2000) Information use by an invading species: do invaders respond more to alarm odors than native species? *Biol Invasions* 2: 289-294.
- Herrnkind WF (1980) Spiny lobster: patterns of movement. In: Cobb JS, Phillips BF (Eds). *The Biology and Management of Lobsters*, Vol.1. Academic Press, New York, pp. 349-407.
- Herrnkind WF, Butler IV MJ (1986) Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Mar Ecol Prog Ser* 34: 23-30.
- Herrnkind WF, Childress MJ, Lavalli K (2001) Cooperative defense and other benefits among exposed spiny lobsters: inferences from group size and behaviour. *Mar Freshwater Res* 52: 1113-24.
- Holthuis LB, (1991) Marine lobsters of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis No. 125, Vol 13. FAO, Rome.
- Huchin-Mian JP (2007) Diagnóstico y caracterización del efecto patogénico del virus PaV1 (*Panulirus argus* Virus 1) en la langosta espinosa *Panulirus argus* de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Maestría, CINVESTAV-Unidad Mérida, Instituto Politécnico Nacional. Mérida, México.
- Huchin-Mian JP, Rodríguez-Canul R, Briones-Fourzán P, Lozano-Álvarez E (2013) *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1) infection prevalence and risk factors in a Mexican lobster fishery employing casitas. *Dis Aquat Org* 107: 87–97.
- Huntingford FA, Turner AK (1987) *Animal Conflict*. New York: Chapman y Hall.
- Kanciruk P (1980) Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). In ‘*The Biology and Management of Lobsters*. Vol. 2. (Eds J. S. Cobb and B. F. Phillips.) pp. 59–96. (Academic Press: New York).
- Kemp DJ, Alcock JI (2003) Lifetime resource utilization, fight physiology, and the evolution of contest competition in territorial insects. *Am Nat* 162: 290-301.
- Kiesecker JM, Skelly DK, Beard KH, Preisser E (1999) Behavioral reduction of infection risk. *P Natl Acad Sci-Biol* 96:9165-9168.
- Kiesecker JM, Skelly DK (2001) Effects of disease and pond drying on gray tree frog growth, development and survival. *Ecology* 82:1956–1963.
- Koprivnikar J, Forbes MR, Baker RL (2008) Larval amphibian growth and development under varying density: are parasitized individuals poor competitors? *Oecologia* 155:641–649.

- Krekorian CO, Sommerville DC, Ford RR (1974) Laboratory study of behavioral interactions between the American lobster, *Homarus americanus*, and the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*, with comparative observations on the rock crab, *Cancer antennarius*. *Fish Bull* 72: 1146-1159.
- Larson JK, McCormick MI (2005) The role of chemical alarm signals in facilitating learned recognition of novel chemical cues in coral reef fish. *Anim Behav* 69: 51–57.
- Lefèvre T, Lebarbenchon C, Gauthier-Clerc M, Misse D, Poulin R, Thomas F (2009) The ecological significance of manipulative parasites. *Trends Ecol Evol* 24:41–48.
- Li C, Shields JD (2007) Primary culture of hemocytes from the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*, and their susceptibility to *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1). *J Invertebr Pathol* 94:48–55.
- Li C, Shields JD, Small HJ, Reece KS, Hartwig CL, Cooper RA, Ratzlaff RE (2006) Detection of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1) in the Caribbean spiny lobster using fluorescence in situ hybridization (FISH) *Dis Aquat Org* 72: 185–192
- Lightner DV (1996) A handbook of shrimp pathology and diagnostic procedures for disease of cultured penaeid shrimp. World Aquaculture Society, Baton Rouge, Louisiana.
- Lipcius RN, Eggleston DB (2000) Ecology and fishery biology of spiny lobsters. In: Phillips BF, Kittaka J (eds) *Spiny lobsters: fisheries and culture*, 2nd ed. Fishing News Books, Oxford, pp. 1–41.
- Loehle C (1995) Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecology* 76: 326-335.
- Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P (2001) Den choice and shelter occupation patterns in two sympatric lobster species, *Panulirus argus* and *Panulirus guttatus* under experimental conditions. *Mar Freshwater Res* 52: 1145-1155.
- Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P, Ramírez-Estévez A, Placencia-Sánchez D, Huchin-Mian JP, Rodríguez-Canul R (2008) Prevalence of *Panulirus argus* virus 1 (PaV1) and habitation patterns of healthy and diseased juvenile Caribbean spiny lobsters in shelter-limited habitats. *Dis Aquat Org* 80: 95–104.
- Lozano-Álvarez E, Spanier E (1997) Behaviour and growth of captive spiny lobsters *Panulirus argus* under the risk of predation. *Mar Freshwater Res* 48: 707–713.
- Marshall DR, Jain SK (1969) Interference in pure and mixed populations of *Avena fauta* and *A. barbata*. *Journal Ecology* 57: 251-270.

- Martin P, Bateson P (1993) *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press.
- Montgomery-Fullerton MM, Cooper RA, Kauffman KM, Shields JD, Ratzlaff RE (2007) Detection of *Panulirus argus* Virus 1 in Caribbean spiny lobsters. *Dis Aquat Org* 76: 1–6.
- Nevitt G, Pentcheff ND, Lohmann KJ, Zimmer RK (2000) Den selection by the spiny lobster *Panulirus argus*: testing attraction to conspecific odors in the field. *Mar Ecol-Prog Ser* 203: 225-231.
- Motte E, Yugcha E, Luzardo J, Castro F, Leclercq G, Rodríguez J, Miranda P, Borja O, Serrano J, Terreros M, Montalvo K, Narváez A, Tenorio N, Cedeño V, Mialhe E, Boulo V (2003) Prevention of IHNV vertical transmission in the white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 219: 57–70.
- Newcombe RG (1998) Two-sided confidence intervals for the single proportion: comparison of seven methods. *Stat Med* 17: 857-872.
- Parsons DM, Eggleston DB (2005) Indirect effects of recreational fishing on behavior of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar Eco-Prog Ser* 303: 235-244.
- Phillips BF, Cobb JS, George RW (1980) General Biology. In: Cobb JS, Phillips BF (Eds). *The biology and management of lobsters*, Vol.1 Academic Press, New York, 1-82.
- Phillips BF, Melville-Smith R (2013) *Panulirus* species. In: Phillips BF (ed) *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*. Blackwell, Oxford, pp. 359–384.
- Porter L (2004) The microbiology and pathology of shell disease in the Florida spiny lobsters, *Panulirus argus* with a comparison to shell disease in the American lobsters, *Homarus americanus*, Ph. D Dissertation. The Florida State University, Tallahassee, 133 pp.
- Pulliam HR (1973) On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol* 38: 419-422.
- Ratchford SG, Eggleston DB (1998) Size-and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociality. *Anim Behav* 56: 1027-1034.
- Relyea RA (2003) How prey respond to combined predators: a review and empirical test. *Ecology* 84: 1827-1839.
- Scheiner SM, Goodnight CJ (1984) The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38: 845-855.

- Segura-García I, Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P (2004) Within-shelter behaviour of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus* (Latreille), in simulated communal dens: an exploratory study. *Mar Fres Behav Physiol* 37: 17-30.
- Shields JD, Behringer DC (2004) A new pathogenic virus in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* from the Florida Keys. *Dis Aquat Org* 59: 109–118.
- Shields JD, Stephens FJ, Jones B (2006) Pathogens, parasites and other symbionts. In: Phillips BF (Ed). *Lobsters: Biology, management, aquaculture and fisheries*. Blackwell, Oxford, pp. 146-206
- Shields JD (2011) Diseases of spiny lobsters: a review. *J Invertebr Pathol* 106:79-91.
- Sih A (1985) Evolution, predator avoidance, an unsuccessful predation. *Am Nat* 125: 153-157.
- Sih A (1987) Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot WC, Sih A (eds) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, pp 203–244.
- Smith LD (1995) Effects of limb autotomy and tethering on juvenile blue survival from cannibalism. *Mar Eco Prog Ser* 116: 65-74.
- Smith KN, Herrnkind WF (1992) Predation on early juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. *J Exp Mar Biol Ecol* 157: 3–18.
- Treisman M (1975) Predation and evolution of gregariousness I. Models for concealment and evasion. *Anim Behav* 23: 779-800.
- Weiss HM, Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P (2008) Circadian shelter occupancy patterns and predator-prey interactions of juvenile Caribbean spiny lobsters in a reef lagoon. *Mar Biol* 153: 953–963.
- Weiss HM, Lozano-Álvarez E, Briones-Fourzán P, Negrete-Soto F (2006) Using red light with fixed-site 17video cameras to study the behavior of spiny lobsters, *Panulirus argus*, and associated animals at night and inside their shelters. *Mar Technol Soc J* 40: 67–76.
- Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice-Hall, upper Saddle River, NJ.
- Zimmer-Faust RK (1993) ATP: A potential prey attractant evoking carnivory. *Limnol Oceanogr* 38: 1271-1275.