

00344



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

4

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“Selectividad de presas de estadios inmaduros  
del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*  
(Burkenroad, 1939)”.

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)  
P R E S E N T A :  
BIOL. ADRIANA CORONA MOTHE  
DIRECTOR DE TESIS: DR. ALBERTO J. SÁNCHEZ MARTÍNEZ

MÉXICO, D.F.

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

## INDICE

RESÚMEN .....	1
INTRODUCCIÓN .....	2
MARCO TEÓRICO .....	3
SELECTIVIDAD .....	3
MÉTODO .....	4
SELECCIÓN DE PRESAS Y DEPREDADOR .....	4
ÁREA DE ESTUDIO .....	5
DESARROLLO EXPERIMENTAL .....	5
PUNTO DE SACIACIÓN .....	7
TASA DE CONSUMO EN 24 H .....	8
DEPREDACIÓN SELECTIVA .....	9
RESULTADOS .....	10
PUNTO DE SACIACIÓN .....	10
TASA DE CONSUMO EN 24 H .....	18
DEPREDACIÓN SELECTIVA .....	25
DISCUSIÓN .....	27
PUNTO DE SACIACIÓN .....	27
TASA DE CONSUMO EN 24 H .....	28
DEPREDACION SELECTIVA .....	30
CONCLUSIONES .....	34
AGRADECIMIENTOS .....	35
BIBLIOGRAFIA .....	36

## INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del predador (Talla) y la densidad de presas (Densidad) como variables del diseño factorial con repeticiones, en experimentos de 3 h. ....	11
Tabla 2. Análisis de devianza de la tasa de consumo del caridee por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del predador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con repeticiones, para periodos experimentales de 3 h .....	14
Tabla 3. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del predador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con repeticiones, en experimentos de 24 h. ....	19
Tabla 4. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla), la densidad de las presas (Densidad) y tiempos experimentales de 3 y 24 h (Tiempo) como variables del diseño factorial con interacciones. ....	19
Tabla 5. Análisis de devianza de la tasa de consumo del caridee por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con repeticiones, para periodos experimentales de 24 h. ....	23
Tabla 6. Análisis de devianza de la tasa de consumo de <i>H. zostericola</i> por el camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla), la densidad de las presas (Densidad) y los tiempos experimentales de 3 y 24 h (Tiempo) como variables del diseño factorial con interacciones. ....	24
Tabla 7. Tasa de mortalidad (Mo) promedio $\pm$ Id.e. de anfipodos epibentónicos (A) e <i>Hippolyte zostericola</i> (Hz) ante la depredación selectiva del camarón rosado <i>Farfantepenaeus duorarum</i> . (Prueba de t para muestras pareadas para los experimentos que incluyeron los dos tipos de presa con talla contrastante [ $t_{0,05(2),14} = 2.145$ ]). ....	26
Tabla 8. Índices de depredación selectiva de anfipodos (A) e <i>Hippolyte zostericola</i> (Hz) por <i>Farfantepenaeus duorarum</i> . Valor del índice de selectividad indicando entre paréntesis si la depredación fue preferencial (+) o de evitación (-). ....	26
Figura 1 Sitio de estudio "El Cayo", Laguna de Términos, Campeche, México. ....	6
Figura 2. Tasa de consumo en 3 h (Mo) de anfipodos epibentónicos a diferentes densidades por cuatro intervalos de talla (LC) de <i>Farfantepenaeus duorarum</i> . Promedio $\pm$ Id.e. de la Mo en función del número de presas consumidas (a) y de su biomasa en mg COLC (b) ....	12

Figura 3. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo en 3 h de anfipodos ante el efecto de: (a) la talla del depredador <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , (b) la densidad de anfipodos epibentónicos, y (c) la interacción de ambos factores. . . .	13
Figura 4. Tasa de consumo (Mo) de <i>Hippolyte zostericola</i> a diferentes densidades por cuatro intervalos de talla (LC) de <i>Farfantepenaeus duorarum</i> . Promedio $\pm$ 1 d.e. de la Mo en función del número de presas consumidas (a) y de su biomasa en mg COLC (b), en experimentos de 3 h . . .	15
Figura 5. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de <i>H. zostericola</i> ante el efecto de: (a) la talla del depredador <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , (b) la densidad de carideos y (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 3 h. ....	16
Figura 6. Depredación de anfipodos e <i>Hippolyte zostericola</i> por individuos pertenecientes a cuatro intervalos de talla del cefalotórax (LC) de <i>Farfantepenaeus duorarum</i> en 3 h. Tasa de consumo (Mo): a) Mo en terminos del número de presas consumidas, b) Mo en función de la biomasa y c) Proporción Mo/N, donde N es la densidad inicial de presas. Promedio $\pm$ 1 d.e. ....	17
Figura 7. Tasa de consumo (Mo) diaria de anfipodos por <i>Farfantepenaeus duorarum</i> del LC2 (0.63-0.95) y LC4 (1.29-1.61) cm de longitud del cefalotórax en diferentes densidades de presa. Promedio $\pm$ 1 d.e. de la Mo en función del número de presas consumidas (a) y su biomasa en mg COLC (b).....	18
Figura 8. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de anfipodos ante el efecto de: (a) la talla del depredador <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , (b) la densidad de anfipodos epibentónicos, y (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 24 h. ....	20
Figura 9. Tasa de consumo (Mo) de anfipodos por <i>Farfantepenaeus duorarum</i> en periodos experimentales de 3 y 24 h. Mo para individuos del LC2 (0.63 a 0.95 cm) y del LC4 (0.96 a 1.28 cm) en términos de: (a) el número de presas consumidas y (b) la biomasa (mg COLC).....	21
Figura 10. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de anfipodos ante el efecto de: (a) la talla del depredador <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , (b) la densidad de anfipodos epibentónicos, (c) el periodo experimental (3 y 24 h), y (d) la interacción de los factores .....	21
Figura 11. Tasa de consumo (Mo) diaria de <i>Hippolyte zostericola</i> por juveniles de <i>Farfantepenaeus duorarum</i> del LC2 (0.63-0.95 cm) y del LC4 (1.29-1.61cm) en diferentes densidades de presa. Promedio $\pm$ 1 d.e. de la Mo en función de: (a) el número de presas consumidas y (b) su biomasa en mg COLC. ....	22
Figura 12. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de <i>H. zostericola</i> ante el efecto de (a) la talla del depredador <i>Farfantepenaeus duorarum</i> , (b) la densidad de carideos, y (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 24 h. ....	23

Figura 13. Tasa de consumo ( $M_o$ ) de *Hippolyte zostericola* por *Farfantepenaeus duorarum* en periodos experimentales de 3 y 24 h.  $M_o$  para individuos del LC2 (0.63-0.95 cm) y del LC4 (0.96-2.8 cm) en términos de: (a) el número de presas consumidas y (b) la biomasa (mg COLC). ..... 24

Figura 14. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de *H. zostericola* ante el efecto de: (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de carideos, (c) el periodo experimental (3 y 24 h), y (d) la interacción de los factores. .... 25

Figura 15. Tasa de consumo ( $M_o$ ) de *H. zostericola* y anfipodos ante la depredación selectiva de *farfantepenaeus duorarum* en experimentos con diferente proporción de los dos tipos de presa.....26

## SUMEN

Se evaluó la depredación del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* sobre presas con alta y contrastante mediante un estudio experimental con tres fases. Se eligieron dos tipos de presa debido a su alta dominancia en hábitats con vegetación acuática sumergida en sistemas costeros en donde representan presas potenciales para depredadores omnívoros oportunistas. Las presas empleadas fueron el carideo *Hippolyte zostericola* (Hz) y el gremio de anfípodos epibénticos (A) estreados en Laguna de Términos. A fin de conocer la sobreposición en los consumos de anfípodos y del carideo, así como el punto de saciación se incluyeron cuatro intervalos de talla que representaron toda la fase estuarina del camarón (longitud del cefalotórax (LC) en cm: LC1 (0.29-0.52cm), LC2 (0.63-0.95cm), LC3 (0.96-1.28cm) y LC4 (1.29-1.61cm)). La tasa de consumo en tres presas y el punto de saciación se evaluaron a diferentes densidades de presa (963, 2407, 4814, 7220 y 27 A/m<sup>2</sup> y 10, 25, 50 Hz y 100 Hz/m<sup>2</sup>). Los valores de consumo se estimaron en tres horas y se relacionaron positivamente con los incrementos en las densidades de presa. Estos valores de consumo variaron, para el camarón rosado, entre 1.26 A (0.65 mgCOLC -carbono orgánico libre de cenizas-) a 58.6 A (30.0 mgCOLC); mientras que, los consumos del carideo fueron menores ya que fluctuaron entre 0.07 Hz (0.27 mgCOLC -carbono orgánico libre de cenizas-) a 1.13 Hz (4.66 mgCOLC). En ambos experimentos se detectaron efectos estadísticamente significativos tanto de la densidad de anfípodos como de la talla del depredador y de la interacción de ambos factores ( $p < 0.0005$ ). Para las presas más grandes del camarón se sugieren puntos de saciación de consumo de anfípodos a densidades menores de los 9627 ind/m<sup>2</sup>, mientras que la alta variabilidad en los consumos de carideos no permitieron detectar un punto de saciación. La segunda fase experimental consistió en comparar las tasas de consumo en periodos experimentales cortos (3h) y largos (24h) para las tres densidades más altas de ambas presas y para los intervalos LC2 y LC4 del camarón. Estos consumos en 24h resultaron ser varios órdenes de magnitud mayores para ambos tipos de presa. Los resultados observados experimentalmente permiten sugerir que el camarón ejerce efectos reguladores sobre los remios de peracaridos, no obstante la extrapolación del efecto real de este decápodo aguardará en tanto no se tenga un mejor entendimiento de su patrón alimenticio diario. El efecto de este depredador sobre el carideo *Hippolyte zostericola* es bajo, incluso en periodos de alimentación largos. Finalmente, la depredación selectiva del camarón (LC4) se evaluó sobre ambos tipos de presa. La abundancia del 100% fue de 4 y 75 ind para carideos y anfípodos, respectivamente. Las proporciones 100%:0%, 75%:25%, 50%:50%, 25%:75% y 0%:100% de Hz:A definieron el número de presa incluida en cada experimento, y fueron: I) 4 Hz sin anfípodos, II) 3 Hz y 19 A, III) 2 Hz y 37 A, IV) 1 Hz y 56 A, V) 75 A sin carideos. Los camarones consumieron mayor cantidad de anfípodos que de carideos, y esto fue evidenciado mediante el análisis con pruebas t-student en donde se demostró que los anfípodos son significativamente más consumidos que los carideos ( $t=17.79$ ,  $p < 0.0001$ ). Los índices de selectividad (tasa de forrajeo, Índice de Ivlev, Índice de Jacob, Índice de Murdoch y alpha de Manly) mostraron un consumo positivo de anfípodos y evasión para incluir al carideo como alimento. Esto sugiere, contrariamente a los postulados de la teoría de forrajeo óptimo, que el camarón rosado se alimenta preferencialmente de presas de menor tamaño, que esta selectividad positiva por presas pequeñas se presenta en forma independiente de la talla del depredador, y que presas de mayor tamaño como el carideo *H. zostericola* son incluidas aleatoriamente.



## INTRODUCCIÓN

La depredación es reconocida como una de las principales fuerzas estructuradoras de comunidades naturales por ejercer efectos estabilizadores y desestabilizadores sobre su dinámica (Steele, 1976; Lubchenco, 1978; Cook y Streams, 1984; Bell y Westoby, 1986; Begon *et al.*, 1988; Schwinning y Rosenzweig, 1990; Krebs, 1994). En hábitats de pastos marinos se ha encontrado que los peces y decápodos son los principales reguladores de los patrones de abundancia, distribución y composición específica de estas comunidades (Young *et al.*, 1976; Heck y Thoman, 1981; Bell y Devlin, 1983; Leber, 1985; Main, 1985, 1987; Edgar, 1990a, b y c; Wilson *et al.*, 1990; Sánchez *et al.*, 1996).

Las investigaciones dirigidas a evaluar las formas en que los depredadores regulan las poblaciones de presas incluyen estudios de sus hábitos alimenticios, selectividad y efectos de la depredación sobre la disponibilidad de alimento y la complejidad física de los diferentes tipos de hábitats (Nelson, 1979b; Solomon y Glen, 1979; Zaret, 1980; Stoner, 1983; Edgar, 1990b; Heck y Crowder, 1991; Sheader, 1998). La selectividad de un depredador sobre sus presas es uno de los principales factores involucrados en la estructuración denso-dependiente de las poblaciones. La selectividad de un depredador es afectada por diversos factores fisiológicos, morfológicos y conductuales de ambas poblaciones, como son la capacidad de digestibilidad de la presa, accesibilidad, palatabilidad, eficiencia de manipulación, capacidad de escape y ataque (Stein, 1977; Chesson, 1978; Nicotri, 1980; Taylor, 1981; Gilinsky, 1984; Orth *et al.*, 1984; Main, 1985; Temple, 1987; Abrams, 1990).

La eficiencia de la depredación, asociada a las características del depredador y de la presa, está registrada entre los principales factores analizados para evaluar los efectos de la depredación sobre la estructura de la población de la presa (Huey y Pianka, 1981; Norton, 1991; Fryxell *et al.*, 1999). La intensidad de las interacciones intraespecíficas presenta marcadas fluctuaciones espacio-temporales para un mismo sistema depredador-presa. Dichas fluctuaciones pueden relacionarse con los tamaños relativos de los depredadores y las presas presentes en ambas poblaciones. La variación entre la composición de tallas de ambas poblaciones involucra, entre otros aspectos, las modificaciones conductuales, morfológicas y de uso de microhábitats en función del desarrollo ontogenético de los organismos (Stein, 1977; Lubchenco y Cubitt, 1980; Yen, 1983; Gilinsky, 1984; Heck y Crowder, 1991; Welborn, 1994; VanAlstyne *et al.*, 1999; Wilson, 2000). Se ha reconocido que son muy variados los factores que afectan la selectividad de un tipo de presa por los depredadores (Werner y Hall, 1974; Vinyard, 1980; Schmitt y Coyer, 1982; Nelson y Coull, 1984). Para peces juveniles estuarinos se han reconocido algunas características, como la talla y movimiento de la presa. Los peces de la especie *Cymatogaster aggregata* Gibbon son depredadores selectivos de anfipodos con movimiento y talla mayores, por lo cual incrementan su intensidad depredadora sobre anfipodos caprelidos durante su migración reproductiva, lo que reduce notablemente la abundancia de la población de estas presas (Caine, 1989, 1991). Sin embargo, los factores son distintos para diferentes especies, Nelson (1979a) reconoció a la especie, talla y sexo de los anfipodos como los principales factores de selectividad para *Lagodon rhomboides* (Linnaeus), mientras Stoner (1979) observó que las preferencias de este mismo depredador estuvieron más relacionadas con el microhábitat de las especies de presa que con sus abundancias. Sánchez *et al.* (1996) encontraron que la reducción en el consumo de *Farfantepenaeus duorarum* Burkenroad, 1939 por el pez

*Lutjanus apodus* obedeció a incrementos en la complejidad del hábitat, siendo independiente de la densidad del camarón.

Entre los invertebrados estuarinos, los decápodos han sido reconocidos como depredadores con un elevado potencial estructurador de las comunidades de pastos marinos, en donde coinciden en cuanto a distribución con una gran variedad de organismos. Los estudios en que se analiza el efecto depredador de decápodos reconocen que los camarones son capaces de reducir hasta en un 90% la abundancia total del macrobentos asociado a *Halodule wrightii* Ascherson (Nelson, 1981). A pesar de reconocerse que especies del género *Farfantepenaeus* son depredadores oportunistas (Leber, 1985) y generalistas cuya dieta incluye poliquetos, moluscos, peces juveniles, pequeños crustáceos y epifitas (Nelson, 1981; Kitting *et al.*, 1984; Nelson y Capone, 1990), los mesoherbívoros son elementos alimenticios importantes por representar una reserva alimenticia. Dentro del grupo de invertebrados, los anfípodos pueden representar en promedio el 44.42 % del total de anfípodos proporcionados como alimento (Corona, 1998), representando eficiencias de consumo del camarón rosado de hasta el 93% (Nelson, 1979b). La selectividad de este depredador ha sido estudiada por Nelson y Capone (1990) quienes encontraron un efecto diferencial en función de la forma de utilización del hábitat por los poliquetos.

Aunque es evidente la relevancia de *Farfantepenaeus duorarum* en la estructuración de ambientes con vegetación acuática sumergida, hasta el momento sólo se ha estudiado su depredación selectiva sobre poliquetos (Nelson y Capone, 1990). El efecto de la depredación selectiva de dicho camarón sobre otros tipos de presa aún se desconoce, por lo que el objetivo principal de la presente investigación fue fundamentar la hipótesis de la selectividad de la fase estuarina del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* sobre poblaciones de presas dominantes en praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex König en Laguna de Términos, Campeche. Entre las poblaciones de mesoherbívoros dominantes como presas potenciales para *Farfantepenaeus duorarum* destacan los anfípodos (Ledoyer, 1986a; Corona *et al.*, 2000) y los carideos (Ledoyer, 1986b; Barba, 1995). Del segundo grupo, *Hippolyte zostericola* (Smith) destaca por su abundancia numérica y por sus actividades de forrajero como mesoherbívoros (Barba, 2000). La diferencia de talla entre ambas presas y el amplio intervalo de talla del camarón *Farfantepenaeus duorarum*, durante su fase estuarina asociada con pastos marinos permitió plantear la hipótesis de que *Farfantepenaeus duorarum* puede seleccionar diferentes presas en relación a su talla, como sucede con otros depredadores estuarinos cuyo patrón alimenticio obedece a una optimización alimentaria en los términos de teoría de forrajeo óptimo (Hughes, 1980, Krebs y Davies, 1997). Esta investigación se considera un preámbulo a otras futuras encaminadas a evaluar el papel que el valor nutricional de esas presas juega en el funcionamiento de poblaciones de depredadores clave en sistemas acuáticos.

## MARCO TEÓRICO

### Selectividad

La selectividad es definida como el consumo desproporcionado de un tipo de presa en relación a su disponibilidad en el medio ambiente (Murdoch, 1969; Stein, 1977; Chesson, 1978; Temple, 1987; Butler y Burns, 1991). Esta diferencia de consumo ha sido referida

*Lutjanus apodus* obedeció a incrementos en la complejidad del hábitat, siendo independiente de la densidad del camarón.

Entre los invertebrados estuarinos, los decápodos han sido reconocidos como depredadores con un elevado potencial estructurador de las comunidades de pastos marinos, en donde coinciden en cuanto a distribución con una gran variedad de organismos. Los estudios en que se analiza el efecto depredador de decápodos reconocen que los camarones son capaces de reducir hasta en un 90% la abundancia total del macrobentos asociado a *Halodule wrightii* Ascherson (Nelson, 1981). A pesar de reconocerse que especies del género *Farfantepenaeus* son depredadores oportunistas (Leber, 1985) y generalistas cuya dieta incluye poliquetos, moluscos, peces juveniles, pequeños crustáceos y epífitas (Nelson, 1981; Kitting *et al.*, 1984; Nelson y Capone, 1990), los mesoherbívoros son elementos alimenticios importantes por representar una reserva alimenticia. Dentro del grupo de invertebrados, los anfípodos pueden representar en promedio el 44.42 % del total de anfípodos proporcionados como alimento (Corona, 1998), representando eficiencias de consumo del camarón rosado de hasta el 93% (Nelson, 1979b). La selectividad de este depredador ha sido estudiada por Nelson y Capone (1990) quienes encontraron un efecto diferencial en función de la forma de utilización del hábitat por los poliquetos.

Aunque es evidente la relevancia de *Farfantepenaeus duorarum* en la estructuración de ambientes con vegetación acuática sumergida, hasta el momento sólo se ha estudiado su depredación selectiva sobre poliquetos (Nelson y Capone, 1990). El efecto de la depredación selectiva de dicho camarón sobre otros tipos de presa aún se desconoce, por lo que el objetivo principal de la presente investigación fue fundamentar la hipótesis de la selectividad de la fase estuarina del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* sobre poblaciones de presas dominantes en praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex König en Laguna de Términos, Campeche. Entre las poblaciones de mesoherbívoros dominantes como presas potenciales para *Farfantepenaeus duorarum* destacan los anfípodos (Ledoyer, 1986a; Corona *et al.*, 2000) y los carideos (Ledoyer, 1986b; Barba, 1995). Del segundo grupo, *Hippolyte zostericola* (Smith) destaca por su abundancia numérica y por sus actividades de forrajero como mesoherbívoros (Barba, 2000). La diferencia de talla entre ambas presas y el amplio intervalo de talla del camarón *Farfantepenaeus duorarum*, durante su fase estuarina asociada con pastos marinos permitió plantear la hipótesis de que *Farfantepenaeus duorarum* puede seleccionar diferentes presas en relación a su talla, como sucede con otros depredadores estuarinos cuyo patrón alimenticio obedece a una optimización alimentaria en los términos de teoría de forrajeo óptimo (Hughes, 1980, Krebs y Davies, 1997). Esta investigación se considera un preámbulo a otras futuras encaminadas a evaluar el papel que el valor nutricional de esas presas juega en el funcionamiento de poblaciones de depredadores clave en sistemas acuáticos

## MARCO TEÓRICO

### Selectividad

La selectividad es definida como el consumo desproporcionado de un tipo de presa en relación a su disponibilidad en el medio ambiente (Murdoch, 1969, Stein, 1977; Chesson, 1978; Temple, 1987; Butler y Burns, 1991). Esta diferencia de consumo ha sido referida

o consecuencia de las estrategias de forrajeo de los depredadores encaminadas a optimizar su alimentación (Manly *et al.*, 1972; Luntz *et al.*, 1981; Richards, 1982; McClintock y Rence, 1984; Nur, 1984; Anholt, 1986; Brown, 1986). Entre las hipótesis más comúnmente aceptadas como causales de los patrones de selectividad se encuentran los modelos de optimización de la energía y los de forrajeo (Griffits, 1975; Hughes, 1980; Townsend y Hildrew, 1980; Iwasa *et al.*, 1981; Montgomerie *et al.*, 1984; McClintock y Rence, 1985; Kampf y Ott, 1995). En estas hipótesis se incluyen características referentes a la optimización de la dieta por parte del depredador como responsables de los patrones de selectividad (Werner *et al.*, 1981; Visser, 1982). La optimización de una dieta juega un papel crucial para el crecimiento y mantenimiento de las poblaciones de depredadores, y se relaciona con las variaciones ontogenéticas de la dieta. Estas variaciones están dadas en función de la disponibilidad tanto del tipo de presas, como de sus tallas (Wardner, 1981; Murtaugh, 1981; Confer *et al.*, 1990; Butler y Burns, 1991; Parrish y Berggraf, 1991; Hartman, 2000; Hunt von Herbing y Gallager, 2000). Las variaciones en la disponibilidad de presas y de sus tallas han permitido sugerir que los depredadores presentan patrones de variación del tipo de alimento ingerido. Esta permutación en su alimentación ha sido puesta de manifiesto como otro factor importante sobre la selectividad de un depredador (Murdoch, 1969; Riesen, 1982; McKaye y Marsh, 1983; Wetterer, 1988; Wiersma, 1990). En base a estas hipótesis sobre la influencia de factores como la disponibilidad de alimento y el tipo de presa disponible sobre los patrones de selectividad de un depredador, se propone que durante la fase estuarina de *F. duorarum* se modifica su patrón alimenticio al incidir sobre diferentes tipos de presa a lo largo de su fase estuarina, como consecuencia de la variación en sus requerimientos alimenticios y de las variaciones morfológicas referentes a su talla en relación a la manipulación más eficiente de presas con tallas mayores.

## MÉTODO

### Selección de presas y depredador

La selección de un sistema depredador-presa está fundamentada en la viabilidad de realización de la interacción en sistemas naturales, y para ello es necesario conocer varios factores como la distribución de ambas poblaciones con el fin de garantizar la sobreposición en el espacio temporal de ambas en el ecosistema, conocer los hábitos alimenticios del depredador, así como los patrones de actividad alimenticia de ambas poblaciones, para asegurar el acoplamiento en su distribución y potencial interacción en un sistema depredador-presa. La macrofauna estuarina está dominada numéricamente por poblaciones de peces y crustáceos. *Farfantepenaeus duorarum* es un peneido numéricamente importante entre los residentes de sistemas estuarinos tropicales, y ha sido reconocido como un depredador omnívoro oportunista, cuya dieta incluye moluscos, peces, y pequeños crustáceos (Nelson, 1981; Leber, 1985; Nelson y Capone, 1990; Patillo *et al.*, 1997). La fase estuarina del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* es un habitante residente de praderas de *Thalassia testudinum* (Sánchez, 1997), en donde coincide en cuanto a su distribución con las comunidades de anfípodos y carideos (Sánchez *et al.*, 1996; Corona *et al.*, 2000). Estas características permitieron seleccionarlo como depredador.

como consecuencia de las estrategias de forrajeo de los depredadores encaminadas a optimizar su alimentación (Manly *et al.*, 1972; Luntz *et al.*, 1981; Richards, 1982; McClintock y Lawrence, 1984; Nur, 1984; Anholt, 1986; Brown, 1986). Entre las hipótesis más ampliamente aceptadas como causales de los patrones de selectividad se encuentran los modelos de optimización de la energía y los de forrajeo (Griffits, 1975; Hughes, 1980; Townsend y Hildrew, 1980; Iwasa *et al.*, 1981; Montgomerie *et al.*, 1984; McClintock y Lawrence, 1985; Kampfer y Ott, 1995). En estas hipótesis se incluyen características referentes a la optimización de la dieta por parte del depredador como responsables de los patrones de selectividad (Werner *et al.*, 1981; Visser, 1982). La optimización de una dieta juega un papel crucial para el crecimiento y mantenimiento de las poblaciones de depredadores, y se relaciona con las variaciones ontogenéticas de la dieta. Estas variaciones están dadas en función de la disponibilidad tanto del tipo de presas, como de sus tallas (Gardner, 1981; Murtaugh, 1981; Confer *et al.*, 1990; Butler y Burns, 1991; Parrish y Margraf, 1991; Hartman, 2000; Hunt von Herbing y Gallager, 2000). Las variaciones en la disponibilidad de presas y de sus tallas han permitido sugerir que los depredadores presentan patrones de variación del tipo de alimento ingerido. Esta permutación en su alimentación ha sido puesta de manifiesto como otro factor importante sobre la selectividad de un depredador (Murdoch, 1969; Riesen, 1982; McKaye y Marsh, 1983; Wetterer, 1988; Sierszen, 1990). En base a estas hipótesis sobre la influencia de factores como la disponibilidad de alimento y el tipo de presa disponible sobre los patrones de selectividad de alimento por parte de un depredador, se propone que durante la fase estuarina de *F. duorarum* se modifica su patrón alimenticio al incidir sobre diferentes tipos de presa a lo largo de su fase estuarina, como consecuencia de la variación en sus requerimientos alimenticios y de las variaciones morfológicas referentes a su talla en relación a la manipulación más eficiente de presas con tallas mayores.

## MÉTODO

### Selección de presas y depredador

La selección de un sistema depredador-presa esta fundamentada en la viabilidad de realización de la interacción en sistemas naturales, y para ello es necesario conocer varios factores como la distribución de ambas poblaciones con el fin de garantizar la sobreposición espacio temporal de ambas en el ecosistema, conocer los hábitos alimenticios del depredador, así como los patrones de actividad alimenticia de ambas poblaciones, para asegurar el acoplamiento en su distribución y potencial interacción en un sistema depredador-presa. La macrofauna estuarina está dominada numéricamente por poblaciones de peces y crustáceos. *Farfantepenaeus duorarum* es un peneido numéricamente importante entre los residentes de sistemas estuarinos tropicales, y ha sido reconocido como un depredador omnívoro oportunista, cuya dieta incluye moluscos, peces, y pequeños crustáceos (Nelson, 1981; Leber, 1985; Nelson y Capone, 1990; Patillo *et al.*, 1997). La fase estuarina del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* es un habitante residente de praderas de *Thalassia testudinum* (Sánchez, 1997), en donde coincide en cuanto a su distribución con las comunidades de anfipodos y carideos (Sánchez *et al.*, 1996 ; Corona *et al.*, 2000). Estas características permitieron seleccionarlo como depredador.

Las presas seleccionadas son dos poblaciones representativas de ambientes con vegetación acuática sumergida, en donde dominan en cuanto a sus abundancias (Nelson, 1979b; Browder *et al.*, 1999; Ehrhardt y Lagault, 1999; Fry *et al.*, 1999, Zupo y Nelson, 1999). El tipo de presa I es el gremio de los anfipodos epibentónicos, que en el área de colecta está conformado por 12 especies distribuidas en praderas de *Thalassia testudinum* y macroalgas (Corona *et al.*, 2000). Este grupo de peracáridos ha sido reconocido como el grupo de invertebrados más abundante en la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986a). Los anfipodos son uno de los principales componentes de la dieta de la macrofauna estuarina (Adams, 1976; van Dolah, 1978; Stoner, 1979; Price y Hylleberg, 1982; Minello y Zimmerman, 1991; Licona y Moreno, 1996). Su inclusión como presa obedece a dicha dominancia numérica y al hecho de que son eficientemente consumidos por camarones penéidos (Nelson, 1979b; Corona, 1998).

Los carideos son el segundo grupo de invertebrados más abundantes en la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986b; Barba, 1995). El segundo tipo de presa es *Hippolyte zostericola*, seleccionado como representativo del infraorden caridea por ser la especie dominante de este grupo en la laguna (Barba, 1995; Sánchez *et al.*, 1996). La identificación de restos de carideos en el contenido estomacal de penéidos para este sistema aun no ha sido publicada; sin embargo, la inclusión de *Hippolyte zostericola* como presa obedeció a que fue consumido ocasionalmente por *Farfantepenaeus duorarum* en los acuarios de mantenimiento, a que su mayor talla contrasta con la de los anfipodos, a que su alta abundancia y relevancia en la transferencia trófica de energía (Ejdung y Elmgren, 1998; Zupo y Nelson, 1999; Barba, 2000) en el sistema estuarino permite abrir la pregunta sobre si esta población potencialmente disponible es incluida como presa por depredadores clave como el camarón rosado.

#### Área de estudio

El presente estudio se realizó en el sistema estuarino tropical de Laguna de Términos, Campeche. Este sistema presenta una extensión de 170,000 ha, y es la segunda laguna costera más grande de México. Se localiza frente a la Sonda de Campeche en el suroccidente del Golfo de México, entre los 18°27' y 18°50' latitud Norte y los 91°15' y 91°51' longitud Oeste. Esta laguna se comunica permanentemente con el mar por medio de la Boca de Puerto Real y la Boca del Carmen, a través de las cuales se presenta un flujo neto de este a oeste (Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Mancilla y Vargas, 1980). La laguna es drenada todo el año por los aportes de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria localizados al suroeste, sur y sureste, respectivamente. El sistema es somero con profundidades máximas de 3 a 4 m y ambientalmente heterogéneo (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997). Los organismos empleados en este estudio fueron recolectados al norte, en las inmediaciones de la localidad de El Cayo en el subsistema norcentral-noreste (Figura 1). Este subsistema presenta alta diversidad faunística y florística, además de observarse un continuo reclutamiento de fases inmaduras de camarones penéidos (Sánchez, 1994a y b, 1997; Barba, 1995; Alvarez *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

## Desarrollo experimental

La selectividad de *Farfantepenaeus duorarum* ante dos presas con talla contrastante se evaluó mediante un estudio experimental conformado por tres fases desarrolladas en el periodo del 21 de abril al 19 de julio de 1997 en la estación "El Carmen" del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, ubicada en Ciudad del Carmen, Campeche.

Los organismos experimentales se recolectaron mediante arrastres con una red de barra tipo Renfro (Renfro, 1962) en la localidad de El Cayo, que es un bajo cubierto permanentemente por praderas de *Thalassia testudinum*. Los organismos fueron separados y colocados en acuarios para su mantenimiento, observándose que la mortalidad en los acuarios fue menor al 1%.

Las cuatro clases de talla del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* se seleccionaron de acuerdo con la longitud del cefalotórax (LC) de su fase estuarina en base a los datos registrados para la Laguna de Términos (Mier y Reyes *et al.*, 1997; Sánchez, 1997; Corona, 1998). El depredador utilizado en cada una de las unidades experimentales fue aislado y permanecieron en ayuno durante las 24 h previas a su inclusión en los experimentos.

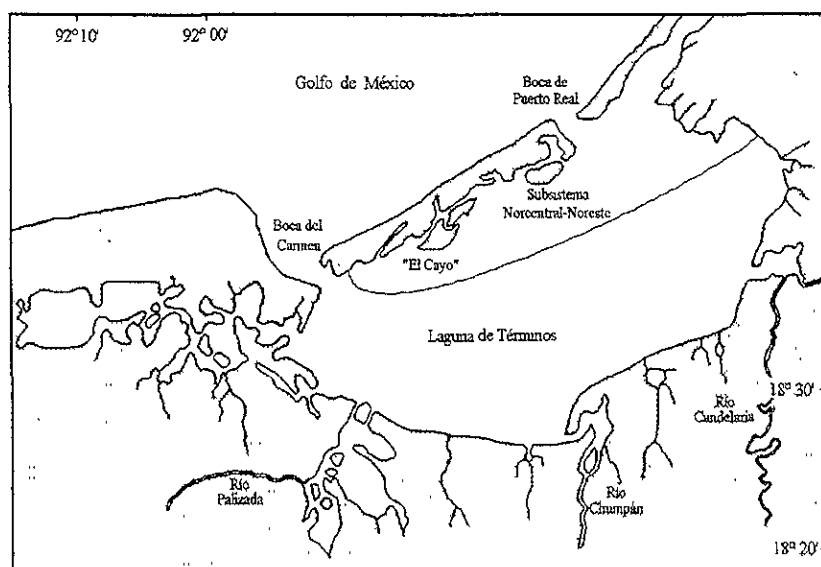


Figura 1. Sitio de estudio "El Cayo", Laguna de Términos, Campeche, México.

Dos tipos de presa fueron empleados, el primero fue el gremio de anfípodos epibentónicos y el segundo fue la población del carideo *Hippolyte zostericola*. Como tratamientos se seleccionaron cinco densidades representativas del intervalo de abundancias naturales encontradas para cada tipo de presa (Nelson, 1979a, Barba, 1995; Corona, 1998). Las unidades experimentales consistieron de un depredador al cual se le asignó una de las

densidades de presa por un periodo de tiempo. Los acuarios experimentales fueron cilíndricos y estuvieron desprovistos de estructuras. A fin de evitar tener errores experimentales, todos los acuarios se llenaron con agua salobre proveniente de estero pargos, y fueron provistos de un sistema de aireación, de tal manera que las condiciones promedio de oxigenación ( $5 \text{ ml l}^{-1}$ ), salinidad ( $35 \text{ ‰}$ ) y temperatura ( $27^\circ\text{C}$ ) fueran similares a las que prevalecen naturalmente.

Al final de cada ensayo se extrajo al depredador y las variables respuesta medidas fueron la tasa de consumo ( $M_o$ ) que se define como el número de presas consumidas en un intervalo de tiempo (3h y 24h) y la tasa de mortalidad por depredación ( $M_o/N$ ) mediante la cual se midió la proporción de los consumos observados, dividiendo el número de presas consumidas ( $M_o$ ) entre la densidad inicial de dicha presa ( $N$ ). Los datos de la tasa de consumo ( $M_o$ ) se analizaron en términos de i) el número de presas consumidas (abundancia) y ii) el valor del consumo expresado en gramos de carbono orgánico libre de cenizas (COLC) (biomasa). Para obtener el valor promedio del peso de ambas presas en gramos de COLC, se empleó el valor de  $0.513 \text{ mgCOLC/ind}$ , que es el promedio registrado por Corona (1998) para los anfípodos. En el caso del carideo se recolectaron organismos con el mismo tipo de muestreo y se hicieron lotes a partir del material fresco con 50 carideos, cada lote se secó durante 72h a  $80^\circ\text{C}$  y se quemó en una mufla a  $550^\circ\text{C}/2\text{h}$ , obteniéndose el valor de biomasa promedio por carideo.

La evaluación del contenido de carbono orgánico libre de cenizas (COLC) de cada tipo de presa permitió expresar los valores de la tasa de consumo en relación a un valor promedio de  $0.513 \text{ mg COLC/ind}$  para los anfípodos (Corona, 1998) y de  $4.116 \text{ mg COLC/ind}$  para el caso de *H. zostericola*.

#### Punto de saciación

La fase estuarina de *Farfantepenaeus duorarum* comprende postlarvas y juveniles con tallas que van desde 0.29 hasta 1.61 cm del LC respectivamente (Sánchez, 1997; Corona, 1998). Esta amplitud de tallas, aunada a la variedad de talla de los dos tipos de presa, permitió plantear la hipótesis de que existe una talla del depredador en la cual se sobrepone el consumo de presas con tallas contrastantes. Para sustentar esta hipótesis, se evaluó experimentalmente la depredación del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* sobre el gremio de anfípodos epibentónicos y la población del carideo *Hippolyte zostericola*, por ser dos presas cuyos intervalos de talla se sobrepone únicamente en el extremo superior de la presa mas chica. Los experimentos incluyeron todo el intervalo de tallas de la fase estuarina del depredador. La tasa de consumo ( $M_o$ ) para cada tipo de presa se evaluó con el objetivo de conocer la talla de *F. duorarum* a la cual hay una sobreposición en el consumo de ambas presas en periodos de 3h. Esta información también se empleó para reconocer el punto de saciación del camarón y seleccionar las densidades de presa a emplear experimentalmente y en las cuales no se enmascarara el efecto de la depredación por parte del decápodo. La talla del camarón se consideró en base al intervalo reportado por Sánchez (1997) y por los datos observados durante la recolección de organismos en este estudio, el intervalo de talla del camarón se dividió en cuatro clases de talla definidas en función de la longitud del cefalotórax (Longitud del Cefalotórax, LC en cm) en 0.29-0.62 (LC1), 0.63-



1.95 (LC2), 0.96-1.28 (LC3), y 1.29-1.61 (LC4). Las densidades de anfipodos empleadas fueron 10, 25, 50, 75 y 100 ind/acuario, y simularon densidades de 963, 2407, 4814, 7220 y 9627 ind/m<sup>2</sup>. Las densidades del carideo empleadas experimentalmente fueron de 1, 2, 3, 4 y 5 ind/acuario, y representaron densidades de 16, 32, 48, 64 y 80 ind/m<sup>2</sup>. Las densidades experimentales de las presas se encuentran dentro de los intervalos de densidad encontrados en poblaciones naturales de anfipodos y carideos en la Laguna de Términos (Barba, 1995; Corona *et al.*, 2000). En esta serie experimental se emplearon acuarios cilíndricos con capacidad de un litro (0.01 m<sup>2</sup>) para incluir a los anfipodos como presa y de 19 l (0.07 m<sup>2</sup>) para el caso del carideo. Los experimentos tuvieron una duración de tres horas y cada combinación experimental se repitió 15 veces, a fin de lograr significancia estadística en respuestas que involucran variación conductual.

Para estimar la talla del camarón a la cual se presenta la sobreposición en el consumo de los dos tipos de presa, el análisis de la  $M_o$  se efectuó descriptivamente con las curvas de consumo a diferente densidad de presa y para las diferentes tallas del depredador. Estas curvas, que representan la respuesta funcional del depredador en cada uno de los intervalos de talla, se emplearon para estimar el punto de saciación de consumo para ambas presas. El punto de saciación se evaluó al observar el límite en la tasa de consumo y en el cual teóricamente se llega a la asíntota de consumo (Taylor, 1984; Valiela, 1995; Buckel y Stoner, 2000). El diseño experimental correspondió a un diseño factorial de dos factores (Montgomery, 1991), para cada tipo de presa. El análisis estadístico de la variable respuesta  $M_o (=Y_{ij})$  se efectuó para el modelo log lineal generalizado de Poisson  $Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$  (Generalized Linear Interactive Model, 1985). Los efectos de la talla del depredador ( $\alpha_i$ , con  $i=1, \dots, 4$  tratamientos), de la densidad de la presa ( $\beta_j$ , con  $j=1, \dots, 5$  tratamientos), así como de la interacción de ambos factores ( $(\alpha\beta)_{ij}$ ) se evaluaron mediante modelos jerárquicos secuenciales. El término devianza se empleó para definir la tabla de análisis (Healy, 1988; Aitkin *et al.*, 1989). Las comparaciones dentro de los factores se calcularon mediante el intervalo de confianza del 95% para cada tratamiento.

#### Tasa de consumo en 24 h

Para fundamentar la hipótesis que plantea que la intensidad de depredación durante tres horas difiere de la de 24 h como consecuencia del tiempo de exposición de la presa al depredador, se evaluó experimentalmente la tasa de consumo diaria. De acuerdo con los resultados del punto de saciación, se seleccionaron el segundo y cuarto intervalos del LC del camarón, así como las tres densidades de presa mayores por observarse una tendencia hacia el punto de saciación para ambos tipos de presa, y en función de que en el caso de *H. zostericola* el consumo a altas densidades fue más evidente. Con el fin de hacer comparables los diseños en ambas metas, la unidad experimental también fue un camarón, y se empleó el mismo tipo de acuario para cada presa. Cada condición experimental se repitió 15 veces. Las tallas del camarón incluidas en los experimentos de 24 h fueron los intervalos de clase de talla del LC 2 y LC 4 (0.63-0.95 y 1.29-1.61 cm LC), respectivamente. Las densidades empleadas fueron de 50, 75 y 100 ind/acuario y de 3, 4 y 5 ind/acuario para el gremio de anfipodos e *H. zostericola*, respectivamente. El diseño estadístico permitió efectuar un análisis estadístico similar al propuesto en la fase anterior para un diseño factorial de dos factores (Montgomery, 1991) para cada tipo de presa. El análisis estadístico de la variable

respuesta  $M_o (=Y_{ij})$  para el modelo log lineal generalizado Poisson  $Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$  se efectuó aplicando el paquete estadístico GLIM 3.77 (Generalized Linear Interactive Model, 1985). Los efectos de la talla del depredador ( $\alpha_i$ , con  $i=1,2$  tratamientos), de la densidad de presa ( $\beta_j$ , con  $j=1,\dots,3$  tratamientos), así como de la interacción de ambos factores ( $(\alpha\beta)_{ij}$ ) se evaluaron mediante modelos jerárquicos secuenciales. El término de varianza se empleó para definir la tabla de análisis (Healy, 1988; Aitkin *et al.*, 1989). Las comparaciones dentro de los factores se hicieron calculando el intervalo de confianza del 95% para cada tratamiento. De forma similar, se realizó un análisis factorial de tres factores para comparar la intensidad de depredación en los periodos experimentales de 3 h y 24h.

### Depredación selectiva

En base a la hipótesis de que *Farfantepenaeus duorarum* selecciona diferentes presas en relación a su talla, se evaluó experimentalmente la depredación selectiva del camarón entre los dos tipos de presa más conspicuos en Laguna de Términos. El diseño estadístico incluyó camarones del cuarto intervalo de talla de LC (1.29 - 1.61 cm LC). Los acuarios experimentales empleados tuvieron una capacidad de 1 l y la duración de cada ensayo fue de 3 h. Los cinco experimentos se repitieron 15 veces, y en cada uno de ellos se varió la disponibilidad del carideo *Hippolyte zostericola* (Hz) y del gremio de los anfipodos epibentónicos (A) como presas. La talla de ambos invertebrados fue contrastante, siendo los carideos aproximadamente dos veces más largos que los anfipodos. Las densidades empleadas se eligieron en función de la menor variabilidad y altos consumos observados durante la meta I. En base a dichas densidades se varió la disponibilidad numérica de cada tipo de presa en función de las proporciones de 100%:0%, 75%:25%, 50%:50%, 25%:75% y 0%:100% en cuanto a la disponibilidad carideo:anfipodo (Hz:A). Dichas proporciones se emplearon para definir los experimentos: I) 4 Hz sin anfipodos, II) 3 Hz + 19 A, III) 2 Hz + 37 A, IV) 1 Hz + 56 A y V) no incluye carideo y se incluyeron 75 anfipodos.

La depredación selectiva se midió mediante la tasa de consumo ( $M_o$ ) para cada tipo de presa, efectuándose 15 repeticiones para cada uno de los experimentos. El análisis de los datos obtenidos para cada experimento se realizó mediante comparación de medias empleando pruebas de t-Student para muestras independientes en la comparación de la  $M_o$  obtenida en los experimentos I y V; mientras que pruebas t-Student para muestras pareadas se emplearon para comparar las  $M_o$  de cada presa observadas en los experimentos II, III y IV. Finalmente, el análisis incluyó el evaluar la depredación selectiva empleando cinco de los índices de selectividad más comúnmente utilizados para comprobar si existe selectividad positiva (preferencia) o negativa (evasión) para cada una de las presas (Sarma y Nandini, 1998). Estos índices fueron: a) Tasa de forrajeo, b) Índice de electividad de Ivlev, c) Índice de Jacobs, d) Índice de Murdoch y e) Alpha de Manly (Murdoch, 1969; Manly *et al.*, 1972, Chesson, 1978). Estos índices evalúan la preferencia por un tipo de presa en función de la proporción de la presa en el ambiente y en la dieta del depredador ( $M_o$ ).

a) Tasa de forrajeo (FR<sub>i</sub>):

$$FR_i = r_i / n_i$$

donde:  $FR_i$  es la tasa de forrajeo para la especie de presa  $i$ ,  $r_i$  es la proporción o porcentaje de la especie  $i$  en la dieta,  $n_i$  es la proporción o porcentaje de la especie  $i$  en el ambiente. Cuando  $FR > 1$  el depredador muestra preferencia por la especie de presa  $i$ , mientras que si  $FR < 1$  el depredador evita consumir dicha presa (Sarma y Nandini, 1998)

) Índice de electividad de Ivlev ( $E_i$ ):

$$E_i = (r_i - n_i) / (r_i + n_i)$$

donde:  $E_i$  es la medida del índice de electividad para la especie  $i$ ,  $r_i$  es el porcentaje de la especie  $i$  en la dieta y  $n_i$  es su porcentaje en el ambiente. El valor de  $E_i$  fluctúa entre -1 y 1 indicando preferencia si  $0 < E_i < 1$  y evita a la presa si  $-1 < E_i < 0$  (Sarma y Nandini, 1998).

) Índice de Jacobs ( $D_i$ ):

$$D_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i - 2 r_i p_i)$$

donde:  $D_i$  es el índice de Jacobs,  $r_i$  es la proporción de la categoría de presa  $i$  en la dieta,  $p_i$  es la proporción de la misma en el medio. La selectividad positiva o negativa se evalúa en la misma forma que en el índice de Ivlev (Sarma y Nandini, 1998).

) Índice de Murdoch ( $C_a$ ):

$$C_a = (r_a / r_b) (n_b / n_a)$$

donde:  $C_a$  es el índice de preferencia de Murdoch,  $r_a$  y  $r_b$  son las proporciones de la especie de presa  $a$  y  $b$  en la dieta, y  $n_a$  y  $n_b$  son las proporciones de las especies  $a$  y  $b$  en el ambiente. Este índice es útil cuando se tienen dos tipos de presa y sus valores van de 0-1 cuando hay preferencia negativa y de 1 a  $\infty$  cuando la preferencia es positiva (Sarma y Nandini, 1998).

) Alpha de Manly ( $\alpha_i$ ).

$$\alpha_i = r_i / n_i * (1 / \sum(r_j / n_j))$$

donde:  $\alpha_i$  es el alpha de Manly para el tipo de presa  $i$ ,  $r_i$  y  $r_j$  son las proporciones del tipo de presa  $i$  o  $j$  en la dieta ( $i$  y  $j = 1, 2, \dots, m$ ),  $n_i$  y  $n_j$  son las proporciones del tipo de presa  $i$  o  $j$  en el medioambiente. Si consideramos a  $m$  como el número de tipos de presa posibles, entonces para este índice se observa una alimentación no selectiva si  $\alpha_i = 1/m$ , preferencia cuando  $\alpha_i > 1/m$  y evasión de la presa cuando  $\alpha_i < 1/m$  (Manly *et al.*, 1972, Chesson, 1978, Confer y Moore, 1987; Sarma y Nandini, 1998).

## RESULTADOS

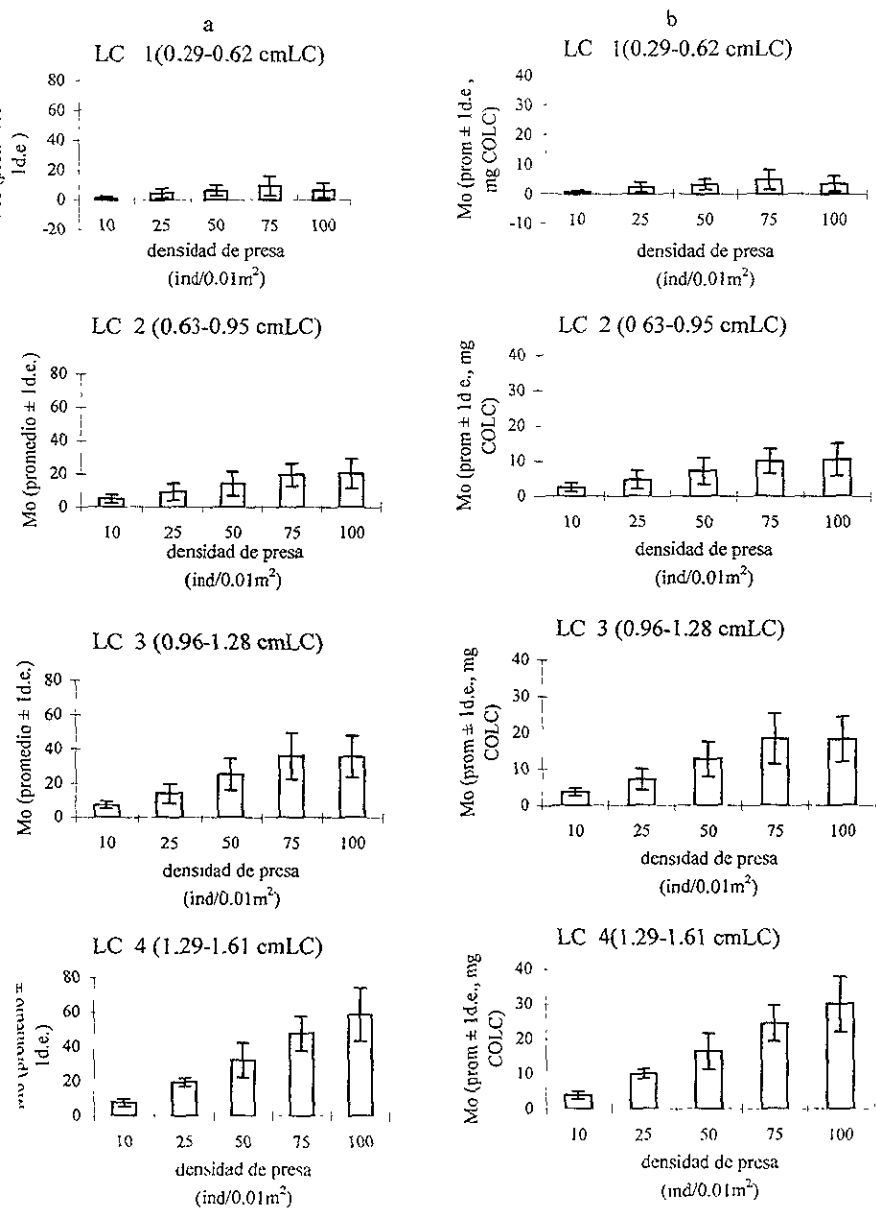
### Punto de saciación

La tasa de consumo promedio de anfipodos en tres horas fluctuó entre 1.26 y 58.6 individuos y correspondió a consumos de 0.65 a 30.0 mg COLC. La variación en los valores promedio de la tasa de consumo en términos de la abundancia y la biomasa de presas mostró una tendencia al incremento en relación tanto de la talla del depredador como de la densidad de presas (Figs. 2a y b). Esta tasa de consumo se incrementó en función de la densidad de los anfipodos. Aunque la intensidad de depredación del camarón rosado varió, los resultados indican claramente que este depredador es capaz de manipular e ingerir anfipodos durante todo el intervalo de talla de su fase estuarina. El análisis gráfico muestra que para sus clases de talla más pequeñas los consumos de anfipodos permiten observar una tendencia hacia el punto de saciación. Para el intervalo LC1 se detectó un decremento de la Mo en la densidad de presas más alta, en comparación con el consumo promedio observado en la densidad de 75 anfipodos que representa la saciación para individuos de estas tallas. En los intervalos de talla LC2 y LC3 la saciación en el consumo de anfipodos es observable en las densidades de 75 y 100 ind/m<sup>2</sup>, siendo evidente para el caso de la LC3 que incluso en la densidad más alta la presión por depredación disminuyó ligeramente, mientras que para el LC2 los consumos fueron similares en las dos densidades más altas (75 y 100 ind/acuario) de anfipodos. En el caso del LC4 se observó un incremento en el consumo de anfipodos en todas las densidades de presa, lo cual sugiere que el punto de saciación para esta talla del depredador se alcance a densidades de presa mayores, observándose las mismas tendencias en términos tanto de la abundancia como de la biomasa de anfipodos.

El análisis de devianza para la tasa de consumo de anfipodos indica que existieron efectos estadísticamente significativos de la talla del camarón ( $p < 0.0005$ ), de la densidad de presas ( $p < 0.0005$ ), así como de la interacción de ambos factores ( $p < 0.0005$ ) sobre la intensidad de la interacción entre el camarón rosado y el gremio de anfipodos epibentónicos (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*, para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla) y la densidad de presas (Densidad) como variables del diseño factorial con interacciones, en experimentos de 3 h.

Fuente de variación	devianza	g.l	devianza media	F	p
Talla	1823.30	3	607.77	210.30	$p < 0.0005$
Densidad	155.80	4	38.95	13.48	$p < 0.0005$
Talla Densidad	2025.11	12	169.76	58.74	$p < 0.0005$
Devianza residual	809.39	280	2.89		
Devianza total	2834.50	299			



12 Tasa de consumo en 3 h (Mo) de anfipodos epibentónicos a diferentes densidades por cuatro intervalos talla (LC) de *Farfantepenaeus duorarum*. Promedio  $\pm$  1d.e. de la Mo en función del número de presas comidas (a) y de su biomasa en mg COLC (b)

La tasa de consumo de anfípodos por el camarón rosado incrementó positivamente en relación a incrementos en la talla de *F. duorarum*, observándose diferencias significativas entre las cuatro tallas del camarón examinadas (Fig. 3a), lo cual indica que los organismos mayores consumen proporciones mayores de anfípodos. Para el caso de la densidad de presa, se detectaron tres grupos de consumo, siendo las primeras dos densidades de presa estadísticamente diferentes de las densidades tres y cuatro, y ambos grupos diferentes de los consumos observados en la quinta densidad (Fig. 3b). El patrón de consumo del camarón observado en la distribución de los intervalos de confianza de la interacción de ambos factores muestra las mismas tendencias observadas en los efectos de cada uno de los factores ya descritos (Fig. 3c).

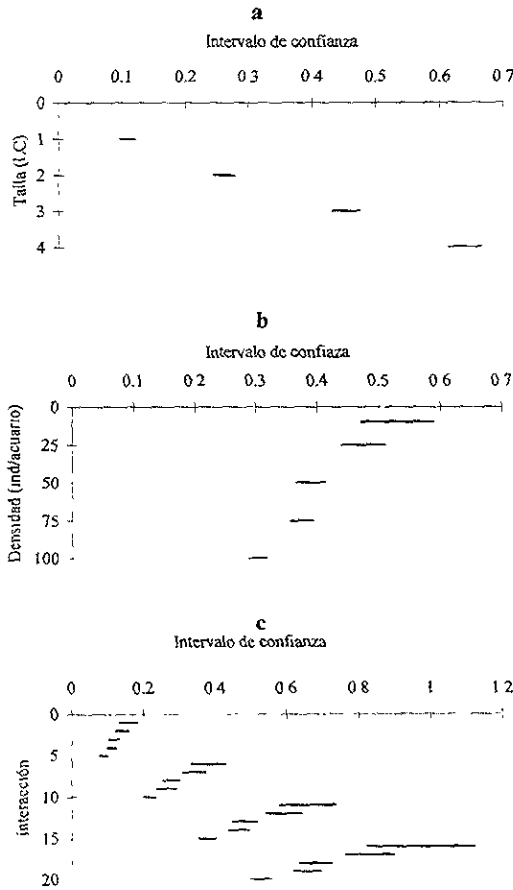


Figura 3 Intervalos de confianza del 95% para el análisis de varianza del modelo Poisson de la tasa de consumo en 3 h de anfípodos ante el efecto de. (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de anfípodos epibentónicos, y (c) la interacción de ambos factores

Los resultados de la tasa de consumo promedio obtenidos para la presa más grande, el carideo *Hippolyte zostericola*, fluctuaron entre 0.07 y 1.13 individuos, lo cual correspondió a consumos de 0.27 a 4.66 mg COLC. Estos valores de consumo fueron muy bajos en relación a los observados para el caso de los anfipodos, y mostraron una alta variabilidad tanto en términos de la abundancia como de la biomasa de presas ingeridas (Figs. 4a y b). A pesar de que individuos de los cuatro intervalos de talla de *F. duorarum* consumieron *H. zostericola*, los bajos consumos del camarón permiten detectar una tendencia a incrementar dichos consumos en relación a la mayor disponibilidad del carideo, pero no hacia el punto de saciación, dado que al comparar estos consumos en términos de biomasa con los máximos calculados para anfipodos, el camarón puede aun ingerir siete veces mas biomasa que la cantidad máxima observada como consumo del carideo.

El análisis de devianza mostró un fuerte efecto de la talla del depredador sobre el consumo de carideos, siendo estadísticamente significativo ( $p < 0.0005$ , Tabla 2) a pesar de que los consumos de esta presa fueron muy bajos. El efecto de la talla del camarón mostró una relación directa con respecto al incremento en la talla del depredador, y las diferencias significativas dentro del factor se observaron entre la menor talla del camarón con respecto a la tercera y cuarta (Fig. 5a). El efecto de la densidad de carideos no fue significativo (Tabla 2, Fig. 5b) sobre la tasa de consumo del camarón a pesar de que, como se indicó anteriormente, gráficamente hay una tendencia positiva en dichos consumos. No obstante, en la interacción de ambos factores si se detectaron diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.0005$ ) que son reflejo del efecto de la talla del camarón (Fig. 5c) sobre la intensidad de la depredación.

Tabla 2. Análisis de devianza de la tasa de consumo del carideo por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*, para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con interacciones, para periodos experimentales de 3 h.

Fuente de variación	devianza	g.l	devianza media	F	p
Talla	26.69	3	8.897	9.258	$p < 0.0005$
Densidad	4.08	4	1.020	1.061	$p > 0.25$
Talla Densidad	43.50	12	3.625	3.772	$p < 0.0005$
Devianza residual	269.08	280	0.961		
Devianza total	312.58	299			

*F. duorarum* consume ambas presas durante la fase estuarina de su ciclo de vida. Sin embargo, el consumo de anfipodos es varios ordenes de magnitud mayor al de carideos, tanto en función de sus abundancias como de sus biomasa (Fig. 6a y b). A pesar de que la diferencia en el consumo de ambas presas es visualmente menor en función de la proporción del número de individuos consumidos por tratamiento (Fig. 6c), la sobreposición en el consumo de ambas presas se presentó en los cuatro intervalos de talla de *F. duorarum*. Esta sobreposición en el consumo de ambos tipos de presa impidió detectar una talla crítica del camarón en la cual se pudiera asumir una posible permutación en la dieta. Por lo anterior, la selección de las tallas del depredador y de las densidades de las presas en las que no se enmascare el efecto de la depredación por una no saciación o ineficiencia de manipulación, se realizó en función de la menor variabilidad observada en los valores de la tasa de consumo en las densidades de presa mayores y en la segunda y cuarta clase de talla del camarón

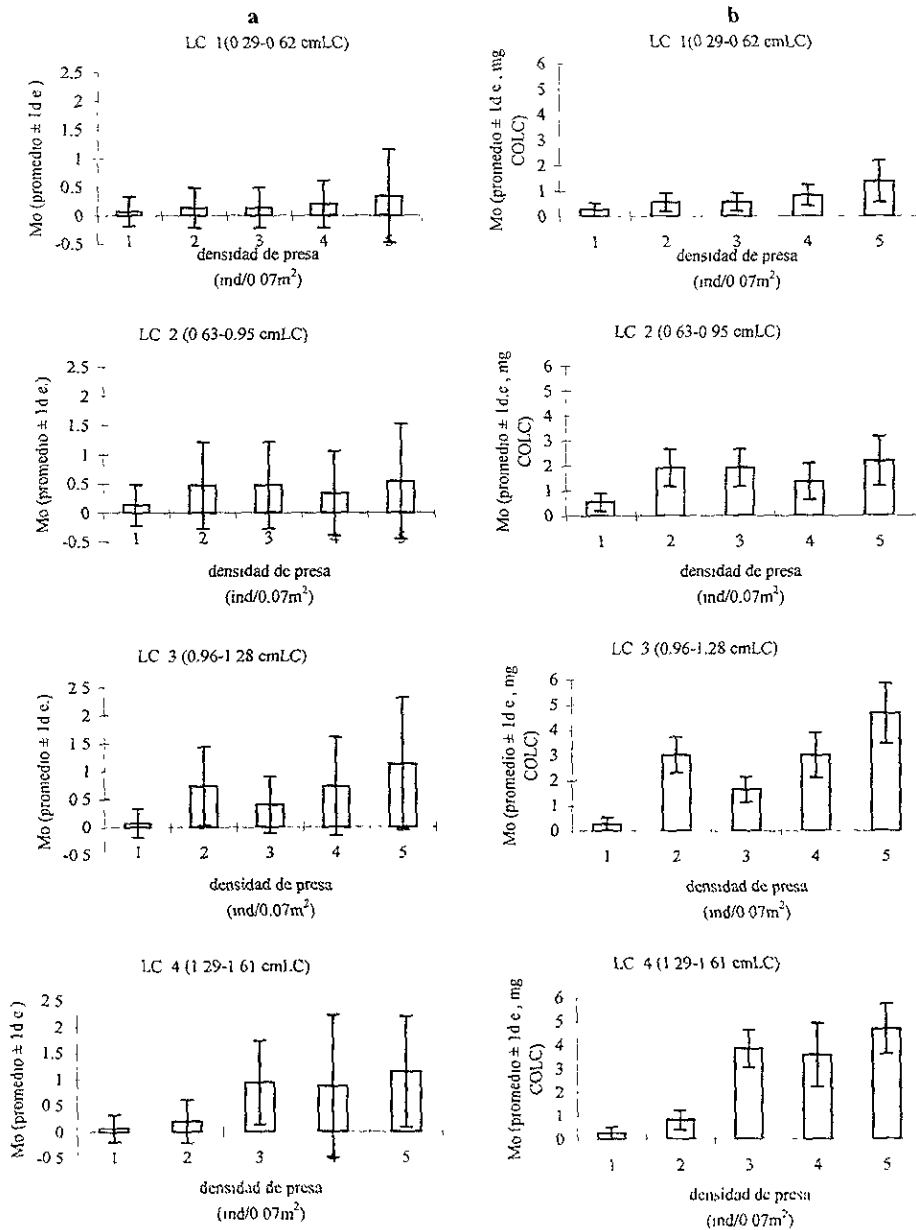
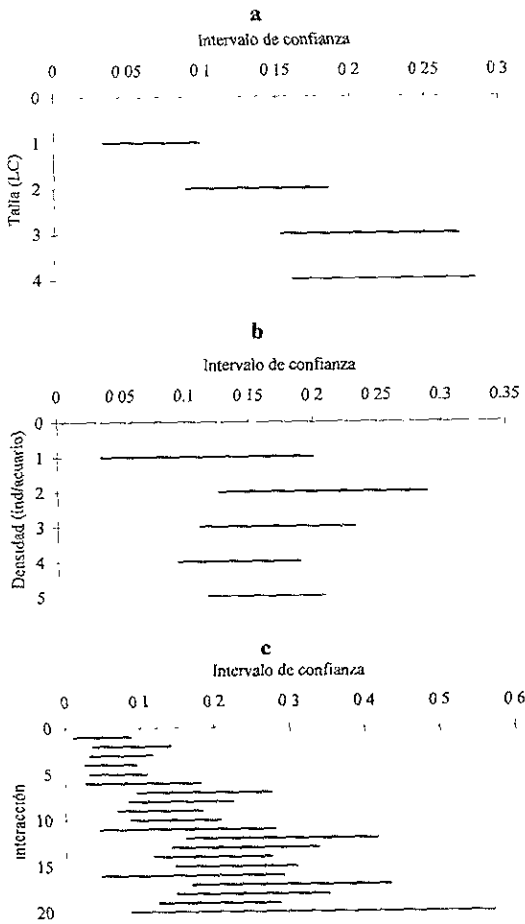
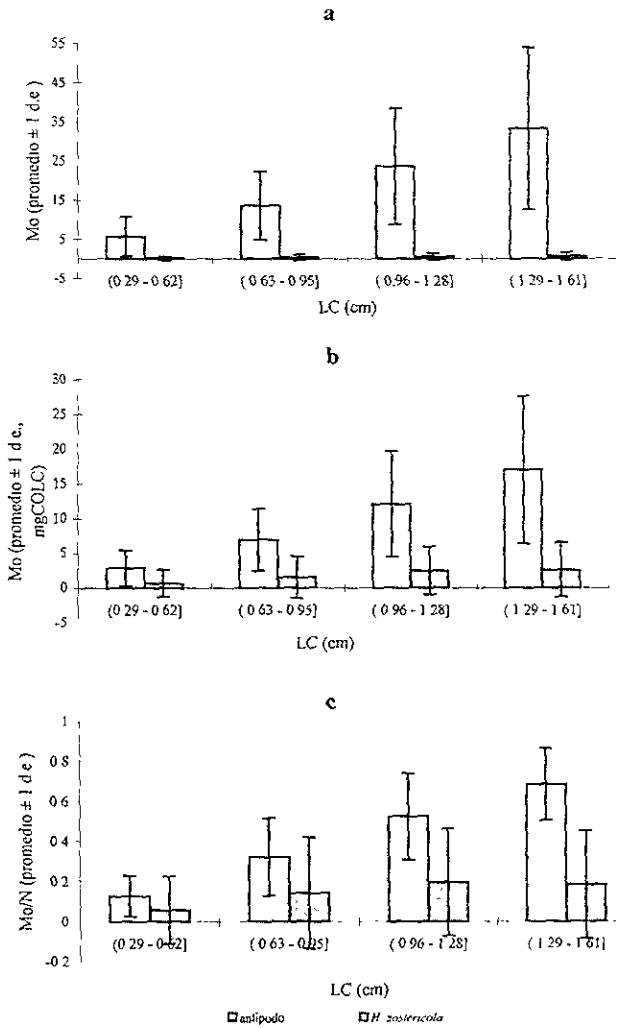


Figura 4 Tasa de consumo (Mo) de *Hippolyte zostericola* a diferentes densidades por cuatro intervalos de talla (LC) de *Farfantepenaeus duorarum*. Promedio ± Id e. de la Mo en función del número de presas consumidas (a) y de su biomasa en mg COLC (b), en experimentos de 3 h.





ra 5. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de *zostericola* ante el efecto de: (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de carideos, (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 3 h.



gura 6. Depredación de anfípodos e *Hippolyte zostericola* por individuos pertenecientes a cuatro intervalos de talla del cefalotórax (LC) de *Farfantepenaeus duorarum* en 3 h. Tasa de consumo (Mo): a) Mo en términos del número de presas consumidas, b) Mo en función de la biomasa y c) Proporción Mo/N, donde N es la densidad inicial de presas. Promedio  $\pm$  1 d e

## Tasa de consumo en 24 h

La tasa de consumo promedio diaria de *F. duorarum* fluctuó entre 32.7 y 80.8 anfipodos, lo cual corresponde a consumos de entre 16.75 y 41.43 mg COLC. La tasa de consumo (Mo) incrementó conforme aumentó la densidad de anfipodos como presa, y en relación directa a la talla del depredador, observándose la misma tendencia en términos de la abundancia y de la biomasa de los anfipodos consumidos (Fig. 7a y b).

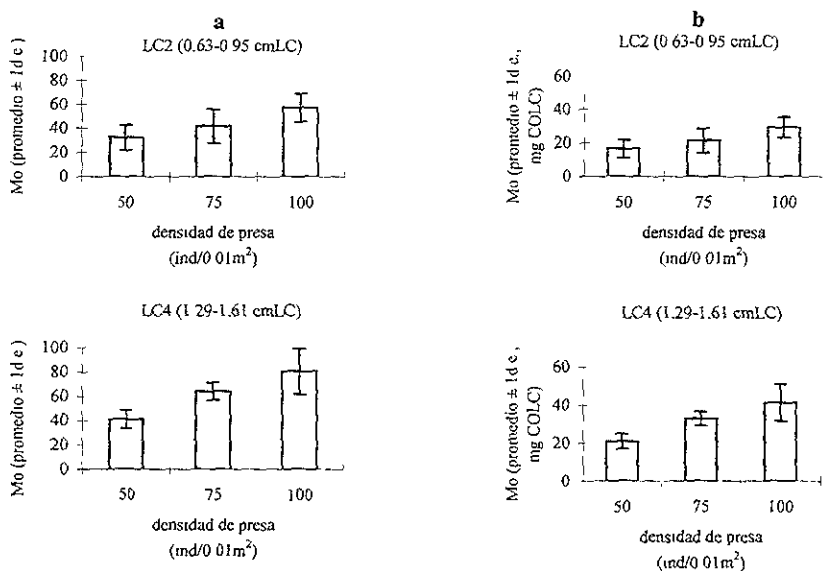


Figura 7. Tasa de consumo (Mo) diaria de anfipodos por *Farfantepenaeus duorarum* del LC2 (0.63-0.95) y LC4 (1.29-1.61) cm de longitud del cefalotórax en diferentes densidades de presa. Promedio ± Id.e de la Mo en función del número de presas consumidas (a) y de su biomasa en mg COLC (b).

La talla del depredador fue el factor que determinó los efectos significativos sobre el consumo de anfipodos en periodos de 24 h (Tabla 3). La tasa de mortalidad de anfipodos por depredación en 24 h aumentó significativamente en función de las dos tallas del depredador ( $p < 0.0005$ ), observándose una relación directa con respecto al incremento en la talla del depredador (Fig. 8a). A pesar de que la densidad de las presas no mostró efectos significativos ( $p > 0.25$ ) sobre los consumos en 24 h por el camarón rosado (Fig. 8b), la significancia estadística de la interacción de ambos factores fue a causa del efecto de la talla del depredador sobre los consumos de esta presa (Fig. 8c).

La tasa de consumo de anfipodos por *F. duorarum* varió en los dos periodos experimentales, siendo 1.34 y 2.47 veces mayor el consumo en 24 h para los intervalos de talla LC2 y LC4 del camarón, que en los consumos en 3 h respectivamente. La tasa de consumo incrementó positivamente en relación a la talla del camarón y en función de la densidad de las presas (Figura 9).

Tabla 3. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*, para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con interacciones, en experimentos de 24 h

Fuente de variación	devianza	g l.	devianza media	F	p
Talla	135.82	1	135.82	40.279	p<0.0005
Densidad	2.77	2	1.38	0.411	p>0.25
Talla.Densidad	144.62	2	72.31	21.457	p<0.0005
Devianza residual	283.24	84	3.37		
Devianza total	427.86	88			

El análisis estadístico del diseño con los tres factores detectó efectos significativos de la talla del depredador, del tiempo experimental y de la interacción de los factores (Tabla 4). En forma similar a los análisis previos, el efecto dentro del factor talla del depredador mantuvo una relación positiva (Fig. 10a). El análisis de devianza no detectó efectos estadísticamente significativos de la densidad de presa empleada, lo cual se evidencia en sus intervalos de confianza (Fig. 10b).

No obstante, la diferencia en los consumos en las diferentes densidades de los anfipodos entre la densidad de 50 ind y de 100 ind es evidente, lo cual podría detectarse a un nivel de confianza mayor. La diferencia entre los consumos en los dos periodos experimentales es evidente dentro del factor tiempo (Fig. 10c), mientras que nuevamente la distribución de los intervalos de confianza para la interacción de los factores (Fig. 10d) muestra el efecto de los tres factores individuales.

Tabla 4. Análisis de devianza de la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*, para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla), la densidad de las presas (Densidad) y tiempos experimentales de 3 y 24 h (Tiempo) como variables del diseño factorial con interacciones

Fuente de variación	devianza	g l.	devianza media	F	P
Talla	569.8	1	569.8	136.52	p<0.0005
Densidad	12.7	2	6.3	1.52	0.25>p>0.10
Tiempo	474.3	1	474.3	113.64	p<0.0005
Talla.Densidad.Tiempo	1056.7	4	264.2	63.29	p<0.0005
Devianza residual	730.4	175	4.2		
Devianza total	1787.1	179			

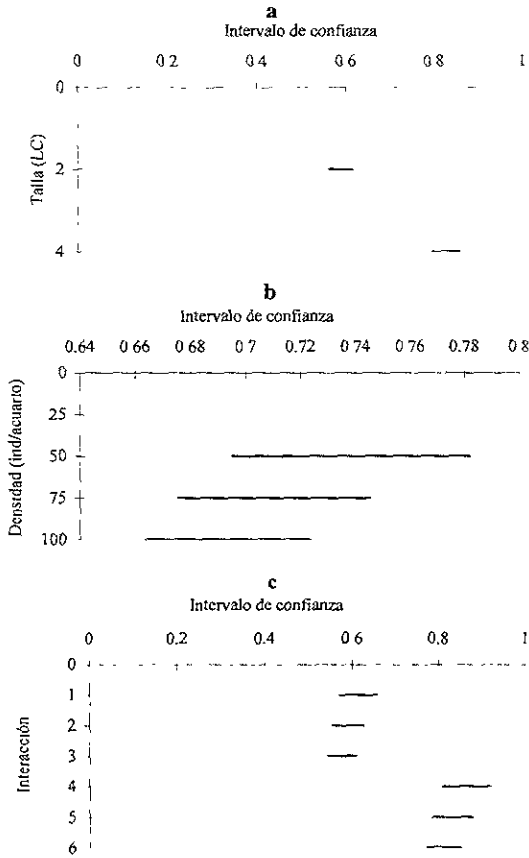


Figura 8. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de anfipodos ante el efecto de: (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de anfipodos epibentónicos, y (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 24 h

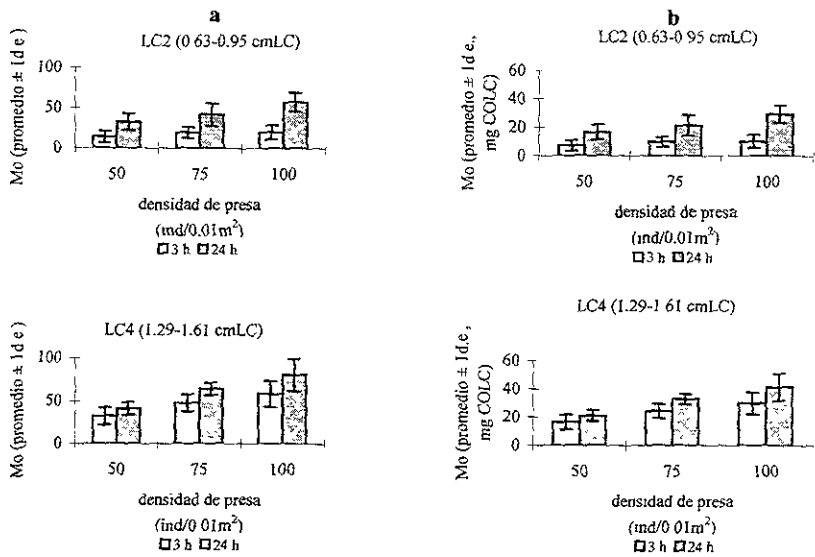


Figura 9. Tasa de consumo (Mo) de anfipodos por *Farfantepenaeus duorarum* en periodos experimentales de 3 y 24 h. Mo para individuos del LC2 (0.63 a 0.95 cm) y del LC4 (0.96 a 1.28 cm) en términos de: (a) el número de presas consumidas y (b) la biomasa (mg COLC).

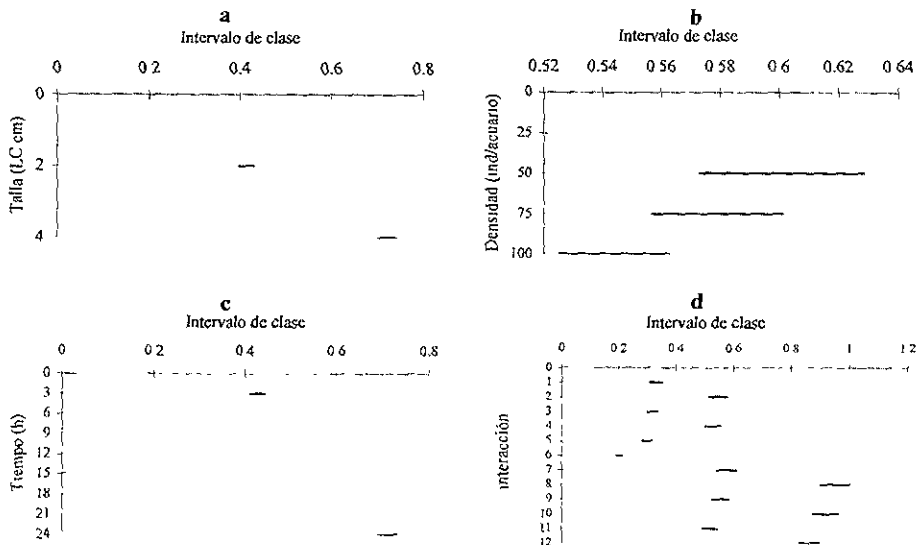


Figura 10. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de anfipodos ante el efecto de: (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de anfipodos epibentónicos, (c) el periodo experimental (3 y 24 h), y (d) la interacción de los factores.

La tasa de consumo diaria de *H. zostericola* varió de 0.67 a 3.73 organismos, lo que representa consumos de 0.34 a 1.91 mg COLC. Los consumos en las diferentes densidades de presa y para las dos tallas del depredador mostraron altas variaciones (Fig. 11). La tasa de consumo del carideo mostró, estadísticamente, que la talla del camarón rosado es el factor que determina los efectos significativos sobre los consumos de esta presa (Tabla 5). La alta variabilidad en los consumos a diferente densidad de presa no permitió detectar ningún efecto significativo debido a este factor, no obstante que la interacción de ambos factores fue significativa debido al fuerte efecto de la talla del camarón, lo cual se ve reflejado claramente en los intervalos de confianza del 95% (Fig. 12).

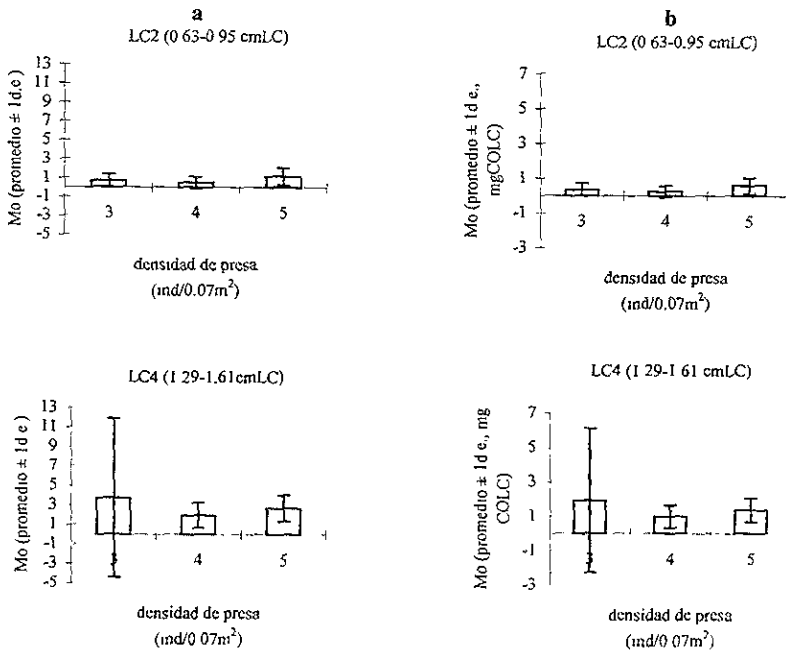


Figura 11. Tasa de consumo ( $M_o$ ) diaria de *Hippolyte zostericola* por juveniles de *Farfantepenaeus duorarum* del LC2 (0.63-0.95 cm) y del LC4 (1.29-1.61 cm) en diferentes densidades de presa. Promedio  $\pm$  1 d.e. de la  $M_o$  en función de: (a) el número de presas consumidas y (b) su biomasa en mg COLC.

Tabla 5. Análisis de devianza de la tasa de consumo del carideo por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla) y la densidad de las presas (Densidad) como variables del diseño factorial con interacciones, para periodos experimentales de 24 h.

Fuente de variación	devianza	g l	devianza media	F	p
Talla	30.03	1	30.03	31.29	p<0.0005
Densidad	1.82	2	0.91	0.95	p>0.25
Talla Densidad	33.17	2	16.59	17.26	p<0.0005
Devianza residual	80.69	84	0.96		
Devianza total	113.86	89			

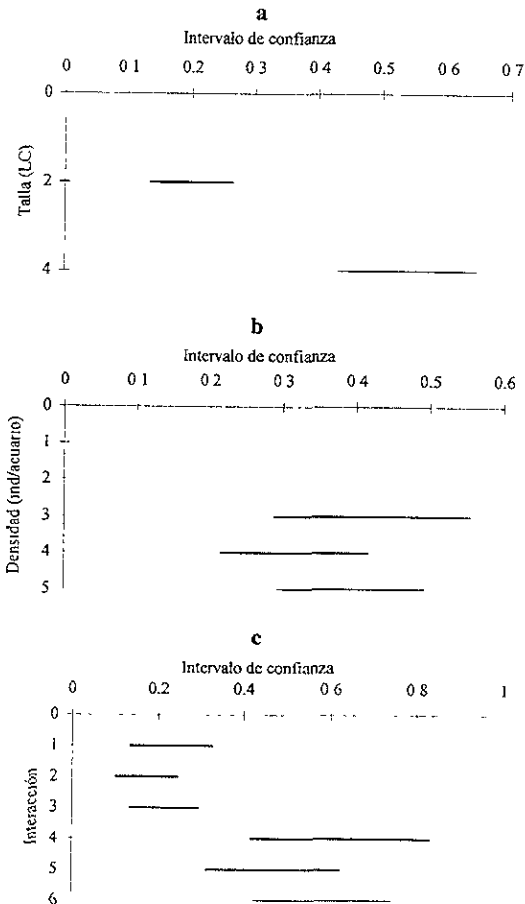


Figura 12 Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de *H. zostericola* ante el efecto de, (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de carideos, y (c) la interacción de ambos factores en un periodo experimental de 24 h



Las tasas de consumo del carideo por *F. duorarum* se incrementaron entre 1.4 y 4 veces en 24 h en términos de la abundancia y de la biomasa de presas consumidas en los dos intervalos de talla del camarón (Figs 13a y b)

El análisis estadístico mostró efectos significativos de la talla del depredador, del tiempo de exposición de la presa al depredador, y de la interacción entre los tres factores (Tabla 6). Nuevamente, la falta de significancia estadística en la Mo observada a diferente densidad de presa (Fig. 14) fue evidenciada en la distribución de los intervalos de confianza, en comparación con los resultados de los factores talla, tiempo y la interacción de los factores (Fig. 14).

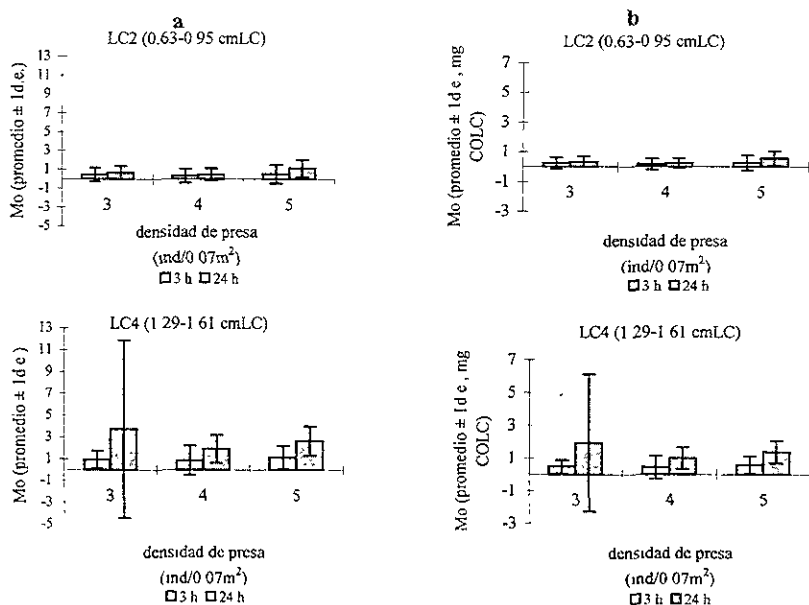


Figura 13. Tasa de consumo (Mo) de *Hippolyte zostericola* por *Farfantepenaeus duorarum* en periodos experimentales de 3 y 24 h. Mo para individuos del LC2 (0.63-0.95 cm) y del LC4 (0.96-1.28 cm) en términos de: (a) el número de presas consumidas y (b) la biomasa (mg COLC).

Tabla 6. Análisis de devianza de la tasa de consumo de *H. zostericola* por el camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*, para un modelo log lineal generalizado Poisson con la talla del depredador (Talla), la densidad de las presas (Densidad) y los tiempos experimentales de 3 y 24 h (Tiempo) como variables del diseño factorial con interacciones

Fuente de variación	devianza	g	l	devianza media	F	p
Talla	38.75	1		38.75	34.253	p<0.0005
Densidad	3.29	2		1.64	1.454	0.25>p>0.10
Tiempo	22.33	1		22.33	19.738	p<0.0005
Talla Densidad Tiempo	64.36	4		16.09	14.223	p<0.0005
Devianza residual	198.58	175		1.13		
Devianza total	262.94	179				

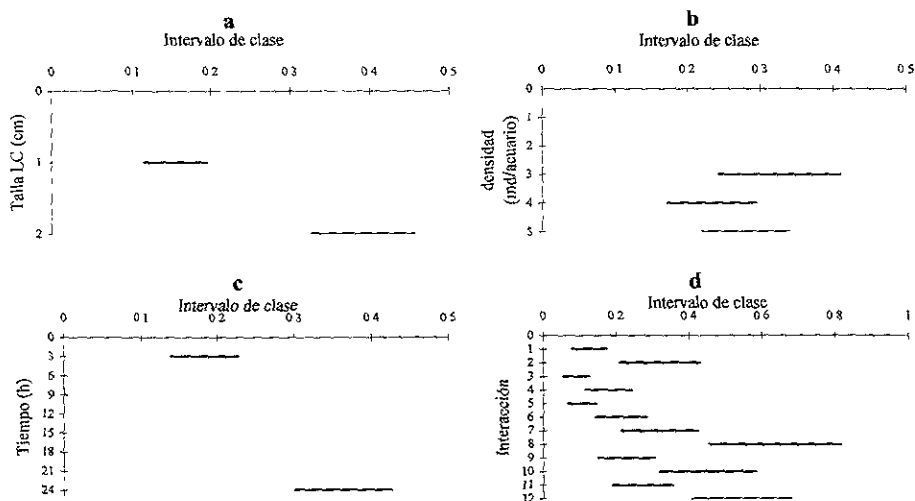


Figura 14. Intervalos de confianza del 95% para el análisis de devianza del modelo Poisson de la tasa de consumo de *H. zostericola* ante el efecto de: (a) la talla del depredador *Farfantepenaeus duorarum*, (b) la densidad de carideos (c) el período experimental (3 y 24 h), y (d) la interacción de los factores.

## Depredación selectiva

La tasa de consumo ( $M_0$ ) de ambos tipos de presa varió en los cinco experimentos (Fig. 15). En el experimento I se observó que el consumo promedio de *H. zostericola* fue de 1.47 individuos, mientras que en el experimento V el consumo promedio de anfipodos fue de 47.73 individuos. Estos consumos mostraron que los anfipodos son más consumidos como presas en comparación con el carideo. La tendencia anterior se mantuvo al evaluar la depredación selectiva, ya que en los experimentos que incluyeron ambos tipos de presa, se observó un mayor consumo en el número de anfipodos que de carideos.

Las comparaciones estadísticas mostraron que entre los experimentos I y V existió una diferencia significativamente de los consumos, siendo mayor el consumo para los anfipodos que tienen menor talla ( $t = -17.79$ ,  $p < 0.001$ ) en comparación a los consumos de carideos que tienen mayor talla. Para el caso de los experimentos II, III y IV en los que se incluyó simultáneamente a ambos tipos de presa, se observaron consumos significativamente mayores de anfipodos que de *H. zostericola* (Tabla 7)

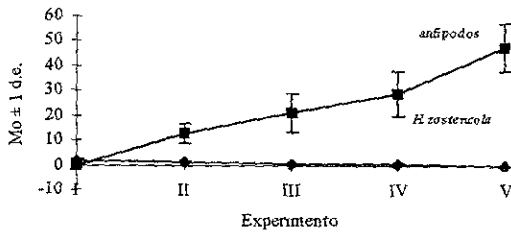


Figura 15. Tasa de consumo ( $M_o$ ) de *H. zostericola* y anfipodos ante la depredación selectiva de *Farfantepenaeus duorarum* en experimentos con diferente proporción de los dos tipos de presa.

7. Tasa de mortalidad ( $M_o$ ) promedio  $\pm$  I.d.e. de anfipodos epibentónicos (A) e *Hippolyte zostericola* (Hz) ante a depredación selectiva del camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum*. (Prueba de t para muestras pareadas para los experimentos que incluyeron los dos tipos de presa con talla contrastante [ $t_{0,05(2),14} = 2.145$ ]).

Experimento	Tratamiento	H. zostericola	Anfipodos	t	p
		$M_o$	$M_o$		
I	4 Hz : 0 A	1.47 $\pm$ 1.06	-	-	-
II	3 Hz : 19 A	0.73 $\pm$ 0.96	12.73 $\pm$ 3.88	3.013	0.01 > p > 0.005
III	2 Hz : 37 A	0.20 $\pm$ 0.41	21.07 $\pm$ 7.90	2.663	0.02 > p > 0.01
IV	1 Hz : 56 A	0.20 $\pm$ 0.42	28.93 $\pm$ 9.34	3.009	0.01 > p > 0.005
V	0 Hz : 75 A	-	47.73 $\pm$ 9.92	-	-

El análisis de la depredación selectiva en base a los valores obtenidos con los índices de selectividad mostró que existe preferencia por la presa de menor talla, es decir que los anfipodos son consumidos selectivamente en comparación con los carideos. Dicho resultado fue corroborado con la tasa de forrajeo, índice de electividad de Ivlev, índice de Jacobs, índice de Murdoch e índice Alpha de Manly, en los cuales se observó siempre una depredación positiva sobre los anfipodos y una negativa para el carideo (Tabla 8).

Tabla 8. Índices de depredación selectiva de anfipodos (A) e *Hippolyte zostericola* (Hz) por *Farfantepenaeus duorarum*.

Valor del índice de selectividad indicando entre paréntesis si la depredación fue preferencial (+) o de evasión (-).

Experimento	Tratamiento	Tasa de forrajeo		I. electividad Ivlev		Índice de Jacobs		Índice de Murdoch		Alpha de Manly	
		FR <sub>Hz</sub>	FR <sub>A</sub>	E <sub>Hz</sub>	E <sub>A</sub>	D <sub>Hz</sub>	D <sub>A</sub>	C <sub>Hz</sub>	C <sub>A</sub>	$\alpha_{Hz}$	$\alpha_A$
II	3 Hz : 19 A	0.40 (-)	1.10 (+)	-0.43 (-)	0.05 (+)	-0.47 (-)	0.47 (+)	0.36 (-)	1.10 (+)	0.27 (-)	0.73 (+)
III	2 Hz : 37 A	0.18 (-)	1.04 (+)	-0.69 (-)	0.02 (+)	-0.70 (-)	0.70 (+)	0.18 (-)	1.04 (+)	0.15 (-)	0.85 (+)
IV	1 Hz : 56 A	0.39 (-)	1.01 (+)	-0.44 (-)	0.01 (+)	-0.44 (-)	0.44 (+)	0.39 (-)	1.01 (+)	0.27 (-)	0.72 (+)

## DISCUSIÓN

### Punto de saciación

La presión por depredación de *Farfantepenaeus duorarum* sobre anfípodos y el carideo *H. zostericola* fue muy variable. En el caso de los anfípodos la tasa de depredación fue alta, alcanzando consumos de hasta el 69%. Nelson (1979a) registró que este decápodo es capaz de reducir hasta en un 90% la abundancia de la macrofauna asociada a vegetación acuática sumergida, incluyendo a los anfípodos como un artículo alimenticio importante. Así mismo, en un estudio previo Corona (1998) observó que este camarón consume el 42% del total de anfípodos disponibles como alimento a distintas densidades de estos últimos como presa, por lo que se asumió que *F. duorarum* es capaz de regular al gremio de los anfípodos. No fue sino hasta el presente estudio cuando los datos obtenidos permitieron detectar el punto de saciación para este sistema depredador-presa. La densidad de saciación para el camarón se encuentra a densidades próximas a los 9627 ind/m<sup>2</sup>, que se encuentra entre las densidades naturales más altas que se han registrado para estos peracaridos (Nelson, 1979b; Corona, 1998).

La existencia de la relación entre el punto de saciación y la talla del camarón ya se había puesto de manifiesto en los estudios de Leber (1985) y Minello y Zimmerman (1991), quienes detectaron una relación positiva entre el incremento en la talla de los camarones y el consumo a distintas densidades de un tipo de presa. No obstante, para el sistema camarón rosado-anfípodos, la evaluación del punto de saciación no se había determinado (Corona, 1998) dada la persistencia en la tendencia positiva de los incrementos en los consumos del camarón ante creciente la disponibilidad de anfípodos. En este estudio se hace evidente que la saciación para las tallas más grandes de la fase estuarina del camarón se encuentra a densidades menores de los 9627 ind/m<sup>2</sup>, mientras que para las postlarvas más chicas la saciación es cercana a los 1000 ind/m<sup>2</sup>; por lo que se evidencia que las postlarvas y juveniles del camarón son capaces de incluir este tipo de presa como alimento durante el periodo de refugio y alimentación dentro de los sistemas estuarinos.

Los consumos del carideo *Hippolyte zostericola* fueron más bajos en comparación con los registrados para los anfípodos, observándose consumos máximos del 37% de los carideos disponibles. Las tasas de consumo (Mo) registradas mostraron altas variaciones tanto en relación a la disponibilidad del carideo como presa, como en cada intervalo de talla del depredador. La alta variabilidad en los consumos de este carideo no permitieron detectar alguna tendencia de consumo que sugiriera algún patrón asociable a una respuesta funcional (Oaten y Murdoch, 1977; Abrams, 1982; Sandberg, 1997; Taylor, 1984), y por lo tanto tampoco la detección de un posible punto de saciación en la ingestión de esta presa (Evans, 1976; Taylor, 1984; Buckel y Stoner, 2000).

Los bajos consumos del carideo fueron inesperados, dado que se trataba de la presa de mayor talla, y como es ampliamente reconocido es este tipo de presa cuyo consumo daría mayor beneficio al depredador (Hughes, 1980; Taghon, 1982; Krebs y Davies, 1997). Sin embargo, en otras situaciones se ha observado este resultado, como en el estudio de Confer *et al.* (1990) quienes observaron un mayor consumo de *Daphnia* de menor talla que del alimento más grande, y argumentaron que esto pudo deberse a diferencias en la calidad nutricional del zooplancton, además de estar incluidos aspectos de la eficiencia de

crecimiento y velocidad de digestión. Butler y Burns (1991) observaron, que los consumos de un ácaro zooplanctívoro fueron muy variables, predominando la selección de presas de menor talla, lo que sugirieron debió ser causa de varios factores tanto de la presa como del depredador. En el caso de organismos bentónicos, Lin (1991) concluyó que el consumo de moluscos por el cangrejo azul no mostró preferencia por ninguna de las tallas de presa. En el caso de peces, Scharf y Schlioh (2000) observaron que para *Sciaenops ocellatus*, el tamaño mínimo de presa no cambió substancialmente ante incrementos en la talla de este depredador, lo que les sugirió que presas con talla chica son un componente importante a lo largo del ciclo de vida del pez. En el caso de *F. duorarum*, la ingestión del carideo en términos de carbono se encuentra a varios ordenes de magnitud por debajo de los consumos de carbono obtenidos con los anfipodos, que es la presa de menor talla. No obstante, el carideo también fue ocasionalmente incluido como alimento durante toda la fase estuarina de *Farfantepenaeus duorarum*, inclusive por individuos de la clase de talla más pequeña, lo que permitió corroborar las observaciones en acuarios de mantenimiento con respecto a que el camarón es capaz de manipular presas de talla igual y mayor a la suya.

La sobreposición en la inclusión de ambas presas a lo largo de la fase estuarina del camarón mostró la misma tendencia a incrementar la cantidad de alimento ingerido en función de incrementos en la talla del depredador. Sin embargo, tanto numéricamente como en términos de biomasa, los consumos de anfipodos fueron mayores. A pesar de que los anfipodos fueron el tipo de alimento con menor talla, los valores de consumos en ningún momento permitieron evidenciar una posible permutación hacia el carideo *H. zostericola*, que tiene una talla y contenido de carbono mayor, como se ha sugerido para otros depredadores (Himmelmand y Carefoot, 1975; Ehlinger, 1989; Eggleston *et al.*, 1998; Buckel y Stoner, 2000). Lo anteriormente expuesto indica resultados sobresalientes, ya que en términos generales, en la teoría de la depredación es ampliamente aceptable el hecho de que un depredador tenderá a incluir como alimento a aquellas presas que le provean mayores rendimientos (Inoue y Matsura, 1983; Leimar *et al.*, 1986; Buschmann, 1990; Duffy y Hay, 1991; Kampfer y Ott, 1995; Boyer, 1997), y considerando tipos de alimento con diferentes tallas, generalmente se acepta que los depredadores obtendrán un mayor beneficio de presas mayores (Stein, 1977; Gerking y Plantz, 1980; Li *et al.*, 1985; Magnhagen, 1985; Abrams, 1990; Eggleston *et al.*, 1998; John, 1999; Sims, 1999). Esto permite sugerir que los altos consumos de peracaridos obedezcan a su mayor valor alimenticio, como lo sugirió Caine (1989, 1991) al observar que el pez *Cymatogaster agregata* se alimenta principalmente de caprelidos durante su época reproductiva. No obstante, es también sabido que las tasas de consumo de los depredadores son afectadas por otros factores además de la talla, siendo el tiempo en que la presa está disponible uno de los factores mas relevantes dado que el depredador puede verse sujeto a niveles de subalimentación en función de la dificultad que le impongan las características morfológicas y conductuales de cada tipo de presa (Cooper y Goldman, 1980; Blois y Cloarec, 1983; Anholt, 1986; Smith y Jennings, 2000).

#### Tasa de consumo en 24 h

La tasa de depredación de ambas presas fue afectada por el tiempo de exposición ante el depredador. En el caso de los anfipodos, la tasa de depredación se incrementó en promedio 1.9 veces en un periodo de 24 h Este resultado permite pensar que los puntos de

saciación obtenidos en el periodo experimental de 3 h pueden ser sobrepasados al ser evaluados en un periodo mayor, como el de 24 de éste estudio. El consumo máximo de anfipodos/día alcanzó los 99 individuos para el intervalo de talla mas grande de camarón, lo cual fue de únicamente 11 individuos mas que el máximo consumo de individuos observado en 3 h. Si bien aún no es sabido si el camarón rosado presenta un patrón alimenticio constante o pausado en un periodo diario, los resultados experimentales de este estudio si permiten ver que las tasas de consumo son variables para cada estadio ontogenético de un organismo, inclusive para el mismo tipo de presa, ya que para la talla menor (LC2) los consumos se incrementaron en promedio 2.47 veces en un periodo de 24 h, mientras que para la talla mayor (LC4) los incrementos promedio fueron de 1.34 veces mayores en comparación con los consumos registrados en 3 h, lo cual puede ser indicativo de requerimientos alimenticios mayores para estadios con tasas de crecimiento mas altas.

La tasa de depredación de *H. zostericola* también aumentó en el periodo de 24 h, aunque en este caso el mayor incremento en el consumo se observó en la talla mayor (LC4) del camarón siendo en promedio 2.86 veces mayor, mientras que en la talla menor (LC2) el incremento en el consumo fue únicamente de 1.66 veces mayor, lo cual no es sorprendente dado que si bien las observaciones en laboratorio permiten asumir que el camarón es capaz de ingerir presas de tallas mayores a la propia, la captura de presas con tallas mayores a las suyas debe de imponer un mayor costo por manipulación y, por ende, es de esperar que sean los individuos de mayor talla los que sean capaces de manipular en forma mas eficiente a presas cada vez mayores. A pesar de ser mayores los consumos de *H. zostericola* en periodos de 24 h, las mediciones tampoco permitieron asumir que individuos de intervalo de talla mayor presentaran un punto de saciación ante el consumo de este tipo de presa, ya que los consumos, al menos en términos de carbono, continuaron siendo bajos con respecto a la ingestión de carbono obtenida de anfipodos. Los consumos bajos tampoco permiten sugerir que en un periodo de 24 h el camarón rosado incluya una mayor cantidad de carideos, lo cual pudiese implicar una permutación hacia presas de mayor talla.

Nuevamente, las diferencias en cuanto a los incrementos en el consumo de una u otra presa en los dos intervalos de talla del depredador pueden ser una indicación de la variación ontogénica en la presión que ejercen sobre diferentes poblaciones de presas a lo largo del desarrollo del depredador. La variación en los consumos es una indicación de que el potencial regulador de este depredador sobre sus poblaciones de presa es mayor en periodos de 24 h, lo cual debe de mantenerse en mente en tanto continúe abierta la pregunta en relación si el efecto del camarón rosado es debido a un patrón alimenticio continuo o intermitente, ya que en el caso de *F. duorarum* no se han registrado sus patrones alimenticios como en el caso de *Litopenaeus setiferus* (McTigue y Feller, 1989). El conocimiento actual en relación a los patrones de actividad diaria del camarón rosado hace pensar que este depredador ingiere su alimento en el periodo de penumbra en el que se presenta su pico de máxima actividad (Mier y Reyes *et al.*, 1996).

En general los consumos observados en 24 h fueron el doble en el caso de los anfipodos, en comparación con el número de éstos consumido por la talla media del camarón, mientras que el aumento en el consumo de este mismo tipo de presa por camarones de mayor talla fue menor, lo cual puede sugerir su saciación y bien puede asociarse a la capacidad de digestión y/o de manipulación a lo largo del desarrollo ontogénico del camarón (Stein, 1977; Hill y Knight, 1981; Yen, 1983; Eggleston *et al.*,

1998; John, 1999; Wilson, 2000). Lo anteriormente expuesto deja abierta la hipótesis de que camarones de menor talla presentan una mayor eficiencia de digestión para presas de menor talla, mientras que a tallas mayores *F. duorarum* incrementa la asimilación de presas mayores como *H. zostericola*. Por otro lado los camarones de mayor talla consumieron el número máximo de presa observado, lo que pudo ser a causa de un "aprendizaje de imagen de búsqueda" para los anfípodos (Hughes, 1980; De'ath y Moran, 1998) a lo largo de su ciclo de vida y una mayor eficiencia y rapidez de manipulación.

Si bien la talla del alimento y el tiempo que lo tiene disponible un depredador se encuentran entre los factores más importantes que se evalúan al indagar sobre las respuestas alimenticias de los depredadores, existen varios factores más que han sido reconocidos como capaces de afectar las respuestas de los depredadores ante un tipo particular de presa. Entre éstos se encuentran el valor nutricional de cada tipo de presa, su distribución espacial, la estructura del hábitat, el desarrollo ontogénico del depredador, sus estrategias de ataque y el comportamiento de ambas poblaciones (Iwasa *et al.*, 1981; Price y Hylleberg, 1982; Main, 1985; Stoner y Zimmerman, 1988; McTigue y Zimmerman, 1991; Olmi y Lipcius, 1991; Kenyon *et al.*, 1995). De entre estos, la identidad misma de la presa es un factor importante que puede determinar la dieta de un depredador. En el caso de depredadores especialistas, es el alimento específico para el cual dicho depredador se ha especializado, el que desencadenará una reacción dado un encuentro. No obstante, para el caso de los depredadores oportunistas con una dieta muy amplia, como es el caso del camarón rosado, no se torna tan sencillo el explicar qué factores inherentes a la presa y/o al depredador son los que permiten, en un momento dado, que este depredador reaccione ante uno u otro tipo de presa (Hughes, 1980). De hecho, diferencias en el valor como alimento de cada tipo de presa deben imponer diferencias en las preferencias de los depredadores para incluir o no a algún tipo de alimento.

### Depredación selectiva

Dado que los argumentos anteriormente expuestos indican que el depredador tiene la capacidad de consumir ambos tipos de presa, incluso desde sus tallas más pequeñas, y que ningún subgrupo de talla de la fase estuarina de *F. duorarum* mostró una tendencia hacia la permutación por la presa de mayor talla, quedaba la posibilidad de explorar si la intensidad depredativa del camarón sobre un tipo de presa cambia ante la presencia del otro tipo de presa, evidenciando si su cualidad oportunista puede ser detectada mediante su selectividad a una de las presas. Sin embargo, los resultados de selectividad indicaron que el camarón *F. duorarum* consume preferencialmente a los anfípodos, mientras que los bajos consumos del caridee indicaron que este depredador evita incluir en su dieta a este organismo. Esta preferencia por los anfípodos fue puesta de manifiesto con los cinco índices de selectividad empleados. Sarma y Nandini (1998) mencionan que son los índices de selectividad más comúnmente empleados y por ello se evaluaron en este estudio, sin embargo existen otros índices con los que se puede evaluar este aspecto de la interacción depredador-presa (Lechowicz, 1982; Messina, 1982; Stoner, 1982; Blois y Cloarec, 1983; McClintock y Lawrence, 1985; Confer y Moore, 1987; Delbree y Williams, 1988; Butler y Burns, 1991; Defosse y Hawkins, 1997; Derrick y Kennedy, 1997; De'ath y Moran, 1998; Genkay-Kato y Yamamura, 1999)

Los resultados anteriores evidencian en forma clara que toda la fase esturarina de *F. duorarum* presenta un patrón de alimentación selectivo hacia la presa con menor talla de entre las dos poblaciones de invertebrados dominantes en vegetación acuática sumergida. Sin embargo, al buscar medir la alimentación selectiva de este invertebrado se pretendía además dar sustento a uno de los supuestos más ampliamente aceptados en relación a lo que eligen los organismos como alimento, ya que entre los factores más comúnmente referidos como responsables de la selectividad de un tipo particular de presa se encuentra la talla (Schmitt y Holbrook, 1984; Scot y Murdoch, 1993; Waltz, 1995; Stambhuis *et al.*, 1998, Cross y Stiven, 1999; John, 1999; Ray-Culp *et al.*, 1999; Scharf y Schliocht, 2000), lo cual se contradice con los resultados encontrados, sin detectar una indicación de permutación hacia la presa de mayor talla, como se ha observado para otros sistemas depredador-presa (Murdoch, 1969; Grossman, 1980).

De acuerdo con los modelos de forrajeo óptimo (Hughes, 1980; Iwasa *et al.*, 1981; Magnhagen y Wiederholm, 1982; Boyer, 1997; Genkai-Kato y Yamamura, 1999), los animales se comportan de tal forma que puedan ganar los máximos beneficios con costos mínimos. Este supuesto ha permitido plantear hipótesis sobre lo que debiera ser la dieta de los depredadores, los parches de forrajeo y la permutación entre tipos de alimento dependiendo de factores que gobiernen tanto la dieta como el hábitat. En este sentido, es ampliamente aceptado el concepto de la ingestión de presas de mayor talla y disponibilidad a fin de obtener una ganancia energética optimizada (Mittlebach, 1981; Blois y Cloarec, 1983; Fairweather y Underwood, 1983; McClintock y Lawrence, 1985; Anholt, 1986; Guidi, 1986; Walton *et al.*, 1992; John, 1999). Si bien este tipo de hipótesis ha sido sustentado para organismos planctónicos y nectónicos, el panorama para organismos bentónicos asociados a vegetación acuática sumergida aun no ha sido ampliamente explorado, y los resultados obtenidos en esta fase del estudio muestran que a pesar de que el carideo es una presa que representaría una optimización en la dieta en términos de biomasa de carbono adquirido, el patrón alimenticio del camarón mostró una mayor presión depredativa sobre los anfípodos.

A pesar de que la población del carideo es la segunda con mayor dominancia en la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986b; Barba, 1995), su baja inclusión como alimento pudiese estar ligada a alguno de los factores que se han señalado como causales de la no interacción entre un depredador y algún tipo de presa (Greenwood, 1986; Leimar *et al.*, 1986; Genkai-Kato y Yamamura, 1999). De acuerdo con los modelos de talla aparente, un depredador selecciona a la presa de mayor talla (Gardner, 1981; Li *et al.*, 1985). No obstante, en este estudio el camarón consumió más individuos de la presa menor, manteniéndose la evasión de *H. zostericola* como alimento, a pesar de que el camarón morfológicamente es capaz de manipularlo e ingerirlo. La mayor tasa de consumo de anfípodos puede ser debida a una mayor eficiencia de manipulación de presas con talla menor, lo que pudiese estar excluyendo al carideo de la dieta, o bien, que el camarón por ser un depredador oportunista (Leber, 1985) lo incluya ocasionalmente dependiendo de la posibilidad del encuentro (Fairweather, 1985).

Los bajos consumos del carideo también pueden ser consecuencia de un encuentro aleatorio entre el depredador y esta presa, ya que debido a la naturaleza oportunista del camarón es factible que su inclusión no necesariamente implique aspectos de optimización del forrajeo, como sugirió Anholt (1986) al concluir que la selectividad de la presa no obedece a teorías de forrajeo óptimo o a un forrajeo tipo frecuencia-dependiente, sino a



diferencias de vulnerabilidad y disponibilidad de los tipos de presa. El tipo de comportamiento alimenticio del camarón con respecto al consumo de anfípodos permite pensar que se asemejaría a un maximizador numérico (Griffiths, 1975), quedando por comprobar si esta presa además le permite maximizar la ingestión energética, abriéndose la pregunta de cuál de las dos presas provee mayor provecho (Blois y Cloarec, 1983; Blinn *et al.*, 1990; Moore y Wong, 1995) y si los hábitos alimenticios del depredador pueden ser reflejo de su naturaleza oportunista (Cooper y Goldman, 1980). Si bien este resultado se aleja de los sustentos de las teorías de forrajeo óptimo con respecto a la talla óptima de presa, cabe la posibilidad de que el patrón alimenticio de este depredador reconocido como oportunista sea modificado por otro tipo de características inherentes a los patrones conductuales de las presas dentro del hábitat y que les provean un refugio funcional, y que en base a lo que mencionaron Zupo y Nelson (1999) para el caso del mesoforrajero de mayor talla, pudiese deberse a que el fototropismo negativo sea una respuesta adaptativa para incrementar la evasión de depredadores visuales como puede ser *F. duorarum*.

Otra posibilidad es que los invertebrados depredadores desarrollen o aprendan a identificar presas mediante imágenes de evasión/selección que afectan su patrón de selectividad (Maiorana, 1981; Blois y Cloarec, 1983; Walton *et al.*, 1992), y que les confiere la capacidad de discriminación entre organismos de presa similares en base a pequeñas diferencias de otros tipos de factores como color, contraste, forma (Bogdan y Gilbert, 1982; McBane y Croker, 1983), movilidad (Self y Jumars, 1978; Harvey y Epifanio, 1997), abundancia (Greenwood y Elton, 1970; Anholt, 1986; Delbreck y Williams, 1988), densidad (Wiley, 1981; Magnhagen, 1985; Abrams *et al.*, 1990; Blin *et al.*, 1990; Confer *et al.*, 1990), distribución de la presa, telorecepción, quimiorrecepción, señales olfativas o táctiles (McClintock y Lawrence, 1984, 1985; Fulton y Paerl, 1988), calidad nutricional de la presa, contenido energético, contenido de nitrógeno orgánico, aminoácidos esenciales (Purcell, 1981; Poovachiranon *et al.*, 1986; Sierszen, 1990; Kampfer y Ott, 1995; Waltz, 1995; Harvey y Epifanio, 1997), componentes indigeribles o tóxicos (Glynn, 1980), facilidad de absorción, grado de crípsis, factores bioquímicos (De'ath y Moran, 1998; Ejdung, 1998; Smith y Jennings, 2000), palatabilidad (Blois y Cloarec, 1980), experiencia en dieta previa, visibilidad del depredador, condiciones físicas del ambiente, accesibilidad, vulnerabilidad (Pastorok, 1981; Rahel y Stein, 1988; Hill y Elmgren, 1992) e incluso a una combinación de factores (Manly *et al.*, 1972; Taghon, 1981; Calvert, 1985; James y Findlay, 1989; Abrams *et al.*, 1990; Blinn *et al.*, 1990; Confer *et al.*, 1990; Lin, 1991; Preisser y Deegan, 1993; Drake *et al.*, 1995; Kampfer y Ott, 1995; Anthony, 1997; Barbaresi *et al.*, 1998; Stamhuis *et al.*, 1998; Ray-Culp *et al.*, 1999). Además cabe la posibilidad que para el caso del carideo aspectos asociados a no-palatabilidad de este invertebrado (Main, 1985) sean la causa de su baja inclusión como alimento por el camarón, aun y cuando se haya reconocido que éste es consumido por peces (Zupo y Nelson, 1999; Barba, 2000).

La carencia de datos en relación a la biología general y patrones conductuales de *H. zostericola* solo permite especular sobre las posibles razones de los resultados obtenidos en tanto no se efectúen estudios en donde se contemplen los componentes del comportamiento alimenticio del depredador, y no se asuma que en el periodo experimental las presas fueron buscadas, encontradas, atacadas, capturadas e ingeridas a fin de determinar si la evasión del carideo se da después de ser capturada y asociarlo a una no palatabilidad. Por otra parte, es posible que en forma similar al modelo propuesto para micrófagos por Taghon (1981), la

diferencia en los consumos observados sea debida a la calidad de las presas como alimento, ya que según su modelo existe una tasa de ingestión óptima para una calidad de alimento dada, y que esta tasa de ingestión óptima debe incrementar conforme la calidad del alimento incrementa para que el organismo maximice su tasa neta de ganancia, lo cual podría ser aplicable a organismos polívoros como el camarón rosado.

Otro de los factores asociados a una alimentación preferencial y óptima es la densidad de las presas de cada tipo, ya que en términos generales se acepta que los depredadores forrajeaban más en "parches" en donde existe una disponibilidad que sobrepase el umbral de presas (Huges, 1980), lo cual en estudios experimentales es una preocupación constante de la cual surge la necesidad de evaluar las tasas de alimentación de los depredadores y sus puntos de saciación. Al parecer las densidades de presa empleadas son suficientes para impedir que el depredador quede insatisfecho dado que las curvas de densidad-consumo muestran que, si bien en algunas densidades de anfípodos no se llega a la saciación, las tendencias en los consumos son claras en el sentido de que este depredador muestra una creciente respuesta funcional ante la mayor disponibilidad de los anfípodos, lo cual es evidente en términos del control sugerido por parte del camarón sobre este gremio de invertebrados.

Si bien ni la talla ni la densidad del caridee son factores suficientes para determinar el consumo por el camarón, es posible que la coexistencia de estos organismos en el hábitat de pastos marinos esté asociada a factores energéticos o bioquímicos que reduzcan notablemente su calidad como alimento para el camarón (Glynn, 1980; Walz, 1995) provocando que este depredador lo incluya solo en forma aleatoria como alimento, mientras que la calidad alimenticia de los anfípodos permita ser traducida en un incremento en la tasa de crecimiento (Bologna y Heck, 1999) del camarón. Sin embargo, estas respuestas requerirán de estudios más finos que permitan dilucidar el comportamiento alimenticio de especies de invertebrados oportunistas de sistemas tropicales.

## CONCLUSIONES

1. El camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* es capaz de incluir a los anfipodos y al carideo *Hippolyte zostericola* durante su fase estuarina.
2. El camarón rosado *Farfantepenaeus duorarum* es capaz de reducir hasta en un 69% la abundancia del gremio de los anfipodos epibentónicos, presentando una relación positiva entre su tasa de forrajeo y la densidad de estos peracaridos como presa, así como con la variación en la talla del camarón. El punto de saciación para la fase estuarina del camarón se encuentra por debajo de los 9627 anfipodos/m<sup>2</sup> en periodos experimentales de 3 h.
3. El efecto de la depredación del camarón rosado *F. duorarum* sobre el carideo *Hippolyte zostericola* es muy bajo y variable en relación a la densidad de estos invertebrados, por lo que la baja representatividad del carideo en los consumos no permitió evaluar el punto de saciación con respecto a esta presa.
4. La tasa de consumo de anfipodos y carideos por el camarón rosado incrementa en varios ordenes de magnitud en periodos de 24 h, por lo que no son extrapolables los valores obtenidos en periodos de experimentación cortos (3 h).
5. El patrón alimenticio del camarón rosado *F. duorarum* no mostró una variación en su selección de presas en cuanto a la talla durante su fase estuarina. El camarón rosado consume en forma preferencial a los anfipodos, mientras que evita incluir en su dieta al carideo *H. zostericola*, lo cual sugiere que el camarón rosado selecciona positivamente a presas de menor talla, y que la inclusión de presas de mayor talla como *H. zostericola* debe de ser un evento aleatorio.

## DECIMIENTOS

Al Dr. Luis A. Soto González, responsable del Laboratorio de Ecología del Bentos Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo incondicional que me ha brindado a lo largo de mi estancia en su laboratorio. Finalmente por su apoyo durante la realización y revisión de este trabajo.

Al Dr. Alberto J. Sánchez Martínez por la dirección y revisión del presente trabajo.

A los miembros del jurado: Dr. Alberto J. Sánchez Martínez, Dr. Carlos Rosas Pineda, Dr. Fernando Álvarez Noguera, Dra. Guadalupe de la Lanza Espino, Dr. Luis A. Soto González, Dra. Ma. Luisa Andrea Raz-Guzmán M. y Dra. Nandini Sarma, por sus comentarios y aportaciones durante la revisión de este trabajo.

A la Dra. Andrea Raz-Guzmán por todo tu apoyo y amistad durante estos años, por haberme dado la oportunidad de compartir tu cátedra en la Facultad de Ciencias y tu experiencia en el campo. Por tu verdadero esfuerzo en la revisión de éste trabajo, así como por creer en mí. Mil gracias Andy.

A los responsables de la estación "El Carmen" del ICMYL-UNAM por las facilidades brindadas durante la realización de este trabajo. A Andres Reda por el apoyo durante los muestreos en Laguna de Términos.

A mis colegas y amigas de la Facultad de Ciencias: Yazmín Ramírez Avila, Dulce María Figueroa Castro, Ma. Del Carmen Flores Carmona, Claudia Quiroz Rosas.

A todas las personas que he conocido y que me han brindado su amistad sincera.

## BIBLIOGRAFIA

- Abrams, P.A., 1982. Functional responses of optimal foragers. *Am. Nat.* 120(3): 382-390.
- Abrams, P.A., 1990. The evolution of anti-predator traits in prey in response to evolutionary change in predators. *Oikos* 59: 147-156.
- Abrams, P.A., C.Hill y R. Elmgren, 1990. The functional response of the predatory polychaete, *Harmothoe sarsi*, to the amphipod, *Pontoporeia affinis*. *Oikos* 59: 261-269.
- Adams, S.M., 1976. The ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. I. Structural analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 22: 269-291.
- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis, y J. Hinde, 1989. *Statistical modelling in GLIM*. Oxford Statistical Science Series No. 4. Oxford Science Publications, New York, pp. 374.
- Alvarez, F., A.J. Sánchez y L.A. Soto, 1996. Efficiency of two samplers of epibenthic macrofauna in a tropical seagrass meadow. *Rev. Inv. Mar.* 17 : 17-27.
- Anholt, B., 1986. Prey selection by the predatory leech *Nepholopsis obscura* in relation to three alternative models of foraging. *Can. J. Zool.* 64(3) : 649-655.
- Anthony, K.R.N., 1997. Prey capture by the sea anemone *Metridium senile* (L.): Effects of body size, flow regime, and upstream neighbors. *Biol. Bull.* 192 (1): 73-86.
- Barba, M.E., 1995. *Patrones de distribución de los carideos (Crustacea: Decapoda) de Laguna Madre, Tamaulipas y Laguna de Términos, Campeche en el Suroccidente del Golfo de México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 50 pp.
- Barba, M.E., 2000. *Forrajeo del carideo *Hippolyte zostericola* (Smith) (Caridea: Hippolytidae) sobre epifitas de *Thalassia testudinum* Banks et *Solander ex König**. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Div. Est. Posgrado, UNAM. México. 40 pp.
- Barbaresi, S., G. Salvi, A. Raddi y F. Gherardi, 1998. Food preference of the swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Proceedings and Abstracts of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam 20-24 July, 1998*. p 61.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend, 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona. 886 pp.
- Bell, S.S. y D.J. Devlin, 1983. Short-term macrofaunal recolonization of sediment and epibenthic habitats in Tampa Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 33(1): 102-108
- Bell, S.D. y M. Westoby, 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia (Berlin)* 68(2). 205-209.
- Blinn, D.W., B. Dehdashti, C. Runck y R.W. Davies, 1990. The importance of prey size and density in an endemic predator-prey couple (leech *Erpobdella montezuma*- amphipod *Hyaella montezuma*) *J. Anim. Ecol.* 59: 187-192.
- Blois, C. y A. Cloarec, 1983. Density-dependent prey selection in the water stick insect, *Ranatra linearis* (Heteroptera). *J. Anim. Ecol.* 52 (3): 849-866.
- Bogdan, K.G. y J.J. Gilbert, 1982. The effects of posterolateral spine length and body length on feeding rate in the rotifer, *Brachionus calyciflorus*. *Hydrobiologia* 89: 263-268.
- Bologna, P.A.X. y K.L. Heck, Jr, 1999. Differential predation and growth rates of bay scallops within a seagrass habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 239(2): 299-314

- Boyer, J.F., 1997. Nearly optimal foraging in patches under nutrient constraints. *Biol. Bull.* 193 (2): 171-186.
- Browder, J.A., V.R. Restrepo, J.K. Rice, M.B. Robblee y Z. Zein-Eldin, 1999. Environmental influences on potential recruitment of pink shrimp, *Farfantepenaeus duorarum*, from Florida Bay nursery grounds. *Estuaries* 22 (2B): 484-499.
- Brown, J.A., 1986. The development of feeding behaviour in the lumpfish, *Cyclopterus lumpus*. *J. Fish. Biol.* 29(supp. A): 171-178.
- Buckel, J.A. y A.W. Stoner, 2000. Functional response and switching behavior of young-of-the-year piscivorous bluefish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 245 (1): 25-41.
- Buschmann, A.H. 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for amphipoda in Central Chile. *Aquat. Bot.* 36: 237-245.
- Butler, M.I. y C.W. Burns, 1991. Prey selectivity of *Piona exigua*, a planktonic water mite. *Oecologia* 86(2) : 210-222.
- Caine, E. A., 1989. Caprellid amphipod behavior and predatory strikes by fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126(2): 173-180.
- Caine, E. A., 1991. Caprellid amphipods: fast food for the reproductively active. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 148(1):27-33.
- Calvert, J.J., 1985. Food selection by western gorillas (*G.g. gorilla*) in relation to food chemistry. *Oecologia (Berlin)* 65 (2): 236-246.
- Chesson, J., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59 (2): 211-215.
- Confer, J.L. y M.V. Moore, 1987. Interpreting selectivity indices calculated from field data or conditions of prey replacement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 (9): 1529-1533.
- Confer, J.L., E.L. Mills y L. O'Bryan, 1990. Influence of prey abundance on species and size selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47(5) : 882-887.
- Cook, W.L. y F.A. Streams, 1984. Fish predation on *Notonecta* (Hemiptera): relationship between prey risk and habitat utilization. *Oecologia* 64(2): 177-183.
- Cooper, S.D. y C.R. Goldman, 1980. Opossum shrimp (*Mysis relicta*) predation on zooplankton *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (6): 909-919.
- Corona, M.A., 1998. *Efecto de la depredación del camarón rosado Farfantepenaeus duorarum sobre la abundancia de anfipodos epibénticos en cuatro hábitat estuarinos*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 36 pp.
- Corona, A., L.A. Soto y A.J. Sánchez, 2000. Epibenthic amphipod abundance and predation efficiency of the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in habitats with different physical complexity in a tropical estuarine system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253: 33-48.
- Cross, R.E. y A.E. Stiven, 1999. Size-dependent interactions in salt marsh fish (*Fundulus heteroclitus* Linnaeus) and shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 242 (2): 179-199.
- De'ath, G. y P.J. Moran, 1998. Factors affecting the behavior of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef. 2 Feeding preferences. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220 (1): 107-126.
- Delbeek, J.C. y D.D. Williams, 1988. Feeding selectivity of four species of sympatric stickleback in brackish-water habitats in Eastern Canada. *J. Fish. Biol.* 32 (1): 41-62.

- Defosse, J.M. y A.J.S. Hawkins, 1997. Selective feeding in shellfish: size-dependent rejection of large particles within pseudofaeces from *Mytilus edulis*, *Ruditapes philippinarum* and *Tapes decussatus*. *Mar. Biol.* 129 (1): 139-147.
- Derrick, P.A. y V.S. Kennedy, 1997. Prey selection by the hogchoker, *Trinectes maculatus* (Pisces: Soleidae), along summer salinity gradients in Chesapeake Bay, USA. *Mar. Biol.* 129 (4): 699-711.
- Drake, C., J. Behr y I. Valiela, 1995. Effect of algal cover on size-selective predation of *Gammarus mucronatus* by the striped killifish, *Fundulus majalis*. *Biol. Bull.* 189: 243-244.
- Duffy, J.E. y M.E. May, 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology* 72(4): 1286-1298.
- Edgar, G.J., 1990a. Predator-prey interactions in seagrass beds I. The influence of macrofaunal abundance and size-structure on the diet and growth of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George on epifaunal gastropod populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 139(1): 1-22.
- Edgar, G.J., 1990b. Predator-prey interactions in seagrass beds II. Distribution and diet of the blue manna crab *Portunus pelagicus* Linnaeus at Cliff Head, Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 139(1): 23-32.
- Edgar, G.J., 1990c. Predator-prey interactions in seagrass beds III. Impacts of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George on epifaunal gastropod populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 139(1): 33-42.
- Eggleston, D.B., J.J. Grover y R.N. Lipcius, 1998. Ontogenetic diet shifts in nassau grouper: Trophic linkages and predatory impact. *Bull. Mar. Sci.* 63(1): 111-126.
- Ehlinger, T.J., 1989. Foraging mode switches in the golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1250-1254.
- Ehrhardt, N.M. y C.M. Legault, 1999. Pink shrimp, *Farfantepenaeus duorarum*, recruitment variability as an indicator of Florida Bay dynamics. *Estuaries* 22 (2B): 471-483.
- Ejdung, G., 1998. Behavioral responses to chemical cues of predation risk in a three-trophic-level Baltic Sea food chain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 137-144.
- Ejdung, G. y R. Elmgren, 1998. Predation on newly settled bivalves by deposit-feeding amphipods: a Baltic Sea case study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 168: 87-94.
- Evans, G.T., 1976. Functional response and stability. *Am. Nat.* 799-802.
- Fairweather, P. G., 1985. Differential predation on alternative prey, and the survival of rocky intertidal organisms in new south Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 89: 135-156.
- Fairweather, P.G. y A.J. Underwood, 1983. The apparent diet of predators and biases due to different handling times of their prey. *Oecologia (Berlin)* 56 (2-3): 169-179.
- Fry, B., P.L. Mumford y M.B. Robblee, 1999. Stable isotope studies of pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum* Burkenroad) migrations on the southwestern Florida shelf. *Bull. Mar. Sci.* 65 (2): 419-430.
- Fryxell, J.M., T. Crease y A.W. Illius, 1999. Population cycles can maintain foraging polymorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266 (1425): 1277-1281.
- Fulton, R.S. III y H.W. Paerl, 1988. Zooplankton feeding selectivity for unicellular and colonial *Microcystis aeruginosa*. *Bull. Mar. Sci.* 43 (3): 500-508.
- Gardner, M.B., 1981. Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: a test of hypotheses. *Ecology* 62(3): 571-578.

- Generalized Linear Interactive Modelling, 1985. *GLIM 3.77*. Royal Statistical Society, London (software).
- Genkai-Kato, M. y N. Yamamura, 1999. Unpalatable prey resolves the paradox of enrichment. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266 (1425): 1215-1219.
- Gerking, S.D. y D.V. Plantz Jr., 1980. Size-biased predation by the gila topminnow *Poeciliopsis occidentalis* (Baird and Girard). *Hydrobiologia* 72(1-2): 179-191.
- Gilinsky, E., 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* 65(2): 455-468.
- Glynn, P.W., 1980. Defense by symbiotic crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator. *Oecologia (Berlin)* 47(3): 287-290.
- Greenwood, J.J.D., 1986. Crypsis, mimicry, and switching by optimal foragers. *Am. Nat.* 128 (2): 294-300.
- Greenwood J.J.D y R.A. Elton, 1979. Analysing experiments on frequency-dependent selection by predators. *J. Anim. Ecol.* 48: 721-737.
- Griffiths, D., 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology* 56(5) : 1209-1214.
- Grossman, G.D., 1980. Ecological Aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the bay goby (Pisces: Gobiidae). *Oecologia (Berlin)* 47 (2): 233-238.
- Guidi, L.D., 1986. The feeding response of the epibenthic amphipod *Siphonoecetes dellavallei* Stebbing to varying food particle sizes and concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98(1): 51-63.
- Harvey, E.A. y C.E. Epifanio, 1997. Prey selection by larvae of the common mud crab *Panopeus herbstii* Milne-Edwards. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 217: 79-91.
- Hartman, K.J., 2000. The influence of size on striped bass foraging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194: 263-268.
- Healy, M.J.R., 1988. *GLIM: An Introduction*, first edition. Clarendon Press, Oxford, 129 pp.
- Heck, K.L. y T. A. Thoman, 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 53(2): 125-134.
- Heck, K.L. y L.B. Crowder, 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems: 281-299. In: Bell, S.S., E.D. McCoy y H. R. Mushinsky (Eds). *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, Gran Bretaña.
- Hill, C. y R. Elmgren, 1992. Predation by the isopod *Saduria entomon* on the amphipods *Monoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata*: experiments on prey vulnerability. *Oecologia* 91(2): 153-156.
- Hill, W. Y A. Knight, 1981. Food preference of the asiatic clam (*Corbicula fluminea*) in the Sacramento-San Joaquin Delta. *Estuaries* 4 (3): 245.
- Himmelman, J.H. y T.H. Carefoot, 1975. Seasonal changes in calorific value of three pacific coast seaweeds, and their significance to some marine invertebrate herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 139-151.
- Huey, R.B. y E.R. Pianka, 1981. Ecological consequences of foraging mode *Ecology* 62(4): 991-999.
- Hughes, R.N., 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, M. Barnes (Ed.), Aberdeen Univ. Press, 18: 423-481



- Hunt von Herbing, I. y S.M. Gallager, 2000 Foraging behavior in early Atlantic cod larvae (*Gadus morhua*) feeding on a protozoan (*Balanion* sp.) and a copepod nauplius (*Pseudodiaptomus* sp.). *Mar. Biol.* 136: 591-602.
- Inoue, T. y T. Matura, 1983. Foraging strategy of a mantid, *Paratenodera angustipennis* S.: Mechanisms of switching tactics between ambush and active search. *Oecologia (Berlin)* 56 (2-3): 264-271.
- Iwasa, Y., M. Higashi, y N. Yamamura, 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am. Nat.* 117 (5): 710-723.
- James, A.G. y K.P. Findlay, 1989. Effect of particle size and concentration on feeding behavior, selectivity and rates of food ingestion by the cape anchovy *Engraulis capensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50 (3): 275-294.
- Jerling, H.L. y T.H. Wooldridge, 1995. Feeding of two mysid species on plankton in a temperate South African estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188: 243-259.
- Joern, A. y N.T. Rudd, 1982. Impact of predation by the robber fly *Proctacanthus milbertii* (Diptera: asilidae) on grasshopper (Orthoptera: acrididae) populations. *Oecologia (Berlin)* 55(1): 42-46.
- John, S.J., 1999. Ontogenetic changes in the diet of the coral reef grouper *Plectropomus leopardus* (Serranidae): patterns in taxa, size and habitat of prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 180: 233-246.
- Kampfer, S. y J. Ott, 1995. Nutrition and feeding preferences in the caribbean echinoid *Clypeaster rosaceus* (Equinodermata: Echinoidea): 309-314. In: Eleftheriou A., A.D. Ansell y C.J. Smith (Eds.). *Biology and ecology of shallow coastal waters. Proceeding of the 28th European Marine Biology Symposium, Institute of Marine Biology of Crete, Iraklio, Crete, 1993*. Olsen & Olsen, Fredensburg International Symposium Series.
- Kenyon, R.A., N.R. Loneragan y J.M. Hughes, 1995. Habitat type and light affect sheltering behaviour of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell) and success rates of their fish predators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 192: 87-105.
- Kitting, C.L., B. Fry y M.D. Morgan, 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia* 62: 145-149.
- Krebs, C.J., 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Cuarta edición. Harper Collins, New York. 801 pp
- Krebs, J.R. y N.B. Davies, 1997 *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Fourth edition, Blackwell Science, Great Britain. 456 pp.
- Leber, K.M., 1985. The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology* 66(6): 1951-1964.
- Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of Electivity indices. *Oecologia (Berl)* 52 (1): 52-22.
- Ledoyer, M., 1986a. Faune mobile des herbiers de phanérogames marines (*Halodule* et *Thalassia*) de la Laguna de Términos (Mexique, Campeche) II Les Gammariens (Crustacea). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México.* 13: 171-200.
- Ledoyer, M., 1986b. Faune mobile des herbiers de phanérogames marines (*Halodule* et *Thalassia*) de la Laguna de Términos (Mexique, Campeche) I. Les Caridea

- (Crustacea Decapoda). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 13: 147-170.
- Leimar, O., M. Enquist y B. Sillén-Tullberg, 1986. Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. *Am. Nat.* 128 (4): 469-490.
- Li, K.T., J.K. Wetterer y N.G. Hairston, 1985. Fish size, visual resolution, and prey selectivity. *Ecology* 66 (6): 1729-1735.
- Lin, J., 1991. Predator-prey interactions between blue crabs and ribbed mussels living in clumps. *Est. Coast. Shelf Sci.* 32(1): 61-69.
- Licona, G.M. y C.G. Moreno, 1996. *Habitos alimenticios de peces asociados a fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche*. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 44 pp.
- Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112 (983): 23-39.
- Lubchenco, J. y J. Cubitt, 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61 (3) : 676-687.
- Lunz, J.D., M.J. Kravitz, D.M. Alongi y C.H. Ryer, 1981. A simulation model of prey selectivity by the pipefish *Syngnathus fuscus* in a Chesapeake Bay seagrass bed. *Estuaries* 4 (3): 244.
- Magnhagen, C., 1985. Random prey capture or active choice? an experimental study on prey size selection in three marine fish species. *Oikos* 45: 206-216.
- Magnhagen, C. y A.-M. Wiederholm, 1982. Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Oecologia (Berlin)* 55 (3): 311-315.
- Main, K.L., 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey by two marine fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88 (2): 145-152.
- Main, K.L., 1987. Predator avoidance in seagrass meadows: Prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. *Ecology* 68 (1): 170-180.
- Maiorana, V.C., 1981. Prey selection by sight: random or economic?. *Am. Nat.* 118: 450-451.
- Mancilla, P. M. y F. M. Vargas, 1980. Los primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 7: 1-12.
- Manly, B.F.J., P. Miller y L.M. Cook, 1972. Analysis of a selective predation experiment. *Am. Nat.* 106 (952): 719-736.
- McBane, C.D. y R.A. Croker, 1983. Animal-algal relationships of the amphipod *Hyale milssoni* (Rathke) in the rocky intertidal. *J. Crust. Biol.* 3 (4): 592-601.
- McClintock, J.B. y J.M. Lawrence, 1984. Ingestive conditioning in *Luidia clathrata* (Say) (Echinodermata: Asteroidea): Effect of nutritional condition on selectivity, teloreception, and rates of ingestion. *Mar. Behav. Physiol* 10 (3) :167-181.
- McClintock, J.B. y J.M. Lawrence, 1985. Characteristics of foraging in the soft-bottom benthic starfish *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): prey selectivity, switching behavior, functional responses and movement patterns. *Oecologia (Berlin)* 66 (2) : 291-298.
- McKaye, K.R. y A. Marsh, 1983. Food switching by two specialized alga-scraping ciclid fishes in Lake Malawi, Africa. *Oecologia (Berlin)* 56 (2-3): 245-248.

- McTigue, T.A. y R.J. Feller, 1989. Feeding of juvenile white shrimp *Penaeus setiferus*: periodic or continuous?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52: 227-233.
- McTigue, T.A. y R.J., Zimmerman, 1991. Carnivory vs. herbivory in juvenile *Penaeus setiferus* (Linnaeus) and *Penaeus aztecus* (Ives). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151: 1-16.
- Messina, F.J., 1982. Food plant choices of two goldenrod beetles: Relation to plant quality. *Oecologia (Berl)* 55(3): 342-354.
- Mier y Reyes, R.C., A.J. Sánchez y L.A. Soto, 1996. Patrón de actividad diaria de *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* en comunidades de fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. *Memorias del XI Congreso Nacional de Zoología*.
- Mier y Reyes, R.C., A.J. Sánchez, R. Florido, A. Granados-Barber, C. Alvarado, L.A. Soto y J.L. Ramos, 1997. Variación temporal de *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* (Crustacea: Decapoda) en vegetación acuática estuarina. *Universidad y Ciencia*, 13: 15-31.
- Minello, T.J. y Zimmerman, R.J., 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaeid shrimp: 1-16. In: DeLoach P.F., W.J., Dougherty y M.A., Davidson (Eds.), *Frontiers of Shrimp Research. Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 22. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, pp. 1-16.
- Mittelbach, G.G., 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 62 (5): 1370-1386.
- Montgomery, R.D., J.McA. Eadie y L.D. Harder, 1984. What do foraging hummingbirds maximize?. *Oecologia (Berlin)* 63 (3): 357-363.
- Montgomery, D.C., 1991. *Design and analysis of experiments*, 3<sup>rd</sup> edition, Wiley, New York, p. 649.
- Moore, P.G. y Y.M. Wong, 1995. *Orchomene nanus* (Kroyer) (Amphipoda: Lysianassoidea), a selective scavenger of dead crabs: feeding preferences in the field. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 192: 35-45.
- Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predators specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39 (4): 335-354.
- Murtaugh, P.A., 1981. Size-selective predation on *Daphnia* by *Neomysis mercedis*. *Ecology* 62 (4): 894-900.
- Nelson, W.G., 1979a. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 38 (3): 225-245.
- Nelson, W.G., 1979b. An analysis of structural pattern in an eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipod community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 39(3): 231-264.
- Nelson, W.G., 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 141-149.
- Nelson, W.G. y B. Coull, 1989. Selection of meiobenthic prey by juvenile spot (Pisces): an experimental study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: 51-57
- Nelson, W.G. y M.A. Capone, 1990. Experimental studies of predation on polychaetes associated with seagrass beds *Estuaries* 13 (1): 51-58.
- Nicotri, M E , 1980. Factors involved in herbivore food preference. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 42. 13-26.

- Norton, S.F., 1991. Capture success and diet of cottid fishes: The role of predator morphology and attack kinematics. *Ecology* 72: 1807-1819.
- Nur, N., 1984. Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia (Berlin)* 65 (1): 125-137.
- Oaten, A. y W.W. Murdoch, 1977. A more functional response to predator prey stability. *Am. Nat.* 111 (978): 381-386.
- Olmi III, E.J. y R.N. Lipcius, 1991. Predation on postlarvae of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun by sand shrimp *Crangon septemspinosa* Say and grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151: 169-183.
- Orth, R.J., K.L. Heck y J. van Montfrans, 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator prey relationships. *Estuaries*. 7 (4A): 339-350.
- Parrish, D.L. y F.J. Margraf, 1991. Prey selectivity by age 0 whiteperch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) in laboratory experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 (4): 607-610.
- Pastorok, R.A., 1981. Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology* 62 (5): 1311-1324.
- Pattillo, M.E., T.E. Czapla, D.M. Nelson y M.E. Monaco, 1997. Distribution and Abundance of Fishes and Invertebrates in Gulf of Mexico Estuaries II: Species Life History Summaries. ELMR Rep. No. 11. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, M.D.: 377.
- Pfleger, F.B. y A. Ayala-Castañares, 1971. Processes and history of Terminos Lagoon, Mex. Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol., 55: 2130-2140.
- Poovachiranon, S., K. Boto y N. Duke, 1986. Food preference studies and ingestion rate measurements of the mangrove amphipod *Parhyale hawaiiensis* (Dana). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98 (2): 129-140.
- Preisser, M.C. y L.A. Deegan, 1995. Effect of changing plant morphology on invertebrate susceptibility to predation in eelgrass beds. *Biol. Bull.* 189: 242-243.
- Price, L.H. y J. Hylleberg, 1982. Algal-faunal interactions in a mat of *Ulva fenestrata* in False Bay, Washington *Ophelia* 21 (1): 75-88.
- Purcell, J.E., 1981. Selective predation and caloric consumption by the siphonophore *Rosacea cymbiformis* in nature. *Mar. Biol.* 63 (3): 283-294.
- Rahel, F.J. y R.A. Stein, 1988. Complex predator-prey interactions and predator intimidation among crayfish, piscivorous fish, and small benthic fish. *Oecologia (Berlin)* 75: 94-98.
- Ray-Culp, M., M. Davis y A.W. Stoner, 1999. Predation by xanthid crabs on early post-settlement gastropods: the role of prey size, prey density, and habitat complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 249 (2): 303-321.
- Raz-Guzmán, A. y G. de la Lanza, 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation and of sources of sedimentary organic matter through  $\delta^{13}\text{C}$  in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México. Ser. Bot.* 62 (1):39-63.
- Renfro, W.C., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. Galveston Biological Laboratory, June 30, 1962. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ.* 161: 86-87.

- Richards, L.J., 1982. Prey selection by an intertidal beetle: field test of an optimal diet model. *Oecologia (Berl)* 55 (3): 325-332.
- Jensen, H.P., 1982. Predatory behavior and prey selectivity of the pelagic water mite *Piona constricta*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39 (12): 1569-1579.
- Sánchez, A. J., 1994a. Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, southwest Gulf of Mexico. *Rev. Invest. Mar.* 15: 125-134.
- Sánchez, A. J., 1994b. Depredación sobre macroinvertebrados asociados a vegetación acuática: tipos de enfoque. *Serie Grandes Temas de la Hidrobiología: Los sistemas Litorales, UAMI-UNAM* 2: 77-85.
- Sánchez, A.J., 1997. Habitat preference of *Penaeus duorarum* Burkenroad (Crustacea:Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest Gulf of México. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 217 (1):107-117.
- Sánchez, A. J. y A. Raz-Guzmán, 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *J. Crustacean Biol.* 17: 604-620.
- Sánchez, A.J., A. Raz-Guzmán y E. Barba, 1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern Gulf of Mexico: An overview: 233-240. In: Kuo, J., R.C. Phillip, D.I. Walker y H. Kirkman (Eds). *Seagrass biology: proceeding of an international workshop*. Australia. p 233-240.
- Sandberg, E., 1997. Does oxygen deficiency modify the functional response of *Saduria entomon* (Isopoda) to *Bathyporeia pilosa* (Amphipoda) ?. *Mar. Biol.* 129 (3): 499-504.
- Sarma, S.S.S., y S. Nandini, 1998. *Rotifer cultivation technology for aquaculturists. Field and laboratory manual*. Univ. Nal. Autón. México-Iztacala y Acuario de Veracruz. 106 pp.
- Scharf, E.S. y K.K. Schlicht, 2000. Feeding habits of red drum (*Sciaenops ocellatus*) in Galveston Bay, Texas : Seasonal diet variation and predator-prey size relationships. *Estuaries* 23 (1): 128-139.
- Schmitt, R.J. y J.A. Coyer, 1982. The foraging ecology of sympatric marine fish in the genus *Embiotoca* (Embiotocidae): Importance of foraging behavior in prey size selection. *Oecologia (Berlin)* 55 (3): 369-378.
- Schmitt, R.J. y S.J. Holbrook, 1984. Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia (Berlin)* 63 (1): 6-12.
- Schwinning, S. y M.L. Rosenzweig, 1990. Periodic oscillations in an ideal-free predator-prey distribution. *Oikos* 59: 85-91.
- Scott, M.A. y W.W. Murdoch, 1983. Selective predation by the backswimmer, *Notonecta*. *Limnol. Oceanogr.* 28 (2): 352-366.
- Self, R.F.L. y P.A. Jumars, 1978. New resource axes for deposit feeders?. *J. Mar. Res.* 36 (4): 627-641.
- Shearer, M., 1998. Grazing predation on a population of *Ampelisca tenuicornis* (Gammaridae: Amphipoda) off the south coast of England. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164: 253-262
- Sierszen, M.E., 1990. Variable selectivity and the role of nutritional quality in food selection by a planktonic rotifer. *Oikos* 59 (2): 241-247
- Sims, D.W., 1999. Threshold foraging behavior of basking sharks on zooplankton. life on an energetic knife-edge?. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266 (1427): 1437-1443.

- Smith, L.D. y J.A. Jennings, 2000. Induced defensive responses by the bivalve *Mytilus edulis* to predators with different attack modes. *Mar. Biol.* 136 (3): 461-469.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf, 1995. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Third edition, W. H. Freeman and Company, New York, 850 pp.
- Solomon, M.E. y D.M. Glen, 1979. Prey density and rates of predation by tits (*Parus* spp.) on larvae of codling moth (*Cydia pomonella*) under bark. *J. App. Ecol.* 16: 49-59.
- Stamhuis, E.J., J.J. Videler y P.A.W.J. de Wilde, 1998. Optimal foraging in the thalassinidean shrimp *Callinassa subterranea* improving food quality by grain size selection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 228: 197-208.
- Steele, J.H., 1976. The role of predation in ecosystem models. *Mar. Biol.* 35(1): 9-11.
- Stein, R.A., 1977. Selective predation, optimal foraging, and the predator-prey interaction between fish and crayfish. *Ecology* 58 (6): 1237-1253.
- Stoner, A.W., 1979. Species-specific predation on amphipod crustacea by the pinfish *Lagodon rhomboides*: Mediation by macrophyte standing crop. *Mar. Biol.* 55 (3): 201-207.
- Stoner, A. W., 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behaviour of pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 58: 271-284.
- Stoner, A.W., 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. *J. Crustacean Biol.* 3(4): 505-518.
- Stoner, A.W. y R.J. Zimmerman, 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fish. Bull.* 86: 543-551.
- Taghon, G.T., 1981. Beyond selection: optimal ingestion rate as a function of food value. *Am. Nat.* 118 (2): 202-214.
- Taghon, G.L., 1982. Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: Roles of particle size and organic coating. *Oecologia (Berlin)* 52 (3): 295-304.
- Taylor, R.J., 1981. Ambush predation as a destabilizing influence upon prey populations. *Am. Nat.* 118 (1): 102-109.
- Taylor, R.J., 1984. *Predation*. Series: Population and Community Biology. Chapman and Hall, New York. 166 pp.
- Temple, S.A., 1987. Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations?. *Ecology* 68 (3): 669-674.
- Townsend, C.R. y A.G. Hildrew, 1980. Foraging in a patchy environment by a predatory net-spinning caddis larva: A best of optimal foraging theory. *Oecologia (Berlin)* 47 (2): 219-221.
- Valiela, Y., 1995. *Marine ecological processes*. Segunda edición. Springer-Verlag, New York. 686 pp.
- Van Alstyne, K.L., J.M. Ehlig y S.L. Whitman, 1999. Feeding preferences for juvenile and adult algae depend on algal stage and herbivore species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 180: 179-185.
- van Dolah, R.F., 1978. Factors regulating the distribution and population dynamics of the amphipod *Gammarus palustris* in an intertidal salt marsh community. *Ecol. Monogr.* 48: 191-217.

- ryard, G.L., 1980. Differential prey vulnerability and predator selectivity: effects of evasive prey on bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (12): 2294-2299.
- sser, M., 1982. Prey selection by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Oecologia (Berl)* 55 (3): 395-402.
- alton, W.E., N.G. Hairston y J.K. Wetterer, 1992. Growth-related constraints on diet selection by sunfish. *Ecology* 73 (2): 429-437.
- altz, N., 1995. Rotifer populations in plankton communities: Energetics and life history strategies. *Experientia* 51: 437-453.
- eilborn, G.A., 1994. Size-biased predation and prey life histories: a comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology* 75 (7): 2104-2117.
- erner, E.E. y D.J. Hall, 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55 (5): 1042-1052.
- erner, E.E., G.G. Mittelbach y D.J. Hay, 1981. The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology* 62 (1): 116-125.
- etterer, J.K., 1988. Effect of localized prey depletion on prey selectivity by fish. *Transac. Am. Fish. Soc.* 117 (3): 313-316.
- iley, M.J., 1981. Interacting influences of density and preference on the emigration rates of some lotic chironomid larvae (Diptera: Chironomidae). *Ecology* 62 (2): 426-438.
- ilson, S.K., 2000. Trophic status and feeding selectivity of blennies (Blenniidae: Salariaiini). *Mar. Biol.* 136 (3): 431-437.
- ilson, K.A., K.W. Able y K.L. Heck, 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58 (3): 243-251.
- Yen, J., 1983. Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation, and season on predation rates of the canivorous copepod *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.* 75 (1): 69-77.
- Young, D.K., M.A. Buzas y M.W. Young, 1976. Species densities of macrobenthos associated with seagrass: A field experimental study of predation. *J. Mar. Res.* 34 (4): 577-592
- Zaret, T M., 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, London, 187 pp.
- Zupo, V. y W.G. Nelson, 1999. Factors influencing the association patterns of *Hippolyte zostericola* and *Palaemonetes intermedius* (Decapoda: Natantia) with seagrasses of the Indian River Lagoon, Florida. *Mar. Biol.* 134 (1): 181-190.