



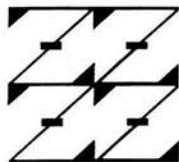
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**“SELECCIÓN DE TAMAÑOS DE MEJILLÓN
(*Brachidontes exustus*, Linnaeus 1758) POR PARTE
DE JUVENILES DE *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896)
EN CONDICIONES DE LABORATORIO”**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A:
ANGÉLICA MARÍA LARA BAUTISTA

U N A M
F E S
Z A R A G O Z A



LO HUMANO EJE
DE NUESTRA REFLEXIÓN

DIRECTOR Dra. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI

MEXICO, D. F., 13 DE ENERO DEL 2004.



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.

**“SELECCIÓN DE TAMAÑOS DE MEJILLÓN
(*Brachidontes exustus*, Linnaeus, 1758) POR PARTE
DE JUVENILES DE *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896)
EN CONDICIONES DE LABORATORIO”**

DEDICATORIAS

Por que son mi fundamental fuerza interior, mi familia:

A mi Padre *Crescencio Lara Castro* por su confianza

Mi mamá *Alberta Bautista Téllez* de quien aprendí entre muchas cosas a no perder la fe nunca
Mi hermana *Isabel* quién con su ahínco y tesón a logrado lo propuesto convirtiéndose en mi modelo
de virtudes, su esposo *Alexandro Amaro Buendía* por todo el gran apoyo incondicional brindado y
a mis sobrinos *Alex Y Luis Enrique* por cada momento de alegría
Mis hermanos, *Héctor* y *Miguel* suerte en lo que emprendan

Mis abuelas *Susana Téllez Domínguez* y *Leovigilda Castro Muñoz*, y en memoria de los que se nos
han adelantado mi abuelo † *Francisco Bautista* por todo el amor que me diste

Mis buenas(os) amigas(os) que durante cada día me dieron su compañía, ser cómplices del logro de
cada uno de mis sueños, sea este también suyo.

AGRADECIMIENTOS

A la *Universidad Nacional Autónoma De México*, por ser la institución que consolido mi carácter, amplio mi visión y reforzó mis ideales. La *Facultad De Estudios Superiores Zaragoza*, por proporcionarme las herramientas necesarias y emprender así el más grande de mis anhelos.

A mi querida Directora de Tesis la *Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui*, por la gran oportunidad que me dio al realizar la presente investigación a su lado; apoyándome en todo momento compartiéndome sus experiencias y saber transmitir sus conocimientos, su buena compañía, abrirme las puertas de su hogar y su valiosa amistad; que mantendré siempre presentes.

A los sinodales asignados en la revisión de este documento; por su pronta revisión y comentarios para enriquecer su contenido: *Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui, M. en C. Ernesto Mendoza Vallejo, Dr. José Luis Gómez Márquez, M. en C. Armando Cervantes Sandoval, y la Biol. Angélica Elaine González Shaff.*

De la *Facultad de Ciencias Unidad Ciudad del Carmen, Campeche*; a cada uno de ustedes que conforman un gran grupo; por su fraternidad, brindarme su hospitalidad, enseñándome a reconocer un cariño sincero así como el gran apoyo brindado en todo momento: *Dr. Carlos Rosas, Dr. Adolfo Sánchez, Dra. Gabriela Gaxiola, M. en C. Ariadna Sánchez, Dr. Xavier Chiappa Carrara, M. en C. Claudia Durruty, Biol. Manuel Valencia, Biol. Roberto Brito, Ing. Aq. Jaime Suárez.* De manera muy especial a los involucrados de forma directa en la recolección y obtención de organismos, *Ing. Aq. Tomás Jesús García, Biól. José Gabriel Taboada Domínguez y al Ing. Aq. Luis Enrique Hidalgo Arcos.* Por su asesoría durante el montaje y mantenimiento del Cuarto de recirculación al *Dr. Nuno Simoes*; por tu paciencia y gran apoyo. Sin olvidar a *Sra. Josefina* por saberme escuchar.

Del Laboratorio de Limnología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza; al **Dr. José Luis Gómez Márquez**, por tus acertados comentarios, paciencia, de las gratas salidas a campo y ser un buen amigo. A la **Dra. Bertha Peña Mendoza**, por tu amistad, buenos consejos y su ayuda a encontrarle a todo el mejor lado. A ambos por su ayuda y facilidad para utilizar las instalaciones de este laboratorio. A los profesores de la Carrera de Biología que me transmitieron sus experiencias, conocimientos y su valiosa compañía, especialmente: **M. en C. Faustino López Barrera**, **M. en C. Efraín Cervantes**, **M. en C. Salvador Hernández Avilés**, **Biol. Aída Zapata Cruz**, **Biol. Alberto Méndez Méndez**, **Dra. Patricia Álvarez**, **M. en C. Gerardo Cruz**, **Biol. Manuel Rico Bernal**, **M. en C. Ernesto Mendoza Vallejo**.

De la **Facultad de Ciencias, C.U.**, por el otorgamiento de la beca a través del **Programa de Becas para tesis de Licenciatura en proyectos de investigación (PROBETEL)**, al ser becaria durante el 2002 apoyo indispensable para el inicio y culminación de este trabajo. De la Secretaría de Becas y Servicio Social de la Facultad de Ciencias, por su eficiente apoyo brindado al **Fís. Andrés Porta Contreras** y la Secretaria **Leticia**.

Mis amigas (os) con quienes logre identificarme, por entenderme, a su confianza y su estimación: **C.P. Alma Rosa Zamora**, **M. en C. Nelda Urania López Moya**, **Biól. Virginia Solís Celis**, **Nereida Núñez**, **Guadalupe Damián**, **Rocío Barajas Mendoza**, **María de Jesús Álvarez Ríos**, **Soledad Guevara Alvarado**, **Biol. Lilia Mondragón Urbina**, **Ana Lilia Lucero Magdaleno**, **Lilia Karina Arzate Maciel**, **Minerva Lasmí**, **Ernesto Ortega Estrada**, **Biól. Beatriz Zavala Montero**, **Biól. Elizabeth Dorantes Gómez**, **Eduardo Herrera**, **Rigoberto Rodríguez Becerra**, **Biol. Alejandro Abundis**, **Eric Hernández Hernández**, **Claudia Gallegos**, **Eduardo Castañeda**, **Biol. Juan Carlos Peña Becerril**, **Biol. Gustavo Pérez Ortiz**, **Juan Esteves**, **Mauricio Román Maya**, **Cesar Pacheco**, **Rosalva Godínez López**, **Lic. Lucía Luna Rodríguez**, **Laura Gabriela Arredondo Morales**, **Nohemi Vargas**, **Sandra Alvisar**, **Humberto Carrizales**, **Berenice Castilleja López**, **Arturo Frías**, **Antonio Trejo**; deseándoles lo mejor de esta vida.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	5
SINOPSIS DE LAS ESPECIES.....	8
Sinopsis de <i>Callinectes sapidus</i>	8
Sinopsis de <i>Brachidontes exustus</i>	12
OBJETIVOS.....	14
Objetivo general.....	14
Objetivo particular.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	
1. Obtención y mantenimiento de los organismos	
Jaibas.....	15
Mejillones.....	16
2. Biometría	
Jaibas.....	17
Mejillones.....	18

3. Experimentos de selección de tamaños de mejillón.....	19
Sistema de recirculación de agua de Mar.....	19
4. Experimentos de abundancia relativa de los diferentes tamaños de mejillón.....	21
5. Experimentos de gasto energético y rendimiento de los diferentes tamaños de mejillón.....	22
RESULTADOS.....	23
1. Biometría	
Jaibas.....	25
Mejillones.....	26
2. Experimentos de selección.....	27
Sin opción (35 ppm).....	27
Sin opción (16 ppm).....	29
Con opción (35ppm).....	32
Con opción (16 ppm).....	32
Comparación entre salinidades experimentales.....	33
Técnicas de apertura de mejillones.....	34
3. Experimentos de abundancia relativa de los diferentes tamaños de mejillón.....	36
4. Experimentos de gasto energético y rendimiento de las presas.....	39

DISCUSION.....	41
i) minimización de riesgos de daños estructurales.....	46
ii) minimización del tiempo de alimentación.....	49
iii) bajo grado de selectividad de presas.....	50
CONCLUSIONES.....	54
BIBLIOGRAFIA.....	56

RESUMEN

La presente investigación se realizó para conocer la conducta de selección de los juveniles de jaibas azules *Callinectes sapidus* (30-50 mm AC) al consumir mejillones *Brachidontes exustus* (chicos: 6-12, y grandes: 12-18 mm de LT) bajo condiciones de laboratorio. Para ello se llevaron a cabo experimentos 1) de selección de tamaños de mejillón, donde las jaibas fueron presentadas con 14 mejillones chicos y 14 grandes por separado (sin opción) y simultáneamente (con opción), 2) de abundancia relativa, donde los mejillones de ambas tallas fueron ofrecidos en proporción de 1:3, 3:1, y 3:3 y 3) rendimiento, donde se calculó la tasa neta de obtención de energía por unidad de tiempo invertido en atacar y consumir mejillones de ambos tamaños a partir de las tasas de consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \text{ g PS de jaiba}^{-1}$). Los resultados mostraron que los juveniles de *C. sapidus* no tienen preferencia por ningún tamaño de mejillón, y que abrieron tanto mejillones chicos como grandes utilizando una técnica de asalto o “emboscada”. Esta consiste en aprovechar el momento en que los mejillones se encuentran con las valvas abiertas para rápidamente insertar uno o ambos quelípedos entre las mismas y cercenar el músculo aductor. El empleo consistente de esta técnica sugiere que aunque obtienen una mayor cantidad de energía al consumir mejillones grandes que chicos, esta estrategia de alimentación se basa más en la minimización del tiempo invertido en la alimentación que en la maximización del rendimiento obtenido.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas los estudios de interacción depredador-presa se han multiplicado (Crayford y Goss-Custard, 1990; Egglestone, 1990a; Mansour y Lipcius, 1991), generando conocimiento útil y novedoso para la realización de variadas investigaciones en ecología marina. La depredación puede influir en poblaciones de presas locales, limitando tanto su distribución, abundancia y estructura demográfica (Paine, 1976; Raffaelli y Milne, 1987; Virnstein, 1977), como muchas características fisiológicas, morfológicas y poblacionales, incluyendo las historias de vida de las presas, que son el resultado de presiones ejercidas por la depredación (Seed y Brown, 1978; Seed, 1990).

Información de calidad sobre las estrategias de forrajeo contribuye al conocimiento de las interacciones poblacionales y de los mecanismos reguladores de la abundancia y distribución de especies explotadas comercialmente (Beukema, 1991; Bisker y Castagna, 1987; Lake *et al.*, 1987). Esta información sirve para mejorar las estrategias de producción de especies comerciales a través de técnicas de policultivo o cultivo extensivo, permitiendo el diseño de planes integrales para el manejo de los recursos acuáticos (Ardizzone, 1988; Dare *et al.*, 1983; Gibbons y Castagna, 1985).

Dentro del estudio de las relaciones de depredación sobresale el aspecto de la selección de presas. A través de la remoción de ciertos tipos y tamaños de presas, los depredadores ayudan a mantener la estructura y dinámica del ecosistema del que forman parte (Akumfi y Hughes, 1987; Seed, 1980), mientras que las variaciones en la abundancia de presas pueden controlar a su vez el crecimiento poblacional de sus depredadores a través de la competencia inter e intra-específica (Lawton, 1989; Paine, 1980). Varios autores han examinado la conducta y mecanismos de la selección de presas. Así como los hábitos alimenticios de los cangrejos brachyuros (Elnor y Hughes, 1978; Hughes y Seed, 1995; Jubb *et al.* 1983; Rheinallt, 1986). Estos autores han discutido sus resultados dentro del contexto de la Teoría del Forrajeo Óptimo, según la cual un depredador selecciona su dieta para obtener la máxima cantidad de energía neta por unidad de tiempo de manejo (Charnov, 1976; Hughes, 1980).

Barbeau y Sheibling (1994) definieron como conducta de selección activa aquella en la que un depredador consume un tipo de presa más frecuentemente cuando tiene opción de escoger un tipo de presa en particular que cuando no la tiene. La base de la selección de presas puede estar determinada por diversos factores, entre los que se cuentan, el tamaño o cantidad de biomasa de la presa (Creswell y McLay, 1990; Elner y Hughes, 1978), el atractivo (Croy y Hughes, 1991; Kislalioglu y Gibson, 1976), la facilidad de atraparla (Boulding, 1984; Mascaró y Seed, 2000b) y su abundancia relativa (Eggleston *et al.*, 1992; Mansour y Lipcius, 1991). Así, encontramos que los cangrejos pueden presentar estrategias de alimentación muy flexibles, mismas que van adecuando a condiciones muy particulares del medio. Tal es el caso de *Cancer novaezelandae*, que maximiza la obtención de energía al seleccionar entre varias especies de presas, en tanto que reduce el tiempo de forrajeo al seleccionar entre varios tamaños de la misma especie de presa (Cresswell y Maclay, 1990).

Por la morfología y biomecánica de sus quelípedos, los portúnidos son cangrejos brachyuros sumamente diestros, capaces de capturar tanto presas altamente móviles, como presas semisésiles de concha dura (Rheinallt y Hughes, 1985). Son omnívoros oportunistas que consumen una gran variedad de presas, desde pequeños crustáceos, moluscos, nemátodos y poliquetos (Blundon y Kennedy, 1982b; Hsueh *et al.*, 1992; Leber, 1983; Menzel y Hopkins, 1955), hasta material vegetal y grandes cantidades de detrito (Rosas, 1989). A través de la predación pueden reducir substancialmente las densidades de las poblaciones que constituyen sus presas (Blundon y Kennedy, 1982a; Menzel y Hopkins, 1955).

La jaiba azul, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1986), es un portúnido que puede utilizar tanto sus habilidades táctiles para consumir presas sedentarias, como las visuales para consumir presas móviles (Hughes y Seed, 1995). Los bivalvos, crustáceos y peces forman parte de su dieta natural (Darnell, 1959; Hughes y Seed, 1981; Hsueh *et al.*, 1992). Dada su naturaleza voraz y su amplia distribución en la costa Atlántica de América (Williams, 1965; 1974; 1984), la jaiba azul ha sido considerada una peste en las zonas de cultivo de varias especies de bivalvos explotados

comercialmente (Bisker y Castagna, 1987; Egglestone 1990b; Seed, 1980). Asimismo, *C. sapidus*, junto con otras especies del género *Callinectes*, constituyen un recurso de valor económico considerable en el sur del Golfo de México (Domínguez-Trejo *et al.*, 1997), donde son explotadas para su comercialización como pulpa de jaiba y jaiba suave.

Por lo anterior, *C. sapidus*, ha sido una especie ampliamente estudiada, siendo que la mayoría de las investigaciones sobre su alimentación han tratado sobre individuos en su etapa adulta (Seed y Hughes, 1997). Los estudios sobre juveniles de esta especie, sin embargo, son escasos. El efecto de la depredación de juveniles en las poblaciones de presas puede ser considerable, ya que son más abundantes y presentan tasas de ingestión por unidad de biomasa mayores que las de los adultos (Rangely y Thomas, 1987). Por otra parte, juveniles y adultos se encuentran distribuidos en zonas diferentes, lo cual, aunado a las diferencias en tamaño y fuerza de los quelípedos, influye en las estrategias de forrajeo desplegadas por los juveniles en comparación con aquellas desplegadas por sus congéneres mayores (Mascaró y Seed, 2001). Dadas estas diferencias, resulta de gran importancia estudiar las estrategias de alimentación que utilizan las jaibas juveniles y sus consecuencias sobre las poblaciones de presas.

ANTECEDENTES

Existen numerosos estudios sobre la conducta de alimentación de cangrejos portúnidos. Muchos han reportado el efecto de la depredación de cangrejos sobre ciertas poblaciones de sus presas naturales: mejillones (Dare *et al.*, 1983; Davidson, 1986; Kitching *et al.*, 1959), ostiones (Eggleston, 1990a; Menzel y Hopkins, 1955), almejas (Arnold, 1984; Blundon y Kennedy, 1982a), berberechos (Mascaró y Seed, 2000a; Sánchez-Salazar *et al.*, 1987), caracoles (Elner y Rafaelli, 1980; Hughes y Elner, 1979), y camarones peneidos (Hsueh *et al.*, 1992). Otros han examinado en detalle los aspectos de su conducta y mecanismos de depredación (Arnold, 1984; Blundon y Kennedy, 1982b; Lin, 1991; Menzel y Hopkins, 1955), así como las características de sus quelípedos (Rheinallt y Hughes, 1985; Micheli, 1995; Seed y Hughes, 1997). Otros más se han dedicado a estudiar su dieta natural a partir de contenidos estomacales (Moncada y Gómez, 1980; Rosas, 1989), así como a su ecofisiología (Rosas y Lázaro-Chávez, 1986).

En un estudio sobre la base de selección de cuatro especies de bivalvos de distintos tamaños, Mascaró y Seed (2001a; 2001b) reportaron que los juveniles de *Carcinus maenas*, un portúnido sumamente voraz del Atlántico Norte, exhiben una conducta menos selectiva que la de los adultos. Su explicación es que los juveniles de *C. maenas* están restringidos por el tamaño y fuerza de sus quelípedos a consumir sólo los individuos más pequeños de las cuatro especies de bivalvos ofrecidas, obligándolos a consumir individuos de todas las especies de presas para satisfacer los altos requerimientos energéticos que tienen estos cangrejos en su etapa juvenil. Los adultos de *C. maenas*, por el contrario, poseen quelípedos más poderosos y pueden abrir individuos mayores; por ello seleccionan las especies de presas que más prefieren sobre la base de la obtención de un mayor rendimiento.

En un trabajo previo, Mascaró (1998) describió las técnicas específicas que utiliza *C. maenas* para abrir mejillones *Mytilus edulis*. Encontrando que para atacar los mejillones más grandes, tanto los

cangrejos juveniles como los adultos utilizan una técnica que consiste en morder los bordes posteriores de las valvas de la presa, para después insertar el dácilo entre ellas y cercenar el músculo aductor del mejillón. A pesar de ser una técnica de apertura relativamente exitosa, requiere de una inversión grande de tiempo y los cangrejos sólo la utilizaban sobre mejillones mayores cuando otras técnicas habían fallado previamente.

Castillo (2003) llevo a cabo un estudio sobre ecología trófica en la Laguna de Las Palmas, una pequeña laguna que forma parte del Sistema Pom-Atasta-Puerto Rico-Términos, identificando a *Callinectes rathbunae* como la especie de macrocrustáceos mas abundante, seguida de *C. sapidus* registrando que el grupo más abundante de la epifauna e infauna fueron los tanaidaceos. Sin embargo, el componente alimenticio que se presentó de manera más frecuente en los estómagos de ambas especies de jaibas fueron los bivalvos. Este resultado reveló que, a pesar de ser oportunistas, las jaibas tienen una conducta selectiva por el tipo de alimento presente, ya que no existe una relación directamente proporcional entre la abundancia de las diversas presas en el medio y la frecuencia de ocurrencia de los componentes dietéticos.

Los estudios sobre conducta de alimentación han demostrado que cuando a adultos de *C. sapidus* le son ofrecidos mejillones *Geukensia demissa* de varios tamaños, las jaibas azules adultas tienen una clara preferencia por los más pequeños (Hughes y Seed, 1981). Esto puede deberse a que la selección de los mejillones más pequeños reduce el riesgo de dañar las estructuras de alimentación, como quelípedos y boca (Juanes, 1992), a la vez que minimiza el tiempo de manejo (Hughes y Seed, 1981). Ambas estrategias incrementan la probabilidad de sobrevivencia de las jaibas, mismas que son a su vez vulnerables a la depredación. Sin embargo, *C. sapidus* de 43-70 mm AC (distancia máxima entre las espinas laterales cefalo-torácicas) muestra preferencias por tamaños de caracoles *Bittium varium* > 3.3 mm de largo (Cote *et al.*, 2001; Martín *et al.* 1989) a pesar de tener acceso a caracoles mas pequeños (<2.5 mm). Los autores explicaron sus resultados en función tanto de la distribución de los diferentes tamaños de caracoles, como de la probabilidad que las jaibas tenían de encontrarlos, atacarlos y abrirlos.

Hidalgo (2002) al investigar la selección de tamaños de camarón blanco *Litopenaeus setiferus* (L) por parte de la jaiba azul *Callinectes sapidus*, encontraron que las jaibas de 30-50 mm de ancho de caparazón (AC) no tienen preferencia por ningún tamaño de camarón en particular, y consumen todas las tallas de camarón ofrecidas (70-90 mm, 40-60 mm y 10-30 mm de largo total: LT) en números similares. Las jaibas de 90-110 mm AC, por el contrario, seleccionaron los camarones grandes. Estos resultados indican que las estrategias de alimentación que presenta *C. sapidus* varían de un tipo de presa a otro y dentro de la misma combinación de presa y depredador, varían de un tamaño de jaiba a otro. Es por ello que se requieren estudios que incluyan una amplia diversidad de situaciones potenciales (distintos tamaños y especies de presas, distintos tamaños de depredadores, etc) para lograr explicar los patrones observados.

SINOPSIS DE *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896)

El cefalotórax en el género *Callinectes* se encuentra fusionado (cabeza y el tórax). Poseen cinco pares de apéndices; el primer par constituye una fuerte pinza capaz de usarse en la defensa y para conseguir alimento. Los siguientes tres pares de apéndices sirven para caminar, y el último par se encuentra modificado (aplanado en forma de remo) para la natación. Su cuerpo es de forma oval, más ancho que largo, y de color verde en la mayoría de las especies, aunque en algunas se presentan tonalidades café y oscuro.

En el género *Callinectes* los dos sexos se distinguen según la forma del abdomen, siendo para los machos largo y delgado, en forma de “T” invertida. En las hembras sexualmente inmaduras toma una forma triangular, mientras que en las maduras es redondeado. Los pleopódos en las hembras están localizados por pares, uno en cada segmento abdominal excepto en el último, presentando una forma de “Y” con pequeñas cerdas sobre las cuales se depositan los huevecillos fertilizados hasta su eclosión.

Los ojos en este género están montados en prolongaciones móviles que se proyectan al frente del caparazón, con la posibilidad de plegarse a éste en caso de peligro. Internamente el organismo se encuentra dividido en dos secciones separadas por estructuras esqueléticas: la parte de los órganos vitales que incluyen los sistemas respiratorio, circulatorio, nervioso y digestivo, que se localiza aproximadamente en el centro del cuerpo y la porción muscular que se localiza a cada lado de la sección central. Esta última está constituida por los músculos que controlan los apéndices locomotores, que se encuentran insertos en la superficie interna del caparazón. Cada uno de éstos está compartimentalizado casi totalmente por estructuras esqueléticas (es la parte comestible del cuerpo de la jaiba). Su caparazón está compuesto por quitina que se forma por la deposición de sales de calcio (Valencia, 1983).

Las jaibas de este género poseen un gran poder de regeneración, para compensar la pérdida de todos sus apéndices locomotores, e incluso hasta del abdomen (Barnes, 1977; Chavéz, 1965; Fingerman, 1972; Pounds, 1964; Ricker, 1968; Ruiz-Durá, 1978).

La temporada reproductiva en el género *Callinectes* abarca desde la primavera hasta parte del verano y se lleva a cabo a temperaturas superiores a los 23 ° C (Ruiz-Dura, 1978). El apareamiento se efectúa de la siguiente manera: antes de que se realice la muda en la hembra, el macho establece un contacto ventral entre ambos. Cuando la muda ocurre, el macho copula con la hembra, guardando ésta el esperma para fecundar los óvulos hasta su debido tiempo (Bardach, 1972; Barnes, 1977). Las hembras ovígeras llevan los huevecillos (de color amarillo, naranja, café y hasta negro de acuerdo a su grado de desarrollo), adheridos a los pleópodos durante aproximadamente 15 días hasta su eclosión. Después de este periodo, los huevecillos atraviesan por una serie de estadios larvarios (larva Zoea), hasta llegar a la primera etapa cangreiforme. El crecimiento no es continuo, sino que ocurre conforme a las mudas del exoesqueleto (Arreguín, 1976; Bardach, 1972; Barnes, 1977; Chavéz, 1965; Daucherty, 1952, Pounds, 1964; Ricker, 1968; Ruiz-Dura, 1978).

Las jaibas de este género habitan en fondos lodosos y arenosos, presentando gran adaptabilidad a un hábitat eurihalino y hábitos excavadores. Por lo anterior, se distribuye ampliamente en las costas, desembocaduras de ríos y lagunas costeras, siendo especialmente numerosos en las áreas estuarinas. Se les encuentra en zonas templadas y tropicales. Su dieta es muy diversa, consta de algunos tipos de vegetación y pequeños peces, siendo su alimento preferencial la carne y otros crustáceos, practicando incluso el canibalismo.

Probablemente tienen pocos enemigos aunque forman parte substancial de la dieta de tortugas, octópodos y algunos peces. Se han localizado restos de jaibas pequeñas en el tracto digestivo de róbalo, pargos y bagres, capturados durante los muestreos en zonas estuarinas (Valencia, 1983).

La jaiba azul, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896), se alimenta de gran variedad de grupos. Su dieta normalmente consiste en peces, invertebrados bentónicos y material vegetal (Darnell, 1959; Tagatz, 1968a; Van Engel, 1958; Williams, 1974). Su tiempo de vida es de 2 a 3 años (Jaworski, 1972; Williams, 1965; 1974) alcanzando el estado adulto entre los 12-18 meses de crecimiento (Churchill, 1919; Darnell, 1959; Fischler, 1965; Van Engel, 1958).

Las hembras viven en agua salobre y vuelven al agua de alta salinidad para la incubación de los huevos. Su reproducción tiene lugar bajo la influencia del agua salina de los estuarios (Barnes, 1977; Futch, 1965). Alrededor de los once meses, entre el estado juvenil y el adulto, las hembras se aparean (Churchill, 1919; Van Engel, 1958; Williams, 1965). Antes de la última muda de la hembra es llevada de un lado a otro debajo del macho, y la copulación tiene lugar después de la muda. Los huevos son puestos algún tiempo después y se fijan a las cerdas de los pleópodos debajo del abdomen plegado, usualmente durante uno a diez meses después del apareamiento (Tagatz, 1968a). En las zonas templadas, el desove ocurre en los meses de primavera o invierno, asegurando que existan las condiciones favorables para la sobrevivencia de las larvas. Algunas hembras engendran solamente once o doce veces en su tiempo de vida (Tagatz, 1968b; Van Engel, 1958; Williams, 1974). En todo el tiempo de reproducción, produce de 700,000 a 2 millones de huevos (Churchill, 1919; Van Engel, 1958; Williams, 1965), los cuales son llevados durante 7-14 días hasta que surgen como Zoea (Fischler, 1965; Sandoz y Rogers, 1944; Van Engel, 1958).

Su distribución geográfica dentro de la república mexicana es de Tampico en Tamaulipas, Laguna de Pueblo Viejo, Laguna de Tamiahua, Salobre de Playa Norte, Chachalacas, Laguna de Mandinga, sistema lagunar de Alvarado y Barra de Sontecomapan en Veracruz, Laguna de Términos en Campeche, Bahía y Banco de Campeche (Raz-Guzmán et al., 1992) Puerto Morelos y Chetumal en Quintana Roo (Raz-Guzmán y Sánchez, 1996).

Clasificación taxonómica:

Phylum: Arthropoda
Clase: Malacostraca
Orden: Decapoda
Familia: Portunidae
Género: *Callinectes*
Especie: *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896

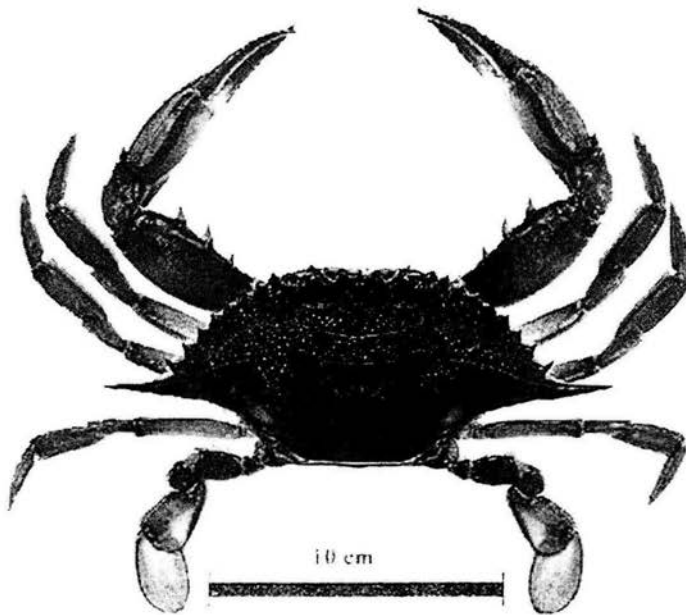


Figura 1. Foto del adulto de la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1986).

SINOPSIS DEL GÉNERO *Brachidontes* Swainson, 1940

Los mejillones del género *Brachidontes* tienen una concha de color nacarado en forma de gota, con la porción anterior casi puntiaguda, de 2 a 3.5 cm de largo. Poseen el peristraco amarillo, y la superficie de la concha es ornamentada con numerosas costillas finas dispuestas radialmente. Los márgenes de la concha son crenulados y tienen la abertura bisal ventral delgada. Viven apiñados en las raíces del mangle y sobre casi cualquier sustrato duro (Mille y Pérez, 1993).

SINOPSIS DE *Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758)

La concha de *Brachidontes exustus* es oblicua, con la bisagra inflada abajo del margen, el cual es corto y recto, de tipo dentado, con margen ventral largo, casi recto. Tiene un tamaño de 20 a 60 mm de largo, con una altura de 10 mm y un largo de 28 mm. Su color es café oscuro, casi negro, el interior púrpura metálico con blanco y bordes azul grisáceo (Perry y Schwengel, 1995). La concha tiene una forma triangular alargada, moderadamente obesa, con el final anterior doblado como gancho. Su ornamentación se presenta en numerosas costillas radiales superficiales finas que se dividen cerca del margen ventral y generalmente están erosionadas cerca de los umbones, con una pequeña abertura bisal en el margen ventral. El área de la charnela en el final del área umbonal tiene 5 a 6 dientecillos muy pequeños y alargados situados sobre el borde de la concha. La línea paleal es débil, la impresión del músculo aductor posterior es más larga que la anterior y no tiene sifones.

Su hábitat es en sustratos a los que se puedan fijar mediante un biso fibroso, en ocasiones como competidores del ostión. Tienen hábitos alimenticios de filtradores formando parte de la epifauna de lagunas costeras tropicales y subtropicales. Se encuentran distribuidos desde el norte de Carolina a Texas (EUA), y hasta las Antillas, Brasil y Uruguay (García-Cubas, 1981).

Clasificación taxonómica:

Phyllum: Molusca
Clase: Pelecypoda
Familia: Mytilinae
Genero: Brachidontes
Especie: *Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758)

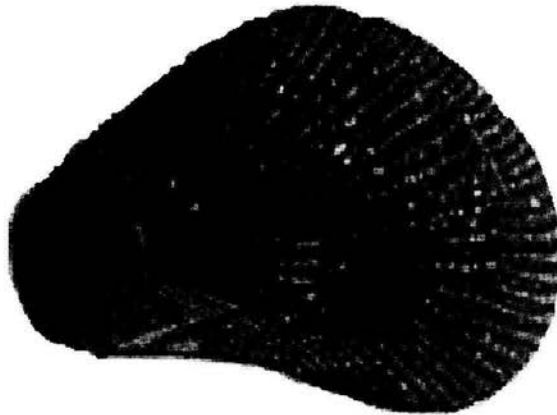


Figura 2. Foto del mejillón *Brachidontes exustus*
(Linnaeus, 1758).

OBJETIVO GENERAL

- ❖ Examinar la conducta de alimentación selectiva de juveniles de la jaiba azul *Callinectes sapidus*, cuando se alimenta de mejillones *Brachidontes exustus*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Determinar las tasas de consumo de dos tamaños de mejillón (*B. exustus*) por parte de juveniles de *C. sapidus* en condiciones de laboratorio.
- ❖ Determinar el efecto de la abundancia relativa de diferentes tamaños del mejillón *B. exustus* en la conducta de alimentación selectiva de juveniles de *C. sapidus*
- ❖ Establecer las bases de los patrones conductuales observados a partir de la obtención de las medidas del gasto energético y rendimiento que los juveniles de *C. sapidus* obtienen al alimentarse de los distintos tamaños de mejillón (*B. exustus*).

MATERIAL Y METODOS

1. Obtención y mantenimiento de los organismos

Jaibas

Las jaibas utilizadas a lo largo de los experimentos se obtuvieron de los pescadores locales de la zona de Tres Brazos en la Península de Atasta, Campeche (Figura 1). Las jaibas fueron capturadas con nasas jaiberas de 0.5 pulgadas de luz de malla utilizando cabezas de bagre o curvina como carnada. Las colectas fueron siempre realizadas entre las 8:00 y las 12:00 h.

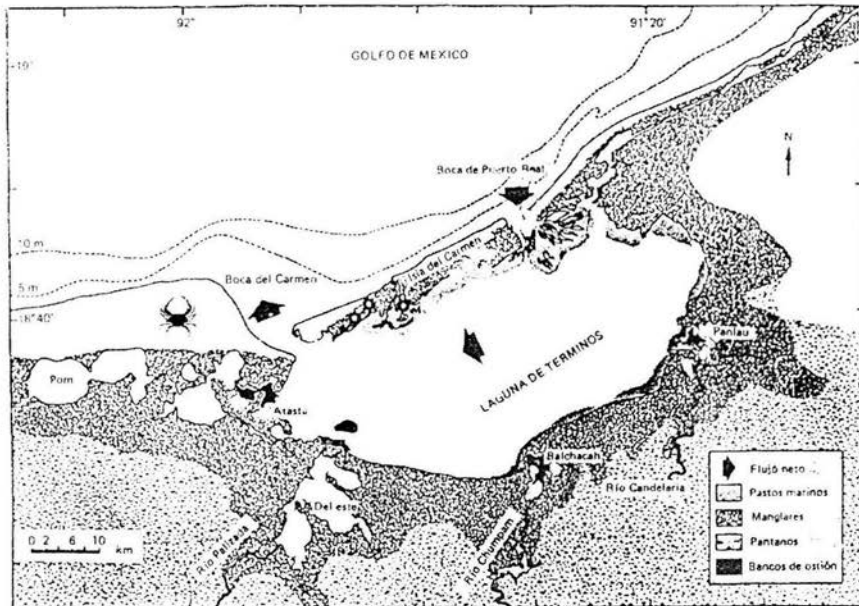


Figura 1. Mapa mostrando los lugares donde se recolectaron los organismos: a) los juveniles de *Callinectes sapidus*; zona de tres brazos y b) Mejillón *Brachidontes exustus*; en bancos de ostión cerca de la laguna del este (Tomado de Yáñez-Arancibia, 1986)

Con la ayuda de un vernier (± 0.05 mm) se midieron todos los individuos capturados y se seleccionaron las jaibas de 30-50 mm de ancho de caparazón (AC mm: distancia máxima entre las espinas laterales cefalo-torácicas). Se seleccionaron solo individuos en estadio de ínter muda y con todos los apéndices completos. Las jaibas fueron transportadas al laboratorio en neveras con hojas de mangle como refugios provisionales para conservar la humedad y evitar ataques que resultaran en daños en los apéndices.

Una vez en el laboratorio, las jaibas fueron mantenidas en estanques externos con una capacidad de 400 l con aireación constante. Para aclimatar a las jaibas a la salinidad experimental, se realizaron recambios diarios de agua aumentando la salinidad 5 ppm cada día hasta alcanzar 35 ppm. Se colocaron tubos de PVC y malla deshilachada (rafia) como refugios para evitar el canibalismo. Las jaibas fueron alimentadas dos veces al día con calamar fresco *ad libitum*. Antes de la primera alimentación (8:00 h), se retiraban los restos de calamar no consumido del fondo y se realizaba un recambio del 80% del agua.

Mejillones

Los mejillones fueron colectados manualmente en los bancos ostrícolas localizados en el oeste de Laguna de Términos (Figura 1) y colocados junto con las ostras en neveras con agua de la propia laguna. Una vez en el laboratorio, se separaron y midieron todos los mejillones con la ayuda de un vernier (± 0.05 mm). Estos fueron clasificados en mejillones chicos (6-12 mm de largo total: LT dimensión máxima de la concha) y grandes (12-18 mm LT), y colocados en acuarios de vidrio transparente (40 x 30 x 25 cm) con suficiente aireación. Para aclimatar a los mejillones a la salinidad experimental, se realizaron recambios diarios de agua aumentando la salinidad 5 ppm cada día hasta alcanzar 35 ppm. Fueron alimentados dos veces al día con una mezcla de microalgas *Tetraselmis chuii* y *Chaetoceros gracilis*, las cuales eran aclimatadas durante 6-8 h a temperatura ambiente (26-28 °C) antes de ser ofrecidas. Aquellos mejillones > 20 mm de largo total fueron desconchados y la carne congelada para otros fines.

2. Biometría.

Jaibas

En el laboratorio, se separaron 10 jaibas hembras y 10 machos de 30–50 mm de ancho de caparazón (AC mm), a las que se les midió la altura de ambos quelípedos (AQ mm: diámetro máximo del quelípedo en corte longitudinal) con la ayuda de un vernier (± 0.05 mm). Asimismo y para calcular la ventaja mecánica de los quelípedos ($VM = L_1/L_2$), se obtuvieron las distancias L_1 (distancia entre el pivote y el punto de inserción del músculo apódeme aductor, en mm) y L_2 (distancia entre el pivote y el punto más distal del dácilo, en mm; Figura 2).

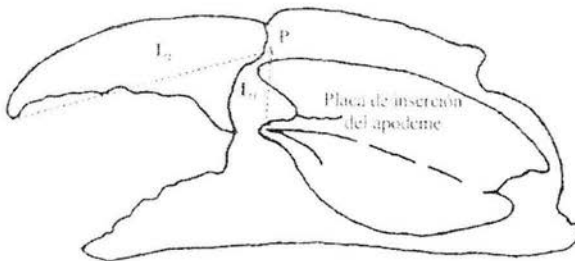


Figura 2. Diagrama que muestra la placa de inserción del músculo apódeme aductor en el quelípedo de un cangrejo, y las mediciones hechas para el cálculo de la ventaja mecánica en el extremo más distal del quelípedo (L_1/L_2); P= pivote del dácilo y el propodio (Hidalgo, 2002).

Con la finalidad de reconocer si existen diferencias morfológicas entre machos y hembras, así como entre el quelípedo mayor y menor, se aplicaron pruebas de t-Student comparando el ancho del caparazón (mm), altura (mm) y ventaja mecánica de los quelípedos.

A otros 10 individuos (hembras y machos mezclados) del mismo intervalo de tamaño se les determinó el peso húmedo (PH) con la ayuda de una balanza analítica (± 0.0005 g). Posteriormente fueron secados en una estufa a 60°C durante 72 h para obtener su peso seco constante (PS).

Mejillones

Se separaron 10 mejillones de cada una de las tallas (chicos y grandes) a los que se les determinó el largo total (LT mm), altura total (AT mm: dimensión máxima perpendicular al LT) y ancho máximo (AM mm: dimensión máxima de una valva a la otra; Figura 3), peso húmedo (PH g), y peso seco (PS g). Por otra parte y con la ayuda de una bomba calorimétrica se tomaron muestras de músculo de 10 mejillones grandes para obtener su contenido calórico ($\text{J} \cdot \text{g PS}^{-1}$). Con los datos sobre la dimensión de la concha se calculó una medida del área superficial de la misma como:

$$\text{Área Superficial} = \left(\frac{LT + AT + AM}{3} \right)^2$$

Se aplicaron pruebas de t-Student para conocer las diferencias en área superficial, peso húmedo y peso seco entre los dos tamaños de mejillón.

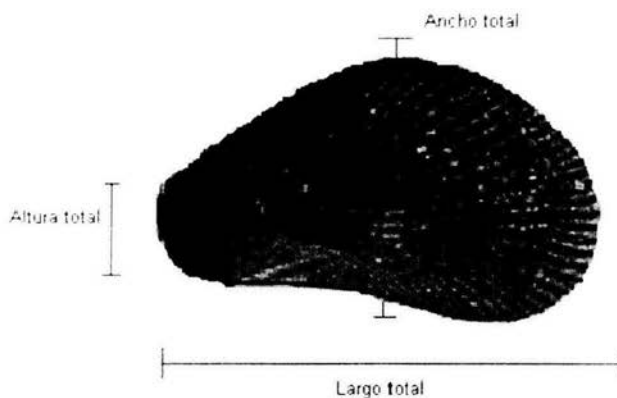


Figura 3. Mediciones realizadas a *B. exustus*; el largo total LT mm), altura total (AT mm, dimensión máxima perpendicular al LT), y ancho máximo (AM mm: dimensión máxima de una valva a la otra).

3. Experimentos de selección de tamaños de mejillón

Sistema de recirculación de agua de Mar

Los experimentos se llevaron a cabo en acuarios de vidrio transparente (40 x 30 x 25 cm) conectados a través de un sistema de recirculación de agua de mar totalmente cerrado (Figura 4). Este estaba conformado por un reservorio de agua de aproximadamente 450 l, con una zona de

CUARTO DE RECIRCULACIÓN
(sin escala)

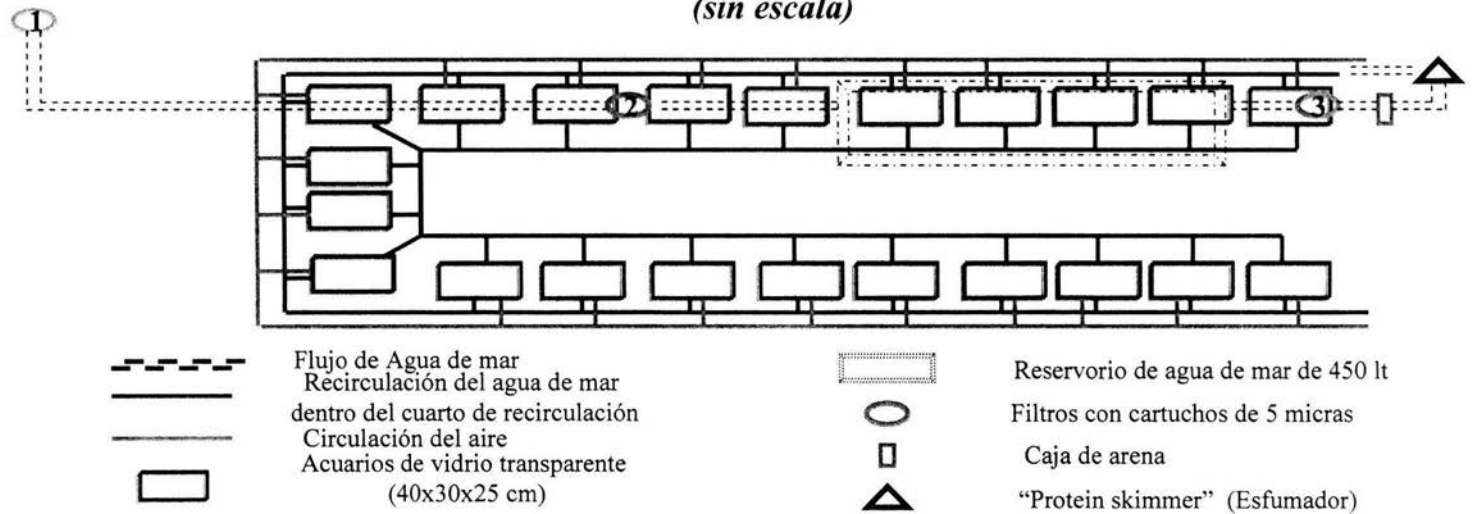


Figura 4. Sistema de recirculación de agua mar totalmente cerrado, conformado por un reservorio de agua aproximadamente 450 l, con una zona de sedimentación y otra de aireación, un filtro de arena y un "protein skimmer".

sedimentación y otra de aireación. Del reservorio el agua era bombeada a un filtro de arena, pasando antes por un filtro de cartucho de 5 micras. Posteriormente, el agua pasaba por un “protein skimmer” para que fuesen retiradas las moléculas mayores y de ahí el agua era devuelta al reservorio. Simultáneamente, el agua del reservorio era bombeada a los acuarios a través de mangueras conectadas a llaves para controlar el flujo en un leve goteo. Cada acuario tenía un sistema de airlift que aseguraba una correcta circulación de agua, mientras ésta era oxigenada adecuadamente. Los acuarios estaban diseñados para que la columna de agua se mantuviera constante en 20 cm de altura, y el agua que sobrepasaba este nivel era desbordada a un tubo recolector que devuelve el agua al reservorio para reiniciar el ciclo. Todos los acuarios tenían una malla cubriéndolos, para evitar que los organismos pudieran escapar mientras no eran observados.

Los experimentos sin opción consistieron en que a cada una de 5 jaibas mantenidas individualmente se les ofrecieron 14 mejillones chicos (Tratamiento A), mientras que a otras 5 jaibas se les ofrecieron 14 mejillones grandes (Tratamiento B). Los experimentos de opción múltiple consistieron en que a 5 jaibas se les ofrecieron 7 mejillones chicos y 7 grandes simultáneamente (Tratamiento C). Cada experimento tuvo una duración de aproximadamente 15 días. La temperatura del agua y el fotoperíodo se mantuvieron constantes a 27 ° C y 14 horas luz: 10 horas oscuridad, respectivamente. La salinidad se mantuvo constante a 35 ppm (35.3 ± 0.6 ppm).

El número de mejillones consumidos fue registrado dos veces al día (8:00 y 20:00 h) y a aquellas presas faltantes fueron sustituidas por otras de la misma clase de tamaño para mantener la densidad de organismos constante. Durante los experimentos en los que a las jaibas se les ofreció sólo un tamaño de mejillón se realizaron observaciones tanto directas como a través de una cámara de video de las técnicas de búsqueda, apertura y consumo de los mejillones de ambos tamaños. Tres acuarios, uno con 14 mejillones chicos, otro con 14 mejillones grandes y otro con 7 mejillones de cada tamaño (7 chicos + 7 grandes) en ausencia de jaibas fueron llevados concurrentemente para determinar la mortalidad de las presas por causas diferentes a la predación. Cualquier jaiba que

mudase dentro del periodo experimental fue inmediatamente sustituida por otra de tamaño similar. Los resultados fueron expresados como el número de mejillones consumidos $\bullet 12 \text{ h}^{-1} \bullet \text{jaiba}^{-1}$ y como biomasa (g de peso seco) $\bullet 12 \text{ h}^{-1} \bullet \text{jaiba}^{-1}$ consumida.

Para comparar las tasas de consumo de mejillones de distinto tamaño durante los experimentos sin opción se utilizaron pruebas de t- Student para muestras independientes. Con la finalidad de conocer si las tasas de consumo de mejillones varían con la salinidad, se repitieron los experimentos de selección de tamaños a una salinidad constante de 16 ppm (16.03 ± 0.8 ppm). Se aplicaron pruebas de t-Student entre las tasas de consumo de mejillones chicos y grandes (ofrecidos por separado) en las dos salinidades experimentales.

Para determinar si las jaibas exhiben una conducta de selección activa, los números de mejillones consumidos en cada clase de tamaño en los experimentos de opción múltiple (frecuencias observadas) fueron comparados con las frecuencias esperadas para ese tamaño de presa calculadas a partir de los resultados de los experimentos sin opción de tamaño, mediante una prueba de G de clasificación única (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 1999).

4. Experimentos de abundancia relativa de los diferentes tamaños de mejillón.

Para determinar el efecto de la proporción de presas de distinto tamaño sobre la conducta selectiva de las jaibas se llevaron a cabo experimentos en donde a cada una de las 5 jaibas se les ofrecieron mejillones chicos y grandes en proporciones de 1:3 y 3:1. El número y tamaño de presas consumidos fueron registrados dos veces al día (8:00 y 20:00 h.) y aquellas presas faltantes fueron sustituidas por otras del mismo tamaño para mantener las proporciones constantes. Cabe hacer notar que el tratamiento que consiste en presentar a las jaibas con proporciones iguales de los tamaños de presas mas y menos consumidos (Tratamiento 1:1) equivale a los mismos números en que fueron realizados durante los experimentos de selección de tamaño (Tratamiento C). Los experimentos de

abundancia relativa fueron desarrollados bajo las mismas condiciones que los de selección de tamaño y los resultados expresados como el número de mejillones consumidas $\bullet 12 \text{ h}^{-1} \bullet \text{jaiba}^{-1}$ y como biomasa (g de peso seco) $\bullet 12 \text{ h}^{-1} \bullet \text{jaiba}^{-1}$ consumida.

El análisis estadístico de los resultados se llevó a cabo mediante pruebas de χ^2 que compararon las frecuencias de consumo de cada tamaño de mejillón observadas con aquellas esperadas de acuerdo con las proporciones de presas suministradas (Sokal y Rohlf, 1981; Zar, 1999).

5. Experimentos de gasto energético y rendimiento de las presas.

Para establecer si la selección de las jaibas sobre los tamaños de presas se ajusta a las predicciones de la Teoría de Forrajeo Óptimo (Hughes, 1980), se llevaron a cabo comparaciones entre la tasa de consumo de mejillones de las dos tallas durante los experimentos de opción múltiple y el rendimiento obtenido por las jaibas. El rendimiento neto fue calculado como la tasa neta de obtención de energía por unidad de tiempo invertido en atacar y consumir mejillones:

$$\text{Rendimiento} = \frac{\text{Beneficio} - \text{gasto}}{\text{Tiempo}}$$

El beneficio o ganancia energética (J) se calculó multiplicando el valor calórico promedio ($\text{J} \bullet \text{g PS}^{-1}$) del mejillón por el peso seco promedio de los mejillones chicos y grandes (g PS) y representa el contenido energético de cada tamaño de mejillón. El gasto energético por respiración ($\text{J} \bullet \text{g PS de jaiba}^{-1}$), por su parte, se obtuvo a partir de experimentos en cámaras respirométricas de flujo continuo donde una de cada 10 jaibas era colocada con tres mejillones de cada tamaño y el consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \bullet \text{g PS de jaiba}^{-1}$) fue registrado cada 10 segundos desde la búsqueda de la presa

hasta el final de su consumo (Figura 5). Para convertir el consumo de oxígeno a $J \cdot g$ PS de jaiba⁻¹ se utilizó el coeficiente oxicalórico de $14.3 J \cdot mg O_2^{-1}$ consumido (Lucas, 1993). Se utilizó como control una cámara con tres mejillones fuesen chicos o grandes.

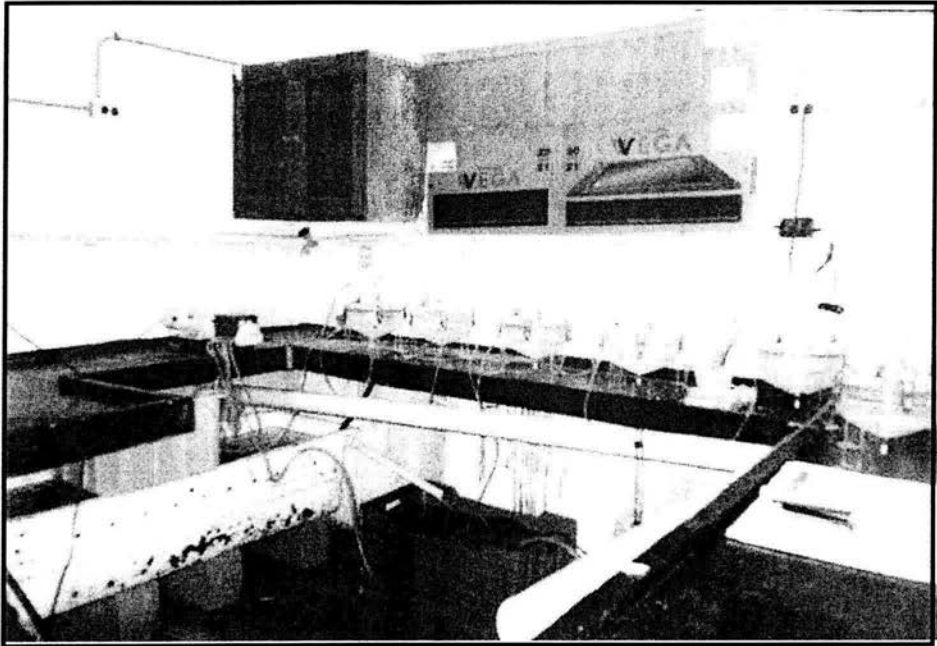


Figura 5. Sistema de flujo continuo con cámaras respirométricas utilizado durante los experimentos de gasto energético.

Para conocer el gasto energético total ($J \cdot g$ PS de jaiba⁻¹) durante el periodo de alimentación (desde que la jaiba toca al mejillón hasta que termina su consumo), se aplicó una regresión lineal a los datos de gasto energético y se obtuvo la ecuación de la recta. Posteriormente, se calculó el área bajo la curva de dicha recta, es decir, de un triángulo rectángulo de:

Base = Tiempo de alimentación final – Tiempo de alimentación inicial

y

Altura = Gasto energético final – Gasto energético inicial

Las diferencias entre el tiempo de alimentación empleado por las jaibas al alimentarse de camarones chicos y grandes, como los respectivos gastos energéticos obtenidos durante los experimentos de fisiología fueron evaluadas mediante pruebas de t-Student (Sokal y Rohlf, 1981; Zar, 1999).

RESULTADOS

1. Biometría

Jaibas

En la Tabla 1 se muestran valores promedio del ancho de caparazón, altura y ventaja mecánica de los quelípedos mayor y menor de machos y hembras de *C. sapidus* utilizados durante los experimentos. El ancho de caparazón promedio de hembras fue de 37.12 ± 5.64 mm y machos fue de 36.68 ± 4.76 mm, no mostrando diferencias significativas en el tamaño entre los sexos (Tabla 2).

Tabla 1. Valores promedio (\pm ds; n = 10) del ancho de caparazón, altura y ventaja mecánica de los quelípedos mayor y menor de machos y hembras de *C. sapidus* de 30-50 mm AC.

Mediciones	Machos	Hembras
Ancho Caparazón	36.68 ± 4.76	37.12 ± 5.64
Quelípedo Mayor		
Altura	4.19 ± 0.85	3.86 ± 0.73
Ventaja mecánica	0.28 ± 0.04	0.28 ± 0.05
Quelípedo Menor		
Altura	3.53 ± 0.79	3.40 ± 0.50
Ventaja mecánica	0.27 ± 0.05	0.30 ± 0.07

De la misma manera, el quelípedo mayor de los machos tuvo una altura (4.19 ± 0.85 mm) y una ventaja mecánica (0.28 ± 0.04) similares al de las hembras (3.86 ± 0.73 mm y 0.28 ± 0.05 , respectivamente; Tabla 1). El quelípedo menor de los machos también fue similar tanto en altura (3.53 ± 0.79 mm) como en ventaja mecánica (0.27 ± 0.05) al de las hembras (3.40 ± 0.50 mm y

0.30 ± 0.07 , respectivamente; Tabla 1).

El quelípido mayor tanto en machos como en hembras fue más alto que el quelípido menor, sin embargo las diferencias no fueron significativas (Tabla 2). En los machos el quelípido mayor tuvo mayor ventaja mecánica que el menor, mientras que en las hembras ocurrió lo contrario. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas en ningún caso, por lo que tanto las hembras como los machos de *C. sapidus* utilizados en estos experimentos presentaron quelípedos mayores y menores de tamaños y fuerzas potenciales estadísticamente similares.

Tabla 2. Resultados de *t*-Student (*gl* = 18) para comparar el ancho del caparazón (AC), la altura de los quelípedos mayor y menor (AQ), y la ventaja mecánica (VM) para machos (*n* = 10) y hembras (*n* = 10) de *C. sapidus* de 30-50 mm AC.

Comparaciones	Ancho de caparazón		Altura de quelípedos		Ventaja mecánica	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Entre sexos	0.19	0.85				
Quelípido mayor	-	-	-0.91	0.37	-0.30	0.77
Quelípido menor	-	-	-0.46	0.65	0.82	0.42
Entre quelípedos						
Machos	-	-	1.78	0.09	0.38	0.71
Hembras	-	-	1.65	0.12	-0.76	0.46

Mejillones

Las mediciones de los mejillones *B. exustus* de ambas clases de tamaño se muestran en el Tabla 3. Se puede observar que el área superficial de los mejillones grandes ($108.38 \pm 16.72 \text{ mm}^2$) es más del doble del área superficial de los mejillones chicos ($39.16 \pm 12.54 \text{ mm}^2$; $t = -10.47$; $p < 0.001$). De igual forma el peso húmedo sin concha de los mejillones grandes fue 4.2 veces mayor que el de los mejillones chicos ($t = -6.38$; $p < 0.001$), mientras que el peso seco de los mejillones

grandes fue 4.5 veces mayor que el de los chicos ($t = -6.19$; $p < 0.001$). El contenido calórico del músculo de mejillón fue de $20.1473 \pm 4.46 \text{ J} \cdot \text{g PS}^{-1}$.

Tabla 3. Valores promedio (\pm ds; $n = 10$) del largo total (mm), altura total (mm), ancho máximo (mm), área superficial (mm^2) de la concha de mejillones *B. exustus* chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT). Los valores promedio (\pm ds; $n = 10$) del peso húmedo (g) y peso seco (g) de los individuos también se presentan.

Mediciones	Mejillones	
	Chicos	Grandes
Largo total	9.21 ± 1.49	15.20 ± 1.44
Altura total	6.06 ± 1.01	10.15 ± 0.76
Ancho máximo	3.29 ± 0.62	5.80 ± 1.37
Área superficial	39.16 ± 12.54	108.38 ± 16.72
Peso húmedo	0.0174 ± 0.0090	0.0733 ± 0.0262
Peso seco	0.0022 ± 0.0010	0.0100 ± 0.0038

2. Experimentos de selección de tamaños de mejillón

Experimento sin opción

Salinidad de 35 ppm

Los juveniles de jaiba azul *C. sapidus* consumen mejillones *B. exustus* chicos a una tasa mayor ($10.6 \pm 1.7 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$) que los mejillones grandes ($6.7 \pm 1.7 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$; Figura 6A), pero esta diferencia en las tasas de consumo de número de mejillones no fue significativa ($t = 1.61$; $p = 0.15$; Tabla 4). Cuando las tasas de ingestión fueron expresadas como biomasa por unidad de tiempo (Figura 7A), se encontró que las jaibas consumieron significativamente una mayor cantidad de biomasa de mejillón grande ($0.067 \pm 0.017 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$) que de mejillón chico (0.023 ± 0.004

$g \cdot jaiba^{-1} \cdot 12 h^{-1}$; $t = -2.48$; $p < 0.05$). Durante los experimentos sin opción a 35 ppm sólo se registraron 2 mejillones chicos y 4 mejillones grandes muertos en los acuarios con ausencia de jaibas.

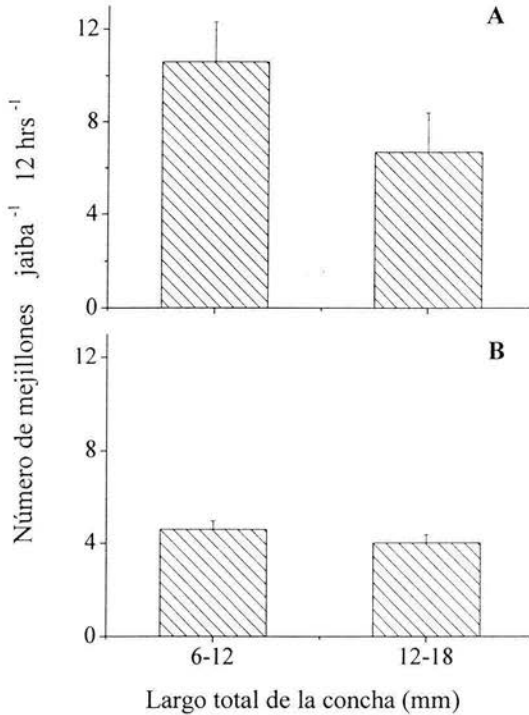


Figura 6.- Tasa de consumo (número • jaiba⁻¹ • 12 hrs⁻¹) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde los dos tamaños de mejillón fueron ofrecidos por separado (A), y simultáneamente (B) y bajo salinidad de 35 ppm.

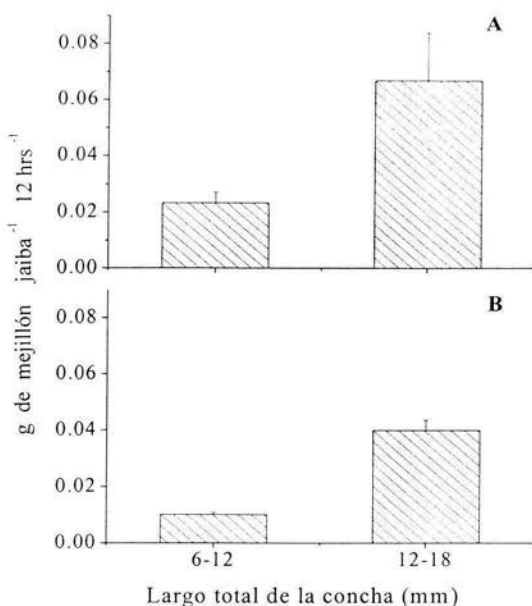


Figura 7.- Tasa de consumo ($\text{g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ hrs}^{-1}$) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde los dos tamaños de mejillón fueron ofrecidos por separado (A), y simultáneamente (B) y bajo salinidad de 35 ppm.

Salinidad de 16 ppm

Durante los experimentos sin opción de tamaño desarrollados a 16 ppm, se observaron resultados similares a aquellos obtenidos a 35 ppm, siendo que los juveniles de jaibas consumieron mejillones chicos en una tasa mayor ($9.56 \pm 2.31 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12\text{h}^{-1}$) que aquella en la que consumieron los mejillones grandes ($4.27 \pm 3.04 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12\text{h}^{-1}$, Figura 8A). Una vez más, no se detectaron diferencias significativas entre las tasas de consumo de número de mejillones chicos y

grandes a salinidad de 16 ppm ($t = -1.38$; $p = 0.24$; Tabla 4).

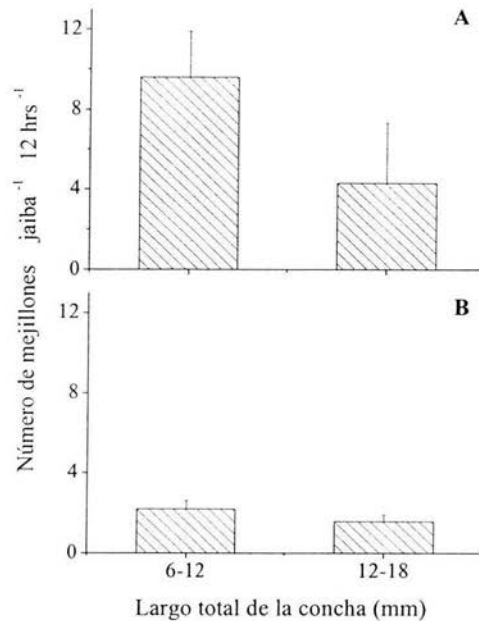


Figura 8.- Tasa de consumo (número • jaiba⁻¹ • 12 hrs⁻¹) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde los dos tamaños de mejillón fueron ofrecidos por separado (A), y simultáneamente (B) y bajo salinidad de 16 ppm.

Al expresar este consumo en términos de la cantidad de biomasa se observó que la tasa de consumo de mejillones chicos fue de 0.020 ± 0.005 $017 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$, mientras que la de mejillones grandes fue de 0.042 ± 0.030 $04 \text{ 017 g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ (Figura 9A). Los resultados de la prueba de t – Student aplicada a estos datos mostró que no existen diferencias significativas entre las tasas de

consumo de biomasa de mejillones chicos y grandes durante los experimentos desarrollados a salinidades de 16 ppm. Durante los experimentos sin opción a 16 ppm sólo se registró 1 mejillón chico muerto en los acuarios con ausencia de jaibas.

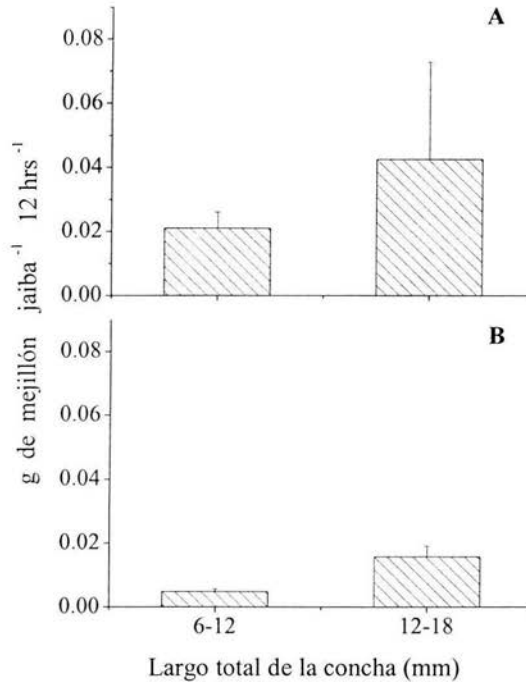


Figura 9.- Tasa de consumo ($\text{g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ hrs}^{-1}$) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde los dos tamaños de mejillón fueron ofrecidos por separado (A), y simultáneamente (B) y bajo salinidad de 16 ppm.

Experimento de opción múltiple

Salinidad de 35 ppm

Cuando se ofrecieron los dos tamaños de mejillones simultáneamente, se observó que las jaibas consumieron ambos tamaños de presas en tasas similares (mejillones chicos: 4.6 ± 0.4 y mejillones grandes: $4.0 \pm 0.4 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$; Figura 6B), sugiriendo que las jaibas no presentan una preferencia por algún tamaño de mejillón en particular. Al ser expresadas las tasas de consumo como biomasa consumida por unidad de tiempo, se encontró que la cantidad de biomasa de mejillón grande consumida fue marcadamente mayor que la de mejillón chico (0.040 ± 0.004 y $0.010 \pm 0.001 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$, respectivamente; Figura 7B). Sin embargo, no se aplicó una prueba de t-Student a estos resultados por no cumplir con el requisito de independencia. Durante los experimentos con opción a 35 ppm sólo se registraron 2 mejillones chicos y 3 grandes muertos en los acuarios con ausencia de jaibas.

La prueba de clasificación única (G) utilizada para comparar las tasas de consumo de los diferentes tamaños de mejillón durante los experimentos sin opción y los de opción múltiple mostró que si hay diferencias significativas ($G = 62.61$; $p < 0.001$; Tabla 5) entre las tasas de consumo observadas (experimentos con opción múltiple) y las esperadas (calculadas a partir de los experimentos sin opción). Durante los experimentos con opción múltiple, las jaibas consumieron significativamente menos mejillones chicos y más mejillones grandes que los consumidos durante los experimentos sin opción.

Salinidad de 16 ppm

Cuando a las jaibas se les ofrecieron ambos tamaños de mejillón simultáneamente, se observó que la

tasa de consumo de mejillones chicos fue de $2.19 \pm 0.42 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$, mientras que la de mejillones grandes fue de $1.58 \pm 0.33 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ (Figura 8B). Estos resultados expresados en términos de biomasa mostraron que las tasas de consumo de mejillones chicos fue de $0.004 \pm 0.009 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$, mientras que la de mejillones grandes fue de $0.015 \pm 0.003 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ hrs}^{-1}$. Estos resultados indican que la cantidad de biomasa que les aportan los mejillones grandes es mayor que la de los chicos, aunque no se aplicaron pruebas estadísticas para evaluar la comparación directa de éstos resultados. Durante los experimentos con opción a 16 ppm sólo se registró 1 mejillón grande muerto en los acuarios con ausencia de jaibas.

La prueba de clasificación única (G) mostró que en los experimentos desarrollados a una salinidad de 16 ppm también hay diferencias significativas ($G = 8.83$; $p < 0.01$; Tabla 5) entre las tasas de consumo observadas (experimentos con opción múltiple) y las esperadas (calculadas a partir de los experimentos sin opción). Aquí también, las jaibas consumieron significativamente menos mejillones chicos y más mejillones grandes cuando tuvieron opción que cuando no la tuvieron.

Comparación entre salinidades experimentales

Al comparar las tasas de consumo de mejillón de un mismo tamaño entre las dos salinidades experimentales, se observó que los juveniles de *C. sapidus* consumieron mejillones chicos ($t = -0.365$; $p = 0.733$) en tasas similares independientemente de la salinidades (Tabla 4). De igual forma las jaibas consumieron mejillones grandes en tasas similares en ambas salinidades ($t = -0.695$; $p = 0.537$).

Tabla 4. Resultados de *t*-Student para comparar el consumo de mejillones *B. exustus* chicos y grandes número de mejillones consumidas • 12 h⁻¹ • jaiba⁻¹ por *C. sapidus* (30-50 mm AC) en experimentos sin opción de mejillón realizados a salinidades de 35 y 16 ppm. Mejillones chicos: 6-12 mm LT; grandes: 12-18 mm LT.

Comparaciones	Pruebas de <i>t</i> - Student		
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>gl</i>
Entre tamaños	1.606	0.146	8
35 ppm	-0.704	0.520	4
16 ppm			
Entre salinidades			
Chicos	-0.365	0.733	4
Grandes	-0.695	0.537	3

Técnicas de apertura de mejillones

Tanto las observaciones directas como las grabaciones de video realizadas durante los experimentos de selección de tamaños de mejillón mostraron que las técnicas de manipulación para atacar y abrir las presas fueron similares para mejillones chicos y grandes. Estas consistieron en ataques repentinos donde la jaiba dejaba caer su masa corporal sobre el mejillón que se encontraba con las valvas abiertas debido a actividades respiratorias (Figura 10A). Esta técnica de ataque permitió emboscadas que sorprendían a los mejillones abiertos, las cuales era rápidamente seguida de la inserción de las puntas de cualquiera de los dos quelípedos entre las valvas del mejillón. Una vez insertos los quelípedos, las jaibas podían cercenar el músculo abductor de los mejillones y separar fácilmente las valvas de la concha, exponiendo la carne (Figura 10B). Posteriormente, las jaibas consumían la carne del mejillón, llevándose cada valva por separado o ambas juntas hacia la boca, donde los apéndices bucales partían la carne y la introducían en la apertura bucal (Figura 10C).

Frecuentemente, utilizaban de forma indistinta uno de los quelípedos para pellizcar fragmentos de carne que pudieran haberse quedado adheridos al interior de la concha, e introducir los mismos a la boca. Las conchas de los mejillones abiertos de esta manera se mostraban prácticamente intactas, con ocasionales pequeñas rupturas despostilladas en los bordes posteriores de las valvas. Las jaibas siempre dejaron las conchas de mejillón limpias y desprovistas de cualquier fragmento de carne adherida (Figura 11).

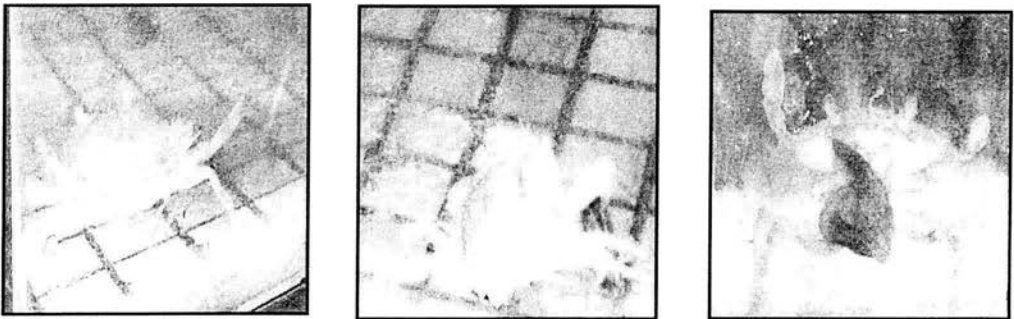


Figura 10. (A) Mientras *C. sapidus* permanece en un extremo del acuario; los mejillones depositados en el fondo del acuario respiran con las valvas semiabiertas. (B) La jaiba invierte una gran fuerza para abrir un mejillón, requiriendo de la mayoría de sus apéndices para sujetar el mismo en una posición que le permita seguir manipulándolo. (C) El consumo del mejillón por parte de la jaiba es de forma completa, limpiando perfectamente las conchas y dejándolas unidas por el umbo. La posición corporal durante este tiempo es característica.

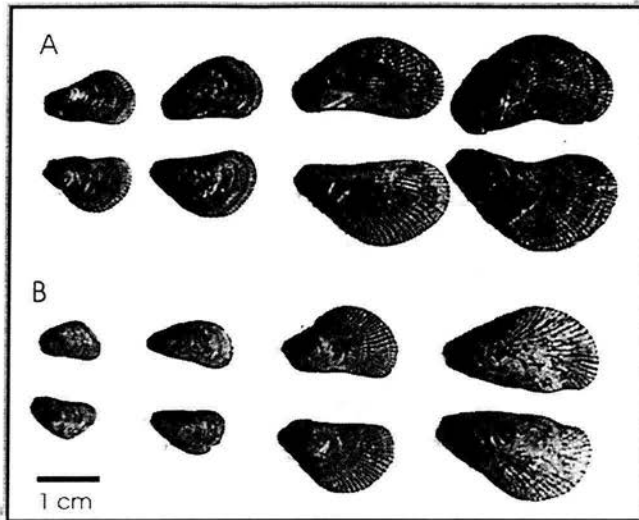


Figura 11. Restos de conchas de mejillones de distintos tamaños abiertos mediante la técnica del ataque sorpresa o emboscada. Cabe hacer notar el estado prácticamente intacto de los bordes de las valvas de los mejillones abiertos.

3. Experimentos de abundancia relativa de los diferentes tamaños de mejillón

Los resultados en cuanto a la abundancia mostraron que cuando a las jaibas les fueron ofrecidos mejillones chicos y grandes en proporción de 3:1, las jaibas consumieron en promedio $8.96 \pm 0.70 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ mejillones chicos, mientras que sólo consumieron $2.64 \pm 0.41 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ mejillones grandes (Figura 12A). El resultado de las pruebas de χ^2 (Tabla 5) mostraron que no hubo diferencias significativas entre la proporción de mejillones de distintos tamaños ofrecidos y aquellos consumidos ($\chi^2 = 2.65$; $p = 0.10$).

Tabla 5. Resultados de pruebas de χ^2 para comparar las frecuencias de consumo de mejillones *B. exustus* chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante a) los experimentos con opción múltiple y sin opción de tamaño de mejillón, y b) experimentos de abundancia relativa.

Comparaciones	Pruebas de χ^2	
	χ^2	<i>p</i>
a) Opción múltiple vs sin opción (1 chico : 1 grande)	62.61	< 0.001
b) Abundancia relativa		
3 chicos : 1 grande	2.645	0.104
1 chico : 3 grandes	52.763	< 0.001

Cuando a las jaibas se les ofrecieron mejillones chicos y grandes en una proporción de 1:3, las jaibas consumieron mejillones chicos en una tasa promedio de $2.98 \pm 0.15 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$, mientras que consumió mejillones grandes en una tasa promedio de $4.70 \pm 0.58 \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ (Figura 12B). El resultado de las pruebas de χ^2 (Tabla 5) mostraron que sí hubo diferencias significativas entre la proporción de mejillones de distintos tamaños ofrecidos y aquellos consumidos ($\chi^2 = 52.76$; $p < 0.001$), indicando que las jaibas consumieron más mejillones chicos y menos grandes que lo esperado por la proporción en la que fueron ofrecidos (1:3).

Los resultados de las tasas de consumo durante los experimentos de abundancia relativa expresados en términos de biomasa mostraron que cuando mejillones chicos y grandes fueron ofrecidos en una proporción de 3:1, las jaibas consumieron 0.019 ± 0.001 y $0.026 \pm 0.004 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ de mejillones chicos y grandes respectivamente (Figura 13A). Cuando los mejillones chicos y grandes fueron ofrecidos en una proporción de 1:3, las jaibas consumieron 0.006 ± 0.0003 y $0.046 \pm 0.005 \text{ g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ h}^{-1}$ de mejillones chicos y grandes respectivamente (Figura 13B).

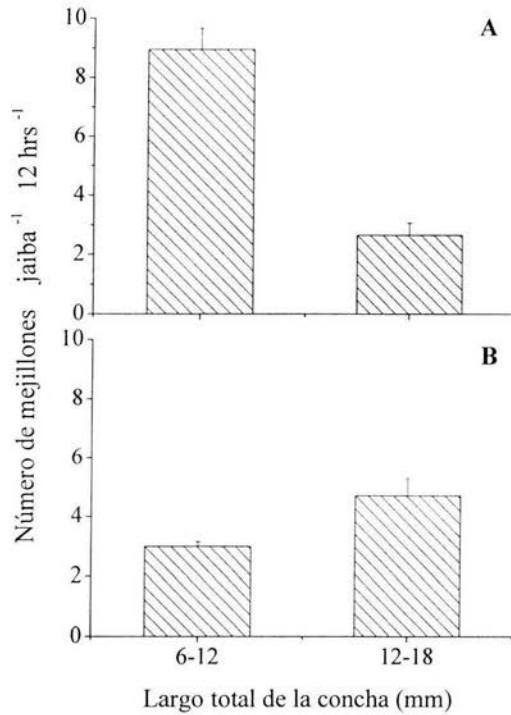


Figura 12.- Tasa de consumo (número • jaiba⁻¹ • 12 hrs⁻¹) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde mejillones chicos y grandes fueron ofrecidos en proporción de 3:1 (A) y 1:3 (B).

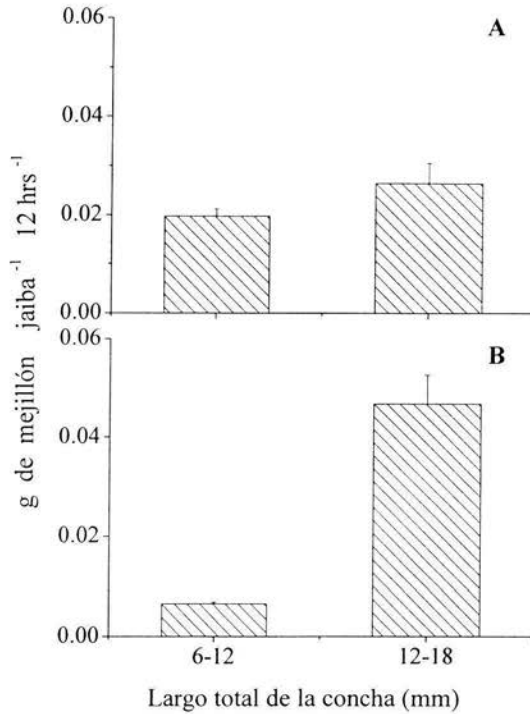


Figura 13.- Tasa de consumo ($\text{g} \cdot \text{jaiba}^{-1} \cdot 12 \text{ hrs}^{-1}$) de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por parte de *C. sapidus* (30-50 mm AC) durante experimentos donde mejillones chicos y grandes fueron ofrecidos en proporción de 3:1 (A) y 1:3 (B).

4. Experimentos de gasto energético y rendimiento de las presas.

El tiempo promedio que los juveniles de la jaiba azul *C. sapidus* llevaron en buscar, abrir y consumir los mejillones chicos fue de 0.15 ± 0.02 h (aproximadamente 524 s; Tabla 6), mientras

que tardaron 0.10 ± 0.02 h (aproximadamente 354 s) en buscar, abrir y consumir los mejillones grandes. No se encontraron diferencias significativas entre el tiempo que las jaibas dedican a consumir mejillones grandes y chicos ($t = -1.54$; $p = 0.14$).

El gasto energético promedio que los juveniles de *C. sapidus* tienen al consumir un mejillón chico es de 0.262 ± 0.062 J • g PS de jaiba⁻¹(Tabla 6), mientras que el gasto energético para consumir un mejillón grande es de 0.177 ± 0.068 J • g PS de jaiba⁻¹. No se encontraron diferencias significativas entre el gasto energético empleado para consumir mejillones chicos y grandes ($t = -0.91$; $p = 0.38$).

Tabla 6. Tiempo de alimentación (h ± es) y gasto energético promedio (J • g PS de jaiba⁻¹ ± es) de *C. sapidus* al alimentarse de mejillones *B. exustus* chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) durante los experimentos de consumo de oxígeno. La ganancia energética (J) y el rendimiento (J • h⁻¹) calculados a partir de estos datos también se presentan.

Mediciones	Mejillones	
	Chicos	Grandes
Tiempo de alimentación	0.15 ± 0.02	0.10 ± 0.02
Gasto energético	0.262 ± 0.062	0.177 ± 0.068
Ganancia	0.010	0.228
Rendimiento	-1.452	0.518

La ganancia en energía que obtienen los juveniles de *C. sapidus* al consumir un mejillón chico es de 0.010 J, mientras que la que obtienen al consumir mejillones grandes es de 0.228 J. Esto hace que el rendimiento obtenido por las jaibas expresado como la tasa neta de obtención de energía por unidad de tiempo invertido en la alimentación fuera de -1.452 J • h⁻¹ al consumir mejillones chicos y de 0.518 J • h⁻¹ al consumir mejillones grandes.

DISCUSIÓN

Los resultados de la presente investigación mostraron que cuando a los juveniles de *C. sapidus* se les ofrecen mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT) por separado (experimentos sin opción), éstos consumen en promedio un mayor número de mejillones chicos que grandes por unidad de tiempo (Figura 6A). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas estadísticamente y se puede concluir que las jaibas de 30-50 mm AC consumen ambos tamaños de mejillón en tasas similares. Dado que durante los experimentos sin opción las jaibas solo podían consumir un tamaño de mejillón en cada caso, éstos resultados por si solos no permiten identificar la presencia de una conducta selectiva. Para conseguir identificar dicha conducta, se les ofrecieron ambos tamaños de mejillón simultáneamente. Los experimentos con opción, mostraron que las jaibas consumieron ambos tamaños de presas en tasas similares (Figura 6B), sugiriendo la ausencia de una preferencia por un tamaño de mejillón en particular.

De acuerdo con Barbeau y Sheibling (1984) y Olabarria *et al.* (2002), una conducta selectiva sólo puede ser identificada y corroborada cuando se comparan las preferencias conductuales de un organismo en ausencia y presencia de opciones o alternativas. Para realizar esta comparación se diseñó una prueba de clasificación única que compara las tasas de consumo de los experimentos sin opción y con opción. Los resultados de dicha prueba mostraron que cuando tuvieron opción, las jaibas consumieron significativamente menos mejillones chicos y más mejillones grandes que los consumidos cuando no la tuvieron ($G = 62.61$; $p < 0.05$; Tabla 5). Así, los resultados indican la presencia de una predilección por los mejillones grandes, ya que mientras tuvieron opción de consumir presas alternativas, las jaibas consumieron mas mejillones grandes de los que consumieron cuando no había presas alternativas. Esta predilección por los mejillones grandes, sin embargo, no fue lo suficientemente grande como para que las jaibas dejaran de consumir mejillones chicos aún cuando tenían los grandes en una abundancia constante (Figura 6B). Los resultados de los experimentos de selección, por lo tanto, indican que cuando son alimentados

con una opción de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT), los juveniles de *C. sapidus* seleccionan los mejillones grandes, pero incluyen los chicos en su dieta.

La salinidad de Laguna de Términos tiende a ser relativamente alta en la mayor parte del área (Yañez-Arancibia, 1986), pero en las zonas estuarinas asociadas se tiene una salinidad que varía a lo largo del año entre 0–34 ppm (Contreras, 1985). En las zonas mas resguardadas y con mayor influencia de agua dulce las salinidades máximas registradas llegan sólo entre 17-20 ppm, (Bernal, 2000; Castillo, 2003). En altas salinidades se puede generar estrés fisiológico en los organismos sin llegar a producirles la muerte (Rosas, 1989). En el caso de muchos organismos acuáticos dicho estrés genera un incremento en la tasa metabólica para activar los mecanismos de osmoregulación, lo cual tiene como consecuencia un incremento en el consumo de oxígeno. Los experimentos de selección de tamaños de mejillón fueron realizados a una salinidad de 35 ppm y aun cuando la mortalidad de mejillones por causas diferentes a la depredación fue insignificante, las relativamente altas salinidades pudieron haber puesto a los mejillones bajo estrés fisiológico, obligándolos a permanecer mayor cantidad de tiempo con las valvas abiertas para facilitar el intercambio gaseoso. Esta condición pudo haber aumentado la vulnerabilidad de los mejillones a los ataques de las jaibas, influyendo en los resultados sobre su conducta selectiva. Por ello, se repitieron los experimentos sobre selección de tamaños de mejillón a una salinidad de 16 ppm, un valor más cercano a aquel en el que se encuentran los mejillones en el medio natural durante los meses en los que se llevaron a cabo los experimentos (marzo-junio; Castillo, 2003).

Durante los experimentos a 16 ppm se observó un número menor de mejillones muertos por razones diferentes a la depredación que en los experimentos realizados a 35 ppm, encontrándose muertos solo 1 mejillón chico en el experimento sin opción y 1 mejillón grande en el experimento con opción. Los resultados al comparar las dos series experimentales indicaron que la salinidad no tuvo ningún efecto sobre la conducta selectiva de alimentación de las jaibas, ya que las técnicas de apertura de las presas fueron las mismas que las utilizadas durante los experimentos

realizados a 35 ppm. Asimismo, no se observaron diferencias en cuanto a las tasas de consumo durante los experimentos sin opción (Tabla 4). A una salinidad de 35 como a 16 ppm las jaibas consumieron mas mejillones grandes cuando tenían una opción que cuando no la tenían, demostrando que las preferencias por tamaño de mejillón fueron consistentes a lo largo de todos los experimentos de selección (Tabla 5; Figuras 6 7 8 y 9). Estos resultados sugieren que los mejillones mantenidos a 35 ppm no se encontraban debilitados fisiológicamente por encontrarse a una salinidad mayor que la que presentan en condiciones naturales y permiten concluir que los resultados sobre la conducta alimenticia de las jaibas obtenidas en el presente trabajo representan patrones etológicos reales.

Al estudiar la base de la selección de tamaños de presas por parte de cangrejos brachyuros, se ha señalado que la probabilidad de encuentro de las presas es un factor determinante en su selección (Hughes, 1990). En esos casos se dice que la selección tiene una base pasiva que es el resultado mecánico de la disponibilidad de presas, y que no involucra decisiones por parte del depredador que demuestren una preferencia activa (Mascaró *et al.*, en prensa). La probabilidad de encuentro depende a su vez de la densidad de cada tipo particular de presa (Barbeau y Sheibling, 1994; Rodríguez *et al.* 1987), de su tamaño, forma, volumen o área superficial (Mascaró y Seed 2000b; Hughes y Seed, 1981), así como de la manera particular de adherirse o enterrarse en el sustrato. Mascaró (1998), encontró que los cangrejos *Carcinus maenas* consumían significativamente más mejillones *Mytilus edulis* que ostras *Ostrea edulis*, independientemente de la proporción en la que estas presas eran ofrecidas. En dicho trabajo se concluyó que *C. maenas* selecciona a *M. edulis* sobre *O. edulis* y que la preferencia observada era independiente de la disponibilidad de ambas especies de presas.

En el presente estudio los mejillones grandes tienen un área superficial que duplica la de los mejillones chicos (Tabla 3), de tal forma que los mejillones grandes tienen una mayor probabilidad de ser encontrados que los mejillones chicos. Cuando son ofrecidos en las mismas

proporciones (1:1) mejillones chicos y grandes, los juveniles de *C. sapidus* muestran tasas de consumo muy similares (Figuras 6B y 8B). Al modificar las proporciones de mejillones chicos y grandes a 3:1, las jaibas consumieron ambos tamaños de mejillón en la misma proporción en la que fueron ofrecidos (Tabla 5; Figura 12). Cuando se triplicó el número de mejillones grandes con respecto a los chicos (1:3), las jaibas consumieron más mejillones chicos y menos grandes que lo esperado para la proporción 1:3 (chicos:grandes Tabla 5; Figura 12). Estos resultados podrían indicar una preferencia por los mejillones chicos, pero los resultados de los experimentos de selección no son consistentes a esta hipótesis y se concluye que los juveniles de *C. sapidus* no exhiben dicha preferencia.

Las investigaciones sobre selección de presas se han desarrollado dentro del contexto de la Teoría de Forrajeo (TFO: MacArthur, 1972; Pyke *et al.*, 1977; 1984). Esta teoría fue primero desarrollada por MacArthur (1972) donde el autor argumenta que después de percibir la presencia de una presa, un depredador puede escoger entre perseguirla o bien continuar en la búsqueda de una presa de mejor calidad. Se espera que un depredador seleccione la opción que le retribuya la mayor cantidad de recurso (generalmente energía) por unidad de tiempo, basando la TFO en la premisa de maximización de energía (Charnov, 1976). De acuerdo con esta premisa, un depredador seleccionará el tipo de presa que le proporcione la máxima tasa bruta de obtención de energía por unidad de tiempo dedicado a la alimentación (rendimiento *sensu* Charnov, 1976). En los años subsecuentes se desarrolló la TFO particularmente en el contexto marino (Hughes, 1980; 1990), reconociendo que la base de la selección de presas puede estar determinada por diversos factores, entre los que se cuentan, el tamaño o cantidad de biomasa de la presa (Creswell y McLay, 1990; Elnor y Hughes, 1978), el atractivo (Croy y Hughes, 1991; Kislalioglu y Gibson, 1976), la facilidad de atraparla (Boulding, 1984; Mascaró y Seed, 2000b) y su abundancia relativa (Eggleston *et al.*, 1992; Mansour y Lipcius, 1991).

Con respecto a la base de la conducta selectiva de los adultos de *C. sapidus*, existen trabajos que

reportan la preferencia de presas de concha dura de los tamaños más pequeños. Hughes y Seed (1981) observaron que los adultos *C. sapidus* inmediatamente aceptan mejillones pequeños y rechazan los tamaños grandes cuando ambos tamaños están disponibles de forma constante. Las jaibas presentaron una preferencia por todos los tamaños de mejillón *Geukensia demissa* hasta 2.5 cm de largo total (LT), es decir, dentro del rango de tamaños en el cual los mejillones son muy vulnerables a ataques consistentes en ejercer una fuerza de compresión que estalle las valvas y esponga rápidamente la carne de la presa. Al consumir mejillones grandes, sin embargo, las jaibas adultas requerían utilizar otras técnicas de apertura de conchas, tal que incrementaban el tiempo de manejo de cada presa, consecuentemente aumentando la probabilidad de ellas mismas ser víctimas de un ataque por parte de sus predadores. Con base en esto, los autores concluyeron que la preferencia por mejillones pequeños exhibida por adultos de *C. sapidus* consiste en una minimización del tiempo de manejo para reducir el riesgo de ser depredado.

En el mismo sentido, una revisión de las estrategias de alimentación en las diferentes familias de Brachyura (Juanes, 1992) subraya que en la mayoría de los casos los predadores eligen presas de concha dura más pequeñas que las predichas por la premisa de la maximización de la energía y la TFO. En su revisión, Juanes (1992) propone que al consumir las presas más pequeñas los predadores disminuyen el riesgo de dañar las estructuras de alimentación y los quelípedos, y que esto, en el largo plazo, representa un ahorro energético considerable en la reparación de dichas estructuras. Asimismo, la posesión de estructuras completas y funcionales representa una mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse. Una estrategia de selección de las presas más pequeñas conllevaría tanto a un ahorro energético como a una mayor adecuación (Juanes y Hartwick, 1990) y es por lo tanto, susceptible de ser seleccionada a través del proceso evolutivo.

En el caso de los juveniles de *C. sapidus*, los riesgos de mortalidad por predación son aún mayores que en los adultos de la misma especie, dado que los juveniles son menores en tamaño que las jaibas adultas y existe una mayor variedad de depredadores que las consumen (Perry, 1984).

A diferencia de los adultos, los juveniles de *C. sapidus* habitan zonas estuarinas (Raz-Guzmán et al., 1992) en donde la presión de depredación es fuerte, particularmente sobre los juveniles de las distintas poblaciones ahí presentes. Los juveniles generalmente presentan tasas de crecimiento relativo mayores que los adultos y dirigen una gran cantidad de energía a su crecimiento somático (Perry, 1984). Dentro de este contexto, la reparación de los daños ocasionados a sus estructuras de alimentación les representa un desvío energético considerable, así como un gran impedimento para la obtención de alimento. Por lo tanto, una estrategia de alimentación que asegure la obtención rápida y poco riesgosa de recursos energéticos debe ser mas generalizada entre los juveniles de *C. sapidus* que entre sus congéneres adultos. Dicha estrategia debería estar basada en i) la utilización de técnicas de apertura que minimicen los riesgos de incurrir en daños estructurales en los apéndices de alimentación; ii) la minimización del tiempo de alimentación para reducir los riesgos de depredación; y iii) un grado de selectividad menor que la observada en depredadores de mayor tamaño y fuerza, que se traduzca en el consumo de cualquier presa vulnerable que sea encontrada. Una estrategia de alimentación que incluye una mayor variedad de presas de tamaños similares permitiría que los juveniles ingieran suficiente biomasa para satisfacer sus demandas metabólicas de rápido crecimiento.

i) Minimización de riesgos de daños estructurales

Las observaciones sobre la conducta de alimentación desplegadas por los juveniles de *C. sapidus* a lo largo del presente trabajo indican que estos organismos son capaces de emplear, repetida y consistentemente, una técnica de apertura que asegure una minimización de los riesgos de daño estructural. Los juveniles de *C. sapidus* mostraron ser capaces de detectar a la presa a distancia a través de estímulos químicos disueltos en el agua y gracias a quimio-receptores en regiones específicas localizadas en las anténulas y los quelípedos. Dado que las jaibas permanecían por un corto espacio de tiempo prácticamente inmóviles, los mejillones mantenían abiertas sus valvas para respirar y desplegar el pie en busca de alimento. Entonces, las jaibas iniciaban el ataque

caminando rápidamente hacia la presa. En pocos segundos, se lanzaban sobre la presa e insertaban la punta del propus de uno de los quelípedos entre las valvas del mejillón. Aún cuando el mejillón cerrara sus valvas, con el propus dentro de la concha cerrada la jaiba era capaz de cercenar el músculo abductor y dejar sin defensa a su presa. Posteriormente, con la ayuda del otro quelípedo las jaibas separaban ambas valvas y comenzaban a ingerir la carne. Las conchas abiertas de esta manera no mostraron ninguna fractura y quedaban completamente desprovistas de tejido muscular, evidenciando el éxito de los ataques llevados a cabo mediante esta técnica de apertura.

La técnica anteriormente descrita fue observada cuando las jaibas consumían cualquiera de los dos tamaños de mejillón *B. exustus*. Si las jaibas utilizan exitosamente la misma técnica para abrir ambos tamaños de mejillón, entonces los riesgos de incurrir en daños estructurales de los quelípedos deben ser parecidos consumiendo tanto mejillones chicos como grandes. El hecho de que las jaibas estudiadas incluyeran ambos tamaños de mejillón en su dieta (Figura 6, 7 8 y 9), y que ninguna jaiba haya dañado alguno de sus quelípedos a lo largo de todos los experimentos, constituyen evidencias de que la estrategia alimenticia utilizada por los juveniles de *C. sapidus* es consistente con la hipótesis de minimización del riesgo de incurrir en daños estructurales.

Las técnicas de ataque y apertura de presas con concha no son secuencias conductuales específicas (Élner y Raffaelli, 1980; Rheinallt y Hughes, 1985), sino una consecuencia de la morfología de tanto presas como predadores. Esto hace que las diferencias en la morfología y biomecánica de los quelípedos entre especies de cangrejos y entre tamaños de cangrejo, dentro de una misma especie, tengan una fuerte influencia en la selección de presas (Elner y Jamieson, 1979) y deban ser consideradas cuando se estudia la conducta de alimentación de un organismo (Brown *et al.*, 1979).

En investigaciones previas sobre la conducta selectiva de cangrejos se ha enfatizado la necesidad de utilizar cangrejos del mismo tamaño, sexo y estadio de muda (Kaiser *et al.*, 1990), ya que diferencias morfológicas y fisiológicas entre cangrejos individuales pueden representar diferencias

en cuanto a la fuerza de sus quelípedos o a la disposición para alimentarse. Previo a iniciar los experimentos descritos en el presente trabajo se registró el ancho de caparazón, tamaño y ventaja mecánica de los quelípedos de las jaibas experimentales como una medida de la fuerza de compresión potencial que éstos pueden ejercer. Esto se hizo para conocer la variabilidad en tamaño por un lado, y por el otro, para determinar si existían diferencias de tamaño y fuerza potencial de los quelípedos entre machos y hembras de un intervalo de tallas similares (30-50 mm AC). Los resultados indicaron que el ancho de caparazón de las jaibas tuvo un coeficiente de variación de 4.8 y 4.1 % para hembras y machos, respectivamente. Considerando que estos valores representan una variación menor al 5% de la media (Tabla 1), podemos asegurar que las diferencias individuales entre las jaibas no tuvieron efecto alguno sobre la conducta selectiva observada. Adicionalmente, no hubo diferencias en el ancho de caparazón entre machos y hembras (Tabla 2), por lo que el uso de jaibas de ambos sexos no influyó en los resultados experimentales.

Con respecto al tamaño y fuerza de los quelípedos, se conoce que la altura de un quelípedo constituye una medida indirecta de la masa muscular insertada en la placa del apodeme y con cautela, puede ser usada como una medida de la fuerza potencial del quelípedo (Brown *et al.*, 1979; Seed y Hughes, 1995). Por otra parte, la magnitud de una fuerza de contracción muscular de un quelípedo es alterada por el sistema de palanca formado por dactylo y propus (Warner y Jones, 1976). La ventaja mecánica representa el momentum de dicha palanca, que multiplicado por la fuerza de contracción muscular da como resultante la fuerza de compresión total que el quelípedo ejerce sobre un determinado punto en el brazo de palanca (Warner y Jones, 1976). De esta manera la ventaja mecánica estimada en la punta de los quelípedos representa la mínima fuerza potencial que dicha estructura puede ejercer. En el presente trabajo, tanto la altura como la ventaja mecánica de ambos quelípedos fueron similares (Tabla 2), indicando que ambos apéndices tienen la misma capacidad potencial de ejercer una determinada fuerza. La ausencia de diferencias en la fuerza potencial entre el quelípedo mayor y menor explica la razón por la cual las jaibas utilizaron ambos quelípedos indistintamente durante todos los eventos de alimentación observados. Por otra parte, no

se detectaron diferencias significativas en la altura y tampoco en la ventaja mecánica de los quelípedos de las hembras y machos de *C. sapidus* (Tabla 2), confirmando la ausencia de diferencias en cuanto a fuerza potencial entre los sexos y subrayando que las variaciones en la conducta selectiva observada representan variaciones individuales reales independientes del sexo.

ii) Minimización del tiempo de alimentación

Cuando los cangrejos emplean diversas técnicas de apertura se ha observado que existe una relación estrecha entre el tiempo de alimentación, el tamaño de la presa y la técnica utilizada (Hughes y Elner, 1979; Mascaró y Seed 2000a; 2000b; 2001; Seed, 1993). Así, por ejemplo, *Carcinus maenas* ejerce una gran fuerza de compresión sobre la parte anterior de las valvas para quebrar las conchas de mejillones *Mytilus edulis* pequeños y consigue abrirlos en tiempos relativamente cortos. Para abrir mejillones de tamaños intermedios ejercen fuerzas de compresión sobre la parte posterior de las valvas y tienen tiempos de alimentación ligeramente mayores. Sin embargo al consumir los mejillones más grandes, utilizan una técnica que consiste en fracturar los bordes posteriores de las valvas con las mandíbulas, hasta que consiguen insertar las puntas de los quelípedos entre las valvas y cercenar el músculo abductor del mejillón. Esta última técnica implica una gran cantidad de tiempo invertido en la apertura y consumo de los mejillones y ha sido descrita por Hughes y Seed (1981) como una técnica utilizada por adultos de *C. sapidus* específicamente sobre mejillones *Geukensia demissa* de mayor tamaño.

Los juveniles de *C. sapidus* en el presente trabajo utilizaron una técnica de apertura de corta duración (Tabla 6). Dado que no hubo diferencias significativas entre el tiempo de alimentación de mejillones chicos y grandes, se puede decir que el tiempo de alimentación es independiente del tamaño del mejillón para los intervalos de tamaño de mejillón utilizados. Esto indica que al emplear esta técnica, el éxito de abrir el mejillón no dependía del tamaño de la concha y las jaibas podían emboscar y abrir en la misma cantidad de tiempo tanto mejillones chicos como grandes. Una

conducta de alimentación selectiva basada en la minimización del tiempo de alimentación, es consistente con el hecho de que las jaibas incluyeran ambos tamaños de mejillón en su dieta.

iii) Bajo grado de selectividad de presas.

En trabajos previos sobre la morfología y biomecánica de los quelípedos de varios portúnidos y su relación con la selección de la dieta se ha reportado que existe poco dimorfismo sexual en cuanto al tamaño de los quelípedos, pero que las diferencias entre el quelípido mayor y el menor en ambos sexos son considerables (Blundon y Kennedy, 1982a; Lee y Seed, 1992; Mascaró, 1998; Seed, 1986). Así, por ejemplo, los machos adultos de *C. sapidus* tienen una ventaja mecánica de 0.230 ± 0.024 en el quelípido mayor y sólo de 0.178 ± 0.017 en el menor (Blundon y Kennedy, 1982a). Las hembras a su vez presentan un patrón similar con valores de 0.232 ± 0.018 y 0.185 ± 0.020 para el quelípido mayor y menor, respectivamente. Una comparación entre adultos de *C. sapidus* de trabajos previos y los juveniles de la presente investigación, permite establecer que los valores de ventaja mecánica de los quelípedos de los juveniles son similares entre sexos y tipos de quelípedos y ligeramente mayores que los de adultos (Tabla 1). Estos resultados se pueden explicar con base en los patrones de crecimiento alométrico de los quelípedos, en donde la altura del quelípido mayor crece más rápido con respecto a la longitud del dactylo que lo que crece el quelípido menor (Hartnoll, 1978). Así, entre las formas juveniles existen pocas diferencias entre quelípedos y éstas sólo comienzan a aparecer conforme las jaibas aumentan de tamaño. Estas diferencias intra-específicas en las dimensiones de los quelípedos están fuertemente asociadas a cambios en el comportamiento sexual y competitivo de los juveniles conforme crecen (Hartnoll, 1974) y pueden ayudar a explicar las diferencias en la conducta de alimentación entre juveniles y adultos de una misma especie (Mascaró, 1998; Mascaró y Seed, 2001).

Dado que los cangrejos adultos poseen mayor tamaño y fuerza en los quelípedos que los juveniles de la misma especie, el intervalo de tamaño de presas potenciales que un cangrejo adulto ataca y

consigue abrir será mayor que aquel de un cangrejo juvenil (Lee y Seed, 1992). En un estudio sobre la conducta selectiva de juveniles de *Carcinus maenas*, Mascaró y Seed (2001) observaron que los cangrejos juveniles consumieron berberechos (*Cerastoderma edule*) y mejillones (*Mytilus edulis*) en tasas similares, a pesar de que los berberechos tenían un rendimiento (tasa bruta de obtención de energía por unidad de tiempo de alimentación) menor que los mejillones. Los autores explicaron sus resultados en términos de la necesidad de los juveniles de obtener suficiente energía en el menor tiempo posible para satisfacer sus requerimientos metabólicos y alcanzar así una talla que les permita un refugio de sus propios predadores. Al comparar sus resultados con lo reportado para los adultos de la misma especie (Mascaró y Seed, 2000b), los autores concluyeron que la diferencia en el grado de selectividad de juveniles y adultos podía ser el resultado de las restricciones impuestas en los *C. maenas* juveniles que los limita en la posibilidad de seleccionar presas mayores que cierto tamaño, y consecuentemente, los obliga a consumir cualquier presa dentro del intervalo de tamaños de presas que les son accesibles.

Por su parte Rangeley y Thomas (1987) explicaron que las diferencias en las proporciones de gasterópodos y cirrípedos en las dietas de juveniles y adultos de *C. maenas* se debían a la diferencia en el intervalo de tallas de las presas que ambos podían abrir. Los autores argumentaron que los *C. maenas* juveniles se alimentan de varias especies de presas, pero siempre dentro de un intervalo de tallas estrecho porque presentan menor fuerza y destreza en los quelípedos que los adultos y están limitados en cuanto a la cantidad de tiempo que pueden dedicar a la alimentación, sin arriesgarse a ser depredados.

Al comparar los resultados del presente trabajo con aquellos presentados por otros autores estudiando a los adultos de *C. sapidus* (Hughes y Seed, 1991; 1995; Seed y Hughes, 1997) se observa que los juveniles de *C. sapidus* presentan un grado de selectividad de tamaños menor que los adultos de la misma especie, ya que a pesar de seleccionar los mejillones grandes, incluyen mejillones chicos siempre que estos se encuentran disponibles, e incluso consumen más mejillones

chicos que los esperados cuando éstos se encuentran en una proporción de 1:3 con respecto a los grandes (Tabla 5; Figura 9). Estas diferencias se pueden explicar si se considera como rasgo conductual específico de los juveniles el incluir en su dieta a cualquier presa que potencialmente puede ser consumida, siempre que esto no represente un riesgo a la sobrevivencia de la propia jaiba.

En las últimas tres décadas se han logrado avances importantes en la determinación de la base de la conducta de alimentación selectiva (Elner y Hughes, 1978; Hughes, 1990; Juanes y Hartwick, 1994; Mascaró y Seed, 2000b), intentando relacionar los patrones conductuales de los depredadores con los mecanismos fisiológicos de obtención y gasto de energía. Una manera de profundizar en estos aspectos consiste en lograr medir el gasto energético en el que incurre un depredador al atacar, abrir y consumir una presa. Mientras que el rendimiento generalmente se ha considerado como la tasa bruta de obtención de energía, en el presente trabajo se obtuvieron valores de rendimiento basados en la tasa neta de obtención de energía por unidad de tiempo de alimentación. Dicha tasa fue calculada como la cantidad de energía obtenida menos la cantidad de energía gastada en cada evento alimenticio, considerando el metabolismo respiratorio como una función de la energía gastada durante el ataque, apertura e ingestión de una presa de tamaño conocido. El metabolismo respiratorio se ha considerado un buen indicador del estado fisiológico de los crustáceos, ya que incluye las necesidades energéticas para muchos procesos metabólicos (Findley y Stickle, 1978). Además el consumo de oxígeno es el mejor indicador del uso de la energía y relacionándolo con la asimilación, permite conocer las necesidades de energía de un organismo (Dame y Vernberg, 1982).

Los resultados de los experimentos sobre gasto energético en los juveniles de *C. sapidus*, mostraron que no hay diferencias significativas en el tiempo de alimentación de las jaibas al atacar, abrir e ingerir mejillones chicos y grandes (Tabla 6). El gasto energético de las jaibas al consumir mejillones chicos fue ligeramente mayor que al consumir mejillones grandes (Tabla 6), pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Sin embargo, los valores de rendimiento (calculado como tasa neta de obtención de energía) obtenidos por las jaibas al consumir mejillones

chicos fueron negativos, indicando que las jaibas pierden energía al consumir este tamaño de presas. Si la conducta selectiva de alimentación de estas jaibas estuviese basada en la maximización de la tasa de obtención de energía, se esperaría que las jaibas azules juveniles seleccionaran los mejillones grandes, siendo que estos son los únicos que les aportan energía neta. Los resultados de la presente investigación indican que las jaibas seleccionan los mejillones grandes y que dicha selección se sustenta sobre la premisa de maximización de energía. Durante los experimentos de opción múltiple, se observó que las jaibas consumieron ambos tamaños de presas en tasas similares (Figuras 6B y 8B). Sin embargo, cuando las tasas de ingestión fueron expresadas como biomasa ingerida por unidad de tiempo (Figuras 7B y 9B), se encontró que la cantidad de biomasa de mejillón grande ingerida fue marcadamente mayor que la de mejillón chico. Las jaibas consumieron primero los mejillones grandes. Una vez que fueron consumidos todos los mejillones grandes, éstas desplegaron mecanismos conductuales propios que las llevan a consumir todas las presas susceptibles de ser abiertas. La base de estos mecanismos no es la premisa de maximización de energía (puesto que los mejillones chicos no son rentables), sino que se sustentan en la inclusión del mayor número de presas disponibles, siempre que el consumirlas no incremente el riesgo de daños estructurales ni el tiempo invertido en la alimentación. Dentro de este contexto, una estrategia de consumir todo el tipo de alimento que les sea accesible, aunque energéticamente poco ventajoso, responde a la necesidad de alimentarse rápidamente en esta fase de baja probabilidad de sobrevivir. Observaciones que sustentan lo anterior son que durante el monitoreo de los experimentos de selección, las jaibas casi siempre habían consumido todos los mejillones disponibles en el acuario.

Los resultados de este trabajo muestran que los *C. sapidus* juveniles seleccionan los mejillones grandes y que dicha selección tiene una base en la maximización de la tasa neta de obtención de energía. Sin embargo, las jaibas también incluyen los mejillones chicos en su dieta, aún cuando éstos se presentan en proporciones relativamente bajas. Esta estrategia de alimentación incluyente se explica porque consumir mejillones chicos no representa un aumento en el tiempo de alimentación, un aumento en el riesgo de incurrir en daños estructurales, ni una reducción el éxito de apertura de la presa al utilizar la técnica de la emboscada.

CONCLUSIONES

- Las jaibas juveniles *C. sapidus* tiene quelípedos delgados y filosos que emplean para abrir mejillones de 6-12 y de 12-18 mm LT, mediante la utilización de una técnica específicamente observada en jaibas juveniles (técnica de emboscada) consistente en un ataque furtivo mientras los mejillones tienen las valvas abiertas para el intercambio gaseoso. Una vez que la punta del propus está inserta entre las valvas, las jaibas utilizan el filo de éste para cercenar el músculo abductor del mejillón.
 - Al serles ofrecidos mejillones de diferentes tamaños por separado se observó que los juveniles de la jaiba azul *C. sapidus* consumen más mejillones *B. exustus* chicos (6-12 mm LT) que grandes (12-18 mm LT), pero no existen diferencias significativas entre las tasas de ingestión expresadas como el número de mejillones ingeridos por unidad de tiempo. Cuando las tasas de ingestión son expresadas como biomasa ingerida por unidad de tiempo, se encontró que las jaibas consumieron significativamente mayor biomasa de mejillones grandes que chicos, indicando que la mayor parte de la biomasa ingerida durante estos experimentos provenía de los mejillones *B. exustus* grandes.
 - Durante los experimentos con opción múltiple, las tasas de ingestión de mejillones chicos y grandes fueron similares. Sin embargo, al comparar las tasas de ingestión de cada tamaño de mejillón en una situación sin opción y una con opción se encontró que cuando tuvieron opción las jaibas consumieron significativamente un menor número de mejillones chicos y mas mejillones grandes, que los consumidos cuando no la tuvieron. Se concluye que cuando son alimentados con una opción de mejillones chicos (6-12 mm LT) y grandes (12-18 mm LT), los juveniles de *C. sapidus* seleccionan los mejillones grandes, pero incluyen los chicos en su dieta.
-

- Los experimentos de selección de tamaños de mejillón llevados a cabo a salinidades de 16 ppm arrojaron los mismos resultados que aquellos llevados a salinidades de 35 ppm, lo que indica que los resultados sobre la conducta alimenticia de las jaibas obtenidas en el presente trabajo representan patrones etológicos reales.
- La base de la selección de tamaños de mejillón desplegada por los juveniles de *C. sapidus* tiene una base en la maximización de la tasa neta de obtención de energía. Sin embargo, la inclusión de los mejillones chicos en su dieta, se explica porque consumir mejillones chicos no les representa un aumento en el tiempo de alimentación, un aumento en el riesgo de incurrir en daños estructurales, ni una reducción del éxito de apertura de la presa al utilizar la técnica de la emboscada.

BIBLIOGRAFIA

- Akumfi, C. A. y R. N. Hughes. 1987. Behaviour of *Carcinus maenas* feeding on large *Mytilus edulis*. How do they assess the optimal diet?, Marine Ecology Progress Series. 38:213-216
- Ardizzone, G.D., S. Cataudella y R. Rossi. 1988. Management of coastal lagoon fisheries and aquaculture in Italy. FAO Fisheries Technical Paper. 293:103
- Arnold, W.S. 1984. The effects of prey size, predator size and sediment composition on the rate of predation of the blue crab *Callinectes sapidus* on the hard clam *Mercenaria mercenaria*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 80:207-219
- Arreguín, S. F. 1976. Notas preliminares sobre las jaibas (Portunidae, *Callinectes* spp.) en las lagunas de Mandinga, Veracruz. Memorias. Reunión sobre los recursos de la pesca costera de México. INP. México. pp. 159-173
- Barbeau, M. A. y R. E. Scheibling. 1994. Behavioural mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin)). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 180:103-136
- Bardach, J. E., Ryther, J. H. y McLarney, W.O. 1972. Aquaculture: The farming and Husbandry of Freshwater and Marine Organims. John Wiley y Suris. New York. pp 668
- Barnes, R. D. 1977. Zoología de los Invertebrados. 3ª edición Interamericana, México. 639 p
- Bernal, B. A. 2000. Ecología de la comunidad de peces en los sistemas fluvio-deltaicos Pom-Atasta, Campeche: modelo ecológico de las interacciones hábitat-peces. Tesis de Maestría. CCH Unidad Académica de especialización maestría y doctorado. Ciencias del Mar UNAM. México 82 p.
- Beukema, J. J. 1981. The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 153:97-113
- Bisker, R. y Castagna M. 1987. Predation on single spat oysters *Crassostrea virginica* by blue crabs *Callinectes sapidus* and mud crabs *Panopeus herbstii*. Journal of Shellfish Research. 6:37-40
- Boulding, G.E. 1984. Crab-resistant features of shells of burrowing bivalves: decreasing vulnerability by increasing handling time. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 76:201-223
- Blundon, J.A. y V. S. Kennedy. 1982a. Refuges for infaunal bivalves from blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun) predation in Chesapeake Bay. Journal of Experimental Biology and Ecology. 65:67-81
- Blundon, J.A. y V. S. Kennedy. 1982b. Mechanical and behavioural aspects of blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun) predation on Chesapeake Bay bivalves. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 65:47-65

- Brown, S.C. Cassuto, S.R. y R.W. Loos. 1979. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. *Journal of Zoology*. 188:143-159
- Castillo, A. L. 2003. Ecología trófica de la comunidad de macrocrustáceos bentónicos de la Laguna de Las Palmas, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 84 p.
- Cote, J., Rakocinski, C. F., y TA, Randall. 2001. Feeding efficiency by juvenile blue crabs on two common species of micrograzer snails. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 264:189-208
- Creswell, P.D. y C.L. McLay. 1990. Handling times, prey size and species selection by *Cancer novaezelandiae* feeding on molluscan prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 140:13-28
- Croy, M.I. y R.N. Hughes. 1991. Hierarchical response to prey stimuli and associated effects of hunger and foraging experience in the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Journal of Fish Biology*. 38:599-607
- Crayford, J.T. y J.D. Goss-Custard. 1990. Seasonal changes in the size selection of mussels, *Mytilus edulis*, by oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach. *Animal Behaviour*. 40: 609-624
- Contreras, F. 1985. Las Lagunas Costeras Mexicanas: los Municipios de Campeche. Centro de Ecodesarrollo y Secretaría de Gobernación. 64 p.
- Chávez, O. E. A. 1965. Algunos datos acerca de los portúnidos en México (Crustácea, Decápoda). Congreso de Oceanografía No. II, Ensenada, B. C.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*. 110:141-151
- Churchill. E.P. 1919. Life history of the blue crab. *Bulletin of the U.S. Bureau of Fisheries*. 36:95-128
- Dame, R. F. y Vernberg, F. J. 1982. energetics of a population of the mud crac *Popeus herbstii* (Milne Edwards) in the north inlet estuary, south Carolina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 63:183-193
- Dare, P.J., G. Davies y D.B. Edwards. 1983. Predation on juvenile pacific oysters *Crassostrea gigas* and mussels *Mytilus edulis* by shore crab *Carcinus maenas*. M.A.F.F. Fisheries Research Technical Report. 73. 15
- Daucherty, F.M. 1952. The blue crab investigation, 1949-1950. *The Texas Journal of Science*. pp.77-84
- Darnell, R.N. 1959. Studies if the kife histiry if the blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) in Louisiana Waters. *Transcripts of the American Fisheries Society*. 88(4):294-304
- Davidson, R. J. 1986. Mussel selection by the paddle crab *Ovalipes catharus* (White): evidence of a flexible foraging behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 102:281-229.

- Domínguez-Trejo, L., Rodríguez, S. y Rivera V. A. R. 1997. Relaciones morfométricas de jaibas del género *Callinectes* spp en la laguna de Términos, Reporte de Centro Regional Investigaciones Pesqueras, Carmen, Campeche. 4 pp.
- Eggleston, D.B. 1990a. Behavioural mechanisms underlying variable functional responses of blue crabs, *Callinectes sapidus* feeding on juvenile oysters *Crassostrea virginica*. *Journal of Animal Ecology*. 59:615-630
- Eggleston, D.B. 1990b. Functional responses of blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun feeding on juvenile oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin): effects of predator sex and size, and prey size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 143:73-90
- Eggleston, D.B., R.N. Lipcius y A.H. Hines. 1992. Density-dependent predation by blue crabs upon infaunal clam species with contrasting distribution and abundance patterns. *Marine Ecology Progress Series*. 85: 55-68.
- Elnor, R.W. y R.N. Hughes. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology*. 47:103-116
- Elnor, R.W. y G.S. Jamienson. 1979. Predation of seecia scallops, *Placopecten magellanicus*, by the rock crab, *Cancer irroratus*, and the American lobster, *Homarus americanus*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 36:537-543
- Elnor, R. W. y D. G. Raffaelli. 1980. Interactions between two marine snails *Littorina rudis* and *Littorina nigrolineata*, a crab *Carcinus maenas* and a parasite *Microphallus similis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 43:151-160
- Findley, A. M., y Stickle, W. B. 1978. Effects of salinity fluctuation on the hemolymph composition of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Biology*. 46(3):9-15
- Fingerman, F. 1972. Evolución y Diversidad Zoológicas. Interamericana. México. 112 p.
- Fischler, F. J. 1965. The use of catch-effort, catch-sampling, and tagging data to estimate a population of blue crabs. *Transcripts of the American Fisheries Society*. 94(4):287-310
- Fucht, C. R. 1965. The blue crab in Florida Salt Water Fish. Leaflet. No. 1. Florida board of Conservation Marine Lab. St. Petersburg, F.L.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Annales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Publ. Esp.* 5:1-182
- Gibbons, M.C. y M. Castagna. 1985. Biological control of predation by crabs in bottom cultures of hard clams using a combination of crushed stone aggregate, toadfish and cages. *Aquaculture*. 47:101-104
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda: Brachyura). *Crustaceana*. 27:131-136
- Hartnoll, R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*. 34:281-293

- Hidalgo, L. E. 2002. Selección de tamaño de camarón blanco *Litopenaeus setiferus* (L) por la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbun) y su conducta de forrajeo en cautiverio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Pesqueras, Universidad Autónoma del Carmen. 51 p.
- Hughes, R. N. y R.W. Elner. 1979. Tactics of a predator, *Carcinus maenas* and morphological response in prey *Nucella lapillus*. *Journal of Animal Ecology*. 48:65-78
- Hughes, R. N. 1980. Optimal Foraging Theory in the Marine Context. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 18:423-481
- Hughes, R. N. y R. Seed. 1981. Size selection of mussels by the blue crab *Callinectes sapidus*: energy maximizer or time minimizer?, *Marine Ecology Progress Series*. 6:83-89.
- Hughes, R.N. (ed.). 1990. Behavioural mechanisms of food selection. Springer-Verlag, New York, New York. 886 p.
- Hughes, R. N. y Seed, R. 1995. Behavioural mechanisms of prey selection in crabs . *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 193:225-238
- Hsueh, P.W., J.B., McClintock y S.H. Thomas. 1992. Comparative study of the diets of the blue crabs *Callinectes similis* and *C. sapidus* from a mud-bottom habitat in Mobile Bay, Alabama, *Journal of Crustacean Biology*. 12:615-619
- Juanes, F. y E. B. Hartwick. 1990. Prey size selection in dungeness crabs: the effect of claw damage. *Ecology*. 71:744-758
- Juanes, F. 1992. Why do decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey? *Marine Progress Series*. 87:239-249
- Jaworski, E. 1972. The blue crab fishery- Barataria Estuary. Rep. LSU-SG-72-01. Center for Wetlands Resources, Louisiana State University. Baton Rouge. Louisiana.
- Jubb, R.N., N. Hughes T. ap Rheinallt. 1983. Behavioural mechanisms of size-selection by crabs *Carcinus maenas* feeding on the mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 66:81-87
- Kaiser J.M., Hughes N.R. y G.D. Reid. 1990. Chelal morphometry, prey-size selection and aggressive competition in green and red forms of *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 140:121-134
- Kislalioglu J. A. y Gibson R .N. 1976. Prey 'handling times' and its importance in the 15-spined stickleback *Spinachia spinachia* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 25:151-158
- Kitching, J.A., J.F. Sloane y F.J. Ebling. 1959. Mussels and their predators, *Journal of Animal Ecology*. 28:331-341
-

- Lake, N. C., Jones M. B. y Paül, J. D. 1987. Crab predation on scallop (*Pecten maximus*) and its implication for scallop cultivation. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 67:55-64
- Lawton, P. 1989. Predatory interaction between the brachyuran crab *Cancer pagurus* and decapod crustacean prey. *Marine Ecology Progress Series.* 52:169-179
- Leber, K. M. 1985. Why do decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey?, *Marine Ecology Progress Series.* 6:83-89
- Lee, S. Y. y R. Seed. 1992. Ecological implications of cheliped size in crabs: some data from *Carcinus maenas* and *Liocarcinus holsatus*. *Marine Ecology Progress Series.* 84:151-160
- Lin., J. 1991. Predator-prey interactions between blue crabs and ribbed mussels living in clumps. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 32:6 1-71
- Lucas, A. 1983. *Bioénergetique des Animux Aquatiques.* Masson, París. 179 p.
- Mascaró, M.. 1998. Crab foraging behaviour prey size and species selection in *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* (L.). Tesis Doctoral (Biología Marina). School of Ocean Sciences, University of Wales, Bangor. 162 p.
- Mascaró, M. y R. Seed. 2000a. Foraging behavior of *Carcinus maenas* (L.): species-selective predation amongst four species of bivalve prey. *Journal of Shellfish Research.* 19(1):293-300
- Mascaró, M. y Seed, R. 2000b. Foraging behavior of *Carcinus maenas* (L.): Comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *Journal of Shellfish Research.* 19(1):283-291.
- Mascaró, M. and R. Seed 2001. Foraging behaviour of juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* L. *Marine Biology.* 139: 1135-1145.
- Mascaró, M., Hidalgo, L. E. Chiappa-Carrara, X. y N. Simoes. 2003. Size-selective foraging behaviour of blue crabs, *Callinectes sapidus* (Rathbun), when feeding on mobile prey: active and passive components of predation. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* (en prensa).
- Martín, T. H. , Wright, R. A., Croder, L. B. 1989. Non-additive impact of blue crabs and spot on their prey assemblages. *Ecology.* 70:1935-1942
- Mansour, R.A. y R.N. Lipcius. 1991. Density-dependent foraging and mutual interference in blue crabs preying upon infaunal clams. *Marine Ecology Progress Series.* 72: 239-246
- Menzel, R.W. y S.H. Hopkins. 1955. Crabs as predators of oysters in Louisiana. *Proceedings of the National Shellfisheries Association.* 46: 177-184
- Micheli, F. 1995. Behavioural plasticity in prey-size selectivity of the blue crab *Callinectes sapidus* feeding on bivalve prey. *Journal of Animal Ecology.* 64:63-74
-

-
- Mille, P. S. R. y Pérez, Ch. A. 1993. Géneros más comunes de moluscos: Gasteropoda y Pelecypoda de México. Instituto Politécnico Nacional. México. pp.25
- Moncada, F. G. Y O. Gómez. 1980. Algunos aspectos biológicos de tres especies del género *Callinectes* (Crustácea, Decápoda). Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras. 5(4):1-35
- MacArthur, R. H. 1972. Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. Harper and Row, London 269 p.
- Olabarria, C., Underwood, A.J. y M.G. Chapman. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: an example of preferences by species of microgastropods. Oecologia. 132:159-166
- Paine, R.T. 1976. Size limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction. Ecology. 57:858-873
- Paine, R. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. Journal of Animal Ecology. 49:667-685
- Perry, H. M. 1984. A prolife of the Blue Crab Fishery of the gulf of México, Gulf States Marine Fishers Commision. pp. 15-17
- Perry, M.L. y Schwengel, S. J. 1995. Marine Shells of the Western Coast of Florida. Paleontological Research Institución Ithaca, New York, U.S.A. 52 p
- Pounds, L.S. 1964. The crabs of Texas. Texas Parks and Wildlife Department. Austin Texas. USA. Bulletin. 43, 8-14. 36.42.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam y E.L. Charnov. 1977. Optimal Foraging: a selective review of theory and tests. Quarterly Review of Biology. 52:137-154
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics. 15:523-575
- Raffaelli, D.G. y H. Milne. 1987. An experimental investigation of the effects of shorebird and flatfish predation on estuarine invertebrates. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 24: 1-13
- Rangeley, R.W. y M.L.H. Thomas. 1987. Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 108: 191-197
- Raz-Guzmán, A., Sánchez, J. A. y Soto, L. A. 1992. Catalogo ilustrado de Cangrejos Braquiuros y Anomuros (Crustácea) de la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. Instituto de Biología, UNAM. Cuadernos No.14, pp.40
- Raz-Guzmán y A., Sánchez. 1996. Catalogo ilustrado de Cangrejos Braquiuros y Anomuros (Crustácea) de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México, Cuadernos Instituto de Biología 31, UNAM.
-

- Rheinallt, T. Ap y R. N. Hughes. 1985. Handling methods used by the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* when Feeding on mollusks and shore crab. Marine Ecology Progress Series. 25:63-70.
- Rheinallt, T. Ap. 1986. Size selection by the crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and shore crabs *Carcinus maenas*. The importance of mechanical factors. Marine Ecology Progress Series. 29:45-53
- Ricker, W. E. 1968. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. pp. 93-95, 106-108, 115-123
- Rodríguez, C. L. Nojima S. y T. Kikuchi. 1987. Mechanisms of prey size preference in the gastropod *Nerita didyma* preying on the bivalve *Ruditapes philippinarum*. Marine Ecology Progress Series. 40:87-93.
- Rosas, V. C. y E. Lázaro-Chávez. 1986. Efecto de las variaciones de salinidad sobre la tasa respiratoria de dos especies de jaibas: *Callinectes sapidus* y *Callinectes rathbunae*, en la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Revista de Investigación Marinas. 3(2):71-79
- Rosas, V. C. 1989. Aspectos de la Ecofisiología de las jaibas (Crustácea; Decápoda; Portunidae) *Callinectes sapidus*, *Callinectes rathbunae* y *Callinectes similis* de la zona sur de la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis Doctoral, UNAM. 137 pp.
- Riuz-Durá, M. F. 1978. Recursos pesqueros de las costas de México. LIMUSA, México 63-65.
- Sánchez-Salazar, M. E., C. L. Griffiths y R. Seed. 1987. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). Journal Of Experimental Marine Biology and Ecology. 3:181-193
- Sandoz, M. y R. Rogers. 1944. The effect of environmental factors on hatching, moulting, and survival of zoea larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. Ecology 25(2):216-228.
- Seed, R. y R.A. Brown. 1978. Growth as a strategy of survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. Journal of Animal Ecology. 47:283-292
- Seed, R. 1980. Predator-prey relationships between the mud crab *Panopeus herbstii*, the blue crab *Callinectes sapidus* and the Atlantic ribbed mussel *Geukensia* (=Modiolus) *demissa*. Estuarine Coastal and Shelf Science. 4:445-458
- Seed, R. 1986. Predator-prey relationships between the swimming crab *Thalamita danae* Stimpson (Decapoda: Portunidae) and the mussels *Perna viridis* (L.) and *Brachidontes variabilis* (Krauss). In: Morton, B. (ed.) Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong University Press. Pp. 993-1013
- Seed, R. 1990. Behavioural and mechanical aspects of predation by the swimming crab *Thalamita danae* on the green-lipped mussel *Perna viridis*. In: Barnes, M. & R.N. Gibson (eds.) Trophic Relationships in the Marine Environment Aberdeen University Press: 528-540

- Seed, R. 1993. Crabs as predators of marine bivalve molluscs. In: Morton, B. (ed) The Marine Biology of the South China Sea. Proceedings of the First International Conference on the Marine biology of Hong Kong and the South Sea, Hong Kong, 28 oct-3nov., 1990 Hong Kong University Press. 1993:393-418.
- Seed, R y R N. Hughes. 1995. Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 193:177-195
- Seed, R. y R. N. Hughes. 1997. Checal characteristics and foraging behaviour of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44:221-229
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3rd Edition. W. H. Freeman y Co. New York. 887 p.
- Tagatz, M. E. 1968a. Biology of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the St. Johns River, Florida. U.S. Fisheries and Wildlife Service. *Fisheries Bulletin*. 67(1):17-33
- Tagatz, M. E. 1968b. Growth of juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus*, in the St. Johns River, Florida. U.S. Fisheries and Wildlife Service. *Fisheries Bulletin*. 67(2):281-288.
- Valencia, H. A. 1983. Algunos aspectos poblacionales de jaibas (*Callinectes danae*) en el canal de Tampamachoco, y la desembocadura del río Tuxpan, Veracruz, de febrero a septiembre de 1981. Tesis de Licenciatura ENEP-ZARAGOZA, UNAM. México. 43 p.
- Van Engel, W. A. 1958. The blue crab and its Fisheries in Chesapeake Bay. Part 1. Reproduction, early development, growth, and. Commer. *Commercial Fisheries Review*. 20(6):6-17
- Virnstein, R.W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology*. 58:1199-1217
- Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern U.S. Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 550 p
- Williams, A. B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. U.S. Fisheries and Wildlife Service. *Fisheries Bulletin*. 65(1):1-298.
- Williams, A. B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda:Portunidae). U.S. Fisheries and Wildlife Service. *Fisheries Bulletin* 72(3):685-798
- Warner, G.F. y A.R. Jones. 1976. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea:Brachyura). *Journal Zoology (Lond)*. 180:57-68
- Yañez-Arancibia, A. 1986. Ecología de la zona costera, Análisis de siete tópicos. AGT Editor. pp. 101-105
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice Hall, New Jersey. 123 pp.
-