



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Selección de microhábitat por juveniles de L. setiferus:
efecto del tipo de sustrato, la presencia de un
depredador (C. sapidus) y de un competidor
(L. vannamei) potenciales ”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

ERIKA MAGALLÓN GAYÓN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2005



m. 345755



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Erika Magallón Gayón

FECHA: 22 Junio 2005

FIRMA: Erika Magallón Gayón

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Selección de microhábitat por juveniles de L. setiferus: efecto del tipo de sustrato, la presencia de un depredador (C. sapidus) y de un competidor (L. vannamei) potenciales."

realizado por Magallón Gayón Erika

con número de cuenta **40004978-4**, quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui

Propietario

Dra. Martha Gabriela Gaxiola Cortés

Propietario

Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Suplente

Dr. Xavier Chiappa Carrara

Suplente

Dr. Zenón Cano Santana

Consejo Departamental de Biología

FAACULTAD DE CIENCIAS

C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



Dedicatoria

Esta tesis está dedicada a mis padres, quienes han sido mis pilares en la vida.
¡Gracias por el apoyo y el amor que me han brindado a lo largo de cada etapa de mi vida!

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a PAPIIT-UNAM (IN-208302) por el financiamiento de este proyecto. Así como a Industrias Pecis, S.A. de C.V. por el suministro de juveniles de *L. vannamei* y a los Ings. en A. Luis Enrique Hidalgo y Tomás Jesús García por el apoyo en la realización de este trabajo. Asimismo al Biól. León F. Álvarez por su ayuda en la elaboración de los diagramas de este documento.

Mi total agradecimiento al grupo de Ecología y Biología Marina Experimental, Facultad de Ciencias, UNAM, sobre todo a los Drs. Carlos Rosas, Xavier Chiappa-Carrara y Nuno Simoes, a la Dra. Gabriela Gaxiola y en especial a la Dra. Maite Mascaró por todo su apoyo, paciencia, comprensión y dedicación que me brindó durante la realización de esta tesis.

CONTENIDO

Agradecimientos	i
Indice de cuadros	iv
Indice de figuras	v
Resumen	vii
1. Introducción	1
1.1. La camaronicultura y las especies invasoras	1
1.2. <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i>	2
1.3. Estuarios y la Laguna de Términos	4
1.4. <i>C. sapidus</i>	5
1.5. Selección de microhábitat y los factores que la afectan	6
2. Objetivos	10
3. Hipótesis	11
4. Materiales y métodos	12
4.1. Origen y mantenimiento de los organismos	12
4.2. Diseño experimental	12
4.3. Análisis estadístico	14
5. Resultados	17
5.1. Experimento 1. Selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i>	17
5.2. Experimento 2. Selección de microhábitat de <i>L. vannamei</i>	17

5.3. Experimento 3. Selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> bajo presión de depredación	18
5.4. Experimento 4. Selección de microhábitat de <i>L. vannamei</i> bajo presión de depredación	19
5.5. Experimento 5. Selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en presencia de <i>L. vannamei</i>	19
5.6. Experimento 6. Selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en presencia de <i>L. vannamei</i> y bajo presión de depredación	20
6. Discusión	32
7. Conclusiones	41
Literatura citada	43

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en ausencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 1)	21
Cuadro 2. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. vannamei</i> en ausencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 2)	21
Cuadro 3. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en presencia de depredador, pero sin competidor potencial (Experimento 3)	25
Cuadro 4. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. vannamei</i> en presencia de depredador, pero sin competidor potencial (Experimento 4)	25
Cuadro 5. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en presencia de un competidor, pero sin depredador potencial (Experimento 5)	29
Cuadro 6. Resultados de ANOVA del experimento de selección de microhábitat de <i>L. setiferus</i> en presencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 6)	29

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Tratamientos usados en los experimentos de selección de microhábitat por juveniles de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i>	16
Figura 2. Proporción de individuos <i>L. setiferus</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin depredador ni competidor potenciales (Experimento 1).	22
Figura 3. Proporción de individuos <i>L. vannamei</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, tanto para el día como para la noche en ausencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 2)	23
Figura 4. Diagrama del desplazamiento de los camarones <i>L. vannamei</i> en el día y la noche durante el experimento sin depredador ni competidor potenciales (Experimento 2)	24
Figura 5. Proporción de individuos <i>L. setiferus</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, tanto para el día como para la noche en ausencia del competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 3)	26

Figura 6. Diagrama del desplazamiento de los camarones <i>L. setiferus</i> en el día y la noche durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 3)	27
Figura 7. Proporción de individuos <i>L. vannamei</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 4)	28
Figura 8. Diagrama del desplazamiento de los camarones <i>L. vannamei</i> para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 4)	28
Figura 9. Proporción de individuos <i>L. setiferus</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin depredador, pero en presencia de un competidor potencial (Experimento 5)	30
Figura 10. Proporción de individuos <i>L. setiferus</i> localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos, para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento con un depredador y un competidor potenciales (Experimento 6)	31

RESUMEN

El sustrato es uno de los principales recursos que determinan la supervivencia y el éxito reproductivo de las poblaciones de camarón, ya que es el lugar en el que obtienen alimento y refugio contra sus depredadores naturales. Tanto *Litopenaeus setiferus* como *Litopenaeus vannamei* ocupan microhábitats caracterizados por sustratos lodosos. Sin embargo, existen registros con resultados experimentales contradictorios en los que se sugiere que *L. setiferus* prefiere tanto sustratos provistos como desprovistos de cubierta vegetal. Asimismo, las conclusiones sobre el valor que representa el sustrato para estos organismos son ambiguas.

La selección de microhábitat se define como la elección de un organismo por un determinado microhábitat entre una variedad de éstos. Sin embargo, una mayor presencia de organismos en un determinado hábitat puede ser el resultado de un conjunto de factores (por ejemplo: cambios de marea, velocidad de movimiento de los organismos, etc) que no están asociados a la exhibición de una conducta selectiva. Por ello, algunos autores han establecido que la única manera de corroborar la presencia de una conducta propiamente selectiva es comparando la preferencia de los organismos cuando se encuentran ante una situación de opción (CO) y una sin opción (SO). El presente estudio pretende evaluar la selección de microhábitat de juveniles de *L. setiferus* ante la presencia de un depredador (*Callinectes sapidus*) y la presencia de un competidor (*L. vannamei*) potenciales.

Se utilizaron seis tinajas circulares divididas en tres segmentos iguales y con una jaula de plástico en el centro. Tres de ellas correspondientes a los tratamientos con opción (CO), presentaban una combinación de 3 sustratos diferentes: arena-lodo, vegetación artificial simulando *Thalassia testudinum* y arena-lodo más vegetación artificial. Las tinajas restantes, correspondientes a los tratamientos sin opción (SO), presentaban solamente uno de los sustratos anteriores.

Se realizaron seis experimentos: (1) con *L. setiferus*, (2) con *L. vannamei*, (3) con *L. setiferus* y *C. sapidus* dentro de la jaula, (4) con *L. vannamei* y *C. sapidus*, (5) con *L. setiferus* y *L. vannamei*, y (6) con *L. setiferus*, *L. vannamei* y *C. sapidus*. Los experimentos consistieron en introducir diariamente 10 camarones seleccionados al azar dentro de cada una de las tinajas. A las 14:00 y a las

23:00 h se registró el número de camarones localizados en cada uno de los segmentos, y se hicieron observaciones sobre su comportamiento en general.

En el Experimento 1 se obtuvo que *L. setiferus* no presentó ninguna conducta selectiva a lo largo del ciclo de 24 horas, sin embargo hubo una tendencia de los organismos a localizarse más frecuentemente sobre los sustratos de arena-lodo (A) y arena-lodo + vegetación artificial (C). En el Experimento 2 se obtuvo que durante el día *L. vannamei* presentó una conducta selectiva a favor del sustrato de arena-lodo + vegetación artificial y contra el sustrato de vegetación artificial (B), mientras que por la noche seleccionó el sustrato de arena-lodo. En el Experimento 3 la presencia de *C. sapidus* hizo que *L. setiferus* tomara su comportamiento más selectivo al menos durante la noche, seleccionando el sustrato A. En el Experimento 4, cuando *L. vannamei* se enfrentó a la presencia de *C. sapidus*, exhibió una selección a favor del sustrato C tanto en el día como en la noche. En los Experimentos 5 y 6 en los que *L. setiferus* estuvo en presencia de un competidor y de un competidor más un depredador, respectivamente, no se obtuvieron evidencias de un comportamiento selectivo.

De este modo, se puede concluir que existen diferencias en la conducta selectiva de estas especies y que la presencia de un depredador influye en el comportamiento de los organismos. Se presentan argumentos para considerar que la presencia de una especie potencialmente competidora no modifica el comportamiento de selección de microhábitat de *L. setiferus*.

1. Introducción

1.1. La camaronicultura y las especies invasoras

La industria pesquera del camarón ocupa por volumen el tercer lugar a nivel nacional, mientras que a nivel mundial ocupa el noveno. En términos económicos se trata de la pesquería que más beneficios genera, con el 43% del valor total de la producción pesquera nacional (SEMARNAT, 2002). En el litoral del Golfo de México, el camarón es la tercer pesquería en cuanto a volumen, después de la mojarra y el ostión (INP, 1999). En la sonda de Campeche, el camarón blanco, *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus, 1767) es una de las especies de camarón de mayor importancia comercial. Sin embargo, la pérdida del hábitat (deforestación de manglares), la contaminación y la sobrepesca, han llevado a la población de camarón blanco al estado de sobreexplotación, alterando su ciclo natural de renovación debido a la pesca de reclutas (INP, 2003), y volviendo la pesca de esta especie poco rentable (INP, 1999).

Como resultado de la crisis pesquera de camarones peneidos, la camaronicultura se ha impulsado tanto en el sector público como en el privado. El camarón blanco, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931), es la segunda especie más cultivada en todo el mundo. Esta especie se distribuye en el Océano Pacífico y ya ha sido introducida en algunas granjas de cultivo del Golfo de México y de la costa Atlántica del continente Americano. Dicha introducción preocupa a instancias gubernamentales y ambientalistas, debido a que existe la posibilidad de una liberación masiva de *L. vannamei* hacia aguas del Golfo de México (JSA Shrimp Virus Work Group, 1997).

Está bien documentado que la introducción, el establecimiento y la diseminación de especies no nativas en ambientes marinos, de agua dulce y estuarinos han tenido efectos ambientales adversos (NOAA, 1994), y que cambios en la estructura ecológica y el funcionamiento de los hábitats estuarinos han resultado de dichas introducciones (JSA Shrimp Virus Work Group, 1997). La estructura de las comunidades marinas del Golfo de México y del sureste de la costa atlántica de los Estados Unidos actualmente está amenazada por el establecimiento y la diseminación de muchas especies exóticas de invertebrados (anémonas, cangrejos, algas marinas, etc). Por ejemplo, el mejillón café (*Perna perna*) se está propagando rápidamente a lo largo de la

costa del Golfo, donde se ha demostrado que posee el potencial para desplazar a las especies nativas (JSA Shrimp Virus Work Group, 1997).

La liberación de *L. vannamei* en aguas donde normalmente habita *L. setiferus* puede ser ocasionada por fenómenos naturales como son los huracanes y las inundaciones; y podría tener un impacto ecológico considerable debido a que *L. vannamei* está bien adaptado para resistir cambios de salinidad, pH y oxígeno disuelto (Andrews *et al.*, 1972; Ogle *et al.*, 1992; Rosas *et al.*, 1999) comunes en los ambientes estuarinos. En un estudio realizado por Sandifer *et al.* (1993), se encontró que *L. vannamei* crece significativamente más rápido que *L. setiferus* cuando son alimentados con las mismas dietas, y que la baja tasa de crecimiento de *L. setiferus* obtenida en el laboratorio es similar a la tasa de crecimiento observada en poblaciones naturales. El trabajo de Rosas *et al.* (2001) corrobora los resultados obtenidos por Sandifer *et al.* (1993), demostrando que bajo condiciones de laboratorio, *L. vannamei* consume más alimento y tiene una tasa metabólica menor que *L. setiferus*, lo cual repercute sobre el uso de una menor cantidad de energía para realizar trabajo metabólico, haciendo con que *L. vannamei* pueda destinar una mayor cantidad de energía al crecimiento. Otros resultados presentados en el trabajo de Rosas *et al.* (2001), sugieren que los juveniles de *L. vannamei* (< 1 g) tienen la capacidad de asimilar el alimento y de crecer de dos a tres veces más rápido que *L. setiferus* de las mismas tallas. Los autores sostienen que *L. vannamei* canaliza las proteínas obtenidas de la dieta para el crecimiento, mientras que *L. setiferus* las emplea en la osmorregulación. Así, al crecer más rápido, *L. vannamei* alcanza más rápidamente la madurez sexual, adquiriendo una ventaja reproductiva. De acuerdo con Rosas *et al.* (2001), estas diferencias en crecimiento entre ambas especies son consecuencia de las características inherentes a cada una de las especies.

1.2. *L. setiferus* y *L. vannamei*

El ciclo de vida de los camarones peneidos incluye diferentes etapas, las cuales se llevan a cabo en diferentes hábitats. Las hembras de *L. vannamei* desovan en las aguas abiertas del Océano Pacífico (desde el Golfo de California hasta Tumbes, Perú) y las de *L. setiferus* en el Océano Atlántico (desde Louisiana hasta el sur del Golfo de México), algunas veces relativamente cerca de

la costa, o bien, a muchos kilómetros de la misma (Ruíz, 1993). En ambas especies los huevos fertilizados son dispersados y gradualmente descienden hacia el fondo, eclosionando 24 h después del desove. El nauplio eclosiona del huevo y atraviesa por cinco subestadios para después pasar al estadio de protozoa, el cual, a su vez, está constituido por tres subestadios. Finalmente, sufre metamorfosis y pasa al estadio de mysis, que corresponde al último estadio larval y que consiste de tres subestadios (Neal y Maris, 1985; Ruíz, 1993). El paso por todas estas etapas larvarias en condiciones naturales toma aproximadamente de dos a tres semanas (Bliss, 1990).

Durante la etapa larval, los peneidos son llevados por las corrientes hacia los hábitats estuarinos. Conforme se acercan a ellos, las larvas sufren metamorfosis y entran al estadio de postlarva, cambiando a un hábitat fundamentalmente bentónico. Hacia el final de la etapa de postlarva, los organismos se establecen en los estuarios, los cuales constituyen zonas de crianza (Bliss, 1990). Cuatro a ocho semanas después de haber llegado a los ecosistemas estuarinos, pasan a ser juveniles (Bliss, 1990), etapa que tiene una duración de dos a cuatro meses (Ruíz, 1993). Cuando los camarones alcanzan el estado adulto, regresan a las aguas costeras para reproducirse, dando inicio a un nuevo ciclo (Neal y Maris, 1985; Bliss, 1990).

Springer y Bullis (1954) y Hildebrand (1954, 1955) registran que *L. setiferus* se encuentra distribuida en grandes densidades sobre sustratos lodosos en el Golfo de México, y que esto podría deberse a los requerimientos de esta especie por este tipo de sustrato. Williams (1958) realizó experimentos de laboratorio sobre la preferencia de sustrato de *L. setiferus*, encontrando que presenta una mayor preferencia por los sustratos lodosos. Aunque los experimentos de Williams (1958) no fueron diseñados para conocer la razón de dicha preferencia, el autor sugiere que la preferencia hacia cierto tipo de sustrato pudiera estar dada por la necesidad de obtener alimento y/o refugio en contra de los depredadores.

Mas adelante, Giles y Zamora (1973) propusieron que los principales factores que afectan la distribución de *L. setiferus* dentro de los hábitats estuarinos son la disponibilidad de alimento, el sustrato y la cobertura vegetal. Estos autores también realizaron experimentos para evaluar la preferencia entre un sustrato desprovisto de vegetación (arena y conchas) y uno compuesto de pastos marinos (*Spartina alterniflora*). Encontraron que *L. setiferus* prefiere los sustratos con cubierta

vegetal, y que dicha preferencia podría estar relacionada con la obtención de alimento y refugio para su defensa de los depredadores (Giles y Zamora, 1973). En oposición a lo anterior, Minello y Zimmerman (1985) demostraron que *L. setiferus* prefiere los sustratos lodosos sin cubierta vegetal. La disparidad en los resultados encontrados en ambos trabajos pueden ser explicados como consecuencia de las diferencias metodológicas. Giles y Zamora (1973) alimentaron a los camarones durante los experimentos y además utilizaron vegetación natural, la cual pudo haber incrementado la atracción de los organismos hacia la vegetación. Por el contrario, Minello y Zimmerman (1985) utilizaron vegetación artificial y no alimentaron a los camarones durante los experimentos.

Litopenaeus vannamei, por su parte, tiene etapas juveniles que se localizan en los sistemas lagunares caracterizados por zonas ricas en detritus, pastos marinos y manglares (Tapia-García y Gutiérrez, 1998). También se reporta que *L. vannamei* ocupa microhábitats caracterizados por sustratos lodosos (Holithus, 1980).

1.3. Estuarios y la Laguna de Términos

Pritchard (1967) definió un estuario como “un cuerpo de agua costero semicerrado con una conexión libre con el mar, dentro del cual el agua de mar se diluye significativamente con el agua dulce que proviene del drenaje terrestre”. Lankford (1977) define una laguna costera como “depresión de la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas (MHHW) teniendo una comunicación permanente o efímera, pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera”. Como puede observarse la definición de Pritchard excluye a las lagunas costeras como un ecosistema estuarino (McLusky, 1989). Sin embargo, se habla de ecosistemas lagunares-estuarinos, debido a que ambos comparten muchas características ecológicas. Así, podemos definir al ecosistema lagunar-estuarino como un cuerpo de agua semicerrado de profundidades someras y con volúmenes de agua variables a consecuencia de las oscilaciones en las condiciones ambientales e hidrológicas locales (Yáñez-Arancibia, 1986).

La Laguna de Términos es una laguna costera localizada en el Estado de Campeche. Está alimentada por tres ríos: el Río Palizada en el suroeste, el Río Chumpam en el sur y el Río

Candelaria en el sureste. Además, presenta dos bocas que la conectan con el Golfo de México: la boca de Puerto Real localizada en la parte oriental y la boca del Carmen, en la occidental. Cuenta con una barrera arenosa-calcárea que conforma la Isla del Carmen (Yáñez-Arancibia, 1986). La Laguna de Términos está caracterizada por una gran heterogeneidad ambiental con respecto a su hidrología, florística y sedimento, dando como resultado gran variedad de microhábitats. Algunos de ellos son los fondos con sustratos de tipo lodosos-arcillosos y arenosos, los pantanos de manglar compuestos de *Rhizophora mangle* (mangle rojo); las praderas de pastos marinos compuestos de *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*; y las praderas de rodofitas caracterizadas por *Gracilaria* spp., *Hypnea* spp., *Acantophora* spp., *Caulerpa* spp. y *Dictyota* spp. (Yáñez-Arancibia, 1986; Raz-Guzmán y de la Lanza, 1993).

1.4. *C. sapidus*

En la Laguna de Términos, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) es el portúnido más abundante (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1993). Dentro de su dieta la mayoría de las presas son almejas, ostras, mejillones, gasterópodos, tanaidaceos, peces, camarones y materia vegetal (Laughlin, 1982; Castillo, 2003). Sin embargo, los estudios sobre sus hábitos alimenticios han mostrado que las presas consumidas varían ampliamente dependiendo de su disponibilidad, el tamaño, la forma y el comportamiento de las mismas, así como de la etapa ontogénica en la que se encuentra el depredador (Laughlin, 1982). Debido a la alta flexibilidad de su dieta, y a su gran voracidad, *C. sapidus* es un factor determinante en la abundancia, comportamiento y distribución de sus presas (Cote *et al.*, 2001; Harding, 2003). Asimismo, estudios recientes han demostrado que *C. sapidus* es capaz de consumir camarones *L. setiferus* de 10 hasta 90 mm de largo total; LT a tasas de 0.51 a 1.41 camarones cada 12 horas (Mascaró *et al.*, 2003). Estos resultados sugieren que *C. sapidus* puede constituir una presión de depredación capaz de modificar las preferencias de hábitat de los camarones peneidos con los que cohabita.

1.5. Selección de microhábitat y los factores que la afectan

El hábitat es el lugar donde un organismo vive, el cual posee características geográficas, físicas, químicas y biológicas particulares. A su vez, el hábitat se encuentra dividido en unidades más pequeñas o microhábitats, cada una de las cuales corresponde a la porción del hábitat en la que se localiza directamente una población de una especie dada (Krebs, 1978).

La selección de microhábitat se define como la elección o la preferencia de un organismo por uno o más microhábitats de entre una variedad de éstos (Rosenzweig, 1981; Olabarria *et al.*, 2002). Cuando un cierto organismo se encuentra asociado a un determinado microhábitat, generalmente se concluye que dicho organismo ha seleccionado activamente dicho microhábitat y, por lo tanto, rechaza otros que están disponibles (Bennett, 1993; Allainé *et al.*, 1994). Lo anterior, sin embargo, no siempre es cierto, ya que en muchas ocasiones la distribución de los organismos no está determinada por su propia elección, sino que se encuentra influenciada por factores externos que hacen que los organismos sean excluidos de sus microhábitats preferidos, forzándolos a vivir en sitios menos convenientes (Partridge, 1978).

Un factor que puede modificar la preferencia de un microhábitat es la presencia de un depredador. La evidencia experimental ha recalado la importancia de la cobertura como un refugio para protegerse de la depredación (Macia *et al.*, 2003). Cuando a los individuos se les coloca en un acuario en ausencia de un depredador y se les permite escoger entre una variedad de microhábitats, los organismos usan los microhábitats estructuralmente complejos, es decir, aquellos que poseen estructuras físicas (por ejemplo, la cobertura vegetal, las raíces de los manglares, etc.), tanto como los estructuralmente simples que carecen de estructuras (Jordan *et al.*, 1996); o bien, se encuentran frecuentemente en los microhábitats simples (Sogard y Olla, 1993). Pero cuando se introduce un depredador, la mayor parte de los individuos busca refugio dentro de los microhábitats más complejos (Jordan *et al.*, 1996). El efecto del riesgo de depredación sobre la selección de microhábitats con cierta complejidad estructural ha sido demostrado por algunos estudios de laboratorio realizados en peces (Jordan *et al.*, 1996; Stunz y Minello, 2001; Adams *et al.*, 2004), jaibas (Hovel y Lipcius, 2002) y camarones (Minello y Zimmerman, 1985; Kenyon *et al.*, 1995; Primavera, 1997; Davis *et al.*, 2003; Macia *et al.*, 2003), poniendo de manifiesto que la vegetación

posee cierto valor para los individuos, valor que puede estar relacionado con bajas tasas de depredación y/o como fuente de alimento (Williams, 1958; Primavera, 1997).

El riesgo de depredación no sólo puede producir un cambio en la selección de microhábitat, sino que también puede generar el despliegue de conductas que permitan evitar o escapar del depredador. Jordan y colaboradores (1996) demostraron que el pez *Lagodon rhomboides*, además de preferir microhábitats cubiertos con pastos marinos en lugar de microhábitats descubiertos, presentaba conductas de enterramiento en estos últimos (Jordan *et al.*, 1996). En el caso concreto de los camarones peneidos, la reducción en la visibilidad como resultado de la turbidez ocasionada por el enterramiento en el sustrato, así como el enterramiento en sí mismo, constituyen mecanismos de defensa para disminuir el riesgo de ser depredados (Dall *et al.*, 1990; Ritvo *et al.*, 1998). Evidencia de esto es que algunas especies de peneidos permanecen enterrados durante el día, y sólo emergen en la noche para realizar actividades de alimentación (Vance, 1992; Primavera y Leбата, 1995).

Algunos autores proponen que los microhábitats estructuralmente complejos disminuyen la eficiencia del forrajeo en los depredadores que se orientan visualmente, debido a que la visibilidad y maniobrabilidad están restringidas por estructuras físicas como los tallos del pasto submarino o las raíces de los mangles (Jordan *et al.*, 1996; Primavera, 1997). En experimentos de laboratorio se ha demostrado que un depredador visual es tres veces más efectivo atrapando camarones tigre (*Penaeus esculentus*) en sustratos descubiertos que en sustratos que poseen cobertura vegetal (Kenyon *et al.*, 1995).

Otro factor que puede afectar la selección de hábitat de una especie son las interacciones competitivas con otras especies (Partridge, 1978). El término competencia puede definirse como los efectos negativos que tiene un organismo sobre otro, ya sea por que consume un recurso que es limitado o porque controla su acceso a éste (Keddy, 1989). La evidencia experimental y los modelos matemáticos indican que en una situación de competencia, si una de las especies tiene una población con el suficiente número de individuos como para evitar que la población de la otra especie crezca, puede provocar una disminución de dicha población hasta la extinción o puede excluirla del área donde habitan. Estas observaciones condujeron al desarrollo del Principio de

Gause o de Exclusión Competitiva, el cual propone que dos especies con nichos ecológicos idénticos no pueden ocupar el mismo ambiente (Gause, 1934). Un corolario de este principio es que una completa sobreposición del nicho ecológico es imposible y que si dos especies coexisten, entonces deben existir diferencias ecológicas entre ellas (Pianka, 1994).

Pielou (1974) sugiere la existencia de un conjunto de condiciones que deben de ser cumplidas para que tenga lugar la exclusión competitiva: (1) una de las especies competidoras debe permanecer sin cambios genéticos por un periodo de tiempo lo suficientemente grande para excluir a la otra especie; (2) no debe existir inmigración de individuos provenientes de otras áreas con diferentes condiciones; (3) las condiciones ambientales deben permanecer constantes; (4) la competencia debe continuar por suficiente tiempo como para que el equilibrio se alcance. Como puede notarse, estas condiciones rara vez se cumplen, y es difícil demostrar la exclusión competitiva. Sin embargo, el Principio de Gause ha servido para enfatizar que alguna diferencia ecológica debe existir para la coexistencia de poblaciones en competencia en ambientes saturados (Pianka, 1994).

Cabe mencionar que una competencia activa no siempre conduce a un desplazamiento competitivo (Stiling, 1996). Las especies que se relacionan cercanamente, especialmente aquellas que pertenecen al mismo género, son a menudo bastante similares morfológica, fisiológica, etológica y ecológicamente (Pianka, 1994). Sin embargo, la existencia de especies congénicas dentro de una misma comunidad es atribuida a que las especies explotan diferentes microhábitats, consumen diferentes tipos y tamaños de presa, se alimentan mediante métodos diferentes, o bien, son activas en diferentes momentos a lo largo de un ciclo de 24 horas (Smith, 1980; Pianka, 1994). Tales diferencias ecológicas son conocidas como las dimensiones del nicho y son fundamentales para definir el papel de una especie dentro de su comunidad y sus interacciones con las otras especies (Pianka, 1994).

En algunas ocasiones se ha sugerido que la competencia entre especies introducidas que se relacionan cercanamente con las especies nativas es mucho más intensa que entre especies que no están relacionadas (Smith, 1980). Así, algunos autores han realizado experimentos donde se ha podido observar el papel de la competencia interespecífica en el desplazamiento de una especie de

camarón a un microhábitat menos preferido. Giles y Zamora (1973) observaron que al introducir a *L. setiferus* y *Farfantepenaeus aztecus* en un mismo acuario que contenía un sustrato desprovisto de vegetación (arena y conchas) y uno compuesto de pastos marinos (*Spartina alterniflora*), *L. setiferus* se localizaba más frecuentemente en el sustrato descubierto. Sin embargo, cuando se encontraba en un acuario con las mismas condiciones de sustrato pero en ausencia de *F. aztecus*, *L. setiferus* prefería el sustrato con vegetación. Rulifson (1981) también observó una segregación entre estas dos especies, proponiendo que *F. aztecus* domina sobre *L. setiferus* y que, por lo tanto, éste último se vería desplazado en la naturaleza.

Considerando que las características del microhábitat son las que determinan en buena medida la supervivencia, así como el éxito reproductivo de un organismo, el objetivo del presente trabajo es evaluar la selección de microhábitat de *L. setiferus*, y la forma como la presión de riesgo de depredación por *C. sapidus* y la presencia de una especie exótica y cercana ecológicamente, como lo es *L. vannamei*, pueden modificar dicha selección.

2. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es examinar la selección de microhábitat de juveniles de *L. setiferus* y *L. vannamei*, así como las modificaciones en la expresión de dicha conducta selectiva cuando *L. setiferus* se encuentra ante la presencia un depredador (*Callinectes sapidus*) y de un competidor (*L. vannamei*) potenciales.

Los objetivos particulares, por su parte, son los siguientes:

- a. Conocer si existe una conducta de selección de microhábitat por parte de *L. setiferus* y *L. vannamei*, y si dicha conducta es diferente durante el día que durante la noche.
- b. Conocer si la selección de microhábitat de *L. setiferus* y *L. vannamei* tanto en el día como en la noche se ve modificada por la presencia de un depredador potencial (*C. sapidus*).
- c. Conocer si la selección de microhábitat de *L. setiferus* tanto durante el día como la noche se ve modificada por la presencia de un competidor potencial (*L. vannamei*).
- d. Conocer si la selección de microhábitat de *L. setiferus* tanto durante el día como la noche se ve modificada por la presencia simultánea de un depredador (*C. sapidus*) y un competidor (*L. vannamei*) potenciales.

3. Hipótesis

Las hipótesis que se plantean son las siguientes:

- a. Dado que *L. setiferus* y *L. vannamei* muestran una preferencia por los microhábitats con sustrato arenoso-lodoso, se esperaría que al ser expuestas ante una situación en la que tengan la opción de elegir entre tres clases de microhábitats con diferentes sustratos (arena-lodo, arena-lodo más vegetación artificial y vegetación artificial) ambas especies seleccionen a favor el microhábitat con arena-lodo.
- b. Dado que el fotoperiodo ejerce un efecto en la actividad de los camarones peneidos, se esperaría que ambas especies exhibieran un cambio en su selección de microhábitat a lo largo de un ciclo de 24 horas.
- c. Dado que la vegetación ha sido considerada como un factor que reduce el riesgo de depredación, se esperaría que cuando *L. setiferus* y *L. vannamei* sean expuestos a la presencia de *C. sapidus* exhiban un cambio en su conducta selectiva, seleccionando a favor los microhábitats poseedores de vegetación artificial.
- d. Debido a que la presencia de una especie competidora constituye un factor que afecta la distribución de una especie, se esperaría que la presencia de *L. vannamei* modifique la selección de *L. setiferus* por los microhábitats de arena-lodo por un microhábitat menos preferido.

4. Materiales y métodos

4.1. Origen y mantenimiento de los organismos

Ejemplares vivos de *L. vannamei* fueron obtenidos de Industrias Pecis, S.A. de C.V y los de *L. setiferus* del Laboratorio de Ecología y Biología Marina Experimental de la Facultad de Ciencias, UNAM, con sede en Ciudad del Carmen, Campeche.

Durante un mínimo de dos y un máximo de nueve semanas, aproximadamente 90 *L. setiferus* juveniles y 90 *L. vannamei* (ambos de 36.6 a 58.5 mm de largo total: LT) fueron mantenidos en tinas de 400 L con un recambio de agua del 200% diario, en penumbra permanente, a temperatura y salinidad constantes ($26.88 \pm 0.74^{\circ}\text{C}$ y $35.69 \pm 1.20 \text{‰}$, respectivamente). Durante el periodo de mantenimiento los camarones fueron alimentados con alimento pelletizado (marca MaltaCleyton) a razón de 10% de su biomasa húmeda, dividida en tres raciones diarias (08:00, 14:00 y 20:00 h); mientras que durante el periodo experimental fueron alimentados solamente a las 08:00 y a las 00:00 h.

Ocho jaibas de la especie *Callinectes sapidus* (80-110 mm de ancho de caparazón: AC) fueron capturadas en Bahamitas, Isla del Carmen, Campeche y mantenidas en una tina de 400 L con un recambio de agua del 100% diario, con fotoperíodo natural, y temperatura y salinidad constantes, iguales a las utilizadas con los camarones. Durante el periodo de mantenimiento, las jaibas fueron alimentadas con trozos de calamar fresco *ad libitum* en dos raciones diarias (08:00 y 20:00 h), mientras que durante el periodo experimental solamente se les proporcionaba una ración (00:00 h) para inducir en las jaibas un comportamiento de ataque.

4.2. Diseño experimental

El dispositivo experimental consistió en seis tinas circulares de 50 cm de diámetro, divididas en tres segmentos iguales, y con una jaula de plástico (12 cm de diámetro; 1 cm de abertura de malla) en el centro (Figura 1). Tres de ellas, correspondientes a los tratamientos con opción (CO),

presentaban una combinación de 3 sustratos diferentes: (A) con arena-lodo (tamaño de partícula $425 \mu\text{m}$), (B) con vegetación artificial (tiras de rafia verde de 13 cm de largo simulando *Thalassia testudinum*), y (C) con arena-lodo y vegetación artificial.

Las tinas restantes, correspondientes a los tratamientos sin opción (SO), presentaban solamente uno de los sustratos anteriores. La profundidad del sedimento fue de 4 cm, la altura de la columna de agua de 15 cm y la densidad de la vegetación artificial fue de 880 tiras/m², semejante a las densidad natural de *Thalassia testudinum*.

Se realizaron seis experimentos:

- 1) con *L. setiferus* (44.8 ± 6.2 mm largo total: LT),
- 2) con *L. vanammei* (36.6 ± 3.7 mm LT),
- 3) con *L. setiferus* (44.8 ± 6.2 mm LT) + una jaiba *C. sapidus* (80-110 mm AC) dentro de la jaula como factor de presión de depredación,
- 4) con *L. vannamei* (41.4 ± 5.1 mm LT) y *C. sapidus*,
- 5) con *L. setiferus* (58.5 ± 3.9 mm LT) y *L. vannamei* (41.4 ± 5.1 mm LT), y
- 6) con *L. setiferus* (58.5 ± 3.9 mm LT), *L. vannamei* (41.4 ± 5.1 mm LT) y *C. sapidus*.

Los experimentos consistieron en introducir diariamente a las 09:00 al azar 10 camarones previamente alimentados dentro de cada una de las seis tinas. Una vez colocados los organismos, se mantuvieron en ayuno, con aireación constante y en penumbra durante todo el día. A las 14:00 y a las 23:00 se registró el número de camarones localizados en cada uno de los segmentos, considerando a todos los camarones que estuvieran sobre el sustrato, sobre la jaula, sobre la vegetación artificial o enterrados. La elección de las horas para la realización de los registros obedeció a que las 14:00 y las 23:00 corresponden aproximadamente a la mitad de los periodos de luz y oscuridad de un ciclo de 24 horas, respectivamente. Únicamente los camarones que se encontraban nadando o dentro de la jaula fueron excluidos de los conteos. Al finalizar las observaciones, a las 00:00, los camarones eran devueltos a las tinas de mantenimiento y alimentados. Cada experimento tuvo una duración de 5 días.

En los Experimentos 3, 4 y 6 previamente al inicio de las observaciones se introdujo una jaiba dentro de la jaula en cada una de las tinas, y se mantuvo ahí hasta el final de cada observación. En el caso de los Experimentos 5 y 6, y con la finalidad de identificar rápidamente a los juveniles de cada especie, los camarones *L. setiferus* fueron marcados con un implante de elastómero fluorescente (VIE[®]) de color naranja en la región posterior del último segmento abdominal, mientras que los *L. vannamei* fueron marcados con el elastómero de color verde (NMT, 1996). Todas las observaciones de los Experimentos 1 – 4 se realizaron con la ayuda de una linterna de luz roja, mientras que para las observaciones nocturnas de los experimentos 5 y 6 se utilizó una lámpara de luz negra para poder visualizar las marcas fluorescentes previamente implantadas en los camarones de cada especie. En los Experimentos 5 y 6, para las observaciones realizadas durante el día no fue necesaria la utilización de lámparas de luz especial, ya que la penumbra permitía la observación de las marcas fluorescentes.

4.3. Análisis estadístico

Para cada uno de los experimentos se postularon las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: $pA_1 \neq pA_4$; $pB_2 \neq pB_5$; $pC_3 \neq pC_6$

donde pA_1 es la proporción promedio de camarones en el segmento A del tratamiento 1 (T1), pB_2 es la proporción promedio de camarones en el segmento B del tratamiento 2 (T2), pC_3 es la proporción promedio de camarones en el segmento C del tratamiento 3 (T3), pA_4 es la proporción promedio de camarones en uno de los tres segmentos escogido al azar para cada hora y día del tratamiento 4 (T4), pB_5 es la proporción promedio de camarones en uno de los tres segmentos escogido al azar para cada hora y día del tratamiento 5 (T5), y pC_6 es la proporción promedio de camarones en uno de los tres segmentos escogidos al azar para cada hora y día del tratamiento (T6).

Hipótesis 2: $p_a \text{ DIA} \neq p_a \text{ NOCHE}$

donde p_a es la proporción promedio de camarones de cualquier segmento en cualquier tratamiento. Todas las proporciones fueron calculadas del total de camarones contabilizados en cada tina, excluyendo aquellos que estuviesen nadando o dentro de la jaula central.

Para comprobar las hipótesis experimentales se utilizó un ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* (ver hipótesis específica). Para el modelo de ANOVA se utilizó un diseño con medidas repetidas, ya que no existe independencia entre las observaciones del día y la noche. Los datos fueron transformados (transformación angular) previo al análisis de varianza. Para la primera hipótesis, si el número de camarones en un determinado sustrato en los tratamientos CO era mayor o menor que el número de camarones en el sustrato equivalente en los tratamientos SO, se consideraba como evidencia de un movimiento neto de los camarones hacia o desde esos sustratos en particular. Consecuentemente, se concluía la presencia de una conducta selectiva, a favor o en contra de esos sustratos, respectivamente. Si, por otra parte, el número de camarones en un determinado sustrato en los tratamientos CO era igual que el número de camarones en el sustrato equivalente en los tratamientos SO, se concluía la ausencia de un movimiento neto en alguna dirección, y por lo tanto, la ausencia de una preferencia o selección comprobable. Para la segunda hipótesis, si el número de camarones en un determinado segmento durante el día era mayor o menor que el número de camarones en ese segmento durante la noche; o bien si la interacción entre el factor "tratamiento" y el factor "hora" era significativo, entonces se concluía que existen diferencias en el comportamiento selectivo de los camarones dependiendo de la hora del día.

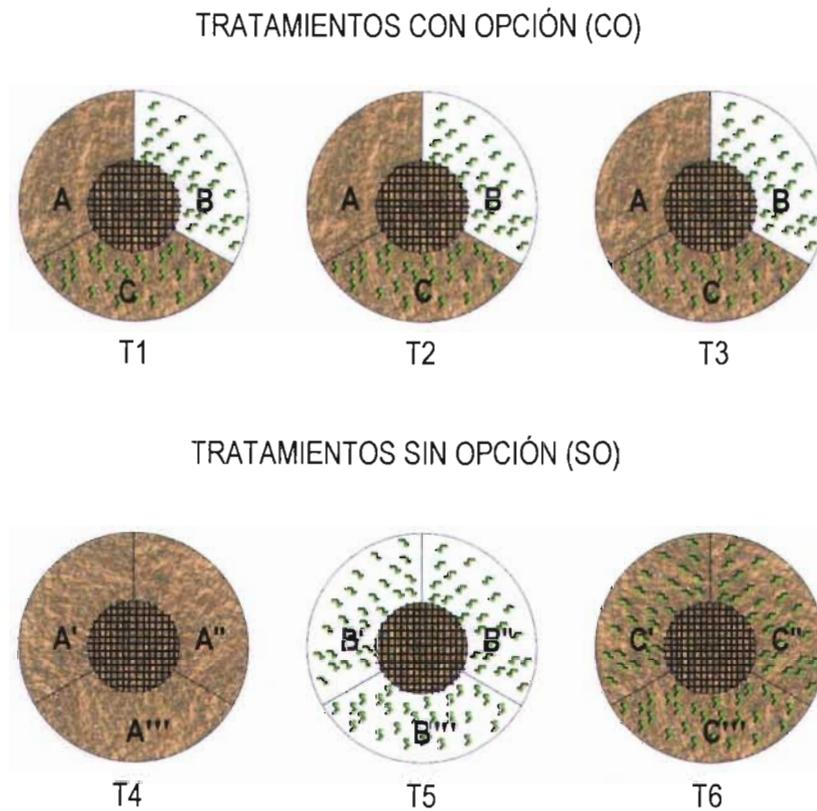


Figura 1. Tratamientos (T1-T6) usados en los experimentos de selección de microhábitat por juveniles de *L. setiferus* y *L. vannamei*. (A) arena-lodo, (B) vegetación artificial y (C) arena-lodo + vegetación artificial. Los apóstrofes denotan segmentos distintivamente identificados por el observador, pero con el mismo tipo de sedimento. El área sombreada en el centro de cada tina denota la jaula donde se mantuvieron las jaibas, *C. sapidus* durante los experimentos con depredador.

5. Resultados

5.1. Experimento 1. Selección de microhábitat de *L. setiferus*

Durante los experimentos con *L. setiferus* en ausencia de *Callinectes sapidus* y *L. vannamei*, se encontró que no existen diferencias significativas en la proporción media de camarones entre los segmentos de los tratamientos con y sin opción, y que esta condición se mantiene constante a lo largo de 24 horas (Cuadro 1). Estos resultados indican la ausencia de un comportamiento selectivo.

Durante el ciclo de 24 h (Figura 2) la proporción de camarones en el segmento B₂ fue ligeramente menor que en el segmento B₅, y las proporciones de camarones en los segmentos A₁ y C₃ fueron ligeramente mayores a sus correspondientes en los tratamientos sin opción (A₄ y C₆, respectivamente). A pesar de que *L. setiferus* no seleccionó ningún tipo de sustrato, las diferencias entre las medias de los tratamientos comparados indican una tendencia de los camarones de trasladarse hacia los segmentos que contenían arena-lodo, ya fuera con o sin vegetación artificial. Esta tendencia fue ligeramente más pronunciada para el segmento con arena-lodo sin vegetación artificial. De la misma manera, se observa una tendencia de los camarones de salir del segmento que poseía únicamente vegetación artificial (Figura 2).

5.2. Experimento 2. Selección de microhábitat de *L. vannamei*

Durante los experimentos con *L. vannamei* en ausencia de *C. sapidus* y *L. setiferus*, se observaron diferencias significativas tanto en la proporción media de camarones entre los tratamientos con y sin opción, como en la interacción entre el tratamiento y la hora del día (Cuadro 2), indicando la presencia de un comportamiento selectivo, y que éste varía a lo largo de un ciclo de 24 h.

Durante el día (Figura 3-I), la proporción de *L. vannamei* fue significativamente mayor en el segmento C₃ que en su correspondiente sin opción (C₆), y la proporción de camarones en el

segmento B₂ fue significativamente menor que en B₅, indicando una selección a favor del sustrato con arena-lodo + vegetación artificial y en contra del que sólo tenía vegetación artificial.

Durante la noche (Figura 3-II), la proporción de *L. vannamei* fue significativamente mayor en el segmento A₁ que en A₄, indicando un movimiento neto de entrada de los camarones hacia el sustrato con sólo arena-lodo (Figura 4). Sin embargo, aunque la proporción de camarones en el segmento C₃ fue ligeramente mayor que la del segmento C₆ y la proporción de camarones en el segmento B₂ fue menor a la proporción de B₅, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. Por lo tanto, estos resultados indican que durante la noche *L. vannamei* presentó una selección a favor del segmento que contenía sólo arena-lodo, pero no demostraron selección en contra de ningún tipo de sustrato, y se concluye que los organismos salieron indistintamente de los segmentos con vegetación artificial y arena-lodo + vegetación artificial (Figura 4).

5.3. Experimento 3. Selección de microhábitat de *L. setiferus* bajo presión de depredación

Durante el experimento con *L. setiferus* en presencia de *C. sapidus* se encontraron diferencias significativas en la proporción media de camarones entre tratamientos con y sin opción durante la noche, pero no durante el día (Cuadro 3). Estos resultados indican que cuando *L. setiferus* se encuentra bajo riesgo de depredación, modifica su comportamiento selectivo, siendo diferente a lo largo de un ciclo de 24 h.

A pesar de que durante el día no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, la proporción de *L. setiferus* en el segmento A₁ fue mayor que en el segmento A₄ (Figura 5-I), mientras que la proporción en los segmentos B₂ y C₃ fueron ligeramente menores que en B₅ y C₆, respectivamente. Estos resultados dan un indicio de que durante el día los camarones presentaron alguna tendencia a entrar el segmento que contenía arena-lodo y salir de los segmentos que poseían vegetación artificial, pero no demuestran un comportamiento selectivo.

Durante la noche (Figura 5-II), la proporción de *L. setiferus* fue significativamente mayor en el segmento A₁ que en A₄, indicando un movimiento neto de entrada de los camarones hacia el

sustrato con sólo arena-lodo (Figura 6). Aunque la proporción de camarones en el segmento C₃ fue ligeramente mayor que la del segmento C₆ y la proporción de camarones en el segmento B₂ fue menor a la proporción de B₅, no se encontraron diferencias significativas entre estos segmentos, y por lo tanto, no se consigue distinguir un segmento en particular del cual salieron los camarones. Se concluye que durante la noche *L. setiferus* seleccionó a favor del sustrato con arena-lodo, pero no se corroboró una selección en contra de algún sustrato en particular (Figura 6).

5.4. Experimento 4. Selección de microhábitat de *L. vannamei* bajo presión de depredación

En este experimento se encontraron diferencias significativas en la proporción media de camarones entre tratamientos, pero no se encontraron diferencias significativas entre el día y la noche (Cuadro 4). Estos resultados indican que bajo riesgo de depredación *L. vannamei* exhibe un comportamiento selectivo de sustrato que permanece constante a lo largo de un ciclo de 24 h.

Tanto de día como de noche la proporción de camarones del segmento C₃ fue significativamente mayor que en C₆ (Figura 7), indicando un movimiento neto de entrada de los camarones hacia el sustrato con sólo arena-lodo + vegetación artificial (Figura 8). Aunque la proporción de camarones en el segmento A₁ fue ligeramente mayor que la del segmento A₄ y la proporción de camarones en el segmento B₂ fue menor a la proporción de B₅, no se encontraron diferencias significativas entre estos sustratos, y no se consigue distinguir un sustrato en particular del cual salieron los camarones. Se concluye que bajo riesgo de depredación *L. vannamei* selecciona a favor el sustrato de arena-lodo + vegetación artificial, pero no se demuestra la selección en contra de algún sustrato en particular (Figura 8).

5.5. Experimento 5. Selección de microhábitat de *L. setiferus* en presencia de *L. vannamei*

En el experimento sobre selección de microhábitat por *L. setiferus* en presencia de un competidor potencial (*L. vannamei*) no se registró efecto significativo de ninguna de las fuentes de

variación (Cuadro 5). Estos resultados indican la ausencia de un comportamiento selectivo tanto de día como de noche.

A pesar de no haber podido obtener un resultado que demuestre una selección a favor o en contra de algún tipo de sustrato, en la Figura 9 se puede observar que durante el día y la noche las proporciones de camarones en los segmentos B₂ y C₃ fueron ligeramente menores a sus correspondientes en los tratamientos sin opción (B₅ y C₆, respectivamente), mientras que la proporción de camarones en el segmento A₁ fue mayor a la de su respectivo tratamiento sin opción A₄. Se puede sugerir una tendencia de los camarones a trasladarse hacia el sustrato con arena-lodo, desde los sustratos poseedores de cubierta vegetal, aunque un movimiento neto direccional no pudo ser demostrado.

5.6. Experimento 6. Selección de microhábitat de *L. setiferus* en presencia de *L. vannamei* y bajo presión de depredación

En el experimento sobre selección de microhábitat por *L. setiferus* en presencia de un competidor (*L. vannamei*) y un depredador (*C. sapidus*) potenciales no se detectó efecto significativo de ninguna de las fuentes de variación (Cuadro 6). Sin embargo, al igual que en el Experimento 5 se pudo observar que durante el día y la noche las proporciones de camarones en los segmentos B₂ y C₃ fueron ligeramente menores a sus correspondientes en los tratamientos sin opción (B₅ y C₆, respectivamente), mientras la proporción de camarones en el segmento A₁ fue mayor a la de su respectivo tratamiento sin opción A₄ (Figura 10). A pesar de no obtener un resultado que demuestre una selección a favor o en contra de algún tipo de sustrato, se puede observar que existe una tendencia de los camarones de entrar en el sustrato con arena-lodo y salir de los sustratos poseedores de cubierta vegetal.

Cuadro 1. Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. setiferus* en ausencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 1).

Fuente	ANOVA			Comparaciones <i>a priori</i>			
	G.L. Fuente	F	<i>p</i>	Comparación	G.L. Fuente	F	<i>p</i>
Tratamiento	5	5.484	< 0.01	A ₁ vs A ₄	1	2.093	0.161
Hora	1	0.305	0.586	B ₂ vs B ₅	1	0.783	0.385
Interacción	5	1.133	0.370	C ₃ vs C ₆	1	3.545	0.072

Cuadro 2. Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. vannamei* en ausencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 2).

Fuente	ANOVA			Comparaciones <i>a priori</i>					
	G.L. Fuente	F	<i>p</i>	Comparación	Día		Noche		
					G.L. Fuente	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Tratamiento	5	6.746	< 0.001	A ₁ vs A ₄	1	0.087	0.770	5.292	< 0.05
Hora	1	0.020	0.888	B ₂ vs B ₅	1	8.569	< 0.01	4.093	0.054
Interacción	5	9.354	< 0.001	C ₃ vs C ₆	1	11.379	< 0.01	0.161	0.692

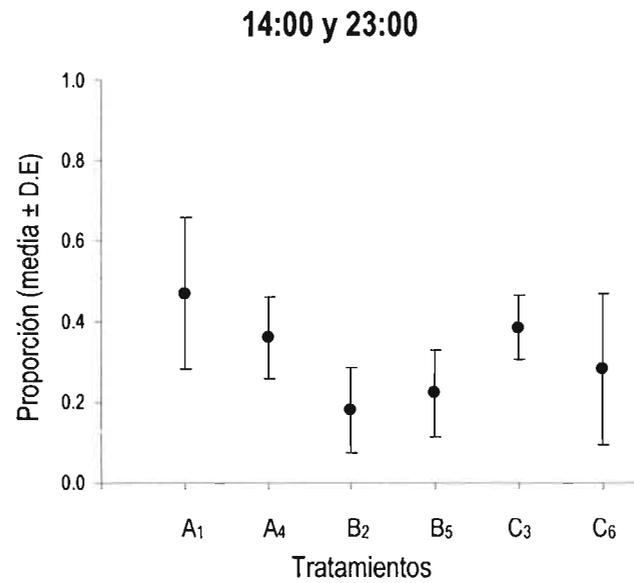


Figura 2. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. setiferus* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1), para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin depredador ni competidor potenciales (Experimento 1).

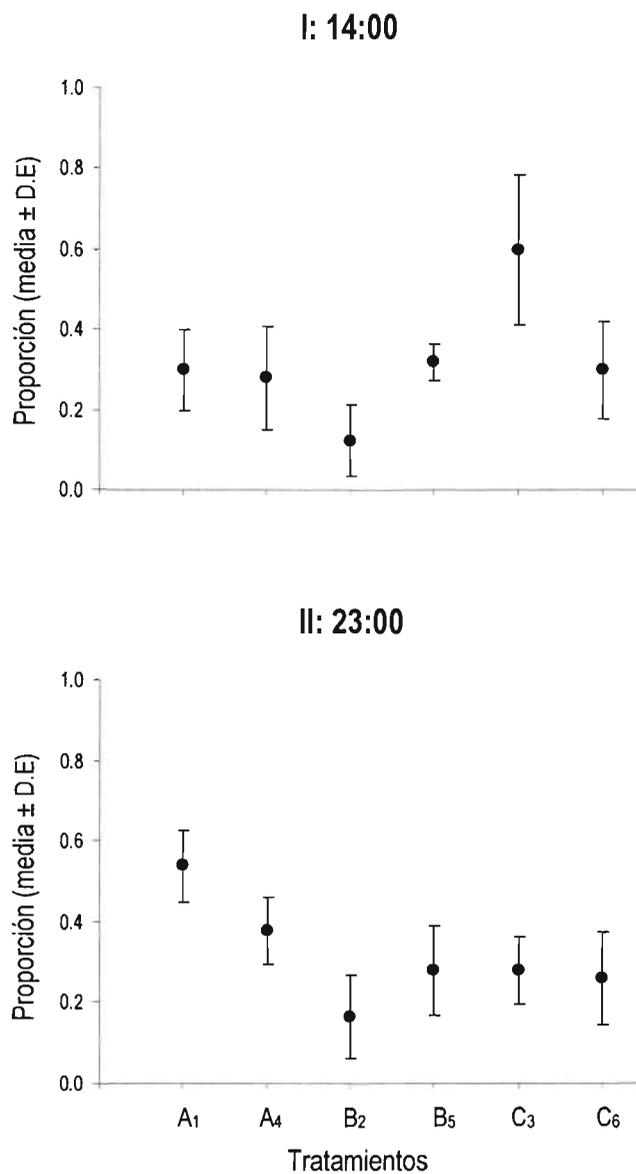


Figura 3. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. vannamei* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1), tanto para el día (I: 14:00) como para la noche (II: 23:00) durante el experimento sin depredador ni competidor potenciales (Experimento 2).

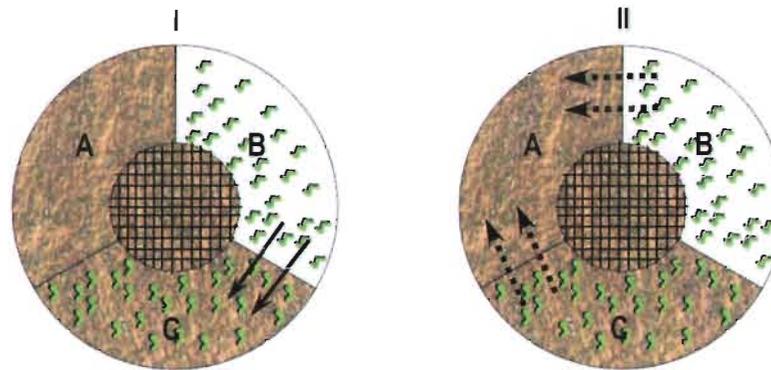


Figura 4. Diagrama del desplazamiento de los camarones *L. vannamei* en el día (I: 14:00) y la noche (II: 23:00) durante el experimento sin depredador ni competidor potenciales (Experimento 2). Las flechas sólidas representan una entrada y salida del sustrato estadísticamente significativas, mientras que las flechas punteadas representan el movimiento resultante desde los segmentos B y C hacia el segmento A, representando únicamente una entrada estadísticamente significativa (Cuadro 2).

80

Cuadro 3. Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. setiferus* en presencia de depredador, pero sin competidor potencial (Experimento 3).

ANOVA				Comparaciones <i>a priori</i>					
Fuente	G.L. Fuente	F	p	Día			Noche		
				Comparación	G.L. Fuente	F	p	F	p
Tratamiento	5	8.496	< 0.001	A ₁ vs A ₄	1	1.999	0.170	6.499	< 0.05
Hora	1	5.936	< 0.05	B ₂ vs B ₅	1	0.247	0.623	2.649	0.117
Interacción	5	1.150	0.362	C ₃ vs C ₆	1	0.879	0.358	0.017	0.896

Cuadro 4. Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. varnamei* en presencia de depredador, pero sin competidor potencial (Experimento 4).

ANOVA				Comparaciones <i>a priori</i>			
Fuente	G.L. Fuente	F	p	Comparación	G.L. Fuente	F	p
Hora	1	0.666	0.423	B ₂ vs B ₅	1	3.203	0.086
Interacción	5	2.326	0.074	C ₃ vs C ₆	1	196.9	< 0.001

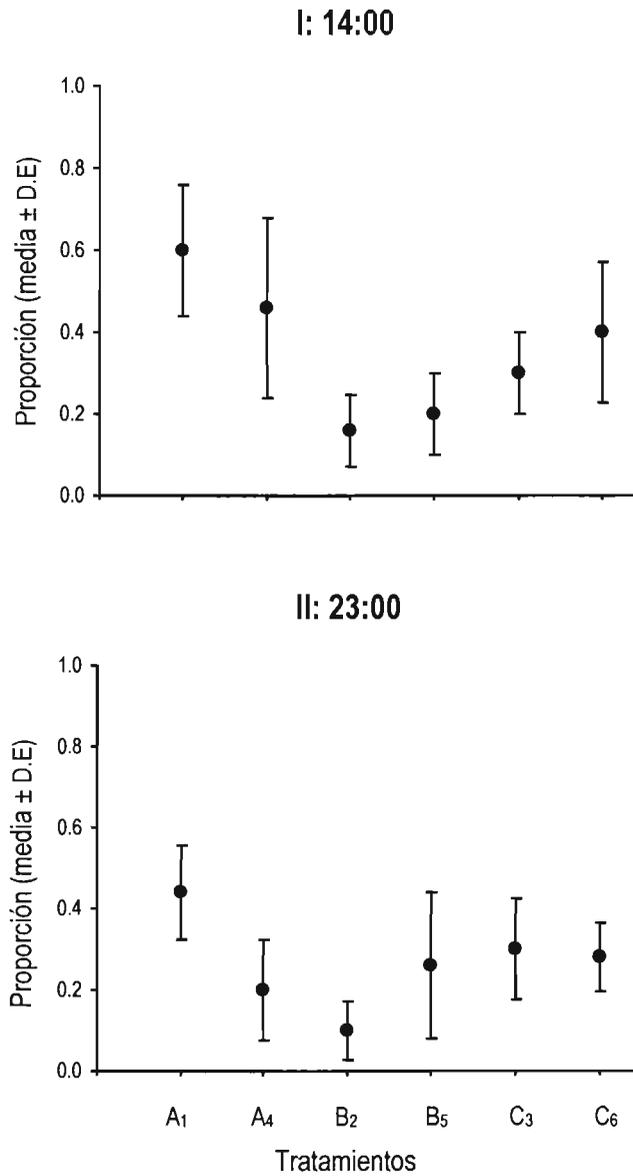


Figura 5. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. setiferus* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1) tanto para el día (I: 14:00) como para la noche (II: 23:00) durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 3).

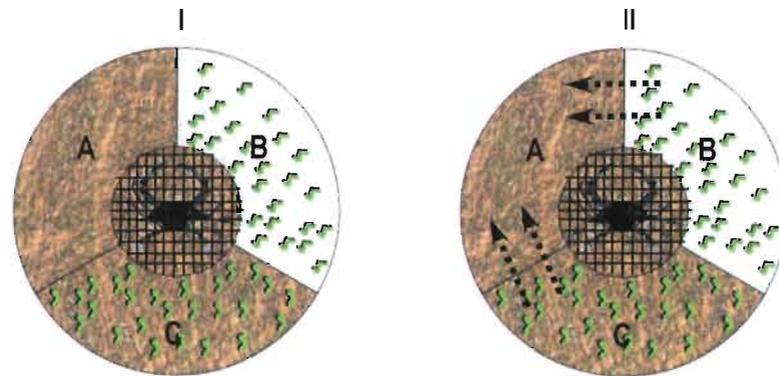


Figura 6. Diagrama del desplazamiento de los camarones *L. setiferus* en el día (I: 14:00) y la noche (II: 23:00) durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 3). Las flechas punteadas representan el movimiento resultante desde los segmentos B y C hacia el segmento A, representando únicamente una entrada estadísticamente significativa (Cuadro 3).

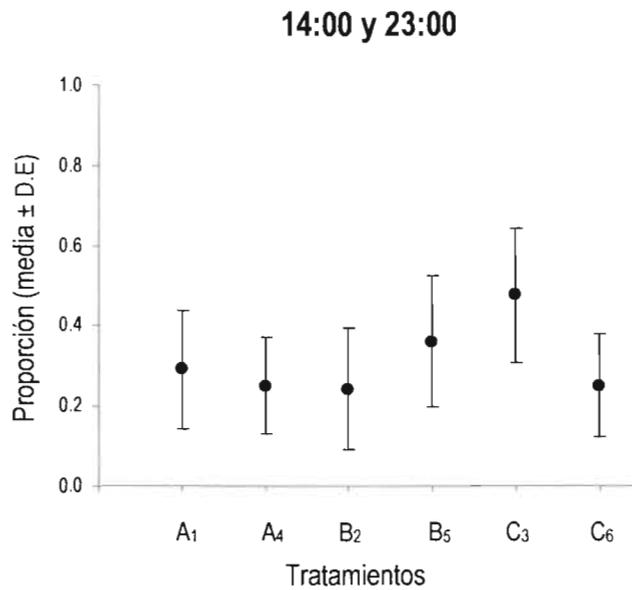


Figura 7. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. vannamei* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1) para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 4).

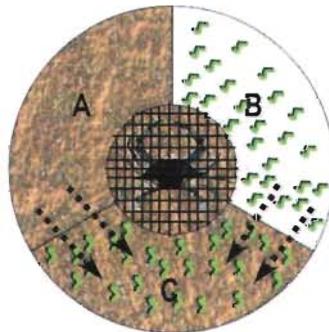


Figura 8. Diagrama del desplazamiento de los camarones *L. vannamei* para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin competidor, pero en presencia de un depredador potencial (Experimento 4). Las flechas punteadas representan el movimiento resultante desde los segmentos A y B hacia el segmento C, representando únicamente una entrada estadísticamente significativa (Cuadro 4).

Cuadro 5 Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. setiferus* en presencia de un competidor, pero sin depredador potencial (Experimento 5).

ANOVA			
Fuente	G.L. Fuente	F	<i>p</i>
Tratamiento	5	2.025	0.111
Hora	1	1.088	0.307
Interacción	5	0.468	0.796

Cuadro 6. Resultados de ANOVA de dos vías con factores fijos (Factor 1: tratamientos con 6 niveles; Factor 2: hora con 2 niveles) y comparación de medias *a priori* sobre los datos del experimento de selección de microhábitat de *L. setiferus* en presencia de depredador y competidor potenciales (Experimento 6).

ANOVA			
Fuente	G.L. Fuente	F	<i>p</i>
Tratamiento	5	1.777	0.156
Hora	1	1.319	0.262
Interacción	5	0.506	0.769

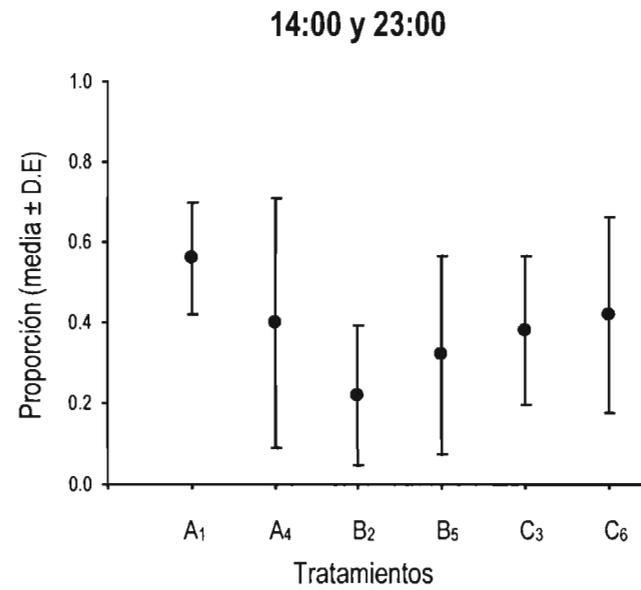


Figura 9. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. setiferus* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1), para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento sin depredador, pero en presencia de un competidor potencial (Experimento 5).

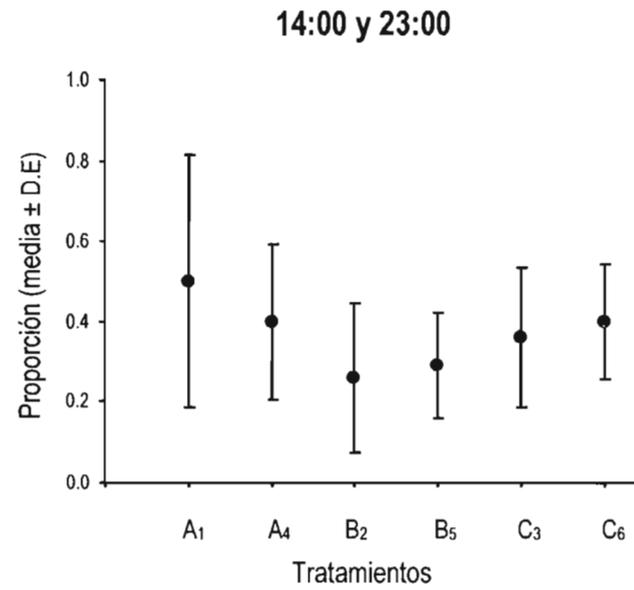


Figura 10. Proporción (media \pm D.E) de individuos *L. setiferus* localizados en los segmentos (A, B y C) correspondientes a cada uno de los tratamientos (1, 2, 3, 4, 5 y 6; Figura 1), para las 14:00 y 23:00 h durante el experimento con un depredador (*C. sapidus*) y un competidor potencial (Experimento 6).

6. Discusión

Los resultados sobre la selección del hábitat de *L. setiferus* en ausencia de *C. sapidus* y *L. vannamei* demuestran que esta especie no presenta una conducta selectiva por ninguno de los tres sustratos a lo largo de un ciclo de 24 horas (Tabla 1). A pesar de esto, los resultados mostraron que durante el día y la noche los individuos se encontraron más un poco frecuentemente sobre los sustratos con arena-lodo y arena-lodo + vegetación artificial, aunque la distribución fue ligeramente mayor sobre el primero que el segundo. Así también, tendieron a salir del sustrato con únicamente vegetación artificial (Figura 2). Estos resultados apoyan aquellos obtenidos por Minello y Zimmerman (1985), en donde *L. setiferus* mostró cierta preferencia por los sustratos arenosos durante el día y la noche. Asimismo, estos resultados están en concordancia con los trabajos de Williams (1958), Rulifson (1981) y Springer y Bullis (1954), los cuales indican que esta especie prefiere los sustratos lodosos y suaves.

La ausencia de una conducta claramente selectiva por parte de *L. setiferus* podría estar asociada a la marcadamente alta actividad que mostraron estos individuos durante los experimentos. El constante movimiento alrededor de las tinajas experimentales, el desplazamiento permanente de un segmento a otro, y un estado general de alerta hizo que *L. setiferus* estuviese sólo ocasionalmente enterrado o inmóvil sobre un segmento en particular. Un comportamiento similar fue documentado por Williams (1958), quien tuvo que realizar los conteos de los organismos durante el día (principalmente en la mañana), ya que el movimiento de los mismos enturbiaba el agua obstaculizando las observaciones.

Al respecto, Hindley (1975) realizó una exhaustiva revisión bibliográfica y concluyó que la mayoría de los camarones peneidos son organismos de hábitos nocturnos, que se entierran permaneciendo inactivos durante el día. Otros trabajos como los realizados por Vance (1992) y Primavera y Lebatá (1995) corroboran lo dicho por Hindley (1975). Más aún, Wickham y Minkler (1975) describieron un patrón de actividad exclusivamente nocturno en *L. setiferus*. En este caso *L. setiferus* permaneció activo tanto durante el día como durante la noche, y por lo tanto el patrón de actividad mayormente nocturno que reportan estos autores no explica las tendencias observadas (Figura 2). Sin embargo, los registros obtenidos por Williams (1958) y Dall (1990) están en

concordancia con los resultados del presente trabajo, ya que ambos autores dicen que *L. setiferus* es una especie que raramente se entierra.

Los estudios sobre la distribución de *L. setiferus* en condiciones naturales han arrojado conclusiones muy variadas. Por ejemplo, los datos presentados por Stokes (1974) y Springer y Bullis (1954) muestran que *L. setiferus* es más abundante en las áreas sin vegetación, mientras que los datos obtenidos por Zimmerman y Minello (1984) demuestran que los camarones exhiben un patrón inconsistente en la selección de sustratos con y sin vegetación. Los patrones de distribución en condiciones naturales (Hildebrand, 1954; Springer y Bullis, 1954) concuerdan con el comportamiento indefinido con respecto a las preferencias de hábitat desplegadas por *L. setiferus* a lo largo del presente estudio. De esta forma, dichos patrones de distribución pueden ser explicados como un reflejo del comportamiento selectivo de esta especie, más que como un resultado de las diferencias entre poblaciones a lo largo de su distribución geográfica.

Los resultados obtenidos con *L. vannamei* en las mismas condiciones experimentales (Experimento 2) muestran una conducta claramente distinta a la de *L. setiferus* (Figura 3). *Litopenaeus vannamei* exhibió una conducta selectiva por un tipo de sustrato diferente en el día y en la noche (Cuadro 2). Durante el día los camarones muestran un movimiento neto de entrada al sustrato con arena-lodo + vegetación, y un movimiento neto de salida del sustrato con únicamente vegetación artificial, lo cual indica una selección activa a favor del primero y en contra del segundo (Figuras 3 y 4). Durante la noche, los camarones muestran un movimiento neto de entrada al sustrato de arena-lodo, es decir, seleccionan a favor de dicho sustrato. Sin embargo, no se obtuvo una salida significativa de algún sustrato, por lo cual se asume que los camarones salieron de ambos sustratos restantes, es decir, tanto del sustrato de vegetación artificial como del de arena-lodo + vegetación artificial (Cuadro 2; Figura 4). En un estudio sobre la distribución de *L. vannamei* en condiciones naturales (Holthius, 1980) se reportó que esta especie se encuentra fundamentalmente en sustratos arenosos, lo cual corresponde con los resultados obtenidos durante la noche en el presente estudio.

Por otra parte, *L. vannamei* manifestó un claro hábito nocturno, ya que durante el día los camarones permanecieron inactivos entre la vegetación artificial, o enterrados en la arena-lodo,

mientras que por la noche, no sólo se desenterraron, sino que exhibieron una clara conducta de búsqueda de alimento a las zonas carentes de cobertura vegetal. Este patrón de permanecer enterrados durante el día y activos durante la noche fue descrito por Moctezuma y Blake (1981), y puede ser explicado como un mecanismo de ahorro de energía a través del cual los camarones de hábitos nocturnos se mantienen enterrados o relativamente inmóviles sobre el sustrato durante el día, gastando menos energía, misma que puede ser utilizada para la búsqueda de alimento durante la noche (Fuss y Ogren, 1966; Kutty y Murugapoopathy, 1967). Esto puede ser sustentado por el estudio realizado por Lakshimi *et al.* (1976) en donde al enterrarse durante el día *F. aztecus* reduce su consumo de oxígeno, lo que condujo a estos autores a considerar este comportamiento como un mecanismo de ahorro de energía. Este patrón conductual además ofrece la ventaja de reducir el riesgo de depredación durante las horas más peligrosas de luz, ya que los camarones se refugian en un microhábitat poseedor de cobertura vegetal y de un sustrato donde pueden enterrarse (Minello y Zimmerman, 1985; Giles y Zamora, 1973). El aumento en la actividad nocturna para la búsqueda de alimento es consistente con una preferencia por los sustratos de arena-lodo carentes de vegetación, posiblemente por la diversidad y abundancia del alimento, o bien por una preferencia especial por algunas presas (gasterópodos, crustáceos, poliquetos, etc) características de la meiofauna en estos sustratos areno-lodosos (Smith *et al.*, 1992).

Cuando *L. setiferus* fue enfrentado en una situación de riesgo de depredación (Experimento 3), modificó su comportamiento difuso tornándose más selectivo. Aunque durante el día los camarones no seleccionaron ni a favor ni en contra de ningún sustrato, se observó un ligero movimiento de salida de los dos sustratos con vegetación artificial (B y C), a la vez que se observó uno de entrada al sustrato de arena-lodo (Cuadro 3 y Figura 5). Por la noche los camarones sí presentaron un comportamiento selectivo a favor del sustrato de arena-lodo (Figura 5), y aunque no se pudo distinguir estadísticamente el sustrato del cual salieron, se puede concluir que los camarones salieron de los sustratos con vegetación (B y C) (Figura 6). Estos resultados confirman la alta y permanente actividad de esta especie a lo largo de un ciclo de 24 horas (Experimento 1), y sustentan la hipótesis de autores previos en el sentido de que *L. setiferus* en general no muestra una conducta claramente selectiva por un sustrato en particular (Zimmerman y Minello, 1984). Por otra parte, una comparación entre los Experimentos 1 y 3 también demuestra que la presencia de un

depredador hace con que *L. setiferus* sea capaz de modificar su conducta y exhiba un comportamiento selectivo por un sustrato de tipo arena-lodo durante las horas de oscuridad.

Los mecanismos de defensa de los camarones peneidos consisten principalmente en escapar y reducir la visibilidad del depredador (Dall *et al.*, 1990). Otro mecanismo de defensa utilizado por los camarones para no ser depredados consiste en enterrarse en el sustrato (Vance, 1992; Primavera y Leбата, 1995). Williams (1958) expone que *L. setiferus* obtiene protección enterrándose rápidamente en el sustrato. En el presente trabajo, los camarones podían enterrarse tanto en el sustrato de arena-lodo, como en el de arena-lodo + vegetación, puesto que en ambos la capa de arena-lodo utilizada era lo suficientemente profunda (4 cm) para que estos organismos quedaran completamente cubiertos por el sustrato. Sin embargo, los resultados sugieren que bajo la presión de *C. sapidus*, el sustrato de arena-lodo fue el que les ofreció mayor protección a los juveniles de *L. setiferus* (Cuadro 3; Figuras 5 y 6). La preferencia de *L. setiferus* por los sustratos lodosos y suaves ha sido previamente descrita (Springer y Bullis, 1954; Williams, 1958), pero no se ha logrado esclarecer si el valor de este tipo de sustrato consiste en la calidad de refugio que ofrece o en la abundancia y diversidad de alimento que contiene. Considerando las diferencias en la conducta de selección de hábitat que *L. setiferus* exhibió ante la ausencia y presencia de un depredador potencial, y dado que en ninguno de los tres tipos de sustrato había alimento, se sugiere que la preferencia de *L. setiferus* por los sustratos lodosos esté principalmente asociada al valor de refugio que le ofrece este tipo de sustrato. La razón por la cual durante este experimento, *L. setiferus* no se movilizó hacia el segmento que contenía arena-lodo + vegetación pudiera encontrar una explicación en el hecho de que la vegetación artificial constituyó obstáculos tales que le restan espacio a los camarones para enterrarse libremente. Es posible que en condiciones naturales las raíces de la vegetación natural sumergida surta el mismo efecto, volviendo este tipo de sustratos menos predilectos para *L. setiferus*.

La conducta de selección de hábitat de *L. vannamei* también se vio modificada con la presencia de *C. sapidus* (Experimento 4). En presencia de la jaiiba, *L. vannamei* seleccionó a favor el sustrato de arena-lodo + vegetación artificial a lo largo del ciclo de 24 h. Así mismo, al no encontrarse evidencias de una selección en contra de ningún sustrato, se concluye que los organismos que entraron a dicho sustrato provinieron de los sustratos restantes (arena-lodo y

vegetación artificial) (Figuras 7 y 8). Estos resultados indican que la presencia de *C. sapidus* hace que *L. vannamei* prefiera el sustrato que contiene vegetación sumergida, y que dicha preferencia se mantiene tanto durante las horas de luz como de oscuridad. Como puede observarse, los resultados sugieren que las estructuras vegetales constituyen un refugio de alto valor para esta especie.

El patrón de actividad exhibido por *L. vannamei* se mantuvo consistente tanto durante el experimento con depredador (Experimento 4) como sin depredador (Experimento 2), ya que en ambos experimentos durante el día, una alta proporción de camarones permanecieron enterrados en el sustrato, mientras que por la noche mostraron mayor actividad. Estos resultados sugieren que cuando *L. vannamei* está bajo la amenaza de un depredador cuya presencia es constante durante el día y la noche, ocupa preferentemente y de forma constante las áreas cubiertas por vegetación. Pero no modifica su patrón de actividad, y continúa buscando su alimento durante la noche y enterrándose durante el día, cuando la visibilidad y el riesgo de depredación aumentan.

Haciendo una comparación entre ambas especies, se puede observar que *L. vannamei* es más selectivo que *L. setiferus*, ya que despliega un comportamiento de selección de microhábitat tanto en el día como en la noche, y es capaz de modificar su selección dependiendo de la hora del día, y de la presencia de un depredador. Por su parte, *L. setiferus* no presenta un comportamiento de selección de hábitat, y sólo en presencia de un depredador es que modifica su comportamiento para seleccionar un tipo de sustrato.

Otra diferencia que vale la pena resaltar es el valor que tiene el mismo sustrato para cada una de las especies. Para *L. setiferus* los microhábitats provistos de arena-lodo representan un alto valor como refugio, ya que son los que le permiten enterrarse rápida y eficazmente cuando se encuentra bajo riesgo de depredación. Mientras que para *L. vannamei* los microhábitats que más lo protegen son los que además de un sustrato de arena-lodo poseen una cubierta vegetal.

En la literatura mucho se ha hablado sobre la protección proporcionada por las estructuras físicas (como los pastos marinos y las raíces de los mangles), el sustrato y la turbidez del agua en contra los depredadores (Minello y Zimmerman, 1985; Minello y Zimmerman, 1991; Kenyon *et al.*, 1995; Jordan *et al.*, 1996; Kenyon *et al.*, 1997; Primavera, 1997). Sin embargo, es importante

considerar la importancia del comportamiento como un elemento en la regulación de la eficacia de la depredación ante un determinado tipo de refugio, ya que un refugio entre las raíces de los mangles o entre los pastos marinos será eficaz dependiendo del comportamiento que despliegan las presas al hacer uso de dichas estructuras (Main, 1987). Por otra parte, también es importante considerar las interacciones entre los distintos elementos que forman parte de la relación depredador-presa (Macia *et al.*, 2003). La función protectora de un determinado refugio es específica para cada especie, dado que depende tanto de la eficiencia del depredador como del comportamiento de la presa (Primavera, 1997; Rönnbäck *et al.*, 2002). Así, se puede decir que los microhábitats estructuralmente complejos reducen la eficiencia de forrajeo de los depredadores que se orientan con la vista, ya que la visión y la maniobrabilidad se restringen con la presencia de estructuras físicas (Minello y Zimmerman, 1983). Sin embargo, dichas estructuras no tendrán la misma eficacia, y por lo tanto, no representarán el mismo valor ante la presión de depredadores que no usan la visión para cazar y capturar a sus presas. Con base en esto se puede pensar que *L. vannamei* tiene una ventaja sobre *L. setiferus*, ya que es capaz de utilizar tanto las estructuras vegetales como el sustrato de arena y lodo como refugios ante depredadores visuales. *Litopenaeus setiferus*, por su parte, parece utilizar únicamente el sustrato para enterrarse como un refugio eficaz ante los riesgos de depredación. En el futuro será necesario corroborar esta hipótesis llevando a cabo experimentos con depredadores que utilicen tanto la visión como la quimio- y mecano-recepción para capturar a sus presas.

En los experimentos para conocer el efecto de la presencia de una especie potencialmente competidora (*L. vannamei*) sobre la selección de hábitat de *L. setiferus* (Experimentos 5 y 6), no se encontraron diferencias significativas en la proporción de camarones sobre ningún segmento en los tratamientos con opción comparados con aquellos sin opción (Cuadros 5 y 6). Sin embargo, al igual que en el Experimento 1 (Figura 2), aquí también se encontró que *L. setiferus* muestra una tendencia a preferir los sedimentos areno-lodosos y a rechazar aquellos con vegetación artificial, y que esta tendencia fue similar tanto de día como de noche (Figuras 9 y 10). La gran similitud en los resultados de los experimentos en ausencia (Experimento 1) y presencia de *L. vannamei* (Experimento 5), podría sugerir que la presencia de *L. vannamei* modifica poco el comportamiento de selección de hábitat de *L. setiferus*.

Giles y Zamora (1973) llevaron a cabo una serie de experimentos sobre el efecto de la presencia de una especie de camarón sobre la preferencia de hábitat de otra. Estos autores observaron que al introducir *L. setiferus* en un acuario con *Farfantepenaeus aztecus* que contaba con un sustrato de arena y conchas y otro compuesto de *Spartina alterniflora*, *L. setiferus* se localizaba más frecuentemente en el sustrato descubierto. Mientras que en ausencia de *F. aztecus*, el camarón blanco prefería el sustrato con vegetación durante el día y la noche. Estos autores proponen que si este cambio en la preferencia de hábitat se presenta también en la naturaleza, *F. aztecus* podría tener un efecto significativo en la supervivencia de *L. setiferus*. Rulifson (1981) llegó a una conclusión similar cuando colocó a estas mismas especies dentro de un mismo tanque. Observó que *L. setiferus* y *F. aztecus* se agregaban en el sustrato preferido (arena-lodo para ambas especies) en lados opuestos del tanque. Rulifson propuso que la segregación de estas especies es un indicativo de una cierta dominancia de una especie sobre otra, ya que *F. aztecus* se mantuvo en el segmento arena-lodo en el cual fue introducido, mientras que *L. setiferus* se desplazó hacia el segmento de arena-lodo en el extremo opuesto del tanque. Con esta observación este autor concluyó que esta dominancia haría con que *F. aztecus* pudiera desplazar a *L. setiferus* de sus microhábitats preferidos en la naturaleza. Algunos otros ejemplos sobre el desplazamiento de microhábitat atribuido a la competencia por el espacio son el trabajo de Connell (1961) sobre balanos y el trabajo de Iribarne *et al.* (2003) sobre los cangrejos *Chasmagnathus granulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*, en donde los autores demostraron que *C. angulatus* se localiza en las áreas rocosas de los estuarios debido a que es desplazado de las áreas con sedimentos suaves por *Ch. granulatus*.

Entre especies congénicas que habitan las mismas áreas es de esperarse que la competencia interespecífica sea muy intensa (Smith, 1980). Franke y Janke (1998) realizaron un experimento con dos especies de isópodos (*Idotea baltica* e *Idotea emarginata*) demostrando que las diferencias en microhábitat más que las diferencias en la dieta son el principal factor que permite que coexistan dentro de una amplia escala espacial. Sería interesante estudiar posibles interacciones competitivas entre *L. vannamei* y *L. setiferus*, cuando el recurso del alimento y/o del microhábitat disminuyen.

La gran similitud en los resultados de los Experimentos 5 y 6 sugiere que ante la presencia de *L. vannamei*, *L. setiferus* no modifica su comportamiento de selección de hábitat esté o no presente *C. sapidus* (Figuras 9 y 10). Esto podría indicar que una vez que estando presente un competidor potencial, la presión de depredación no afecta el comportamiento de *L. setiferus* de la misma manera que cuando no está la especie competidora. Sin embargo, la presencia de *C. sapidus* modificó tanto el comportamiento selectivo de *L. setiferus* como el de *L. vannamei* cuando estos se encontraban solos (Experimentos 3 y 5, respectivamente).

Una posible explicación a la falta de consistencia en estos resultados radica en el bajo número de *L. setiferus* (5 individuos) utilizados en los Experimentos 5 y 6. Esto responde a la proporcionalidad con que cinco camarones pueden distribuirse en los tres segmentos de cada tina. A lo largo de todos los experimentos para que la H_0 fuese verdadera, debía haber una distribución uniforme de *L. setiferus* entre los tres segmentos, tanto en la situación sin opción como en aquella con opción. Con únicamente cinco *L. setiferus* por tina, se generaron frecuencias esperadas de 1.67 camarones por segmento. La probabilidad de encontrar frecuencias tan bajas sólo como resultado del azar es mas alta en la medida en que el número total de *L. setiferus* en la tina disminuye, lo que hace aumentar la probabilidad de aceptar la hipótesis nula aun cuando esta sea falsa (error tipo II). Al respecto de esto y en relación con el uso y aplicación de pruebas de bondad de ajuste tipo X^2 ó G para probar hipótesis sobre los patrones de agregación de los organismos en la naturaleza hay autores que aconsejan que frecuencias esperadas inferiores a 3 en una o más categorías no deben considerarse válidas porque aumenta β (para una revisión ver Zar, 1999; Krebs, 1999).

Una forma de evitar este problema hubiera sido aumentar el número de *L. setiferus* dentro de las tinajas, lo que nos hubiera llevado a un incremento considerable en las densidades experimentales, haciéndolas poco comparables con las de los experimentos previos (Experimentos 1,2,3 y 4), así como con aquellas en observadas en la naturaleza. Para corroborar las hipótesis sobre el efecto de *L. vannamei* sobre el comportamiento de selección de hábitat de *L. setiferus* será necesario realizar experimentos en el futuro que aseguren un mayor número de camarones *L. setiferus*, sin alejarse de las densidades en las que se encuentran en condiciones naturales.

A lo largo de todos los experimentos realizados, tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* mostraron una tendencia constante de salir del microhábitat poseedor exclusivamente de vegetación artificial, seleccionando a favor aquéllos que les permiten enterrarse. Estos resultados ponen de manifiesto la naturaleza enterradora de estos camarones, especialmente de *L. vannamei*, y proponen nuevas hipótesis de estudio sobre los mecanismos de utilización diferencial de la energía aún entre especies evolutivamente cercanas.

7. Conclusiones

- a. Existen diferencias en la selección de microhábitat entre ambas especies.
 - *L. setiferus* no presenta una conducta selectiva. Sin embargo, presenta una tendencia a favor de los microhábitats caracterizados por sustratos de arena-lodo carentes de vegetación; mientras que *L. vannamei* selecciona los microhábitats con sustratos de arena-lodo y vegetación durante las horas de luz y los sustratos de arena-lodo durante la noche.
 - *L. vannamei* posee una conducta preferentemente nocturna, a diferencia de *L. setiferus* que se mantiene activo durante el día y la noche.
- b. La presencia de un depredador modifica la conducta de ambas especies. Ante situaciones de riesgo de depredación, *L. setiferus* despliega una conducta selectiva un poco más pronunciada, seleccionando activamente los sustratos de arena-lodo, mientras que *L. vannamei* selecciona los sustratos de arena-lodo con cobertura vegetal.
- c. Ambas especies evitan constantemente los sustratos caracterizados exclusivamente por cobertura vegetal; indicando que ambas especies son enterradoras, aunque esta conducta es más evidente para *L. vannamei*.
- d. La cobertura vegetal y el sustrato poseen valores diferentes como refugio para cada una de las especies. Ante situaciones de presión similares (ya sean con o sin un depredador) *L. setiferus* prefiere los sustratos desprovistos de vegetación; por el contrario, *L. vannamei* prefiere los sustratos que posean algún tipo de cobertura vegetal.
- e. Las diferencias en la conducta de selección de hábitat entre *L. setiferus* y *L. vannamei* pueden estar relacionadas con diferencias en el uso de energía metabólica para las funciones de mantenimiento y crecimiento que presentan ambas especies. *Litopenaeus vannamei* presenta un comportamiento de enterramiento durante las horas de luz, mediante el cual obtiene un considerable ahorro de energía que puede estar destinada al crecimiento, a diferencia de *L. setiferus* que se mantiene desenterrado y activo tanto en el día como en la

noche. Asimismo, el uso de la cobertura vegetal como una estructura física para la protección en contra de los depredadores, le puede brindar una ventaja a *L. vannamei* sobre *L. setiferus*, que hace con que la primera tenga mayor diversidad de refugios potenciales y sea capaz de utilizar mas eficientemente la energía metabólica disponible para el crecimiento.

- f. La presencia de *L. vannamei* ejerce poco efecto en la conducta de selección de microhábitat de *L. setiferus*. Dado que el número de *L. setiferus* utilizados en los experimentos fue bajo, se sugiere que se realicen experimentos en los cuales se aumente el número de individuos sin alejarse de las densidades en las que se encuentran en condiciones naturales.

LITERATURA CITADA

- Adams, A.J., J.V. Locascio, B.D. Robbins. 2004. Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 299: 17-33.
- Allainé, D., I. Rodrigue, M. Le Berre, R. Ramousse. 1994. Habitat preferences of alpine marmots *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology*. 72: 2193-2198.
- Andrews, J.W., L.V. Sick, G.J. Baptist. 1972. The influence of dietary proteins and energy levels on growth and survival of penaid shrimp. *Aquaculture*. 1: 341-347.
- Bennett, A.F. 1993. Microhabitat use by the long-nosed Potoroo, *Potorus tridactylus*, and other small mammals in remnant forest vegetation of south-western Victoria. *Wildlife Research*. 20: 267-285.
- Bliss, D.E. 1990. *Shrimps, lobsters and crabs*. Columbia University Press. Nueva York. 242 pp.
- Castillo, A.M. 2003. *Ecología trófica de la comunidad de macrocrustáceos bentónicos de la Laguna de las Palmas, Campeche*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 84 pp.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. 42: 710-723.
- Cote, J., C.F. Rakocinski, T.A. 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.
- Dall, W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg, D.J. Staples. 1990. *The Biology of the Penaeidae*. Advances in Marine Biology. Academic Press. Londres. 27. 489 pp.

- Davis, J.L.D., W.J. Metcalfe, A.H. Hines. 2003. Implications of a fluctuating fish predator guild on behavior, distribution, and abundance of a shared prey species: the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 293: 23-40.
- Franke, H.D., M. Janke. 1998. Mechanisms and consequences of intra- and interspecific interference competition in *Idotea baltica* (Pallas) and *Idotea emarginata* (Fabricius) (Crustacea: Isopoda): A laboratory study of possible proximate causes of habitat segregation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 227: 1-21.
- Fuss, C.M., L.H. Ogren. 1966. Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Biological Bulletin*. 130: 170-191.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Macmillan Hafner Press. Nueva York. 176 pp.
- Giles, J.H., G. Zamora. 1973. Cover as a factor in habitat selection by juvenile brown (*Penaeus aztecus*) and white (*P. setiferus*) shrimp. *Transactions of the American Fisheries Society*. 102: 144-145.
- Harding, J.M. 2003. Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: possible natural controls for an invasive species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 297: 161-177.
- Hildebrand , H.H: 1954. A study of the fauna of the brown shrimp (*Penaeus aztecus* Ives) grounds in the Western Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science*. 3: 233-366.
- Hildebrand , H.H: 1955. A study of the fauna of the pink shrimp (*Penaeus duorarum* Burkenroad) grounds in the Gulf of Campeche. *Publications of the Institute of Marine Science*. 4: 171-232..

- Hindley, J.P.R. 1975. Effects of endogenous and some exogenous factors on the activity of the juvenile banana prawn *Penaeus merguensis*. *Marine Biology*. 29: 1-18.
- Holithus, L.B. 1980. FAO species catalogue. Shrimps and prawns of the world: an annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis*. 125 (1). 271 pp.
- Hovel, K.A., R.N. Lipcius. 2002. Effects of seagrass habitat fragmentation on juvenile blue crab survival and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 271: 75-98.
- INP, Instituto Nacional de la Pesca. 1999. *Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo 1999-2000*. México. 532 pp.
- INP, Instituto Nacional de la Pesca. 2003. *Condición del recurso camarón en la sonda de Campeche y Mar Caribe durante los primeros meses de la veda 2003 y perspectivas para la temporada de pesca 2003/2004*. México. 7 pp.
- Iribarne, O., P. Martinetto, E. Schwindt, F. Botto, A. Bortolus, P. Garcia Borboroglu. 2003. Evidences of habitat displacement between two intertidal crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 296: 167-182.
- Jordan, F., M. Bartolini, C. Nelson, P.E. Patterson, H.L. Soulen. 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 208: 45– 56.
- JSA Shrimp Virus Work Group, Joint Subcommittee on Aquaculture. 1997. *An Evaluation of Potential Shrimp Virus Impacts on Cultured Shrimp and Wild Shrimp Populations in the Gulf of Mexico and Southeastern U.S. Atlantic Coastal Waters*. EUA. 65 pp.
- Keddy, P.A. 1989. *Competition*. Champan & Hall. Londres. 202 pp.

- Kenyon, R.A., N.L. Loneragan, J. Hughes. 1995. Habitat type and light affect sheltering behaviour of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell) and success rates of their fish predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 192: 87–105.
- Kenyon, R.A., N.R. Loneragan, J.M. Hughes, D.J. Staple. 1997. Habitat type influences the microhabitat preference of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell and *Penaeus semisulcatus* De Haan). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 45: 393-403.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Segunda edición. Harper & Row Publishers. Nueva York. 678 pp.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Segunda edición. Benjamin Cummings. California. 620 pp.
- Kutty, M.N., G. Murugapoopathy. 1967. Diurnal activity of prawn *Penaeus semisulcatus* De Hann. *Journal of Marine Biological Association of India*. 10: 95-98.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification. En: Wiley, M.L (Ed). *Estuarine Proceses*. Academic Press. Nueva York. 182-215 pp.
- Lakshimi, G.J., A. Venkataramiah, G. Gunter. 1976. Effects of salinity and photoperiod on the burrowing behaviour of brown shrimp *Penaeus aztecus* Ives. *Aquaculture*. 8: 327-336.
- Laughlin, R.A. 1982. Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola Estuary, Florida. *Bulletin of Marine Science*. 32: 807-822.
- Macia, A., K.G.S. Abrantes, J. Paula. 2003. Thorn fish *Terapon jarbua* (Forskål) predation on juvenile white shrimp *Penaeus indicus* H. Milne Edwards and brown shrimp *Metapenaeus monoceros* (Fabricius): the effect of turbidity, prey density, substrate type and pneumatophore density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 291: 29-56.

- Main, K.L. 1987. Predator avoidance in seagrass meadows: prey behaviour, microhabitat selection and cryptic coloration. *Ecology*. 68: 170-180.
- Mascaró, M., L.E. Hidalgo, X. Chiappa-Carrara, N. Simoes. 2003. Size-selective foraging behaviour of blue crabs, *Callinectes sapidus* (Rathbun), when feeding on mobile prey: active and pasive components of predation. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 36: 143-159.
- McLusky, D.S. 1989. *The estuarine ecosystem*. Segunda edición. Chapman & Hall. Nueva York. 215 pp.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman. 1983. Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives: the effect of simulated *Spartina* structure on predation rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 72: 211-231.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman. 1985. Differential selection for vegetative structure between juvenil brown shrimp (*Penaeus aztecus*) and white shrimp (*P. setiferus*), and implications in predator-prey relationships. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 20: 707-716.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman. 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaid shrimp. En: DeLoach, P.F., W.J. Dougherty, M.A. Davidson (Eds). *Frontiers of shrimp research*. Elsevier. Amsterdam. 1-16 pp.
- Moctezuma, M.A., B.F. Blake. 1981. Burrowing activity in *Penaeus vannamei* Boone from the Caimanero-Huizache Lagoon System on the Pacific Coast of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 31: 312-317.
- Neal. R.A., R.C. Maris. 1985. Fisheries biology of shrimps an shrimplike animals. En: Provenzano, A.J. Jr (Ed). *The biology of crustacea, economics aspects: fisheries and culture*. Vol. 10. Academic Press. Nueva York. 15-42 pp.

- NOAA, National Oceanic and Atmospheric Administration. 1994. Molluscan Introductions and Transfers: Risk Considerations and Implications. U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration. Carlton, J.T., A. Rosenfield (Eds). 69 pp.
- NMT, Northwest Marine Technology. 1996. Elastomer Tag, Air Driven Injector System. Shaw. EUA. 16 pp.
- Ogle, J.T., K. Beaugez, J.M. Lotz. 1992. Effects of salinity on survival and growth of postlarval *Penaeus vannamei*. *Gulf Research Reports*. 8: 415-421.
- Olabarria, C., A.J. Underwood, M.G. Chapman. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat; an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia*. 132: 159-166.
- Partridge, L. 1978. Habitat selection. En: Krebs, J.R., N.B. Davis (Eds). *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 351-376 pp.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Quinta edición. Harper Collins College Publishers. Nueva York. 486 pp.
- Pielou, E.C. 1974. *Population and community ecology*. Gordon & Breach. Nueva York. 424 pp.
- Primavera, J.H., J. Leбата. 1995. Diel activity patterns in *Metapenaeus* and *Penaeus* juveniles. *Hydrobiologia*. 295: 295-302.
- Primavera, J.H. 1997. Fish predation on mangrove-associated penaeids. The role of structures and substrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 215: 205-216.
- Pritchard, D. 1967. Estuaries. En: Lauff, G.H (Ed). *What is an estuary: physical viewpoint*. Publ. Amer. Ass. Adv. Sci. 3-5 pp.

- Raz-Guzmán, A., G. de la Lanza. 1993. $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton, crustáceos decápodos y anfípodos de Laguna de Términos, Campeche (México), con referencias a fuentes de alimentación y posición trófica. *Ciencias Marinas*. 19: 245-264.
- Ritvo, G., T.M. Samocha, A.L. Lawrence, W.H. Neill. 1998. Growth of *Penaeus vannamei* on soils from various Texas shrimp farms, under laboratory conditions. *Aquaculture*. 163: 101-110.
- Rönnbäck, P., A. Macia, G. Almqvist, L. Schultz, M. Troell. 2002. Do penaeid shrimps have a preference for mangrove habitats? Distribution pattern analysis on Inhaca Island, Mozambique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55: 427-436.
- Rosas, C., L. Ocampo, G. Gaxiola, A. Sánchez, L.A. Soto. 1999. Effect of salinity on survival, growth and oxygen consumption of postlarvae (PL10- PL21) of *Penaeus setiferus*. *Journal of Crustacean Biology*. 19: 244-251.
- Rosas, C., G. Cuzon, G. Taboada, C. Pascual, G. Gaxiola, A. Van Wormhoudt. 2001. Effect of dietary protein and energy levels (P/E) on growth, oxygen consumption, hemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* (Boone) and *L. setiferus* juveniles (Crustacea, Decapoda; Penaeidae). *Aquaculture Research*. 32: 1-20.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*. 62: 327-355.
- Ruiz, M.F. 1993. *Recursos pesqueros de las costas de México, su conservación y manejo socio-económico*. Tercera edición. Limusa. México. 283 pp.
- Rulifson, R.A. 1981. Substrate preferences of juvenile penaeid shrimps in estuarine habitats. *Contributions in Marine Sciences*. 24: 35-52.

- Sandifer, P.A., J.S. Hopkins, A.D. Stokes, C.L. Browdy. 1993. Preliminary comparisons of the native *Penaeus setiferus* and pacific *P. vannamei* white shrimp for pond culture in South Carolina, USA. *Journal of the World Aquaculture Society*. 24: 295-303.
- SEMARNAT, Secretaría de Marina y Recursos Naturales. 2002. *Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales*. México. 275 pp.
- Smith, R.L. 1980. *Ecology and Field Biology*. Tercera edición. Harper & Row Publishers. Nueva York. 834 pp.
- Smith, D.M., W. Dall, L.E. Moore. 1992. The natural food of some Australian penaeids. En: Allan, G.L., W. Dall. (Eds). *Proceedings of the Aquaculture Nutrition Workshop*. NSW Fisheries, Brackish Water Fish Culture Research Station, Salamander Bay, Australia, 15-17 Abril 1991. 96 pp.
- Sogard, S.M., B.L. Olla. 1993. The influence of predator presence on utilization of artificial seagrass habitats by juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Environmental Biology of the Fishes*. 37: 57-65.
- Springer, S., H.R. Bullis. 1954. Exploratory shrimp fishing in the Gulf of Mexico. Summary Report for 1952-1954. *Commission Fisheries Review*. 16: 1-16.
- Stiling, P.D. 1996. *Ecology. Theories and applications*. Segunda edición. Prentice Hall. Upple Saddle River, Nueva Jersey. 539 pp.
- Stokes, G.M. 1974. The distribution and abundance of penaeid shrimp in the lower Laguna Madre of Texas, with a description of the live bait fishery. *Coastal Fisheries Project Report, Texas Parks and Wildlife Department. Technical Series*. 15. 32 pp.
- Stunz, G.W., T.J. Minello. 2001. Habitat-related predation on juvenile wild-caught and hatchery-reared red drum *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 260: 13-25.

- Tapia-García, M., B. Gutiérrez. 1998. Recursos pesqueros de los estados de Oaxaca y Chiapas. En: Tapia-García, M (Ed). *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*. Universidad Nacional Autónoma Metropolitana Iztapalapa. México. 149-162 pp.
- Vance, D.J. 1992. Activity patterns of juvenile penaeid prawns in response to artificial tidal and day-night cycles: a comparison of three species. *Marine Ecology Progress Series*. 87: 215–226.
- Wickham, D.A., F.C. Minkler III. 1975. Laboratory observations on daily patterns of burrowing and locomotor activity of pink shrimp *Penaeus duorarum*, brown shrimp *P. aztecus* and white shrimp *P. setiferus*. *Contributions in Marine Science*. 19: 21-35.
- Williams, A.B. 1958. Substrates as a factor in shrimp distribution. *Limnology and Oceanography*. 3: 283-290.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera*. A.G.T. Editor. México. 189 pp.
- Zimmerman, R.J., T.J. Minello. 1984. Densities of *Penaeus aztecus*, *P. setiferus* and other natant macrofauna in a Texas salt marsh. *Estuaries* 7: 421-433.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 929 pp.