



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Facultad de Ciencias

Respuesta de escape de *Litopenaeus setiferus* y
Litopenaeus vannamei ante la presión de un depredador
natural (*Callinectes ornatus*), y de estímulos artificiales.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

Cecilia González Martínez

DIRECTORA DE TESIS: Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui

MÉXICO, D.F

OCTUBRE, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**A LA MEMORIA DE
MI MADRE**

AGRADECIMIENTOS

A mi directora de tesis, la Doctora Maite Mascaró Miquelajauregui por la oportunidad de ser su alumna, por su invaluable apoyo y disposición en todo momento.

A mi Comité Tutorial Dr. Xavier Chiappa Carrara, Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por todo su apoyo, disposición y sus valiosas aportaciones para mejorar el presente trabajo.

A los miembros del jurado Dr. Sergio Cházaro Olvera, Dr. Fernando Nuno Simões Dias Marques, por sus valiosas observaciones que enriquecieron este trabajo.

A los técnicos académicos de la UMDI-Sisal, Biól. Manuel Valenzuela Jiménez, Ing. Eliodoro Hernández Hernández, Biól. Iveth Gabriela Palomino Albarrán, Ing. Adriana Paredes Medina, Ing. Miguel Arévalo López, Biól. Gabriel Taboada Domínguez, M. en. C. Ariadna Berenice Sánchez Arteaga y Biól. Javier Apodaca Hernández por su apoyo técnico en las diferentes etapas de este trabajo.

Al Ing. Luis Enrique Hidalgo Arcos...gracias Kike, donde quiera que estés.

Al M en C. Armando Cervantes Sandoval (FES-Z) por su disposición y gran ayuda con la estadística circular.

A UMDI- Sisal y todo el personal que ahí labora, por haberme recibido en sus instalaciones y proporcionarme todas las facilidades para llevar a cabo mi trabajo de tesis.

A todos mis compañeros de la UMDI, por haber compartido un capítulo muy importante de mi vida y por hacer de la estancia en Sisal toda una experiencia.

A Claus, quién me ha brindado su amistad y apoyo aún en la distancia... gracias Claus por estar siempre y por haberme acompañado en tantos momentos, que buenos o malos nunca nos quitaron la sonrisa.

A Andrea Zamora Silva, por su gran amistad y por su invaluable apoyo y motivación, ¡gracias por todo!

A la Lic. Yolanda Morales Peña y personal de la Coordinación del posgrado en Ciencias Biológicas, por su infinito apoyo a lo largo de mis estudios de Posgrado.

A Industrias Pecis S.A. de C.V. por haber proporcionado parte de los organismos experimentales con los cuales se llevó a cabo este trabajo.

Al CONACYT por la Beca de Posgrado proporcionada.

Al financiamiento de los proyectos PAPIIT-DGAPA-UNAM (IN216706), PAPIIT (IN208302) y CONACyT (I-0013-90735).

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por la oportunidad de la superación profesional.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por el honor de ser Universitaria.

A mis amigos: Brenda, Tere, Sam, Karla, Dannis, Esperanza, María, Gresky, Susana, Dorka, Abel, Anmari, Renan, Alya, Daniel, Gaspar, Miriam, Margarita, José Luis, Juan, Gaby, Sandra, Mario, Simon y Alma; que cerca o lejos, siempre están presentes.

A Paloma y Adrianita, a la familia Valenzuela-Durruty: Claudia, Manuel, Vero y Rebeca; familia Apodaca-Arena: Tyson, Lety, Mariana y Emilio; por todos los kilómetros tan amenos que compartimos, pero sobre todo por su sincera amistad...Manuel, nunca olvidaré tus palabras de bienvenida a Sisal!

A la señora Olga Herrera por su cariño, amistad y cuidados, gracias por esas pláticas matutinas y en especial a su esposo, el señor Cristóbal Scull, por brindarme su amistad, por todos sus consejos y palabras de aliento... siempre lo recordaré con una sonrisa.

A mis maestros por todas sus enseñanzas y en especial a mi maestra de biología Refugio Saldaña, ahora mi buena amiga!

A mi gran amiga Cintya Becerra, por haberse convertido en mi familia ahora que estoy lejos de casa, por tenderme siempre la mano cuando estoy a punto de caer, por sus consejos pero sobre todo, por todas las sonrisas que hemos compartido...gracias por todo Cin.

A mis cuñad@s por todo su apoyo y cariño.

A mi Abuelito con todo mi respeto y gratitud...y por recibirme siempre con un cálido abrazo.

A mi tía Queta, por la promesa cumplida y superada por mucho...por "estar" en mi vida!

A mi otra Mamá...Carmen, con toda mi admiración y cariño, gracias por estar siempre pendiente de mí, por escucharme y apoyarme incondicionalmente en todas mis decisiones, no lo hubiera logrado sin ti.

A Adrián, por tu fe en mi...gracias futuro colega!

A mis sobrinos, en orden alfabético: Adrian, Ale, Andy, Beca, Brendita, David, Getza, Karen Marco, Miguel, Miguelito, Norma, Octavio, Oscar, Quique, Rafa, Sandra, Sergio y Verito por regalarme tantas alegrías y esperar pacientemente mi regreso cada vez que estoy lejos.

Al cariño y apoyo incondicional de mi Papá: Heriberto González Reali, y de mis hermanos Carmen, Oscar, Norma, Rafa, Mari y Sergio, gracias por confiar en mí y por ser la fuerza que me impulsa a ser mejor cada día!

He llegado hasta este momento gracias a todos ustedes...

ÍNDICE

	Pág.
ÍNDICE DE FIGURAS	i
ÍNDICE DE TABLAS	ii
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	3
II. HIPÓTESIS	14
III. OBJETIVOS	
3.1 General	14
3.2 Particulares	14
IV. MATERIALES Y MÉTODO	
4.1 Origen de los organismos experimentales	15
4.2 Protocolo experimental	16
4.2.2 Experimento I. Efecto de la ausencia de visión	17
4.2.3 Experimento II. Efecto del estímulo artificial	18
4.3 Análisis de los datos	
4.3.1 Video Análisis	18
4.3.2 Análisis Estadístico	
4.3.2.1 Experimento I. Efecto de la ausencia de visión	
a) Ataques	
i. Ángulo de ataque <i>L. setiferus</i> vs <i>L. vannamei</i>	21
ii. Análisis de distribución de frecuencias de ataques ipsilaterales vs contralaterales	22
iii. Análisis de distribución de frecuencias de ataques con QM, Qm y AQ	22
b) Escapes	
i. Distancia de reacción (Dr), Distancia de escape (De), Tiempo de escape (Te) y Velocidad de escape (Ve)	22
ii. Ángulo de escape	23
iii. Distribución de frecuencias de los escapes ipsilaterales y contralaterales	23
iv. Asociación de frecuencias escapes y ataques	24
4.3.2.2 Experimento II: Efecto del estímulo artificial	
a) Escapes	
i. Distancia de reacción (Dr), Distancia de escape (De), Tiempo de escape (Te) y Velocidad de escape (Ve)	24
ii. Ángulo de escape	24
iii. Distribución de frecuencias de los escapes ipsilaterales y contralaterales	25
iv. Asociación de frecuencias escapes y ataques	25
V. RESULTADOS	26
5.1 Experimento I. Efecto de la visión	
a) Ataques	
i. Ángulos de ataque	27
ii. Frecuencia de ataques ipsilaterales vs contralaterales	29
iii. Frecuencia de ataques con diferente quelípedo	39
b) Escapes	
i. Distancia de reacción (Dr), Distancia de escape (De), Tiempo de escape (Te) y Velocidad de escape (Ve)	30
ii. Ángulo de escape	34
iii. Frecuencias escapes ipsilaterales vs contralaterales	36
iv. Asociación de frecuencias de ataques y escapes	37
5.2 Experimento II: Efecto del estímulo artificial	38

a) Escapes	
i. Distancia de reacción (D_r), Distancia de escape (D_e), Tiempo de escape (T_e) y Velocidad de escape (V_e)	39
ii. Ángulo de escape	42
iii. Frecuencias escapes ipsilaterales vs contralaterales	44
iv. Asociación de frecuencias de ataques y escapes.....	44
VI. DISCUSIÓN	46
6.1 Ataques de <i>C. ornatus</i>	47
6.2 El efecto de la visión en el escape de los camarones	49
6.3 El efecto del tipo de estímulo en el escape de los camarones	54
VII. CONCLUSIONES	60
VIII. REFERENCIAS	62
IX. ANEXOS	75

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de <i>L. vannamei</i>	4
Figura 2. Mapa de distribución de <i>L. setiferus</i>	5
Figura 3. Ángulos de ataque de <i>C. ornatus</i> sobre <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en el tratamiento con visión y sin visión.....	28
Figura 4. Distancias de reacción medias de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento.....	31
Figura 5. Distancias de escape medias de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento.....	32
Figura 6. Tiempo de escape promedio de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento	33
Figura 7. Velocidad de escape promedio de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento.....	34
Figura 8. Ángulos de escape de <i>L.setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en el experimento I: tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento	35
Figura 9. Distribución de frecuencias de escapes ipsilaterales y contralaterales de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> en los tratamientos con visión y sin visión.....	37
Figura 10. Distribución de frecuencias del lado de escape de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> , relativo al lado de ataque, en los tratamientos con visión y sin visión	38
Figura 11. Distancias de reacción medias de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> ante el estímulo de una jaiba y ante un estímulo artificial	39
Figura 12. Distancia de escape medias de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial.....	40
Figura 13. Tiempo de escape promedio de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial.....	41
Figura 14. Velocidad de escape promedio de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial.....	42
Figura 15. Ángulos de escape de <i>L. setiferus</i> y <i>L. vannamei</i> ante la amenaza de una jaiba <i>C. ornatus</i> y ante un estímulo artificial	43

Figura 16. Distribución de frecuencias de escapes ipsilaterales y contralaterales de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos ante el estímulo de la jaiba (A) y ante el estímulo artificial44

Figura 17. Distribución de frecuencias del lado de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei*, relativo al lado de ataque de la jaiba y del estímulo artificial45

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores medios ($\pm de$) de *LT* de los camarones y *AC* de las jaibas utilizadas a lo largo de los experimentos I (depredador natural) y II (estímulo artificial).27

Tabla 2. Frecuencia de ataques de *C. ornatus* sobre el lado contra e ipsilateral de *L. setiferus* y *L. vannamei* durante los tratamientos con y sin visión del experimento I29

Tabla 3. Frecuencia de ataques de *C. ornatus* desplegados con el quelípodo mayor (QM), el menor (Qm) y ambos quelípedos (AQ) sobre camarones *L. setiferus* y *L. vannamei* durante los tratamientos con y sin visión del experimento I30

Tabla 4. Frecuencia de escapes desplegados por *L. setiferus* y *L. vannamei* dependiendo del ángulo en el que se les aplicó el estímulo artificial.38

RESUMEN

En el presente estudio se caracterizaron las respuestas de escape de *Litopenaeus setiferus* y *Litopenaeus vannamei* en términos de las distancias de reacción (D_r) y distancias, tiempos, velocidades y ángulos de escape (D_e , T_e , V_e , Ang_{esc}), ante el ataque de un depredador natural, la jaiba *Callinectes ornatus*. Se diseñaron experimentos para determinar si las respuestas de escape de los camarones pueden ser evocadas aún en ausencia de la percepción visual, así como en condiciones en las que el estímulo percibido no es de origen químico. Se video grabó el primer “tail flip” de cada respuesta, y a partir del análisis de imágenes, se obtuvo la medición precisa de las variables cuantitativas. Los resultados obtenidos evidenciaron que las estrategias de escape de ambas especies fueron similares en lo general, y todas las variables del escape analizadas resultaron estadísticamente parecidas. Por otra parte, la D_r de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de una jaiba fue similar cuando tenían visión y cuando estaban impedidos de ella ($F = 2.44$; $p = 0.09$), siendo la distancia de reacción promedio para ambas especies de 10.44 ± 0.4 cm. La D_e de camarones con visión tuvo un valor promedio de 27.1 ± 9.3 cm, pero fue significativamente mayor cuando estaban impedidos de visión en los camarones de ambas especies ($F = 9.92$; $p < 0.001$). El T_e de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el tratamiento con visión fue de 0.5 ± 0.3 seg. Sin embargo, no fue posible descartar el efecto de la manipulación experimental a la que fueron sujetos los camarones para impedirlos de visión. En consecuencia, una interpretación concluyente sobre la velocidad de escape también se vio comprometida, y sólo se puede afirmar que *L. setiferus* y *L. vannamei* alcanzaron una V_e de 59.52 ± 25.6 cm/seg en el tratamiento con visión. No se encontraron diferencias significativas en los ángulos de escape de los camarones con y sin visión ($W = 0.63$; $p = 0.73$ y $F = 2.3$; $p = 0.14$ para *L. setiferus* y *L. vannamei* respectivamente), y ambas especies desplegaron la mayoría de sus escapes hacia ángulos entre los 90° - 180° .

Ante un estímulo artificial, las D_r de *L. setiferus* y *L. vannamei* mostraron diferencias ($F = 31.7$; $p < 0.001$), siendo significativamente menores (7.2 ± 3.23 cm) que aquellas ante una jaiba (10.44 ± 0.4 cm). De igual forma, se evidenciaron diferencias en la D_e de ambas especies ($F = 22.30$; $p < 0.001$), siendo significativamente menor ante el estímulo de una jaiba que ante el estímulo artificial (36.5 ± 17.3 cm). Por su parte, el T_e ante el estímulo artificial fue de 0.5 ± 0.3 seg para ambas especies, y no se evidenciaron diferencias cuando se enfrentaron a una jaiba comparado con cuando fueron estimulados artificialmente ($F = 0.0005$; $p = 0.98$). Los camarones de ambas especies desplegaron escapes entre los 74° y 124° , y de acuerdo con el análisis estadístico circular, los ángulos de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* fueron diferentes dependiendo de la naturaleza del estímulo que recibieron ($F = 8.01$; $p = 0.01$; $W = 12.4$; $p < 0.01$ para *L. setiferus* y *L. vannamei* respectivamente).

La comparación de la conducta de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el presente trabajo mostró que ambas especies utilizan la misma estrategia de escapes rápidos por medio de un tail-flip denominado “jack-knife”, aunado a la inclusión de elementos imprevisibles. Tal comportamiento es conocido como comportamiento proteano, y su frecuencia en muchas especies y a través de muchos taxa constituye una indicación de su importancia en un contexto evolutivo.

Por otra parte, las similitudes en la respuesta de escape bajo condiciones de falta de visión, sugieren que en estas especies son suficientes las señales químicas y mecánicas, que pueden ser percibidas a distancia relativamente mayores, para poder desplegar un escape exitoso. Así mismo, los resultados evidencian que son especies capaces de modular sus respuestas de escape, dependiendo del tipo de estímulo que perciben, y es posible que esta capacidad les permita distinguir entre un evento de depredación y algún disturbio de otro tipo presente en el ambiente.

Palabras clave: *Litopenaeus setiferus*, *Litopenaeus vannamei*, respuesta de escape, tail-flip, interacción depredador-presa.

ABSTRACT

During this research, the escape response of *Litopenaeus setiferus* and *Litopenaeus vannamei* were characterized based on the reaction distance (Dr) and distances, time, velocity, and angle of escape (De , Te , Ve , $Ang\ esc$); when facing the attack from a natural predator, crab *Callinectes ornatus*. Research experiments were designed to determine whether the escape response of shrimps can be evoked even during the absence of visual perception, as well as when the stimulus perceived is not chemical. The first 'tail flip' of each response was recorded in video, and based on the image analysis the quantitative variables were measured. Results showed that the escape strategies of both species were similar, and that all the escape variables analysed were statistically similar. The Dr value for *L. setiferus* and *L. vannamei*, when facing crab, was similar under both conditions when they were able to see and when they were not ($F = 2.44$; $p = 0.09$), being the average distance of reaction for both species of 10.44 ± 0.4 cm. The average value for De of shrimps able to see was 27.1 ± 9.3 cm, but was significantly larger when shrimps of both species were not able to see ($F = 9.92$; $p < 0.001$). The Te value for *L. setiferus* and *L. vannamei* in the experiment where shrimps were able to see was 0.5 ± 0.3 seg. However, the effect of handling during the experiments to prevent shrimps from seeing could not be discarded. Consequently, the interpretation regarding the velocity of the escape was compromised, and it can only be stated that *L. setiferus* and *L. vannamei* reached a Ve value of 59.52 ± 25.6 cm/seg in the experiment where shrimps were able to see. Significant differences were not found in the angles of escape of shrimps able to see and those who were not ($W = 0.63$; $p = 0.73$ and $F = 2.3$; $p = 0.14$ for *L. setiferus* and *L. vannamei* respectively), and both species displayed most of their escapes in angles between 90° and 180° .

When having an artificial stimulus, the Dr for *L. setiferus* and *L. vannamei* showed differences ($F = 31.7$; $p < 0.001$), being significantly smaller (7.2 ± 3.23 cm) than those facing a crab (10.44 ± 0.4 cm). In the same way, differences in both species were determined ($F = 22.30$; $p < 0.001$), being significantly smaller when having a stimulus from the crab than from the artificial stimulus (36.5 ± 17.3 cm). The Te value for both species when having the artificial stimulus was 0.5 ± 0.3 seg, and differences were not identified when facing a crab compared to when they had the an artificial stimulus ($F = 0.0005$; $p = 0.98$). Shrimps of both species displayed escapes between 74° and 124° ; and, according to the statistical circular analysis, the angles of escape of *L. setiferus* and *L. vannamei* were different according to the type of stimulus exposed to ($F = 8.01$; $p = 0.01$; $W = 12.4$; $p < 0.01$ for *L. setiferus* and *L. vannamei* respectively).

The comparison of the escape behaviour of *L. setiferus* and *L. vannamei* undertaken in this research showed that both species used the same strategy for fast escapes through a tail flip called "jack-knife", together with unpredictable elements. Such behaviour is known as "protean" and its frequency in many species and taxa constitutes and indicator of its evolutionary importance.

The similarities in the escape response when not being able to see suggest that in these species the chemical and mechanic signs, that can be perceived from a relatively large distance, are enough to display a successful escape. In addition, results showed that the species are able to control their escape response according to the type of stimulus exposed to, and therefore it is possible that this ability allows them to distinguish between a predatory event and disturbances in the environment.

Key words: *Litopenaeus setiferus*, *Litopenaeus vannamei*, escape response, tail-flip, predator-prey interaction.

I. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Los camarones peneidos son un recurso pesquero muypreciado mundialmente por su alto valor económico y su gran demanda en el mercado internacional. Como resultado de su explotación irracional en casi todos los mares del planeta (Schultz *et al.*, 2002), la pesquería de los camarones peneidos se encuentra en un estado de sobreexplotación (Gámez, 1992), y la demanda de este recurso ha sido cubierta en gran medida debido a la expansión de la acuicultura, no obstante el desarrollo de esta actividad se ha visto obstaculizada por diversos factores entre los que destacan principalmente la escasa difusión y asimilación de los conocimientos técnicos básicos, apoyos insuficientes para la transferencia de tecnología y recursos financieros limitados (SAGARPA, 2001; CONAPESCA, 2003) lo que se ha visto reflejado principalmente en mortalidades catastróficas y pérdidas económicas en todo el sector (JSA Shrimp Virus Work Group, 1997).

En América, el camarón blanco del Pacífico, *Litopennaeus vannamei* (Boone, 1931) ha sido la especie más cultivada, con una producción cercana a las 132 mil toneladas anuales (Rosenberry, 2000; Cuzón *et al.*, 2004). Es una especie nativa de la Costa Oeste del Pacífico, y su distribución se extiende desde el Golfo de California, México, hasta las costas del Norte de Perú (Pérez-Farfante, 1997; FAO, 2002) (Figura 1). Se encuentra en aguas costeras de hasta 72 m de profundidad, pero es más abundante sobre fondos fangosos, puede alcanzar una longitud total máxima de 230 mm y de 90 mm de longitud de caparazón (FAO, 2002).

Siendo originaria de la costa Americana del Pacífico, su introducción en la costa Atlántica de este continente, se ha llevado a cabo desde Brasil hasta Estados Unidos, desarrollando de forma importante la industria camaronícola de muchos países americanos (FAO, 2002). Por tal motivo, *L. vannamei* ha sido introducida por algunos acuicultores en el Golfo de México, y se propone aumentar su cultivo extendiéndose a más granjas camaronícolas en el país, siendo de mayor importancia la región del Sureste (FAO, 1980).



Figura 1. Mapa de distribución de *Litopenaeus vannamei* (tomado de FAO, 2000, 2005)

El camarón blanco del Pacífico, *L. vannamei*, y el camarón blanco del Atlántico, *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus, 1767), son dos especies congéneres comercialmente importantes (Gross *et al.*, 2001). Esta última, es una especie alternativa de cultivo para el Golfo de México (Sandifer *et al.*, 1993), y se distribuye desde la Costa Atlántica Norte de los Estados Unidos hasta el Noreste de la Península de Yucatán (FAO, 1980; Pérez-Farfante, 1997) (Figura 2). Es abundante en lagunas costeras y estuarios del Golfo de México (FAO, 2000, 2005). Está bien adaptada a ambientes de baja salinidad, puede tolerar bajos niveles de oxígeno disuelto (Rosas, *et al.*, 1999), y se encuentra en general a menos de 27 metros de profundidad. Sus antenas son de 2.5 a 3 veces más largas que su cuerpo, y su cabeza es alargada y relativamente delgada (Muncy, 1984). Posee cromatóforos muy espaciados de un característico color blanco azulado; los pleópodos presentan tonalidades rojo oscuras y los márgenes del telson son verdosos. El abdomen está conformado por 4-6 segmentos y el telson presenta un surco intermedio. Los machos miden aproximadamente 182 mm de longitud y la hembra puede llegar a medir 200 mm, siendo ambos semejantes en longitud durante la etapa juvenil (Williams, 1984).

Según lo referido por Robertson, *et al.* 1993, la mayoría de las especies de camarones peneidos poseen un surco adrostral (camarones acanalados) y presentan un patrón de actividades similar, siendo típicamente activas durante la noche y enterrándose durante el día (Hindley, 1975)

lo que es contrastante con lo observado en las especies de camarón blanco que no poseen surco adrostral (camarones no acanalados) entre las que se encuentran *L. vannamei* y *L. setiferus*, que son activas durante el día y la noche y generalmente no se entierran (Pérez-Farfante, 1969).

Los camarones adultos de ambas especies habitan en ambientes marinos, mientras que los estadios de poslarva a juvenil, habitan ambientes estuarinos (FAO, 1980).



Figura 2. Mapa de Distribución de *Litopenaeus setiferus* (tomado de FAO, 2000,2005)

El cultivo de *L. vannamei*, dentro del área geográfica del camarón blanco del Atlántico *L. setiferus*, ha incitado la preocupación con respecto a riesgos ecológicos potenciales (Misamore y Browdy, 1996), y varios gobiernos y organizaciones ambientalistas (JSA Shrimp Virus Work Group, 1997), sostienen que ante fenómenos ambientales imprevistos como inundaciones o huracanes podría presentarse una liberación masiva de *L. vannamei* hacia los sistemas costeros del Atlántico, donde habita *L. setiferus*.

Dada su capacidad adaptativa, *L. vannamei* podría responder favorablemente ante las condiciones ambientales que le ofrecen los sistema estuarinos del Golfo de México, y completar exitosamente su ciclo de vida. Algunos estudios indican que en condiciones de laboratorio *L. vannamei* tiene un índice de crecimiento 2 a 3 veces mayor que *L. setiferus* y una eficiencia de asimilación del doble que la especie nativa (Rosas *et al.*, 2001).

Asimismo, se ha demostrado que *L. vannamei* presenta un mayor grado de selectividad del microhábitat que *L. setiferus* (Magallón, 2005). Por estas razones se puede considerar a *L. vannamei* como una especie no nativa con un alto potencial de invasión, que bajo determinadas condiciones pudiera llegar a desplazar a *L. setiferus* de su nicho original.

El ambiente marino ha sido considerado como un medio de alta estabilidad, en el que factores como la temperatura, salinidad y concentración de oxígeno se mantienen dentro de intervalos relativamente estrechos. En contraste, la variabilidad constituye una característica distintiva del ambiente estuarino (Odum, 1972). Aquí se presentan cambios rápidos, así como amplios intervalos, de salinidad y temperatura, los cuales están frecuentemente asociados con disminuciones en la concentración de oxígeno y un aumento de la materia orgánica disuelta (Newel, 1976 en Rosas y Sánchez, 1994). Estas condiciones constituyen retos fisiológicos para los organismos que habitan tales ambientes (Levinton, 1982), ya que deben de contar con límites amplios de tolerancia fisiológica (Odum, 1972), es decir, dichos organismos requieren de mecanismos fisiológicos y conductuales que les permitan mantener su medio interno compatible con las funciones metabólicas celulares (Rosas y Sánchez, 1994).

Así mismo, los estuarios albergan grandes poblaciones de relativamente pocas especies. La carencia de competidores y la gran cantidad de nutrientes contribuyen a que se tengan las condiciones para soportar densas poblaciones de especies comercialmente explotadas (Levinton, 1982). Para muchas especies el ambiente estuarino representa el lugar ideal para la alimentación, debido entre otros factores, a la abundancia de recursos y el bajo riesgo de depredación. Son particularmente importantes como zonas de crianza o “guarderías” para las etapas juveniles de diversas especies, quienes se refugian en ellos durante esta etapa de su ciclo de vida antes de salir a mar abierto (Levinton, 1982). En el caso de los camarones peneidos comercialmente importantes, los adultos viven y desovan frente a la costa y van a los estuarios como poslarvas, donde encuentran el alimento y la

protección que necesitan para su rápido crecimiento. Los camarones maduros vuelven posteriormente a las aguas más profundas del mar para su reproducción (Odum, 1972).

Entre las fuerzas que mantienen el equilibrio dinámico de los ecosistemas estuarinos se encuentran las interacciones poblacionales, en particular, las relaciones de competencia y depredación, que en estos ecosistemas ocurren en un marco de abundancia de recursos y de diversidad de productores y consumidores (Price y Hilleberg, 1982; Elnor y Campbell, 1987; González-Gurrian *et al.*, 1989, en Rosas y Sánchez, 1994; Domenici y Blake, 1997). Por lo anterior, se han llevado a cabo estudios extensivos sobre los sistemas depredador-presa en el ambiente estuarino (Virnstein, 1979; Wooldridge y Webb, 1988; Posey y Hines, 1991; Daly y Damkaer, 1986), y el incremento en el conocimiento de estos sistemas se ha convertido en el principal objetivo en la ecología costera. La depredación, en particular, es un factor estructural importante de las poblaciones y comunidades (Jensen y Jensen, 1985; Virnstein, 1977; Kent y Day, 1983; Rafaelli *et al.*, 1989). La alta diversidad y la riqueza de especies en ciertos ensamblajes puede estar relacionado con la depredación (Leber, 1985; Paine, 1966), y se piensa que muchas características, incluyendo los rasgos de historias de vida, han evolucionado como resultado de la presión de la depredación (Blundon y Kennedy, 1982; Seed y Brown, 1978; Seed, 1993).

Los cangrejos de la familia Portunidae son abundantes en los ecosistemas costeros del Atlántico de América, y se ha demostrado el papel dominante que desempeñan en la determinación de la distribución y abundancia de las poblaciones que constituyen sus presas (Blundon y Kennedy, 1982; Sánchez Salazar, 1986). Las jaibas del género *Callinectes*, son depredadores importantes en los sistemas estuarinos, mismos que utilizan como zonas de crianza (Gerard *et al.*, 1999). En su dieta incluyen grandes cantidades de poslarvas y juveniles de camarones peneidos (Rosas y Sánchez, 1994), así como nematodos, poliquetos, microbivalvos, materia vegetal y detrito (Haefner, 1990; Olinto *et al.*, 2002; Buchanan y Stoner, 1988). *Callinectes* presenta diferentes patrones de consumo de alimento, asociados a la talla y la época del año (Rosas, 1989). En general, varios autores

han observado que conforme aumenta el tamaño de las jaibas, el material vegetal, los sedimentos y los residuos animales disminuyen, mientras que los micromoluscos y crustáceos aumentan en la dieta (Mascaró *et al.*, 2007). Los adultos del género *Callinectes* tienen la capacidad para consumir presas mayores, lo que evidencia la relación entre la cantidad de energía invertida en la alimentación, el hábitat que ocupan y la disponibilidad de recursos (Rosas y Sánchez, 1994). Según Mascaró *et al.* (2003), en condiciones de laboratorio, una jaiba de 30-50 mm de ancho de caparazón, es capaz de consumir hasta 3.9 camarones de 70 a 90 mm de largo total por día, mientras que una jaiba de 90-110 mm puede consumir hasta 5 camarones de la misma talla por día.

Callinectes ornatus, se distribuye prácticamente en todo el Atlántico Occidental desde Carolina del Norte (EUA) hasta Rio Grande del Sur (Brasil). Habita fondos arenosos, fangosos o de conchas muertas, teniéndose registros de hasta 75 metros de profundidad, principalmente en proximidades de ríos y bahías en aguas de salinidad moderada (Melo, 1999 *en* Baptista, 2003). Presenta un ciclo de vida complejo existiendo etapas características en zonas estuarinas así como en mar abierto (Pita *et al.* 1985 *en* Baptista, 2003). Su actividad alimenticia es preferentemente nocturna (Reigada y Negreiros-Franzoso, 2001). Es un depredador oportunista que presenta una dieta diversa, mostrando una clara preferencia por los crustáceos y los moluscos, lo que sugiere que juega un importante papel en la regulación de la distribución y abundancia de estas especies (Mantelatto y Christofolletti, 2001).

En la interacción de depredación entre jaibas del género *Callinectes* y camarones peneidos, los ataques de las jaibas generan diversas respuestas de escape. Entre ellas se encuentran la natación de escape y los arranques rápidos, comportamientos comunes de organismos acuáticos y componentes críticos de las interacciones depredador-presa (Nauen y Shadwick, 1999). La respuesta de escape de un animal, que consiste en rápidas aceleraciones como una reacción a estímulos amenazantes (Domenici, 2002), tiene como objetivo minimizar la probabilidad de ser capturado por un depredador que se aproxima. El

éxito del escape está condicionado a que la presa se retire de la trayectoria inicial del ataque, y que posteriormente siga una trayectoria tal que minimice la probabilidad de captura y/o la probabilidad de búsqueda del depredador si éste decide emprenderla (Arnott *et al.*, 1999). Este comportamiento se conoce como proteano y ha sido considerado un rasgo evolutivo surgido como resultado de la fuerte presión que ejerce la depredación (Driver y Humphries, 1988).

Las respuestas de escape pueden ser afectadas por los tipos de refugio disponibles en el hábitat, así como la forma en que la presa los utiliza. En casos donde el refugio tiene una ubicación específica con respecto a la posición inicial de la presa y el depredador, ésta tendrá una fuerte influencia sobre la dirección del escape (Arnott *et al.*, 1999). Asimismo, las respuestas pueden variar dependiendo del tamaño y tipo de depredador, y de los mecanismos mediante los cuales la presa los detecta (visión, quimio- y mecano-recepción; Berghahn *et al.*, 1995; Breithaupt *et al.*, 1995; Wiese, 1976). Finalmente, las trayectorias de escape también dependen de características anatómicas y fisiológicas de las presas (Arnott *et al.*, 1999; Daniel y Meyhöfer, 1989), así como de aspectos conductuales resultantes de la integración de la información al alcance de la presa en cada momento decisivo a lo largo del ataque (Wine y Krasne, 1972; Arnott *et al.*, 1999).

Los crustáceos decápodos poseen ojos compuestos, que son estructuras naturalmente complicadas (Cronin y Jinks, 2001). En la mayoría de las especies de crustáceos que presentan metamorfosis, las larvas son planctónicas en alguno de sus periodos de desarrollo, etapa en la que la visión juega un papel importante, entre otras cosas, para la evasión de depredadores (Cronin y Forward, 1980), por lo que claramente dependen de sus ojos bien desarrollados para sobrevivir. En la etapa adulta, los crustáceos siguen utilizando el diseño de los ojos compuestos de la etapa larval con algunas modificaciones (Cronin y Jinks, 2001) y de igual forma la visión es empleada para tareas mucho más elaboradas como selección de pareja, comunicación, reconocimiento, captura de alimento, etc. (Wehner, 1981 y Cronin, 1986 *en* Cronin y Jinks, 2001).

En cuanto al papel que tiene la visión en la evasión de los depredadores por larvas de cangrejo, Forward (1976, 1977) menciona que éstas comúnmente inician una fuerte tendencia a la natación fotonegativa cuando la intensidad de luz decrece, algo que podría ocurrir al acercarse un depredador. La velocidad de la presa y su ubicación precisa debería resultar en un escape efectivo ante depredadores potenciales u otros organismos planctívoros. En el mar, las capturas de camarón se correlacionan positivamente con la turbidez y negativamente con la luz, lo que apunta a la detección visual de las artes de pesca que puede influir en las capturas independientemente si los animales se encuentran enterrados o sobre el sedimento. Lo anterior fue corroborado por Berghahn (1995), quien al realizar estudios de laboratorio bajo condiciones controladas, encontró que las bajas capturas durante el día o en aguas con poca turbidez, parecen ser resultado del escape del camarón debido a su detección visual.

Por otra parte, las señales hidromecánicas son de gran importancia en el ambiente marino y son utilizadas por los peces (detectadas por la línea lateral), como detonador del comportamiento de escape. Estas señales también son detectadas por los crustáceos (Breithaupt *et al.*, 1995); Wiese (1976,) encontró que los cangrejos obtienen información de la dirección y la naturaleza de algún tipo de disturbio mecánico utilizando receptores que consisten en numerosos vellos cuticulares mecanorreceptores que se encuentran distribuidos en toda la superficie de su cuerpo y son tan importantes en la búsqueda de alimento (Breithaupt *et al.*, 1995) como en la evasión de depredadores (Blake y Hart, 1995). En el copépodo *Gaussia princeps* los estímulos utilizados para identificar y localizar otros individuos implican toda una variedad de señales químicas y mecánicas; sin embargo, los resultados de estudios previos han demostrado que las señales mecánicas son suficientes para obtener alimento (Yen & Fields resultados no publicados *en* Fields *et al.*, 2002) y desplegar respuestas de escape (Haurly *et al.*, 1980, Fields y Yen 1997, Kiørboe *et al.*, 1999 *en* Fields *et al.*, 2002).

No existe información suficiente en lo que respecta a las respuestas de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de un depredador natural (en presencia y ausencia de visión) y estímulos artificiales. Sin embargo, se han analizado las respuestas de escape de organismos acuáticos como cetáceos, otros crustáceos y principalmente peces (ej. Domenici y Blake, 1993; Domenici *et al* 2000; Domenici, 2002; Arnott *et al* 1999). Estos últimos se centran en la locomoción y maniobrabilidad de peces con diferente morfología corporal y diferente tipo de hábitat, y su objetivo principal ha sido estudiar la relación entre el tipo de hábitat y la forma de desplazamiento. Estos estudios han encontrado que los peces provenientes de hábitats complejos necesitan mayor capacidad de maniobra, lo que los ha llevado a abandonar la natación oscilatoria y emplear la propulsión de las aletas pectorales o dorsales y anales (Domenici y Blake, 1997). Esto ha resultado en un tipo de nado más eficiente ante amenazas de depredadores que cohabitan en este tipo de hábitats (Domenici y Blake, 1997). Algunos de los autores, han establecido que la distribución circular de las trayectorias de escape en el pez ángel (*Pterophyllum eimekei*) muestran un patrón bimodal (Domenici y Blake, 1993).

A diferencia de los peces, los crustáceos cuando son atacados intentan escapar mediante un coleteo o “tail-flip” que lanza al organismo en diferentes direcciones, generalmente hacia atrás (Neil y Ansell, 1995, Arnot *et al.*, 1998). Dentro del grupo de los crustáceos, existe una gran diversidad morfológica, de hábitat y de formas de vida, por lo que el mecanismo con el que opera el tail-flip varía entre las especies (Neil y Ansell, 1995). Arnott, *et al* (1998) examinaron el mecanismo del tail-flip en el camarón café *Crangon crangon*, encontrando que las propiedades cinéticas de los coleteos varían con la talla del camarón. Ellos señalaron que en la medida en que se incrementa la longitud del cuerpo del camarón, la flexión y re-extensión decrece y la duración del coleteo se incrementa. En un estudio con la langosta espinosa de California *Panulirus interruptus*, Nauen, *et al* (1999) examinaron variables morfológicas, cinéticas y del funcionamiento del tail-flip, y encontraron que al igual que *C. crangon*, las langostas incrementan la duración del coleteo conforme

aumenta el tamaño, y que esto era debido a un decremento en la frecuencia de contracción del músculo abdominal

El tail-flip, está regulado por circuitos neuronales, y el funcionamiento de este mecanismo en crustáceos ha sido estudiado intensivamente (Herberholz *et al.*, 2004). Una característica central del sistema son los dos pares de fibras gigantes que se localizan dorsalmente, la gigante medial y la gigante lateral, que responden a estímulos rostrales y caudales respectivamente, y que dirigen distintos tipos de flexión de la cola (Wiersma, 1947 en Heitler *et al.*, 2000). Heitler *et al.* (2000) describieron el sistema de escape del estomatópodo, camarón mantis *Squilla mantis* e hicieron una comparación con el sistema que se presenta en varios decápodos. Encontraron que *S. mantis* muestra diferentes niveles de respuesta de escape para estímulos rostrales y mecánicos (contacto y vibración). Hicieron la primera descripción de esta respuesta en un grupo que divergió tempranamente en la evolución de los malacostracos. Por lo anterior, sus resultados proporcionan evidencia fisiológica y conductual para hacer una propuesta sobre el desarrollo de las extremidades antes que la cola en la evolución del componente anatómico de la respuesta de escape en estos organismos.

En 1999, Arnott *et al.*, realizaron estudios sobre las trayectorias de escape del camarón café *C. crangon*, en respuesta a un depredador natural, el bacalao *Gadus morhua* y a estímulos artificiales. Ellos encontraron que la dirección inicial del escape es influenciada por una interacción entre el conjunto de ángulos del primer tail-flip que el camarón es capaz de ejecutar y el riesgo de ser interceptado por un depredador durante la etapa inicial de un escape.

Considerando lo anterior, este proyecto aborda la problemática del estudio de las interacciones entre jaibas de la especie *Callinectes ornatus*, que se distribuye en la zona norte de la península de Yucatán, y camarones peneidos, utilizando las herramientas de modelación matemática y del diseño experimental bajo condiciones rigurosamente controladas. La información obtenida permitirá contar con una descripción detallada de los factores de carácter conductual (trayectorias de escape) que determinan el resultado de un

ataque. El estudio de las trayectorias de escape y los factores que las determinan tienen relevancia en el marco de las interacciones potenciales que se establezcan entre *Callinectes ornatus*, *L. setiferus* y *L. vannamei*, en caso de que estas especies llegaran a cohabitar en las aguas costeras del Golfo de México.

En este sentido, el análisis estadístico de las trayectorias de escape es una herramienta importante para probar hipótesis con respecto a las interacciones depredador-presa. El estudio de las trayectorias de escape de un animal, en este caso *L. vannamei* y *L. setiferus*, y sus consecuencias en términos de sobrevivencia, pueden llevar a un mejor entendimiento de las interacciones depredador-presa en una variedad de hábitats. Lo anterior es fundamental para conocer el efecto que dichas interacciones tienen en la estructura y funcionamiento de las comunidades estuarinas (Domenici, 2002).

Por otra parte, en el contexto de los riesgos potenciales asociados a los fenómenos de bio-invasión, el conocimiento de aspectos próximos y funcionales de las interacciones depredador-presa, es útil para predecir el impacto de disturbios naturales y antropogénicos sobre los hábitats naturales de las poblaciones que participan en dichas interacciones (Domenici, 2002), así como en el conjunto de los ecosistemas de los que forman parte.

Los resultados del presente trabajo aportarán información valiosa respecto a las consecuencias de la invasión de especies no-nativas en sistemas ecológicos del Golfo de México, y podrán servir como base para establecer normas reguladoras en el uso y aprovechamiento de los recursos de la zona costera.

II. HIPÓTESIS

Debido a las diferencias de crecimiento, metabólicas y de uso de hábitats observadas entre *L. vannamei* y *L. setiferus* es posible que estas especies presenten diferentes distancias de reacción, distancias, velocidades y ángulos de escape ante distintos tipos de estímulos (jaibas *C. ornatus* y estímulos artificiales). Asimismo, se espera que existan diferencias en las características del escape de ambas especies dependiendo de la naturaleza del estímulo (ataque de la jaiba, estímulo artificial y ataque de la jaiba en ausencia de visión).

III. OBJETIVOS

3.1 GENERAL

Conocer las características de la conducta de escape de *L. vannamei* y *L. setiferus* en respuesta al ataque de la jaiba *C. ornatus* y de estímulos artificiales.

3.2 PARTICULARES

- Caracterizar y comparar las respuestas de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de la jaiba *C. ornatus*, en términos de las distancias de reacción, velocidades y ángulos de escape.
- Caracterizar y comparar las respuestas de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* inducidas por un estímulo artificial, en términos de las distancias de reacción, velocidades y ángulos de escape.
- Determinar si las respuesta de escape de ambas especies pueden ser evocadas aún en ausencia de visión, ante la aproximación de *C. ornatus* y si las características de dichas respuestas son diferentes bajo esta condición experimental.

IV. MATERIALES Y MÉTODO

4.1 Origen de los organismos experimentales

Las jaibas *C. ornatus* se obtuvieron a partir de colectas en la costa del Puerto de Sisal, Yucatán, realizadas a partir del mes de mayo, 2005, y durante los meses posteriores, en la medida que se requirieron para el experimento. Las colectas se realizaron a bordo de una lancha de fibra de vidrio de 7 m de eslora, con motor fuera de borda de 8 HP. En la captura de las jaibas, se utilizaron dispositivos rectangulares (20 X 60 X 40 cm), de alambre recubierto de plástico y amarrados a un flotador mediante un cabo de nylon de 0.5 pulgadas. Cada dispositivo presentaba una entrada en forma de embudo, con la boca más ancha hacia afuera, y una cámara central conteniendo la carnada (cabezas de bagre o corvina). Las colectas se llevaron a cabo entre las 4:00 y las 10:00 h.

Los individuos capturados fueron medidos con la ayuda de un vernier (± 0.1 mm) y sólo se seleccionaron las jaibas de 9 - 11 cm de ancho de caparazón (AC mm: distancia máxima entre las espinas laterales cefalo-torácicas). Se seleccionaron individuos machos, en estadio de intermuda y con todos los apéndices completos. Las jaibas se transportaron al laboratorio en neveras acondicionadas con hojas de mangle como refugios provisionales para conservar la humedad y evitar ataques entre ellas que pudieran dañar los apéndices. Las jaibas se colocaron en tinas (400 l) para su aclimatación, manteniendo aireación constante, y se alimentaron *ad libitum* con calamar fresco dos veces al día. Antes de cada alimentación, se retiraron los sedimentos del fondo y restos de alimento no ingerido por medio de un sifón.

Los camarones de la especie *L. setiferus* fueron capturados en los meses de mayo y noviembre, por medio de una red de arrastre ribereña. Se hicieron arrastres de 5 - 10 min a una profundidad promedio de 2.5 - 3.5 metros, cerca de la Boca de Zacatal, en la Laguna de Términos, Campeche. Después del arrastre, los organismos fueron colocados en un recipiente con agua del medio y aireación constante, para seleccionar sólo 300 camarones que se encontraran en buen estado. Los organismos se colocaron en bolsas de polietileno de 60 x 90 cm (calibre 300), en un volumen de aproximadamente 5 litros de agua del medio

con oxígeno a saturación. Se colocaron alrededor de 50 organismos por bolsa, y trozos de hielo alrededor de las bolsas para controlar la temperatura y reducir el metabolismo de los organismos durante su transporte al laboratorio.

Alrededor de 450 camarones de la especie *L. vannamei*, fueron proporcionados por Industrias Pecis S.A. de C.V., ubicada en Sisal, Yucatán, y se trasladaron al laboratorio en un contenedor plástico con el agua de los estanques de producción y oxígeno disuelto a saturación.

Los camarones de ambas especies fueron aclimatados durante aproximadamente 20 min. antes de su liberación en estanques circulares externos de 20,000 l de capacidad, con circulación continua de agua marina (35 ppm) y aireación constante. Se alimentaron diariamente con pellet para camarón (Rangen Inc.) en 10% de la biomasa húmeda del estanque dos veces al día (8:00 y 18:00 h).

4.2 Protocolo experimental

Los experimentos se llevaron a cabo en una habitación de fibra de vidrio provista de un sistema de aire acondicionado (26 ± 1 °C) con el interior pintado de color negro para tener las condiciones de iluminación controladas. Cada experimento consistió en una serie de pruebas individuales ($n \approx 40$ camarones de cada especie) en las que se indujo una respuesta de escape de un camarón ante el ataque de una jaiba o de un estímulo artificial. El dispositivo experimental consistió en una “arena” circular de fibra de vidrio translúcido (1.26 cm de diámetro y 7 cm de profundidad de agua, 28 ± 1 °C de temperatura y salinidad 39 ± 1 ppm), iluminada por la parte inferior a una distancia de 30 cm. En la arena eran colocados los organismos experimentales durante 15 min con aireación constante. Al inicio de cada prueba, se suspendió la aireación y desde atrás de un telón, se filmó el evento utilizando una cámara digital Canon Elura 90 A KIT, colocada a 2.50 metros del fondo de la arena experimental con el fin de obtener la imagen completa de la circunferencia. Se analizó solo el primer coletazo (“tail-flip”) de cada camarón, usando una resolución de 30 cuadros s^{-1} (Arnott *et al.*, 1999). El tiempo máximo de grabación se extendió hasta aproximadamente 10 minutos o bien, hasta el momento en que terminó el primer escape.

Al terminar cada prueba, se realizó un recambio del 100% del agua de la arena experimental para evitar cualquier sesgo en la respuesta de los camarones debida a cambios en la composición química del agua. Asimismo, se obtuvieron la longitud total del camarón (*LT*: distancia máxima entre el extremo del rostro y el extremo del urópodo) y el ancho de caparazón de la jaiba (*AC*), y se registró la posición de los quelípedos cortador (menor: *Qm*) y triturador (mayor: *QM*), considerándose como diestra la jaiba que presenta el quelípodo triturador del lado derecho. Antes de cada evento, las jaibas se mantuvieron en un periodo de ayuno de dos días para inducir un mayor interés de la jaiba hacia el camarón y que el ataque se diera más rápidamente.

4.2.2 Experimento I: Efecto de la Ausencia de Visión.

Dentro de la arena experimental se colocaron un juvenil de camarón y una jaiba fuera de cualquier contacto físico mediante un cilindro de PVC (20 cm de diámetro y 12.5 cm de altura). El cilindro presentaba perforaciones para permitir el intercambio de sustancias químicas entre los organismos (Arnott *et al.*, 1999), y fue retirado mediante un dispositivo mecánico operado por detrás del telón al inicio de cada prueba.

Se utilizaron 41 *L. setiferus* y 41 *L. vannamei* de 7 - 9 cm *LT* y con los apéndices completos. Asimismo, se utilizaron 82 jaibas macho de la especie *C. ornatus*, en estadio de intermuda y con los apéndices completos. Se procuró mantener una proporción del *LT* presa: *AC* depredador 1:1.

Para determinar si las respuestas de escape de los camarones pueden ser evocadas aún en ausencia de percepciones visuales ante la aproximación de una jaiba, se llevaron a cabo una serie de pruebas en las que los organismos fueron cegados mediante la aplicación de una capa de pintura acrílica en ambos ojos. Se utilizaron 40 *L. setiferus* y 40 *L. vannamei* y 80 jaibas con las mismas especificaciones descritas anteriormente. Asimismo, se utilizaron dos grupos control de organismos de 40 *L. setiferus* y 40 *L. vannamei* a los que se manipuló de la misma manera que a los organismos experimentales, pero sólo se simuló la aplicación de la pintura acrílica en los ojos, esto con el objeto de

corroborar que las respuestas observadas eran resultado del tratamiento (ausencia de visión) y no de la manipulación. Para los grupos control se utilizaron otras 80 jaibas.

4.2.3 Experimento II: Efecto del estímulo artificial.

Se utilizaron 43 *L. setiferus* y 43 *L. vannamei* de 7 - 9 cm *LT* para evaluar las respuestas de escape ante un estímulo artificial. Se llevó a cabo una serie de pruebas en las que el camarón fue amenazado con una varilla de acero cubierto con cinta aislante negra (1 cm de diámetro), movida aceleradamente hacia él. El extremo de la varilla, se mantuvo bajo la superficie del agua, a 20 cm del cuerpo del camarón y en un ángulo con respecto a la base de la arena de 30 - 45°, aproximadamente. No se tomaron en cuenta los casos en los que la varilla entró en contacto con el camarón o con la base de la arena, ni cuando la aproximación del estímulo no se realizó en línea directa con respecto al cuerpo del camarón. Cada uno de 43 *L. setiferus* y 43 *L. vannamei* recibió la aproximación del estímulo en ocho intervalos angulares de 45°, en tanto que el experimentador permanecía por detrás y en línea con la varilla, manteniendo sólo la cabeza y las manos visibles (Arnott *et al.*, 1999). En este experimento se realizaron un total de 344 pruebas para cada especie de camarón, pero se obtuvieron al azar únicamente 38 y 39 escapes para *L. setiferus* y *L. vannamei*, respectivamente, con la finalidad de asegurar la independencia estadística entre los datos de diferentes ángulos de ataque.

4.3 Análisis de los datos

4.3.1 Video análisis

Para el análisis de los datos sólo se tomaron en cuenta los videos en los que los camarones respondieron con al menos un coletazo. Las aberraciones esféricas del sistema de video se corrigieron mediante la filmación y digitalización de las dimensiones grabadas dentro de la arena. Las distancias filmadas fueron calibradas y siempre estuvieron referenciadas a un objeto de dimensiones conocidas dentro del campo de filmación (moneda de 10 pesos).

Tomando en cuenta las velocidades de escape registradas para peneidos (0.26 –

1.42 m s⁻¹), se realizó el análisis utilizando una resolución de 33 cuadros s⁻¹. Todas las mediciones se efectuaron a partir del centro de masa del camarón, norte del camarón y centro de masa de la jaiba (Arnott *et al.*, 1998).

Los videos se digitalizaron en una computadora personal utilizando el programa Pinnacle Studio (Versión 8). Cada escape se capturó en formato AVI con la máxima resolución que permite el equipo empleado (30 cuadros s⁻¹). Se identificaron los ataques y las respuestas de escape analizando los videos cuadro por cuadro. Se registraron dos imágenes en formato JPEG de cada video: la primera imagen corresponde al tiempo inicial del ataque (T_i), definido como el instante inmediatamente antes de que el camarón comience a girar el cuerpo hacia un lado y todavía se encuentre con el dorso hacia arriba; y la segunda imagen corresponde al tiempo final (T_f), definido como el instante inmediatamente después de que el camarón ha terminado de realizar el primer coletazo y se encuentra de nuevo con el dorso hacia arriba. Se llevó a cabo la optimización de las imágenes del T_i y T_f del escape utilizando el programa de análisis de imágenes Image Pro Plus (Versión 4.5). El tiempo de escape (T_e) se definió como $T_f - T_i$.

Las trayectorias de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* en cada serie experimental fueron obtenidas a partir de las distancias y ángulos de los vectores que las componen mediante el análisis de las imágenes con el Image Pro Plus. Para ello se identificaron previamente el centro de masa y el norte del camarón, y el centro de masa de la jaiba:

- Centro de masa del camarón: parte media en un plano dorso-medial entre el primer y el segundo segmento abdominal.
- Norte del camarón: definido por la dirección en la que se dirige el rostro.
- Centro de masa de la jaiba: parte media dorsal del caparazón.

Igualmente, se midió la distancia de reacción (Dr) de cada camarón, que corresponde a la distancia que hay entre el centro de masa del camarón y el centro de masa de la jaiba o de la punta de la varilla (en el caso del estímulo artificial) en el T_i (Arnott *et al.*, 1998, 1999). A partir de la sobreposición de imágenes del T_i y T_f , se midió la

distancia de escape (De), definida como la distancia entre el centro de masa del camarón en el T_i y en el centro de masa del camarón en el T_f . Con la distancia y el tiempo de escape, se calculó la velocidad de escape (Ve), como la De entre el Te (cm s^{-1}):

A partir de la imagen sobrepuesta del T_i y T_f se registró el ángulo de escape (Ang_{esc}°) como el ángulo (en el sentido de las manecillas del reloj) que se forma entre los vectores:

1. Norte del camarón — Centro de masa del camarón en T_i ; y
2. Centro de masa del camarón en T_i — Centro de masa del camarón en T_f .

Los ángulos de escape se midieron con respecto al eje longitudinal del camarón (con el rostro apuntando a los 0°), y aquellos entre 0° y 180° se designaron con sus valores correspondientes positivos, mientras que aquellos entre 180° y 360° también fueron transformados en su complemento y designados como valores de $0^\circ -180^\circ$ negativos. Con los datos estandarizados, las respuestas en las cuales el camarón escapó hacia su lado derecho ($+ 0^\circ -180^\circ$) se denominaron escapes ipsilaterales, y aquellos hacia su lado izquierdo, escapes contralaterales ($- 0^\circ -180^\circ$). Los resultados obtenidos se expresaron en la forma de campos vectoriales con las frecuencias de los ángulos de escape, usando diagramas radiales (agrupadas en sectores de 45°) en los cuales la distancia del origen es proporcional a la frecuencia de escape en la dirección especificada (Arnott *et al.*, 1999).

El ángulo de ataque (Ang_{ataq}°) de las jaibas (únicamente en los experimentos I y II) se registró como el ángulo (en el sentido de las manecillas del reloj) que se forma entre los vectores:

1. Norte del camarón — Centro de masa del camarón; y
2. Centro de masa del camarón — Centro de masa de la jaiba.

Los ángulos de ataque también se midieron con respecto al eje longitudinal del camarón (con el rostro apuntando a los 0°) y aquellos entre 0 y 180° se designaron con sus valores correspondientes positivos, mientras que aquellos entre 180 y 360° fueron

transformados en su complemento, y designados como valores de 0-180° negativos. Con los datos estandarizados, los ataques provenientes del lado derecho del camarón (+ 0-180°) se denominaron ataques ipsilaterales, y aquellos provenientes de su lado izquierdo, ataques contralaterales (- 0-180°).

Para conocer las características de los ataques de las jaibas (únicamente experimento I), se registraron la posición de ataque del depredador así como el o los quelípedos que utilizó para emprender el ataque (*QM*, *Qm* o, ambos quelípedos: *AQ*).

4.3.2 Análisis estadístico

4.3.2.1 Experimento I: Efecto de la Ausencia de Visión.

a) Ataques

i. Ángulo de ataque *L. setiferus* vs *L. vannamei*.

Para determinar si el ángulo de los ataques ipsilaterales y contralaterales en el experimento I era similar, se compararon la media angular de los ataques ipsilaterales con la media angular de los ataques contralaterales para cada especie y tratamiento por separado. Para ello se utilizó la prueba de Watson y Williams (*F*) para distribuciones circulares no uniformes y normales, o bien, la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (*W*) para distribuciones no uniformes y no normales ($n > 9$, y sin datos empatados). Previo al análisis se corroboró la no uniformidad (prueba de Rayleigh, *Z*), y la normalidad (prueba de Watson - Von Mises, U^2) de las distribuciones circulares (Anexo 1). Dado que en todos los casos las medias no fueron significativamente diferentes (todas $p \geq 0.05$), se conjuntaron todos los ángulos de ataque sobre cada especie en cada experimento para ser expresados en una escala de 0-180° (sin importar si eran ipsi- o contralaterales).

Para determinar si existe alguna diferencia en el ángulo de ataque de las jaibas sobre ambas especies cuando los camarones si pueden ver, se compararon las medias angulares de los ataques mediante pruebas de Watson y Williams o Mardia-Watson-Wheeler, según fuera el caso (Anexo 2). Dichas comparaciones se realizaron entre especies, y posteriormente entre tratamientos.

ii. Análisis de distribución de frecuencias de ataques ipsilaterales vs contralaterales.

Para determinar si la distribución de frecuencias de ataques ipsi y contralaterales en ambas especies y en los tratamientos era diferente, se aplicó una prueba de mutua independencia usando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional con “tratamiento”, “especie” y “lado del ataque” como las tres categorías de clasificación.

iii. Análisis de distribución de frecuencias de ataques con QM, Qm y AQ.

Se calcularon la frecuencia de ataques con el QM, Qm, y AQ para cada especie y para cada tratamiento por separado. Para determinar si la distribución de ataques emprendidos por *C. ornatus* con alguno o ambos de sus quelípedos fue similar para *L. setiferus* y *L. vannamei* en el experimento I, se aplicó una prueba de mutua independencia utilizando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional, con “especie”, “tratamiento” y “quela con la que se emprendió el ataque” como las tres categorías de clasificación.

b) Escapes

i.- Distancia de reacción (Dr), Distancia de escape (De), Tiempo de escape (Te) y Velocidad de escape (Ve).

Los valores de Dr , De , Te y Ve de ambas especies de todos los tratamientos se analizaron mediante un ANOVA bifactorial, con dos factores fijos (“especie” y “tratamiento”). En el caso de encontrar diferencias significativas entre tratamientos (y que la interacción no tuviese un efecto significativo), se compararon las medias de dichas variables mediante los siguientes contrastes especificados *a priori*:

1. con visión vs control de procedimiento
2. con visión + control de procedimiento vs sin visión

Previo al análisis los datos fueron transformados (logaritmo), y se corroboró homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran.

ii.- Ángulo de escape.

Para determinar si el ángulo de los escapes ipsilaterales y contralaterales era similar, se compararon la media angular de los escapes ipsilaterales con la media angular de los escapes contralaterales para cada especie por separado. Esto se hizo mediante pruebas de Watson y Williams o Mardia-Watson-Wheeler, dependiendo de si las distribuciones eran o no, normales (Anexo 3). Dado que en todos los casos las medias no fueron significativamente diferentes (todas $p \geq 0.05$), se conjuntaron todos los ángulos de escape de cada especie para ser expresados en una escala 0° - 180° (sin importar si eran ipsilaterales o contralaterales). Posteriormente, se compararon las medias angulares de los escapes de *L. setiferus* y *L. vannamei* mediante las mismas pruebas (Anexo 4) descritas para los ataques y siguiendo el siguiente orden:

1. *L. setiferus* (con visión) vs *L. setiferus* (control de procedimiento)
2. *L. setiferus* (con visión) vs *L. setiferus* (sin visión)
3. *L. vannamei* (con visión) vs *L. vannamei* (control de procedimiento)
4. *L. vannamei* (con visión) vs *L. vannamei* (sin visión)
5. *L. setiferus* (con visión) vs *L. vannamei* (con visión)
6. *L. setiferus* (sin visión) vs *L. vannamei* (sin visión)

iii.- Distribución de frecuencias de los escapes ipsilaterales y contralaterales.

Para probar la hipótesis de que la frecuencia de escapes ipsilaterales y contralaterales en ambas especies y en todos los tratamientos era diferente, se aplicó una prueba de mutua independencia usando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional, como se describió anteriormente para los ataques.

iv.- Asociación de frecuencias de escapes y ataques.

Para conocer si en el experimento I existía una asociación en la frecuencia del lado en el que se efectuaba el escape relativo al del ataque, se aplicó una prueba de asociación utilizando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional, con “tratamiento”, “lado del escape (mismo lado o lado contrario al del ataque)” y “especie de camarón” como las tres categorías de clasificación.

4.3.2.2 Experimento II: Efecto del estímulo artificial.

a) Escapes

i.- Distancia de reacción (*Dr*), Distancia de escape (*De*), Tiempo de escape (*Te*) y Velocidad de escape (*Ve*).

Los valores de *Dr*, *De* y *Te* de los escapes de ambas especies ante una jaiba (resultados del tratamiento “con visión” del experimento I) y aquellos ante el estímulo artificial (experimento II) se analizaron mediante un ANOVA bifactorial, con dos factores fijos (“especie” y “tratamiento”). Previo al análisis los datos *Dr*, *Te* y *Ve* fueron transformados (logaritmo), y se corroboró homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran. Dado que en la *Ve* se encontró heterogeneidad de varianzas incluso después de la transformación, se procedió a analizar estos resultados con t- Student.

ii.- Angulo de escape.

Se compararon las medias angulares de los escapes ipsilaterales y contralaterales mediante pruebas de Watson y Williams o Mardia-Watson-Wheeler (Anexo 3), y dado que en todos los casos las medias de los escapes no fueron significativamente diferentes (todas $p \geq 0.05$), se conjuntaron todos los ángulos de escape de cada especie para ser expresados en una escala 0°-180° (sin importar si eran ipsilaterales o contralaterales). Posteriormente, se compararon las medias angulares de los escapes de *L. setiferus* y *L. vannamei* mediante las mismas pruebas (Anexo 4) descritas anteriormente para el experimento I y de acuerdo al siguiente orden:

1. *L. setiferus* (jaiba) vs *L. setiferus* (estímulo artificial)
2. *L. vannamei* (jaiba) vs *L. vannamei* (estímulo artificial)
3. *L. setiferus* (estímulo artificial) vs *L. vannamei* (estímulo artificial)

iii.- Distribución de frecuencias de los escapes ipsilaterales y contralaterales.

Para probar la hipótesis de que la frecuencia de escapes ipsilaterales y contralaterales en ambas especies y ante el ataque de una jaiba y el estímulo artificial era diferente, se aplicó una prueba de mutua independencia usando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional, como se describió anteriormente.

iv.- Asociación de frecuencias de escapes y ataques.

Para conocer si en el experimento II existía una asociación en la frecuencia del lado en el que se efectuaba el escape relativo al del ataque, se aplicó una prueba de asociación utilizando la distribución de X^2 en un arreglo tridimensional, con “tratamiento”, “lado del escape (mismo lado o lado contrario al del ataque)” y “especie de camarón” como las tres categorías de clasificación.

V. RESULTADOS

Se realizaron un total de 930 pruebas video grabadas: 82, 80 y 80, para los tratamientos de camarones con visión, sin visión y control de procedimiento del experimento I (estímulo del depredador), respectivamente; y 688 para el tratamiento del estímulo artificial del experimento II. Sin embargo, se utilizaron para el análisis 82, 80, 79, y 80 pruebas para los experimentos respectivos, correspondiendo únicamente a los escapes exitosos (que el camarón sobreviviera) consistentes en al menos un “tail flip” por parte del camarón, y asegurando la inclusión de réplicas que fueran estadísticamente independientes en cada caso. Del total de pruebas analizadas durante el experimento I (241), sólo 14 camarones fueron atrapados y consumidos después de presentar la respuesta de escape, representando entre 5.8% del total de escapes analizados. El 94.2% restante (227 pruebas) se consideraron escapes exitosos para el intervalo de tiempo examinado.

Los valores medios (\pm desviación estándar: de) de *LT* de *L. setiferus* y *L. vannamei*, y los valores medios de *C. ornatus* (sólo experimento I) utilizados en los diferentes tratamientos se muestran en la Tabla 1. A pesar de que las tallas de ambas especies de camarón utilizadas en los diferentes tratamientos fueron muy similares entre sí (7 – 9 cm *LT*), se encontró que los *L. vannamei* del tratamiento con visión del experimento I tuvieron un *LT* significativamente menor que aquellos sin visión ($t = 2.5$; $p < 0.05$). De la misma manera, los camarones de ambas especies utilizados en el experimento II con el estímulo de la jaiba tuvieron una *LT* significativamente mayor que aquellos utilizados con el estímulo artificial ($t = 3.3$ y $t = 3$; $p < 0.01$, para *L. setiferus* y *L. vannamei*, respectivamente).

Tabla 1. Valores medios (\pm de) de *LT* de los camarones y AC de las jaibas utilizadas a lo largo de los experimentos I (depredador natural) y II (estímulo artificial).

Tratamiento	<i>L. setiferus</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>C. ornatus</i>
Experimento I			
Control (con visión)	8.4 \pm 0.5	8.5 \pm 0.6	9.4 \pm 0.5
Sin visión	8.2 \pm 0.7	8.8 \pm 0.4	9.7 \pm 0.5
Control de procedimiento	8 \pm 0.5	8 \pm 0.4	9.5 \pm 0.4
Experimento II			
Estímulo artificial	8.01 \pm 0.6	8 \pm 1	-

5.1 Experimento I: Efecto de la visión

a) Ataques

i. Ángulos de ataque

Los histogramas circulares de los ángulos de ataque de *C. ornatus* sobre ambas especies de camarón en el tratamiento con visión (Figura 3A y 3B), muestran que la media angular (\pm desviación estándar, *de*) del vector en el caso del ataque sobre *L. setiferus* fue $49.4 \pm 56.3^\circ$, en tanto que sobre *L. vannamei* fue $39.9 \pm 43.2^\circ$. La magnitud media de los vectores fue de 0.62 y 0.75 para *L. setiferus* y *L. vannamei*, respectivamente. Los histogramas de los ángulos de ataque de *C. ornatus* sobre ambas especies de camarón en el tratamiento sin visión (Figura 3C y 3D), muestran que la media angular (\pm *de*) del vector en el caso del ataque sobre *L. setiferus* fue $59.63 \pm 59.67^\circ$, en tanto que sobre *L. vannamei* fue $61.17 \pm 52.73^\circ$. La magnitud media de los vectores fue de 0.58 y 0.65 para *L. setiferus* y *L. vannamei*, respectivamente.

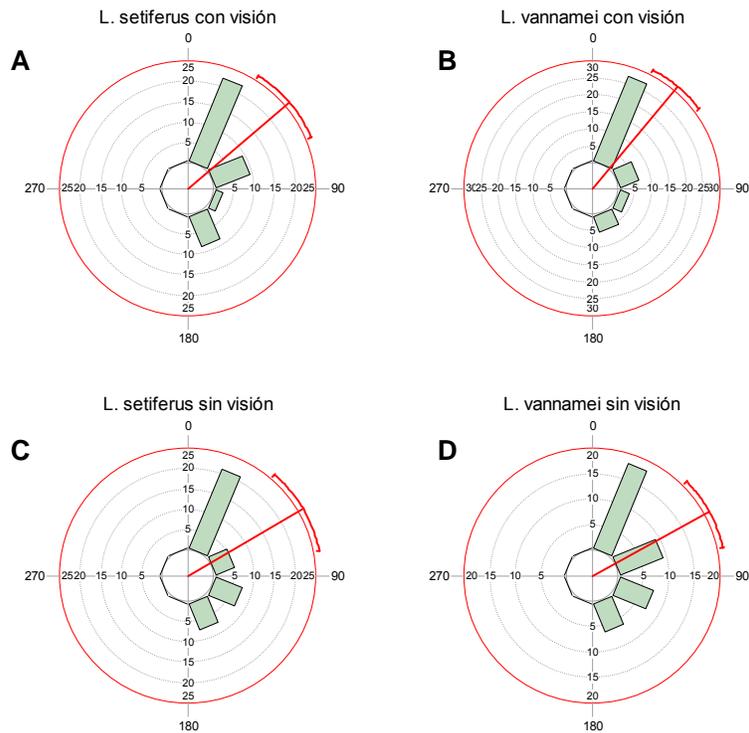


Figura 3. Ángulos de ataque de *C. ornatus* sobre *L. setiferus* y *L. vannamei* en el tratamiento con visión (A y B) y sin visión (C y D), el grosor de las barras representa clases de 45°, la línea sólida denota el vector promedio (\pm IC 95%).

Las pruebas de Mardia-Watson-Wheeler (para datos no uniformes y no normales; ver anexo 2), mostraron que los ángulos de ataque sobre ambas especies bajo el tratamiento con visión ($W = 5.663$; $p = 0.06$) y sin visión ($W = 0.46$; $p = 0.8$) fueron estadísticamente similares. Dado que tampoco se encontraron diferencias significativas entre las medias angulares de los ataques de *C. ornatus* sobre *L. setiferus* durante los tratamientos de camarones con y sin visión ($W = 3.28$, $p = 0.2$) ni sobre *L. vannamei* durante esos mismos tratamientos ($W = 0.87$; $p = 0.65$), se puede decir que los ataques de las jaibas en el presente trabajo tuvieron una media angular general de $52^\circ \pm 54^\circ$.

ii. Frecuencia de ataques ipsilaterales vs contralaterales

En el experimento I, los ataques ipsilaterales y contralaterales de las jaibas sobre *L. setiferus* con visión representaron el 47.5% y 52.5%, en tanto que para aquellos impedidos de visión representaron el 37.5%, y 62.5% del total de los ataques, respectivamente. Para *L. vannamei*, los ataques ipsilaterales y contralaterales sobre camarones con visión representaron el 53.8% y 46.2%, en tanto que aquellos sobre los camarones sin visión representaron el 52.5%, y 47.5%, respectivamente (Tabla 2). La prueba de χ^2 tridimensional mostró que la distribución de los ataques ipsi y contralaterales por parte de *C. ornatus* fue similar para ambas especies a lo largo de ambos tratamientos ($\chi^2 = 1.45$; $p = 0.84$), indicando que los camarones de ambas especies recibieron los estímulos de ataque desde su lado derecho e izquierdo de manera similar independientemente de si poseían o no visión.

Tabla 2. Frecuencia de ataques de *C. ornatus* sobre el lado contra e ipsilateral de *L. setiferus* y *L. vannamei* durante los tratamientos con y sin visión del experimento I. Entre paréntesis se muestra el porcentaje de cada valor sobre el total de ataques.

	<i>L. setiferus</i>		<i>L. vannamei</i>	
	Contra	Ipsi	Contra	Ipsi
Con visión	21 (13%)	20 (12.3%)	21 (13%)	20(12.3%)
Sin visión	25 (15.4)	15 (9.3%)	21 (13%)	19 (12 %)

iii. Frecuencia de ataques con diferente quelípedo

El análisis tridimensional de χ^2 sobre la frecuencia de los ataques desplegados con la QM, Qm y AQ, mostró que la distribución de los ataques en el experimento I es similar para ambas especies, y a lo largo de los tratamientos ($\chi^2 = 8.48$; $p = 0.29$), lo que indica que las jaibas atacaron a *L. seiferus* y *L. vannamei* indistintamente con QM, Qm y AQ sin mostrar un patrón (Tabla 3).

Tabla 3. Frecuencia de ataques de *C. ornatus* desplegados con el quelípido mayor (QM), el menor (Qm) y ambos quelípedos (AQ) sobre camarones *L. setiferus* y *L. vannamei* durante los tratamientos con y sin visión del experimento I. Entre paréntesis se muestra el porcentaje de cada valor sobre el total de ataques.

	<i>L. setiferus</i>			<i>L. vannamei</i>		
	QM	Qm	AQ	QM	Qm	AQ
Con visión	13 (8.1%)	12 (7.5%)	15 (9.3%)	13 (8.1%)	17 (10.6%)	11 (6.8%)
Sin visión	5 (3.1%)	14 (8.7%)	21 (13%)	11 (7%)	15(9.3%)	14 (8.7%)

b) Escapes

i. Distancias de reacción (*Dr*), distancias de escape (*De*), tiempos de escape (*Te*) y velocidades de escape (*Ve*).

El análisis bifactorial de la *Dr* mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 0.33$; $p = 0.72$); que ambas especies presentaron una *Dr* estadísticamente similar ($F = 2.58$; $p = 0.11$); y que la distancia mínima con la que *L. setiferus* y *L. vannamei* reaccionaron ante el ataque de una jaiba fue similar independientemente del tratamiento al que los camarones fueron sometidos ($F = 2.44$; $p = 0.09$; Figura 4). Dada la ausencia de diferencias significativas, se puede decir que la *Dr* media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones ante el ataque de *C. ornatus* fue de 10.44 ± 0.4 cm; y que la *Dr* mínima y máxima presentadas durante el experimento I fueron 3.41 y 21.5 cm, respectivamente.

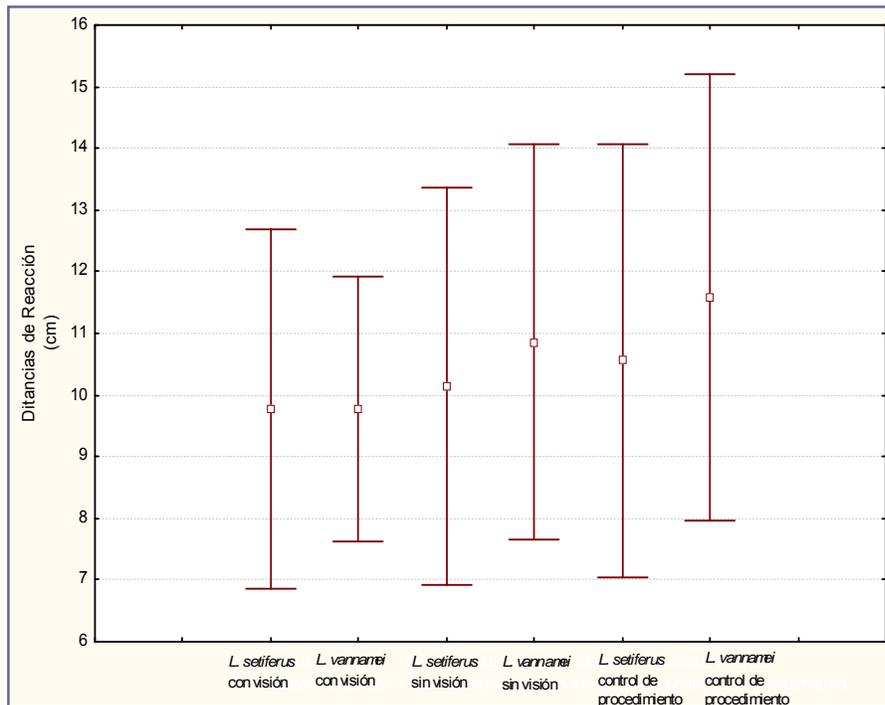


Figura 4. Distancias de reacción (cm) medias de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento; (\square media \pm desviación estándar: de).

El análisis bifactorial de la De mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 1.71$; $p = 0.18$) y que ambas especies presentaron una De estadísticamente similar ($F = 0.04$; $p = 0.84$). Sin embargo, la De de los camarones de ambas especies varió significativamente entre tratamientos ($F = 9.92$; $p < 0.001$; Figura 5). Dado que no se encontraron diferencias significativas entre la De de camarones del grupo con visión (control) y aquellos provenientes del control de procedimiento ($F = 1.39$; $p = 0.24$), se asumió que la manipulación llevada a cabo para cegar experimentalmente a los camarones no tuvo un efecto significativo sobre esta variable lineal.

Al comparar la De de los camarones con y sin visión, se encontró que los camarones escaparon a una distancia significativamente mayor cuando estaban impedidos de visión que cuando si podían ver ($F = 18.34$; $p < 0.001$). La De media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones de ambas especies con visión fue de 27.1 ± 9.3 , en tanto que los valores mínimos y máximos

fueron 12.6 y 59.1 cm respectivamente. La *De* media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones impedidos de visión fue de 34.1 ± 13 , en tanto que los valores mínimos y máximos en este caso fueron 9 y 66 cm.

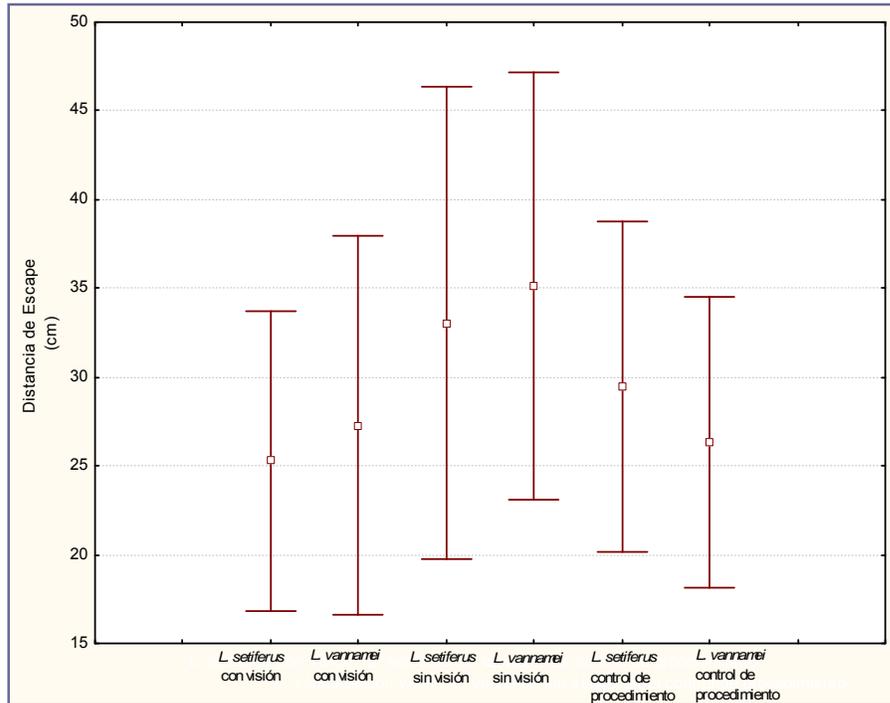


Figura 5. Distancias de escape (cm) medias de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento; (\square media \pm desviación estándar: *de*).

El análisis bifactorial del *Te* mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 1.41$; $p = 0.24$), y que ambas especies presentaron una *Te* estadísticamente similar ($F = 1.02$; $p = 0.31$). El *Te* de ambas especies ante el ataque de una jaiba fue diferente dependiendo del tratamiento al que los camarones fueron sometidos ($F = 10.77$; $p < 0.001$; Figura 6). En este caso se encontraron diferencias significativas entre el *Te* de camarones con visión y los del control de procedimiento ($F = 6.45$; $p < 0.05$). Este resultado sugiere que la manipulación para cegar experimentalmente a los camarones tuvo un efecto significativo sobre el tiempo de escape, e impidió la continuación del análisis. Los valores mínimos de *Te* observados para los camarones con visión, sin visión y del control de procedimiento fueron 0.16, 0.20 y 0.16 seg; en tanto que los valores máximos fueron 2.16, 1.76 y 1.33 seg, respectivamente.

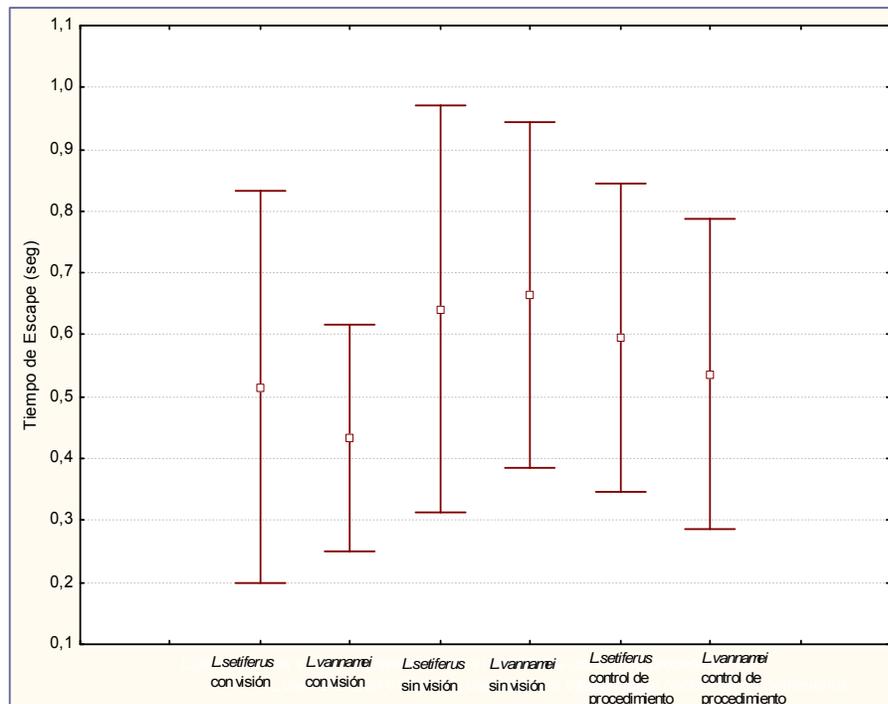


Figura 6. Tiempo de escape (seg) promedio de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento; (\square media \pm desviación estándar: *de*).

El análisis bifactorial de la *Ve* mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 1.23$; $p = 0.29$); que ambas especies presentaron una *Ve* estadísticamente similar ($F = 1.34$; $p = 0.25$); y que la *Ve* a la que escaparon ambas especies ante el ataque de una jaiba fue similar independientemente del tratamiento al que los camarones fueron sometidos ($F = 1.25$; $p = 0.29$; Figura 7). Dada la ausencia de diferencias significativas, se puede decir que la *Ve* media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones ante el ataque de *C. ornatus* fue de 59.52 ± 25.6 cm/seg; y que la *Ve* mínima y máxima presentadas durante el experimento I fueron 8.55 y 170.8 cm, respectivamente.

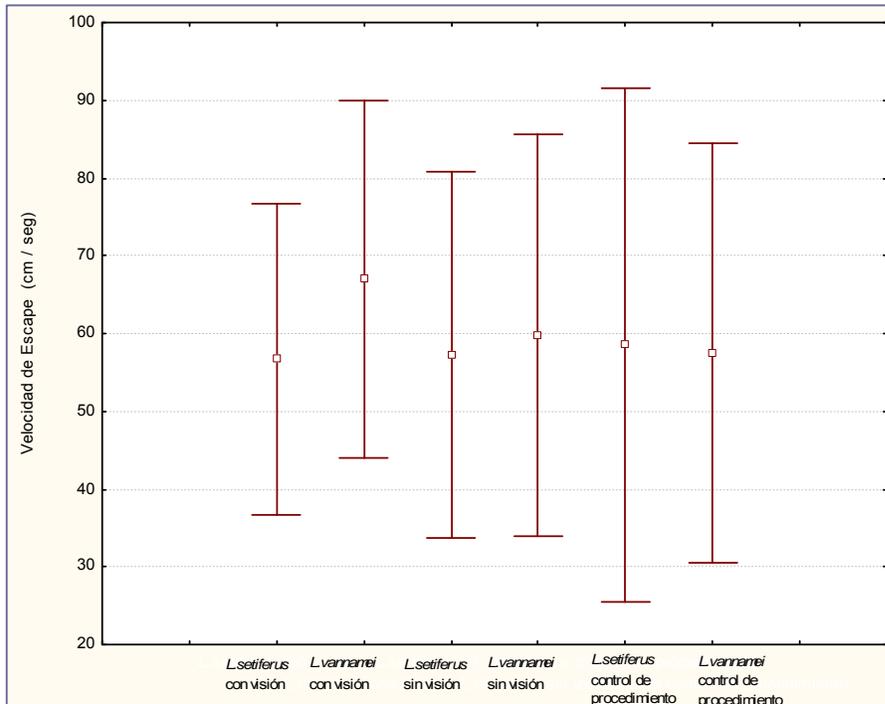


Figura 7. Velocidad de escape (cm/seg) promedio de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos con visión, sin visión y control de procedimiento; (\square media \pm desviación estándar: *de*).

ii. Ángulo de escape

Los histogramas circulares de los ángulos de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el experimento I se muestran en la Figura 8. Las medias angulares (\pm de angular) de los vectores en el caso *L. setiferus* con visión, sin visión y en el control de procedimiento fueron $124 \pm 36^\circ$, $119.4 \pm 47^\circ$, y $120 \pm 44^\circ$, respectivamente. En el caso de *L. vannamei* fueron $116.2 \pm 42.4^\circ$, $102 \pm 43.1^\circ$, y $106.5 \pm 34^\circ$, respectivamente. La magnitud media de los vectores de los escapes de *L. setiferus* fue 0.82, 0.72 y 0.75 para los camarones con visión, sin visión y control de procedimiento, respectivamente. La magnitud media del vector de los escapes de *L. vannamei* fue 0.80, 0.80 y 0.84 para los camarones con visión, sin visión y control de procedimiento, respectivamente.

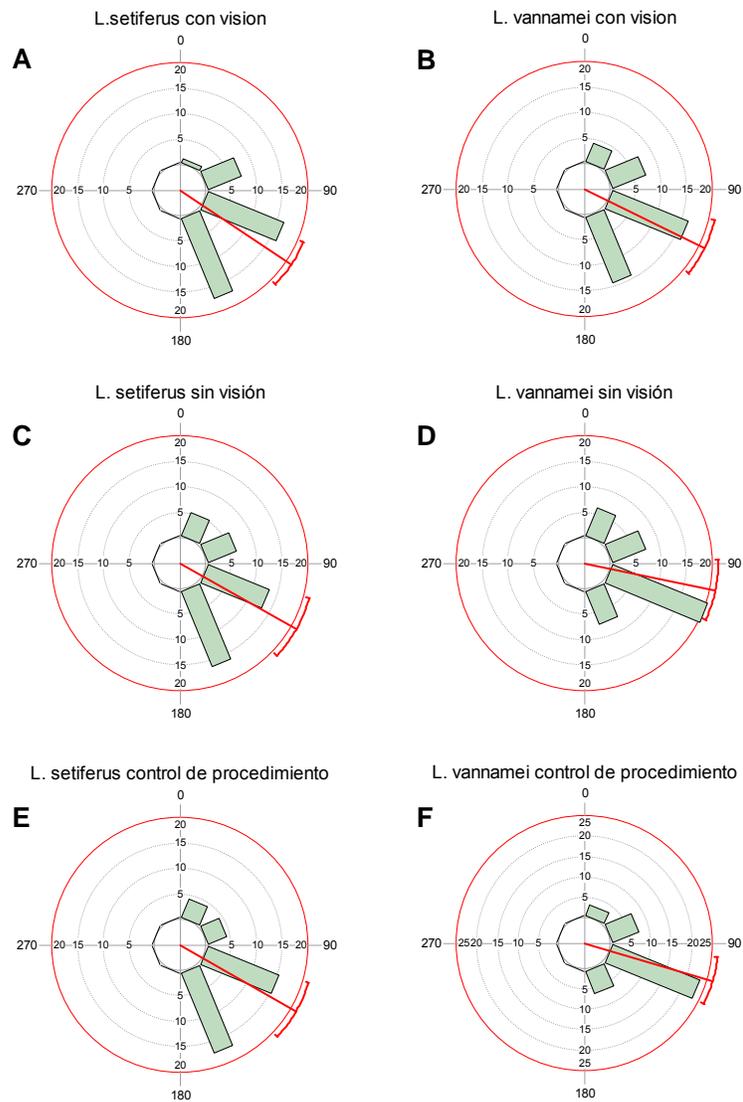


Figura 8. Ángulos de escape de *L.setiferus* y *L. vannamei* en el experimento I: tratamientos con visión (A y B), sin visión (C y D) y control de procedimiento (E y F) el grosor de las barras representa clases de 45°, la línea sólida denota el vector media (\pm IC 95%).

La prueba paramétrica de Watson-Williams (para datos normales no uniformes; ver anexo 4) para comparar el ángulo de los escapes de *L. setiferus* y *L. vannamei* cuando los camarones podían ver mostraron que las medias angulares de ambas especies fueron estadísticamente similares ($F= 0.731$; $p = 0.4$). Por su parte, la prueba no paramétrica de Mardia-Watson-Wheeler (para datos no uniformes y no normales; ver anexo 4), mostró que

las medias angulares de los escapes de las dos especies cuando los camarones estaban impedidos de visión también fueron estadísticamente similares ($W= 3.6$; $p = 0.2$).

La prueba de Watson-Williams (ver anexo 4) mostró que el ángulo de escape de *L. setiferus* con visión y aquellos del control de procedimiento fueron estadísticamente similares ($F= 0.2$; $p = 0.7$). Por su parte, la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (ver anexo 4) mostró que el ángulo de escape de *L. setiferus* con y sin visión también fue similar ($W= 0.63$; $p= 0.73$), por lo que se puede decir que los escapes de *L. setiferus* con y sin visión en el presente trabajo tuvieron una media angular general de $118^{\circ} \pm 43^{\circ}$.

En el caso de *L. vannamei*, la prueba de Watson-Williams (ver anexo 4) mostró que el ángulo de escape de *L. vannamei* con visión y aquellos del control de procedimiento fueron estadísticamente similares ($F= 1.3$; $p = 0.3$). Asimismo, una segunda prueba de Watson-Williams (ver anexo 4) denotó que el ángulo de escape de *L. vannamei* con y sin visión también fue similar ($F= 2.3$; $p = 0.14$) por lo que se puede decir que los escapes de *L. vannamei* con y sin visión en el presente trabajo tuvieron una media angular general de $106^{\circ} \pm 41^{\circ}$.

iii. Frecuencia de escapes ipsilaterales vs. contralaterales

El análisis tridimensional de X^2 sobre la frecuencia de escapes ipsi y contralaterales efectuados por *L. setiferus* y *L. vannamei* en los diferentes tratamientos del experimento I, mostró que existe una asociación significativa entre alguna de las tres categorías de clasificación ($X^2 = 15.19$; $p < 0.05$). Las pruebas de independencia parcial mostraron que la categoría “tratamiento” y “lado de escape” se encuentran significativamente asociadas ($X^2 = 15.20$ y $X^2 = 15.14$; ambas $p < 0.05$), en tanto que la categoría especie es independiente de ambas ($X^2 = 2.52$; $p = 0.93$). Estos resultados indican que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* escapan más frecuentemente hacia su lado derecho que hacia el izquierdo en el tratamiento con visión que lo esperado por azar (Figura 9).

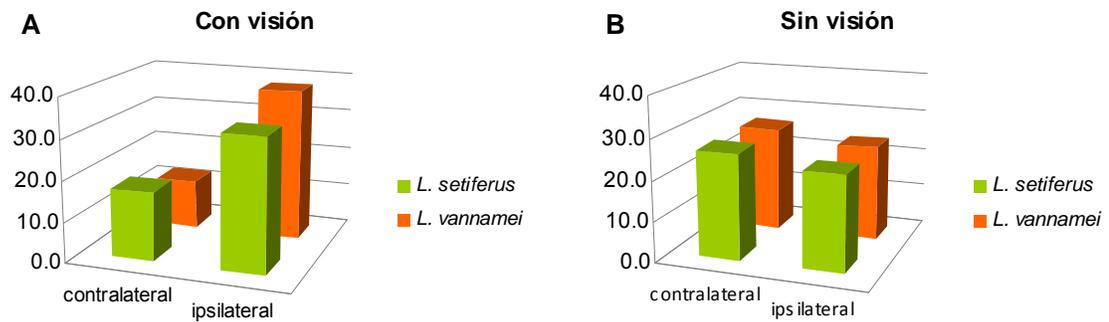


Figura 9. Distribución de frecuencias de escapes ipsilaterales y contralaterales de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos con visión (A) y sin visión (B), se muestra que existe una asociación entre el tratamiento y el lado de escape independientemente de la especie.

iv. Asociación entre frecuencias de ataques y escapes

El análisis tridimensional de χ^2 sobre la frecuencia del lado del escape (en relación al lado en que recibían el ataque) de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los diferentes tratamientos del experimento I, mostró que no existe una asociación significativa entre la frecuencia del lado de escape para ninguna de las dos especies en ninguno de los tratamientos ($\chi^2 = 3$; $p = 0.9$). Es decir, los camarones escaparon más frecuentemente hacia el mismo lado que recibían el ataque, independientemente de la especie y del tratamiento al cual estaban sujetos (Figura 10A y 10 B).

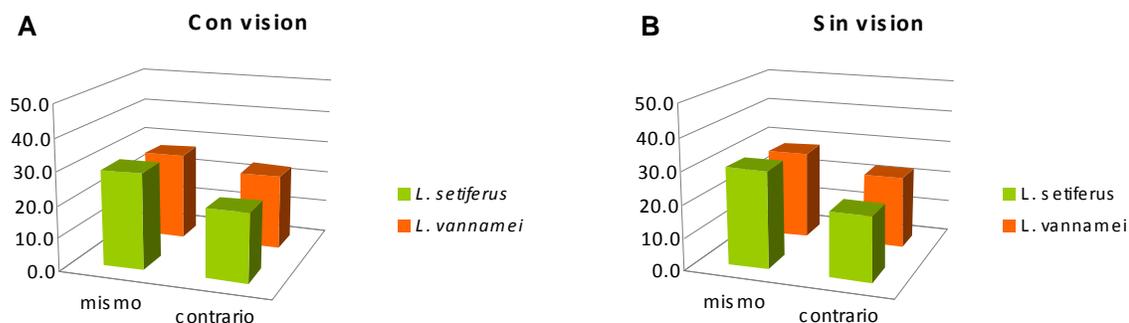


Figura 10. Distribución de frecuencias del lado de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei*, relativo al lado de ataque, en los tratamientos con visión (A) y sin visión (B); se observa que la frecuencia del lado de escape de los camarones (hacia el mismo lado o hacia el lado contrario de donde provenía el ataque), es similar para ambas especies y tratamientos.

5.2 Experimento II: Efecto del estímulo artificial

En la tabla 4, se muestra el número de escapes que resultaron seleccionados al azar del total desplegados por cada especie de camarón al recibir el estímulo artificial desde 8 ángulos diferentes durante el experimento II. Así, por ejemplo, fueron seleccionados al azar 5 escapes de *L. setiferus* de un total de 40 que los camarones de esta especie desplegaron al recibir el estímulo artificial desde 0–45°

Tabla 4. Frecuencia de escapes desplegados por *L. setiferus* y *L. vannamei* dependiendo del ángulo en el que se les aplicó el estímulo artificial. Entre paréntesis se muestra el porcentaje de cada valor sobre el total de escapes.

	Ipsilaterales				Contralaterales			
	0°	45°	90°	135°	180°	225°	270°	315°
<i>L. setiferus</i>	5 (13.16%)	8 (21.1%)	4 (11%)	1 (3%)	3 (8%)	2 (5.3%)	7 (18.4%)	8 (21.1%)
<i>L. vannamei</i>	8 (21%)	7 (18%)	4 (10.3%)	2 (5.1%)	0 (0%)	1 (3%)	8 (21%)	9 (23.1%)

a) Escapes

i. Distancias de reacción (Dr), distancias de escape (De), tiempos de escape (Te) y velocidades de escape (Ve).

El análisis bifactorial de la Dr mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 1.10$; $p = 0.3$) y que ambas especies presentaron una Dr estadísticamente similar ($F = 1.05$; $p = 0.31$). Sin embargo, la distancia mínima con la que *L. setiferus* y *L. vannamei* reaccionaron fue diferente dependiendo del tipo de estímulo al que los camarones fueron sometidos ($F = 31.7$; $p < 0.001$), encontrándose que la Dr de los camarones de ambas especies fue significativamente menor cuando eran atacados artificialmente que cuando eran atacados por una jaiba (Figura 11). La Dr media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones de ambas especies ante el estímulo de la jaiba fue de 9.8 ± 3 cm, en tanto que los valores mínimos y máximos fueron 5 y 16 cm. La Dr media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones ante el estímulo artificial fue de 7.2 ± 3.23 cm, en tanto que los valores mínimos y máximos en este caso fueron 2.5 y 17 cm

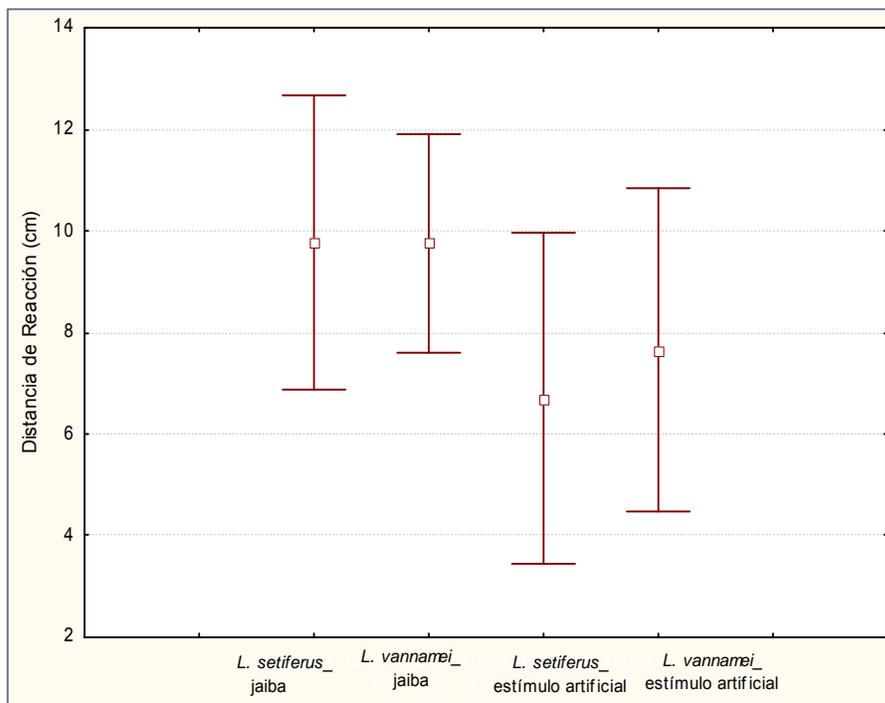


Figura 11. Distancias de reacción (cm) medias de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el estímulo de una jaiba y ante un estímulo artificial; (\square media \pm desviación estándar: de).

El análisis bifactorial de la *De* mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 0.8$; $p = 0.1$) y que ambas especies presentaron una *De* estadísticamente similar ($F = 0.5$; $p = 0.5$). Sin embargo, la *De* de los camarones de ambas especies varió significativamente entre tratamientos ($F = 22.30$; $p < 0.001$), encontrándose que la *De* de los camarones de ambas especies fue significativamente menor ante el estímulo de una jaiba que ante el estímulo artificial (Figura 12). La *De* media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones de ambas especies ante el estímulo de una jaiba fue de 26.3 ± 9.7 cm, en tanto que los valores mínimos y máximos fueron 15 y 59.1 cm. La *De* media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones ante un estímulo artificial fue de 36.5 ± 17.3 cm, en tanto que los valores mínimos y máximos en este caso fueron 10.5 y 104 cm.

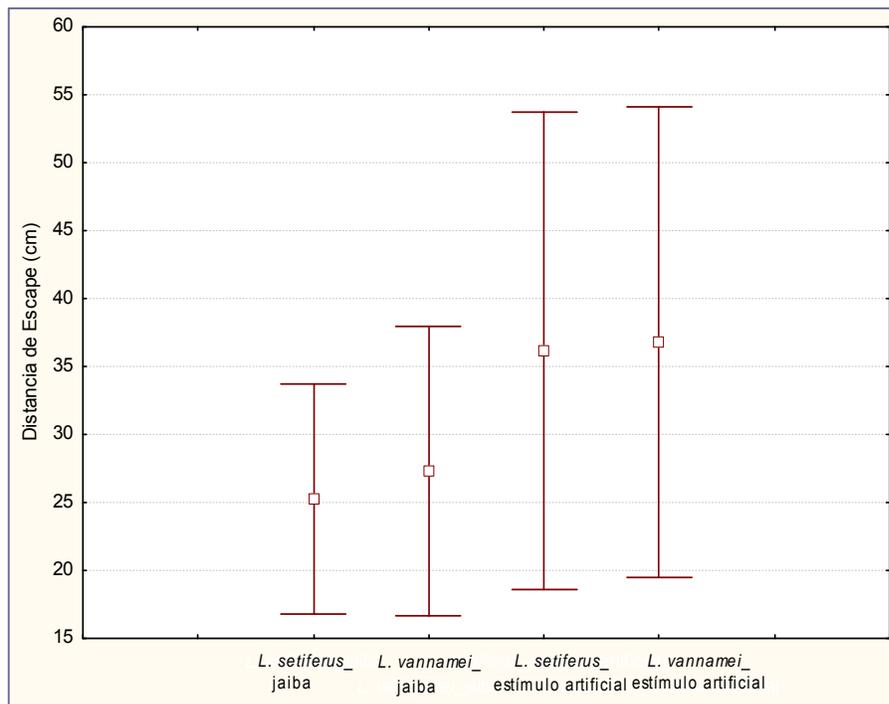


Figura 12. Distancia de escape (cm) medias de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial; (\pm media \pm desviación estándar: *de*).

El análisis bifactorial del *Te* mostró que el término de la interacción no fue significativo ($F = 0.007$; $p = 0.93$); que ambas especies presentaron una *Te* estadísticamente similar ($F = 0.07$; $p = 3.4$), y que el tiempo al cual escaparon ambas

especies fue similar independientemente del tipo de estímulo al que los camarones fueron sometidos ($F = 0.00$; $p = 1$; Figura 13). Dada la ausencia de diferencias significativas, se puede decir que el Te media ($\pm IC_{95\%}$) de los camarones ante estímulo de una jaiba o ante el estímulo artificial, fue de 0.5 ± 0.3 seg; y que el Te mínimo y máximo presentados fueron 0.13 y 2.2 seg, respectivamente.

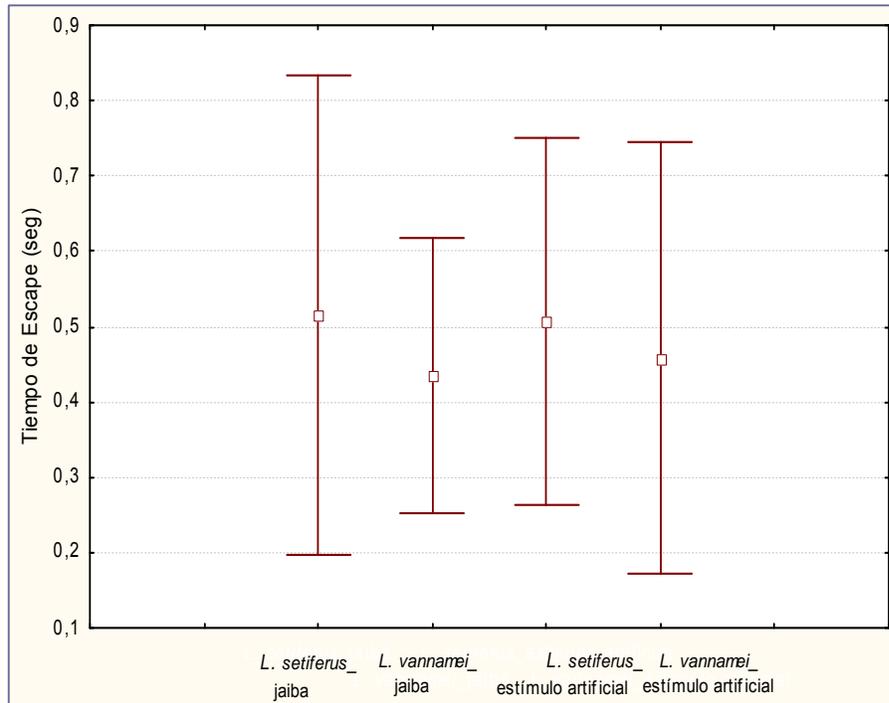


Figura 13. Tiempo de escape (seg) promedio de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial; (\square media \pm desviación estándar: de).

No fué posible analizar la Ve por medio de un análisis bifactorial debido a que existe heterogeneidad de varianzas aún cuando los datos han sido transformados con logaritmo ($C = 0.38$; $p < 0.05$). Por lo anterior, se aplicaron pruebas de t de student para varianzas heterogéneas cuyo resultado mostró que la Ve de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante un estímulo artificial es similar ($t = -1.07$; $p = 0.29$), por lo que la respuesta fue analizada para ambas especies en conjunto. La Ve ante un estímulo artificial fue significativamente mayor que ante una jaiba ($t = -3.53$; $p < 0.001$; Figura 14). La Ve media ($\pm IC_{95\%}$) de ambas especies ante el estímulo de una jaiba fue de 62 ± 22 cm/seg, en tanto que los valores mínimos y máximos fueron 9 y 137 cm/seg. La Ve media ($\pm IC_{95\%}$) de ambas especies ante un estímulo

artificial fue de 93 ± 60.5 cm/seg, en tanto que los valores mínimos y máximos en este caso fueron 19 y 348 cm/seg.

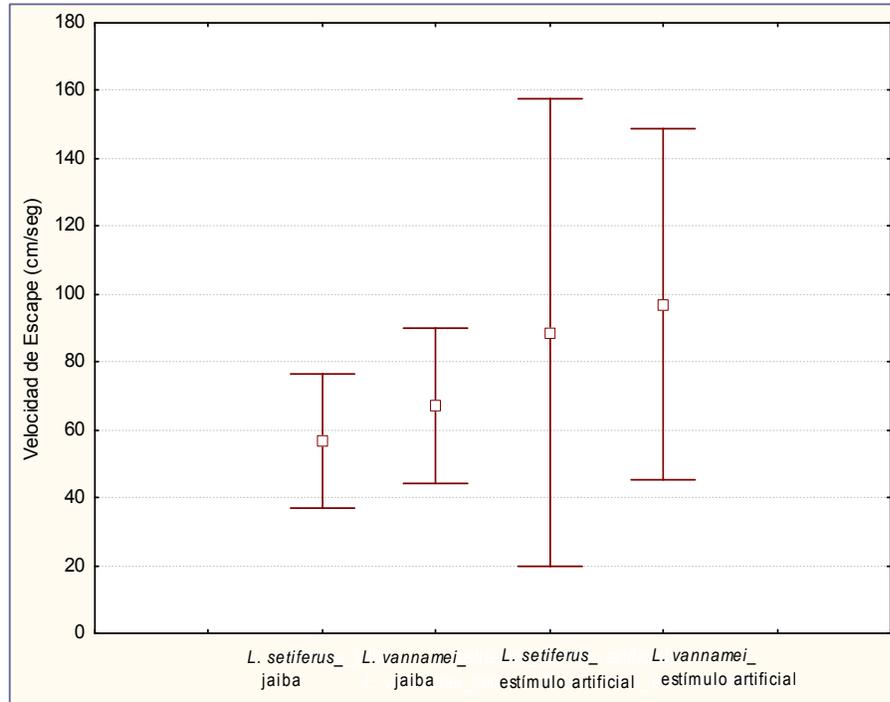


Figura 14. Velocidad de escape (cm/seg) promedio de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de una jaiba y ante un estímulo artificial; ($^{\circ}$ media \pm desviación estándar: *de*).

ii. Ángulo de escape

Los histogramas circulares de los ángulos de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el experimento II se muestran en la Figura 15 A, B, C, D. Las medias angulares (\pm *de* angular) de los vectores en el caso *L. setiferus* ante el estímulo de una jaiba y ante el estímulo artificial fueron $124 \pm 36^{\circ}$, y $95 \pm 53^{\circ}$, respectivamente. En el caso de *L. vannamei* fueron $116.2 \pm 42.4^{\circ}$, y $74 \pm 49.03^{\circ}$, respectivamente. La magnitud media del vector de los escapes de *L. setiferus* fue 0.8 y 0.7 para los camarones ante la amenaza de la jaiba y estímulo artificial, respectivamente. La magnitud media del vector de los escapes de *L. vannamei* fue 0.8 y 0.7 para los camarones ante la jaiba y ante el estímulo artificial, respectivamente.

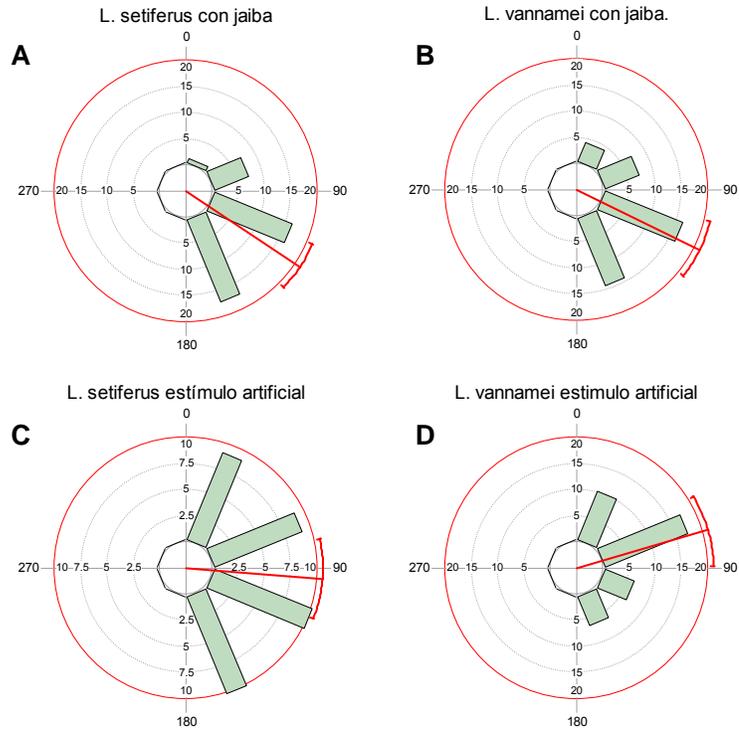


Figura 15. Ángulos de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante la amenaza de una jaiba *C. ornatus* (A y B) y ante un estímulo artificial (C y D), el grosor de las barras representa clases de 45°, la línea sólida denota el vector media (\pm IC 95%).

La prueba no paramétrica de Mardia-Watson-Wheeler (para datos no uniformes y no normales; ver anexo 4), mostró que las medias angulares de los escapes de las dos especies cuando los camarones fueron atacados artificialmente fueron similares ($W= 5$; $p= 0.1$).

La prueba de Watson-Williams (ver anexo 4) mostró que el ángulo de escape de *L. setiferus* ante el ataque de la jaiba y el estímulo artificial fue estadísticamente diferente ($F= 8.01$; $p= 0.01$; Figura 15A y C). Así mismo, la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (ver anexo 4) mostró que el ángulo de escape de *L. vannamei* ante el ataque de la jaiba y aquellos ante el estímulo artificial fueron estadísticamente diferentes ($W= 12.4$; $p< 0.01$; Figura 15B y D).

iii. Frecuencia de escapes ipsilaterales vs. contralaterales

El análisis tridimensional de χ^2 sobre la frecuencia de escapes ipsi y contralaterales efectuados por *L. setiferus* y *L. vannamei* en los diferentes tratamientos del experimento II, mostró que existe una asociación significativa entre alguna de las tres categorías de clasificación ($\chi^2 = 11.34$; $p < 0.05$). Las pruebas de independencia parcial mostraron que la categoría “tratamiento” y “lado de escape” se encuentran significativamente asociadas ($\chi^2 = 9.6$ y $\chi^2 = 9.9$; ambas $p < 0.05$), en tanto que la categoría especie es independiente de ambas ($\chi^2 = 0.94$; $p = 0.92$). Estos resultados indican que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* escapan más frecuentemente hacia su lado derecho que hacia el izquierdo en el tratamiento con estímulo de la jaiba que lo esperado por azar (Figura 16A, B).

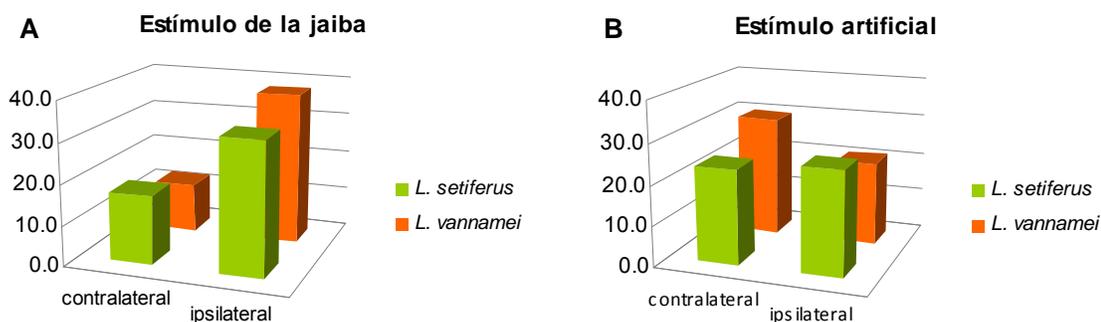


Figura 16. Distribución de frecuencias de escapes ipsilaterales y contralaterales de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los tratamientos ante el estímulo de la jaiba (A) y ante el estímulo artificial (B), se muestra que existe una asociación entre el tratamiento y el lado de escape independientemente de la especie.

iv. Asociación entre frecuencias de ataques y escapes

El análisis tridimensional de χ^2 sobre la frecuencia del lado del escape (en relación al lado en que recibían el ataque) de *L. setiferus* y *L. vannamei* ante la jaiba y ante el estímulo artificial, mostró que no existe una asociación significativa entre la frecuencia del lado de escape para ninguna de las dos especies en ninguno de los tratamientos ($\chi^2 = 4.4$; $p = 0.4$). Es decir, los camarones escaparon más frecuentemente hacia el mismo lado en que recibían el ataque, independientemente de la especie y del tratamiento al cual estaban sujetos (Figura 17A, B).

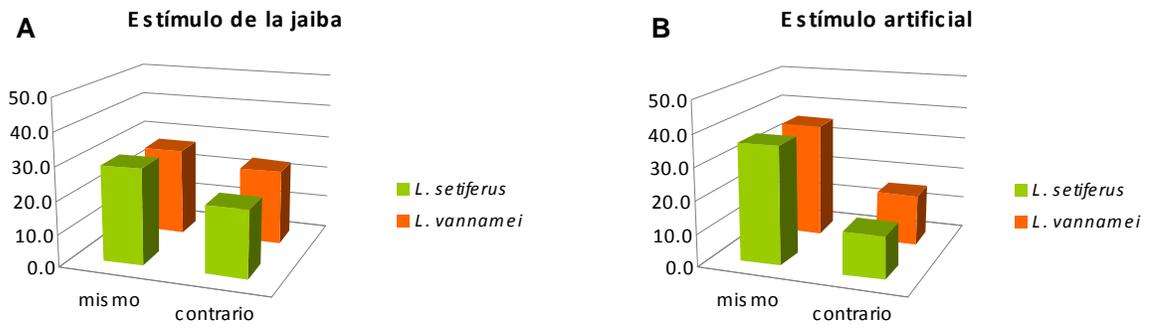


Figura 17. Distribución de frecuencias del lado de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei*, relativo al lado de ataque, en los tratamientos ante el estímulo de la jaiba (A) y estímulo artificial (B). Se observa que la frecuencia del lado de escape de los camarones (hacia el mismo lado o hacia el lado contrario de donde provenía el ataque), es similar para ambas especies y tratamientos.

VI. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran algunas de las características que forman parte de la respuesta de escape de *L. vannamei* y *L. setiferus* cuando fueron enfrentados a la amenaza de un depredador natural, la jaiba *C. ornatus*, así como cuando fueron estimulados artificialmente con una varilla de metal. Este conjunto de características, contribuyeron a desplegar escapes que se consideraron exitosos, puesto que los camarones lograron alejarse del depredador y/o del estímulo artificial en el intervalo de tiempo examinado.

La comparación de la conducta de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* a lo largo del presente trabajo mostró que ambos camarones utilizan la misma estrategia, que es también a su vez similar a la descrita para otros crustáceos decápodos pequeños, como el camarón café *Crangon crangon* (Arnott *et al.*, 1999) y la gamba *Palaemon elegans* (Guerin, 2004). Esta consiste en escapes rápidos por medio de un tail-flip denominado “jack-knife”, aunado a la inclusión de elementos imprevisibles (trayectorias de escape aleatorias, variación en el tiempo y distancias de escape, giros repentinos o comportamientos intermitentes y repentinos diseñadas para confundir los sistemas sensoriales de los depredadores). Este comportamiento es conocido como comportamiento proteano, y es un rasgo frecuente en muchas especies a través de muchos taxa (e.g. Drivers y Humphries, 1988; Domenici y Blake, 1993).

Las respuestas de escape de ambas especies no sólo fueron similares en lo general, sino todas las variables del escape que fueron cuantificadas tanto en el experimento en ausencia de visión, como en el del estímulo artificial resultaron estadísticamente parecidas. La ausencia de diferencias entre las dos especies se explica sobre la base de que ambas juegan un papel funcional similar en los ecosistemas costeros: tienen hábitos similares (Pérez-Farfante, 1969; Hindley, 1975; FAO, 2000; 2002; 2005), depredadores naturales similares (Mantelatto y Christofolletti, 2001), y por tanto, rasgos conductuales similares. Sin embargo, mientras los camarones de la especie *L. setiferus* fueron capturados de las

lagunas costeras del sur del Golfo de México, los de la especie *L. vannamei* utilizados en este experimento provenían de la generación F-4 de una granja camaronícola de la región, y nunca habían estado en el medio natural. En este contexto, la ausencia de diferencias implica que los rasgos de la conducta de escape que fueron analizados no fueron modificados ni modulados a través de la experiencia previa, sino que forman parte de un comportamiento predeterminado.

Basándonos en lo anterior, es posible predecir que ante jaibas del género *Callinectes* como depredador natural, *L. vannamei* y *L. setiferus* tendrán una respuesta de escape similar, lo que no representa mayor ni menor ventaja para ninguna de las dos especies; sin embargo, es importante resaltar que para poder realizar predicciones más complejas sobre el comportamiento de escape de estas especies ante la presión de la depredación existente en las aguas costeras del Golfo de México, sería conveniente tomar en cuenta otras variables importantes y determinantes de la conducta de evasión como por ejemplo: el uso de refugios y el enterramiento en el sedimento ante el ataque de un depredador, ya que necesariamente al estar en peligro, ambos podrían desplegar comportamientos tales como la competencia por los refugios, lo que los obligaría a invertir mayor energía ante la lucha contra competidores y depredadores, que al crecimiento individual.

6.1 Ataques de *C. ornatus*

Los ángulos de ataque de *C. ornatus* sobre ambas especies de camarón se dieron más frecuentemente entre los 0°-90°; es decir, las jaibas generalmente atacaron a los camarones por la parte anterior de su cuerpo tanto del lado derecho (ipsilateral) como del izquierdo (contralateral) del camarón (Figura 1), siendo la media general de los ataques 52° ± 54°.

El ángulo desde donde proviene el ataque influyó de manera importante sobre la dirección en la cual los camarones dirigieron su escape, ya que al recibir los ataques en su parte anterior, la dirección de los escapes fueron generalmente hacia la parte posterior

(Figura 8). Guerin (2004) encontró un comportamiento de escape similar en *Palaemon elegans*, que respondió a ataques ocurridos desde los sectores anteriores con desplazamientos cuya dirección fue hacia la parte posterior y viceversa.

Muchos cangrejos portunidos presentan heteroquelia (ej: *Thalamita danae*, *Thalamita crenata*) que consiste en que poseen una quela trituradora grande, adaptada principalmente para generar fuerzas de compresión (Warner y Jones, 1976), y una quela cortadora menos robusta con características más finas, especializada en cortar o desgarrar (Seed, 1986). Durante la alimentación, estos dos tipos de quelas presentan funciones diferentes (Seed, 1990; Rheinallt y Hughes, 1985), sin embargo, las quelas de los decapados desempeñan funciones importantes durante la defensa y la reproducción (Seed, 1986; 1990), por lo que no se puede considerar que su morfología, anatomía y biomecánica son el resultado exclusivo de presiones de selección asociadas a la alimentación. *C. ornatus*, atacó a los camarones de ambas especies con la QM, Qm o AQ indistintamente, y no utilizó ninguna de las dos quelas para realizar alguna función específica durante los ataques. Esto puede deberse a que los camarones constituyen una presa de cuerpo blanda, fácil de triturar, cortar o partir con cualquiera de las dos quelas, y las jaibas no requieren de un uso diferencial de éstos para alimentarse de ellos (Mascaró *et al.*, 2003). El uso indistinto de ambos quelípedos durante el ataque le confiere a la jaiba un ahorro de tiempo y una mayor eficacia, ya que no requiere encontrar la posición desde la cual el ataque al camarón se realice con una quela en particular para ser exitoso. .

Estos resultados sugieren que las diferencias mecánicas y morfológicas de las quelas en la conducta alimenticia de los cangrejos brachiuros tienen más aplicación cuando se trata de presas con conchas duras. En el caso de los moluscos bivalvos y gasterópodos, la quela cortadora es usada para sostener o manipular a la presa, mientras que la quela trituradora es la encargada de aplicar la fuerza de compresión que rompe la concha (Seed, 1986; Lawton y Hughes, 1985). Una vez que la concha ha sido rota, y que el cangrejo tiene libre acceso a la carne de la presa, ambas quelas son usadas para extraerla y llevarla a los apéndices bucales (Mascaró 1998).

6.2 El efecto de la visión en el escape de los camarones

L. setiferus y *L. vannamei* ante el ataque de la jaiba presentaron *Dr* similares cuando tenían visión y cuando estaban impedidos de ella (Figura 2), siendo la distancia de reacción promedio para ambas especies de 10.44 ± 0.4 cm. Este valor es ligeramente mayor al reportado por Hernández-Díaz (2008) (7.64 ± 2.62 cm) para *F. duorarum* y por Hernández-Orts (2005) para *L. setiferus* (8.54 ± 3.40 cm) en experimentos que también utilizaron una jaiba como depredador. En el caso de *F. duorarum*, Hernández-Díaz (2008), los camarones también fueron cegados experimentalmente, y tampoco se encontraron diferencias significativas en las distancias de reacción. Dado que los tres estudios se realizaron bajo condiciones experimentales muy similares, estas diferencias podrían ser debidas a que se analizó un menor número de escapes en los dos últimos trabajos que en el primero ($n=94$, $n=28$, y $N=242$, respectivamente). Asimismo, se puede deducir que la visión en los camarones peneidos no representa una función importante para determinar la distancia mínima a la que se puede acercar una jaiba antes de disparar el mecanismo de escape característico de estos organismos.

Así mismo, la *Dr* de las especies analizadas, difiere y es mayor a la reportada por Nemeth (1997) para los camarones de las especies *Pandalus danae*, *Heptacarpus stylus* y *Crangon alaskensis* con valores de 4, 2.2 y 1.4 cm respectivamente, así como a la reportada por Arnott, *et al.*, (1999) para *Crangon crangon* de 1.1–1.4 cm. Tales diferencias seguramente están relacionadas con que estos estudios utilizaron peces como los depredadores en los experimentos. Nemeth (1997) observó que el pez (*Hexagrammos decagrammus*) se acerca a *C. alaskensis* a baja velocidad antes de comenzar el ataque y posteriormente utiliza una combinación de succión y protrusión de la mandíbula, lo que le permite quedar muy cerca de la presa e ingerirla junto con el chorro de agua que entra en su boca a gran velocidad.

Una presa debe reconocer a un depredador a una distancia suficiente para asegurar que cuenta con el tiempo necesario para ejecutar un escape exitoso (Blake y Hart, 1995).

Existen reportes que destacan el importante papel que la visión juega en dicho reconocimiento en otros crustáceos, a través de lo que se conoce como la “respuesta a la sombra” (Forward, 1976; 1977). Asimismo, se ha sugerido que tanto el estímulo visual como el mecánico inducen la respuesta de escape conocida como tail-flip en otros decápodos (Wine y Krasne, 1982). Sin embargo, el hábitat común de los peneidos juveniles son las lagunas costeras y estuarios, que mantienen regularmente una turbidez alta debido a las partículas suspendidas. De esta forma los animales que viven ahí dependen de los órganos sensoriales que detectan estímulos químicos y mecánicos, más que de la visión, para buscar alimento y escapar de sus depredadores (Rosas y Sánchez, 1994). De igual forma, se ha demostrado que muchos crustáceos tienen hábitos nocturnos, y salen de sus refugios cuando oscurece, mientras que se mantienen en ellos cuando existe luz intensa (Aréchiga y Atkinson, 1975). Esta información permite sugerir que ante el ataque de un depredador natural (*C. ornatus*), además de percibir estímulos visuales, los camarones percibieron también estímulos químicos, que ante la falta de visión, influyeron generando una respuesta similar a aquella que resultaría en condiciones de recepción correcta de estímulos visuales.

Otras evidencias que se suman a esta interpretación es que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* desplegaron la mayoría de sus escapes hacia ángulos entre los 90°-180° sin importar la ausencia de visión. La respuesta de escape en la que el primer tail-flip siempre es en dirección lateral con respecto al eje sagital del organismo es consistente con lo observado en *Palaemon elegans* (Guerin, 2004), e implica que son suficientes las señales químicas y mecánicas con las que los camarones perciben al depredador para poder orientar su escape hacia un ángulo que asegure el éxito. Este comportamiento coincide con el observado por Blake y Hart (1993, 1995), en el cangrejo de río *Pacifastacus leniusculus*, el cual mostró una conducta evasiva en respuesta a estímulos químicos, tanto en periodos de luz como de oscuridad. Asimismo, se observó en experimentos con camarón rosado *F. duorarum*, cuyo comportamiento de escape ante un depredador natural, es similar en camarones con y sin visión [$137.68^{\circ} \pm 26.24^{\circ}$ y $125.38^{\circ} \pm 30.66^{\circ}$ (Hernández-Díaz, 2008)].

Se ha aplicado el término “handedness” a los sesgos individuales de las presas de escapar a la izquierda o a la derecha de su eje sagital (Dill, 1977). Con respecto a esto y al comportamiento proteano, el término se ha usado para establecer que no es de esperar que exista un lado preferencial de escape más allá del que dicta el azar, ya que las tácticas evasivas que presentan este componente impredecible son las más exitosas (Waters, 2003). El análisis de la frecuencia de escapes ipsi- y contralaterales del presente estudio mostró que tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* escaparon más frecuentemente hacia el lado derecho (ipsilateral) que hacia el izquierdo (contralateral) cuando podían ver (Figura 9). Sin embargo, ambas especies de camarón mostraron una tendencia de dirigir sus escapes más frecuentemente hacia el mismo lado en el que provenía el ataque, independientemente si estaban o no impedidos de visión. Esto puede interpretarse como una estrategia para colocarse en una posición de ventaja con respecto al depredador, quien con la inercia de su propio ataque tendría que invertir mayor tiempo y/o energía para frenar, cambiar abruptamente el ángulo, y redirigir la persecución. Por otra parte, si el camarón escapara hacia el lado contrario del ataque, es decir, si siguiera el curso al que apunta el hemisferio frontal del depredador, favorecería una persecución, lo que sería desventajoso en caso de que el depredador alcanzara mayor velocidad que la presa y/o tuviera la energía suficiente para sostener el nado persecutorio por un tiempo prolongado.

En su estudio sobre las trayectorias de escape de *C. crangon*, Arnott *et al.*, (1999) definieron una “zona de exclusión” como el intervalo entre 0-63° a la derecha y a la izquierda del ángulo de ataque en el que el camarón nunca escapa. Los autores observaron que la zona de exclusión se mantuvo constante independientemente de la posición relativa del cuerpo del camarón con respecto al ángulo de ataque. Dado que en principio los camarones podían elegir cualquiera de los ángulos comprendidos en la “zona de escape” (intervalo entre 75 -156° a la derecha e izquierda del eje del camarón que corre desde la punta del rostro a la punta del telson), la zona de exclusión no representa una limitación anatómica, sino que refleja una elección de comportamiento de estos organismos de no escapar hacia ciertas direcciones cercanas a las del estímulo. La zona de exclusión definida

por estos autores, y los resultados del presente trabajo en el sentido de que los camarones escaparon más frecuentemente hacia el mismo lado en que recibían el ataque (Figura 10), no están en contradicción sino que delimitan un intervalo entre 63 - 90° a la derecha e izquierda del ángulo de ataque cómo el intervalo más frecuentemente usado por estos decápodos durante sus escapatorias. Las especies estudiadas aquí no tienden a dirigir su escape directamente hacia el ataque, pero tal como *P. elegans* (Guerin, 1995), parecen mostrar la existencia de un “ángulo óptimo” para evadir a los depredadores, es decir, en el cual se podría maximizar la probabilidad de escape.

Las distancias de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el tratamiento con visión tuvieron un valor promedio de 27.1 ± 9.3 cm, ligeramente mayores que las distancias de escape reportadas por Hernández-Orts (2005) para el camarón blanco del Golfo, *L. setiferus* (20.13 ± 7.87 cm), y aquellas reportadas por Hernández-Díaz (2008) para el camarón rosado, *F. duorarum* (21.09 ± 13.88 cm). Arnott, *et al.*, (1999), señala que en su hábitat natural *Crangon crangon* escapa a una distancia relativamente corta cuando son perturbados y posteriormente se posan en el sedimento donde permanecen inmóviles o enterrados. La arena experimental en la que se llevaron a cabo los experimentos, no proveía un sustrato donde el camarón pudiera refugiarse, confundirse o enterrarse. Esta condición experimental quizás se tradujo en una *De* relativamente grande que coloca al camarón en una posición estratégicamente “segura” en caso de que el depredador emprendiera un nuevo ataque. De acuerdo con estos autores (Arnott, *et al.*, 1999), al maximizar la distancia presa-depredador durante la natación de escape, se hace más difícil para el depredador identificar la nueva posición del camarón.

En el presente estudio, los camarones de ambas especies escaparon a una distancia significativamente mayor cuando estaban impedidos de visión (Figura 3). Esto difiere de lo reportado por Hernández-Díaz (2008), quien encontró que el camarón rosado escapa a una distancia similar estando o no cegado. El hábito de enterramiento está más generalizado entre los camarones del género *Farfatepenaeus* que *Litopenaeus*, quienes se encuentran frecuentemente activos sobre el sedimento (Pérez-Farfante, 1969). Es posible

que un uso menos frecuente de la estrategia de enterramiento en el escape de un depredador entre los camarones blancos o no acanalados compense la facultad de enterrarse y ponerse a salvo en los rosados o acanalados.

De la misma manera, es posible que *L. setiferus* y *L. vannamei*, compense la falta de visión con un aumento en la distancia de escape, respuesta que quizás fue desplegada al incrementarse la capacidad de percepción química o mecánica del depredador. En relación a esto, y considerando una visibilidad limitada en el hábitat natural de estos organismos (p.e. turbidez en el agua), otros autores han sugerido que maximizar la distancia de escape puede apartar al camarón del campo visual del depredador (Arnott, *et al.*, 1999), aumentando su posibilidad de éxito.

La variabilidad en la distancia de escape puede ser un rasgo importante en lo que al comportamiento proteano se refiere, ya que una variación en la distancia de escape puede ser simplemente atribuido a que existe un grado de variabilidad inherente, que contribuye con el elemento impredecible del comportamiento de escape, gracias al cual los depredadores no son capaces de predecir la distancia a la cual se aleja la presa con un solo tail-flip (Guerin, 2004), aunque también puede ser debido a un conjunto de factores intrínsecos que no fueron explorados en el presente estudio.

El *Te* de *L. setiferus* y *L. vannamei* en el tratamiento con visión fue de 0.5 ± 0.3 seg, valores muy similares a los reportados para *F. duorarum* (0.62 ± 0.10 ; Hernández-Díaz, 2008) y *L. setiferus* (0.40 ± 0.16 seg; Hernández-Orts, 2005). Sin embargo, no fue posible descartar el efecto de la manipulación experimental a la que fueron sujetos los camarones para impedirlos de visión, sobre esta variable del escape (Figura 6), por lo que no fué posible completar el análisis.

Afectado el tiempo de escape, la velocidad de escape también se vió comprometida y únicamente se puede decir que *L. setiferus* y *L. vannamei* alcanzaron una *Ve* de 59.52 ± 25.6 cm/seg en el tratamiento con visión. Esta velocidad es mayor a la reportada para *F.*

duorarum (31.62 ± 11.07 cm/seg; Hernández-Díaz, 2008) en las mismas condiciones experimentales, y para *L. setiferus* (53.86 ± 16.93 cm/seg; Hernández-Orts, 2005).

Existen reportes sobre la forma en la que la longitud del abdomen determina la rotación del camarón previo a la flexión del cuerpo (Daniel y Meyhöfer, 1989) y limita el ángulo de escape del camarón. En tanto que no hay ninguna razón evidente para pensar que la *Dr* se vea afectada por el tamaño de los camarones, un incremento en la *De*, *Te* y la *Ve* podría ser explicado simplemente por una longitud total mayor del abdomen, ya que una mayor biomasa muscular podría generar una fuerza de contracción mayor durante el tail-flip (Arnott, *et al.*, 1988; Daniel y Meyhöfer, 1989; Nauen y Shadwick, 1999), que a su vez resultaría en un desplazamiento mayor en menor tiempo. A pesar de que las tallas de ambas especies de camarón utilizadas en los diferentes tratamientos fueron similares, los *L. vannamei* del tratamiento con visión del experimento I tuvieron un *LT* significativamente menor que aquellos sin visión. Sin embargo, lo anterior no ocurrió para el caso de *L. setiferus*, dado que los camarones de todos los tratamientos tuvieron *LT* similares. Aunque difícilmente se puede asegurar que las diferencias observadas entre la *De* de ambas especies entre el tratamiento con y sin visión se debieron a la diferencia en masa muscular abdominal, ésta es una posibilidad que no puede ser descartada por ahora.

6.3 El efecto del tipo de estímulo en el escape de los camarones

Ante un estímulo artificial, las *Dr* de *L. setiferus* y *L. vannamei* fueron significativamente menores (7.2 ± 3.23 cm) que aquellas ante una jaiba (10.44 ± 0.4 cm) (Figura 11). Estos valores son parecidos a los reportados por Arnott *et al.*, (1999) para *C. crangon* (4.7-6.5 cm) y por Hernández-Díaz (2008; 6.19 ± 2.52) para *F. duorarum*, utilizando un estímulo artificial similar. El hecho de que ante un estímulo artificial los camarones reaccionen a una distancia menor que ante el depredador, puede deberse a la inexistencia de estímulos químicos que influyan en el nivel de alerta de los camarones. Así mismo, al iniciarse el ataque con el estímulo artificial a cierta distancia del camarón, éste alcanza grandes velocidades logrando llegar muy cerca del cuerpo del camarón en poco tiempo (Arnott *et al.*, 1999), lo cual contrasta con la estrategia de la jaiba, que se aproxima

lentamente antes de atacar. Retrasar la primera reacción ante el ataque hasta el último momento representa una ventaja para la presa (Webb y Skadsen, 1980), ya que limita la posibilidad de corregir el ataque ya emprendido por el depredador, impidiéndole alterar rápidamente la dirección de éste en respuesta a la reacción inicial de la presa. En consecuencia, se puede esperar que la *Dr* varíe dependiendo de la velocidad del ataque y la percepción de ésta por parte de la presa. La velocidad de la jaiba en el ataque no fue medida en este estudio, sin embargo sería interesante incluir ésta y otras variables asociadas al ataque del depredador y examinar su relación causal con las variables asociadas al escape. Asimismo, se puede prever que la *Dr* se reduzca si los camarones se encuentran enterrados, ya que la condición oculta le permite al camarón retrasar la primera reacción ante el ataque. Estudios teóricos y empíricos en varios animales han mostrado que las distancias de reacción ante un depredador decrecen cuando la cripsis y el ocultamiento son utilizados como medios para evitar la detección (Heatwole, 1968; Ydenberg y Dill, 1986; Ellis *et al.*, 1997).

La importancia de los estímulos químicos y mecánicos en las interacciones depredador – presa de organismos acuáticos, está dada en gran medida a consecuencia de las características predominantes del medio, cuya heterogeneidad hace de la visión una herramienta restringida (Brönmark y Hansson, 2000). Muchos organismos marinos y de agua dulce están activos predominantemente en la noche y es concebible que los órganos mecanorreceptores jueguen un papel mucho más importante en su comportamiento que el sistema visual (Tautz y Sandeman, 1980); en el mismo sentido, diversos autores han observado que los órganos quimiorreceptores también proporcionan información importante acerca del entorno de los organismos, para quienes los estímulos químicos tienen implicaciones fundamentales de supervivencia, crecimiento y reproducción (Bell y Carde, 1984; Atema 1988; Dodson *et al.*, 1994 en Keller, *et al.*, 2001). Para el caso de las especies estudiadas aquí, se evidenciaron reacciones de escape ante ambos; estímulos químicos (con y sin visión) y estímulos mecánicos (con visión), de los cuales se obtuvieron respuestas exitosas. Ambas especies mostraron estas reacciones incluso al percibir sólo

mecánicamente una amenaza, coincidiendo con lo observado en especies como *C. crangon* (Arnott, *et al.*, 1999), que son capaces de detectar vibraciones a través de las vellosidades que se encuentran distribuidas en toda la superficie corporal, y que son sensibles a la dirección en la que reciben estímulos mecánicos (Heinisch y Wiese, 1987); sin embargo y a pesar de ello, en ausencia de visión estos estímulos no son suficientes para generar una respuesta de escape en esta especie (Arnott, *et al.*, 1999), sugiriendo la importancia de las señales visuales cuando una amenaza no puede ser advertida químicamente. Lo anterior, no puede descartarse para *L. setiferus* y *L. vannamei* ya que no es posible determinar hasta que punto, la varilla de metal utilizada para infringir la amenaza, pudo ser percibida visualmente. Así mismo, no se puede descartar que estas diferencias no estén relacionadas a la talla significativamente mayor de los camarones usados para el tratamiento del estímulo artificial.

Muchas decisiones en el comportamiento de los animales, se basan en la información transmitida a través del sistema sensorial químico y táctil (Fields, *et al.*, 2002). *L. setiferus* y *L. vannamei* pudieron percibir el estímulo artificial sólo mecánica y visualmente, siendo estos estímulos suficientes para que se generara un tail flip. Los camarones de ambas especies desplegaron escapes entre los 74° y 124° (Figura 15C y D), pero el análisis estadístico circular mostró que los ángulos de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* fueron diferentes dependiendo de la naturaleza del estímulo al cual se enfrentaron. Lo anterior difiere de lo observado en el comportamiento de escape de *F. duorarum*, al no mostrar diferencias significativas en los ángulos de escape ante ambos tipos de amenazas (Hernández-Díaz, 2008).

De acuerdo con Fields *et al.*, (2002), los organismos pueden discernir señales de diferente naturaleza y la singularidad de estas señales constituye la base para su respuesta. En este caso, al no percibir señales químicas por parte del estímulo artificial que identificaran a un depredador potencial, los camarones sólo advirtieron una “amenaza de peligro”, y aunque escaparon, lo hicieron en ángulos diferentes a aquellos utilizados ante el ataque de una jaiba. De volver a confirmarse la modificación en los ángulos de escape

dependiendo del estímulo asociado al ataque, se podría sugerir que *L. setiferus* y *L. vannamei* son especies capaces de modular sus respuestas de escape, ante lo que parecería ser un evento de depredación o algún disturbio de otro tipo presente en el ambiente.

Con base en los resultados sobre el ángulo de escape ante el estímulo artificial (Figura 16B), se puede decir que no hay evidencia de “handedness” en estas especies de peneidos, y que existe la misma probabilidad de que ocurra un escape hacia la izquierda (contralateral) que hacia la derecha (ipsilateral) del eje sagital del camarón. Sin embargo, de manera similar a las respuestas ante la jaiba, *L. setiferus* y *L. vannamei* presentaron una tendencia a dirigir sus escapes más frecuentemente hacia el mismo lado del que percibían el estímulo artificial (Figura 17). La constancia de esta tendencia tanto en ambas especies de camarón como bajo las distintas condiciones de los tratamientos utilizados en el presente estudio, permiten suponer que la dirección del ataque tiene una fuerte influencia sobre la dirección en la cual los camarones escapan, y que esta tendencia no sólo tiene la finalidad de evitar o reducir las probabilidades de una persecución (ante la presencia de un depredador), sino que puede ser concebida como una estrategia “lógica” utilizada para salir de la trayectoria de cualquier amenaza de una manera efectiva.

No sólo la *Dr* y el ángulo de escape variaron ante el estímulo artificial comparado con el ataque de una jaiba, sino que la *De* de tanto *L. setiferus* como *L. vannamei* fue significativamente menor ante el estímulo de una jaiba que ante el estímulo artificial (Figura 12). La *De* media obtenida en este caso fue de 36.5 ± 17.3 , este valor es mayor que el registrado por Hernández-Díaz (2008) para *F. duorarum* (20.86 ± 12.22 cm) y por Hernández-Orts (2005) para *L. setiferus* 26.2 ± 9.54 cm, sin embargo en este último caso se analizaron muy pocos escapes ($n=11$). El hecho de que los camarones escapen a mayor distancia ante estímulos artificialmente, podría estar relacionado con la habilidad para detectar la velocidad en la que se aproxima una amenaza, aún cuando no hayan detectado estímulos químicos que permitan su identificación como un depredador. Es posible que al

maximizar la distancia con respecto a la amenaza no identificada aún más que ante un depredador “conocido”, el camarón también maximice la ventaja que le da el primer tail-flip.

Considerando la relación potencial entre el tamaño de los camarones y la distancia de escape, cabe hacer notar que la *LT* de los camarones de ambas especies utilizados en el tratamiento con el estímulo artificial fue significativamente menor que aquellos utilizados con el la jaiba ($t = 3.3$ y $t = 3$; $p < 0.01$, para *L. setiferus* y *L. vannamei*, respectivamente). A pesar de que la *De* fue mayor en los camarones con las *LT* menores, para confirmar algunas de las ideas que han surgido a lo largo de este estudio es necesario re-analizar estos resultados para descartar el efecto del tamaño en las variables lineales de las trayectorias de escape de estos organismos.

El *Te* de ambas especies fue similar cuando se enfrentaron a una jaiba que cuando fueron estimulados artificialmente (0.5 ± 0.3 seg) (Figura 13), y fue menor al reportado para el camarón rosado (0.62 ± 0.13 seg). Por su parte, *L. setiferus* y *L. vannamei* alcanzan *Ve* similares ante cualquiera de los dos tipos de estímulos a los que fueron enfrentados (Figura 14). La *Ve* media ante el estímulo artificial fue de 93 ± 60.5 cm/seg, un valor mayor al reportado para *L. setiferus* de 83 ± 0.29 cm/seg (Hernández-Orts, 2005) y para *F. duorarum* de 32.81 ± 15.36 cm/seg (Hernández-Díaz, 2008). Las diferencias con respecto a los estudios previos realizados bajo circunstancias muy parecidas a los del actual estudio pueden explicarse por diferencias en el tamaño de la muestra (Hernández-Orts, 2005), así como por diferencias en la resolución temporal de las imágenes analizadas (Hernández-Díaz, 2008). Las similitudes, por su parte, se pueden explicar con base en la *De*, ya que al ser estimulados artificialmente los camarones recorrieron una *De* mayor en el mismo tiempo comparado con la respuesta ante una jaiba, lo que permite suponer que la velocidad a la que escapan estos organismos depende de la naturaleza del estímulo y de cómo lo perciben. Como en el caso de otras variables lineales del escape, se hace indispensable descartar el efecto del tamaño para confirmar algunas de las hipótesis explicativas de estos resultados.

Los resultados del presente estudio bajo condiciones controladas nos han permitido conocer solamente las relaciones causales de los efectos observables teniendo en cuenta un número limitado de variables así como un alto grado de manipulación, por lo que no podríamos extrapolar y afirmar que el patrón observado en las respuestas de escape de *L. setiferus* y *L. vannamei* será igual en el ambiente natural. Sin embargo, dichos resultados si nos permiten comprender y explicar con gran detalle algunas de las variables que conforman estas respuestas, al mismo tiempo que permiten postular hipótesis más específicas sobre la naturaleza de un comportamiento tan importante como es el escape, para futuras investigaciones.

VII. CONCLUSIONES

- *L. setiferus* y *L. vannamei* desplegaron una respuesta de escape cuando fueron atacados por un depredador natural así como cuando se les atacó artificialmente.
- *L. setiferus* y *L. vannamei* presentan respuestas de escape similares a las descritas para otros crustáceos decápodos, como el camarón café *Crangon crangon* y la gamba *Palaemon elegans*.
- Las características del ataque de *C. ornatus* sobre ambas especies fueron similares.
- *L. setiferus* y *L. vannamei* ante el ataque de *C. ornatus*, presentaron *Dr* similares cuando tenían visión y cuando estaban impedidos de ella.
- Las *De* de *L. setiferus* y *L. vannamei* fueron similares ante el ataque de *C. ornatus*; sin embargo ambas especies escaparon a una distancia mayor cuando estaban impedidos de visión.
- Ante el ataque de *C. ornatus* el *Te* y *Ve* de ambas especies con visión fueron similares.
- No fue posible descartar los efectos de la manipulación experimental a la que se sometieron los camarones para impedirlos de visión por lo que no se completó el análisis de estas variables bajo esta condición experimental.
- *L. setiferus* y *L. vannamei* reaccionaron a una distancia significativamente menor

cuando fueron atacados artificialmente que ante la presencia de una jaiba.

- *L. setiferus* y *L. vannamei* escaparon a una distancia significativamente menor ante el ataque de una jaiba que ante el estímulo artificial.
- El *Te* y la *Ve* de ambas especies fueron similares ante el ataque de una jaiba que ante el estímulo artificial.

VIII. REFERENCIAS

- Aréchiga, H. y Atkinson, R. J. A. (1975). The eye and some effects of light on locomotor activity in *Nephrops norvegicus*. *Mar. Biol.* 3: 63-75
- Arnott, S. A., Neil, D. M. y Ansell, A. D. (1998). Tail-flip mechanisms and size-dependent kinematics of escape swimming in the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal of Experimental Biology*. 201: 1771-1784.
- Arnott, S. A., Neil, D. M. y Ansell, A. D. (1999). Escape trajectories of the brown shrimp *Crangon crangon*, and a theoretical consideration of initial escape angles from predators. *Journal of Experimental Biology*. 202: 193-209.
- Atema, J. (1988). Distribution of chemical stimuli. *In*: Atema, J., Popper, A. N., Fay, R. R y Tavolga, W. N. (eds). *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag. New York. pp 29-56.
- Baptista, C., Pinheiro, M. A. A., Blankensteyn, A., Borzone, C. A. (2003). Estructura populacional de *Callinectes ornatus* Ordway (Crustacea, Portunidae) no Balneário Shangri-Lá, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 20 (4): 661-666.
- Batschelet, E. (1981). *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London. 371 pp.
- Bell, W. J. y Cardé R. T. (1984). *Chemical ecology of insects*. Chapman and Hall, London. 524 pp.
- Berghahn, R., Wiese, K. y Lüdemann, K. (1995). Physical and physiological-aspects of gear

- efficiency in North Sea brown shrimp fisheries. *Helgolander Wiss. Meeresunters. Mar. Invest.* 49: 507-518.
- Blake, M. A. y Hart, P. J. B. (1993). The behavioural responses of juvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* to stimuli from perch and eels. *Freshwater Biology*. 29: 89-97.
- Blake, M. A. y Hart, P. J. B. (1995). The vulnerability of juvenile signal crayfish to perch and eel predation. *Freshwater Biology*. 33: 233-244.
- Blundon, J. A. y V. S. Kennedy. (1982). Refuges for infaunal bivalves from blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun) predation in Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Biology and Ecology*. 65: 67-82.
- Breithaupt, T., Schmitz, B. y Tautz, J. (1995). Hydrodynamic orientation of crayfish (*Procambarus clarkii*) to swimming fish prey. *J. Comp. Physiol. A*. 177: 481-491.
- Brönmark, C. y Hansson, L-A. (2000). Chemical communication in aquatic systems: an introduction. *Oikos*. 88: 103-109.
- Buchanan, B. A. y Stoner, A. W. (1988). Distributional Patterns of Blue Crabs (*Callinectes* sp.) in a Tropical Estuarine Lagoon. *Estuaries*. 11 (4): 231-239.
- Cuzon, G., Lawrence, A. Gaxiola, G., Rosas, C. y Guillaume, J. (2004). Nutrition of *Litopenaeus vannamei* reared in tanks or in ponds. *Aquaculture*. 235: 513-551.
- CONAPESCA. Reunión de Redes de Valor. SAGARPA. 2003 Abril. URL: http://www.sagarpa.gob.mx/conapesca/organización/pesqueroycap/Redes%20de_valor.pdf.

- Cronin, T. W., and R. B. Forward Jr. 1980. The effects of starvation on phototaxis and swimming by larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Biol. Bull*, 158:283-294
- Cronin, T. W., y Jinks, R. N. (2001). Ontogeny of vision on marine crustaceans. *American Zoologist* 41(5), 1098-1107.
- Currie, D. (1984). Microscale nutrient patches: do they matter to the phytoplankton?. *Limno. Oceanogr.* 29 (1): 211-214.
- Daly, K. L. y Damkaer, D. M. (1986). Population dynamics and distribution of *Neomysis mercedis* and *Alienacanthomysys macropsis* (Crustacea: Mysidacea) in relation to the parasitic copepod *Hansenulus trebax* in the Columbia River Estuary. *Journal of Crustacean Biology*. 6(4): 840-857.
- Daniel T. L. y Meyhöfer, E. (1989). Size limits in scape locomotion of caridean shrimp. *Journal of Experimental Biology*. 143: 245-265.
- Dill, L. M. (1977). "Handedness" in the Pacific tree frog (*Hyla regilla*). *Canadian Journal of Zoology* (55), 1926-1929.
- Domenici, P. y Blake, R. W. (1993). Escape trajectories in angelfish (*Pterophyllum eimekei*). *Journal of Experimental Biology*. 177: 253-272.
- Domenici, P. y Blake, R. W. (1997). The Kinematics and performance of fish fast-start swimming. *The Journal of Experimental Biology*. 200: 1165-1178.
- Domenici, P., Batty, R. S., Simila T. y Ogam, E. (2000). Killer whales (*Orcinus orca*) feeding on schooling herring (*Clupea harengus*) using underwater tail-slaps: kinematic analyses on field observations. *Journal of Experimental Biology*. 203: 283-294.

- Domenici, P. (2002). The visually mediated escape response in fish: predicting prey responsiveness and the locomotor behaviour of predators and prey. *Marine and Freshwater Behaviour Physiology*. 35: 87-110.
- Driver, P. M. y Humphries, D. A. (1988). Protean behaviour: the biology of unpredictability. Oxford: Clarendon Press. 399 pp.
- Ellis, T., Howell, B. R. y Hughes, R. N. (1997). The cryptic responses of hatchery-reared sole to a natural sand substratum. *Journal of Fish Biology*. 51: 389-401.
- FAO. (1980). Shrimps and Prawns of the World. An Annotated Catalogue of Species of Interest to Fisheries. L. B. Holthuis 1980. FAO Fisheries Synopsis No.125, Volume 1.
- FAO. (2000, 2005). FIRM-FAO. Species Identification and Data Programme. FAO Catalogues: Species of the World. <http://www.fao.org.htm>
- FAO (2002), The State of World Fishery and Aquaculture. Editorial Group FAO Information Division. Roma. 150 pp.
- Fields, D. M., Shaeffer, D. S. y Weissburg, M. J. (2002). Mechanical and neural responses from the mechanosensory hairs on the antennule of *Gaussia princeps*. *Marine Ecology Progress Series*. 227: 173-186.
- Forward, R. B. Jr. (1976). A shadow response in a larval crustacean. *Biological Bulletin*. 151: 126-140.
- Forward, R. B. Jr. (1977). Occurrence of a shadow response among brachyuran larvae. *Marine Biology*. 39: 331-341.

- Gamez, E. S. y De la Lanza, E. G. (1992). Análisis del estado de la camaronicultura en México hasta el año de 1991. Primera Edición. México, D. F.
- Gerard, V. A., Cerrato, R. M. y Larson, A. A. (1999). Potential impacts of a western Pacific grapsid crab on intertidal communities of the northwestern Atlantic Ocean. *Biological Invasions*. 1(4): 353-361.
- Guerin, A. (2004). A quantitative Analysis of predator evasion tactics in the rockpool prawn *Palaemon elegans*. *M. Res. Marine and Freshwater Ecology and Environmental Management*. 39 pp.
- Gross, P. S., Bartlett, T. C., Browdy, C. L., Chapman R. W., y Warr, G. W. (2001). Immune gene discovery expressed sequence tag analysis of hemocytes and hepatopancreas in the Pacific White Shrimp, *Litopenaeus vannamei*, and the Atlantic White Shrimp, *L. setiferus*. *Developmental and Comparative Immunology*. 25: 565-577.
- Haefner, Jr., P. A. (1990). Natural diet of *Callinectes ornatus* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. *Journal of Crustacean Biology*. 10(2): 236-246.
- Heatwole, H. (1968). Relationship of escape behaviour and camouflage in anoline lizards. *Copeia*. 1968: 109-113.
- Heinisch, P. y Wiese, K. (1987). Sensitivity to movement and vibration of water in the North Sea shrimp *Crangon crangon*. *Journal of Crustacean Biology*. 7 (3): 401-413.
- Heitler, W. J., Fraser, K. y Ferrero, E. A. (2000). Escape behaviour in the stomatopod crustacean *Squilla mantis*, and the evolution of the caridoid escape reaction. *Journal of Experimental Biology*. 203: 183-192.

- Herberholz, J., Sen, M. M. y Edwards, D. H. (2004). Escape behavior and escape circuit activation in juvenile crayfish during prey-predator interactions. *Journal of Experimental Biology*. 207: 1855-1863.
- Hernández – Díaz, Y. Q. (2008). Análisis de las respuestas de escape del camarón *Farfantopenaeus duorarum* ante estímulos artificiales y naturales (*Callinectes sp.*). Tesis. Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. 121 pp.
- Hernández – Orts, J. (2004). Caracterización de la respuesta conductual (escape) de *Litopenaeus setiferus* bajo la presión de depredadores y estímulos artificiales. Tesis Profesional. Biología. Universidad de las Américas, Puebla. México. 86 pp.
- Hindley, J. P. R. (1975). Effects of endogenous and some exogenous factors of the activity of the juvenile banana prawn *Penaeus merguensis*. *Marine Biology*. 29 (1): 1-8.
- Jensen, K. T. y Jensen, J. N. (1985). The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *Journal of Experimental Biology and Ecology*. 89: 157–174.
- JSA Shrimp Virus Work Group (1997). An Evaluation of Potential Shrimp Virus Impacts on cultured Shrimp and Wild Shrimp and Wild Shrimp Populations in the Gulf of Mexico and Southwestern U.S. Atlantic Coastal Waters. Joint Subcommittee on Aquaculture. U.S.A. 65 pp.
- Keller, T. A., Tomba, A. M. y Moore, P. A. (2001). Orientation in complex chemical landscapes: Spatial arrangement of chemical sources influences crayfish food-finding efficiency in artificial streams. *Limnol. Oceanogr.* 46(2): 238-247.

- Kent, A. C. y Day, R. W. (1983). Population dynamics of an infaunal polychaete: the effect of predators and an adult recruit interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 73 (2): 185–203.
- Lawton, P. y Hughes, R. N. (1985). Foraging behaviour of the crab *Cancer pagurus* feeding on the gastropods *Nucella lapillus* and *Littorina littorea*: comparisons with optimal foraging theory. *Marine Ecology Progress Series*. 27: 143-154.
- Leber, K. M. (1985). The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology*. 66: 1951–1964.
- Levinton, J. S. (1982). *Marine Ecology*. Prentice-Hall. USA. pp 338-351.
- Magallón, E. (2005). Sixth International Crustacean Congress. Glasgow Scotland, UK. 18 – 22 July 2005. Book of Abstracts. 109 p.
- Mantelatto, F. L. M. y Christofolletti, R. A. (2001). Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): Influence of season, sex, size and molt satage. *Marine Biology*. 138(3): 585-594.
- Mardia, K. V. (1972). *Statistics of Directional Data*. Academic Press. London. 357 pp.
- Mascaró, M. (1998). Crab Foraging Behaviour Prey Size And Species Selection In *Carcinus Maenas* (L.) And *Cancer Pagurus* L. Ph.D. Thesis, Univ. of Wales, UCNW, Bagor. 159 pp.
- Mascaró, M., Hidalgo, L. E., Chiappa-Carrara, X. y Simões, N. (2003). Size selective foraging behaviour of blue crabs, *Callinectes sapidus* (Rathbun), when feeding on mobile prey: Active and passive components of predation. *Marine and Freshwater*

Behaviour and Physiology, 36 (3): 143-159.

Mascaró, M., Castillo, A. M., Simoes, N. y Chiappa-Carrara, X. (2007). Variations in the feeding habits of *Callinectes rathbunae* in Las Palmas lagoon (southern Gulf of Mexico) on three temporal scales. *Crustaceana*. 80 (2): 139-160.

Misamore, M. y Browdy, C. L. (1997). Evaluating hybridization potential between *Penaeus setiferus* and *Penaeus vannamei* through natural mating, artificial insemination and *in vitro* fertilization. *Aquaculture*. 150: 1-10.

Muncy, R.J. (1984). Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Atlantic): white shrimp. U.S. Fish and Wild. Army Corps of Engineers. p 19.

Nauen, J. C. y Shadwick, R. E. (1999). The scaling of acceleratory aquatic locomotion: body size and tail-flip performance of the California Spiny Lobster *Panulirus interruptus*. *Journal of Experimental Biology*. 202 (22): 3181-3193.

Neil, D. M. y Ansell, A. D. (1995) The orientation of tail-flip escape swimming in decapod and mysid crustaceans. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 75(1): 55-70.

Nemeth, D. H. (1997). Modulation of attack behavior and its effect on feeding performance in a trophic generalist fish, *Hexagrammos decagrammus*. *Journal of Experimental Biology*. 200: 2155–2164.

Odum, E. P. (1972). Ecología. Tercera edición. Interamericana. México. 639 pp.

Olinto, B. J., Lunardon-Branco, M. J., Verani, J. R., Schweitzer, R., Souto, F. X. y

- Guimarães, V. W. (2002). Natural diet of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Portunidae) in the Itapocoroy Inlet, Penha, SC, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 45 (1): 35-40.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*. 100: 65-75.
- Pérez-Farfante, I. (1969) Western Atlantic shrimp of the genus *Penaeus*. *Fish. Bull.* 67: 461-591.
- Pérez-Farfante, I. y Kensley, B. (1997). Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. *Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle*. Tome 175. Paris. 233 pp.
- Posey, M. H. y Hines, A. H. (1991). Complex predator-prey interactions within an estuarine benthic community. *Ecology*. 72 (6): 2155-2169.
- Raffaelli, D., Conacher, A., McLachlan, H. y Ernes, C. (1989). The role of epibenthic crustacean predators in an estuarine food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 28: 149-160.
- Reigada, A. L. D. y Negreiros-Fransozo, M. L. (2001). Feeding activity of *Callinectes ornatus* (Ordway, 1863) and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Hydrobiologia*. 449: 249-252.
- Rheinallt, T. y Hughes, R. N. (1985). Handling methods used by the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* when feeding on molluscs and shore crabs. *Marine Ecology Progress Series*. 25: 63-70.
- Rosas, C. (1989). Aspectos de la ecofisiología de las jaibas *Callinectes sapidus*, *Callinectes*

rathbunae y *Callinectes similis* de la zona Sur de la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

Tesis Doctoral. UNAM. 200 pp.

Rosas, C. y Sánchez, A. (1994). Fisiología de la adaptación de los crustáceos decápodos al ambiente lagunar estuarino. *In* Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano. Guadalupe de la Lanza Espino y Carlos Cáceres Martínez (eds). Universidad Autónoma de Baja California Sur. pp 305-332.

Rosas, C., Martínez, E., Gaxiola, G., Brito, R., Sánchez, A. y Soto, L. A. (1999). The effect of dissolved oxygen and salinity on oxygen consumption ammonia excretion and osmotic pressure of *Penaeus setiferus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 234: 41-57.

Rosas, C., Cuzon, G., Taboada, G., Pascual, C., Gaxiola, G. y Van Wormhoudt, A. (2001). Effect of dietary protein and energy levels on growth, oxygen consumption, haemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* (Boone) and *L. setiferus* (Linne) juveniles (Crustacea, Decapoda; Penaeidae). *Aquaculture Research*. 32 (7):531-547.

SAGARPA. (2001). Programa Sectorial de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación 2001-2006. Plan Nacional de Desarrollo. México (D. F.): SAGARPA.

Sánchez – Salazar, M. E., Griffiths, C. L. y Seed, R. (1987). The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 25: 245-260.

Sandifer, P. A., Hopkins, J. S., Stokes, A. D. y Browdy, C. L. (1993). Preliminary comparisons of the native *Penaeus setiferus* and Pacific *Penaeus vannamei* white shrimp for pond culture in South Carolina, USA. *Journal World Aquaculture Society*.

24: 295-303.

Seed, R. y Brown, R.A. (1978). Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *Journal of Animal Ecology*.47: 283-292.

Seed, R. (1986). Morphology, occlusive geometry and mechanical advantage in the chelae of *Thalamita danae* (Stimpson) and *T. crenata* (Latreille) (Decapoda: Potunidae) from Hong Kong. Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong. (Ed. B. Morton). Hong Kong: Hong Kong University Press. pp 1095-1111.

Seed, R. (1990) Behavioural and mechanical aspects of predation by the swimming crab *Thalamita danae* on the green-lipped mussel *Perna viridis*. Trophic Relationships in the Marine Environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol Symp. Margaret Barnes and R.N. Gibson, Editors. Aberdeen University Press. pp 528-540.

Seed, R. (1993). Crabs as predators of marine bivalve mollusks. *In*: Morton, B. (ed.) The Marine Biology of the South China Sea. Proceedings of the First International Conference on the Marine Biology of Hong Kong and the South China Sea, Hong Kong. 28 Oct-3 Nov., 1990. Hong Kong University Press. pp 393-418.

Schultz, R. L. E., Rivas, V. J. J. y Severino, C. A. (2002). Pesquería de camarón. *En* La pesca en Veracruz y sus perspectivas de desarrollo. Instituto Nacional de la Pesca y Universidad Veracruzana (eds). pp.195-206.

Tautz, J. y Sandeman, D. C. (1980). The detection of waterborne vibration by sensory hairs on the chelae of the crayfish. *Journal of Experimental Biology*. 88: 351-356.

Virnstein, R. W. (1977). The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna

in Chesapeake Bay. *Ecology*. 58 (6): 1199-1217.

Virnstein, R. W. (1979). Predation on estuarine infauna: response patterns of component species. *Estuaries*. 2: 69-86.

Warner, G. F. y Jones, A. R. (1976). Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura). *J. Zool. Lond.* 180: 57-68.

Waters, D. A. (2003). Bats and moths: what is there left to learn?. *Physiological Entomology*. 28 (4): 237-250.

Webb, P. W. y Skadsen, J. M. (1980). Strike tactics in *Esox*. *Can.J. Zool.* 58: 1462-1469.

Wiese, K. (1976). Mechanoreceptors for near-field water displacements in crayfish. *J. Neurophysiol.* 39: 816-833.

Williams, A. B. (1984). Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 550 pp.

Wine, J. J. y Krasne, F. B. (1982). The cellular organization of crayfish escape behaviour. In *The Biology of Crustacea: Neural Integration and Behaviour*, vol. 4 (ed. D. C. Sandeman and H. L. Atwood),. New York: Academic Press. pp. 241-292.

Wine, J. J. y Krasne, F. B. (1972). The organization of escape behaviour in the crayfish. *Journal of Experimental Biology*. 56: 1-18.

Wooldridge, T. H. y Webb, P. (1988). Predator-prey interactions between two species of estuarine mysid shrimps. *Marine Ecology Progress Series*. 50: 21-28.

Ydenberg, R. C. y Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*. 16: 229-249.

Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Tercera edición. New Jersey: Prentice Hall International Inc. 662 pp.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Resultados de las pruebas de uniformidad de Rayleigh (Z) y Watson -Von Mises (U^2) para las distribuciones de frecuencias de ángulos de ataque ipsi y contralaterales sobre *L. setiferus* y *L. vannamei* en los diferentes tratamientos del experimento I. Dado que en todos los casos al menos un juego de datos resultó con una distribución significativamente diferente de la normal, la prueba recomendada para la comparación entre ángulos contra e ipsilaterales fue Mardia –Watson Wheeler (M-W-W); ns: no significativo.

Series de datos		Contralaterales				Ipsilaterales				Prueba de comparación
		Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p	Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p	
Con visión	<i>L. setiferus</i>	8.831	< 0.001	0.103	< 0.05	6.858	< 0.001	0.176	< 0.01	M-W-W
	<i>L. vannamei</i>	12.074	< 0.001	0.156	< 0.01	11.17	< 0.001	0.24	< 0.01	M-W-W
Sin visión	<i>L. setiferus</i>	7.899	< 0.001	0.224	< 0.001	6.244	< 0.01	0.109	< 0.05	M-W-W
	<i>L. vannamei</i>	5.692	< 0.01	0.126	< 0.01	12.334	< 0.001	0.141	< 0.05	M-W-W
Control de procedimiento	<i>L. setiferus</i>	6.061	< 0.01	0.118	< 0.05	11.187	< 0.001	0.037	ns	M-W-W
	<i>L. vannamei</i>	7.609	< 0.001	0.034	ns	7.98	< 0.001	0.209	< 0.01	M-W-W

Anexo 2. Resultados de las pruebas de uniformidad de Rayleigh (Z) y Watson -Von Mises (U^2) para las distribuciones de frecuencias de ángulos de ataque de *C. ornatus* (ipsi y contralaterales conjuntados y expresados de 0-180°) sobre *L. setiferus* y *L. vannamei* de cada uno de los distintos tratamientos del experimento I.

Serie de datos	<i>L. setiferus</i>				<i>L. vannamei</i>			
	Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p	Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p
Con visión	15.616	< 0.001	0.256	< 0.01	23.227	< 0.001	0.355	< 0.01
Sin visión	13.518	< 0.001	0.273	< 0.01	17.147	< 0.001	0.158	< 0.01
Control de procedimiento	16.418	< 0.001	0.099	< 0.05	14.169	< 0.001	0.18	< 0.01

Anexo 3. Resultados de las pruebas de uniformidad de Rayleigh (Z) y Watson -Von Mises (U^2) para las distribuciones de frecuencias de ángulos de escape ipsi y contralaterales e de *L. setiferus* y *L. vannamei* en los diferentes tratamientos de los experimentos I y II. Se muestra la prueba de comparación entre ángulos contra e ipsilaterales recomendada en cada caso: Mardia –Watson Wheeler (M-W-W) y Watson y Williams (W-W); ns: no significativo.

Series de datos		Contralaterales				Ipsilaterales				Prueba de comparación
		Rayleigh (Z)	p	Watson von Mises (U^2)	p	Rayleigh (Z)	p	Watson von Mises (U^2)	p	
Experimento I										
Con visión	<i>L. setiferus</i>	9.223	< 0.001	0.044	ns	19.453	< 0.001	0.066	ns	W-W
	<i>L. vannamei</i>	3.654	< 0.05	0.026	ns	21.592	< 0.001	0.035	ns	W-W
Sin visión	<i>L. setiferus</i>	11.945	< 0.001	0.064	ns	8.694	< 0.001	0.103	< 0.05	M-W-W
	<i>L. vannamei</i>	11.024	< 0.001	0.058	ns	12.636	< 0.001	0.045	ns	W-W
Control de procedimiento	<i>L. setiferus</i>	10.8	< 0.001	0.076	ns	11.469	< 0.001	0.051	ns	W-W
	<i>L. vannamei</i>	16.946	< 0.001	0.088	ns	10.501	< 0.001	0.042	ns	W-W
Experimento II (estímulo artificial)	<i>L. setiferus</i>	32.94	< 0.001	0.093	ns	38.476	< 0.001	0.081	ns	W-W
	<i>L. vannamei</i>	22.648	< 0.001	0.096	ns	31.101	< 0.001	0.077	ns	W-W

Anexo 4. Resultados de las pruebas de uniformidad de Rayleigh (Z) y Watson -Von Mises (U^2) para las distribuciones de frecuencias de ángulos de escape (ipsi y contralaterales conjuntados y expresados de 0-180°) sobre *L. setiferus* y *L. vannamei* de cada uno de los distintos tratamientos de los experimentos I y II; ns: no significativo.

Series de datos	<i>L. setiferus</i>				<i>L. vannamei</i>			
	Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p	Rayleigh (Z)	p	Watson-Von Mises (U^2)	p
Experimento I								
Control	27.65	< 0.001	0.067	ns	23.70	< 0.001	0.05	ns
Sin visión	20.57	< 0.001	0.109	< 0.05	22.69	< 0.001	0.053	ns
Control de procedimiento	22.21	< 0.001	0.096	ns	27.42	< 0.001	0.083	ns
Experimento II (estímulo artificial)								
	71.40	< 0.001	0.122	< 0.05	52.84	< 0.001	0.139	< 0.05