



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**CARACTERIZACIÓN DE LA CONDUCTA SELECTIVA DE
ALIMENTACIÓN EN JUVENILES DEL PULPO ROJO
*Octopus maya***

T E S I S

que para obtener el grado académico de

**MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(Biología Marina)**

Presenta

Lic. Esther Portela Rodríguez

Directora de Tesis: Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui

Comité Tutorial: Dr. Carlos Rosas Vázquez
Dr. José Jaime Zúñiga Vega
Dr. Óscar Ríos Cárdenas
Dra. Dení Rodríguez Vargas

Sisal, Yucatán, México 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**CARACTERIZACIÓN DE LA CONDUCTA SELECTIVA DE
ALIMENTACIÓN EN JUVENILES DEL PULPO ROJO**
Octopus maya

T E S I S

que para obtener el grado académico de

MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(Biología Marina)

Presenta

Lic. Esther Portela Rodríguez

Directora de Tesis: Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui

Comité Tutoral: Dr. Carlos Rosas Vázquez
Dr. José Jaime Zúñiga Vega
Dr. Óscar Ríos Cárdenas
Dra. Dení Rodríguez Vargas

Sisal, Yucatán, México 2011

DEDICATORIA

A mi madre, ejemplo de amor y dedicación incondicionales, que sigue cuidando de mí a pesar de estar muy lejos. Sé que muchas veces no has estado de acuerdo con mis decisiones, pero siempre las has apoyado como lo haría la gran madre que eres. Te dedico el resultado de tantos años de distancia y espero que esta sea la primera de todas las metas cumplidas que irán dedicadas a ti. Gracias por estar siempre, por no desesperar, por dejarme tenerte...

A mi hermana y amiga Raquel, ejemplo a seguir en la vida y en esta incipiente carrera científica. Por su inteligencia y sencillez y su paciencia en crecimiento que yo he contribuido a entrenar. Aunque muchas veces no lo diga, espero que sepas cuanto te quiero y te agradezco todo lo que haces por mí. Ojalá pronto estemos cerca otra vez.

A mi padre, porque a su manera siempre ha estado contento de lo que soy, en las buenas y en las malas y porque cuando tiene palabras de orgullo, me tocan al alma. Tal vez tú no lo sepas, pero en gran parte me has hecho como soy y por eso te estoy agradecida.

A la tía Carmen, porque ella me trajo aquí y siguiendo sus pasos me nació el amor por los pulpos. ¡Recuerdo cuando los veíamos nadar en la depuradora! Gracias por tus consejos y enseñanzas. A mis abuelos Pepe y Manuel, porque un poco de su fuerte carácter se mantiene en mí, porque los que se van nos dejan en herencia mucho más que el recuerdo. Un bico!

A mis amigos y compañeros de batallas sisaleñas, Pablo, Hugo, Oscar, Nuria, Alejandra, Huguito y Lenin, sin ustedes nada hubiera sido lo mismo. Y a mis grandes amigas que compartieron los mejores años de mi vida. María, Lucía, Paula, Patri e Idoia. Compañeras de vocación y de mil aventuras, ¡Y las que nos quedan por vivir!

A Pablo, el mejor amigo que se puede tener, porque nos hemos mantenido unidos todos estos años en la distancia como si no hubiera pasado el tiempo. Nunca olvidaré las noches en la “Quintana dos Mortos” y las jornadas de estudio de Historia en la “Internacional”. No pierdo la esperanza de que nuestros caminos vuelvan a cruzarse.

A Adair, por lo que he vivido y lo que me queda por vivir contigo, porque has hecho la vida aún más bonita de lo que ya era.

AGRADECIMIENTOS

Al Ministerio de cooperación y asuntos exteriores de España a través de la AECID por su financiamiento a mis estudios de posgrado.

Al Gobierno del Estado de Campeche que, a través del financiamiento otorgado al ECOSUR para el desarrollo de un proyecto FOMIX-Campeche, financió una parte de este estudio a través de una beca

A la Dra. Maite Mascaró. Tutora y amiga, gracias por tu alegría, por tus regaños cuando eran necesarios y sobre todo por la gran confianza que siempre me has tenido. No olvidaré nunca cuanto he aprendido contigo y como me has enseñado a hacer ciencia.

Al Dr. Carlos rosas por sus sabios consejos, su confianza en mí y su perpetuo buen humor. Ha sido un placer conocerte y disfrutar de tus conocimientos tan de cerca.

A las técnicas académicas Claudia Caamal y Gemma Martínez, por su apoyo logístico y personal. Porque siempre me han apoyado cuando lo he necesitado.

A Lenin, Radha, Sayuri y Hugo por su colaboración en mis experimentos, por los cuatro ó cinco madrugones que les hice pasar, por ser compañeros de estreses, nervios y triunfos. Amigos que no olvidaré y sin los cuales esta tesis no hubiera sido posible.

A Leti por tener siempre una sonrisa hasta en los malos momentos, por haber llorado y reído tanto conmigo, y sobre todo por dejarme estar tan orgullosa de ti. Ánimo nena, y que sigas cosechando éxitos.

A Lorenzo y su “Comanche” por alimentarme todo este tiempo, por su amistad y su forma de ver la vida.

A la Coordinadora del posgrado Gloria Vilaclara, gracias por tu confianza, por tu paciencia, y por tus sabios consejos que no sabes cuánto me han servido.

A todos mis compañeros de la UMDI por los momentos inolvidables que me han brindado

ÍNDICE:

DEDICATORIAS	iv
AGRADECIMIENTOS	v
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	2
▪ Importancia del pulpo como recurso	2
▪ Ecología de la conducta	2
▪ Conducta alimentaria	3
▪ Preferencia	5
• Preferencia innata	5
• Impronta	7
• Aprendizaje asociativo	8
▪ Conducta alimentaria en pulpos	8
• Adaptaciones morfológicas para la alimentación	10
▪ Sentidos y estímulos	11
• Estímulos visuales	11
• Estímulos químicos	12
▪ Caza	13
▪ Desarrollo y ciclo vital de <i>O. maya</i>	15
▪ Tipo de presas y cambios en la dieta durante la ontogenia	16
HIPÓTESIS	18
OBJETIVOS	20
MATERIALES Y MÉTODOS	21
▪ Obtención y mantenimiento de los organismos experimentales	21
▪ Definición de las presas experimentales y sus tamaños	22
• Presas: relación de tallas	23
▪ Diseño experimental	24
• Experimentos para determinar la preferencia de los juveniles <i>O. maya</i> por sus presas	24
- Pruebas de depredación	25
- Pruebas de respuesta de ataque	25
• Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de <i>O. maya</i> por sus presas: impronta	28

• Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de <i>O. maya</i> por sus presas: aprendizaje asociativo.	29
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	30
RESULTADOS	32
▪ Experimentos para determinar la preferencia de juveniles de <i>O. maya</i> por sus presas	32
• Depredación	32
• Respuesta a estímulos	36
▪ Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de <i>O. maya</i> por sus presas: Impronta	39
▪ Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de <i>O. maya</i> por sus presas: Aprendizaje asociativo	41
DISCUSIÓN	44
CONCLUSIONES	59
REFERENCIAS	60

INTRODUCCIÓN:

El pulpo *Octopus maya* cuenta con tres características principales que lo hacen relevante para el estudio de su conducta de alimentación. Por una parte, se trata de una especie endémica de la península de Yucatán, donde además es un recurso pesquero de principal importancia para el desarrollo de la región (Cabrera y Defeo, 2001). En segundo lugar, *O. maya* presenta desarrollo semi-directo, es decir, que durante los primeros 10-15 días de vida, presentan características en su desarrollo que conforman una fase de transición hacia el estadio juvenil (Moguel, *et al.*, 2010). Esta es una característica que comparte con pocas especies de su género y que implica grandes diferencias en la conducta de los juveniles tempranos comparada con aquella de las especies que tienen una marcada fase post-embrionaria y un estadio de paralarva antes de su asentamiento bentónico.

En primera instancia, mediante lo reportado por los pescadores locales sobre los adultos, y a través de la experiencia y los datos experimentales sobre juveniles obtenidos en la UMDI Sisal, se sabe además, que los individuos de esta especie están fuertemente asociados a los cangrejos como alimento en todas las etapas de su ciclo de vida. Se ha encontrado que no sólo los comen con más frecuencia que otras presas, sino que, hasta el momento, las dietas artificiales que incluyen cangrejos aunque sea parcialmente inducen en los pulpos una mayor tasa de crecimiento que con cualquier otra dieta que no los contenga. (Águila, *et al.*, 2007; Quintana, *et al.*, 2010).

Conocer los mecanismos mediante los cuales esta asociación se produce y modifica, así como saber cuál es su función ecológica han sido las preguntas que se ha tratado de responder con este estudio.

ANTECEDENTES

IMPORTANCIA DEL PULPO COMO RECURSO:

El interés económico y ecológico de los pulpos ha venido aumentando debido a una mayor presencia de éstos en los mercados de los países del Mediterráneo, América del Sur y Asia, así como a una alta capacidad de sobrevivir en cautiverio, tolerando manipulación extensiva (Iglesias, *et al.*, 2004). En México el pulpo ocupa el octavo lugar de capturas, siendo uno de los recursos más importantes en la península de Yucatán, y en términos económicos constituyen el primer recurso pesquero, y el segundo en volumen de captura de la región (Valencia y Regis, 2007). La pesca se basa en dos especies, *O. maya* y *O. vulgaris*, que contabilizan 80% y 20% del total de capturas, respectivamente (Arreguín – Sánchez, 2000; Valencia y Regis, 2007). Su alto valor comercial ha motivado la formación de flotas pesqueras en toda la zona de distribución.

En los últimos años se han realizado esfuerzos para conocer aspectos nutricionales, fisiológicos y reproductivos de varias especies de pulpo con el fin de cultivarlos en instalaciones acuícolas (Van Heukelem, 1977; Hanlon y Forsythe, 1985). Actualmente el principal problema al que se enfrenta la acuicultura del pulpo es la calidad nutricional de las dietas artificiales y su escaso poder atrayente para los organismos, lo que ha resultado en la imposibilidad de un cultivo rentable hasta el momento (Boletzky y Hanlon, 1983).

La carencia de interés de los cefalópodos por alimentos sin movimiento, como por ejemplo las dietas artificiales, ha sido un importante impedimento para el desarrollo de rutinas de mantenimiento y el cultivo en todo el mundo, adicionado al hecho de que las dietas vivas son más costosas y más difíciles de obtener (Boletzky y Hanlon, 1983). Sin embargo, las investigaciones para desarrollar dietas artificiales para sustituir el alimento vivo, parecen prometedoras debido a que los cefalópodos han resultado más propensos de lo que se pensaba, a consumir alimento no vivo tras un acondicionamiento en el laboratorio (Lee, 1992).

ECOLOGÍA DE LA CONDUCTA:

La forma como la conducta contribuye a la supervivencia y reproducción de los organismos está necesariamente ligada a su ecología, puesto que los rasgos conductuales que resulten en una elevada adecuación, se mantendrán en las siguientes generaciones. De esta forma los

atributos conductuales ayudan a explicar los patrones de abundancia y distribución de las poblaciones en la naturaleza. Los patrones conductuales se muestran como el resultado de la selección natural, y han evolucionado en relación al ambiente físico y social en el que viven los individuos (Trowbridge, 1991; Hager, 2004; Boletzky, 2003)

Estos tres aspectos (conducta, ecología y evolución) están íntimamente relacionados, y las preguntas a cerca de cualquier patrón de comportamiento pueden responderse desde varios puntos de vista: el funcional, es decir, sobre la función que tiene dicho comportamiento en la vida del individuo que lo presenta; el causal, sobre las causas que lo originan; el ontogénico, sobre la forma cómo se desarrolla durante la vida de un individuo; y el de su historia evolutiva (Tinbergen, 1963).

Dado que estos abordajes implican diferentes escalas temporales, los estudios sobre las causas proximales de un comportamiento (los mecanismos mediante los cuales se verifica), y las causas últimas o distales, (referentes a su valor para la sobrevivencia y/o reproducción de los individuos), representan diferentes formas de llegar al resultado de por qué un animal se comporta de una forma determinada. El presente estudio, abordará las preguntas a responder desde el enfoque de la ecología de la conducta que se centra en el aspecto funcional, el del valor adaptativo de los comportamientos a estudiar y que no es excluyente con un posible enfoque proximal alternativo, sino que ambos se complementan (Hager, 2004).

CONDUCTA ALIMENTARIA:

En lo que a la conducta selectiva de alimento se refiere, se pueden establecer dos extremos en cuanto a estrategias utilizadas por el depredador; una estrategia generalista en la que éste minimiza el tiempo de búsqueda y manipulación pero acepta alimento de menor contenido energético, y otra de especialización, en la que el depredador se centra casi exclusivamente en las presas más nutritivas aunque el tiempo de manipulación de éstas sea mayor (Krebs y Davies, 1993). Los primeros son animales con una dieta amplia, constituida por la mayoría de las presas potenciales con las que entran en contacto; en el otro extremo los depredadores especialistas tienen una dieta mucho más restringida. La mayoría de los animales no exhiben ninguno de estos dos comportamientos alimentarios extremos, sino que presentan una estrategia intermedia que depende de múltiples factores entre los que se encuentran la edad, el hábitat, el sexo, el nivel trófico, etc. Y que resultará más favorable para su supervivencia y éxito reproductivo.

Algunas teorías ecológicas se han caracterizado por asumir que los especialistas poseen habilidades alimenticias superiores a las de los generalistas, en relación a los alimentos sobre los cuales se han especializado (Patridge, 1976). Esta asunción puede implicar rasgos fisiológicos, morfológicos o conductuales. En cuanto a la morfología, es lógico pensar que una estructura seleccionada para una única función será más eficiente al realizarla de lo que lo será otra que puede desempeñar varias funciones, pero en el caso de la conducta no necesariamente existe tal compromiso, ya que un mismo organismo puede desarrollar distintos patrones conductuales adecuados cada uno a cada tipo de alimento, sin que esto implique una menor eficiencia (Drummond, 1983).

Otros estudios (Whitfield, *et al.*, 2009) establecen que no existen diferencias en el éxito reproductivo o supervivencia entre depredadores especialistas y generalistas, lo que indica que ambas estrategias son equivalentes en términos de adecuación, ya que cada una de ellas será más ventajosa a diferentes niveles de abundancia de presas o predictibilidad ambiental. Al respecto, Evans (2002) demostró en experimentos con avispas que un comportamiento alimentario especialista dominaba en la mayoría de las especies, y sugirió que este era más ancestral que el generalista, que surgió de la necesidad de adaptación de estos organismos a la abundancia relativa de sus presas. Cabe señalar, sin embargo, que el costo ecológico de la especialización es una reducida eficiencia, o incluso reducida capacidad para utilizar presas alternativas, mientras que su costo evolutivo puede ser una capacidad limitada para usar nuevos recursos de mayor valor que estén disponibles (Trowbridge, 1991).

Entre los mecanismos que han sido evocados para explicar la selección de dieta se encuentran los relacionados con la Teoría de Forrajeo Optimo (TFO). De acuerdo a esta teoría, se espera que los individuos seleccionen la presa más provechosa, tomando la menos provechosa, sólo cuando la oportunidad de elección es limitada (Hughes, 1979). Este comportamiento está relacionado con la ventaja evolutiva que le confiere a los individuos la maximización de la tasa de consumo de energía en la forma de una “moneda de cambio” definida para cada sistema depredador/presa (Krebs y Davies, 1993).

La mayor parte de los estudios sobre la conducta de forrajeo selectivo han utilizado el modelo clásico, donde la moneda de cambio utilizada para predecir el valor de la presa es la tasa de obtención de energía ó rendimiento, definido como la cantidad de biomasa consumida por unidad de tiempo de manipulación (Charnov, 1976). Sin embargo en versiones posteriores, el modelo también incluyó el tiempo invertido en buscar, reconocer (Elner y Huges, 1978), y consumir una presa como parte de la inversión en tiempo empleado durante la depredación

(Huges, 1979). Asimismo, otros autores han señalado que el rendimiento (*sensu* Charnov, 1976) no estima de manera precisa el valor de una presa, y que es necesario considerar otros costos, como aquellos relacionados con el uso de energía metabólica durante la depredación (Killen, *et al.*, 2007), con los cambios en el valor relativo de las presas a lo largo del desarrollo ontogénico de los depredadores (Mascaró y Seed, 2001), y con el riesgo de daños estructurales en los apéndices usados durante la alimentación (Juanes y Hartwick, 1990; Smallegange y Van der Meer, 2003). En su trabajo de revisión Juanes y Hartwick (1990) concluyeron que en general, los cangrejos braquiuros, por ejemplo, seleccionaron presas (bivalvos) más pequeñas que lo establecido por la TFO, y sugirieron que se debía al daño causado en las quelas de los cangrejos al abrir las valvas de los organismos de mayor tamaño. Estas, al ser más duras y resistentes, constituían una limitante que debía incluirse en el costo energético de la alimentación.

PREFERENCIA:

En el contexto de la ecología de la conducta, el término preferencia ha sido referido a la existencia de una discriminación o comportamiento de selección activo (*sensu* Barbeau y Scheibling, 1994) sobre una o más opciones de alimento, de hábitat, de hospedero, etc., cuando los organismos son confrontados con diversas alternativas, todas ellas potencialmente adecuadas (Liszka y Underwood, 1990; Olabarria, *et al.*, 2002). La preferencia por una de las alternativas implica, por tanto, el rechazo de otras que estén igualmente disponibles (Olabarria, *et al.*, 2002; Allainé, *et al.*, 1994). En contrapartida, la selección pasiva es el resultado de las propiedades físicas del sistema (por ejemplo, abundancia relativa de presas, diferencias en vulnerabilidad o tasas de encuentro, etc.) (Barbeau y Scheibling, 1994).

A pesar de lo anterior, la mayoría de los estudios sobre preferencia se limitan a establecer si existen diferencias significativas entre los consumos de las distintas presas (Dicke, *et al.*, 1989; Darmaillaq, *et al.*, 2004a, 2004b; 2006), o bien entre las proporciones en que dichas presas son consumidas con respecto a sus abundancias relativas en la naturaleza (Chesson, 1978; Lechowicz, 1982). En estos casos no queda demostrado si las diferencias encontradas son producto de un acto de preferir o de las mencionadas propiedades del sistema depredador-presa.

- Preferencia innata:

En su revisión a cerca de los patrones de forrajeo potencialmente heredables, Barbosa y Castellanos (2005) reportan la identificación de influencias genéticas sobre los rasgos morfológicos que afectan a la naturaleza del ataque, a la facilidad de atrapar a las presas y a las imágenes de búsqueda utilizadas durante el forrajeo. De acuerdo con estos autores, también se ha comprobado que los genes determinan si los individuos exhibirán un modo de alimentación solitario o gregario, así como el ajuste de su esfuerzo predatorio en respuesta a la disponibilidad local de presas. Por tanto, los genes subyacen al aprendizaje en el sentido de que determinan parcialmente los fenotipos morfológicos y conductuales relevantes para la alimentación (Barbosa y Castellanos, 2005).

En su libro sobre la forma como la evolución de aves y mamíferos se ve afectada por el aprendizaje social, Avital y Jablonka (2000) sostienen que de la información transmitida a las siguientes generaciones, la que está basada en rasgos conductuales, no está controlada sólo genéticamente, dado que animales con genes muy similares pueden manifestar y por tanto transmitir conductas muy distintas. Estos autores sugieren que existe otro sistema de transmisión de la información, un sistema conductual que está superpuesto al sistema genético. Al contrario que la información contenida en los genes, aquella contenida en una conducta debe ser utilizada y desplegada para poder manifestarse como ventajosa y en consecuencia ser diferencialmente transmitida (es decir, una conducta cuya base genética ha sido heredada, si no se despliega no se manifestará como ventajosa perdiendo su valor selectivo y eventualmente su transmisión).

En el caso del presente estudio, una imagen de búsqueda por un determinado alimento que ha resultado en una elevada adecuación, puede ser transmitida a las siguientes generaciones, en la medida en que este se siga manifestando y derivando en un mayor éxito reproductivo. Esta imagen de búsqueda que se manifiesta desde los primeros días de vida de los individuos está fuertemente influenciada por los genes y en ese sentido se le ha llamado predeterminada. La influencia que los factores ambientales en sus distintas escalas tienen sobre la conducta es mínima en los primeros días de vida, sin embargo, aumenta y se retroalimenta positivamente con el tiempo. Por tanto, dado que la interacción con el ambiente en mayor o menor medida siempre influye sobre la conducta desplegada, no se puede calificar una imagen de búsqueda como un rasgo estrictamente innato. A efectos de este trabajo, hablaremos de conductas innatas para referirnos a aquellas que se despliegan desde el nacimiento, donde la influencia de los componentes ambientales se minimiza en tanto que la influencia de los genéticos adquiere importancia.

- Impronta

La experiencia temprana puede ser muy importante en cuanto a la determinación de ciertos aspectos del comportamiento adulto, y ha probado ejercer una influencia crucial y permanente en una variedad de fenómenos, como la conducta alimentaria, la organización de la conducta maternal, la conducta agresiva, y el establecimiento de ritmos diurnos (Immelman, 1975).

Lorenz (1935) en sus publicaciones, estableció las cuatro características principales de la impronta: 1) tiene lugar sólo durante un periodo de tiempo restringido de la vida del individuo, el periodo sensible; 2) es irreversible, no puede olvidarse lo aprendido; 3) Implica el aprendizaje de caracteres específicos supra-individuales; 4) Puede darse en el momento en el cual aún no se haya formado una reacción propia.

Los procesos de impronta, se diferencian de otros tipos de aprendizaje, porque ocurren durante un corto periodo sensible en una etapa muy temprana en la vida de los animales. Dicho periodo implica una fase de susceptibilidad finamente definida, si la experiencia relevante se proporciona antes o después del mismo, no existirán efectos similares detectables a largo plazo (Immelman, 1975).

En cuanto a la irreversibilidad de la impronta, si bien la persistencia para toda la vida ha sido probada sólo en algunos casos de impronta sexual (Immelmann, 1972) en la mayoría de los casos si se da por un periodo determinado que es más o menos largo dependiendo de la especie y del tipo de impronta (Immelman, 1975; Healy, 2006).

La preferencia por una presa con la cual han estado visualmente familiarizados, podría permitir a los juveniles tempranos que carecen de cuidado parental, maximizar sus oportunidades de sobrevivir inmediatamente después del nacimiento (Darmaillacq, *et al.*, 2006; Healy, 2006). En el caso de organismos de larga vida que habitan en ambientes cambiantes, la persistencia de esta preferencia podría ser incluso desventajosa (Healy, 2006).

En lo que respecta a impronta alimentaria, además de estas dos características, algunos autores (Immelman, 1975; Healy, 2006) señalan que ésta se da incluso sin que haya ningún tipo de refuerzo, que es un factor necesario para considerar un aprendizaje asociativo (Agin, *et al.*, 2006), sin embargo otros autores han considerado que la impronta alimentaria ocurre, cuando tras alimentar a los juveniles tempranos con un alimento determinado, estos muestran una subsecuente preferencia por dichos alimentos (Burghardt y Hess, 1965; Punzo, 2002).

- Aprendizaje asociativo:

En un ambiente donde la disponibilidad de presas varía, una estrategia de alimentación ventajosa sería aquella que permitiese al individuo aprender de su entorno, y ejercer su preferencia concordantemente. El aprendizaje es el proceso que se manifiesta mediante cambios adaptativos en la conducta individual como resultado de la experiencia (Fiorito y Scotto, 1992). Esta experiencia puede presentarse de diferentes formas, pero sólo implicará un aprendizaje asociativo cuando exista una etapa de sensibilización previa y una recompensa o castigo asociado al estímulo que dispara la conducta. La sensibilización es una respuesta adaptativa que un animal manifiesta a corto plazo que hace probable una respuesta a recompensas o castigos cuando éstos tienen lugar antes de la prueba a realizar (Cole y Adamo, 2005; Hanlon y Messenger, 2005). Por ejemplo, un animal que recibe una descarga eléctrica cada vez que trata de atacar a un determinado objeto aprenderá, después de un determinado número de repeticiones, a no acercarse a él, mientras que si por el contrario, el animal es alimentado cuando ataca dicho objeto, aprenderá a atacarlo y lo hará cada vez con más frecuencia. Por tanto, la decisión de qué presa cazar puede verse afectada por la propia preferencia del depredador, o bien, por el rechazo de especies de características que se han identificado como no deseables a través de la experiencia previa (Darmaillacq, *et al.*, 2004b). Se sabe que la capacidad de aprender de una experiencia desagradable asociada a un daño potencial en la ingestión de un alimento, puede influir en la subsecuente selección de alimento (Carew y Sahley, 1986; Welzl, *et al.*, 2001; Darmaillacq, *et al.*, 2004b; Agin, *et al.*, 2006).

Los pulpos son animales cuyo comportamiento puede ser fácilmente modificado mediante la experiencia (Yarnall, 1969). Las bases para el estudio del aprendizaje se establecieron a raíz de una serie de experimentos con *Octopus vulgaris*, realizados entre los años 50 y 60 en la Estación Zoológica de Nápoles (Por ejemplo; Boycott & Young, 1955; Wells, 1963; Young, 1963). Resultado de estos estudios se cuenta con una gran cantidad de información sobre el aprendizaje en cefalópodos que corroboran la idea de que éstos poseen el sistema nervioso central más desarrollado entre los invertebrados y exhiben capacidades conductuales sorprendentes, que pueden llegar a parecerse a las de los vertebrados inferiores (Packard, 1972; Fiorito y Scotto, 1992; Boal, *et al.*, 2000).

CONDUCTA ALIMENTARIA EN PULPOS:

Como cazadores solitarios, los pulpos son exploradores, perciben cualquier objeto novedoso que se presente en su campo visual y han demostrado una gran capacidad de adaptación conductual a las circunstancias y a las condiciones ambientales, lo que debió haber contribuido al éxito de su proceso evolutivo (Hochner, *et al.*, 2006). Además son depredadores versátiles (Ambrose y Nelson, 1983) con adaptaciones morfológicas y conductuales que les permiten manipular diversos tipos de presas (Rodhouse y Nigmatullin, 1996), desde algunas relativamente indefensas como poliquetos, hasta otras bien protegidas como bivalvos, gasterópodos y cangrejos, e incluso de rápido desplazamiento como los peces (Steer y Semmens, 2003). Con base en el elevado número de especies encontradas en su dieta, varios pulpos han sido descritos como especies oportunistas. Se han reportado más de 59 especies de presas en *O. bimaculatus* y más de 22 en *O. vulgaris*, en California y el Mediterráneo, respectivamente (Ambrose, 1983).

En contraste con el gran interés volcado en el estudio del forrajeo en vertebrados, son pocos los estudios de campo que se han realizado con cefalópodos y concretamente en pulpos, siendo la principal causa de esto la dificultad para tener acceso a ellos en el medio natural, ya que pasan la mayor parte del día ocultos en sus refugios. Algunos trabajos, sin embargo, han arrojado cierta luz sobre sus estrategias de alimentación. Ambrose (1983) demostró que en *Octopus bimaculatus* provenientes de California la preponderancia de gasterópodos en la dieta natural (75%) se debió al hecho de que éstos son muy abundantes en la zona de estudio, en contraste con la rareza de los cangrejos; sin embargo, estos últimos resultaron consumidos más frecuentemente en pruebas de laboratorio. Resultados similares fueron obtenidos en trabajos con otras especies de pulpo (Smith, 2003; Ibáñez y Chong, 2008), lo cual demuestra que la dieta dependerá no solo de la preferencia alimentaria sino también de la disponibilidad diferencial de tipos de alimento. No existen estudios sobre la dieta natural de *O. maya* y de entre sus presas potenciales, se desconoce la diversidad de presas que son consumibles, sobre todo por los juveniles de esta especie.

Algunos estudios hechos con cefalópodos, han sugerido la existencia de una preferencia innata por cierto tipo de alimentos (Darmaillacq, *et al.*, 2004a). Además, se reporta que *O. maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) de aproximadamente 45 días de edad (desde la eclosión) prefirió cangrejos sobre palaemónidos, a pesar de que nunca había estado en contacto con los primeros (Rodríguez, 2007).

Sin embargo, aun cuando la definición de preferencia difiere entre unos y otros autores, y con ello los métodos para determinarla, Darmaillacq, *et al.*, (2006) encontraron que la preferencia

presuntamente innata de *Sepia officinalis* por camarones podía ser modificada mediante procedimientos de experiencia temprana habituando a los organismos a una presa no preferida (Darmaillacq, *et al.*, 2004a) o simplemente exponiéndolos a estímulos químicos o visuales de la misma (Darmaillacq, *et al.*, 2006). Éstos autores, demostraron de esta manera la existencia de una impronta alimentaria por una presa no preferida, que ocurrió sólo dentro de un periodo sensible establecido y sugieren que ésta, en animales que no gozan de cuidado parental, constituye un balance ventajoso entre la selección de alimento mediante aprendizaje por “prueba y error”, que puede ser un proceso largo y riesgoso, y las preferencias innatas que restringen la alimentación a un solo tipo de presa.

A pesar de que ciertas preferencias alimentarias puedan existir de forma innata, o establecerse mediante la exposición a estímulos en los primeros días de vida, entre los cefalópodos se ha demostrado que en los pulpos existe sensibilización tanto por discriminación táctil (Wells y Wells, 1957; Wells, 1963), como por estímulos químicos (Chase y Wells, 1986; Welzl, *et al.*, 2001) y visuales (Fiorito y Scotto, 1992, Boal, *et al.*, 2000, Cole y Adamo, 2005) y la existencia de un aprendizaje observacional referido a la capacidad de utilizar información proveniente de los conspecíficos (Fiorito y Scotto, 1992; Hochner, *et al.*, 2006).

En un pulpo recién nacido, su experiencia individual, es poca ó nula, por tanto, la mayor parte de su comportamiento estará definido por patrones seleccionados naturalmente, y que están determinados de forma genética (Boletzky, 2003). Sin embargo, sus conocidas habilidades de aprendizaje sugieren que las preferencias alimentarias, además de estar determinadas por los genes, son el reflejo de la experiencia adquirida durante la vida de los individuos (Avital y Jablonka, 2000)

- Adaptaciones morfológicas para la alimentación:

En los cefalópodos, las adaptaciones morfológicas para la alimentación se centran fundamentalmente en los brazos, en la boca y en el tracto digestivo. La musculatura de los brazos los hace flexibles, extensibles, retráctiles y fuertes. Estos apéndices están normalmente provistos de ventosas, verdaderos órganos de sujeción que permiten agarrar presas de mayor tamaño que ellos mismos. Además, las ventosas son quimiorreceptoras de gran potencia (Rocha, 2003; Hanlon y Messenger, 2005), y aquellas que se encuentran en posición terminal, les confiere la capacidad de buscar alimento en las cuevas, a pesar de carecer de boca terminal (Hanlon y Messenger, 2005). En los pulpos, la umbrela o membrana interbraquial, sirve también para apresar a uno o más organismos al mismo tiempo. Aunque la umbrela permite a

los cefalópodos capturar presas de igual o mayor tamaño que ellos mismos, la boca es pequeña y el esófago, que pasa a través del cerebro, bastante estrecho y poco dilatable. Por lo anterior, los cefalópodos no pueden ingerir presas enteras sino trozos de las mismas, que consiguen despedazándolas con los picos o mandíbulas, tarea en la que interviene la rádula y las secreciones de las glándulas salivares (Rocha, 2003). En algunos pulpos, las glándulas salivares posteriores secretan toxinas, que ayudan a paralizar a las presas durante el proceso de ingestión (Hanlon y Messenger, 2005).

El tracto digestivo de cefalópodos está bien diferenciado, pero es corto, y en el caso de los octópodos puede contener reservas vitelinas. Estas disposiciones permiten la alimentación oportunista (Hanlon y Messenger, 2005)

SENTIDOS Y ESTÍMULOS

Los cefalópodos pueden detectar y reconocer una presa a través de varios sentidos, ya sean solos o combinados, tales como: la vista, el olor, el tacto a distancia mediante una estructura parecida a la línea lateral de los peces y, posiblemente, mediante el oído (Hanlon y Messenger, 2005).

- Estímulos visuales:

Los ojos son uno de los rasgos más grandes y visibles de los cefalópodos. Presentan una disposición ortogonal que proporciona la base para la sensibilidad a la luz polarizada, misma que ha sido demostrada fisiológica (Sugawara, *et al.*, 1971 *citado por* Hanlon y Messenger, 2005) y conductualmente (Packard, 1969). Además, el cerebro de los pulpos está lateralizado simétricamente. Esto implica que cuando observan un estímulo, lo hacen empleando un ojo como dominante, independientemente de cuál de los dos sea (Byrne, *et al.*, 2004). Casi todos los cefalópodos tienen sólo un pigmento visual, la rodopsina, evidencia de que no poseen visión en color (Messenger, 1977). En cuanto al campo de visión, los pulpos, tienen los ojos situados a los lados de la cabeza, y aunque su visión es monocular, su campo de visión potencial es de 360°, por tanto los pulpos pueden percibir objetos que se aproximen desde todas las direcciones (Byrne, *et al.*, 2006).

Entre los cefalópodos, la importancia de la visión en la alimentación ha sido ampliamente demostrada (Messenger, 1971; Chichery y Chichery, 1992; Agin, *et al.*, 2006). Los pulpos

parecen usar la visión durante el forrajeo para determinar la ruta a seguir, para buscar predadores y presas, y encontrar el camino de regreso al refugio (Hanlon y Messenger, 2005). En la mayoría de los casos el movimiento es el estímulo clave para la iniciación y mantenimiento del ataque (Boal y Golden, 1999) y la detección visual de presas, puede implicar contraste, tamaño, forma u orientación. Ibáñez *et al.*, (2009), comprobaron que el Octópodo *Robsonella fontaniana*, de entre varias especies de crustáceos (sus presas favoritas), consumió en mayor proporción aquellas altamente móviles. A pesar de esto en el caso de los pulpos, el movimiento no siempre es necesario, se ha visto, por ejemplo que *O. vulgaris* ataca frecuentemente a cangrejos (Smith, 2003), pero algunos individuos pueden alimentarse también de bivalvos y gasterópodos sedentarios (Wodinsky, 1969; Ambrose y Nelson, 1983). Esto posiblemente se deba a que en ciertas circunstancias, la quimiorrepción también puede ser utilizada para guiar a los pulpos hacia sus presas (Chase y Wells, 1986; Lee, 1992).

- Estímulos químicos:

La función jerárquica de los estímulos químicos como moduladores de la alimentación fue bien descrita en el modelo propuesto por Lindstedt (1971). Este modelo subdivide las respuestas de un organismo a un estímulo químico en tres etapas:

1. Orientación, en la cual los químicos funcionan como atrayentes o repelentes
2. Iniciación de la alimentación, en la cual el químico actúa como incitante o supresor
3. Continuación de la alimentación, en la cual los químicos funcionan como estimulantes o disuasivos.

La quimiorrepción es muy común e importante en todos los animales y es posible reconocer tres sistemas quimiorreceptores que van aumentando en sensibilidad: un sentido químico general, un sentido quimiotáctil y la quimiorrepción a distancia u olfato (Boal y Golden, 1999). Los pulpos, y quizá todos los cefalópodos, son sensibles a los estímulos químicos y táctiles en toda su superficie corporal, pero principalmente lo son en las ventosas (Graziadei, 1965).

La quimiorrepción de contacto es importante en el reconocimiento de presas, aspecto muy relevante para los octópodos si se tiene en cuenta que muchos de los pulpos de aguas someras, cazan explorando con sus brazos bajo las rocas y en las cuevas (Fiorito y Gherardi, 1999). La sensibilidad de las ventosas de *O. vulgaris* ha sido investigada experimentalmente

por Wells (1963; 1965), quien encontró que los animales pueden llegar a distinguir mediante el tacto, incluso entre dos elementos que solo difieren en su composición química. Además, pueden detectar diferencias muy pequeñas en el sabor de los objetos que manipulan (Hanlon y Messenger, 2005).

Los pulpos pueden ser entrenados fácilmente para discriminar entre estímulos químicos (Wells y Wells, 1957; Wells, 1963, 1965). Chase y Wells (1986) mostraron que *O. vulgaris* se movía corriente arriba hacia una solución de adenosín mono-fosfato (AMP), y en menor grado hacia soluciones de glicina y ácido glutámico. Lee (1992) demostró que individuos *O. maya* fueron fuertemente atraídos hacia algunas sustancias (extracto de cangrejo, prolina ó ATP), mientras que otras como la betaina provocaron un efecto opuesto. Estos hallazgos sugieren que la quimiorrecepción a distancia puede ser más importante para guiar a los pulpos hacia su alimento de lo que se había pensado (Lee, 1992). Estudios recientes (Mather y Anderson, 2007) realizados con *E. dofleini* han mostrado que animales que no pudieron desarrollar un aprendizaje basado en estímulos únicamente visuales de la presa, sí consiguieron hacerlo cuando se añadieron los estímulos químicos de la misma. Como resultado de este aprendizaje los pulpos fueron capaces de reducir el tiempo de su comportamiento exploratorio antes de atrapar a una presa detrás de un vidrio. Esto podría indicar la existencia de una integración de la información quimiotáctil y visual, cuyas áreas de almacenamiento en el cerebro se encuentran en diferentes regiones (Mather, 2008). Estos y otros estudios (Boal y Golden, 1999), han puesto de manifiesto la importancia de los estímulos químicos, tanto como complemento de los visuales, como por sí mismos, para la interpretación de señales que incluyen la detección de sus presas y de sus depredadores.

CAZA:

Por lo dicho anteriormente, los pulpos tienen características anatómicas que les permite ser cazadores visuales y/o táctiles (Forsythe y Hanlon, 1997). Los ataques en los que *O. vulgaris*, utiliza la visión han sido bien descritos por Maldonado (1964). En cautiverio, la secuencia descrita es la siguiente: ante la oferta de un cangrejo, primero presentan un movimiento de la cabeza, como si estuvieran estimando la distancia a la presa; después se lanzan al ataque nadando a propulsión con los brazos hacia atrás y cuando el cangrejo está cerca, deceleran y caen sobre él con la membrana interbraquial expandida (Yarnall, 1969).

Un pulpo puede acercarse a su presa nadando o arrastrándose hacia delante, hacia atrás, o desde los lados, sin embargo, la mayoría de los ataques se inician desde una posición en la que el nado es hacia delante (Hanlon y Messenger, 2005). En pulpos adultos, la distancia cubierta con este nado, puede ser tan corta como 50 cm, pero dicha distancia proporciona el impulso necesario para una aproximación más rápida de lo que sería posible si esta no existiera (Yarnall, 1969).

La alimentación mediante el tacto es de gran importancia en los pulpos, ya que así pueden abarcar grandes áreas. Igualmente, por la noche o en condiciones de baja visibilidad el uso del tacto puede ser una forma efectiva de localizar el alimento (Hanlon y Messenger, 2005). Estas tácticas no pueden ser relacionadas con el esquema de ataque visual.

Existen por tanto, diferentes técnicas de caza adoptadas por cada especie en particular. Las más características en el caso de los pulpos, según la clasificación de Curio (1976) (*citado por* Rocha, 2003; Hanlon y Messenger, 2005) son las siguientes:

- Emboscada: El pulpo espera a la presa hasta que ésta se acerque lo suficiente para atacarla de forma repentina. Esta es una técnica muy común entre los cefalópodos. Observaciones recientes realizadas por nuestro equipo de trabajo han detectado que éste es el mecanismo que utilizan los juveniles de *O. maya* para atacar a presas “tipo camarón” en lo que a forma y movimiento se refiere.
- Persecución: El depredador persigue a la presa estimando su posición en el espacio y lanzándose hacia ella con la previsión de que ésta permanecerá inmóvil. Ésta es la técnica que comúnmente usan los pulpos cuando atacan a cangrejos (Maldonado, 1964)
- Caza especulativa: Consiste en saltar sobre una presa potencial, especulando que el dispositivo de caza será capaz de atraparla. Es lo que hace un pulpo cuando se deja caer sobre un cangrejo con los brazos abiertos y la umbrela totalmente extendida.

Existen otros modos de caza comunes, además de los descritos por Curio (1976, *citado por* Hanlon y Messenger, 2005). Por ejemplo, pueden capturar a sus presas mediante ataques laterales, usando uno o varios brazos de un lado. Byrne, *et al.*, (2006), encontraron en sus estudios con *O. vulgaris* una fuerte coordinación entre el ojo que usan para ver a su presa, y el

brazo con el que se aproximan a la misma, sin embargo la lateralización motora, a diferencia de la visual, no se ha podido corroborar.

DESARROLLO Y CICLO VITAL DE *O. maya*:

El pulpo rojo *O. maya* es una especie endémica, bentónica, que habita en aguas someras de la plataforma continental de las costas de la Península de Yucatán, desde Ciudad del Carmen, Campeche hasta Isla Mujeres, Quintana Roo (Voss y Solís, 1966). Hasta hace poco se creía que los juveniles de *O. maya* al nacer presentaban todas las características de un individuo adulto: brazos hábiles, capacidad para reptar, atrapar a sus presas y adoptar una vida bentónica casi de inmediato. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que existen ajustes morfológicos y fisiológicos durante las primeras etapas de su desarrollo, los cuales sugieren que estos organismos pasan por un período de transición entre la vida embrionaria y la etapa juvenil (Moguel, 2007; López, 2009). Así, se ha propuesto que en los primeros días de vida los pulpos pasan por tres fases bien definidas: la embrionaria, post-embrionaria y juvenil (Rosas, *et al.*, 2007b). Dichos estudios (Moguel, *et al.*, 2009) han analizado la fisiología, morfometría, actividad enzimática y la respuesta de ataque de juveniles de *O. maya* y mostraron que tras su eclosión, preservan sus características embrionarias, tales como brazos relativamente cortos, reservas vitelinas, inmadurez digestiva y en los primeros cuatro días de vida, falta de respuesta ante estímulos de las presas, lo que denota un limitado comportamiento predatorio.

La fase post-embrionaria se caracteriza por ajustes de la morfología externa (cambios en la proporción que guardan los brazos con el largo total), de la morfología interna (absorción de las reservas lipídicas), y de la fisiología nutricional (disminución de los niveles de lípidos corporales) (Moguel, *et al.*, 2010). Esta fase está marcada por la coexistencia de dos sistemas de acceso al alimento: una fuente de energía embrionaria en forma de vitelo, y un aporte de energía externo mediante la captura de alimento que es rápidamente digerido. Aunque la reserva vitelina es de relativamente corta duración, los organismos que nacen completamente desarrollados, contienen reservas suficientes que les permiten practicar y mejorar su condición de cazadores (Boletzky, 2003). Desde que nacen pueden nadar activamente mediante propulsión a chorro, y son probablemente depredadores carnívoros. Sus brazos, aunque a menudo muy cortos, están equipados con ventosas capaces de sujetar presas de un tamaño mayor en relación al propio (Boletzky, 1977). Esto permite sugerir que dichos cambios preparan a los organismos para su vida como depredadores activos.

TIPOS DE PRESAS Y CAMBIOS EN LA DIETA DURANTE LA ONTOGENIA:

La dieta de los pulpos se determina principalmente mediante tres métodos: 1) colectando e identificando los restos de las presas alrededor de sus refugios (Grisley, *et al.*, 1996), 2) examinando los contenidos estomacales (Ibáñez y Chong, 2008), y 3) mediante observaciones directas (Smith, 2003). Todos estos métodos han arrojado que la dieta de los pulpos en el medio natural está constituida principalmente por cangrejos y, en menor medida, otros crustáceos, aunque también se alimentan de gasterópodos y bivalvos, y eventualmente pueden incluir otros cefalópodos, foraminíferos, poliquetos e incluso peces (Solís-Ramírez, 1967; Nixon, 1983; Smith, 2003; Sen, 2007). A pesar de esto, se ha comprobado que pulpos de tamaño pequeño pueden rechazar a algunas especies de cangrejos, lo que podría deberse a diferencias en la palatabilidad o a la presencia de sustancias repelentes para el depredador (Iribarne, *et al.*, 1991). Un estudio realizado por Ojeda y Dearborn (1991), mostró que los crustáceos, y en particular los decápodos contienen uno de los más altos contenidos calóricos entre los invertebrados marinos, lo cual sugeriría una estrategia de depredación basada en la maximización de energía.

En cautiverio, los cangrejos siguen siendo su presa habitual (Boletzky y Hanlon, 1983), pero no la única (Ambrose y Nelson, 1983), ya que además, los pulpos pueden ingerir alimento pelletizado (Rosas, *et al.*, 2007a). Por lo anterior, se les considera depredadores activos, que pueden alimentarse oportunistamente del alimento que esté disponible (Ambrose y Nelson, 1983). La estrategia particular de cada individuo dependerá de la disponibilidad y tamaño de las presas (Ambrose y Nelson, 1983), así como de los programas de alimentación heredados (Barbosa y Castellanos, 2005) y de su experiencia (Croy y Hughes, 1991). En el caso de *O. maya*, por observación del contenido estomacal de ejemplares capturados en el mar, se considera que su presa natural es el cangrejo. Además se emplean únicamente decápodos en la pesca de pulpo con gareteo: el cangrejo moro (*Menippe mercenaria*), el maxquil (*Libinia dubia*) y las jaibas (*Callinectes* spp) (Solís-Ramírez, 1962, 1967). Esta especie de pulpo también acepta presas no vivas o dietas preparadas en los cultivos de laboratorio (Rosas, *et al.*, 2007a).

Mientras que el número de presas fluctúa en el espacio y en el tiempo, generando ciclos de alimentación que reflejen esta variabilidad (Blanc y Daguzan, 2000; Hanlon y Messenger, 2005), el tamaño de las presas seleccionadas, cambia a medida que el depredador crece. Los organismos más grandes, no solamente son más rápidos y móviles, sino que han adquirido

nuevos órganos efectores que les permiten la captura y manejo de presas más fuertes (Hanlon y Messenger, 2005).

El cambio ontogénico de la dieta en los pulpos, está fuertemente relacionado con el desarrollo de cada especie en particular. En tanto que se cuenta con bastante información sobre *O. vulgaris*, en el caso de *O. maya* dicho desarrollo no ha sido ampliamente descrito, y solo se cuenta con estudios a cerca de la forma como ciertos elementos influyen en el procesamiento del alimento como son la secreción de enzimas (Moguel, 2007) o el desarrollo de la glándula digestiva (López, *datos no publicados*).

Finalmente uno de los hechos más destacables en lo que respecta a sus dietas, y que influencia en gran medida su ecología y comportamiento, es que las tasas de crecimiento son muy elevadas: independientemente de la dieta, entre el 30% y el 60% peso húmedo del alimento ingerido es usado para el crecimiento (Van Heukelem, 1977; Hanlon y Forsythe, 1985). La dieta natural de estos organismos debe ser tal que satisfaga los altos requerimientos energéticos que alimentan tanto procesos catabólicos como anabólicos.

HIPÓTESIS

1. La fuerte asociación alimentaria de los pulpos *O. maya* con cangrejos, se debe a una preferencia de consumo por los mismos tal que, cuando los cangrejos sean una de las opciones, los pulpos los consumirán preferentemente pero cuando éstos no sean ofrecidos los pulpos no manifestarán preferencia por consumir ninguna presa en particular.

Predicciones:

- i. Los pulpos consumirán una mayor proporción de cangrejos que de palaemónidos cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado
 - ii. Los pulpos consumirán palaemónidos y anfípodos en igual proporción cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado
2. La preferencia alimentaria de los pulpos *O. maya* por cangrejos es producto de la existencia de una imagen de búsqueda heredada tal que, cuando los cangrejos sean una de las opciones, los pulpos los atacarán preferentemente, pero cuando estos no sean ofrecidos los pulpos no manifestarán preferencia por atacar a ninguna presa en particular

Predicciones:

- i. Los pulpos atacarán a una mayor proporción de cangrejos que de palaemónidos cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado
 - ii. Los pulpos atacarán a palaemónidos y anfípodos en igual proporción cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado
3. Los juveniles de *O. maya* presentarán la capacidad de modificar sus patrones de preferencia mediante impronta.

Predicciones:

- i. Después de la impronta, los pulpos atacarán a una proporción igual o menor de cangrejos que de palaemónidos cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado
4. Los juveniles de *O. maya* presentarán la capacidad de modificar sus patrones de preferencia como respuesta a un aprendizaje asociativo

Predicciones:

- i. Después del condicionamiento con palaemónidos, los pulpos atacarán a una proporción igual o menor de cangrejos que de palaemónidos cuando estos sean presentados simultáneamente que cuando se presenten por separado.

OBJETIVOS

- 1) Determinar si los juveniles del pulpo *O. maya* exhiben una preferencia innata por consumir cangrejos.
- 2) Determinar si la preferencia de juveniles de *O. maya* por cangrejos está asociada a una imagen de búsqueda innata.
- 3) Determinar si los patrones previos de preferencia de ataque de los juveniles de *O. maya*, pueden ser modificados mediante impronta.
- 4) Determinar si los patrones previos de preferencia de ataque de los juveniles de *O. maya*, pueden ser modificados mediante aprendizaje asociativo.

MATERIALES Y MÉTODOS

OBTENCIÓN Y MANTENIMIENTO DE LOS ORGANISMOS EXPERIMENTALES:

Los pulpos *O. maya* utilizados para los experimentos fueron juveniles eclosionados en las instalaciones de la UMDI-Sisal, obtenidos de los desoves en cautiverio de hembras silvestres procedentes de la costa de la península de Yucatán. Los pulpos fueron pescados mediante el método llamado “gareteo”, utilizando jaiba como carnada.

Las hembras fueron mantenidas en acuarios de 250 L de capacidad con circulación y aireación constantes, un fotoperiodo de 12:12 horas de luz:oscuridad, y un nivel de iluminación de 80 lux hasta el desove. Los acuarios estuvieron iluminados con luz roja y el agua se mantuvo a una temperatura de $27^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ y una salinidad de 36 ppm. Una vez producido el desove, la puesta se trasladó manualmente a acuarios de 28 L de capacidad para el proceso de incubación que dura aproximadamente 50 días. Durante el mismo, se mantuvieron las mismas condiciones de luz temperatura, salinidad y circulación que para las hembras.

Al momento de nacer, los organismos fueron individualizados en recipientes cuadrados de plástico, con un volumen de aproximadamente 1 L. Como refugio, contaron con un cono opaco de plástico de 1.5 cm de diámetro y 2 cm de largo. Éste, se fijó al fondo en la parte posterior central de los recipientes con la abertura orientada hacia el centro del recipiente. De esta forma, al momento de los experimentos, el pulpo podía ver a las presas incluso desde su refugio (Figura 1).



Figura 1: Refugios cónicos de plástico opaco utilizados durante los experimentos de preferencia alimentaria del pulpo *O. maya*. Notar la forma como un pulpo de 7 días utiliza dichos refugios, asomándose al exterior.

Cada recipiente fue situado en el interior de tinas de 26 L de modo que el número de recipientes por tina asegurara un adecuado flujo de agua. Para ello, se abrieron dos ventanas en cada recipiente y se cubrieron con malla mosquitera de 1.19 mm de luz de malla. Las tinas se introdujeron a un sistema de recirculación cerrado, aislado del sistema general para evitar la presencia de estímulos externos. Los animales se mantuvieron a una temperatura de $27^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ y con un fotoperiodo adaptado a las condiciones naturales de luz hasta el día del experimento.

DEFINICIÓN DE LAS PRESAS EXPERIMENTALES Y SUS TAMAÑOS:

Las presas utilizadas en los experimentos fueron cangrejos (*Pachygrapsus sp.*)(Figura 2), palaemónidos (*Palaemonetes vulgaris*) (Figura 3), y anfípodos (*Elasmopus sp.*, *Hyale media* (Figura 4A), *Melita planaterga* y *Parhyale hawaiiensis* (Figura 4B).



Figura 2. Cangrejo *Pachygrapsus sp* colectado en la orilla de la playa de Sisal, Yucatán



Figura 3. Palaemónido *Palaemonetes vulgaris* colectado en la ciénaga de Sisal, Yucatán



Figura 4. A) Anfípodo *Hyale media*, y B) Anfípodo *Parhyale hawaiiensis*. Los anfípodos son una de las tres presas utilizadas en este estudio, estos fueron colectados en la orilla de la playa de Sisal, Yucatán. B)

Éstas fueron seleccionadas con base en la intención de utilizar animales que aún perteneciendo al mismo grupo animal (Subfilum Crustácea) difirieran en su morfología, posición en la columna de agua y movimiento, puesto que no se pretende corroborar preferencias por especies concretas sino por “tipos” de organismos.

Los cangrejos y anfípodos fueron capturados manualmente en la zona intermareal de las costas de Sisal durante la marea baja. Los palaemónidos fueron capturados mediante redes en las orillas de la ciénaga de Sisal. Todas las presas fueron mantenidas en peceras con agua marina en flujo continuo y alimentadas *ad libitum* con pellet para camarón hasta el inicio de los experimentos.

- Presas: relación de tallas:

De manera preliminar y con el fin de determinar el tamaño adecuado de cada tipo de presa, en relación al tamaño de los pulpos experimentales, se utilizó una muestra al azar de 20 pulpos de 7 días de nacidos y se realizaron pruebas en las que se les ofreció presas de distintas tallas: cangrejos, 0.5 cm – 1.1 cm de ancho de caparazón; palaemónidos, 1.3 cm – 2.3 cm y anfípodos, los que pudieron atravesar un tamiz de 1.19 mm de luz de malla. Además, se procuró que los diferentes tipos de presas tuvieran tamaños lo más parecido posible entre sí. Las medidas corporales que se usaron para obtener la relación entre las presas y los depredadores fueron la longitud de los tentáculos del pulpo (LTe), ancho del caparazón de los cangrejos (AC) longitud total de los palaemónidos (LT), así como en el caso de los anfípodos, el tamaño de la luz de malla para que estos no pudiesen atravesarla. La LTe de los pulpos, se midió en todos los casos

el día del experimento, y siempre después del mismo para evitar el estrés inducido por la manipulación.

Resultado de estas pruebas, y a pesar de que no se encontraron en ningún caso tamaños mínimos consumibles, se establecieron los intervalos de las tallas de las distintas presas que serían usadas en los experimentos:

- Cangrejos: 0.6 cm – 0.8 cm de AC
- Palaemónidos: 1.3 cm – 1.5 cm de LT para las pruebas en las que la otra opción son anfípodos y 1.5 cm – 1.8 cm de LT para las pruebas en las que la otra opción son cangrejos.
- Anfípodos: Los que no atraviesan una luz de malla de 1.19 mm.

Dado que los pulpos de 7 días son capaces de consumir palaemónidos de un rango amplio de tamaños (Rosas, C., *Com. Pers.*) y con la finalidad de minimizar las diferencias en tamaño de las presas ofrecidas como alternativa, se utilizaron palaemónidos de dos intervalos distintos de largo total. Así, cuando la presa alternativa fueron cangrejos, se utilizaron palaemónidos más grandes que cuando la presa alternativa fueron anfípodos. Además, todos los cangrejos fueron despojados de sus quelas, ya que el tamaño de éstas presenta una gran variación interindividual y dado que tienen un papel importante en la imagen que el cangrejo ofrece al depredador, pueden suponer un factor de variabilidad. Finalmente, todos los pulpos fueron pesados al nacer y se eligieron aquellos con un peso entre 0.10 g y 0.15 g.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Todas las pruebas se llevaron a cabo en los propios recipientes donde se mantuvo a los pulpos desde su nacimiento, cada pulpo fue utilizado sólo una vez para evitar cualquier tipo de aprendizaje.

- Experimentos para determinar la preferencia de juveniles de *O. maya* por sus presas:

Dado que hasta aproximadamente el sexto día de vida, los juveniles de *O. maya* poseen reservas vitelinas, los experimentos utilizaron en todos los casos animales que tuvieran por lo menos 7 días de nacidos. Así, los organismos experimentales fueron mantenidos en ayuno desde su eclosión hasta el momento de la prueba. Esto ayudó a equiparar el nivel de apetito y garantizar una buena respuesta ante las presas. Para evitar cualquier tipo de habituación, se

aseguró que los pulpos no hubieran tenido contacto previo con ningún tipo de estímulo químico ni visual de las presas.

Con el objetivo de determinar si los juveniles de *O. maya* exhiben un comportamiento de preferencia únicamente por cangrejos, se realizaron 2 experimentos. Estos tuvieron el fin de confirmar la hipótesis de que la preferencia se presenta sólo por cangrejos, de modo que si éstos no constituían una de las opciones ofrecidas, se esperaba que los pulpos no mostraran preferencia alguna.

Los experimentos consistieron en:

1. PRUEBAS DE DEPREDACIÓN:

- A. Pruebas de selección entre cangrejos y palaemónidos.
- B. Pruebas de selección entre palaemónidos y anfípodos.

Para ambos experimentos se tomaron 21 pulpos al azar, y se asignaron también aleatoriamente a tres tratamientos con 7 réplicas cada uno. Los tratamientos fueron:

- Tratamiento sin opción 1 (SO1): Los pulpos fueron expuestos sólo a la presa 1.
- Tratamiento sin opción 2 (SO2): Los pulpos fueron expuestos sólo a la presa 2.
- Tratamiento con opción (CO): Los pulpos fueron expuestos a los dos tipos de presas en igual número cada una de ellas y al mismo tiempo.

En todos los casos el número de presas ofrecidas fue de 6 en total, y se introdujeron al mismo tiempo en el interior de los acuarios experimentales. Se permitió el consumo de presas por parte de los pulpos durante una hora, al cabo de la cual se contabilizó el número y tipo de presas consumidas, ya fuera parcial o totalmente. El tiempo experimental fue lo suficientemente corto como para que los pulpos no tuvieran tiempo de saciarse, ni de aprender tras la primera ingesta, pero a la vez lo bastante largo para que pudieran consumir más de una presa. Los datos analizados fueron el número de presas consumidas por todos los pulpos (7) en cada tratamiento, y su representación gráfica fue la proporción correspondiente del total de las 42 presas ofrecidas en cada tratamiento.

2. PRUEBAS DE RESPUESTA DE ATAQUE:

Para determinar el tipo de presas que los pulpos atacan preferencialmente, se realizaron también pruebas de respuesta de ataque de pulpos *O. maya* de 7-8 días de edad, ante estímulos químicos y visuales de las mismas presas.

Para ambos experimentos se tomaron 42 pulpos al azar, y se asignaron también aleatoriamente a tres tratamientos con 14 réplicas cada uno. Los tratamientos fueron:

- Tratamiento sin opción 1 (SO1): Los pulpos fueron expuestos sólo a la presa 1.
- Tratamiento sin opción 2 (SO2): Los pulpos fueron expuestos sólo a la presa 2.
- Tratamiento con opción (CO): Los pulpos fueron expuestos a los dos tipos de presas en igual número cada una de ellas y al mismo tiempo

Para este fin, las presas fueron presentadas simultáneamente a cada uno de los 42 pulpos (14 por tratamiento) en los acuarios experimentales. Las presas fueron colocadas en cámaras de acrílico transparente y perforadas para permitir la recepción de estímulos tanto visuales como químicos, y las cámaras fueron separadas entre sí por un plástico opaco con el fin de evitar ambigüedades en el registro de la elección del pulpo en el ataque. Dichas cámaras se introdujeron en cada caso en una posición relativa a la del pulpo de modo que éste siempre las tuviera de frente y a la misma distancia (Figura 5 A y B). Para intensificar el estímulo saliente e incentivar el ataque, se colocó más de un individuo presa en cada cámara (dos cangrejos, dos palaemónidos y tres anfípodos, respectivamente).

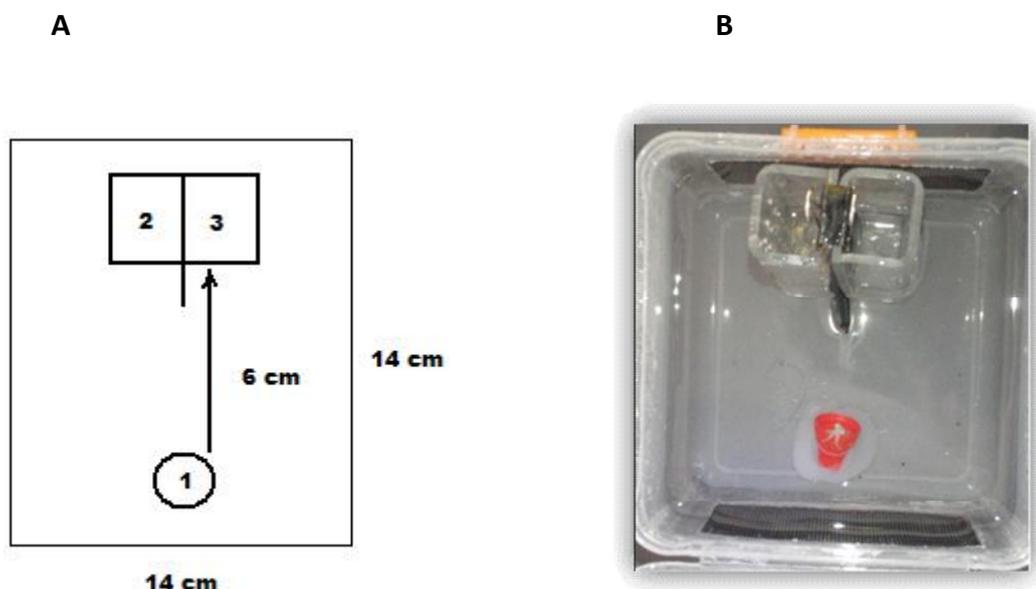


Figura 5. A) Esquema del dispositivo experimental. (1) refugio del pulpo, (2) y (3) cámaras destinadas a albergar a las presas. B) Fotografía del dispositivo durante uno de los experimentos de respuesta de ataque.

La respuesta de los pulpos se consideró un ataque cuando:

- El pulpo se acercaba a una de las cámaras nadando con los brazos hacia atrás con un movimiento dirigido y se pegaba a ella, llegando a introducir en algunas ocasiones, uno o más de sus brazos por los orificios.
- El pulpo se arrastraba por el fondo hasta llegar a una de las cámaras y la alcanzaba con uno o más de sus brazos, para terminar pegándose a ella por su región ventral (Figura 6)

No se consideró un ataque cuando:

- El pulpo avanzaba hacia las presas pero no tocaba la cámara
- El pulpo tocaba la cámara pero en vez de pegarse a ella, se alejaba
- El pulpo se escondía tras la cámara.



Figura 6. Pulpo *O.maya* de 7 días presentando una respuesta de ataque durante uno de los experimentos para determinar preferencia de alimento. Se observa al pulpo estirando y alargando los brazos, tal que las ventosas se encuentran pegadas a la cámara de acrílico que contiene a las presas.

La prueba iniciaba en el momento en que las presas eran introducidas en los acuarios experimentales. Si pasados 30 minutos del inicio de la prueba, el pulpo no había mostrado el comportamiento definido como ataque, se registraba como una falta de respuesta y el dato era incluido como tal en el análisis estadístico. Dicho análisis sólo tomó en cuenta la primera respuesta de cada pulpo, tras la cual el individuo experimental era retirado.

Los datos analizados fueron el número total de ataques llevados a cabo por los pulpos en cada tratamiento y a cada presa y su representación gráfica fue una proporción de los pulpos que atacaron a cada presa, con respecto al total de pulpos en cada uno de los tres tratamientos.

- Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de *O. maya* por sus presas: impronta.

Para determinar si el ataque preferencial a cierto tipo de presa puede ser modificado por una impronta alimentaria, se sometió a juveniles de *O. maya* a una fase temprana de exposición a palaemónidos, el tipo de presa no preferido. Puesto que el establecimiento de los periodos sensibles no es el objetivo de este trabajo y para asegurarnos de que la sensibilización ocurría, los organismos fueron expuestos ante estímulos químicos y visuales de 20 palaemónidos desde antes de su eclosión y hasta las 48 horas después de nacidos. Para asegurarnos de que no hubiera retribución alimentaria, las presas fueron colocadas en una cámara transparente y perforada, de modo que los pulpos pudieran recibir los estímulos químicos y visuales de las presas, pero no pudieran consumirlas.

Transcurrido este periodo de sensibilización, todas las presas fueron retiradas y los pulpos permanecieron sin alimentarse hasta el día 7 de edad. En ese momento se realizó la prueba de respuesta de ataque entre la presa supuestamente preferida (cangrejos) y la improntada (palaemónidos). El procedimiento a seguir para esta prueba, fue igual al descrito para los experimentos que se llevaron a cabo para la determinación de la preferencia de los juveniles de *O. maya* por sus presas.

En cada experimento los organismos experimentales fueron asignados aleatoriamente a alguno de los tres tratamientos:

1. Tratamiento sin opción 1 (SO1): Exposición sólo a la presa 1 en ambas cámaras.

2. Tratamiento sin opción 2 (SO2): Exposición sólo a la presa 2 en ambas cámaras.
3. Tratamiento con opción (CO): Exposición a los dos tipos de presas al mismo tiempo, una en cada cámara.

Los datos analizados, de igual manera que para las pruebas de respuesta de ataque anteriores, fueron el número total de ataques llevados a cabo por los pulpos en cada tratamiento y a cada presa y su representación gráfica fue una proporción de los pulpos que atacaron a cada presa, con respecto al total de pulpos en cada uno de los tres tratamientos (14).

- Experimentos para modificar la preferencia de juveniles de *O. maya* por sus presas: aprendizaje asociativo.

Para comprobar si el ataque preferencial a cierto tipo de presas puede ser modificado mediante un aprendizaje asociativo, se sometió a juveniles de *O. maya* a un condicionamiento previo. Éste consistió en alimentarlos desde su nacimiento y hasta el día 14 de edad con una presa supuestamente no preferida (palaemónidos), permitiendo el consumo de las mismas como la retribución que requiere todo aprendizaje asociativo. La alimentación de los organismos experimentales se suspendió 48h antes de la realización de la prueba, para garantizar una buena respuesta ante los estímulos de las presas y equiparar el nivel de apetito.

Una vez terminada esta etapa, se realizó un experimento que siguió el mismo diseño experimental y procedimiento metodológico descritos para los demás experimentos de respuesta de ataque. Se contrastó la respuesta de ataque de los juveniles de *O. maya* hacia cangrejos (presa supuestamente preferida) vs palaemónidos (la condicionada).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Con la finalidad de comprobar las hipótesis experimentales, los datos de todos los experimentos fueron analizados con tablas de contingencia de χ^2 , siguiendo lo propuesto por Underwood y Clarke (2005). A diferencia de las pruebas típicas de χ^2 , en este método se estiman las frecuencias esperadas mediante el método de máxima verosimilitud, lo cual permite el uso de un diseño asimétrico en la tabla de contingencia.

Dicho método de máxima verosimilitud es un procedimiento para estimar los coeficientes de un modelo o los parámetros de una distribución de probabilidad, y se basa en el principio de que entre todas las explicaciones posibles para los datos obtenidos, la mejor es aquella que hace que los datos observados sean los más probables (Teorema de Bayes). Por tanto, el método de máxima verosimilitud permite escoger el valor estimado del parámetro tal que este tenga la mayor probabilidad de ocurrir según los datos que hemos observado.

Debido a estas características, este procedimiento asegura operar estadísticamente en un valor de alfa cercano al estipulado (0.05) y mantiene la probabilidad de cometer un error tipo I cercano a dicho valor.

Tabla 1. Tabla de contingencia para el análisis estadístico de los resultados de todos los experimentos, tanto de depredación, como de respuesta a estímulos por parte de *O. maya*.

Para los tratamientos SO1 y SO2, m_1, m_2 son el número de presas consumidas, o en su caso, respuestas de ataque ante dichas presas. M_1 e M_2 son el número total de presas ofrecidas a los pulpos (o en su caso, el número total de pulpos sujetos a los estímulos de las presas).

Para los tratamientos CO, n_1, n_2 son el número de presas tipo 1 y tipo 2 consumidas, o en su caso, respuestas de ataque a dichas presas. N es el número total de presas tipo 1 y tipo 2 ofrecidas (o en su caso, el número de pulpos sujetos a estímulos de dichas presas).

	Presas consumidas (ó respuestas de ataque)		Presas no consumidas (ó sin respuesta)	TOTAL
TRATAMIENTOS	Presa 1	Presa 2		
SO1	m_1	-----	$1 - m_1$	M_1

SO2	-----	m_2	$1 - m_2$	M_2
CO	n_1	n_2	$1 - n_1 - n_2$	N

De acuerdo con Underwood y Clark (2005), las características que hacen la utilización de esta tabla asimétrica una mejor alternativa en comparación con la tabla común de χ^2 son las siguientes:

- Permite que queden celdas libres y por tanto, se puede hacer distinción entre tipos de presa y no entre el lugar que ocupan.
- Trabaja con frecuencias relativas
- Las frecuencias esperadas se calculan a partir de las observadas SO (sin opción) por lo que son distintas en cada celda lo que deriva en una mayor exactitud
- Mantiene un mejor valor de " α " cuando la " n " es pequeña

RESULTADOS

EXPERIMENTOS PARA DETERMINAR LA PREFERENCIA DE JUVENILES DE *O. maya* POR SUS PRESAS:

1. DEPREDACIÓN:

A. Cangrejos vs palaemónidos:

Los pulpos experimentales, tuvieron al día 7 de nacidos tentáculos con $1.28 \text{ cm} \pm 0.12 \text{ cm}$ de largo promedio y un coeficiente de variación del 9.7%. De un total de 21 pulpos, 19 (90.5%) respondieron consumiendo alimento 1h después de la introducción de las presas en los acuarios.

En general, los porcentajes de presas consumidas por tratamiento fueron bajos (Figura 7). Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, consumieron 11 cangrejos y 12 palaemónidos. Cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, consumieron 5 cangrejos y únicamente 1 palaemónido.

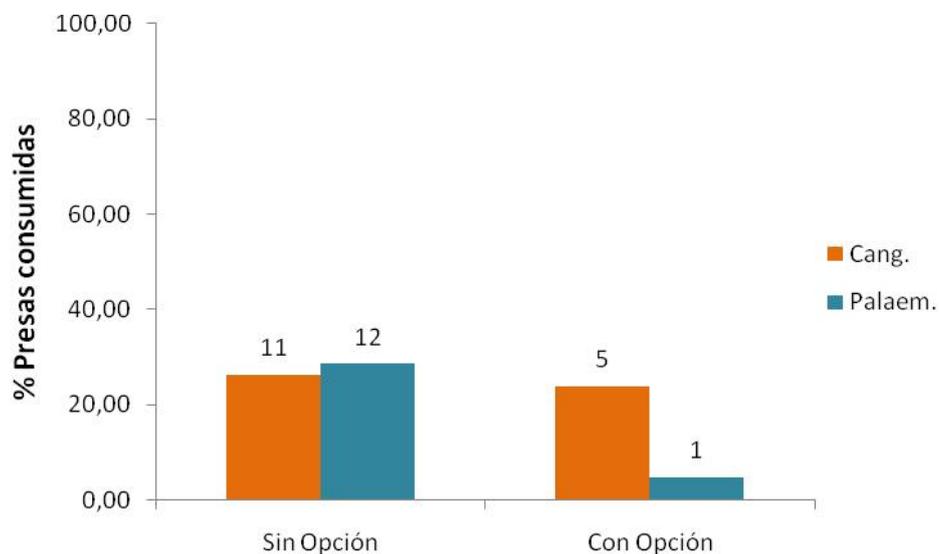


Figura 7: Porcentaje de cangrejos y palaemónidos consumidos por juveniles de *O.maya* de 7 días de edad, transcurrida 1 hora desde su presentación en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de presas consumidas en cada tratamiento. El 100% corresponde a 42 presas de cada tipo en el tratamiento "Sin opción" y a 42 en total para el tratamiento "Con opción".

Asimismo, en la figura 8 se presentan las tasas de consumo individual promedio en cada tratamiento

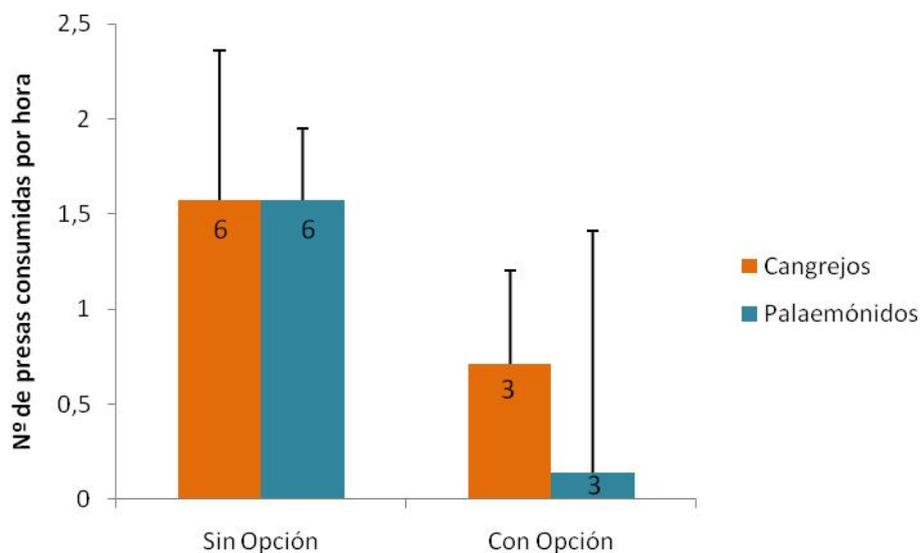


Figura 8. Número promedio de cangrejos y palaemónidos consumidos por pulpo en cada tratamiento sin y con opción alternativa de presas transcurrida 1 hora desde su presentación. Sobre cada barra se representa el número total de presas de cada tipo ofrecidas a cada pulpo según sea el tratamiento.

La prueba estadística indicó que no hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 2). De esta manera, la proporción con la que los pulpos consumieron cangrejos y palaemónidos cuando no tuvieron opción de elegir, fue similar a la proporción con la que los consumieron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que cuando son presentados con una alternativa de cangrejos y palaemónidos, *O. maya* de 7 días no mostraron preferencia por consumir ningún tipo de presa en particular.

Tabla 2: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de cangrejos y palaemónidos consumidos por *O. maya* de 7 días de edad durante los experimentos de depredación. Los cuadros sombreados corresponden a los términos que más aportaron al valor de χ^2 .

	CANGREJOS	PALAEMÓNIDOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
Sin opción 1	11 (12.27)		31 (29.73)	42

Sin opción 2		12 (10.66)	30 (31.34)	42
Con Opción	5 (3.21)	1 (2.79)	36 (36)	42
				126
				$\chi^2 = 2.55$
				$p = 0.11$

B. Palaemónidos vs anfípodos:

Los pulpos experimentales, tuvieron al día 7 de nacidos tentáculos con $1.30 \text{ cm} \pm 0.10 \text{ cm}$ de largo promedio y un coeficiente de variación del 7.8%. De un total de 21 pulpos, 19 (90.5%) respondieron consumiendo alimento 1h después de la introducción de las presas en los acuarios.

En general los porcentajes de presas consumidas fueron bajos (Figura 8). Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, consumieron 11 palaemónidos y 20 anfípodos, mientras que cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, consumieron 5 palaemónidos y 5 anfípodos.

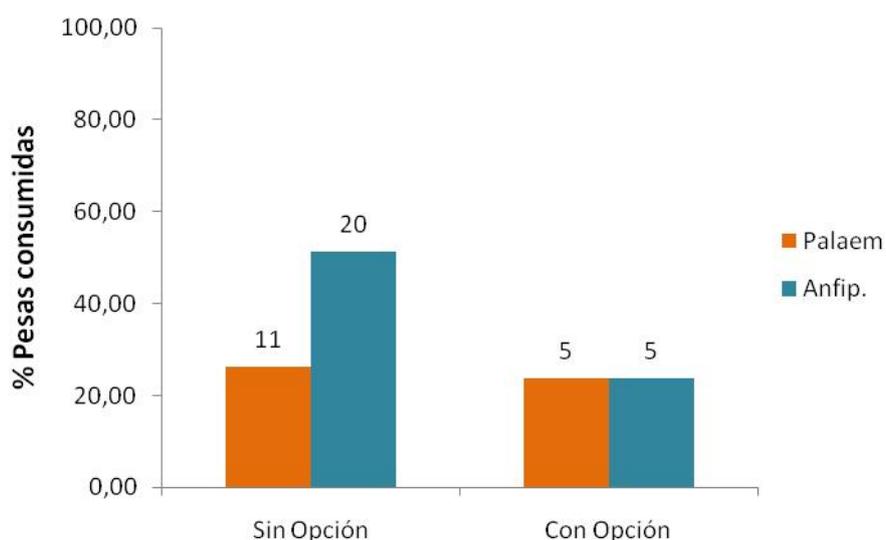


Figura 9: Porcentaje de palaemónidos y anfípodos consumidos por juveniles de *O. maya* de 7 días de edad, transcurrida 1 hora desde su presentación en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de presas consumidas en cada tratamiento y para

cada presa. El 100% corresponde a 42 presas de cada tipo en el tratamiento “Sin opción” y a 42 en total para el tratamiento “Con opción”.

Asimismo, en la figura 10 se presentan las tasas de consumo individual promedio en cada tratamiento

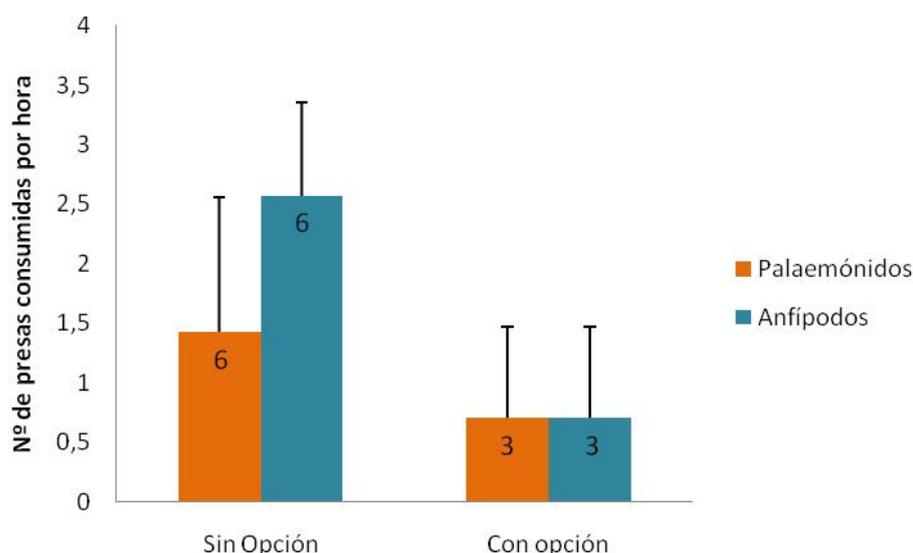


Figura 10. Número promedio de palaemónidos y anfípodos consumidos por pulpo en cada tratamiento sin y con opción alternativa de presas transcurrida 1 hora desde su presentación. Sobre cada barra se representa el número total de presas de cada tipo ofrecidas a cada pulpo según sea el tratamiento.

La prueba estadística indicó que no hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 3). De esta manera, la proporción con la que los pulpos consumieron palaemónidos y anfípodos cuando no tuvieron opción de elegir fue similar a la proporción con la que los consumieron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que cuando son presentados con una alternativa de palaemónidos y anfípodos, *O. maya* de 7 días no mostraron preferencia por consumir ningún tipo de presa en particular.

Tabla 3: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de palaemónidos y anfípodos consumidos por *O. maya* de 7 días de edad durante los experimentos de depredación. Los cuadros sombreados corresponden a los términos que más aportaron al valor de χ^2 .

	PALAE MÓNIDOS	ANFÍPODOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
Sin opción 1	11 (11.86)		31 (30.14)	42
Sin opción 2		20 (19.35)	22 (22.65)	42
Con Opción	5 (3.80)	5 (6.20)	32 (32)	42
				126
				$\chi^2 = 0.74$
				$p = 0.39$

2. RESPUESTA A ESTÍMULOS:

A. Cangrejos vs palaemónidos:

Los pulpos experimentales tuvieron al día 7 de nacidos tentáculos con $1.28 \text{ cm} \pm 0.13 \text{ cm}$ de largo promedio y un coeficiente de variación del 10.2%. De un total de 42 pulpos, 26 (61.9%) respondieron atacando a alguna presa 30 minutos después de la presentación de las mismas en los acuarios.

Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, 8 de ellos atacaron a los cangrejos y 9 atacaron a los palaemónidos. Cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, se registraron 8 ataques a cangrejos y 1 solo ataque a palaemónidos (Figura 11).

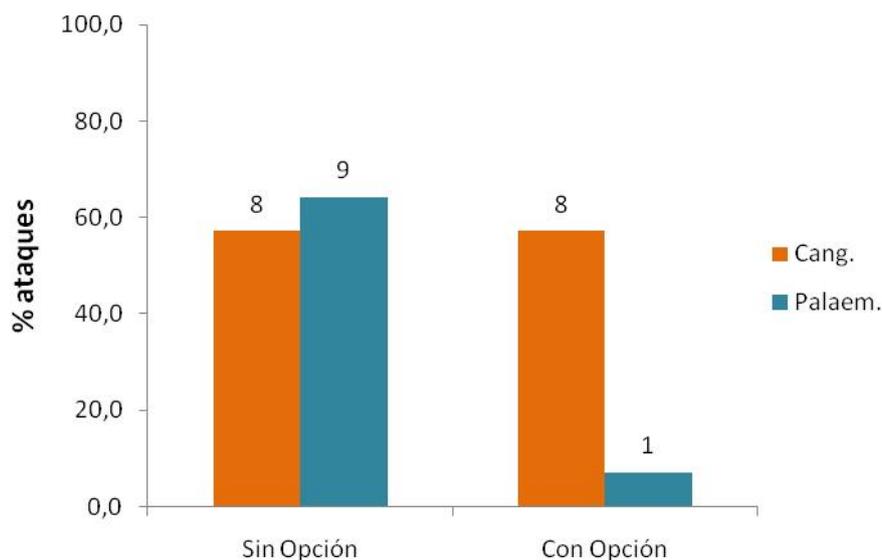


Figura 11: Porcentaje de juveniles de *O. maya* de 7 días de edad que respondieron atacando a cangrejos y palaemónidos transcurridos 30 minutos desde su presentación en los acuarios en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de ataques en cada tratamiento. El 100% corresponde a 14 pulpos para cada uno de los tratamientos “Sin opción” y a 14 en total para el tratamiento “Con opción”.

La prueba estadística indicó que sí hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 4). De esta manera, la proporción con la que los pulpos atacaron a cangrejos y palaemónidos cuando no tuvieron opción de elegir fue significativamente distinta a la proporción con la que las atacaron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que ante la presencia de cangrejos y palaemónidos, *O. maya* de 7 días mostraron una preferencia por atacar a cangrejos.

Tabla 4: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de ataques de pulpos *O. maya* de 7 días de edad ante estímulos químicos y visuales de cangrejos y palaemónidos durante el experimento de respuesta de ataque. Los cuadros sombreados corresponden a los términos que más aportaron al valor de χ^2 .

	CANGREJOS	PALAEMÓNIDOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
Sin opción 1	8 (9.09)		6 (4.91)	14
Sin opción 2		9 (7.58)	5 (6.41)	14

Con Opción	8 (4.91)	1 (4.09)	5 (5)	14
				42
				$\chi^2 = 5.24$
				$p = 0.022$

B. Palaemónidos vs anfípodos:

Los pulpos experimentales tuvieron al día 7 de nacidos tentáculos con $1.29 \text{ cm} \pm 0.15 \text{ cm}$ de largo promedio con un coeficiente de variación del 11.9%. De un total de 42 pulpos, 25 (59.5%) respondieron atacando a alguna presa 30 minutos después de la presentación de las mismas en los acuarios.

Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, 8 de ellos atacaron a palaemónidos y 8 atacaron a anfípodos. Cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, se registraron 4 ataques a palaemónidos y 5 ataques a anfípodos (Figura 12).

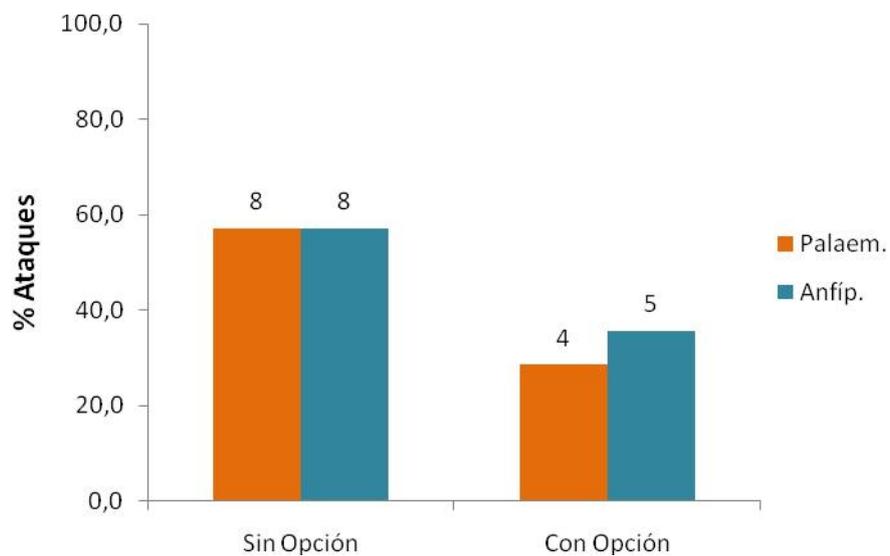


Figura 12: Porcentaje de juveniles de *O. maya* de 7 días de edad que respondieron atacando a palaemónidos y anfípodos transcurridos 30 minutos desde su presentación en los acuarios en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de

ataques en cada tratamiento. El 100% corresponde a 14 pulpos para cada uno de los tratamientos “Sin opción” y a 14 en total para el tratamiento Con opción”.

La prueba estadística indicó que no hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 5). De esta manera, la proporción con la que los pulpos atacaron palaemónidos y anfípodos cuando no tuvieron opción de elegir fue similar a la proporción con la que las atacaron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que ante la presencia de palaemónidos y anfípodos, es decir, cuando los cangrejos no eran una alternativa), *O. maya* de 7 días no mostraron preferencia por atacar a ningún tipo de presa en particular.

Tabla 5: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de ataques de pulpos *O. maya* de 7 días de edad ante estímulos químicos y visuales de palaemónidos y anfípodos durante el experimento de respuesta de ataque.

	PALAEMÓNIDOS	ANFÍPODOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
Sin opción 1	8 (7.82)		6 (6.18)	14
Sin opción 2		8 (8.17)	6 (5.83)	14
Con Opción	4 (4.40)	5 (4.60)	5 (5)	14
				42
				$\chi^2 = 0.09$
				$p = 0.76$

EXPERIMENTOS PARA MODIFICAR LA PREFERENCIA DE JUVENILES DE *O.maya* POR SUS PRESAS: IMPRONTA

Los pulpos experimentales, tuvieron al día 7 de nacidos tentáculos con 1.19 cm \pm 0.14cm de largo promedio y un coeficiente de variación del 11.7%. De un total de 42 pulpos improntados con palaemónidos, 28 (66.7%) respondieron atacando a alguna presa 30 minutos después de la presentación de las mismas en los acuarios.

Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, 11 de ellos atacaron a cangrejos y 10 atacaron a palaemónidos. Cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, se registraron 10 ataques a cangrejos y 2 ataques a palaemónidos (Figura 13).

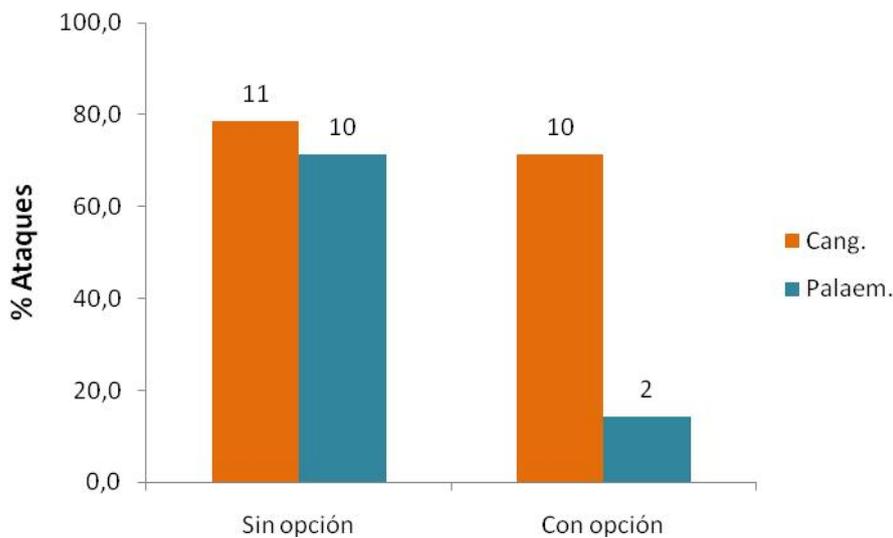


Figura 13: Porcentaje de juveniles de *O. maya* de 7 días de edad que respondieron atacando a cangrejos y palaemónidos transcurridos 30 minutos desde su presentación en los acuarios en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de ataques en cada tratamiento. El 100% corresponde a 13 pulpos para cangrejos y 12 para palaemónidos en el tratamiento “Sin opción” y a 13 en total para el tratamiento “Con opción”.

La prueba estadística indicó que sí hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 6). En este caso, la proporción con la que los pulpos atacaron ambas presas cuando no tuvieron opción de elegir fue significativamente diferente a la proporción con la que las atacaron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que *O. maya* de 7 días improntados con palaemónidos, mantuvieron su preferencia por atacar a cangrejos.

Tabla 6: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de ataques de pulpos *O. maya* de 7 días de edad improntados con palaemónidos y ante estímulos químicos y visuales de cangrejos y

palaemónidos durante el experimento del efecto de la impronta en la respuesta de ataque. Los cuadros sombreados corresponden a los términos que más aportaron al valor de χ^2 .

	CANGREJOS	PALAEMÓNIDOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
Sin opción 1	9 (9.87)		4 (3.13)	13
Sin opción 2		9 (7.72)	3 (4.28)	12
Con Opción	9 (5.41)	1 (4.59)	3 (3)	13
				$\chi^2 = 6.09$
				$p = 0.013$

EXPERIMENTOS PARA MODIFICAR LA PREFERENCIA DE JUVENILES DE *O. maya* POR SUS PRESAS: APRENDIZAJE ASOCIATIVO

Los pulpos experimentales tuvieron al día 16 de nacidos tentáculos con $1.62 \text{ cm} \pm 0.15 \text{ cm}$ de largo promedio y un coeficiente de variación del 9.3%. De un total de 42 pulpos alimentados con palaemónidos hasta el día del experimento, 31 (73.8 %) respondieron atacando a alguna presa 30 minutos después de la presentación de las mismas en los acuarios.

Cuando los pulpos fueron expuestos a una única opción de alimento, 11 de ellos atacaron a cangrejos y 11 atacaron a palaemónidos. Cuando fueron expuestas a ambas presas simultáneamente, se registraron 8 ataques a cangrejos y 1 ataque a palaemónidos (Figura 14).

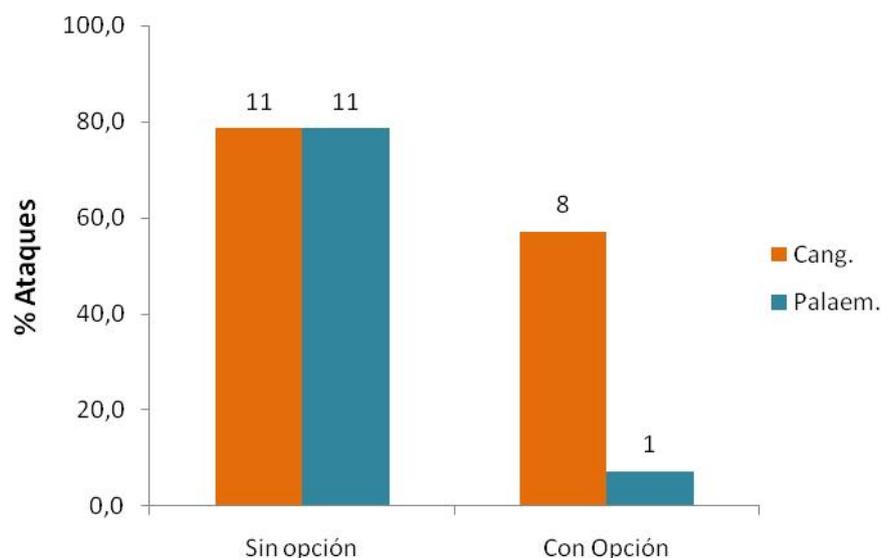


Figura 14: Porcentaje de juveniles de *O. maya* de 16 días de edad que respondieron atacando a cangrejos y palaemónidos transcurridos 30 minutos desde su presentación en los acuarios en los tratamientos sin y con opción alternativa de presas. Sobre cada barra se representa el número de ataques en cada tratamiento. El 100% corresponde a 14 pulpos en cada uno de los tratamientos “Sin opción” y a 14 en total para el tratamiento “Con opción”.

La prueba estadística indicó que sí hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas (Tabla 7). En este caso, la proporción con la que los pulpos atacaron ambas presas cuando no tuvieron opción de elegir fue significativamente diferente a la proporción con la que las atacaron cuando sí tuvieron dicha opción. Estos resultados indican que *O. maya* de 16 días, alimentados desde su nacimiento con palaemónidos (es decir, con una presa no preferida), no cambiaron su patrón de selección y continuaron mostrando preferencia por atacar cangrejos.

Tabla 7: Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de ataques de pulpos *O. maya* de 16 días de edad, alimentados desde su nacimiento con palaemónidos, ante estímulos químicos y visuales de cangrejos y palaemónidos durante el experimento del efecto del aprendizaje asociativo en la respuesta de ataque. Las celdas sombreadas corresponden con los términos que más aportaron al valor de χ^2 .

CANGREJOS	PALAEMÓNIDOS	NO CONSUMIDO	TOTAL
-----------	--------------	--------------	-------

Sin opción 1	11 (11.56)		3 (2.44)	14
Sin opción 2		11 (10.11)	3 (3.89)	14
Con Opción	8 (4.80)	1 (4.20)	5 (5)	14
				42
				$\chi^2 = 5.01$
				$p = 0.025$

DISCUSIÓN

El estudio de la preferencia por un determinado tipo de hábitat, alimento, hospedero, etc., ha sido abordado en numerosas ocasiones como un intento de comprender e incluso predecir el comportamiento selectivo de un organismo (ver Lechowicz, 1982). En muchos de estos estudios, se han descubierto patrones de asociación, que los autores han identificado como una selección basada en la preferencia por parte de los organismos por ese tipo de alimento, hábitat, u hospedero (Fast y Ambrose, 1976; Sabelis, 1990; Guo, *et al.*, 1996). Algunos de los trabajos han empleado análisis estadísticos dirigidos a corroborar asociaciones que se distinguen de aquéllas dadas aleatoriamente, como por ejemplo, pruebas binomiales o de chi cuadrada (Gwaltney y Brooks, 1994; Khan, *et al.*, 2003; Darmaillacq, *et al.*, 2004a, b, 2006), o bien, pruebas que usan la regresión logística para establecer preferencias parciales (Smallegange, *et al.*, 2008). También están los que han utilizado comparaciones directas de las medias correspondientes a las dos (o más) alternativas presentadas basadas en pruebas paramétricas, incurriendo en la falta de independencia estadística entre tratamientos, ya que el aumento en la frecuencia de elección de una de las alternativas necesariamente implica la disminución en la frecuencia de la contraria (Crowe y Underwood, 1998; Chapman, 2000). Mientras que en éste último grupo en ocasiones no se han tomado en consideración algunos de los requisitos fundamentales para la aplicación de pruebas paramétricas, volviendo sus conclusiones poco confiables (Hurlbert, 1984; Zuur, *et al.*, 2007), en los dos primeros casos, los resultados deben, en todo caso, ser considerados indicadores de la presencia de asociaciones entre los individuos y el tipo de ítem seleccionado, y no necesariamente el resultado de una preferencia por el mismo.

Como algunos autores han señalado (Barbeau y Sheibling, 1994; Underwood, *et al.*, 2004), el que exista una asociación estadísticamente significativa no implica que se tienen evidencias irrefutables sobre el mecanismo mediante el cual dicha asociación se efectúa. Es posible que la asociación a ese ítem en particular esté mejor explicada por el conjunto de características físicas del individuo (ej: quelas especializadas en cangrejos; Seed y Huges, 1997), del tipo de ítem (ej: vulnerabilidad de la concha de un bivalvo presa de un cangrejo; Ameyaw-Akumfi y Huges, 1987; Mascaró y Seed, 2001; Smallegange y Van Der Meer, 2003) y de las que tienen ambos en conjunto (ej: aclimatación no exclusiva de un hospedero a una anémona; Rodríguez-Pestaña, 2007), e incluso por las características de los otros ítems en el sistema (ej: abundancia

relativa de otros tipos de presas accesibles; Ambrose y Nelson, 1983) y la secuencia con la que son encontrados cada uno de ellos (Jubb *et al.*, 1983), que por una preferencia basada en la decisión activa de asociarse a ese ítem y no hacerlo con otros de diferente tipo (Barbeau y Sheibling, 1994).

Basándose en el hecho de que cierto alimento se presenta en una mayor proporción en la dieta que aquella en la que se encuentra en la naturaleza, algunos trabajos (Chesson, 1978; Rissing, 1981; Lechowicz, 1982) han concluido que existe una preferencia por ese tipo de alimento en particular. Sin embargo, en estos casos no se ha tenido en cuenta el tiempo que un animal emplea en buscar, capturar, manipular y consumir el alimento, y que derivan en que una presa pueda ser consumida en mayor proporción que lo esperado aun sin que esto implique ningún tipo de comportamiento selectivo por parte del depredador (Singer, 2000; Underwood, *et al.* 2004). Por ejemplo, los tiempos de búsqueda del alimento están determinados por la densidad de los distintos tipos de presa, por sus abundancias relativas (Elner y Hughes, 1978) y por la imagen de búsqueda del depredador (Jubb, *et al.*, 1983). Todas estas características están intrínsecamente definidas por la distribución de todos los elementos del sistema; por lo tanto, su descripción depende en gran medida de la escala espacial y temporal que se utilice para medirlas (Mackay y Underwood, 1977; Moran, 1985; Dicke, *et al.*, 1989; Chapman, 2000).

Para identificar el proceso en el que la preferencia explique la asociación de un depredador a una presa en particular, es necesario comparar lo que ocurre cuando un individuo se ve confrontado con más de una alternativa con lo que ocurre cuando no tiene dicha alternativa. Dado que la conducta de preferir únicamente se hará evidente en la situación en la que existan alternativas, cualquier diferencia entre ambas situaciones será el producto exclusivo de la acción de preferir. Por lo anterior, es imprescindible que los diseños experimentales sobre selección incluyan tratamientos control en los que los organismos sean confrontados con una situación en la que no pueden elegir (Underwood *et al.*, 2004). Estos diseños experimentales van acompañados de técnicas estadísticas específicamente desarrolladas para probar hipótesis sobre conducta selectiva y preferencias (ver Barbeau y Sheibling, 1994; Underwood y Clarke, 2005; Mascaró, *et al.*, 2006;), y generan resultados conclusivos que pueden ser contrastados con aquéllos obtenidos por otros autores.

Considerando lo anterior, el presente estudio utilizó un diseño experimental que validase el proceso de identificación de dicha preferencia. Éste se basó en la comparación de la cantidad de presas de un tipo que habían sido consumidas (ó atacadas) por los pulpos cuando éstas se

presentaron solas, con aquélla cuando se presentaron en combinación con otro tipo de presas (Lizska y Underwood, 1990; Olabarria, *et al.* 2002; Underwood y Clark, 2005). Así, en cada uno de los experimentos se obtuvo una respuesta concluyente acerca de la naturaleza de la selección (activa vs pasiva) por parte de los pulpos a ese tipo de presa en particular, y bajo las condiciones particulares de cada experimento. Asimismo, los resultados descansan sobre estimativa realista de la probabilidad de cometer errores Tipo I (“rechazar hipótesis nulas que son verdaderas”) cercana a un valor de 0.05; por lo cual, los experimentos en los cuales se comprobaron preferencias de ataque (es decir, todos los experimentos de respuesta de ataque en los que estaban involucrados los cangrejos como presa alternativa) son robustos y confiables ($\approx 95\%$ de confianza).

EXPERIMENTOS DE DEPREDACIÓN:

En los experimentos de depredación realizados con pulpos de 7 días se encontró que no había preferencia por consumir ningún tipo de presa en particular, y los pulpos de esta edad consumieron cangrejos, palaemónidos y anfípodos en proporciones estadísticamente similares cuando éstas fueron presentadas tanto solas como simultáneamente (Tabla 2, Figura 7; Tabla 3, Figura 9).

Cabe destacar que las pruebas preliminares realizadas para elegir las presas que produjesen una mayor respuesta por parte de los pulpos indicaron que tanto los cangrejos, como los palaemónidos y anfípodos, son presas apropiadas para *O. maya* de estas edades. Estas pruebas mostraron que los anfípodos son consumidos en igual proporción que la *Artemia spp.* ($p= 0.16$), uno de los alimentos utilizado habitualmente en el cultivo de pulpos *O. maya* en sus primeros días de vida (datos no publicados). Por otra parte, los palaemónidos pueden funcionar como dieta base, ya que son consumidos con normalidad y proporcionan un buen crecimiento a los pulpos desde que empiezan a alimentarse de fuentes externas (Rosas, C., *Com. Pers.*). Finalmente los propios resultados del experimento de depredación, mostrando que los cangrejos son consumidos en iguales proporciones que los palaemónidos cuando son presentados por separado, constituyen una prueba en sí misma de que ambas presas son equivalentes en cuanto al tiempo que el pulpo emplea en consumirlas.

A pesar de lo anterior, los porcentajes de presas consumidas durante estos experimentos, en general no superaron el 30% de las presas ofrecidas, excepto en el caso de los anfípodos

presentados sin opción, en donde el porcentaje fue de 47.7 % (Figuras 7 y 9). Dado que no se puede atribuir el bajo consumo a las características de las presas, y que los pulpos *O. maya* de 7 días, no solo necesitan consumir alimento, sino que están capacitados para cazar (Boletzky, 1977; Moguel, *et al.*, 2009; Rosas, C., *Com. Pers.*), este bajo consumo podría deberse a la saciedad y su relación directa con el tiempo que dura la digestión del alimento consumido. Una duración excesiva de la digestión del alimento en comparación con el tiempo experimental empleado (1 hora), puede explicar que los pulpos hayan pasado la mayor parte del tiempo de exposición a las presas, digiriendo los primeros ítems que habían consumido.

Además, la gran desviación estándar que presentan los promedios en las tasas de consumo de los pulpos de cada tratamiento, indica que la cantidad potencial de alimento que cada uno puede ingerir a tan corta edad varía mucho entre individuos (Figuras 8 y 10), lo que implica que la condición en la que se encuentra cada pulpo también va a variar. Esto dificulta la interpretación de los datos, ya que en lo que respecta al consumo de alimento por pulpos de corta edad, existen diferentes variables de confusión.

En general se reconocen varias etapas en un evento de depredación: búsqueda, reconocimiento, ataque, manipulación, consumo y digestión (Griffiths y Seiderer, 1980; Mascaró y Seed, 2000). Jeschke, *et al.* (2002), tras aplicar ecuaciones del tiempo de manipulación y de digestión a datos de numerosos depredadores disponibles en la literatura, concluyeron que en la mayoría de los casos, la tasa de depredación máxima está limitada por el tiempo de digestión (en contraste con el tiempo de manipulación). La saciedad ha sido usada para explicar patrones de la conducta selectiva de alimentación en el pasado (Mascaró, *et al.*, 2007) y en este caso, dicha limitación podría verse agravada por la corta edad y pequeño tamaño de los animales experimentales. Durante las pruebas preliminares realizadas para establecer los tiempos de duración de los experimentos se encontró que apenas había diferencias entre el número de presas consumidas por los pulpos de 7 días al haber transcurrido 1, 3 y 5 horas desde que las presas eran introducidas en los acuarios. Esto permite sugerir, que no sea el tiempo experimental la causa del bajo consumo sino la saciedad inducida por la elevada biomasa de las presas en relación al pequeño tamaño del estómago de los pulpos de esta edad.

La relación de proporción entre el peso húmedo de los tres tipos de presa con los tamaños correspondientes a las categorías experimentales fue calculado a partir de datos de tallas y pesos medidos para diferentes tamaños de presa y es de aproximadamente 20:10:1 (cangrejos:palaemónidos:anfípodos). A pesar de que el exoesqueleto (que supone gran parte

del peso del animal) de palaemónidos y cangrejos era desechado por el pulpo, esta relación muestra que seguramente cada tipo de presa inducía un nivel distinto de saciedad en los animales. Una saciedad diferencial para los diferentes tipos de presas explicaría que los anfípodos hayan sido las únicas presas que llegaron a ser consumidas en números y proporciones altas por los pulpos cuando fueron ofrecidas sin otra opción de alimento (Figura 9).

En este sentido se puede sugerir que las diferencias en los tiempos totales de consumo para cada tipo de presa una vez que esta había sido capturada pudieron haber velado las evidencias de preferencia de los pulpos por atacar a los cangrejos. Comparando los resultados de los dos experimentos de depredación (uno con cangrejos y otro sin cangrejos como alternativa de alimento), se observa que la combinación cangrejos-palaemónidos resultó en una proporción de consumo de 5:1 y 1:1 cangrejos:palaemónidos cuando los pulpos tuvieron y no tuvieron opción de elegir, respectivamente (Tabla 2, Figura 7), indicando que cuando los cangrejos están presentes los pulpos los consumen 5 veces más que la presa alternativa. Esto sugiere que cangrejos y palaemónidos son similares en lo que se refiere a la forma como fueron buscadas, detectadas, atacadas, capturadas y manipuladas por los pulpos, y que las diferencias observadas al estar ambas presentes pudieron deberse a que los pulpos eligieron atacar a cangrejos en lugar de palaemónidos. Una vez atacadas, las presas fueron consumidas y a partir de este momento, el consumo de la siguiente presa fue mejor explicada por las nuevas abundancias relativas de ambas presas y por el nivel de saciedad del depredador, que por sus preferencias alimentarias. Lo mismo, sin embargo, no ocurrió para la combinación palaemónidos-anfípodos, en donde las proporciones de consumo fueron 1:2 y 1:1 palaemónidos por anfípodo al ser presentadas solas y en simultáneo, respectivamente (Figura 9, Tabla 3). Si bien la ausencia de preferencias alimentarias era el resultado esperado, cabe notar que el número de anfípodos consumidos casi dobló el de palaemónidos cuando las presas fueron presentadas por separado, indicando que algún factor ajeno a la preferencia influyó en este mayor consumo. En este caso, no solo el tamaño de los anfípodos es considerablemente menor al de los palaemónidos, sino que su peso húmedo promedio es casi 20 veces menor (anfípodos: $0.003g \pm 0.001g$; palaemónidos: $0.062 \pm 0.001g$). Ésta diferencia pudo haber afectado de dos maneras a la cantidad de presas consumidas. Por una parte, el aporte individual de cada anfípodo al estomago del pulpo, es menor que el de cada palaemónido, y por tanto, cada pulpo puede consumir un mayor número de los primeros que de los segundos; y por la otra, el menor tamaño de los anfípodos pudo haber resultado en una disminución de los tiempos de manipulación y de digestión que les permitió a los pulpos

consumir un mayor número de ellos en el mismo tiempo experimental. Explicaciones de la preferencia alimenticia basadas en los tiempos de manipulación de los depredadores han sido antes ofrecidas por Kislalioglu y Gibson (1976) y Metha (2003), y algunos autores (Knutsen y Veá Salvanes, 1999; Aljetlawi, *et al.*, 2004) han sugerido que los tiempos de manipulación de depredadores pequeños pueden aumentar cuando consumen presas grandes relativas a su propio tamaño. Además del tamaño de las presas, observaciones personales realizadas durante las pruebas piloto indican que los anfípodos son consumidos prácticamente en su totalidad, mientras que la cabeza y el exoesqueleto de los palaemónidos son rechazados, lo que implica también un aumento en el tiempo de su manipulación.

A pesar de que los juveniles de *O. maya* presentan respuestas de ataque parecidas a las de los adultos y cuentan con todos los elementos necesarios para la caza desde sus primeros días de vida (Boletzky, 2003; Moguel, *et al.*, 2009), la relación del largo de los brazos (principal órgano para la caza) con respecto al total del cuerpo aumenta a medida que éstos crecen (Boletzky, 1977; Moguel, *et al.*, 2009), y con el tiempo van volviéndolos más rápidos, más móviles y más efectivos en el manejo y captura de presas (Hanlon y Messenger, 2005). Esto indica que la capacidad predatoria de los juveniles tempranos, es limitada, y permite sugerir que experimentos futuros contemplen el uso de tiempos de depredación prolongados, que aseguren la exposición consecutiva de los pulpos a números equitativos de las presas una vez que la digestión de las primeras consumidas haya sido completada. Dado que tiempos experimentales más prolongados podrían mostrar patrones de consumo diferentes a los observados en el presente estudio, es importante advertir que éstos pueden ser el resultado de efectos de aprendizaje por asociación (ya sea en positivo o en negativo) que ocurren durante el periodo de alimentación, y que se vuelven más probables a medida que aumenta el tiempo experimental.

Cuando las presas fueron presentadas al mismo tiempo, el número de palaemónidos y anfípodos consumidos fue el mismo (1:1), por lo que no se presentó preferencia alguna. Este resultado concuerda con la hipótesis planteada en este trabajo, que está fundamentada en que los pulpos son depredadores versátiles y oportunistas, bien adaptados a ambientes variables donde por tanto tendrán que consumir diferentes tipos de presas, además necesitan grandes cantidades de alimento para satisfacer energéticamente sus elevadas tasas metabólicas y de crecimiento (Lee, *et al.*, 1991; Domingues, *et al.*, 2007), y son capaces de ajustar sus enzimas digestivas a diferentes tipos de alimento (Águila, *et al.*, 2007), por ello si su

presa preferida no está entre las opciones que se le presentan, resultaría ventajoso que se alimentasen de lo que esté disponible para satisfacer dichas necesidades.

EXPERIMENTOS DE RESPUESTA A ESTÍMULOS:

La selección de una presa es interpretada normalmente como el resultado de un proceso de evaluación en el cual el depredador elige o no una de entre todas las alternativas que se le presentan (Gumbert, 2000). De todas las etapas que componen el proceso de depredación, la de ataque es la que refleja la intencionalidad del depredador y tras la información recopilada durante las etapas anteriores (búsqueda, encuentro y reconocimiento) en ésta se toma la decisión de intentar o no capturar a la presa. El análisis del número de ataques como variable de respuesta evita la necesidad de tener en cuenta otros factores como la saciedad o el aporte diferencial de cada presa al estómago del pulpo, factores que pueden introducir confusión con respecto a la pregunta sobre la intención de cazar exhibida por un depredador. Además, en las pruebas de depredación el nivel de hambre determina la probabilidad de que el depredador busque una nueva presa (Jeschke, *et al.*, 2002), lo que compromete la independencia estadística de los datos, ya que a medida que el pulpo va consumiendo presas, las probabilidades de consumir otras nuevamente fluctúan dependiendo de la saciedad y de la experiencia inmediata anterior (Manly, 2006; Underwood y Clark, 2005). En contraposición, al considerar solo la primera respuesta de ataque de cada pulpo, los datos obtenidos para el análisis estadístico son perfectamente independientes.

En el caso de los pulpos, los factores más determinantes en la evaluación de sus presas, son en primer término los visuales, con el movimiento como estímulo principal (Boal y Golden, 1999), y en segundo, los químicos (Chase y Wells, 1986; Lee, 1992; Mather y Anderson, 2007). Ambos factores actúan tanto por separado, como de forma integrada (Kuba, M. *Com. Pers.*)

1. Preferencia innata:

La existencia de preferencias anteriores a cualquier tipo de aprendizaje, ha sido demostrada en varias ocasiones en el mundo animal, tanto en experimentos a base de estímulos visuales (Kelber, 1997; Gumbert, 2000) como químicos (Riffel, *et al.*, 2008; Dormont, *et al.*, 2010). Éste patrón innato de preferencia podría ayudar a explicar qué características son importantes en el

medio natural en el momento de seleccionar el alimento (Kelber, 1997). La capacidad de reconocer y discriminar entre patrones espaciales y formas de los objetos es importante en muchos aspectos ecológicos (Kelber, 2002) y evolutivos (Riffel, *et al.*, 2008), entre ellos la detección de presas potenciales por parte de un depredador mediante patrones en este caso visuales y de quimiorrecepción.

Los resultados de los experimentos de respuesta de ataque mostraron, tal como se esperaba, que los pulpos con sólo 7 días de edad atacaron preferencialmente a cangrejos cuando los palaemónidos eran la otra opción (Tabla 4 y Figura 11). Sin embargo, no ocurrió lo mismo cuando las dos presas alternativas eran palaemónidos y anfípodos, y los pulpos atacaron a ambas presas de manera similar (Tabla 5 y Figura 12). Esto es, cuando los cangrejos eran una de las dos opciones de alimento, los ataques fueron el resultado de una decisión activa de atacar cangrejos y no palaemónidos. En contraste, cuando los cangrejos no estaban entre las opciones, los pulpos atacaron a las dos presas alternativas respondiendo a ellas de la misma manera que si no hubiesen tenido posibilidad de optar; es decir, los ataques fueron una respuesta pasiva ante cualquier presa potencial.

Dado que ningún pulpo había estado en contacto con las presas antes de los experimentos y que este tiempo incluyó toda su vida, podemos asegurar que todos los individuos experimentales recibieron por primera vez los estímulos visuales y quimiotáctiles provenientes de sus presas en el instante en que éstas fueron liberadas dentro de los acuarios experimentales. Esto constituye una evidencia a favor de la idea de que dicha preferencia es de carácter innato, es decir, que responde a una imagen de búsqueda heredada.

La existencia de preferencias de alimento innatas en los cefalópodos ha sido previamente reportada en sepias, quienes a los 3 días de edad mostraron preferencia por atacar camarones, su presa más habitual, cuando los cangrejos fueron la otra opción (Darmaillacq, *et al.*, 2004a).

Es importante subrayar que para que pueda ser corroborada la preferencia alimentaria tal y como fue definida en el presente trabajo (*sensu* Barbeau y Sheibling, 1994) es requisito que los depredadores incluyan diversos tipos de presas en su dieta, por tanto, que sean en cierto grado generalistas. En otras palabras, un depredador especialista no puede “preferir” la presa en la que se ha especializado, pues en realidad la consume por encima de las demás porque ninguna otra constituye una alternativa adecuada. En ese sentido, la presa preferida, debe tener un valor especial para el depredador, por lo cual su predilección por consumirla constituye un atributo que se ha fijado a lo largo del tiempo evolutivo, junto con los

mecanismos que aseguran que se mantenga dicha asociación. Si ambas presas son comidas con normalidad y en las mismas proporciones cuando se presentan por separado, entonces, debería haber buenas razones para que los cangrejos hayan sido seleccionados naturalmente como una imagen de búsqueda innata, y que dicha imagen sea heredada de una generación a la siguiente.

Los cangrejos braquiuros son diversos, muchos de ellos son abundantes en el medio marino que habitan los pulpos y tienen tamaños apropiados para los pulpos adultos (Power, 1977; Rosas, *et al.*, 2008). Además, son lo suficientemente móviles para disparar una respuesta de ataque en depredadores para quienes el estímulo inicial es el movimiento (Boyle, 1975). Quizás presas como los peces también disparan el instinto de caza, pero son menos vulnerables a la captura por pulpos dada su mayor velocidad de nado (Wardle, 1975; Drucker y Lauder, 2000). Otros crustáceos como las langostas, quizás gocen de mejores estructuras y técnicas de defensa además de vivir en cuevas guarecidas, que les brindan protección (Kelly, *et al.*, 1999). A diferencia de medusas, anémonas y erizos, los cangrejos no tienen sustancias neurotóxicas ni espinas cubriéndoles la totalidad del cuerpo, aunque presentan quelípedos y estructuras de defensa en todo el caparazón (Power, 1977). Estas que pueden ser poderosas armas ante oponentes de tamaños similares a los suyos, pero que ante un pulpo de tamaño mediano, con todos los tentáculos además de la umbrela siendo utilizados durante el ataque, pueden representar poca defensa. Por su movilidad, sus hábitos bentónicos, su abundancia y su diversidad, quizás sean presas ubicuas, más fáciles de detectar, perseguir y capturar que otros tipos de organismos acuáticos.

En cuanto a las otras presas utilizadas en los experimentos, tanto anfípodos como palaemónidos son crustáceos de características en muchos aspectos similares a las de los cangrejos: son visibles, relativamente fáciles de detectar, aunque por su tamaño (los anfípodos son más pequeños) y coloración (los palaemónidos son más transparentes), quizás sean menos conspicuos. Además, ni anfípodos ni palaemónidos cuentan con quelípedos poderosos como estructuras defensivas importantes, por lo que podrían estar incluso más desprotegidos que los cangrejos, y ambos, aunque tienen diferente tipo y dirección de movimiento, son lo suficientemente lentos como para poder ser atrapados por un pulpo.

Por otra parte, investigaciones en curso sobre los requerimientos nutricionales del pulpo *O. maya* apuntan a la idea de que la proteína animal proveniente de los crustáceos les brinda aminoácidos (Arg, Ile y Lys) que son esenciales para un óptimo crecimiento (Águila, *et al.*, 2007; Domingues, *et al.*, 2007, Cerezo, *et al.*, 2008). Sin embargo, no parece ser el aspecto

nutricional el que hace la diferencia por sí sólo entre cangrejos y palaemónidos, dado que el perfil de aminoácidos es prácticamente igual para ambos y producen en los juveniles de *O. maya* crecimientos muy similares (Rosas, C., *Com. Pers*). Por tanto, dado que las tres presas presentan características parecidas, perfiles de aminoácidos comparables, y que todas son atacadas en proporciones similares cuando son presentadas solas, se sugiere que debe haber algún componente en los cangrejos, o bien un conjunto de ellos con propiedades emergentes que hace con que éstos sean seleccionados activamente frente a las otras opciones de presa.

En trabajos con otras especies de pulpo Villanueva, *et al.*, (2004) han sugerido que el alimento a base de cangrejo podría jugar un papel principal en el metabolismo proteico de los pulpos, explicando así su valor nutricional. Sin embargo, para identificar las características que hacen de los cangrejos una presa preferida son necesarios estudios adicionales que analicen a fondo tanto las características nutricionales (contenido energético, moléculas esenciales y su papel en las principales rutas metabólicas, etc.) como las morfológicas (forma, color y contraste, tamaño relativo, cantidad de biomasa, etc.) y motoras (dirección y velocidad de movimiento, hábitos y téctinas de defensa y/o escape, etc.) de este sistema depredador-presa.

A pesar de que tiene sentido que exista una preferencia innata por un tipo de presa que presenta todas las características idóneas para ser identificada, atrapada y consumida siempre que se presente como una alternativa, al mismo tiempo, resultaría ventajoso que otros mecanismos no-preferenciales operen comandando la selección de presas siempre que los cangrejos no sean una opción disponible como alimento.

Autores previos han sugerido que contar con una imagen de búsqueda heredada puede resultar en una ventaja que le confiere al individuo no solo la posibilidad de crecer más rápido (imagen de búsqueda de alimento (Kelber, 1997; 2002)), de reproducirse más eficientemente (imagen de búsqueda sexual; (Bogani, *et al.*, 2002)), sino también de sobrevivir (imagen de búsqueda de depredadores (Kelber, 2002)). Algunas de estas ventajas se maximizan durante los primeros días de vida, ya que la falta de experiencia en distinguir una presa de un depredador potencial puede llevar a errores fatales. Otros mecanismos de adquisición de la preferencia como pueden ser el aprendizaje por asociación o la impronta, conllevan el riesgo que va implícito en la exploración por prueba y error, donde el error, podría significar la muerte.

La preferencia innata, sin embargo, sería desventajosa si resulta en una imagen de búsqueda única cuya consecuencia sea la exhibición de respuestas de ataque exclusivamente cuando un

pulpo es estimulado por un cangrejo. Una situación así en el caso del pulpo conduciría a tasas de ingestión disminuidas y crecimiento lento, dos rasgos que no son característicos de los pulpos en general, ni en *O. maya* en particular (Domingues, *et al.*, 2007; Rosas, *et al.*, 2007a). Si por el contrario, la preferencia innata no redundaba en exclusividad en el consumo de un tipo único de presa (por ejemplo en un depredador especialista), entonces no representa más que la ventaja de saber identificar el alimento más conveniente.

En otros aspectos, la posibilidad no excluyente de identificar a las presas al nacer sin necesidad de estímulos provenientes de ellas (impronta) ni de aprender a reconocerlas, debe representar una ventaja especialmente para depredadores que no tienen ningún tipo de cuidado parental, son de hábitos solitarios, tienen tasas de crecimiento muy elevadas, requerimientos nutricionales muy específicos y no tienen fases larvarias en las que los tipos de presa, los requerimientos fisiológicos, etc., cambian a medida que éstos crecen.

2. Impronta:

En el presente estudio, el proceso por el cual los animales alimentados desde nacidos con una presa no preferida, podrían mostrar una preferencia posterior por ella, ha sido considerado aprendizaje por asociación, siendo la ingestión del alimento, la retribución. Así, se ha llamado impronta al proceso mediante el cual los animales que han sido sometidos únicamente a estímulos químicos y/o visuales de una presa (pero no la han consumido), podrían llegar a mostrar preferencia por ella, aun cuando inicialmente no era la preferida.

Los resultados del experimento de impronta mostraron que a pesar de haber sido expuestos los pulpos a los estímulos químicos y visuales provenientes de palaemónidos durante 48 horas después de nacidos, *O. maya* de 7 días no cambiaron su preferencia inicial por atacar cangrejos (Tabla 6, Figura 13).

Este resultado contrasta con los resultados obtenidos en experimentos similares realizados con sepias (Darmaillacq, *et al.*, 2006) en los que la preferencia por camarones pudo ser modificada tras la exposición ante estímulos visuales de una presa no preferida (cangrejos). En el caso del trabajo citado, dicha exposición ocurrió durante las primeras 5 horas tras la eclosión y durante un periodo de tiempo de 1-2 horas. Dado que el momento de la exposición en el presente trabajo fue aproximadamente similar, el tiempo de exposición fue mayor, y la cantidad de presas usadas para estimular a los pulpos fue mayor a los empleados por Darmaillacq *et al.* (2006) las divergencias en los hallazgos no pudieron deberse a falta de estímulos en oportunidad, tiempo o cantidad. Sin embargo, dado que el diseño experimental

empleado para determinar las preferencias difiere en aspectos muy importantes con el utilizado en el presente trabajo, ambos estudios no son comparables. En su trabajo, los autores no contemplan la posibilidad de que los cangrejos no sean una presa adecuada para las sepias, que no represente una imagen similar a la de los camarones y que, por lo tanto, no sea equiparable en cuanto a la forma en la que es buscada, capturada y consumida en caso de que no hubiera otra disponible. En éste caso, los datos muestran no solo que la preferencia no se pudo cambiar, sino que se mantuvieron los mismos números y proporciones de ataques que cuando no hubo exposición a estímulos de la presa no preferida. Estos resultados indican que dicha exposición no tuvo efecto alguno sobre la selección de presa en los pulpos de 7-8 días de edad (ver Tabla 4, Figura 11).

Tanto las sepias como los pulpos comparten la característica de no gozar de cuidado parental (Darmaillacq, *et al.*, 2004a; Hanlon y Messenger, 2005; Healy, 2006) característica que haría especialmente ventajoso que los juveniles tempranos pudieran adquirir la conducta de preferir mediante la impronta de aquellas presas que son abundantes en su hábitat más inmediato. Dado que son especies que necesitan grandes cantidades de alimento para crecer y satisfacer sus requerimientos energéticos (Boletzky, 1977), el mecanismo de la impronta podría significar una ventaja en las primeras fases de la vida, cuando crecer rápido es una de las mejores formas de sobrevivir.

En lo que respecta a la impronta alimentaria, se ha sugerido (Schausberger, *et al.*, 2010) que ésta puede resultar ventajosa cuando la disponibilidad de presas varía poco en cada generación, y una determinada presa (en este caso la preferida de forma innata) es difícilmente consumible para los juveniles tempranos pero no para los adultos. En el caso de los pulpos *O. maya*, los juveniles están morfológica y fisiológicamente preparados para alimentarse del mismo tipo de presas que los adultos (crustáceos decápodos, gasterópodos, bivalvos e incluso otros cefalópodos; Smith, 2003; Ibáñez y Chong, 2008; Moguel, *et al.*, 2009). En el presente trabajo, los pulpos desde 7 a 16 días de edad fueron observados alimentándose de palaemónidos, cangrejos y anfípodos vivos, durante los experimentos, así como de bivalvos durante las pruebas preliminares.

Esta especie tiene una distribución geográfica restringida, y el hábitat que ocupan (litoral de sedimento arenoso-limoso de baja energía con algunos arrecifes rocosos, cubierto en parte por la fanerógama *Thalassia testudinum*, y por diversas algas (Rosas, *et al.*, 2008)) es relativamente estable, con bastante disponibilidad de alimento. Sin embargo, algunas de las presas habituales en adultos no están realmente disponibles en pequeño tamaño, en el hábitat

inmediato de los juveniles (ej: camarones), así como otras, consumibles por los juveniles, no alcanzan tamaños apropiados para ser consumidas por los adultos (ej: anfípodos), lo que resulta en una variación del tipo de presas en la escala ontogénica, no siendo la condición idónea para que se den procesos de impronta alimentaria

3. Aprendizaje asociativo

Hay relativamente poco conocimiento acerca de la relación entre las preferencias alimentarias innatas y las adquiridas por aprendizaje. Cuál de las dos tenga una mayor influencia en el organismo en cuestión, generalmente depende del contexto ecológico (Kelber, 2010). Se ha demostrado que las preferencias innatas pueden persistir por largo tiempo, incluso después de eventos de aprendizaje (Gumbert, 2000; Kelber, 2002; Riffel, *et al.*, 2008), y algunos autores sugieren que las habilidades de aprendizaje deberían ser ventajosas bajo condiciones naturales de predictibilidad ambiental intermedia, lo suficientemente impredecibles como para mostrar un comportamiento rígido, pero lo suficientemente predecibles como para ajustar la propia conducta a los cambios (Papaj y Lewis, 1993, *citado por* Kelber, 2010).

Los resultados de este estudio, indicaron que la preferencia innata por atacar cangrejos no puede ser modificada mediante aprendizaje asociativo (Tabla 7). Los pulpos de 16 días que habían sido alimentados únicamente con palaemónidos hasta el día de la prueba, atacaron en mayor proporción a cangrejos que a palaemónidos cuando estos fueron presentados en conjunto que cuando fueron presentados por separado (Tabla 7, Figura 14). Este resultado parece contrastar con los numerosos estudios realizados con cefalópodos desde hace más de medio siglo, y que han constatado la capacidad que estos tienen para aprender, tanto por medio de señales visuales (Messenger y Sanders, 1972; Fiorito y Scotto, 1992), como químicas (Chase y Wells, 1985; Lee, 1992; Darmaillacq, *et al.*, 2004b). Sin embargo, este hallazgo no implica que no haya habido un aprendizaje por parte de los pulpos, sino que sólo comprueba que mediante este mecanismo no se modificó la preferencia anterior. El aprendizaje, por tanto, pudo haber ocurrido afectando en otros componentes de la alimentación, como por ejemplo, incrementando la eficiencia de los animales en el forrajeo, o el incremento del rendimiento del alimento mediante la reducción de los tiempos de búsqueda, manipulación y energía invertida en el forrajeo (Shifman y Cohen, 2001; Mather y Anderson, 2007); pudo haber mejorado las técnicas de caza (Croy y Huges, 1991), y reducido el riesgo de identificar incorrectamente una presa o depredador potencial. Asimismo, estos resultados tampoco aseguran que el aprendizaje por asociación no pueda inducir preferencia por una presa potencial bajo ciertas condiciones específicas, por ejemplo, cuando los cangrejos no sean una

de las opciones. Si esto se verificase, habría que descartar la inmadurez de los pulpos de 16 días como explicación de los resultados obtenidos en este estudio.

Podría parecer ilógico que un animal generalista y con demostrada capacidad para aprender como es el pulpo, no pueda cambiar sus preferencias innatas cuando es condicionado con otra presa potencial que consume con normalidad cuando los cangrejos no están presentes. Sin embargo, es razonable pensar que una conducta (perseguir una imagen de búsqueda) que ha sido seleccionada naturalmente, lo haya sido porque reportó al individuo en cuestión beneficios tales que derivaron en una elevada adecuación. No se debe confundir la capacidad que presenta *O. maya* de alimentarse de presas alternativas cuando la preferida no está presente, con la capacidad de modificar dicha preferencia. Los resultados de este trabajo indican que en escalas de tiempo muy pequeñas (15 días) la ausencia permanente de cangrejos y condicionamiento con otras presas no modifica el carácter conductual de atacar preferencialmente a cangrejos. Sin embargo no es posible determinar si esto ocurriría en escalas de tiempo mayores donde los componentes ambientales cobran importancia.

En el caso de los pulpos, los estudios sobre su capacidad de aprender han sido realizados casi en su totalidad con animales adultos, y muy pocos han sido dirigidos a examinar las capacidades de aprendizaje de los juveniles. Al respecto, solo se han hecho algunos trabajos con sepias, en los que se sugirió que la memoria a largo plazo de los juveniles tempranos (8 días), era limitada. Dickel, et al., 2001, comprobaron que mientras las sepias de 30, 60 y 90 días mostraron una mejora en su capacidad de retención mediante aprendizaje por el procedimiento "prawn in a tube", no sucedió así para los animales de 8 días. Estos autores sugieren que la edad tiene un efecto importante en el desempeño de las sepias durante la fase de entrenamiento. Los juveniles de 8 días mostraron poseer únicamente algún tipo de memoria de corto plazo, pero fueron incapaces de mantener lo aprendido cuando hubo intervalos entre entrenamientos de 30 minutos (Dickel, et al., 2000; 2001). Por lo anterior, es posible que la capacidad de retención implicada en el aprendizaje pueda estar limitada en los juveniles tempranos de *O. maya*, o bien, que las diferencias entre especies en las respuestas aprendidas sean más marcadas que lo que habitualmente se acepta. Al respecto, Geffeney, et al., (2002) señalaron que existe la posibilidad de que haya diferencias adaptativas en las funciones fisiológicas entre distintas poblaciones o especies relacionadas.

A pesar de que los estudios acerca de las capacidades de aprendizaje de los pulpos son muy numerosos, hasta el momento no se había realizado ninguno que evaluara la capacidad de los juveniles de aprender con respecto a la preferencia de presa. Los resultados obtenidos en este

estudio prueban que existe una preferencia innata, por atacar cangrejos que aparentemente no puede ser cambiada mediante los procesos aquí estudiados, sin embargo, el campo está abierto para la realización de nuevas investigaciones que profundicen en la posibilidad de crear preferencias aprendidas nuevas entre tipos de presas que no sean cangrejos. Resultados en este sentido serían de mucha utilidad en el campo de la acuicultura y la pesca con carnada.

Por otro lado, aquí se ha determinado que la preferencia de ataque existe en respuesta a una imagen completa de la presa, entendiendo por imagen de búsqueda en este caso, el conjunto de características químicas, y visuales (forma, color, tipo de movimiento) típicas de los cangrejos. Sin embargo, como parte de las posibilidades de investigación futura, sería interesante profundizar en la identificación de los atributos o características de los cangrejos que son clave para desatar la respuesta de ataque por parte de los pulpos.

Por último, los resultados aquí obtenidos sobre preferencias innatas y su persistencia ante mecanismos que trataron de contrarrestarla, muestran que a pesar de que la conducta animal es resultado tanto de los procesos evolutivos como de la experiencia, en las primeras etapas de la vida de los pulpos los primeros son los dominantes, lo que no descarta que el aprendizaje por asociación pudiera revertir las preferencias innatas en pulpos adultos.

CONCLUSIONES

Los pulpos *O. maya* de 7 días de edad no presentaron preferencia por consumir ningún tipo de presa en particular.

Los pulpos *O. maya* de 7 días de edad presentan una preferencia innata por atacar cangrejos cuando la alternativa son los palaemónidos.

Los pulpos *O. maya* de 7 días de edad no presentan preferencia por atacar a ninguna presa en particular, cuando los cangrejos no son una de las opciones ofrecidas

La preferencia de los pulpos *O. maya* de 7 días de edad por atacar cangrejos, no puede ser modificada mediante impronta

La preferencia de los pulpos *O. maya* de 16 días de edad por atacar cangrejos, no puede ser modificada mediante aprendizaje asociativo.

REFERENCIAS

- Agin V., Chichery R., Dickel L., y Chichery M.P. 2006. The “prawn-in-the-tube” procedure in the cuttlefish: Habituation or passive avoidance learning? Cold Spring Harbor Laboratory Press ISSN 1072-0502/06; 13:97–101.
- Aguila, J., Cuzon, G., Pascual, C, Domingues, P., Gaxiola, G., Sánchez, A., Maldonado, T. y Rosas, C. 2007. The effects of fish hydrolysate (CPSP) level on *Octopus maya* (Voss and Solis) diet: Digestive enzyme activity, blood metabolites, and energy balance. *Aquaculture* 273 (2007) 641–655.
- Allainé, D.; Rodriguez I., Le Berre M. y Ramousse R. 1994. Habitat preferences of alpine marmots *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology*. 72: 2193-2198.
- Aljetlawi, A., Sparrevik, E. y Leonardsson, K. 2004. Prey-Predator Size-Dependent Functional Response: Derivation and Rescaling to the Real World. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 73, No. 2 (Mar., 2004), pp. 239-252.
- Ambrose, R.F. 1983. Midden formation by Octopuses: The role of biotic and abiotic factors. *Marine Behaviour and physiology*, 10 137-144.
- Ambrose, R.F. y Nelson, B.V. 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. *Marine Ecology*, 4, 251-261
- Ameyaw-Akumfi, C. y Hughes, R.N. 1987. Behaviour of *Carcinus maenas* feeding on large *Mytilus edulis*. How do they asses the optimal diet? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 38: 213-216, 1987.
- Arreguín-Sánchez, F. 2000. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the Northern continental shelf of Yucatán, México. *Ecological modelling* 129: 119-129.
- Avital, E. y Jablonka, E. 2000. *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge University Press. 433 pags.
- Barbeau, M. A. y R. E. Sheibling. 1994. Behavioural mechanisms of prey size selection by sea star (*Asterias vulgaris* Verril) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on

- juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) (Gimelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 180: 103-136.
- Barbosa, P. y Castellanos, I. (Eds.) 2005. Ecology of Predator-Prey interactions. Oxford University Press. 1ª ed.
 - Blanc A. y Daguzan J. 2000. Size selectivity in the diet of young cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Sepiidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* (2000), 80, 1137-1138
 - Boal, J.G., Golden D.K. 1999. Distance chemoreception in the common cuttlefish, *Sepia officinalis* (Mollusca Cephalopoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235 (1999) 307–317.
 - Boal, J.G., Wittenberg, K.M., R.T. Hanlon, R.T. 2000. Observational learning does not explain improvement in predation tactics by cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behavioural Processes* 52 (2000) 141–153.
 - Bogani, J.M., Lanuza, E., Hernández, A., Novejarque, A. y Martínez-García, F. 2002. Attractive properties of sexual pheromones in mice: Innate or learned? Volume 77, Issue 1, September 2002, Pages 167-176.
 - Boletzky, S.v. 1977. Post-Hatching Behaviour and Mode of Life in Cephalopods. *Symp. Zool. Soc. Lond.* (1977) No 38. 557-567.
 - Boletzky, S.v. 2003. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. *ADVANCES IN MARINE BIOLOGY VOL 44*. ISBN 0-12-026144-8. Academic Press.
 - Boletzky, S.v. y Hanlon, R.T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. *Memories of the National Museum of Victoria*, 44, 147-187.
 - Boycott, B. B., and J. Z. Young. 1955. Memories controlling attacks on food objects by *Octopus vulgaris* Lamarck. *Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 27, 232-249.
 - Boyle, P. R. 1975. Receptor Units Responding to Movement in the octopus mantle. *J. Exp. BM.* (1976), 65, 1-9
 - Burghardt, G.M., y Hess, E. 1965. Food Imprinting in the Snapping Turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, Vol. 151.

- Byrne, R. A., Kuba, M., & Meisel, D. V. 2004. Lateralized eye use in *Octopus vulgaris* shows antisymmetrical distribution. *Animal Behaviour*, 68, 1107–1114.
- Byrne, R.A., Kuba, M.J., Meisel, D.V., Griebel, U., Mather, J.A. 2006. Octopus arm choice is strongly influenced by eye use. *Behavioural Brain Research* 172 (2006) 195–201.
- Cabrera, J.L. y Defeo, O. 2001 Daily bioeconomical analisis in a multispecific artisanal fishery in Yucataán, México. *Aquat. Living Resour.*, 14, 19–28.
- Carew, T. J. & Sahley, C. L. 1986. Invertebrate learning and memory: from behavior to molecules. *Annual Review of Neuroscience*,9, 435–487.
- Cerezo, J., Hernández, M.D., Aguado Giménez, F. y García, B. 2008. Growth, feed efficiency and condition of common octopus (*Octopus vulgaris*) fed on two formulated moist diets. *Aquaculture* 275 (2008) 266–273
- Chapman, M. G. 2000. Poor design of behavioural experiments gets poor results: examples from intertidal habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 77-95.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am Nat.* 1976. Vol. 110, pp. 141
- Cheson, J., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59(2), 1978, pp. 211-215.
- Chase, R. y Wells, M.J. 1986. Chemotactic behavior in Octopus. *J. Comp. Physiol. A.* 158:375-381
- Chichery, R. and Chichery, M.P. 1992. Learning performances and aging in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Exp. Gerontol.* 27: 233–239.
- Cole, P.D. y Adamo S.A. 2005. Cuttlefish (*Sepia officinalis*: Cephalopoda) hunting behavior and associative learning. *Anim Cogn.* 8: 27–30
- Crowe, T. P. y Underwood A.J. 1998. Testing behavioural "preference" for suitable microhabitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225: 1-11.

- Croy, M y Hughes, R.N. 1991. The role of learning and memory in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.*, 1991, 41, 149-159.
- Darmaillacq, A.S., Chichery, R., y Dickel, L. 2006. Food imprinting, new evidence from the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Biol. Lett.* 2, 345–347
- Darmaillacq, A.S., Chichery, R., Poirier, R. Y Dickel, L. 2004(a). Effect of Early Feeding Experience on Subsequent Prey Preference by Cuttlefish, *Sepia officinalis*. Wiley Periodicals, Inc. *Dev Psychobiol* 45: 239–244,
- Darmaillacq A.S., Dickel, L., Chichery, M.P., Agin, V. y Chichery, R., 2004(b). Rapid taste aversion learning in adult cuttlefish, *Sepia officinalis*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 2004, 68, 1291–1298.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Berg, H., 1989. Does Prey Preference Change as a Result of Prey Species Being Presented Together? Analysis of Prey Selection by the Predatory Mite *Typhlodromus pyri* (Acarina: Phytoseiidae). *Oecologia* (1989) 81:302-309.
- Dickel, L., Boal, J. y Buddelman, B. 2000. The Effect of Early Experience on Learning and Memory in Cuttlefish. *John Wiley & Sons, Inc. Dev Psychobiol* 36: 101–110, 2000.
- Dickel, L., Chichery, M.P., Chichery, R. 2001. Increase of Learning Abilities and Maturation of the Vertical Lobe Complex During Postembryonic Development in the Cuttlefish, *Sepia*. *John Wiley & Sons, Inc. Dev Psychobiol* 40: 92±98, 2001.
- Domingues, P., López, N., Muñoz, J.A., Maldonado, T., Gaxiola, G. y Rosas, C. 2007. Effects of a dry pelleted diet on growth and survival of the Yucatan octopus, *Octopus maya*. *Aquaculture Nutrition* 2007 13; 273–280.
- Dormont, L., Jay-Robert, P., Bessièrre, J.M., Rapior, S y Lumaret, J.P. 2010. Innate olfactory preferences in dung beetles. *The Journal of Experimental Biology* 213, 3177-3186. © 2010.
- Drucker, E.G. y Lauder, G.V. 2000. A hydrodynamic analysis of fish swimming speed: wake structure and locomotor force in slow and fast labriform swimmers. *The Journal of Experimental Biology* 203, 2379–2393 (2000).

- Drummond, H. 1983. Aquatic Foraging in Garter Snakes: A Comparison of Specialists and Generalists. *Behaviour*, Vol. 86, No. 1/2 (1983), pp. 1-30
- Elner, R.W. y Hughes R.N. 1978. Energy Maximization in the Diet of the Shore Crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 47, No. 1 (Feb., 1978), pp. 103-116.
- Evans, H.E. 2002. A review of prey choice in Bembicine sand wasps (*Hymenoptera sphecidae*). *Neotropic. Entomol.* 31:1-11.
- Fast S.T. y Ambrose W. 1976. Prey Preference and Hunting Habitat Selection in the Barn Owl. *American Midland Naturalist*, Vol. 96, No. 2 (Oct., 1976), pp. 503-507.
- Fiorito, G., Scotto, P., 1992. Observational learning in *Octopus Vulgaris*. *Science* 256, 545–547.
- Fiorito, G., y Gherardi F. 1999. Prey-handling behaviour of *Octopus Vulgaris* (Mollusca Cephalopoda) on Bivalve preys. *Behavioural Processes* 46 (1999) 75–88
- Forsythe, J.W. y Hanlon R.T. 1997. Foraging and associated behavior by *Octopus cyanea* Gray, 1849 on a coral atoll, French Polynesia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209 (1997) 15-31.
- Geffeney, S., Brodie Jr., E.D., Ruben, P.C., Brodie, E.D., 2002. Mechanisms of Adaptation in a Predator-Prey Arms Race: TTX-Resistant Sodium Channels. *Science*, Vol 297 DOI: 10.1126/science.1074310.
- Graziadei, P. (1965). Sensory receptor cells and related neurons in cephalopods. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol* 30, 45.
- Griffiths, C.L. y Seiderer, J.L. 1980. Rock-lobsters and mussels. Limitations and preferences in a predator-prey system. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*. 44: 95-109.
- Grisley M.S., Boyle, P.R. y Key, L.N. 1996. Eye puncture as a route of antry for saliva during predation on crabs by the octopus *Eledone cirrhosa* (Lamarck). *Journal of Experimental Biology and Ecology*. 202 (1996) 225 – 237.
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terstis*): innate preferences and generalization after learning. *Behav Ecol Sociobiol* (2000) 48:36-43

- Guo, C. C.; J. S. Hwang y D. G. Fautin. 1996. Host selection by shrimps symbiotic with sea anemone: a field survey and experimental laboratory analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **202**: 165-176
- Gwaltney C. y Brooks, W.R. 1994. Host specificity of the Anemoneshrimp *Periclimenes pedersoni* and *P. yucatanicus* in the Florida Keys. *Symbiosis*, 16 (1994) 83-93.
- Hager, R. 2004. Behavioural ecology. *Encyclopedia of Life Sciences*. doi: 10.1038/npg.els.0003217
- Hanlon, R.T. y Forsythe, J.W. 1985. Advances in the laboratory culture of octopuses for biomedical research. *Laboratory Animal Science*, 33-40.
- Hanlon, R.T. y Messenger, J.B. 2005. *Cephalopod behaviour*. Cambridge University press. 4ª edición.
- Healy, S.D. 2006. Imprinting: Seeing Food and Eating It. *Current Biology* Vol 16 No 13, R502.
- Hochner, B., Shomrat, T. y Fiorito, G. 2006. The octopus: a model for a comparative analysis of the evolution of learning and memory mechanisms. *Biol. Bull.* 210: 308–317.
- Hughes, R.N. 1979. Optimal diets under the Energy Maximization premise: the effects of recognition time and learning. *American naturalist*. 113:209-221
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 1984, pp. 187-211.
- Ibáñez, C.M., Sepúlveda, R.D., Sanhueza, E., Ruiz, J.F. y Javier Chong, J. 2009. Estrategias de forrajeo de *Robsonella fontaniana* (d'Orbigny, 1834) (Cephalopoda: Octopodidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(2): 277-283.
- Ibañez, C.M. y Chong J.V. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 88(4), 793–798.
- Iglesias, J., Otero, J.J., Moxica, C., Fuentes, L., Sánchez, F.J., 2004. The completed life cycle of the octopus (*Octopus vulgaris*, Cuvier) under culture conditions: Paralarval rearing

- using *Artemia* and zoeae, and first data on juvenile growth up to 8 months of age. *Aquaculture International* 12(4-5), 481-487.
- Immelmann, K. 1972. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. *Adv. Study Behav.* 4:147-74
 - Immelman K. 1975. Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 6, pp. 15-37.
 - Iribarne, O.O., Fernández, M., Zucchini, H. 1991. Prey selection by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 148 (1991) 271-281.
 - Jeschke, J.M., Kopp, M. y Tollrian, R., 2002. Predator Functional Responses: Discriminating between Handling and Digesting Prey. *Ecological Monographs*, 72(1), 2002, pp. 95-112.
 - Juanes F. y Hartwick E.B. 1990. Prey Size Selection in Dungeness Crabs: The Effect of Claw Damage. *Ecology*, Vol. 71, No. 2, pp. 744-758.
 - Jubb, C.A., Hugues, R.N., y Rheinallt, J. 1983. Behavioural mechanisms of size-selection by crabs, *Carcinus maenas* (L.) feeding on mussels *Mytilus edulis* L. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 66: 81-87.
 - Kelber, A., 1997. Innate Preferences for Flower Features in the Hawkmoth: *Macroglossum stellatarum*. *The Journal of Experimental Biology* 200, 827–836 (1997).
 - Kelber, A., 2002. Pattern discrimination in a hawkmoth: innate preferences learning performance and ecology. *Proc. R. Soc. Lond. B*2002 269, 2573-2577
 - Kelber, A. 2010. What a hawkmoth remembers after hibernation depends on innate preferences and conditioning situation. *Behav Ecol* 21:1093–1097 (2010)
 - Kelly, S., MacDiarmid, A.B. y Babcock, R.C. 1999. Characteristics of spiny lobster, *Jasus edwardsii*, aggregations in exposed reef and sandy areas. *Marine and Freshwater Research* 50(5) 409 – 416.
 - Khan, R.N., Becker, J, Crowter, A., Lawn, I. 2003. Sea anemone host selection by the symbiotic saddled cleaner shrimp *Periclimenes holthuisi*. *Marine and freshwater Research*, 2003, 54, 653-656.

- Killen, S.S., Brown, J.A., and Gamperl, A.K. 2007. The effect of prey density on foraging mode selection in juvenile lumpfish: balancing food intake with the metabolic cost of foraging. *Ecology*. 2007 76, 814–825.
- Kislalioglu y Gibson. 1976. Prey handling time and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1976. Vol. 25, p p. 115-158; Nort Holland Publishing Company.
- Knutsen, I y Veia Salvanes, A.G. 1999. Temperature-dependent digestion handling time in juvenile cod and possible consequences for prey choice. *Mar Ecol Prog Ser*. Vol. 181: 61-79, 1999
- Krebs J.R. y Davies N.B. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3ª ed. Blackwell science Ltd.
- Lechowicz. 1982. The Sampling Characteristics of Electivity Indices. *Oecologia (Berl)* (1982) 52:22-30.
- Lee, P.G., Forsythe, J.W., DiMarco, F.P., DeRusha, R. y Hanlon, R.T. (1991) Initial palatability and growth trials on pelleted diets for cephalopods. *Bull. Mar. Sci.*, 49, 362–372.
- Lee, P.G. 1992. Chemotaxis by *Octopus maya* Voss et Solis in a Y-maze. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 153 (1992) 53-67.
- Lindstedt, K.J., 1971. Chemical control of feeding behavior. *Comp. Biochem. Physiol. A*, Vol. 39, pp. 553-581.
- Liszka, D. y J. Underwood. 1990. An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit-crab. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137: 47-62.
- López, E. 2009. Descripción histológica del desarrollo de la glándula digestiva de juveniles tempranos del pulpo *Octopus maya*. Tesis de Licenciatura. Universidad Tadeo Lozano. 78 Págs.
- Lorenz, K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.* 83:137-213, 289-413
- Mackay, D.A. y Underwood, A.J., 1977. Experimental studies on homing in the intertidal patellid limpet *Cellana tramoserica* (Sowerby). *Oecología (Berl.)* 30, 215-237.

- Maldonado, H. (1964). The control of attack by Octopus. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 47, 656--674 (1964).
- Manly, B.F.J., 2006. Letter to the Editor: On a proposed method for analyzing experiments on food choice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335 (2006) 154–155
- Mascaró, M. y R. Seed. 2000. Foraging behavior of *Carcinus maenas* (L.): comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *J. Shellfish Res.* 19 (1): 283-291.
- Mascaró, M., y Seed, R., 2001. Choice of prey size and species in *Carcinus maenas* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. *Hydrobiologia* 449: 159–170, 2001.
- Mascaró, M.; M. Magallón; X. Chiappa-Carrara; L. E. Hidalgo y N. Simões. 2006. Effect of predation and competition pressure on microhabitat selection by juvenile *Litopenaeus setiferus* and *L. vannamei*. XI Congress of the International Society for Behavioural Ecology, 24-28 de Julio 2006. Tours, Francia.
- Mascaró, M., Castillo, A.M., Simões, N. and Chiappa-Carrara, X. 2007. Variations in the feeding habits of *Callinectes rathbunae* in Las Palmas lagoon (southern Gulf of Mexico) in three temporal scales. *Crustaceana*. 80 (2): 139-160
- Mather, J.A. y Anderson, R.C. 2007. Ethics and invertebrates: A cephalopod perspective. *Diseases of Aquatic Organisms* 75 (2), pp. 119-129.
- Mather, J.A. 2008. Cephalopod consciousness: Behavioural evidence. *Consciousness and Cognition* 17 (2008) 37–48
- Messenger, J.B., 1971. Two stage recovery of a response in *Sepia*. *Nature* 232: 202–203.
- Messenger, J.B., 1977. Evidence that *Octopus* is color blind. *Journal of experimental biology*, 70, 49-55.
- Messenger, J.B. y Sanders, G.D. 1972. Visual preference and two-cue discrimination learning in octopus. *Anita. Behav.*, 1972, 20, 580-585

- Metha, R. 2003. Prey-Handling Behavior of Hatchling *Elaphe helena* (Colubridae). *Herpetologica*, Vol. 59, No. 4 (Dec., 2003), pp. 469-474.
- Moguel, O.C. (2007). Fisiología energética y nutrición del pulpo del Caribe *Octopus maya* (Voss y Solis). Tesis de Licenciatura. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. 46 Págs.
- Moguel, C.; Mascaró, M.; Avila-Poveda, O.; Caamal-Mosnreal, C.; Sánchez A.; Pascual, C. y Rosas, C. 2009. Morphological, physiological, and behavioral changes during postembryonic development of *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda). *En revisión*.
- Moran, M.J., 1985. The timing and significance of sheltering and foraging behavior of the predatory gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae). *J. Exp. Biol. Ecol.* 93, 103-114.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets, pp. 201-219. In P.R. BOYLE (editor). *Cephalopod life cycles*, Vol. II, Comparative Reviews. Academic Press, London.
- Ojeda F.P. y J.H. Dearborn. 1991. Feeding ecology of benthic mobile predators: experimental analyses of their influence in rocky subtidal communities of the Gulf of Maine. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 149: 13-44.
- Olabarria, C.; A. J. Underwood y M. G. Chapman. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat; an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia*. 132: 159-166.
- Packard, A. 1969. Visual acuity and eye growth in *O. vulgaris* (Lamarck). *Monitore zoologico italiano*, 3, 19-32.
- Packard, A. 1972. Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biol.Rev.* 47: 241–307.
- Partridge, L. (1976). Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their habitats. *Anim. Behav.* 24, p. 534-544.
- Power, L.W. 1977. A Catalogue and Bibliography TO THE CRABS (BRACHYURA) OF THE GULF OF MEXICO. *Contributions in Marine Science. Supplement to Volume 20.* December 1977.

- Punzo, F. 2002. Food imprinting and subsequent prey preference in the lynx spider, *Oxyopes salticus* (Araneae: Oxyopidae). *Behavioural Processes* 58 (2002) 177–181.
- Quintana, D., Rosas, C. y Moreno-Villegas, E. 2010. Relationship between nutritional and rearing parameters of *Octopus maya* juveniles fed with different rations of crab paste. *Aquaculture Nutrition*. Volume 17, Issue 2, pages e379-e388.
- Riffel, J., Alarcón, R., Abrell, L., Davidowitz, G., Bronstein, J. y Hildebrand, J.G. 2008. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth–flower interactions. Edited by Jerrold Meinwald, Cornell University, Ithaca, NY.
- Rissing, S.W., 1981. Prey Preferences in the Desert Horned Lizard: Influence of Prey Foraging Method and Aggressive Behavior. *Ecology*, 62(4), 1981, pp. 1031-1040.
- Rocha F. 2003. *Biología, Ecología, Cultivo y Pesquerías de cefalópodos*. Curso de posgrado. Universidad Austral de Chile.
- Rodhouse, P.G. y Nigmatullin, C.M. 1996. Role as consumers. *Phil. Trans. Royal. Soc. London* 351: 1003– 1022.
- Rodríguez, N.D. 2007. Comportamiento alimentar selectivo de juvenis de *Octopus maya*: determinação de preferências de consumo e resposta a estímulos visuais de dos tipos de presas. Tesis de Licenciatura. Universidade Lusófona de Humanidades e Tecnologias. 45 Págs.
- Rodríguez-Pestaña, L. 2007. Aspectos sobre la selección de hospedero entre el camarón simbiote anemonal *Periclimenes pedersoni* y sus anémonas hospederas *Bartholomea annulata* y *Condylactis gigantea*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 70 Págs.
- Rosas C., Cuzon G., Pascual C., Gaxiola G., Chay D., López N., Maldonado T., Domingues P.M. 2007a. Energy balance of *Octopus maya* fed crab or an artificial diet. *Mar Biol* (2007a) 152:371–381.
- Rosas, C., Cázares, R., Caamal, C., Ávila-Poveda, O.H., Moguel, C., Sánchez, A., Sánchez, A. y Pascual, C. (2007b). Adaptaciones morfológicas y digestivas durante los primeros días de vida de los juveniles del pulpo de costa *Octopus maya* (Voss y Solís). *Memorias del XIII Congreso Bienal de Nutrición AMENA*, del 23 al 26 de octubre. Veracruz, Veracruz.

- Rosas, C., Sánchez, A., Caamal, C., Cázares, R., Rodríguez, D., Romero, M. y Chay, D. 2008. Manual para el cultivo del pulpo *Octopus maya*. Secretaría de Desarrollo Rural y Pesca, Gobierno de Yucatán. Conapesca.
- Sabelis, M.W. 1990. How to analyse prey preference when prey density varies? A new method to discriminate between effects of gut fullness and prey type composition. *Oecologia* (1990) 82:289-298.
- Seed, R. y Hugues, R.N. 1997. Chelal characteristics and foraging behavior of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44: 221-229.
- Sen, H. 2007. Food Preference of *Eledone moschata* Lamarck, 1799 (Cephalopoda: Octopodidae) in Captive Conditions. *International Journal of Natural and Engineering Sciences* 1 (2): 29-31, 2007.
- Schausberger, P., Walzer, A., Hoffmann, D., y Rahmani, H. 2010. Food imprinting revisited: early learning in foraging predatory mites. *Behaviour*, Vol. 147, Number 7, pp 883-897(15).
- Shifman, S. y Cohen, D. 2001. The Effect of Anticipated Learning on the Choice of Food Sources in the Fish *Gambusia affinis*. *Behaviour* 138, 287-298.
- Singer, M.C., 2000. Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: "preference", "acceptability" and "electivity". *Ecology letters*, (2000) 3: 159-162.
- Smallegange, I.M., y Van Der Meer, J. 2003. Why Do Shore Crabs Not Prefer the Most Profitable Mussels? *Journal of Animal Ecology*, Vol. 72, No. 4 (Jul., 2003), pp. 599-607.
- Smallegange I., Hidding B., Eppenga, J y Van der Meer. 2008. Optimal foraging and risk of claw damage: how flexible are shore crabs in the prey size selectivity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* Volume 367, Issue 2, 15 December 2008, Pages 157-163
- Smith C.D. 2003. Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *Marine Biology* (2003) 143: 1127–1133.
- Solís-Ramírez MJ. 1962. Contribución al estudio del pulpo (*Octopus vulgaris* Lamarck) de la Sonda de Campeche. *Trabajos de Divulgación* 3(24): 1-30.

- Solís-Ramírez, M.J. 1967. Aspectos biológicos del pulpo *Octopus maya* Voss y Solís. Inst. Nacional Investig. Biol. Pesqueras (México), Publicación Num. 18, 90 p.
- Steer, M.A. y Semmens, J.M. 2003. Pulling or drilling, does size or species matter? An experimental study of prey handling in *Octopus dierythraeus* (Norman, 1992). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290 (2003) 165– 178.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 20: 410–433.
- Trowbridge C.D. 1991. Diet Specialization limits herbivorous sea slug's capacity to switch among food species. *Ecology*, 72(5), 1991, pp. 1880-1888
- Underwood, A. J., M. G. Chapman y T. P. Crowe. 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300: 161-187.
- Underwood, A. J. y K. R. Clarke. 2005. Solving some statistical problems in analyses of experiments on choices of food and on associations with habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 318:227.237.
- Valencia J.S, Regis C.R., 2007. Biología reproductiva del pulpo de costa *Octopus maya* (Voss y Solís, 1966). Centro regional de investigaciones pesqueras, Lerma, Campeche, Mexico.
- Van Heukelem, W.F. 1977. Laboratory maintenance, breeding, rearing and biomedical research potential of the Yucatan octopus (*Octopus maya*). *Lab. Anim. Sci.* 27, 852-859.
- Villanueva, R., Riba, J., Ruíz-Capillas, C., González, A.V., Baeta, M. 2004. Amino acid composition of early stages of cephalopods and effect of amino acid dietary treatments on *Octopus vulgaris* paralarvae. *Aquaculture* 242 (2004) 455–478
- Voss, G. L. y Solís-Ramírez, M. J. (1966). *Octopus maya*, a new species from the Bay of Campeche. *Bulletin of Marine Science.* 16 (3): 615-625.
- Wardle, C.S. 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature* 255, 725 - 727 (26 June 1975).
- Wells, M.J. y Wells J., 1957. The Function of the Brain of *Octopus* in Tactile Discrimination. *Journal of Experimental Biology* 34,131-142

- Wells, M.J. 1963. Taste by touch: Some experiments with *Octopus*. *Journal of experimental biology*, 40, 187-193.
- Wells, M.J. 1965. Learning and movement in Octopuses. *Animal behaviour, Supplement 1*, 115 - 128
- Welzl, H., D'Adamo, P. & Lipp, H. P. 2001. Conditioned taste aversion as a learning and memory paradigm. *Behavioural Brain Research*, 125, 205–213
- Whitfield, D.P., Reid, R., Haworth, P.F., Madders, M., Marquiss, M., Tingay, R., Fielding, A.H. 2009. Diet specificity is not associated with increased reproductive performance of Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in Western Scotland *Ibis* 151 (2), pp. 255-264.
- Wodinsky, J., 1969. Penetration of the Shell and feeding on gasteropods by *Octopus*. *American zoologist*, 9, 997-1010.
- Yarnall, J.L. 1969. Aspects of the behaviour of *Octopus cyanea* Gray. *Animal behaviour*, 17, 747-754.
- Young, J. Z. 1963. The number and sizes of nerve cells in *Octopus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 140: 229.
- Zuur, A.F., Leno, E.N. y Smith G.M. *Analysing Ecological Data*. 2007. Springer Science + Bussines Media, LLC.