



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Fisiología, Biología Molecular y Celular

Comportándose como presa o como predador: decisiones antagónicas frente a un mismo estímulo visual de movimiento en un artrópodo.

Tesis presentada para optar por el título de Doctora de la Universidad
de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Lic. Carla Adriana Salido

Director de Tesis: **Dr. Daniel Tomsic**
Consejero de Estudios: **Dr. Lidia Szczupak**
Fecha de defensa: **01 de octubre del 2025**

Lugar de trabajo: Laboratorio de Neurobiología de la Memoria. Departamento de
Fisiología, Biología Molecular y Celular (DFBMC-UBA)
Instituto de Fisiología, Biología Molecular y Neurociencias (IFIBYNE-CONICET)

Buenos Aires, 2025

Resumen

Los procesos de toma de decisiones en el contexto de las interacciones presa-predador por lo general se abordan desde el punto de vista de la presa o desde el del predador. En consecuencia, tanto los comportamientos de persecución y captura como los de escape se investigan por separado, utilizando diferentes estímulos en diferentes especies. El cangrejo *Neohelice* se alimenta de individuos de su propia especie, por ende, actúa tanto como presa como predador, siendo ambos comportamientos guiados visualmente. Resulta notable que estos dos comportamientos antagónicos innatos puedan ser desencadenados por un mismo objeto (estímulo) que se desplaza a nivel del suelo.

Además de la respuesta predatoria (RP) y la antipredatoria (RA) a un objeto en movimiento, los animales pueden desplegar una respuesta de inmovilidad o freezing (RF). Este escenario brinda posibilidades singulares para investigar qué impulsa a un animal a actuar de manera distinta ante un mismo objeto. Para comenzar a abordar esta pregunta en esta tesis estudiamos cómo algunos factores contribuyen a la decisión de ejecutar RP, RA o RF. Encontramos que las probabilidades de las distintas respuestas varían según el sexo, de manera que los machos escapan menos del estímulo mientras que lo persiguen con mayores probabilidades y desde mayores distancias que las hembras. Encontramos también un marcado efecto del estado de ayuno, que se manifiesta en un incremento de la probabilidad de RP en desmedro de la RA, que se acentúa con los días de ayuno de los animales. Este efecto, sin embargo, fue notable solo en los machos, sugiriendo que las hembras tendrían una mayor resistencia a la inanición. Por otra parte, el análisis de las respuestas de cada individuo a sucesivos ensayos indicó la existencia de tipos de personalidad (síndromes comportamentales) en estos cangrejos, que pueden ser clasificados en tres categorías: animales con carácter predador, animales con carácter presa y animales oscilantes entre estas dos. Por otro lado, al analizar el efecto del tamaño de los animales en relación con el estímulo, observamos que los cangrejos de mayor tamaño mostraron una menor reactividad, posiblemente porque el objeto no represente una presa atractiva o una amenaza suficientemente relevante. Sin embargo, cuando estos cangrejos grandes deciden responder al estímulo, lo hacen mayoritariamente con RP. En cambio, para los cangrejos pequeños, esos estímulos resultaron proporcionalmente más relevantes y generaron respuestas duales de RA o RP, reflejando un equilibrio entre la necesidad de alimentarse y el riesgo percibido. Además, observamos que el inicio de la persecución ocurre dentro de un umbral de distancia espacial fijo (~ 15 cm), independiente del sexo o tamaño corporal.

El contexto social también moduló la decisión de responder al estímulo. La presencia de un congénere redujo tanto la actividad exploratoria como la reactividad al objeto, incluso bajo condiciones de ayuno prolongado. Esta disminución se interpreta como resultado de una división de los recursos atencionales, la competencia potencial y la necesidad de evitar conflictos. Observamos un claro efecto de la proximidad del congénere: donde a distancias cortas entre los individuos, la aparente atención dirigida al conoespecífico interfiere con la respuesta al estímulo, mientras que a distancias mayores esta interferencia se atenúa, permitiendo una recuperación de la reactividad. Además, los cangrejos evaluados en pareja mostraron menores distancias de respuesta para la RA y la RP comparados a cuando fueron evaluados en solitario, lo que sugiere que la proximidad social altera las distancias de respuesta a partir de las cuales se desencadenan esos comportamientos. Finalmente, identificamos un umbral crítico de elevación del estímulo que, incluso bajo condiciones de fuerte motivación predatoria inducida por el ayuno, produjo una transición clara de respuestas predatorias a respuestas de evasión.

En síntesis, en esta tesis mostramos las posibilidades que, para estudiar los procesos de toma de decisiones, ofrece la inusual situación de un animal que ejecuta respuestas innatas antagónicas ante un mismo estímulo. Los diferentes resultados de esta tesis son discutidos en términos de decisiones basadas en el valor de la recompensa (value-based decision), personalidad animal y atención dividida.

Palabras claves: toma de decisiones, presa, predador, sexo, hambre, costo-beneficio, personalidad, atención.

Abstract

Behaving as prey or as predator: antagonistic decisions in response to the same moving visual stimulus in an arthropod.

Decision-making processes in predator-prey interactions are typically approached from either the prey's or the predator's perspective. Consequently, both pursuit and capture behaviors as well as escape behaviors are studied separately, using different stimuli in different species. The crab *Neohelice* preys on individuals of its own species, thus acting as both prey and predator, with both behaviors being visually guided. Remarkably, these antagonistic innate behaviors can be triggered by the same ground-moving object (stimulus).

In addition to the predatory response (PR) and antipredatory response (AR) to a moving object, animals can also exhibit an immobility or freezing response (FR). This scenario provides unique opportunities to investigate what drives an animal to either pursue or escape from the same object. To begin addressing this question, in this thesis we studied how certain factors contribute to the decision to execute RP, RA, or RF. We found that the probabilities of the different responses vary according to sex, such that males escape less from the stimulus while pursuing it with higher probabilities and they initiate to do so from greater distances than females. We also found a significant effect of starvation level, manifested in an increased probability of PR at the expense of AR, which intensifies with days of fasting. However, this effect was observed only in males, suggesting that females may be more resistance to starvation. On the other hand, the analysis of individual responses across successive trials revealed consistent behavioral tendencies (behavioral syndromes) in these crabs, which can be classified into three categories: predator-like, prey-like, and oscillating individuals. When analyzing the effect of animal size relative to the stimulus, we found that larger crabs showed lower reactivity, possibly because the object does not represent attractive prey or a sufficiently relevant threat. However, when large crabs did respond, they did so primarily with PR. In contrast, for smaller crabs, the same stimuli were proportionally more relevant and elicited dual AR or PR responses, reflecting a balance between the need to feed and perceived risk. Moreover, the pursuit response is initiated within a fixed spatial threshold (~15 cm), regardless of sex or body size. Social context also modulated response decisions. The presence of a conspecific

reduced both exploratory activity and reactivity to the stimulus, even under conditions of prolonged fasting. This reduction can be interpreted as a result of divided attention, potential competition, and conflict avoidance. We observed a clear effect of proximity: at short inter-individual distances, attention directed toward the conspecific interfered with responses to the stimulus, while at greater distances this interference diminished, allowing reactivity to recover. In addition, paired crabs showed shorter distances for both avoidance and predatory responses compared to solitary individuals, suggesting that social proximity alters the initial distance at which active behaviors are triggered. Finally, we identified a critical threshold in stimulus elevation that, even under strong hunger-induced predatory motivation, led to a clear transition from predatory to evasive responses.

In summary, this thesis highlights the potential of studying decision-making processes in the unusual scenario of an animal exhibiting antagonistic responses to the same stimulus. The findings are discussed in terms of value-based decision-making, animal personality, and divided attention.

Keywords: decision-making, prey, predator, sex, hunger, cost-benefit, personality, attention.

Parte de métodos y resultados presentados en los apartados 1 y 2 de resultados de esta tesis han sido publicados en los siguientes artículos:

Salido, C. A., Gancedo, B. J., & Tomsic, D. (2023). To escape or to pursue: opposite decision making concerning a single moving object is influenced by starvation and sex. *Journal of Experimental Biology*, 226(8), jeb245297. (<https://doi.org/10.1242/jeb.245297>).

Gancedo, B., **Salido, C.**, & Tomsic, D. (2020). Visual determinants of prey chasing behavior in a mudflat crab. *Journal of Experimental Biology*, 223(6), jeb217299. (<https://doi.org/10.1242/jeb.217299>).

Abreviaturas

AE: actividad exploratoria
CA: cangrejos alimentados
CE: captura exitosa
CH: cangrejos hambreados
CNE: captura no exitosa
DCC: distancia cangrejo-cangrejo
DCE: distancia cangrejo-estímulo
DF: distancia de freezing
DP: distancia de persecución
DTE: distancia a la trayectoria del estímulo
G: grande
HA: hembras acompañadas
HH: hembra-hembra
HS: hembras solas
M: mediano
MA: machos acompañados
MH: macho-hembra
MM: macho-macho
MS: machos solos
NR: no respuesta
P: pequeño
PC: persecución completa
PD: primeros días
PI: persecución incompleta
Pr: probabilidad de respuesta
R: respuesta general
RA: respuesta antipredatoria
RF: respuesta de freezing
RP: respuesta predatoria
UD: últimos días
+E: más explorador
-E: menos explorador
+R: más reactivo
-R: menos reactivo

Índice

Introducción general.....	11
1. Neuroetología de la predación y el escape	12
2. Toma de decisiones basadas en la valoración de alternativas.....	14
3. Factores intrínsecos del estímulo que afectan la toma de decisiones.....	15
4. Factores no relacionados al estímulo que afectan la toma de decisiones.....	16
5. Invertebrados como modelos para estudiar comportamientos	18
6. El cangrejo <i>Neohelice granulata</i> como modelo de estudio	19
7. Un nuevo paradigma para el estudio de la toma de decisiones en el cangrejo frente a un estímulo en movimiento	21
Hipótesis y objetivos	26
Materiales y métodos generales	27
1. <i>Neohelice granulata</i>	28
2. Dispositivo experimental.....	28
2.1. Arena experimental	28
2.2. Estímulos visuales y protocolo de estimulación.....	30
3. Criterios de respuesta y mediciones	31
4. Análisis estadístico	34
Resultados.....	36
Capítulo 1: Influencia del sexo y del ayuno en las respuestas a un objeto en movimiento.	36
1.1 Determinación del efecto del sexo y del nivel de ayuno sobre las decisiones del cangrejo de escapar o perseguir un objeto en movimiento	37
1.2 Diseño del experimento 1.....	37
1.3 Respuestas comportamentales desplegadas según sexo y tamaño del estímulo.	39
1.4 Efecto del ayuno sobre las respuestas comportamentales en los distintos sexos	41
2. ¿Es el hambre lo que incrementa la respuesta predatoria de los cangrejos machos?	43
2.1 Diseño del experimento 2.....	44
2.3 Efecto del estado nutricional de los cangrejos sobre las respuestas comportamentales.....	45
2.4 Actividad exploratoria y distancias de respuesta	48
2.5 Efecto del ayuno sobre la integralidad de la respuesta predatoria.....	51
3. Respuestas individuales y rasgos de personalidad.....	53

4. Transiciones en la toma de decisiones de ensayos consecutivos: cadenas de Markov	56
5. Distancias de detección del estímulo y su influencia en la respuesta comportamental activa	59
Discusión	60
Capítulo 2: Efecto del tamaño de los animales en las respuestas	69
1. Influencia del tamaño corporal en las decisiones de predación y evitación en cangrejos ante un objeto en movimiento	70
2. Diseño del experimento	71
3. Respuestas comportamentales desplegadas según sexo y tamaño del estímulo....	72
4. Efecto del tamaño corporal sobre la distancia de respuesta predatoria	76
Discusión	78
Capítulo 3: Influencia del contexto social sobre la toma de decisiones.	81
1. Efecto de la presencia de un conespecífico en el comportamiento del cangrejo	82
2. Diseño experimental y animales.....	84
3. Efecto de la presencia de un conespecífico en la exploración de un ambiente novedoso	85
4. Efecto de la presencia de un conespecífico en la respuesta a un estímulo novedoso	90
5. Relación entre la actividad exploratoria y la probabilidad de respuesta al objeto novedoso	95
6. Efecto de la distancia entre los individuos sobre sus respuestas al objeto en movimiento	97
7. Efecto de la distancia al objeto en movimiento sobre la probabilidad de respuesta en contexto social	99
8. Consistencia de respuestas de los miembros de las parejas en los 5 ensayos.	101
9. Probabilidades comportamentales específicas en cada contexto social	103
10. Efectos de la presencia de conespecíficos en las distancias de respuesta de predación y de escape en <i>Neohelice granulata</i>	107
11. Interacción entre individuos antes y después de la estimulación con el objeto ...	109
12. Consistencia en las respuestas individuales de los cangrejos entre contextos sociales	112
Discusión	116
Capítulo 4: Efecto de la altura del estímulo sobre las respuestas	124
1. Influencia de la altura del estímulo en las decisiones de predación y evitación en cangrejos ante un objeto en movimiento	125
2. Diseño del experimento	125

3. Respuestas comportamentales desplegadas según la altura del estímulo.....	127
4. Efecto de la altura del estímulo sobre la distancia cangrejo–estímulo en cada tipo de respuesta.....	129
5. Transición individual en la expresión de respuestas ante estímulos a distintas alturas.....	129
6. Análisis geométrico del ángulo de percepción del estímulo.....	131
Discusión	132
Conclusiones generales.....	134
Bibliografía	136

Introducción general

1. Neuroetología de la predación y el escape

La neuroetología es la disciplina que estudia las bases neuronales del comportamiento de los animales en su entorno natural (Miller et al., 2022). Su objetivo es comprender cómo y por qué las especies responden a estímulos ambientales de la manera específica que lo hacen. Dentro de este campo, dos de las acciones animales más atractivas para su estudio por su relevancia evolutiva y facilidad para ser evocadas son los comportamientos de escape de un predador y de persecución de una presa.

Desde el punto de vista de un predador, la identificación de una presa seguida por su correcta localización en el espacio tridimensional representa dos etapas esenciales durante la búsqueda del alimento. El éxito de un ataque yace no únicamente en saber que hay una presa presente sino también en poder ubicarla de forma precisa en el espacio. Desde la perspectiva de la presa, la detección temprana y la ubicación en el espacio del predador son también importantes.

Otra de las etapas clave durante la ejecución de estos comportamientos es la decisión de ejecutarlos o no, y de cuándo y cómo ejecutarlos (p. ej. en qué dirección, con qué velocidad, etc.). Tanto el ataque como el escape son costosos y potencialmente peligrosos. Un ataque fallido por parte del predador no solo implica un gasto energético, sino que también delata su presencia ante la presa, reduciendo así la probabilidad de éxito en futuros intentos. Por otro lado, para las presas, huir prematuramente no solo significa perder oportunidades críticas de alimentación, sino también exponer su ubicación, aumentando el riesgo de ser detectadas por un potencial predador. Dada la naturaleza crítica en la que estos comportamientos se despliegan, la evolución ha favorecido respuestas motoras rápidas y precisas, sustentadas en adaptaciones fisiológicas especializadas. Entre ellas destacan circuitos conteniendo neuronas gigantes, sinapsis eléctricas y músculos potentes, sistemas que permiten ejecutar movimientos críticos en fracciones de segundo y maximizar las probabilidades de supervivencia (Sillar et al., 2016).

Aunque las respuestas de escape y de captura deben ejecutarse de modo muy rápido y por lo tanto de forma algo estereotipada (Krasne et al., 2014; Eaton et al., 1977; Messenger, 1968), cuando son guiadas por información visual son más flexibles y complejas. En cada momento, un estímulo sensorial determinado puede provocar respuestas conductuales cualitativamente diferentes: por ejemplo, los objetos novedosos pueden ser explorados o evitados, los alimentos pueden ser perseguidos o ignorados, y los conespecíficos pueden ser cortejados o atacados (Mowrey & Portman, 2012). Esta variabilidad se vuelve aún más notable ante la presentación de múltiples estímulos, donde

en cada situación particular los animales deben seleccionar una única estrategia conductual de un repertorio de respuestas posibles.

La flexibilidad conductual surge de una necesidad biológica de adaptación de los animales como respuesta a entornos cambiantes. Así, los animales no actúan como autómatas. Por el contrario, la relación entre los estímulos sensoriales y la respuesta motora no es rígida, sino que se adapta y modula en función de los cambios en su "estado interno" (un término que representa la síntesis de las necesidades fisiológicas y los impulsos motivacionales), así como a cambios en los contextos donde estos ocurren.

Esta complejidad conductual depende, en gran medida, de sistemas sensoriales altamente especializados. Entre ellos, la visión emerge como un eje central en esta dinámica. Su capacidad para detectar movimiento a larga distancia, distinguir formas en tres dimensiones y operar en tiempo real la convierte en un recurso clave tanto para predadores (para acechar o emboscar) como para presas (para identificar amenazas y planificar escapes) (Hoy et al., 2016; Land & Nilsson, 2012; Ewert et al., 2001). Al permitir la detección a largas distancias, la visión permite obtener información con tiempo suficiente para elaborar decisiones y adoptar distintas estrategias. De hecho, la evolución de ojos complejos en el Cámbrico (~500 millones de años) coincide con una "carrera armamentista" evolutiva, donde innovaciones visuales (p. ej., visión en ultravioleta, detección de polarización) optimizaron tanto el acecho como la evasión (Gonzalez-Bellido et al., 2022).

La neuroetología entonces encuentra su brújula en el comportamiento: un puente indispensable hacia los circuitos neuronales. Comprender qué estímulos, cuándo y bajo qué contexto desencadenan respuestas específicas —desde la huida de una presa hasta la estrategia de un predador— permite diseñar experimentos neuronales con precisión ecológica. Sin un análisis detallado del comportamiento, interpretar datos neuronales sería ambiguo y fragmentario. Aunque tecnologías como el big data prometen escalabilidad, su ceguera ante la individualidad y la complejidad etológica las hace insuficientes para teorizar sobre la evolución o la función adaptativa de los circuitos cerebrales (Anderson & Perona, 2014). Solo priorizando el comportamiento como fenómeno autónomo —y no como apéndice técnico— podremos desentrañar cómo el sistema nervioso traduce percepciones en acciones, respetando la riqueza de la vida en su hábitat natural.

2. Toma de decisiones basadas en la valoración de alternativas

Cuando un animal elige un determinado comportamiento a partir de un abanico de posibles comportamientos alternativos, se dice que el animal ha “tomado una decisión” (Dill, 1987). En las decisiones basadas en la valoración de alternativas (*value-based decisions*), variables como la percepción de los estímulos presentes, la experiencia previa del animal con dichos estímulos, las expectativas generadas por el contexto y su estado conductual al momento de la elección resultan sumamente importantes (Gold & Shadlen, 2007).

Además de las propiedades del estímulo, factores como el grado de ayuno, sexo, metabolismo, el contexto e incluso los síndromes comportamentales afectan la toma de decisiones en los animales (Joo et al., 2021; Orsini & Setlow, 2017; Scharf, 2016). Por ejemplo, es más probable que un animal hambriento elija una opción comportamental que implique mayores riesgos debido a que el valor de alimentarse es mayor que el valor que se le da a otras alternativas comportamentales como esconderse. Si el beneficio de encontrar alimento supera el costo estimado de ser atacado por un predador, la decisión será entonces la de alimentarse. Si el valor que le da al alimentarse es menor debido a que el animal se encuentra saciado, otras opciones de respuestas se vuelven más valiosas y las salidas comportamentales cambiarán hacia actividades menos riesgosas.

Por lo tanto, en la naturaleza, los animales enfrentan situaciones complejas — definidas por su hábitat y sistema social— donde cada alternativa comportamental implica equilibrar costos y beneficios (trade-offs) inherentes a la toma de decisiones. Algunas decisiones están “cableadas” (“hard-wired”) en los animales (es decir: las alternativas han sido favorecidas en términos evolutivos); mientras que otras decisiones son hechas por cada uno de los individuos teniendo en cuenta la experiencia previa acumulada, es decir, son decisiones determinadas por procesos de aprendizaje. En cualquiera de los casos, el animal debería elegir aquella alternativa comportamental que maximice su “fitness” (Dill, 1987).

La mayoría de los estudios han investigado la toma de decisiones en animales que se comportan como presas, es decir, muestran comportamientos de evitación ante estímulos amenazantes (Römer & Holderied, 2020; Herberholz & Marquart, 2012; Lima & Dill, 1990), o como predadores, es decir, despliegan comportamientos de persecución y captura de presas (Farhadinia et al., 2020; Lin & Leonardo, 2017). Sin embargo, hasta donde sabemos, ningún estudio ha investigado la elección entre escapar o perseguir en un mismo animal y ante la presentación de un mismo estímulo. Tal situación se observa en el cangrejo

Neohelice frente a un estímulo visual de movimiento, por lo que constituye el marco en el cual se desarrollan las investigaciones de esta tesis.

3. Factores intrínsecos del estímulo que afectan la toma de decisiones

La decisión de un animal de responder a un estímulo visual depende en parte de las propiedades intrínsecas del mismo, como su velocidad, tamaño, dirección, repetición y color. Por ejemplo, en langostas de río juveniles (*crayfish*), sombras que se mueven lentamente (1–5 cm/s) desencadenan escapes rápidos mediante coletazos, mientras que sombras rápidas (>10 cm/s) inducen inmovilidad (freezing), demostrando cómo la velocidad del estímulo modula respuestas discretas e incompatibles (Liden & Herberholz, 2008). En peces cebra (*zebrafish*), ante estímulos visuales (looming) que simulan predadores de aproximación rápida, los animales ejecutan giros de 180° («evasión perfecta») con tiempos de reacción mínimos, mientras que frente a estímulos lentos muestran respuestas menos predecibles, con ángulos y velocidades variables (Bhattacharyya et al., 2017). Las tasas de expansión de la imagen resultan claves en contextos de aproximación, regulando comportamientos como la velocidad de escape en cangrejos *Neohelice* (Oliva & Tomsic, 2012) o la elección de despegues rápidos o lentos en moscas, que priorizan velocidad o estabilidad según la amenaza (Card & Dickinson, 2008).

El tamaño del estímulo resulta determinante en el comportamiento de aproximación o evitación en las larvas de peces cebra (*zebrafish*), las cuales evitan objetos grandes o medianos (interpretados como amenazas) pero se acercan a objetos pequeños (percibidos como presas) (Filosa et al., 2016; Barker & Baier, 2015). Mientras que, en libélulas adultas, los individuos descartan presas demasiado pequeñas o de bajo contraste, incluso cuando las detectan (Olberg et al., 2005).

Otros factores como la dirección del movimiento y la trayectoria influyen críticamente en cómo los animales clasifican y responden a los estímulos. Un ejemplo destacado se observa en la mantis religiosa, que ataca selectivamente objetos que se mueven hacia ella o en trayectorias laterales, ignorando por completo aquellos que se alejan (Kral & Prete, 2004). Mientras que, en lagartijas, por ejemplo, si un objeto en movimiento (que simula ser un predador) se aproxima de manera directa —es decir, en una trayectoria que apunta directamente hacia el individuo—, la probabilidad de desencadenar una respuesta de escape inmediata aumenta significativamente. En estos reptiles, una aproximación directa maximiza la percepción de riesgo, activando respuestas rápidas como carreras hacia refugios o cambios bruscos de dirección (Cooper & Whiting, 2007). Por el contrario, si la trayectoria del estímulo es indirecta (se desvía o pasa de largo), las lagartijas

reducen su distancia de huida o incluso ignoran la amenaza, optimizando así su gasto energético (Stankowich & Blumstein, 2005).

Finalmente, la repetición del estímulo —como aproximaciones sucesivas de un objeto— puede alterar la respuesta inicial: en lagartijas, estímulos repetidos sin consecuencias negativas llevan a una disminución progresiva de la distancia de huida, mientras que estímulos asociados a amenazas previas pueden exacerbar la reactividad (Stankowich & Blumstein, 2005).

4. Factores no relacionados al estímulo que afectan la toma de decisiones

Entre las múltiples variables extrínsecas al estímulo que afectan la toma de decisiones en los animales, el nivel de hambre destaca como uno de los factores más influyentes. Los individuos hambrientos priorizan la búsqueda de alimentos incluso asumiendo mayores riesgos, ya que el valor nutricional de este supera el costo potencial de la predación. Esto se evidencia en predadores con diferentes niveles de ayuno, que incrementan la intensidad de búsqueda de alimento y la velocidad de sus ataques (Claver & Ambrose, 2003; Whitham & Mathis, 2000). Por ejemplo, Liden et al., (2010) observaron que, aquellas respuestas de escape mediante coletazos que mostraban las langostas de río juveniles (*Procambarus clarkii*) ante estímulos amenazantes (sombras), se suprimían en individuos hambrientos ante la presencia de altas concentraciones de alimento en el agua, optando por freezar en lugar de huir. Esta conducta les permite mantener su proximidad a la fuente de alimento, mientras que el escape los alejaría de ella.

Un patrón similar se observó en babosas marinas (*Pleurobranchaea californica*), donde el estado de saciedad moduló la respuesta a estímulos nocivos donde en condiciones de hambre extrema, incluso señales aversivas desencadenaban comportamientos de alimentación (Gillette et al., 2000).

Por otro lado, la madurez reproductiva puede afectar de manera diferencial la toma de decisiones conductuales entre sexos (Mowrey & Portman, 2012). Estudios recientes han reconocido estas diferencias y han comenzado a enfatizar la necesidad de distinguir el efecto del sexo en el comportamiento (Orsini & Setlow, 2017; Palanza & Parmigiani, 2017). En el contexto de comportamientos predatorios y de escape, diferencias sexuales en tamaño, fuerza o armas defensivas pueden influir en las decisiones sobre cómo manejar presas o predadores. Por ello, se requiere más investigación sobre las decisiones tomadas por los machos y las hembras por separado.

La presencia y densidad de conespecíficos ejerce una influencia dual en las decisiones conductuales, combinando beneficios de seguridad con costos de competencia.

En grupos densos, animales como roedores reducen su actividad individual debido a la competencia por interferencia, lo que limita su capacidad para explorar o huir eficientemente (Abramsky & Pinshow, 1989). Por el contrario, en especies como peces, la dilución del riesgo —donde la probabilidad de predación individual disminuye al distribuirse entre múltiples individuos— permite el forrajeo activo en zonas de alto riesgo, priorizando el acceso a recursos sobre la seguridad inmediata (Grand & Dill, 1999).

Los costos de la agregación incluyen competencia intraespecífica y una mayor detección por predadores (Ioannou & Krause, 2008), mientras que los beneficios abarcan una menor varianza en la captura de presas (Ruxton, 1995) y la mencionada dilución del riesgo (Hamilton, 1971). Sin embargo, los beneficios de la agregación dependen críticamente del tipo de predador: mientras que la dilución del riesgo es efectiva frente a predadores pequeños, las agrupaciones pueden atraer a predadores de mayor tamaño (Scharf et al., 2008; Tinbergen et al., 1967).

La disponibilidad y calidad de las presas también juegan un rol crítico. En ambientes con alta abundancia de recursos, algunos predadores, como peces, reducen su esfuerzo de forrajeo para optimizar energía (Ludwig & Rowe, 1990), mientras que, en contextos de escasez, incrementan la persistencia en la búsqueda (Whitham & Mathis, 2000).

Los síndromes comportamentales, entendidos como patrones conductuales consistentes temporales o contextuales (p. ej., audacia, agresividad o reactividad), influyen directamente en la toma de decisiones al modular cómo los individuos evalúan y responden a estímulos. Por ejemplo, en langostas de río juveniles (*Procambarus clarkii*), algunos individuos optan sistemáticamente por huir ante amenazas, mientras otros priorizan el freezing, reflejando diferencias intrínsecas en su percepción del riesgo o tolerancia al estrés (Liden & Herberholz, 2008). En arañas tejedoras (*Agelenopsis aperta*), individuos más agresivos no solo atacan presas y conespecíficos intrusos con mayor rapidez, sino que también realizan matanza no adaptativa, eliminando recursos sin consumirlos, un sesgo que subraya cómo la personalidad puede generar decisiones aparentemente desventajosas en contextos específicos (Maupin & Riechert, 2001; Riechert & Hedrick, 1993). Estos patrones, observados también en aves, mamíferos y peces, revelan que la personalidad actúa como un filtro interno que redefine las respuestas ante desafíos ecológicos (Gosling, 2001).

Estos hallazgos resaltan que la toma de decisiones en animales surge de una integración dinámica entre factores extrínsecos (ambiente, densidad social) e intrínsecos (personalidad, sexo, madurez, hambre), donde cada elección refleja un equilibrio adaptativo entre supervivencia inmediata y éxito reproductivo a largo plazo. En línea con esta idea, la Figura 1 —basada en el trabajo de Stankowich & Blumstein (2005)— sintetiza distintos estudios centrados en una decisión particular, la de iniciar el escape en diferentes animales,

y muestra cómo esta respuesta no depende de un único factor, sino que emerge de la interacción entre propiedades del estímulo, condiciones externas al individuo, y variables internas y contextuales, evidenciando que las decisiones conductuales no son simples reflejos, sino el resultado de procesos complejos influenciados por múltiples dimensiones que operan en simultáneo.

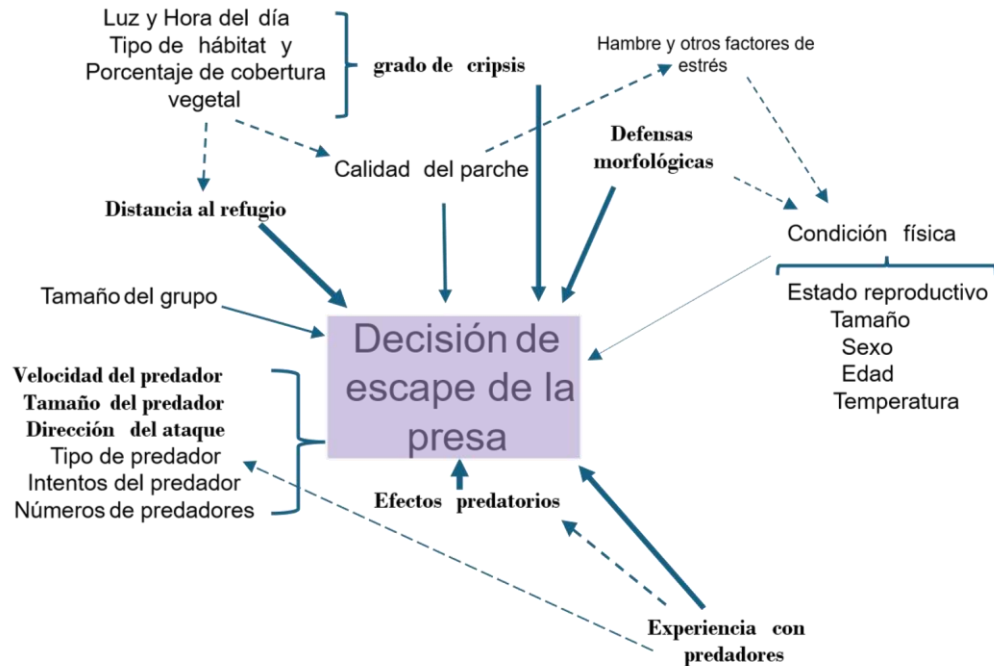


Figura 1. Resumen de los posibles factores identificados que influyen en la distancia de inicio de huida en los animales. El grosor y el tamaño de las líneas sólidas y las fuentes indican la fuerza relativa del respaldo estadístico y teórico para cada relación (es decir, las fuentes más grandes y en negrita representan factores más importantes). Las líneas punteadas indican posibles relaciones indirectas entre los factores (Figura tomada de Stankowich y Blumstein, 2005).

5. Invertebrados como modelos para estudiar comportamientos

Durante décadas, los invertebrados fueron considerados organismos simples, autómatas cuyos comportamientos se limitaban a rutinas sensomotoras reflejas. Sin embargo, estudios recientes en abejas, mantis y cangrejos han revelado que estos animales poseen habilidades cognitivas sofisticadas, la formación de memorias a corto y largo plazo (Tomsic et al., 1998), aprendizaje de conceptos abstractos como la simetría (Giurfa et al., 1996) y la capacidad de modificar su comportamiento mediante aprendizaje (Yamawaki, 2017).

Además, se ha observado que la toma de decisiones en invertebrados involucra cálculos costo-beneficio que integran tanto variables ambientales como variables internas

(Chittka et al., 2009; Lima & Dill, 1990). Los invertebrados ofrecen múltiples ventajas para el estudio de las bases neuronales de distintos comportamientos, ya que presentan cerebros más pequeños con un menor número de neuronas, siendo algunas de ellas de gran tamaño. Esto los hace sumamente atractivos como sujetos de estudio dado que la presencia de neuronas de gran tamaño asociadas a comportamientos específicos constituye una ventaja considerable en lo metodológico y conceptual, en comparación con sistemas en donde el comportamiento está controlado por un número mucho mayor de neuronas (Herberholz & Marquart, 2012).

6. El cangrejo *Neohelice granulata* como modelo de estudio

El cangrejo *Neohelice granulata* (Fig. 2A y B) habita marismas costeras de Sudamérica, donde es predado por peces, aves (p. ej., *Larus atlanticus*; Fig. 2C) y conespecíficos de mayor tamaño (Fig. 2D) y a su vez es predador de cangrejos violinistas *Leptuca uruguayensis* (Bas et al., 2019; Daleo et al., 2003) y de conespecíficos de menor tamaño (Fig. 2D). Esta dualidad —ser cazador y cazado— lo posiciona como un modelo singular para estudiar el fenómeno de toma de decisiones antagónicas (huir vs. perseguir) entre comportamientos innatos.



Figura 2. A. Espécimen macho de *Neohelice granulata*. B. Espécimen hembra de *Neohelice granulata*, existe dimorfismo sexual, las quelas de las hembras son notoriamente más pequeñas. C. Gaviota cangrejera, *Larus atlanticus*, predando a un cangrejo. D. Este cangrejo es capaz de predar cangrejos más pequeños de su propia especie y de la especie *Leptuca uruguayensis* E. Habitan en regiones densamente pobladas llamadas cangrejales.

Durante décadas, *Neohelice* ha sido empleado como modelo experimental para investigar aprendizaje visual, memoria y procesamiento sensoriomotor, con abordajes que van desde estudios comportamentales hasta análisis moleculares (Tomsic & Romano, 2013). Su sistema visual, altamente especializado para detectar movimiento (Berón de

Astrada & Tomsic, 2002; Medan et al., 2015), es fundamental para detectar conespecíficos, presas, recursos alimenticios y predadores, guiando así gran parte de su comportamiento.

Recientemente, hemos mostrado que *Neohelice* no solo huye de amenazas aéreas como objetos moviéndose por encima de ellos o acercándose rápidamente a ellos (loomings), sino que también persigue activamente objetos pequeños moviéndose a nivel del suelo. Ambos comportamientos, el de huida y el de persecución, son guiados visualmente por claves visuales específicas (Gancedo et al., 2020; Tomsic et al., 2017; Oliva & Tomsic, 2012). Este repertorio de conductas, sumada a su sistema nervioso accesible y bien caracterizado (p. ej., Scarano et al., 2018; Sztarker et al., 2005; Berón de Astrada & Tomsic, 2002), brinda una oportunidad excepcional para investigar mecanismos neuronales de comportamientos innatos antagónicos. En la siguiente sección, se describe el paradigma experimental desarrollado para investigar los comportamientos de persecución y captura o escape, evocados por un estímulo visual, los cuales fueron utilizados en esta tesis.

7. Un nuevo paradigma para el estudio de la toma de decisiones en el cangrejo frente a un estímulo en movimiento

Con anterioridad, y en algunos casos, en paralelo a los estudios incluidos en esta tesis, realizamos estudios en los cuales caracterizamos el comportamiento predador del cangrejo *Neohelice granulata* e identificamos los parámetros visuales que modulan la probabilidad de desencadenar respuestas predatorias (Gancedo et al., 2020). Todos estos estudios se realizaron a partir del desarrollo de un paradigma experimental innovador de laboratorio consistente en una arena experimental con sustrato natural, donde un estímulo visual en movimiento —una esfera plástica negra de uno de tres diámetros posibles (pequeño: 1 cm, mediano: 1.8 cm, grande: 3 cm)— era desplazado a una de tres velocidades constantes posibles (media $\pm$ e.e.m.: lenta: 8.2 ± 0.2 cm/s, media: 18.5 ± 0.4 cm/s, rápida: 45.1 ± 0.8 cm/s). Estas velocidades fueron seleccionadas para abarcar un amplio rango, incluyendo una que supera la velocidad máxima de carrera de *Neohelice*, (aprox. 35 cm/s), pero dentro del rango de velocidades de los cangrejos violinistas que *Neohelice* preda. La arena contaba con dos tubos plásticos verticales ubicados en esquinas opuestas, a través de los cuales se hacía pasar un hilo de nylon transparente. Este hilo permitía desplazar el estímulo fijado a él entre ambas esquinas. El extremo superior del hilo estaba conectado a un carrete manual externo, operado por el experimentador para mover el estímulo en ambas direcciones (Figura 3). A menos que se mencione expresamente, la mayoría de los experimentos de esta tesis se realizaron desplazando el estímulo a nivel del suelo.

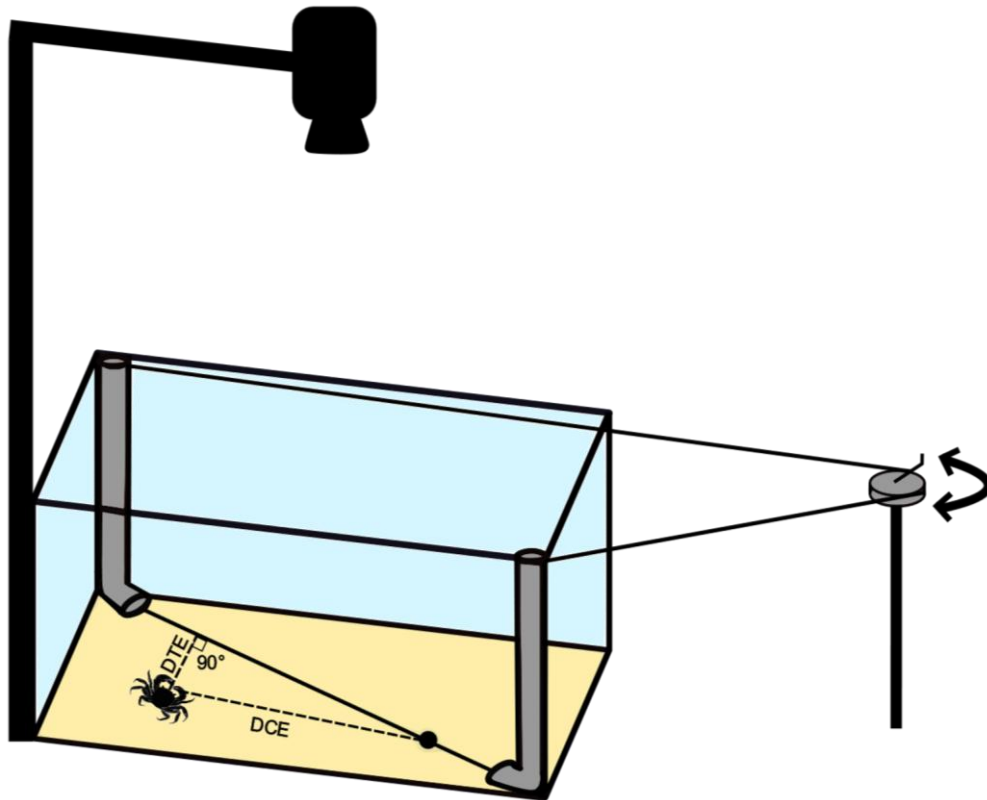


Figura 3. Arena experimental utilizada en un estudio previo al de esta tesis (Gancedo et al., 2020). Ese estudio se realizó en una arena rectangular (65 cm × 45 cm) cuyo suelo estaba cubierto con barro obtenido del ambiente natural de los cangrejos. Se utilizó un hilo de nylon que atravesaba dos tubos verticales ubicados en las esquinas de la arena para desplazar un estímulo adosado, el cual se movía a nivel del suelo en ambas direcciones. El movimiento de este era controlado por el experimentador desde un carrete manual situado fuera de la arena. Una cámara de video ubicada a 80 cm de altura registraba el comportamiento del cangrejo y el movimiento del estímulo. DTE: distancia a la línea de trayectoria del estímulo; DCE: distancia cangrejo- estímulo.

La filmación de los comportamientos, junto con su análisis *offline*, nos permitió observar y cuantificar cuatro respuestas conductuales innatas mutuamente excluyentes: una respuesta predatoria (RP), una respuesta de inmovilidad o freezing (RF), una respuesta de evitación o antipredatoria (RA). Además, los animales podían también no mostrar respuesta (NR). El etograma, construido a partir de las reacciones de *Neohelice* ante estímulos de distintos tamaños desplazándose a diferentes velocidades sobre el sustrato, integró las categorías que se presentan en la Figura 4.

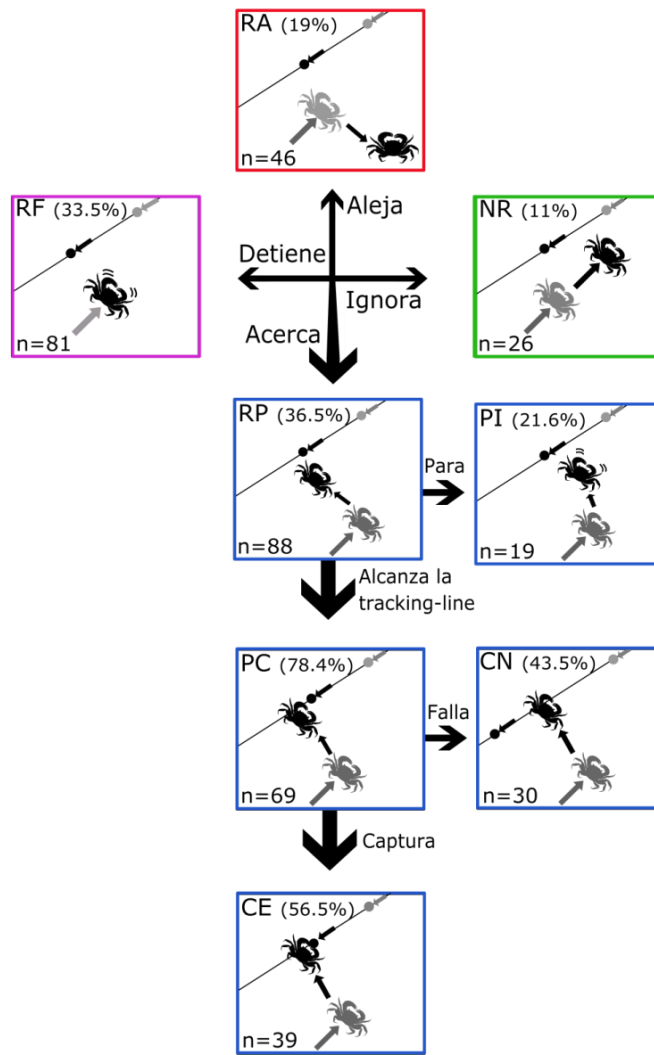


Figura 4. Etograma de respuestas conductuales a estímulos visuales en la arena experimental.

El etograma representa las diferentes respuestas conductuales y sus probabilidades ante la presentación del estímulo utilizando los tres tamaños y velocidades evaluados. Se observaron cuatro categorías principales y mutuamente excluyentes de respuesta: respuesta antipredatoria (RA), respuesta de freezing (RF), respuesta predatora (RP) e instancias de no respuesta (NR). La RP puede culminar en una persecución incompleta (PI) o una persecución completa (PC). A su vez, la PC puede concluir con una captura fallida (CF) o una captura exitosa (CE). Los dibujos dentro de los recuadros ilustran los distintos comportamientos. El cangrejo en gris y el estímulo representan la posición inicial del animal y el objeto al inicio del ensayo. El cangrejo en negro y el estímulo muestran la respuesta del animal en relación con la posición actual del estímulo. Se incluye también el porcentaje de respuestas evocadas de cada tipo.

El estudio mostró que la probabilidad de estas respuestas era independiente de la posición del estímulo en el campo visual azimutal del animal (360°; Fig. 5 A) y, en el caso de la RP, de su dirección de movimiento (acercándose al o alejándose del cangrejo). El estudio reveló también que un objeto pequeño (1 cm) evoca predominantemente persecución, mientras que uno más grande (3 cm), antipredación. Un estímulo de tamaño intermedio genera respuestas de uno u otro tipo, sugiriendo un umbral de tamaño del objeto en la

categorización del mismo como una eventual presa o un predador (Fig. 5B y C). Además, se encontró que la distancia a la trayectoria del estímulo afectaba la probabilidad de respuesta: el estímulo mediano fue el más eficaz para evocar RP, aunque su capacidad disminuyó abruptamente a distancias mayores a 15 cm desde la línea de trayectoria. Por su parte, el estímulo pequeño mostró una menor efectividad cuando el cangrejo estaba a cortas distancias de la trayectoria del estímulo, pero una reducción más gradual en su capacidad para evocar RP a medida que aumentaba esa distancia. Más allá de los 20 cm de distancia entre el cangrejo y la trayectoria del estímulo, tanto los estímulos pequeños como los medianos exhibieron una eficacia similarmente baja. El estímulo grande prácticamente no generó respuestas predatorias en ningún rango de distancia evaluado. Finalmente, la repetición de ensayos reveló una disminución significativa en las respuestas tras 10 exposiciones consecutivas (Fig. 5 B).

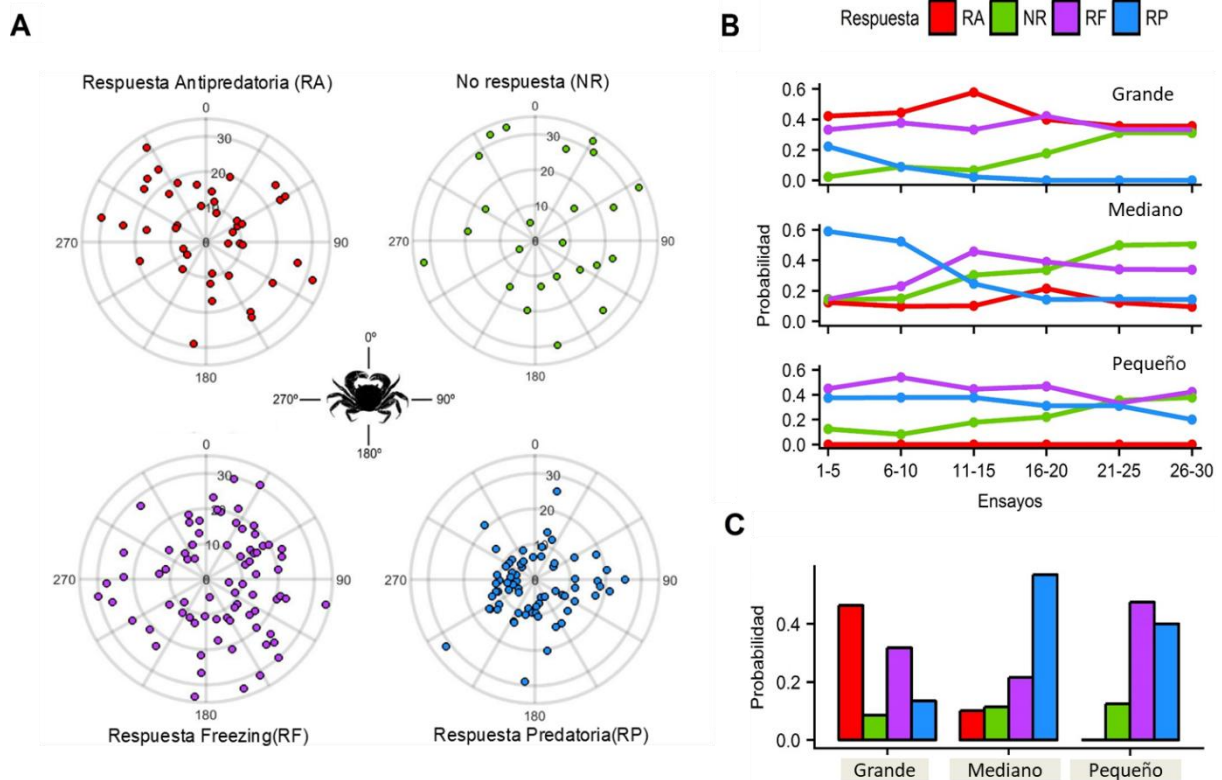


Figura 5. Análisis de respuestas conductuales a estímulos visuales: 9 cangrejos machos fueron expuestos a 30 ensayos a tres velocidades por cada tamaño de estímulo **A.** Orientación y distancia del estímulo respecto al cangrejo al inicio del ensayo para cada tipo de respuesta. Los estímulos ubicados frente o detrás del cangrejo se registraron como orientados a 0° o 180°, respectivamente. Los puntos coloreados en los diagramas polares representan datos de ensayos individuales. Las cuatro respuestas mutuamente excluyentes mostraron distribuciones uniformes (Prueba de Rayleigh: RA $p=0.4$, NR $p=0.51$, RF $p=0.07$, RP $p=0.12$). **B.** Probabilidades de las cuatro respuestas mutuamente excluyentes según el tamaño del estímulo (promedio entre ensayos e individuos). La probabilidad de respuesta se muestra en bloques de 5 ensayos a lo largo de 30 ensayos totales,

estratificada por tamaño de estímulo. C. Probabilidades de respuesta promedio de los primeros diez ensayos para cada tamaño de estímulo.

En los ambientes dinámicos de las marismas, el cangrejo *Neohelice* enfrenta un dilema constante: mientras evita ser capturado por gaviotas, compete —y, en ocasiones, predar— sobre sus propios congéneres (Bas et al., 2019; Tomsic et al., 2017; Daleo et al., 2003). Esta dualidad ecológica, donde un mismo individuo alterna entre ser presa o predador, se reflejó en nuestros experimentos de laboratorio. Al estimular a los cangrejos con objetos de tamaño mediano, observamos respuestas conductuales antagónicas: algunos individuos atacaban el estímulo, mientras otros huían del mismo. Este hallazgo no solo reveló un escenario singular para estudiar la toma de decisiones antagónicas en un mismo animal frente a un mismo estímulo, sino que estableció las bases metodológicas para explorar este fenómeno en distintos contextos ecológicamente relevantes. Surgieron así algunos interrogantes importantes sobre los factores extrínsecos al estímulo que podrían modular las respuestas conductuales. Por ejemplo: ¿Qué influencias tienen el nivel de ayuno, el tamaño corporal o el sexo de los individuos en la elección y ejecución de estos comportamientos antagónicos? ¿Cómo influye el contexto social —particularmente la presencia de conespecíficos— en sus decisiones? ¿De qué manera varía el comportamiento según la altura del estímulo, replicando amenazas aéreas versus terrestres? A lo largo de los capítulos de esta tesis doctoral, abordaremos sistemáticamente el análisis de estos y otros factores.

Hipótesis y objetivos

De acuerdo con los antecedentes descritos en la introducción, el cangrejo *Neohelice granulata* puede desplegar respuestas conductuales diferenciadas —ataque (RP), huida (RA) o inmovilidad (RF)— ante un estímulo visual que se desplaza a nivel del suelo. Utilizando el paradigma descrito en Gancedo et al. (2020), que permitió caracterizar algunos de los factores intrínsecos del estímulo (velocidad, tamaño, repetición) que modulan estas respuestas, la hipótesis de trabajo de esta tesis es:

Hipótesis

Las decisiones que toman los cangrejos sobre cómo actuar frente a la presencia de presas o predadores no solo dependen de la información provista por esos estímulos, sino también de información independiente de los mismos, indicando que la evaluación de riesgos y beneficios que realizan constituye un proceso cognitivo complejo.

Objetivo general

Investigar cómo variables extrínsecas al estímulo (grado de ayuno, sexo, contexto social, tamaño corporal) y un factor intrínseco no explorado previamente (altura) influyen en la toma de decisiones antagónicas (huir o perseguir) en *Neohelice granulata*.

Los objetivos específicos del trabajo consisten en:

- 1) Evaluar el efecto del sexo y el estado nutricional en las probabilidades y distancias de respuestas predatorias (RP) y antipredatorias (RA) de *Neohelice* (Capítulo 1).
- 2) Analizar la influencia del tamaño corporal de los cangrejos en la toma de decisiones frente al estímulo (Capítulo 2).
- 3) Explorar el papel del contexto social —presencia y comportamiento de conespecíficos— en la RP y RA. (Capítulo 3).
- 4) Extender el estudio de factores intrínsecos al estímulo, mediante la evaluación del efecto que su elevación sobre el suelo tiene en las respuestas de los cangrejos (Capítulo 4).

Materiales y métodos generales

1. *Neohelice granulata*

Los animales utilizados en este trabajo de tesis fueron cangrejos de la especie *Neohelice granulata* (antes *Chasmagnathus granulatus*), descrita por primera vez por Dana (Dana, 1851). La especie pertenece a la superclase Crustácea, clase Malacostraca, orden Decapoda (Infraorden: Brachyura; Superfamilia: Grapsoidea; Familia: Varunidae).

Neohelice es un cangrejo semiterrestre eurihalino que habita zonas costeras del sudoeste del Océano Atlántico, desde el Golfo de San José (lado norte de la Península de Valdés) en la Patagonia Argentina hasta la laguna Araruama en Río de Janeiro, Brasil. Estos animales ocupan los bancos de limo mesolitoral y supralitoral de la zona de transición entre agua dulce y marina.

Los animales fueron capturados en los estuarios de agua salobre de San Clemente del Tuyú, provincia de Buenos Aires, Argentina, en donde la salinidad del agua se mantiene a lo largo del año entre 12 y 14‰. Una vez en el laboratorio, los animales fueron alojados en cubas plásticas (35 x 48 x 27 cm) con una profundidad de agua salobre de 2 cm y a una densidad de 20 cangrejos por recipiente. El agua utilizada en las cubas y durante los experimentos fue preparada con sal marina de venta comercial (salinidad 10-14 ‰, pH 7,4-7,6). Todos los animales se mantuvieron a una temperatura ambiente de 20–26 °C y bajo luz natural. Los experimentos se llevaron a cabo entre las 9 a. m. y las 7 p. m. Para cada tipo particular de experimento se especificará en su metodología el sexo de los animales utilizados, su tamaño y su estado alimenticio.

2. *Dispositivo experimental*

2.1. *Arena experimental*

La arena experimental (Fig. 6) utilizada en los experimentos de esta tesis fue un poco distinta a la utilizada en otro de nuestros trabajos (Gancedo et al., 2020). Ésta consistió en una cuba rectangular de plástico de paredes claras pero opacas de 80 cm de largo x 40 cm de ancho y 55 cm de alto, con suelo de barro de unos 5 cm provenientes del hábitat natural de los cangrejos. La arena incluía dos tubos de plástico verticales ubicados en lados opuestos sobre los lados menores de la arena, a través de los cuales se deslizaba un hilo que, unido a una esfera de plástico negra permitía su movimiento al ras del suelo.

El movimiento del hilo y, por tanto, del estímulo se operó desde un carrete con una manivela ubicado fuera de la arena experimental. Así, el experimentador podía mover el

objeto en la dirección deseada sin asomarse a la arena perturbando al animal (Fig. 6). Los experimentos, sin embargo, eran visualizados en todo momento mediante una cámara ubicada sobre la arena cuya captura de imágenes, además de ser almacenada, era monitoreada *online* en un teléfono celular. Dicha cámara (Sony Handycam HDR-CX440) se encontraba localizada a unos 80 cm por encima de la arena, de modo de registrar tanto el comportamiento de los cangrejos como el movimiento del estímulo. La posición exacta tanto del cangrejo como del objeto fue calculada a intervalos de tiempo de 16.7 ms a partir de las filmaciones. La tasa de refresco de la cámara era de 60 frames por segundo. La distorsión generada por el lente y los videos fueron analizados y corregidos mediante el uso del software gratuito Tracker.

Al encontrarse el animal caminando libremente al momento de responder, su distancia a la trayectoria del objeto, así como, la distancia del cangrejo al estímulo y la posición de éste en su campo visual variaban ensayo a ensayo.

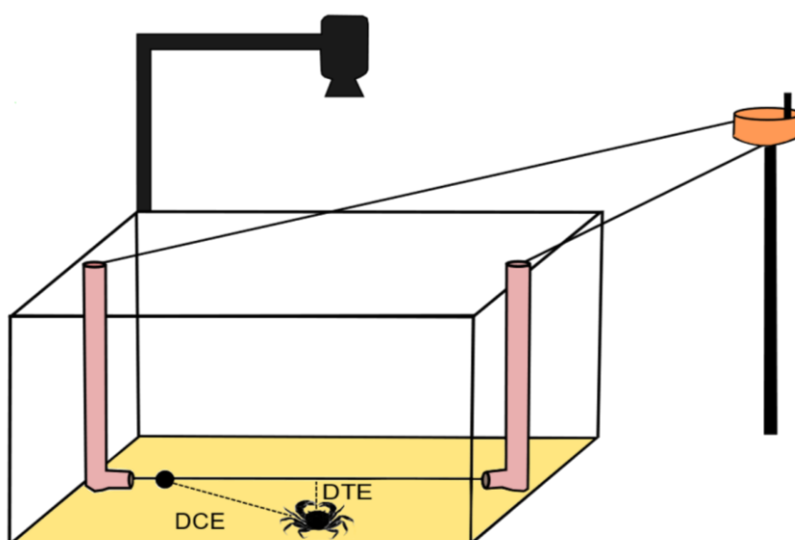


Figura 6. Arena experimental utilizada en la presente tesis. Los experimentos fueron realizados en una arena rectangular (40 cm x 80 cm) de paredes claras pero opacas con el suelo cubierto con barro proveniente del ambiente natural de estos cangrejos. Un hilo que se encontraba atravesando dos tubos verticales enfrentados entre sí sobre lados opuestos de la arena permitía mover el objeto que tenía ligado a nivel del suelo en ambas direcciones. La distancia máxima a la que el cangrejo podía encontrarse con respecto a la trayectoria del estímulo era de 20 cm. El movimiento del objeto fue controlado por el experimentador mediante el uso de un carrete con una manivela que se encontraba en el exterior de la arena. La videocámara con la cual se registró el comportamiento del cangrejo y el movimiento del objeto se encontraba a 80 cm de altura de la arena. DTE, distancia a la trayectoria del estímulo; DCE, distancia cangrejo-estímulo. Para más detalles leer materiales y métodos.

2.2. Estímulos visuales y protocolo de estimulación

El estímulo visual en movimiento utilizado para la evaluación de los cangrejos consistió en un objeto esférico de plástico color negro, el cual podía presentar uno de dos posibles diámetros: el que definimos como pequeño era de 1 cm y el que definimos como mediano de 1.8 cm (un estímulo de tamaño mayor fue utilizado en otros experimentos no incluidos en esta tesis; ver Gancedo et al., 2020). La velocidad utilizada para el movimiento del objeto fue una velocidad media de $18.5 \pm 0.4 \text{ cm s}^{-1}$, esta fue elegida en base a resultados obtenidos en experimentos anteriores usando diferentes velocidades, que fueron descritos más arriba en la introducción (ver Gancedo et al., 2020).

La evaluación de cada animal consistió, en la mayor parte de los experimentos, en una única sesión que incluía dos etapas (Fig. 7): una primera etapa de adaptación del cangrejo a la arena, para ello se colocaba a cada animal en una posición distinta dentro de la arena y se lo dejaba explorar el territorio por 10 minutos. Durante la segunda etapa, se producía la estimulación del cangrejo con el movimiento del objeto a lo largo de una serie de cinco ensayos, con un intervalo interensayos aproximado de 3 minutos (Fig. 7). Este número de ensayos y el intervalo entre ellos fueron elegidos para garantizar que las respuestas no se vieran afectadas por habituación (Gancedo et al., 2020). En todos los experimentos, un ensayo siempre inició con el estímulo emergiendo de la boca de uno de los tubos y terminó cuando se introducía en la boca del tubo opuesto. Para iniciar un ensayo se tuvieron en cuenta dos criterios fundamentales, en primer lugar, se esperaba aproximadamente 3 minutos después del ensayo anterior; en segundo lugar, que el cangrejo se encuentre por lo menos a 5 cm de la trayectoria del estímulo. De no ser éste el caso, se aguardaba hasta que esta distancia crítica fuera alcanzada. El comportamiento de los cangrejos fue observado a lo largo de toda la sesión de estimulación mediante un celular que se encontraba conectado por wi-fi a la cámara lo que permitía poder decidir el momento en el cual dar inicio y final a la grabación de cada ensayo. Cuando un cangrejo capturaba el objeto, se detenía el movimiento de éste hasta que el cangrejo abandonaba su intento de romperlo con sus quelas o llevárselo, lo cual normalmente ocurría, en general, en menos de un minuto. La dirección del estímulo era alternada entre ensayos. Cada cangrejo fue evaluado con un solo tamaño de objeto y, a menos que se especifique lo contrario, en una única sesión de estimulación. El número de cangrejos evaluados en cada tratamiento fue balanceado y se especificará en detalle para cada experimento particular.

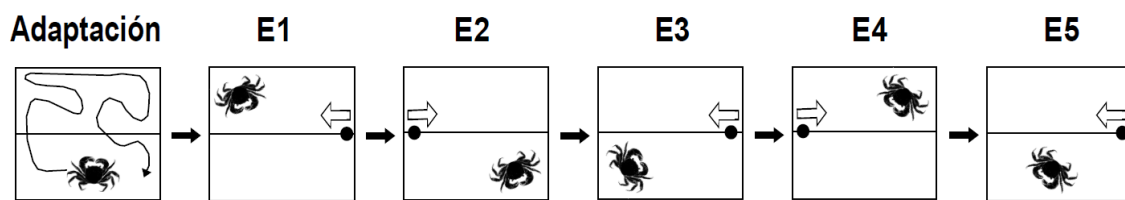


Figura 7. Protocolo general de experimentación. Cada animal fue evaluado en una única sesión (excepto en los experimentos del capítulo 2), la cual incluía una etapa de adaptación y una etapa de estimulación. Durante la adaptación, se dejaba al cangrejo explorar la arena 10 minutos. Luego, era estimulado con un objeto de un tamaño particular (mediano o pequeño) a lo largo de 5 ensayos con un intervalo interensayo de 3 minutos. Todos los ensayos comenzaban con el estímulo emergiendo de la boca de uno de los tubos verticales y terminaban cuando desaparecía dentro de la boca del tubo opuesto (ver Figura 6).

3. *Criterios de respuesta y mediciones*

Se consideró que el animal había efectuado una respuesta al estímulo cuando se observó un cambio en el comportamiento del cangrejo. Concretamente esto consistía en que, si el animal se encontraba quieto pasaba a moverse y, en el caso de que estuviese moviéndose de forma repentina se detenía o cambiaba su dirección o velocidad, todo lo cual era fácilmente detectable. En pocas ocasiones un cangrejo que se encontraba inmóvil previo a la estimulación con el objeto permaneció así durante la duración del ensayo, o si se encontraba moviéndose continuó haciéndolo sin mostrar alteración. Estos eventos fueron clasificados como no respuesta (NR).

Un estudio que realizamos previamente utilizando estímulos visuales de distintos tamaños movidos a diferentes velocidades (Gancedo et al., 2020), mostró que los cangrejos podían desplegar 4 tipos de respuestas mutuamente excluyentes: una respuesta predatoria (RP: perseguir el objeto); una respuesta antipredatoria (RA: huir del objeto o actuar de forma defensiva, levantando las quelas), una respuesta de freezing (RF: dejar de caminar y permanecer inmóvil durante todo el ensayo); y una no respuesta (NR: ignorar el estímulo, ausencia de cambios en el comportamiento). Cabe aclarar que el porcentaje de NR en todos los experimentos fue de aproximadamente 10%. Por lo que, en esta tesis, utilizamos un criterio levemente diferente al utilizado en nuestro trabajo anterior para analizar el comportamiento. En este caso descartamos los ensayos de NR como una categoría comportamental. Por lo tanto, se consideró que había ocurrido una respuesta cada vez que un cangrejo presentaba un cambio en su comportamiento en respuesta al estímulo visual. Definimos entonces un valor de Respuesta general (R), como la suma del número de ensayos

en donde se observaron RP, RF o RA sobre el total de los ensayos. La probabilidad de observar cada comportamiento particular, es decir RP, RF o RA, se calculó para cada cangrejo, como el número de ensayos en los que realizó dicha respuesta, sobre el total de los 5 ensayos de estimulación, excluyendo los ensayos donde no se observaron respuestas. Finalmente, para obtener la probabilidad media de cada respuesta particular se promediaron las probabilidades individuales de ese tipo de respuesta de todos los cangrejos.

ID	E1	E2	E3	E4	E5	R	RP	RA	RF
1	NR	RP	RP	RP	RP	0.80	1.00	0.00	0.00
2	RA	RF	RP	RF	RP	1.00	0.40	0.20	0.40
3	RF	RP	RA	NR	RA	0.80	0.25	0.50	0.25
$\bar{X}$						0.87	0.55	0.23	0.22

Figura 8. Ejemplo del cómputo de la probabilidad de respuesta general (R) y respuestas específicas en 3 individuos. Para cada cangrejo se calculó la probabilidad general de respuesta (R) y la probabilidad de responder de forma predatoria (RP, color azul), antipredatoria (RA, color rojo) y freezing (RF, color violeta) sobre el total de los 5 ensayos de evaluación, descartando los ensayos de no respuesta (NR, color verde).

La Figura 8 es un ejemplo de cómo fueron estimadas las probabilidades comportamentales para cada individuo y luego las generales. Por ejemplo, el individuo (ID) 1 en el primer ensayo (E1) ignoró al estímulo, pero en los ensayos subsiguientes respondió de forma predatoria. Para este individuo la probabilidad de responder al objeto (Respuesta General, R) fue de un 0.8, ya que de los 5 ensayos realizados en uno decidió no responder al objeto. Cuando este animal decidió responder al estímulo lo hizo en las 4 ocasiones con una respuesta predatoria lo que nos da un valor de 1 para la probabilidad de respuesta predatoria (RP) y de 0 para la respuesta de freezing y antipredatoria. De esta manera se obtuvieron las probabilidades individuales para R, RA, RF y RP las cuales fueron luego promediadas entre individuos para obtener las probabilidades generales de los cangrejos.

Para facilitar el seguimiento de los movimientos del animal y su posterior análisis en los videos de forma más precisa, a cada cangrejo se le hicieron dos marcas blancas en la línea media antero-posterior de la parte dorsal de su caparazón con líquido corrector. Con un punto se marcó el frente del animal y con otro la parte trasera, horas previas a la sesión

de evaluación. Durante el análisis posterior de los videos (offline), evaluamos parámetros como ser distancias, las cuales fueron medidas siempre en relación a la marca (círculo blanco) anterior del cangrejo. Entre las distancias medidas se incluyeron la distancia de respuesta (distancia entre el cangrejo y el estímulo al momento del inicio de cada respuesta en particular, DCE), distancia a la trayectoria (distancia mínima entre el cangrejo y la trayectoria del estímulo al inicio del ensayo, DTE) y la actividad exploratoria (Fig. 9 y 10). La distancia de respuesta se midió en el primer frame en que se observó un cambio en el comportamiento del cangrejo, mientras que la distancia a la trayectoria se midió en el frame en que comenzó el movimiento del estímulo.

Respecto del freezing cabe aclarar que en nuestro estudio describimos dos tipos de freezing, un tipo que definimos como transitorio porque ocurre antes de iniciar el escape o la persecución y por lo tanto es de breve duración (DCE (F), Fig. 9). Este freezing transitorio por lo tanto ocurre a mayores distancias del inicio del escape o de la persecución. El segundo tipo de freezing es de mayor duración y no va seguido de otra respuesta, este es el que identificamos como respuesta de freezing (RF).

Finalmente, la actividad exploratoria se estimó para cada cangrejo durante los 10 minutos de la fase de adaptación y se registró mediante el uso de una grilla a escala de la arena experimental donde el investigador podía observar y registrar en tiempo real el número de cuadrantes atravesados por el cangrejo (Fig. 10). La grilla representaba la arena experimental dividida en cuadrantes de 10 x 10 cm. De la geometría de la situación, pudimos calcular entonces distintos parámetros que serán detallados en mayor profundidad en cada situación particular.

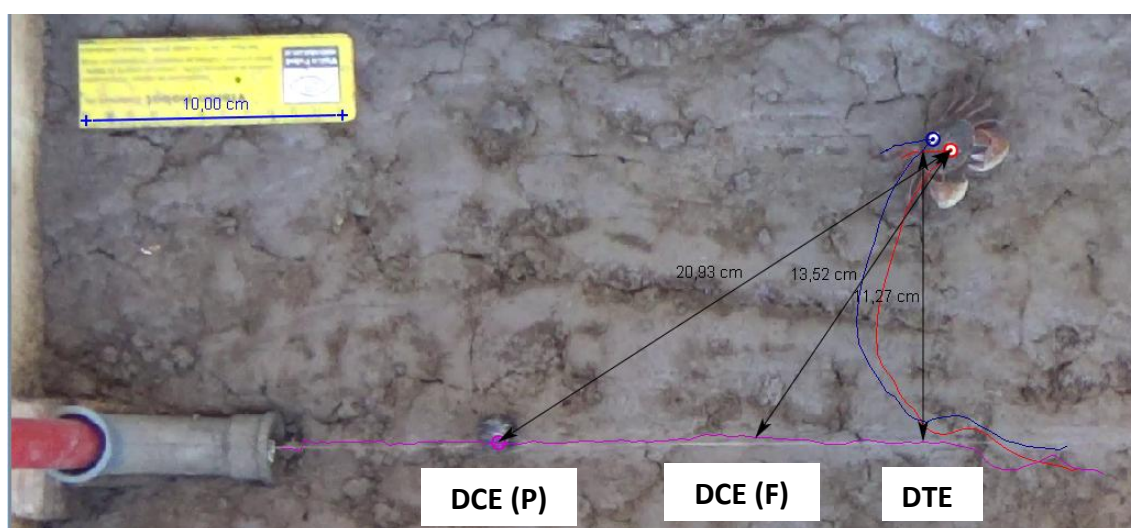


Figura 9. Parámetros del estímulo y variables medidas mediante el software Tracker en el análisis offline. Cada cangrejo fue marcado con líquido corrector blanco en la parte anterior (marca roja en la figura) y en la parte posterior (marca azul en la figura) del caparazón horas previas a la evaluación de estos. En la imagen

puede observarse el estímulo de tamaño mediano (marca y trayectoria rosa) con la que el animal fue evaluado. Algunas de las variables medidas: distancia mínima entre el cangrejo y la trayectoria en el momento en que comenzó a moverse el estímulo (DTE), distancia cangrejo-estímulo (DCE) al momento de inicio de la freezing transitorio (F) y al inicio de la persecución (P). Las líneas roja y azul corresponden a los movimientos de las marcas en el cangrejo durante la persecución del estímulo

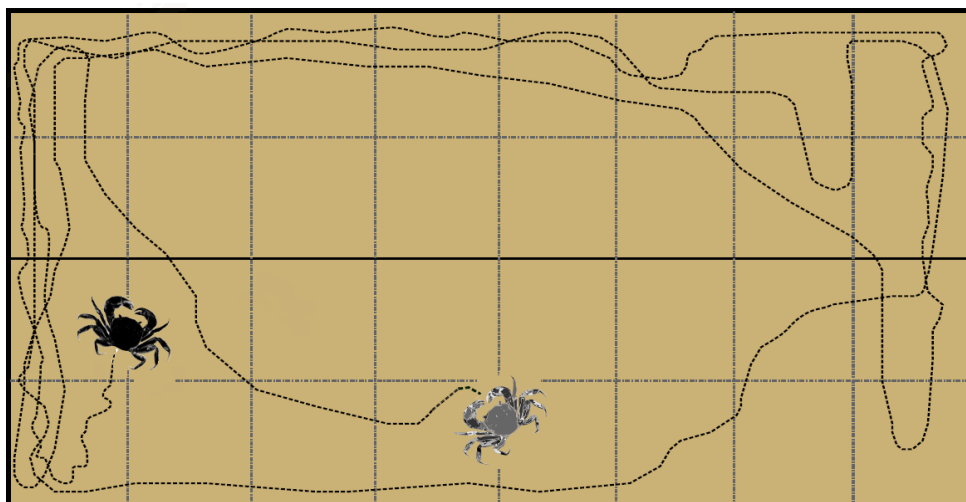


Figura 10. Esquema de un ejemplo de actividad exploratoria realizada por un cangrejo durante la etapa de 10 min de adaptación a la arena. Posición inicial (silueta gris) y final del cangrejo (silueta negra) y trayectoria que el animal desplegó (líneas punteadas). Cada cuadrado de la grilla mide 10 x 10 cm.

4. *Análisis estadístico*

Las comparaciones entre las probabilidades de cada uno de los tipos de respuesta, así como de la actividad exploratoria realizada por los animales durante la adaptación, en las que se contaba con un dato por individuo se realizaron mediante pruebas de Mann-Whitney o Wilcoxon con correcciones de Bonferroni. El motivo por el cual se utilizaron pruebas no paramétricas fue la falta de normalidad en la distribución de los datos. Para las comparaciones de distancias de respuestas en las cuales podía ocurrir la existencia de medidas repetidas se utilizó la transformación de rangos alineados ANOVA (ART ANOVA), debido a que este es un enfoque no paramétrico que permite el uso de múltiples variables independientes, interacciones y medidas repetidas.

Para predecir la probabilidad de observar un comportamiento particular a partir de los datos obtenidos se construyeron modelos mixtos lineales generalizados (GLMM). La probabilidad de obtener una respuesta en particular (codificada como 1 si ocurría o 0 en caso de no ocurrir) se modeló asumiendo una distribución de error binomial y funciones de enlace del tipo logit. Los GLMM son extensiones de los GLM, los cuales resultan

particularmente útiles cuando los datos no son independientes, como en el caso de medidas repetidas y datos anidados (Zurr et al., 2009). La variable medida fue siempre binomial (presencia o ausencia) y los datos correspondieron a animales que fueron medidos repetidamente; por lo tanto, usamos GLMM. Los modelos fueron utilizados para determinar si la probabilidad de ocurrencia de un comportamiento (variable dependiente) covariaba con distintos factores posibles, los que serán detallados en cada sección particular. Estas covariables se incorporaron al modelo como factores fijos y el número de cangrejos se consideró como un factor aleatorio. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1973) como medida de bondad de ajuste para evaluar el rendimiento de cada modelo. El modelo con el menor valor de AIC fue elegido como el que mejor representaba los datos.

Las metodologías específicas de análisis de datos y comparaciones estadísticas se detallan en cada sección según el diseño experimental. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (versión 3.4.4). Se utilizaron los paquetes lme4 (Bates et al., 2003), lsmeans (Lenth, 2016) para los modelos mixtos lineales generalizados y el método de Tukey para comparaciones múltiples, respectivamente.

Resultados

Capítulo 1: Influencia del sexo y del ayuno en las respuestas a un objeto en movimiento.



1.1 Determinación del efecto del sexo y del nivel de ayuno sobre las decisiones del cangrejo de escapar o perseguir un objeto en movimiento

En esta primera parte de la tesis, nos propusimos investigar algunos de los parámetros extrínsecos al estímulo que podrían estar involucrados en los mecanismos subyacentes a la toma de decisiones de los cangrejos ante un mismo objeto en movimiento, en relación a comportamientos de predación o antipredación. El nivel de hambre de los animales, así como el sexo de los mismos, puede afectar las respuestas de un individuo. Con el propósito de investigar la influencia de estos factores realizamos dos experimentos. En el experimento 1 exploramos el efecto del ayuno sobre machos y sobre hembras. A partir de los resultados obtenidos, en el experimento 2 comparamos el desempeño comportamental de animales alimentados regularmente con el de animales con distinto grado de ayuno.

1.2 Diseño del experimento 1

Los animales utilizados en este experimento fueron cangrejos *Neohelice* de tamaño mediano, tanto machos como hembras adultos, con un ancho promedio de caparazón de $2.77 \pm 0,02$ y $2,8 \pm 0,01$ cm, respectivamente. Para evitar un efecto del estado reproductivo de las hembras sobre las respuestas, verificamos que las mismas no se encontraran en estado de receptividad sexual mediante el análisis del opérculo móvil (Sal Moyano et al., 2012). Los cangrejos fueron mantenidos de forma individual en frascos de vidrio con 2 cm de agua salada.

Resultados de experimentos no publicados donde una esfera de plástico negra se desplazó sobre una pequeña canaleta hecha en el suelo, es decir que se movió a nivel del suelo, pero sin hacer contacto físico con éste y por lo tanto sin generar vibraciones, indicaron que la percepción del objeto es esencialmente visual (Tomsic, comunicación personal). Por esto, de acá en adelante identificaremos al objeto como el estímulo visual. Para evaluar el efecto del sexo y el hambre en la toma de decisiones, realizamos un primer experimento con cangrejos machos y hembras que nunca fueron alimentados. Estos cangrejos fueron estimulados con uno de dos tamaños de objetos posibles: pequeño o mediano. Se evaluaron un total de 102 cangrejos hembras (51 con el estímulo pequeño y 51 con el mediano) y 111 cangrejos machos (55 con el estímulo pequeño y 56 con el mediano) los cuales fueron colectados en los meses de marzo y abril del 2021. El experimento comenzó al día siguiente de la captura de los cangrejos en las rías y se extendió a lo largo de 22 días. Cada animal fue evaluado en un único día, de modo tal que la muestra experimental incluyó individuos con diferentes niveles de ayuno (Fig. 11). En cada día experimental, se

evaluaron en promedio unos 10 cangrejos, en un diseño planificado que incluyó aproximadamente el mismo número de hembras y machos evaluados con el estímulo pequeño y con el mediano. Para facilitar la interpretación de los resultados en relación al efecto del grado de ayuno, dividimos a los animales en dos grupos según el número de días de ayuno que habían experimentado. Aquellos cangrejos evaluados entre los días 1 a 10 pertenecieron al grupo denominado "primeros días" (PD), mientras que aquellos animales estimulados entre los días 11 a 22 formaron parte del grupo de los "últimos días" (UD). La Figura 6 ilustra el protocolo de este experimento.

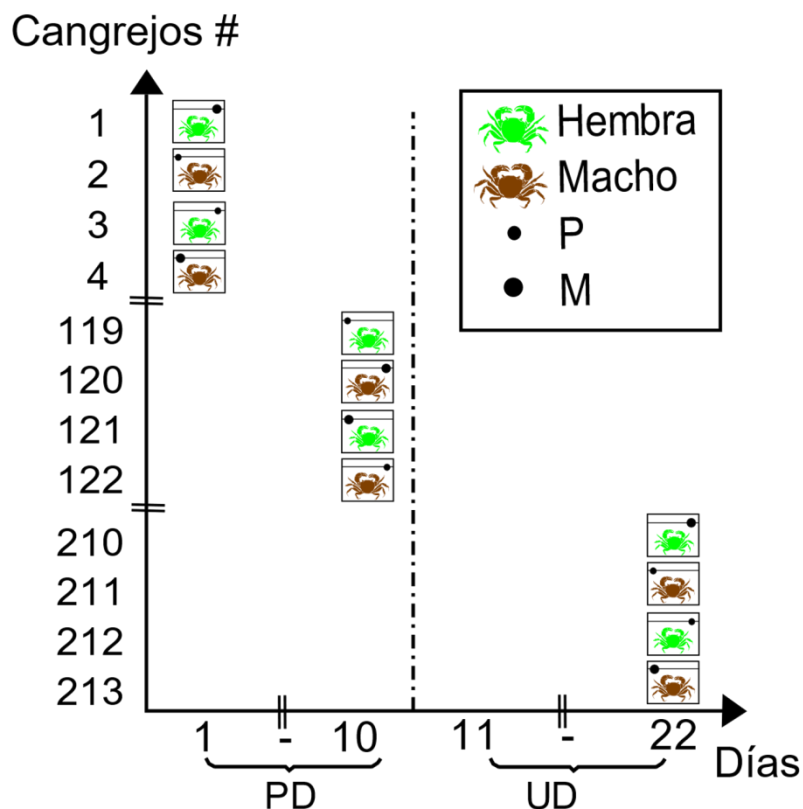


Figura 11. Protocolo del Experimento 1. En este protocolo, utilizamos cangrejos machos y hembras con diferentes niveles de hambre y dos tamaños de estímulos. Evaluamos un total de 102 cangrejos hembras y 111 cangrejos machos que habían pasado de 1 a 22 días sin alimentarse. Se utilizó un estímulo mediano (M) o pequeño (P) en un diseño balanceado. Los animales se dividieron en dos grupos: un grupo de "primeros días" (PD), que incluía cangrejos evaluados durante los días 1 a 10 del experimento, es decir, con pocos días de hambre acumulados, y un grupo de "últimos días" (UD), que incluía cangrejos estimulados entre los días 11 a 22 del experimento con un mayor número de días acumulados sin recibir alimentos.

1.3 Respuestas comportamentales desplegadas según sexo y tamaño del estímulo.

La probabilidad de respuesta al estímulo (R), que representa la proporción de ensayos en los que se observó algún tipo de respuesta, ya sea predatoria (RP), de freezing, inmovilidad (RF) o antipredatoria (RA), fue cercana al 90%, lo que indica que el objeto fue un estímulo altamente relevante para los cangrejos. No se encontraron diferencias significativas en los valores de respuesta (R) entre hembras y machos (Figura 12A, barras grises, R: $p = 0.21$). Sin embargo, al analizar las probabilidades de cada comportamiento específico, se observaron diferencias claras entre sexos, donde los machos mostraron una menor probabilidad de comportamientos antipredatorios y de freezing, y una mayor probabilidad de respuestas predatorias en comparación con las hembras (Figura 12A, barras de colores, RA: $p < 0.001$; RF: $p < 0.05$; RP: $p < 0.001$).

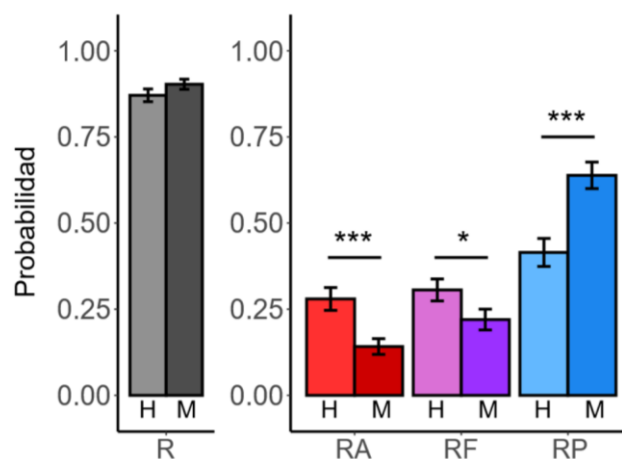


Figura 12. Probabilidades comportamentales promedio según el sexo. Probabilidad promedio de respuestas de hembras (H) y machos (M) al objeto (R: barras grises) y respuestas específicas de antipredación, freezing y predación (RA, RF y RP, respectivamente, barras de colores). Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. *: $p < 0.05$ y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Dadas las claras diferencias observadas en las probabilidades de los diferentes comportamientos entre machos y hembras, nos preguntamos si estas diferencias podían también verse reflejadas en otros parámetros. En experimentos anteriores realizados en el laboratorio, demostramos que los cangrejos inician su comportamiento de persecución a una distancia fija respecto al objeto, independientemente del tamaño del objeto (Gancedo et al., 2020). Los resultados de este nuevo experimento confirmaron los hallazgos previos, mostrando que las distancias de respuesta específicas para cada comportamiento fueron

similares entre los dos tamaños de estímulo ($p = 0.1$) (datos no mostrados). Por este motivo, combinamos los datos de ambos objetos para analizar la distancia al estímulo a la que los cangrejos decidieron ejecutar cada comportamiento particular. Evaluamos entonces las distancias de respuesta (distancia cangrejo-estímulo) para las RA, RF y RP en machos y en hembras por separado (Fig. 13). Los resultados mostraron que los cangrejos tomaron la decisión de huir a distancias significativamente mayores que en aquellos ensayos en los que hicieron RF o en los que persiguieron el objeto. Además, la distancia a la cual los cangrejos decidieron iniciar el freezing fue significativamente mayor a aquella de los ensayos en los que eligieron iniciar la persecución ($p < 0.001$ para todas las comparaciones). No encontramos diferencias en las distancias de respuesta entre machos y hembras en los ensayos en los que los cangrejos decidieron iniciar freezezar o huir (RA: $p = 0.83$; RF: $p = 0.33$, respectivamente). Sin embargo, sí se observaron diferencias significativas entre sexos en las distancias de respuesta para los ensayos de persecución, donde los machos iniciaron la persecución del estímulo a distancias mayores que las hembras, es decir, le atribuyeron un valor de presa al objeto de forma más temprana que las hembras (RP: $p < 0.001$).

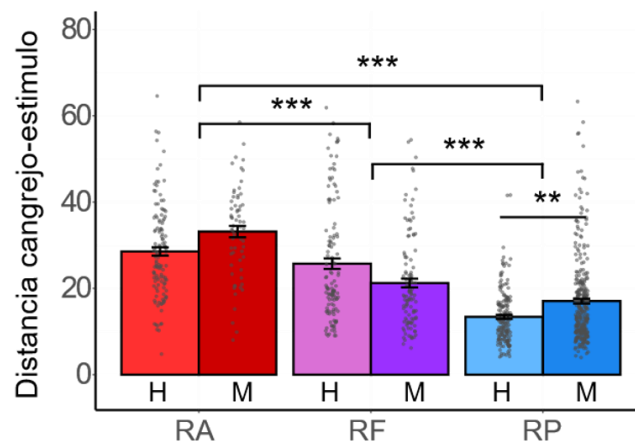


Figura 13. Distancia promedio entre el cangrejo y el estímulo (DCE) en machos y hembras para cada tipo de respuesta al momento del inicio de la respuesta. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los datos de los ensayos en donde se observó cada tipo de respuesta. Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. **: $p < 0.01$ y ***: $p < 0.001$.

Con el propósito de identificar si el tamaño del estímulo visual (P o M) podría afectar la probabilidad de respuesta en función del nivel de ayuno de los animales (PD vs. UD), realizamos una evaluación de la interacción entre estos dos factores. El resultado del análisis mostró que el tamaño del objeto y el nivel de ayuno no estarían interactuando de manera significativa ($p = 0.58$), lo que nos llevó a analizar el efecto de estas dos variables por separado. En la Figura 14, se muestra el efecto del tamaño del estímulo en las respuestas

de machos y hembras. La probabilidad de responder al estímulo (R), tanto en hembras como en machos, no se vio afectada por el tamaño del objeto (barras grises hembras R: $p=0.34$; machos R: $p=0.13$). Sin embargo, la probabilidad de realizar cada tipo de comportamiento particular se vio altamente influenciada por el tamaño del estímulo, siendo esa influencia similar en machos y hembras. En ambos sexos, el estímulo pequeño evocó una probabilidad significativamente mayor de respuestas predatorias que el mediano, a la vez que generó menores probabilidades de observar respuestas de evitación y de freezing (barras de colores hembras RA: $p<0.00$; RF: $p<0.05$; RP: $p<0.001$, machos RA: $p<0.001$; RF: $p<0.01$; RP: $p<0.001$).

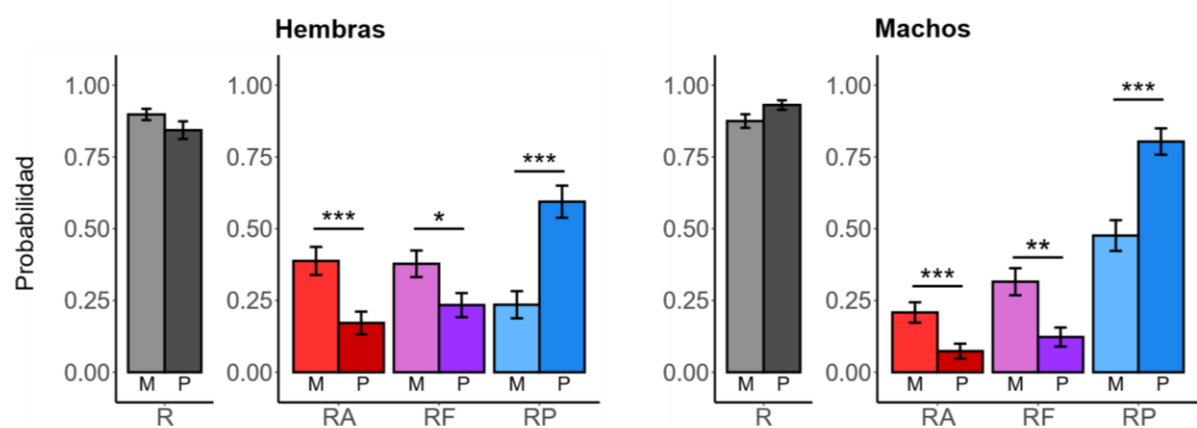


Figura 14. Comparación de la respuesta general y las respuestas específicas por tamaño de estímulo y sexo. Probabilidades promedio de respuesta general (R, barras grises) y de las respuestas de cada tipo (RA, RF y RP, barras de colores) de los cangrejos al estímulo mediano (M) y pequeño (P) en hembras (H) y machos (M). La significancia estadística fue evaluada usando test de Wilcoxon. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

1.4 Efecto del ayuno sobre las respuestas comportamentales en los distintos sexos

El rol del ayuno sobre la toma de decisiones en animales ha sido evaluado ampliamente en la respuesta predatoria de cangrejos frente a presas sésiles, donde los predadores disponen de períodos de tiempo relativamente largos para decidir acercarse y alimentarse (Sun et al., 2017; Wong et al., 2010; Nadeau et al., 2009; Smallegange et al., 2008; Mascaró & Seed, 2001). Sin embargo, en animales que se alimentan de presas móviles, las decisiones deben ser más rápidas debido a que el estímulo (es decir, la presa) se presenta por una duración limitada de tiempo y su posición varía con respecto al predador. Para analizar los efectos del hambre sobre la toma de decisiones de estos animales frente al estímulo, analizamos los datos agrupándolos de varias maneras, que incluyeron un análisis

día por día a análisis de agrupamiento de distinto número de días. Aun cuando estos análisis mostraban un efecto acumulativo del paso de los días, los datos presentaban una considerable dispersión, por lo que finalmente nos inclinamos por el análisis que consideramos más parsimonioso, consistente en dividir el total de los animales en dos grupos. Un grupo, al que denominamos primeros días (PD), correspondía a aquellos animales "menos hambreados", que fueron evaluados durante los primeros días del experimento (días 1 a 10). El otro grupo, al que denominamos últimos días (UD), correspondía a los animales "más hambreados", que fueron evaluados durante los últimos días del experimento (días 11 a 22) (Fig. 11). La Figura 15 muestra que el nivel de ayuno no afectó el nivel de respuesta general de los cangrejos machos y hembras al estímulo (barras grises hembras, R: $p=0.73$; machos, R: $p=0.78$). Sin embargo, los resultados muestran que la probabilidad de cada tipo de respuesta específica sí se vio afectada por el nivel de ayuno, aunque esto solo ocurrió en los cangrejos machos. En efecto, no se encontraron diferencias significativas en las respuestas específicas entre los grupos con mayor y menor grado de ayuno en las hembras (panel izquierdo, barras de colores; RP: $p=0.39$; RA: $p=0.65$; RF: $p=0.84$; respectivamente). En contraste, los machos evaluados durante el grupo de los últimos días presentaron probabilidades significativamente mayores de efectuar respuestas predatorias en comparación con aquellos evaluados durante los primeros días, a la vez que menores respuestas antipredatorias y de freezing (panel derecho, barras de colores; RP: $p < 0.001$; RA: $p < 0.05$; RF: $p < 0.01$; respectivamente).

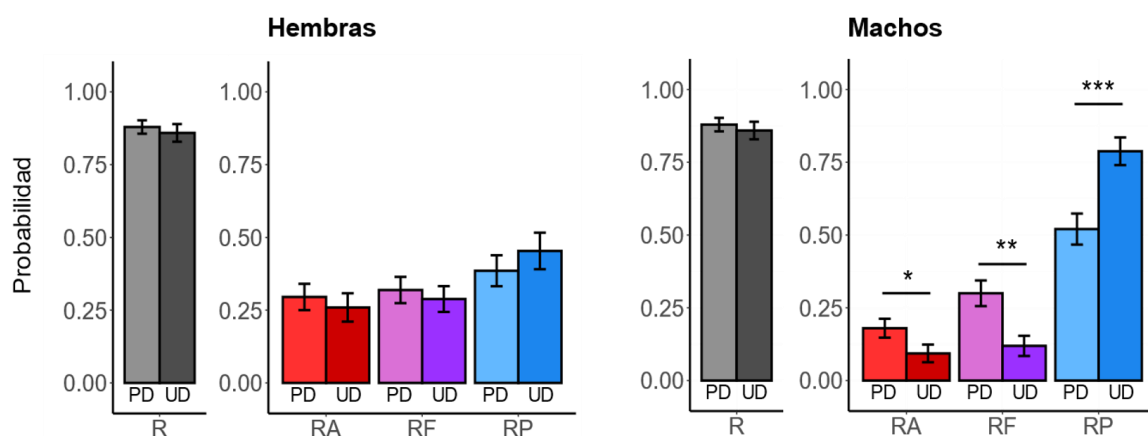


Figura 15. Probabilidades promedio de respuesta general de los cangrejos y de cada tipo particular de comportamiento según el nivel de ayuno. Comparación de R (barras grises) y RA, RF y RP (barras de colores) promedios entre cangrejos evaluados durante el primer grupo de días (PD) y el último grupo de días (UD), separados por sexo. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante el test de Wilcoxon. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Estudios realizados en diferentes especies han demostrado que la escasez o falta de alimento puede afectar las actividades de búsqueda de alimento en diferentes formas (Scharf, 2016). Para determinar si la exploración de los cangrejos se veía afectada por el grado de ayuno, evaluamos la actividad exploratoria durante los 10 minutos previos a la estimulación con el objeto (período de adaptación, sección Métodos) tanto en machos como en hembras en cada uno de los grupos de días. Esta actividad fue cuantificada como el número de cuadrados de la arena atravesados por el animal durante la adaptación. La Figura 16 muestra que tanto machos como hembras desplegaron niveles similares de exploración y estos niveles no se vieron afectados por el transcurso de los días y el consiguiente aumento en el nivel de hambre, ya que no se observaron diferencias ni entre los grupos de días ni entre los sexos (PD, H vs M, $p = 0.98$; UD, H vs M, $p=0.9$).

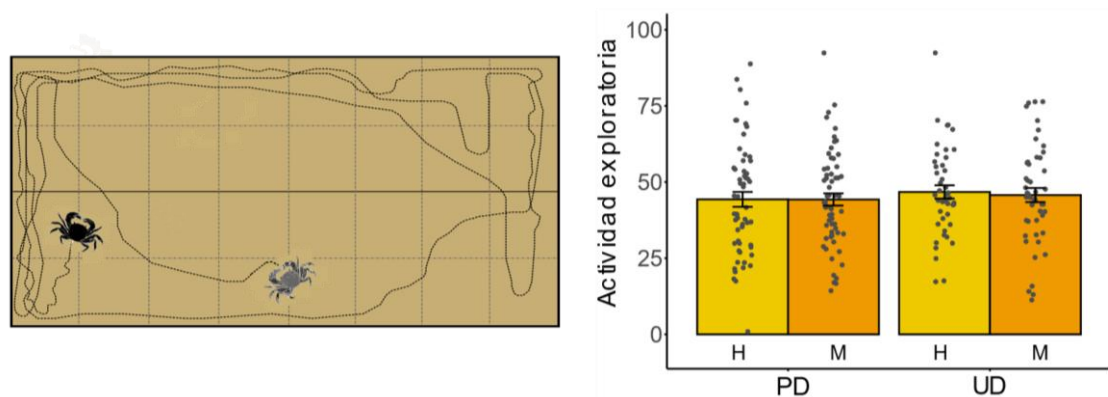


Figura 16. Esquema de la actividad exploratoria de un cangrejo y actividad exploratoria promedio de los cangrejos por sexo y grupo de días. Promedio de la actividad exploratoria observada en hembras (H) y machos (M) dentro de cada grupo de días (PD: primeros días y UD: últimos días) calculada como el número de cuadrantes atravesado a lo largo de los 10 minutos de la etapa de adaptación. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

2. *¿Es el hambre lo que incrementa la respuesta predatoria de los cangrejos machos?*

Los resultados obtenidos en el experimento anterior evidenciaron que comparados con los individuos machos del grupo PD, los del grupo UD desplegaron más respuesta predatoria y menos respuesta antipredatorias. La interpretación de estos resultados es que el nivel de ayuno favorece en los machos la decisión de perseguir y capturar una presa en movimiento, disminuyendo la valoración del eventual riesgo que ese mismo estímulo pudiera representar. Sin embargo, otros factores independientes del ayuno, no controlados en el experimento anterior, podrían ser la causa del cambio de comportamiento observado. Uno de esos factores es el tiempo de aislación en recipientes individuales pequeños en los

que permanecieron los animales hasta su evaluación. Para controlar éste y otros posibles factores se realizó un segundo experimento en el cual los animales experimentaron diferencias únicamente en su estado nutricional. Durante un periodo de 17 días evaluamos animales machos que pertenecían a uno de dos tratamientos posibles: cangrejos hambreados (CH) y cangrejos alimentados (CA), de manera tal que la única diferencia entre estos grupos fue su estado de alimentación. Al igual que en el experimento anterior, separamos a los cangrejos en dos grupos de días que incluyeron aquellos animales evaluados durante los primeros días del experimento (PD) e individuos evaluados los últimos días (UD).

2.1 Diseño del experimento 2

Se utilizaron únicamente cangrejos machos medianos con dos condiciones de alimentación diferentes a lo largo de un período de 17 días (Fig. 17). El grupo de "cangrejos hambreados" (CH) consistió en cangrejos que nunca recibieron alimento durante el experimento (n = 30; 16 expuestos al estímulo pequeño y 14 al mediano). El grupo de "cangrejos alimentados" (CA) fue alimentado cada día de por medio (n = 28; 14 expuestos al estímulo pequeño y 14 al mediano). Durante los días de alimentación, a los cangrejos alimentados se les suministraron 3 pellets de alimento para conejo (comida con la que alimentamos a los cangrejos comúnmente en el laboratorio) por la mañana y se les permitió alimentarse durante dos horas. Luego de cada comida, tanto a los CA como a los CH se les cambió el agua. Los cangrejos pertenecientes al grupo CA fueron evaluados entre 6 a 30 horas después de haber sido alimentados. En este experimento, las pruebas con el estímulo comenzaron el tercer día después de haber sido capturados los animales en el campo, de modo tal que los individuos hambreados estuvieron sin alimentarse durante al menos 72 horas. Cada día se evaluaron aproximadamente 4 cangrejos, asegurando que al menos uno perteneciera a cada combinación experimental: dos alimentados (uno por cada tamaño de objeto) y dos hambreados (uno por cada tamaño de estímulo). Al igual que en el experimento anterior, los animales fueron separados en dos grupos: los de los "primeros días" (PD), que incluyeron cangrejos evaluados entre los días 3 a 9 (n=35 cangrejos: 18 CH y 17 CA), y "últimos días" (UD), que involucraron animales evaluados entre los días 10 a 17 (n= 23 cangrejos; 12 CH y 11 CA).

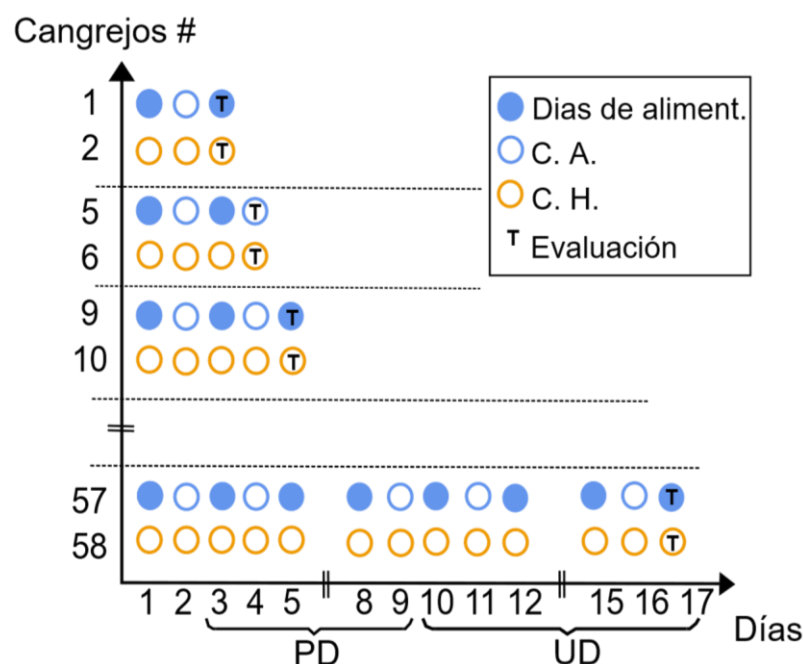


Figura 17. Protocolo del Experimento 2. En este experimento, utilizamos cangrejos machos que fueron alimentados regularmente (CA, n = 28) y cangrejos que fueron privados de alimento (CH, n = 30). Los animales evaluados entre los días 3 a 9 se asignaron al grupo de los "primeros días" (PD), mientras que los que fueron estimulados entre los días 10 a 17 se asignaron al grupo de los "últimos días" (UD). Los círculos vacíos amarillos representan los cangrejos hambreados, mientras que los azules representan a los cangrejos alimentados. Los círculos azules rellenos indican los días de alimentación en los cangrejos alimentados y la letra T representa el día en que fueron evaluados los animales.

2.3 Efecto del estado nutricional de los cangrejos sobre las respuestas comportamentales

En cangrejos que experimentan escasez de alimento y se los expone ante presas sésiles de diferentes tamaños, se ha observado que en ocasiones eligen presas más grandes cuando están hambrientos, mientras que cuando están saciados optan por presas más pequeñas (Morris, 2008; Hughes & Seed, 1995; Juanes & Hartwick, 1990). También se ha observado lo contrario, donde incluso en situaciones de inanición o ayuno, los cangrejos siguen seleccionando presas de menor tamaño (Smallegange et al., 2008; Smallegange & Der Meer, 2003; Micheli, 1995). Es importante resaltar que el escenario ante el cual exponemos a los cangrejos se diferencia de los mencionados anteriormente, dado que la potencial presa en nuestro experimento es un estímulo móvil frente al cual el animal tiene una ventana de tiempo breve para decidir responder y eventualmente capturarlo. Cuando evaluamos las probabilidades de respuesta general de los cangrejos ante el estímulo pequeño (P) y el mediano (M), encontramos que fueron similares en los cangrejos hambreados, tanto en el

grupo de los primeros días (PD: menos hambreados, P vs M, $p=0.27$) como en los últimos días (UD: más hambreados, P vs M, $p=0.52$). Lo mismo se observó en los cangrejos alimentados (PD, P vs M, $p=0.41$; UD, P vs M, $p=0.37$). Además, tampoco encontramos diferencias significativas en las respuestas específicas de RA, RF y RP entre los tamaños de los estímulos para cada tratamiento (P vs M cangrejos hambreados, RA, $p=0.3$; RF, $p=0.91$, RP, $p=0.35$ y cangrejos alimentados, RA, $p=0.96$; RF, $p=1$; RP, $p=1$). Por este motivo, decidimos combinar los datos de las probabilidades de ambos tamaños para comparar las probabilidades de respuestas de los CA y CH en los grupos de PD y en los UD.

La figura 18 muestra las probabilidades de respuesta efectuadas por los cangrejos machos, tanto alimentados como hambreados, para cada grupo de días. Las probabilidades de responder al estímulo (R) fueron similares entre los animales alimentados y hambreados, tanto en el primer grupo de días como en el grupo de los últimos días (barras grises, primeros días R: $p=0.6$, últimos días R: $p=0.21$). En los cangrejos evaluados en el primer grupo de días, no se observaron diferencias en las probabilidades de respuesta para cada comportamiento específico entre los tratamientos alimentados y hambreados (barras de colores, panel izquierdo; RA: $p=0.85$; RF: $p=0.86$; RP: $p=0.81$). Sin embargo, en el grupo de los últimos días se observaron diferencias significativas entre los tratamientos, donde los cangrejos hambreados mostraron probabilidades significativamente mayores de respuestas predatorias en comparación con los cangrejos alimentados, mostrando en consecuencia probabilidades significativamente menores de respuestas antipredatorias o de freezing (barras de colores, panel derecho; RP: $p < 0.001$; RA: $p < 0.05$; RF: $p < 0.01$, respectivamente).

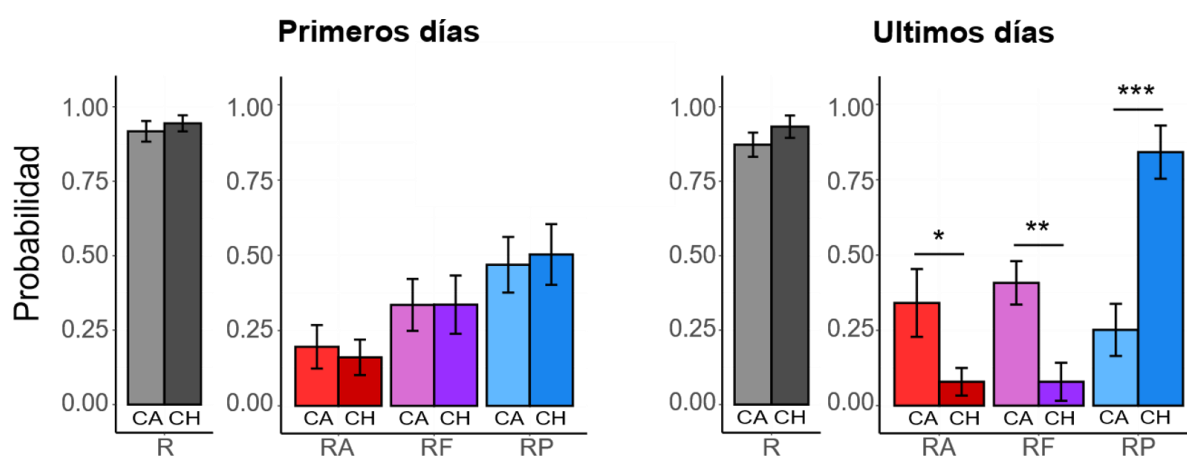


Figura 18. Promedio de las probabilidades de respuesta (R) y de los comportamientos específicos de antipredación (RA), freezing (RF) y predatorias (RP) para ambos tratamientos en cada grupo de días. Las barras de color gris corresponden a los promedios de la respuesta al estímulo de los cangrejos alimentados (CA) y de los cangrejos hambreados (CH) dentro de cada grupo de días. Las barras de colores representan los

promedios de las probabilidades de observar cada comportamiento específico para los cangrejos evaluados en cada tratamiento (CA vs CH) y grupo de días. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando test de Wilcoxon *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

Estas diferencias en las probabilidades de respuestas entre tratamientos en el grupo de los últimos días podrían deberse a un aumento de la respuesta predatoria de los CH, a una disminución de la respuesta predatoria de los CA, o a una combinación de ambas. Para analizarlo, reorganizamos los datos de la Figura 18 en la Figura 19 y comparamos las probabilidades de respuesta entre los grupos PD y UD de los CA y de los CH. No encontramos diferencias estadísticas en la RA ($p = 0.22$), la RF ($p = 0.42$) y en la RP ($p = 0.16$) entre los grupos PD y UD de cangrejos alimentados. Tampoco en la RA de los cangrejos hambreados ($p = 0.48$), pero sí hubo diferencias significativas en la RF ($p < 0.05$) y la RP ($p < 0.05$) entre los grupos de los primeros y últimos días de cangrejos hambreados. Estos análisis confirman que el cambio de comportamiento entre los grupos de días (PD y UD) ocurrió únicamente en los cangrejos hambreados.

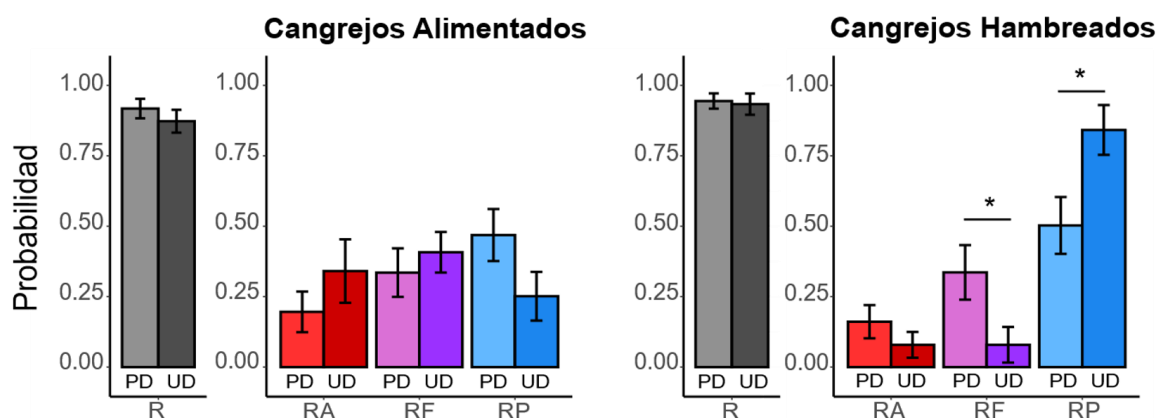


Figura 19. Promedio de las probabilidades de respuesta (R) y de los comportamientos específicos de antipredación (RA), freezing (RF) y predatorias (RP) para ambos grupos de días en cada tratamiento. Las barras de color gris corresponden a los promedios de la respuesta al objeto de los cangrejos evaluados en primer grupo de días (PD) y de los evaluados en el último grupo de días (UD) dentro de cada tratamiento. Las barras de colores representan los promedios de las probabilidades de observar cada comportamiento específico para los cangrejos evaluados en cada grupo de días y tratamiento (CA y CH). Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando test de Wilcoxon *: $p < 0.05$.

2.4 Actividad exploratoria y distancias de respuesta

Para un animal con reservas energéticas suficientes, la exploración del entorno podría representar un costo energético asumible; mientras que para un animal en ayuno o con reservas limitadas, este mismo comportamiento implicaría un gasto energético significativo. Así, el estado interno determina qué comportamientos –especialmente aquellos que demandan mayor energía– resultan viables o adaptativamente relevantes. Para evaluar este punto en particular, medimos la actividad exploratoria de los cangrejos hambreados y alimentados en cada grupo de días. En la Figura 20 se muestran los resultados de este análisis. La exploración realizada por los cangrejos hambreados del primer grupo de días fue significativamente menor que la de los cangrejos alimentados evaluados en ese mismo período ($p < 0.001$). Esta diferencia entre tratamientos no se observó cuando se analizaron las actividades exploratorias de los individuos evaluados en los últimos días ($p = 0.92$). Sin embargo, al comparar los CH entre los grupos PD y UD, se observó un aumento significativo en la actividad exploratoria en los cangrejos del segundo grupo respecto del primero ($p < 0.05$). Esta misma comparación realizada entre los CA no mostró diferencias significativas ($p = 0.23$).

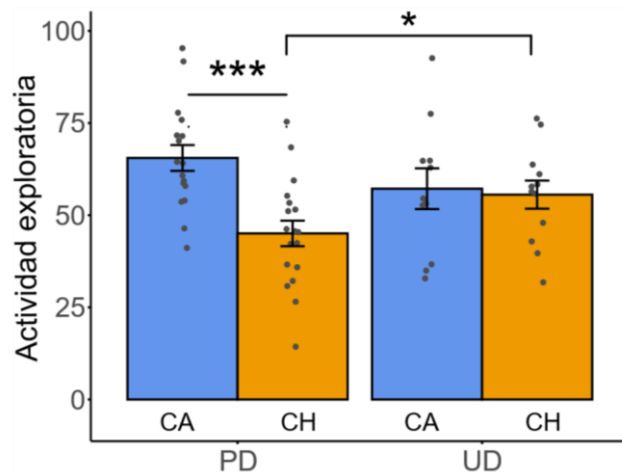


Figura 20. Promedio de la actividad exploratoria observado en cangrejos machos alimentados (CA) y hambreados (CH) dentro de cada grupo de días (PD: primeros días y UD: últimos días). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test. *: $p < 0.05$ y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los valores de exploración individuales de los cangrejos hambreados y alimentados evaluados en cada grupo de días.

Dado que se observaron diferencias en las probabilidades comportamentales entre los tratamientos en el grupo de los últimos días, investigamos si otro parámetro de la respuesta se vio afectado por el tratamiento y la duración del mismo. Por este motivo,

evaluamos las distancias promedio de respuesta antipredatoria, de freezing y predatoria (Fig. 21). Encontramos que las distancias a las cuales los cangrejos iniciaron las RA y RF fueron similares entre los tratamientos. Sin embargo, las distancias a las cuales los cangrejos decidieron iniciar la persecución del estímulo visual fueron significativamente mayores en los cangrejos hambreados que en los alimentados ($p < 0.01$).

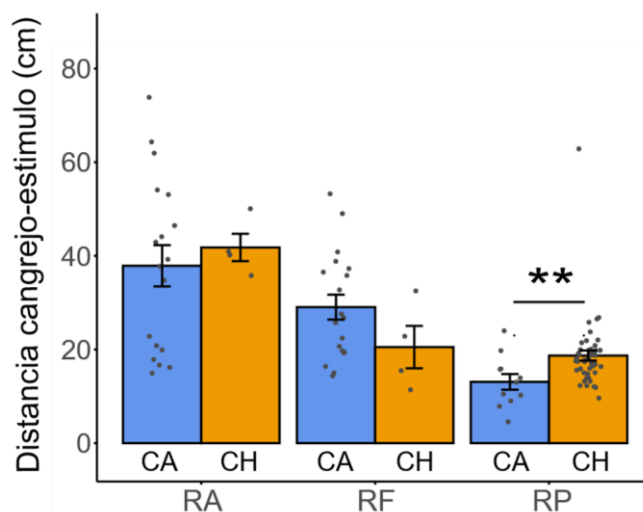


Figura 21. Distancias de respuesta promedio para cada tipo de comportamiento y tratamiento en los animales de los grupos alimentados y hambreados evaluados en los últimos días. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los datos de distancia de respuesta en los ensayos en donde se observó cada tipo de respuesta. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando ART-anova. **: $p < 0.01$.

Para investigar en mayor profundidad el peso de los factores mencionados anteriormente en la decisión de los cangrejos de perseguir una presa, realizamos un análisis de modelos mixtos lineales generalizados utilizando los datos obtenidos en el experimento 2, que involucró únicamente a los machos y las dos condiciones de nutrición. Un modelo obtenido sobre la probabilidad de la respuesta predatoria en un trabajo anterior a esta tesis reveló que la probabilidad de evocar dicho comportamiento está fuertemente determinada por la distancia a la que se encuentra el cangrejo de la línea de trayectoria del estímulo (DTE, distancia a la trayectoria del estímulo) al momento del inicio del ensayo (Gancedo et al., 2020). Por lo tanto, para la construcción de este nuevo modelo utilizamos parámetros conocidos como ser la distancia a la trayectoria del estímulo y otros que no habían sido abordados anteriormente como ser el tratamiento (CA vs CH), grado de ayuno (grupos PD vs UD) y nivel de exploración previa de la arena. Seleccionamos el modelo que mejor ajustó a nuestros datos. El modelo seleccionado contiene algunas interacciones que, si bien no fueron estadísticamente significativas, su eliminación perjudicaba el ajuste del mismo al

tiempo que disminuía también su poder de predicción. El modelo final simplificado incluyó el efecto de la distancia del cangrejo a la trayectoria al momento del inicio del ensayo, así como las interacciones entre los tratamientos (alimentados o hambreados) con tres parámetros diferentes: nivel de ayuno, intensidad de exploración y tamaño del estímulo. La tabla 1 muestra los valores estimados para los diferentes parámetros predichos para la probabilidad de la respuesta predatoria por el GLMM.

Tabla 1. Estimados de los parámetros del GLMM que predicen la probabilidad de observar una respuesta predatoria (RP)

	Estimados $\pm$ SEM	Z-valor	Pr ($> z $)
Probabilidad de RP			
Intercepto	6.299 $\pm$ 2.996	2.102	0.03
DTE	-0.260 $\pm$ 0.078	-3.328	0.0001
Tratamiento(CH)	-6.332 $\pm$ 3.564	-1.776	0.07
UD	-3.004 $\pm$ 1.313	-2.289	0.03
P	0.528 $\pm$ 1.253	0.422	0.67
AE	-0.072 $\pm$ 0.071	-1.009	0.31
Tratamiento CH:UD	5.364 $\pm$ 1.926	2.785	0.005
Tratamiento CH:P	1.974 $\pm$ 1.731	1.140	0.25
Tratamiento CH:AE	0.155 $\pm$ 0.096	1.603	0.11
Efectos aleatorios (varianza, s.d.)	ID cangrejos (6.07, 2.46)		

GLMM, generalized linear mixed model; RP, respuesta predatoria; DTE, distancia a la trayectoria del estímulo; UD, Últimos días; CH, cangrejos hambreados; AE, actividad exploratoria; P, estímulo pequeño. Resultados significativos con $|z|>2.0$ en negrita.

Como se esperaba, la representación gráfica del modelo ilustrado en la Figura 22 evidencia que los cangrejos hambreados presentan una mayor probabilidad de perseguir al estímulo en comparación con los cangrejos alimentados. No obstante, el modelo también proporciona información adicional relevante, ya que revela que la diferencia en las probabilidades de respuesta predatoria entre los tratamientos se vuelve más pronunciada a mayores distancias a la trayectoria del objeto. De hecho, al analizar la velocidad de cambio de la probabilidad en la curva de los cangrejos alimentados, se observa que la probabilidad de respuesta empieza a caer rápidamente a distancias mayores a los 10 cm y se vuelve casi

insignificante (inferior a 0.2) a distancias superiores a 15 cm, mientras que la probabilidad de respuesta de los cangrejos hambreados continúa siendo alta (superior a 0.7) incluso a la distancia máxima permitida en nuestro entorno experimental (Fig. 22).

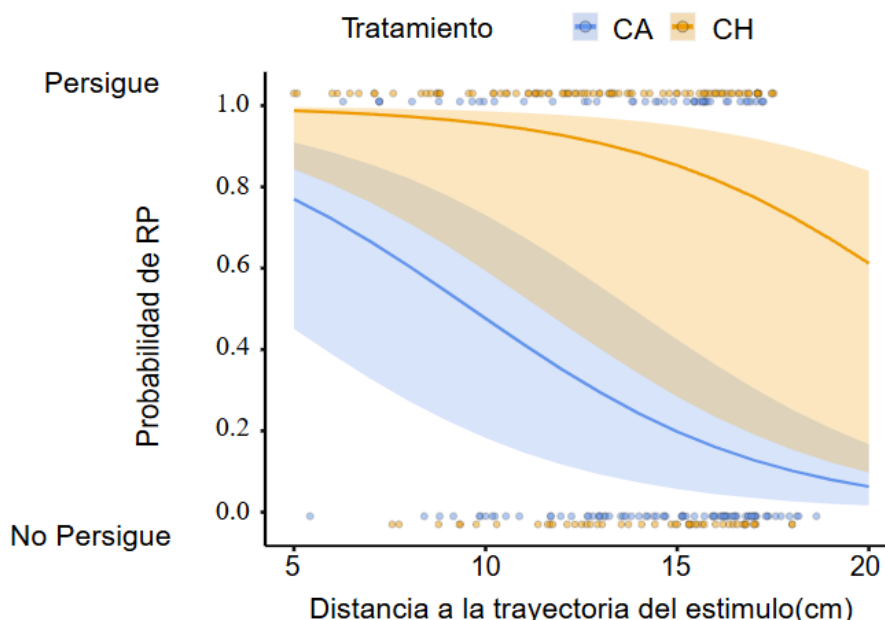


Figura 22. Probabilidad de observar una respuesta predatoria en los cangrejos hambreados y alimentados predicha por el modelo estadístico. Las respuestas fueron codificadas como 1 si en el ensayo se observaba una persecución y 0 si la respuesta no era una persecución. Los puntos representan los datos individuales en los cuales se basó el modelo. Las líneas continuas representan la probabilidad de respuesta para cada tratamiento (CA y CH) en función a la distancia a la trayectoria del estímulo en el momento del inicio del ensayo. Las áreas sombreadas corresponden a los rangos intercuantiles. Para más detalles ir a la tabla 1.

2.5 Efecto del ayuno sobre la integralidad de la respuesta predatoria

Como fue mencionado brevemente en la sección de métodos de esta tesis, las respuestas predatorias fueron definidas como aquellos ensayos en los que los animales desplegaban comportamientos dirigidos hacia el estímulo. Estos podían incluir una persecución completa (PC), durante la cual los animales alcanzaban a tocar la trayectoria del objeto durante el ataque, ya sea fallando o capturando el mismo, o una persecución incompleta (PI), durante la cual los animales desistían de la persecución y no llegaban a alcanzar al estímulo ni a la trayectoria de este. En nuestros experimentos el efecto de los diferentes estados nutricionales (alimentados o hambreados) con el correr de los días podría quizás verse reflejado en la motivación para completar una respuesta predatoria. Las

respuestas predatorias presentes en los machos alimentados y hambreados durante los primeros días, por ejemplo, podrían involucrar en su mayoría persecuciones incompletas, debido a que los animales no tendrían la motivación suficiente para invertir en sostener la persecución hasta la captura del estímulo. Mientras que, en el grupo de los últimos días los cangrejos hambreados podrían presentar en su mayoría persecuciones completas al tener una mayor motivación para obtener alimento. Contrariamente, esperaríamos que los cangrejos alimentados del grupo de los últimos días mantengan las mismas proporciones de persecuciones completas observadas en el grupo de los primeros días. Para evaluar entonces el efecto del nivel de ayuno sobre el tipo de respuesta predatoria en los cangrejos hambreados y alimentados, se calculó el número de ensayos de PC y PI en cada tratamiento y grupo de días (Fig. 23).

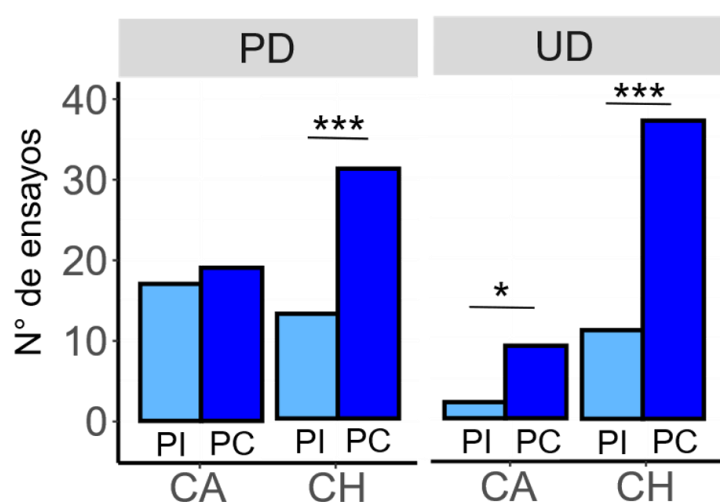


Figura 23. Número de ensayos de PI y PC de la respuesta predatoria para cada tratamiento y grupo de días. Los datos graficados corresponden al número de ensayos donde se observaron persecuciones incompletas (PI) y persecuciones completas (PC) para cada tratamiento (CA y CH) y grupo de días (PD y UD). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando la prueba Chi cuadrado, *: $p < 0.05$; y ***: $p < 0.001$.

Nuestros resultados muestran que, en los machos alimentados evaluados en el grupo de los primeros días, el número de ensayos con persecuciones completas o incompletas fue similar ($\chi^2=0.11$, $P=0.74$). Mientras que, para los cangrejos hambreados en ese mismo grupo de días las respuestas predatorias involucraron en su mayoría persecuciones completas ($\chi^2=7.36$, $P<0.001$). Al realizar esta misma comparación entre tratamientos en los animales evaluados en el grupo de los últimos días, observamos que la tendencia en los cangrejos hambreados se sostiene ($\chi^2=4.45$, $P<0.001$), mientras que para los cangrejos alimentados se observa una disminución tanto de las persecuciones completas como las incompletas siendo las PC las que se observan en un mayor número de ensayos en comparación a las PI ($\chi^2=14.08$, $P<0.05$).

3. Respuestas individuales y rasgos de personalidad

El análisis de las probabilidades promedio que se muestran en la figura 12 y 15 reveló un efecto del sexo y del nivel de hambre en los diferentes tipos de respuestas al estímulo. Sin embargo, los valores promedio no permiten visualizar la variabilidad en el desempeño individual de los animales. Por ejemplo, una probabilidad promedio de respuesta predatoria del 50% podría deberse a una situación en la que el 100% de los animales mostraron un comportamiento predatorio en el 50% de los ensayos, mientras que realizaron una respuesta de evitación en el otro 50% de los ensayos. Pero también, una respuesta predatoria promedio del 50% podría explicarse por una situación en la que el 50% de los cangrejos mostró una respuesta predatoria en todos los ensayos y el otro 50% de los animales realizaron una respuesta antipredatoria en todos los ensayos. La primera situación estaría indicando que cada cangrejo muestra ambos tipos de respuesta en proporción equivalente mientras que la segunda estaría mostrando que cangrejo en particular siempre responde de la misma manera al objeto.

Para investigar si la decisión de ejecutar una respuesta predatoria o una respuesta antipredatoria permanece constante para cada animal a lo largo de los ensayos o si cambia de un ensayo a otro, analizamos el número de ensayos en los que cada animal mostró respuestas predatorias o antipredatorias. Realizamos este análisis en cangrejos de ambos sexos, machos y hembras, del primer grupo de días del experimento 1, debido a que aquellos cangrejos pertenecientes al segundo grupo de días se vieron afectados por el hambre y, por lo tanto, mostraron una fuerte tendencia hacia respuestas predatorias.

Descubrimos que, de las 58 hembras analizadas, 17 mostraron solamente respuestas antipredatorias y ninguna predatoria (barras rojas), 13 presentaron tanto respuestas predatorias como antipredatorias (barras verdes) y 21 hembras presentaron solamente respuestas predatorias y ninguna antipredatoria (barras azules). En cuanto a los machos evaluados, 11 mostraron exclusivamente respuestas antipredatorias y ninguna predatoria (barras rojas), 14 presentaron ambos tipos de respuestas (barras verdes) y 31 mostraron solamente respuestas predatorias y ninguna antipredatoria (barras azules) (Fig. 24).

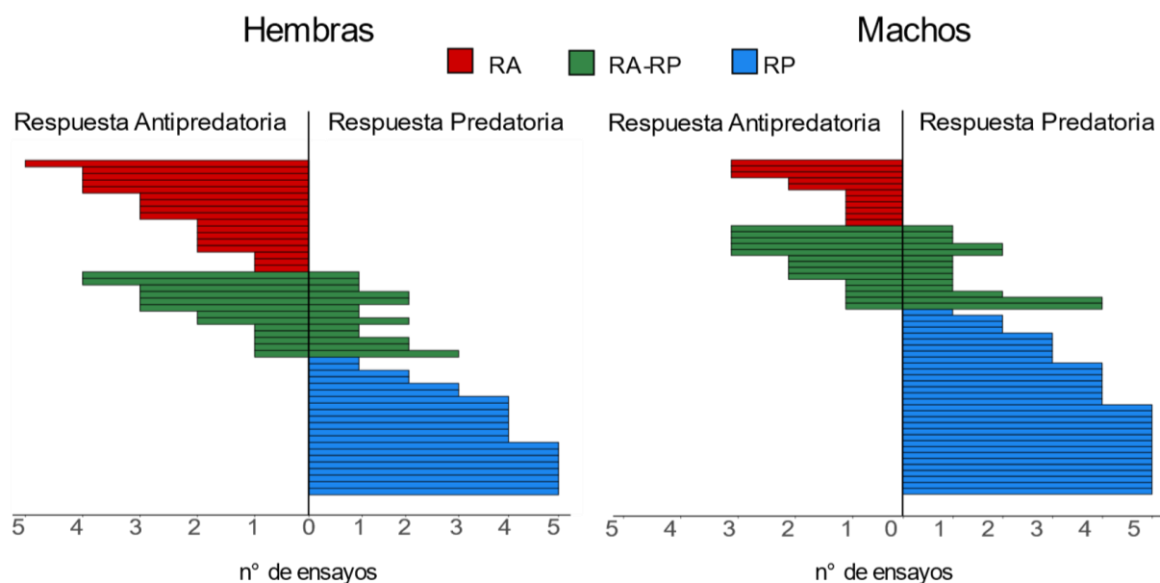


Figura 24. Número de ensayos con respuestas predatorias y antipredatorias desplegadas por cada individuo a lo largo de los 5 ensayos de la etapa de estimulación. Los datos graficados aquí corresponden a los animales pertenecientes al grupo de los primeros días (PD) del experimento 1. Cada renglón (barra horizontal) corresponde a un individuo. Los datos fueron agrupados en 3 categorías: cangrejos que realizaron respuestas antipredatorias pero nunca predatorias (barras rojas), cangrejos que respondieron solo predatoriamente pero nunca antipredatoriamente (barras azules), y cangrejos que respondieron tanto predatoria como antipredatoriamente (barras verdes).

Lo observado podría deberse a que los animales que eligen responder únicamente de forma antipredatoria se encuentran a distancias mayores de la trayectoria del estímulo (DTE), mientras que aquellos que responden únicamente de forma predatoria están más cerca de la misma. Para evaluar esto, medimos la distancia a la trayectoria de cada uno de estos animales y las comparamos entre categorías de respuesta y sexos.

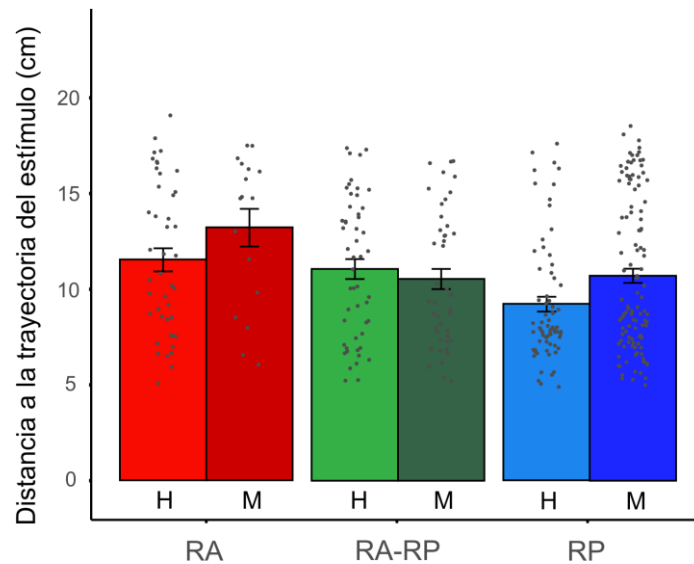


Figura 25. Promedio de distancia a la trayectoria del estímulo en cada categoría de respuesta y por sexos.

Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando ART- anova. No se encontraron diferencias.

Los resultados en la Figura 25 muestran que no se encontraron diferencias significativas en las distancias a la trayectoria del estímulo entre sexos para los 3 diferentes tipos de categorías de respuesta (RA: hembras vs machos, $p=0.67$; RA-RP: hembras vs machos, $p=0.67$ y RP: hembras vs machos, $p=0.61$). Esta falta de diferencias permitió agrupar los sexos en cada categoría de respuesta y compararlas entre sí. Esa comparación de distancias a la trayectoria entre categorías tampoco reveló diferencias significativas, es decir, tanto los individuos que únicamente desplegaron respuesta predatoria, así como los que únicamente mostraron respuesta antipredatorias y los que desplegaron ambos tipos de respuesta se encontraban a distancias similares a la trayectoria del estímulo (RA vs RA-RP, $p=0.42$; RA vs RP, $p=0.14$ y RA-RP vs RP, $p=0.41$). De modo tal que la elección por uno u otro tipo de respuesta no estuvo determinada por diferencias en la distancia a la trayectoria a la que se encontraban.

Para determinar con qué probabilidad una respuesta de un tipo podría derivar en un posterior ensayo en una respuesta del mismo o de otro tipo, a continuación, analizamos en mayor profundidad las transiciones comportamentales de los animales entre ensayos del primer experimento.

4. Transiciones en la toma de decisiones de ensayos consecutivos: cadenas de Markov

Los dos resultados que podemos obtener al realizar un experimento aleatorio como lanzar una moneda al aire pueden ser E1 = salir cara y E2 = salir cruz. Si repetimos t veces este experimento la probabilidad de que en uno de ellos obtengamos E1 no debería depender de lo que haya salido en el experimento anterior; es decir ambos sucesos serían independientes. Sin embargo, existen muchos fenómenos y escenarios representados por variables dependientes. Las cadenas de Markov, como las matrices de transición, pueden usarse para estudiar estos casos, en particular para estudiar secuencias de comportamientos. En éstas el resultado de cada evento depende del evento anterior y satisfacen las siguientes propiedades: 1- cada resultado pertenece a un conjunto finito de estados; 2- el resultado del ensayo depende del resultado del ensayo anterior.

El hecho que el resultado de un evento dependa del estado anterior nos permite establecer probabilidades de transición que se ordenan en una matriz de transición (P), y cada elemento de la matriz de transición (P_{ij}) representa la probabilidad de pasar del estado i al estado j en un solo paso. En nuestros experimentos, el conjunto de estados estaría representado por las categorías de comportamiento observadas: respuesta antipredatoria (RA), respuesta predatoria (RP) y respuesta de inmovilidad (RF) y el vector de probabilidades iniciales sería la probabilidad de observar cada uno de estos estados en el ensayo inicial.

En nuestros experimentos los cangrejos fueron estimulados a lo largo de 5 ensayos con el estímulo, esto nos permite obtener una matriz de transición de sus comportamientos a lo largo de los ensayos, calculando por ejemplo la frecuencia con la que ocurren transiciones entre una respuesta de freezing (estado inicial, paso 0) y una respuesta predatoria (estado siguiente, paso 1; p_{RF-RP}) y viceversa (Tabla 2). Para explorar posibles relaciones probabilísticas entre las respuestas, analizamos las frecuencias y transiciones de comportamientos entre dos ensayos consecutivos, utilizando todos los ensayos disponibles. Estos pares consecutivos podían pertenecer a comportamientos observados entre el ensayo 1 y 2; ensayo 2 y 3; ensayo 3 y 4 y finalmente ensayo 4 y 5. Estas transiciones fueron estimadas a partir de las probabilidades observadas durante el experimento 1, en el cual fueron evaluadas las respuestas de hembras y machos a dos tamaños de estímulo a lo largo de 22 días.

Tabla 2. Posibles transiciones comportamentales presentes entre ensayos consecutivos.

Transiciones	Ensayo siguiente		
Ensayo anterior	RP	RF	RA
RP	$p_{RP,RP}$	$p_{RP,RF}$	$p_{RP,RA}$
RF	$p_{RF,RP}$	$p_{RF,RF}$	$p_{RF,RA}$
RA	$p_{RA,RP}$	$p_{RA,RF}$	$p_{RA,RA}$

Tabla 3 A-Matriz de frecuencias de transiciones observadas en el experimento 1

Transiciones	Ensayo siguiente			
Ensayo anterior	RP	RF	RA	Total
RP	326	34	23	383
RF	33	101	41	175
RA	24	41	69	134
Total	383	176	133	692

Tabla 3 B- Matriz de probabilidades de transición entre ensayos consecutivos en el experimento 1.

Ensayo anterior	Ensayo siguiente			
Estados	RP	RF	RA	Total
RP	0,85	0,09	0,06	1,00
RF	0,19	0,58	0,23	1,00
RA	0,18	0,31	0,51	1,00

En las matrices observadas en la tabla 2 y 3A, cada fila corresponde a la unidad de comportamiento tomada como antecedente y cada columna a una unidad subsecuente o condicionada. En la tabla 3A, se muestra la matriz de transición de los comportamientos registrados a lo largo de ensayos consecutivos en los cangrejos machos y hembras analizados en el experimento 1; los valores corresponden a la frecuencia de los comportamientos en la secuencia; por ejemplo la frecuencia con la que los cangrejos respondieron freezando y en el ensayo siguiente respondieron predatoriamente fue de treinta y tres (33), mientras que la frecuencia de observar nuevamente un freezing fue de ciento uno (101) y la de observar una respuesta antipredatoria fue de cuarenta y uno (41) (Fila 2 de la tabla 3A).

En la matriz de la tabla 3B se pueden observar las probabilidades de transición de los comportamientos de *Neohelice granulata* (obtenidas dividiendo cada frecuencia por el total de la fila); a partir de ésta es posible determinar la probabilidad de que un comportamiento ocurra dado que en el ensayo anterior acaba de suceder otro. Al analizar

lo obtenido en esta tabla, se hace evidente que los animales tienden a repetir sus mismas respuestas, ya que las mayores probabilidades se encuentran en la diagonal de la tabla.

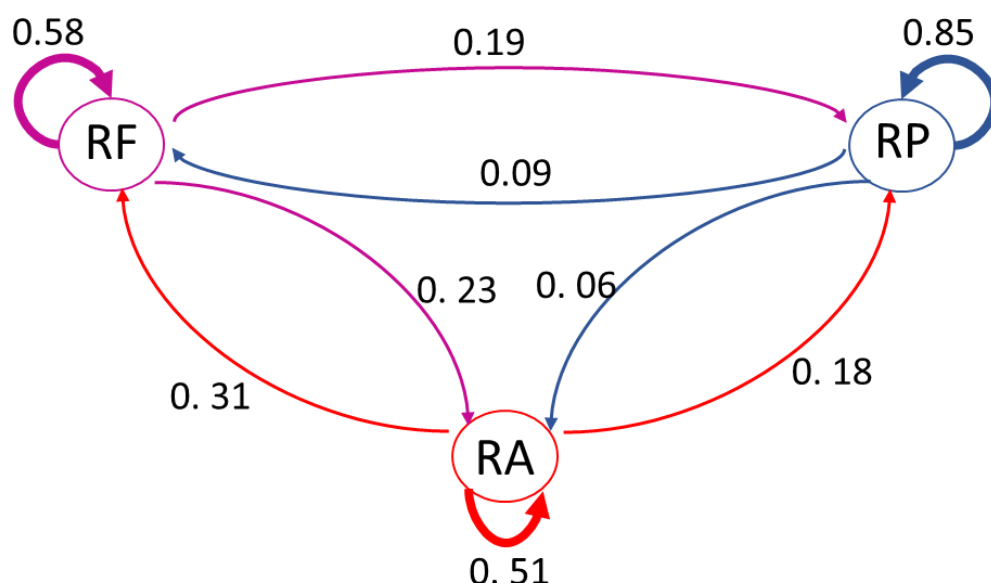


Figura 26. Diagrama de transiciones de comportamientos de los cangrejos *Neohelice granulata* machos y hembras a lo largo de ensayos consecutivos. Las flechas indican la dirección de la secuencia junto con los valores de probabilidad de ocurrencia. En rojo observamos las transiciones de la RA hacia las distintas categorías de comportamientos (RA, RF, RP), en azul las transiciones de la RP y en violeta las transiciones de la RF.

Basados en la matriz de probabilidades de transición (Tabla 3B), se elaboró un diagrama de estados de transición de las respuestas del cangrejo a lo largo de los ensayos, con sus respectivas probabilidades condicionales. Las flechas indican la dirección de la secuencia junto con los porcentajes de probabilidad de ocurrencia.

En este esquema, las flechas rojas indican la vía de probabilidad para un cangrejo que inicialmente responde con una RA, las flechas violetas la de un cangrejo que inicialmente responde con una RF y las azules con RP. Así, por ejemplo, la probabilidad de que un cangrejo que responde con freezing (RF) luego responda en el ensayo siguiente con una respuesta predatoria (RP) es de 0,19. La probabilidad de que lo haga con una antipredatoria (RA) es del 0,23, mientras que la de mantener una respuesta de freezing es del 0,58 (Fig. 26).

Además, el diagrama muestra que los cangrejos tienden a repetir el comportamiento del ensayo anterior. Es decir, si en un ensayo respondieron con RF, la probabilidad de que lo repitan en el siguiente ensayo es de 0,58. En el caso de la RP, la probabilidad de repetición es de 0,85, y para la RA de 0,51.

5. Distancias de detección del estímulo y su influencia en la respuesta comportamental activa

Es difícil determinar cuándo un animal detecta un estímulo. El único estimador objetivo es la observación de un cambio conspicuo en su conducta. Sin embargo, en principio la detección puede ya haber ocurrido tiempo antes de que el animal lo manifieste comportamentalmente.

Como ya mencionamos, en el cangrejo *Neohelice* las respuestas de inmovilización ante un objeto en movimiento, llamadas respuestas de freezing, pueden ser duraderas o transitorias (Gancedo et al., 2020). El primer caso lo constituyen las respuestas de freezing que consideramos en esta tesis como RF. El segundo caso comprende respuesta de freezing que transcurren brevemente con anterioridad al inicio de la RA (Hemmi & Tomsic, 2012; Oliva et al., 2024) o de la RP (Gancedo et al., 2020). Es decir, constituyen el primer indicio del momento en que el animal detecta y decide responder al estímulo.

En nuestros experimentos, de los 939 ensayos en los que se evocó alguno de los tres tipos de respuestas, 668 incluyeron un freezing transitorio o permanente, es decir, el 71% de los ensayos en donde se observó una respuesta presentó un componente de freezing. El porcentaje restante incluye animales que no se encontraban en movimiento al momento de la estimulación con el objeto por lo que el comportamiento de freezing no era identificable. Las distancias a las cuales los animales comenzaron a realizar el freezing transitorio que precedió al escape resultaron ser significativamente mayores a las distancias de freezing duradero (RF) y a las del freezing transitorio que precedió a las respuestas de predación ($p < 0.001$) (Fig. 27). No encontramos diferencias significativas entre las distancias de freezing transitorio de la RP y de freezing duradero ($p=0.98$). El momento de la decisión (distancia) a la que iniciaron el freezing duradero los cangrejos no se vio afectado por el sexo de los animales ($p=1.00$). Mientras que sí observamos diferencias significativas entre sexos en las distancias de freezing transitorio que precede a la persecución, donde los machos lo iniciaron a distancias mayores que las hembras (RP: $p < 0.05$).

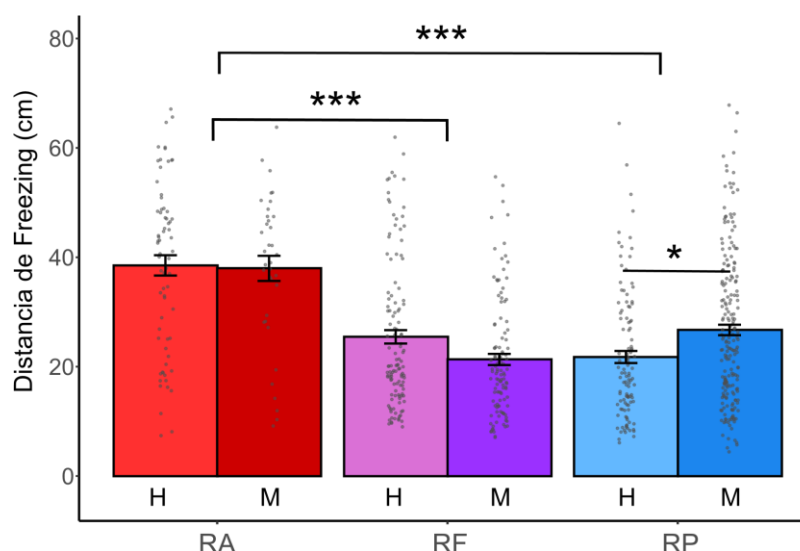


Figura 27. Distancias cangrejo-estímulo promedio para el freezing transitorio de la respuesta antipredatoria y predatoria y para el freezing sostenido para la respuesta de freezing según el sexo. Distancia promedio entre el cangrejo y el estímulo (DCE) en machos (M) y hembras (H) para cada tipo de respuesta al momento de inicio de freezing. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando ART-anova. *: $p < 0.05$ y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los datos de cada ensayo en los que se observó dicho comportamiento.

Discusión

En el contexto de las relaciones presa/predador existen abundantes estudios que analizan el proceso de toma de decisiones de los animales. Desde el punto de vista de la presa, los estudios abordan análisis sobre las distintas estrategias con las que el animal puede responder, los momentos, intensidades y otros aspectos de cómo lo hace, en función de la información que obtiene sobre el predador. Desde el punto de vista del predador, los estudios abordan análisis sobre las distintas estrategias con las que el animal puede responder, los momentos, intensidades y otros aspectos de cómo lo hace, en función de la información que tiene sobre la presa. De modo tal que los estudios se enfocan en analizar la toma de decisiones o bien desde el lado de la presa o bien desde el lado del predador. Esto implica que las investigaciones se realizan en especies animales distintas y frente a estímulos distintos. Los resultados de este capítulo muestran que el hecho que el cangrejo *Neohelice* responda a un estímulo que se mueve a nivel del suelo con comportamientos de evitación o persecución, ofrece oportunidades poco comunes para el estudio de la toma de decisiones entre dos comportamientos innatos y antagónicos evocados por un mismo estímulo visual. Además de huir o correr tras el objeto, el cangrejo puede también

inmovilizarse (freezing). En el cangrejo *Neohelice*, la probabilidad de realizar una respuesta predatoria, de evitación o de freezing depende de la información proporcionada por el objeto de estimulación (Gancedo et al., 2020). Sin embargo, aquí mostramos que la toma de decisiones sobre qué comportamiento efectuar depende también de factores ajenos al propio estímulo, tales como el sexo y el nivel de hambre del animal.

Las respuestas de predación u antipredación tienen propósitos inequívocos, es decir, obtener comida o evadir una amenaza, respectivamente. El freezing o inmovilidad, por otro lado, puede servir para una variedad de propósitos que incluyen: a) recopilar información más confiable sobre el estímulo en movimiento al eliminar la percepción del movimiento aparente del estímulo generado por el propio movimiento del animal (Procacci et al., 2020; Hemmi & Pfeil, 2010); b) acumular suficiente información para decidir si acercarse o evitar un estímulo (Livermore et al., 2021); c) como estrategia defensiva para evitar ser detectado por un predador (Blanchard et al., 2011); d) para optimizar la respuesta frente a estímulos apetitivos (Procacci et al., 2020); e) para ahorrar tiempo, energía y oportunidades comparada con respuestas de evitación más conspicuas (Liden et al., 2010). En el cangrejo *Neohelice*, las respuestas de freezing o inmovilización pueden ser transitorias o duraderas. En el primer caso se las observa precediendo tanto al escape (Hemmi & Tomsic, 2012) como a la respuesta predatoria (Gancedo et al., 2020). En el segundo caso, se manifiestan de manera sostenida durante todo el ensayo (Gancedo et al., 2020). Este último caso es el que se consideró como respuesta de freezing en el análisis de los resultados de la presente tesis (ver Métodos). Por lo tanto, en el contexto de nuestros experimentos, es probable que el freezing cumpla con más de una de las funciones descritas anteriormente.

Tanto los cangrejos machos como las hembras mostraron ser altamente reactivos al estímulo en movimiento. Sin embargo, mostraron diferencias significativas en sus probabilidades de respuestas para cada tipo particular de comportamiento: predatorio, freezing o antipredatorio. Las hembras exhibieron probabilidades de respuestas antipredatorias y de freezing mayores que los machos, mientras que los machos mostraron mayores probabilidades predatorias que las hembras (Fig. 12). Estas diferencias pueden estar relacionadas con que los machos presentan quelas de mayor tamaño que las hembras, lo que tal vez pueda influenciarlos a atacar más y huir menos que las hembras. Tanto las hembras como los machos presentaron mayores probabilidades de respuestas predatorias al ser estimuladas con el objeto pequeño que cuando lo fueron con el estímulo mediano, y en consecuencia presentaron menores probabilidades de responder con freezing o evitación al objeto pequeño (Fig. 14).

También encontramos que el nivel de ayuno claramente afectó las decisiones comportamentales de los machos. Aquellos animales pertenecientes al grupo de los últimos

días exhibieron probabilidades de respuesta predatoria significativamente mayores comparadas con las respuestas desplegadas por el grupo de cangrejos evaluados durante los primeros días del experimento, además de mostrar respuestas de freezing y antipredatorias significativamente menores. Sorprendentemente, dichos efectos generados por la inanición no se observaron en las hembras (Fig. 15, panel izquierdo). Estas diferencias entre sexos podrían explicarse por una diferencia en la tolerancia a la inanición entre machos y hembras. También podría estar relacionado con el costo energético de la intensidad de la actividad exploratoria, como se ha demostrado que ocurre en otras especies (Scharf, 2016; Hutchings & Gerber, 2002). Sin embargo, en nuestros experimentos no se observaron diferencias en la actividad exploratoria entre machos y hembras (Fig. 16). Por lo tanto, se necesitarían más estudios que examinen las tasas metabólicas para entender las causas de las diferencias comportamentales entre sexos que provoca el ayuno.

Experimentos previos realizados en el laboratorio mostraron que las probabilidades de respuestas de predación, antipredación y freezing no se ven alteradas en el transcurso de 10 días sin alimento durante los cuales fueron evaluados los cangrejos (Gancedo et al., 2020). En concordancia con esto, en los resultados exhibidos en este capítulo, no se observaron efectos del nivel de ayuno en aquellos cangrejos evaluados los primeros diez días (grupo primeros días). Sin embargo, encontramos que los cangrejos machos que acumularon hambre durante más de diez días (grupo últimos días) se comportaron de manera notablemente diferente que los que atravesaron un menor número de días sin alimento (grupo primeros días). En el experimento 1 y 2, los machos hambreados del grupo de los últimos días mostraron una probabilidad de respuesta predatoria significativamente mayor a la vez que presentaron probabilidades significativamente menores de responder con freezing y antipredatoriamente que lo observado en aquellos animales evaluados los primeros días (Fig. 15, panel derecho). En el Experimento 2, las comparaciones de los comportamientos de los cangrejos alimentados y los hambreados exhibieron resultados compatibles, donde nuevamente no se observaron efectos evidentes en las probabilidades de respuesta entre los cangrejos machos alimentados y no alimentados evaluados en el primer grupo de días, pero sí entre los correspondientes grupos evaluados en los últimos días (Fig. 18). Estos resultados muestran que los animales hambreados se encontraban mucho más motivados para desplegar comportamientos de captura de presas y menos dispuestos a escapar o freezar que los cangrejos alimentados. Esto indica que los cangrejos integran el nivel de hambre en su proceso de toma de decisiones sobre cómo responder al estímulo.

Una extensa serie de estudios ha demostrado que *Neohelice* es un modelo animal adecuado para investigar los mecanismos neurofisiológicos que subyacen a los

comportamientos guiados visualmente (revisión ver en Tomsic, 2016). En particular, se han caracterizado varias clases de neuronas gigantes involucradas en la transformación visuomotora subyacente al comportamiento de escape de los estímulos visuales de peligro (Tomsic & Sztarker, 2019; Oliva & Tomsic, 2016; Medan et al., 2007). Aunque mucho menos caracterizadas, también se han encontrado neuronas que responden específicamente a objetos pequeños movidos a nivel del suelo, que se cree estarían involucradas en el comportamiento de captura de presas (Tomsic et al., 2017). Los resultados del presente capítulo muestran que la decisión entre escapar o perseguir un estímulo en movimiento está fuertemente modulada por el nivel de hambre. Esto plantea la posibilidad de investigar si, como se ha demostrado para otros factores ecológicos (Magani et al., 2016; Sztarker & Tomsic, 2008), los efectos relacionados con el hambre pueden detectarse a nivel de estas neuronas centrales identificadas.

Los cangrejos machos inician sus respuestas predatorias a la misma distancia independientemente de si son estimulados con un objeto pequeño o mediano, lo que significa que la decisión sobre cuándo comenzar la persecución no depende del tamaño aparente o tamaño angular del estímulo, sino de su distancia al animal (distancia cangrejo-estímulo) (Gancedo et al., 2020). En base a esto, investigamos si el hambre afectaba las distancias a las que los cangrejos iniciaban las repuestas de evitación, freezing o predación. En el primer experimento de este capítulo, nuestros resultados mostraron que las respuestas antipredatorias se iniciaron a mayores distancias al objeto que las respuestas de freezing o las respuestas de predación (Fig. 13). Es importante señalar que, como se describe en la sección de métodos, la respuesta de freezing analizada aquí se sostiene a lo largo de todo el ensayo y, por lo tanto, no incluye las respuestas de freezing transitorias que preceden a las respuestas de predación o evitación (para más detalles, consultar Gancedo et al., 2020). El hecho que las respuestas antipredatorias ocurran a distancias mayores que las respuestas de predación no es sorprendente, ya que un estímulo que se juzga amenazante representa un riesgo mortal y, en consecuencia, requiere una respuesta más anticipada o rápida que un estímulo que se juzga como una potencial presa. Además, una menor distancia de respuesta, como la que se observa en las respuestas de persecución, puede interpretarse como indicativo de un proceso de toma de decisiones que requiere mayor tiempo de procesamiento. Mientras que el caso de distancias de respuestas de comportamiento de huida o freezing implicarían un procesamiento más directo debido al valor asignado al estímulo por parte del animal.

Curiosamente, los machos iniciaron la persecución de las presas a distancias mayores que las hembras (Fig. 13), lo que puede explicar parcialmente su mayor probabilidad de presentar respuestas predatorias en comparación a las hembras. El

segundo experimento reveló que los cangrejos machos hambrientos comenzaron a perseguir el estímulo a una distancia promedio significativamente mayor que la que presentaron los cangrejos alimentados (Fig. 21). Este resultado sugiere que los cangrejos machos hambrientos podrían estar más alertas para detectar las presas más tempranamente o que tal vez se volvieron menos dubitativos a la hora de exhibir comportamientos de persecución que los cangrejos saciados. El modelo estadístico generado a partir de nuestros datos confirma y representa de mejor manera las diferencias en las distancias en las respuestas de predación entre cangrejos hambreados y saciados de nuestros resultados anteriores, mostrando que la probabilidad de observar una respuesta predatoria depende en gran medida de la distancia del cangrejo a la línea de trayectoria del estímulo (Gancedo et al., 2020). El modelo (Fig. 22; Tabla 1), muestra que los cangrejos hambreados persiguieron al objeto con mayor probabilidad que los cangrejos alimentados, además de indicar que las diferencias en esta probabilidad aumentaron con la distancia del cangrejo a la trayectoria del estímulo (DTE). En otras palabras, es probable que un cangrejo que se encuentra cercano a la trayectoria del objeto muestre una respuesta predatoria independientemente si está bien alimentado o hambreado. Por el contrario, un cangrejo que se encuentra lejos de la trayectoria probablemente solo inicie una respuesta de predación si se encuentra hambreado. Una interpretación lógica de estos hallazgos es que cuando un cangrejo está cerca de la trayectoria de una potencial presa, el esfuerzo invertido en la captura es bajo y permisible, incluso si el individuo no tiene hambre. Por otro lado, cuando un cangrejo está lejos de la trayectoria de la presa, el esfuerzo de captura aumenta, pero también lo hace el valor de la recompensa, es decir, estaría justificado iniciar una persecución solo si el animal está lo suficientemente famélico.

El nivel de exploración de los animales ante una situación de ayuno prolongado ha sido analizado en numerosos estudios, donde se han reportado efectos contrarios (Scharf, 2016). Nuestros resultados en línea con esto también mostraron efectos contrapuestos del hambre sobre la exploración. Por un lado, en el primer experimento, la actividad exploratoria de las hembras y machos fue similar, tanto para los cangrejos evaluados en los grupos de los primeros como el de los últimos días (Fig. 16). Por otro lado, en el segundo experimento se observaron claras diferencias en el nivel de exploración de la arena entre los cangrejos hambreados y los alimentados (Fig. 20). El hecho que los animales hagan frente a la escasez de alimentos de diferentes maneras es ampliamente conocido, pudiendo estos elegir suprimir la actividad exploratoria con el objetivo de ahorrar energía o, por el contrario, efectuar una exploración más activa en búsqueda de alimento (por ejemplo, Weiß et al., 2014; Gutman et al., 2007). Además, el nivel de exploración también puede pasar, de reducirse, mientras todavía hay suficientes reservas corporales, a incrementarse luego,

cuando el grado de inanición se intensifica y la búsqueda del alimento se vuelve entonces más decisiva (Wang et al., 2006). Los resultados de nuestro segundo experimento en este capítulo concuerdan con esta descripción ya que entre los animales evaluados los primeros días, los cangrejos hambreados exploran menos que los alimentados, mientras que entre los animales evaluados los últimos días, los hambreados aumentan un poco más su intensidad de exploración comparados con los alimentados. Este resultado observado entre los grupos de cangrejos hambreados contradice en cierta forma los resultados que observamos en el primer experimento donde no se observaron diferencias en los niveles de exploración entre los primeros y los últimos días. Esta discrepancia podría deberse al hecho de que el aumento del nivel de hambre podría tener solo un efecto leve en la actividad exploratoria.

Se ha demostrado que las langostas de río (*crayfish*) juveniles responden a un objeto grande amenazante que se acerca moviéndose por encima de ellos con uno de dos comportamientos incompatibles: un freezing o un escape abrupto mediante un coletazo (tailflip en inglés) que aleja al animal del potencial peligro (Liden et al., 2010). Al enfrentarse al mismo estímulo visual de peligro en presencia de una pluma de olor de alimento, los animales hambreados tienden a freezear más y escapar menos que los saciados. Esto se ha interpretado como un ejemplo de toma de decisión basada en el valor de la recompensa (value based) por parte de las langostas juveniles hambreadas para lograr permanecer en el entorno próximas al alimento, ya que el escape mediante el tail-flip tiene por costo alejar al animal del alimento. El aumento de la concentración de olor del alimento no cambió significativamente la frecuencia de tail-flip y del freezing. Sin embargo, los autores argumentan que esta falta de efecto podría deberse al cambio relativamente leve en la concentración de la pluma de olor y al periodo relativamente corto de inanición que utilizaron en su estudio (Schadegg & Herberholz, 2017).

Estos estudios en las langostas comparten muchas características con nuestros estudios en cangrejos, como ser el hecho de que las respuestas de los animales se evocaron frente a un único estímulo (un objeto grande en movimiento o un objeto mediano/ pequeño en movimiento, respectivamente), eligiendo entre comportamientos incompatibles. En el caso de las langostas de río deciden entre freezear o hacer un “tail-flip” y en los cangrejos la decisión reside en perseguir, escapar o freezear ante el estímulo. Además, el hambre afecta la toma de decisiones en ambos animales, lo que facilita aún más los comportamientos que favorecen obtener alimentos, como lo demuestra el hecho de que las langostas de río presentan mayores probabilidades de freezear para permanecer cerca de la fuente de olor al alimento, y de que los cangrejos presentan menores probabilidades de huir y más probabilidades de perseguir en un intento de capturar una potencial presa. Además, en las langostas hay indicios de que un aumento en la concentración de la pluma de olor, lo cual

representa una supuesta mayor recompensa alimentaria, favorece la decisión de freezar, mientras que, en los cangrejos, un objeto pequeño representa el tamaño supuesto de presa preferido por estos animales ya que es el que atacan con mayor probabilidad ambos sexos (Fig. 14). Por lo tanto, las condiciones fisiológicas intrínsecas, como el nivel de hambre y las condiciones extrínsecas, como el valor de la recompensa, indican que tanto las langostas como los cangrejos estarían tomando decisiones basadas en los valores de la recompensa (value-based decisión).

A pesar de estas similitudes, los estudios en las langostas de río difieren en varios aspectos con nuestros estudios en cangrejos. Algunas diferencias importantes son: a) la decisión de las langostas es entre dos estrategias defensivas para evitar un estímulo visual de peligro, mientras que las decisiones del cangrejo son entre comportamientos diametralmente opuestos: evitar o perseguir; es decir, considerarlo como un predador o una presa ; b) el periodo de inanición utilizado en las langostas fue relativamente corto (2 a 7 días) en comparación al utilizado en cangrejos (1 a 22 días); c) las langostas de río se evaluaron en un único ensayo, mientras que los cangrejos fueron evaluados a lo largo de 5 ensayos, lo que permitió evaluar la consistencia de las decisiones tomadas por cada individuo. Finalmente, Schaedegg y Herberholz (2017) identificaron el sexo de las langostas, pero no efectuaron un análisis de las diferencias sexuales de los comportamientos, como sí lo hicimos en el cangrejo. Dadas las similitudes observadas en los procesos de toma de decisión de las langostas de río y los cangrejos, surge la pregunta de si las diferencias entre los sexos que encontramos en nuestros experimentos también se encuentran presentes en las langostas de río.

Escapar de un estímulo en movimiento o correr tras él son dos comportamientos innatos opuestos. Ante exactamente el mismo estímulo ¿Qué impulsa a un animal a comportarse de uno u otro modo? En otras palabras ¿Qué tiene en cuenta un animal a la hora de clasificar un mismo estímulo como predador o como presa? Seguramente no exista una única causa que esté guiando tal decisión. En nuestros experimentos mostramos que el sexo y el nivel de hambre juegan un papel clave en este proceso de toma de decisiones. Sin embargo, individuos del mismo sexo y con el mismo nivel de hambre inducido experimentalmente mostraron respuestas tanto antipredatorias como predatorias ante el estímulo. Una posibilidad es que las diferencias genéticas o las experiencias vividas influyan en las personalidades individuales, haciendo que algunos cangrejos sean más propensos a escapar y otros a perseguir el mismo objeto en movimiento. En las últimas dos décadas, los científicos han dado cuenta de la existencia de rasgos de comportamientos consistentes a nivel individual, como audacia, timidez, sociabilidad o agresividad, en una variedad de especies de invertebrados, desde pulpos hasta zancudos de agua, cucarachas y caballitos del

diablo (Golab et al., 2021; Kralj-Fišer & Schuett, 2014). Estos rasgos han sido asimilados a la noción de personalidad en los animales. Para demostrar que un comportamiento es consistente, es decir, un rasgo de personalidad, tal rasgo debe manifestarse en diferentes contextos y momentos (Tremmel & Müller, 2013). Aunque nuestros experimentos no fueron diagramados para investigar expresamente la existencia de rasgos de personalidades en cangrejos, los desempeños individuales observados a lo largo de cinco ensayos apoyan esta posibilidad. De hecho, ciertos cangrejos mostraron exclusivamente respuestas antipredatorias, mientras que otros solo mostraron respuestas de predación. También hubo cangrejos que mostraron ambas respuestas a lo largo de cinco ensayos (Fig. 24). Aunque especulativos, estos hallazgos pueden sugerir la existencia de tres categorías de personalidad: 1) cangrejos agresivos, más propensos a exhibir comportamientos predadores; 2) cangrejos cautelosos, más propensos a responder como presas; 3) cangrejos indecisos, que alternan entre comportamientos de presa y de predador. El análisis de transiciones de respuesta mostró que los individuos tienden a sostener el mismo tipo de respuesta a lo largo de los ensayos, apoyando así la idea de que habría rasgos individuales de personalidad. No obstante, determinar si las preferencias de comportamientos de un individuo se mantienen, y, por lo tanto, pueden considerarse como rasgos de personalidad requiere futuros experimentos en los cuales se incluyan evaluaciones repetidas del mismo individuo durante varios días y con diferentes contextos experimentales.

Finalmente, los estudios en cangrejos sobre selección de tamaño de las presas son abundantes, sin embargo, en su gran mayoría fueron realizados utilizando únicamente cangrejos machos (por ejemplo, Smallegange et al., 2008; Wang et al., 2006; Mascaró & Seed, 2001). Además, todos estos estudios fueron realizados utilizando cangrejos acuáticos que se alimentaban de presas sésiles como almejas o mejillones, en lugar de presas móviles. Según estos estudios, el tamaño máximo de una presa que presenta un caparazón que puede ser comida por los cangrejos predadores está relacionada con el tamaño y la biomecánica de las quelas del predador (Ap Rheinallt, 1986; Elner & Hughes, 1978). Nuestros resultados muestran que las hembras atacan al estímulo pequeño con una probabilidad similar a la que los machos atacan al mediano. Dado que el tamaño de las quelas de las hembras es considerablemente menor a la de los machos, los estímulos de tamaño pequeño y mediano podrían representar tamaños de presas comparables para las quelas de las hembras y machos, respectivamente. Por otro lado, las preferencias de los cangrejos por atacar presas inmóviles (mejillones) de tamaño pequeño en lugar de algunas de mayor tamaño han sido documentadas extensamente y relacionada con el hecho de que el costo de romper el caparazón de presas más grandes sería mayor que la recompensa que podría obtener en carne (por ejemplo, Brousseau et al., 2001; Micheli, 1995). Para el cangrejo *Neohelice*,

romper el caparazón de cangrejos pequeños podría ser más fácil que el de conspecíficos de tamaño mediano. Además, los cangrejos pequeños serían menos propensos a defenderse que los medianos. En el siguiente capítulo, exploraremos en mayor detalle la relación del tamaño de los individuos y el tamaño de los estímulos sobre las decisiones comportamentales.

Capítulo 2: Efecto del tamaño de los animales en las respuestas



1. Influencia del tamaño corporal en las decisiones de predación y antipredación en cangrejos ante un objeto en movimiento

Cuando un animal detecta la aproximación de otro individuo, enfrenta una decisión crítica: evaluar si este representa una presa potencial, un predador, un competidor o un estímulo irrelevante. En este proceso, el tamaño corporal relativo entre el observador y el estímulo desempeña un papel central (Costa, 2009; Dickman, 1988). Estudios en diversos sistemas predador-presa han demostrado que individuos de menor tamaño suelen ser descartados como presas por su escaso valor energético, mientras que aquellos de dimensiones intermedias pueden desencadenar respuestas de ataque al representar potenciales presas accesibles (Costa, 2009; Costa et al., 2008). Por el contrario, estímulos de mayor tamaño no solo resultan difíciles de manipular como presas (Owen-Smith & Mills, 2008), sino que incrementan su probabilidad de ser percibidos como amenazas (Robinson & Wellborn, 1987). Sin embargo, esta evaluación no está exenta de ambigüedades, como huir de un recurso valioso o subestimar una amenaza.

El cangrejo *Neohelice* muestra dimorfismo sexual en sus pinzas, con machos que presentan estructuras más robustas que las hembras. Experimentos previos con cangrejos de tamaño mediano (Capítulo 1) revelaron que estímulos pequeños y medianos pueden percibirse como presas o amenazas. Los machos mostraron mayor tendencia a perseguir y menor a huir que las hembras, siendo el estímulo pequeño el que generó más respuestas predatorias en ambos sexos. Sin embargo, estas tendencias sobre este conjunto de estímulos podrían variar significativamente cuando evaluamos animales de mayores o menores tamaños.

En este capítulo, investigamos cómo el tamaño corporal de *Neohelice* modula sus respuestas ante el mismo conjunto de estímulos (pequeños y medianos) con el que evaluamos a los cangrejos de tamaño intermedio en el capítulo anterior. Hipotetizamos que:

1. Los cangrejos pequeños percibirán este conjunto de estímulos como amenazas, mostrando mayores probabilidades de respuesta antipredatoria (huida).
2. Los cangrejos grandes los categorizarán como presas, exhibiendo mayor probabilidad de ataques e iniciarán la persecución a mayores distancias.
3. Las hembras atacarán con menor probabilidad que los machos en ambos tamaños, debido al dimorfismo sexual en las pinzas.

2. Diseño del experimento

Los ejemplares de *Neohelice* utilizados en los experimentos pertenecieron a dos categorías de tamaño: grandes (machos: ancho de caparazón = $3,08 \pm 0,02$ cm; hembras: $3,07 \pm 0,03$ cm) y pequeños (machos: $2,55 \pm 0,02$ cm; hembras: $2,54 \pm 0,01$ cm). Para minimizar el efecto del estado reproductivo en las hembras, se verificó que estas no estuvieran en fase de receptividad sexual mediante análisis del opérculo móvil (Sal Moyano et al., 2012). Los individuos se mantuvieron en aislamiento dentro de frascos de vidrio con 2 cm de agua salada y en ayuno durante el estudio.

El experimento evaluó el efecto del tamaño corporal en la toma de decisiones ante dos estímulos visuales (pequeño y mediano), utilizando cuatro grupos: machos grandes (MG), machos pequeños (MP), hembras grandes (HG) y hembras pequeñas (HP). La muestra total incluyó 26 hembras (13 grandes: 6 con estímulo mediano, 7 con pequeño; 13 pequeñas: 6 con mediano, 7 con pequeño) y 26 machos (13 grandes: 6 con mediano, 7 con pequeño; 13 pequeños: 6 con mediano, 7 con pequeño). Las pruebas se iniciaron el día posterior a la captura en las rías y se extendieron durante 7 días, evaluando cada cangrejo una única vez con 5 repeticiones de un único estímulo (mediano o pequeño). Este período fue seleccionado porque, según observaciones previas (Gancedo et al., 2020) y resultados del capítulo anterior, la respuesta conductual se mantiene estable durante este tiempo de ayuno, lo que permite aislar el efecto del tamaño corporal sin interferencias del hambre.

En cada día experimental, se evaluaron entre 6 y 8 individuos, equilibrando la proporción de sexos y tamaños de estímulo. Los ensayos se realizaron en un corredor de 30 cm de ancho (vs. 40 cm usado previamente), ya que estudios anteriores indican que esta dimensión maximiza las respuestas predatorias a distancias cercanas (Gancedo et al., 2020). La Figura 28 detalla el protocolo experimental.

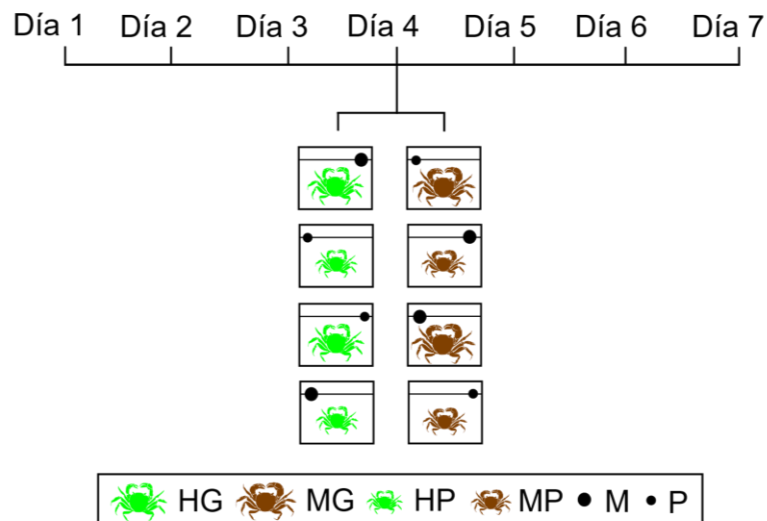


Figura 28. Protocolo experimental. En este experimento, evaluamos la respuesta de cangrejos machos y hembras de dos tamaños corporales (grandes y pequeños) ante estímulos visuales de tamaño mediano (M) o pequeño (P). Se analizaron 52 individuos: 26 hembras (13 grandes: 6 con M, 7 con P; 13 pequeñas: 6 con M, 7 con P) y 26 machos (13 grandes: 6 con M, 7 con P; 13 pequeños: 6 con M, 7 con P). Los experimentos iniciaron 24 horas post-captura y se extendieron durante 7 días experimentales, siguiendo un diseño balanceado donde cada individuo fue evaluado en una única sesión de 5 ensayos con un solo tamaño de estímulo. La figura ejemplifica para el día 4, como fueron distribuidos los animales y estímulos. En el resto de los días las distribuciones fueron similares.

3. Respuestas comportamentales desplegadas según sexo y tamaño del estímulo.

El análisis de las respuestas promedio generales entre cangrejos grandes y pequeños reveló diferencias significativas. Los ejemplares pequeños (P) demostraron ser más sensibles o reactivos, mostrando una mayor probabilidad de respuesta general en comparación con los de mayor tamaño ($p < 0.01$; Fig. 29). Estas diferencias en las probabilidades según el tamaño corporal también se observaron en las respuestas específicas de antipredación y persecución: los cangrejos pequeños (P) presentaron una mayor probabilidad de huir y una menor probabilidad de perseguir a los estímulos que los grandes (G) (RA: G - P, $p < 0.01$; RP: G - P, $p < 0.01$). Por el contrario, no se detectaron diferencias significativas en la probabilidad de respuestas de inmovilidad (freezing) entre ambos grupos (RF: G - P, $p = 0.12$), por lo que esta variable fue excluida de los análisis posteriores.

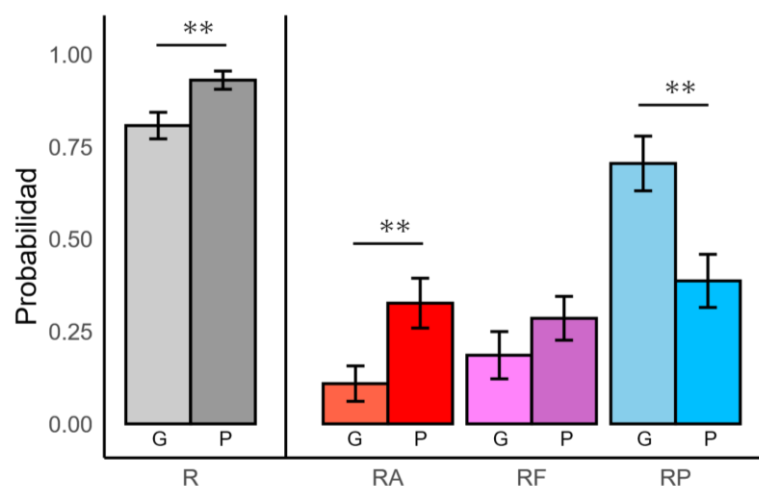


Figura 29. Probabilidades de respuesta promedio según el tamaño de los cangrejos. Probabilidad promedio de respuestas de cangrejos grandes (G) y pequeños (P) al conjunto de estímulos (mediano y pequeño) para la respuesta general (R: barras grises) y respuestas específicas de antipredación, freezing y predación (RA, RF y RP, respectivamente, barras de colores). Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. **: $p < 0.01$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Dado que nuestro experimento incluyó ambos sexos, se evaluó si estos patrones se replicaban considerando la variable sexo. Para ello, calculamos la probabilidad de respuesta general al estímulo (R) para cada uno de los sexos y tamaños evaluados. La probabilidad de respuesta general (R) fue cercana o superior al 75% en todos los grupos, lo que indica que el estímulo presentó alta relevancia para los cangrejos (Fig. 30, barras grises). Al analizar por sexos, los machos pequeños (MP) mostraron una probabilidad de respuesta significativamente mayor que los machos grandes (MG), en concordancia con las tendencias del análisis general ($p < 0.01$). En las hembras, aunque las probabilidades de respuesta siguieron la misma tendencia (mayor en pequeñas [HP] vs. grandes [HG]), estas diferencias no alcanzaron significación estadística ($p=0.16$) (Fig. 30).

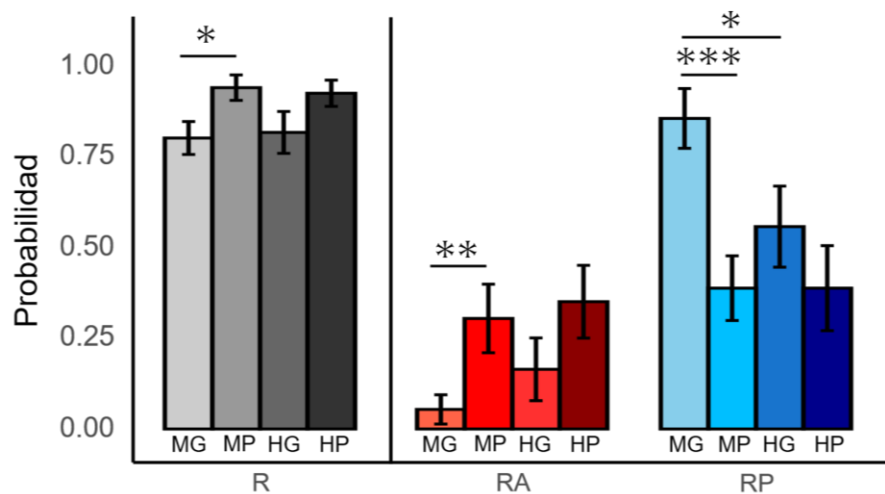


Figura 30. Probabilidades de respuesta promedio según el tamaño y sexo de los cangrejos. Probabilidad promedio de respuestas de machos grandes (MG) y pequeños (MP) Y hembras grandes (HG) y pequeñas (HP) al conjunto de estímulos para la respuesta general (R: barras grises) y respuestas específicas de antipredación y predación (RA y RP, respectivamente, barras de colores). Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$ y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Al examinar las respuestas específicas observamos que los MG atacaron con mayor probabilidad (RP: MG - MP, $p < 0.001$) y huyeron con menor probabilidad (RA: MG - MP, $p < 0.01$) que los MP. En hembras, aunque HG tendieron a atacar más y HP a huir más, las diferencias no fueron significativas (RA: HG - HP, $p = 0.13$; RP: HG - HP, $p = 0.38$). Al comparar MG y HG del mismo tamaño corporal, los MG presentaron probabilidades de ataque significativamente mayores ($p < 0.05$) (Fig. 30, barras de colores).

Con relación a las respuestas de los animales en función del tamaño del estímulo (M y P), se evaluaron las respuestas generales (R), antipredatorias (RA), y predatorias (RP) dentro de cada categoría de tamaño corporal y sexo. En la respuesta general (R) no se encontraron diferencias significativas entre estímulos medianos y pequeños dentro de ninguna de las categorías de tamaño y sexo evaluadas (MG: $p = 0.54$; MP: $p = 0.63$; HG: $p = 0.76$; HP: $p = 1$), indicando que la probabilidad de respuesta fue similar en todos los casos, independientemente del tamaño del estímulo (Fig. 31, barras grises).

En la respuesta antipredatoria (RA) se observaron patrones más contrastantes. Los MG no huyeron del estímulo pequeño y lo hicieron con baja probabilidad frente al mediano (RA < 0.15 ; MG: $p = 0.14$). Los MP respondieron con probabilidades similares frente a ambos estímulos (MP: $p = 0.56$). Las HG tendieron a huir más ante el estímulo mediano que el pequeño, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa (HG: $p = 0.19$). En

cambio, las HP mostraron probabilidades significativamente mayores de huida ante el estímulo mediano que ante el pequeño (HP: $p < 0.05$) (Fig. 31, barras en tonalidades rojas).

Para la respuesta predatoria (RP) no se encontraron diferencias significativas entre estímulos en machos (MG: $p = 0.34$; MP: $p = 0.42$). Los MG persiguieron con una probabilidad cercana a 0.75 tanto a estímulos medianos como pequeños, mientras que los MP lo hicieron con una probabilidad cercana a 0.4 ante ambos estímulos. En las HG tampoco se observaron diferencias (HG: $p = 0.51$), con probabilidades de respuesta cercanas a 0.5 para estímulos medianos y 0.6 para pequeños. Esta tendencia se acentuó en las HP, que mostraron probabilidades de persecución significativamente mayores hacia el estímulo pequeño y muy bajas hacia el mediano (HP: $p < 0.05$) (Fig. 31, barras en tonalidades azules).

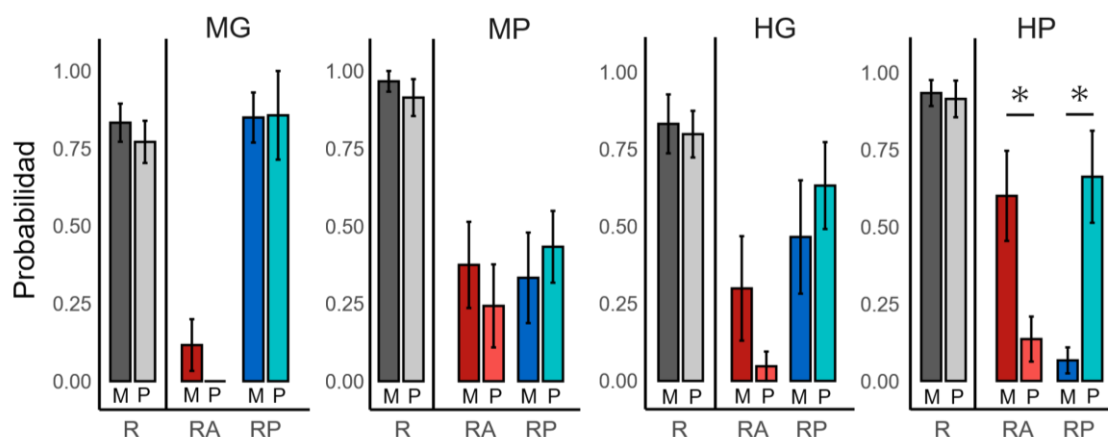


Figura 31. Probabilidad de R, RA y RP frente a estímulos medianos y pequeños en cada categoría de tamaño corporal y sexo. Probabilidad promedio de respuestas de machos grandes (MG), pequeños (MP) y hembras grandes (HG) y pequeñas (HP) para cada tamaño de estímulo para la respuesta general (R: barras grises) y respuestas específicas de antipredación y predación (RA y RP, respectivamente, barras de colores). Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. *: $p < 0.05$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Con el objetivo de explorar cómo varía la preferencia relativa entre RP y RA, se compararon ambas respuestas dentro de cada combinación de tamaño corporal y estímulo. En machos grandes (MG) tanto con el estímulo mediano (M) como con el pequeño (P), predominaron significativamente las RP sobre las RA (M: RA vs. RP, $p < 0.01$; P: RA vs. RP, $p < 0.01$) (Fig. 32). En machos pequeños (MP), estas diferencias no se observaron: las probabilidades de RA y RP fueron semejantes con ambos estímulos (M: $p = 0.74$; P: $p = 0.57$), con valores cercanos a 0.35.

En hembras grandes (HG), frente al estímulo mediano las probabilidades de RA y RP fueron similares ($p = 0.56$), comparables a las observadas en MP con este estímulo. En

cambio, frente al estímulo pequeño se registró una probabilidad significativamente mayor de RP que de RA ($p < 0.01$).

En hembras pequeñas (HP), ambos tamaños de estímulo generaron diferencias significativas entre RA y RP: el estímulo mediano provocó mayores probabilidades de RA, mientras que el pequeño generó mayores probabilidades de RP ($p < 0.05$ en ambos casos).

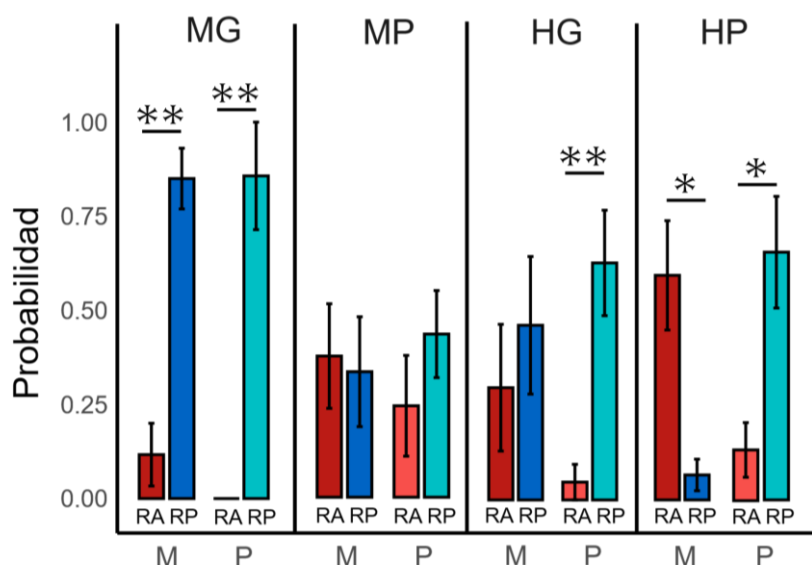


Figura 32. Comparación entre probabilidades de respuestas antipredatorias (RA) y predatorias (RP) ante estímulos medianos (M) o pequeños (P) dentro de cada categoría de tamaño corporal (MG, MP, HG, HP). Probabilidad promedio de respuesta de machos grandes (MG) y pequeños (MP) Y hembras grandes (HG) y pequeñas (HP) para la RA y RP para cada tamaño de estímulo. Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante la prueba de Wilcoxon. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

4. Efecto del tamaño corporal sobre la distancia de respuesta predatoria

Por otro lado, evaluamos el efecto del tamaño corporal sobre la distancia de respuesta predatoria (RP), bajo la hipótesis de que los cangrejos de mayor tamaño, al percibir estímulos pequeños o medianos como presas potenciales, iniciarían la persecución desde distancias mayores, como resultado de una evaluación temprana del estímulo como recurso. Por el contrario, esperábamos que en los cangrejos pequeños la persecución iniciara a distancias más cortas, debido a una categorización más tardía del estímulo como presa.

Para evaluar esta hipótesis, primero se calculó la distancia cangrejo-estímulo (DCE) de las respuestas predatorias en machos y hembras de ambos tamaños (grandes y pequeños). Dentro de cada grupo definido por sexo y tamaño corporal (MG, HG, MP, HP), se

comparó la distancia promedio a la que los cangrejos iniciaron la persecución de estímulos medianos (M) o pequeños (P). Los resultados mostraron que, en línea con lo observado para cangrejos de tamaño intermedio (Gancedo et al., 2020; Salido et al., 2023), no se encontraron diferencias significativas en la DCE para la persecución de estímulos medianos o pequeños dentro de cada grupo (MG: M - P, $p = 0.49$; MP: M - P, $p = 0.66$; HG: M - P, $p = 0.13$; HP: M - P, $p = 0.70$) (Fig. 33).

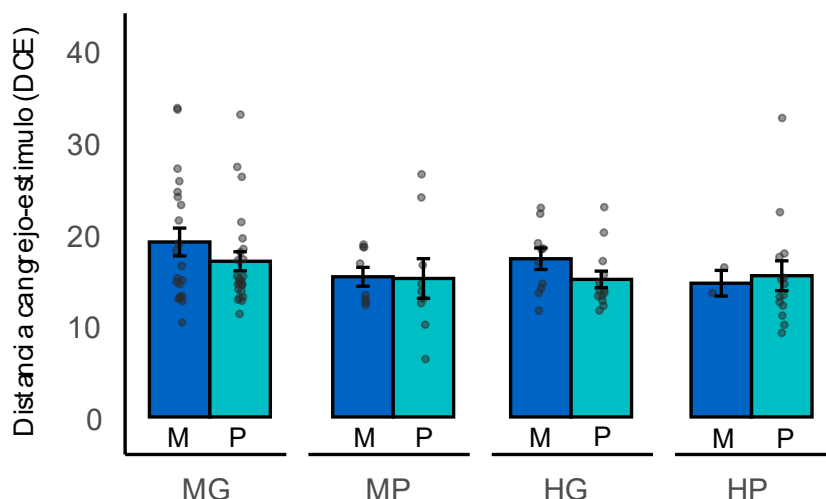


Figura 33. Comparación entre las distancias de respuestas predatoria entre estímulos medianos (M) o pequeños (P) dentro de cada categoría de tamaño corporal (MG, MP, HG, HP). Distancia cangrejo- estímulo promedio de los machos grandes (MG) y pequeños (MP) Y hembras grandes (HG) y pequeñas (HP) para la RP para cada tamaño de estímulo. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando ART-anova. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los datos de cada ensayo en los que se observó dicho comportamiento.

Debido a la ausencia de diferencias significativas entre los tamaños de estímulo, se agruparon los datos correspondientes a estímulos medianos y pequeños para comparar la distancia de persecución entre sexos y tamaños corporales. Los análisis revelaron que, contrariamente a lo esperado, no hubo diferencias significativas en la DCE entre cangrejos grandes y pequeños dentro de cada sexo (MG = $17,96 \pm 0,90$; MP = $15,2 \pm 1,21$; HG = $16 \pm 0,74$; HP = $15,32 \pm 1,42$; comparaciones MG–MP: $p = 0.19$; HG–HP: $p = 0.15$). En función de estos resultados, se combinaron los datos por tamaño dentro de cada sexo para realizar una comparación entre sexos, la cual tampoco mostró diferencias significativas (H = $15,72 \pm 0,72$; M = $17,21 \pm 0,74$; hembras vs. machos, $p = 0.19$). Estos hallazgos indican que, en estos tamaños corporales ni el sexo, ni el tamaño de la presa influyó de manera determinante en la distancia desde la cual se inicia la persecución a los estímulos evaluados.

En estudios previos con cangrejos de tamaño intermedio expuestos a estímulos medianos o pequeños, se observó que estos iniciaban persecuciones a distancias promedio

de ~15 cm (Gancedo et al., 2020). Los resultados del presente capítulo muestran que, independientemente del tamaño grande o pequeño o de si son hembras o machos, la distancia promedio a la que se inician las respuestas predatorias los cangrejos es de alrededor de 15cm, coincidiendo con lo previamente reportado para ejemplares medianos. Esto sugiere que, más allá del tamaño corporal del individuo y de su sexo, la distancia óptima de persecución ante estímulos pequeños y medianos se mantiene dentro de un rango específico cuando los animales se encuentran con bajos niveles de ayuno.

Discusión

Los resultados de este capítulo demuestran que el tamaño corporal es un factor intrínseco determinante en la probabilidad y tipo de respuesta de *Neohelice* ante estímulos ambiguos. Nuestros datos, además, revelaron un patrón no previsto inicialmente en relación a la reactividad de los animales a este conjunto de estímulos. Los cangrejos pequeños presentaron una mayor reactividad frente a este conjunto de estímulos que los individuos de mayor tamaño (Fig. 29), lo cual refleja variaciones en la relevancia que estos estímulos tienen para cada grupo. Esto respaldaría el papel del tamaño relativo en la evaluación del estímulo (Costa et al., 2008; Robinson & Wellborn, 1987).

En relación con nuestra primera hipótesis, planteábamos que los cangrejos pequeños percibirían este conjunto de estímulos como amenazas, mostrando mayores probabilidades de respuesta antipredatoria (huida). Encontramos que los individuos pequeños presentaron una reactividad general más alta que los grandes (Fig. 29), lo que indica una mayor sensibilidad al estímulo. Sin embargo, esta mayor reactividad no se tradujo en un predominio de respuestas antipredatorias: observamos probabilidades similares para respuestas predatorias y antipredatorias (Figs. 29 y 30). Esto indica que, en condiciones de bajo ayuno, el rango de tamaños de estímulo evaluados se ubica cerca del umbral de categorización para los cangrejos pequeños, lo que genera una alternancia entre su interpretación como amenaza o como presa. Este patrón podría estar asociado a los costos potenciales de omitir una respuesta, ya sea por subestimar una amenaza o por desaprovechar una presa de alto valor relativo.

En concordancia con nuestra hipótesis, los cangrejos grandes (~3 cm de ancho de caparazón) mostraron mayor probabilidad de ataque, lo que respalda la idea de que este rango de estímulos (32–58 % de su tamaño corporal) es percibido como presas accesibles. Sin embargo, los cangrejos pequeños (~2.5 cm de caparazón), no priorizaron respuestas

antipredatorias como se esperaba, sino que mantuvieron probabilidades similares de ataque y huida. Este patrón sugiere que, para individuos pequeños, los mismos estímulos (~40–72 % de su tamaño corporal) se encuentran en una zona de ambigüedad, donde los costos de categorizar erróneamente como amenaza o como presa son altos. Esta incertidumbre podría explicar la distribución equilibrada de respuestas predatorias y antipredatorias.

El análisis por sexo y tamaño de estímulo aportó matices adicionales a esta interpretación (Figs. 31 y 32). En cangrejos grandes, los machos mantuvieron altas probabilidades de respuesta predatoria tanto hacia estímulos medianos como pequeños, indicando una categorización clara de ambos tamaños como presa. En cambio, las hembras grandes redujeron los ataques frente al estímulo mediano, probablemente porque, aunque se encuentra dentro de un rango “presa”, su manipulación podría implicar mayor esfuerzo debido al dimorfismo en sus pinzas.

En cangrejos pequeños, los machos no mostraron una categorización clara, lo que sugiere que los tamaños evaluados pueden ser interpretados tanto como presa o amenaza. Este patrón es coherente con la variabilidad intraindividual observada en cangrejos de tamaño mediano en el Capítulo 1, donde algunos individuos, bajo las mismas condiciones, mantenían respuestas predominantemente predatorias o antipredatorias a lo largo de varios ensayos. Esto refuerza la hipótesis de que rasgos consistentes de personalidad podrían modular la clasificación de un estímulo ambiguo, especialmente en tamaños corporales para los cuales la categorización del estímulo es menos evidente. En contraste, las hembras pequeñas diferenciaron entre tamaños, atacando más al estímulo pequeño y huyendo ante el mediano, lo que indica que para ellas el pequeño se percibe como presa y el mediano como potencial predador.

Respecto a nuestra segunda hipótesis, en la que planteábamos que los cangrejos grandes categorizarían estos estímulos como presas, exhibiendo mayor probabilidad de ataque e iniciando la persecución a mayores distancias. Confirmamos parcialmente esta hipótesis. Por un lado, encontramos que los cangrejos grandes presentaron mayor probabilidad de respuestas predatorias que los pequeños (Fig. 29), lo que coincide con lo esperado. Sin embargo, observamos que la distancia de comienzo de la persecución (DCE) no fue mayor en los individuos grandes, manteniéndose constante en torno a los 15 cm en todos los grupos (Fig. 33). Este patrón fue consistente en todos los grupos evaluados (MG, MP, HG y HP), lo que sugiere que, una vez categorizado el estímulo como presa, la acción se ejecuta dentro de un rango de distancia fijo, independientemente del tamaño corporal o el sexo. Cabe recordar que en el capítulo anterior se observaron diferencias entre sexos cuando se evaluó en cangrejos de tamaño intermedio esta distancia, con machos iniciando

la persecución a mayor distancia que las hembras. Ese experimento incluyó animales con un rango mucho más amplio de días de ayuno (1 a 22 días) que el presente experimento. La diferencia entre ambos resultados sugiere que el mayor grado de ayuno pondría de manifiesto diferencias en las distancias de respuesta predatoria entre macho y hembras que no se observan en animales aún no tan hambrientos.

En cuanto a la tercera hipótesis, que proponía que las hembras atacaran con menor probabilidad que los machos en ambos tamaños debido al dimorfismo sexual en las pinzas, los datos respaldaron esta predicción. El dimorfismo sexual influyó en las decisiones comportamentales: los machos grandes atacaron con mayor probabilidad que las hembras grandes (Fig. 30), un patrón observado tanto en este experimento como en animales de tamaño intermedio evaluados en el Capítulo 1. Esta diferencia podría deberse a la morfología especializada de las pinzas de los machos, adaptadas para la manipulación de presas y el combate intraespecífico. Las hembras, en cambio, con quelas más pequeñas, podrían ver limitada su capacidad de manipulación frente a presas de cierto tamaño. Estos resultados refuerzan la idea de que las diferencias sexuales en estructuras morfológicas clave modulan decisiones ecológicas relevantes en contextos de predación.

En conjunto, identificamos que el tamaño relativo entre el cangrejo y el estímulo influye en la evaluación inicial de este como recurso o amenaza, modulando la probabilidad y tipo de respuesta. Además, nuestros resultados apuntan a la existencia de un umbral de DCE (~15 cm) para iniciar respuestas de persecución. La respuesta no se inicia a partir de un umbral de tamaño aparente, ya que la distancia es fija e independiente del tamaño real del objeto (Gancedo et al., 2020 y resultados de este capítulo). Esto significa que el cangrejo mide la distancia absoluta al objeto. Esta capacidad podría depender de mecanismos de estimación de distancia por visión binocular (Harper et al., 2023; Scarano et al., 2018) y posiblemente vinculados a procesos de estereopsis como los descritos en mantis (Rosner et al., 2019; Nityananda et al., 2016).

En resumen:

1. El tamaño relativo entre el cangrejo y el estímulo guía en parte la evaluación inicial del mismo como amenaza o recurso, influyendo en la probabilidad y tipo de respuesta.
2. Una vez que el estímulo es identificado como presa, la respuesta de persecución se inicia a una distancia fija de alrededor de 15 cm, independientemente del sexo o el tamaño corporal del animal.

Capítulo 3: Influencia del contexto social sobre la toma de decisiones.



1. Efecto de la presencia de un conespecífico en el comportamiento del cangrejo

La supervivencia de los animales depende en gran medida de su capacidad para procesar de manera eficiente la información sensorial que reciben de entornos frecuentemente complejos. Este proceso se torna aún más desafiante en aquellos animales que presentan limitaciones en sus capacidades sensoriales, ya que resulta particularmente difícil para estos animales diferenciar entre la información relevante y el "ruido", este último compuesto por objetos o movimientos irrelevantes en su entorno (Tsetsos et al., 2016; Faisal et al., 2008). En este contexto, los animales deben ser capaces de enfocar su atención sobre estímulos relevantes mientras ignoran aquellas distracciones irrelevantes (Lev-Ari et al., 2022). Este fenómeno de selección de estímulos es lo que se conoce como atención.

La atención desempeña un papel fundamental en decisiones como la de escapar de un predador o perseguir una presa. Para una presa, la elección de a qué estímulo atender se vuelve aún más compleja cuando varios predadores se aproximan al mismo tiempo, lo que incrementa el riesgo percibido y genera información conflictiva que el sistema nervioso debe procesar (Bagheri et al., 2022). En estas situaciones, los animales suelen atender a la amenaza mayor o más inmediata, lo que puede mermar su capacidad para detectar otras amenazas en su entorno. De manera similar, cuando los predadores deben seleccionar una presa entre múltiples opciones disponibles, también enfrentan un desafío atencional semejante.

Existen dos mecanismos principales de atención que los animales emplean tanto al enfrentar múltiples predadores como al seleccionar entre varias presas:

Según el mecanismo de la "atención dividida" los animales son capaces de atender y responder a múltiples estímulos en simultáneo. Un ejemplo de este mecanismo se observa en el lagarto *Podarcis lilfordi*, que ha sido registrado escapando en una dirección que maximiza la distancia con respecto a dos predadores que se aproximan al mismo tiempo desde direcciones opuestas (Cooper et al., 2007). Esta estrategia, aunque efectiva, requiere un mecanismo de "atención dividida", que implica la capacidad de integrar y procesar información de múltiples fuentes al mismo tiempo. Esto probablemente demanda una considerable inversión de recursos neurales.

El segundo mecanismo atencional implica que los animales elijan centrar su respuesta únicamente en el estímulo más relevante, ya sea un predador o una presa que represente respectivamente el mayor riesgo o el mayor beneficio, ignorando a los demás. Esta estrategia de "atención selectiva" permite priorizar un estímulo sobre otros percibidos,

lo que facilita la toma de decisiones rápidas y reduce la carga cognitiva en el sistema nervioso. Sin embargo, este enfoque puede no ser óptimo, ya que el predador que es percibido como menos peligroso podría eventualmente capturar a la presa, o una presa que no se prioriza podría ser la más vulnerable a ser capturada.

Muchos animales suelen desplazarse grandes distancias en búsqueda de alimento, lo cual dificulta la tarea de seguirlos con el nivel de detalle necesario para investigar el efecto de la atención selectiva sobre este comportamiento. Otros, sin embargo, como el cangrejo *Neohelice*, despliegan gran parte de sus comportamientos de predación y escape en la proximidad de sus refugios o cuevas (cuevocentricos). Como ya vimos, estos comportamientos, pueden ser fácilmente evocados mediante el uso de un estímulo en movimiento controlado dentro de una arena en el laboratorio. Este entorno experimental permite investigar cómo la presencia de un congénere influye en la toma de decisiones del cangrejo frente a la aparición de un objeto cercano que se mueve a nivel del suelo y que puede representar una presa o un predador. En tal circunstancia, el cangrejo se encuentra en presencia de dos estímulos visuales puntuales que pueden estar moviéndose simultáneamente, el congénere y el objeto experimental.

Nuestra hipótesis primera es que los cangrejos ejercen atención selectiva, por lo que su respuesta al estímulo visual no se verá alterada por la presencia de un congénere. Ya que, según la teoría de la atención selectiva, los animales enfocan su atención en el estímulo que consideran más relevante, el que en este caso nosotros postulamos que sería el objeto novedoso que aparece moviéndose en la arena. Nuestra hipótesis alternativa es que los animales dividen su atención entre el estímulo visual y el congénere. De ser esta correcta, esperamos que haya diferencia entre el desempeño de animales que se encuentran solos y el de aquellos que se encuentran acompañados en la arena, pudiendo en situación de compañía encontrarse respuestas que fuesen mayores o menores que en solitario. Por ejemplo, al ataque de un eventual predador las respuestas evasivas podrían verse disminuidas por el efecto de dilución del riesgo que introduce la compañía o verse amplificadas por un incremento en la alerta provisto por el congénere. De modo parecido, frente a una eventual presa las respuestas de ataque pueden verse disminuidas o sinérgizadas por efectos de competencia.

Para evaluar estas hipótesis, en este tercer capítulo de la tesis se analizará la respuesta de cangrejos machos y hembras frente al estímulo, tanto de manera individual como en presencia de un congénere de igual o de distinto sexo. El objetivo es profundizar en los factores externos al estímulo, en este caso el contexto social, que influyen en la toma de decisiones de estos animales y en cómo la atención y proximidad de otra animal afecta sus respuestas.

2. Diseño experimental y animales

Para evaluar el efecto de la presencia de un conespecífico en la toma de decisiones respecto al estímulo visual, se evaluaron cangrejos *Neohelice* machos y hembras adultos de tamaño mediano (con un ancho de caparazón de 2.77 ± 0.02 y 2.8 ± 0.01 cm, respectivamente) en dos contextos sociales posibles: individualmente (contexto solitario) y en parejas (contexto acompañados). Conforme se describió en los materiales y métodos generales de esta tesis, se realizaron marcas con líquido corrector blanco en el caparazón de cada cangrejo, consistiendo en dos puntos o dos triángulos, uno en la parte anterior y otro en la parte posterior del caparazón. El uso de las diferentes formas en este experimento en particular permitió distinguir a los cangrejos durante la evaluación en parejas, ya que los mismos presentaban tamaños de quelas y caparazón semejantes.

La mitad de los cangrejos fueron estimulados primero individualmente y luego de transcurridos unos 4 o 5 días en pareja, mientras que la otra mitad fueron probados primero en pareja y luego individualmente (Fig. 34). El intervalo de días entre las sesiones de evaluación fue establecido para evitar un efecto de memoria contexto dependiente de la arena. Los experimentos se llevaron a cabo en ambos sexos, utilizando uno de dos posibles tamaños de estímulos (M: mediano o P: pequeño), evaluando en total 52 cangrejos hembras en solitario (HS: 26 con el pequeño y 26 con el mediano) y 56 cangrejos machos en solitario (MS: 26 con el pequeño y 30 con el mediano). Las parejas podían consistir en dos machos (MM), dos hembras (HH) o uno de cada sexo (MH). Se evaluaron 16 parejas de hembras (HH: 8 con el pequeño y 8 con el mediano), 18 parejas de machos (MM: 8 con el pequeño y 10 con el mediano) y 20 parejas de macho-hembra (MH, 10 con el pequeño y 10 con el mediano). El experimento inició al día siguiente de la captura de los cangrejos y tuvo una duración de 22 días (Fig. 34). En cada día experimental, se evaluaron en promedio unos 12 cangrejos, 6 en contexto solitario y 6 individuos en contexto de parejas (3 parejas).

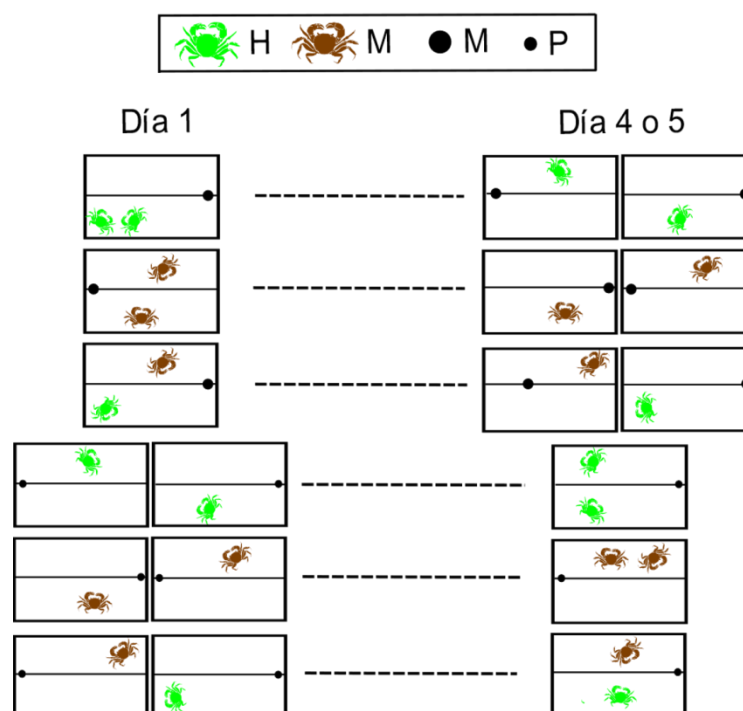


Figura 34. Protocolo del Experimento. Cangrejos machos y hembras fueron evaluados en dos contextos sociales (solitarios y acompañados) y con uno de dos tamaños de estímulos posibles (mediano o pequeño). Evaluamos un total de 52 cangrejos hembras y 56 cangrejos machos en solitario y por lo tanto 16 parejas de hembras, 18 de machos y 20 de machos y hembras. Los contextos sociales (solitario o acompañado) así como los estímulos (P o M) a utilizar fueron aplicados en un diseño balanceado. La mitad de los animales fue evaluada primero en un contexto solitario y luego de 4 o 5 días en un contexto de parejas y la otra mitad fueron evaluados primero acompañados y luego en solitario.

3. Efecto de la presencia de un conespecífico en la exploración de un ambiente novedoso

La presencia de individuos de la misma especie, o conespecíficos, puede tener un impacto significativo en el comportamiento de exploración de ambientes novedosos en los animales. Varios estudios han investigado los efectos de los conespecíficos en la exploración y han encontrado que la presencia de estos puede facilitar (Kawaguchi et al., 2007), inhibir (Edenbrow & Croft, 2012) o no afectar la exploración de los animales (Brown & Laland, 2003).

Los cangrejos *Neohelice* habitan cangrejales densamente poblados, por lo cual están frecuentemente expuestos a la presencia de otros individuos de su misma especie. En estos hábitats, los cangrejos interactúan y compiten por recursos esenciales, tales como cuevas, alimento y pareja. Esta interacción con conespecíficos podría influir en su comportamiento exploratorio. En nuestros experimentos, los cangrejos *Neohelice* no fueron alimentados. Por lo tanto, suponemos que la presencia de un conespecífico inducirá un aumento en la

actividad exploratoria debido a la competencia por la búsqueda de recursos. Nos planteamos entonces que, cuando están en presencia de otro individuo, los cangrejos mostrarán un aumento en su actividad exploratoria en comparación a la exploración exhibida cuando son evaluados en la condición solitaria.

Para evaluar esta hipótesis medimos la actividad exploratoria de los cangrejos machos y hembras en los diferentes contextos sociales (solitario y acompañados) durante los 10 min de adaptación a la arena, previa al paso del estímulo visual. El análisis de la actividad exploratoria de las hembras de las parejas hembra-hembra (HH) comparada con la de macho-hembra (MH), así como la exploración de los machos de las parejas macho-macho (MM) comparada con la de macho-hembra (MH), no mostraron diferencias significativas (HH-MH, $p=0.3$; MM-MH; $p=0.49$). Debido a que estas comparaciones no presentaron diferencias, combinamos los datos de cada sexo en dos categorías: hembras acompañadas (HA), que implicaban aquellas hembras evaluadas en las parejas HH y MH, y machos acompañados (MA), que incluían aquellos cangrejos machos evaluados en las parejas MM y MH. La intensidad de exploración observada entre cada una de estas categorías tampoco reveló diferencias estadísticamente significativas (Fig. 35, HA-MA, $p=0.55$).

Los niveles de exploración de la arena realizados por machos y hembras cuando estos animales eran evaluados en solitario también fueron similares (Fig. 35, HS-MS, $p=0.96$). Sin embargo, al comparar la exploración promedio entre contextos sociales, se observó una disminución significativa de esta actividad cuando los animales se encontraban en presencia de un conespecífico (Fig. 35, HS-HA y MS-MA, $p < 0.001$).

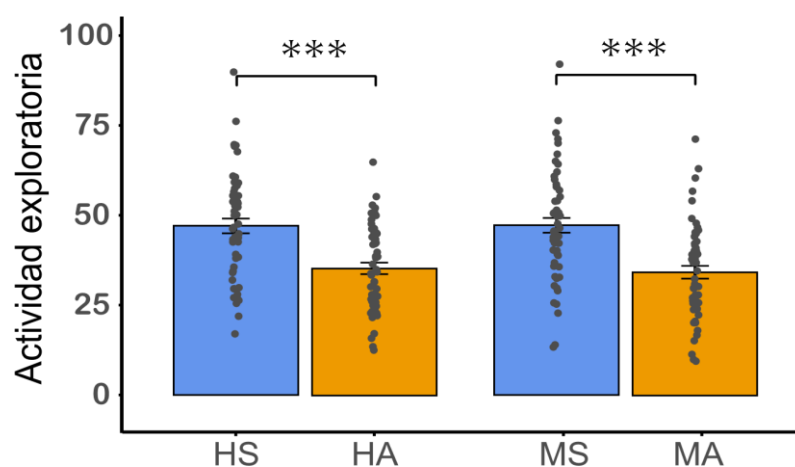


Figura 35. Promedio de la actividad exploratoria de los cangrejos en cada contexto social. Se muestra la actividad exploratoria promedio calculada como el número de cuadrante atravesados por cangrejos machos y hembras evaluados en solitario (MS y HS) y acompañados (MA y HA) durante la etapa de adaptación previa al paso del estímulo. Las barras representan la media y los bigotes, el error estándar de la media. Los puntos grises

representan los valores individuales de actividad exploratoria. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante la prueba de Wilcoxon. ***: $p < 0.001$.

Esta disminución en el valor promedio de la exploración que se observa en los animales acompañados puede estar dada porque ambos animales reducen su actividad de forma similar o porque tan solo uno de ellos la reduce mucho mientras el otro nada. Por un lado, las interpretaciones de por qué ambos animales disminuirían su actividad pueden ir desde un aumento en el nivel de la precaución, a un fenómeno de atención dividida entre el territorio a explorar y la observación del comportamiento del otro individuo. Por otro lado, si el cambio en la exploración fuese solo en uno de los individuos de la pareja, podría interpretarse que entre los miembros de la pareja estaría ocurriendo un fenómeno de dominancia y subordinación.

Para determinar si la disminución en el nivel de exploración en pareja se debe a una reducción en la actividad de ambos animales o si es solo uno de ellos quien disminuye su exploración, consideramos por un lado a los individuos que fueron los más exploradores (+E) de la pareja y por otro a los que fueron los menos exploradores (-E). En la Figura 36A, observamos que la comparación de las medias en exploración entre los individuos más y menos exploradores mostró diferencias significativas dentro de cada uno de los tipos de parejas evaluadas (HH, MH: más vs menos explorador, $p < 0.001$; MM: más vs menos explorador, $p < 0.01$). Sin embargo, estas diferencias pueden ser simplemente consecuencia de haber seleccionado y agrupado los datos de los individuos que exploraron más por un lado y los que exploraron menos por el otro, es decir una comparación sesgada por la selección y por lo tanto estadísticamente ilegítima. Para determinar si las diferencias entre los individuos que se mostraron más exploradores de aquellos que fueron menos exploradores eran producto de la selección de los datos o constituían diferencias reales entre esos dos grupos de individuos, medimos la exploración realizada por los miembros más y menos exploradores de cada pareja, pero ahora durante la evaluación en solitario. Si la intensidad exploratoria constituye un rasgo identitario de cada individuo debería ocurrir que las diferencias observadas en la condición en pareja debieran mantenerse en la condición en solitario. Al comparar la exploración de los animales, clasificados como más y menos exploradores en pareja, cuando fueron evaluados de forma individual, no se encontraron diferencias significativas (Fig. 36B). Las hembras más y menos exploradoras de las parejas HH no presentaron diferencias significativas ($p = 0.53$); de manera similar, tampoco se observaron diferencias en las hembras y machos solitarios de las parejas MH ($p = 0.15$), ni en los machos solitarios de las parejas MM ($p = 0.92$) (Fig. 36B). Esto demuestra que las diferencias observadas entre el miembro más y el miembro menos explorador cuando están en pareja no se mantienen en el contexto solitario, es decir, no se corresponde

con una verdadera diferencia entre animales que tengan la característica de ser más o menos exploradores como rasgo identitario.

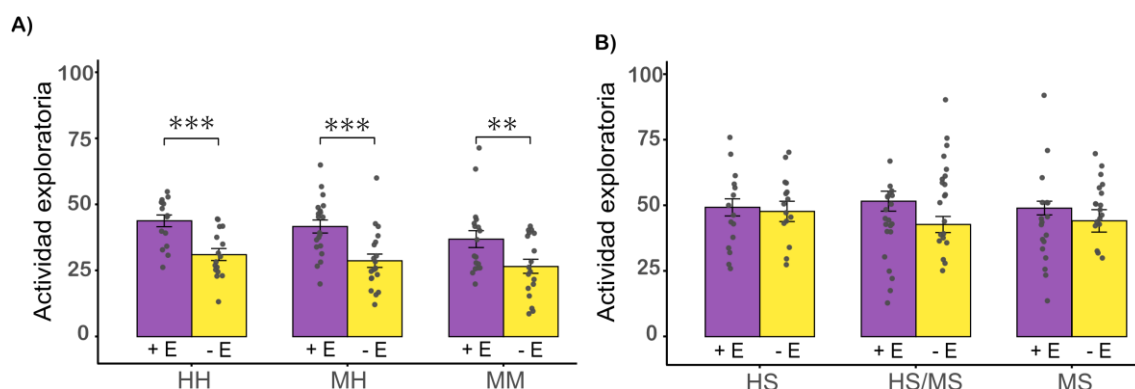


Figura 36 A. Actividad exploratoria promedio de los miembros de cada tipo de pareja (HH, MH y MM), separados según la intensidad de respuesta exhibida en la condición acompañada (+E: más exploradores y -E: menos exploradores). **B.** Promedio de la actividad exploratoria de los cangrejos en la condición solitaria, clasificados según su tipo de pareja e intensidad de respuesta en la condición acompañada (+E: más exploradores; -E: menos exploradores). Se agruparon según la pareja a la que pertenecían durante la evaluación en conjunto: hembras de parejas HH (HS), machos y hembras de parejas MH (HS/MS) y machos de parejas MM (MS). Las barras representan la media y los bigotes, el error estándar de la media. Los puntos grises representan los valores individuales de actividad exploratoria. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante la prueba de Wilcoxon. **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

Continuando con el intento de determinar si la disminución de la actividad exploratoria observada en presencia de un congénere es resultado de una reducción conjunta de ambos individuos o si solo uno de ellos es el responsable de esa reducción, comparamos ahora la actividad exploratoria que desplegaron los individuos entre los contextos solitario y acompañado, por un lado de los individuos identificados como más exploradores durante su evaluación en pareja y por otro lado los identificados como menos exploradores.

Sin embargo, antes de proceder con ese análisis, cabe aclarar que en el contexto acompañado no se encontraron diferencias significativas entre los machos más exploradores de las parejas MM y MH ($p = 0.13$), ni tampoco entre los machos menos exploradores ($p = 0.53$). Tampoco hubo diferencias significativas entre las hembras más exploradoras de las parejas HH y MH ($p = 0.60$), ni entre las hembras menos exploradoras ($p = 0.20$). La comparación entre sexos en los animales más exploradores tampoco mostró diferencias significativas ($p = 0.1$), lo mismo que para los menos exploradores ($p = 0.58$). Por lo que, para una mejor interpretación de los resultados, combinamos los datos de los sexos y obtuvimos los valores de actividad exploratoria promedio para los cangrejos que

cuando estaban en pareja fueron los más exploradores por un lado y para los menos exploradores por el otro.

Al realizar el mismo análisis comparativo para la condición solitaria, no se encontraron diferencias significativas en la actividad exploratoria entre los machos más exploradores de las parejas MM y MH ($p = 0.52$), ni entre los machos menos exploradores de esas mismas parejas ($p = 0.84$). En el caso de las hembras, tampoco se hallaron diferencias significativas entre las hembras exploradoras (HH - MH, $p = 1$) ni entre las hembras menos exploradoras (HH - MH, $p = 0.45$). Y nuevamente, debido a que la comparación entre los cangrejos más exploradores machos y hembras, así como los menos exploradores machos y hembras no mostraron diferencias, decidimos agrupar los sexos (más exploradores MS - HS, $P = 0.83$ y menos exploradores MS - HS, $p = 0.33$) en cangrejos solitarios más y menos exploradores.

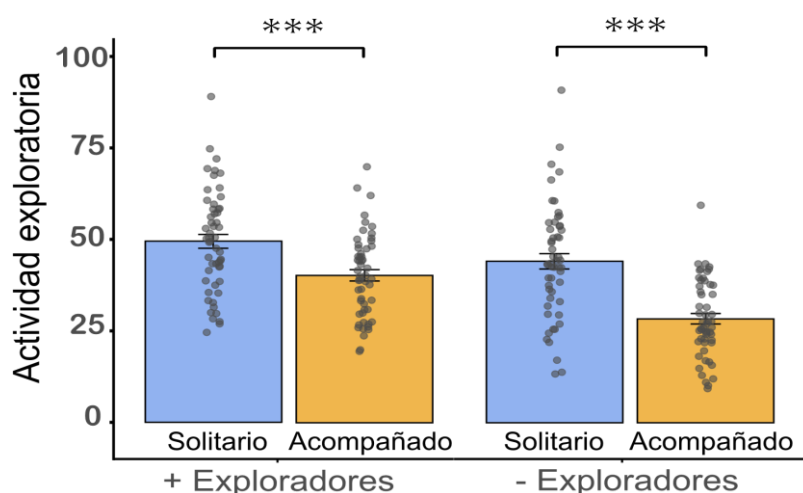


Figura 37. Actividad exploratoria promedio de los cangrejos entre contextos sociales separados según las categorías de intensidad de respuesta mostrada en la condición acompañada. Las barras representan la media y los bigotes, el error estándar de la media. Los puntos grises representan los valores individuales de actividad exploratoria. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test ***. $p < 0.001$.

Los análisis previos habilitaron el agrupamiento de los datos y las comparaciones estadísticas que se muestran en la Figura 37, donde se evidencia que tanto los cangrejos más exploradores como los menos exploradores redujeron su actividad exploratoria en presencia de otro individuo ($p < 0.001$ en ambas comparaciones). Esto permite concluir que la disminución general de actividad exploratoria en el contexto acompañado mostrada en la figura 35, es el resultado de una reducción de actividad en ambos miembros de la pareja, descartando la explicación en términos de dominancia y subordinación. Este hallazgo refuerza la idea de que la presencia de otro cangrejo actúa como un factor modulador de la

actividad exploratoria, posiblemente debido a un fenómeno de atención dividida, donde la necesidad de vigilar y tal vez mantener distancia con el otro individuo limita la exploración del entorno.

Ahora que ya analizamos los efectos que la presencia de un conespecífico tiene sobre la actividad exploratoria, pasamos a describir el efecto que la presencia de otro individuo tiene sobre las respuestas al objeto en movimiento.

4. Efecto de la presencia de un conespecífico en la respuesta a un estímulo novedoso

La búsqueda de recursos como alimentos y refugios es crucial para la supervivencia de muchas especies. El contexto social en el que se llevan a cabo estas actividades puede influir significativamente en la disposición de los individuos a interactuar con esos recursos.

En diversas especies, se ha observado que el entorno social puede facilitar el acercamiento a alimentos u objetos novedosos, ya que los individuos experimentarían menos estrés cuando son evaluados en grupos en lugar de estar solos. Además, la aceptación de alimentos nuevos puede ser facilitada al observar a los congéneres manipulándolos o comiéndolos (Lawrence et al., 2021). Entre los animales en los que se ha observado este fenómeno se incluyen cuervos (Miller et al., 2014), murciélagos (Cvikel et al., 2015), roedores (gerbos, Forkman, 1991), pinzones cebras (Benskin et al., 2002), monos capuchinos (Dally et al., 2008; Stöwe et al., 2006) y peces cebra (Kareklas et al., 2018). Por lo tanto, el contexto social puede reducir las latencias de acercamiento al disminuir el miedo. Sin embargo, también se han observado retrasos e incluso inhibiciones en el acercamiento y aceptación de alimentos novedosos en un contexto social (peces: Brown & Laland, 2002, 2001; Ryer & Olla, 1991; herrerillos comunes: van Oers et al., 2005).

Por otra parte, es bien conocido que el comportamiento de escape ante la amenaza de predadores también puede ser modulado en uno u otro sentido por la presencia cercana de individuos de la misma especie. En efecto, los contextos sociales pueden facilitar la detección de predadores y, por lo tanto, la respuesta ante ellos, como ocurre cuando los animales emiten señales de alarma (por ejemplo, los perros de las praderas (Hoogland, 1981), antílopes (Makin et al., 2019; Pays et al., 2012) y ranas (Ferrari et al., 2007; Relyea, 2004), alertando a otros miembros del grupo para que adopten comportamientos defensivos. Sin embargo, en otros casos, la presencia de conespecíficos puede disminuir la respuesta de huida. Esto se ha observado, por ejemplo, en los cardúmenes de peces, donde la presencia de muchos individuos puede diluir el riesgo y retrasar la reacción ante una

amenaza (Nadler et al., 2016; Domenici & Batty, 1997, 1994), y en marmotas donde la presencia de un congénere retrasa la respuesta ante un predador (Monclús et al., 2015).

Nuestra hipótesis sobre el comportamiento predatorio del cangrejo es que, debido al estado de ayuno de los animales, el mismo se verá potenciado (sinergizado) por la presencia cercana de otro individuo que también necesita alimentarse, mientras que el comportamiento de escape se verá sinergizado por las posibilidades de alerta más temprana del predador que aportaría la presencia cercana de un congénere.

Para evaluar cómo afecta la presencia de un conespecífico la respuesta de los cangrejos ante el estímulo visual, calculamos la probabilidad de los animales de responder (R) al objeto en diferentes contextos sociales. Las probabilidades de respuesta general de los cangrejos, tanto machos como hembras, evaluados en forma individual con un estímulo pequeño fueron similares a las probabilidades observadas en aquellos animales evaluados con uno mediano (MS: M - P; $p=0.07$; HS: M - P, $p=0.24$). Esta misma similitud en la probabilidad de respuesta se observó cuando estos animales se encontraban acompañados, donde la probabilidad de respuestas entre estímulos fue semejante (MM: M - P, $p=0.91$; HH: M - P, $p=0.30$; MH: M - P, $p=0.22$). Por este motivo, combinamos los datos de las probabilidades de ambos tamaños de objetos para comparar las probabilidades de respuestas de los cangrejos machos y hembras entre contextos sociales.

El análisis de la probabilidad de respuesta de las hembras de las parejas hembra-hembra (HH) y macho-hembra (MH), así como la probabilidad de respuesta de los machos de las parejas macho-macho (MM) y macho-hembra (MH), no mostraron diferencias significativas (HH-MH, $p=0.12$; MM-MH; $p=0.28$). Debido a que estas comparaciones no presentaron diferencias combinamos los datos de cada sexo en las mismas categorías descritas en los resultados anteriores: hembras acompañadas (HA) y machos acompañados (MA). En la figura 38 se muestran las probabilidades promedio de respuesta de los cangrejos, tanto machos como hembras, en cada condición social. Las probabilidades de responder al estímulo (R) fueron similares entre sexos en los animales evaluados dentro de cada condición social (HS-MS, $p=0.11$ y HA-MA, $p=0.43$). Sin embargo, al comparar las probabilidades promedio entre ambos contextos sociales, observamos que cuando los animales se encuentran en presencia de un conespecífico, responden con probabilidades significativamente menores al estímulo que cuando se encuentran solos (HS-HA, $p < 0.01$ y MS-MA, $p < 0.001$). Estos resultados contradicen nuestra hipótesis a priori acerca del sinérgismo en las respuestas que esperábamos encontrar por la presencia de un congénere en la arena.

En la condición "acompañados", del total de los ensayos evaluados, se observó que en el 50% de los casos ambos miembros de la pareja respondieron al objeto, mientras que

en el 43,3% solo uno de los individuos reaccionó, y en un 6,7% ninguno de los dos mostró respuesta al estímulo.

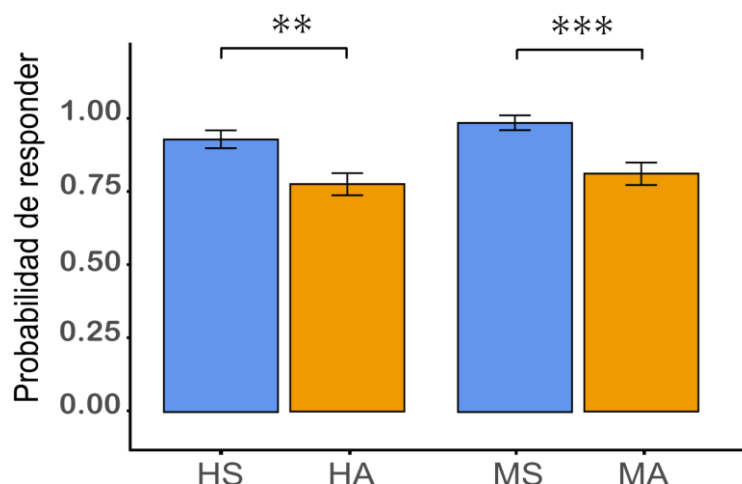


Figura 38. Probabilidad de responder al objeto observada en cada sexo y condición social. Promedio de la probabilidad de respuesta ($R = RA + RF + RP$) observado en cangrejos hembras y machos solos (HS y MS, respectivamente) y acompañados (HA y MA). Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Como lo discutimos para la disminución en la actividad exploratoria, la reducción observada en la probabilidad de respuesta de los animales acompañados mostrada en la Figura 38 podría deberse a que ambos cangrejos de la pareja reducen su respuesta al estímulo en similar proporción, o bien a que uno de los dos individuos mantiene la probabilidad que despliega en solitario mientras que el otro la reduce mucho. De manera similar a lo establecido en el análisis de la actividad exploratoria (Figs. 35,36 y 37), para determinar cuál de estos dos escenarios es el causante de la disminución observada en la probabilidad de respuesta de los animales acompañados, clasificamos a los miembros de la pareja según su reactividad al estímulo. De esta manera, a aquellos miembros de la pareja que presentaron mayores probabilidades de respuesta al objeto los clasificamos como “más reactivos” (+R), y al otro miembro de la pareja con menores probabilidades de respuesta lo denominamos “menos reactivo” (-R). En la Figura 39A, observamos que la comparación de las medias de la probabilidad de respuesta al objeto entre estas categorías mostró diferencias significativas dentro de cada uno de los tipos de parejas evaluadas (MM, MH: más vs. menos reactivo, $p < 0.001$; HH: más vs. menos reactivo, $p < 0.01$).

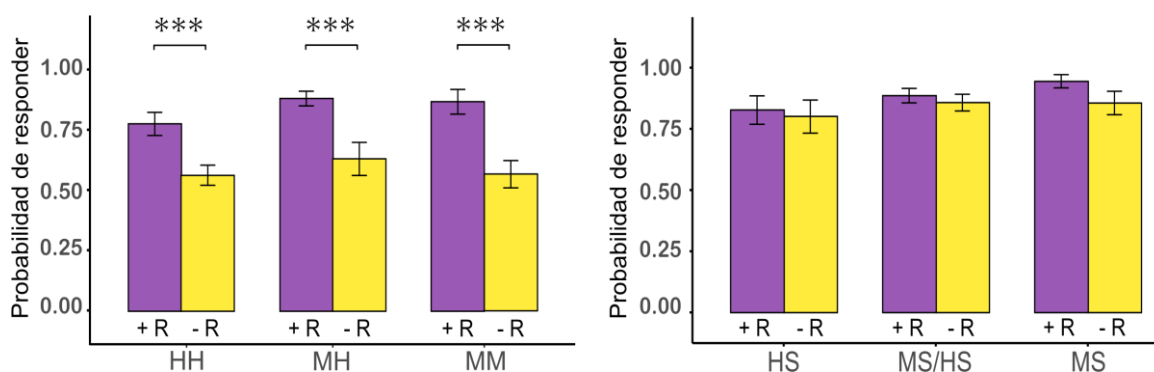


Figura 39 A. Probabilidad promedio de respuesta al estímulo de cada miembro de la pareja diferenciados según la intensidad de su respuesta en la condición acompañada (+R: más reactivo; -R: menos reactivo) para cada tipo de pareja (HH, MH y MM). **B.** Probabilidad promedio de respuesta al estímulo de los cangrejos en el contexto solitario, clasificados según el tipo de pareja e intensidad de respuesta (+R: más reactivo; -R: menos reactivo) mostrada en la condición acompañada. Los cangrejos están agrupados según el tipo de pareja al que pertenecían durante la evaluación en pareja: las hembras individuales de parejas HH, identificadas como HS; los machos y hembras individuales de las parejas MH, clasificados como HS/MS; y los machos en parejas MM, clasificados como MS. Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test ***: $p < 0.001$.

Sin embargo, como mencionamos anteriormente en el análisis de la actividad exploratoria, estos resultados deben ser tomados con cautela, ya que esas diferencias podrían ser simplemente consecuencia de la forma en que se constituyeron los grupos según el miembro que respondió más al objeto. Para determinar si las categorías de “más reactivos” y “menos reactivos” observadas en la condición de pareja se mantienen cuando los mismos animales son evaluados de forma individual, comparamos la probabilidad de respuesta al objeto entre los individuos más reactivos de la pareja y los menos reactivos, pero en la condición solitario.

Si, al hacer esta comparación, los individuos que eran más reactivos en pareja también lo son cuando están solos, en comparación con aquellos que fueron menos reactivos en pareja, esto indicaría que la mayor o menor probabilidad de respuesta refleja una característica identitaria de los individuos. Es decir, aquellos que responden menos en pareja lo hacen también cuando están solos. Al comparar la probabilidad de respuesta al objeto de los animales, clasificados como más y menos reactivos en pareja, cuando fueron evaluados de forma solitaria, no se observaron diferencias significativas (Fig. 39B, HS de las parejas HH: más vs. menos reactivos, $p = 0.91$; HS y MS de las parejas de MH: más reactivos vs. menos reactivos, $p = 0.58$, y MS de las parejas de MM: más reactivos vs. menos reactivos, $p = 0.14$). Esto muestra que las diferencias observadas entre los cangrejos identificados como más y menos reactivos en pareja no se mantienen cuando estos son evaluados de

forma solitaria. En otras palabras, esa clasificación no refleja una característica intrínseca de los individuos.

Hasta el momento, hemos observado que, en presencia de un conespecífico, los cangrejos muestran una disminución en su probabilidad de respuesta al objeto. Y como dijimos, este patrón de disminución podría ser producto de una reducción de reactividad al estímulo similar en ambos miembros de la pareja, o de solo uno de los dos miembros de la pareja. Para continuar evaluándolo comparamos, de forma semejante a lo realizado para la actividad exploratoria, la probabilidad de respuesta al objeto de cada categoría de intensidad de respuesta (más y menos reactivo) desplegada en los contextos sociales solitario versus en pareja.

Como en el caso de la actividad exploratoria, previo a proceder con esas comparaciones es necesario aclarar que, en el contexto acompañado, no se encontraron diferencias significativas entre las probabilidades de respuesta al objeto de los machos más reactivos de las parejas MM y MH ($p = 0.41$), ni entre las de los machos menos reactivos ($p = 0.47$). Tampoco hubo diferencias significativas entre las hembras reactivas de las parejas HH y HM ($p = 0.1$), ni entre las hembras menos reactivas ($p = 0.36$). Por otra parte, la comparación entre sexos en los animales más reactivos no mostró diferencias significativas ($p = 0.45$), y lo mismo se observó para los menos reactivos ($p = 0.77$). Por lo que, para una mejor interpretación de los resultados, combinamos los datos de los sexos y obtuvimos los valores promedio de probabilidad de respuesta al objeto para los cangrejos acompañados más y menos reactivos.

Al realizar el mismo análisis comparativo para la condición solitaria, no se encontraron diferencias significativas en las probabilidades de respuesta al objeto de los machos reactivos de las parejas MM y MH ($p = 0.44$), ni en la de los machos menos reactivos de esos mismos tipos de parejas ($p = 0.61$). En el caso de las hembras, tampoco se hallaron diferencias significativas entre las hembras reactivas evaluadas en solitario de las parejas HH-MH ($p = 0.98$), como tampoco entre las hembras menos reactivas de estos mismos tipos de parejas ($p = 0.73$). Y una vez más, debido a que la comparación entre machos y hembras más reactivos no mostró diferencias, y a que la correspondiente comparación entre los menos reactivos tampoco (más reactivos MS-HS, $P = 0.06$ y menos reactivos MS-HS, $p = 0.86$), decidimos agrupar los sexos en cangrejos solitarios más y menos reactivos.

Estos análisis habilitaron el agrupamiento de los datos y las comparaciones estadísticas que se muestran en la Figura 40, donde se evidencia que los cangrejos más reactivos tuvieron probabilidades de respuesta al estímulo que fueron similares estando solos o acompañados ($p = 0.16$). Contrastando con esto, los cangrejos menos reactivos redujeron significativamente su respuesta en presencia de otro individuo (cangrejos menos

reactivos: solitario vs acompañado, $p < 0.001$). Esto sugiere que la disminución de respuesta observada en el contexto acompañado es consecuencia de la reducción de tan solo uno de los miembros de la pareja, aquellos que integran el grupo de los menos reactivos.

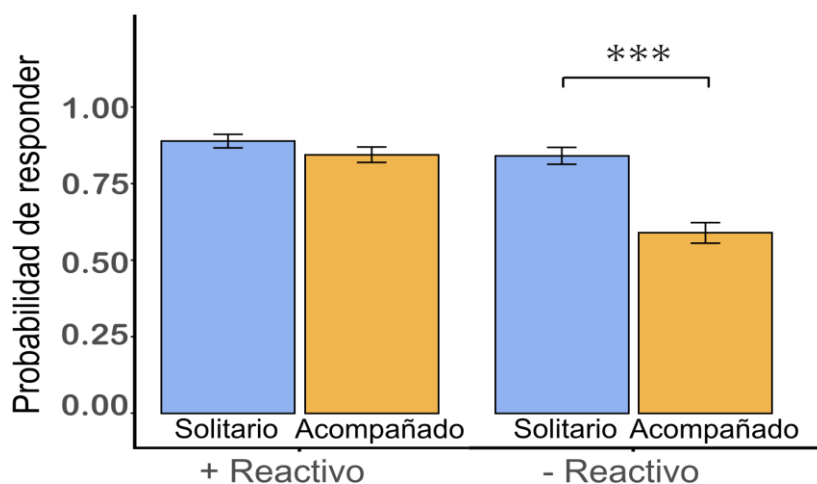


Figura 40. Promedio de la probabilidad de respuesta de los cangrejos entre contextos sociales (solitario o acompañado), comparados según las categorías de su intensidad de respuesta mostrada en la condición acompañada. Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test ***: $p < 0.001$.

Una posible interpretación sería que la reducción de respuesta del miembro menos reactivo se produce para evitar el contacto físico y eventual conflicto con el miembro más reactivo. Podría tratarse entonces de un establecimiento de jerarquías, donde uno de los animales sería dominante y el otro subordinado. En este sentido, el miembro menos reactivo podría necesitar mantener su atención dividida entre el estímulo y el miembro más reactivo. Esta necesidad de vigilar la respuesta de su compañero limitaría su respuesta al objeto.

5. Relación entre la actividad exploratoria y la probabilidad de respuesta al objeto novedoso

Una pregunta que surge a partir de estos hallazgos es si existe una relación entre el nivel de actividad exploratoria del individuo y su probabilidad de respuesta al objeto. Más aún, cabe preguntar si la reducción en la exploración que se observa en presencia de un congénere está vinculada de alguna forma con la disminución en la respuesta al objeto que se produce en esa misma condición. Para explorar en mayor profundidad estas posibles relaciones, analizamos la correspondencia entre la actividad exploratoria de los animales y su correspondiente probabilidad de responder al objeto en cada contexto social. Dado que

no se observaron diferencias significativas entre sexos en los niveles de exploración (MS vs HS y MA vs HA, Fig. 35) ni en la probabilidad de respuesta al objeto (Fig. 38), decidimos combinar los datos de ambos sexos en cada condición social.

Para realizar este análisis dividimos la actividad exploratoria (AE) de los cangrejos en 4 rangos de distancia recorrida, que comprendían 20, 40, 60 u 80 cuadrantes atravesados (ver métodos). En los animales cuya actividad exploratoria se encontraba dentro de cada uno de estos intervalos, se calculó la media de la probabilidad de respuesta al objeto con su correspondiente error estándar. La Figura 41 ilustra los resultados. La actividad exploratoria de los cangrejos que fueron evaluados individualmente (contexto solitario, representado en azul) no muestra relación con la probabilidad con la que estos responden al objeto, ya que animales que exploran con diferentes intensidades responden de forma similar al estímulo. En este contexto social todos los animales evaluados respondieron con altas probabilidades al objeto.

En contraste, cuando estos mismos animales fueron evaluados en pareja (contexto acompañado, representado en naranja), se observó una relación entre el nivel de actividad exploratoria (AE) y la probabilidad de responder al estímulo (Pr). Aquellos individuos que exploraron con menor intensidad la arena presentaron una probabilidad media de respuesta al objeto de alrededor de 0.5, mientras que aquellos que exploraron de forma más activa respondieron con probabilidades de alrededor de 0.75.

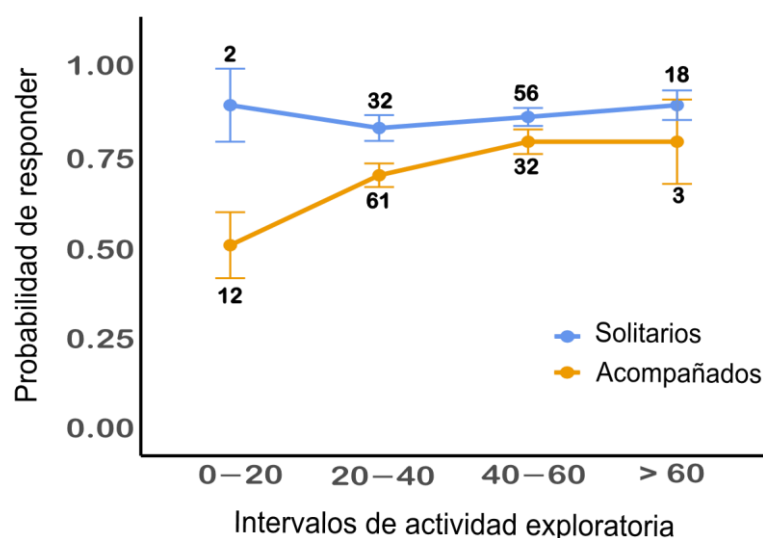


Figura 41. Relación entre la actividad exploratoria previa (AE) realizada por los animales y la probabilidad de responder al estímulo (Pr) para cada contexto social (Solitario o acompañado). Los animales fueron separados en 4 grupos de acuerdo con su nivel de actividad exploratoria. Dentro de cada uno de estos grupos se calculó la probabilidad promedio de responder al objeto para cada contexto social. Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Los números en negrita representan la cantidad de animales dentro de cada uno de estos intervalos y contextos.

Se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la probabilidad de respuesta (Pr) entre los diferentes grupos de actividad exploratoria (AE) cuando los cangrejos estaban solos. La comparación de las probabilidades de respuesta al objeto entre los 4 bloques de AE no mostró diferencias significativas ($p = 0.78$), lo que sugiere que, en la condición "Solitario", la probabilidad de respuesta no se relaciona con la intensidad de exploración exhibida por los animales.

En cambio, al analizar la probabilidad de respuesta (Pr) en la condición "Acompañado", la comparación de las probabilidades entre los grupos de distinto nivel de AE mostraron diferencias significativas ($p < 0.001$). Esto sugiere que los niveles de actividad exploratoria se relacionan con la probabilidad de respuesta cuando los cangrejos están acompañados, pero no cuando están en solitario. Al comparar las probabilidades de respuesta en la condición "acompañados" según los bloques de actividad exploratoria, se encontraron diferencias significativas entre los bloques de muy baja (0-20) y baja actividad (20-40) ($p < 0.01$), así como entre los de muy baja (0-20) y moderada actividad (40-60) ($p < 0.001$). En cambio, no se observaron diferencias entre los bloques con baja y moderada actividad (20-40 vs 40-60, $p = 0.07$), entre baja y alta actividad (20-40 vs >60, $p = 0.33$), ni entre moderada y alta actividad (40-60 vs >60, $p = 0.45$).

Estos resultados indican que los niveles de actividad exploratoria (AE) están asociados a la probabilidad de respuesta (Pr), pero solo cuando los animales están acompañados. En efecto, en la condición de pareja, los cangrejos con niveles más bajos de actividad exploratoria tienden a tener menores probabilidades de responder al objeto, mientras que aquellos con actividad moderada o alta muestran una mayor probabilidad de respuesta. Así, la presencia de un conespecífico afecta de manera proporcional en los mismos individuos tanto su actividad exploratoria como su respuesta al objeto. Como ya lo mencionamos, estos resultados pueden explicarse en relación con el establecimiento de jerarquías sociales, donde uno de los animales se comporta como dominante, explorando y respondiendo más intensamente al estímulo, mientras que el otro actúa como subordinado, explorando y respondiendo con menor intensidad para evitar eventuales conflictos.

6. Efecto de la distancia entre los individuos sobre sus respuestas al objeto en movimiento

La proximidad y el comportamiento de un congénere pueden influir considerablemente en la respuesta de un individuo ante un estímulo externo novedoso. En situaciones donde ambos individuos se enfrentan al mismo objeto o evento, la atención de uno puede verse modulada por las señales o comportamientos del otro, lo que podría alterar

su capacidad para detectar y reaccionar al estímulo, sea este una potencial amenaza o una recompensa. Resulta natural suponer que el efecto de la presencia de otro individuo dependerá de la distancia a la que el mismo se encuentre. Por lo tanto, nos propusimos evaluar cómo la distancia a la que se encuentran los individuos en la condición de pareja afecta sus comportamientos. Para ello, medimos las distancias entre los cangrejos cuando el estímulo comenzó a moverse en todos los ensayos en los que fueron evaluadas las parejas. Agrupamos estas distancias en bloques de 15 cm, lo que nos permitió definir 4 bloques de distancias: bloque 1 (0-15 cm), bloque 2 (15-30 cm), bloque 3 (30-45 cm), bloque 4 (>45 cm). La Figura 42 muestra el promedio de la proporción de ensayos en los que los cangrejos respondieron al objeto en función de la distancia a la que se encontraba el conespecífico. En los ensayos en los que los cangrejos se encontraban muy próximos entre sí (bloque 1: distancias de 0-15 cm), la proporción promedio de ensayos en la que los cangrejos respondieron al estímulo fue de 0.55. Sin embargo, en aquellos ensayos en que la distancia entre ellos fue mayor a 15 cm, la probabilidad de responder aumentó, alcanzando valores de 0.75 (Fig. 42).

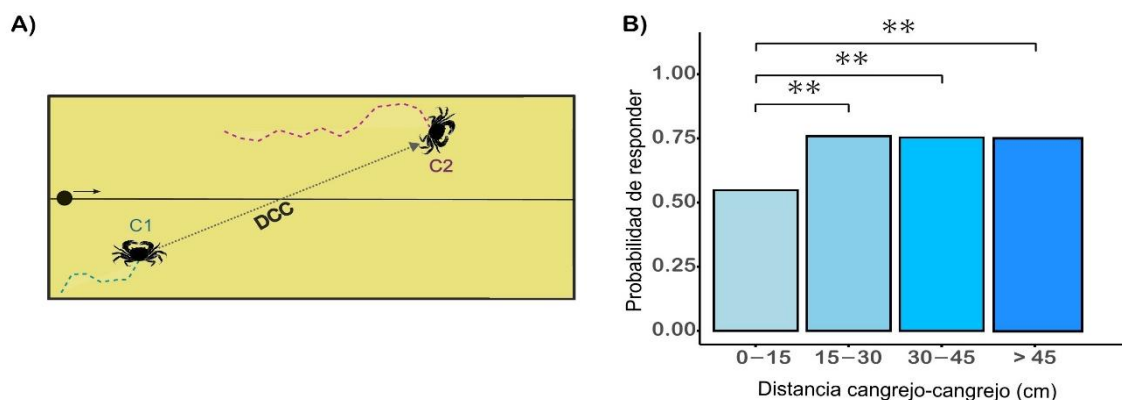


Figura 42. Efecto de la proximidad del conespecífico sobre la proporción de ensayos en las que los cangrejos responden al estímulo. A. Ejemplo de una posible disposición de los cangrejos en un ensayo, donde la distancia entre el cangrejo 1 y el cangrejo 2 está definida como distancia cangrejo-cangrejo (DCC) al momento en que el estímulo comienza a moverse. B. Proporción promedio de ensayos con respuesta al objeto agrupados según la distancia entre los individuos. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante ARTanova test. **: $p < 0.01$. Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media

Para determinar si las proporciones de ensayos en las que los cangrejos muestran una respuesta al objeto en cada bloque de distancias eran significativamente diferentes, realizamos un análisis ART-anova. Los resultados indicaron que las proporciones promedio mostradas en ensayos en que los individuos se encontraban a distancias mayores a 15 cm no fueron significativamente diferentes entre sí (bloque 2 a 4, $Pr = 0.75$), pero fueron significativamente mayores a las probabilidades observadas en el bloque 1 ($p < 0.01$ para

todas las comparaciones). Por lo tanto, la probabilidad de los cangrejos de responder al estímulo se ve afectada a partir de cierto nivel de cercanía entre los individuos. Estos hallazgos sugieren que, a distancias muy próximas, los cangrejos podrían estar atendiendo tanto al comportamiento y actividad de su congénere como al estímulo, lo que podría reducir su respuesta al objeto. Mientras que, a distancias mayores, los cangrejos estarían menos distraídos por el congénere, lo que llevaría a una mayor atención y probabilidad de respuesta al estímulo.

7. Efecto de la distancia al objeto en movimiento sobre la probabilidad de respuesta en contexto social

En estudios previos realizados con individuos en condición de solitario en la arena analizamos cómo la distancia del cangrejo al objeto y la distancia a la trayectoria del estímulo, afectan sus probabilidades de respuesta. Esos estudios mostraron por ejemplo que la RP es evocada a una distancia fija de alrededor de 15 cm, con independencia de si el objeto era de tamaño pequeño o mediano y con independencia de si el mismo se encontraba acercándose o alejándose del cangrejo (Gancedo et al., 2020). En el capítulo 2 de esta tesis mostramos además que esa distancia no depende de si los animales son grandes o pequeños. En diversos animales se conoce que las distancias de respuesta a estímulos visuales que representan amenazas o recompensas pueden verse afectadas por la presencia de otros individuos de la misma especie (amenazas: Beauchamp, 2015; Stankowich & Blumstein, 2005; Lima, 1995; recompensas: Drakeley et al., 2015; Coolen et al., 2003). Por lo tanto, decidimos evaluar si las distancias a la que responden los cangrejos al objeto están afectadas por la presencia de un congénere. Para ello, comparamos las distancias de respuesta de los cangrejos al estímulo (DCE) medidas en condición de solitario y en condición de pareja. Estas fueron consideradas como aquellas que separaban el centro del cangrejo del centro del estímulo inmediatamente antes de detectarse el primer indicio de respuesta.

Las DCE para la respuesta general ($R = RF + RP + RA$), cuando los cangrejos fueron evaluados individualmente con un estímulo pequeño (P), fueron comparables a las observadas en individuos expuestos a uno mediano (M) (machos: P-M, $p = 0.35$; hembras: P-M, $p = 0.46$). Este mismo resultado se observó también en el contexto de parejas, donde el tamaño del estímulo no tuvo un efecto significativo en la DCE (parejas MM: P-M, $p = 0.88$; parejas HH: P-M, $p = 0.24$; parejas MH: P-M, $p = 0.56$). En consecuencia, los datos de ambos tamaños de estímulo se agruparon para comparar las distancias de respuesta entre machos y hembras en distintos contextos sociales (solitario vs. en pareja).

El análisis de las distancias de respuesta en hembras de parejas HH y MH, así como en machos de parejas MM y MH, no reveló diferencias significativas (hembras HH-MH: $p = 0.16$; machos MM-MH: $p = 0.22$). Por lo tanto, los datos se combinaron en hembras acompañadas (HA) y machos acompañados (MA). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre las DCE de machos y hembras evaluados en solitario (HS-MS; $p = 0.64$) ni entre hembras y machos evaluados en parejas (HA-MA; $p = 1$). Finalmente, la comparación de las distancias de respuesta de cangrejos en presencia de un congénere mostró ser significativamente más corta que cuando fueron evaluados de forma individual (solitario vs acompañado, $p < 0.001$) (Fig. 43). Esto demuestra por lo tanto que el contexto social altera la distancia a la que los animales deciden responder a un objeto moviéndose.

En la condición acompañada, ambos miembros de la pareja respondieron en aproximadamente el 50% de los ensayos. Del total de 135 ensayos en los que ambos individuos respondieron, en el 91,1% de ellos (123 ensayos) el animal que respondió primero al estímulo era el que se encontraba más cerca de este, mientras que el restante 8,9% (12 ensayos) el primer cangrejo en responder estaba más alejado del estímulo.

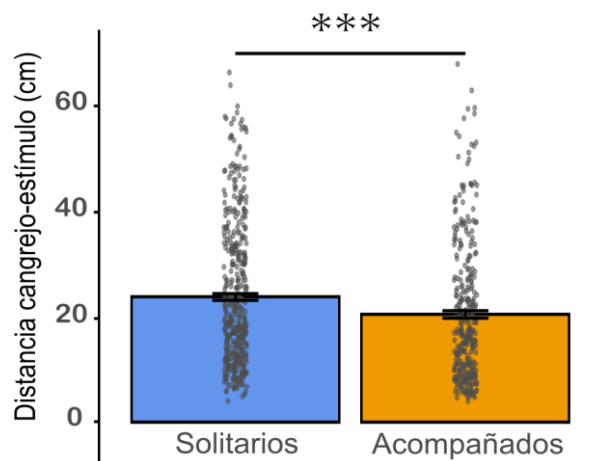


Figura 43. Efecto de la presencia de un conespecífico en la distancia de respuesta del cangrejo al estímulo. Promedio de la DCE comparada entre condiciones sociales (Solitario vs Acompañados). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante ARTanova test. ***: $p < 0.001$. Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises representan los valores individuales de distancias de respuestas en cada ensayo.

En resumen, los datos de este análisis muestran que la presencia de un congénere modifica significativamente la distancia a la que los cangrejos responden al estímulo, reduciéndola en comparación con individuos evaluados en solitario.

8. Consistencia de respuestas de los miembros de las parejas en los 5 ensayos.

Como mencionamos en la sección anterior, del total de los ensayos realizados, observamos que en un 50% de ellos ambos cangrejos responden al objeto, en un 43,3% solo uno de los miembros de la pareja lo hace, y en un 6,7% ninguno responde al estímulo. Ese 50% en el que ambos miembros de la pareja responden podría componerse de distinta manera: a) podría ser que del 100% de las parejas evaluadas, el 50% presentaron ensayos donde ambos miembros responden en todos los ensayos (es decir, en los 5 ensayos), mientras que el otro 50% de las parejas solo mostraron respuestas de uno de los miembros en todos los ensayos; b) alternativamente, podría ocurrir que, en el 100% de las parejas evaluadas, ambos miembros respondieron en aproximadamente la mitad de los ensayos (es decir, entre 2 y 3 ensayos).

Para investigar si la decisión de ambos animales de responder al objeto permanece constante a lo largo de los ensayos o si cambia, analizamos para cada pareja en cuántos ensayos presentaron respuestas conjuntas, en cuántos solo uno de los miembros respondió y en cuántos no hubo respuesta de ninguno de los dos. En la Figura 44, observamos en color azul aquellos ensayos en donde ambos miembros de la pareja respondieron al objeto, en rojo aquellos donde uno solo lo hizo y en gris aquellos donde ninguno decidió responder al objeto. Del total de 54 parejas evaluadas, en tan solo 4 (MH pares: 2, 9 y 13; MM par: 9) ambos miembros respondieron a lo largo de los 5 ensayos, en 2 parejas (HH par: 9 y MH par: 16) uno solo de los miembros de la pareja lo hizo en los 5 ensayos, y en las restantes 48 parejas por lo menos en un ensayo ambos miembros de la pareja respondieron o en al menos un ensayo solo uno de los miembros lo hizo.

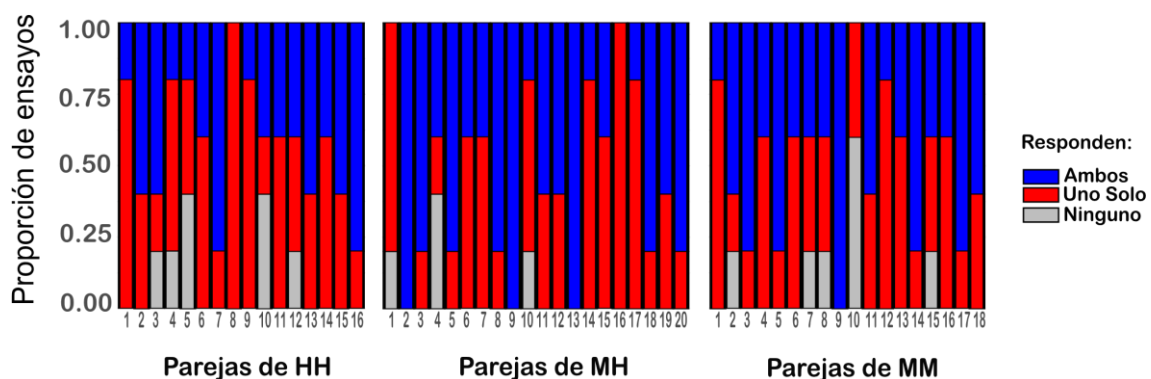


Figura 44. Proporción de ensayos en los que ambos, uno solo o ninguno de los miembros de las parejas responden al estímulo. Se muestra la proporción de los 5 ensayos en los que ambos cangrejos respondieron al objeto (azul), solo uno lo hizo (rojo) o ninguno respondió (gris). Los números que se encuentran debajo de cada columna representa a cada una de las parejas que fueron evaluadas en estos experimentos.

Si bien el análisis presentado en la Figura 42 resume las probabilidades de respuesta de todos los individuos y ensayos, no revela cómo responden entre sí los dos miembros de una pareja a diferentes distancias entre individuos. Para obtener una mejor comprensión del comportamiento de los cangrejos en pareja, categorizamos cada ensayo de la pareja según si respondieron ambos, uno o ninguno de los cangrejos. Luego utilizando los mismos intervalos de 15 cm empleados en la Figura 42, calculamos para cada bloque de distancias la proporción de ensayos en las que ambos miembros, uno solo o ninguno respondió al objeto. Este enfoque no solo permite evaluar la disminución de la probabilidad de respuestas a distancias cortas, sino también comprender cómo esa disminución se manifiesta en el comportamiento de ambos miembros de la diada.

En la Figura 45, observamos que la proporción de ensayos en los que ambos cangrejos responden al estímulo es baja, de alrededor de 0.3, a distancias entre individuos menores a 15 cm, pero aumenta a más de 0.5 a partir de distancias mayores a 15 cm.

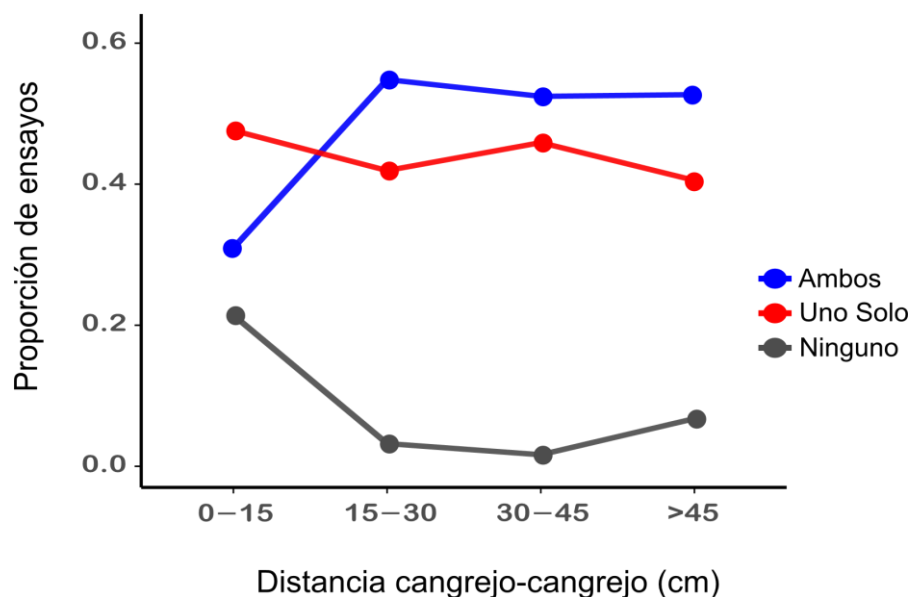


Figura 45. Proporción de ensayos en los que ambos, uno solo o ninguno de los miembros de las parejas responden al estímulo para cada bloque de distancias entre los animales al momento de la respuesta. Se muestra la proporción de los 5 ensayos en los que ambos cangrejos respondieron al objeto (azul), solo uno lo hizo(rojo) o ninguno respondió (gris).

La proporción de ensayos en los que solo un individuo responde es de aproximadamente 0.45 y casi no varía con las diferencias de distancia. Finalmente, la proporción de ensayos en los que ningún cangrejo responde es ~0.2 en distancias menores a 15 cm, a partir de la cual se reduce mucho. Estos resultados sugieren que la presencia muy cercana de un congénere estaría operando como distractor y por lo tanto reduciendo la respuesta al estímulo.

En conjunto, este análisis complementa los hallazgos de las Figuras 40 y 42 al proporcionar una visión más detallada de lo que ocurre a distancias menores a 15 cm, donde mayoritariamente observamos la respuesta de un solo miembro de la pareja (posiblemente el más reactivo). Además, observamos que la caída en la probabilidad de respuesta a esta distancia se debe en parte a que ambos miembros de la pareja deciden no responder al estímulo cuando se encuentran muy próximos. En contraste, a distancias mayores, ambos miembros de la pareja mantienen probabilidades de respuesta más altas.

9. Probabilidades comportamentales específicas en cada contexto social

Los análisis anteriores de este capítulo fueron realizados considerando las respuestas generales al estímulo. Pero como ya describimos las respuestas de los animales ante el objeto pueden ser clasificadas en tres tipos mutuamente excluyentes: una respuesta predatoria (RP), una antipredatoria (RA) y una respuesta de freezing (RF). Cada uno de estos tipos de respuestas bien podría ser afectada de modo diferente por el contexto social. En relación a la RP, podría suceder que en contextos donde los cangrejos son evaluados en parejas estas respuestas aumenten en comparación a las observadas cuando los animales son evaluados de forma individual. Esto es porque la proximidad y la interacción entre los miembros de la pareja pueden fomentar comportamientos competitivos o cooperativos que podrían inducir un mayor impulso para atacar al estímulo. Sin embargo, también podría ocurrir que la RP disminuya en presencia de un congénere, a causa por ejemplo de la distracción sobre la atención al estímulo que demanda esa presencia. Para el caso de las RA podemos también esperar o bien un aumento o una disminución por la presencia del congénere. En el primer caso podría haber un aumento de sensibilidad en la detección del predador aportado por la respuesta de evitación ejecutada por el congénere. En el segundo, el comportamiento del congénere podría distraer la atención sobre la presencia del eventual predador o también podría reducir la percepción de riesgo. Así, tanto para la RP como para la RA es difícil postular a priori una hipótesis sobre si la presencia cercana de un congénere puede provocar un aumento o una reducción de las probabilidades de ejecutarlas. Lo mismo ocurre con la RF. Nos propusimos entonces analizar los efectos del acompañamiento sobre cada tipo de respuesta por separado. Para ello comparamos las probabilidades de respuestas específicas de cada animal en los diferentes contextos sociales en los que fueron evaluados: solitario y acompañados. La probabilidad para las parejas fue calculada para cada miembro de la diada y luego promediada para todos los animales evaluados en dicho contexto.

El análisis de la probabilidad de las diferentes respuestas de las hembras que se encontraban formando las parejas hembra-hembra (HH) y macho-hembra (MH), así como las probabilidades de los machos de las parejas macho-macho (MM), macho-hembra (MH), no mostraron diferencias significativas (RA: HH-MH, $p=0.33$, MM-MH, $p=0.95$; RF: HH-MH, $p=0.89$; MM-MH, $p=0.92$; RP: HH-MH, $p=0.63$, MM-MH, $p=0.78$). Debido a esto, combinamos los datos de cada sexo en dos categorías: hembras acompañadas (HA), que comprende aquellas hembras evaluadas en las parejas HH y MH, y machos acompañados (MA), que comprende aquellos cangrejos machos evaluados en las parejas MM y MH.

La Figura 46, muestra la probabilidad de cada respuesta específica para cada sexo comparándose entre contextos sociales. Cuando los cangrejos, tanto machos como hembras, se encontraban en parejas, mostraron una probabilidad de respuesta antipredatoria significativamente menor y una probabilidad de respuesta de freezing mayor que cuando estaban solos (RA: HS-HA y MS-MA, $p < 0.05$; RF: HS-HA, $p < 0.01$, MS-MA, $p < 0.001$). No encontramos diferencias significativas en la respuesta predatoria de machos y hembras entre contextos sociales (RP: HS-HA, $p=0.94$, MS-MA, $p=0.18$).

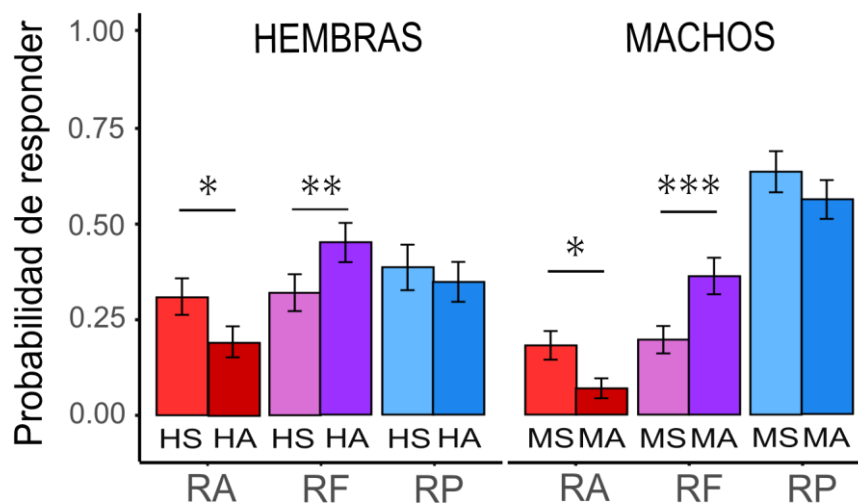


Figura 46. Promedio de las probabilidades de los comportamientos específicos de antipredación (RA), freezing (RF) y predación (RP) observado en cada contexto social de hembras y machos. Las barras de colores representan los promedios de las probabilidades de observar cada comportamiento específico para los cangrejos machos y hembras evaluados en cada contexto sociales (HS vs HA y MS vs MA). Las barras muestran media y los bigotes el error estándar de la media. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando test de Wilcoxon *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

Sin embargo, estas probabilidades generales no nos permiten observar en detalle el tipo de respuesta de cada miembro de la pareja en cada ensayo, donde, por ejemplo, podría ocurrir que, en presencia de un conoespecífico, el tipo de respuesta (RA, RF o RP) de uno de

los miembros de la diada condicione cuál sería el tipo de respuesta del otro. Además, como mencionamos en la sección anterior, en nuestros ensayos de los animales evaluados en parejas, se observaron tres escenarios posibles: (1) ambos miembros de la pareja respondieron, (2) solo uno de ellos respondió, y (3) ninguno respondió. En este sentido, se podría formular la hipótesis de que, en el caso (1), el hecho de que un animal ataque al objeto podría generar una sinergia en el segundo animal, induciendo una respuesta similar. De manera análoga, la respuesta de escape de uno de los animales podría incitar una respuesta evasiva en el compañero. Para analizar en mayor profundidad si la respuesta de un individuo influye en el comportamiento de su pareja, consideramos únicamente aquellos ensayos en los que ambos cangrejos responden y el primero en responder era el más cercano al objeto, que como dijimos es lo que ocurrió en el 91,1% de los ensayos. Definimos como “cangrejo 1” a aquellos individuos, machos o hembras, que respondieron primero y estaban más próximos al objeto, mientras que los individuos más distantes que respondieron más tarde fueron designados como “cangrejo 2”. Para comprender mejor si el tipo de respuesta inicial de un miembro de la pareja influye en la del otro, calculamos la probabilidad de RA, RF o RA del cangrejo 2 en función del tipo de respuesta del cangrejo 1 (Fig. 47).

En los ensayos en los que el cangrejo 1 respondió con RA ($n = 11$), el cangrejo 2 mostró una RA en el 45,45% de los casos ($n = 5$), RP en un 45,45% ($n = 5$), y RF en un 9,1% ($n = 1$). La proporción de ensayos con RP, RA y RF no fueron significativamente diferentes (RP-RA: $X^2 = 0.00$, $df = 1$, $p = 1$; RF-RA/RF-RP: $X^2 = 2.06$, $df = 1$, $p = 0.15$). Por otro lado, cuando el cangrejo 1 respondió con RF ($n = 50$), el cangrejo 2 mostró una mayor probabilidad de responder con el mismo comportamiento (68%, $n = 34$ ensayos), seguido de un 22% de RP ($n = 11$) y un 10% de RA ($n = 5$). Las proporciones de RF fueron significativamente diferentes de las RP y RA (RF -RP: $X^2 = 21.82$, $df = 1$, $p < 0.001$; RF -RA: $X^2 = 33.39$, $df = 1$, $p < 0.001$). No hubo diferencias significativas entre las RP y RA ($X^2 = 1.26$, $df = 1$, $p = 0.26$). Finalmente, cuando el cangrejo 1 respondió de forma predatoria ($n = 62$), el cangrejo 2 respondió con el mismo comportamiento en un 46,8% de los casos ($n = 29$), con RF en un 32,2% ($n = 20$) y con una RA en un 21% ($n = 13$). Las RP no mostraron ser significativamente diferentes de las RF ($X^2 = 1.49$, $df = 1$, $p = 0.22$), pero sí de las RA ($X^2 = 8.1$, $df = 1$, $p < 0.01$). Por último, las RF no fueron significativamente diferentes de las RA ($X^2 = 2.16$, $df = 1$, $p = 0.14$).

La interpretación de estos resultados tomados en su conjunto sugiere que el tipo de respuesta desplegado por el cangrejo que responde primero no condiciona, o lo hace muy poco, el tipo de respuesta del cangrejo que responde en segundo lugar. Tal vez el caso donde puede observarse alguna influencia es cuando el cangrejo 1 realizó una RF (en 50 de 123

ensayos, es decir 40,6%), ya que en esos casos las probabilidades de RF en el cangrejo 2 fueron de alrededor de un 68%. En los casos donde el cangrejo 1 realizó una RP (62 de 123 ensayos, o sea un 50,4%) la probabilidad de RP en el cangrejo 2 fue similar (46,8 %), es decir que el cangrejo 2 respondió como lo hubiese hecho si hubiese sido el primero en responder. Finalmente, aquellos casos donde el cangrejo 1 realizó una RA fueron muy pocos (11 de 123, apenas 9%) por lo que el análisis sobre el comportamiento del cangrejo 2 no resulta representativo.

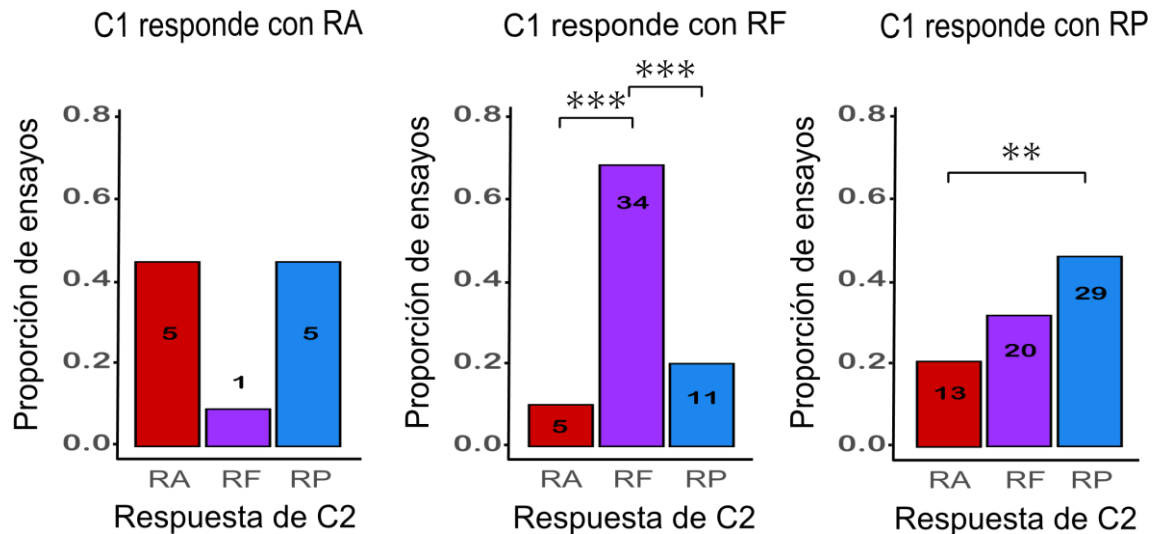


Figura 47. Promedio de las probabilidades de los comportamientos específicos de antipredación (RA), freezing (RF) y predatorias (RP) observado en el cangrejo 2 separados según la respuesta realizada por el cangrejo 1. Los colores de las barras corresponden al tipo de respuesta desplegada por el cangrejo 2 (rojo: antipredatorias, violeta: freezing y azul: predatorias). Las barras representan los promedios de las probabilidades de cada comportamiento específico observado en los cangrejos 2. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando test de chi cuadrado. **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$.

En los ensayos en los que solo uno de los miembros de la pareja respondió ($n = 117$ ensayos), el 60,7% de los casos (71 ensayos) correspondió al cangrejo que se encontraba más cercano al objeto, mientras que en el 39,3% restante (46 ensayos) correspondió al individuo que estaba más alejado del estímulo. Al analizar el comportamiento específico de ese 60,7 % de los casos del cangrejo 1 cuando el cangrejo 2 decide no responder, observamos que en el 73,2% de los casos, la respuesta de cangrejo 1 fue predatoria, en el 23,9% fue de freezing y en el 2,9% fue antipredatoria. Esto sugiere que cuando el cangrejo más cercano decide atacar al objeto el cangrejo más alejado del estímulo decide no responder mayoritariamente (Fig. 48).

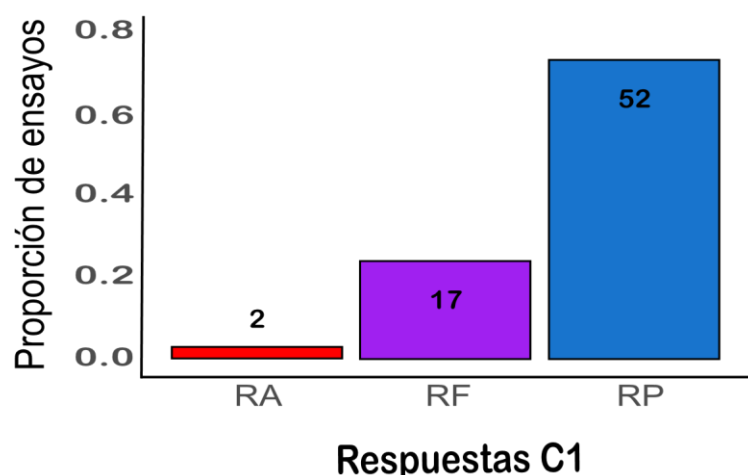


Figura 48. Promedio de las probabilidades de los comportamientos específicos de antipredación (RA), freezing (RF) y predatorias (RP) observado en el cangrejo 1 cuando el cangrejo 2 decide no responder. Los colores de las barras corresponden al tipo de respuesta desplegada por el cangrejo. Las barras representan los promedios de las probabilidades de cada comportamiento específico en los cangrejos 1.

10. Efectos de la presencia de conespecíficos en las distancias de respuesta de predación y de escape en *Neohelice granulata*

La distancia a la que los animales responden a amenazas o presas está influenciada por el contexto ecológico y las interacciones sociales (Stankowich & Blumstein, 2005). Las presas pueden ajustar sus distancias de respuesta según el número y tipo de predadores, mientras que los predadores modifican sus estrategias de caza dependiendo de si cooperan o compiten con conespecíficos (Vardi et al., 2017; Ward & Webster, 2016; Embar et al., 2014; Kratina et al., 2009). En investigaciones previas, demostramos que los cangrejos inician comportamientos de persecución a una distancia fija de un objeto en movimiento, independientemente del tamaño de este (Gancedo et al., 2020). Posteriormente, observamos que las respuestas antipredatorias (RA) en cangrejos ocurren a distancias significativamente mayores que las de freezing (RF) y que las respuestas predatorias (RP), siendo las distancias de freezing también mayores que las de predación (Salido et al., 2023).

Sobre la base de estos hallazgos, observaciones recientes revelaron probabilidades conductuales distintas para RF y RA entre cangrejos solitarios y en parejas (Fig. 46). Esto nos llevó a investigar si las diferencias contextuales—específicamente, la presencia de conespecíficos—también podrían influir en las distancias de respuesta. Cabe destacar que, aunque las probabilidades de predación no variaron entre individuos solitarios y en parejas, hipotetizamos que podrían surgir diferencias sutiles en las distancias a las que los cangrejos inician sus respuestas a estímulos. Para abordar esto, evaluamos si las distancias de

respuesta de los cangrejos (RA, RF y RP) ante un objeto en movimiento se veían afectadas por la presencia de un conespecífico.

El análisis de las distancias cangrejo-estímulo (DCE) para las respuestas específicas (RA, RF y RP) en hembras de parejas hembra-hembra (HH) y macho-hembra (MH), así como en machos de parejas macho-macho (MM) y macho-hembra (MH), no reveló diferencias significativas (RA: HH-MH, $p = 0.77$; MM-MH, $p = 0.07$; RF: HH-MH, $p = 0.99$; MM-MH, $p = 0.98$; RP: HH-MH, $p = 1.0$; MM-MH, $p = 0.29$). Dado que estas comparaciones no fueron significativas, combinamos los datos por sexo en dos categorías: hembras acompañadas (HA) —incluyendo HH y MH— y machos acompañados (MA) —incluyendo MM y MH—. Tampoco se observaron diferencias significativas entre sexos para ninguna respuesta (RA: HA-MA, $p = 0.44$; RF: HA-MA, $p = 0.95$; RP: HA-MA, $p = 0.33$), por lo que agrupamos ambos sexos en una categoría única denominada "acompañados".

El análisis de las DCE en individuos solitarios (hembras solitarias, HS; machos solitarios, MS) tampoco mostró diferencias significativas entre sexos (RA: HS-MS, $p = 0.77$; RF: HS-MS, $p = 0.95$; RP: HS-MS, $p = 0.23$), lo que permitió agruparlos en la categoría "solitarios".

La Figura 49 muestra que la DCE para las respuestas antipredatoria (RA) y de predación (RP) disminuye significativamente en presencia de un conespecífico. En condiciones solitarias, los cangrejos inician RA a una distancia promedio de ~ 32 cm, lo que refleja una evitación temprana de amenazas percibidas. Sin embargo, en condiciones de pareja, esta distancia se reduce a < 24 cm ($p < 0.01$), indicando un retraso en la evitación hasta que el estímulo está más cerca. De manera similar, la distancia RP también disminuye significativamente, siendo de 18.6 cm en solitario y de 15 cm ($p < 0.001$) en ensayos con parejas, sugiriendo que los cangrejos atacan a la presa solo cuando esta está más próxima.

Por el contrario, la respuesta de freezing (RF) no muestra cambios significativos en la distancia de respuesta entre condiciones sociales. Tanto en solitario como en pareja, los cangrejos inician RF a una distancia consistente de ~ 25 cm ($p = 0.58$), lo que sugiere que la distancia a la que deciden freezar no se ve afectada por la presencia de conespecíficos.

Estas distancias reducidas en RA y RP se alinean con la hipótesis de la atención dividida: la presencia de conespecíficos obliga a los cangrejos a distribuir su atención entre monitorear a su compañero (p. ej., interacciones agonísticas o vigilancia) y responder al estímulo, retrasando sus reacciones hasta que el estímulo está más cerca.

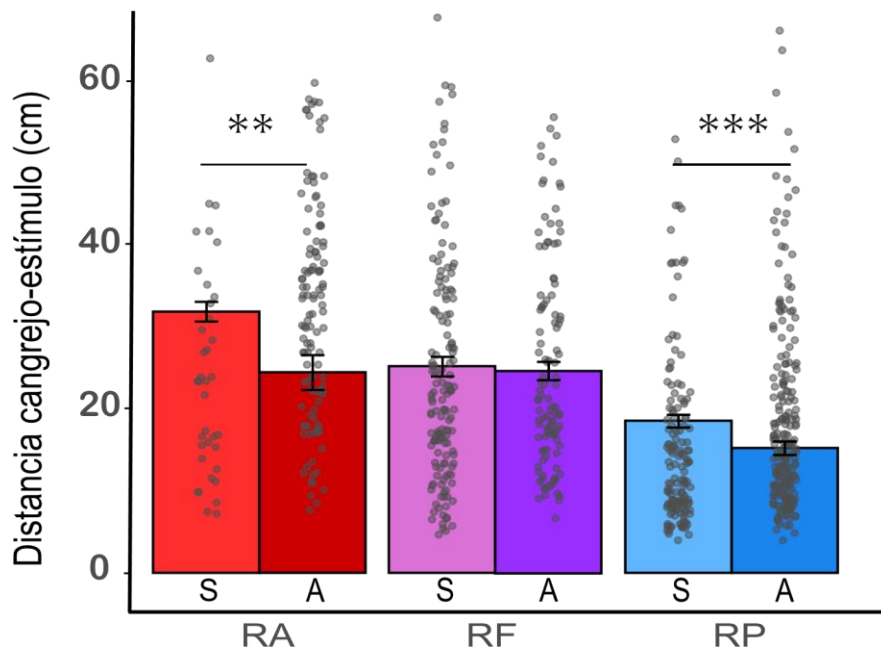


Figura 49. Promedio de las distancias de las respuestas de antipredación (RA), freezing (RF) y predatorias (RP) en cangrejos evaluados en solitario (S) y acompañados(A). Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media. Los puntos grises individuales muestran las distancias observadas en cada ensayo donde se registró cada tipo de respuesta fue observada. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando ART-anova. **: $p < 0.01$ y ***: $p < 0.001$.

11. Interacción entre individuos antes y después de la estimulación con el objeto

La capacidad de responder a un estímulo por parte de los animales puede verse influenciada por diferentes experiencias sociales. No obstante, hasta qué punto esta influencia afecta las decisiones de los animales frente a estímulos novedosos no ha sido ampliamente abordada. En otras palabras ¿todos los comportamientos se ven igualmente afectados por el contexto y la experiencia social? Las interacciones entre los miembros de una misma especie pueden presentar ventajas y desventajas. Por un lado, pueden permitir una detección y evasión más efectiva de los predadores, una mejor defensa y localización de alimentos y recursos (Nelson, 2005). Por otro lado, dado que los recursos suelen ser limitados, esto podría dar lugar a la competencia entre los miembros de un grupo (Huntingford, 2013). Así, las interacciones agonísticas surgen como consecuencia de un conflicto en términos de adquisición de recursos (alimento, territorio, acceso a pareja), cuya resolución está asociada en última instancia con la aptitud individual (Arnott & Elwood, 2009; Eggert et al., 2008).

Los cangrejos interactúan constantemente tanto entre ellos como con su entorno. En contextos de competencia, especialmente por territorio, parejas sexuales o recursos

alimenticios, estas interacciones pueden derivar en comportamientos agonísticos (Santos et al., 2021). Los resultados de estas interacciones pueden ser diversos, como la aparición de lesiones físicas tras enfrentamientos o el establecimiento de jerarquías sociales como consecuencia de la competencia (Graham & Herberholz, 2009; Goessmann et al., 2000).

En cada sesión de nuestros experimentos pueden distinguirse tres fragmentos temporales diferentes: uno consiste en la adaptación a la arena, durante la cual los animales exploran el terreno sin ser estimulados con el objeto, a este fragmento lo llamaremos "pre-estimulación". Otro que comprende la duración de los cinco ensayos en que los animales son estimulados con el objeto, al que denominamos "ensayos de estimulación". Y un tercer fragmento que comprende la suma de los intervalos de tiempo entre los ensayos, al que llamamos "entre estímulos". La duración de la pre-estimulación es equivalente a la suma de los tiempos entre-estímulos.

Dado que existen estos tres momentos en la evaluación de las parejas y considerando lo mencionado anteriormente sobre las interacciones y sus posibles efectos en las respuestas de los animales, analizamos las interacciones entre los miembros de las parejas, por un lado, en ausencia del estímulo (pre-estimulación) y, por otro lado, después de la presentación de este (entre-estímulos). En el trabajo de Kaczer et al. (2007) en *Neohelice*, definieron como un comportamiento agonístico a aquellos movimientos bruscos de un animal hacia el otro que llevan a un contacto físico entre ellos. Estos ataques incluyeron diversos tipos de contacto entre la pinza(s) y el cuerpo del oponente, como golpeteos (toques vigorosos y rápidos), empujar o envolver (un movimiento de una o ambas pinzas para abrazar a un congénere). Utilizando estos mismos criterios para definir una interacción agonística, calculamos la frecuencia de ataques en cada tipo de pareja (macho-macho, hembra-hembra y macho- hembra) que ocurrían durante la pre-estimulación y los tiempos entre- estímulos.

La Figura 50 muestra la mediana de interacciones agonísticas para cada tipo de pareja durante los 10 minutos que dura la etapa de adaptación (es decir, pre-estimulación). Se observa que las parejas de machos (MM) presentan un mayor número de interacciones que las parejas mixtas (MH) ($p < 0.05$). Mientras que entre las parejas de machos (MM) y las de hembras (HH), así como entre las de hembras (HH) y machos-hembras (MH), no se observan diferencias significativas ($p = 0.22$ y $p = 0.56$, respectivamente).

De todas las parejas HH evaluadas, el 68,75 % presentan dos o más interacciones durante la etapa de adaptación (11 parejas, 22 hembras), el 18,75% presenta una única interacción agonística (3 parejas, 6 hembras) y el restante 12,5 % no muestran interacción alguna (2 parejas, 4 hembras). En el caso de las parejas macho-macho (MM), el 77,8% de las diadas evaluadas interactúan en dos o más ocasiones (14 parejas, 28 machos), un 11,1% lo

hace en una única ocasión (2 parejas, 4 machos) y el 11,1% restante no efectúa ningún contacto entre ellos (2 parejas, 4 machos). Por último, en el caso de las parejas mixtas macho-hembra (MH), el 80% (16 parejas, 16 machos y 16 hembras) de las diadas evaluadas presentan 2 o más interacciones durante la pre-estimulación, un 10% presenta un único evento de contacto (2 parejas, 2 machos y 2 hembras) y el restante 10% no muestra interacción (2 parejas, 2 machos y 2 hembras).

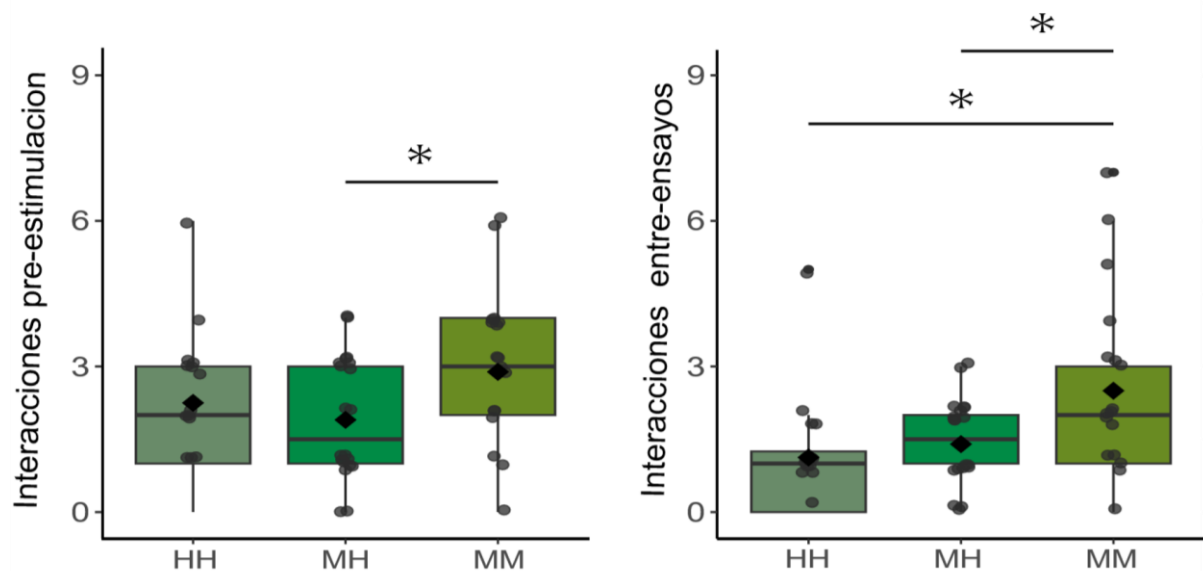


Figura 50. Promedio del número de interacciones observadas para cada tipo de pareja durante los fragmentos temporales de pre-estimulación y entre-ensayos Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante Wilcoxon test. *: $p < 0.05$. Las cajas representan el rango intercuartílico, con la línea dentro de la caja indicando la mediana y los puntos en rombo representando la media. Los bigotes muestran el rango de los datos y los puntos pequeños en los extremos corresponden a valores atípicos. Los puntos grises representan los valores individuales de interacción.

A su vez, cuando evaluamos las interacciones en cada tipo de pareja que ocurren entre los ensayos, observamos diferencias entre los sexos, donde los machos continúan siendo los que más interaccionan entre ellos (Fig. 50, MM-HH: $p < 0.05$). También se observan diferencias significativas entre las parejas de machos y las de machos-hembras ($p < 0.05$), pero no así entre las parejas de hembras y las mixtas ($p=0.20$) A partir de estos gráficos observamos que las menores interacciones ocurren en las parejas de hembras y de macho-hembra.

De las 16 parejas hembra-hembra (HH) evaluadas, el 25% (4 parejas, 8 hembras) interacciona en dos o más ocasiones en los intervalos entre-estímulos, mientras que el 43,75% (7 parejas, 14 hembras) lo hace en un único evento y el restante 31,25% (5 parejas, 10 hembras) no establece contacto alguno. En las parejas de MM el 66,67% (12 parejas, 24 machos) presenta 2 o más interacciones entre los ensayos posteriores al paso del estímulo,

el 22,22% (4 parejas, 8 machos) interacciona solo una vez y el 11,11% (2 parejas, 4 machos) restante no interacciona durante esta etapa. En las parejas mixtas macho-hembra (MH), el 50% (10 parejas, 10 hembras y 10 machos) interacciona dos o más veces, el 30% (6 parejas, 6 machos y 6 hembras) lo hace en una única ocasión y el restante 20% (4 parejas, 4 machos y 4 hembras) no presenta interacción alguna.

Los resultados obtenidos muestran que las interacciones agonísticas son más frecuentes en las parejas de machos, tanto en los fragmentos temporales de pre-estimulación como en el periodo entre-ensayos. En contraste, las parejas mixtas y de hembras presentan menos interacciones. Esto indica que las interacciones agonísticas en cangrejos parecen estar fuertemente influenciadas por el sexo de los individuos, con los machos mostrando un comportamiento más competitivo en comparación con las hembras o cuando los machos están en presencia de hembras.

12. Consistencia en las respuestas individuales de los cangrejos entre contextos sociales

Los "síndromes de comportamiento animal" o "personalidades" se refieren a los patrones consistentes de comportamiento exhibidos por individuos dentro de un contexto específico o en diferentes contextos. Por ejemplo, algunos individuos pueden mostrar de manera consistente comportamientos más agresivos o audaces, mientras que otros pueden exhibir menos agresión o ser más cautelosos (Sih et al., 2004). Estos síndromes pueden incluir correlaciones entre diferentes comportamientos, como los que vinculan los comportamientos antipredatorios con el éxito reproductivo, o la relación entre la intensidad de forrajeo y su agresividad en encuentros agonísticos. En el primer caso, por ejemplo, aquellos individuos que muestran un comportamiento más cauteloso y una mayor tendencia a evitar depredadores (es decir, un comportamiento antipredatorio más marcado) tienden a tener una mayor supervivencia, lo que, a largo plazo, podría traducirse en un mayor éxito reproductivo. En el segundo escenario, aquellos animales que muestran mayores niveles de forrajeo también tienden a ser más agresivos cuando son evaluados en otros contextos, sugiriendo una relación entre la exploración de recursos y la exhibición de comportamientos agresivos.

En nuestros experimentos de este capítulo, cada uno de los animales fue evaluado en dos contextos diferentes: uno en solitario y otro en compañía de un congénere. Esta situación nos proporciona un escenario singular para el estudio de la personalidad en estos animales, tanto desde una perspectiva contextual (solitarios o acompañados) como

temporal (dos sesiones separadas por 4-5 días), dada por la evaluación de cada individuo a lo largo de una sucesión de ensayos.

Para evaluar la posible existencia de personalidad en los animales recurrimos nuevamente a la clasificación utilizada en el capítulo 1 de esta tesis, en la cual agrupamos a los animales en 3 categorías: cangrejos con carácter predador, a aquellos que presentaban uno o más ensayos con RP pero ninguno con RA, cangrejos con carácter presa, a aquellos que presentaban uno o más ensayos con RA pero ninguno con RP, y cangrejos indecisos, a aquellos que presentaban tanto ensayos con RA como RP. Descubrimos que, del total de hembras evaluadas en solitario, el 90,38% de ellas (47 de 52), presentaron respuestas que se encuadraron en alguna de las categorías mencionadas, mientras que el restante 9,62 % no presentaron nunca RA o RP (5 de 52). En aquellas 47 hembras que, sí presentaron alguna RA o RP, el 38,3 % (n=18) exhibieron un carácter de presa, 25,53 % (n=12) fueron indecisas y 36,17% (n=17) mostraron un carácter predador. En cuanto a los 56 machos evaluados en el contexto solitario, el 100% de ellos presentó, en al menos un ensayo, una RP o RA. De estos, el 14,29% (n= 8) exhibieron un comportamiento de presa, 21,43% (n=12) se mostraron indecisos, y 64,28% (n=36) mostraron tener un carácter predador sobre el estímulo (Fig. 51, barra de la izquierda en cada panel).

Para determinar si estas características de personalidad se sostenían ante un cambio de contexto, utilizamos el mismo criterio para categorizar las respuestas de estos mismos animales, pero ahora en presencia de un conespecífico. En el lado derecho de cada panel de la Figura 51, observamos las probabilidades de comportarse con carácter de presa, indeciso o predador en presencia de otro cangrejo, de los animales que en solitario mostraron carácter de presa, indeciso o predador. Aquellos individuos que en solitario se encuadraban en alguna de estas categorías, pero que en presencia de un conespecífico no la sostuvieron—es decir, que solo exhibieron una respuesta de freezing o ninguna reacción al estímulo—fueron agrupados en la categoría “RF-NR”.

Los paneles superiores de la Figura 51 muestran los resultados del análisis para los animales que en solitario respondieron como presa. El 33,3 % (n=6) de las hembras sostuvieron ese comportamiento cuando estuvieron en pareja; mientras que el 16,67% (n=3) de ellas se tornaron indecisas y el 22,22% (n=4) se comportaron diametralmente diferente actuando ahora como predadoras. En el caso de los machos, que en solitario actuaron como presa, un 12,5 % (n= 1) sostuvo este tipo de comportamiento, un 12,5% (n=1) se volvieron indecisos y un 50% (n=4) presentaron un carácter predador. Los restantes cangrejos, hembras (27,81%, n=5) y machos (25,4%, n=2), mostraron otro tipo de respuestas, como ser freezing o ausencia de respuestas.

Los paneles del centro de la Figura 51 muestran los resultados de los animales que en solitario se comportaron como indecisos. En el caso de las hembras un 33,33% (n=4) sostuvieron estando en pareja los comportamientos exhibidos en solitario, mientras que 33,33% (n=4) se tornaron indecisas y 33,33% (n=4) se volvieron predadoras. En el caso de los machos, el 58,3% (n=7) de ellos se volvieron predadores y los restantes 41,7% (n=5) presentaron respuestas de freezing o ausencia de respuestas.

Finalmente, los paneles inferiores de la Figura 51 muestran los resultados de los cangrejos que en solitario actuaron como predadores. En presencia de un conespecífico tanto machos como hembras sostuvieron ese tipo de respuesta con altas probabilidades (64,7%, n=11 para las hembras y 75%, n=27 para los machos). Solo un 11,76% (n=2) de las hembras y un 13,88% (n=5) de los machos cambiaron y presentaron alguna respuesta antipredatoria. Mientras que con muy baja probabilidad estos animales cambiaron de su tipo de respuesta predatoria hacia una de carácter presa, correspondiendo a 5,89% (n=1) de las hembras y 5,56% (n=2) de los machos. Los restantes cangrejos, hembras (17,65%, n=3) y machos (5,56%, n=2), mostraron otro tipo de respuestas, como ser freezing o ausencia de respuestas.

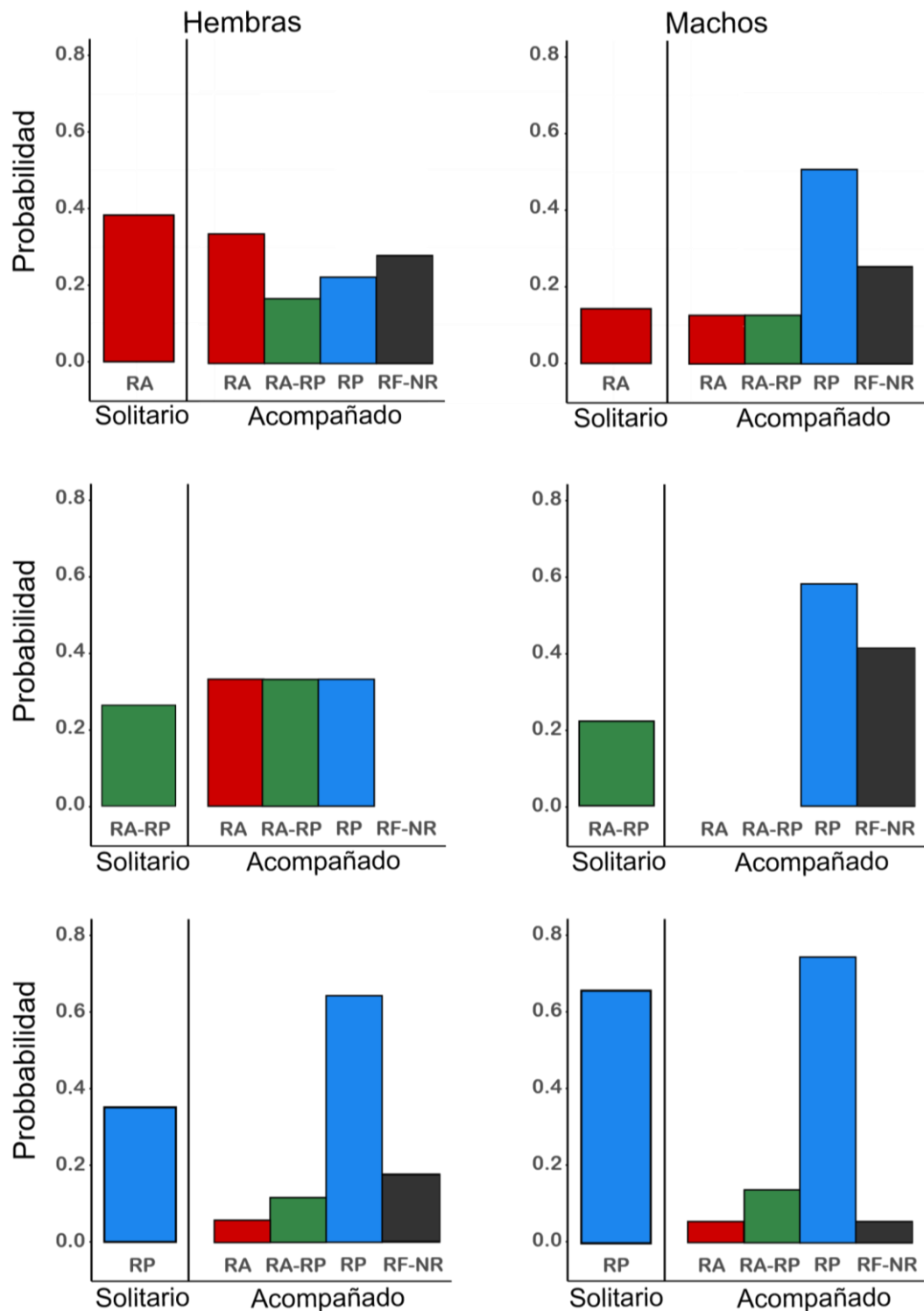


Figura 51. Probabilidad de individuos de sostener su carácter presa, predador u indecisos entre contextos sociales y para cada sexo. Las barras de la izquierda de cada panel muestran la probabilidad de animales que mostraron tener carácter presa (rojo), indeciso (verde) o predador (azul) en solitario. Las barras a la derecha de la línea vertical en cada panel muestran la probabilidad de animales pertenecientes a cada categoría que sostuvieron o cambiaron su personalidad de respuesta ante el estímulo en presencia de un conespecífico. Las probabilidades representadas en color gris corresponden a aquellos animales que, en pareja, dejaron de responder de manera predatoria o antipredatoria o indecisa, mostrando únicamente RF o ausencia de respuesta al estímulo.

Los resultados de estos análisis parecen indicar que los animales no sostuvieron el carácter que tuvieron en la condición solitaria de comportarse como presa o indeciso cuando fueron evaluados nuevamente pero ahora en presencia de un congénere. Idealmente, en el caso de que los animales hubieran mantenido fielmente su carácter, los gráficos de la Figura 51 deberían mostrar en la parte de la derecha de cada panel (acompañados) una única barra con probabilidad del 100% del mismo color de la barra de la izquierda (solitario). Esto claramente no es así para el caso de los animales que actuaron en solitario como presa o como indecisos. En el caso de los que se mostraron con carácter de predador, mostraron una alta probabilidad para esa modalidad de respuesta también cuando fueron evaluados en forma acompañada (paneles inferiores). Sin embargo, dado que el comportamiento predatorio es el que en nuestras condiciones experimentales los animales despliegan con mayor probabilidad, este resultado no puede ser interpretado sencillamente en termino de que los animales mantienen su característica de personalidad.

Discusión

La atención desempeña un papel fundamental como organizadora del comportamiento animal, permitiendo balancear los riesgos de predación con las oportunidades de obtener recursos esenciales (Lima & Dill, 1990). Este mecanismo opera diferencialmente según el rol ecológico: en predadores visuales, facilita el enfoque en señales clave para detectar presas (Ishii & Shimada, 2010), mientras que, en presas, prioriza la identificación de amenazas críticas (Ota, 2018). Sin embargo, ante estímulos que resultan ambiguos para los animales —como objetos que podrían representar tanto amenazas como recursos—, los individuos enfrentan un desafío cognitivo adicional: categorizar su naturaleza antes de iniciar respuestas de evitación o apetitivas.

En presencia de un conespecífico, las decisiones de los animales pueden verse afectadas por la atención que el otro individuo demanda, ya que este podría ser visto como un aliado, pero también como un posible competidor o una potencial amenaza. Nuestros experimentos brindan la oportunidad de evaluar el efecto de la presencia de otro cangrejo en la exploración de los animales de un entorno novedoso, así como en la respuesta a un estímulo relevante en movimiento.

En trabajos previos, mostramos que las respuestas de los cangrejos a objetos móviles dependen en gran medida de las características de estos (tamaño, color, forma, etc.) y sus formas de moverse (trayectoria respecto del individuo, velocidad, etc.) (Gancedo et al.,

2020). A su vez, en el capítulo uno y dos observamos que estas decisiones también son afectadas por factores independientes del estímulo, pero intrínsecos al individuo, como lo es su estado de ayuno, sexo (Salido et al., 2023) y tamaño. Los resultados de este capítulo en particular amplían este marco al mostrar que factores externos al individuo y distintos del estímulo, como la presencia próxima de un conespecífico afectan la toma de decisiones frente a un objeto en movimiento.

La exploración del entorno con el fin de adquirir recursos esenciales como alimento, refugio o parejas es una característica profundamente conservada en el reino animal (Réale et al., 2007). Contrariamente a lo que esperábamos, nuestros resultados mostraron que los cangrejos en parejas presentaban una exploración reducida a pesar de su estado de hambre y la potencial competencia por recursos entre los individuos. La presencia del conespecífico provocó una disminución por parte de ambos miembros de la pareja en la actividad exploratoria (Fig. 35), sin observarse diferencias significativas entre sexos. Esto sugiere que el contexto social —más que el hambre o la competencia— dominó las prioridades conductuales en condiciones de pareja. Esta disminución en la exploración también ha sido observada en pinzones cebra, los cuales redujeron su comportamiento exploratorio en presencia de otro individuo de la misma especie, independientemente del sexo de los conespecíficos (Mainwaring et al., 2011).

La reducción en la exploración en nuestros experimentos no se debió a diferencias individuales inherentes (ya que ambos cangrejos se comportaron de forma similar al ser evaluados en solitario, Fig. 36B), sino a dinámicas sociales desencadenadas por la presencia del conespecífico. Por un lado, los cangrejos podrían estar utilizando indirectamente la información generada por el comportamiento exploratorio de su compañero para inferir características del entorno, disminuyendo así la necesidad de exploración individual (Danchin et al., 2004). Esto coincide con hallazgos en cardúmenes de peces, donde la vigilancia social compite con la exploración individual (Krause & Ruxton, 2002). Paralelamente, la proximidad entre los individuos incrementa la probabilidad de encuentros agonísticos, por lo que esta disminución en la exploración podría ser una estrategia de los animales para mantener distancias preventivas y evitar conductas potencialmente riesgosas (por ej. movimientos bruscos) que desencadenen una agresión.

Por otro lado, estudios previos demuestran que el tiempo invertido en estas interacciones reduce la eficiencia de forrajeo y la exploración, especialmente entre competidores de tamaño similar (Smallegange et al., 2006). En nuestro estudio, durante la fase de adaptación a la arena (pre-estimulación), el 89% de las diadas de cangrejos participaron en interacciones (Fig. 50), lo que sugiere que la reducción en la exploración también podría surgir en parte por la competencia directa por el tiempo: los momentos

dedicados al conespecífico podrían estar desplazando oportunidades para explorar el entorno. La combinación de estos factores —aprovechamiento de señales sociales, prevención de conflictos y distribución temporal de actividades— ofrece un marco interpretativo coherente con los patrones observados, aunque se requieren estudios adicionales para cuantificar su contribución relativa.

La atención de los animales hacia objetos novedosos puede verse influida por diversos factores, entre ellos la neofobia y la presencia de congéneres en su entorno. Cuando la atención de un animal se encuentra enfocada en otro estímulo, como ser la proximidad de un conespecífico, la aparición de nuevos objetos que requieren atención inmediata puede verse disminuida (Eimer & Grubert, 2014). En el marco de nuestros experimentos, hemos investigado cómo los animales reaccionan ante un estímulo, el cual representaría un objeto novedoso, en dos contextos sociales: solitarios y acompañados.

Al analizar la probabilidad de respuesta al estímulo, encontramos que los cangrejos solitarios de ambos sexos mostraron reactividades altas y comparables al objeto (Fig. 38), lo que sugiere que este estímulo les resulta sumamente relevante. Sin embargo, al ser evaluados en pareja emergió un patrón asimétrico de respuesta: mientras el individuo más reactivo en pareja mantuvo niveles de respuesta similares a los observados en solitario, su compañero exhibió una marcada disminución (Fig. 40). Esta divergencia no refleja diferencias individuales intrínsecas — ya que ambos cangrejos respondieron con probabilidades similares cuando fueron evaluados en solitario—, sino las demandas cognitivas impuestas por el contexto social. El individuo menos reactivo probablemente desvió recursos atencionales hacia el monitoreo del conespecífico (evaluando amenazas potenciales o evitando conflictos), en detrimento de su decisión de responder al estímulo externo. Contrario a nuestra hipótesis inicial en la que anticipábamos efectos sinérgicos en las respuestas, la presencia social generó un costo de atención dividida, desviando la atención hacia el monitoreo del compañero en desmedro de la atención hacia el objeto, inferido esto en base a su menor respuesta al objeto en presencia de un congénere. La reducción asimétrica en la probabilidad de respuesta refleja cómo los contextos sociales reconfiguran prioridades atencionales, con el conespecífico actuando como un estímulo competitivo que suprime selectivamente la reactividad en un individuo (menos reactivo). Esta tendencia hacia una menor respuesta se observó también en otros animales, como aves (cuervos, Stöwe et al., 2006 ; pinzones cebrá, Mainwaring et al., 2011 y peces (salmón rosado *Oncorhynchus keta*; salmón del Atlántico *Salmo salar*; Brown & Laland, 2002, 2001; Ryer & Olla, 1991 ; y carboneros comunes *Parus major*, (van Oers et al., 2005), los cuales se acercaban más rápido a objetos novedosos cuando eran evaluados de forma individual en comparación a cuando se encontraban en presencia de congéneres.

En diversas ocasiones, se ha observado que el comportamiento exploratorio de los animales puede correlacionarse con su nivel de agresividad (Drent & Marchetti, 1999; Verbeek et al., 1996), audacia (Verbeek et al., 1994), toma de riesgos (van Oers et al., 2004, 2005) y alimentación (Marchetti & Drent, 2000; Coleman & Wilson, 1998). En nuestros experimentos, el análisis entre la actividad exploratoria y la probabilidad de respuesta al objeto en distintos contextos sociales reveló que la exploración durante la evaluación individual no muestra una correspondencia clara con la reactividad al estímulo. La Figura 41 indica no solo que los cangrejos evaluados en solitario responden con mayor probabilidad que los acompañados, sino también que individuos con niveles exploratorios diferentes exhibieron altas probabilidades de respuestas al estímulo. En otras palabras, la probabilidad de respuesta en cangrejos solitarios se mantuvo elevada independientemente de si su actividad exploratoria durante la fase de adaptación fue alta o baja.

En contraste, al evaluar cangrejos en parejas, emergió una correspondencia entre la intensidad de exploración de la arena y la probabilidad de respuesta: los individuos que exploraron más activamente la arena mostraron mayor probabilidad de reaccionar al estímulo (Fig. 41). Esto sugiere que el contexto social modula la toma de decisiones, alterando el equilibrio entre la exploración ambiental y la capacidad de respuesta ante estímulos.

Nuestros hallazgos, junto con los de Bagheri et al. (2020), destacan cómo los cangrejos gestionan estímulos competitivos mediante estrategias atencionales dependientes del contexto. Bagheri y colaboradores (2020) demostraron que los cangrejos violinistas (*Gelasimus dampieri*) suprimen respuestas a estímulos menos amenazantes (p. ej. un objeto que se aproxima tangencialmente) mediante atención selectiva, priorizando amenazas directas (objeto en trayectoria de colisión). En cambio, nuestro estudio revela que, en contextos sociales, los cangrejos exhiben inicialmente una atención dividida cuando un conespecífico está cerca (<15 cm), lo que reduce su reactividad al estímulo. Este declive en el desempeño refleja el desafío cognitivo de monitorear simultáneamente al conespecífico (evaluando amenazas, evitando conflictos) y procesar el estímulo externo.

El análisis de la probabilidad de respuesta de los animales en función de la distancia a la que se encontraba el otro miembro de la pareja reveló un patrón interesante. Cuando la distancia entre los animales era inferior a 15 cm, la probabilidad de que los cangrejos respondieran al estímulo era baja, cercana a 0.5, lo que sugiere un efecto de la proximidad del conspecífico en su decisión de responder. Mientras que a partir de distancias superiores a 15 cm se observó un aumento significativo en la probabilidad de respuesta (Fig. 42). A distancias cercanas entre los cangrejos (<15 cm) las parejas mostraron tres posibles escenarios de respuestas: un 50% de probabilidad de que solo un individuo responda al

objeto, un 30% de que ambos lo hagan y un 20% que ninguno de los dos miembros de la pareja decida hacerlo (Fig. 45). Esta asimetría sugiere que dinámicas sociales —vigilancia mutua, distracción o evitación de conflictos— compiten por recursos cognitivos, generando un compromiso entre demandas ambientales y sociales. Por ejemplo, en los casos donde solo uno de los individuos de la pareja responde (50% de los casos), podría reflejar roles diferenciados en cuanto que un individuo prioriza el objeto mientras el otro mantiene vigilancia. El 20% de no-respuesta mutua probablemente surge de distracción recíproca o supresión activa de la conducta hacia el estímulo para minimizar riesgos de conflicto.

Cuando la distancia entre cangrejos supera los 15 cm, la influencia del conespecífico disminuye y la atención se centra mayormente en el estímulo. Las probabilidades de respuesta se recuperan tomando valores cercanos a un 0.75 y sosteniendo este valor inclusive a mayores distancias. Esto replica el marco de Bagheri y colaboradores (2020) sobre priorización de estímulos únicos, donde los cangrejos se enfocan completamente en el estímulo más relevante al desaparecer presiones competitivas. En nuestro sistema de estudio, pudimos encontrar que cuando la distancia entre los congéneres es superior a 15 cm, el estímulo recupera prominencia al atenuarse las distracciones sociales, demostrando cómo la proximidad espacial entre individuos reconfigura las prioridades atencionales.

En el campo, en proximidad de otros individuos ante el paso de un estímulo móvil (presa) se observó un aumento en la probabilidad de respuestas predatorias hacia el mismo objeto (Tomsic, comunicación personal), posiblemente debido a que la actividad de un individuo atrae la atención de otros hacia el estímulo. Paralelamente, cuando un congénere huye abruptamente ante una amenaza representada por un objeto de mayor tamaño, esto suele desencadenar respuestas antipredatorias inmediatas en los cercanos (observación personal). Con estos antecedentes esperábamos que el cambio de contexto (de solitario a acompañado) amplificara las respuestas individuales hacia el estímulo. Sin embargo, los datos experimentales revelaron un patrón opuesto. En presencia de un conespecífico, las probabilidades de respuestas antipredatorias disminuyeron de 0.24 a valores cercanos a 0.12, mientras que las conductas de freezing aumentaron de 0.26 a 0.40. Las respuestas predatorias, por su parte, se mantuvieron en niveles comparables a los registrados en condiciones solitarias (0.5 vs. 0.45) (Fig. 46).

Esta divergencia podría explicarse por diferencias clave entre el contexto natural y el experimental. En ambientes naturales, la disponibilidad de refugios permite a los cangrejos evaluar riesgos durante los ataques y retirarse rápidamente si el estímulo resulta amenazante, además de que el espacio abierto reduce interacciones conflictivas. En contraste, la arena experimental —carente de refugios y con proximidad forzada entre

individuos— generó un contexto de exposición visual permanente, incrementando la percepción de riesgo ambiental y social.

Un análisis más detallado de estos eventos reveló que, cuando el individuo más cercano al estímulo respondió primero predatoriamente (cangrejo 1), el 46.78% de los segundos respondedores (cangrejo 2) mantuvo respuestas predatorias, posiblemente interpretando el objeto como presa viable, mientras que respondieron con freezing en el 32.26% de los casos y respuestas antipredatorias en el 20.97% (Fig. 47). Este equilibrio refleja un cálculo individual entre la oportunidad de aprovechar el estímulo y la necesidad de gestionar riesgos derivados de la proximidad social. La única sincronía en las respuestas notable ocurrió cuando el cangrejo 1 mostró respuestas de freezing: el 68% de los individuos que respondieron en segundo lugar replicó este comportamiento, sugiriendo que la inmovilidad actúa como señal de riesgo contextualmente relevante en ambientes sin refugios.

En aquellos ensayos en los que solo uno de los miembros respondió al estímulo la respuesta que con mayor probabilidad se observó fue la predatoria (73,2%) (Fig. 48). La ausencia de respuesta en el otro individuo podría deberse a una decisión del cangrejo que se encuentra más lejano al estímulo de evitar realizar comportamientos que pudieran derivar/resultar en un posible enfrentamiento. Además, la falta de cuevas, que resultan claves en la vida de estos animales, en nuestros experimentos podría estar llevándolos a actuar de manera más precavida, debido a que carecen de un refugio donde resguardarse, lo que los deja visualmente expuestos a lo largo de todo el experimento.

La pregunta de si la atención puede dirigirse de forma simultánea a diferentes objetos o ubicaciones en el espacio visual sigue siendo controvertida. Los modelos seriales proponen que la atención se dirige a un objeto a la vez y se mueve rápidamente entre objetos, mientras que los modelos paralelos sugieren que la atención puede asignarse simultáneamente a varios objetos visuales (Eimer & Grubert, 2014). Nuestros resultados experimentales apoyan un modelo de atención jerárquica que combina procesamiento paralelo inicial y selección serial posterior, modulado por la proximidad social. En la primera fase, los cangrejos despliegan atención dividida, detectando simultáneamente el estímulo y al congénere, pero con recursos limitados que reducen la eficacia en cada foco, lo que se evidencia en una menor probabilidad de respuesta al estímulo cuando las distancias entre los individuos son de menos de 15 cm (Figs. 42 y 45). Esto explica también la alta proporción de ensayos sin respuesta (25% a <15 cm) y la reducción global de respuestas antipredatorias (RA: 0.12 en parejas vs. 0.24 en solitarios), ya que la distribución atencional diluye la capacidad de categorización del estímulo. Sin embargo, cuando la distancia entre individuos supera los 15 cm —umbral que mitiga la interferencia social—,

la atención dividida recupera eficiencia, aumentando las respuestas de los animales a valores cercanos a 75%. En la segunda fase, la atención selectiva prioriza serialmente un estímulo según su relevancia inmediata: en ensayos en los que un solo miembro de la pareja responde los cangrejos más cercanos al objeto (60.6% de ensayos) muestran un 73,2% de respuestas predatorias, mientras los distantes inhiben sus reacciones, posiblemente para evitar conflictos o reducir riesgos. En aquellos ensayos en los que ambos miembros de la pareja responden los primeros que lo hacen son con mayor probabilidad aquellos que se encontraban más próximos al objeto (91,6%). Así, el modelo integra: 1) vigilancia paralela, 2) selección serial basada en proximidad/riesgo, articulando flexibilidad cognitiva con eficiencia energética en entornos dinámicos.

La distancia a la que los animales responden a amenazas o estímulos —como predadores, presas u objetos artificiales— está moldeada por factores ecológicos y sociales (Stankowich & Blumstein, 2005). Desde la perspectiva de la presa, la presencia de múltiples predadores puede amplificar el riesgo percibido, alterando las estrategias de vigilancia. Por ejemplo, presas expuestas a dos estímulos (p. ej. un predador primario y un conespecífico competidor) pueden mostrar distancias de respuesta más cortas (por percepción de mayor amenaza) o más largas (si priorizan escapar del peligro más inmediato). Desde la perspectiva del predador, la presencia de un competidor conespecífico modula las tácticas de caza: predadores cooperativos como lobos acortan distancias para coordinar tácticas grupales (Vardi et al., 2017), mientras que predadores solitarios como rapaces las extienden para evitar competencia (Kratina et al., 2009; Embar et al., 2014).

Estos hallazgos coinciden con observaciones en otras especies, donde la proximidad y las señales ambientales influyen en las decisiones de respuesta. Por ejemplo, las mantis dependen de claves visuales (profundidad, forma) para orientarse hacia objetivos, prefiriendo blancos cercanos y formas distintivas como "gusanos" (Rossel, 1996). De manera similar, las abejas ven deteriorada su capacidad para realizar tareas duales (evadir predadores y discriminar flores) cuando el predador (arañas robóticas) es críptico, sugiriendo que las amenazas alteran su atención y priorización (Ings & Chittka, 2008).

Al exponer cangrejos a un estímulo ambivalente (interpretable como predador o presa), encontramos que los individuos en parejas mostraron distancias de respuesta más cortas, es decir cuando el estímulo se encontraba más cerca para ambos tipos de comportamiento (evitación y predación) comparados con la condición de solitarios. Este acortamiento sugiere que la proximidad entre individuos interfiere en la clasificación del estímulo, ya sea por distracción (vigilancia reducida) o por demora en su categorización debido a un fenómeno de atención dividida inicial. Curiosamente, la respuesta de freezing se mantuvo invariable (~25 cm) independientemente del contexto social ($p > 0.05$), indicando

que los comportamientos activos de predación o evitación son los que se ven afectados por el contexto social (Fig. 49).

Finalmente, el análisis de la consistencia comportamental de los cangrejos en nuestros experimentos nos permitió evaluar la manifestación de posibles personalidades en estos organismos. Esto fue llevado a cabo mediante la exposición de los cangrejos a un mismo objeto en dos contextos diferentes: uno de forma individual y otro en presencia de un conspecífico (Fig. 51). En relación a los cangrejos que exhibieron comportamientos de tipo presa, se evidenció una interesante variabilidad en sus respuestas. Aproximadamente un 33% de las hembras con esta predisposición conductual mantuvo su comportamiento al enfrentar el estímulo en presencia de otro cangrejo, mientras que el resto demostró patrones de respuesta distintos a los observados durante la evaluación individual. Entre los machos, únicamente el 12% de aquellos con comportamiento de presa mantuvo su reacción en el contexto de interacción con otro individuo, mientras que los demás adoptaron un enfoque predador frente al estímulo al ser evaluados en parejas. Una posible interpretación de estos resultados podría radicar en la percepción de amenaza. Es posible que, en el caso de los cangrejos con tendencias a comportarse como presas, la presencia de otro individuo represente una amenaza superior a la que el objeto en sí mismo conlleva. En este sentido, la comparación entre estos dos estímulos podría propiciar un cambio en la percepción del cangrejo, llevándolo a dejar de considerar al estímulo como una amenaza y, en su lugar, decidir atacarlo. En contraste, los cangrejos con tendencias predadoras mostraron una notable coherencia en sus respuestas, lo cual también puede interpretarse en relación a lo planteado anteriormente: en comparación con otro cangrejo, el objeto sigue siendo considerado una potencial presa. Estos resultados aportan información sobre la interacción entre la percepción de amenazas y el comportamiento de predación y escape en cangrejos. Además, respaldan la noción de que los contextos sociales pueden desencadenar cambios significativos en las respuestas comportamentales.

Capítulo 4: Efecto de la altura del estímulo sobre las respuestas



1. Influencia de la altura del estímulo en las decisiones de predación y evitación en cangrejos ante un objeto en movimiento

A lo largo de esta tesis estudiamos cómo respuestas antagónicas —como la huida o persecución— observadas en *Neohelice granulata* frente a un mismo objeto desplazándose a nivel del suelo pueden ser moduladas por distintos factores ajenos al estímulo, como el nivel de ayuno del animal, su sexo, tamaño corporal y el contexto social (Capítulos 1, 2 y 3). Estas variables influyeron en la probabilidad de que un cangrejo responda persiguiendo o huyendo del estímulo, mostrando que la categorización de un mismo estímulo no es fija, sino que depende de la integración de múltiples factores internos y contextuales.

Dada esta ambigüedad sobre la clasificación del objeto como presa o predador que despliegan los animales al objeto moviéndose a ras del suelo, en este capítulo nos propusimos evaluar si pequeñas variaciones en su elevación por encima del suelo pueden funcionar como una señal resolutive, promoviendo una transición clara entre conductas predatorias y antipredatorias. Este interés se basa en hallazgos previos a partir de experimentos de campo (Tomsic et al., 2017), donde se observó que la altura del estímulo por sí sola puede modificar drásticamente la respuesta: estímulos pequeños desplazados a nivel del suelo provocaban mayormente persecuciones, mientras que los mismos estímulos presentados a 10 cm por encima del suelo desencadenaban solo respuestas de escape.

Tomando estos antecedentes, nos centramos en el rol de la altura como modulador clave, con el objetivo de identificar si existe un umbral crítico a partir del cual la respuesta del animal se define de manera unívoca y consistente.

2. Diseño del experimento

Para este experimento se utilizaron cangrejos *Neohelice granulata* machos de tamaño mediano (2.77 ± 0.02 cm de ancho de caparazón), los cuales fueron alojados individualmente en frascos de vidrio con 2 cm de agua marina y mantenidos en ayunas durante todo el experimento. Elegimos cangrejos machos porque en ellos es donde se observó principalmente un efecto del ayuno sobre las respuestas al estímulo. El estudio evaluó el efecto de la altura de la presentación del objeto de tamaño mediano (1.8 cm) sobre las respuestas de los cangrejos. El estímulo fue como ya se describió, sujetado mediante una tanza transparente que atravesaba su centro geométrico, con la particularidad de que en estos experimentos esta se hallaba posicionada a 3 alturas definidas en relación al suelo:

-Tanza a 1 cm: el borde inferior del estímulo apoyado directamente sobre el suelo (nivel del suelo).

-Tanza a 2 cm: el borde inferior del estímulo ubicado aproximadamente a 1 cm del suelo (nivel 1 cm).

-Tanza a 3 cm: el borde inferior del estímulo ubicado a aproximadamente 2 cm del suelo (nivel 2 cm).

El experimento involucró un total de 99 cangrejos distribuidos en las tres condiciones (32 a nivel del suelo, 34 a 1 cm de altura y 33 a 2 cm de altura), evaluados a lo largo de 21 días experimentales comenzando una semana después de su captura en las rías para aumentar la probabilidad de la respuesta predatoria. Cada día se testearon entre 6 a 8 individuos, con aproximadamente 2 cangrejos por condición, manteniendo así un diseño balanceado. Todos los ensayos se realizaron en un corredor experimental de 40 cm de ancho, donde cada cangrejo fue evaluado una única vez bajo una sola condición de altura.

Dado que, como en los anteriores experimentos, los cangrejos podían moverse libremente dentro de la arena, la distancia horizontal entre el animal y el estímulo varió entre ensayos, con un rango entre 5 cm (distancia mínima de nuestro criterio de exclusión entre la trayectoria del estímulo y el cangrejo) y 67 cm (distancia máxima registrada). Esta variabilidad afecta la posición visual relativa del estímulo, es decir, su elevación angular respecto al horizonte visual del animal. Sin embargo, las condiciones experimentales definidas corresponden exclusivamente a la altura física del estímulo con respecto al suelo, independientemente de la posición del cangrejo.

La Figura 52 ilustra la relación geométrica entre el estímulo y el horizonte visual del cangrejo para una distancia de referencia de 10 cm. Dado que el estímulo tenía un diámetro de 1.8 cm y estaba suspendido por su centro geométrico, y considerando que la altura de los ojos de cangrejos medianos como los utilizados en este estudio es de alrededor de 3 cm (De Astrada et al., 2012), se determina lo siguiente: en la condición Suelo (tanza a 1 cm), el borde superior del estímulo se ubica a 2 cm del suelo, es decir por debajo del horizonte visual del animal; en la condición 1 cm (tanza a 2 cm), coincide aproximadamente con el horizonte visual; y en la condición 2 cm (tanza a 3 cm), el borde superior del estímulo se encontró a 4 cm del suelo, es decir por encima del horizonte visual del animal. Esta manipulación nos permitió explorar cómo pequeñas variaciones en la elevación del estímulo —incluso dentro de un rango cercano al horizonte visual— pueden afectar su percepción y determinar las decisiones conductuales adoptadas por los cangrejos frente a él.

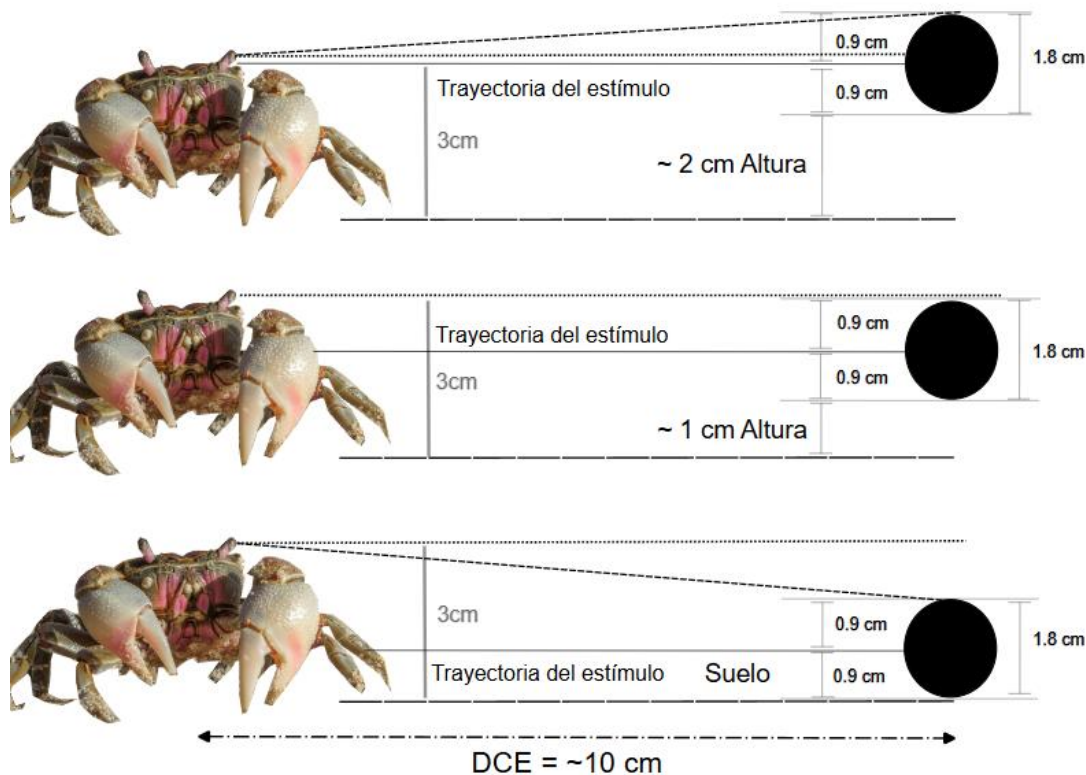


Figura 52. Representación esquemática de las diferentes elevaciones del estímulo en relación con la altura del cangrejo a una distancia cangrejo- estímulo (DCE) de aproximadamente 10 cm. Se ilustran las tres condiciones experimentales correspondientes a la elevación del estímulo: borde inferior a nivel del suelo (Suelo), borde inferior a 1 cm (~1 cm) y borde inferior a 2 cm (~2 cm) del suelo. Las medidas verticales representan referencias anatómicas de los cangrejos utilizadas para definir la altura relativa del horizonte visual de los individuos. De Astrada et al. (2012) reportaron que, cuando el cangrejo de tamaño mediano camina normalmente, los ojos se mantienen a 3 cm del suelo. Esta referencia fue utilizada como base para estimar las proporciones en el presente esquema.

3. Respuestas comportamentales desplegadas según la altura del estímulo.

Como se mencionó previamente, los cangrejos machos fueron sometidos a un ayuno prolongado de 7 a 21 días. La probabilidad de respuesta al estímulo (R), definida como la proporción de ensayos con algún tipo de respuesta (ya sea persecución, freezing o evitación), alcanzó un 90%, indicando que el objeto fue un estímulo altamente relevante. No se detectaron diferencias significativas en la respuesta general entre las tres condiciones de altura (R : Suelo-1cm, $p= 0.72$; Suelo-2cm; $p=0.11$ y 1 cm-2cm, $p= 0.21$) (Figura 53, barras grises).

Sin embargo, al analizar las probabilidades específicas de cada comportamiento, surgieron patrones diferenciados. Las respuestas predatorias (RP, barras azuladas) disminuyeron cuando el estímulo se elevó a 1 cm y más aún a 2 cm ($p < 0.001$) en

comparación con la condición a nivel del suelo, aunque las diferencias entre suelo y 1 cm no alcanzaron a ser significativas ($p = 0.1$). Por otro lado, las respuestas antipredatorias (RA, barras rojizas) mostraron un aumento gradual con el cambio de alturas que alcanzó diferencia significativa en la condición de 2 cm respecto al suelo ($p < 0.01$), mientras que a 1 cm el aumento no alcanzó a ser significativo (suelo - 1 cm: $p = 0.11$; 1 cm - 2 cm: $p = 0.18$). En cuanto al freezing (RF), no se observaron variaciones significativas entre condiciones (suelo- 1 cm: $p = 0.98$; suelo- 2 cm: $p = 0.62$; 1 cm-2 cm: $p = 0.83$) (Figura 53, barras de colores).

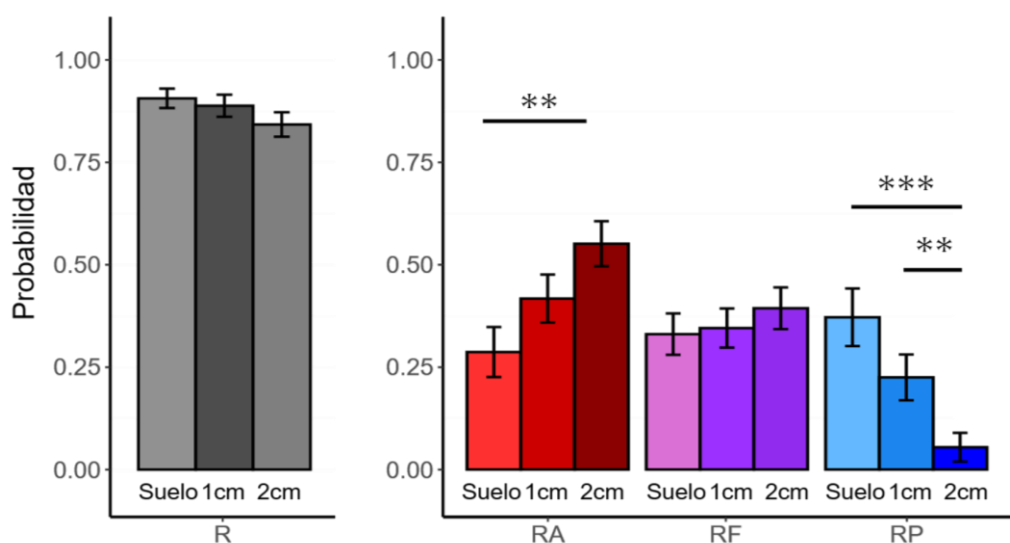


Figura 53. Probabilidades promedio de respuesta general de los cangrejos y de cada tipo particular de comportamiento según la elevación del estímulo. Comparación de R (barras grises) y RA, RF y RP (barras de colores) promedios entre cangrejos evaluados con el estímulo a nivel del suelo o elevado a 1 cm o 2 cm de altura. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante el test de Wilcoxon. *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; y ***: $p < 0.001$. Las barras representan la media y los bigotes el error estándar de la media.

Estos resultados revelan que la altura del estímulo determina el tipo de respuestas (RP y RA), mientras que la proporción de freezing permanente no se ve afectada. La transición desde RP hacia RA se acentúa marcadamente a 2 cm de altura, es decir cuando el cangrejo percibe que el borde superior del estímulo se mueve por encima de él. El resultado demuestra de modo concluyente que pequeños cambios en la altura a la que se mueve el estímulo representan una señal ecológica de enorme relevancia en la identificación del carácter de presa o predador que realizan estos animales.

4. Efecto de la altura del estímulo sobre la distancia cangrejo-estímulo en cada tipo de respuesta

En el Capítulo 1 observamos que las distancias cangrejo-estímulo (DCE) asociadas a las respuestas antipredatorias (RA), freezing (RF) y persecución (RP) difirieron significativamente entre sí (Fig. 13). Los cangrejos iniciaron las respuestas de huida a distancias significativamente mayores que en aquellos ensayos en los que respondieron con un freezing o en los que persiguieron el estímulo. Además, la distancia a la cual los cangrejos decidieron iniciar el freezing fue significativamente mayor a aquella de los ensayos en los que eligieron iniciar la persecución (Fig. 13).

Con base en estos antecedentes y dado que se observaron diferencias en las probabilidades de respuesta entre las distintas alturas del objeto en movimiento, investigamos si la DCE se vio también afectada por la elevación del estímulo. La comparación de las distancias cangrejo-estímulo (DCE) entre las diferentes alturas del estímulo dentro de cada tipo de respuesta específica no mostró diferencias significativas. Para las respuestas antipredatorias (RA), las distancias promedio fueron similares entre condiciones (Suelo-1 cm: $p = 0.77$; Suelo- 2 cm: $p = 0.27$; 1 cm-2 cm: $p = 0.27$). Este mismo patrón se observó en las respuestas de freezing (RF: Suelo -1 cm: $p = 0.82$; Suelo-2 cm: $p = 0.96$; 1 cm-2 cm: $p = 0.82$) y en las predatorias (RP: Suelo-1 cm: $p = 0.93$; Suelo-2 cm: $p = 0.65$; 1 cm-2 cm: $p = 0.65$). Es relevante destacar que, en la condición de 2 cm de altura, las RP fueron particularmente escasas (8 ensayos de 165 en total para esta condición), lo que limita la detección de eventuales diferencias.

5. Transición individual en la expresión de respuestas ante estímulos a distintas alturas

Como se mostró previamente (Figura 53), la mayoría de los cangrejos respondió al estímulo, con una probabilidad general cercana al 80%, independientemente de la altura a la que se presentó. No obstante, al desglosar por tipo de comportamiento, se observó una disminución de las respuestas predatorias (RP) a medida que aumentaba la altura, mientras que las respuestas antipredatorias (RA) se incrementaron significativamente a 2 cm y las respuestas de freezing (RF) se mantuvieron estables.

Dado este patrón general, buscamos analizar si estas variaciones reflejan patrones consistentes en cada individuo o si las respuestas cambian de forma más variable ensayo a ensayo en cada animal. Este enfoque permite distinguir si las probabilidades observadas se deben a un grupo de cangrejos que responde siempre con un mismo tipo de conducta (por

ejemplo, solo RA o solo RP), o si cada animal alterna entre respuestas a lo largo del tiempo. Esta información resulta clave para interpretar cómo se modulan las decisiones individuales frente a un mismo estímulo en función de la elevación del estímulo y el grado de ayuno del animal.

En estudios previos del capítulo 1 de esta tesis, exploramos la consistencia individual en las respuestas conductuales bajo condiciones sin ayuno prolongado (primeros días de traídos del campo), con el objetivo de evaluar posibles rasgos de personalidad. En cambio, el presente análisis no busca evaluar posibles rasgos de personalidad, sino describir cómo varía la respuesta de cada individuo ante un estímulo visual presentado a diferentes alturas (suelo, 1 cm y 2 cm), en un contexto de ayuno de entre 7 y 21 días.

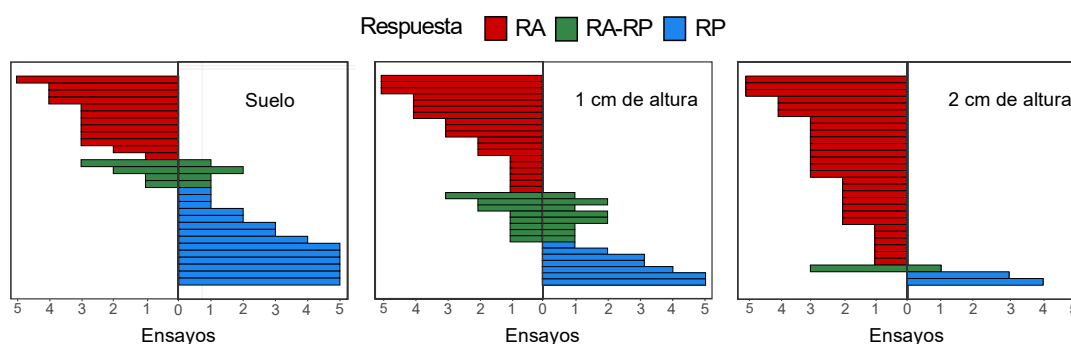


Figura 54. Número de ensayos con respuestas predatorias y antipredatorias desplegadas por cada individuo a lo largo de los 5 ensayos con el estímulo en diferentes elevaciones (Suelo, 1cm y 2cm de altura). Cada renglón (barra horizontal) corresponde a un individuo. Los datos fueron agrupados en 3 categorías: cangrejos que realizaron respuestas antipredatorias pero nunca predatorias (barras rojas), cangrejos que respondieron solo predatoriamente pero nunca antipredatoriamente (barras azules), y cangrejos que respondieron tanto predatoria como antipredatoriamente (barras verdes).

Al clasificar a los individuos según los tipos de respuestas expresadas a lo largo de los ensayos, observamos lo siguiente: con el estímulo al nivel del suelo, 30 de los 32 cangrejos analizados mostraron patrones definidos, donde 12 respondieron exclusivamente con RA (barras rojas), 14 con respuestas exclusivamente RP (barras azules), y solo 4 alternaron entre ambas (barras verdes). Con el estímulo a 1 cm, 34 individuos respondieron: 19 únicamente con RA, 8 alternaron entre RA y RP y solo 7 con RP. Finalmente, con el estímulo a 2 cm, 31 de los 33 cangrejos evaluados mostraron solo RA, RP o ambas, donde 28 mostraron exclusivamente RA, 2 solo RP y apenas 1 alternó entre ambas (Fig. 54).

Estos resultados permiten observar con mayor claridad la dinámica individual ante el mismo estímulo visual, y sugieren una transición conductual progresiva: desde

respuestas predominantemente predatorias cuando el estímulo está al nivel del suelo, pasando por una combinación de respuestas predatorias y de evitación a 1 cm, hasta una expresión casi exclusiva de respuestas antipredatorias cuando el estímulo se presenta a 2 cm de altura.

6. Análisis geométrico del ángulo de percepción del estímulo.

Dado que en la condición de 2 cm el comportamiento de los animales se inclina casi exclusivamente por la respuesta de escape, es claro que la elevación del estímulo es determinante para su categorización como predador. Aunque esto ya había sido observado previamente con un estímulo moviéndose a 10 cm del suelo (Tomsic et al., 2017), lo sorprendente de este resultado es que una elevación mucho menor es ya tan determinante. Dado que los cangrejos tienen un anillo de máxima agudeza visual que se extiende unos pocos grados por encima y por debajo del ecuador del ojo, al que alinean con el horizonte (Berón de Astrada et al., 2012), resulta interesante determinar cuál es el ángulo de elevación por encima del ecuador de la imagen del estímulo que le indica al animal que se trata definitivamente de un peligro.

Para ello, calculamos el ángulo formado entre el horizonte visual del animal y el borde superior del objeto. Como se indicó anteriormente, el estímulo consistía en una esfera negra de 1.8 cm de diámetro suspendida por una tanza que atravesaba su centro geométrico. En la condición de 2 cm de altura física (tanza a 3 cm del suelo), el borde superior del estímulo alcanzaba una altura aproximada de 3.9 cm. Dado que la altura estimada de los ojos del cangrejo es de 3 cm (Berón de Astrada et al., 2012), la diferencia vertical con el borde superior del estímulo fue de ~ 0.9 cm.

A partir de esta diferencia vertical y la distancia horizontal promedio entre el animal y el estímulo en los ensayos con respuesta antipredatoria (32.8 cm), se calculó el ángulo de percepción utilizando la fórmula:

$$\theta = \tan^{-1}\left(\frac{\text{altura } (\sim 0.9 \text{ cm})}{\text{distancia cangrejo-estímulo (DCE)}}\right) = \frac{\sim 0.9 \text{ cm}}{32.8 \text{ cm}} \cong 1.57^\circ$$

Así, un ángulo de elevación del borde superior del estímulo de apenas 1.57° por encima del horizonte visual es suficiente para evocar casi exclusivamente comportamientos típicamente asociados a predadores.

Discusión

En los capítulos previos de esta tesis demostramos que un mismo estímulo visual, presentado a nivel del suelo, puede desencadenar respuestas antagónicas —como huida o persecución— en *Neohelice granulata*, dependiendo de factores como el sexo, el nivel de ayuno, el tamaño corporal o el contexto social. Sin embargo, hasta ahora, el rol de la altura del estímulo como modulador de estas decisiones no había sido explorado en profundidad.

En este capítulo mostramos que, si bien la probabilidad general de respuesta se mantuvo alta (~90%) independientemente de la altura del estímulo, el tipo específico de comportamiento exhibido varió significativamente con la elevación. Las respuestas predatorias disminuyeron al presentar el estímulo a 1 cm y prácticamente desaparecieron a 2 cm por encima del suelo, mientras que las respuestas antipredatorias aumentaron marcadamente en la condición de 2 cm. Las respuestas de freezing, en cambio, se mantuvieron estables en todas las condiciones evaluadas (Figs. 53 y 54). Estos resultados indican que la elevación vertical del estímulo modula selectivamente las respuestas RP y RA, y sugieren que una pequeña elevación del borde superior del estímulo por encima del horizonte visual del animal constituye un parámetro crítico a partir del cual los cangrejos priorizan estrategias antipredatorias, incluso bajo condiciones de alta motivación predatoria inducida por el ayuno.

La estimación del ángulo visual del borde superior del estímulo con respecto al horizonte visual (~1.57°) ubicó al estímulo dentro del rango de máxima sensibilidad visual (~0–5°) reportado en cangrejos violinistas (Smolka et al., 2011) y en *Neohelice* (Berón de Astrada et al., 2012). En el estudio de Smolka y col. (2011) se observó que la elevación del estímulo influye en las decisiones defensivas, aunque su efecto depende del contexto: las respuestas son más probables cerca del horizonte, mientras que elevaciones mayores solo disparan escape si se combinan con señales adicionales como parpadeo o movimiento rápido. Nuestros resultados muestran que *Neohelice* también usa la elevación del estímulo visual como un parámetro relevante para categorizar amenazas, incluso bajo condiciones de ayuno y alta motivación predatoria.

Nuestros resultados evidencian que estos cangrejos son capaces de integrar múltiples señales y elegir entre diferentes estrategias conductuales. Así como el ayuno prolongado promueve respuestas de persecución, este capítulo muestra que diferencias en un parámetro visual externo, como lo es la elevación del estímulo, puede afectar ese sesgo

motivacional y promover decisiones defensivas. Esto refuerza la idea de que la categorización de un estímulo como presa o amenaza no es fija, sino que se construye dinámicamente a partir de múltiples fuentes de información, y que factores aparentemente sutiles como cambios menores en la altura de presentación del estímulo tienen un impacto decisivo sobre la elección de las respuestas que ejecutan los animales.

Conclusiones generales

- Frente a un objeto que se mueve a ras del suelo, identificamos factores ajenos al estímulo, como el sexo, el nivel de ayuno y el tamaño corporal del animal, que modulaban sus decisiones de perseguir el objeto o escapar del mismo.
- Los estímulos pequeños evocaron mayores probabilidades de respuesta predatoria (RP) en ambos sexos, con machos mostrando RP significativamente superiores a hembras de igual tamaño.
- Las distancias de inicio de huida (RA) resultaron mayores que las de *freezing* (RF) y persecución (RP). Los machos iniciaron la persecución al estímulo a distancias mayores que las hembras.
- El ayuno prolongado incrementó las RP y redujo las distancias de inicio de la persecución, pero esto únicamente ocurrió en machos.
- Determinamos que la elección entre persecución o huida de un mismo objeto se basaba parcialmente en el valor de la recompensa (*value-based decision*).
- El tamaño relativo estímulo-cangrejo influyó en su evaluación como amenaza o recurso. Sin embargo, la persecución se activó consistentemente dentro de un umbral espacial fijo (~15 cm), independientemente del sexo o tamaño corporal.
- El contexto social redujo la exploración y reactividad al estímulo, con efecto dependiente de la proximidad entre los individuos.
- Documentamos evidencia de un fenómeno de atención dividida: distancias cortas entre individuos redujeron la respuesta al estímulo.
- Identificamos un umbral de elevación del estímulo que, incluso en condiciones de ayuno, generó una transición de una respuesta predatoria a una antipredatoria.

- Identificamos perfiles individuales de tomas de decisiones consistentes durante ensayos repetidos ante un mismo estímulo, lo que sugiere indicios de personalidad en los animales.

Bibliografía

- Abramsky, Z., & Pinshow, B. (1989). Changes in Foraging Effort in Two Gerbil Species Correlate with Habitat Type and Intra- and Interspecific Activity. *Oikos*, 56(1), 43-53.
<https://doi.org/10.2307/3566086>
- Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models | *Biometrika* | Oxford Academic. <https://academic.oup.com/biomet/article-abstract/60/2/255/228971?login=false>
- Anderson, D. J., & Perona, P. (2014). Toward a Science of Computational Ethology. *Neuron*, 84(1), 18-31. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.09.005>
- Ap Rheinallt, T. (1986). Size selection by the crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and on shore crabs *Carcinus maenas*: The importance of mechanical factors. *Marine Ecology Progress Series*. 29, 45-53. <https://doi.org/10.3354/meps029045>
- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77(5), 991-1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Bagheri, Z. M., Donohue, C. G., & Hemmi, J. M. (2020). Evidence of predictive selective attention in fiddler crabs during escape in the natural environment. *Journal of Experimental Biology*, 223(21), jeb234963. <https://doi.org/10.1242/jeb.234963>
- Bagheri, Z. M., Donohue, C. G., Partridge, J. C., & Hemmi, J. M. (2022). Behavioural and neural responses of crabs show evidence for selective attention in predator avoidance. *Scientific Reports*, 12(1), 10022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14113-0>
- Barker, A. J., & Baier, H. (2015). Sensorimotor decision making in the zebrafish tectum. *Current Biology*, 25(21), 2804-2814. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.055>

- Bas, C., Nuñez, J., Spivak, E., & Luppi, T. (2019). Inter-population differences in feeding ecology under nitrogen-limited diets: Field growth and the role of cannibalism in limiting/improving reserve accumulation. *Marine Ecology*, 40(3), e12547. <https://doi.org/10.1111/maec.12547>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2003). *lme4: Linear Mixed-Effects Models using «Eigen» and S4* (p. 1.1-37) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.lme4>
- Beauchamp, G. (2015). *Animal vigilance: monitoring predators and competitors*. Academic Press.
- Benskin, C. Mcw. H., Mann, N. I., Lachlan, R. F., & Slater, P. J. B. (2002). Social learning directs feeding preferences in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 64(5), 823-828. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2005>
- Berón de Astrada, M., & Tomsic, D. (2002). Physiology and morphology of visual movement detector neurons in a crab (Decapoda: Brachyura). *Journal of Comparative Physiology A*, 188(7), 539-551. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0328-4>.
- Berón de Astrada, M., Bengochea, M., Medan, V., & Tomsic, D. (2012). Regionalization in the eye of the grapsid crab *Neohelice granulata* (= *Chasmagnathus granulatus*): variation of resolution and facet diameters. *Journal of Comparative Physiology A*, 198(3), 173-180. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0697-7>
- Bhattacharyya, K., McLean, D. L., & MacIver, M. A. (2017). Visual threat assessment and reticulospinal encoding of calibrated responses in larval zebrafish. *Current Biology*, 27(18), 2751-2762.
- Blanchard, D. C., Griebel, G., Pobbe, R., & Blanchard, R. J. (2011). Risk assessment as an evolved threat detection and analysis process. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(4), 991-998. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.10.016>

- Brousseau, D. J., Filipowicz, A., & Baglivo, J. A. (2001). Laboratory investigations of the effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab, *Hemigrapsus sanguineus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262(2), 199-210.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00290-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00290-8)
- Brown, C., & Laland, K. (2001). Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *Journal of Fish Biology*, 59(3), 471-493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02354.x>
- Brown, C., & Laland, K. N. (2002). Social learning of a novel avoidance task in the guppy: Conformity and social release. *Animal Behaviour*, 64(1), 41-47.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3021>
- Brown, C., & Laland, K. N. (2003). Social learning in fishes: A review. *Fish and Fisheries*, 4(3), 280-288. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>
- Card, G., & Dickinson, M. (2008). Performance trade-offs in the flight initiation of *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 211(3), 341-353. <https://doi.org/10.1242/jeb.012682>
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7), 400-407.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Claver, M. A., & Ambrose, D. P. (2003). Influence of hunger level and prey density on searching behaviour of the reduviid predator *Rhynocoris marginatus* (Fabricius) (Het., Reduviidae). *Journal of Applied Entomology*, 127(1), 42-45.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2003.00708.x>
- Coleman, K., & Wilson, D. S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56(4), 927-936.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0852>

- Coolen, I., Bergen, Y. V., Day, R. L., & Laland, K. N. (2003). Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1531), 2413-2419. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2525>
- Cooper, W. E., & Whiting, M. J. (2007). Universal optimization of flight initiation distance and habitat-driven variation in escape tactics in a Namibian lizard assemblage. *Ethology*, 113(7), 661-672. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01363.x>
- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., & Hawlena, D. (2007). Number, speeds, and approach paths of predators affect escape behavior by the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Journal of Herpetology*, 41(2), 197-204. [https://doi.org/10.1670/00221511\(2007\)41\[197:NSAAPQ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/00221511(2007)41[197:NSAAPQ]2.0.CO;2)
- Costa, G. C. (2009). Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology*, 90(7), 2014-2019. <https://doi.org/10.1890/08-1150.1>
- Costa, G. C., Vitt, L. J., Pianka, E. R., Mesquita, D. O., & Colli, G. R. (2008). Optimal foraging constrains macroecological patterns: Body size and dietary niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 670-677. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00405.x>
- Cvikel, N., Egert Berg, K., Levin, E., Hurme, E., Borissov, I., Boonman, A., Amichai, E., & Yovel, Y. (2015). Bats Aggregate to Improve Prey Search but Might Be Impaired when Their Density Becomes Too High. *Current Biology*, 25(2), 206-211. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.010>
- Daleo, P., Ribeiro, P., & Iribarne, O. (2003). The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291(2), 255-267. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00140-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00140-0)
- Dally, J. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Social Influences on Foraging by Rooks (*Corvus frugilegus*). *Behaviour*, 145(8), 1101-1124.

- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, 305(5683), 487-491.
<https://doi.org/10.1126/science.1098254>
- Dickman, C. R. (1988). Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals. *Ecology*, 69(3), 569-580. <https://doi.org/10.2307/1941006>
- Dill, L. M. (1987). Animal decision making and its ecological consequences: The future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, 65(4), 803-811.
<https://doi.org/10.1139/z87-128>
- Domenici, P., & Batty, R. S. (1994). Escape manoeuvres of schooling *Clupea harengus*. *Journal of Fish Biology*, 45, 97-110. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01086.x>
- Domenici, P., & Batty, R. S. (1997). Escape behaviour of solitary herring (*Clupea harengus*) and comparisons with schooling individuals. *Marine Biology*, 128(1), 29-38.
<https://doi.org/10.1007/s002270050065>.
- Drakeley, M., Lapiedra, O., & Kolbe, J. J. (2015). Predation Risk Perception, Food Density and Conspecific Cues Shape Foraging Decisions in a Tropical Lizard. *PLOS ONE*, 10(9), e0138016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138016>
- Drent, P. J., & Marchetti, C. M. (1999). Individuality, exploration and foraging in hand raised juvenile Great Tits. En N. J. Adams & R. H. Slotow (Eds.), *Proceedings 22 Int. Ornithol. Congr., Durban* (pp. 896-914). BirdLife South Africa.
- Eaton, R. C., Bombardieri, R. A., & Meyer, D. L. (1977). The mauthner-initiated startle response in teleost fish. *Journal of Experimental Biology*, 66(1), 65-81.
<https://doi.org/10.1242/jeb.66.1.65>
- Edenbrow, M., & Croft, D. P. (2012). Kin and familiarity influence association preferences and aggression in the mangrove killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Journal of Fish Biology*, 80(3), 503-518. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03181.x>

- Eggert, A.-K., Otte, T., & Müller, J. K. (2008). Starving the competition: A proximate cause of reproductive skew in burying beetles (*Nicrophorus vespilloides*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1650), 2521-2528.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0661>
- Eimer, M., & Grubert, A. (2014). Spatial Attention Can Be Allocated Rapidly and in Parallel to New Visual Objects. *Current Biology*, 24(2), 193-198.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.001>
- Elner, R. W., & Hughes, R. N. (1978). Energy Maximization in the Diet of the Shore Crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology*, 47(1), 103-116.
<https://doi.org/10.2307/3925>
- Embar, K., Raveh, A., Hoffmann, I., & Kotler, B. P. (2014). Predator facilitation or interference: a game of vipers and owls. *Oecologia*, 174(4), 1301-1309.
<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2760-2>
- Ewert, J.-P., Buxbaum-Conradi, H., Dreisvogl, F., Glasgow, M., Merkel-Harff, C., Röttgen, A., Schürg-Pfeiffer, E., & Schwippert, W. W. (2001). Neural modulation of visuomotor functions underlying prey-catching behaviour in anurans: Perception, attention, motor performance, learning. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 128(3), 417-460. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(00\)00333-0](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00333-0)
- Faisal, A. A., Selen, L. P., & Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature reviews neuroscience*, 9(4), 292-303. <https://doi.org/10.1038/nrn2258>
- Ferrari, M. C. O., Messier, F., & Chivers, D. P. (2007). Degradation of chemical alarm cues under natural conditions: Risk assessment by larval woodfrogs. *Chemoecology*, 17(4), 263-266. <https://doi.org/10.1007/s00049-007-0381-0>

- Filosa, A., Barker, A. J., Dal Maschio, M., & Baier, H. (2016). Feeding State Modulates Behavioral Choice and Processing of Prey Stimuli in the Zebrafish Tectum. *Neuron*, 90(3), 596-608. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.03.014>
- Forkman, B. A. (1991). Social facilitation is shown by gerbils when presented with novel but not with familiar food. *Animal Behaviour*, 42(5), 860-861. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80132-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80132-0).
- Gancedo, B., Salido, C., & Tomsic, D. (2020). Visual determinants of prey chasing behavior in a mudflat crab. *Journal of Experimental Biology*, 223(6), jeb217299. <https://doi.org/10.1242/jeb.217299>.
- Gillette, R., Huang, R.-C., Hatcher, N., & Moroz, L. L. (2000). Cost-benefit analysis potential in feeding behavior of a predatory snail by integration of hunger, taste, and pain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(7), 3585-3590. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.7.3585>
- Giurfa, M., Eichmann, B., & Menzel, R. (1996). Symmetry perception in an insect. *Nature*, 382(6590), 458-461. <https://doi.org/10.1038/382458a0>
- Goessmann, C., Hemelrijk, C., & Huber, R. (2000). The formation and maintenance of crayfish hierarchies: Behavioral and self-structuring properties. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(6), 418-428. <https://doi.org/10.1007/s002650000222>
- Golab, M. J., Sniegula, S., Antoń, A., & Brodin, T. (2021). Adult insect personality in the wild — *Calopteryx splendens* as a model for field studies. *Ecology and Evolution*, 11(24), 18467-18476. <https://doi.org/10.1002/ece3.8439>
- Gonzalez-Bellido, P. T., Talley, J., & Buschbeck, E. K. (2022). Evolution of visual system specialization in predatory arthropods. *Current Opinion in Insect Science*, 52, 100914. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100914>

- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127(1), 45-86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Graham, M. E., & Herberholz, J. (2009). Stability of dominance relationships in crayfish depends on social context. *Animal Behaviour*, 77(1), 195-199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.027>
- Grand, T. C., & Dill, L. M. (1999). The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: Reduction of predation risk or increased competition? *Animal Behaviour*, 58(2), 443-451. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1174>
- Gutman, R., Yosha, D., Choshniak, I., & Kronfeld-Schor, N. (2007). Two strategies for coping with food shortage in desert golden spiny mice. *Physiology & Behavior*, 90(1), 95-102. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.08.033>
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31(2), 295-311. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90189-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5)
- Harper, T., Nemirovsky, S. I., Tomsic, D., & Sztarker, J. (2023). Predatory behavior under monocular and binocular conditions in the semiterrestrial crab *Neohelice granulata*. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 17, 1186518. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2023.1186518>
- Hemmi, J. M., & Pfeil, A. (2010). A multi-stage anti-predator response increases information on predation risk. *Journal of Experimental Biology*, 213(9), 1484-1489. <https://doi.org/10.1242/jeb.039925>
- Hemmi, J. M., & Tomsic, D. (2012). The neuroethology of escape in crabs: From sensory ecology to neurons and back. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2), 194-200. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.11.012>

- Herberholz, J., & Marquart, G. D. (2012). Decision Making and Behavioral Choice during Predator Avoidance. *Frontiers in Neuroscience*, 6.
<https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00125>
- Hoogland, J. L. (1981). The Evolution of Coloniality in White-tailed and Black-tailed Prairie Dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*). *Ecology*, 62(1), 252-272.
<https://doi.org/10.2307/1936685>
- Hoy, S. R., Millon, A., Petty, S. J., Whitfield, D. P., & Lambin, X. (2016). Food availability and predation risk, rather than intrinsic attributes, are the main factors shaping the reproductive decisions of a long-lived predator. *Journal of Animal Ecology*, 85(4), 892-902. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12517>.
- Hughes, R. N., & Seed, R. (1995). Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1), 1995. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00119-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00119-0)
- Huntingford, F. A. (2013). Animal conflict. Springer Science & Business Media.
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-3145-9>.
- Hutchings, J. A., & Gerber, L. (2002). Sex-biased dispersal in a salmonid fish. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1508), 2487-2493.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2176>
- Ings, T. C., & Chittka, L. (2008). Speed-Accuracy Tradeoffs and False Alarms in Bee Responses to Cryptic Predators. *Current Biology*, 18(19), 1520-1524.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.074>
- Ioannou, C. C., & Krause, J. (2008). Searching for prey: The effects of group size and number. *Animal Behaviour*, 75(4), 1383-1388. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.012>
- Ishii, Y., & Shimada, M. (2010). The effect of learning and search images on predator-prey interactions. *Population Ecology*, 52(1), 27-35. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0185-x>

- Joo, H. R., Liang, H., Chung, J. E., Geaghan-Breiner, C., Fan, J. L., Nachman, B. P., Kepecs, A., & Frank, L. M. (2021). Rats use memory confidence to guide decisions. *Current Biology*, 31(20), 4571-4583.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.013>
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience*, 30(1), 535-574. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038>
- Juanes, F., & Hartwick, E. B. (1990). Prey size selection in Dungeness crabs: the effect of claw damage. *Ecology*, 71(2), 744-758. <https://doi.org/10.2307/1940327>
- Kaczer, L., Pedetta, S., & Maldonado, H. (2007). Aggressiveness and memory: Subordinate crabs present higher memory ability than dominants after an agonistic experience. *Neurobiology of Learning and Memory*, 87(1), 140-148. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2006.08.002>
- Kareklas, K., Elwood, R. W., & Holland, R. A. (2018). Grouping promotes risk-taking in unfamiliar settings. *Behavioural Processes*, 148, 41-45. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.01.003>
- Kawaguchi, L. G., Ohashi, K., & Toquenaga, Y. (2007). Contrasting responses of bumble bees to feeding conspecifics on their familiar and unfamiliar flowers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1626), 2661-2667. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0860>
- Kral, K., & Prete, F. R. (2004). In the mind of a hunter: the visual world of the praying mantis.
- Kralj-Fišer, S., & Schuett, W. (2014). Studying personality variation in invertebrates: Why bother? *Animal Behaviour*, 91, 41-52. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.016>
- Krasne, F. B., Heitler, W. J., Edwards, D. H., Derby, C., & Thiel, M. (2014). The escape behavior of crayfish. *Nervous Systems and Control of Behavior*, 3, 396-427.
- Krause, J. (2002). Ruxton GD Living in groups. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198508175.001.0001>.

- Land, M. F., & Nilsson, D. E. (2012). *Animal eyes*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2012.00570.x>
- Lenth, R. V. (2016). Least-squares means: the R package lsmeans. *Journal of statistical software*, 69(1), 1-33 .<https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>
- Lev-Ari, T., Beeri, H., & Gutfreund, Y. (2022). The Ecological View of Selective Attention. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 16. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.856207>
- Lin, H. T., & Leonardo, A. (2017). Heuristic rules underlying dragonfly prey selection and interception. *Current Biology*, 27(8), 1124-1137.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.010>
- Liden, W. H., & Herberholz, J. (2008). Behavioral and neural responses of juvenile crayfish to moving shadows. *Journal of Experimental Biology*, 211(9), 1355-1361.
<https://doi.org/10.1242/jeb.010165>
- Liden, W. H., Phillips, M. L., & Herberholz, J. (2010). Neural control of behavioural choice in juvenile crayfish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1699), 3493-3500. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1000>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640.
<https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lima, S. L. (1995). Collective detection of predatory attack by social foragers: Fraught with ambiguity? *Animal Behaviour*, 50(4), 1097-1108. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80109-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80109-X)
- Livermore, J. J. A., Klaassen, F. H., Bramson, B., Hulsman, A. M., Meijer, S. W., Held, L., Klumpers, F., de Voogd, L. D., & Roelofs, K. (2021). Approach-Avoidance Decisions Under Threat: The Role of Autonomic Psychophysiological States. *Frontiers in Neuroscience*, 15. <https://doi.org/10.3389/fnins.2021.621517>

- Ludwig, D., & Rowe, L. (1990). Life-history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. *The American Naturalist*, 135(5), 686-707. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/285069>
- Magani, F., Luppi, T., Nuñez, J., & Tomsic, D. (2016). Predation risk modifies behaviour by shaping the response of identified brain neurons. *Journal of Experimental Biology*, 219(8), 1172-1177. <https://doi.org/10.1242/jeb.136903>
- Mainwaring, M. C., Beal, J. L., & Hartley, I. R. (2011). Zebra finches are bolder in an asocial, rather than social, context. *Behavioural Processes*, 87(2), 171-175. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.03.005>
- Makin, D. F., Chamaillé-Jammes, S., & Shrader, A. M. (2019). Alarm calls or predator calls: Which elicit stronger responses in ungulate communities living with and without lions? *Oecologia*, 190(1), 25-35. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04391-3>
- Marchetti, C., & Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60(1), 131-140. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1443>
- Mascaró, M., & Seed, R. (2001). Choice of prey size and species in *Carcinus maenas* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. En J. P. M. Paula, A. A. V. Flores, & C. H. J. M. Fransen (Eds.), *Advances in Decapod Crustacean Research* (pp. 159-170). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0645-2_17
- Maupin, J. L., & Riechert, S. E. (2001). Superfluous killing in spiders: a consequence of adaptation to food-limited environments?. *Behavioral Ecology*, 12(5), 569-576. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.5.569>
- Medan, V., Oliva, D., & Tomsic, D. (2007). Characterization of lobula giant neurons responsive to visual stimuli that elicit escape behaviors in the crab *Chasmagnathus*. *Journal of neurophysiology*, 98(4), 2414-2428. <https://doi.org/10.1152/jn.00803.2007>

- Medan, V., De Astrada, M. B., Scarano, F., & Tomsic, D. (2015). A network of visual motion-sensitive neurons for computing object position in an arthropod. *Journal of Neuroscience*, 35(17), 6654-6666. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4667-14.2015>
- Messenger, J. B. (1968). The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 16(2), 342-357. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90020-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90020-1)
- Micheli, F. (1995). Behavioural Plasticity in Prey-Size Selectivity of the Blue Crab *Callinectes sapidus* Feeding on Bivalve Prey. *Journal of Animal Ecology*, 64(1), 63-74. <https://doi.org/10.2307/5827>
- Miller, R., Schiestl, M., Whiten, A., Schwab, C., & Bugnyar, T. (2014). Tolerance and Social Facilitation in the Foraging Behaviour of Free-Ranging Crows (*Corvus corone corone*; C. c. *Cornix*). *Ethology*, 120(12), 1248-1255. <https://doi.org/10.1111/eth.12298>
- Farhadinia, M. S., Michelot, T., Johnson, P. J., Hunter, L. T., & Macdonald, D. W. (2020). Understanding decision making in a food-caching predator using hidden Markov models. *Movement ecology*, 8(1), 9. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-0195-z>
- Monclús, R., Anderson, A. M., & Blumstein, D. T. (2015). Do Yellow-Bellied Marmots Perceive Enhanced Predation Risk When they are Farther from safety? An experimental study. *Ethology*, 121(9), 831-839. <https://doi.org/10.1111/eth.12397>
- Morris, B. (2008). The effect of starvation on the size of mussels selected by the Green Shore Crab, *Carcinus maenas*. *The Plymouth Student Scientist*, 1(2), 4-18. <https://doi.org/10.24382/yfmh-x982>
- Mowrey, W. R., & Portman, D. S. (2012). Sex differences in behavioral decision-making and the modulation of shared neural circuits. *Biology of Sex Differences*, 3(1), 8. <https://doi.org/10.1186/2042-6410-3-8>
- Nadeau, M., Barbeau, M. A., & Brêthes, J.-C. (2009). Behavioural mechanisms of sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill and *Leptasterias polaris* Müller) and crabs (*Cancer irroratus* Say and *Hyas araneus* Linnaeus) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten*

- magellanicus* (Gmelin)), and procedural effects of scallop tethering. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 374(2), 134-143.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.04.014>
- Nadler, L. E., Killen, S. S., McClure, E. C., Munday, P. L., & McCormick, M. I. (2016). Shoaling reduces metabolic rate in a gregarious coral reef fish species. *Journal of Experimental Biology*, 219(18), 2802-2805. <https://doi.org/10.1242/jeb.139493>
- Nelson, R. J. (Ed.). (2005). *Biology of aggression*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195168761.001.0001>
- Nityananda, V., Tarawneh, G., Rosner, R., Nicolas, J., Crichton, S., & Read, J. (2016). Insect stereopsis demonstrated using a 3D insect cinema. *Scientific Reports*, 6(1), 18718.
<https://doi.org/10.1038/srep18718>
- Olberg, R. M., Worthington, A. H., Fox, J. L., Bessette, C. E., & Loosemore, M. P. (2005). Prey size selection and distance estimation in foraging adult dragonflies. *Journal of Comparative Physiology A*, 191(9), 791-797. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0002-8>
- Oliva, D., & Tomsic, D. (2012). Visuo-motor transformations involved in the escape response to looming stimuli in the crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. *Journal of Experimental Biology*, 215(19), 3488-3500. <https://doi.org/10.1242/jeb.070755>
- Oliva, D., & Tomsic, D. (2016). Object approach computation by a giant neuron and its relationship with the speed of escape in the crab *Neohelice*. *Journal of Experimental Biology*, 219(21), 3339-3352. <https://doi.org/10.1242/jeb.136820>
- Oliva, D., Gültig, M., Cámara, A., & Tomsic, D. (2024). Freezing of movements and its correspondence with MLG1 neuron response to looming stimuli in the crab *Neohelice*. *Journal of Experimental Biology*, 227(22), jeb248124.
<https://doi.org/10.1242/jeb.248124>

- Orsini, C. A., & Setlow, B. (2017). Sex differences in animal models of decision making. *Journal of neuroscience research*, 95(1-2), 260-269. <https://doi.org/10.1002/jnr.23810>
- Ota, K. (2018). Fight, fatigue and flight: Narrowing of attention to a threat compensates for decreased anti-predator vigilance. *Journal of Experimental Biology*, 221(7), jeb168047. <https://doi.org/10.1242/jeb.168047>
- Owen-Smith, N., & Mills, M. G. L. (2008). Predator–prey size relationships in an African large-mammal food web. *Journal of Animal Ecology*, 77(1), 173-183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01314.x>
- Palanza, P., & Parmigiani, S. (2017). How does sex matter? Behavior, stress, and animal models of neurobehavioral disorders. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 76, 134-143. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.01.037>
- Pays, O., Fortin, D., Gassani, J., & Duchesne, J. (2012). Group Dynamics and Landscape Features Constrain the Exploration of Herds in Fusion-Fission Societies: The Case of European Roe Deer. *PLOS ONE*, 7(3), e34678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034678>
- Procacci, N. M., Allen, K. M., Robb, G. E., Ijekah, R., & Hoy, J. L. (2020). *Experience-dependent refinement of natural approach responses towards specific visual stimuli in mice* (p. 2020.05.14.096941). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.05.14.096941>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82(2), 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Relyea, R. A. (2004). Synergistic impacts of malathion and predatory stress on six species of North American tadpoles. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 23(4), 1080-1084. <https://doi.org/10.1897/03-259>
- Riechert, S. E., & Hedrick, A. V. (1993). A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour*, 46(4), 669-675. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1243>

- Robinson, J. V., & Wellborn, G. A. (1987). Mutual Predation in Assembled Communities of Odonate Species. *Ecology*, 68(4), 921-927. <https://doi.org/10.2307/1938363>
- Römer, H., & Holderied, M. (2020). Decision making in the face of a deadly predator: high-amplitude behavioural thresholds can be adaptive for rainforest crickets under high background noise levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1802), 20190471. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0471>.
- Rosner, R., von Hadeln, J., Tarawneh, G., & Read, J. C. A. (2019). A neuronal correlate of insect stereopsis. *Nature Communications*, 10(1), 2845. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10721-z>
- Rossel, S. (1996). Binocular vision in insects: How mantids solve the correspondence problem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(23), 13229-13232. <https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.93.23.13229>
- Ruxton, G. D. (1995). Foraging on Patches: Are Groups Disadvantaged? *Oikos*, 72(1), 148-150. <https://doi.org/10.2307/3546049>
- Ryer, C. H., & Olla, B. L. (1991). Information transfer and the facilitation and inhibition of feeding in a schooling fish. *Environmental Biology of Fishes*, 30(3), 317-323. <https://doi.org/10.1007/BF02028847>
- Sal Moyano, M. P., Gavio, M. A., & Luppi, T. A. (2012). Mating system of the burrowing crab *Neohelice granulata* (Brachyura: Varunidae) in two contrasting environments: effect of burrow architecture. *Marine Biology*, 159(7), 1403-1416. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1917-6>
- Salido, C. A., Gancedo, B. J., & Tomsic, D. (2023). To escape or to pursue: Opposite decision making concerning a single moving object is influenced by starvation and sex. *Journal of Experimental Biology*, 226(8), jeb245297. <https://doi.org/10.1242/jeb.245297>
- Santos, M. J., Merlo, S. A., Kaczer, L., & Pedreira, M. E. (2021). Social context shapes cognitive abilities: associative memories are modulated by fight outcome and social isolation in

- the crab *Neohelice granulata*. *Animal Cognition*, 24(5), 1007-1026.
<https://doi.org/10.1007/s10071-021-01492-6>
- Scarano, F., Sztarker, J., Medan, V., de Astrada, M. B., & Tomsic, D. (2018). Binocular neuronal processing of object motion in an arthropod. *Journal of Neuroscience*, 38(31), 6933-6948. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3641-17.2018>
- Schadegg, A. C., & Herberholz, J. (2017). Satiation level affects anti-predatory decisions in foraging juvenile crayfish. *Journal of Comparative Physiology A*, 203(3), 223-232.
<https://doi.org/10.1007/s00359-017-1158-8>
- Scharf, I. (2016). The multifaceted effects of starvation on arthropod behaviour. *Animal Behaviour*, 119, 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.06.019>
- Scharf, I., Subach, A., & Ovadia, O. (2008). Foraging behaviour and habitat selection in pit-building antlion larvae in constant light or dark conditions. *Animal Behaviour*, 76(6), 2049-2057. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.023>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372-378.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sillar, K. T., Picton, L. D., & Heitler, W. J. (2016). *The Neuroethology of Predation and Escape*. John Wiley & Sons.
- Smallegange, I. M., & Van Der Meer, J. (2003). Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels?. *Journal of animal ecology*, 72(4), 599-607.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00729.x>
- Smallegange, I. M., Hidding, B., Eppenga, J. M. A., & van der Meer, J. (2008). Optimal foraging and risk of claw damage: How flexible are shore crabs in their prey size selectivity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(2), 157-163.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.011>

- Smallegange, Van Der Meer, J., & Kurvers, R. H. J. M. (2006). Disentangling interference competition from exploitative competition in a crab–bivalve system using a novel experimental approach. *Oikos*, 113(1), 157-167. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14172.x>
- Smolka, J., Zeil, J., & Hemmi, J. M. (2011). Natural visual cues eliciting predator avoidance in fiddler crabs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1724), 3584-3592. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2746>
- St. Lawrence, S., Rojas-Ferrer, I., & Morand-Ferron, J. (2021). Does the presence of a conspecific increase or decrease fear? Neophobia and habituation in zebra finches. *ethology*, 127(12), 1033-1041. <https://doi.org/10.1111/eth.13224>
- Stankowich, T., & Blumstein, D. T. (2005). Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3251>
- Stöwe, M., Bugnyar, T., Loretto, M.-C., Schloegl, C., Range, F., & Kotrschal, K. (2006). Novel object exploration in ravens (*Corvus corax*): Effects of social relationships. *Behavioural Processes*, 73(1), 68-75. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.03.015>
- Sun, Y., Wang, F., Hu, N., Su, X., Liu, Z., & Dirksen, H. (2017). Prey selection of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Miers, 1876) (Brachyura: Portunidae) foraging on bivalves. *Journal of Crustacean Biology*, 37(5), 521-528. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/rux071>
- Sztarker, J., & Tomsic, D. (2008). Neuronal correlates of the visually elicited escape response of the crab *Chasmagnathus* upon seasonal variations, stimuli changes and perceptual alterations. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(6), 587-596. <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0333-3>

- Sztarker, J., Strausfeld, N. J., & Tomsic, D. (2005). Organization of optic lobes that support motion detection in a semiterrestrial crab. *Journal of Comparative Neurology*, 493(3), 396-411. <https://doi.org/10.1002/cne.20755>
- Tinbergen, N., Impeken, M., & Franck, D. (1967). An Experiment On Spacing-Out as a Defence Against Predation. <https://doi.org/10.1163/156853967X00064>
- Tomsic, D., & Sztarker, J. (2019). Crustacean visual circuits underlying behavior. In *Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190264086.013.210>
- Tomsic, D. (2016). Visual motion processing subserving behavior in crabs. *Current Opinion in Neurobiology*, 41, 113-121. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2016.09.003>
- Tomsic, D., Pedreira, M. E., Romano, A., Hermitte, G., & Maldonado, H. (1998). Context-us association as a determinant of long-term habituation in the crab *Chasmagnathus*. *Animal Learning & Behavior*, 26(2), 196-209. <https://doi.org/10.3758/BF03199212>
- Tomsic, D., & Romano, A. (2013). A Multidisciplinary Approach to Learning and Memory in the Crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*. En R. Menzel & P. R. Benjamin (Eds.), *Handbook of Behavioral Neuroscience* (Vol. 22, pp. 337-355). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415823-8.00026-5>
- Tomsic, D., Sztarker, J., Berón de Astrada, M., Oliva, D., & Lanza, E. (2017). The predator and prey behaviors of crabs: From ecology to neural adaptations. *Journal of Experimental Biology*, 220(13), 2318-2327. <https://doi.org/10.1242/jeb.143222>
- Tremmel, M., & Müller, C. (2013). Insect personality depends on environmental conditions. *Behavioral Ecology*, 24(2), 386-392. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars175>
- Tsetsos, K., Moran, R., Moreland, J., Chater, N., Usher, M., & Summerfield, C. (2016). Economic irrationality is optimal during noisy decision making. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(11), 3102-3107. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519157113>

- van Oers, K., Drent, P. J., de Goede, P., & van Noordwijk, A. J. (2004). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1534), 65-73.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2518>
- van Oers, K., Klunder, M., & Drent, P. J. (2005). Context dependence of personalities: Risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*, 16(4), 716-723. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari045>
- Vardi, R., Abramsky, Z., Kotler, B. P., Altstein, O., & Rosenzweig, M. L. (2017). How does the presence of a conspecific individual change the behavioral game that a predator plays with its prey? *Oecologia*, 184(3), 597-607. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3884-6>
- Verbeek, M. E., Boon, A., & Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour, and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133(11-12), 945-963. <https://doi.org/10.1163/156853996X00314>
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48(5), 1113-1121. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1344>
- Wang, T., Hung, C. C., & Randall, D. J. (2006). The comparative physiology of food deprivation: from feast to famine. *Annu. Rev. Physiol.*, 68(1), 223-251.
<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.68.040104.105739>.
- Ward, A., & Webster, M. (2016). *Sociality: the behaviour of group-living animals* (Vol. 407). Berlin, Germany: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-28585-6>
- Wei, C., Kramer, J., Hollnder, K., & Meunier, J. (2014). Influences of Relatedness, Food Deprivation, and Sex on Adult Behaviors in the Group-living Insect *Forficula auricularia*. *Ethology*, 120(9), 923-932. <https://doi.org/10.1111/eth.12261>

- Whitham, J., & Mathis, A. (2000). Effects of Hunger and Predation Risk on Foraging Behavior of Graybelly Salamanders, *Eurycea multiplicata*. *Journal of Chemical Ecology*, 26(7), 1659-1665. <https://doi.org/10.1023/A:1005590913680>
- Wong, M. C., Peterson, C. H., & Kay, J. (2010). Prey size selection and bottom type influence multiple predator effects in a crab bivalve system. *Marine Ecology Progress Series*, 409, 143-156. <https://doi.org/10.3354/meps08621>
- Yamawaki, Y. (2017). Decision-making and motor control in predatory insects: A review of the praying mantis. *Ecological Entomology*, 42(S1), 39-50. <https://doi.org/10.1111/een.12452>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574, p. 574). New York: springer. <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b01>.