



Instituto Politécnico Nacional
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

Departamento de Pesquerías y Biología Marina



**Hábitos alimentarios de las jaibas *Callinectes bellicosus*
STIMPSON y *C. arcuatus* ORDWAY (Brachyura: Portunidae) en
Bahía Magdalena, Baja California Sur, México**

Tesis:

**Que para obtener el grado de Maestro en Ciencias con
especialidad en Manejo de Recursos Marinos**

Presenta:

Biol. Alejandro Rodríguez Rojero

La Paz, Baja California Sur, Octubre de 2004



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 15:00 horas del día 5 del mes de Diciembre del 2003 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LAS JAIBAS *Callinectes bellicosus* Stimpson Y *C. arcuatus* Ordway (BRACHIURA: PORTUNIDAE) EN BAHÍA MAGDALENA, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

RODRÍGUEZ

Apellido paterno

ROJERO

materno

ALEJANDRO

nombre(s)

Con registro:

8	9	0	1	8	0
---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

MC. PEDRO GONZÁLEZ RAMÍREZ

PRESIDENTE

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

SECRETARIO

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

SEGUNDO VOCAL

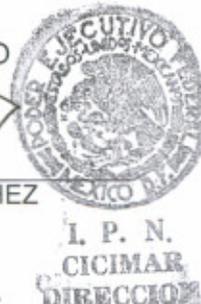
DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ

TERCER VOCAL

MC. ESTEBAN FERNANDO FÉLIX PICO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ





INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes Febrero del año 2004, el (la) que suscribe ALEJANDRO RODRÍGUEZ ROJERO alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS MARINAS con número de registro 890180 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: MC. PEDRO GONZÁLEZ RAMÍREZ y cede los derechos del trabajo titulado: "HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LAS JAIBAS *Callinectes bellicosus* Stimpson Y *C. arcuatus* Ordway (BRACHIURA: PORTUNIDAE) EN BAHÍA MAGDALENA, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: arojero@hotmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

ALEJANDRO RODRÍGUEZ ROJERO

nombre y firma

Índice

	página
I. Glosario de términos	I
II. Lista de tablas.	III
III. Lista de figuras	IV
IV. Resumen.	V
V. Abstract.	VI
1. Introducción.	1
2. Antecedentes.	4
3. Justificación.	7
4. Objetivo.	
4.1. Objetivo general.	9
4.2. Objetivos particulares.	9
5. Materiales y métodos.	
5.1. Area de estudio.	10
5.2. Obtención de las muestras.	13
5.3. Manejo de las muestras.	15
5.4. Procesamiento del contenido estomacal.	17
5.5. Cuantificación y análisis del contenido estomacal.	19
5.6. Determinación del solapamiento de dieta.	20
6. Resultados.	
6.1. Análisis morfológico.	
6.1.1. Morfología de quelípodos.	
6.1.1.1. Morfología de los quelípodos de <i>Callinectes bellicosus</i> .	22
6.1.1.2. Morfología de los quelípodos de <i>Callinectes arcuatus</i> .	24
6.1.2. Morfología de las estructuras bucales.	
6.1.2.1. Morfología de las estructuras bucales de <i>C. bellicosus</i> .	26
6.1.2.2. Morfología de las estructuras bucales de <i>C. arcuatus</i> .	28
6.1.3. Morfología del estómago cardiaco.	
6.1.3.1. Morfología del estómago cardiaco de <i>C. bellicosus</i> .	29
6.1.3.2. Morfología del estómago cardiaco de <i>C. arcuatus</i> .	30

	página
6.2. Determinación del contenido estomacal.	
6.2.1. Contenido estomacal de <i>C. bellicosus</i>.	31
6.2.1.1. Variación mensual en la dieta de <i>C. bellicosus</i>.	33
6.2.1.2. Variación ontogenética en la dieta de <i>C. bellicosus</i>.	35
6.2.1.3. Variación espacial en la dieta de <i>C. bellicosus</i>.	37
6.2.1.4. Relaciones intraespecíficas en la dieta de <i>C. bellicosus</i>.	40
6.2.2. Contenido estomacal de <i>C. arcuatus</i>.	44
6.2.2.1. Variación mensual en la dieta de <i>C. arcuatus</i>.	44
6.2.2.2. Variación ontogenética en la dieta de <i>C. arcuatus</i>.	46
6.2.2.3. Variación espacial en la dieta de <i>C. arcuatus</i>.	49
6.2.2.4. Relaciones intraespecíficas en la dieta de <i>C. arcuatus</i>.	49
6.3. Ecología alimentaria y relaciones interespecíficas.	
6.3.1. Relaciones interespecíficas por sexo y estadio.	53
6.3.2. Comparación de los cambios ontogenéticos de la dieta.	56
6.3.3. Canibalismo.	57
7. Discusión.	
7.1. Estructura y función de quelípodos.	59
7.2. Manipulación de presas.	66
7.3. Morfología y función de las partes bucales.	67
7.4. Estructura y función del molino gástrico.	71
7.5. Contenido estomacal.	73
7.6. Métodos cualitativos y cuantitativos de análisis.	84
7.7. Ecología alimentaria.	
7.7.1. Coexistencia competitiva.	85
7.7.2. Estrategias de eficiencia ecológica.	87
7.7.3. Reparto de nicho.	88
8. Conclusiones.	91
9. Recomendaciones.	93
10. Bibliografía.	94
A. Anexo A. Clasificación de los cangrejos portúnidos (jaibas).	107
B. Anexo B. Adaptaciones de los moluscos a la depredación.	108
C. Anexo C. Lista de especies identificadas en contenidos estomacales.	109
D. Anexo D. La teoría del Nicho.	111

Glosario de Términos

- Amplitud de nicho.** Se refiere al espectro de utilización de recursos de una especie. Cuantitativamente es la desviación estándar de la utilización de un recurso (Hannan y Freeman, 1989).
- Desplazamiento de caracteres.** Son modificaciones, morfológicas, ecológicas, etológicas o fisiológicas que ayudan al reparto de nichos en cualquiera de sus dimensiones. Teóricamente el desplazamiento tiene fundamentos genéticos (Haensh y De Anton, 1976).
- Ecosistema.** Cualquier unidad que incluya la totalidad de los organismos de un área determinada, y que actúe en reciprocidad con su medio ambiente físico (Enkerlin *et al.*, 1997).
- Eficacia alimenticia.** Es la relación entre la ganancia neta de un insumo alimenticio y el tiempo invertido para conseguirla. Guarda relación directa con el valor nutritivo de los tipos alimenticios y su cantidad. Guarda relación inversa con el costo energético de adquisición del alimento y la proporción de tiempo invertido en la alimentación. Es influida por las tasas metabólicas de las especies y por la duración del día (Emlen, 1973).
- Eficacia alimenticia máxima.** Es la máxima relación entre la ganancia de recursos tróficos adquiridos y la energía invertida para conseguirlos. Ecológicamente se puede conseguir de tres formas: a) con un incremento en el reconocimiento de las necesidades de alimentación o dejando de alimentarse de acuerdo a un óptimo rendimiento, b) con un incremento en la habilidad para seleccionar el mejor alimento, y c) con un incremento en la habilidad para localizar, capturar e ingerir un alimento (Emlen, 1973).
- Especies alopátricas.** Especies formadas por separación geográfica que ocupan diferentes áreas de distribución. Normalmente sus nichos están separados aunque ocasionalmente pueden superponerse (Botkin y Keller, 2003).
- Especies simpátricas.** Especies formadas en la misma área de distribución. Especies cercanas en las que normalmente sus nichos están superpuestos en uno o varios ámbitos (Botkin y Keller, 2003).
- Evolución.** Procesos a largo plazo a través de los cuales una población de organismos acumula cambios genéticos que hacen a sus miembros capaces de dejar descendencia que a su vez, propaga esos cambios y los propios a las sucesivas generaciones (Dobzhansky *et al.*, 1981).
- Generalismo.** Cuando una especie tiene una gran amplitud de nicho. Evita la competencia por la amplitud y flexibilidad en la utilización de los recursos (Barryman, 1981).

Laguna costera. Cuerpo de agua costero orientado normalmente en forma paralela al mar y separado de éste por algún tipo de barrera y con una o mas entradas restringidas, y con profundidades normalmente someras (Kjerfve, 1994).

Nicho (Nicho ecológico). Es la ubicación en la cadena trófica de un organismo. Expresa de un modo general y útil como afecta a la tasa de crecimiento poblacional la variación en el ambiente y la competencia por recursos (Hannan y Freeman, 1989).

Omnivoría. Condición en la que un organismo es capaz de alimentarse de una gran diversidad de fuentes alimenticias. Se relaciona con un amplio espectro trófico (Zamora, 1980).

Oportunismo. Condición en la que un organismo es capaz de variar su dieta de acuerdo a la abundancia y disponibilidad del alimento (Zamora, 1980).

Postécdisis (Postmuda). Período inmediatamente posterior a la écdisis en el que el nuevo exoesqueleto adquiere una consistencia mas dura por procesos de calcificación, quitinización o ambos (Barnes, 1977).

Rango de hábitat. Es el ámbito máximo en la distribución de una especie. No depende substancialmente de la capacidad de movimiento, sino de una alta adaptación etológica y alimentaria, actuando sobre una amplia variedad y cantidad de alimentos (Elton, 1966).

Recurso. Todo aquello que puede ser consumido o utilizado por un organismo y que al hacerlo lo vuelve menos disponible para otros organismos (Begon, Harper y Townsend, 1990).

Relación interespecífica. Cualquier tipo de interrelación guardada entre los individuos de una especie determinada con los individuos de otras especies (Henderson y Henderson, 1972).

Relación intraespecífica. Cualquier tipo de interrelación entre los diferentes grupos, cohortes o individuos de una misma especie (Henderson y Henderson, 1972).

Sobreexplotación de un recurso. Agotamiento gradual o degradación de un recurso al que una población tiene acceso libre, no restringido (Enkerlin et al., 1997).

Solapamiento de nicho. Es el grado en el que dos o mas especies, o dos o mas grupos intraespecíficos, comparten un recurso (Hannan y Freeman, 1989).

Territorio. Área que un organismo defiende en contra de otros organismos de su propia especie con el fin de conservar para sí los recursos incluyendo los reproductivos (Enkerlin et al., 1997).

Lista de Tablas

		página
Tabla No. 1	Clases de tallas determinadas en el presente trabajo para <i>Callinectes bellicosus</i> y <i>C. arcuatus</i> .	16
Tabla No. 2	Escala arbitraria de repleción estomacal utilizada en este estudio.	18
Tabla No. 3	Grupos alimentarios (contenidos estomacales principales) determinados para el análisis de contenido estomacal.	19
Tabla No. 4	Escala para el Índice de Solapamiento de Levins con niveles de significancia biológica.	21
Tabla No. 5	Número de organismos colectados durante el muestreo y proporción que se analizó cuantitativamente.	32
Tabla No. 6	Análisis intraespecífico de las dietas de <i>C. bellicosus</i> . Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney.	40
Tabla No. 7	Análisis intraespecífico de <i>C. bellicosus</i> . Resultados del Índice de Solapamiento de Nicho de Levin para el ámbito trófico.	42
Tabla No. 8	Análisis intraespecífico de <i>C. bellicosus</i> . Resultados de la Prueba K no paramétrica de Kruskal-Wallis por bloques (clases de talla y zonas).	43
Tabla No. 9	Análisis intraespecífico de las dietas de <i>C. arcuatus</i> . Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney.	49
Tabla No. 10	Análisis intraespecífico de <i>C. arcuatus</i> . Resultados del Índice de Solapamiento de Nicho de Levin para el ámbito trófico.	51
Tabla No. 11	Análisis intraespecífico de <i>C. arcuatus</i> . Resultados de la Prueba K no paramétrica de Kruskal-Wallis por bloques (clases de talla y zonas).	52
Tabla No. 12	Análisis interespecífico. Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney.	53
Tabla No. 13	Análisis interespecífico. Resultados del Índice de Solapamiento de Nicho de Levin para el ámbito trófico.	54
Tabla No. 14	Lateralidad de la quela mayor observada en hembras y machos de <i>Callinectes bellicosus</i> y <i>C. arcuatus</i> .	62
Tabla No. 15	Relación de los fragmentos de mayor tamaño encontrados en el estómago cardiaco de <i>C. bellicosus</i> y <i>C. arcuatus</i> .	70

Lista de Figuras

		Página
Figura No. 1	Área de estudio. Complejo Lagunar de Bahía Magdalena.	11
Figura No. 2	Vista aérea del Sistema Lagunar de Bahía Magdalena.	12
Figura No. 3	Morfometría general de las jaibas del género <i>Callinectes</i> .	15
Figura No. 4	Anatomía interna de <i>C. bellicosus</i> (macho adulto).	17
Figura No. 5	Desarrollo de las quelas en <i>Callinectes bellicosus</i> .	23
Figura No. 6	Desarrollo de las quelas en <i>Callinectes arcuatus</i> .	25
Figura No. 7	Morfología de las partes bucales de <i>Callinectes bellicosus</i> .	27
Figura No. 8	Morfología de las partes bucales de <i>Callinectes arcuatus</i> .	28
Figura No. 9	Morfología del molino gástrico y los procesos dentiformes de <i>Callinectes bellicosus</i> .	30
Figura No. 10	Morfología del molino gástrico y los procesos dentiformes de <i>Callinectes arcuatus</i> .	31
Figura No. 11	Variación mensual de los principales grupos alimentarios en la dieta de <i>Callinectes bellicosus</i> .	34
Figura No. 12	Variación por clases de talla en la dieta de <i>C. bellicosus</i> .	36
Figura No. 13	Variación por zonas de los grupos alimentarios en la dieta de <i>Callinectes bellicosus</i> .	38
Figura No. 14	Variación por sexo y estadio reproductor en la dieta de <i>Callinectes bellicosus</i> .	41
Figura No. 15	Variación mensual de los principales grupos alimentarios en la dieta de <i>Callinectes arcuatus</i> .	45
Figura No. 16	Variación por clases de talla en la dieta de <i>C. arcuatus</i> .	47
Figura No. 17	Variación por sexo y estadio reproductor en la dieta de <i>Callinectes arcuatus</i> .	50
Figura No. 18	Patrones ontogénicos de la variación en los porcentajes de los grupos alimentarios.	57
Figura No. 19	Manipulación de presas de cangrejos portúnidos.	67

Resumen

"HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LAS JAIBAS *Callinectes bellicosus* STIMPSON Y *C. arcuatus* ORDWAY (BRACHYURA: PORTUNIDAE) EN BAHÍA MAGDALENA, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO".

Se determinaron los hábitos de alimentación y la variabilidad espacial, mensual, intraespecífica e interespecífica de las especies simpátricas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* en el Complejo Lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Asimismo se describió la morfología funcional y el desarrollo de quelípedos, estructuras bucales y molino gástrico en ambas especies. Se encontró que la diferencia de las estructuras alimentarias se refiere especialmente al tamaño relativo de las dos especies. Al analizar el contenido estomacal de 659 ejemplares de *C. bellicosus* y 218 de *C. arcuatus* por los métodos frecuencial y gravimétrico se estableció que las tendencias ontogénicas son hacia el incremento de la depredación sobre gasterópodos y crustáceos pequeños y lo mas probable es que la eficiencia alimentaria durante el verano, al menos en los adultos, se relacione directamente con la disponibilidad de estas presas. Durante el invierno las jaibas probablemente migran o hibernan para evitar la pérdida de energía. Se aplicaron las pruebas no paramétricas de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis a los grupos alimentarios considerados en este trabajo y en general se encontró similitud de dietas. El índice de Levins también estableció una tendencia al solapamiento de dietas intraespecífico e interespecífico, excepto al comparar organismos recién mudados y en interécdisis de *C. bellicosus* y las clases de talla de *C. arcuatus* en donde el solapamiento de dietas fue de moderado a bajo. La coexistencia de estas especies en el sistema estudiado es posible debido a una diferenciación de nichos en los ámbitos espacial y trófico. En la dimensión espacial se observa diferenciación debido a una distribución diferencial, en donde *C. bellicosus* ocupa los ambientes arenosos y *C. arcuatus* los fangosos de manglar; y en la dimensión trófica las diferencias en la dieta se relacionan con las diferencias en el tamaño relativo de las especies y sus estructuras alimentarias.

Abstract

"FEEDING HABITS OF SWIMMING CRABS *Callinectes bellicosus* STIMPSON AND *C. arcuatus* ORDWAY (BRACHYURA, PORTUNIDAE) IN MAGDALENA BAY, BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO".

Feeding habits and spatial, temporal, intraspecific and interspecific variability of the sympatric species *Callinectes bellicosus* and *C. arcuatus* were determined at the complex lagoon of Magdalena Bay, Baja California Sur, México. Morphology relationships and development of quelipeds, mouth parts and gastric mills on both species were studied too. It was found that differences between feeding structures basically depend on the relative size of both species. After analyzing 659 stomach samples of *C. bellicosus* and 218 of *C. arcuatus* by frecuential and gravimetric methods it was established that ontogenetic tendens move to predation's increase over little gastropods and crustaceans, and probably the feeding efficiency during Summer keeps a direct relation to the amount that is available of this items. In winter, swimming crabs probably migrate or hibernate to avoid an energy deficit. Mann-Whitney's and Kruskal-Wallis's non parametric tests were applied to alimentary groups considered in this work and a diet similarity was found. Levin's index also established a tendency to interspecific and intraspecific diet overlap, except to comparate postecdysis and interecdysis *C. bellicosus* organisms and size classes of *C. arcuatus* were the diet overlap was low. The coexistence in the studied area is possible due to the niche differentiation in spatial and trophic dimension. In spacial dimension the differentiation is possible by differential distribution where *C. bellicosus* occupied sand areas and *C. arcuatus* occupied mud areas; and in trophic dimension diet differences have a relation with size differences of species and feeding structures.

1. Introducción.

En las costas de Baja California Sur, los cangrejos portúnidos están representados por 13 especies pertenecientes a los géneros *Arenaeus*, *Cronius*, *Euphylax*, *Portunus* y *Callinectes*. Los integrantes del género *Callinectes* son los organismos de mayores tallas y uno de los más abundantes en zonas someras (Chávez y Fernández, 1976; Román-Contreras, 1986). Se tienen reportadas en la actualidad 17 especies de este género en el mundo, ocupando casi exclusivamente hábitats en aguas costeras muy someras y distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de las costas americanas, europeas y africanas (Williams, 1974; Salgado-Barragán y Hendrickx, 1997).

En el Pacífico Oriental y en particular en el Pacífico Mexicano, se encuentran tres de estas especies; *Callinectes bellicosus*, *C. arcuatus* y *C. toxotes*, todas ellas con gran similitud morfológica y variabilidad intraespecífica (Hendrickx, 1984; Campos y De Campos, 1989).

Callinectes bellicosus se distribuye desde San Diego, California (E.U.A.) hasta Bahía Almejas, Baja California Sur, (México) en la costa occidental de la Península de Baja California. En el Golfo de California su distribución se extiende hacia el sur hasta Bahía de La Paz en el lado peninsular y Topolobampo, Sinaloa, en el lado continental (Brusca, 1973; Morris **et al.**, 1980). El hábitat de esta especie lo constituyen principalmente los fondos arenosos. Dado su gran tamaño (hasta 155 mm de ancho de caparazón sin espinas), en Baja California Sur esta especie es capturada en la pesca comercial durante casi todo el año con excepción de los meses de diciembre y enero (González **et al.**, 1990).

C. arcuatus presenta una distribución que incluye desde Los Angeles, California (E.U.A.) hasta las Islas Galápagos y su correspondiente lado continental en Ecuador, América del Sur. Se encuentra generalmente en fondos arenosos-fangosos, lagunas, estuarios, canales de manglar y desembocaduras de ríos (Williams, 1974; Hendrickx, 1984). En Baja California Sur esta especie está muy poco representada en la pesca comercial debido a su menor talla y a su distribución submareal, especialmente en ambientes de manglar.

C. toxotes se distribuye desde Cabo San Lucas, Baja California Sur y el estuario del Río Piaxtla, Sinaloa hasta el extremo norte del Perú (Hendrickx, 1984).

Los cangrejos portúnidos (Familia Portunidae) llamados comunmente jaibas, son clasificados principalmente como carnívoros-oportunistas y son importantes depredadores de moluscos y crustáceos regulando las poblaciones locales de sustratos suaves y desprotegidos (Su Sponaugle, 1990) y aún de comunidades de sustrato duro (Eggleston, 1990). Los portúnidos están dotados tanto de estructuras bucales como de un molino gástrico calcificado, que en conjunto con un par de quelas desarrolladas y una anatomía fuerte y ligera, los proveen de un eficiente equipo de depredación.

Por otra parte la gran talla de sus adultos (hasta 175 mm de ancho de caparazón "CW" en *Callinectes sapidus*; Valencia y Campos, 1996), su naturaleza agresiva y su habilidad natatoria han colocado a algunos miembros de esta familia en el tope de las redes tróficas en diversas comunidades bentónicas someras, al lado de otros grandes depredadores como peces y aves (Kneib, 1982). El análisis de la estructura de asociaciones de crustáceos decápodos, muestra igualmente a los cangrejos portúnidos como los integrantes más conspicuos en diversas comunidades (Williams, 1978; Abello y Cartes, 1987; Barshaw y Able, 1990), aunque diferentes estudios de abundancia indican una marcada variación anual (Dudley y Judy, 1973; Orth y van Montfrans, 1987).

Por otro lado, en México la pesquería comercial de jaibas del género *Callinectes* se realiza principalmente en los estados de Tamaulipas y Veracruz; sin embargo, en algunos estados del Pacífico mexicano como Nayarit, Sinaloa y Baja California Sur el consumo doméstico local es importante. Aunque las estadísticas en este rubro no son exactas para el estado de Baja California Sur, se estima que esta pesquería ha tenido una producción promedio de 800 ton/año en la última década, que puede llegar a ser hasta del 30% del consumo total de pesca en ciertas localidades y en ciertas épocas (SAGARPA, 2000).

Según los estudios realizados por el Instituto Nacional de Pesca la jaiba café o *guerrera* (*C. bellicosus*) contribuye con el 75% de la captura comercial en el Pacífico Mexicano mientras que la jaiba azul o cuata (*C. arcuatus*) lo hace con el 24% de esta. En Baja California Sur se ha generalizado el uso de trampas jaiberas especialmente en Puerto San Carlos, Bahía Magdalena. En este contexto se requiere inducir el aprovechamiento responsable de las especies de jaiba sin afectar su capacidad de renovación, por lo que se hacen necesarios estudios biológicos, y pesqueros en su caso, de las especies relacionadas para mantener o incrementar la productividad del recurso jaiba sin afectar el ambiente (SAGARPA, 2003).

El semicultivo de jaibas también podría constituir un importante generador de recursos como lo ha sido en la Bahía de Chesapeake en Estados Unidos, en donde desde hace más de un siglo producen jaiba entera, pulpa de jaiba y jaiba suave, estas dos últimas principalmente para exportación (Haefner, 1985).

El estudio de la alimentación de las especies proporciona elementos para la elaboración de alimentos preparados que puedan ser utilizados en posteriores estudios de nutrición con fines de desarrollar el cultivo de jaibas.

2. Antecedentes

A pesar de que casi no existe información sobre las especies *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* en las áreas estudiadas en el presente trabajo, se presentan a continuación los antecedentes sobre contenido estomacal, manipulación de presas, morfología funcional de las estructuras alimentarias y relaciones competitivas intraespecíficas e interespecíficas en cangrejos braquiuros y se mencionan las investigaciones realizadas en las especies estudiadas.

Contenido estomacal. El estudio de la alimentación de las jaibas por medio del análisis del contenido estomacal y de observaciones de campo ha permitido obtener una amplia información en los hábitos alimentarios de estos portúnidos. Esto incluye el conocimiento de la variación ontogenética de la dieta (Chávez y Fernández, 1976; Choy, 1986; Stoner y Buchanan, 1990), el solapamiento de dietas y la variación interespecífica (Caine, 1974; Ropes, 1989; Stoner y Buchanan, 1990), las variaciones espaciales de la dieta (Wear y Haddon, 1987), los patrones diarios de actividad alimentaria (Caine, 1974; Choy, 1986; Wasseberg y Hill, 1987), los tiempos de llenado y evacuación gástrica (Choy, 1986; Wasseberg y Hill, 1989), los niveles de canibalismo (Chávez y Fernández, 1976), así como el impacto real o potencial sobre especies de importancia comercial (Cunningham y Hughes, 1984; Wear y Haddon, 1987; Su Sponaugle, 1990).

Paul (1981) estudió la dieta natural de *Callinectes arcuatus* en las costas de Sinaloa y encontró que está constituida principalmente por pequeños crustáceos y moluscos y que su variación se presenta sobre todo en los meses fríos. También reportó pequeños valores de canibalismo. El mismo autor reportó que la depredación de esta jaiba sobre especies de importancia comercial no es significativa (Paul, 1982).

Manipulación de presas. Otra manera de enfocar los estudios sobre patrones de alimentación en crustáceos braquiuros es por medio de ensayos de laboratorio, en los que se observan los mecanismos de manipulación de presas para intentar buscar relaciones causales con la morfología funcional de los quelípedos (Williams, 1978; ap Rheinallt y Hughes, 1985), la selectividad de tallas de presa (Hughes y Seed, 1981; ap Reinhallt, 1986; Ameyaw-Akumfi y Hughes, 1987; Bisker y Castagna, 1987; Eggleston, 1990), diferentes tipos de sustrato utilizado por las especies presa (Su Sponaugle, 1990) y con las

diferencias entre las clases de talla de los depredadores y las tasas de depredación y consumo (Hughes y Seed, 1981; Bisker y Castagna, 1987; Su Sponaugle, 1990; Wassemberg y Hill, 1987).

No existen trabajos específicos de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* sobre manipulación de presas sin embargo Paul (1981) reportó, sin incluir detalles, la forma en la que *C. arcuatus* depreda sobre algunos pequeños moluscos.

Morfología funcional. El estudio de la morfología funcional de las estructuras alimentarias de los crustáceos decápodos es esencial para la interpretación causal de fenotipo-utilización. Diversos estudios han relacionado los hábitos alimentarios con la morfología funcional de los quelípedos, estructuras bucales y el molino gástrico en organismos adultos (Suthers y Anderson, 1981; Schembri, 1982a; Schembri, 1982b; Suthers, 1984; Blundon, 1988), o su desarrollo durante las fases larvianas planctónicas, las fases metamórficas y las postlarvas o juveniles bentónicos (Factor, 1989). No se encontraron trabajos realizados sobre la morfología funcional de *C. bellicosus* o *C. arcuatus*.

Relaciones competitivas. En 1926 G. B. Grinnell señaló que dos especies con aproximadamente los mismos hábitos alimentarios no permanecen en equilibrio por mucho tiempo en la misma región; la idea fue tomando forma hasta que en 1934 G. F. Gause estableció su Principio de Exclusión Competitiva, que constituyó la idea central de la teoría clásica de la competencia; después, en 1957 G. E. Hutchinson estableció la idea del nicho N-dimensional y diversos autores realizaron extensiones teóricas a estos modelos (Whittaker y Levin, 1975). De esta manera la teoría ecológica estudia la ocurrencia o distribución de las especies en un tipo o intervalo de ambientes, mientras que la teoría del nicho se enfoca hacia el modo en que las especies se relacionan en el mismo ambiente y comunidad, analizando principalmente las formas en las que se realiza el reparto de recursos (Anexo D).

En este marco, se ha llegado a determinar que la coexistencia de las especies o simpatría se consigue manteniendo en niveles de equilibrio a la competencia o bien estableciendo una relación no competitiva. Para llegar a la coexistencia no competitiva es necesaria una diferenciación de nicho en cualquiera de sus n-dimensiones que puede conseguirse por uno o varios de los siguientes mecanismos condicionantes: Desplazamiento de caracteres (Van Valen, 1965; Dobzhansky **et al.**, 1981; Pennisi, 1998); desplazamiento etológico (Emlen, 1973); efectos de densodependencia mayores que efectos de competencia (Hannan y Freeman, 1989); capacidad de porte mayor que las densidades críticas

correspondientes (Barryman, 1981); existencia de sistemas abiertos y mecanismos dependientes de la densidad relativa como alta depredación o canibalismo (Brown, 1997); competencia intraespecífica mayor que interespecífica (Emlen, 1973); distribución diferencial (Terborgh, 1971; Diamond, 1973; Sneigrove y Butman, 1994); talla diferencial de las estructuras alimentarias (Schoener, 1974); oportunismo, generalismo o especialización separada (Barryman, 1981); o reparto de hospederos en parásitos (Pimentel, 1968; Price, 1971).

En las especies estudiadas en el presente trabajo no hay investigaciones específicas sobre relaciones competitivas, sin embargo algunos trabajos nos pueden dar una idea del reparto de recursos entre ellas. Norse (1977) estudió la distribución de diversas especies del género y hace mención de sus diferencias de distribución pero sin realizar ningún análisis sobre su simpatría. Paul (1982) estudió la distribución y abundancia de *C. arcuatus* en un sistema lagunar de Sinaloa y determinó que su mayor abundancia se presenta en los ambientes fangosos de los esteros, pero no hace ninguna mención de algún tipo de reparto de recursos con otras jaibas. Hendrickx (1992, 1993) reportó la distribución de las dos especies citando principalmente otras fuentes ya que no se realizaron estudios extensos sobre su distribución, abundancia y co-existencia. Salazar-Torres (2002) reportó migraciones de *C. arcuatus* desde aguas mas abiertas hacia los esteros, principalmente de hembras maduras, sin embargo no señaló ninguna relación causal con el reparto de nicho. Mesnick y Varela Romero (2002) aportaron datos preliminares sobre la abundancia, estructura e impacto de la pesca artesanal sobre las poblaciones de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* en un área de esteros en Sonora, sin revisar algún tipo de relación competitiva.

3. Justificación

Los factores que afectan o imposibilitan la conservación, el desarrollo y el adecuado aprovechamiento de un recurso marino son varios, desde la falta de una base de datos biológicos que sirva como marco de apoyo en su explotación, hasta una administración deficiente incluyendo políticas de apertura y subsidios (Pauly *et al.*, 1998). Para enfrentar el decremento de los stocks pesqueros de muchas partes del mundo se requiere la aplicación de criterios tanto económicos y sociales como biológicos (Botsford *et al.*, 1997; Pennisi, 1998).

Los recursos carcinológicos no son la excepción y en la actualidad son pocas las especies de importancia económica que se encuentran sujetas a un manejo científico de sus poblaciones (Haefner, 1985). Por ejemplo, el xántido *Menippe mercenaria* es pescado con trampas en los Estados Unidos aprovechando únicamente los quelípedos de sus adultos, existe una talla mínima de quelípedo y un período de veda adecuado para proteger en el verano a las hembras reproductoras. El caso del cáncrio *Cancer magister* es similar; se pescan únicamente organismos machos con una talla mínima de captura y existe una veda coincidente con el periodo de muda de los machos (Echrhardt y Restrepo, 1989).

Para poner en práctica medidas adecuadas de manejo de recursos que tengan equilibrio entre el beneficio de la comunidad y la conservación de estos, es necesario evaluar no solo factores socioeconómicos sino también aquellos de tipo técnico-científico que nos permitan cuantificar las poblaciones y tener información acerca de su distribución, abundancia y el papel que ocupan en el ecosistema (Arzate, 1987; Bostford *et al.*, 1997). De esta manera, la finalidad de cualquier investigación sobre un recurso pesquero como son las jaibas (*Callinectes* spp.) de Bahía Magdalena es poder llevar a la práctica las medidas mencionadas. En el área de Bahía Magdalena se ha desarrollado tradicionalmente la pesca de sardina (*Opisthonema libertate* y *Sardinops caeruleus*) y en menor grado la pesca de escama, siendo las pesquerías más redituables las de almeja catarina (*Argopecten ventricosus*) y de camarón (*Farfantepenaeus californiensis* y *Lithopenaeus stilirostrys*). Sin embargo la veda de estas especies durante gran parte del año obliga a los pescadores a buscar otras fuentes de ingreso; esta alternativa la brinda el recurso "jaiba", que en Bahía Magdalena está representado por las especies simpátricas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*.

Las jaibas parecen ser uno de los eslabones más importantes en las redes tróficas de ciertos hábitats marinos someros como es el caso del Complejo Lagunar de Bahía Magdalena (Félix-Pico y García-Domínguez, 1993) y el estudio de su dieta y ecología alimentaria es esencial para completar el conocimiento del papel funcional de estos organismos en el ecosistema.

Los hábitos alimentarios constituyen el aspecto más significativo del nicho ecológico (en el ámbito trófico) ocupado por estas especies y son un factor importante en la determinación de relaciones interespecíficas con organismos de importancia comercial en el área, como es el caso de la almeja catarina, los camarones y algunos peces. Asimismo el conocimiento de estos hábitos constituye el primer paso en el establecimiento de cultivos o semicultivos de estas especies que probablemente existirán cuando la productividad natural del área disminuya por sobreexplotación o cuando esta no alcance para satisfacer las necesidades de la comunidad pesquera.

4. Objetivo

4.1. Objetivo general.

Determinar la dieta, la morfología de las estructuras alimentarias y la ecología alimentaria de las jaibas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* y las relaciones alimentarias intraespecíficas e interespecíficas en el Complejo Lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur.

4.2. Objetivos particulares.

Hábitos alimentarios:

- a) Determinar el espectro alimentario y su variación mensual, espacial y ontogénica.
- b) Determinar los hábitos alimentarios analizando la temporada de mayor actividad alimentaria y depredadora, así como los grupos alimentarios preferenciales o incidentales.
- c) Determinar los niveles de canibalismo y la incidencia de depredación sobre especies de importancia comercial en el área.

Morfología funcional:

- a) Determinar la estructura y el desarrollo de quelípodos, estructuras bucales y molino gástrico.
- b) Relacionar las diferencias en la morfología alimentaria de ambas especies con sus hábitos de alimentación.

Ecología alimentaria:

- a) Determinar la similitud de dieta interespecífica e intraespecífica.
- b) Determinar los índices de solapamiento de nicho, para el ámbito trófico, interespecífico e intraespecífico.
- c) Explicar los posibles mecanismos de coexistencia de las dos especies en el área.

5. Materiales y Métodos

5.1. Área de estudio.

Descripción General. El Complejo Lagunar de Bahía Magdalena está localizado en la Costa Occidental de Baja California Sur entre los 24° 15' y 25° 20' N, y 111° 30' y 112° 15' W, ocupando un área de 1390 Km². Como región prioritaria marina, pertenece a la Provincia Californiana y es zona de influencia del fenómeno de "El Niño" con efectos variables sobre los recursos de la bahía. (Arriaga-Cabrera **et al.**, 1998). En el sistema lagunar prevalece una situación antiestuarina a lo largo de todo el año debido a que la evaporación es superior a cualquier aporte de agua dulce, ya sea por escurrimiento o por precipitación pluvial. La temperatura y salinidad son más elevadas que en el océano adyacente y sus gradientes observan una relación simple e inversa con la profundidad (CONABIO y Secretaría de Marina, 1996). Los valores superficiales de la concentración de oxígeno están determinados principalmente por movimientos advectivos, así como por la respiración y fotosíntesis de los organismos, siendo la distribución de temperaturas menos importante como fuente de variación de estas concentraciones. La temperatura superficial alcanza su máximo a fines del verano (23-28 °C) y el mínimo se presenta en primavera (16-23.6 °C). Las salinidades más bajas se observan hacia las bocas (34-34.5 ‰) (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1977).

La región de Bahía Magdalena está considerada como un área de alta productividad (Solis-Weiss y Méndez-Ubach, 1986; Gaxiola y Alvarez Borrego, 1987), en donde los subsidios de nutrientes inorgánicos provienen fundamentalmente de las aguas oceánicas vecinas. La producción secundaria es también de magnitud considerable. Se reportan importantes capturas de sardina y carela (García-Franco **et al.**, 2001), importantes densidades de camarón japonés (*Sicyonia* spp.), así como de camarón azul (*Litopenaeus stylirostris*) y camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) en ese orden (Hernández-Vázquez **et al.**, 1978). La pesca artesanal es muy importante para la supervivencia de la población humana asentada en la región; la producción de almeja catarina, camarón, pesca de escama y jaiba, ocupan un renglón importante (Félix-Pico **et al.**, 1995). Por sus características geográficas, hidrográficas y biológicas el complejo lagunar se divide en 3 zonas perfectamente diferenciadas (Contreras, 1993) (Figura 1).

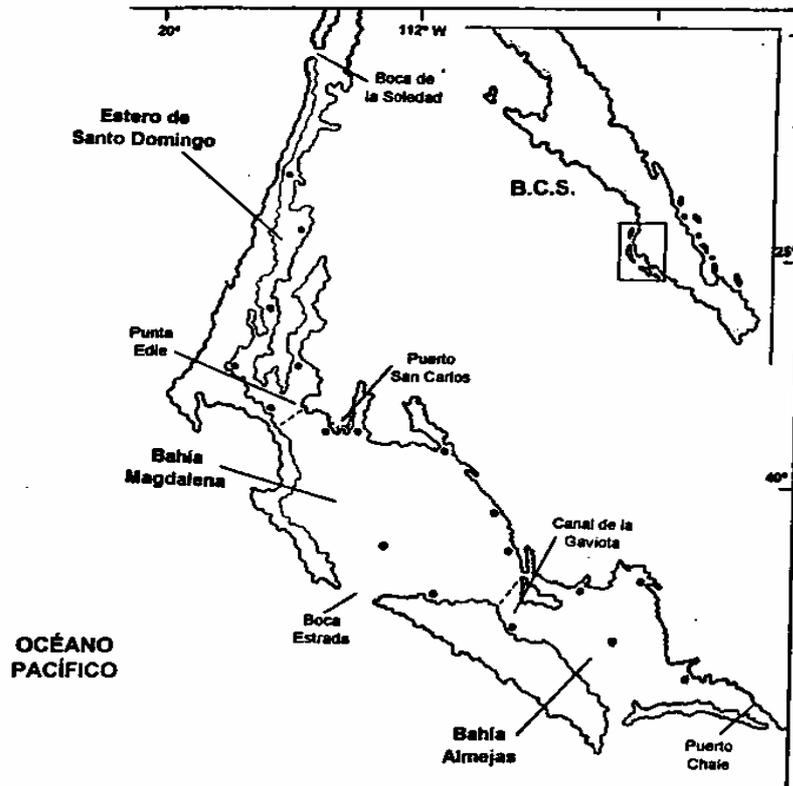


Figura No. 1 Área de estudio. Complejo Lagunar de Bahía Magdalena. Las líneas punteadas separan arbitrariamente las tres zonas de estudio y los puntos negros señalan las estaciones de muestreo: Estero de Santo Domingo (6 estaciones), Bahía Magdalena (7 estaciones) y Bahía Almejas (5 estaciones).

Estero de Santo Domingo. Desde Boca de La Soledad hasta Punta Edie. Ocupa un área de 137.12 Km². Presenta forma irregular con una gran cantidad de esteros y canales con profundidad media de 3.5 m. Los canales son relativamente angostos (0.02-2.0 Km) y paralelos a la costa, y están bordeados por una densa vegetación de *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*. De acuerdo a la clasificación de Lankford esta zona está constituida por lagunas de barrera someras. Debido a una elevada tasa de evaporación se presentan temperaturas (37.3-39.2 °C) y salinidades (34.5-43.9 ‰) altas. La zona se ve influenciada por el océano a través de la Boca La Soledad al norte y por Bahía Magdalena al sur. En general presenta valores menores de nutrientes inorgánicos que el resto del complejo (Lankford, 1977).

Bahía Magdalena. Se extiende desde Punta Edie hasta el canal La Gaviota. Ocupa un área de 882.74 Km² (Fig. No. 2). En general presenta los valores menores de temperatura y salinidad del complejo lagunar. Influenciada por el Océano Pacífico a través de Boca Estrada, que tiene una profundidad de 38 m.



Figura No. 2 Vista aérea de Bahía Magdalena. Se aprecia al Sur (izquierda de la fotografía) Bahía Almejas, al centro Bahía Magdalena y al Norte la entrada del Estero de Santo Domingo.

La región oeste de la bahía presenta un fenómeno semejante a una surgencia a través de todo el año, aportando nutrientes a la superficie que elevan la productividad de la bahía. En la región norte de Bahía Magdalena puede observarse una gran cantidad de bajos descubiertos durante bajamar, y es esta región, la de mayor concentración de nutrientes inorgánicos (Arriaga-Cabrera *et al.*, 1998).

Bahía Almejas. Se extiende desde el canal La Gaviota hasta Puerto Chale. Ocupa un área de 369.97 Km² y está conectada a Bahía Magdalena por un canal de 2.5 Km de ancho. La bahía está más influenciada por Bahía Magdalena que por el océano, aunque ambas bahías están conectadas a través de una boca muy somera (3-7 m) que incluso no permite la navegación. Al igual que la región norte del Complejo Lagunar de Bahía Magdalena, presenta una gran cantidad de bajos que quedan al descubiertos durante bajamar; presenta temperaturas y salinidades altas (Lankford, 1977).

5.2. Obtención de las muestras.

Se realizaron muestreos mensuales en el Complejo Lagunar de Bahía Magdalena durante el período de junio de 1988 a mayo de 1989. La obtención de las muestras fue realizada por cuatro diferentes técnicas que se describen a continuación:

Muestreo de la pesca comercial. Para la pesca comercial de la jaiba *Callinectes bellicosus* se utilizan principalmente chinchorros agalleros de 7.6-10.2 cm de luz de malla y de 150-250 m de longitud, colocados en las cercanías de la boca del Estero San Carlos. También son utilizadas las llamadas redes de cuchara con las cuales se pesca a las jaibas desde las embarcaciones de los pescadores, por lo que la captura se ve restringida a lugares someros y con buena visibilidad. Asimismo, se utilizan aros jaiberos, los cuales están contruidos con un simple aro de varilla de aproximadamente 1 m de diámetro con malla y funciona colocando carnada en el centro, se deposita en el fondo mediante una boya y se espera a que se aglomeren las jaibas para después ser levantado desde la superficie manteniendo el aro en forma horizontal.

Las jaibas se recolectaron directamente de la pesca comercial en el momento en que los pescadores llegaban a las playas para descargar la captura. El tamaño de las muestras dependió de la cantidad de jaibas que los pescadores tuvieron para vender.

Muestreo con chinchorro. Para tener acceso a organismos de diferentes clases de talla, se unieron dos chinchorros de diferente tamaño; uno tipo agallero de 6.3 cm de luz de malla y el otro tipo sardinero de 2.5 cm de luz de malla, aproximadamente a 1 km de la línea de costa frente a un lugar denominado Las Palapas cerca de la Boca del Estero San Carlos. Los chinchorros se colocaban al anochecer perpendicularmente a la costa y se recogían al amanecer. La profundidad promedio se mantuvo entre 2 y 4 m dependiendo de las mareas. La longitud de los dos chinchorros unidos fue de 100 m aproximadamente.

Muestreo con fisga. Este muestreo se realizó dentro del Estero San Carlos cerca de la boca a un costado de Las Palapas. La captura con este arte de pesca se llevó a cabo durante el día, generalmente al amanecer (7:00 a 9:00 h), sin embargo se hicieron algunos muestreos vespertinos (17:00 a 20:00 h) para comparar el contenido estomacal de las jaibas capturadas a diferentes horas del día, ya que diversos

autores (Williams, 1974; Paul, 1981; Wassenberg y Hill, 1987) atribuyen a las jaibas una actividad alimentaria con picos al amanecer y al atardecer.

El área de muestreo estuvo constituida por una zona de manglar con sedimento fangoso, un lecho poco denso de algas, principalmente *Ulva* sp. y una playa arenoso-fangosa constituyente interior de la barra de arena que forma la boca del estero. La profundidad del muestreo no excedió de 1 m. Esta técnica requirió cierto cuidado al recolectar a los organismos ya que las jaibas con el estómago dañado no podían incluirse en el estudio.

Muestreo con red de arrastre. Por medio de una red de arrastre (red de prueba o chango camaronero) de aproximadamente 2.5 cm de luz de malla en las paredes y de 1.2 cm en el cono colector, se cubrió una red de 18 estaciones a lo largo del Complejo Lagunar de Bahía Magdalena. La información se agrupó en tres áreas de estudio (Fig. 1). La boca de la red es de casi de 4 m de ancho por lo que el área de arrastre fue de 2,700 m² en cada estación, considerando una velocidad de arrastre de 2 nudos y una amplitud de red de 75%.

El muestreo fue apoyado por una lancha (CICIMAR-03) con motor fuera de borda de 65 HP. Cada estación se ubicó a aproximadamente 1 km de la costa excepto en la zona de canales donde no fue posible hacerlo; los arrastres se realizaron paralelamente a la costa a razón de 15 minutos cada uno. El muestreo por arrastre es esencial para la colecta de organismos de tallas pequeñas (Santos **et al.**, 1995).

5.3. Manejo de las muestras.

Fijación y preservación. Una vez obtenidas las muestras por cualquiera de los métodos antes descritos, se procedió a su fijación para trasladarlas al laboratorio. Esto se logró sacrificando inmediatamente a los organismos inyectando una solución de formaldehído al 10% según recomiendan diversos autores (Ortiz y Paredes, 1982; Wear y Haddon, 1987; Stoner y Buchanan, 1990). Una vez fijados, se colocaron en cubetas selladas y etiquetadas para trasladarlos al Laboratorio de Invertebrados del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.

En el laboratorio, los organismos fueron cambiados a una solución de alcohol isopropílico al 50% como preservador. Stoner y Buchanan (1990) utilizaron esta solución al 70%, sin embargo con la concentración empleada no se tuvieron problemas de preservación.

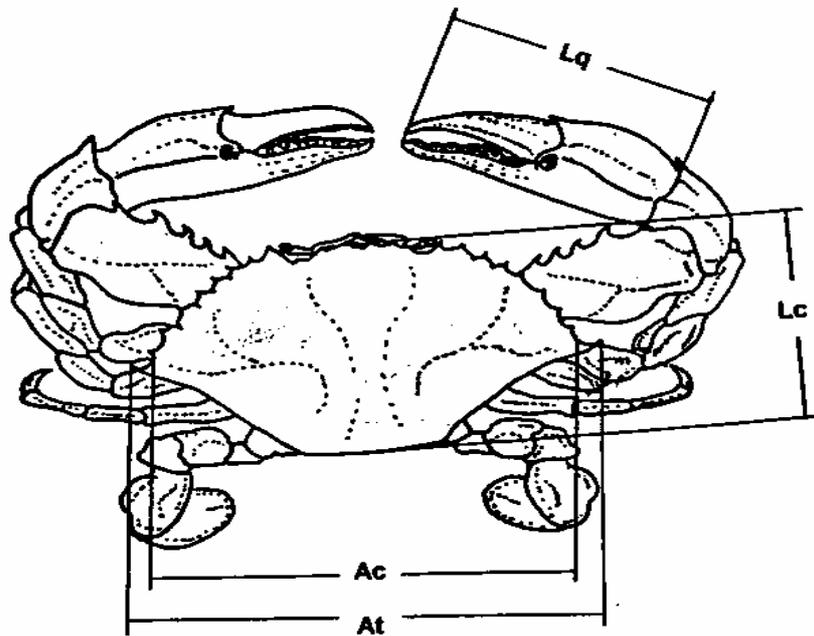


Figura No. 3 Morfometría general de las jaibas del género *Callinectes*. **Lq**=longitud de la quela que corresponde con la longitud del propodus, **Lc**=longitud del cefalotorax, **At**=ancho total del cefalotorax y **Ac**=ancho del cefalotorax hasta la base del último par de espinas.

Morfometrías. Las jaibas fueron identificadas utilizando la clave de identificación de Hendrickx (Hendrickx, 1993). Posteriormente fueron medidas con regla, al mm más cercano, tomando los siguientes datos; la longitud del cefalotórax (**L**), el ancho del cefalotórax hasta la base de las espinas laterales (**Ac**), el ancho del cefalotórax considerando las espinas laterales (**At**) y la longitud del quelipodo (**Lc**) (Fig. 3). El peso húmedo de cada jaiba fue obtenido mediante una balanza electrónica con precisión de 0.1 g. Se guardaron muestras para determinar la morfología de quelipodos y estructuras bucales.

Determinación del sexo y estadio reproductivo. Cada jaiba fue diferenciada por sexo, y entre las hembras se registró cada hembra juvenil, hembra madura y hembra ovígera. Se hicieron también observaciones sobre el estadio de muda, sobre apéndices en regeneración y sobre la cantidad y características de los organismos epibiontes y parásitos.

Determinación de las clases de talla. Para la separación por clases de talla (Tabla No. 1) se utilizó una modificación a las clases propuestas por otros autores para el género *Callinectes* considerando el ancho del caparazón sin espinas laterales (**Ac**) (Paul, 1981; Chazaro-Olvera *et al.*, 2000).

Tabla No. 1 Clases de talla de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* determinadas para el presente trabajo. El criterio utilizado fue básicamente el estadio reproductivo. Los adultos son sexualmente maduros y los subadultos se encuentran en período de maduración.

Clase	Tipo de individuos	Ac
a) <i>Callinectes bellicosus</i>		
1	Juveniles machos y hembras.	20 - 66 mm
2	Subadultos machos y hembras. Algunas hembras maduras.	67 - 112 mm
3	Machos y hembras adultos; hembras ovígeras.	113-162 mm
b) <i>C. arcuatus</i>		
1	Juveniles machos y hembras.	20 - 46 mm
2	Subadultos machos y hembras; algunas hembras maduras.	47 - 73 mm
3	Machos y hembras adultos; hembras ovígeras.	74 - 100 mm

Morfología funcional. Para determinar la morfología de las estructuras alimentarias de ambas especies, se seleccionaron cinco jaibas de cada clase de talla en las dos especies, ya que diversos autores señalan que existe poca variabilidad intraespecífica en la morfología de las partes bucales y el molino gástrico de los braquiuros (Fretter y Graham, 1976; Suthers, 1984; Suh y Nemoto, 1988; Stoner y Buchanan, 1990). Dado que no se encontraron diferencias significativas en la morfología de juveniles y adultos, se utilizaron organismos adultos para las descripciones finales.

5.4. Procesamiento del contenido estomacal.

Los estómagos cardiacos de las jaibas (Fig. 4) fueron removidos por disección y después de ser lavados con agua corriente se colocaron en frascos opacos de aproximadamente 50 ml de capacidad, inmersos en una solución de isopropanol al 50%.

Cada estómago fue vaciado sobre un vidrio de reloj y se separó el contenido bajo un microscopio estereoscópico con máxima resolución de 4x. Generalmente un aumento de 2.5x fue suficiente para separar los contenidos estomacales en tipos alimenticios.

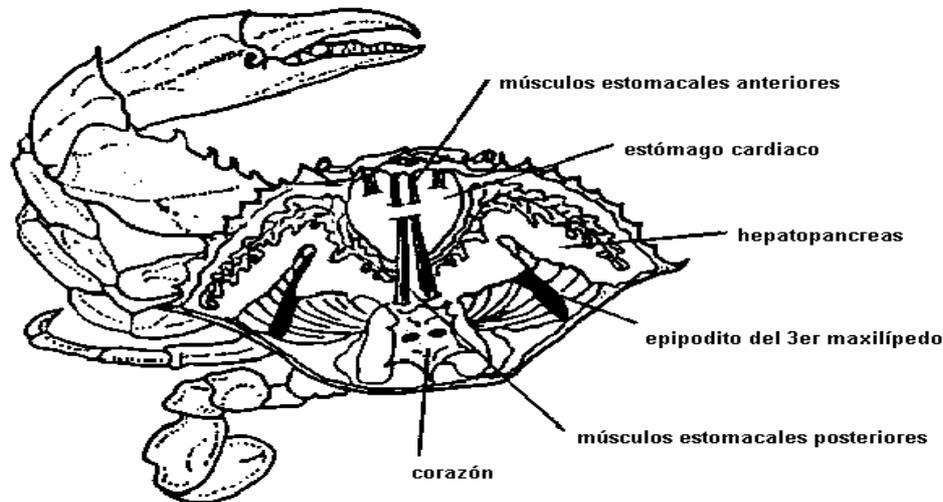


Figura No. 4 Anatomía interna de *Callinectes bellicosus* (macho adulto). Se observa la posición muy anterior del estómago cardiaco. No existen diferencias reportadas en la anatomía interna entre juveniles y adultos, sin embargo se utilizó un adulto para la descripción.

Escala de repleción. Se realizó una estimación visual del llenado relativo de los estómagos revisados de acuerdo a la escala presentada en la Tabla 2. Esta escala es una modificación a las propuestas anteriormente con mayor cantidad de niveles (Williams, 1982; Abello y Cartes, 1987; Wear y Haddon, 1987). Para el análisis cuantitativo únicamente se emplearon los estómagos de los niveles **2**, **3** y **4** siguiendo la recomendación de Paul (1981) de utilizar únicamente estómagos cuando menos llenos a la mitad a fin de eliminar sesgos en los resultados. El contenido de los estómagos de los niveles **0** y **1** se consideraron solo para completar un listado de especies de las presas identificables (Anexo C).

Tabla No. 2 Escala de repleción estomacal utilizada para el presente trabajo. Para los análisis cuantitativos solo se utilizaron los estómagos con una repleción igual o mayor al 50 por ciento.

Nivel	Característica	Llenado relativo
Nivel 0	Estomago completamente vacío	0.0 %
Nivel 1	Estomago lleno a 1/4 de su capacidad	25 %
Nivel 2	Estomago lleno a 1/2 de su capacidad	50 %
Nivel 3	Estomago lleno a 3/4 de su capacidad	75 %
Nivel 4	Estomago completamente lleno	100 %

Índice de vacuidad. Con los datos proporcionados por la escala de repleción anterior, se calculó un índice de vacuidad (**V**), en el cual se relacionan los estómagos vacíos (**Ev**) y el número de estómagos analizados (**N**) (Joll y Phillips, 1984; Arnaud y Miquel, 1985).

$$V\% = E_v / N \times 100$$

Identificación de grupos alimenticios. La identificación de cada tipo se llevó hasta el nivel posible (Light, 1961; McLean, 1978; Brusca, 1973; Gotshall, 1987) como "grupos arbitrarios", ya que estudios preliminares (Tararam **et al.**, 1985; Wahle, 1985; Wear y Haddon, 1987; Ropes, 1989) manifiestan la poca utilidad en el uso de niveles taxonómicos, debido a la facilidad de identificación diferencial dependiendo de la resistencia a la digestión, el tamaño y la abundancia del alimento. Los grupos alimenticios determinados se presentan en la Tabla 3.

Tabla No. 3 Grupos alimentarios (contenidos estomacales principales) de las jaibas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* determinados y utilizados para los análisis cuantitativos del presente trabajo. En la última columna se indica el tipo de restos que pudieron identificarse.

#	Tipos alimenticios	Material encontrado
Tipo 1	Materia orgánica	Tejidos suaves y no identificables
Tipo 2	Materia inorgánica	Arena, arcilla, pequeñas rocas y conchieria desgastada
Tipo 3	Moluscos gasterópodos	Fragmentos de concha y opérculos
Tipo 4	Moluscos bivalvos	Fragmentos de valvas y valvas enteras
Tipo 5	Crustáceos	Quelras, patas y fragmentos de exoesqueleto
Tipo 6	Peces	Escamas, restos y huesos
Tipo 7	Vegetales	Fragmentos del talo y frondas
Tipo 8	Jaibas (<i>Callinectes</i> spp.)	Quelras, patas nadadoras y fragmentos del exoesqueleto

5.5. Métodos de cuantificación y análisis del contenido estomacal.

Para cuantificar el contenido estomacal y los grupos alimenticios se utilizaron los siguientes métodos cuantitativo (gravimétrico) y cualitativo o semicuantitativo (frecuencial):

Método gravimétrico (Williams, 1981; Arnaud y Miquel, 1985). Los tipos diferenciados se colocaron sobre portaobjetos o cubreobjetos, dependiendo de su cantidad, y pesados en una balanza analítica con exactitud de 0.001 g, obteniendo el peso de cada tipo alimenticio al restar la diferencia del peso del cubreobjetos (generalmente en decigramos). Después se obtuvieron las proporciones de los pesos parciales para cada muestra:

$$\%G = W_{\text{parcial}} / W_{\text{total}} \times 100$$

Método de frecuencia de ocurrencia (Hyslop, 1980; Williams, 1981). Para la aplicación de este método se determinó primero el número de muestras totales (**N**), es decir, el número total de estómagos utilizados en el análisis cuantitativo y el número de muestras en el que se encontró cada tipo alimenticio (**n**). La frecuencia de aparición se estimó en porcentaje de cada grupo a través de la siguiente relación:

$$\%F = \frac{n}{N} \times 100$$

5.6. Determinación del Solapamiento de Dieta.

Similitud dietética. Para determinar la similitud de dieta intraespecífica e interespecífica se utilizó la **Prueba U** no paramétrica de Mann-Whitney (2 g.l.) (Mendenhall y Reinmuth, 1978; Leach, 1979), ya que algunos autores señalan a este método analítico como el mejor para comparar hábitos alimenticios (González-Gurriarán *et al.*, 1989; Elorduy-Garay y Caraveo-Patino, 1994; Sánchez, 1994). La prueba es de 2 g.l. significativa para $Z_{\alpha} \geq 1.96$ y $\alpha=0.05$.

$$Z = U - (n_1 n_2 / 2) / (n_1 n_2 (n_1 + n_2 + 1) / 12)^{1/2}$$

En donde; **Z** es el estadístico de la distribución normal, **n₁** y **n₂** son las dos muestras de datos a comparar y **U** es el estadístico no paramétrico **U₁** o **U₂** de menor valor calculado de acuerdo a:

$$U_1 = n_1 n_2 + n_1 (n_1 + 1) / 2 - T_1$$

$$U_2 = n_1 n_2 + n_2 (n_2 + 1) / 2 - T_2$$

En donde; **T₁** y **T₂** son las sumatorias de las dos muestras de datos comparadas.

Para los análisis de similitud por clases o por zonas (3 g.l.) se utilizó la **Prueba K** no paramétrica de Kruskal-Wallis (Mendenhall y Reinmuth, 1978) ya que resulta idóneo para pruebas de bloques no paramétricas (Sánchez, 1994). La prueba es de 3 g.l., y significancia $\alpha=0.05$.

$$K = -3 (n_t + 1) + (12 / n_t (n_t + 1)) (\sum R_i^2 / T_i)$$

En donde; **K** es el estadístico no paramétrico, **n_t** es la sumatoria de la cantidad de medidas (n) de las tres clases a comparar, **R_i** es la sumatoria de datos en cada clase, **T_i** es el número de datos de cada muestra y **R_i** es la sumatoria de los números de secuenciación (ranking) de cada clase.

Solapamiento dietético. Para determinar las relaciones intraespecíficas e interespecíficas se utilizó el Índice de Solapamiento de Nicho de Levins (Hardin, 1960; Peterson, 1979) ya que este considera la utilización relativa (aparición) de los grupos alimenticios y no la disponibilidad relativa de éstos.

$$LO_{1,2} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{i1}P_{i2}}{\sum P_{i1}^2}$$

En donde; **LO** es el índice matemático de Levins, **n** el número de tipos alimenticios, **P_{i1}** la proporción del recurso **i** del total utilizado por el grupo o la especie 1, y **P_{i2}** la proporción del recurso **i** del total utilizado por el grupo o la especie 2.

Tabla No. 4 Escala de solapamiento para el índice de Levins. Se utilizó una adaptación a la escala manejada por Peterson (1979). La mayor cantidad de niveles en el área de significancia biológica facilita la interpretación de los resultados

Índice de Levins	Tipo de solapamiento	Significancia
0	Solapamiento nulo	Área sin significancia biológica
0.10 a 0.22	Muy bajo solapamiento	
0.23 a 0.34		
0.35 a 0.47		
0.48 a 0.59	Bajo solapamiento	
0.60 a 0.67	Relativamente bajo solapamiento	Área de significancia biológica
0.68 a 0.75	Muy moderado solapamiento	
0.76 a 0.83	Solapamiento moderado	
0.84 a 0.92	Alto solapamiento	
0.93 a 0.99	Muy alto solapamiento	
1	Solapamiento total	

6. Resultados

6.1. Análisis Morfológico.

6.1.1. Morfología de los quelípodos.

6.1.1.1. Morfología de los quelípodos de *Callinectes bellicosus*.

Los quelípodos de *C. bellicosus* son dimórficos. Generalmente el quelípodo derecho es el mayor (73.85%) aunque cierto porcentaje presentó el quelípodo izquierdo mas grande (26.15%). La parte funcional de los quelípodos son las quelas o tenazas, es por esta razón que el análisis morfológico se refirió a estas estructuras. En la Figura 5 se presenta la comparación de la morfología de la quela mayor o aplastadora (**QM**) y la quela menor o cortadora (**qm**) en esta especie.

Quela mayor de *C. bellicosus*. La QM tiene una serie de denticulaciones en las caras internas de los "dedos" de las quelas, los cuales están formados por el dactylus y la región terminal del propodus o dedo propodal (Fig. 5a) en los cuales destacan los procesos molariformes. De estos últimos, el más conspicuo es el primer diente del dactylus también llamado "diente malacófago" (**sensu** Monteforte, 1987) que es utilizado tanto como ayuda para abrir conchas de moluscos como para aplastarlas literalmente (Campos-González y Campoy-Fabela, 1987). El diente malacófago se va haciendo más grande en proporción conforme el organismo crece al igual que las denticulaciones (Fig. 5). Durante el desarrollo, los dientes del propodus y del dactylus tienden a fusionarse adoptando la estructura molariforme de manera que el número total de ellos disminuye. Los dos primeros dientes del propodus tienen una tal que permiten el acoplamiento con el diente malacófago del dactylus.

El tamaño promedio de la quela mayor fué 2.87 cm para la clase **1** (juveniles), 6.35 cm para la clase **2** (subadultos y hembras adultas) y 11.27 cm para la clase **3** (adultos). Aunque se observó variabilidad, el número promedio de procesos dentiformes o molares para las quelas aplastadoras fue el siguiente: clase **1**; 21.0 dientes en el propodus y 23.4 en el dactylus: clase **2**; 19.3 en el propodus y 18.1 en el dactylus: y clase **3**; 17.2 en el propodus y 14.4 en el dactylus.

Quela menor de *C. bellicosus*. La **qm** de los adultos posee en su mayor parte dientes y funciona regularmente como palanca para abrir valvas parcialmente separadas de bivalvos (Williams, 1978) o cortando las partes blandas de las presas (Babu, 1988).

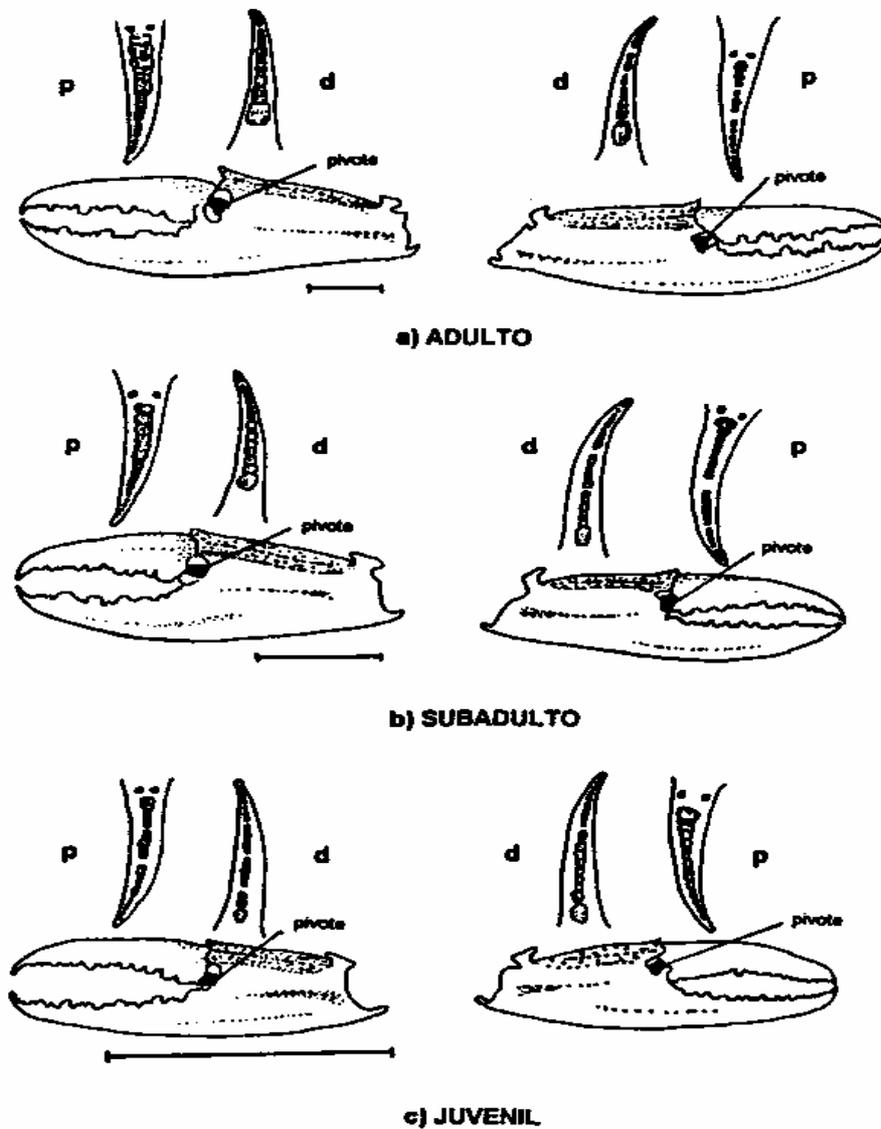


Figura No. 5 Desarrollo de las quelas en *Callinectes bellicosus*. Comparación de la morfología y morfometría de las quelas de organismos juveniles, subadultos y adultos. La escala representa 2 cm y señala las quelas mayores o trituradoras. **p**=propodus o dedo propodal, **d**=dactilus.

En general en la **qm** existen menos diferencias en el desarrollo aunque se nota el cambio del primer diente del dactylus hasta constituir un proceso molariforme, aunque mucho más pequeño que su homólogo en la **QM**. Durante el crecimiento de los juveniles hacia adultos, los dientes de ambos dedos tienden a ser más finos y separados, especialmente en el propodus.

El tamaño promedio de la **qm** fue de 2.49 cm para la clase **1**, de 6.14 cm para la clase **2** y de 9.25 cm para la clase **3**. La tendencia en la disminución del número de dientes es paralela a la de la **QM** (Fig. 5a-c). Aunque también se observó variabilidad, el número promedio de los procesos dentiformes fue el siguiente: clase **1**; 22.0 en el propodus y 22.2 en el dactylus: clase **2**; 21.6 en el propodus y 22.1 en el dactylus: y clase **3**; 16.7 en el propodus y 18.5 en el dactylus.

Tanto en la **QM** como en la **qm** de las dos especies las orillas internas del propodus y del dactylus tienden a ser más paralelas entre sí (vistos lateralmente) a partir de la estructura biconvexa observada en los juveniles. Esto permite que las jaibas de mayor tamaño de ambas especies tengan la capacidad de cerrar más eficazmente las tenazas (Fig. 5 y 6).

6.1.1.2. Morfología de los Quelípodos de *Callinectes arcuatus*.

En esta especie, el 69.5 % de los organismos analizados presentaron la quela derecha como la **QM**. Las denticulaciones de los dedos son muy similares a *C. bellicosus*, sin embargo los procesos molariformes de la **qm** están poco desarrollados (Fig. 6). Pueden observarse las mismas tendencias durante el crecimiento que las observadas en *C. bellicosus*.

Quela mayor de *C. arcuatus*. En la **QM** el diente malacófago va haciéndose más prominente al igual que los dos primeros procesos molares del propodus. No se observa ninguna diferencia en el crecimiento relativo del pivote.

Puede observarse en el propodus y en el dactylus de la **QM** un cambio en la disposición de las denticulaciones de tal manera que estas tienden a estar un poco más unidas en los organismos de grandes tallas (Fig. 6).

El tamaño promedio de la **QM** en esta especie fue de 2.05 cm para la clase **1** (juveniles), 4.32 cm para la clase **2** (subadultos) y 9.17 cm para la clase **3** (adultos). El número promedio de procesos dentiformes o molares fue el siguiente: clase **1**; 24.2 dientes en el propodus y 25.6 en el dactylus: clase **2**; 21.3 en el propodus y 22.0 en el dactylus: y clase **3**; 20.1 en el propodus y 20.4 en el dactylus.

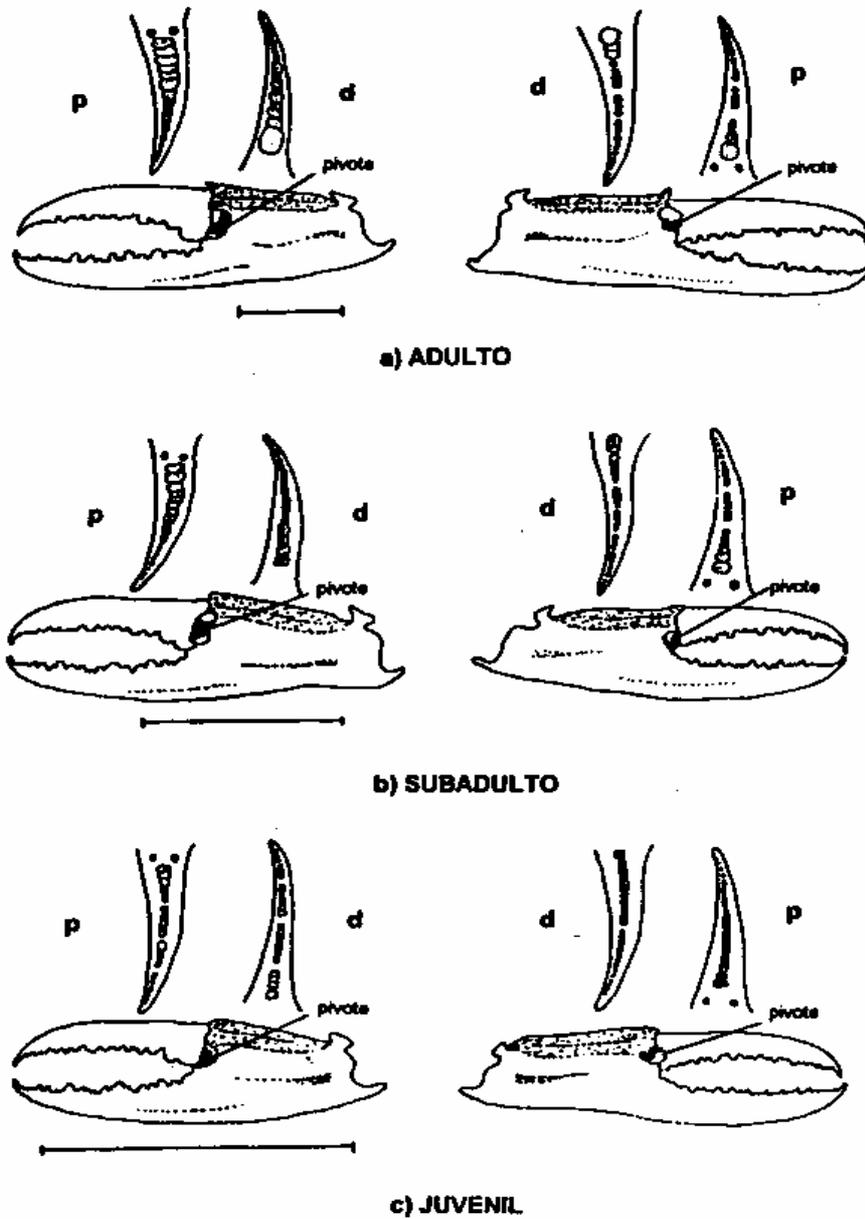


Figura No. 6 Desarrollo de las quelas en *Callinectes arcuatus*. Comparación de la morfología y morfometría de las quelas de organismos juveniles, subadultos y adultos. La escala representa 2 cm y señala las quelas mayores o trituradoras. p=propodus o dedo propodal, d=dactilus.

Quela menor de *C. arcuatus*. En la **qm** se evidencian menos cambios; los espacios entre las denticulaciones se van haciendo mayores conforme aumenta la talla y el desarrollo de los procesos molares es muy poco pronunciado. El tamaño promedio de la **qm** fue de 1.72 cm para los juveniles (clase 1), 3.54 cm para los subadultos (clase 2) y 8.61 cm para los adultos (clase 3)(Fig. 6). Las

tendencias en la disminución del número de dientes tanto en el propodus como en el dactylus son paralelas en ambas quelas. El número promedio de procesos dentiformes o molares para las quelas cortadoras fue el siguiente: clase **1** (juveniles); 21.8 en el propodus y 26.2 en el dactylus: clase **2** (subadultos); 20.4 en el propodus y 22.1 en el dactylus: clase **3** (adultos); 21.0 en el propodus y 19.4 en el dactylus.

6.1.2. Morfología de las estructuras bucales.

6.1.2.1. Morfología de las estructuras bucales de *Callinectes bellicosus*.

Se revisaron las estructuras bucales de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* con la finalidad de reconocer posibles diferencias morfológicas que pudieran relacionarse con las dietas, sin embargo se encontró una gran similitud entre las dos especies.

Las partes bucales de los portúnidos esán formadas de seis estructuras principales que son; mandíbula, maxílula, maxila y tres maxilípedos. Estas a su vez están formadas de otras partes mas pequeñas que se fusionan parcial o totalmente durante el desarrollo llamadas podómeros. Las estructuras bucales adquieren rigidez por procesos de quitinización y calcificación (Factor, 1982, 1989).

En general los podómeros con estructuras dendriformes como el dactylus, propodus y exópodos funcionan llevando hacia la región oral las partículas alimenticias mas grandes; las estructuras planas y setadas como los endópodos, enditos y algunos exópodos impulsan el alimento fraccionado hacia la boca; el endópodo del tercer maxilípedo tiene la función de cerrar la cavidad oral; y las mandíbulas tienen funciones masticatorias.

En la figura 7 se observa la morfología de maxilípedos, maxila, maxílula y mandíbula de *C. bellicosus* y los podómeros que constituyen a estas estructuras.

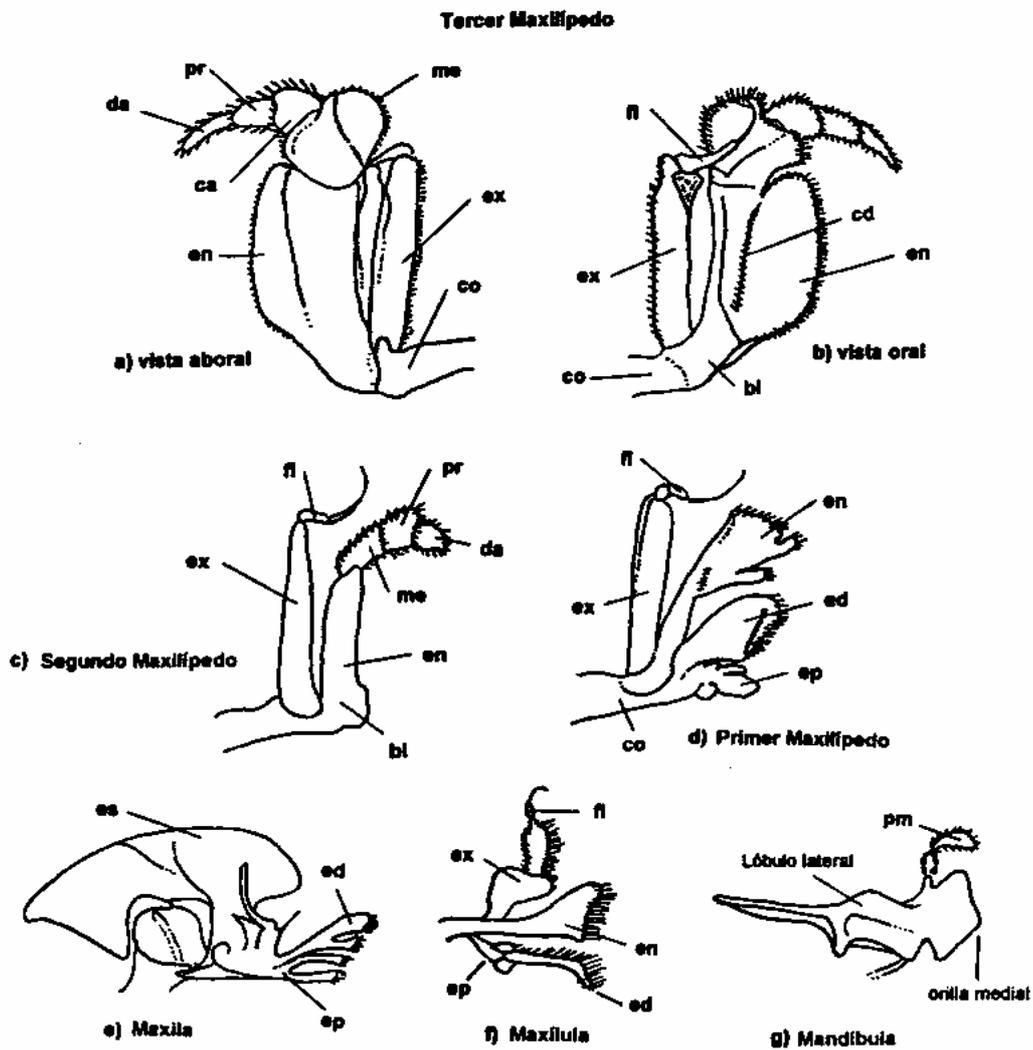


Figura No. 7 Morfología de las partes bucales de *Callinectes bellicosus*: bi=basis-isquium, ca=carpus, cd=crista dentata, co=coxa, da=dactilus, ed=endito distal, en=endópodo, ep=endito proximal, ex=exópodo, fl=flagelum, me=merus, pm=palpo mandibular, pr=propodus y es=escafnognatito.

6.1.2.2. Morfología de las estructuras bucales de *Callinectes arcuatus*.

A excepción del tamaño, las partes bucales de *C. arcuatus* son muy similares a las de *C. bellicosus*, únicamente se encontraron pequeñas diferencias en algunas estructuras como el cierre mas exacto de las mandíbulas y el alargamiento del merus del tercer maxilipedo (Figura 8).

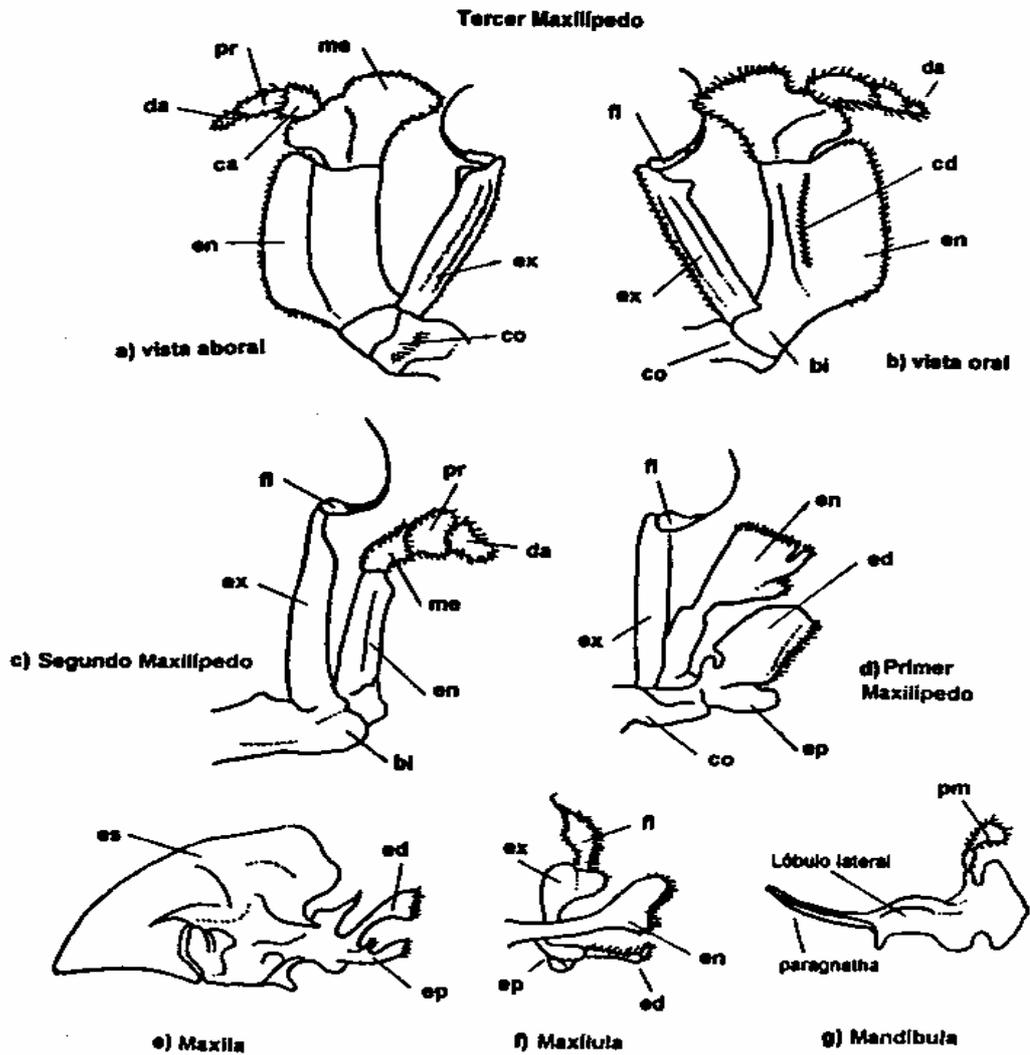


Figura No. 8 Morfología de las partes bucales de *Callinectes arcuatus*: bi=basisisquium, ca=carpus, cd=crista dentata, co=coxa, da=dactilus, ed=endito distal, en=endópodo, ep=endito proximal, ex=exópodo, fl=flagelum, me=merus, pm=palpo mandibular, pr=propodus y es=escafofnatito

6.1.3. Morfológico del estomago cardiaco.

6.1.3.1. Morfología del estómago cardiaco de *Callinectes bellicosus*.

Molino gástrico. En el estómago cardiaco se encuentra el molino gástrico, que está constituido por una serie de placas u oscículos y algunas de ellas han desarrollado las estructuras que conforman el

sistema triturador. Los oscículos son estructuras en forma de placa que durante el desarrollo se van fusionando para formar las paredes del estómago, y algunos de ellos se calcifican a tal grado que conforman los dientes del molino gástrico, estos son; un diente dorsal, dos dientes laterales y un par de dientes laterales auxiliares posteriores. En la Figura 9 se observa la morfología del molino gástrico de *C. bellicosus*.

Procesos dentiformes. En *C. bellicosus* el diente dorsal, que es llevado por un gran oscículo (propilórico), tiene forma rectangular y en la región posterior puede observarse una hilera de pequeñísimas setas. Sus regiones laterales son robustas y se encargan de interactuar con las superficies de trituración de los dientes laterales. Visto lateralmente el diente dorsal presenta dos denticulaciones las cuales actúan también como elementos de trituración al actuar sobre la superficie posterior del oscículo anterior (**oa**) de la válvula cardiopilórica (**vc**) que es un oscículo modificado plano y calcificado (Fig. 9).

El diente dorsal se encuentra sujeto por los oscículos exopilóricos (**oe**) y el propilórico (**op**). Este diente es robusto y muy quitinizado. Factor (1989) sugiere la posibilidad de que este diente se encuentre fuertemente calcificado al igual que los dientes laterales, aunque otros autores dan como un hecho la calcificación (Warner, 1977). Durante la trituración interactúan el diente dorsal y los dientes laterales. Los dientes auxiliares tienen una función similar aunque reducida (Warner, 1977).

Los dientes laterales se encuentran en los oscículos anteriores, son las mayores estructuras masticatorias del molino gástrico y están formadas por dos placas que se extienden hacia el interior del estómago cardiaco. Cada diente lateral tiene tres grandes procesos molares seguidos por dos márgenes paralelos aserrados. Los dientes se encuentran fuertemente quitinizados en la región terminal (Fig. 9).

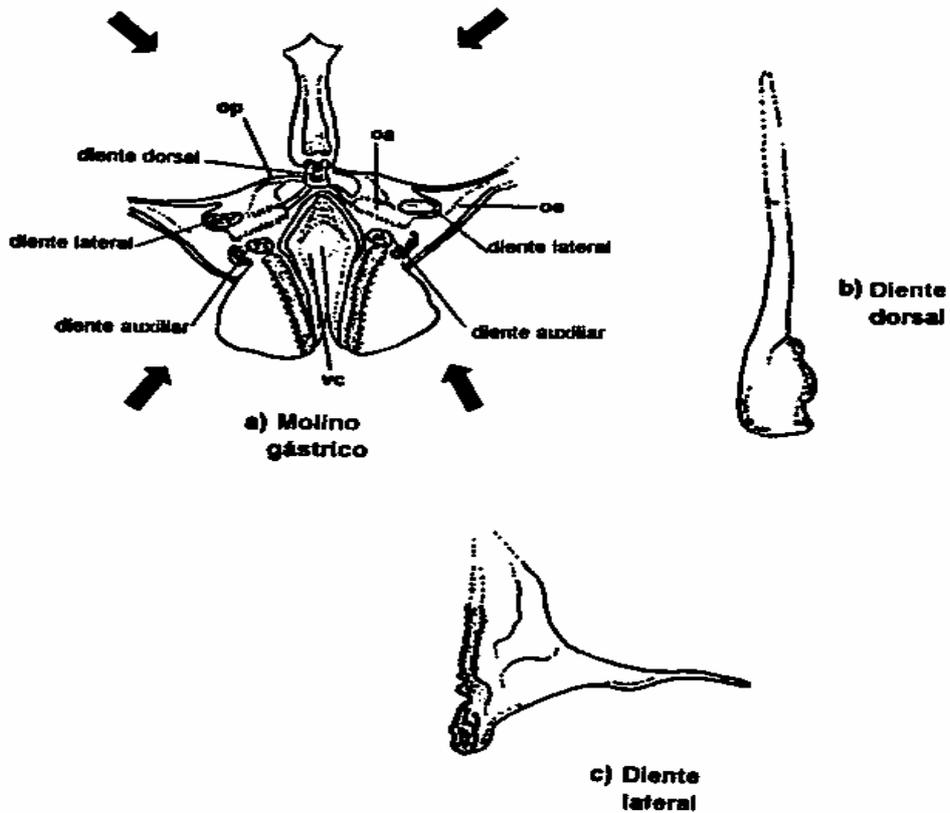


Figura No. 9 Morfología del molino gástrico de *Callinectes bellicosus*. El estómago cardiaco se presenta abierto para dejar expuestos todos los procesos. Las flechas señalan hacia la región oral. Las partes sombreadas representan las zonas de trituración: **vc**=válvula cardiopilórica, **oa**=oscículo anterior, **op**=oscículo propilórico y **oe**=oscículo exopilórico.

6.1.3.2. Morfología del estómago cardiaco de *Callinectes arcuatus*.

Las observaciones bajo el microscopio estereoscópico (hasta 10x) revelaron que el molino gástrico y los procesos dentiformes de *C. arcuatus* presenta pocas diferencias con el molino gástrico de *C. bellicosus*.

Con excepción de pequeñas diferencias, el estómago cardiaco es extremadamente similar en las dos especies. En la Figura 10 se observa la morfología del molino gástrico de *C. arcuatus*.

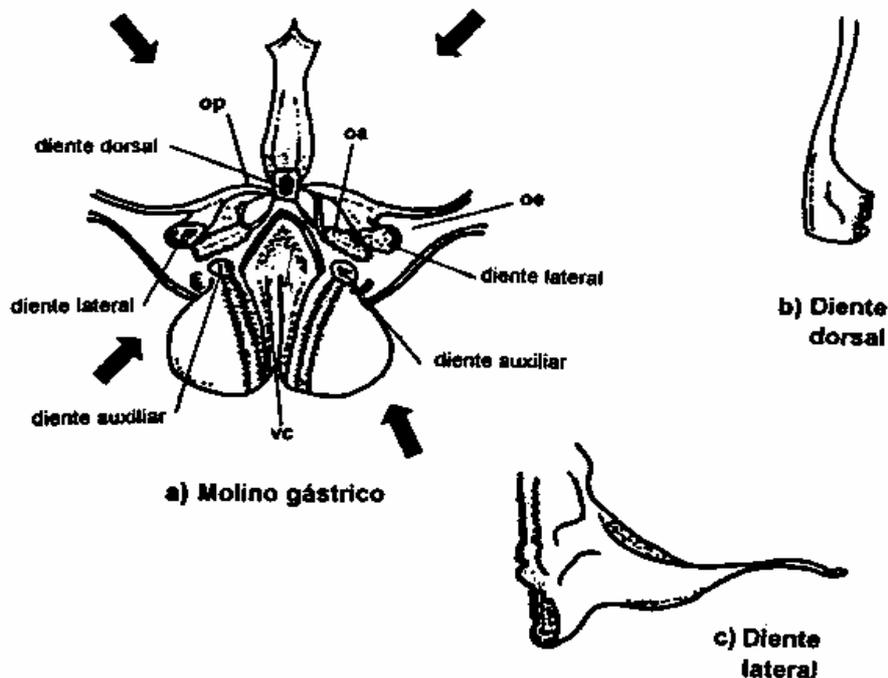


Figura No. 10 Morfología del molino gástrico de *Callinectes arcuatus*. El estómago cardiaco se presenta abierto para dejar expuestos todos los procesos. Las flechas señalan hacia la región oral. Las partes sombreadas representan las zonas de trituración: **vc**=válvula cardiopilórica, **oa**=oscículo anterior, **op**=oscículo propilórico y **oe**=oscículo exopilórico.

6.2. Determinación del Contenido Estomacal.

6.2.1. Contenido Estomacal de *Callinectes bellicosus*.

Se revisaron un total de 1348 estómagos de *C. bellicosus*, de los cuales 659 (48.88 %) presentaron un índice de repleción igual o mayor a 2 y fueron utilizados para el análisis cuantitativo (Tabla 5). Los estómagos con índices de repleción 0 y 1 se analizaron cualitativamente sirviendo para completar una lista específica de presas (Anexo C).

Dieta total de *C. bellicosus*. En la Figura 14 se observa que el material orgánico no identificable (37.03 % en peso) y el sedimento o material inorgánico no identificable (15.55 % en peso) conformaron más de la mitad (52.60 %) de los contenidos estomacales totales de la especie. El material orgánico no identificable estuvo constituido generalmente por tejidos blandos de organismos que, aunque algunas veces podían identificarse como moluscos, no pudieron ser asignados ya sea a gastrópodos o a bivalvos.

Tabla No. 5 Número de organismos colectados y analizados de *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* durante el período de estudio. Los números entre paréntesis indican los ejemplares que fueron susceptibles de análisis cuantitativo, y se señala el porcentaje que representan.

Mes	Callinectes bellicosus		Callinectes arcuatus	
	# de ejemplares	%analizado	# de ejemplares	%analizado
Ene-89	35 (9)	25.71	26 (8)	30.76
Feb-89	6 (2)	33.33	54 (20)	37.03
Mar-89	25 (8)	32.00	33 (8)	34.78
Abr-89	92 (45)	48.91	24 (15)	62.50
May-89	628 (322)	51.27	92 (57)	61.95
Jun-89	186 (97)	52.15	32 (21)	65.62
Jul-89	117 (58)	49.57	26 (14)	53.84
Ago-88	75 (46)	61.33	53 (28)	52.83
Sep-88	55 (23)	41.81	23 (13)	56.52
Oct-88	67 (31)	46.26	24 (7)	29.16
Nov-88	49 (13)	26.53	28 (11)	39.28
Dic-88	13 (5)	38.46	40 (16)	40.00
Totales	1348 (659)	48.88	455 (218)	47.91

El sedimento o material inorgánico no identificable fue en su mayoría una mezcla de arena, residuos de conchas de moluscos en estado avanzado de destrucción o exoesqueletos no identificables de crustáceos.

Puede observarse que existen cinco (5) tipos alimenticios que constituyen el 41.5 % en peso del contenido estomacal de la especie. Estos son; moluscos gastrópodos, moluscos bivalvos, crustáceos, peces y material vegetal. Aunque la importancia relativa de estos grupos mayoritarios cambió a lo largo del ciclo anual estudiado (Fig. 11), estos se mantuvieron siempre como grupos preferenciales.

Por otra parte, los grupos alimenticios incidentales como anfípodos, isópodos, poliquetos y "otros" contribuyeron únicamente con el 1.31 % en peso de todos los estómagos revisados. Bajo el rubro de "otros" se encontraron organismos tan variados como balanos (Crustacea; Cirripedia), quitones (Molusca; Poliplacofora), sipuncúlidos (Sipunculida), moscas (Insecta; Diptera), plumas de mar (Cnidaria; Hidrozoa), esponjas (Porifera) y pequeñas rocas que, por su gran tamaño relativo, fueron consideradas aparte del material inorgánico no identificable. También se encontró material de desecho o basura como pequeños trozos de plástico de diferentes colores y grosores, así como fragmentos de hilo nylon y cuerda.

6.2.1.1. Variación mensual en la dieta de *C. bellicosus*.

En la Figura 11 se observa la variación mensual que presentaron los grupos importantes de la dieta de *C. bellicosus*, tanto para el método frecuencial (F) como para el gravimétrico (G).

El material orgánico es el grupo más importante en masa y de mayor frecuencia. Presentó dos picos de máxima importancia en masa, en los meses de marzo y septiembre (Fig. 11a). Aunque con una frecuencia de aparición muy variada, el sedimento o material inorgánico presentó su máxima importancia en masa a mediados del verano y principios de otoño, decayendo en los meses fríos de enero a abril. Los resultados del método de frecuencia no concordaron con estos picos y en general observaron valores muy variables durante todo el año (Fig. 11b).

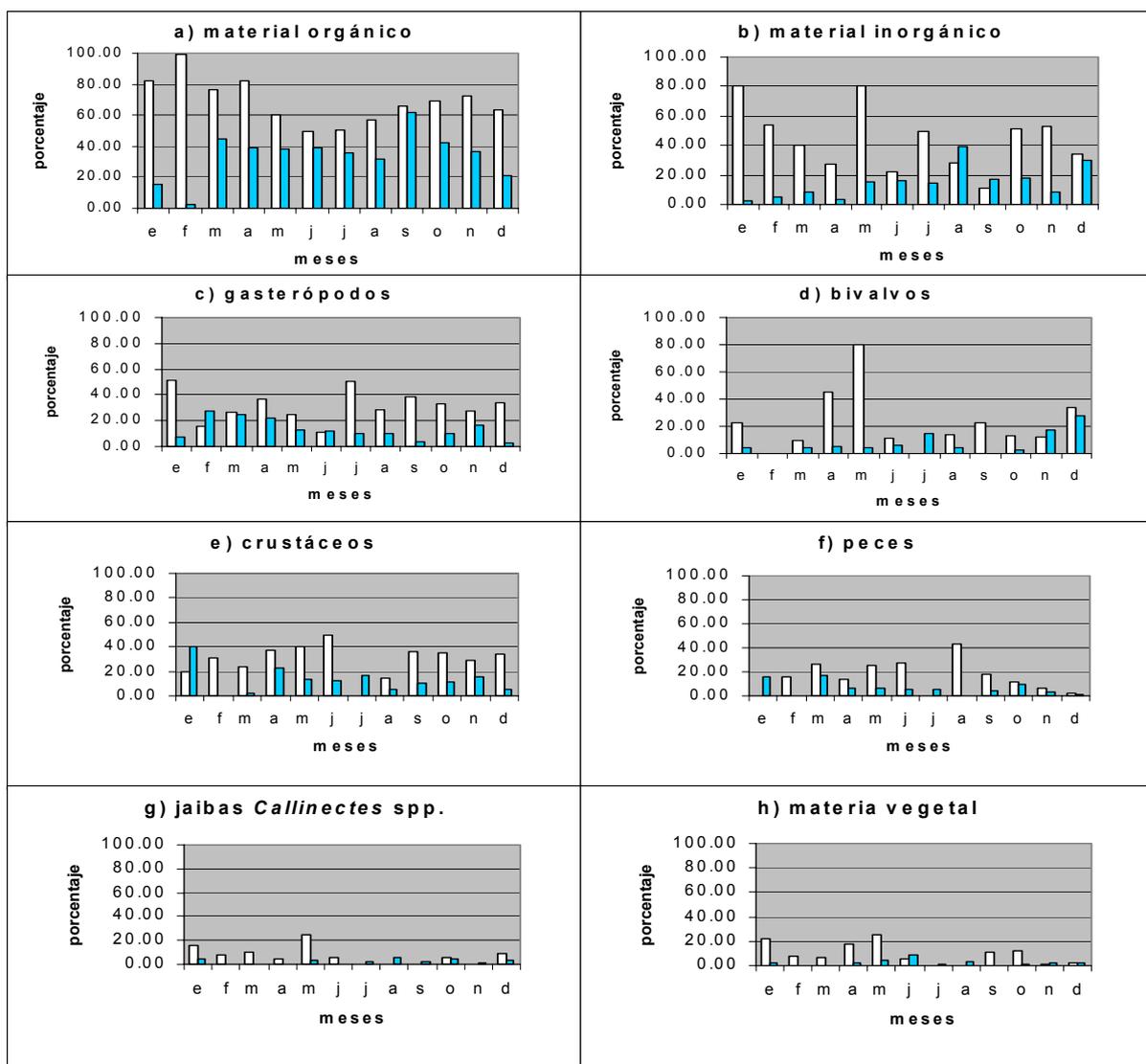


Figura No. 11 Variación mensual de los principales grupos alimenticios en la dieta de *Callinectes bellicosus*. El período representado abarca de junio de 1988 a mayo de 1989, por lo que los meses se acomodaron para mostrar un ciclo anual completo.

□ método frecuencial
■ método gravimétrico.

La importancia de los moluscos gasterópodos fue también muy variable y relativamente alta. Con dos picos de máxima importancia en masa durante los meses de febrero a abril y noviembre. Es evidente un decremento en la proporción de gasterópodos en la dieta de esta jaiba en el periodo diciembre-enero (27.65 %) y en septiembre (4.06 %). En general se observó que el método frecuencial no se relacionó con los resultados del método gravimétrico (Fig. 11c).

Con respecto a los moluscos bivalvos, los incrementos notables se presentaron durante el mes de julio y diciembre. Los valores más bajos se observaron hacia los meses de febrero y septiembre. Aunque se observa un valor “cero” en el mes de febrero este puede deberse a sesgos provocados por el muestreo. Para el método de frecuencia de ocurrencia se encontró que los valores son muy altos en el mes de mayo (80% F) (Fig. 11d).

La importancia en masa de los crustáceos fue relativamente constante a excepción de decrementos notorios encontrados en febrero-marzo y en julio y un aumento desproporcionado en enero que bien podrían evidenciar problemas de muestreo (Fig. 11e).

Los peces tuvieron una importancia menor en relación con los crustáceos y gasterópodos. Las máximas importancias en masa se observaron en los meses de enero, marzo y octubre. El método frecuencial evidenció una mayor variabilidad a lo largo del año y el mes con mayor proporción fue agosto (Fig. 11f).

La cantidad de jaibas consumida fue variable durante el ciclo, sin embargo puede apreciarse un incremento en el mes de mayo en el método frecuencial (Fig. 11g).

Con relación a la materia vegetal su importancia fue especialmente baja presentando su máxima importancia relativa en el mes de junio (Fig. 11h).

La importancia del grupo alimenticio "otros", que incluye anfípodos, isópodos, poliquetos y otros organismos no identificables, se mantuvo en niveles muy bajos durante todo el ciclo.

6.2.1.2. Variación ontogenética de la dieta de *C. bellicosus*.

Para este análisis las jaibas se incluyeron en tres diferentes clases de talla tomando como criterio la amplitud de caparazón (**Ac**), sin considerar las espinas laterales en la medición (Fig. 3). Estas clases de talla se incluyen en la Tabla No. 1.

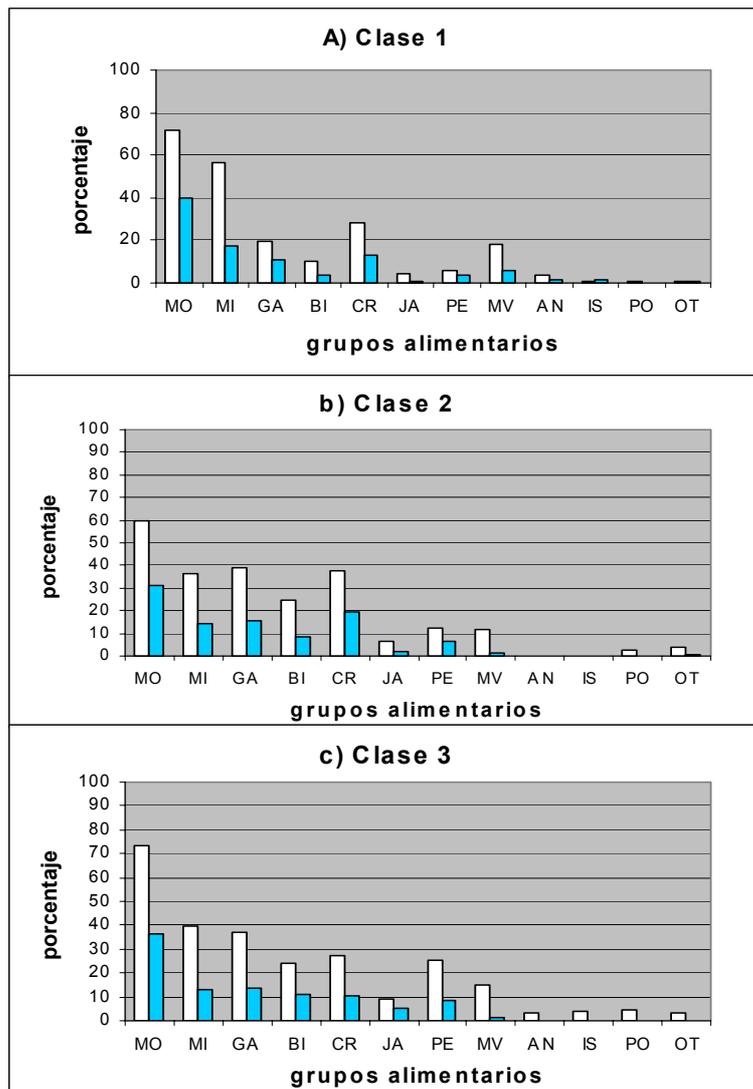


Figura No. 12 Variación por clases de talla en la dieta de *Callinectes bellicosus*. Clase 1 = de 20 a 66 mm Ac, Clase 2 = de 67 a 112 mm Ac y Clase 3 = de 113 a 162 mm Ac. **MO**=materia orgánica, **MI**=material inorgánico, **GA**=gasterópodos, **BI**=bivalvos, **CR**=crustáceos, **JA**=jaibas, **PE**=peces, **MV**=materia vegetal, **AN**=anfípodos, **IS**=isópodos, **PO**=poliquetos y **OT**=otros.
 □ método frecuencial
 ■ método gravimétrico

Esta clasificación por tallas y tipos de organismos corresponde en general a los grupos tróficos encontrados por Laughlin (1982, citado en Bisker y Castagna, 1987) trabajando con *Callinectes sapidus*.

Las tendencias de los hábitos alimenticios de las tres clases consideradas son muy similares, los grupos alimenticios más importantes en masa ocuparon el siguiente orden; materia orgánica, gasterópodos y crustáceos, bivalvos, peces, jaibas, restos vegetales y "otros". En el caso del método frecuencial los valores mantuvieron las mismas tendencias aunque con algunas pequeñas diferencias en los grupos de mayor importancia.

Clase 1: Juveniles de *C. bellicosus*. En la clase **1**, la proporción en masa de residuos orgánicos y sedimento es mayor que en las clases restantes. Los grupos alimenticios calificados como más importantes fueron los crustáceos y gasterópodos, seguidos de material vegetal, bivalvos y peces en ese orden. La proporción de jaibas encontrados en los estómagos de los juveniles fue muy baja, mientras que la cantidad de materia vegetal fue similar que la encontrada en las demás clases de talla. La importancia de los grupos alimenticios menores fue también mayor que en las otras clases de talla (Fig. 12a).

Clase 2: Subadultos y algunas hembras maduras de *C. bellicosus*. En la clase **2**, la proporción en masa de bivalvos tiene una tendencia a igualarse a las proporciones de gasterópodos y crustáceos; sin embargo éstos últimos se mantuvieron como presa mayoritaria. La cantidad de sedimento encontrado es muy similar a las clases **1** y **3** y el material orgánico no identificado presentó aquí una menor proporción. La importancia de los peces es mayor que en la clase **1**. Los tipos minoritarios como anfípodos, isópodos y poliquetos tienden a disminuir al igual que la materia vegetal (Fig. 12b).

Clase 3: Machos adultos de *C. bellicosus*. Finalmente en la clase **3**, que incluye a los organismos mas grandes (hasta 187 mm Ac), se observó una proporción semejante de gasterópodos, crustáceos y bivalvos. El material orgánico fue similar a las clases **1** y **2**. Las jaibas como grupo presa alcanzan valores similares en peso. Los peces alcanzaron su máxima importancia en masa y en frecuencia en esta clase (Fig. 12c).

6.2.1.3. Variación espacial en la dieta de *C. bellicosus*.

Las localidades de muestreo se agruparon en tres grandes áreas que se corresponden a las tres zonas descritas para el Sistema Lagunar de Bahía Magdalena. Así la zona 1 correspondió a la Zona de Canales o Estero de Santo Domingo (estaciones 1 a 6), la zona 2 correspondió a Bahía Magdalena (estaciones 7 a 13) y la zona 3 a Bahía Almejas (estaciones 14 a 18) (Fig. 1).

Zona 1: Estero Santo Domingo. En zona 1 (Fig. 13a) la importancia en masa del material orgánico ocupa una posición intermedia en los estómagos revisados provenientes de las zonas 2 y 3, mientras que el sedimento es el tipo de menor proporción.

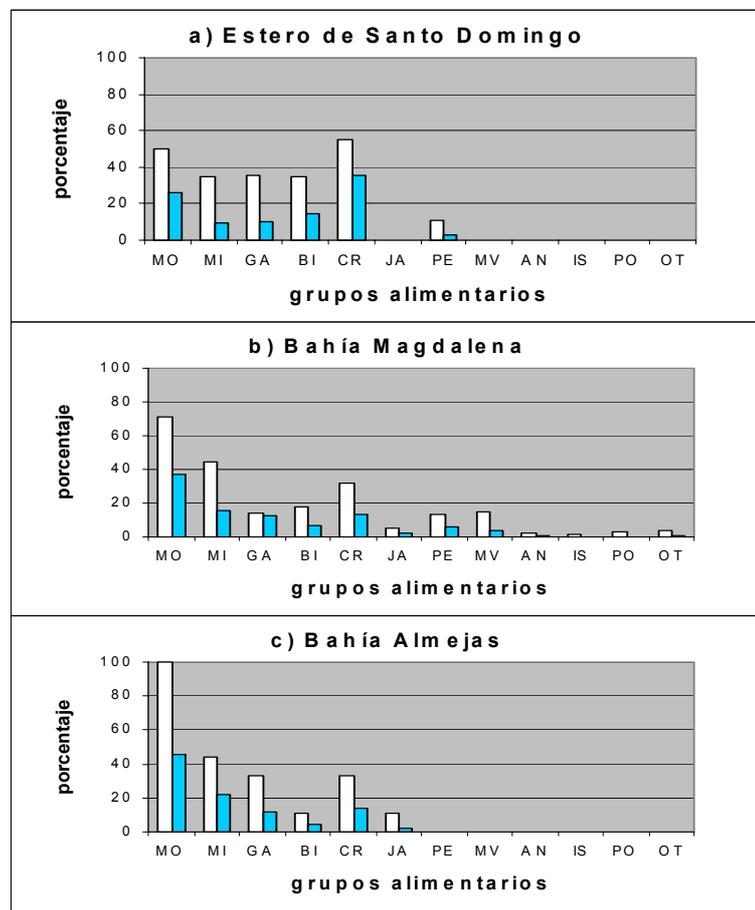


Figura No. 13 Variación por zonas de los grupos alimenticios en la dieta de *Callinectes bellicosus*. MO=materia orgánica, MI=material inorgánico, GA=gasterópodos, BI=bivalvos, CR=crustáceos, JA=jaibas, PE=peces, MV=materia vegetal, AN=anfipodos, IS=isópodos, PO=poliquetos y OT=otros.
 □ método frecuencial
 ■ método gravimétrico

Los crustáceos son en esta zona el alimento preferencial llegando a una proporción de más de 30%, proporción que no alcanza ningún otro tipo alimenticio en ninguna de las demás zonas. Los gasterópodos y bivalvos casi completan la dieta de las jaibas en esta zona, seguidos por una baja proporción de peces (2.55% en peso). El material vegetal y los grupos minoritarios no estuvieron representados.

Zona 2: Bahía Magdalena. En la zona 2 (Fig. 13b), en donde se tuvo el mayor número de estómagos analizados (n=581), el material orgánico y el sedimento tuvieron una mayor proporción en masa que en la zona 1. Los gasterópodos y crustáceos siguieron en importancia, mientras que disminuyó la cantidad de bivalvos encontrada. En esta zona quedaron representados todos los grupos minoritarios como los anfípodos, isópodos, poliquetos y “otros” aunque con valores bajos. En Bahía Magdalena los peces adquirieron la máxima importancia como tipo alimenticio (5.87% en masa).

Zona 3: Bahía Almejas. En Bahía Almejas (Fig. 13c) los grupos alimenticios minoritarios estuvieron ausentes al igual que los peces y la materia vegetal. El material orgánico alcanzó la mayor proporción en masa (45.4%) con relación a las otras dos zonas, del mismo modo que el sedimento y los restos de conchas (21.78%). Por su parte la importancia de los bivalvos siguió disminuyendo, mientras que la de crustáceos y gasterópodos se mantuvo estable con relación a las otras zonas. Las jaibas como presa tuvieron una importancia en masa similar (2.51%) a la observada en la zona 2.

Comparación entre las Zonas en la Dieta de *C. bellicosus*. Al realizar el análisis entre las tres zonas de muestreo, se encontró que el único grupo que observó una variación importante fue el de los crustáceos cuya importancia relativa fue superior en la zona 1 perteneciente al Estero de Santo Domingo. Al realizar la Prueba de Kruskal-Wallis para las tres zonas no se encontró una diferencia significativa entre sus dietas ($K\alpha=0.8702$ para una significancia $K=5.62$; $\alpha=0.05$; 3 g.l.) (Tabla 8). Para registrar diferencias entre las clases se realizó la Prueba de Mann-Whitney las asociaciones de clases (parejas) y los resultados no evidenciaron diferencias significativas: para la asociación clases 1-2 se encontró que $Z\alpha=1.5922$ ($\alpha=0.05$), para la asociación clases 2-3 resultó $Z\alpha=1.4995$ ($\alpha=0.05$) y para la asociación clases 1-3 se obtuvo $Z\alpha=0.0001$ ($\alpha=0.05$) (Tabla 6). El solapamiento entre estas asociaciones de clases fue alto en general ($LO_{1,2}=0.7806$, $LO_{1,2}=0.8494$ y $LO_{1,2}=8860$ respectivamente) (Tabla 7).

6.2.1.4. Relaciones intraespecíficas en la dieta de *C. bellicosus*.

Comparación de hembras y machos adultos de *C. bellicosus*. En la Fig. 14a y b, se aprecia que existe una gran similitud en las dietas entre machos y hembras adultos de *C. bellicosus*, al menos en función de los tipos alimenticios seleccionados en este trabajo. La diferencia observable en las gráficas se refiere a la mayor cantidad de crustáceos encontrados en los estómagos de las hembras. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=1.7810$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins indica un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9359$) (Tabla 7).

Comparación de hembras ovígeras y hembras no ovígeras de *C. bellicosus*. Al comparar las hembras ovígeras con las no ovígeras, se observó que las primeras tuvieron menor importancia en masa de bivalvos, crustáceos y peces (Fig. 14a y f).

La proporción de gasterópodos fue similar. Las hembras ovígeras tuvieron un mayor contenido de material inorgánico y jaibas. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.5774$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins nos indica un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9862$)(Tabla 7).

Tabla No. 6 Análisis Intraespecífico de *C. bellicosus*. Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney. La última columna se refiere a la aceptación de la H_0 de que las dietas son similares (significancia $Z=1.960$; $\alpha=0.05$; 2 g.l.).

	Relación intraespecífica		
1	Machos vs. hembras (totales)	$Z\alpha= 0.3090$	Semejanza
2	Hembras juveniles vs. Hembras juv. En postécdisis	$Z\alpha = 1.7810$	Semejanza
3	Hembras vs. hembras ovígeras	$Z\alpha= 0.5774$	Semejanza
4	Hembras vs. hembras en postécdisis	$Z\alpha = 0.4812$	Semejanza
5	Machos vs. machos en postécdisis	$Z\alpha = 0.8004$	Semejanza
6	Machos en postécdisis vs. hembras en postécdisis	$Z\alpha = 0.0825$	Semejanza
7	Clase 1 vs. Clase 2	$Z\alpha = 0.2638$	Semejanza
8	Clase 2 vs. Clase 3	$Z\alpha = 0.7915$	Semejanza
9	Clase 1 vs. Clase 3	$Z\alpha = 0.5773$	Semejanza
10	Zona 1 vs. Zona 2	$Z\alpha = 1.5922$	Semejanza
11	Zona 2 vs. Zona 3	$Z\alpha = 1.4995$	Semejanza
12	Zona 1 vs. Zona 3	$Z\alpha = 0.0001$	Semejanza

Comparación de machos y machos recién mudados (postécdisis) de *C. bellicosus*. Los estómagos de los machos recién mudados con relación a los machos en intermuda, tuvieron una cantidad mayor de gasterópodos, y ligeramente mayor de bivalvos, que los machos que se encontraban en estadio de intermuda (Fig. 14b y d).

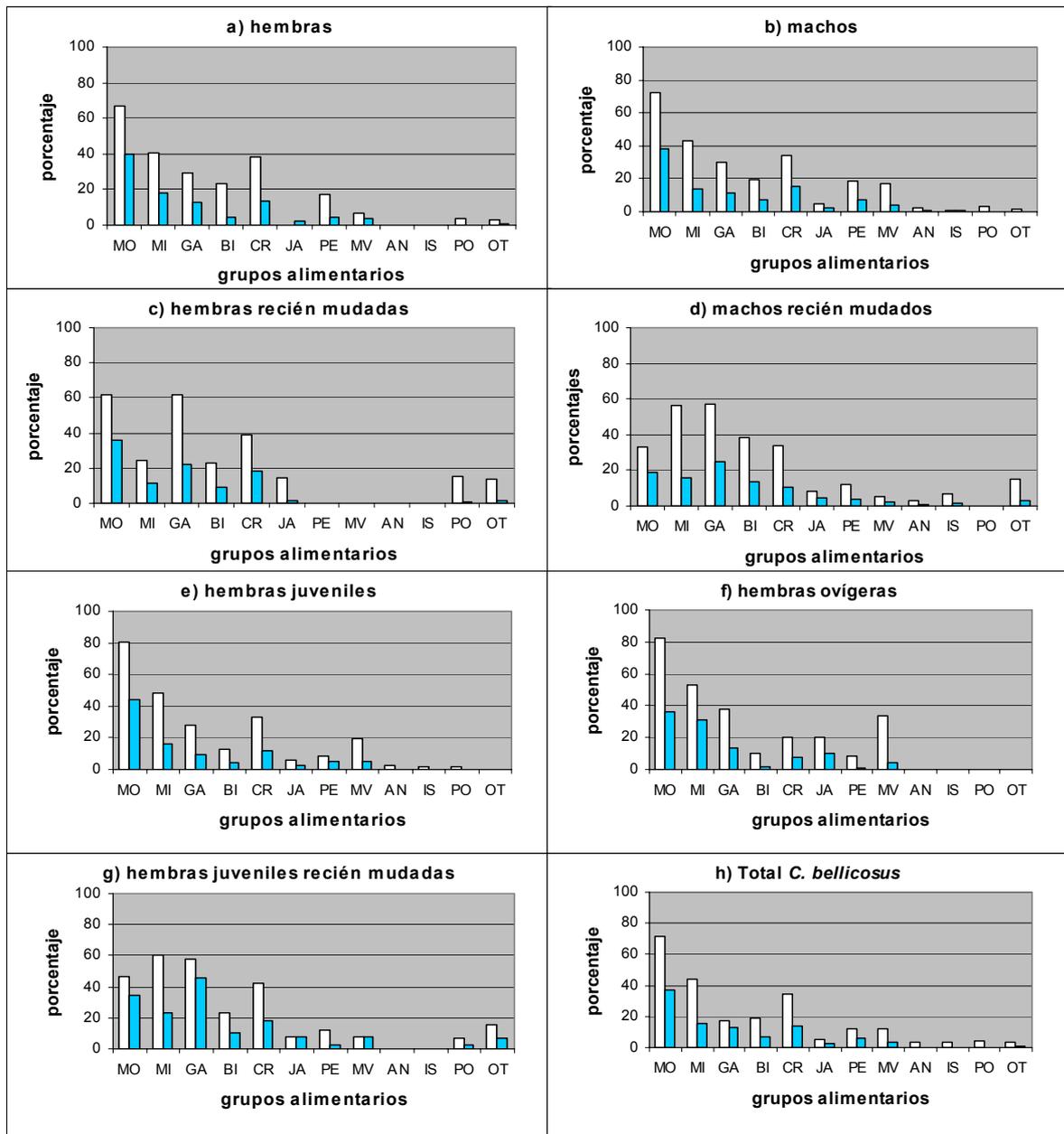


Figura No. 14 Variación por sexo y estadio reproductor en la dieta de *Callinectes bellicosus*. MO=materia orgánica, MI=material inorgánico, GA=gasterópodos, BI=bivalvos, CR=crustáceos, JA=jaibas, PE=peces, MV=materia vegetal, AN=anfipodos, IS=isópodos, PO=poliquetos y OT=otros.
 □ método frecuencial
 n método gravimétrico

Los machos en intermuda presentaron mayor proporción de material orgánico, mientras que la proporción de sedimento en los estómagos fue muy similar en ambos grupos. Se encontró cierta

diferencia entre sus dietas pero a pesar de ello, la Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.8004$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins nos señala un solapamiento de dieta moderado ($LO_{1,2}=0.7186$)(Tabla 7).

Comparación de hembras y hembras en postécdisis de *C. bellicosus*. Las hembras recién mudadas (postmuda) destacan por una mayor proporción en masa de gasterópodos y una menor proporción de peces, sedimento y material vegetal comparándolas con las hembras en intermuda (Fig. 14a y g). La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.4812$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins nos indica un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9671$) (Tabla 7).

Comparación de machos en postécdisis y hembras en postécdisis de *C. bellicosus*. Las hembras recién mudadas tuvieron una mayor importancia en masa de materia orgánica y crustáceos. Los machos consumieron más gasterópodos, bivalvos, peces y jaibas. La proporción de material inorgánico fue muy similar (Fig. 14d y g). La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.0825$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins nos señala un solapamiento de dieta moderado ($LO_{1,2}=0.7461$) (Tabla 7).

Tabla No. 7 Análisis Intraespecífico de *C. bellicosus*. Resultados del Índice de Solapamiento de Nicho de Levins para el ámbito trófico. La última columna se refiere a la calificación de los resultados. La escala va de 0 (nulo solapamiento) a 1 (solapamiento total) (para 2 g.l.). El índice se basa en la utilización relativa de los grupos alimenticios (aparición en porcentaje).

	Relación intraespecífica		Solapamiento
1	Machos vs. hembras (totales)	$LO_{1,2}= 0.9359$	Muy alto
2	Hembras juveniles vs. Hembras juv. en postécdisis	$LO_{1,2}= 0.9512$	Muy alto
3	Hembras vs. hembras ovígeras	$LO_{1,2}= 0.9862$	Muy alto
4	Hembras vs. hembras en postécdisis	$LO_{1,2}= 0.9671$	Muy alto
5	Machos vs. machos en postécdisis	$LO_{1,2}= 0.7186$	Muy moderado
6	Machos en postécdisis vs. hembras en postécdisis	$LO_{1,2}= 0.7461$	Muy moderado
7	Clase 1 vs. clase 2	$LO_{1,2}= 0.8762$	Alto
8	Clase 2 vs. clase 3	$LO_{1,2}= 0.9845$	Muy alto
9	Clase 1 vs. clase 3	$LO_{1,2}= 0.9020$	Alto
10	Zona 1 vs. zona 2	$LO_{1,2}= 0.7806$	Moderado
11	Zona 2 vs. zona 3	$LO_{1,2}= 0.8494$	Alto
12	Zona 1 vs. zona 3	$LO_{1,2}= 0.8860$	Alto

Comparación de hembras juveniles y hembras juveniles en postécdisis de *C. bellicosus*. La materia orgánica tiene una importancia relativa mayor en las hembras juveniles en intermuda. De los grupos preferenciales, solo los gasterópodos observan un porcentaje mucho mayor en las hembras en postécdisis, mientras que en los crustáceos el incremento es moderado. El resto de los grupos presentó valores muy similares. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos

grupos ($Z_{\alpha}=1.7810$; $\alpha=0.05$) (Tabla 6). El índice de Levins nos señala un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9512$)(Tabla 7).

Comparación entre las clases de talla de *C. bellicosus*. Al observar los valores en conjunto es notorio que solamente el grupo de los bivalvos, que es mucho menor en la clase 1 y el de los crustáceos, que es relativamente mayor en la clase 2, presentó variaciones importantes. Al realizar la Prueba de Kruskal-Wallis para las tres clases no se encontró una diferencia significativa entre sus dietas (Tabla 8). Para descartar diferencias entre las clases se realizó la Prueba de Mann-Whitney las asociaciones de clases (parejas) y los resultados no evidenciaron diferencias significativas: para la asociación clases 1-2 encontramos que $Z_{\alpha}=0.2638$ ($\alpha=0.05$), para la asociación clases 2-3 resultó $Z_{\alpha}=0.7915$ ($\alpha=0.05$) y para la asociación clases 1-3 se obtuvo $Z_{\alpha}=0.5773$ ($\alpha=0.05$) (Tabla 6).

El solapamiento entre estas asociaciones de clases fue alto en general ($LO_{1,2}=0.8762$, $LO_{1,2}=0.9845$ y $LO_{1,2}=0.9020$ respectivamente) (Tabla 7).

Tabla No. 8 Análisis Intraespecífico de *C. bellicosus*. Resultados de la Prueba K no paramétrica de Kruskal-Wallis por bloques (clases y zonas). La última columna se refiere a la aceptación de la H_0 de que las dietas en cada bloque son similares.

Relación intraespecífica			
1	Clase 1, Clase 2 y Clase 3.	$K_{\alpha} = 3.3817$	Semejanza
	Significancia ($K=3.8600$; $\alpha=0.20$; 3 g.l.)		
2	Zona 1, Zona 2 y Zona 3	$K_{\alpha} = 0.8702$	Semejanza
	Significancia ($K=5.620$; $\alpha=0.05$; 3 g.l.)		

6.2.2. Contenido estomacal de *Callinectes arcuatus*.

De un total de 455 estómagos revisados en *C. arcuatus*, 218 de ellos (47.9%) presentaron un índice de repleción mayor o igual que 2, por lo que fueron susceptibles de análisis cuantitativo.

Dieta total de *C. arcuatus*. Puede observarse que el material orgánico no identificable presentó la mayor proporción de la dieta, seguido por los crustáceos, gasterópodos, peces, bivalvos y jaibas. El sedimento y los restos de conchas de moluscos en estado avanzado de destrucción considerados dentro de este mismo, tuvieron poca proporción en esta especie al igual que el material vegetal y los grupos menores. En *C. arcuatus*, al aplicar el método gravimétrico, se aprecian también cinco grupos

mayoritarios o preferenciales aunque estos no coinciden enteramente con los de *C. bellicosus*. Estos son; crustáceos, gasterópodos, peces, bivalvos y jaibas en ese orden (Fig. 15).

6.2.2.1. Variación mensual en la dieta de *C. arcuatus*.

Todos los grupos preferenciales de la dieta de *C. arcuatus* observaron una mayor variación durante el ciclo anual estudiado, que en la dieta de *C. bellicosus*.

El material orgánico alcanzó tres picos de máxima proporción durante los meses de abril, agosto y diciembre, meses en los cuales constituyó alrededor de la mitad en masa de los contenidos estomacales (Fig. 15a). En los meses restantes se mantuvo en valores cercanos al 20%, con excepción del mes de enero en donde solo constituyó el 17.2%.

El sedimento también tuvo tres meses de máxima proporción en abril (20.29% G), julio (20.36% G) y octubre (22.68% G). En marzo, mayo y junio este grupo se mantuvo en niveles cercanos al 5% (Fig. 15b).

Los gasterópodos fueron más importantes que los bivalvos durante los meses fríos de diciembre-marzo, y más importantes que los crustáceos durante los meses de julio a noviembre (Fig. 15c). Se observa en general una tendencia a constituirse como un grupo importante iniciando en junio hasta alcanzar el máximo en noviembre, disminuyendo nuevamente en mayo.

Por su parte los moluscos bivalvos mantuvieron una importancia mas baja que los gasterópodos y crustáceos. Los valores se mantuvieron alrededor del 10% para el método gravimétrico, con excepción de los meses de julio, septiembre y noviembre en donde las importancias rebasaron el 20% (Fig. 15d).

Los crustáceos tuvieron un mayor peso como grupo preferencial especialmente en los meses de invierno y primavera. Son evidentes dos picos de máxima importancia como tipo alimenticio en los meses de marzo (31.96%) y mayo-junio (50.0%) (Fig. 15e).

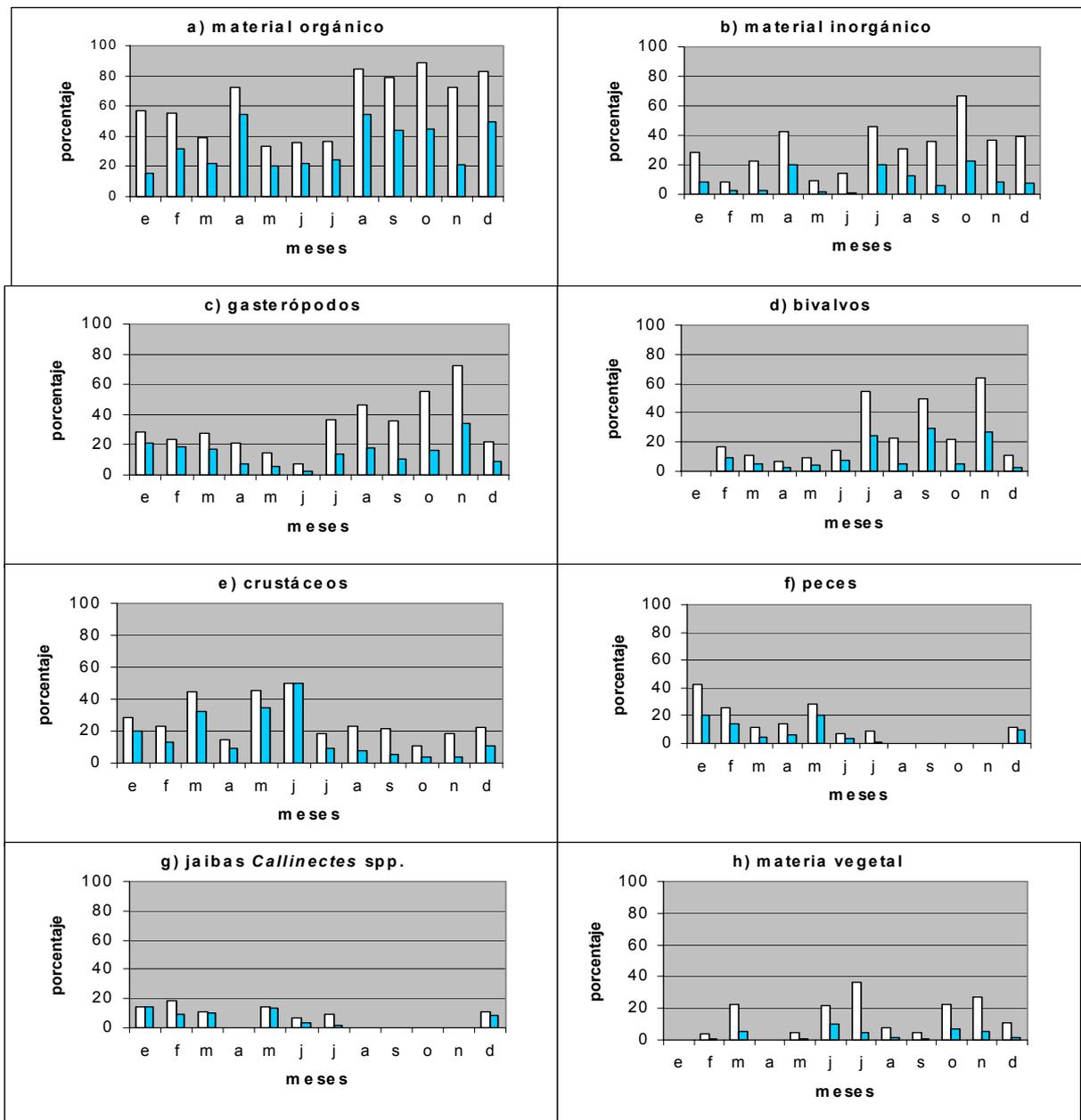


Figura No. 15 Variación mensual de los principales grupos alimenticios en la dieta de *Callinectes arcuatus*. El período representado abarca de junio de 1988 a mayo de 1989, por lo que los meses se acomodaron para mostrar un ciclo anual completo.

□ método frecuencial
 ■ método gravimétrico

La proporción de jaibas consumidas, tiene un comportamiento muy similar al de los peces con picos de máxima importancia en mayo y enero, y una importancia muy baja desde junio hasta

noviembre. En el mes de abril se registra un valor de cero tanto para el método gravimétrico como para el frecuencial ((Fig. 15f).

Los peces tuvieron dos picos marcados en su proporción como alimento de *C. arcuatus*, esto es, durante los meses de mayo y enero. Es notorio también que este grupo dejó de ser importante durante el periodo de julio a noviembre en donde casi alcanza valores de cero (Fig. 15g).

La materia vegetal fue el grupo alimenticio menos importante tanto para el método gravimétrico como para el de frecuencia de ocurrencias. Durante casi todo el año los valores estuvieron por debajo del 10% con excepción de junio en donde alcanzó el 11.1% (Fig. 15h).

6.2.2.2. Variación ontogenética en la dieta de *C. arcuatus*.

Clase 1: Juveniles de *C. arcuatus*. La clase de los juveniles fue muy poco muestreada (n=5) por lo que la mayoría de los tipos alimenticios no estuvieron representados (Fig. 16).

El material orgánico tuvo una alta proporción en los pocos estómagos analizados (66.68%), mientras que el sedimento tuvo una relativamente alta proporción (13.32%). El único tipo alimenticio de importancia lo constituyó el de los peces los cuales contribuyeron con el 20% de la proporción de la dieta (Fig. 16a).

Clase 2: Subadultos de *C. arcuatus*. Contiene subadultos y algunos adultos pequeños. Considerando el método gravimétrico, el material orgánico también tuvo una muy alta proporción (45.83%) mientras que el sedimento, gasterópodos, bivalvos, crustáceos, jaibas, peces y materia vegetal tuvieron una importancia moderada oscilando entre 11.03% (gasterópodos) y 5.13% (vegetales). En esta clase quedan incluidos casi todos los tipos alimenticios considerados con excepción de anfípodos e isópodos (Fig. 16b).

Clase 3: Adultos de *C. arcuatus*. Existió una mayor variación en cuanto a la contribución relativa de cada grupo alimenticio. El material orgánico tiene la menor proporción respecto a las otras dos clases, al igual que el sedimento (Fig. 16c). Tanto los moluscos gasterópodos y bivalvos como los crustáceos tienen mayor importancia como alimento, siendo estos últimos el tipo alimenticio preferencial (21.91%). El consumo de jaibas es también mayor en esta clase, mientras que el de peces y materia

vegetal es similar a la clase 2. Aquí quedan representados todos los tipos alimenticios considerados en este trabajo, con excepción de los isópodos que no estuvieron presentes en ningún estomago analizado de *C. arcuatus*.

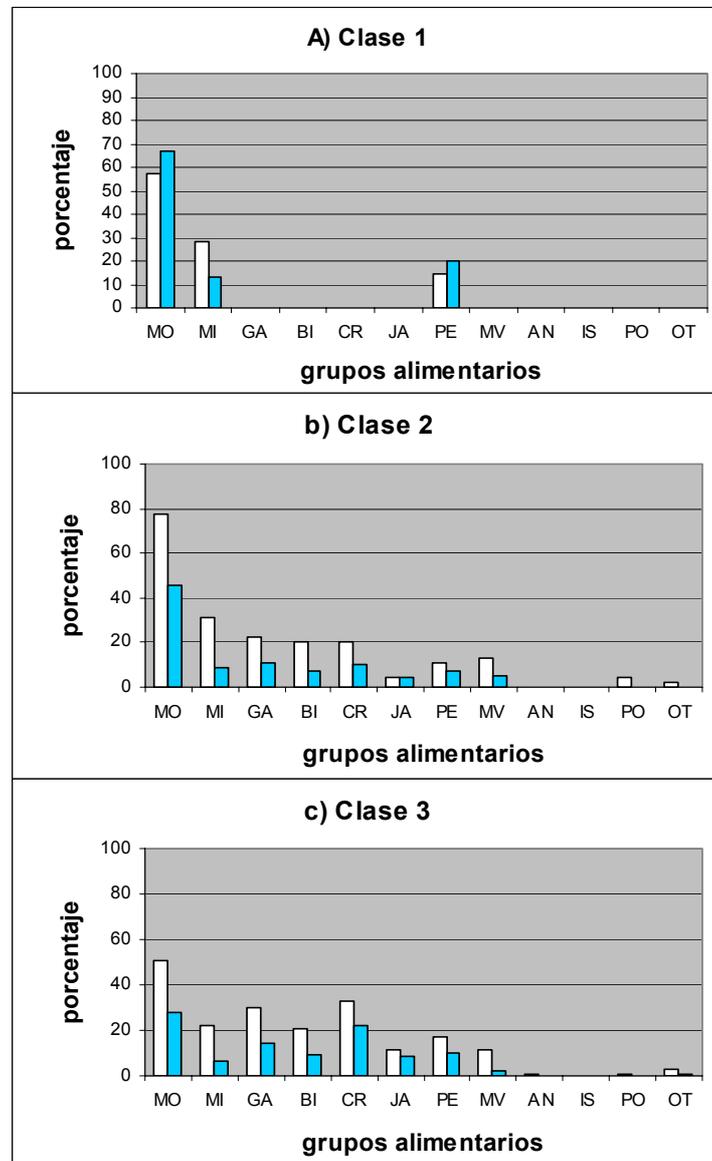


Figura No. 16 Variación por clases en la dieta de *Callinectes arcuatus*. Clase 1 = de 20 a 46 mm Ac, Clase 2 = de 47 a 73 mm Ac y Clase 3= de 74 a 100 mm Ac. **MO**=materia orgánica, **MI**=material inorgánico, **GA**=gasterópodos, **BI**=bivalvos, **CR**=crustáceos, **JA**=jaibas, **PE**=peces, **MV**=materia vegetal, **AN**=anfipodos, **IS**=isópodos, **PO**=poliquetos y **OT**=otros.
 □ método frecuencial
 n método gravimétrico

Comparación de la dieta entre las clases de talla de *C. arcuatus*. Al observar los valores en conjunto es notorio que la materia orgánica guarda una relación inversa con la talla de las jaibas. Con excepción de grupo crustáceos, que tiene valores relativamente altos en la clase **3**, el resto de los grupos mantuvo importancias similares en las clases **2** y **3** (Fig. 17b y c). La clase **1**, que solo tuvo restos de peces en su dieta, resultó con valores muy diferentes debido a la poca cantidad de muestras (Fig. 16a). Al realizar la Prueba de Kruskal-Wallis para las tres clases no se encontró una diferencia significativa entre sus dietas ($K_{\alpha}=3.3817$ para una significancia $K=3.8600$; $\alpha=0.20$; 3 g.l.) (Tabla 11). Para descartar diferencias entre las clases se realizó la Prueba de Mann-Whitney las asociaciones de clases (parejas) y los resultados si evidenciaron diferencias significativas: para la asociación clases **1-2** encontramos que $Z_{\alpha}=2.1996$ ($\alpha=0.05$), para la asociación clases **2-3** resultó $Z_{\alpha}=0.001$ ($\alpha=0.05$) y para la asociación clases **1-3** se obtuvo $Z_{\alpha}=1.9705$ ($\alpha=0.05$) (Tabla 9). Según el Índice de Levins, el solapamiento de nicho trófico entre estas asociaciones de clases fue moderado para clases **1-2** y clases **2-3** en general ($LO_{1,2}=0.6749$ y $LO_{1,2}=0.7369$ respectivamente) y bajo para la asociación de clases **1-3** ($LO_{1,2}=0.4382$) (Tabla 10).

6.2.2.3. Variación espacial en la dieta de *C. arcuatus*.

Dada la distribución intermareal de *C. arcuatus*, la metodología empleada en este estudio no permitió el acceso durante el muestreo a jaibas de otras localidades por lo que se imposibilitó cualquier análisis relativo a la variación espacial en la dieta de esta especie.

6.2.2.4. Relaciones intraespecíficas en la dieta de *C. arcuatus*.

Comparación de hembras y machos (totales) de *C. arcuatus*. Se observó una mayor cantidad de materia orgánica y materia vegetal en las hembras. En los machos hubo una mayor presencia de bivalvos, crustáceos y jaibas. El resto de los grupos mantuvo valores muy cercanos (Fig. 17a y b). La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias significativas entre las dietas de estos grupos ($Z_{\alpha}=0.6898$; $\alpha=0.05$) (Tabla 9). El índice de Levins nos señala un relativamente alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.8798$) (Tabla 10).

Tabla No. 9 Análisis Intraespecífico de *C. arcuatus*. Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney. La última columna se refiere a la aceptación de la H_0 de que las dietas son similares (significancia $Z=1.960$; $\alpha=0.05$; 2 g.l.).

	Relación intraespecífica		
1	Machos vs. hembras (totales)	$Z\alpha = 0.6898$	Semejanza
2	Machos adultos vs. Hembras adultas	$Z\alpha = 0.8083$	Semejanza
3	Machos juveniles vs. Hembras juveniles	$Z\alpha = 0.4201$	Semejanza
4	Hembras vs. hembras juveniles	$Z\alpha = 1.1572$	Semejanza
5	Machos vs. machos juveniles	$Z\alpha = 1.2344$	Semejanza
6	Clase 1 vs. clase 2	$Z\alpha = 2.1996$	Diferencia
7	Clase 2 vs. clase 3	$Z\alpha = 0.0001$	Semejanza
8	Clase 1 vs. clase 3	$Z\alpha = 1.9705$	Diferencia

Comparación de hembras adultas y machos adultos de *C. arcuatus*. A diferencia de *C. bellicosus* en donde las dietas de hembras y machos tienen una gran similitud, en *C. arcuatus* existe una diferencia intersexual en sus dietas (Fig. 17c y d).

Con excepción de los peces y el sedimento como tipos alimenticios en donde la proporción es muy similar, la cantidad de gasterópodos, crustáceos, bivalvos y jaibas en los contenidos estomacales de los machos son superiores.

Los crustáceos fueron el alimento preferencial de los machos en esta especie, alcanzando una proporción del 21.79% del total en masa de la dieta.

Tabla No. 10 Análisis Intraespecífico de *C. arcuatus*. Resultados del Índice de Solapamiento de Nicho de Levins para el ámbito trófico. La última columna se refiere a la calificación de los resultados. La escala va de 0 (nulo solapamiento) a 1 (solapamiento total) (para 2 g.l.). El índice se basa en la utilización relativa de los grupos alimenticios (aparición en porcentaje).

	Relación intraespecífica		Solapamiento
1	Machos vs. Hembras (totales)	$LO_{1,2} = 0.8798$	Alto
2	Machos adultos vs. hembras adultas	$LO_{1,2} = 0.8743$	Alto
3	Machos juveniles vs. hembras juveniles	$LO_{1,2} = 0.9104$	Alto
4	Hembras vs. Hembras juveniles	$LO_{1,2} = 0.9365$	Muy alto
5	Machos vs. Machos juveniles	$LO_{1,2} = 0.9760$	Muy alto
6	Clase 1 vs. clase 2	$LO_{1,2} = 0.6749$	Relativamente bajo
7	Clase 2 vs. clase 3	$LO_{1,2} = 0.7369$	Muy moderado
8	Clase 1 vs. clase 3	$LO_{1,2} = 0.4382$	Bajo

En las hembras se encontró una proporción significativamente mayor de material orgánico y una importancia ligeramente mayor de la materia vegetal encontrada en los machos. No se identificó ningún anfípodo en los estómagos de las hembras. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias

entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.8083$; $\alpha=0.05$) (Tabla 9). El índice de Levins nos señala un solapamiento relativamente elevado en la dietas ($LO_{1,2}=0.8743$) (Tabla 10).

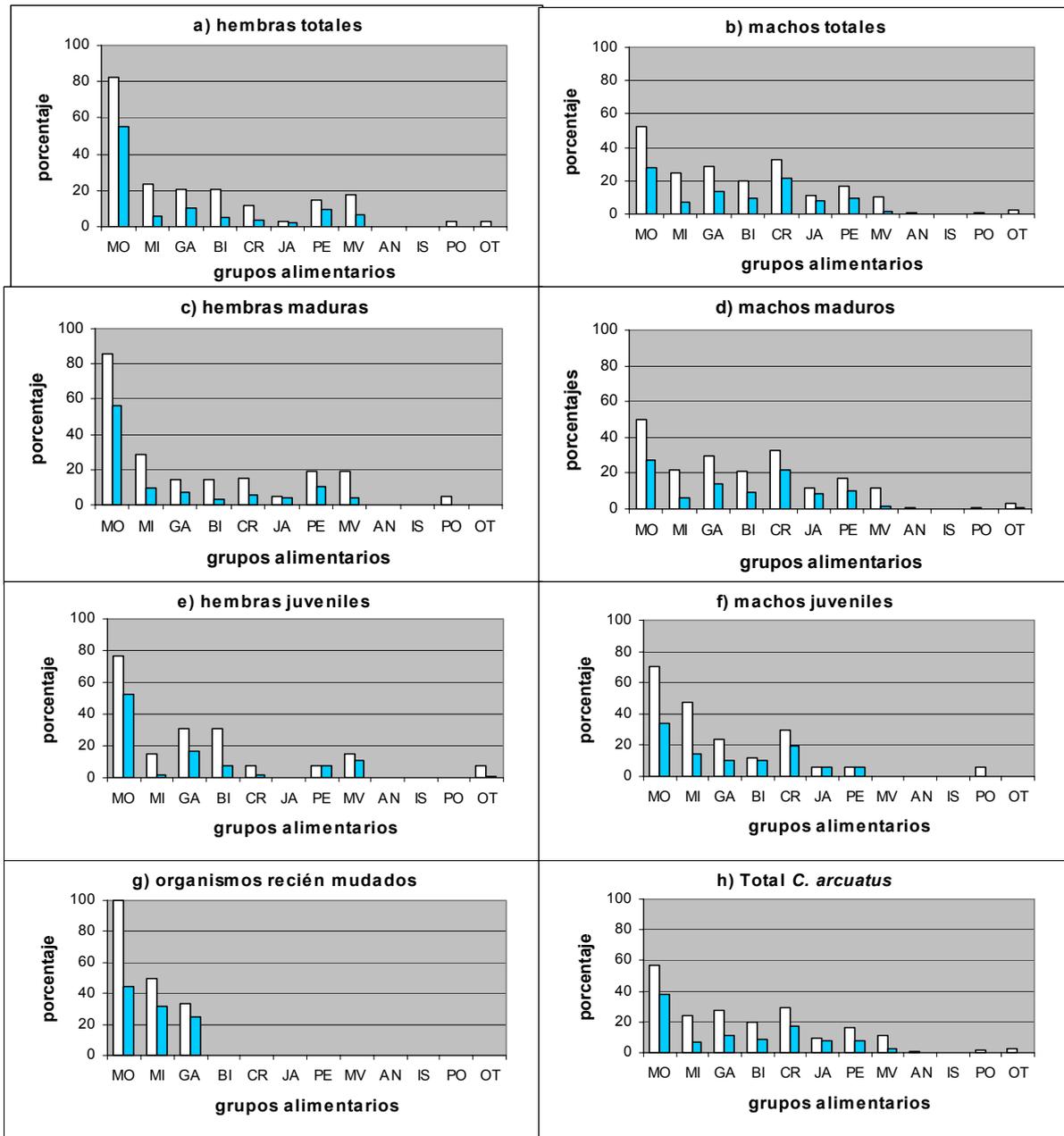


Figura No. 17 Variación por sexo y estadio reproductor en la dieta de *Callinectes arcuatus*. MO=materia orgánica, MI=materia inorgánica, GA=gasterópodos, BI=bivalvos, CR=crustáceos, JA=jaibas, PE=peces, MV=materia vegetal, AN=anfipodos, IS=isópodos, PO=poliquetos y OT=otros.
 □ método frecuencial y ■ método gravimétrico

Comparación de hembras adultas y hembras juveniles de *C. arcuatus*. Pudieron observarse ciertas diferencias entre las dietas de hembras maduras y hembras juveniles en esta especie. Aunque la proporción de material orgánico es similar, los gasterópodos y la materia vegetal fueron más importantes para las hembras juveniles, mientras que los crustáceos tuvieron una mínima importancia. Las jaibas no estuvieron presentes en los estómagos analizados de las hembras juveniles (Fig. 17).

Para las hembras maduras, los peces fueron el tipo alimenticio más importante (10.25% G), mientras que los gasterópodos, crustáceos, bivalvos, jaibas, materia vegetal y el sedimento tuvieron importancias muy similares. Los grupos menores estuvieron pobremente representados como sucedió en general para la especie. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=1.1572$; $\alpha=0.05$) (Tabla 9). El índice de Levins señala un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9365$) (Tabla 10).

Comparación de hembras juveniles y machos juveniles de *C. arcuatus*. La cantidad de materia orgánica es mayor en las hembras juveniles al contrario de lo que pasa con la materia inorgánica. En el grupo de los crustáceos hubo una diferencia importante ya que su abundancia fue mucho mayor en los machos. En las hembras no aparecieron las jaibas sin embargo la materia vegetal fue relativamente importante mientras que en los machos no apareció este grupo. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias significativas entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=0.4201$; $\alpha=0.05$) (Tabla 9). El índice de Levins nos señala un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9104$) (Tabla 10).

Comparación de machos adultos y machos juveniles de *C. arcuatus*. Al comparar las dietas entre machos adultos y machos juveniles se encontró cierto grado de similitud en sus contenidos estomacales con la excepción del material orgánico y el sedimento, que tuvo mayor proporción en los organismos juveniles (Fig. 17d y f). Las importancias de crustáceos (21.3%), gasterópodos (18.2%), peces (10.0%) y materia vegetal (2.2%) fueron solo ligeramente superiores en los machos adultos. La Prueba de Mann-Whitney no reflejó diferencias entre las dietas de estos grupos ($Z\alpha=1.2344$; $\alpha=0.05$) (Tabla 9). El índice de Levins nos señala un alto solapamiento de dieta ($LO_{1,2}=0.9760$) (Tabla 10).

Análisis de organismos en postmuda. No pudieron analizarse estómagos de individuos recién mudados dado que los índices de repleción fueron menores a 2.

Comparación de hembras ovígeras de *C. arcuatus*. No pudieron analizarse estómagos de hembras ovígeras dado que los índices de repleción fueron menores a 2.

Tabla No. 11 Análisis Intraespecífico de *C. arcuatus*. Resultados de la Prueba K no paramétrica de Kruskal-Wallis por bloques (clases y zonas). La última columna se refiere a la aceptación de la H_0 de que las dietas en cada bloque son similares.

Relación intraespecífica			
1	Clase 1, Clase 2 y Clase 3.	$K\alpha = 2.4100$	Semejanza
	Significancia ($K=5.7800$; $\alpha=0.05$; 3 g.l.)		

6.3. Ecología Alimentaria y Relaciones Interespecíficas

6.3.1. Relaciones interespecíficas por sexo y estadio.

Relación interespecífica de machos. La materia orgánica estuvo más representada en los machos de *C. bellicosus* (38.7%) que en los de *C. arcuatus* (32.5%). La cantidad de sedimentos fue mayor en *C. arcuatus*, mientras que los gasterópodos, bivalvos, jaibas y peces tuvieron valores muy similares. Los crustáceos tuvieron una mayor importancia relativa en *C. arcuatus* alcanzando valores del 21.7% G. El método frecuencial señala a los gasterópodos y crustáceos como los grupos preferenciales para ambas especies. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre los machos de ambas especies ($Z_\alpha=0.1846$ para $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un solapamiento relativamente alto para los machos ($LO_{1,2}=0.8582$) (Tabla 13).

Tabla No. 12 Análisis interespecífico. Resultados de la Prueba U no paramétrica de Mann-Whitney. La última columna se refiere a la aceptación de la H_0 de que las dietas son similares (significancia $Z=1.960$; $\alpha=0.05$; 2 g.l.).

<i>Callinectes bellicosus</i> vs. <i>C. arcuatus</i>		Z_α	
a	<i>Callinectes bellicosus</i> vs. <i>C. arcuatus</i> (totales)	$Z_\alpha = 0.2463$	Semejanza
b	Clase 1: juveniles	$Z_\alpha = 2.1676$	Diferencia
c	Clase 2: subadultos	$Z_\alpha = 0.2269$	Semejanza
d	Clase 3: adultos	$Z_\alpha = 0.1846$	Semejanza
e	Hembras totales	$Z_\alpha = 0.5698$	Semejanza
f	Hembras juveniles	$Z_\alpha = 0.5298$	Semejanza
g	Machos totales	$Z_\alpha = 0.1846$	Semejanza
h	Machos juveniles	$Z_\alpha = 0.9082$	Semejanza

Relación interespecífica de hembras. Las hembras de tallas grandes de *C. arcuatus* tuvieron una gran cantidad de materia orgánica en sus estómagos (58.8%). Como grupo alimenticio, solo los restos de peces (21.1%) y los gasterópodos (8.8%) aparecieron de forma importante. La materia vegetal fue más importante que en *C. bellicosus*, mientras que las hembras adultas presentaron menores cantidades de materia orgánica. En *C. bellicosus* el sedimento constituyó más del doble (20.2%) que en la especie simpátrica (8.2%). Con el método de frecuencia de ocurrencia los grupos preferenciales de *C. arcuatus* fueron; crustáceos, gasterópodos, bivalvos, peces y material vegetal en ese orden. El orden para *C. bellicosus* fue; vegetales, peces, crustáceos, bivalvos y gasterópodos. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre las hembras de ambas especies ($Z_{\alpha}=0.5698$ para $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un alto solapamiento para las hembras ($LO_{1,2}=0.9709$) (Tabla 13).

Tabla No. 13 Análisis interespecífico. Resultados del Índice de Solapamiento de nicho de Levins para el ámbito trófico. La última columna se refiere a la calificación de los resultados. La escala va de 0 (nulo solapamiento) a 1 (solapamiento total) (para 2 g.l.). El índice se basa en la utilización relativa de los grupos alimenticios (aparición en porcentaje).

	<i>Callinectes bellicosus</i> vs. <i>C. arcuatus</i>		Solapamiento
a	<i>Callinectes bellicosus</i> vs. <i>C. arcuatus</i> (totales)	$LO_{1,2} = 0.9960$	Muy alto
b	Clase 1: juveniles	$LO_{1,2} = 0.6491$	Relativamente bajo
c	Clase 2: subadultos	$LO_{1,2} = 0.9343$	Muy alto
d	Clase 3: adultos	$LO_{1,2} = 0.8352$	Moderado
e	Hembras totales	$LO_{1,2} = 0.9709$	Muy alto
f	Hembras juveniles	$LO_{1,2} = 0.9530$	Muy alto
g	Machos totales	$LO_{1,2} = 0.8582$	Alto
h	Machos juveniles	$LO_{1,2} = 0.7051$	Muy moderado

Relación interespecífica de hembras juveniles. La materia orgánica encontrada en *C. arcuatus* (53.4% G) fue mayor que en *C. bellicosus* (40.0% G), lo mismo sucedió con los peces (6.41% G), los restos vegetales (10.2% G) y especialmente con los gasterópodos que casi duplicaron su importancia relativa (14.9% G) en comparación con *C. bellicosus* (8.0% G). Bajo el criterio del método frecuencial, los grupos con mayor importancia relativa para *C. bellicosus* fueron; crustáceos, gasterópodos, algas, bivalvos, peces y jaibas. En *C. arcuatus* se registró el siguiente orden de grupos; gasterópodos, bivalvos, algas, peces y crustáceos. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre las hembras juveniles de ambas especies ($Z_{\alpha}=0.5298$ para $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un alto solapamiento para las hembras juveniles ($LO_{1,2}=0.9530$) (Tabla 13).

Relación interespecífica de la clase 1: Juveniles. Dado el bajo número de ejemplares muestreados en la Clase 1 de *C. arcuatus*, se evidenció una gran diferencia con la clase análoga. En *C. bellicosus* se

encontraron casi todos los grupos alimenticios destacando entre ellos los gasterópodos, los crustáceos y la materia vegetal por su importancia relativa. El único grupo preferencial presente en *C. arcuatus* fueron los peces que alcanzaron una alta proporción (20% G), el resto de los contenidos fueron material orgánico e inorgánico. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, evidenció diferencias entre los juveniles de ambas especies ($Z_{\alpha}=2.1676$; $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un solapamiento muy moderado para esta clase ($LO_{1,2}=0.6491$) (Tabla 13).

Relación interespecífica de la clase 2: Subadultos. En la clase de los subadultos de *C. bellicosus* se encontraron mayores cantidades de gasterópodos y crustáceos que en la otra especie. En *C. arcuatus* fueron mayores los valores para el material orgánico y la materia vegetal. Algunos grupos alimenticios como los bivalvos, las jaibas y los peces, tuvieron proporciones muy semejantes. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre los subadultos de ambas especies ($Z_{\alpha}=0.2269$; $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un alto solapamiento para esta clase ($LO_{1,2}=0.9343$) (Tabla 13).

Relación interespecífica de la clase 3: Adultos. En los adultos de *C. arcuatus* encontramos una mayor cantidad de crustáceos que en *C. bellicosus*, sin embargo en esta última especie, las proporciones de material orgánico e inorgánico fueron mayores. Los grupos de los gasterópodos, bivalvos, jaibas, peces y materia vegetal tuvieron porcentajes semejantes. La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre los adultos de ambas especies ($Z_{\alpha}=0.1896$; $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un solapamiento relativamente alto en esta clase ($LO_{1,2}=0.8352$) (Tabla 13).

Relación interespecífica entre *C. bellicosus* y *C. arcuatus*. Considerando los valores totales de las especies para el método gravimétrico, las importancias relativas de la materia orgánica, gasterópodos, bivalvos, materia vegetal, anfípodos y "otros" son muy similares. En *C. bellicosus* la proporción de sedimento (15.8% G) es mayor que en *C. arcuatus* (12.6% G). En esta última especie, los grupos alimenticios crustáceos (19.7% G), jaibas (6.8% G) y peces (9.4% G) estuvieron más representados que en *C. bellicosus* (13.7, 2.9 y 6.4% G respectivamente). Para el método frecuencial el orden de importancia de los grupos alimenticios en *C. bellicosus* fue; crustáceos, bivalvos, gasterópodos, peces, algas y jaibas. Para *C. arcuatus* el orden fue; crustáceos, gasterópodos, bivalvos, peces, algas y jaibas.

La prueba de Mann-Whitney, aplicada al método gravimétrico, no evidenció diferencias entre las dietas de ambas especies ($Z_{\alpha}=0.2463$; $\alpha=0.05$; significancia $Z=1.960$) (Tabla 12). El índice de solapamiento de nicho trófico de Levins nos señaló un solapamiento muy alto para ambas especies ($LO_{1,2}=0.9960$) (Tabla 13).

6.3.2. Comparación de los cambios ontogenéticos de la dieta.

El porcentaje en masa (G) encontrado para los gasterópodos durante el crecimiento de ambas especies resultó ser antagónico. En la clase 1 de *C. arcuatus* consume una mayor proporción de estas presas que *C. bellicosus*. En la clase 2 este comportamiento se invierte y en la clase 3 *C. arcuatus* vuelve a consumir en mayor proporción a este grupo de moluscos (Fig. 18a).

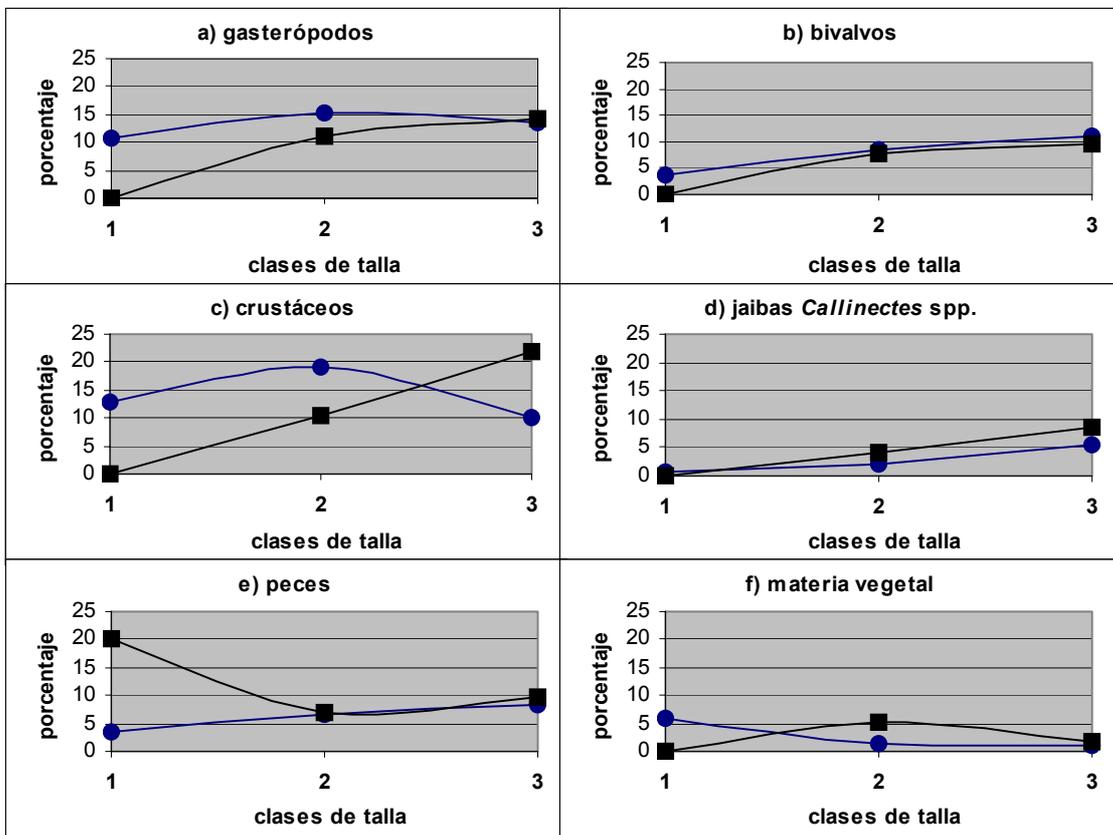


Figura No. 18 Patrones ontogénicos de la variación en los porcentajes de los grupos alimenticios. Solo se presentan los grupos alimenticios preferenciales para *Callinectes bellicosus* (.....) y *C. arcuatus* (—).

Las proporciones de moluscos bivalvos en los estómagos de ambas especies marcan una clara tendencia hacia incrementar su consumo conforme aumenta el tamaño de las jaibas. Para este grupo alimenticio los cambios son paralelos en las tres clases de talla. (Fig. 18b).

Las curvas de cambio ontogenético de los crustáceos también presentan un comportamiento inverso entre las clases 2 y 3 de las dos especies. En las clases 1 y 2 *C. bellicosus* consume una proporción mucho mayor, mientras que en la clase 3 *C. arcuatus* presenta un mayor porcentaje de crustáceos en su dieta. (Fig. 18c).

En el caso de las jaibas como presa, vuelve a observarse una tendencia a incrementar el consumo pero en diferente proporción. La clase 1 de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* presentó igual proporción, sin embargo las clases 2 y 3 de *C. arcuatus* observaron mayor importancia relativa (Fig. 18d).

La proporción de peces en la dieta de *C. arcuatus* fue mayor en las clases de talla 1 y 3. *C. bellicosus* observó valores mayores en la clase 2 (Fig. 18e).

En relación con la materia vegetal, las tendencias son también encontradas. En la clase 1, mientras que *C. bellicosus* presentó los valores mayores, y en las clases 2 y 3 *C. arcuatus* tuvo los valores mas altos (Fig. 18f).

6.3.3. Canibalismo.

Canibalismo en *C. bellicosus*. Los valores de canibalismo para *Callinectes bellicosus* se mantuvieron bajos (2.3%) al comparar a las jaibas como presa con los otros grupos alimenticios del estudio. La mayoría de los grupos intraespecíficos presentaron valores muy bajos con la excepción de las hembras juveniles en postécdisis (7.6%), los machos en postécdisis (4.7%) y las hembras ovígeras (9.7%). Al analizar la variación por clases de tallas, se registró la tendencia de incrementar el canibalismo conforme las jaibas se desarrollan. La clase 1 presentó una proporción de 0.63%, la clase 2 de 1.9% y la clase 3 de 5.3%.

En la variación mensual del canibalismo para el período estudiado se encontraron valores muy variables. Algunos meses presentaron valores relativamente altos como fue el caso de enero,

mayo, agosto y octubre. Al comparar los niveles de canibalismo por zona, se registró una gran similitud. En la zona **1** correspondiente al estero de Santo Domingo, la proporción de jaibas como presa fue de 2.5%, en la zona **2** Bahía Magdalena el valor fue 2.4% y en la zona **3** de Bahía Almeja el resultado fue 2.51%.

Canibalismo en *C. arcuatus*. En *Callinectes arcuatus* los niveles de canibalismo fueron un poco mas altos (7.3%) en relación con otros grupos alimenticios como los moluscos, crustáceos o peces, pero más altos al comparar a la especie con *C. bellicosus*. La mayoría de los grupos intraespecíficos mantuvieron valores bajos de canibalismo con excepción de los machos considerados en su totalidad (8.2%), los machos adultos (9.6%) y, en menor grado, los machos juveniles (5.8%).

Al comparar las clases de talla, las proporciones fueron variables. La clase **1** de juveniles no presentó jaibas en su contenido estomacal, la clase **2** de subadultos tuvo valores de 4.0% y la clase **3** de adultos tuvo un porcentaje de 8.4%.

En los porcentajes por mes encontramos valores muy variables. Enero (14.2% y mayo (13.8%) tuvieron proporciones relativamente altas. Febrero, marzo y diciembre observaron valores intermedios. En los meses de junio (3.3%), julio (1.3%), agosto (1.0%) y septiembre (1.0%) observamos los valores mas estables. En abril, octubre y noviembre no encontramos jaibas en la dieta de esta especie.

7. Discusión

7.1. Estructura y Función de Quelípodos.

Tanto en el desarrollo de *Callinectes bellicosus* como en el de *C. arcuatus*, el diente malacófago del dactylus y los primeros procesos molares del propodus en la quela mayor se van haciendo más prominentes con relación a las demás denticulaciones. Esto puede interpretarse como una evidencia de que la malacofagia se incrementa con la edad, lo cual puede apreciarse al estudiar el contenido estomacal de *C. arcuatus* en sus diferentes clases de talla, sin embargo en *C. bellicosus* esto no es tan claro al menos en cuanto al grupo de los gasterópodos.

En ambas especies los espacios entre las denticulaciones de la quela mayor se reducen durante el crecimiento, lo que puede relacionarse con un robustecimiento general del quelípodo, requisito indispensable para el consumo de presas más duras como los moluscos y crustáceos. Al respecto, ap Reinhallt y Hughes (1985) señalan que los dientes más amplios y el paralelismo entre el propodus y dactylus de *Carcinus maenas* representan un patrón morfológico adaptativo para presas grandes y poco móviles; los dientes amplios evitan que la presa resbale de la quela y la disposición paralela de los dedos generan una fuerza resultante mayor. Los mismos autores indican que en *Liocarcinus puber*, el desarrollo de una heterodoncia con un gran diente malacófago y una quela más delgada, unidas a una mayor movilidad, equipan mejor a esta especie para sujetar presas más rápidas y con formas irregulares. En *C. bellicosus* y en *C. arcuatus* se observan las dos tendencias estudiadas por ap Reinhallt y Hughes (op.cit.), es decir, la quela mayor con los dientes o procesos molariformes más amplios, un diente malacófago relativamente grande, un mayor paralelismo entre los dedos, mientras que la quela menor es más delgada y con los dientes más finos. La heterodoncia es evidente en ambos quelípodos.

Al comparar el diente malacófago de la quela mayor de *Callinectes* con especies malacófagas más especializadas como los cangrejos del género *Calappa*, se observa que en las jaibas se presentan rasgos más generalistas debido a su diente evidentemente más pequeño en proporción. Esta posición intermedia en la estructura funcional de los quelípodos de portúnidos, ha sido interpretada en la teoría del flujo energético como una omnivoría oportunista inclinada hacia la depredación por diferentes

autores (Warner, 1977; Williams, 1978; ap Reinhallt y Hughes, 1985; Monteforte, 1987) y su posición es compartida con otros grupos de cangrejos como los xántidos (Warner, 1977).

Pueden observarse adaptaciones morfológicas en los quelípodos de los cangrejos que no tienen una relación funcional con sus hábitos alimentarios, sino con el desarrollo de desplantes agonísticos (Thorpe **et al.**, 1994) o con comportamientos sexuales como el cangrejo ocapódido *Uca* spp. (Warner, 1977). Hasta el momento se acepta que el desarrollo de la heteroquelia de talla en una gran cantidad de crustáceos es debido principalmente a comportamientos reproductivos como en los desplantes agonísticos y la competencia por hembras (González-Gurriarán y Freire, 1994). Sin embargo, es evidente que las adaptaciones morfológicas más finas, como la estructura general de la quela o los patrones morfológicos de las denticulaciones, revisten un incremento en la funcionalidad mecánica para conseguir alimento (Schembri, 1982b; Monteforte, 1987; Trott, 1987; Blundon, 1988). Vermeij (1978) atribuye las diferencias de los quelípodos de los cangrejos *Carpilus* spp. y *Eriphia* spp. del Indopacífico y del Atlántico tropical a la mayor edad y establecimiento de las comunidades de moluscos del Pacífico tropical en donde las adaptaciones en un mayor plazo generaron divergencia. Blundon (1988) no encontró diferencias en los quelípodos de *Menippe mercenaria* de ambientes tropicales y templados y por lo tanto no comparte la hipótesis de Vermeij; sin embargo, si resalta la importancia global de las adaptaciones morfológicas (como la heteroquelia) y fisiológicas (como la fuerza muscular) de los cangrejos braquiuros en la competencia por los recursos.

Las adaptaciones morfológicas de las quelas de las jaibas son compensadas por adaptaciones de las especies presa. Estas tienden a mantener en equilibrio los niveles de depredación sobre las poblaciones. Un análisis somero de las especies-presa más comunes de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* nos dará una idea de la morfología funcional y los patrones etológicos que son necesarios para que las jaibas mantengan una eficacia biológica adecuada. Así, se observa que el gasterópodo *Littorina* spp. presenta una fuerte constitución, mientras que *Nassarius* spp. tiene grandes ornamentaciones en su concha que además de incrementar su diámetro neto le sirven de camuflaje. *Mitrella* spp. tiene una apertura angosta y un diente marginal muy desarrollado lo que dificulta el accionar de los dientes del quelípodo de las jaibas al intentar abrirlo. En el género *Aminoaea* se observa un incremento en la altura de las espirales y un alisamiento de la concha que implican una mayor dificultad de manipulación. Las características citadas anteriormente se han catalogado como adaptaciones morfológicas de los moluscos gasterópodos contra la depredación (Warner, 1977; Vermeij, 1978; Appleton y Palmer, 1988; Ng y Tan, 1985) (Anexo B) aunque obviamente existen además adaptaciones fisiológicas o etológicas.

En los cangrejos braquiuros de quelas heteromórficas, es decir cuando una quela o el quelípodo completo es más grande que su contraparte, se ha observado que la mayoría de ellos presentan una heteromorfía diferencial, es decir, la quela de un determinado lado siempre es diferente. A este fenómeno se le ha llamado “lateralidad” o “asimetría funcional” (Williams, 1978; Ng y Tan, 1985; Campos-González y Campo-Favela, 1987; Su Sponaugle, 1990; Yamagushi, 1994).

Dado que la estructura dextral de los gastrópodos, fue fijada evolutivamente mucho antes que el desarrollo de la lateralidad de los cangrejos, se piensa que la morfología de este grupo de moluscos ha servido como una presión selectiva para determinarla (Williams, 1978).

Diversos estudios han revelado que la quela mayor de los cangrejos calápidos y xántidos se encuentra predominantemente en el lado derecho y que la ventaja funcional se relaciona con la alimentación sobre gasterópodos que presentan principalmente espirales dextrógiras (Ng y Tan, 1985). Trott (1987) señaló que en *Ocypode gaudichaudii*, la quela mayor se presenta preferencialmente en el lado izquierdo, aunque este autor no expone ninguna hipótesis para explicarlo.

En el caso de *C. bellicosus* el 62.2% de los organismos revisados presentó la quela mayor en el lado derecho presentando las hembras (66.3%) una mayor lateralidad derecha que los machos (60.8%). Al comparar las dietas de ambas especies se encontró que la mayor proporción de lateralidad derecha en *C. arcuatus* (67.4%) no guarda una relación causal con la importancia de los gasterópodos como tipo alimentario por lo que deben exponerse otras causas para explicar esta tendencia.

Es probable que el número de encuentros agresivos intraespecíficos sea mayor en los machos de *C. arcuatus* considerando que su habitat es mas restringido. Esto provocaría un incremento en la probabilidad de perder apéndices, especialmente los quelípodos, así al ser regenerados, las quelas mayor y menor se invertirían.

El hecho de que las hembras presenten valores mayores de lateralidad derecha y de homoquelia (Tabla 14), apoya esta hipótesis, aunque no se descarta la posibilidad de un sesgo en el muestreo por la menor cantidad de hembras revisadas para esta especie (Tabla 5).

Tabla No. 14 Lateralidad de la quela mayor observada en hembras y machos de *C. bellicosus* y *C. arcuatus*. Las cantidades indican el porcentaje y los números entre paréntesis señalan los tamaños de muestra considerados.

Especie y cantidad	Lateralidad Derecha	Homoquelia	Lateralidad izquierda
<i>C. bellicosus</i>			
Total (37)	62.2	7.4	30.4
Hembras (14)	66.3	7.7	26.0
Machos (23)	60.8	6.8	32.4
<i>C. arcuatus</i>			
Total (33)	67.4	8.6	24.0
Hembras (15)	68.8	10.2	21.0
Machos (18)	65.9	8.9	25.2

Se llama “lateralidad inversa” al menor porcentaje de quelas mayores en el lado izquierdo que se observa en la mayoría de los crustáceos heteroquélicos. Este menor porcentaje de lateralidad inversa observada en adultos de *Callinectes sapidus* (14.4%) se atribuye a efectos de la regeneración. (ap Rheinallt y Hughes, 1985).

Cuando ocurre la pérdida de un quelípodo dimórfico, la mayor economía energética se consigue cuando la quela intacta adquiere la morfología de quela mayor y la quela regenerada adoptará en las mudas subsecuentes morfología de quela menor. Este hecho se confirma al observar que los quelípodos regenerados son por lo general de menor tamaño que el original, especialmente en los organismos adultos (Vernet-Cornubert, 1957; Ng y Tan, 1985; Hendrickx, 1993). Un caso excepcional es *Menippe mercenaria* un cangrejo con lateralidad de talla en sus quelas pero con una gran similitud morfológica; los adultos son capaces de regenerar hasta el 70% de la talla original de sus quelas en la primer muda y el 100% en la siguiente (su pesquería recae únicamente sobre sus quelípodos basándose en su gran capacidad regenerativa) (Echrhardt y Restrepo, 1989).

En *C. bellicosus* y en *C. arcuatus* se observa una capacidad regenerativa típica, en donde la pérdida del quelípodo mayor produce una lateralidad inversa debido a que el apéndice regenerado es de menor tamaño que el original (obs.per). Esto explica las proporciones de lateralidad y aun las de homoquelia encontradas en las dos especies. De acuerdo al modelo de diferencias bilaterales de actividad reflexiva de Govind (ap Rheinallt y Hughes, 1985), fisiológicamente es casi imposible la presencia de dos quelas mayores aplastadoras en el mismo organismo, lo que corresponde perfectamente con la baja homoquelia observada en *C. bellicosus* y en *C. arcuatus*.

Al analizar las técnicas de manipulación de *Liocarcinus puber*, ap Rheinallt (1986) indica que la lateralidad derecha limitada afecta el número de presas consumidas (mejillones) y las oportunidades de éxito por ataque. A este respecto debe considerarse que aunque la lateralidad es una adaptación importante, en ocasiones los organismos pueden utilizar indiscriminadamente cualquiera de las quelas lo que es un indicativo de flexibilidad ecológica. *Liocarcinus puber* utilizó la quela menor para aplastar al mejillón *Mytilus edulis* en 7 de 85 ataques exitosos lo que representa una proporción relativamente alta (8.2%) (ap Rheinallt y Huhges, 1985). Según Hughes y Seed (1981) *Callinectes sapidus* es más eficiente en el consumo de presas al compararlo con *Carcinus maenas* que presenta menor lateralidad derecha.

Debido a la gran similitud reportada para el género *Callinectes* y a partir de los estudios realizados sobre *C. sapidus*, considerada como especie tipo (Williams, 1974) es posible adoptar algunas generalizaciones para *C. bellicosus* y *C. arcuatus*. Estas dos especies se encuentran en la parte más baja en la escala de especialización de quelas entre los crustáceos heteromórficos, ya que en el género solo se han reportado diferencias estructurales y de volumen muscular entre sus quelas dimórficas (Paul, 1981). La heterodoncia encontrada en ambos quelípodos podría ser un indicio de especialización.

En quelas muy asimétricas como las de *Uca pugnax* existe una similitud neuromuscular, aunque en este cangrejo se aprecia una diferencia en el número de axones neuromotores repartidos en las quelas (Factor, 1989). Quelas dimórficas un poco más especializadas se observan en *Homarus americanus* que tiene diferencias estructurales, de fuerza total aplicada y en la composición fibrilar de los músculos aductores; mientras que en *Pagurus longicarpus* se observa una fuerte lateralización en el número de axones sensoriales de sus quelípodos; el mayor grado de especialización se observa en el camarón *Alpheus* spp. cuyas quelas presentan asimetría funcional y estructural, en la composición fibrilar, en el número de axones sensoriales y en el tamaño de las motoneuronas del músculo aductor (Factor, 1989).

Bajo este esquema, la notable plasticidad ecológica atribuida a los cangrejos portúnidos (Williams, 1974; Warner, 1977) tiene como fundamento un nivel bajo de especialización en sus estructuras alimentarias, aun bajo un análisis infraestructural.

En cuanto a una probable morfología diferencial entre machos y hembras de *C. bellicosus* y *C. arcuatus*, ésta no se presentó en ninguna de las tallas estudiadas de ambas especies. Las mayores tallas alcanzadas por los machos y el mayor tamaño de su quela aplastadora sugiere *a priori* una diferencia

funcional; sin embargo las proporciones que ocupan los grupos-presa son muy similares entre los machos y las hembras de *C. bellicosus* por lo que no se puede deducir el mecanismo de reparto de nicho en la dimensión trófica. Si existiera un reparto de nicho en el ámbito trófico dentro de esta especie, este podría darse a un nivel inferior al de los grupos arbitrarios escogidos como tipos alimentarios en este estudio, es decir, a un nivel familiar, genérico, específico o por tallas de presas, aunque para comprobarlo debe evaluarse la limitación de los recursos tróficos.

El fenómeno es diferente para *C. arcuatus* ya que existen diferencias fundamentales de las proporciones de los grupos alimentarios crustáceos y peces entre hembras y machos para lo que pueden proponerse dos hipótesis no excluyentes. Primero, que las diferencias alcanzadas entre sus quelas (especialmente sus quelas aplastadoras) tengan un efecto directo sobre la selectividad de presas, ya que *C. arcuatus* es una especie más pequeña que *C. bellicosus* y sus hembras no sobrepasan los 75.0 mm (Ac). Una explicación alternativa es que la distribución diferencial entre las dos especies, la cual restringe a *C. arcuatus* a las zonas de manglar, lleva a las hembras de esta especie hacia una mayor necrofagia y ramoneo sobre vegetales, mientras que en los machos la depredación sobre crustáceos y peces se incrementa.

Las diferencias en la morfología de los quelípodos entre *C. bellicosus* y *C. arcuatus* no son muy grandes. En *C. arcuatus* los márgenes del propodus se encuentran fuertemente granulados mientras que en *C. bellicosus* son tuberculados. El número de dientes del propodus y del dactylus en la quela menor de *C. bellicosus* es mayor al observado en *C. arcuatus*; sin embargo, ningún patrón alimentario parece indicar diferencias funcionales. El mayor número de dientes en los dedos de la especie mas grande implica, tal vez, mantener una operatividad manipulativa que probablemente no se consigue con un crecimiento proporcional con el mismo número de dientes. El número de dientes en la quela mayor fue similar para las dos especies, aunque este esquema puede variar en el caso de quelas regeneradas.

Dada la baja especialización que presentan estas jaibas en sus quelípodos, es probable que no existan presiones selectivas que tiendan hacia una mayor complejidad morfológica en las quelas de este grupo. Williams (1974) indica que un registro del Pleistoceno del dactylus izquierdo de un ejemplar adulto de *C. bellicosus* presenta la misma talla y el mismo patrón en la disposición de los dientes que un organismo actual. Es probable que una selección estabilizadora que mantenga la asimetría funcional en las quelas de estas especies a niveles bajos, este actuando para conservar quelípodos casi iguales y poco especializados. Abello y Cartes (1987) apuntan que los bajos niveles de alometría en las quelas de los

machos y la casi isometría de las hembras de los portúnidos concuerda con sus habilidades natatorias y con la omnivoría oportunista que presentan.

7.2. Manipulación de Presas.

Se describen algunos métodos de manipulación de presas, moluscos gasterópodos y bivalvos, de cangrejos braquiuros. El primero consiste en el aplastamiento a todo lo largo de la concha de gasterópodos, desde la vuelta apical hasta la cámara terminal, dependiendo del tipo y el tamaño de la concha (Elner, 1978; Cunninham y Huges, 1984). El segundo método implica el rompimiento de una parte de la concha de gasterópodos y bivalvos en la región terminal, utilizando después ambas quelas para sacar los tejidos blandos (Lawton y Huges, 1985) (Fig. 19a y b). Un tercer método de manipulación reportado para estas presas es la utilización de la punta de los dedos de cualquier quelípodo para levantar el opérculo de gasterópodos (Appleton y Palmer, 1988; Ap Rheinallt y Huges, 1985).

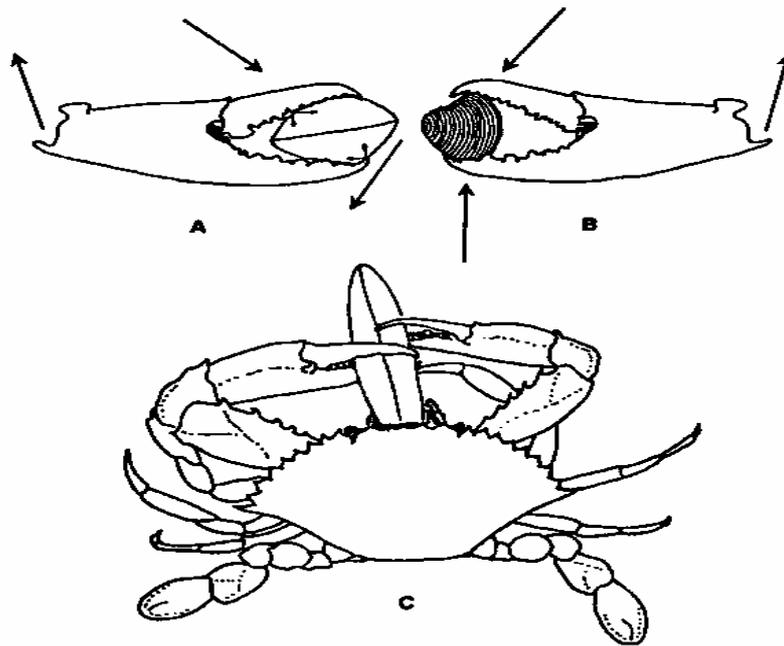


Figura No. 19

Manipulación de presas. **A.** Método descrito para *Scilla serrata* abriendo las valvas de un bivalvo. **B.** Macho adulto de *Callinectes bellicosus* manejando un ejemplar pequeño de *Chione* sp. **C.** Macho adulto de *C. arcuatus* alimentándose de un ejemplar del bivalvo *Tagelus* sp. En **A** y **B** las flechas mayores y más gruesas representan la dirección del movimiento y las más pequeñas las fuerzas resultantes.

Otra técnica reportada es la utilización de una fuerza inicial para abrir un poco las valvas de bivalvos para después cortar los músculos aductores con la quela menor (Pearson **et al.**, 1981; Bisker y Castagna, 1987).

En el presente trabajo se describe una técnica de manipulación de presas, no reportada en la literatura, observada en un macho adulto de *C. arcuatus* alimentándose de un molusco bivalvo del género *Tagelus* que consiste en tomar con ambos quelípodos al molusco y llevarlo hacia las mandíbulas para romperlo directamente con ellas (Fig. 19c). Es probable que este comportamiento solo pueda realizarse con bivalvos de conchas muy delgadas.

7.3. Estructura y Función de las Partes Bucales.

Según el principio de Pathwardan (Factor, 1982) existe una relación inversa entre los crustáceos que presentan un molino gástrico muy complejo y desarrollado, como en el género *Callinectes*, y la eficiencia del molino gástrico y las estructuras masticatorias externas (principalmente la mandíbula). En los cangrejos braquiuros las funciones masticatorias o trituradoras principales se trasladan de las partes bucales hacia el molino gástrico durante la metamorfosis de postlarva a juvenil (Factor, 1982 y 1989). Este fenómeno se interpreta como una adaptación que incrementa la eficacia alimentaria ya que las jaibas adultas utilizan menos tiempo en el procesamiento de los alimentos en la región oral e ingieren una mayor cantidad de alimentos en los encuentros con presas, dejando el posterior trabajo de reducción y trituración al molino gástrico. Las implicaciones morfológicas son varias; tanto en *C. bellicosus* como en *C. arcuatus* el crista dentata del 3er maxilípodo está poco desarrollado y, aunque algunos autores señalan que las diferencias de esta estructura en especies relacionadas pueden reflejar diferencias dietéticas (Schembri, 1982a), ambas especies presentaron el crista dentata muy similar. El crista dentata constituye una importante pieza de masticación en aquellas especies que presentan un molino gástrico simple o poco desarrollado.

Las diferencias encontradas en la constitución general de maxilípedos, crista dentata, maxilas, maxílulas y mandíbulas entre *C. bellicosus* y *C. arcuatus* son poco importantes, por lo que puede concluirse que las diferencias en el tamaño alcanzado por ambas especies deben ser importantes para el

reparto de recursos. La teoría de Hutchinson establece un factor constante al relacionar las tallas de los aparatos alimentarios en especies similares (Schoener, 1974). Según esta hipótesis cuando no existen diferencias fundamentales en la morfología funcional de especies simpátricas, debe existir una diferencia en el tamaño de al menos 1:1.2 veces o en la normalidad de 1:1.4 veces. Diversos trabajos posteriores reafirman la constancia de este fenómeno en la naturaleza (Schoener, 1974; Ferrari, 1995). Al realizar un análisis de las estructuras alimentarias entre machos adultos entre *C. bellicosus* y *C. arcuatus* se encontró que la quela mayor de *C. bellicosus* fue 1.31 veces mas grande que la quela mayor de *C. arcuatus*; la quela menor 1.29 veces; el 3er maxilípedo 1.34 veces; las mandíbulas 1.41 veces; el estómago cardiaco 1.41 veces; en el molino gástrico el factor para el diente dorsal y para los dientes laterales fue 1.43. Como puede observarse todos los factores calculados para las estructuras alimentarias de estas especies fueron similares al factor generalizado según la teoría de Hutchinson. Este es un indicio de diferenciación de nicho trófico o, según Schoener (1974) “espaciamiento regular a lo largo de una dimensión simple del nicho”.

El tercer maxilípedo y las mandíbulas tienen un papel relativamente menos activo en la trituración del alimento antes de que este alcance el esófago. Cuando es ofrecido en pedazo grande de tejido suave a *C. bellicosus* o a *C. arcuatus* este es tragado inmediatamente y no es requerida una trituración compleja por las partes bucales, sin embargo parece ser que este no es el caso para fragmentos duros (obs.per.).

En otros braquiuros como *Ozius truncatus* se ha relacionado el fuerte desarrollo del “crista dentata” con la presentación de fragmentos de alimento relativamente grandes a las mandíbulas (Schembri, 1982b). Dentro de los portúnidos existen varias especies reportadas con crista dentata muy desarrollada como en *Carcinus maenas* y *Ovalipes guadulpensis* (Caine, 1974), *Scylla serrata* y *Portunus pelagicus* (Williams, 1978). En los géneros *Scylla* y *Carcinus*, el 2do maxilípedo tiene como funciones sujetar; pero también desgarrar el alimento; sin embargo, esto fue observado en *C. bellicosus* y *C. arcuatus*. Asimismo el palpo mandibular, el 1er maxilípedo y las maxilas tienen poca importancia en la manipulación de los alimentos. Por su parte los exópodos de los maxilípedos se encargan de formar corrientes para eliminar partes remanentes de alimento, excretas de las glándulas verdes o hepatopáncreas y para sustraer agua y partículas de la cámara branquial (Fretter y Graham, 1976). Desde este punto de vista la importancia de los primeros dos maxilípedos y las maxilas es solo indirecta en los hábitos alimentarios de las jaibas.

El batido vigoroso del exópodo de los maxilípedos observado en la mayoría de los crustáceos reptantes (Schembri, 1982b) podría resultar inapropiado cuando una jaiba se entierra o se alimenta sobre fango o sedimento muy fino susceptible de revolverse por este movimiento, especialmente en *C. arcuatus* habitante de sustratos arenosos y fangosos, por lo que se deduce que este movimiento es facultativo. La gran cantidad de sedimento encontrado en los contenidos estomacales de las dos especies estudiadas sugiere la posibilidad de que el 3er maxilípodo sea utilizado para llevar hacia la boca cantidades pequeñas de arena que podrían ser separadas por la acción de rastrillo del 1ro y 2do maxilípodo así como por las maxilas, reteniendo los animales pequeños y desechando la mayoría de la arena restante. Aunque una actividad semejante se ha sugerido para *Ibacus peronii* (Scillaridae) (Schembri, 1982b), se requieren mas observaciones de campo y estudios de laboratorio para demostrarlo.

Al parecer la función masticatoria del 3er maxilípodo y las mandíbulas no es tan importante como puede inferirse a través de los tamaños alcanzados por algunos fragmentos de alimento encontrados en los estómagos cardiacos de machos adultos de ambas especies (Tabla 15). En *C. bellicosus* se encontraron restos del caparazón de un cangrejo que representa casi el 55% de la longitud total del estómago cardiaco (**Lec**) en su máxima extensión (25.45 mm), o huesos de peces que representan el 76% Lec. En *C. arcuatus* se encontraron pereiópodos de cangrejo que son el 57% Lec y huesos de peces que constituyen el 53% LEC. En ambas especies se encontró además grandes trozos de tejido suave o de restos vegetales, así como un gran número de conchas casi completas de gasterópodos que no presentaban indicios de una fuerte trituración anterior.

Tabla No. 15 Relación de fragmentos grandes encontrados en el estómago cardiaco de *C. bellicosus* y *C. arcuatus*. Los fragmentos de mayores tallas siempre fueron partes de peces y cangrejos. Las partes completas de mayor frecuencia fueron los opérculos de gasterópodos.

<i>Callinectes bellicosus</i>		<i>Callinectes arcuatus</i>	
Tipo de fragmento	Tamaño (mm)	Tipo de fragmento	Tamaño (mm)
Hueso delgado de pez	21	Pereiópodo de cangrejo	11
Branquias de cangrejos	15	Hueso delgado de pez	10
Caparazón de cangrejo	14	Caparazón de cangrejo	8.5
Dactylus de jaiba	13	Escamas de pez	8
Quelípodo de jaiba	11	Gasterópodo completo	6
Bivalvo blanco	11	Opérculo café claro	2
Gasterópodo fusiforme	9		
Ojo de cangrejo	7		
Escamas de pez	7		
Gasterópodo completo	6		
Opérculo café de gasterópodo	4		
Opérculo café claro	2.5		
Opérculo amarillo	3		

Se encontraron diferencias importantes entre los 2do maxilípodo, la maxila y la maxílula de *C. bellicosus* y *C. arcuatus*, debido a que estas estructuras muestran poca variación en los Decapoda (Suthers, 1984). El 2do maxilípodo del xántido *Ozius truncatus* y el grápsido *Leptograpsus variegatus*, y de los paguroideos *Clibanarius taeniatus*, *C. virescens*, *Paguristes squamosus*, *Dardanus setifer* y *Pagurus rubricatus* (Schembri, 1982b) tienen una gran similaridad a los de las jaibas estudiadas.

No se observaron diferencias en la morfología de las partes bucales entre organismos juveniles y adultos de las especies estudiadas. Las diferencias que pudieron observarse tanto a nivel mandibular como en molino gástrico pueden deberse a un desgaste mecánico normal durante el crecimiento (especialmente en organismos adultos) o a variabilidad intraespecífica. Esta persistencia en las estructuras alimentarias ha sido señalada en diferentes grupos de crustáceos decápodos como en Penaeoidea, Caridea, Thalassinidae y Palinura; en los anomuros Coenobitidea, Paguroidea y Galattheoidea; en los braquiuros Geryonidae, Xanthidae y Majidae; y en las especies de los portúnidos *Portunus pelagicus*, *P. spinicarpus* y *Callinectes similis* (Suthers y Anderson, 1981; Schembri, 1982b; Factor, 1982 y 1989; Suthers, 1984; Mura, 1995).

7.4. Estructura y Función del Molino Gástrico.

El estómago cardiaco y el molino gástrico de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* observan las mismas tendencias morfológicas y funcionales, que a su vez son típicas de cangrejos braquiuros. El molino gástrico se encarga de la mayoría de los procesos de trituración. Los alimentos son triturados por el molino gástrico hasta que estos alcanzan tamaños muy pequeños que entonces se tamizaran por el filtro pilórico, antes de alcanzar el tracto medial para su digestión final y absorción (Factor, 1982).

Tanto la configuración del molino gástrico como de los dientes laterales y dorsal son muy similares en las dos especies. El diente dorsal de *C. bellicosus* es ligeramente más ancho y largo en proporción al de *C. arcuatus* mientras que el diente de esta última presenta una división más pronunciada hacia la región terminal. Los dientes laterales de *C. bellicosus* presentan una estructura más elaborada, sin embargo las diferencias no son claras. Estos resultados concuerdan con la hipótesis de que en los crustáceos, la morfología de estas estructuras está mas relacionada a la filogenia que a la dieta (Suh y Toda, 1992).

Como sucede con las estructuras anteriormente analizadas, las únicas diferencias realmente importantes en el molino gástrico, se refieren al tamaño relativo de ambas especies. Aunque hay diferencias en la configuración del 3er maxilípodo, crista dentata, quelípodos y molino gástrico estas son mínimas. Esto evidencia que los caracteres relacionados funcionalmente (en este caso para la alimentación) tienden a una mayor relación que otros que carecen de una integración funcional (Van Valen, 1967). Las estructuras conspicuas del molino gástrico de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* se asemejan funcionalmente; los dientes accesorios laterales son muy importantes al mover grandes fragmentos de alimento hacia el molino gástrico, mientras que los dientes laterales y el dorsal actúan en la trituración de estos fragmentos. Estas estructuras interactúan dependiendo del tipo de material que este en procesamiento en el estómago (Schembri, 1982b). Aunque para algunas estructuras la relación funcional es clara, para otras el entendimiento de los mecanismos de acción es requisito para la interpretación de las diferencias morfológicas entre las especies.

Con base en las similitudes morfológicas y funcionales encontradas, podría pensarse en relaciones de competencia entre las especies estudiadas; sin embargo según la hipótesis de Wallace (Doebeli, 1996) el grupo menos apto o menos capaz competitivamente, será compensado por algún mecanismo estabilizador. En las poblaciones de *C. bellicosus* y de *C. arcuatus* un mecanismo estabilizador de esta naturaleza debe actuar para mantener las relaciones competitivas a niveles de equilibrio, como veremos más adelante.

En el presente trabajo, el análisis de la morfología de los estómagos cardiacos y sus procesos dentiformes, se realizó a un nivel macroscópico, revisando así solo las estructuras mayores. Existen 33 oscículos proventriculares en la mayoría de los reptantia, algunos de estos son de vital importancia en la acción trituradora total (Suthers, 1984). Sin embargo, para la comparación de la morfología funcional de las especies estudiadas, no se consideró necesario un análisis microestructural, ni aún mas detallado.

7.5. Contenido Estomacal.

Es muy probable que los contenidos estomacales determinados para *C. arcuatus* reflejen de una manera real la dieta natural de esta especie, debido a que la mayoría de los ejemplares de esta especie fueron obtenidos mediante el método manual, lo que garantizó la fijación inmediata de las muestras. En *C. bellicosus* la mayoría de los organismos se colectaron por métodos que no garantizaban esta fijación

inmediata (chinchorro nocturno y pesca comercial) y sólo en un bajo porcentaje si fue posible hacerlo (método manual, red de prueba y red de playa). Dado los grupos preferenciales en los hábitos alimentarios del género, es muy probable que a pesar de estos problemas, la dieta determinada para *C. bellicosus* no presente sesgo. En este trabajo, el método de captura con mayor permanencia en el medio (12 horas) fue el chinchorro nocturno que normalmente cubrió los períodos de máxima actividad alimentaria de las jaibas que son el amanecer y el atardecer (Williams, 1974; Elner, 1981; Paul, 1981; Wasseberg y Hill, 1987; Su Sponaugle, 1990). Además la mayoría de los grupos preferenciales de las jaibas son presas que presentan esqueletos duros (moluscos bivalvos y gasterópodos, crustáceos y peces) que permiten su eventual identificación algunas horas después de su ingestión.

Se sabe que los crustáceos tienen tasas de digestión lentas. *Portunus pelagicus* requiere de 24 horas para digerir huesos de peces y 6 horas para los tejidos suaves (Wasseberg y Hill, 1987). En *Scylla serrata* se observaron partes duras en el tracto después de 6 días de su ingestión, mientras que *Nephrops norvegicus* requiere 12 horas para cualquier digestión completa (Sardá y Valladares, 1990). Además es probable que las tasas de digestión sean retardadas, al menos en parte, durante los períodos de muda de las jaibas *Callinectes* (Vega-Villasante et al., 1999).

Variación interespecífica de la dieta. Las dietas de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* presentaron semejanzas en función de los grupos alimentarios seleccionados en este trabajo. Las diferencias observadas son más bien particulares en relación con las localidades de captura (variación espacial), el mes del año (variación estacional) o a las diversas clases intraespecíficas (variación ontogénica). Algunas diferencias en la dieta pueden explicarse por una distribución diferencial. La cantidad de sedimento encontrada en *C. arcuatus* fue menor que en *C. bellicosus*. Esto se explica porque el hábitat natural de los adultos de la primera especie lo constituye principalmente ambientes de manglar con sedimentos fangosos (Brusca, 1973; Morris et al., 1980) que contienen una menor cantidad de organismos bentónicos, especialmente moluscos filtradores, que sirvan de alimento a esta especie. Esta distribución explica también la mayor importancia de los grupos alimentarios crustáceos y peces, organismos más dinámicos que utilizan estos hábitats como zonas de refugio y crecimiento. La única excepción a esta generalización es que las hembras de *C. arcuatus* consumen menor cantidad de crustáceos que las hembras de *C. bellicosus*, aunque una probable explicación es el efecto de las tallas relativas de las especies.

Comparando a los juveniles de ambas especies se observan ciertas tendencias diferentes aunque no muy claras, y algunas diferencias tal vez pueden atribuirse al pequeño número de juveniles de *C. arcuatus* recolectados. Este patrón va en desacuerdo con las observaciones realizadas en el campo en donde no se encontró ninguna diferencia en la distribución de los juveniles de las dos especies; en cambio los machos al dejar el estadio juvenil y las hembras al alcanzar la madurez, tienden hacia la diversificación de hábitat. El que no exista exclusión entre los juveniles implica seguramente mecanismos no competitivos. En primer lugar, que es sobre los organismos adultos sobre quienes recaen directamente los mecanismos competitivos que reducirían una mayor eficacia reproductiva (**sensu** Dobzhansky **et al.**, 1981). En segundo lugar, el desarrollo de adaptaciones morfológicas, crípticas o etológicas que tienden a evitar la depredación sobre los juveniles, como las altas velocidades de desarrollo y madurez, colores crípticos o enterramiento en las zonas de acción del oleaje, y que indirectamente eviten la competencia. Peterson (1979) ha puesto de manifiesto la gran habilidad y plasticidad ecológica de los invertebrados marinos para sobrevivir periodos de escasez de recursos que permiten la supervivencia a altas densidades en zonas de sedimento suave. Por último, una distribución diferencial entre adultos y juveniles parece ser un indicio de altas presiones selectivas hacia la disminución de la depredación intraespecífica o canibalismo (Warner, 1977; Anholt, 1994; Crowley y Hooper, 1994).

La distribución diferencial parece ocurrir en la clase **2** propuesta en este trabajo para *C. bellicosus* (67-112 mm) y para *C. arcuatus* (47-73 mm). En concordancia, la cantidad de sedimento, en su mayor parte arena, en la dieta de la clase **2** de *C. bellicosus* es mayor que en su contraparte simpátrica, aunque los crustáceos y gasterópodos fueron mas importantes debido probablemente a una mayor disponibilidad. En esta clase de talla, el material orgánico fue mayor en *C. arcuatus* debido probablemente a una mayor necrofagia en zonas someras.

Los adultos de la clase **3** de *C. arcuatus* (74-100 mm) presentaron en sus dietas valores mas altos de crustáceos, jaibas y peces que, si el modelo de distribución es correcto, podrían explicarse de la siguiente manera: Primero, los crustáceos que pudieron identificarse hasta nivel específico (Anexo C), corresponden a especies de pequeña talla que, posiblemente, son mas abundantes en zonas someras y protegidas y por tanto sean mas consumidas por la jaiba que presenta este hábitat. En segundo lugar, aunque no se realizó un análisis de las tallas de las jaibas como presas, los organismos mas vulnerables son aquellos que se protegen en aguas muy someras como los juveniles, las hembras ovígeras, los

individuos en postécdisis y probablemente aquellos que tienen apéndices en regeneración; esto haría coincidir la distribución de los adultos de *C. arcuatus*.

Variación ontogénica de la dieta. En *Callinectes bellicosus* la mayor cantidad de restos de peces encontrados en la dieta de los adultos en relación con las otras clases, puede atribuirse a un desarrollo de las habilidades cazadoras de las jaibas. Algunas investigaciones han puesto de manifiesto la capacidad de algunos cangrejos para atrapar presas muy móviles especialmente peces juveniles (Gotshall, 1977; Wear y Haddon, 1987; Stoner y Buchanan, 1990). Es probable también que algunos de estos peces sean consumidos como carroña, como se ha reportado para *C. arcuatus* (Paul, 1981) y para *Portunus pelagicus* (Wassenberg y Hill, 1987 y 1989).

Los juveniles observaron un mayor espectro trófico en *C. bellicosus*. Esto parece contradecir la idea de Schoener (1974) de que "los individuos mayores tienen un mayor espectro alimentario debido, probablemente, a que su alimento óptimo es escaso"; sin embargo, esta es una idea muy generalizada que puede discutirse desde dos perspectivas: Primero, un reducido espectro trófico podría indicar una gran disponibilidad de grupos-presa o especies-presa óptimas para los adultos. Por otra parte, aún cuando se considere a *C. bellicosus* como una especie omnívora oportunista, sus tendencias malacófagas son claras por lo que el mayor espectro trófico de los juveniles puede deberse a la gran amplitud de los grupos alimentarios escogidos arbitrariamente para este estudio. La menor cantidad de sedimento en los estómagos de los adultos probablemente sea un indicio de una menor actividad sedimentívora o de técnicas de alimentación más sofisticadas que evitan la ingestión de partículas no aprovechables. La mayor proporción de bivalvos y peces consumidos por adultos tal vez sea reflejo del incremento de la capacidad de localización y en las habilidades cazadoras y de manipulación de la especie, sin descartar un aumento en la capacidad mecánica de los quelípodos de los adultos. La semejanza en la importancia de los gasterópodos en la dieta de las diferentes clases de talla, podría ser un reflejo de la presencia de este grupo alimentario en casi todos los ambientes litorales y sublitorales, en sedimentos fangosos y arenosos, y en zonas de parches de vegetación o manglar. Finalmente la disminución en el consumo de materia vegetal y de los grupos menores considerados (anfipodos, isópodos, poliquetos y "otros") refleja el menor espectro trófico observado en los adultos de esta especie.

En *C. arcuatus* esta situación se revierte, el espectro trófico es menor en las clases **1** (20-46 mm) y **2** (47-73 mm); sin embargo, en este caso el pequeño número de juveniles analizados impiden

cualquier generalización. El mayor porcentaje de sedimentos y residuos orgánicos en los adultos probablemente solo sea un reflejo de su hábitat. El incremento notable en la proporción de crustáceos de la clase 3 (74-100 mm) podría tener una connotación ecológica; dado que en los adultos de *C. bellicosus* existe un notable decremento en la cantidad de estas presas, es probable que en estas tallas exista un reparto de recursos para este grupo alimentario.

Las tendencias ontogénicas observadas en las dos especies de jaibas coinciden con las observadas para otros miembros de la familia. En *Callinectes rathbunae* las fracciones de materia orgánica y sedimento tienden a disminuir durante el crecimiento (Chávez y Fernández, 1976). En *C. sapidus* (Bisker y Castagna, 1987) y en *C. similis* (Chazaro-Olvera et al., 2000) la importancia de los moluscos se incrementa en el desarrollo mientras que la importancia como presas de los cangrejos y los peces, el material vegetal y los sedimentos disminuyen con él. En *C. danae* la cantidad de peces se eleva al igual que los bivalvos y la proporción de sedimento disminuye con el desarrollo; en *C. ornatus* aumenta la importancia de bivalvos y gasterópodos bajando la fracción de sedimento; en *C. bocourti* la importancia de peces se incrementa espectacularmente y disminuye también la cantidad de detritus (Stoner y Buchanan, 1990). En *Carcinus maenas* los moluscos tienden a incrementarse en las clases mayores, mientras la materia vegetal disminuye (Ropes, 1989).

Los cambios observados en las dietas de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* durante el crecimiento, concuerdan con el desarrollo de una morfología y hábitos más eficaces para la depredación activa, y con las grandes tallas relativas alcanzadas por los adultos, especialmente en *C. bellicosus*.

Variación intraespecífica de la dieta. Con excepción de los organismos recién mudados, en donde las proporciones de materia orgánica y gasterópodos son mayores, las tendencias generales fueron similares en los diferentes grupos intraespecíficos. Para la mayoría de los grupos de *C. bellicosus* los alimentos preferenciales fueron; materia orgánica, materia inorgánica, gasterópodos, crustáceos y bivalvos en ese orden.

Al comparar los grupos preferenciales de alimentación entre las hembras ovígeras y las no ovígeras de *C. bellicosus*, se encontraron indicios de cambios en los patrones de alimentación durante el periodo de gravidez. La proporción de presas más móviles como crustáceos y peces es inferior en las hembras grávidas, debido posiblemente a una menor capacidad de desplazamiento. Es probable que este decremento en la movilidad llegue al extremo de impedir la depredación activa causando una

mayor dependencia de la alimentación sedimentívora o necrofagia. Observaciones de campo confirman indirectamente este cambio de comportamiento, ya que aún molestando severamente a hembras ovígeras, nunca pudo inducirseles a la natación. Otra evidencia que resalta la condición crítica de este periodo reproductivo es la gran cantidad de hembras ovígeras mutiladas, a las cuales fue frecuente encontrar sin uno o ambos quelípodos. Aún conservando ambas quelas, estas hembras mostraron desplantes agresivos muy limitados. En *C. arcuatus* no fue posible ningún análisis sobre hembras ovígeras, pero podría esperarse un comportamiento similar.

C. arcuatus mostró mayores variaciones al comparar sus grupos intraespecíficos, aunque las tendencias fueron similares a la otra especie en hembras adultas y machos juveniles. En los machos adultos la cantidad de materia orgánica fue la menor debido probablemente a una mayor depredación sobre gasterópodos, crustáceos y moluscos.

Canibalismo. El canibalismo o depredación intraespecífica es una variable ecológica densodependiente que ha sido postulado como un importante mecanismo de regulación poblacional (Fox, 1975; Diekmann *et al.*, 1986; Cushing, 1991; Nemtsov y Clark, 1994; Wagner y Wise, 1996) y es también un tipo de relación intraespecífica. En ciertas poblaciones la competencia por recursos pueden resultar en altas tasas de canibalismo, aún en especies poco caníbales (Van den Bosh *et al.*, 1988).

En general existen muchos ejemplos de canibalismo entre los crustáceos decápodos que afecta no únicamente los cultivos o estudios de laboratorio (Malagrino, 1988; Sardá y Valladares, 1990), las técnicas y el desarrollo tecnológico de sus pesquerías (Echhardt y Restrepo, 1989) sino que es un factor esencial en la regulación de sus poblaciones naturales (Gotshall, 1977; Elner y Campbell, 1987; Wear y Haddon, 1987; Ropes, 1989). En *Nephrops norvegicus* el canibalismo llega a constituir hasta el 36.6% de la mortalidad de la especie (Sardá y Valladares, 1990). *Homarus americanus* fue caracterizada como una especie con altas tasas de canibalismo (Elner y Campbell, 1987); en cultivos de *Macrobrachium* spp. se observó que los machos se alimentan de las hembras a ciertas densidades o cuando el alimento es escaso (Malagrino, 1988) y en *Cancer magister* se reportó canibalismo independientemente de la complejidad del hábitat, aumentando con la densidad y disminuyendo en los juveniles (Rodríguez *et al.*, 1995).

Los cangrejos portúnidos también exhiben comportamientos caníbales. *C. sapidus* ha observado gran canibalismo en estudios de laboratorio, lo que ha impulsado el desarrollo de técnicas para

contrarrestarlo como el uso de hábitats específicos, refugios o turbidez (Ebersole y Kennedy, 1995; Ryer **et al.**, 1997). Por su parte *C. danae* es un canibal facultativo y ocasional (Stoner y Buchanan, 1990). Tanto en *C. bellicosus* como en *C. arcuatus* el canibalismo tiende a incrementarse durante el crecimiento hasta alcanzar valores cercanos al 10% de la dieta (Paul, 1981), lo que parece ser un fenómeno típico del género (Williams, 1974; Chávez y Fernández, 1976) y probablemente de los crustáceos decápodos.

El canibalismo se relaciona en general con grandes adultos y con una alta densidad poblacional (Warner, 1977); sin embargo, existen diferentes factores que pueden enmascarar los patrones de depredación intraespecífica en ambas especies de jaiba. En *C. bellicosus* cabría esperar una mayor cantidad de jaibas en los contenidos estomacales de los machos ya que estos alcanzan tallas considerablemente mayores; sin embargo las proporciones encontradas entre machos y hembras no difiere significativamente. Este fenómeno tal vez podría relacionarse con la presión que ejerce la pesquería sobre este grupo, por ejemplo, en *Cancer magister* el "stock canibalístico" es dominado por las hembras ya que la abundancia de los machos es reducida por la pesquería (Rodríguez **et al.**, 1995).

En las hembras ovígeras de *C. bellicosus* pudo observarse un caso de canibalismo importante; el 9.7% de su dieta correspondió a huevos de jaiba. Esto lleva hacia la generación de tres hipótesis que expliquen el fenómeno. Primero, que la baja aptitud depredadora de las hembras preñadas las obligue a atacarse la masa ovígera mutuamente. La segunda explicación podría ser que estas hembras se alimenten de sus propios huevos al momento del desprendimiento, una vez que están desarrollados. Y en tercer lugar, que tengan la posibilidad mecánica de alcanzar su propia masa ovígera para alimentarse. La primera explicación podría apoyarse indirectamente por la distribución observada de las hembras ovígeras, ya que la coexistencia incrementa las oportunidades de enfrentamientos. Es posible que el segundo argumento sea mas acertado dado el estado avanzado de madurez observado en los huevos consumidos por estas hembras. Este fenómeno ha sido observado en diferentes grupos de invertebrados terrestres (Crowley y Hooper, 1994), invertebrados marinos como crustáceos y nemertinos (Kuns y Wickham, 1987) e incluso en vertebrados como peces (Anholt, 1994). La presión selectiva para la fijación de este comportamiento probablemente es compensada por la estrategia r-reproductiva de estos organismos, es decir la producción de grandes cantidades de huevos, larvas o juveniles que, en ciertos casos, actúen como fuentes alimentarias de la propia madre, y es aceptada como probable por la teoría del forrageo óptimo.

Un factor que podría sobrestimar los niveles de canibalismo observados en *C. bellicosus* y *C. arcuatus*, es el hecho de que diversos decápodos frecuentemente se alimentan de sus propias exuvias como un mecanismo que favorece la ingestión de CaCO_3 , vital en los estadios de postécdisis (Warner, 1977; Elner y Campbell, 1987).

Aunque el canibalismo puede ser un factor regulador de la densidad poblacional, es necesaria la existencia de un mecanismo que lo mantenga en niveles bajos ya que a la larga este podría ser desventajoso para la supervivencia de las poblaciones (Kurihara y Okamoto, 1987). En las poblaciones de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* estudiadas, uno de estos mecanismos puede ser la búsqueda de sustratos de refugio de los juveniles o de los individuos en postécdisis, como sustratos fangosos y parches vegetales, o la búsqueda de zonas de turbidez que minimizan la agresividad en las jaibas. Diversos estudios han puesto de manifiesto la efectividad de estas zonas de refugio de juveniles de crustáceos (Kurihara y Okamoto, 1987; Wilson **et al.**, 1990; Kneib, 1982; Barshaw y Able, 1990), o el comportamiento de enterramiento muy cerca de la orilla en donde el acceso de los adultos es restringido. Por ejemplo, en *Cancer magister* los juveniles se refugian en mantos de algas y *Spartina* sp. para contrarrestar el canibalismo y la depredación (Snow y Nierlsen, 1991), en conchas de *Crassostrea gigas* o en mantos de *Zostera marina* (Fernández **et al.**, 1995). En *Ovalipes catharus* todas las clases de talla buscan refugio durante la écdisis debido a su vulnerabilidad (Wear y Haddon, 1987).

La variación mensual de las tasas de canibalismo para las dos especies estudiadas no evidenció tendencias claras. En *C. arcuatus* el mayor canibalismo coincidió con la época de mayor abundancia y densidad.

Es probable que las tasas de crecimiento y de mudas de las jaibas también se incrementen en el inicio del verano lo que implicaría mayor disponibilidad de organismos vulnerables y por ende favorecería el canibalismo en este período, lo que concuerda con la teoría de la depredación intraespecífica de que a altas densidades el canibalismo afectará poco a la población total y es, por ende, tolerada (Nemtsov y Clark, 1994). Lo mismo se observó para *Cancer magister* en donde el canibalismo se incrementa en el verano tardío (Gotshall, 1977).

Las tendencias en *C. bellicosus* no fueron de fácil interpretación excepto por los altos niveles en mayo y agosto que se incluyen en el período de incremento de la temperatura y tendrían así la misma explicación que para la otra especie.

Variación espacial de la dieta. Todos los ejemplares de *C. arcuatus* fueron colectados en Puerto San Carlos (zona 2) por lo que no fue posible realizar un análisis comparativo entre las diferentes condiciones ambientales que ofrecen las tres zonas de este estudio.

En *C. bellicosus* si pudo realizarse este análisis, aunque la mayor cantidad de jaibas se obtuvo en la zona 2 de Bahía Magdalena. A pesar de las diferencias mencionadas, estadísticamente se encontró semejanza y solapamiento de dietas entre las tres zonas.

En la zona 1, Estero de Santo Domingo, los arrastres se realizaron sobre la parte central de los canales (paralelamente a la costa), es decir sobre canales de marea en donde las corrientes son muy pronunciadas durante las mareas. Es de esperarse que la menor estabilidad (**sensu** Levin, 1970) de estos hábitats no permita poblaciones muy numerosas ni de jaibas ni de especies presa, principalmente algas y pequeños crustáceos epibentónicos. La baja proporción de materia vegetal y de grupos menores en la dieta de esta jaiba para esta zona refleja la dinámica del lugar. En general los moluscos mantienen su importancia aunque los bivalvos fueron más importantes como grupo alimentario debido tal vez a una mayor abundancia favorecida por las corrientes de los canales que pudieran incrementar sus tasas de filtración. Los crustáceos estuvieron representados principalmente por cangrejos cuyos apéndices están perfectamente adaptados para sujetarse fuertemente al fondo. Finalmente no se encontró canibalismo en esta zona seguramente por la baja densidad de jaibas encontradas.

La zona 2, Bahía Magdalena, tiene el área más grande y los ambientes más estables dentro del Complejo Lagunar. En esta zona el patrón alimentario refleja las tendencias observadas para el análisis total de la especie discutido anteriormente.

La zona 3, Bahía Almejas, presenta las mayores proporciones de material orgánico y sedimentos, y las menores fracciones de bivalvos. En esta zona no se encontraron restos de peces, materia vegetal ni grupos menores. Los esquemas observados en esta zona pueden interpretarse de dos maneras: Primero, que se estén reflejando solo diferencias en el número de muestras ya que los niveles de canibalismo son aun mayores a los observados en Bahía Magdalena lo que indicaría una alta densidad de jaibas en Bahía Almejas, lo cual no concuerda con los muestreos. Otra alternativa sería que existan diferencias en los patrones de alimentación entre las jaibas de ambas zonas causados por la particularidad de sus ambientes. Aunque Bahía Almejas representa el límite sur de distribución de *C.*

bellicosus en la costa Pacífico (Williams, 1974) lo que implica mayores condiciones limitantes (*sensu* Dobhanzky *et al.*, 1981), es probable que la primera hipótesis sea la más factible ya que el esfuerzo de captura fue mayor en Bahía Magdalena.

Variación mensual de la dieta. La mayoría de los cambios en los patrones alimentarios de ambas especies a lo largo del año se explican por los patrones de abundancia de las jaibas y su relación con los parámetros ambientales más conspicuos (González *et al.*, 1990), y por una probable disponibilidad diferencial de presas tal como se ha registrado para otras especies de crustáceos decápodos omnívoros y oportunistas (Gotshall, 1977; Elnor y Campbell, 1987; Wear y Haddon, 1987; Huber y Coles, 1989; Wasseberg y Hill, 1989; Ropes, 1989; Micheli, 1995).

En *C. bellicosus* las proporciones de material orgánico, sedimentos y materia vegetal mostraron gran variación a lo largo del año, pero es evidente una baja importante a finales del verano cuando la temperatura comienza a bajar (septiembre). Estos grupos mostraron su máxima importancia durante el verano, probablemente por la mayor cantidad de hembras ovígeras y juveniles presentes en esta época del año, ya que son los grupos en donde tienen mayor importancia relativa.

La densidad de jaibas en las áreas de muestreo se mantiene baja durante los meses fríos probablemente por algún tipo de hibernación en donde las jaibas permanecen enterradas durante un tiempo, tal como se ha reportado en otros decápodos (Warner, 1977; Giddins *et al.*, 1986; Vannini *et al.*, 1989) o por posibles migraciones hacia el interior de los esteros o incluso hacia afuera del Complejo Lagunar, como las observadas en algunos portúnidos (González-Gurriarán *et al.*, 1989). Esto explicaría en parte la gran variación de moluscos y crustáceos como tipos alimentarios, debido al sesgo estadístico.

Los patrones alimentarios mostraron una mayor variación en *C. arcuatus* en la mayoría de los grupos alimentarios. Las únicas tendencias relativamente claras se observan en el incremento que muestran los moluscos en los comienzos del verano guardando una relación inversa con las fracciones de crustáceos y peces. Es probable que en las poblaciones de moluscos ocurra un alto reclutamiento de juveniles durante el incremento de la temperatura en la primavera, tal como sucede en muchos grupos de invertebrados bentónicos (Valencia y Campos, 1996; Robles, 1997) lo que induciría una mayor malacofagia en esta temporada. En este caso, las presas más móviles como crustáceos y peces requerirán una mayor inversión energética lo que explicaría su bajo consumo.

La importancia de la materia vegetal mantuvo niveles relativamente bajos, observando un máximo a comienzos del verano que en general coincide con incrementos importantes de temperatura, es probable que este incremento se relacione con una mayor abundancia de macroalgas en las zonas someras.

7. 6. Métodos cualitativos y cuantitativos de análisis.

El método gravimétrico ordena las entidades alimentarias de manera similar al método de frecuencia de ocurrencia cuando existe similitud en el tamaño de los tipos alimentarios y las jaibas presentan un hábito alimentario poco selectivo (Hyslop, 1980; Kyomo, 1999). Podría suponerse que para el caso de las especies que trituran el alimento con fuertes estructuras masticatorias, el método frecuencial sería el único verdaderamente objetivo.

Los métodos de análisis seleccionados deben estar de acuerdo con las características del alimento consumido (González-Sansón y Aguilar-Betancourt, 1983) y dado que la observación directa sobre los contenidos estomacales de las jaibas reveló que algunos fragmentos son consumidos en tamaños relativamente grandes se concluyó que pueden ser analizados y separados por su masa. Así, en este estudio se pudo aplicar un método cualitativo (o semicuantitativo) como la frecuencia de ocurrencia (**F**) y un análisis cuantitativo como el gravimétrico (**G**). El primero nos informa sobre el espectro alimentario de cada especie y el segundo nos proporciona información sobre la cantidad relativa de cada categoría alimentaria.

Idealmente el análisis del contenido estomacal y otras variables bio-ecológicas debe basarse en la utilización de métodos cualitativos y cuantitativos (González-Sansón y Aguilar-Betancourt, 1983; Peres-Neto, 1999); sin embargo, la interpretación de los datos debe realizarse de manera independiente, como se hizo en el presente trabajo ya que según Hyslop (1980), los métodos combinados no parecen ser mas exactos que los métodos simples ya que pueden ser fuentes de variación y error.

La estadística no paramétrica es esencial para analizar datos cuya distribución desconocemos y, aunque, en términos generales es menos “poderosa” que la estadística paramétrica su interpretación es mas directa y menos compleja. Las pruebas U de Mann-Whitney y K de Kruskal-Wallis utilizadas,

deciden si las poblaciones de resultados comparadas son similares (hipótesis nula) o diferentes (hipótesis alternativa). En ambas se supone que los datos son independientes y que los resultados de la variable de respuesta (importancia de los tipos alimentarios) están compuestos por datos ordinales continuos. La aplicación y utilidad de las pruebas no paramétricas en los análisis de contenidos estomacales ha sido demostrada en los últimos años (González-Gurriarán **et al.**, 1989; Elorduy-Garay y Caraveo-Patino, 1994; Sánchez, 1994; Dahdouh-Guevas **et al.**, 1999; Kyomo, 1999) y probablemente representan las tendencias futuras en este tipo de análisis.

Los análisis del contenido estomacal empleados en el presente trabajo, independientemente de su justificación, generaron resultados interpretables sobre la dieta y la ecología alimentaria de las jaibas estudiadas.

7.7. Ecología Alimentaria.

7.7.1. Coexistencia Competitiva.

El alto solapamiento de nicho trófico entre ambas especies de jaibas y, aún, entre los grupos y las clases de talla consideradas en este estudio, implica necesariamente de mecanismos que permitan la coexistencia en el ecosistema. Observamos que para el caso de la competencia interespecífica existe un desplazamiento de caracteres en función del tamaño relativo de las especies y por ende de sus estructuras alimentarias. La competencia intraespecífica seguramente se minimiza por una distribución diferencial entre los diferentes grupos intraespecíficos.

La coexistencia competitiva solo sería posible bajo las condiciones de que la capacidad portadora de *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* sea menor a sus densidades críticas en el ecosistema. Así, los efectos de la densidad son mayores que los efectos de la competencia entre las poblaciones (Hannan y Freeman, 1989). Ecológicamente este fenómeno tiene dos significados no excluyentes; que el ecosistema conformado por el Sistema Lagunar de Bahía Magdalena es altamente rico en recursos disponibles, o bien que existen diversos mecanismos que minimizan o inhiben la competencia entre las dos especies entre los que se encuentra la pesquería del recurso (Stoner y Buchanan, 1990; Pauly **et al.**, 1998).

Para algunos autores la presencia de más de una especie de jaibas del género *Callinectes* en un área determinada implica mecanismos de competencia. Por ejemplo, *C. sapidus* cohabita con

otras especies de grandes cangrejos y jaibas en diversas regiones geográficas, depredando además sobre organismos muy similares. Sin embargo, aún considerando que dos o más especies coexistentes tengan hábitos alimentarios muy similares, pueden utilizar diferentes estrategias para diversificar su nicho, como la alimentación a diferentes horas del día, en diferentes parches o microhábitats, o en diferentes tamaños de presa (Stoner y Buchanan, 1990).

Existen diferentes indicadores ecológicos del nicho que podrían resolver algunas de las incógnitas que plantean los hábitos alimentarios de las jaibas. Uno de estos es la distribución diferencial. Como adulto *C. bellicosus* habita desde la transición de sustratos fangoso hasta sustratos arenosos con parches ricos en conchas de moluscos (Morris *et al.*, 1980). Esta heterogeneidad de sustrato le ofrece a esta especie variedad de fuentes potenciales de alimento que las jaibas son capaces de explotar. En términos de eficacia alimentaria, es probable que en sustratos mixtos la depredación sea el modo más provechoso de subsistir con relación al esfuerzo invertido.

La relación entre las jaibas adultas y juveniles colectados, considerando los esteros y sus inmediaciones como áreas diferentes, contribuye con la hipótesis de que los esteros son el hábitat preferencial de los juveniles y las hembras ovígeras. Además diversos estudios señalan que en casi todos los crustáceos decápodos, existe una distribución diferencial entre hembras y machos (Rebach y Dunham, 1983). Norse (1977) al estudiar a diversas especies simpátricas del género *Callinectes* encontró que la distribución diferencial es el fenómeno normal. Así, podemos deducir que uno de los mecanismos importantes utilizados por *C. bellicosus* y *C. arcuatus* para disminuir la competencia es la distribución diferencial.

7.7.2. Estrategias de Eficiencia Ecológica.

Los estados de repleción nos indican que la cantidad de alimento consumido por las dos especies fue mayor durante los meses de verano (junio-agosto) (Tabla 4), lo que corresponde a un comportamiento típico de invertebrados poiquiloterms que sobreviven con déficit energético durante los meses más fríos del invierno (Emlen, 1973). De acuerdo a los resultados del presente estudio, es probablemente en invierno cuando la cantidad de alimento disminuye por lo que puede suponerse que la relación entre el valor alimenticio de las presas y los costos energéticos de adquisición tiende a hacer disminuir la eficiencia alimentaria de estas especies.

En este trabajo no se encontraron evidencias claras de cambios en el contenido estomacal de las jaibas durante el invierno por lo que se deben esbozar dos hipótesis para explicar este fenómeno: Primero, que dada la menor cantidad de presas potenciales que existen en los meses fríos (Levin, 1970) las jaibas deberán hibernar durante estos meses, y segundo, que las jaibas hayan desarrollado una estrategia alimentaria alternativa para evitar el déficit energético. La segunda posibilidad no corresponde con los resultados y las observaciones del presente estudio, sin embargo no se descarta la posibilidad de que en algún momento del ciclo anual, las jaibas sobrevivan con estrategias alternativas.

Seguramente la estrategia de máxima eficiencia en las jaibas *Callinectes* de Bahía Magdalena se refiere a la habilidad para localizar, manipular e ingerir las presas disponibles, particularmente moluscos y crustáceos. Cabe la posibilidad de que, como señaló Emlen (1973) los organismos tengan la capacidad de reconocer de alguna manera sus propias necesidades alimenticias y se alimenten o dejen de hacerlo de acuerdo a un punto óptimo.

Para descartar otras posibles estrategias de alimentación óptima de las jaibas *Callinectes* en Bahía Magdalena, se deberá contar con datos de abundancia y disponibilidad de las presas mas comunes de estas especies.

Podemos deducir en términos generales que la máxima eficacia alimentaria de las jaibas durante el verano dependerá básicamente de la disponibilidad de los grupos alimentarios preferenciales (moluscos y crustáceos), del reparto de nicho trófico en una o varias de sus dimensiones (tamaño de presa, reparto de hábitat, generalismo y tamaño relativo de las estructuras alimentarias) y de las habilidades innatas de las jaibas como depredadores (tiempo de localización, manipulación e ingestión).

7.7.3. Reparto de Nicho.

Durante el periodo de máxima abundancia, entre los meses de junio y agosto, las jaibas deberán observar un equilibrio entre el mayor número de individuos y las tasas de depredación ya que de otra manera existiría un desequilibrio en la relación depredador-presas. Una posibilidad de no afectar este equilibrio en el ecosistema es el reparto de nicho en uno o varios de sus ámbitos (Sheperd, 1998).

Como se ha señalado el reparto de nicho en el ámbito espacial es promovido por la distribución diferencial entre y dentro de las dos especies; la distribución diferencial y la dispersión de las especies simpátricas es un regulador significativo que permite la coexistencia de especies en un ecosistema complejo (Orth **et al.**, 1996; Janosi y Scheuring, 1997). La existencia de dispersión estable en muchos organismos favorece y facilita la ocupación en parches (Crespi y Taylor, 1990) como la observada en este trabajo, y no distribuciones homogéneas que son infrecuentes.

En el ámbito trófico existen más posibilidades. Una de ellas es las diferencias en la talla relativa de las estructuras alimentarias (Wainwright, 1996). Sin embargo este solo mecanismo no sería aplicable a los juveniles de ambas especies cuyas diferencias no son evidentes como entre los adultos. Una baja diversidad de talla en los juveniles requiere otros mecanismos que favorezcan el reparto de nicho; que no se utilicen los mismos recursos, que los recursos sean tan abundantes que la competencia sea mínima, o que los recursos sean repartidos en el espacio. La primera posibilidad es descartada por los resultados obtenidos. Para comprobar la segunda alternativa se requerirán de estudios de abundancia y disponibilidad de presas preferenciales. La tercera opción implicaría una distribución diferencial más fina entre los juveniles de *C. bellicosus* y *C. arcuatus*, ya que el modelo de distribución esbozado en este estudio no diferencia su preferencia de microhábitats; aún y cuando los juveniles prefieran los sustratos fangosos y las zonas de esteros, es probable que exista una distribución en parches diferente para los individuos de ambas especies.

Otro mecanismo de reparto de nicho reconocido en invertebrados marinos es el cambio facultativo de nicho que puede jugar un papel muy importante en la determinación de la dinámica poblacional y las interacciones entre las especies de diversos ecosistemas (Freire y González-Gurriarán, 1995; Fisher, 1997). Si este fuera el caso de las jaibas en el sistema lagunar estudiado, entonces la ubicación de estos organismos en los niveles tróficos del ecosistema sería muy amplia al igual que los espectros tróficos. Los contenidos estomacales de ambas especies parecer apoyar esta postura.

Puede esperarse que un amplio nicho facilitaría el desplazamiento de caracteres ya que existiría espacio para la ocupación de nichos intermedios (Doebeli, 1996). En cada generación la selección tendería a maximizar la distribución de caracteres morfológicos. La diferencia en tallas entre las dos especies es probablemente un reflejo de esta amplitud de nicho. Si la fuerza competitiva entre las dos especies de jaibas es determinada por caracteres específicos como la

diferente talla de las estructuras alimentarias y los quelípodos, entonces la selección mantendrá entre ambas especies una diferencia permanente. Además un espectro trófico amplio en todos los grupos de jaibas y las clases de tallas sería una estrategia para obtener el abastecimiento completo de nutrientes y minerales que las jaibas probablemente necesitan.

8. Conclusiones

a) Considerando la morfología de los quelípodos de *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*, es evidente la tendencia a la malacofagia que se relaciona con la manipulación de presas, especialmente de moluscos bivalvos y gasterópodos. La poca especialización de las quelas indica una adaptación a la omnivoría oportunista. La mayor lateralidad derecha puede ser una adaptación depredadora a la dexterosidad de la mayoría de los gasterópodos presa y la pérdida de la quela mayor produce una lateralidad inversa.

b) La estructura de las partes bucales de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* es similar a la de otros portúnidos cuya función es impulsar partículas hacia la región oral y probablemente su función masticadora es reducida.

c) El estómago cardiaco de *C. bellicosus* y *C. arcuatus* es similar al de otros cangrejos braquiuros y el molino gástrico no es especializado.

d) Las diferencias en la morfología de quelípodos, estructuras bucales, estómago cardiaco y molino gástrico entre las especies simpátricas *C. bellicosus* y *C. arcuatus* están en función de la proporción respecto al tamaño del individuo.

e) El espectro trófico de las jaibas es amplio y no se identificaron especies preferenciales. Los grupos alimentarios más importantes fueron los gasterópodos, bivalvos y crustáceos, aunque los peces, las jaibas y la materia vegetal fueron importantes en algunos casos, lo que indica que se trata de organismos generalistas.

f) Las tendencias ontogénicas en los patrones de alimentación de las dos especies, van desde una omnivoría oportunista entre los juveniles (representado por su mayor espectro trófico), hacia una depredación malacófaga en los adultos. Aunque los índices de solapamiento de dieta no revelaron la existencia de clases alimentarias diferenciadas.

g) La escala de repleción indican que la cantidad de alimento consumido por ambas especies es mayor durante el verano.

k) Para los grupos alimentarios considerados, existe un gran solapamiento de nicho en la dimensión trófica interespecífica e intraespecífica. Además para *C. bellicosus* existió solapamiento en dos de las tres zonas consideradas.

l) La distribución diferencial y el ciclo generalizado propuesto en este trabajo explican satisfactoriamente los patrones alimentarios y etológicos observados. Las diferencias interespecíficas en la distribución de las jaibas son logradas por mecanismos de regulación endógena como el comportamiento agonístico, el canibalismo o la territorialidad. Los factores exógenos como los parámetros ambientales, los depredadores y la distribución de presas óptimas, ocupan así una importancia secundaria.

m) El canibalismo mantuvo niveles relativamente bajos a excepción de las hembras reproductivas que probablemente consumen su propia masa ovígera. La fijación de este comportamiento seguramente es compensada por la estrategia reproductiva de las jaibas y las tasas de supervivencia específicas. El canibalismo actúa como limitante de la densidad poblacional, es más pronunciado durante el verano y está regulado principalmente por la distribución diferencial interespecífica e intraespecífica.

n) La coexistencia entre las especies *C. bellicosus* y *C. arcuatus* es posible debido a una diferenciación de nicho tanto en la dimensión espacial como en la dimensión trófica. La diferenciación de nicho espacial se logra por una distribución diferencial interespecífica e intraespecífica. En el ámbito trófico se consigue por diferencias en el tamaño relativo de las especies y de sus estructuras alimentarias.

9. Recomendaciones

Con base en los resultados del presente trabajo hemos concluido que las jaibas del género *Callinectes* del Complejo Lagunar de Bahía Magdalena son organismos omnívoros pero con claras tendencias hacia la depredación. Sin embargo, para tener una idea precisa de la biología y la ecología de estos organismos deberán cubrirse ciertos aspectos que este estudio no alcanzó a cubrir con sus objetivos. De esta manera, para subsanar estos puntos acerca de la bio-ecología de las jaibas, especialmente en lo que respecta a sus hábitos alimentarios, se recomiendan trabajos de investigación en las siguientes áreas:

a) Conocer los requerimientos energéticos de las jaibas con base a un análisis fisiológico, como tasas de digestión y asimilación, así como las tasas de alimentación durante los periodos de reproducción que son importantes en estudios de bioenergética.

b) La dieta natural y la morfología funcional de quelípedos, partes bucales y molino gástrico en estadios larvales en el caso de que se quiera implementar granjas de cultivo.

c) Los cambios metabólicos ocurridos durante la écdisis y la reproducción así como los ajustes a las variaciones ambientales que afectan necesariamente la alimentación, el desarrollo y la condición general de estos organismos.

d) Conocer la abundancia espacial y temporal de las principales presas de las jaibas, así como la dinámica poblacional de sus principales depredadores.

El conocimiento que generen las investigaciones anteriormente sugeridas, será el marco teórico para implementar en un futuro cercano técnicas de acuicultura para lograr no solo la engorda de jaibas en estanques rústicos, como se ha practicado con algunas especies en el Golfo de México, sino la producción de larvas en el laboratorio.

10. Bibliografía

- Abello, P. y J. Cartes, 1987. Observaciones sobre la alimentación de *Liocarcinus depurator* (L) (Brachyura: Portunidae) en el Mar Catalán. **Inv. Pesq.** 51(spl.1): 413-419.
- Alvarez-Borrego S. y R. Lara-Lara. 1977. Parámetros relacionados con la productividad orgánica primaria en dos antiestuarios de Baja California. **Cienc. Mar.** 4: 1-12.
- Ameyaw-Akumfi, C. y R. N. Hughes. 1987. Behavior of *Carcinus maenas* feeding on large *Mytilus edulis*. How do they assess the optimal diet?. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 38: 213-216.
- Anholt, B.R. 1994. Cannibalism and early instar survival in a larval damselfly. **Oecologia**, 99(1,2): 60-65.
- ap Rheinalt. 1986. Size selection by the crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and on shore crabs *Carcinus maenas*: the importance of mechanical factors. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 29: 45-53.
- ap Rheinalt T. y R.N. Hughes. 1985. Handling methods used by the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* when feeding on molluscs and shore crabs. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 25: 63-70.
- Appleton, R.D. y A.R. Palmer. 1988. Water-borne stimuli released by predatory crabs and damage prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA.**, 85: 4387-4391.
- Arnaud, P.M. y J.C. Miquel. 1985. The trophic role of the benthic ecosystem of the Crozet Islands in: Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Siegfried, Condy and Lawns. Springer-Verlag Berlin Helderberg, Berlin, Germany. 687 p.
- Arriaga-Cabrera, L. E., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López y V. Aguilar-Sierra. 1998. Regiones prioritarias marinas de México. CONABIO. México. 197 p.
- Arzate, A.E. 1987. Sinopsis de la investigación biológico pesquera de las jaibas *Callinectes sapidus* y *C. rathbunae* en el noroeste del Golfo de México: 1985-1986. CRIP. Tampico II. Reunión indicativa de actualización regional relacionada con la oceanografía.
- Babu, D.E. 1988. Glandular "pockets" of the integument and feeding mechanisms in *Pagurus bernhardus* (Crustacea, Anomura). **Mar. Biol.**, 99: 3154-323.
- Barnes, R.D. 1977. Zoología de los invertebrados. Ed. Interamericana, Mexico. 826 p.
- Barryman, A.A. 1981. Populations systems. A general introduction. Plenum Press, New York. 222 p.

- Barshaw, D.E. y K.W. Able. 1990. Deep burial as a refuge for lady crabs *Ovalipes ocellatus*: comparison with blue crab *Callinectes sapidus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 66: 75-79.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. Ecology: Individual, Populations and Communities. Blackwell Scientific Pub. Boston. 2nd ed. 454 p.
- Bisker, R. y M. Castagna. 1987. Predation on single spat oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin) by blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun and mud crabs *Panopeus herbstii* Milne-Edwards. **J. Shellfish. Res.**, 6(1): 37-40.
- Blundon, J.A. 1988. Morphology and muscle stress of chelae of temperate and tropical stone crabs *Menippe mercenaria*. **J. Zool. Lond.**, 215: 663-673.
- Bostford, L.W., J.C. Castilla y C.H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. **Science** 277: 509-515.
- Botkin, D. B., y E. A. Keller. 2003. Environmental Science: Earth as a Living Planet. John Wiley and Sons. 4th Ed. New York. 668 p.
- Brown, K.S. 1997. New model charts swings in crab populations. **Science**, 273(30): 1335-1336.
- Brusca, R.C. 1973. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. Univ. Arizona Press, Tucson. 1st. Ed. 427 p.
- Bush, G.L. 1994. Sympatric speciation in animals: New wine in old bottles. **Trends Ecol. Evol.**, 9(8): 285-288.
- Caine, E.A. 1974. Feeding of *Ovalipes gadulpensis* (Saussure) (Decapoda; Brachyura; Portunidae), and morphological adaptations to a burrowing existence. **Biol. Bull.**, 147(1): 550-559.
- Campos, E. y A.R. De Campos. 1989. Range extension of decapod crustaceans from Bahia Tortugas and vicinity, Baja California Sur, México. **Calif. Fish and Game**, 75(3): 169-183.
- Campos-González, E. y Campoy-Favela J. Jr. 1987. Morfología y distribución de dos cangrejos chícharo del Golfo de California (Crustacea, Pinnotheridae). **Rev. Biol. Trop.**, 35(2): 221-225.
- Chávez, E. A. y M. S. Fernández. 1976. Contribución al conocimiento de la biología de la jaiba prieta (*Callinectes rathbunae*; Decapoda Portunidae) del Estado de Veracruz. **Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.** Tomo XXVII: 273-291.
- Chazaro-Olvera, S., A. Rocha-Ruiz y R. Román-Contreras. 2000. Observations on feeding, maturity and fecundity of *Callinectes similis*, Williams 1966, on the central continental shelf of Veracruz, Gulf of Mexico. **Crustaceana**, 73(3): 312-323.

- Choy, S. C. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 31: 87-99.
- CONABIO y Secretaría de Marina. 1996. Calidad del Agua en las Zonas Costeras de México. Subdirección General Técnica. Gerencia de Saneamiento y Calidad del Agua. CONABIO. México. 106 p.
- Contreras, E.F. 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. CONABIO/UAM. México. 141 p.
- Crowley P.H. y K.R. Hooper, 1994. How to behave around cannibalism: A density dependent dynamic game. **Amer. Nat.** 143: 117-154.
- Cunningham, P.N. y R.N. Hughes. 1984. Learning of predatory skills by shore crabs *Carcinus maenas* feeding on mussels and dogwhelks. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 16: 21-26.
- Cushing, J.M., 1991. A simple model of cannibalism. **Mathem. Biosc.** 107: 47-71.
- Dahdouh-Guevas, F., M. Giuggioli, A. Olech, M. Vannini, y S. Cannicci. 1999. Feeding habits of non-ocypodid crabs from two mangrove forests in Kenya. **Bull. Mar. Sci.** 64(2): 44-49.
- Diamond, J.M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. **Science**, 179: 767.
- Diekmann, O., R. M. Nisbet, W. S. C. Gurney y F. Van den Bosch. 1986. Simple mathematical models for cannibalism: a critique and a new approach. **Mathem. Biosc.** 78: 21-46.
- Dobzhansky, T. J. F. Ayala, C. G. C. Stevens y C. Levins. 1981. Evolución. Omega, España, 384 p.
- Doebeli, M. 1996. An explicit genetic model for ecological character displacement. **Ecology**, 77(2): 510-520.
- Dudley, D.L. y M.H. Judy. 1973. Seasonal abundance and distribution of juvenile blue crabs in Core Sound, N.C., 1965- 1968. **Chesapeake Science**, 14(1): 51-55.
- Ebersole, E.L. y V. S. Kennedy. 1995. Prey preferences of blue crabs *Callinectes sapidus* feeding on three bivalve species. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 118: 167-177.
- Echhardt, N.M. y V. R. Restrepo. 1989. The Florida stone crab fishery: A reusable resource?. Cap. 10 in: Coody, J. F. Marine Invertebrates Fisheries; their assesment and management. Jonh Wiley and Sons, New York, pp: 225-240.
- Eggleston, D. B. 1990. Foraging behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus*, on juvenile oysters, *Crassostrea virginica*: Effects of prey density and size. **Bull. Mar. Sci.**, 46(1): 62-82.
- Elnor, R. W. 1978. The mechanics of predation by the shore crabs *Carcinus maenas* on the edible mussel, *Mytilus edulis*. **Oecologia**. 36: 333-344.
- Elnor, R. W. 1981. Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Hebert, Southwestern Nova Scotia. **J. Shellf. Res.** 1: 89-94.

- Elnor, R. W. y A. Campbell. 1987. Natural diets of lobster *Homarus americanus* from barren ground and macroalgal habitats off southwestern Nova Scotia, Canada. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 37:131-140.
- Elorduy-Garay, J.F. y Caraveo-Patino. 1994. Feeding habits of the ocean whitefish *Caulolatilus princeps* Jenings, 1842 (Pisces; Branchyostegidae), in La Paz, B.C.S., Mexico. **Cienc. Mar.**, 20(2): 199-218.
- Elton, C.S. 1966. The pattern of animal communities. Chapman and Hall, London. 432 p.
- Emlen, J.M. 1973. Ecology: An evolutionary approach. Addison Wesley Pub. Co., U.S.A. 493 p.
- Enkerlin, E. C., G. Cano, R. A. Garza y E. Vogel. 1997. Ciencia ambiental y desarrollo sostenible. International Thompson Ed. México. 690 p.
- Factor, J.R. 1982. Development and metamorphosis of the feeding apparatus of the stone crab *Menippe mercenaria* (Brachyura; Xanthidae). **J. Morphology**, 172: 299-312.
- Factor, J.R. 1989. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans. **in:** Felgenhauer, Watting and Thistle. Functional Morphology of Feeding and Growing in Crustacea. AA Balkena Edit., Rotterdam. pp: 185-203.
- Félix-Pico, E. F. y F. A. García-Domínguez. 1993. Macrobentos sublitorales de Bahía Magdalena, B.C.S. **in:** Salazar-Vallejo S. I., y N. E. González. Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO/CIQRO. México: pp: 389-410.
- Félix-Pico, E. F., M. T. Ibarra-Cruz, R. E. Merino-Marquez, V. A. Levy-Pérez, F. A. García-Domínguez y R. Morales-Hernández. 1995. Reproductive cycle of *Argopecten circularis* in Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico. Fish. Biol. Aqua. and Pectinids. Proceeding of 8th International Pectinids Workshop, Cherbok. France, may 1991. IFREMER, Actes de Coelloques 17: 151-155.
- Fernández, E., O. Iribame y D.A. Armstrong. 1995. Habitat selection by young of the year dungeness crab *Cancer magister* Dana and predation risk in intertidal habitats. **Sch. Fish. Univ. Nash.**, 10: 291-292.
- Ferrari, F.D. 1995. Identity of the distal segments of the maxilla 2 and maxilliped in copepods: New teeth for Carl Claus' old saw. **Crustaceana**, 68(1): 103-110.
- Fisher, C. J. H. 1997. Functional linkage among morphology feeding performance, diet and competitive ability in molluscivorous sunfish. **Ecology**, 76(8): 2401-2414.

- Fox, L. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 97-106.
- Freire, J. y González-Gurriarán. 1995. Feeding ecology of the velvet swimming crab *Necora puber* in mussel raft areas of the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 119: 139-154.
- Fretter, V. y A. Graham. 1976. A functional anatomy of invertebrates. Academic Press. New York. 589 p.
- García-Franco, W., A. Cota-Villavicencio y F. J. Sánchez-Ruíz. 2001. Diagnóstico de la Pesquería de Peces Pelágicos Menores en la Costa Occidental de Baja California, México. INP-SAGARPA. México. **Ciencia Pesquera** 15: 113-120.
- Gardiner, M.S. 1978. *Biología de los Invertebrados*. Editorial Omega, Barcelona. 940 p.
- Gaxiola, C.G. y S. Alvarez-Borrego. 1987. Primary productivity of the Mexican Pacific. *Monografías, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada*. 12: 246-253.
- Giddins, R.L., J.S.Lucas, M.J.Neilson y G.N.Richards. 1986. Feeding ecology of the mangrove crab *Neosarmatium smithi* (Crustacea: Decapoda: Sesarmidae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 33:147-155.
- González, P. G., F. García, R. Rodríguez, F. Galván, E. Félix, A. Rodríguez, M. T. Sicard y D. Maither-Legault. 1990. Estudio biológico-pesquero de las jaibas en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. p: 155. *Memorias II Congreso de Ciencias del Mar*. CON. Habana, Cuba.
- González-Gurriarán, E. y J. Freire. 1994. Sexual maturity of velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae): Morphometric and reproductive analysis. **ICES. J. Mar. Sci.**, 51(2): 133-145.
- González-Gurriarán, E., J. Freire, L. Fernández y E. Poza. 1989. Incidencia del cultivo de mejillón en la dieta de *Liocarcinus depurator* (Brachyura, Portunidae) en la Ria de Arousa (Galicia, NW España). **Cah. Biol. Mar.**, 30: 307-319.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar-Betancourt. 1983. Comparación del método frecuencial con otros métodos de análisis de contenido estomacal en peces. **Rev. Inv. Mar.** IV(3): 105-119.
- Gotshall, D.W. 1977. Stomach contents of northern California dungeness crab *Cancer magister*. **Calif. Fish and Game**, 63(1): 43-51.
- Gotshall, D.W. 1987. *Marine animals of Baja California. A guide to the common fishes and invertebrates*. 2nd edit. Sea Challengers. U. S.

- Haefner, P. A. Jr. 1985. The biology and exploitation of crabs, **in:** Abele, L. G. (Edit.) *The Biology of Crustacea*. Accademic Press. New York. Vol 10. pp: 111-165.
- Haensh, G. y G.H. De Anton, 1976. *Dictionary of Biology*. Elsevier Scientific Publish. Co. New York. 483 p.
- Hannan, M.T. y J. Freeman. 1989. *Organizational Ecology*. Harvard Univ. Press, London. 366 p.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. **Science**. 131: 1292-1297.
- Henderson, I.F. y W.D. Henderson. 1972. *Dictionary of Biological Terms*. Oliver and Boyd Ltd. London, England. 640 p.
- Hendrickx, M.E. 1984. Estudio de la fauna marina y costera del Sur de Sinaloa, México. IV. Clave de identificación de los cangrejos de la familia Portunidae (Crustacea: Decapoda). **An. Inst. Cien. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.** Mexico. 11(1): 49-64.
- Hendrickx, M.E. 1992. Distribution and zoogeography affinities of decapod crustaceans of the Gulf of California, Mexico. **Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.** 20: 1-11.
- Hendrickx, M.E. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico Mexicano, **in:** Salazar-Vallejo, S.I., y N. E. González. *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO. México. pp: 271-318.
- Hernández-Vázquez, S., M. Casas-Valdez y A. Martínez-Tovar. 1978. Análisis preliminar de las pesquerías de Baja California Sur con notas biológico-pesqueras. **in:** Resúmenes del Congreso Nacional de Oceanografía, Ensenada, B.C. México. (Abril). pp: 104-105.
- Huber, M.E. y S.L. Coles. 1989. Resource utilization and competition among the five hawaiian species of *Trapezia* (Crustacea, Brachyura). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 30: 21-31.
- Hughes, R.N. y R. Seed. 1981. Size selection of mussels by the blue crab *Callinectes sapidus*: Energy maximazer or time minimizer? **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 6: 83-89.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their applications. **J. Fish. Biol.**, 17(4): 411-430.
- Joll, L. M. y B. F. Phillips. 1984. Natural diet and growth of juvenile western rock lobsters *Pallinurus cignus* George. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 75: 145-169.
- Kjerfve, B (Ed). 1994. *Coastal lagoon processes*. Elsevier Oceanography Series 60. Elsevier. Amsterdam. 577 p.
- Kneib, R.T. 1982. The effects of predation by weiding birds (Ardeidae) and blue crabs (*Callinectes sapidus*) on the population size structure of the common mummichog, *Fundulus heteroclitus*. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, 14: 159-165.

- Kuns, A. M. y D. E. Wickham. 1987. Effect of nemertean egg predators on crustaceans. **Bull. Mar. Sci.**, 41(2): 151-164.
- Kurihara, Y., K. Okamoto. 1987. Cannibalism in a grapsid crab, *Hemigrapsus penicillatus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 41:123-127.
- Kyomo, J. 1999. Feeding patterns, food habits and storage in *Palinurus vespertilio*, Xanthidae. **Bull. Mar. Sci.** 65(2): 199-205.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and clasification, **in**: M. Wiley. Estuarine Processes. Academic Press Inc. New York. pp: 182-215.
- Lawton, P. y R.N. Hughes. 1985. Foraging behavior of the crab *Cancer pagurus* feeding on the gastropods *Nicella lapillus* and *Littorina littorea*: comparisions with optimal foraging theory. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 27: 143-154.
- Leach, C. 1979. Fundamentos de estadística. Limusa.. México. 422 p.
- Legault, C. y J. H. Himmelman. 1998. Relation between behavior of benthic marine invertebrates and the risk of predation. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** Vol 179(1): 55-74.
- Levin, S.A. 1970. Comminity equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. **Amer. Natur.**, 104(938): 413-423.
- Light, S.F. 1961. Intertidal invertebrates of the central California coast. Univ. California Press. Berkeley and Los Angeles. U.S.A. 446 p.
- Malagrino, L.G. 1988. Monografía sobre el langostino (*Macrobrachium* sp. Bate). **Rev. Inv. Cient. UABCS.**, 1(1): 9-26.
- McLean, J.H. 1978. Marine shell of southern California. Nat. Hist. Musseum of Los Angeles County. Sci.Ser., 24. U.S.A. 104 p.
- Mendenhall, W. y J. E. Reinmuth. 1978. Estadística para administración y economía. Editorial Iberoamericana, México. 707 p.
- Mesnick, S. y A. Varela-Romero. 2002. Evaluación de las poblaciones de jaibas (*Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus*) al Norte de Bahía Kino, Sonora, México. Memorias Depto. Invest. Cientif. Tecnol. Proyectos de la Academia de Ciencias. Univ. Sonora. 32 p.
- Micheli, F. 1995. Behavioral plasticity in prey size selectivity of the blue crab *Callinectes sapidus* feeding on bivalve prey. **J. Anim. Ecol.**, 64(1): 63-74.
- Monteforte, M. 1987. The decapod reptantia and stomatopod crustaceans of a typical high island coral reef complex in French Polynesia (Tiahura, Moorea Island): Zonation, community composition and trophic structure. **Atoll. Res. Bull.**, 309: -37, Vol. EX1.

- Morris, R.H., D.P. Abbott y E.C. Haderlie. 1980. Intertidal Invertebrates of California. Standfor Univ. Press, California. 690 p.
- Mura, G. 1995. Morphological features of the mandible related to feeding habits of some Anastraca species. **Crustaceana** 68(1): 83-102.
- Nemtsov, S.C. y E. Clark. 1994. Intraspecific egg predation by male razor-fishes (Labridae) during broadcast spawning: Filialcannibalism or intra-pair parasitism?. **Bull. Mar. Sci.**, 55(1): 133-141.
- Ng, P.K.L. y L.W.H. Tan. 1985. "Rigth handedness" inheterochelous caloppoid and xanthoid crabs- suggestion for a functional advantage. **Crustaceana**, 49(1); 98-100.
- Norse, E.A. 1977. Aspects of the zoogeographic distribution of *Callinectes* (Braquiura: Portunidae). **Bull. Mar. Sci.**, 27(3);440-447.
- Orth, R.J. y J. van Montfrans, 1987. Utilization of a seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variations in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, Vol. 41: 283-294.
- Orth, R. J., J. van Montfrans, R. N. Lipcius y K. S. Meltcalf. 1996. Utilization of seagrass habitat by the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, in Chesapeake Bay: A review. Pages: 213-224, in: Kuo, J. R., C. Phillips, D. I. Walker and M. Kirkman (Edits). Seagrass biology. Proceedings of an international workshop. U. S.
- Ortiz, M. y J.P. Paredes. 1982. Simbiontes y contenido estomacal del cangrejo moro *Menippe mercenaria* /Say), en aguas cubanas. **Rev. Inves. Mar.**, III(3): 39-45.
- Paul, R.K.G. 1981. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda. Brachyura. Portunidae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 6:91-99.
- Paul, R.K.G. 1982. Abundance, breeding and growth of *Callinectes arcuatus* Ordway and *Callinectes toxotes* Ordway (Decapoda; Brachyura; Portunidae) in a coatal lagoon system on the Mexican Pacific **Coast. Estuar. Coast. and Shelf. Sc.**, 14: 13-26.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese y F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. **Science**, 279(6): 860-863.
- Pearson, W.H., D.L. Woodruff y P.C. Sugarman. 1981. Effects of oiled sediment on predation on the littleneck clam, *Protothaca staminea*, by the dungeness crab , *Cancer magister*. **Estuar. Coast. and Shelf Sci.**, 13: 445-454.
- Pennisi, E. 1998. Overfishing disrupts entire ecosystem. **Science**, 279(6): 809-810.
- Peres-Neto, P. R., 1999. How many statistical tests are too many? The problem of conducting multiple ecological inferences revisited. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 176(1):303-306.

- Peterson, C.H. 1979. Predation, competitive exclusion and diversity in the soft benthic communities of estuaries and lagoons. **in:** Livinstong, R.J. Ecological processes in coastal and marine systems. Mar. Sci. 10. Plenum Press, New York and London. 548 p.
- Pimentel, D. 1968. Population regulation and genetic feedback. **Science**, 159; 1432-1437.
- Price, P.W. 1971. Niche breadth and dominance of parasitic insects sharing the same host species. **Ecology**, 52(4); 587-596.
- Rebach, S. y D.W. Dunham (Eds.). 1983. Studies in adaptation: the behavior of higher crustacea. Jonh Wiley and Sons, N. York. 282 p.
- Robles, C.D. 1997. Changing recruitment rates and a constant assemblages. **Ecology**, 78(5): 1400-1414.
- Rodriguez E., O. Oribame y D. A. Armstrong. 1995. Habitat selection by young of the year dungeness crab *Cancer magister* Dana and predation risk in intertidal habitats. **Sch. Fish. Univ. Nash.**, 10: 291-292.
- Román-Contreras, M. 1986. Análisis de la población de *Callinectes* spp. (Decapoda; Portunidae) en el sector occidental de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. **An. Inst. Cien. Mar. y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.**, 13(1): 315-322.
- Ropes, J.W. 1989. The food habits of the blue crab-species at Pettaquamscutt river, Rhode Island. **Fish. Bull.**, 87(1): 197-204.
- Ryer, C.H., J. van Montfrans y K. E. Moody. 1997. Cannibalism, refugia and the molting blue crab. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 147: 77-85.
- SAGARPA. 2000. Anuario estadístico de pesca. Sagarpa-Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. Anuarios de Estadística y Registros de Pesca. México. 294 p.
- SAGARPA. 2003. Proyecto de Norma Oficial Mexicana PNOMJAIB0302: Pesca Responsable de Jaiba en Aguas de Jurisdicción Federal del Litoral del Océano Pacífico. Sagarpa-Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. México. 12 p.
- Salazar-Torres, J. N. 2002. Contribución al conocimiento y algunos aspectos pesqueros de las especies de jaibas *Callinectes bellicosus* ORDWAY (1863) y *Callinectes arcuatus* ORDWAY (1863) de la Laguna de Caimanero, Sinaloa, México. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Autón. México. Tesis Profesional. 72p.
- Salgado-Barragán, J., y M. E. Hendrickx. 1997. Decapods crustaceans from the pacific coast of Mexico, including new records and taxonomic remarks. **Rev. Biol. Trop.** 44(3): 680-683.

- Sánchez, A. J. 1994. Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, Southwest Gulf of Mexico. **Rev. Invest. Mar.** 15(2): 125-131.
- Santos, S., M. L. Negreiros-Fransozo y A. Fransozo. 1995. Estructura Poblacional de *Portunus spinimanus* LATREILLE, 1819 (Crustacea, Brachiura, Portunidae) en la Ensenada de la Fortaleza, Ubatuba (SP), Brazil. **Rev. Invest. Mar.** 16(1-3): 37-43.
- Sardá, F. y F. J. Valladares. 1990. Gastric evacuation of different foods by *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda) and estimation of soft tissue ingested, maximum food intake and cannibalism in captivity. **Mar. Biol.**, 104:25-30.
- Schembri, P.J. 1982a. The functional morphology of the feeding and growing appendages of *Ebalia tuberosa* (Pennant) (Crustacea; Decapoda; Leucosiidae). **J. Nat. Hist.**, 16: 467-480.
- Schembri, P.J. 1982b. Functional morphology of the mouthparts and associated structures of *Pagurus rubricatus* (Crustacea; Decapoda; Anomura) with special reference to feeding and growing. **Zoomorphology**, 101: 17-38.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, Vol. 185: 27-38.
- Sheperd, U. L. 1998. A comparison of species diversity and morphological diversity across the north american latitudinal gradient. **J. Biogeography**, 25: 19-29.
- Sneigrove, P.J.R. y C.A. Butman. 1994. Animal-sediment relationship revisited: Cause versus effect. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, 32: 111-177
- Solis-Weiss, V. y J. Mendez-Ubach. 1986. Las lagunas costeras del litoral mexicano, **in:** Left, E. (Edit.) Medio Ambiente y Desarrollo en México. Los recursos marinos de la zona costera. Siglo XXI. México. pp: 36-69.
- Snow, C. D. y J. R. Nierlsen. 1991. Premating and mating behavior of the dungeness crab (*Cancer magister* Dana). **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 23(9): 1319-1323.
- Stoner, A. W. y B. A. Buchanan. 1990. Ontogeny and overlap in the diets of four tropical *Callinectes* spp. **Bull. Mar. Sci.**, 46(1):3-12.
- Su Sponaugle, P.L. 1990. Portunid crab predation on juvenile hard clams: effects of substrate type and prey density. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 67: 43-63.
- Suh, H.L. y T. Nemoto. 1988. Morphology of the gastric mill in ten species of euphausiids. **Mar. Biol.**, 97: 79-85.
- Suh, H.L. y T., Toda. 1992. Morphology of the gastric mill of the genus *Euphausia* (Crustacea, Euphausiacea). **Bull. Plankton Soc.**, 39(1): 17-24.

- Suthers, I.M. 1984. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in *Penaeus plebejus* Hess (Decapoda: Penaeidae). **Aust. J. Mar. Fresh. Res.**, 35; 785-792.
- Suthers, J.M. y D.T. Anderson. 1981. Functional morphology of mouthparts and gastric mill of *Ibacus peronii* (Leach)(Palinura: Scyllaridae). **Aust. J. Mar. Fresh. Res.**, 32; 931-944.
- Tararam, A.S., Y. Wakabara y H.L.S. Mesquita. 1985. Feeding habits by *Hyale media* (Dana, 1853) (Crustacea; Amphipoda). Inst. Ocean. Univ. Sao Paulo, 636. **Bolm. Inst. Oceanog.** Sao Paulo, 33(2): 193-199.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vicabamba, Peru. **Ecology**, 52(1); 26-36.
- Thorpe K.E., F.A. Huntingford y A.C. Taylor. 1994. Relative size and agonistic behavior in the female velvet swimming crab *Necora puber* (L.) (Brachyura, Portunidae). **Behavior Processes**, 32(3): 235-246.
- Trott, T.J. 1987. The prevalence of left-handedness in the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* H. Wilne Edwards & Lucas (Decapoda: Brachyura: Ocypididae). **Crustaceana**, 52(2).
- Valencia, M. J. y N. H. Campos. 1996. Aspectos de la dinámica poblacional de jaibas *Callinectes sapidus* y *C. bocourti* de la Ciénaga Grande de Santa María, Caribe Colombiano (Crustacea: Decapoda: Portunidae) **Rev. Academ. Colomb. Cienc.**, 20(76): 121-129.
- Van den Bosh, F., A. M. De Ross y W. Gabriel. 1988. Cannibalism as a life boat mechanism. **J. Mat. Biol.** 26: 619-633.
- Van Valen, L. 1965. The study of morphological integration. **Evolution**, 19: 347-349.
- Van Valen, L. 1967. Morphological variation and width of ecological niche. **Amer. Natur.**, 99(908); 377-390.
- Vannini, M., G. Chelazzi y F. Gherardi. 1989. Feeding habits of the pebble crab *Eriphia smithi* (Crustacea, Brachyura, Menippidae). **Mar. Biol.**, 100:249-252.
- Vega-Villasante, F., R.M. Preciado, M. Oliva, D. Tovar-Ruiz y H. Nolasco. 1999. The activity of digestive enzymes during the molting stages of the blue crab *Callinectes arcuatus* ordway (1983). **Bull. Mar. Sci.** 65(1): 273-278.
- Vermeij, G.J. 1978. Biogeography and Adaptation. Patterns of Marine Life. Harvard Univ. Press., U.S.A. 332p.
- Vernet-Cornubert, G. 1957. Evolution du regenerat de la pince de *Pisa tetrodon* (Permant) on fonction de la maturite sexuelle. **Bull. Le Inst. Ocean.**, 1097, 23 p.

- Wagner, J.D. y D.H. Wise. 1996. Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: evidence from field and laboratory experiments. **Ecology**, 77(2): 639-652.
- Wahle, R.A. 1985. The feeding ecology of *Crangon franciscorum* and *Crangon nigricauda* in San Francisco Bay. **J. Crust. Biol.**, 5(2): 311-326.
- Wainwright, P.C. 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. **Ecology**, 77(5): 1336-1343.
- Warner, G.F. 1977. The biology of crabs. Van Nostrand Reinhold Company. New York. U.S.A. 202 p.
- Wassenberg, T. J. y B. J. Hill. 1987. Feeding by the sand crab *Portunus pelagicus* on material discarded from prawn trawlers in Moreton Bay, Australia. **Mar. Biol.**, 95:387-393.
- Wassenberg, T. J. y B. J. Hill. 1989. Diets of four decapods crustaceans (*Linoparus trigonus*, *Metanephrops andamanicus*, *M. australiensis* and *M. boschmai*) from the continental shelf around Australia. **Mar. Biol.**, 103:161-167.
- Wear, R. G. y M. Haddon. 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 35:39-49.
- Whetstone, J.M. 1981. Effects of size and temperature on mud crab *Panopeus herbstii*, predation on hard clams, *Mercenaria mercenaria*. **Estuaries**, 4(2); 153-156.
- Whittaker, R.H. y S.A. Levin. 1975. Niche: Theory and application. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Pennsylvania. 448 p.
- Williams, A.B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). **Fish. Bull.**, 72(3); 685-798.
- Williams, M.J. 1978. Opening of bivalve shells by the mud crab *Scylla serrata* Forskal. **Aust. J. Mar. Freshw. Res.**, 29; 699-702.
- Williams, M. J. 1981. Methods for analysis of natural diet in portunids crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 52: 103-113.
- Williams, M. J. 1982. Natural food and feeding in the commercial sand crab *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in moreton Bay, Queensland. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 59: 165-176.
- Wilson, K.A., K.W. Able y K.L. Heck, Jr. 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats; evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 58: 243-251.
- Yamagushi, T. 1994. Handedness of *Macromedaus distinguendus* and *Leptodius exaratus* (Brachyura, Xanthidae). **Crust. Res.** 23: 74-78.

Zamora, M.E. 1980. Diccionario de Términos Biológicos. Editorial Científica-Técnica. La Habana, Cuba. 200 p.

Anexo A. Clasificación de los cangrejos portúnidos (jaibas).

Clasificación de Warner (1977).

Reino	Animalia
Phylum	Arthropoda
Clase	Crustacea
Orden	Brachyura
Sección	Brachyrhyncha
Superfamilia	Portunoidea
Familia *	Portunidae
Géneros	<i>Callinectes, Arenaeus, Euphylax,</i> <i>Portunus, Cronius, Carcinus,</i> <i>Macropipus, Polibius, Portumnus,</i> <i>Scylla ...</i>

Clasificación de Millikin y Williams (Stoner y Buchanan, 1990).

Reino	Animalia
Phylum	Arthropoda
Clase	Crustacea
Subclase	Malacostraca
Orden	Decapoda
Suborden	Pleocyemata
Infraorden	Brachyura
Superfamilia	Portunoidea
Familia	Portunidae
Subfamilia	Portuninae
Géneros **	<i>Callinectes, Arenaeus, Euphylax</i> <i>Portunus, Portumnus</i>
<i>Otros géneros</i>	<i>Cronius, Carcinus, Macropipus,</i> <i>Polibius, Scylla ...</i>

* Familia identificada desde el Eoceno, hace 50 millones de años.

** En la actualidad existen 38 géneros reportados para la familia Portunidae en todo el mundo.

Anexo B. Adaptaciones de los Moluscos a la Depredación.

Adaptaciones de moluscos bivalvos. *

Adaptación	Ejemplo
Conchas gruesas y gruesamente esculpidas. Retracción del manto a distancia considerable de la orilla.	<i>Chione</i> spp. <i>Pteria</i> spp. y <i>Pinna</i> spp.
Desarrollo de fuertes espinas y ribetes concéntricos.	<i>Pinna rugosa</i>
Poderosos músculos aductores.	<i>Modiolus</i> spp. y <i>Mytilus</i> spp.
Líneas suaves y enterramiento en sustratos fangosos.	<i>Dosinia</i> spp. y <i>Tagelus</i> spp.
Profundo enterramiento.	<i>Olivella</i> spp. y <i>Tellina</i> spp.
Comportamiento de escape	<i>Chlamys</i> spp.

Adaptaciones de moluscos gasterópodos. **

Adaptación	Ejemplo
Fuertes opérculos lisos o ribeteados.	<i>Nerita</i> spp. y <i>Nassarius</i> spp.
Fuertes opérculos herméticos.	<i>Littorina</i> spp.
Concha lisa y redondeada.	<i>Polinices uber</i>
Estructura extremadamente fuerte.	<i>Mitrella</i> spp. y <i>Littorina</i> spp.
Comportamiento de escape	<i>Buccinum</i> spp.

* (Williams, 1978; Hughes y Seed, 1981; Whetstone, 1981; ap Rheinallt y Hughes, 1985; Bisker y Castagna, 1987; González-Gurriarán et al., 1989; Eggleston, 1990; Su Sponaugle, 1990; Legault y Himmelman, 1998).

** (Gardiner, 1978; McLean, 1978; Kneib, 1982; Lawton y Hughes, 1985; Factor, 1989; Mura, 1995; Legault y Himmelman, 1998).

**Anexo C. Lista de Especies Identificadas en los Contenidos
Estomacales de *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus*.**

a) Crustáceos (Brusca, 1973; Light, 1961).

Características	Especie
Quelas rojo brillante con dedos negros.	<i>Leptodius occidentalis</i> (Fam. Xanthidae)
Quelas delgadas blanco-amarillentas, dedos blancos muy largos.	<i>Epialtus minimus</i> (Fam. Majidae)
Quela delgada con hileras en la base de los dientes.	<i>Uca crenulata</i> (Fam. Ocypodidae)
Quelas rojas, dedos negros punteados, dientes grandes y redondos.	<i>Xanthodes hebes</i> (Fam. Xanthidae)

b) Moluscos (Brusca, 1973; McLean, 1978).

Características	Especie
Quitón pequeño.	<i>Chiton</i> sp. (Fam. Chitonidae)
Almejas pequeñas blancas, superficie suave, líneas concéntricas.	<i>Dosinia dunkeri</i> (Fam. Veneridae)
Almeja navaja.	<i>Tagelus californianus</i> (Fam. Solecurtidae)
Almeja roñosa, concha entramada muy fuerte.	<i>Chione</i> sp. (Fam. Veneridae)
Neritas, opérculos ribeteados, diversos tamaños.	<i>Nerita</i> sp. (Fam. Neritidae)
Litorinas	<i>Littorina</i> sp. (Fam. Littorinidae)
Litorinas, opérculo redondeado, concha café claro, rayas oscuras.	<i>Littorina fasciata</i> (Fam. Littorinidae)

Caracol, opérculo café, redondeado y plano.	<i>Nassarius</i> sp. (Fam. Nassariidae)
Caracol, opérculo amarillo, denticulado y plano.	<i>Nassarius</i> sp. (Fam. Nassariidae)
Caracol, concha redondeada y clara.	<i>Polinices uber</i> (Fam. Naticidae)
Caracol, concha café, puntos blancos.	<i>Cerithium stercusmuscarum</i> (Fam. Cerithiidae)
Caracol cónico, pequeño.	<i>Calliostoma</i> sp. (Fam. Trochidae)
Caracol fusiforme, pequeño, concha blanca.	<i>Olivella</i> sp. (Fam. Olividae)
Almeja pequeña, concha blanca, triangular, ángulos redondeados.	<i>Tellina</i> spp. (Fam. Tellinidae)
Almeja pequeña, concha clara, triangular, ángulo obtuso en charnela.	<i>Donax californicus</i> (Fam. Donacidae)
Caracol claro, fusiforme, puntiagudo.	<i>Mitrella</i> sp. (Fam. Columbelloidea)
Almeja redondeada, concha gruesa, rayada.	<i>Glycymeris</i> sp. (Fam. Glycymerididae)
Mejillón café.	<i>Modiolus</i> sp. (Fam. Mytilidae)

Anexo D. La Teoría del Nicho

a) Teoría del Nicho (Hannan y Freeman, 1989).

Resumen de los Aspectos Fundamentales.

Las principales fuerzas que conforman un nicho son; la competencia interespecífica, la depredación y los factores ambientales (principalmente la temperatura).

Las principales inferencias que se pueden hacer sobre la forma de un nicho son; la amplitud de nicho es afectada por la disponibilidad y predictibilidad de los recursos, la intensidad de la competencia es estimada por el grado de traslape y los procesos de la competencia pueden hacer decrecer el traslape.

Las principales consecuencias de la competencia son; cambio de nicho en alguna dimensión, desplazamiento de caracteres, cambios en los patrones de uso de recursos, pérdida de eficacia por escasez de recursos en la zona de traslape y patrones de reparto de recursos (complementariedad).

Las principales formas en las que puede haber cambio de nicho n-dimensional son; cambio de hábitat, complementariedad distribucional, expansión de nicho (generalismo) y desplazamiento de caracteres.

b) Teoría de Schoener del Reparto de Recursos (Schoener, 1974).

Resumen de los Aspectos Fundamentales.

Las dimensiones de nicho más importantes para el reparto de recursos son; el hábitat, el alimento y el tiempo.

Las evidencias más directas sobre la complementariedad de nicho son; que existe un alto grado de traslape a lo largo de una dimensión y que exista un equilibrio por bajo traslape a lo largo de otra dimensión.

El traslape de nicho n-dimensional puede estimarse de un modo sencillo a través de índices de traslapamiento que relacionen el uso de recursos con la utilización de dos especies.

c) Teoría de Hutchinson del Desplazamiento de Caracteres (Schoener, 1974).

Aspectos Fundamentales.

Para evidenciar un desplazamiento de caracteres la relación de tallas de la especie mayor a la menor debe ser de al menos 1:1.3.

Los límites de traslapamiento sugeridos por índices como el de McArthur o Levins indican alguna de las siguientes formas de complementariedad de nicho; uso de recursos distinto a lo largo de una dimensión, especies especialistas y especies generalistas con eficacia intermedia.