Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente, 28 (1 & 2). 113 - 120 (1989); 2 tabs., 2 figs.

PRODUCTIVIDAD DEL HABITAT E HISTORIAS DE VIDA DEL CANGREJO DE MANGLE ARATUS PISONII H. Milne Edwards) (BRACHYURA: GRAPSIDAE).

J. E. CONDE

Centro de Investigaciones Marinas, UNEFM, Plaza Antillana, Antigua Aduana, La Vela de Coro, Falcón, Venezuela.

y

H. DIAZ

Centro de Ecología, IVIC, Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

RESUMEN: Fueron estudiadas cinco poblaciones del cangrejo de mangle, *Aratus pisonii*, que viven en cinco hábitats diferentes, los cuales representan un gradiente de disponibilidad de recursos o productividad, de más a menos: mangles fluviales, estuarinos, marinos, mangles arbolados de laguna hipersalina y mangles achaparrados de laguna hipersalina. Cada una de las poblaciones fue muestreada mensual o circamensualmente durante un mínimo de año y medio. Se usó un diseño de muestreo de captura por esfuerzo fijo, excepto en el hábitat marino, donde se usó un método de marcaje-recaptura. Una vez capturados, los cangrejos eran medidos, su sexo determinado y establecida la presencia o ausencia de huevos. Luego, los cangrejos eran devueltos vivos al sitio de muestreo. Se encontró que los tamaños de *Aratus pisonii* están asociados con el gradiente de productividad, incrementándose progresivamente desde el hábitat más pobre, mangles achaparrados de laguna hipersalina (moda: 13.00 mm), hasta una moda máxima, 24.00 mm, en el mangle fluvial, pasando por tamaños intermedios en el mangle arbolado de laguna hipersalina (17.00), mangle marino (18.00) y estuarino (21.00). La distribución de tamaños de hembras ovadas mostró un patrón similar al anterior: las hembras ovadas más pequeñas se encontraron en el hábitat menos productivo hipersalino con manglares achaparrados (moda: 13.00 mm) y las mayores en el hábitat fluvial (moda: 23.00 mm). El menor porcentaje global de hembras ovadas (17.5%), exceptuando el hábitat marino, donde se usó otro método de muestreo, se registró en el hábitat menos productivo, y el máximo en el más productivo (47.8%). La proporción de sexos (hembras/machos) también mostró una asociación con el gradiente de productividad, desde un mínimo, 1.08, en el hábitat hipersalino con mangles achaparrados, hasta un máximo de 1.81 en el hábitat fluvial. Los cangrejos transplantados desde el mangle de baja productividad al mangle arbolado, en la misma laguna crecieron hasta alcanzar, a los seis meses, un tamaño similar al de los cangrejos de la zona y mucho mayor al de los cangrejos que no fueron transplantados. Estos resultados sugieren que las características estudiadas no son fijadas distintamente y que en condiciones de mayor bonanza la población muestra una expansión de su producción: cangrejos mayores y más hembras ovadas y de mayor tamaño.

ABSTRACT: We monitored five populations of the mangrove tree crab, *Aratus pisonii*, that are found in five distinct types of mangrove forests, which represent a resource availability gradient, from more to less: riverine, estuarine, marine, arboreous in hypersaline lagoon and scrub mangroves in the same lagoon. Each population was sampled monthly during a miminum period of one and a half year, using a catch-effort sampling scheme except in the marine mangrove, where a mark-recapture method was used. Once captured, the crabs were measured, their sex determined and assesed the presence or absense of eggs. Immediately after, the crabs were released alive at the collection site. The modes of cephalothorax width of *Aratus pisonii* are associated with the productivity gradient, increasing steadily from the poorest habitat, scrub mangroves in the hypersaline lagoon (13.00 mm), up to a maximim mode, 24.00 mm, in the crabs that live in the riverine mangrove, with intermediate sizes in the arboreus mangrove that grows in the hypersaline lagoon (17.00 mm), marine (18.00 mm) and estuarine mangrove (21.00 mm). The distribution of ovigerous

females were found in the scrub mangroves-hypersaline habitat (mode: 13.00 mm); the biggest ovigerous females were colected in the riverine mangrove (mode: 23.00 mm). The minimum percentage of ovigerous females (17.5%), except for the marine habitat where another sampling method was used, was observed in the less productive habitat; the maximum percentage was registered in the riverine mangrove (47.8%). Sex ratio (females/males) also showed an association with the productivity gradient, with a minimum, 108, in the scrub mangroves-hypersaline lagoon and a maximum 1.81, in the riverine mangrove. *Aratus* transplanted from the scrub mangrove to the arboreal mangroves in the hypersaline lagoon grew to a size similar to that of the resident crabs in the same area and bigger than those that were not transplanted and remained in the low productivity habitat. These result suggest that the characteristics studied are not fixed distinctly in each habitat and that in wealthier conditions the population shows an expansion of its production: bigger crabs and more and bigger ovigerous females.

INTRODUCCION

En las teorías clásicas de historias de vida se propone que los componentes de la historia de vida de un organismo constituyen una colección de rasgos coadaptados, moldeados por la selección natural (STEARNS, 1976, 1977, 1980). Las diferencias en las poblaciones de una misma especie serían así atribuidas a los genotipos fijados, los cuales, a su vez, reflejarían, distinciones en las presiones selectivas ecológicamente importantes. Recientemente, varios autores, sin embargo, han encontrado que en un buen número de casos las respuestas de la plasticidad fenotípica (norma de reacción) a las condiciones locales de recursos permiten explicar la variabilidad intraespecífica entre historias de vida, sin necesidad de invocar diferencias genotípicas (GOSLING, 1981; JAMES, 1983; MYERS & MASTER, 1983; STEARNS, 1983a, b; BROWN, 1985). En particular, DIBSON & MURIE (1987) han sugerido que los aspectos plásticos de las historias de vida podrían estar influidos principalmente por aquellos patrones ambientales de recursos que tienen un efecto limitante sobre el tamaño poblacional.

En el trabajo se presentan y discuten algunas de las características de varias poblaciones del cangrejo de mangle *Aratus pisonii* en relación a la productividad y producción del manglar. Por haber sido estudiado en una amplia gama de hábitats y haber mostrado plasticidad en su tamaño y esfuerzo reproductivo, además de otras características (CONDE & DIAZ, 1989; CONDE *et al.*, 1989; DIAZ & CONDE, 1989), este braquiuro es un interesante sujeto para estudiar algunos aspectos de las teorías de historias de vida y establecer algunas relaciones con los hábitats donde se encuentran. Además, la duración de los estudios en cada hábitat, casi dos años, permite minimizar las diferencias creadas por los componentes estacionales de la historia de vida, tal como se ha observado en otros crustáceos (DIAZ, 1980).

AREAS DE ESTUDIO

La Laguna de Tiraya, situada en la costa Este de la Península de Paraguaná, Estado Falcón (Fig. 1), es una pequeña laguna costera somera hipersalina de unas 180 Ha de extensión, comunicada con el mar por una boca de 150 m de largo y 20 m de ancho, situada en el extremo NorEste de la laguna. El sitio de estudio Tiraya-A fue establecido próximo a la boca, en una zona donde predominan individuos arbustiformes de *Rhizophora mangle* L., de unos 2 m de altura. Durante la marea baja el sustrato de la estación y de áreas aledañas queda expuesto. El sitio denominado Tiraya-B, en la esquina Nor-Oeste de la laguna, se encuentra en una zona de mangles arbóreos bien desarrollados.

La boca del Río Ricoa (Fig. 1), situada en las inmediaciones de la población de Tocópero, a unos 50 km al este de Coro, es un hábitat eminentemente fluvial (S< 1%), con ocasionales invasiones de agua marina durante las mareas extremadamente altas. La boca corre paralela a la costa, durante los últimos 200 m, estando separada del mar abierto por una barra de arena. En la Boca de Ricoa se establecieron dos estaciones de muestreo, una en una zona de *R. mangle* y la segunda en un área dominada por *Laguncularia racemosa*.

El componente marino del Parque Nacional Morrocoy, localizado en el extremo Este del Estado Falcón (10°52 N - 68°16' 0) (Fig. 1), es un sistema de amplias lagunas de manglar conectadas por canales y comunicado con el mar abierto por medio de varias bocas. La salinidad superficial en la época seca a lo largo del parque es de 36%, con ligeras fluctuaciones, ±2% (DIAZ et al., 1985). En la estación de lluvia la salinidad puede bajar hasta 30% (BITTER, 1988). No hay afluentes fluviales de importancia y el régimen de lluvias presenta un pico notorio en el último trimestre del año (MATEUCCI & COL-

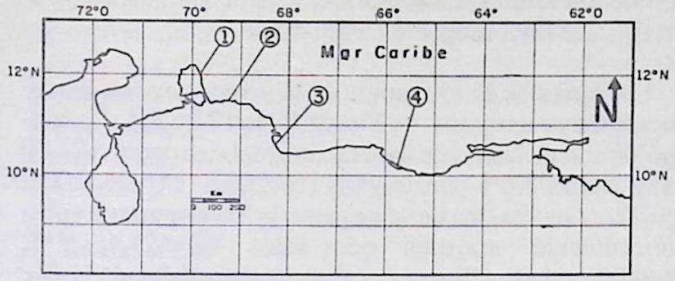


Fig. 1.- Mapa de la costa venezolana, indicando las localidades de estudio: 1.- Laguna de Tiraya. 2. Boca de Ricoa. 3. Parque Nacional Morrocoy. 4. Laguna de Tacarigua.

MA, 1986). En Morrocoy se establecieron, a lo largo del parque, 13 estaciones de muestreo, desdde Tucacas en el extremo Este hasta Mayorquines en el estremo Oeste.

La laguna de Tacarigua, localizada en el litoral Central de Venezuela (Fig. 1), es un estuario somero de aproximadamente 28 km de largo y 5 km de ancho, comunicado con el mar en su extremo Nor-Oeste por una boca. La temperatura del agua varía entre 26.6 y 33.8 °C y la salinidad entre 0.5 y 40% (GAMBOA et al., 1971). La estación lluviosa se presenta en el último trimestre del año; un pico pequeño de lluvias también se observa en Junio-Julio. En la Laguna de Tacarigua se establecieron tres estaciones en la zona próxima a la boca, donde puede sentirse la influencia marina y la descarga dulceacuícola del Río Guapo.

MATERIALES Y METODOS

Desde Octubre de 1987 en Tiraya-A y Noviembre del mismo año en Tiraya-B, hasta Agosto de 1989 se realizaron muestreos de campo usando un diseño de captura por esfuerzo fijo: en el área de la estación, dos personas durante media hora atrapaban todos los *Aratus* que venían sobre las raíces, ramas y hojas del mangle. Una vez finalizado el período de recolección, el ancho del caparazón era medido con una precisión de 0.05 mm con un calibrador Vernier. El sexo era determinado y constatada la presencia de huevos. En *Aratus* el sexo puede distinguirse a simple vista en individuos de 4 mm o más de ancho.

Un programa similar de muestreos mensuales, usando los mismos métodos, se realizó en la Boca de Ricoa desde Octubre de 1987 en un sitio y Diciembre del mismo año en el otro sitio de muestreo, hasta Julio de 1989. En la laguna de Tacarigua el programa de muestreos se llevó a cabo desde Marzo de 1978 hasta Marzo de 1980.

A diferencia de las localidades anteriores, en el Parque Nacional Morrocoy se realizó un programa de marcaje-recaptura en los 13 sitios de muestreo. En cada uno de los lugares se colocaban sobre las ramas y raíces aéreas del mangle nasas de malla plástica cebadas con pescado. Las nasas se colocaban en el borde del manglar separadas entre sí por intervalos de aproximadamente 1 m, donde permanecían por cinco días consecutivos. Cada día, las nasas se inspeccionaban, los *Aratus* en ellas se medían, se determinaban su sexo y se marcaban por medio de una etiqueta auto adhesiva, la cual se fijaba al cefalotórrax de los cangrejos. Una vez completado el proceso los cangrejos eran liberados vivos en el mismo sitio de su captura.

Los datos de Morrocoy y Laguna de Tacarigua incluidos en este trabajo han sido recalculados respectivamente a partir de DIAZ & CONDE (1989) y CONDE & DIAZ (1989).

Para determinar si la condición de achaparramiento observada en Tiraya-A es irreversible, se recolectaron *Aratus* pequeños en esa zona y se inocularon en un pequeño islote de manglar cercano a Tiraya-B, donde los *Aratus* presentan tamaños normales. Los *Aratus* autóctonos habían sido previamente retirados, de tal manera de seguir la cohorte introducida sin mezcla. Los cangrejos introducidos en el islote fueron censados mensualmente, su ancho de caparazón medida, sexo y presencia de huevos determinados. Al final del censo los cangrejos vivos eran devueltos al islote.

Los resultados de los muestreos de captura por esfuerzo fijo y los del censo han sido comparados en diez ocasiones. El muestreo produce estimaciones exactas de las características estudiadas de las poblaciones de *A. pisonii*.

Los datos agrupados en la tabla de contingencia fueron analizados por medio de la prueba G (SOKAL & ROHLF, 1981).

RESULTADOS

En la Tabla 1A se presentan las modas y el máximo del ancho del cefalotórax (AC) de *Aratus pisonii* en los sitios donde fue estudiado. Los cangrejos más pequeños se encontraron en los *Rhizophora arbustiformes* de la Laguna de Tiraya, en el sitio denominado Tiraya-A, donde la marca de la clase modal fue de 13.50 mm. Apenas dos de los 1814 (0,1%) cangrejos recolectados en esa localidad fueron iguales o mayores a 21.00 mm. El tamaño máximo de un cangrejo fue de 21.25 mm. En la misma laguna, pero en un sitio donde los mangles son arbóreos, Tiraya-B, los *Aratus* fueron sustancialmente mayores, con una clase modal entre 17.00 y 17.95 mm. El máximo ta-

maño alcanzado por un cangrejo en este sitio fue de 26.70 mm, aproximadamente 25.6% mayor que el tamaño máximo en Tiraya-A. La fracción correspondiente a cangrejos iguales o mayores de 21.00 mm, un total de 190 (8.6%), fue, asimismo, significativamente mayor que la de Tiraya-A (G=216.1; ***, <0.001; gl=1).

Los cangrejos recolectados en la Boca de Ricoa son los de mayor tamaño, más de la mitad (58.4%) de ellos fueron iguales o mayores a 12.00 mm, con una clase modal entre 24.00 y 24.95 mm, y un ancho máximo de caparazón de 28.90 mm. En relación a los encontrados en Tiraya-A, son 81.5% mayores, casi el doble.

Los tamaños de los cangrejos de Morrocoy son ligeramente mayores que los de Tiraya-B, con 21.6% de los cangrejos con un ancho de caparazón igual o superior a 21.00 mm, contra 8.6% en Tiraya-B (G=209.2; ***, P<0.001; gl=1). A su vez, los de la Laguna de Tacarigua son substancialmente mayores que éstos (G=421.4; ***, P<0.001; gl=1) y ligeramente menores que los de la Boca de Ricoa (G=70.1; ***, P<0.001; gl=1).

TABLA 1.- CARACTERIZACION DE POBLACIONES DE *Aratus pisonii* EN CINCO LOCALIDADES DE LA COSTA VENEZOLANA.

A. Tamaño de *A. pisionii*

Localidad	n	Marca de la clase modal (mm)	Porcentaje de cangrejos con caparazón ≥ 21.00 mm	Tamaño máximo (mm)
Laguna de Tiraya-A	1814	13.50	0.1	21.25
Laguna de Tiraya-B	2211	17.50	8.6	26.70
Morrocoy	6124	18.50	21.6	26.80
Laguna de Tacarigua	3075	21.50	42.4	29.45
Boca de Ricoa	871	24.50	58.4	28.90

B. Tamaño de las hembras ovadas de *A. pisonii* y esfuerzo reproductivo

Localidad	n	Marca de la clase modal (mm)	Tamaño mínimo (mm)	Tamaño máximo (mm)	Porcentaje de hembras ovadas
Laguna de Tiraya-A	124	13.50	10,75	21.25	17.5%
Laguna de Tiraya-B	454	17.50	12.95	23.65	40.3%
Morrocoy	479	18.50	11.85	23.65	14.0
Laguna de Tacarigua	874	21.50	11.30	26.30	47.7
Boca de Ricoa	236	23.00	16.80	27.70	47.8

C. Proporción de Sexos

Localidad	Hembras	Machos	Hembras & Machos	Desviación de la Proporción Mendeliana 1:1 G Significación Prob.
Laguna de Tiraya-A	940	869	1.08	2.787 n.s., 0,10>P>0.005
Laguna de Tiraya-B	1325	979	1.35	52.157 ***, P<0.001
Morrocoy	3458	2670	1.30	101.610 ***, P<0.001
Laguna de Tacarigua	1894	1178	1.61	168.425 ***, P<0.001
Boca de Ricoa	561	310	1.81	73.368 ***, P<0.001

El tamaño de las hembras ovadas (Tabla 1B) mantiene un patrón similar al encontrado para el tamaño de los cangrejos *in toto* (cfr. Tabla 1A). La hembra ovada de menor tamaño se encontró en Tiraya-A, 10.75mm, y la mayor en Boca de Ricoa, 27.70 mm. De manera similar, la menor clase modal se encontró en Tiraya-A, 13.00 - 13.95 mm, incrementándose en Tiraya-B, Morrocoy y Laguna de Tacarigua, hasta alcanzar un máximo en la Boca de Ricoa, donde la clase modal está entre 23.00 y 23.95 mm; el porcentaje global de hembras ovadas, con la excepción de lo encontrado en Morrocoy, mantiene un patrón similar.

La menor proporción de sexos hembras: machos se encontró en Tiraya-B, 1.08 (Tabla 1C). Esta no difiere significativamente de una proporción Mendeliana 1:1. En todas las otras localidades el predominio de las hembras sobre los machos fue estadísticamente significativo. La máxima proporción hembras: macho se alcanzó en el ambiente fluvial, donde las hembras son casi dos veces, 1.81, más abundantes que los machos.

En la Fig. 2 se presentan las distribuiciones de los tamaños de los *Aratus pisonii* autóctonos del Islote-B (16 Sept. 1988); los cangrejos introducidos en el islote vacío, previamente recolectados en Tiraya-A (19 Sept. 1988); y finalmente, estos mismos *Aratus*, medidos seis meses y medio después (31 Mar. 1989).

La marcha de la clase modal de la distribución de los *Aratus* autóctonos fue de 18.00 mm, con un tamaño máximo de 25.70 mm y el 30.8% de los cangrejos con tamaños iguales o mayores a 21.00 mm. La distribución de tamaños de los cangrejos introducidos el 19 Sept. 1988 está desplazada a la izquierda (Fig. 2B) y es significativamente diferente (G=213.0, ***, P<0.001, gl=10), una marca de clase modal igual a 13.00 mm, un tamaño máximo de 18.25 mm. A los seis meses aproximadamente (31 Mar. 1988) (Fig. 2C) estos cangrejos habían crecido, con una moda igual a la de los cangrejos autóctonos inicialmente muestreados, 18.00 mm 15 de los 89 (16.9%) cangrejos encontrados eran mayores o iguales de 21.00 mm, con un tamaño máximo de 24.90 mm. Esta distribución de tamaños está significativamente desplazada a la derecha de la correspondiente al 19 Sept. 1988 (G=113.4; ***, P<0.001, gl=7) y es igual, excluyendo del análisis a los reclutas, a la distribución de los cangrejos autóctonos (G=10.482; n.s., 0.50 >P>0.10, gl=6).

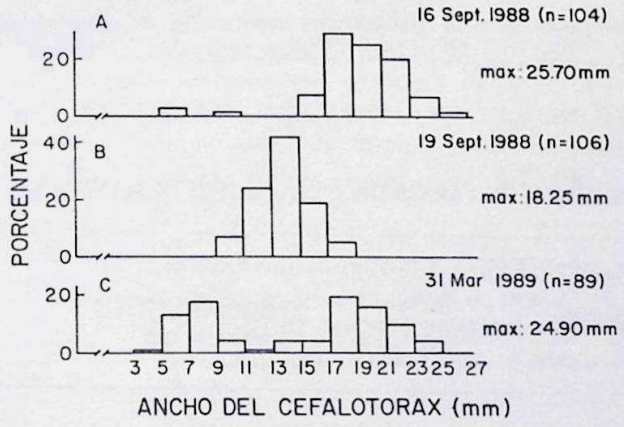


Fig. 2.- Distribución de frecuencias de tamaños de *Aratus pisonii* en Islote B, Laguna de Tiraya. A: Cangrejos autóctonos del islote. B: Cohorte de cangrejos introducidos en el islote, los cuales habían sido previamente recolectados en los alrededores de Tiraya-A. C: Cangrejos intorducidos, medidos seis meses después.

DISCUSION

Aunque puede suplementar su dieta con insectos, carne de pescado y otros materiales (BEEVER et al., 1977; DIAZ & CONDE, 1988), *Aratus pisonii* es un cangrejo esencialmente herbívoro, alimentándose de hojas de mangle. Podría esperarse así que la calidad y cantidad de esta planta tengan una influencia notable sobre las manifestaciones poblacionales y biométricas del cangrejo. Los resultados obtenidos en este estudio aportan algunas evidencias en ese sentido, pudiendo asociarse las características estudiadas a un gradiente de producción o productividad del manglar (Tabla 2). Aunque no presentamos medidas de producción o productividad para los sitios específicos donde trabajamos, puede usarse la información de otras localidades, ya que existe una estrecha y más o menos constante relación entre tipología del bosque de manglar y su productividad o producción (SNEDAKER, 1989).

En lo que se refiere al ancho del cefalotórax, los cangrejos en el bosque de mangles arbustiformes, el de menor producción de hojarasca y productividad neta, son los más pequeños. Los mayores cangrejos fueron recolectados en bosque de manglar fluviales, los cuales son los de mayor producción de hojarasca y productividad neta (Cfr. Tabla 2). Entre estos dos extremos se encuentran los cangrejos recolectados en los bosques de borde, los cuales tienen una producción y productividad intermedia entre los bosques de manglar.

Relaciones similares también se observan para hembras ovadas y para el esfuerzo reproductivo, expresado como el porcentaje de las hembras maduras ovígeras (Tabla 1B). En este último aspecto, la excepción parece ser el hábitat marino, Morrocoy, donde se observó el porcentaje más bajo de hembras ovadas. Sin embargo, esta dife-

rencia más que una excepción es posible que esté asociada al tipo de muestreo usado: Morrocoy fue el único sitio donde se emplearon nasas cebadas de pescado. DIAZ & CONDE (datos no publicados) han encontrado que con este método se tiende a subestimar el porcentaje de hembras ovadas y la proporción hembras: macho.

La proporción de sexos también puede asociarse al gradiente de producción, desde un mínimo de 1.08 hembras por cada macho en Tiraya-A, cifra que no difiere de una relación 1:1, hasta un máximo cercano a 2 hembras por cada macho en la Boca de Ricoa. Las hembras de *Aratus pisonii*, al llegar a la madurez, crecen más lentamente que los machos (WARNER, 1967), posiblemente como consecuencia de las importantes cantidades de materia y energía que se vierten a la producción de huevos. Durante el período de ovigeración las hembras no mudan, evitándose así la alta mortalidad comúnmente asociada al proceso demuda (LIPCIUS & HERRINKIND, 1982). Como consecuencia de esta mortalidad diferencial, la abundancia de hembras es mayor que la de los machos, sesgando el índice de proporción de sexos hacia aquellas, tal como han observado a *A. pisonni* CONDE & DIAZ (1989), en hábitats estuarino y marino, respectivamente. Adicionalmente, un mayor porcentaje de hembras ovígeras, como consecuencias de una mayor productividad del hábitat, produciría un mayor índice de proporción de hembras, tal como se constata en los resultados presentados en este trabajo.

El experimento de transplante de cangrejos, de un hábitat depauperado a una más productivo, indica claramente que, en lo que respecta al tamaño, las restricciones en el crecimiento tienen su origen en factores ambientales y no será fijado genéticamente. Una vez que los cangrejos son transplantados a un hábitat más bondadoso, éstos crecen hasta alcanzar tamaños equivalentes a los que se encuentran en *Aratus* en hábitats marinos.

La liberación de este tapón ambiental también se observa, como era de esperarse, en el esfuerzo reproductivo. En el mes de Marzo de 1989 se registran en el islote 16 hembras ovadas de un total de 32 hembras maduras (50.9%), a diferencia de lo observado en el sitio origen de los cangrejos, Tiraya-A, donde ninguna de las 35 hembras maduras recolectadas presentó huevos ($G=29.3$; ***, $P<0.001$, $gl=1$).

Aunque las relaciones entre la productividad del mangle y las poblaciones de *A. pisonii* no han sido estudiadas exhaustivamente, ya que también habría que considerar las posibilidades ocasionalmente omnívoras de este cangrejo (BEEVER *et al.*, 1979; DIAZ & CONDE, 1988), las cuales estarían potenciadas en un mangle más productivo, al igual que los problemas funcionales que como hervíboro tendría *Aratus* al momento de arrancar pedazos de hojas de mangle aparentemente más coriáceas, está claro que un gradiente de productividad permite explicar, *grosso modo*, la plasticidad de historias de vida y fenotipo de este cangrejo, sin necesidad de recurrir a elaboraciones sustentadas en las teorías de historias de vida. En este caso un problema especial de éstas se refiere a la determinación de estabilidad o fluctuabilidad del ambiente. Respecto a la salinidad, los hábitats con mayor variabilidad son la Laguna de Tacarigua y la Boca de Ricoa; los más estables son los de Morrocoy y Laguna de Tiraya. Pero, por otra parte, en lo que se refiere al efecto de las mareas, otro de los factores claves en la productividad del mangle (RODRIGUEZ, 1987), el hábitat más variable es la Laguna de Tiraya, y los más estables, Morrocoy, Lagunas de Tacarigua y Boca de Ricoa. La sobreposición de estas dicotomías complica innecesariamente cualquier análisis y conduce a conclusiones paradójicas.

TABLA 2.- PRODUCCION DE HOJARASCA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN VARIOS TIPOS DE BOSQUES DE MANGLAR.

Tipo de Bosque de manglar	Producción de hojarasca[1] $mg.ha^{-1}.año^{-1}$	Productividad Neta2 $gC.m^{-2}.día^{-1}$
Enano (Dwarf)	1.22 - 1.86	0
Borde (Fringe)	8.35 - 9.06	0 - 4.4
Fluvial (Riverine)	11.00 - 14.50	4.8 -- 6.6

1. Datos tomados de DAY *et al.*, 1982, 1987; SNEDAKER, 1989.
2. Datos de LUGO & SNEDAKER, 1974

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado parcialmente por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Venezuela (Proyecto S1-0766 a H. D. y beca doctoral a J.E.C.); Consejo Nacional de Investigaciones de la UNEFM (Proyecto CTI-88-01 a J.E.C.); Centro de Estudios Avanzados del IVIC (asignación doctoral a J.E.C.), y Centro de Investigaciones Marinas de la UNEFM.

Deseamos agradecer a S. TROMPIZ (UNEFM) por su constante colaboración en el campo y en el laboratorio. Igualmente queremos extender las gracias a S. FLORES, E. MEDINA y V. GARCIA (IVIC); C. CARMONA, M. DIAZ, O. CESPEDES, N. VARGAS y J. REYES (UNEFM); A ALVAREZ (UNELLEZ); J.J. ALIO (FONAIAP); J. MUJICA (CONICIT) y M. BEVILACQUA, por ayuda de diversa índole, durante una u otra fase del desarrollo de nuestros proyectos.

REFERENCIAS

BEEVER, J. W., III, D. SIMBERLOFF & L. L. KING. 1979. Herbivory and predation by the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. *Oecologia*, 43: 317-328.

BITTER, R. 1988. Análisis multivariado de la comunidad asociada a *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. Tesis Doctoral. Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 144 + 8 pp.

BROWN, K. M. 1985. Intraspecific life history variations in a pond snail. *Evolution*, 39: 387-395.

CONDE, J. E. & H. DIAZ. 1989. The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. *Estuar. Cstal. Shelf Sci. (in press)*.

———— , H. DIAZ & G. RODRIGUEZ. 1989. Crecimiento reducido en el cangrejo de mangle *Aratus pisonii* (H. MILNE EDWARDS) (Brachyura: Grapsidea). *Acta Cient. Venez.*, 40: 159-160.

DAY, J. W., R. H. DAY, M. T. BARREIRO, F. LEY-LOU & C. J. MADDEN. 1982. Primary production in the Laguna de Terminos, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico. *Ocean. Acta*, 1982: 260-276.

———— , W. H. CONNER, F. LEY-LOU, R. H. DAY & A. MACHADO-NAVARRO. 1987. The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Terminos, México. *Aq. Bot.*, 27: 267-284.

DIAZ, H. 1980. The mole crab *Emerita telpoida* (Say): a case of changing life history pattern. *Ecol. Monogr.*, 50: 437-456.

———— , & J. E. CONDE. 1988. On the food sources for the mangrove tree crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidea). Biotropica, 20: 348-350.

———— , & J. E. CONDE. 1989. Populations dynamics and life history of the mangrove tree crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidea) in a marine environment. *Bull. Mar. Sci.*, 45 (en prensa).

———— , M. BEVILACQUA & D. BONE. 1985. *Esponjas en Manglares del Parque Nacional Morrocoy*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas 66 pp.

DOBSON, F. S. & J. O. MURIE. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from Colombian ground squirrels. *Amer. Nat.*, 129: 382-397.

GAMBOA, B. R., A. J. GARCIA, J. BENITEZ & T. OKUDA. 1971. Estudio de las condiciones hidrográficas y químicas en el agua de la Laguna de Tacarigua. *Bol. Inst. Oceanográfico. Univ. Oriente*, 10: 55-72.

GOSLING, L. M. 1981. Climatic determinants of spring littering by feral coypus, *Myocastor coypus*. *J. Zool. London*, 195: 281-288.

JAMES, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science*, 221: 184-186.

LICPIUS, R. N. & W. F. HERRNKIND. 1982. Molt cycle alterations in behaviour, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.*, 68: 241-252.

LUGO, A. E. & S. C. SNEDAKER. 1974. The ecology of mangroves. *Ann Rev. Ecol. Syst.*, 5: 39-64.

MATTEUCCI, S. D. & A. COLMA. 1986. Caracterización climática del Estado Falcón. *Acta Cient. Venez.*, 37: 63-71.

MYERS, P. & L. L. MASTER. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise, *J. Mammal*, 64: 1-18.

RODRIGUEZ, G. 1987. Structure and production in Neotropical mangroves. *Trends Ecol. Evol.*, 2: 264-267.

SNEDAKER, S. C. 1989. Overview of mangroves and information needs for Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.*, 44: 341-347.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. 2da. Edición. Freman, San Francisco. xvii + 859 pp.

STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.

_____, 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.

_____, 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos*, 35: 266-281.

_____, 1983a. A natural experiment in life-history evolution: field data on the introduction of mosquitofish (*Gambusia affins*) to Hawaii. *Evolution*, 37: 601-607.

_____, 1983b. The evolution in life-history traits in mosquitofish since their introduction to Hawaii in 1905: rates of evolution, heritabilities, and developmental plasticity. *Am. Zool.*, 23: 65-75.

WARNER, G. F. 1967. The life history of the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. *J. Zool. London*, 135: 321-335.