

Autotomía de la jaiba café *Callinectes bellicosus* en una laguna costera de Sinaloa, México

Guillermo Rodríguez-Domínguez*, José Adán Félix-Ortíz* y Raúl Pérez-González*

La autotomía es un acto reflejo mediante el cual los crustáceos se desprenden voluntariamente de sus apéndices para escapar de la depredación, y los apéndices perdidos eventualmente son recuperados en mudas sucesivas. La ventaja inmediata de la autotomía es la sobrevivencia, pero puede tener consecuencias ecológicas en el ámbito de la población, por los costos energéticos de la regeneración, las limitaciones alimenticias o la sobrevivencia a un segundo ataque. En este estudio se analiza la frecuencia de autotomía de la jaiba café *Callinectes bellicosus* de una laguna costera de Sinaloa, en dos periodos separados por nueve años: 2000–2002 y 2011–2012. La frecuencia de autotomía fue denso-independiente, observándose mayor frecuencia en los machos que en las hembras y lo más común fue la pérdida de un solo quelípodo. En el segundo periodo se registró un incremento en la frecuencia de autotomía, asociado a un incremento en la intensidad de pesca. La mayor frecuencia de autotomía en tallas pequeñas se explica por la mayor depredación sobre las jaibas más chicas; sin embargo, la homogeneidad en la estructura de tallas entre jaibas intactas y con autotomía sugiere que no hay efectos en el crecimiento y la sobrevivencia de *C. bellicosus*.

Palabras clave: Autotomía, *Callinectes bellicosus*, Golfo de California.

Autotomy of the brown crab *Callinectes bellicosus* in a coastal lagoon of Sinaloa, Mexico

Autotomy is the reflex severance of an appendage which provides adaptive advantages to limit damage and wounds, as well as to avoid predators that are left holding the limb while the rest of the prey escapes. The lost limbs are recovered in successive molts. Consequence and costs of limb autotomy in blue crabs vary by type and number of lost limbs, because each limb is specialized for particular functions. This study analyzes the autotomy frequency in the brown crab *Callinectes bellicosus* in a coastal lagoon of Sinaloa, in two time periods: 2000–2002 and 2011–2012. Autotomy frequency was density independent, with most frequency in males with the loss of only a single cheliped. In the second period of time the autotomy frequency was higher because the fishing pressure increased. Autotomy frequency was higher in juveniles; nevertheless, homogeneity in the size structure in brown crabs with and without autotomy suggests that there are not effects on the growth and survival of *C. bellicosus*.

Key words: Autotomy, *Callinectes bellicosus*, Gulf of California.

Introducción

Las jaibas, al igual que otros crustáceos, tienen la capacidad de desprenderse de sus apéndices de manera refleja cuando algún depredador las sujeta. Cuando otras acciones de escape han fallado, perder un apéndice es mejor que perecer por depredación, ya que mientras el depredador se distrae con el apéndice liberado, la presa logra escapar. A este desprendimiento reflejo se le denomina autotomía y los miembros que se pierden son regenerados posteriormente en mudas subsecuentes (Álvarez y Meruane 2009).

El beneficio inmediato de la autotomía es la sobrevivencia, pero la pérdida de uno o más apéndices puede producir costos energéticos y ecológicos, en especial si los apéndices dañados o perdidos son quelípodos, que juegan un papel importante en la alimentación. La regeneración de los apéndices requiere una cuota energética adicional que puede reducir el presupuesto energético destinado al crecimiento de la jaiba. La falta de un quelípodo también puede reducir la eficiencia alimenticia, ya sea por la dificultad para capturar, manipular y someter a su presa, o por disminuir la capacidad competitiva en relación con otras jaibas intactas (Hughes y Matthiessen 1962, Vermeij 1977, Lawton 1989). La reducción en la eficiencia alimenticia puede perdurar aun después de la regeneración de los

* Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Paseo Claussen s/n, Mazatlán, Sinaloa, México. CP. 82000. guiroldom@uas.edu.mx

apéndices, dado que la fuerza prensora de los quelípedos puede requerir varias mudas antes de re-establecerse (Juanes y Smith 1995).

En las jaibas se presentan dos tipos de dientes en las quelas, dientes incisivos en las cortantes que sirven para desgarrar y dientes molares en las prensoras, que se usan para triturar conchas de bivalvos, su dieta principal. El arreglo original en las jaibas es una quela izquierda cortante y una derecha prensora. Sin embargo, después de la autotomía, los organismos regeneran cualquiera de los dos tipos de quela, dependiendo de las condiciones del ambiente. Se puede invertir el arreglo original o presentar ambas quelas del mismo tipo, de manera que un arreglo de quelas diferente al original se interpreta como señal de autotomía pasada (Hamilton *et al.* 1976). Para *Callinectes arcuatus* Ordway 1863 se encontró que las jaibas con evidencia de autotomía pasada eran más pequeñas que las jaibas intactas, lo que sugiere una disminución de la tasa de crecimiento debido a la autotomía (Salas-Guido 2004). Sin embargo, en algunas especies se ha reportado que la pérdida de un solo quelípodo no tiene efectos sobre el crecimiento individual y es necesario perder ambos para comprometer el presupuesto energético destinado al crecimiento (Smith y Hines 1991, Nolasco-Ocelotl 2004).

La autotomía también puede afectar el éxito de la reproducción (Juanes y Smith 1995). Durante el apareamiento, para la hembra, que debe ser protegida por un macho, la falta de un quelípodo representa riesgo y, por ello, la elección se inclina por machos sin autotomía (Abello *et al.* 1994). Aunque la autotomía sea un mecanismo de escape a la depredación en un primer intento, también puede aumentar la probabilidad de mortalidad en un segundo ataque (Needman 1953, Easton 1972, Shirley y Shirley 1988) y el efecto a escala poblacional puede ser importante si la frecuencia de autotomía es significativa.

La autotomía puede regular el tamaño de la población si la frecuencia es denso-dependiente y si el daño reduce de manera significativa la sobrevivencia o la reproducción del organismo (Harris 1989). Esto es en particular importante dado que en muchas poblaciones de cangrejos que presentan autotomía, también practican el

canibalismo (Fox 1975, Stevens *et al.* 1982, Kurihara y Okamoto 1987, Reaka 1987, Kurihara *et al.* 1988, Spence y Cárcamo 1991, Elgar y Crespi 1992), por lo que a menudo la frecuencia de autotomía está correlacionada con la densidad de la población (Baker y Dixon 1986, Robinson *et al.* 1991, Smith y Hines 1991).

Juanes y Smith (1995) realizaron una revisión de los efectos ecológicos de la pérdida de apéndices por autotomía en crustáceos, incluido un total de 14 especies, de las cuales cuatro tienen importancia comercial (*Cancer magister* Dana 1852, *Callinectes sapidus* Rathbun 1896, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius 1815) y *Homarus americanus* H Milne Edwards 1837). La falta de un solo apéndice fue el tipo de autotomía más frecuente, y los quelípedos, los que mayores pérdidas registran (Smith 1990, Juanes y Smith 1995, Salas-Guido 2004). La revisión de Juanes y Smith (1995) también encontró que la frecuencia es simétrica, es decir, es igual de probable la pérdida del quelípodo derecho, que el izquierdo e independiente del sexo.

Aparte de la depredación y el canibalismo (Fox 1975), otra fuente probable de autotomía es la inducida por la pesca (Mathews *et al.* 1999). Los humanos pueden ser responsables de una sustancial pérdida de apéndices en algunas especies explotadas comercialmente. Krouse (1976) mostró una relación directa entre la intensidad de pesca de langosta (*H. americanus*) y la incidencia de individuos con quelípedos faltantes o en regeneración.

En las costas de Sinaloa se captura comercialmente la jaiba café *Callinectes bellicosus* (Stimpson 1859) y, a pesar de ser una pesquería importante, es poca la información científica publicada. El esfuerzo de pesca sobre esta especie se ha incrementado en los últimos años, en especial después de 2010 cuando se empezaron a utilizar motores ecológicos y el aro doble como arte de pesca (Rodríguez-Domínguez 2014). Esta intensificación del esfuerzo ha incrementado la mortalidad total y una fuente importante de ésta pudiera ser la mortalidad por autotomía. En este trabajo se presenta un análisis de la autotomía de *C. bellicosus* capturada en la Bahía Santa María de la Reforma, Sinaloa.

Materiales y métodos

Los datos analizados provienen de dos periodos de muestreos, uno de octubre de 1999 a julio de 2002, y otro de enero de 2011 a junio de 2012, en la laguna costera Bahía Santa María de la Reforma (25°3'50.54" N - 108°8'25.93" O), ubicada en la porción central del estado de Sinaloa y en la que se extrae alrededor de 25% de la producción estatal de jaiba (CONAPESCA 2013).

En ambos periodos se muestrearon mensualmente jaibas de las capturas comerciales, que se clasificaron por sexos con base en la forma del abdomen: triangular o redondeado en las hembras y en forma de T invertida en los machos. Además, se midió el ancho del cefalotórax (AC), medido desde los extremos de las espinas laterales y se registró el número y el tipo de apéndices faltantes. En el primer periodo también se realizaron muestreos independientes de la pesca para estimar la densidad de la población. En estos muestreos se operaron 60 aros sencillos cebados con trozos de lisa como carnada, que se revisaron de cinco a seis veces, registrando el número de jaibas capturadas por aro. En el segundo periodo se registró, además, el tipo de quela (cortante o prensora) y su posición (derecha o izquierda).

El porcentaje de ejemplares con autotomía de quelípedos y otros apéndices fue estimado por sexo y fecha de muestreo. Para comparar las proporciones de autotomía de quelípedos entre sexos se utilizó una prueba *t* pareada sobre datos transformados por el arcoseno. Para explorar si la frecuencia de autotomía era denso-dependiente, se estimó el coeficiente de correlación de Spearman (*r*) entre la captura por lance y el porcentaje de autotomía transformado por el arcoseno, por fecha de muestreo, y se probó si éste difería de manera significativa de cero, utilizando la distribución *t-Student* y el siguiente algoritmo:

$$t = \frac{r}{\sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}}} \quad \text{Ec. 1}$$

donde: *r* = coeficiente de correlación y *n* = número de pares de datos usados para estimar *r*.

Con los datos del segundo periodo de muestreo se estimó la frecuencia de ejemplares por

tipo y posición de las quelas: cortante izquierda y prensora derecha (CP), prensora izquierda y cortante derecha (PC), faltante izquierda y prensora derecha (OP), prensora izquierda y faltante derecha (PO), cortante izquierda y faltante derecha (CO), faltante izquierda y cortante derecha (OC), ambas quelas cortantes (CC), ambas quelas prensoras (PP) y ambas quelas faltantes (OO).

El porcentaje de autotomía presente (una o ambas quelas faltantes) y pasada (fórmulas PC, CC y PP) de quelípedos se estimó por intervalo de 5 mm AC. Para comparar si las estructuras de tallas de jaibas intactas (CP) diferían de la estructura de tallas de jaibas con autotomía presente o pasada, se aplicó una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los intervalos de tallas con frecuencia menor de 5 mm se fusionó en un solo intervalo.

Resultados

El porcentaje de autotomía en machos varió de 0% a 71% entre las fechas de muestreo, y en las hembras de 0% a 64.5% (Fig. 1). Sin embargo, la autotomía media para todo el periodo analizado fue de 23.6% en machos y 18.7% en hembras. En el segundo periodo se registraron más fechas de muestreo, con un porcentaje de autotomía por encima del valor promedio en ambos sexos (Fig. 1). El porcentaje en machos para el primer periodo fue de 19% y se incrementó a 35% en el segundo, mientras que en las hembras, el porcentaje en el primer periodo fue de 14.2% y se incrementó a 29.8% en el segundo. El mayor porcentaje de autotomía en los machos sobre las hembras fue consistente entre las fechas muestreadas (Fig. 2) y las diferencias fueron estadísticamente significativas (*p* = 0.0013).

La pérdida de un quelípedo fue el tipo de autotomía más frecuente y la autotomía múltiple de más de dos apéndices fue un evento raro (Fig. 3). La relación entre porcentaje de autotomía de quelípedos y la densidad de jaibas fue estadísticamente similar en ambos sexos (machos, *t* = 1.009, *p* = 0.321; hembras, *t* = 1.26, *p* = 0.21), demostrando que la frecuencia de autotomía en *C. bellicosus* es denso-independiente en esta laguna costera.

La fórmula de quelas CP fue la más frecuente en la muestra de jaibas analizadas en el segundo

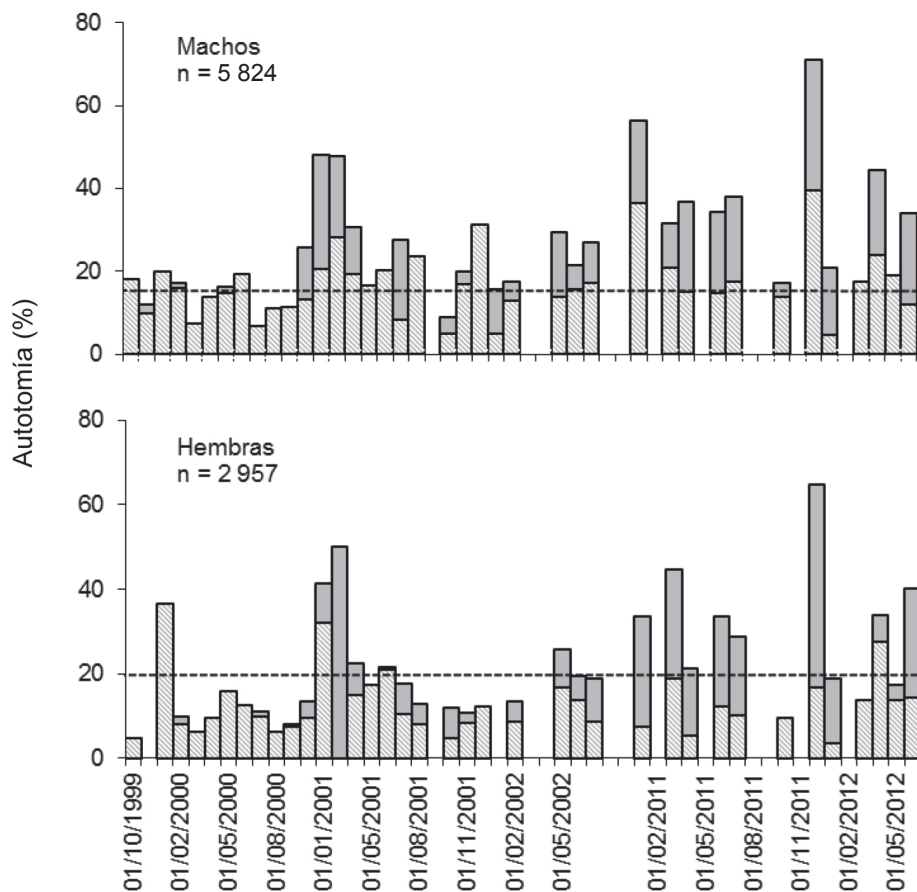


Fig. 1. Porcentaje de autotomía de quelípedos (porción de barra sombreada con líneas diagonales) y otros apéndices (porción de barra rellena de gris) de *Callinectes bellicosus* por sexos y fechas de muestreo.

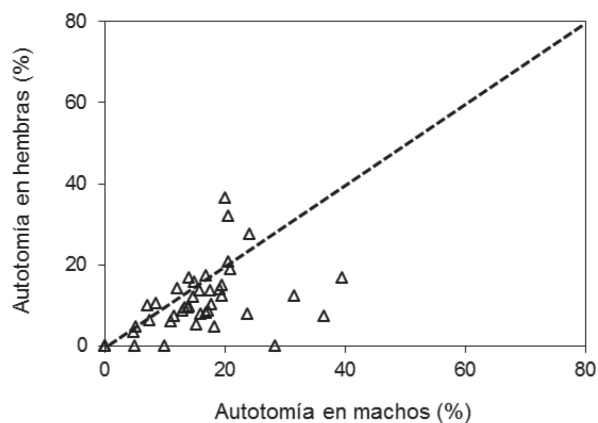


Fig. 2. Comparación del porcentaje de autotomía de quelípedos entre sexos en *Callinectes bellicosus* (en línea discontinua la bisectriz que corresponde a igual frecuencia entre sexos).

en 1.8% de los ejemplares analizados, mientras que la autotomía de la quela derecha se presentó 9.5% y el de la izquierda en 7.9 por ciento.

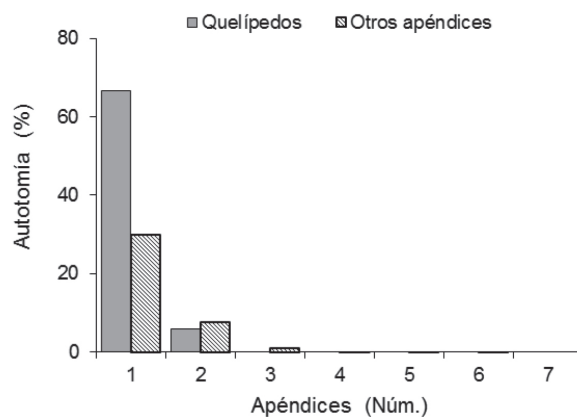


Fig. 3. Porcentaje de autotomía por número y tipo de apéndice en *Callinectes bellicosus*.

periodo con 54%, siguiendo PC con 20.9% (Fig. 4). La autotomía de ambas quelas se presentó

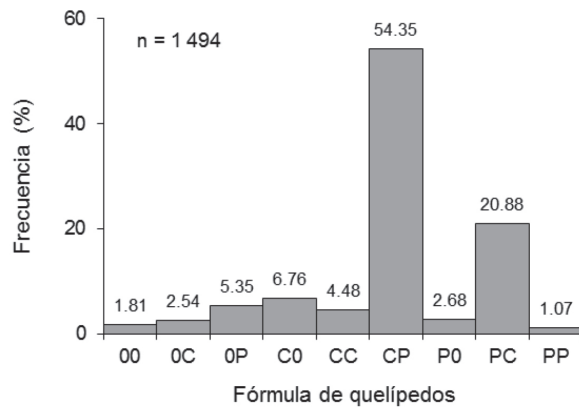


Fig. 4. Porcentaje del tipo y posición de quelas en *Callinectes bellicosus*.

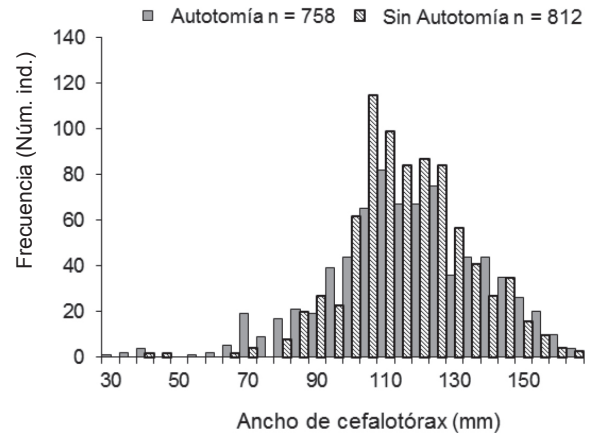


Fig. 5. Estructura de tallas de *Callinectes bellicosus* con y sin autotomía (incluidos los ejemplares con signos de autotomía pasada).

Las estructuras de tallas de las jaibas intactas (CP) y aquellas con autotomía presente y pasada (las fórmulas de quelas diferentes a CP) (Fig. 5) fueron estadísticamente similares (Dif. [0.083], $n = 18$, $p > 0.05$), lo que indica que ésta no incide en el crecimiento de estos organismos. Los porcentajes de autotomía presente y pasada por intervalos de talla mostraron una tendencia similar, con valores máximos hacia las tallas extremas de la estructura de tallas y los valores más bajos entre los ejemplares más frecuentes de 90 a 130 mm AC (Fig. 6).

Discusión

Las frecuencias de autotomía total registrada en la jaiba café *C. bellicosus* en este trabajo (18.7% a 23%) son comparables con lo reportado para otras especies de *Callinectes*. Por ejemplo, Juanes y Smith (1995) obtuvieron frecuencias de autotomía de entre 10.5% y 38.8% en *C. sapidus* y para *C. arcuatus* se han encontrado de 23% en hembras y 29% en machos (Salas-Guido 2004). Sin embargo, este porcentaje puede ser más alto si se consideran como viables los signos de autotomía pasada. La consistencia en la tendencia del porcentaje de ejemplares con autotomía presente y pasada de quelípedos entre intervalos

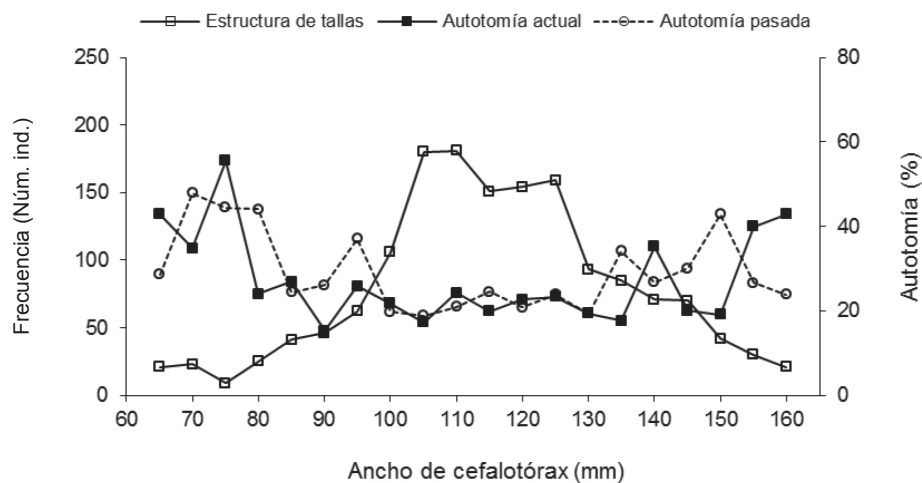


Fig. 6. Porcentaje de autotomía de quelípedos de *Callinectes bellicosus* por intervalo de talla.

de tallas sugiere que, efectivamente, las fórmulas de quelas diferentes a la CP son indicadores de autotomía pasada. En el segundo periodo de muestreo, la autotomía actual de quelípedos fue de 19.3% y se incrementó a 45.6% con las jaibas que mostraron signos de autotomía pasada. Esto implica que la autotomía es un evento frecuente entre las jaibas; sin embargo, la homogeneidad en las estructuras de tallas entre jaibas con autotomía de quelípedos actual y pasada sugiere que la pérdida de este apéndice no tiene efectos en el crecimiento ni en la sobrevivencia. Esto puede ser debido a que la autotomía más frecuente observada fue la pérdida de un solo quelípedo y esto no tiene influencia en el crecimiento, como sí sucede cuando se pierden ambos (Smith y Hines 1991, Nolasco-Ocelotl 2004).

La falta de correlación entre la abundancia y la frecuencia de autotomía demuestra que la autotomía es denso-independiente y, por tanto, no responde a una interacción intra-específica. Un resultado similar fue reportado en *C. sapidus* (Harris 1989). Aunque el canibalismo es frecuente entre crustáceos (Fox 1975, Stevens *et al.* 1982, Kurihara y Okamoto 1987, Reaka 1987, Spence y Cárcamo 1991, Elgar y Crespi 1992), en *C. bellicosus* se ha encontrado una baja incidencia, del orden de 2.3% en la dieta (Rodríguez-Rojero 2004) y ésta puede ser la razón de la denso-independencia en la frecuencia de autotomía en esta especie. Asimismo, la baja incidencia de canibalismo podría ser el resultado de una distribución diferencial de los juveniles en zonas más someras que las de los adultos. Los ataques de otros depredadores o la actividad pesquera pueden ser las fuentes más importantes de autotomía. El incremento de autotomía en el segundo periodo de estudio apunta a que la pesca es una fuente importante de ésta, ya que se ha reportado un incremento en la intensidad de pesca de jaiba en el área de estudio (Rodríguez-Domínguez 2014). El arte de pesca de doble aro implica mayor manejo de la captura, por lo que los ejemplares pierden apéndices. La captura se coloca en un recipiente de plástico y hasta que se terminan de revisar todos los aros, se seleccionan las tallas comerciales y los ejemplares pequeños se devuelven al mar. Cuando las jaibas están en el recipiente se

sujetan entre ellas con las quelas y es difícil separarlas sin provocar eventos de autotomía. También las redes de enmalle o de arrastre que se usan en otras pesquerías en la zona, pueden ser fuente de pérdida de quelípedos y otros tipos de apéndices cuando se enredan en las mallas, induciendo a la autotomía para escapar y, en este caso, la pérdida de otros apéndices, aparte de los quelípedos, puede ser más probable. La autotomía inducida por la pesca ha sido reportada en *C. sapidus* (Mathews *et al.* 1999). La mayor frecuencia significativa de autotomía en machos sugiere que los ataques a ellos son más frecuentes. Las causas de esta mayor frecuencia de ataques se desconoce, aunque podría deberse a que los machos presentan mayor defensa ante la depredación, de manera que resultan con más daños. Salas-Guido (2004) mencionó que los machos podrían tener mayor habilidad que las hembras para escapar de la depredación, aunque pierdan un quelípedo, y señala que otra fuente de mayor autotomía en machos es que éstos podrían competir por las hembras por apareamiento y resultar dañados en la defensa de aquéllas. Éste no sería el caso para la jaiba café, ya que, de ser cierto, se notaría un incremento en la frecuencia de autotomía durante la época de apareamiento (mayo-agosto), lo cual no se observó.

La mayor frecuencia de autotomía en los ejemplares más grandes se explica por la baja tasa de crecimiento que presentan e incluso, en las jaibas hembras existe una muda terminal, después de la cual ya no hay otra y por tanto no crece el organismo. Una lenta tasa de crecimiento o muda terminal acumula el número de ejemplares con autotomía visible, porque no da tiempo a la regeneración de sus apéndices perdidos. Esta explicación no es válida para los ejemplares más pequeños capturados, que presentan tasas de crecimiento y de regeneración de apéndices más rápida que los más grandes. Los valores relativamente altos de autotomía en los organismos más pequeños pueden ser debidos a su mayor vulnerabilidad a la depredación. Sin embargo, esto no siempre es así en los crustáceos; Juanes y Smith (1995) observaron que la relación de autotomía con la talla no es consistente entre las diferentes especies de crustáceos que analizaron.

Literatura citada

- Abello P, CG Warman, DG Reid y E Naylor. 1994. Chela loss in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura) and its effect on mating success. *Marine Biology* 121: 247–252.
- Álvarez J y J Meruane. 2009. Regeneración de extremidades en la jaiba remadora *Ovalipes trimaculatus* (de Han 1833) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) y su aplicación práctica en acuicultura y pesquería. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(2): 285–293.
- Baker RL y SM Dixon. 1986. Wounding as an index of aggressive interactions in larval Zygoptera (Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 64(4): 893–897.
- CONAPESCA. 2013. *Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2013*. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. SAGARPA. México.
- Easton DM. 1972. Autotomy of walking legs in the Pacific shore crab *Hemigrapsus oregonensis*. *Marine Behavior and Physiology* 1: 209–217.
- Elgar MA y BJ Crespi (eds.). 1992. *Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press. New York, EU. 376p.
- Fox LR. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 6: 87–106.
- Hamilton PV, RT Nishimoto y JG Halusky. 1976. Cheliped laterality in *Callinectes sapidus* (Crustacea: Portunidae). *Biology Bulletin* 150: 393–401.
- Harris RN. 1989. Nonlethal injury to organisms as a mechanism of population regulation. *American Natural* 134: 835–847.
- Hughes JT y GC Matthiessen. 1962. Observations on the biology of the American lobster, *Homarus americanus*. *Limnology and Oceanography* 7: 414–421.
- Juanes F y LD Smith. 1995. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 197–223.
- Krouse JS. 1976. Incidence of cull lobsters, *Homarus americanus*, in commercial and research catches off the Maine coast. *Fishery Bulletin* 74(4): 719–724.
- Kurihara Y y K Okamoto. 1987. Cannibalism in a grapsid crab, *Hemigrapsus penicillatus*. *Marine Ecology Progress Series* 41: 123–127.
- Kurihara Y, K Sekimoto y M Miyata. 1988. Wandering behaviour of the mud-crab *Helice tridens* related to evasion of cannibalism. *Marine Ecology Progress Series* 49: 41–50.
- Lawton P. 1989. Predatory interaction between the brachyuran crab *Cancer pagurus* and decapod crustacean prey. *Marine Ecology Progress Series* 52: 169–179.
- Mathews LM, AE McKnight, R Avery y KT Lee. 1999. Incidence of autotomy in New England populations of green crabs, *Carcinus maenas*, and an examination of the effect of claw autotomy on diet. *Journal of Crustacean Biology* 19(4): 713–719.
- Needham AE. 1953. The incidence and adaptive value of autotomy and of regeneration in crustacea. *Proceedings of the Zoological Society of London* 123: 111–122.
- Nolasco-Ocelotl O. 2004. Efecto de la autotomía sobre el crecimiento de la jaiba café *Callinectes bellicosus*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Reaka ML. 1987. Adult-juvenile interactions in benthic reef crustaceans. *Bulletin of Marine Science* 41(2): 108–134.
- Rodríguez-Domínguez G. 2014. Análisis comparativo de las características biológicas y dinámica poblacional de las jaibas *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* en la bahía Santa María de la Reforma, Sinaloa. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Nayarit. Tepic, Nayarit, México 130p.
- Rodríguez-Rojero A. 2004. Hábitos alimentarios de las jaibas *Callinectes bellicosus* Stimpson y *C. arcuatus* Ordway (Brachyura: Portunidae) en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. 114p.
- Robinson JV, LR Shaffer DD Hagemeyer y NJ Smatresk. 1991. The ecological role of caudal lamellae loss in the larval damselfly, *Ischnura posita* (Hagen) (Odonata: Zygoptera). *Oecología* 87: 1–7.
- Salas-Guido G. 2004. Análisis de autotomía en la población de la jaiba azul *Callinectes arcuatus* en la laguna El Huizache, Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Shirley SM y TC Shirley. 1988. Appendage injury in Dungeness crabs, *Cancer magister* in southeastern Alaska. *Fishery Bulletin* 86: 156–160.
- Smith LD. 1990. The frequency and ecological consequences of limb autotomy in the blue crab,

- Callinectes sapidus* Rathbun. PhD. dissertation, University of Maryland, Collage Park.
- Smith LD y AH Hines. 1991. The effect of cheliped loss on blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) foraging rate on soft-shell clams (*Mya arenaria* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 151: 245–256.
- Spence JR y HA Cárcamo. 1991. Effects of cannibalism and intraguild predation on pondskaters (Gerridae). *Oikos* 62: 333–341.
- Stevens BG, DA Armstrong y R Cusimano. 1982. Feeding habits of the dungeness crab *Cancer magister*, as determined by the index of relative importance. *Marine Biology* 72: 135–145.
- Vermeij GJ. 1977. Patterns in crab claw size: the geography of crushing. *Systematic Zoology* 26: 138–151.

Recibido: 13 de mayo de 2015.

Aceptado: 27 de noviembre de 2015.