


**ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN**

# Contribución de *Aratus pisonii* (Arthropoda: Sesarmidae) al procesamiento de la hojarasca en un bosque de manglar al noroeste de Venezuela

Enrique José Molina García<sup>1</sup> | José Elí Rincón Ramírez <sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Contaminación Acuática y Ecología Fluvial; Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia. Maracaibo 4002, Venezuela.

**Correspondencia**

Laboratorio de Contaminación Acuática y Ecología Fluvial; Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia. Maracaibo 4002, Venezuela.  
Email: jerincon04@gmail.com

**Financiamiento**

N/A

**Editor Académico:**

Mario L. Nava Ferrer

**Copyright:**

2020 Molina & Rincón

Distributed under

Creative Commons CC-BY 4.0

**RESUMEN**

Con la finalidad de determinar la contribución del cangrejo arborícola *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) en el procesamiento de la materia orgánica en un parche de bosque de manglar ubicado en el sector La Rosita, municipio Mara, del estado Zulia, la tasa de consumo de hojarasca de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) fue estimada en condiciones de campo y de laboratorio. Adicionalmente, se determinó la tasa de descomposición (k) usando bolsas de malla de poro fino y grueso, así como la hojarasca depositada (“standing stock”) y la composición de la dieta de *A. pisonii*. La densidad poblacional de cangrejos fue estimada mediante la técnica de marcaje y recaptura. El tiempo de vida media (T<sub>50</sub>) en las bolsas de descomposición con poro fino fue de 43 días con una tasa k igual a 0,016 g/d (r<sup>2</sup> = 0,92), mientras que en las bolsas de poro grueso la T<sub>50</sub> fue de 19 días con una tasa k igual a 0,035 g/d (r<sup>2</sup> = 0,97). El consumo *in situ* diario de hojarasca fue de 0,037 g/animal/d (1,1 g/m<sup>2</sup>/d). El índice de importancia relativa reveló que la materia orgánica amorfa (41,5%), la hojarasca (35,8%) y el sedimento (22,6%) resultaron las categorías más importantes en los estómagos de los cangrejos. Solo en seis de 74 individuos analizados se encontraron restos animales, con una frecuencia de aparición del 8,4%. El porcentaje de estómagos vacíos fue de 16,2%. Se estimó que *A. pisonii* procesa aproximadamente 1,95 tC/ha/año, contribuyendo en un 26% con el procesamiento de la materia orgánica en este bosque de manglar.

**PALABRAS CLAVE**

Cangrejo arborícola, consumo de hojarasca, densidad poblacional, descomposición de materia orgánica, hábitos alimenticios.

**Cómo citar este artículo:** Molina E & Rincón JE. 2020. Contribución de *Aratus pisonii* (Arthropoda: Sesarmidae) al procesamiento de la hojarasca en un bosque de manglar al noroeste de Venezuela. *Ecotrópicos*. 32: e0013

## INTRODUCCIÓN

Los manglares se caracterizan por ser ecosistemas con importantes funciones de almacenamiento, transformación y exportación de materia orgánica, con lo que contribuyen significativamente a los ciclos biogeoquímicos de diversos elementos (Kristensen *et al.*, 2008; Yáñez-Arancibia *et al.*, 2014; Mitsch & Gosselink, 2015; Herrera Silveira *et al.*, 2016). El almacenamiento de carbono orgánico en los manglares se encuentra en el componente aéreo (biomasa de árboles vivos y muertos, incluyendo hojas, propágulos, pneumatóforos, raíces adventicias y ramas) y subterráneo (sedimento y la biomasa de raíces) (Kauffman *et al.*, 2012). La caída y descomposición de la hojarasca y la exportación/importación de carbono orgánico particulado y disuelto por efecto de la hidrología, representan los flujos que más comúnmente se distinguen en estos ecosistemas (Hossain & Hoque, 2008; Kristensen *et al.*, 2008). Una vez que la hojarasca se deposita sobre el sedimento puede pasar por uno o varios de estos cuatro procesos: (1) es consumida y fragmentada por macro-consumidores, especialmente cangrejos, (2) es descompuesta por microorganismos, (3) es exportada al estuario con un nivel pequeño de degradación, y/o (4) es retenida como material refractario e incorporado a los sedimentos (Lugo & Snedaker, 1974).

Los cangrejos desempeñan un papel importante en la estructura y flujo de energía de estos bosques a través de la dinámica del detritus de origen foliar (Kristensen, 2008; López & Conde, 2013). Aunque la alta diversidad de cangrejos y su efecto potencial en la productividad del bosque de manglar ha sido bien reconocida, existe poca información cuantitativa sobre la estructura de la comunidad, la dinámica de las poblaciones y las interacciones ecológicas entre los cangrejos y la producción de detritus debido al procesamiento de la hojarasca (Twilley, 1988; Twilley *et al.*, 1996; Thongtham *et al.*, 2008; Kristensen *et al.*, 2008; Koch & Nordhaus, 2010; Shanij *et al.*, 2016; Miranda *et al.*, 2017). Existen evidencias que los cangrejos pueden remover por consumo entre 9% y 79% del detritus producido por hojarasca—dependiendo de la época del año y del nivel de inundación—, siendo esto uno de los principales vínculos entre productividad primaria y producción secundaria en ecosistemas de manglar (Yáñez-Arancibia *et al.*, 2014). Se ha estimado que la tasa de renovación de hojarasca/detritus por cangrejos (aproximadamente 14 g/m<sup>2</sup>/d) puede ser hasta 75 ve-

ces mayor que la tasa generada por la microbiota. Además, el detritus convertido en partículas por los cangrejos puede luego ser consumido por aproximadamente 50 especies de otros invertebrados y al menos 60 especies de peces (Yáñez-Arancibia *et al.*, 2014).

*Aratus pisonii* (Milne-Edwards, 1837) se comporta como un detritívoro que consume las hojas con cierto grado de degradación en el suelo del bosque, aunque esta actividad ha sido poco documentada en las investigaciones. Al caer la hoja, se deposita en el suelo de las zonas inundables, y es redistribuida debido al movimiento de la marea. Gran parte queda dentro del sistema y otro poco es exportado hacia la zona marina como detritus. Belmonte *et al.* (2004) encontraron que la degradación de las hojas de *Rhizophora mangle* es lenta debido a la dureza de éstas y a que poseen gran cantidad de sustancias, como los taninos, que le otorgan un sabor y olor poco palatable. Sin embargo, corroboraron que son consumidas por macro-fragmentadores, obteniendo una tasa que se estima entre 0,79 y 0,59 t/ha/año. A pesar de la importancia de los bosques de manglar para la producción y transferencia de energía, en Suramérica se cuenta con pocos estudios en materia de degradación de hojarasca de manglar (Twilley *et al.*, 1997; Méndez, 2002; Sierra-Rozo *et al.*, 2009; Querales, 2009; López *et al.*, 2011; Ferreira & Lacerda, 2016; Ray *et al.*, 2018), siendo mucho menos común el estudio de la participación de *A. pisonii* en el procesamiento de la materia orgánica en este tipo de ecosistemas (Erickson *et al.*, 2008; Koch & Nordhaus, 2010; Miranda *et al.*, 2017).

El Sistema de Maracaibo comprende una planicie costera que se extiende desde el mar Caribe a los 12° N, hasta los humedales del piedemonte andino oriental a los 9° S (Medina & Barboza, 2000, 2003). Este sistema se ha visto afectado por las actividades humanas desde hace décadas, por lo que ahora está fuertemente eutrofizado y contaminado (Templeton *et al.*, 1975; Parra-Pardi, 1979; Rivas *et al.*, 2009; Rincón, 2013). Sin embargo, gran parte de la pesca que se consume en el estado proviene de sus aguas, por lo que resulta de vital importancia el conocimiento de los procesos tróficos y de importación energética que allí ocurren.

La zona de La Rosita (Fig. 1) es una localidad en un área suburbana donde habitan numerosas familias que dependen directa o indirectamente de la pesca de camarones, cangrejos y peces; por lo que las comunidades biológicas son continua-

mente afectadas por el factor humano, tanto para la alimentación como por el impacto generado por los desechos sólidos y la introducción de aguas residuales domésticas. Considerando que en esta localidad se ha observado una población importante de *A. pisonii*, este estudio tuvo como objetivo determinar la importancia de la actividad detritívora de este cangrejo en el procesamiento de la hojarasca del bosque de manglar presente en esta área. Específicamente, este trabajo estuvo enfocado a: (i) cuantificar la cantidad de hojarasca disponible y depositada sobre el sedimento del bosque de manglar; (ii) estimar experimentalmente el consumo diario de hojarasca por parte de *A. pisonii*, tanto en condiciones de campo como de laboratorio; (iii) determinar las tasas de descomposición de hojarasca en tratamientos con y sin la exclusión de macro-consumidores; y (iv) determinar la composición de la dieta de *A. pisonii* mediante el análisis del contenido estomacal.

## MÉTODOS

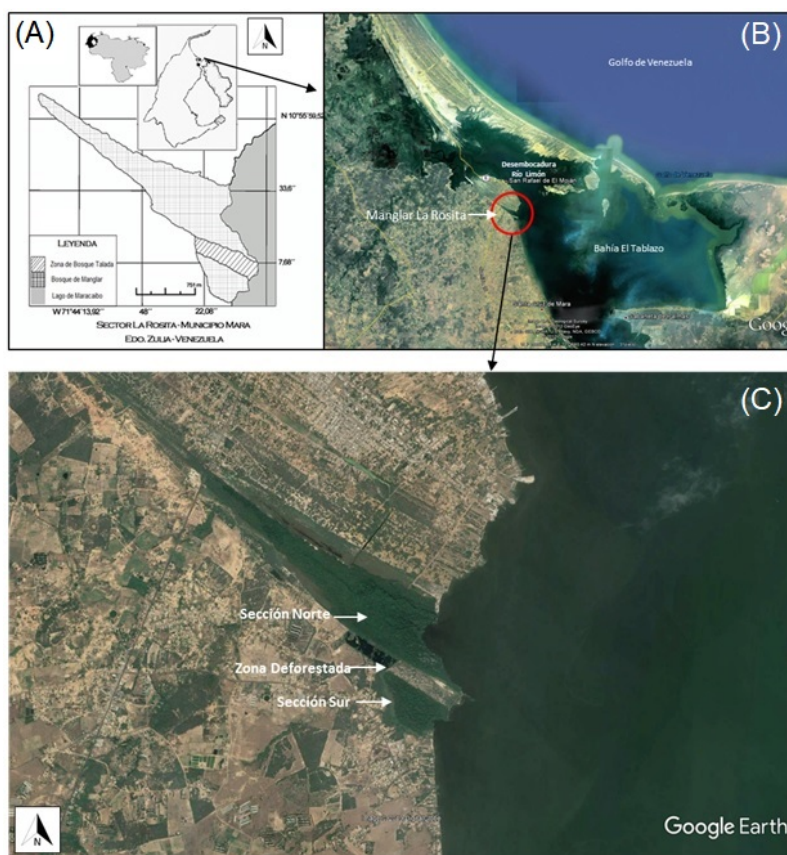
**Área de estudio y especie seleccionada.**- El bosque de manglar seleccionado está localizado en las coordenadas 10°54'57,68" N y 71°43',06" O, en la comunidad de La Rosita, municipio Mara, estado Zulia, Venezuela (Fig. 1). En la zona se presenta un clima tropical semiárido que ocurre en las márgenes del Sistema de Maracaibo hasta la isoyeta de 900 mm. La precipitación anual (promedio para 40 años) es alrededor de 449 mm y se distribuye de manera bimodal a lo largo del año; con un primer incremento de precipitación en los meses de abril a junio y un incremento de mayor magnitud desde septiembre a noviembre. La temperatura se mantiene constante durante casi todo el año, con un promedio de 27,8 °C, y la evaporación alcanza valores mayores de 2.500 mm anuales (MARN, 1985). Bajo estas condiciones climáticas predomina la zona de vida de un Bosque Terrestre Muy Seco Tropical (BMST) (Ewel *et al.*, 1968; Fuenmayor *et al.*, 1997).

El manglar de La Rosita constituye el límite sur-occidental del sector II de manglares del Sistema de Maracaibo descrito por Medina & Barboza (2000, 2003), quienes destacan que en esta área se manifiesta la influencia de la desembocadura del río Limón, especialmente en la porción occidental, donde se desarrollan comunidades de manglar, dominadas por *R. mangle* y la presencia frecuente de *Avicennia germinans*, de alturas mayores a los 15-20 m. El parche de manglar ocupa una extensión aproximada de 85 ha y es descrito como un manglar

de franja (Lugo & Snedaker, 1974) que presenta una zona de inundación intermareal semidiurna. Presenta un dosel semi-cerrado lo que permite la entrada de luz solar y por ende el desarrollo de numerosas plántulas de mangle rojo. El suelo está completamente saturado de agua, cubierto por una mezcla de conchas de bivalvos con hojas en descomposición, las cuales son, en parte, extraídas del suelo del bosque hacia el agua durante la marea alta (Medina & Barboza, 2000). En la zona se puede observar una intensa intervención humana, evidencia de esto es la presencia de desechos sólidos, la tala de árboles de *Cocos nucifera*, y la presencia de animales domésticos (*obs. pers.*). Hace poco más de una década, el bosque de manglar fue talado con el propósito de instalar una empresa de cultivos de camarón. La franja talada es de aproximadamente 200 m de ancho y 700 m de largo, con lo que se dividió completamente el bosque en dos secciones, una norte y una sur. La sección sur es la que contiene el parche de manglar bajo estudio (Fig. 1C).

El cangrejo de manglar, *A. pisonii*, posee un caparazón trapezoidal de color verde oliva a marrón (Kaplan, 1988) y es la única especie representante del género *Aratus* distribuida ampliamente en la región neotropical a ambos lados del continente americano (Riley *et al.*, 2014a,b). Es una especie predominantemente arbórea. Los cangrejos pasan la mayor parte del tiempo fuera del agua, en las raíces, tronco y ramas de los mangles, que escalan ágil y activamente, gracias a los dactilos especializados de sus patas caminadoras (Hartnoll, 1988). *A. pisonii* es cangrejo omnívoro oportunista que aprovecha los recursos que proporciona su hábitat. Aunque esta especie se alimenta principalmente de hojas de *R. mangle* (más del 80%) (Feller & Chamberlain, 2007; Feller *et al.*, 2013), se sabe que complementa su dieta con un barrido oportunista y la depredación sobre insectos, fauna invertebrada bentónica e incluso jóvenes de su misma especie (Warner, 1967; Beever *et al.*, 1979; Díaz & Conde, 1988; López & Conde, 2013). En la zona supralitoral del área de estudio y estrictamente asociado a los árboles *R. mangle* se encuentra *A. pisonii* cohabitando con los cangrejos *Armases rubripes* y *Rhithropanopeus harrisi* (Rodríguez & Morales, 2000).

**Cuantificación de la hojarasca depositada en el suelo del manglar.**- Desde diciembre de 2011 hasta abril de 2012, se recolectaron las hojas depositadas en el suelo del bosque. El material se recolectó al azar en un área de 200 m<sup>2</sup> utilizando



**FIGURA 1** Localización geográfica relativa del área de estudio. (A) Ubicación relativa del Sistema de Maracaibo en el estado Zulia, al noroeste de Venezuela; (B) imagen satelital de la región norte del Sistema de Maracaibo donde se muestra la ubicación del área de estudio en referencia al golfo de Venezuela y a la bahía El Tablazo; y (C) ubicación a escala local del manglar La Rosita mostrando el área deforestada que divide el parche del bosque en las secciones norte y sur. Imágenes tomadas de GoogleEarth (2020).

una cuadrícula de 50 x 50 cm ( $0,25 \text{ m}^2$ ) en el suelo de la zona de muestreo. Cada 15 días aproximadamente se recolectaban 20 réplicas. No se incluyeron frutos, estípulas, flores, ni raíces de mangle debido a que se pretendía relacionar la información de esta variable con la alimentación de los cangrejos y estos muestran un mayor consumo (>80%) de hojas en sus estómagos (Feller *et al.*, 2013). Las hojas fueron almacenadas en bolsas plásticas y colocadas en una cava con hielo para ser trasladadas al laboratorio. Posteriormente, la hojarasca fue lavada con agua de grifo para retirar partículas del sedimento, y luego ser secada en estufa (Marca MMM, Ecocell) a  $65 \text{ }^\circ\text{C}$  por 48 h. El material resultante fue pesado en una balanza analítica

e incinerado en horno mufla (Thermoline, 1300) a  $550 \text{ }^\circ\text{C}$  por 2 h para obtener la masa seca libre de ceniza (MSLC), la cual fue expresada en  $\text{g/m}^2$ . A partir del total acumulado y del tiempo de recolección (133 días) se estimó la tasa de deposición de materia orgánica en el suelo en  $\text{g/m}^2/\text{día}$ .

El tiempo de residencia de la hojarasca ( $1/k$ ) en el piso del bosque se estimó mediante el modelo:  $1/k = X_{ss}/L$ ; donde  $L$  es el peso promedio de la producción de hojarasca y  $X_{ss}$  representa el peso promedio de la hojarasca acumulada sobre el sedimento del bosque (Gosz *et al.*, 1973). Para este estudio, la producción de hojarasca no fue determinada, por lo que se utilizó el valor promedio de producción de hojarasca

para un manglar (Capitán Chico) localizado a 27 km al sur de La Rosita, con características muy similares al área de estudio (Querales *et al.*, 2011). Los datos sobre la altura de la marea en pleamar fueron obtenidos directamente del portal web: [www.tablademareas.com](http://www.tablademareas.com).

**Recolección de hojarasca.-** Fueron recolectadas hojas de *R. mangle* del área de estudio para realizar ensayos de descomposición y experimentos de consumo en los cangrejos. La recolecta se limitó a hojas senescentes (amarillas) y verdes que aún estaban sujetadas al árbol para evitar así la contaminación o lixiviación de las mismas al momento de tocar el suelo húmedo del bosque. El material foliar fue almacenado en una bolsa plástica y transportado hasta el laboratorio donde fueron lavadas brevemente con agua del grifo y secadas al aire por un período de 5 días.

**Descomposición de hojarasca.-** Dentro del parche del bosque seleccionado fue ubicada un área de aproximadamente 400 m<sup>2</sup> (20 x 20 m) donde se observó la presencia de *A. pisonii*. Esta zona se encuentra dominada por *R. mangle* y su hidrodinámica está influenciada por el régimen semidiurno de las mareas. Siguiendo el método propuesto por Harmon *et al.* (1999), sobre el suelo del bosque fueron distribuidas al azar un total de 144 bolsas de descomposición de 20 x 10 cm, construidas con malla plástica, divididas en 72 bolsas con poro fino (2 mm) y 72 bolsas de poro grueso (2,96 cm). Las bolsas de poro fino impedirían el acceso de macro-fragmentadores, como caracoles, cangrejos y peces, al material foliar; mientras que las bolsas de poro grueso permitían el acceso de estos organismos (Harmon *et al.*, 1999). En cada bolsa fueron colocados  $5 \pm 0,01$  g de hojas senescentes. Seis bolsas de cada categoría (poro fino y poro grueso) fueron retiradas aleatoriamente cada 15 días hasta completar 81 días de incubación *in situ*.

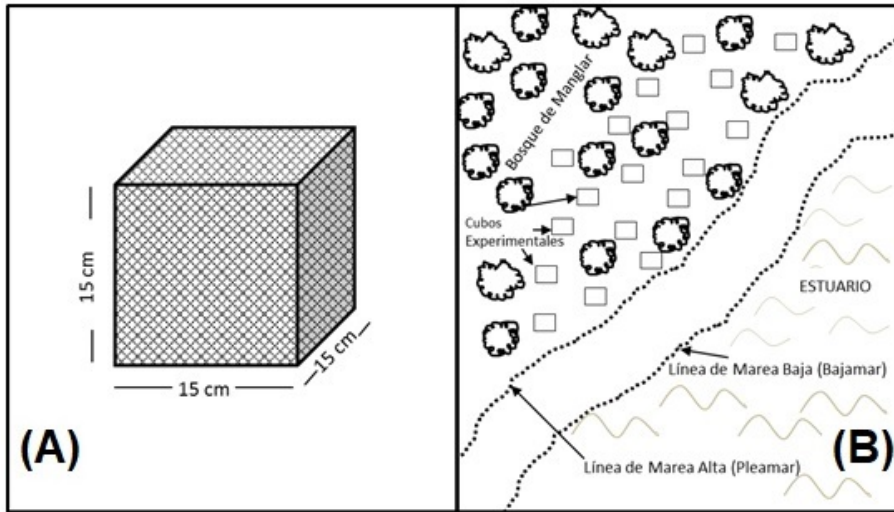
En el laboratorio las hojas fueron extraídas de las bolsas de descomposición, enjuagadas cuidadosamente con agua del grifo y posteriormente secadas en horno-estufa (Marca MMM, Modelo Ecocell) a 60 °C por 48 h. La masa seca fue medida en una balanza analítica (M-220, Denver Instrument  $\pm 0,01$  g) y posteriormente las muestras fueron incineradas a 550 °C en una mufla (Thermo Scientific, modelo Thermolyne 47800) por 2 h y determinar así la MSLC (Bärlocher, 2005). La pérdida de peso por manejo y transporte se estimó tomando 10 bolsas de cada tamaño de poro que no fueron incubadas en el

manglar (durante el día 1) y devolviéndolas al laboratorio para realizar el proceso de secado e incinerado (el peso resultante fue tomado como peso inicial). La tasa de descomposición de la hojarasca (k) se expresó como g/d, y al incorporar el área de las bolsas de descomposición (0,02 m<sup>2</sup>) se expresó como g/m<sup>2</sup>/d.

**Consumo de hojarasca en el laboratorio.-** Se utilizaron 25 individuos machos de *A. pisonii* (entre 15 y 25 mm de ancho de caparazón). Los animales fueron aclimatados durante una semana en un acuario que contenía raíces de *R. mangle*, sedimento y agua del área de estudio previamente filtrada (salinidad 5 UPS). Durante este lapso de tiempo fueron alimentados con hojas senescentes provenientes del suelo del bosque de manglar (marrones), hojas frescas (verdes) y senescentes tomadas de los árboles (amarillas). Individualmente los animales fueron colocados en cámaras de vidrio (15 x 10 cm) con 10 ml de agua filtrada del manglar. Los cangrejos se mantuvieron en ayuno por 24 horas para mantener los estómagos vacíos. Posteriormente, los ejemplares fueron medidos y pesados a la vez que se limpiaba y renovaba el agua para eliminar restos de heces. Con ayuda de un sacabocados fueron extraídos discos de hojas de 4 cm de diámetro. A cada animal se le ofreció un disco de hoja de *R. mangle* y un disco control aislado dentro de una bolsa de malla plástica que impedía su acceso. Ambos discos fueron previamente secados y pesados para obtener el peso inicial.

Se prepararon tres tratamientos por separado: hojas senescentes acondicionadas (marrones; n = 25), hojas senescentes no acondicionadas (amarillas; n = 25), y hojas verdes acondicionadas (n = 25). El acondicionamiento de las hojas consistió en la facilitación de la colonización microbiana mediante la exposición del material foliar en el agua del manglar durante 15 días. En cada tratamiento y cámara de experimentación, después de 24 h los discos de hojas fueron retirados y secados en estufa a 65 °C por 48 h, para luego ser pesados en una balanza analítica ( $\pm 0,01$  g). La tasa de consumo fue expresada como g/animal/d y como porcentaje consumido (%).

**Consumo de hojarasca en el campo.-** Se construyeron 26 estructuras cúbicas metálicas que fueron cubiertas con una malla plástica de 2 mm de abertura de poro (Fig. 2A). Los cubos fueron colocados por encima de la línea de marea alta (Fig. 2B), y dentro de cada uno se colocó un individuo macho de *A.*



**FIGURA 2** Esquema representativo de las estructuras metálicas utilizadas y su disposición en el área de estudio para el análisis del consumo de hojarasca de *Aratus pisonii* en el bosque de manglar de La Rosita, estado Zulia, Venezuela. (A) Dimensiones de la estructura cúbica metálica empleada en los ensayos de consumo de hojarasca en el campo; (B) Distribución espacial aproximada de los cubos en el área de estudio indicando su ubicación en relación con el nivel de agua de la marea en pleamar y bajamar del estuario.

*pisonii* (20 - 30 mm de ancho de caparazón). Los animales se dejaron en inanición durante 24 h para garantizar la ausencia de alimento en los estómagos. Sin embargo, los animales tenían acceso al sedimento y a cualquier resto diminuto de alimento que pudiera ingresar a través de los poros de la malla plástica, por lo que la abstención no fue absoluta, aunque todos estuvieron bajo la misma condición. Posteriormente, se le ofreció a cada individuo un disco de hoja senescente acondicionada de 4 cm de diámetro acompañado de un disco de hoja control, el cual se encontraba dentro de una malla plástica que impedía el acceso del cangrejo. Ambos discos fueron acondicionados durante 15 días por exposición previa al suelo del bosque para su colonización microbiana y posteriormente pesados.

Después de 24 horas de permanencia en el suelo del bosque, los discos fueron extraídos de las estructuras, lavados en el sitio para eliminar los restos de sedimento y transportados al laboratorio en bolsas plásticas. Al llegar al laboratorio los discos fueron secados en una estufa a 65 °C por 48 h, calcinados en un horno mufla por 2 h y pesados en una balanza analítica para evaluar la tasa de consumo. El consumo (C) fue expresado como g/animal/d, el cual se calculó a partir de la

fórmula:  $C = \frac{P_i - P_f}{t} \times \frac{C_f}{C_i}$ ; donde  $P_i$  es el peso inicial del disco,  $P_f$  representa el peso final del disco,  $C_f$  es el peso final del disco control y  $C_i$  es el peso inicial del disco control.

Para considerar la participación de la población de *A. pisonii* en el procesamiento de la materia orgánica en el ecosistema, los valores de consumo se expresaron como materia orgánica (t/ha/año) y carbono (tC/ha/año). Para estos efectos, los valores en gramos de materia orgánica (peso libre de ceniza) se transformaron a carbono utilizando el factor de conversión para manglares de Brown & Lugo (1982) donde 1 g de materia orgánica equivale a 0,5 g de C.

**Estimación de la densidad poblacional de *A. pisonii*.**- Para estimar la población de *A. pisonii* en el área de estudio se utilizó el método de Lincoln-Peterson (Brower *et al.*, 1990), el cual consiste en realizar un solo marcaje y una recaptura. Los individuos fueron capturados durante un periodo de 20 minutos de forma manual tanto del suelo como de las ramas de los árboles, fueron sexados y marcados con barniz rojo en la zona dorsal del caparazón, colocando una X, teniendo precaución de no colorear la zona de los ojos y/o articulaciones. Fueron

mantenidos en un envase plástico por unos minutos de modo que el barniz secase, y luego fueron liberados. Los animales que durante la captura sufrieron daños como mutilaciones de sus quelas y otros que les impidieran su supervivencia no eran marcados, sino preservados en hielo para trasladarlos al laboratorio y usarlos para el análisis de contenido estomacal. La recaptura se efectuó a los 17 días del marcaje inicial.

Para estimar el tamaño de la población (N) de *A. pisonii* se empleó el Índice de Lincoln:  $N = (M \times T) / P$ ; donde M representa el número de individuos marcados, T representa al número de individuos recapturados y P el número de individuos marcados luego de la recaptura (Brower *et al.*, 1990). En la aplicación de este procedimiento se asumieron los siguientes criterios: (i) N es constante, no hay inmigración ni emigración; (ii) todos los animales tienen la misma probabilidad de ser capturados; (iii) la marca no afecta la capturabilidad del animal; (iv) la segunda muestra es una muestra aleatoria simple; y (v) no ocurren pérdidas de marcas en los animales durante el tiempo entre el primer y segundo muestreo.

**Análisis del contenido del tracto digestivo.**- Fueron recolectados de forma manual 74 cangrejos de ambos sexos y distintas tallas. La determinación de la dieta fue realizada con todos los individuos que mostraban al menos un 5% de grado de llenado de los estómagos y aquellos ejemplares que presentaban estómagos vacíos fueron descartados. En total fueron analizados los estómagos de 61 animales. El grado de llenado de los estómagos se estimó visualmente comparando el volumen del alimento presente con el volumen total del estómago (Brogim & Lana, 1997).

Los cangrejos fueron preservados en hielo para interrumpir el proceso de digestión y trasladados al laboratorio donde los organismos fueron medidos, pesados, sexados y separados en grupos tomando en cuenta su talla de ancho de caparazón. Se dividieron en dos clases de tamaño: de 12 a 19 y de 20 a 26 mm. Luego cada grupo fue separado en hembras y machos, y se procedió a inspeccionar el contenido estomacal. Para ello se extrajo el estómago con ayuda de un equipo de disección. El contenido estomacal fue disgregado en una placa de Petri para su posterior observación en un estereoscopio (Leica MZ16) y microscopio óptico (Olympus CX41). Para la cuantificación de las distintas categorías del contenido estomacal se utilizaron dos procedimientos. En primera instancia se empleó el método

de conteo por punto (Zacharia *et al.*, 2004), donde se le otorga un puntaje a cada categoría dependiendo del área ocupada. Las categorías asignadas al contenido estomacal fueron: hojarasca de manglar (HM), restos de materia animal (ANM), sedimento (SED) y materia orgánica amorfa (MOA). Las placas de Petri presentaban papel cuadriculado en su base, donde cada cuadro ocupaba un área aproximada de 1 mm<sup>2</sup>. A cada categoría se le concedió 1 punto por cada 10 mm<sup>2</sup> ocupados, siendo el puntaje máximo posible 200 puntos, por lo que se tomó el siguiente patrón de frecuencia: 200 puntos (común); 150 puntos (frecuente); 100 puntos (poco frecuente); 50 puntos (escaso); 0 puntos (ausente). Adicionalmente, se utilizó el método de frecuencia de ocurrencia, donde se establece la frecuencia de aparición (%) de una determinada categoría alimentaria en relación con el número total de estómagos analizados.

**Estimación de la participación de *A. pisonii* en la dinámica de la materia orgánica en el ecosistema.**-

A partir de un balance algebraico de entradas y salidas de la materia orgánica en el ecosistema, se estimó la participación de *A. pisonii* en la dinámica de descomposición de la materia orgánica en el ecosistema de manglar La Rosita. Para ello, se utilizaron los datos obtenidos en este estudio para los valores de la hojarasca depositada en el piso del bosque, las tasas de descomposición, las tasas de consumo de hojarasca y las densidades de cangrejos.

**Análisis de los datos.**- Se analizó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk y aquellos datos que no cumplieron con el supuesto de distribución normal, se transformaron usando la función  $\ln(x+1)$ . Para comparar los valores de la hojarasca depositada en el piso del bosque entre los diferentes muestreos se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas utilizando el programa Prism ver. 6. Se utilizó el índice de correlación de Spearman (rs) para evaluar la existencia de relación entre los valores de acumulación de hojarasca y las alturas de marea (pleamar).

La tasa de descomposición k fue calculada a los 81 días de incubación siguiendo el modelo de decrecimiento exponencial:  $\ln \text{MSLC}_{\text{remanente}} = \ln \text{MSLC}_{\text{inicial}} - k.t$ ; donde:  $\text{MSLC}_{\text{inicial}}$  (g) es la masa inicial seca libre de ceniza al inicio,  $\text{MSLC}_{\text{remanente}}$  (g) es la masa remanente luego de la exposición en el manglar, y t se refiere al número de días de ex-

posición (Bärlocher, 2005). Las diferencias entre las tasas de descomposición en las bolsas de malla de poro fino y malla de poro grueso se analizaron mediante el análisis de la covarianza utilizando el tiempo como covariable. El material foliar consumido por individuo fue calculado como la diferencia entre la masa inicial (Pi) y la masa final (Pf) de los discos de hojas ofrecidos. La masa inicial (Ci) y masa final (Cf) de los discos de hojas control fue usado para corregir la pérdida de masa por factores diferentes al consumo por *A. pisonii* (K). El consumo (mg de hojas consumidas/animal) fue entonces calculado como  $C = (P_i - P_f) \times K$ ; donde  $K = C_f/C_i$ . La relación entre las tasas de consumo y el peso de los animales se evaluaron utilizando un análisis de regresión lineal después de revisar la normalidad de los datos. Cuando fue necesario los datos se transformaron a  $\ln(x+1)$ .

Para evaluar la importancia de cada categoría alimentaria en los estómagos se empleó el Índice de Importancia Relativa (IRI) modificado de Stevens *et al.* (1982):

$$IRI (\%) = F_i \sum_{i=1}^n P_i$$

donde  $F_i$  es la frecuencia de ocurrencia del ítem  $i$ ,  $P_i$  la contribución relativa del ítem  $i$  en cada estómago (categoría de contribución del ítem  $i$  por el grado de llenado del estómago, donde  $n_i$  es el grado de llenado del estómago  $\geq 0,5$ ). Para determinar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre los valores de similitud en las dietas de acuerdo al sexo o tamaño se empleó un Análisis de Similitud (*Analysis of Similarities* ó ANOSIM), esta técnica es análoga al ANOVA, la cual es utilizada para estadística univariada (Clarke *et al.*, 2014).

## RESULTADOS

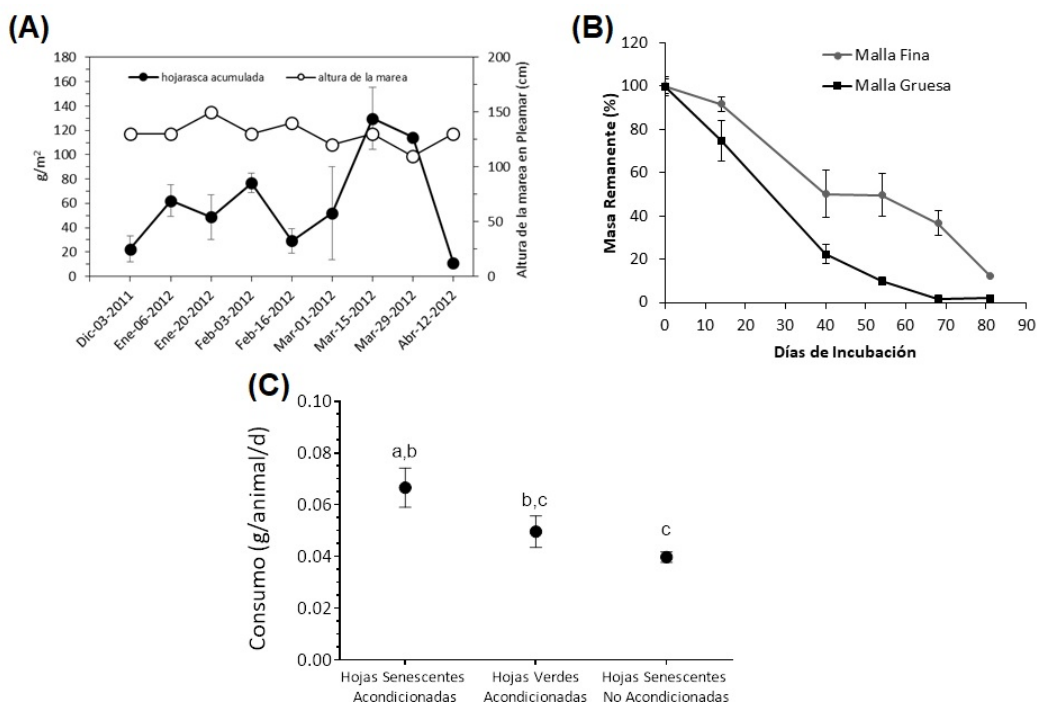
**Hojarasca depositada en el manglar.-** Fue observada una gran variabilidad temporal de los valores de la hojarasca depositada en el suelo del bosque. Fueron encontradas diferencias significativas ( $F = 4,38$ ;  $p = 0,001$ ) entre los valores de la hojarasca de los distintos muestreos; específicamente entre los valores más bajos obtenidos en diciembre 2011, febrero 2012 y abril 2012, y los valores más elevados de Marzo (ver Fig. 3A). El valor promedio de la hojarasca durante el período estudiado fue

de  $60,7 \text{ g/m}^2$ , con un valor mínimo en abril de  $11,2 \text{ g/m}^2$  y un valor máximo en marzo de  $129,8 \text{ g/m}^2$ . El total acumulado en 133 días fue de  $546,5 \text{ g/m}^2$  lo que equivale a  $4,1 \text{ g/m}^2/\text{d}$  depositados en el suelo del bosque. El balance fue positivo para todos los muestreos con excepción de los realizados a los 60 días (febrero 16) y 120 días (abril 12) desde el inicio de la recolección, que muestran valores negativos indicando exportación de materia orgánica desde el bosque hacia el ecosistema acuático. Utilizando el valor promedio de producción de hojarasca ( $3,58 \text{ g/m}^2/\text{d}$ ) obtenido por Querales *et al.* (2011) y el valor promedio de la hojarasca acumulada en el suelo ( $60,7 \text{ g/m}^2$ ), se estimó un tiempo de residencia de este material de 17 días. La altura de la marea en pleamar durante el período de estudio fluctuó entre 150 cm (enero) y 110 cm (marzo) con un promedio de 130 cm. No se encontró correlación significativa entre la altura de la marea y la cantidad de hojarasca acumulada ( $r_s = -0,43$ ;  $p > 0,05$ ). Sin embargo, para la mayoría de los meses se observó una tendencia a disminuir la masa de hojarasca acumulada cuando incrementan las alturas de la marea (ver Fig. 3A).

**Descomposición de la hojarasca.-** En la Figura 3B se observan los cambios en el tiempo del porcentaje de masa remanente durante la descomposición de las hojas colocadas en las bolsas. La velocidad de degradación fue mayor para las hojas contenidas en las bolsas de malla de poro grueso en comparación con las de malla de poro fino cuya velocidad de descomposición fue menor. Al final del período de incubación (81 días) las bolsas de poro fino contenían en promedio un 12,54% de la masa inicial; mientras que en las mallas de poro grueso la masa remanente fue de 2,02% con respecto al valor inicial. El tiempo de vida media ( $T_{50}$ ) de las hojas en las bolsas de malla de poro fino fue de 43 días con una tasa  $k$  de  $0,016 \text{ g/d}$  ( $r^2 = 0,92$ ). Para las hojas en las bolsas de malla de poro grueso el  $T_{50}$  fue de 19 días, cuya tasa  $k$  fue  $0,035 \text{ g/d}$  ( $r^2 = 0,97$ ). El análisis de covarianza indicó que la tasa  $k$  de la hojarasca de *R. mangle* fue significativamente mayor en las bolsas de malla de poro grueso en comparación con las de poro fino ( $F = 3,76$ ;  $p < 0,0001$ ).

**Consumo de la hojarasca en el laboratorio.-** En los ensayos de laboratorio fue observado un mayor consumo de las hojas senescentes acondicionadas, seguido de las hojas verdes acon-





**FIGURA 3** (A) Variación temporal observada para la acumulación de hojarasca ("standing stock") en el suelo y de la altura de la marea en pleamar en el bosque de manglar La Rosita, estado Zulia, Venezuela. Las barras representan el error estándar de la media; (B) Porcentaje de masa remanente de la hojarasca de *R. mangle* durante 81 días de exposición en el manglar La Rosita, estado Zulia, Venezuela; (C) Valores promedio para el consumo de hojarasca de *R. mangle* por *Aratus pisonii* bajo condiciones de laboratorio para los tres tratamientos considerados en este estudio. Letras iguales en (C) indican que no existen diferencias significativas entre los tratamientos comparados ( $p < 0,05$ ) entre los tratamientos.

dicionadas, aunque su consumo no fue significativamente diferente al anterior ( $p > 0,05$ ). El consumo más bajo fue observado en las hojas senescentes no acondicionadas, el cual mostró ser estadísticamente diferente de las hojas senescentes acondicionadas, pero no de las hojas verdes acondicionadas ( $F = 11,38$ ;  $p < 0,0001$ ). Las hojas senescentes acondicionadas resultaron con el mayor consumo (0,07 g/animal/d – 31,9%), seguido de las hojas verdes acondicionadas (0,05 g/animal/d – 21,6%). El menor valor de consumo se obtuvo para las hojas senescentes no acondicionadas (0,04 g/ animal/d – 12,6%) (Fig. 3C).

**Estimación del tamaño poblacional y tasa de consumo de hojarasca de *A. pisonii*.** Los resultados provistos por el método de marcaje y recaptura arrojaron una densidad de 29 ind/m<sup>2</sup> y para el área total muestreada (40 m<sup>2</sup>) se estimó un total de

1.160 cangrejos. El consumo promedio de hojas senescentes en el campo fue de  $0,037 \pm 0,01$  g/animal/d, con un máximo de 0,197 y un mínimo de 0,005 g/animal/d. No se encontró relación entre la tasa de consumo y el peso de los animales ensayados ( $r^2 = 0,0632$ ,  $p = 0,2154$ ;  $n = 26$ ). Fue observada una gran deposición de sedimentos sobre algunos discos de hojas ofrecidos a los animales limitando así el acceso del animal a los mismos. Estos discos no presentaron ningún tipo de consumo y no fueron incluidos en los análisis.

**Análisis de la dieta de los cangrejos.** No fueron encontradas diferencias en las dietas en relación al tamaño o sexo (ANOSIM,  $R = 0,022$ ;  $p = 0,255$ ). De acuerdo a la frecuencia de ocurrencia, el contenido de los tractos analizados mostró una mayor proporción de las categorías de hojarasca de manglar (82,4%), sedimento (77,0%) y materia orgánica amor-

**TABLA 1** Valores de frecuencia de ocurrencia, frecuencia de ocupación e Índice de Importancia Relativa (IRI) de las principales categorías alimentarias observadas en los tractos estomacales de *A. pisonii* analizados para este estudio. Los acrónimos corresponden a: Hojarasca de manglar (HM), materia orgánica amorfa (MOA), sedimento (SED) y restos de materia animal (RMA).

Categorías alimenticias	Frecuencia de Ocurrencia	Frecuencia de Ocupación	IRI
HM	82,4%	33,6%	35,8%
MOA	74,3%	43,2%	41,5%
SED	77,0%	22,6%	22,6%
RMA	8,1%	0,6%	0,1%

fa (74,3%). Solo en 6 individuos se encontraron restos animales, lo que representa una frecuencia de aparición del 8,1% (Tabla 1). El porcentaje observado de estómagos vacíos fue de 16,2%.

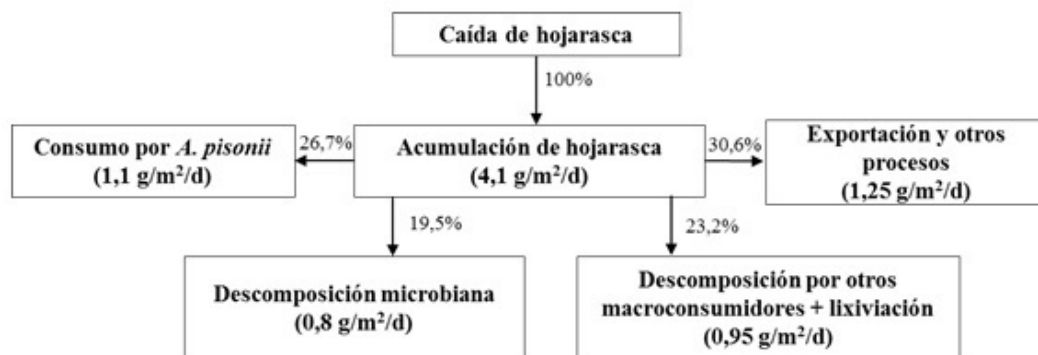
Mediante el método de puntos fue encontrado que en promedio la categoría con mayor frecuencia de ocupación en los estómagos fue materia orgánica amorfa con 43,2%, seguida por la hojarasca de manglar (33,6%), los sedimentos (22,6%) y por último los restos de materia animal (0,6%). Los valores calculados para el IRI mostraron que las categorías más importantes en la dieta de *A. pisonii* fueron materia orgánica amorfa (41,5%) y hojarasca de manglar (35,8%). Las categorías sedimentos y de materia animal mostraron valores de IRI de 22,6% y 0,1%, respectivamente (Tabla 1).

**Contribución de *A. pisonii* a la dinámica de la materia orgánica en el ecosistema.-** En la Figura 4 se representa una estimación de la participación de *A. pisonii* dentro de la dinámica de la materia orgánica en el ecosistema de manglar La Rosita. La contribución promedio de la hojarasca en el suelo del bosque fue de 4,1 g/m<sup>2</sup>/d. A partir de la tasa de descomposición en las bolsas de malla de poro grueso se estimó que un 42,7% (1,75 g/m<sup>2</sup>/d) de este material foliar fue procesado por microorganismos, macro-consumidores, pérdidas por lixiviación y fragmentación mecánica. La descomposición microbiana (hongos y bacterias) se estimó en 19,5% (0,8 g/m<sup>2</sup>/d; tasa de descomposición en las bolsas de malla de poro fino). Por su parte la descomposición por macro-invertebrados (gasterópodos, anfípodos poliquetos, decápodos y otros) y fragmentación mecánica resultó en un 23,2% (0,95 g/m<sup>2</sup>/d). Con

base en los resultados de los experimentos de consumo en el campo se estimó que un 26,0% (1,07 g/m<sup>2</sup>/d, la tasa de consumo multiplicado por la densidad de cangrejos) de la hojarasca almacenada en el suelo del bosque es consumida directamente por *A. pisonii*. En relación con lo anterior, se estima que *A. pisonii* procesa aproximadamente 3,9 toneladas de materia orgánica/ha/año (equivalente a 1,95 tC/ha/año) que se encuentra en el ecosistema en forma de hojarasca de *R. mangle*.

## DISCUSIÓN

**Hojarasca depositada en el manglar.-** La acumulación (“standing stock”) de hojarasca en el suelo del manglar La Rosita mostró una gran variabilidad a lo largo del tiempo. Esta variabilidad puede obedecer a factores biológicos y ambientales que producen la acumulación y exportación de hojarasca en el ecosistema (Twilley *et al.*, 1986; Belmonte *et al.*, 2004; Hossain & Hoque, 2008; Kristensen, 2008; Yáñez-Arancibia *et al.*, 2014; Herrera Silveira *et al.*, 2016). La producción de hojarasca representa el principal aporte de material orgánico que se deposita en el suelo del manglar (Aké-Castillo *et al.*, 2006). En general, se ha reportado que el patrón de caída de hojarasca en los manglares es estacional, relacionado con cambios ambientales, principalmente radiación, temperatura, influencia de las mareas y salinidad (Twilley *et al.*, 1986, 1997; Flores-Verdugo *et al.*, 1990; Day *et al.*, 1996; Barreiro-Guemes, 1999; Tovilla-Hernández & de la Lanza-Espino, 1999; Arreola-Lizárraga *et al.*, 2004; Félix-Pico *et al.*, 2006; Utrera-López & Moreno-Casasola, 2008). En un parche de manglar (Capitán Chico) al sur de la zona estudiada se encontró una fuerte aso-



**FIGURA 4** Diferentes rutas de procesamiento de la hojarasca acumulada (“standing stock”), incluyendo la contribución por el consumo de *A. pisonii* y su exportación, en el manglar La Rosita, estado Zulia, Venezuela.

ciación entre la producción de hojarasca y las precipitaciones (Querales *et al.*, 2011). Estas variaciones temporales en el aporte de hojarasca es muy probable que, en parte, determinen los cambios temporales observados en la hojarasca acumulada en el sedimento del manglar La Rosita. Es importante destacar que en nuestro estudio no se incluyó el período de máxima precipitación en la zona (octubre-noviembre) y, por tanto, no fue considerada la máxima producción de hojarasca.

En adición a los aportes temporales por la caída de hojarasca, las variaciones hidrodinámicas provocadas por el movimiento diario de las mareas pueden resultar en variaciones en los patrones de acumulación y exportación de hojarasca en el ecosistema (Kristensen *et al.*, 2008). El Sistema de Maracaibo presenta unas condiciones hidrodinámicas particularmente complejas debido a la interacción de diferentes factores, tales como mareas, vientos, estratificación y efectos hidrológicos e hidráulicos (Febres & Masciangioli, 2000). El bosque de manglar de La Rosita se ubica dentro del área de influencia de la bahía del Tablazo (ver Fig. 1B), por lo que está afectado por los factores hidrodinámicos que se presentan en este sector, principalmente por el régimen de mareas y el ingreso de las aguas del río Limón.

De este modo, en La Rosita el régimen de mareas es del tipo mezclado con un fuerte componente semi-diurno, llegando a alturas por encima de 1,0 m (Febres & Masciangioli, 2000). Durante el período de muestreo diciembre 2011 – abril 2012, la altura de la marea en pleamar fluctuó entre 110 cm y 150 cm. Aunque no se ha cuantificado hasta el momento, es

muy probable que las corrientes asociadas con las mareas sean un factor muy importante en la movilización y deposición de la hojarasca, y podrían ayudar a explicar las variaciones observadas en la cantidad acumulada en el suelo del ecosistema de La Rosita. El bajo tiempo de retención de la hojarasca en el suelo del manglar (estimado en 17 días) y la alta tasa de reemplazo (21,5 veces al año) es un aspecto importante que fortalece el argumento anterior y que ayuda a explicar el efecto de los movimientos diarios de la marea sobre la movilización, transporte y exportación de la materia orgánica en este ecosistema. Las corrientes de marea que ocurren diariamente pueden promover un tiempo de permanencia corto de la hojarasca en el sedimento del manglar y una tasa rápida de recambio. Existe evidencia en otros manglares donde las inundaciones en el ecosistema, producto de una gran amplitud de las mareas, resultan en elevadas tasas de recambio, debido a un incremento en las tasas de exportación (Twilley *et al.*, 1997; Coronado, 2000).

**Descomposición de la hojarasca.-** La descomposición de la materia orgánica es un proceso importante que controla el flujo de carbono y nutrientes en los manglares (McKee & Faulkner, 2000). En el manglar La Rosita se estimó un procesamiento por descomposición en las bolsas de poro grueso del 42,7% (1,75 g/m<sup>2</sup>/d) de la materia orgánica acumulada (4,1 g/m<sup>2</sup>/d). Esto incluyó el procesamiento por actividad microbiana, consumo por macroinvertebrados, lixiviación y fragmentación mecánica. Parte de este material orgánico procesado por descomposición es incorporado a los sedimentos del manglar,

bien como materia orgánica particulada o como biomasa en los microorganismos e invertebrados que habitan el sedimento. Otra parte es exportada por la acción de las mareas a los ecosistemas circundantes.

En el presente estudio se evidencia que la tasa de descomposición en las bolsas de poro grueso difiere de la producida en las bolsas de poro fino. Estas diferencias fueron notorias desde el inicio al día 14 de incubación cuando en las bolsas de malla de poro fino solo se había perdido un 8,3% y en las mallas de poro grueso un 25,3%. A los 81 días de incubación la pérdida de masa foliar en las bolsas de poro fino fue de 87,5% mientras que en las de poro grueso fue de 98%. Esto permite inferir que la exclusión de macro-consumidores tiene un efecto importante en la tasa de descomposición en el manglar La Rosita. La inclusión en las bolsas de organismos tales como gasterópodos, anfípodos, poliquetos y decápodos se asocia al proceso de descomposición (Middleton & McKee, 2001; Aké-Castillo *et al.*, 2006).

Se estimó que la actividad de los microorganismos durante la descomposición contribuye con un 19,5% (0,8 g/m<sup>2</sup>/d) al procesamiento de la hojarasca acumulada en el sedimento del manglar de La Rosita. En un manglar de Sudáfrica se estimó que alrededor de un 10% de la producción total de hojarasca fue procesada por la actividad microbiana (Rajkaran & Adams, 2007). La relativa alta contribución microbiana a la descomposición de la hojarasca en el manglar La Rosita podría estar respondiendo, tanto a las constantes condiciones de inundación del bosque por la acción frecuente del movimiento de las mareas, como al suministro de nutrientes por la descarga del río Limón en la bahía El Tablazo (ver Fig. 1B). Estos factores, entre otros, han sido reseñados en la literatura como mecanismos que controlan la degradación de la hojarasca en los ecosistemas de manglar (Middleton & McKee, 2001; Kristensen, 2008; Kristensen *et al.*, 2008). Se ha reportado que a pesar del enriquecimiento de materia orgánica de los sedimentos del manglar, parece existir una elevada dependencia entre la descomposición microbiana de la hojarasca y el suministro alóctono de nutrientes, particularmente nitrógeno (Kristensen *et al.*, 2008; Friesen *et al.*, 2018).

Una alta relación carbono/nitrógeno en las hojarasca de *Rhizophora* ha sido previamente documentada (Kristensen *et al.*, 2008). Estos niveles de nitrógeno en la hojarasca de *Rhizophora* sugieren que un aporte alóctono de nitrógeno puede

ser importante para explicar las diferencias en las tasas de descomposición de esta especie entre diferentes localidades. Al comparar los valores de la tasa de descomposición  $k$  con estudios anteriores realizados con métodos similares en manglares estuarinos del Sistema de Maracaibo, y con características semejantes al manglar estudiado, se observa que los valores para la tasa de descomposición de hojarasca de *R. mangle* en el manglar La Rosita ( $k = 0,035/d$ ) son tres y cuatro veces más elevados a los obtenidos por Briceño (2010) y Querales *et al.* (2012) ( $k = 0,009/d$ ). Como se mencionó anteriormente, la influencia del río Limón sobre el manglar La Rosita representa una diferencia importante entre los estudios, lo cual puede significar un mayor aporte de nutrientes y por tanto un incremento de la tasa de descomposición en éste manglar. Lo anterior nos ayuda a explicar las diferencias en las tasas de descomposición entre las zonas comparadas de este sistema estuarino.

**Consumo de hojarasca por *A. pisonii*.**- En el estudio experimental de laboratorio, *A. pisonii* mostró un mayor consumo de hojas senescentes acondicionadas (colonizadas por hongos y bacterias) de *R. mangle*, en comparación al consumo de hojas senescentes no acondicionadas. El consumo de hojas en proceso de descomposición sugiere un aumento de la palatabilidad del material foliar que ha sufrido la lixiviaci3n de compuestos secundarios como los taninos y polifenoles (Lee, 1997). Adem3s, el material se ha ablandado y enriquecido nutricionalmente con la colonizaci3n de microorganismos (hongos, bacterias, microalgas y protozoarios) en una capa mucilaginosa (biopel3cula). El bajo contenido de nitr3geno y alto de taninos de las hojas de mangle (tanto en pie como en la hojarasca) que produce una alta relaci3n carbono/nitr3geno sugiere que el nivel de N no es suficiente para cubrir las necesidades prote3nicas de los cangrejos (Lee, 1997).

Los valores de  $\delta^{15}N$  de los consumidores por lo general son m3s altos que los de su dieta, lo que es utilizado para hacer inferencias sobre las relaciones tr3ficas en estudios ecol3gicos (Vanderklift & Ponsard, 2003). L3pez (2010) en un manglar estuarino venezolano, observ3 a partir de la informaci3n obtenida por la diferencia entre la se3al isot3pica del m3sculo y del est3mago de *A. pisonii* ( $\delta^{15}N$  Aratus -  $\delta^{15}N$  dieta [est3mago]), un enriquecimiento muy bajo o incluso la ausencia de enriquecimiento en este cangrejo. Un bajo enriquecimiento de  $\delta^{15}N$  se ha observado en organismos detrit3voros (Vanderklift & Pon-

sard, 2003).

La especie *A. pisonii* podría suplir estas deficiencias nutricionales con el consumo de hojas colonizadas por hongos y bacterias. En ecosistemas lóticos se ha encontrado que los detritívoros se alimentan preferencialmente de hojas que han sido colonizadas previamente por microorganismos (Graça, 2001). Los hongos y bacterias que colonizan la hojarasca en los ríos poseen enzimas extracelulares capaces de digerir las paredes celulares que facilitan el ablandamiento de la hoja y liberan compuestos que pueden ser asimilados por los detritívoros (Suberkropp *et al.*, 1983; Graça *et al.*, 1993; Jenkins & Suberkropp, 1995). Se ha propuesto que la preferencia observada en cangrejos sesármidos por hojas de manglar parcialmente descompuestas, es causada por la pérdida de taninos y carbono estructural, combinado con un enriquecimiento del valor nutricional (por ejemplo, de nitrógeno) causado por la colonización microbiana durante la descomposición (Lee, 1989; Robertson & Daniel, 1989; Miranda *et al.*, 2017). Sin embargo, esto ha sido cuestionado, dado que aún las hojas de manglar parcialmente descompuestas probablemente son insuficientes para sostener el crecimiento de los cangrejos (Skov & Hartnoll, 2002; Thongtham & Kristensen, 2005). Esto se ha corroborado por análisis de isótopos estables que muestran que los cangrejos son más enriquecidos en  $^{13}\text{C}$  que las hojas de manglar (Bouillon *et al.*, 2002, 2004). Consecuentemente, los cangrejos probablemente suplementan su dieta basada en hojas con fuentes alimenticias ricas en nitrógeno, pero el origen de estas fuentes permanece aún en debate (Kristensen *et al.*, 2010).

La actividad alimenticia de *A. pisonii* ha sido descrita principalmente para el dosel de los árboles y poco se ha documentado sobre esta actividad en el suelo del bosque del manglar, como la que se documenta en este estudio. Aunque inicialmente se había reportado como un herbívoro, recientemente se ha demostrado que es un cangrejo omnívoro que aprovecha de manera oportunista los recursos que proporcione su hábitat (López *et al.*, 2011; López & Conde, 2013; Riley *et al.*, 2014a,b). Dentro de su alimentación, poco se ha documentado acerca de su rol detritívoro. López (2010) encontró que la materia orgánica del detritus constituye una categoría importante en la alimentación de este cangrejo. En este sentido, los resultados obtenidos en el manglar La Rosita indican que las poblaciones de *A. pisonii* consumen principalmente detritus en

forma de materia orgánica amorfa, hojarasca de manglar y sedimento.

Debido a que *A. pisonii* fragmenta y desmenuza el alimento al ingerirlo se dificulta el análisis morfológico del contenido estomacal. López (2010) utilizando isótopos estables encontró en un manglar estuarino del estado Falcón (Venezuela) que la señal isotópica de músculo y estómago (dieta) de esta especie se encuentran más cercanas a las hojas y al detritus. Lo anterior sustenta la contribución detritívora de *A. pisonii* en el manglar estudiado. Las hojas y el detritus del manglar al parecer son los rubros con mayor contribución a la dieta de los cangrejos en los manglares estuarinos con un buen desarrollo estructural, como es el caso del manglar La Rosita ubicado en el sector Uruba-El Tablazo (Medina & Barboza, 2000, 2003). La contribución de la categoría animal a la dieta de *A. pisonii* fue baja en este estudio. Algunos fragmentos de crustáceos y huesos de peces fueron observados con muy baja frecuencia en los estómagos. Recientemente se ha reportado la depredación del arácnido *Hibana talmina* por parte de *A. pisonii* en un manglar del Caribe colombiano (Galvis *et al.*, 2019). Éste estudio abarcó un período seco y ello explicaría una dieta restringida a pocos recursos. Es probable que una mayor diversificación de la dieta ocurra durante la época de lluvias como ha sido sugerido por López & Conde (2013) en cangrejos de la misma especie, que habitan manglares con gran desarrollo estructural en zonas estuarinas y marinas venezolanas.

#### **Contribución de *A. pisonii* a la dinámica de la materia orgánica en el ecosistema.-**

El presente estudio permitió estimar la contribución de *A. pisonii* a la dinámica de materia orgánica en el ecosistema de manglar La Rosita. De allí, se desprende que aproximadamente un 26% de la hojarasca almacenada en el piso del bosque es consumida directamente por *A. pisonii* (Fig. 4). Este resultado destaca la importancia de la participación de este cangrejo en el procesamiento de la hojarasca en el manglar La Rosita. López *et al.* (2011) estima una contribución de hojas (11-76%) y detritus (0-78%) en la dieta de *A. pisonii* en un manglar estuarino del noroccidente venezolano con características similares al manglar La Rosita. Robertson (1986) identificó que los cangrejos sesármidos podían remover, por consumo o por traslado a sus madrigueras, al menos un 28% de la hojarasca producida en un bosque mixto de *Rhizophora* al noreste de Australia. En un manglar estuarino de

Sudáfrica se estimó que los cangrejos utilizaban un 47% de la hojarasca acumulada sobre el sedimento (Rajkaran & Adams, 2007). La dependencia exacta de los cangrejos sesármidos sobre la hojarasca del manglar varía de acuerdo a la especie y a los sitios considerados (Cannicci *et al.*, 2008; Kristensen, 2008; Shanij *et al.*, 2016). Bouillon *et al.* (2004) proponen un rango realista entre 30 al 60% para cangrejos sesármidos. Aunque la estimación de la fracción de hojarasca removida por los cangrejos puede ser altamente variable, el valor estimado en el presente estudio puede ser considerado una remoción importante aún con bajos valores de biomasa de los cangrejos.

Es importante destacar que solo entre los microorganismos y el consumo por *A. pisonii* se procesa alrededor del 46% de la materia orgánica depositada sobre el bosque de manglar, lo que representa un relevante aporte de materia orgánica a los sedimentos y al ecosistema circundante. Además, demuestra la importancia de *A. pisonii* como punto de enlace en el proceso de transformar materia orgánica particulada gruesa en materia orgánica particulada fina; lo cual provee de alimento a otros consumidores dentro de la red trófica. De igual forma, no se puede pasar por alto que algunos autores afirman que entre el 30% y 50% de la materia orgánica presente en las hojas de mangle está compuesto por materiales solubles en el agua (Heald, 1971; Cundell *et al.*, 1979; Fell *et al.*, 1980; Woodroffe, 1982), lo que otorga mayor importancia a la participación de *A. pisonii* en el ecosistema. De acuerdo a nuestras estimaciones, *A. pisonii* contribuye con 1,95 tC/ha/año que sirve de subsidio al manglar.

Realizando una síntesis general de los resultados del presente estudio, se puede indicar que *A. pisonii* cumple un importante papel en el procesamiento de la materia orgánica en el manglar La Rosita. La función de este cangrejo como detritívoro representa un substancial aporte en el proceso de transformar la materia orgánica particulada; que a su vez es indispensable para la alimentación de numerosos organismos acuáticos en sus estadios jóvenes y larvales. Además, sirve de enlace entre los productores primarios (manglares) y los consumidores finales, ya que los pequeños animales que se alimentan de la materia orgánica particulada fina sirven de sustento para animales de mayor talla como peces, camarones, cangrejos, entre otros; que luego son consumidos por los seres humanos. La zona de estudio es un área de abundante pesca de camarones y algunas especies de peces, así como del cangrejo azul, *Ca-*

*llinectes sapidus* (*obs. pers.*). Por lo que indirectamente, la presencia de *A. pisonii* en el área es un elemento clave para mantener la estructura trófica que permite a los habitantes del sector La Rosita llevar a cabo su actividad de pesca, de la cual dependen económicamente de manera directa o indirecta.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Departamento de Biología de la Facultad Experimental de Ciencias de la Universidad del Zulia por permitir utilizar las facilidades de sus instalaciones para la realización de este trabajo. A los profesores Nicanor Cifuentes y José Rojas por sus comentarios y recomendaciones. A los estudiantes Bettsiree Morillo Perozo, Luis Hernández, Rafael Sánchez, Juan Carlos Arias y Raúl Pirela por su acompañamiento y colaboración en las salidas de campo. Al señor Jorge Eliecer por permitirnos utilizar su casa de habitación en el pueblo de La Rosita durante el trabajo de campo. Así mismo, se extiende un agradecimiento especial al Editor Académico asignado y a los tres revisores anónimos que amable y desinteresadamente contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

## CONFLICTOS DE INTERÉS

Los autores de este trabajo certifican que José E. Rincón es miembro del equipo editorial de la revista *Ecotrópicos* y que esto no alteró ni condicionó el cumplimiento de las políticas y criterios editoriales de la revista.

## ABSTRACT

**Contribution of *Aratus pisonii* (Arthropoda: Sesarmidae) to leaf litter processing in a mangrove forest at northwestern of Venezuela.** In order to determine the contribution of the mangrove tree crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) on organic matter processing across a patch of mangrove forest located in La Rosita sector, Mara municipality, from Zulia state, we determined the feeding rate of litter from the red mangrove (*Rhizophora mangle*) under field and laboratory conditions. To do this, we determined the leaf litter decomposition rates (k) using both fine and coarse mesh bags, as well as the leaf litter standing stock and the diet composi-

tion of *A. pisonii*. The population density of crabs was estimated using capture-recapture sampling. The half-life ( $T_{50}$ ) in the bags with fine pore size was 43 days with a  $k$  equal to 0.016 g/d ( $r^2 = 0.92$ ), while in coarse pore size bags the  $T_{50}$  was 19 days, the  $k$  was equal to 0.035 g/d ( $r^2 = 0.97$ ). The *in situ* daily consumption of leaf litter was 0.037 g/animal/d (1.1 g/m<sup>2</sup>/d). The relative importance index showed amorphous organic matter (41.5%), mangrove leaves (35.85%) and sediment (22.6%) as the most important items in the crab stomach. Only in six of 74 individuals analyzed were found animal remains, representing an occurrence frequency of 8.4%. The percentage of empty stomachs was 16.21%. Our results showed that *A. pisonii* processed 1.95 tC/ha/year, approximately, contributing with a 26% of the organic matter processing in this mangrove forest.

**KEYWORDS:** Tree crab, leaf litter consumption, population density, organic matter decomposition, feeding habits.

## REFERENCIAS

- Aké-Castillo JA, Vazquez G & López-Portillo J. 2006. Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiología* **559**: 101–111.
- Arreola-Lizárraga JA, Flores-Verdugo FJ & Ortega-Rubio A. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic botany* **79**: 137–143.
- Bärlocher F. 2005. Leaf mass loss estimated by litter bag technique. En: Graça M, Barlocher F & Gessner M (Eds.) *Methods to study litter decomposition*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 37–42.
- Barreiro-Guemes M. 1999. Mangrove leaf litter input and foliage renovation of an estuarine system in southeast Mexico. *Revista de Biología Tropical* **47**: 729–737.
- Beever JW, Simberloff D & King LL. 1979. Herbivory and predation by the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. *Oecologia* **43**: 317–328.
- Belmonte DEO, Hernández CT, Vester HFM & Legorreta TÁ. 2004. Flujo de materia en un manglar de la costa de Chiapas, México. *Madera y Bosques* **10**: 45–61.
- Bouillon S, Koedam N, Raman A & Dehairs F. 2002. Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia* **130**: 441–448.
- Bouillon S, Moens T, Overmeer I, Koedam N & Dehairs F. 2004. Resource utilization patterns of epifauna from mangrove forests with contrasting inputs of local versus imported organic matter. *Marine Ecology Progress Series* **278**: 77–88.
- Briceño J. 2010. *Variación temporal de producción y descomposición de la hojarasca de Rhizophora mangle presente en el manglar de Punta de Palmas, Municipio Miranda Estado Zulia*. Trabajo Especial de Grado, Licenciatura en Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela.
- Brogim RA & Lana P. 1997. Espectro alimentar de *Aratus pisonii*, *Chasmagnathus granulata* e *Sesarma rectum* (Decapoda, Grapsidae) em um manguezal da Baía de Paranaguá, Paraná. *Iheringia Série Zoológica* **83**: 35–43.
- Brower J, Jar J & Von Ende C. 1990. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. 3th Edition. W.C. Brown Publishers, Michigan, USA.
- Brown S & Lugo AE. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* pp. 161–187.
- Cannicci S, Burrows D, Fratini S, Smith III TJ, Offenberg J & Dahdouh-Guebas F. 2008. Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: a review. *Aquatic botany* **89**: 186–200.
- Clarke KR, Gorley R, Somerfield PJ & Warwick R. 2014. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd Edition. Primer-E Ltd, Plymouth, UK.
- Coronado C. 2000. *Litterfall dynamics and nutrient cycling in mangrove forests of Southern Everglades, Florida and Terminos Lagoon, Mexico*. PhD Dissertation, Department of Oceanography and Coastal Sciences, Louisiana State University, Louisiana, USA.
- Cundell A, Brown M, Stanford R & Mitchell R. 1979. Microbial degradation of *Rhizophora mangle* leaves immersed in the sea. *Estuarine and coastal marine Science* **9**: 281–286.
- Day J, Coronado-Molina C, Vera-Herrera F, Twilley R, Rivera-Monroy V, Alvarez-Guillen H, Day R & Conner W. 1996. A 7 year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* **55**: 39–60.
- Díaz H & Conde J. 1988. On the food sources for the mangrove tree crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidae). *Biotropica* **20**: 348–350.

- Erickson AA, Feller IC, Paul VJ, Kwiatkowski LM & Lee W. 2008.** Selection of an omnivorous diet by the mangrove tree crab *Aratus pisonii* in laboratory experiments. *Journal of Sea Research* **59**: 59–69.
- Ewel JJ, Madriz A & Tosi J. 1968.** *Zonas de vida de Venezuela: Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. 2da Edición. Ministerio de Agricultura y Cria, Dirección de Investigación, Caracas, Venezuela.
- Febres G & Masciangioli P. 2000.** Hidrografía del sistema de Maracaibo. En: **Rodríguez G** (Ed.) *El Sistema de Maracaibo*, 2da. Edición. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela, pp. 33–59.
- Félix-Pico E, Holguin-Quiñones OE, Hernandez-Herrera A & Flores-Verdugo F. 2006.** Producción primaria de los mangles del Estero El Conchalito en Bahía de La Paz (Baja California Sur, México). *Ciencias marinas* **32**: 53–63.
- Fell J, Master I & Newell S. 1980.** Laboratory model of the potential role of fungi in the decomposition of red mangrove *Rhizophora mangle* leaf litter. En: **Tenore K & Coull B** (Eds.) *Marine benthic dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, USA, pp. 359–372.
- Feller IC & Chamberlain A. 2007.** Herbivore responses to nutrient enrichment and landscape heterogeneity in a mangrove ecosystem. *Oecologia* **153**: 607–616.
- Feller IC, Chamberlain AH, Piou C, Chapman S & Lovelock CE. 2013.** Latitudinal patterns of herbivory in mangrove forests: consequences of nutrient over-enrichment. *Ecosystems* **16**: 1203–1215.
- Ferreira AC & Lacerda LD. 2016.** Degradation and conservation of Brazilian mangroves, status and perspectives. *Ocean & Coastal Management* **125**: 38–46.
- Flores-Verdugo F, González-Farías F, Ramírez-Flores O, Amezcua-Linares F, Yáñez-Arancibia A, Alvarez-Rubio M & Day J. 1990.** Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* **13**: 219–230.
- Friesen SD, Dunn C & Freeman C. 2018.** Decomposition as a regulator of carbon accretion in mangroves: a review. *Ecological Engineering* **114**: 173–178.
- Fuenmayor W, Strauss E & Romero J. 1997.** *Geografía Física de Venezuela*. Ediciones de la Universidad del Zulia (Ediluz), Maracaibo, Venezuela.
- Galvis W, Gabb A & Vergara-Moreno D. 2019.** First observation of arachnid predation (Araneae: Anyphaenidae: *Hibana talmina*) by a crustacean (Brachyura: Sesarmidae: *Aratus pisonii*). *Invertebrate Zoology* **16**: 405–408.
- Gosz JR, Likens GE & Bormann FH. 1973.** Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological monographs* **43**: 173–191.
- Graça M, Maltby L & Calow P. 1993.** Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*. *Oecologia* **96**: 304–309.
- Graça MA. 2001.** The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams: A review. *International Review of Hydrobiology* **86**: 383–393.
- Harmon M, Nadelhoffer K & Blair J. 1999.** Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. En: **Robertson G, Coleman D, Bledsoe C & Sollins P** (Eds.) *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*, Oxford University Press, New York, USA, pp. 202–240.
- Hartnoll R. 1988.** Chapter 2: Evolution, Systematic and Geographical Distribution. En: **Burggren W & McMahon B** (Eds.) *Biology of the land crabs*, Cambridge University Press, New Cambridge, UK, pp. 6–53.
- Heald EJ. 1971.** The production of organic detritus in a south Florida estuary. *University of Miami Sea Grant Sea Grant Technical Bulletin* **6**: 1–116.
- Herrera Silveira JA, Camacho Rico A, Pech E, Pech M, Ramírez Ramírez J & Teutli Hernández C. 2016.** Dinámica del carbono (almacenes y flujos) en manglares de México. *Terra Latinoamericana* **34**: 61–72.
- Hossain M & Hoque AF. 2008.** Litter production and decomposition in mangroves: A review. *Indian Journal of Forestry* **31**: 227–238.
- Jenkins CC & Suberkropp K. 1995.** The influence of water chemistry on the enzymatic degradation of leaves in streams. *Freshwater Biology* **33**: 245–253.
- Kaplan EH. 1988.** *A field guide to southeastern and Caribbean seashores: Cape Hatteras to the Gulf Coast, Florida, and the Caribbean*. Houghton Mifflin Harcourt, New York, USA.
- Kauffman JB, Donato DC et al. 2012.** *Protocols for the measurement, monitoring and reporting of structure, biomass, and carbon stocks in mangrove forests*. Working Paper 86. Center for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia.
- Koch V & Nordhaus I. 2010.** Feeding ecology and ecological role of North Brazilian mangrove crabs. En: **Saint-Paul U & Schneider H** (Eds.) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*, Springer, Berlin, Germany, pp. 265–273.



- Kristensen DK, Kristensen E & Mangion P. 2010.** Food partitioning of leaf-eating mangrove crabs (Sesarminae): Experimental and stable isotope ( $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$ ) evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **87**: 583–590.
- Kristensen E. 2008.** Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of sea Research* **59**: 30–43.
- Kristensen E, Bouillon S, Dittmar T & Marchand C. 2008.** Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. *Aquatic botany* **89**: 201–219.
- Lee S. 1989.** The importance of sesarminae crabs *Chiromanthes* spp. and inundation frequency on mangrove (*Kandelia candel* (L.) Druce) leaf litter turnover in a Hong Kong tidal shrimp pond. *Journal of experimental marine biology and ecology* **131**: 23–43.
- Lee S. 1997.** Potential trophic importance of the faecal material of the mangrove sesarminae crab *Sesarma messa*. *Marine ecology progress series* **159**: 275–284.
- López B. 2010.** *Ecología trófica y energética del cangrejo de mangle Aratus pisonii (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) (H. Milne Edwards)*. Tesis Doctoral, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela.
- López B, Barreto MB & Conde JE. 2011.** Caracterización de los manglares de zonas semiáridas en el noroccidente de Venezuela. *Interciencia* **36**: 888–893.
- López B & Conde JE. 2013.** Dietary variation in the crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837)(Decapoda, Sesarminidae) in a mangrove gradient in northwestern Venezuela. *Crustaceana* **86**: 1051–1069.
- Lugo AE & Snedaker SC. 1974.** The ecology of mangroves. *Annual review of ecology and systematics* **5**: 39–64.
- MARN. 1985.** *Atlas de la vegetación de Venezuela*. 1era Edición. Dirección General de Información e Investigación del Ambiente, Dirección de suelos, Vegetación y Fauna, División de Vegetación, Caracas, Venezuela, 109 pp.
- McKee KL & Faulkner PL. 2000.** Restoration of biogeochemical function in mangrove forests. *Restoration Ecology* **8**: 247–259.
- Medina E & Barboza F. 2000.** Los manglares del sistema de Maracaibo. En: **Rodríguez G** (Ed.) *El Sistema de Maracaibo*, 2da. Edición. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela, pp. 175–182.
- Medina E & Barboza F. 2003.** Manglares del sistema del lago de Maracaibo: Caracterización fisiográfica y ecológica. *Ecotrópicos* **16**: 75–82.
- Méndez N. 2002.** *Caracterización de los artrópodos asociados a la hojarasca en el bosque de manglar en la ciénaga de los Olivitos, Estado Zulia, Venezuela*. Tesis de Maestría, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela.
- Middleton B & McKee K. 2001.** Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *Journal of Ecology* **171**: 818–828.
- Miranda JF, Mendoza-Carranza M, Sánchez AJ & Barba E. 2017.** Selective foraging of *Aratus pisonii* (Arthropoda: Sesarminidae) on mangrove leaves in laboratory experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **488**: 38–43.
- Mitsch W & Gosselink J. 2015.** *Wetlands*. 5th Edition. Wiley Press, New Jersey, USA, 456 pp.
- Parra-Pardi G. 1979.** *Estudio Integral sobre la Contaminación del Lago de Maracaibo y sus Afluentes. Parte II. Evaluación del Proceso de Eutrofización*. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables (MARN), Caracas, Venezuela, 222 pp.
- Querales Y. 2009.** *Variación temporal de la producción y descomposición de hojarasca de Rhizophora mangle presente en el manglar de Punta Capitán Chico, estado Zulia*. Trabajo Especial de Grado, Licenciatura en Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela.
- Querales Y, Barboza F & Briceño J. 2011.** Producción de hojarasca de *Rhizophora mangle* en el manglar de punta capitán Chico, Estado Zulia-Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* **45**: 181–194.
- Querales Y, Barboza F, Briceño J & Medina E. 2012.** Descomposición de material foliar de *Rhizophora mangle* en el manglar de Punta Capitán Chico, Estado Zulia, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* **46**: 3–19.
- Rajkaran A & Adams JB. 2007.** Mangrove litter production and organic carbon pools in the Mngazana Estuary, South Africa. *African Journal of Aquatic Science* **32**: 17–25.
- Ray R, Michaud E, Aller R, Vantrepotte V, Gleixner G, Walker R, Devesa J, Le Goff M, Morvan S & Thouzeau G. 2018.** The sources and distribution of carbon (DOC, POC, DIC) in a mangrove dominated estuary (French Guiana, South America). *Biogeochemistry* **138**: 297–321.
- Riley ME, Johnston CA, Feller IC & Griffen BD. 2014a.** Range expansion of *Aratus pisonii* (mangrove tree crab) into novel vegetative habitats. *Southeastern Naturalist* **13**: N43–N48.

- Riley ME, Vogel M & Griffen BD. 2014b.** Fitness-associated consequences of an omnivorous diet for the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. *Aquatic Biology* **20**: 35–43.
- Rincón J. 2013.** Pasado, presente y perspectivas de la eutrofización del Lago de Maracaibo. En: **Rincón J & Boves M** (Eds.) *Eutrofización del Lago de Maracaibo: Pasado, Presente y Perspectivas*, Ediciones de la Universidad del Zulia (Ediluz), Maracaibo, Venezuela, pp. 5–26.
- Rivas Z, Sánchez J, Troncote F, Márquez R, de Medina HL, Colina M & Gutiérrez E. 2009.** Nitrógeno y fósforo totales de los ríos tributarios al sistema Lago de Maracaibo, Venezuela. *Interciencia* **34**: 308–314.
- Robertson A. 1986.** Leaf-burying crabs: their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests (*Rhizophora* spp.) in northeastern Australia. *Journal of experimental marine biology and ecology* **102**: 237–248.
- Robertson A & Daniel P. 1989.** The influence of crabs on litter processing in high intertidal mangrove forests in tropical Australia. *Oecologia* **78**: 191–198.
- Rodríguez G & Morales F. 2000.** Las comunidades bentónicas del Sistema de Maracaibo. En: **Rodríguez, G** (Ed.) *El Sistema de Maracaibo*, 2da. Edición. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela, pp. 75–85.
- Shanij K, Praveen V, Suresh S, Oommen MM & Nayar T. 2016.** Leaf litter translocation and consumption in mangrove ecosystems: the key role played by the sesarmid crab *Neosarmatium malabaricum*. *Current science* **110**: 1969–1976.
- Sierra-Rozo O, Mancera J & Santos-Martínez A. 2009.** Velocidad de descomposición de la hojarasca en diferentes sustratos de manglar durante la época de lluvias en San Andrés Isla, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* **38**: 59–84.
- Skov MW & Hartnoll RG. 2002.** Paradoxical selective feeding on a low-nutrient diet: why do mangrove crabs eat leaves? *Oecologia* **131**: 1–7.
- Stevens B, Armstrong D & Cusimano R. 1982.** Feeding habits of the Dungeness crab *Cancer magister* as determined by the index of relative importance. *Marine Biology* **72**: 135–145.
- Suberkropp K, Arsuffi TL & Anderson JP. 1983.** Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Applied and environmental microbiology* **46**: 237–244.
- Templeton W, Sutton E, Bean R, Arnett R, Blaylock J, Wildung R & Moore H. 1975.** Oil pollution studies on Lake Maracaibo, Venezuela. En: *Conference on Prevention and Control of Oil Pollution: Proceedings (March 1975, San Francisco, California)*. American Petroleum Institute, pp. 489–496.
- Thongtham N & Kristensen E. 2005.** Carbon and nitrogen balance of leaf-eating sesarmid crabs (*Neopisesarma versicolor*) offered different food sources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **65**: 213–222.
- Thongtham N, Kristensen E & Puangprasan SY. 2008.** Leaf removal by sesarmid crabs in Bangrong mangrove forest, Phuket, Thailand; with emphasis on the feeding ecology of *Neopisesarma versicolor*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **80**: 573–580.
- Tovilla-Hernández C & de la Lanza-Espino G. 1999.** Ecología, producción y aprovechamiento del Mangle *Conocarpus erectus* L., en Barra de Tecoanapa Guerrero, México. *Biotropica* **31**: 121–134.
- Twilley R, Snedaker SC, Yanez-Arancibia A & Medina E. 1996.** Biodiversity and ecosystem processes in tropical estuaries: perspectives of mangrove ecosystems. En: **Mooney H, Cushman H, Medina E, Sala O & Schulze E** (Eds.) *Biodiversity and ecosystem functions: a global perspective*, John Wiley Sons Ltd, New York, USA, p. 327–370.
- Twilley RR. 1988.** Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters. En: **Jansson B** (Ed.) *Coastal-offshore ecosystem interactions*, Springer, Berlin, Germany, pp. 155–180.
- Twilley RR, Pozo M, Garcia VH, Rivera-Monroy VH, Zambrano R & Boderó A. 1997.** Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary, Ecuador. *Oecologia* **111**: 109–122.
- Twilley RW, Lugo AE & Patterson-Zucca C. 1986.** Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology* **67**: 670–683.
- Utrera-López ME & Moreno-Casasola P. 2008.** Mangrove litter dynamics in la mancha Lagoon, Veracruz, Mexico. *Wetlands Ecology and Management* **16**: 11–22.
- Vanderklift MA & Ponsard S. 2003.** Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}N$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**: 169–182.
- Warner G. 1967.** The life history of the mangrove tree crab, *Aratus pisoni*. *Journal of Zoology* **153**: 321–335.
- Woodroffe C. 1982.** Litter production and decomposition in the New Zealand mangrove, *Avicennia marina* var. *resinifera*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **16**: 179–188.

**Yáñez-Arancibia A, Day JW, Twilley RR & Day RH. 2014.**

Manglares: ecosistema centinela frente al cambio climático, Golfo de México. *Madera y bosques* **20**: 39–75.

**Zacharia P, Abdurahiman K & Mohamed K. 2004.**

Methods of stomach content analysis of fishes. En: **Mohamed K** (Ed.) *Towards Ecosystem Based Management of Marine Fisheries—Building Mass Balance Trophic and Simulation Models*, Winter School on Ecosystem Based Management of Marine Fisheries-Technical Notes, Kerala, India, pp. 148–158.