

## MORFOMETRÍA Y CRECIMIENTO POBLACIONAL DE *Minuca rapax* (CRUSTACEA, DECAPODA) EN EL BOSQUE DE MANGLAR DEL RÍO SAN JUAN, ESTADO MONAGAS, VENEZUELA

Carlos Pereira<sup>1</sup> y José Vicente García<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Postgrado de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

<sup>2</sup>Gerencia de Ambiente, PDVSA Intevep, S.A. Caracas, Venezuela. Código postal 1020  
carlosjpereyra@gmail.com

### RESUMEN

Se presenta una contribución al conocimiento de la biología del cangrejo violinista *Minuca rapax*, mediante un estudio morfométrico y de parámetros de crecimiento poblacional en el caño Francés del río San Juan, estado Monagas. El análisis morfométrico se realizó con muestras obtenidas en cuatro campañas entre 2012 y 2013. Se analizó la proporción sexual y las relaciones talla-peso, y se estimaron los parámetros de crecimiento poblacional mediante el uso del programa FiSAT II. Se obtuvo un aumento progresivo de la abundancia de *M. rapax* durante las cuatro campañas. Espacialmente, se observó mayor abundancia en las estaciones más alejadas del caño principal. Se evidencia una población dominada por los machos, un aumento progresivo en el reclutamiento y una similitud en la estructura de tallas en ambos sexos. *M. rapax* presentó un crecimiento isométrico en el caso de los machos y alométrico en el caso de las hembras (usando la ecuación de Ricker). En cuanto a los parámetros de crecimiento, se obtuvo una longitud asintótica ( $L_{\infty} = 20,62$  mm para las hembras y  $L_{\infty} = 21,89$  para los machos) similar a la estimada en otros estudios con otras poblaciones de *M. rapax*; pero una tasa de crecimiento y edad límite mayor. La población presentó curvas de crecimiento en longitud y peso diferentes para ambos sexos.

**Palabras clave:** crecimiento poblacional, crustáceos, manglar, morfometría.

### Abstract

#### Morphometry and population growth of *Minuca rapax* (Crustacea, Decapoda) in the mangrove forest of San Juan river, Monagas state, Venezuela

A contribution to the knowledge of the biology of the mudflat fiddler *Minuca rapax* is presented through a study about morphometry and population growth in Caño Francés, San Juan river, Monagas state. The morphometric analysis was carried out with samples obtained in four campaigns in 2012 and 2013. The sexual proportion and length-weight relationships were analyzed and population growth parameters were estimated using the program FiSAT II. A progressive increase in the abundance of *M. rapax* was obtained during the four seasons. Spatially, greater abundance was observed in the stations further away from the main stream. There is evidence of a population dominated by males, a progressive increase in recruitment, and similarity in the size structure in both sexes. *M.*

*rapax* showed allometric growth in females and isometric growth in males (using the Ricker equation). Regarding growth parameters, an asymptotic length was obtained ( $L_{\infty} = 20.62$  mm for females and  $L_{\infty} = 21.89$  for males), similar to that estimated in other studies with other populations of *M. rapax*; but with a higher growth rate and age limit. The population presented different growth curves in length and weight for both sexes.

**Keywords:** population growth, crustaceans, mangrove, morphometry.

## INTRODUCCIÓN

Uno de los parámetros biológicos de mayor importancia en el estudio de las especies es el crecimiento. En el caso particular de los crustáceos, este se observa como un proceso discontinuo que ocurre por saltos, debido a que el exoesqueleto, por su rigidez, debe ser desechado para aumentar su tamaño y el organismo debe generar uno nuevo (Tresierra y Culquichicón, 1993; Petriella y Boschi, 1997). Otro fenómeno importante en el crecimiento de los crustáceos es la alometría, en la cual las estructuras corporales crecen en diferentes proporciones a medida que el individuo aumenta de tamaño (Chapman, 1969).

De manera general, el crecimiento de los crustáceos se evalúa con métodos basados en el cálculo de biomasa o mediciones de su longitud, debido a que la determinación de la edad estimada tradicionalmente para peces es muy complicada en este tipo de organismos (Sparre y Venema, 1997). Por tal razón, los métodos basados en la talla requieren de la medición precisa de la longitud y peso de los individuos, además del desarrollo de relaciones matemáticas apropiadas entre estas variables (Díaz *y col.*, 2001). Es importante considerar que la mayoría de las funciones alométricas desarrolladas para los crustáceos corresponden a las fases explotadas de sus poblaciones, pues son el resultado del análisis de datos provenientes de la pesca. Como consecuencia de esto, los patrones de alometría a través de la totalidad del ciclo de vida del individuo permanecen siendo poco conocidos (Díaz *y col.*, 2001).

Al respecto, se quieren conocer los parámetros de crecimientos del cangrejo de la especie *Minuca rapax* que habita en el mangle cercano al margen del río San Juan. Los cangrejos del género *Minuca*, anteriormente *Uca*, son comúnmente conocidos como violinistas. Por lo general, son marinos aunque pueden conseguirse en estuarios; pertenecen a la familia Ocypodidae, son detritívoros y muy abundantes en el Mar Caribe (Prieto *y col.*, 2004). Los machos tienen una quela de mayor tamaño, usada en rituales de apareamiento y para el combate, mientras que las quelas de las hembras son similares en tamaño (Crane, 1975).

Los cangrejos violinistas comparten muchas características morfológicas y de comportamiento pero la identificación de las especies se suele hacer fácilmente a través del examen de la quela. En el caso de *M. rapax*, el centro de la palma es casi lisa con gránulos muy pequeños (Crane,

1975). Adicionalmente, posee un proceso digital corto en el gonópodo, el cual nace cerca del ápice y está separado del cuerpo (López y Pereira, 1996). La especie *Minuca rapax* se distribuye desde el noreste de Florida, a través del Golfo de México hasta Santa Catarina, Brasil. En Venezuela, se distribuye en toda la costa, incluyendo el archipiélago de los Roques y la isla La Blanquilla (Rodríguez, 1980; Carmona y Conde, 1995; Prieto *y col.*, 2004), así como en zonas estuarinas, incluyendo el Delta del Orinoco (López y Pereira, 1996; Pereira *y col.*, 2009).

En cuanto al estudio de los parámetros de crecimiento de los crustáceos en Venezuela, se pueden citar los trabajos de Prieto *y col.* (2004), quienes estudiaron los aspectos morfométricos de *Minuca rapax* en la laguna de Bocaripo, estado Sucre, el de Castillo *y col.* (2011) sobre el crecimiento del cangrejo *Callinectes danae* en la isla de Margarita y el de López-Sánchez *y col.* (2016) sobre la variabilidad morfométrica de *Aratus pisonii* en cinco bosques de manglar localizados en la zona noroeste del país. Dada la escasa información científica en el país relacionada al crecimiento de los crustáceos, se realiza un estudio sobre la morfometría y parámetros de crecimiento de *Minuca rapax* en los caños Francés y Dos Aguas del río San Juan en el estado Monagas.

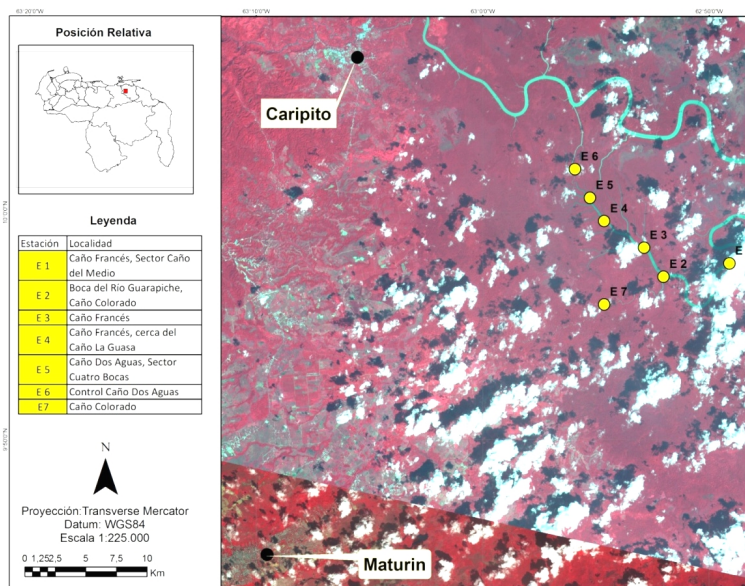
## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Área de estudio.** La cuenca de los ríos Guarapiche y San Juan está localizada en el estado Monagas, al noreste de Venezuela. Cuenta con 21.000 Km<sup>2</sup> y es considerada la cuenca exorreica más pequeña del territorio nacional (Lasso *y col.*, 2010). Está constituida por ríos que nacen en la vertiente Sur de la Serranía del Turimiquire y las sabanas de mesa al Oeste. Estos ríos presentan fondos pedregosos y en el piedemonte, se encuentran acompañados de un bosque de galería moderadamente alto. A medida que se acercan a las planicies bajas, se hacen lentos con fondos fangosos y bosques siempre verdes (Lasso *y col.*, 2010). En su confluencia con el río San Juan y por efecto de las mareas, la vegetación arbustiva es sustituida por un bosque de manglar muy denso y herbazales estuarinos hasta su desembocadura en la zona costera del Golfo de Paria (Huber y Alarcón, 1988).

En el caso particular de este estudio, se seleccionaron seis estaciones a lo largo del río Guarapiche y los caños Francés y Dos Aguas, que desembocan en el río San Juan (Figura 1). Estos caños forman parte de la región natural Planicie Cenagosa Nororiental del Delta del Orinoco, lo que le imprime un importante valor ecológico. Sin embargo, este abanico deltaico está constituido por el área ubicada entre el caño Mánamo y el denominado Río Grande del Orinoco (González, 2011). Las coordenadas de las estaciones de muestreo se muestran en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Coordenadas geográficas de las estaciones de muestreo.

Estación	Localidad	Geográficas	UTM (Datum WGS-84)
E 1	Caño Francés, Sector Caño del Medio	N9°57'23,4" O62°48'44,0"	20 P E520583; N1100610
E 2	Boca del río Guarapiche Caño Colorado	N9°56'57,2" O62°52'07,9"	20 P E514373; N1099802
E 3	Caño Francés	N9°58'13,0"	20 P E512673; N1102130
E 4	Caño Francés, cerca del Caño La Guasa	N9°59'27,9" O62°54'51,4"	20 P E509394; N1104429
E 5	Caño Dos Aguas, Sector Cuatro Bocas	N10°00'30,3" O62°55'39,9"	20 P E507920; N1106344
E6	Caño Colorado	N 9°55'52,5" O 62°54'05,1"	20 P 510046; N1097529

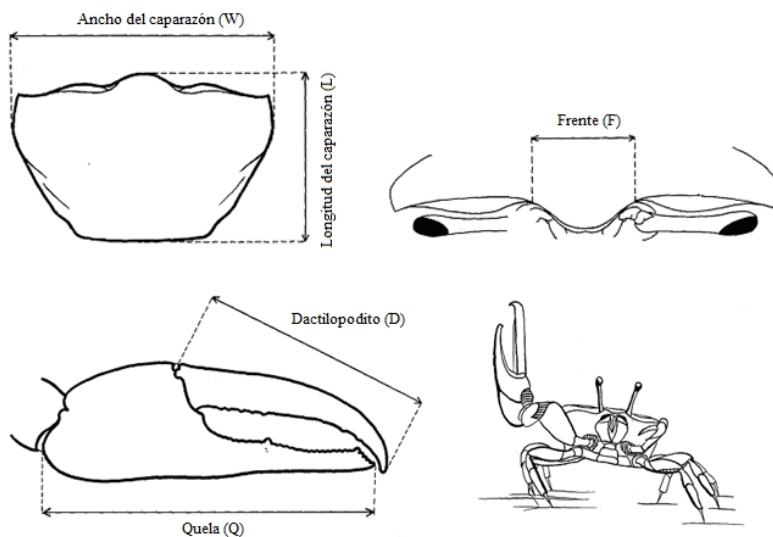


**Figura 1.** Ubicación de las estaciones de muestreo entre en los caños Francés y Dos Aguas (Imagen multispectral Spot 5-huso 20 – Datum REGVEN).

**Captura de los organismos.** Se realizaron cuatro campañas de muestreo en junio y septiembre de 2012 y marzo y julio de 2013. En cada estación, se realizó la captura manual de cangrejos desde el borde de la comunidad del manglar adyacente al caño de marea hasta 15 metros hacia

el interior del bosque. La abundancia de la especie fue estandarizada a 1 h en capturas por unidad de esfuerzo (CPUE). Una vez terminada la etapa de captura, los organismos fueron fijados con formalina al 5 % o etanol al 90 % v/v en envases plásticos y trasladados al laboratorio de Ecotoxicología de PDVSA Intevep.

**Obtención de datos.** Para la identificación de los crustáceos, se utilizaron las claves taxonómicas de Holthuis (1952), Chace y Hobbs (1969) y Crane (1975). Posteriormente, se seleccionaron los individuos pertenecientes a la especie *Minuca rapax* y se elaboró una matriz de abundancia, riqueza y sexo de los organismos por estación y campaña de muestreo. A cada uno de los especímenes se les midió el ancho del caparazón (W), la longitud del caparazón (L), el ancho de la frente (F), la longitud de la quela (Q) y el dactilopodito (D) (Figura 2). Las estimaciones se hicieron con un vernier con una apreciación de 0,01 mm. Además, se estimó el peso total (P) en una balanza analítica con apreciación de 0,001g.



**Figura 2.** Partes del cangrejo donde se hicieron las mediciones.

**Análisis de datos.** Se graficó la abundancia de cangrejos por estación en cada campaña y se estimó el coeficiente de determinación para conocer la variación de la abundancia entre los muestreos realizados. Para determinar si la proporción entre machos y hembras fue igual o desigual durante el período de estudio, se aplicó una prueba chi-cuadrado. Adicionalmente, se aplicó una prueba t-Student de dos colas con un nivel de significación de  $\alpha = 0,05$  para determinar si existen diferencias en la proporción de las tallas por sexo de las muestras analizadas. Se evaluaron

las diferencias temporales en la distribución de frecuencias de las tallas para cada sexo, estimadas a partir del ancho del caparazón, usando un análisis de varianza, posterior a la evaluación de la normalidad de los datos con una prueba Shapiro-Wilk. En caso de encontrarse diferencias estadísticas significativas en el análisis de varianza, se utilizó la prueba *a posteriori* de Duncan para comparar los datos entre campañas (Sokal y Rohlf, 2012).

Se determinó la relación talla-peso mediante la ecuación propuesta por Ricker (1975):  $P = a \times L^b$ ; donde:  $P$  es el peso total en g,  $L$  es el ancho del caparazón en mm,  $a$  es la intersección con el eje de las ordenadas y  $b$  es la pendiente de la curva. Las constantes  $a$  y  $b$  fueron estimadas por el método de los mínimos cuadrados, previa linearización de los datos mediante una transformación logarítmica. El coeficiente  $b$  varía de 2,5 hasta 3,5 y mientras mayor es este valor, incrementa su peso a mayor tasa a medida que aumenta la talla. Por otra parte, cuando  $b$  es igual a 3, el crecimiento es isométrico, lo cual significa que el peso aumenta en la misma dimensión que el cubo de la longitud mientras que si es diferente de 3, el peso aumenta en una dimensión diferente (Gayanilo *y col.*, 1996). Esta última dimensión se refiere a un crecimiento alométrico y se considera positivo cuando  $b > 3$  y negativo cuando  $b < 3$  (Hartnoll, 1982). Se determinaron los coeficientes para machos y hembras ( $a$  y  $b$ ) y se probó la hipótesis del crecimiento isométrico mediante una prueba t-Student con un nivel de significación de  $\alpha = 0,05$  (Walpole y Myers, 1989).

La estimación de los parámetros de crecimiento se basó en el análisis de la distribución de frecuencia de longitudes, usando el ancho del caparazón como medida, mediante el programa FiSAT II (Gayanilo *y col.*, 1996). Inicialmente, se estimó una longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) aplicando el método de Powell (1979) y Wetherall (1986) y luego el coeficiente de crecimiento ( $k$ ) mediante la rutina ELEFAN I. Posteriormente, se calculó la edad teórica en que el organismo tiene talla cero ( $t_0$ ) de acuerdo a la fórmula de Pauly (1979):

$$\text{Log}_{10}(-t_0) = -0,3922 - 0,2752 \times \text{Log}_{10}L_{\infty} - 1,038 \times \text{Log}_{10}k$$

Para el cálculo de la longevidad, se utilizó la ecuación de Taylor (1958):

$$A_{0,95} = t_0 + 2,996/k, \text{ donde:}$$

$A_{0,95}$  = la edad límite o tiempo requerido para alcanzar el 95 % del ancho del caparazón máximo promedio ( $L_{\infty}$ ).

El peso asintótico se estimó mediante la ecuación de Csirke (1980):

$$P_{\infty} = a \times L_{\infty}^b; \text{ donde:}$$

$P_{\infty}$  = peso asintótico o peso máximo promedio.

Una vez obtenidos los parámetros de crecimiento, tanto en machos como en hembras, se determinaron las curvas de crecimiento en longitud y en peso siguiendo el modelo de von Bertalanffy (1938), según las ecuaciones siguientes:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

$$P_t = P_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$$

Siendo  $L_t$  y  $P_t$ , la longitud y peso a la edad  $t$ , respectivamente. Para conocer si existían diferencias significativas entre las curvas de crecimiento para ambos sexos, en términos de longitud y peso, se aplicó una prueba t-Student con un nivel de significación de 0,05 (Sokal y Rohlf, 2012). Los parámetros estimados fueron comparados con resultados obtenidos en diferentes regiones y otras especies del mismo género, mediante el índice phi prima ( $\phi'$ ) de Munro y Pauly (1983):

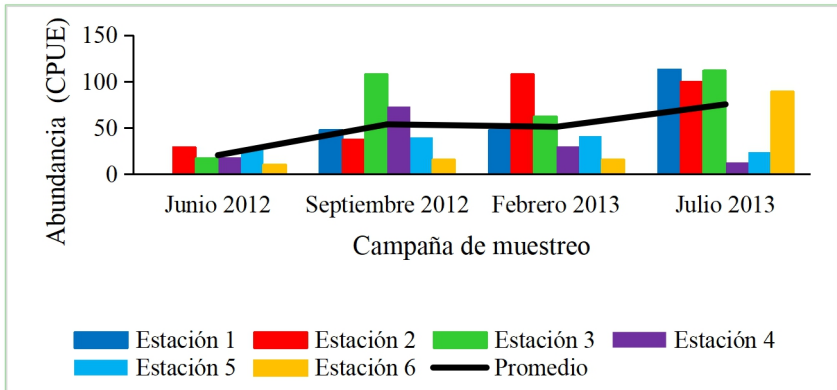
$$\phi' = \text{Log}_{10}k + 2\text{Log}_{10}L_\infty$$

Finalmente, se empleó el criterio de Sparre y Venema (1997), quienes establecen que el coeficiente de variación (CV) no debe exceder del 4 % para asumir que los resultados son estadísticamente similares.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En general, se observó un aumento progresivo de la abundancia de esta especie en términos de CPUE en la que se triplicó la abundancia en la segunda campaña con respecto a la primera. Luego se mantuvo constante hasta alcanzar una densidad de 452 organismos capturados por hora en la última campaña, lo cual evidenció un crecimiento de la población con un  $r^2 = 0,85$  (Figura 3), que pudiera estar relacionado con la recuperación del río a partir del derrame de hidrocarburo ocurrido en 2012.

La abundancia de estos organismos suele ser alta en ecosistemas de manglar por la disponibilidad de alimento y los representantes de este género suelen dominar la comunidad carcinológica de estos ambientes, mostrando un patrón de zonación vertical y horizontal que se relaciona con las variables fisicoquímicas o con la presencia de ciertas especies vegetales (Nagelkerken *y col.*, 2008). La especie *Minuca rapax*, la cual habita en el suelo entre galerías y hoyos, suele ser la más dominante del sustrato arenoso o fangoso de los manglares tropicales y subtropicales del Atlántico Sudoccidental, siendo reportada incluso a lo largo de la cuenca del río Orinoco (López y Pereira, 1996; Pereira *y col.*, 2009). Espacialmente, se observó mayor abundancia en las estaciones más alejadas del caño principal del Río San Juan (E1, E2 y E3) y menor abundancia a medida que se acerca al río, aunque en la última campaña aumentó drásticamente la abundancia de los cangrejos en la estación E6 (Figura 3). En todo caso, las poblaciones de estos cangrejos se mantienen en el tiempo con una dinámica poblacional creciente a una escala de tiempo de dos años, la cual requiere más estudios para conocer mejor su dinámica.



**Figura 3.** Capturas por unidad de esfuerzo de *Minuca rapax* en las estaciones de muestreo establecidas en los caños Dos Aguas y Francés del río San Juan.

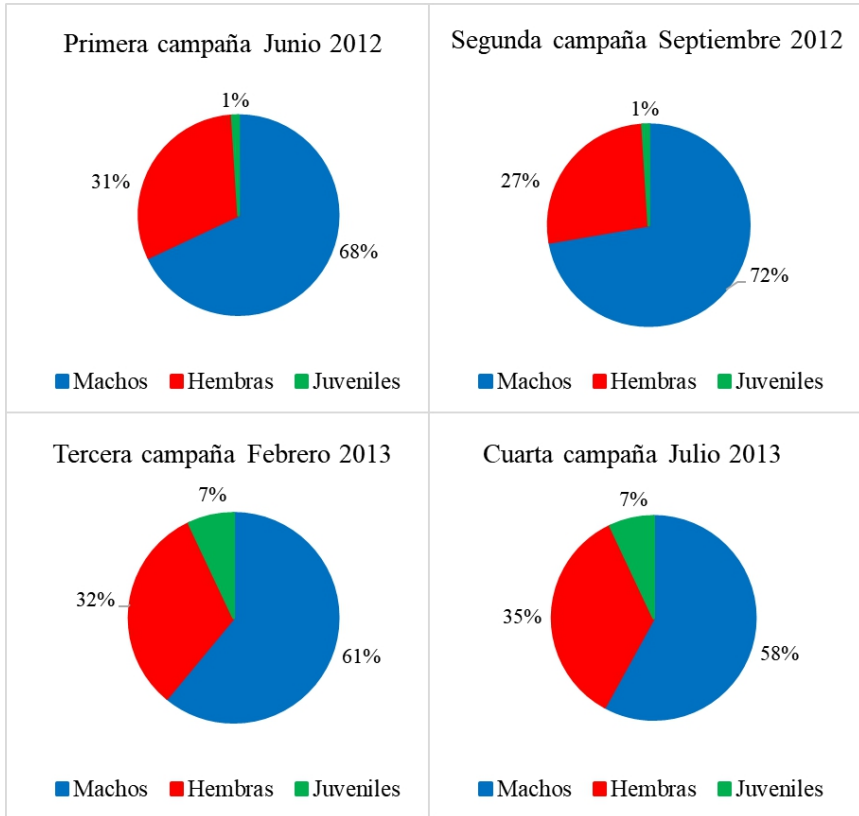
En cuanto a la proporción sexual, se observó mayor dominancia de machos en las cuatro campañas de muestreo, aunque en los dos últimos, disminuyó la proporción de machos de 70 % aproximadamente a cerca del 60 % y aumentó la de los juveniles de 1 a 7 %, lo cual indica la presencia de reclutas que permiten la reposición de dichas poblaciones y una tendencia hacia una proporción similar entre machos y hembras (Figura 4). Estadísticamente, se obtuvo un  $X^2 > 3,841$  con la totalidad de los datos, por lo que la proporción sexual es significativamente diferente de 1:1 ( $p < 0,05$ ).

Con respecto al reclutamiento, en la mayoría de las especies de este género, la reposición de reclutas ocurre durante todo el año en las zonas tropicales con máximos en algunos meses del año. Para *Minuca rapax*, ocurre en verano en las zonas tropicales y a finales de la primavera en las latitudes más altas (Pinheiro y Fransozo, 2002; Colpo y Negreiros, 2004; Castiglioni y Negreiros, 2005; Costa y Soares, 2009; de Almeida *y col.*, 2014). Considerando sólo los machos y hembras, se obtuvo una desviación de la igualdad en las cuatro campañas de muestreo con un promedio de 2♂:1♀, aumentando a 2,7 en el segundo muestreo y disminuyendo a 1,7 en el cuarto. Estadísticamente, se obtuvieron diferencias entre la proporción de individuos entre ambos sexos, usando la totalidad de los datos ( $t = 2,4$ ;  $p < 0,05$ ).

Varios estudios indican que en las poblaciones de cangrejos pertenecientes al género *Minuca*, los machos son dominantes, lo cual sugiere que la proporción de sexos depende tanto de las características ecológicas y de comportamiento, pero no mucho de las condiciones ambientales (Colpo y Negreiros, 2004). Al respecto, Weissburg (1992) indica que los machos se alimentan por periodos de tiempo más largos que las hembras, lo cual posiblemente haya favorecido que durante el muestreo se capturara mayor cantidad de machos.



Una hipótesis alternativa para explicar la proporción de sexos sesgada hacia los machos en cangrejos violinistas fue realizada por Geisel (1972), quien señaló que dicho desequilibrio, común en las poblaciones que viven en ambientes inestables como es el caso del río San Juan, el cual presenta cambios de salinidad durante el día por el régimen de mareas, refleja el hecho de que las hembras son menos resistentes a estos cambios.



**Figura 4.** Proporción de sexo de los organismos capturados durante las cuatro campañas de muestreo en los caños Dos Aguas y Francés del río San Juan.

Los estuarios son ambientes influidos diariamente por las oscilaciones físicas y químicas, las mareas y los aportes fluviales. A pesar que este río pudiese considerarse un sistema fluvial, tiene una influencia alta de la salinidad debido al ingreso de agua de mar al sistema, producto de los cambios de marea. Esta dinámica afecta las poblaciones que habitan en estos ecosistemas; de hecho, la temperatura, salinidad, humedad, fotoperiodo, textura del sedimento, disponibilidad de alimentos y

perturbación son factores que pueden alterar los patrones de crecimiento y el tiempo en que los organismos alcanzan la madurez sexual (Flores y Negreiros, 2004). En este sentido, Colpo y Negreiros (2003) indicaron que condiciones ambientales específicas como los cambios de salinidad y del contenido de materia orgánica en el sedimento pueden afectar procesos biológicos como el crecimiento y la reproducción en poblaciones de *U. vocator* en ecosistemas de manglar en Brasil.

Otros autores afirman que la proporción sexual de los cangrejos tiende a ser cercana a 1:1, aunque esta relación puede ser influida por una serie de factores, tales como la duración de la vida, la migración, la mortalidad, el crecimiento diferencial y el cambio de sexo (Fransozo *y col.*, 2009). La proporción de sexos con dominancia del sexo masculino, es consistente con los hallazgos de Colpo y Negreiros (2004) en *U. vocator* y Mohktari *y col.* (2008) en *U. lactea*. Sin embargo, de Almeida *y col.* (2014) encontraron que la relación sexual de *Leptuca thayeri* en un ecosistema de manglar tropical de Brasil estaba sesgada a favor de las hembras, aunque en algunos meses, esta proporción variaba, incluso siendo favorable para los machos en otoño y para las hembras en primavera. Este mismo patrón fue encontrado por Koch *y col.* (2005) al Norte de Brasil al estudiar una población de *Minuca rapax*.

En cuanto a las medidas estimadas, las longitudes totales de las hembras oscilaron entre 4,6 mm a 14 mm, con pesos entre 0,11 g y 1,84 g. Por otra parte, las longitudes de los machos estuvieron entre 5,7 mm y 18,2 mm y sus pesos fluctuaron entre 0,18 g y 1,84 g. La estadística descriptiva de la estructura de tallas y pesos de los ejemplares analizados se presenta en la Tabla 2.

**Tabla 2.** Estadística descriptiva de la estructura de tallas y pesos en hembras y machos de *M. rapax*.

	Hembras				Machos			
	Mínimo	Máximo	Media	Desviación	Mínimo	Máximo	Media	Desviación
<b>L (mm)</b>	4,6	14	10,2	1,9	5,7	18,2	9,7	2,4
<b>W (mm)</b>	6,8	22	13,9	2,8	8,4	19,7	13,8	3,3
<b>F (mm)</b>	1,8	7,5	4,9	1,1	2	7,5	4,9	1,2
<b>Q (mm)</b>	2	6,8	4,7	1	5,5	36,3	19,1	8
<b>D (mm)</b>	0,9	3,9	2,6	0,6	2,6	23,9	12,4	5,7
<b>G (mm)</b>	1,6	6,4	4,5	0,9	2,1	6,6	4,3	1
<b>Masa (g)</b>	0,11	1,84	0,89	0,44	0,18	3,6	1,19	0,84

Donde: L = longitud del caparazón, W = ancho del caparazón, F = ancho de la frente, Q = longitud de la quela, D = longitud del dactilopodito, G = ancho de la región gástrica.

Con relación a la longitud y ancho del caparazón, no se obtuvieron diferencias estadísticas significativas entre ambos sexos, aunque hubo mayor varianza entre los individuos representativos del sexo masculino, mostrando una varianza media de 0,056 en machos y 0,036 en hembras

para el caso de la longitud y 0,107 en machos y 0,078 en hembras para el ancho del caparazón. Al aplicar una prueba t-student para ambas medidas, se obtuvo  $t = 1,66$  ( $p > 0,05$ ) para la longitud y  $t = 0,335$  ( $p > 0,05$ ) para la otra medida estimada.

Al aplicar el análisis de varianza para comparar la distribución de las tallas para cada sexo entre campañas de muestreo, se obtuvo que no hubo diferencias significativas para los machos ( $F = 0,9096$ ;  $p > 0,05$ ), lo cual demuestra que se mantuvo la estructura de tallas en el tiempo. En cambio, las hembras mostraron diferencias significativas ( $F = 10,23$ ;  $p < 0,05$ ), de las cuales hubo una disminución de la talla media durante las últimas dos campañas. Es bien conocido que durante el desarrollo, los cangrejos braquiuros pasan por varios cambios morfológicos, siendo la muda de la pubertad, una de las que presenta cambios más notables relacionados con la madurez sexual (Hartnoll, 1982). Por lo tanto, el tamaño promedio general de los cangrejos adultos en una determinada población puede ser el resultado de alteraciones ambientales como el fotoperíodo, la temperatura, la pluviosidad, la disponibilidad de alimentos y otros (Staskowian y Negreiros-Fransozo, 2004).

Uno de los aspectos de mayor consideración, es la diferencia que hay entre el tamaño de las quelas de acuerdo al sexo, obteniéndose un intervalo entre 2 mm y 6,8 mm con un promedio de 4,7 mm en las hembras y un intervalo entre 5,5 mm y 36,3 mm con una media de 19,1 mm en machos. Es importante señalar que los cambios morfológicos en los cangrejos del género *Minuca* han sido bien estudiados. Salmon (1987) indicó que las variaciones en el patrón de crecimiento de ciertas partes con respecto a otras en el cuerpo o las diferencias entre sexos dentro de una misma especie tienen importancia biológica. Tales cambios pueden ocurrir principalmente en los quelípedos, el abdomen y los pleópodos, y varían en función del sexo y la fase de crecimiento (Fransozo y col. 2009).

Los representantes del género *Minuca* son animales dimórficos, en el que los machos tienen un quelípodo mucho más grande que el otro y en las hembras ambos quelípedos son de tamaño similar y pequeños. El quelípodo del macho juega un papel importante durante el apareamiento, por lo que el de mayor tamaño se desarrolla cuando el animal alcanza la madurez sexual (Crane, 1975). Este fenómeno ha sido demostrado para el resto de los cangrejos de la familia Ocypodidae (Fransozo y col., 2009).

Hartnoll (1982) indica que para la mayoría de los cangrejos braquiuros, existe poca alometría positiva en la fase juvenil y es muy alta en la fase adulta. En el género *Minuca*, la quela más grande y el ancho del abdomen aumentan su tamaño más rápido que el caparazón a lo largo de su ontogenia y esta velocidad aumenta con la madurez sexual (Brandt y Masunari, 2013). Las diferencias en el tamaño de los machos y hembras son una consecuencia de los cambios en la tasa de crecimiento que

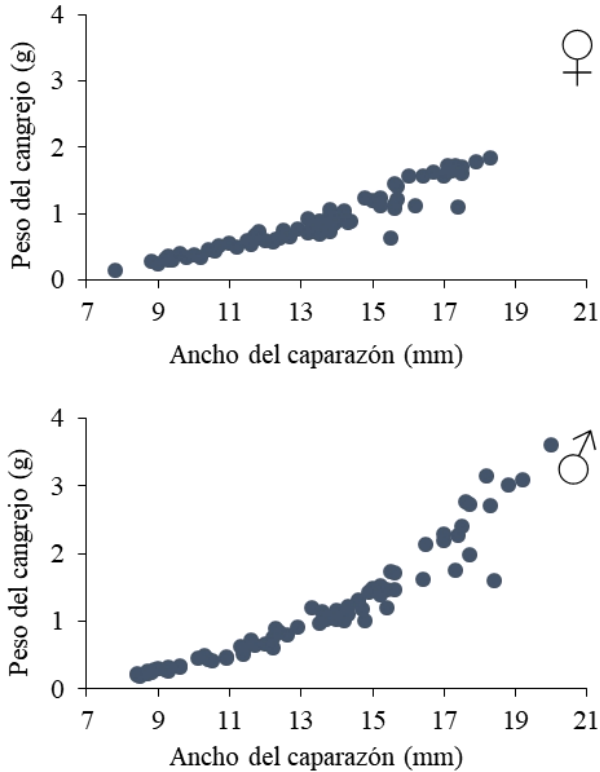
ocurren en los machos. El tamaño menor en las hembras es una característica común en este género, lo cual probablemente se deba a que gastan una cantidad razonable de energía con fines reproductivos (Staskowian y Negreiros-Fransozo, 2004). Según Hartnoll (1982), esta diferencia se debe a que los quelípedos son apéndices independientes al crecimiento de sus órganos mientras que el abdomen es dependiente y el crecimiento de los quelípedos va a depender de las limitaciones que tenga para desplazarse y su necesidad de defender su territorio. Por otro lado, el abdomen sólo puede funcionar con el esternón y cualquier aumento desproporcionado de éste, reduciría la eficiencia de los movimientos del cuerpo (Brandt y Masunari, 2013).

El quelípedo principal tiene un papel importante en el comportamiento reproductivo de este género. Ese apéndice es utilizado por los cangrejos violinistas en competencias intra e interespecíficas para la defensa del territorio, el comportamiento agonístico y el cortejo, por lo que tener un quelípedo más grande les brinda ventajas durante las peleas entre machos y en la cópula (Crane, 1975; Hartnoll, 1982). La plasticidad fenotípica del quelípedo de mayor tamaño está comúnmente relacionada con las variables ambientales y poblacionales, tales como la disponibilidad de alimentos, la densidad de la población, la competencia intra e interespecífica y la proporción de sexos (Pinheiro y Taddei, 2005).

Al estimar la relación longitud-peso en machos, se obtuvo:  $P = 0,000251 \times L^{3,182}$  y para hembras:  $P = 0,000758 \times L^{2,687}$ . Para demostrar si el crecimiento es alométrico o isométrico, se evaluó si la pendiente era estadísticamente similar o diferente de 3, demostrando un crecimiento isométrico en los machos ( $t = 1,7707$ ;  $p > 0,05$ ) y alométrico para las hembras ( $t = 2,9024$ ;  $p < 0,05$ ) (Tresierra y Culquichicón, 1993) (Figura 5). Al respecto, Hartnoll (1982) menciona que el crecimiento en crustáceos es similar en ambos sexos hasta que alcanzan la madurez, a partir de la cual el crecimiento en las hembras puede ser menor debido a la producción e incubación de los huevos aunque el tamaño de una de las quelas en los machos puede representar variaciones en la relación longitud-peso.

Estos resultados coinciden con los encontrados por Prieto *y col.* (2004) en la laguna de Bocaripo, estado Sucre y Oliveira *y col.* (2007) en la isla de São Luís en Maranhão, Brasil, donde el coeficiente  $b$  en machos fue cercano a 3, aunque el coeficiente para las hembras fue mucho menor en Bocaripo y cercano a 3 en São Luís, lo cual indica un crecimiento alométrico bajo para el primer caso e isométrico para el segundo. Estas relaciones entre el peso y los parámetros biométricos se utilizan ampliamente en el estudio de los crustáceos y representan una característica fundamental en las poblaciones, permitiendo también realizar comparaciones entre sexos y estados de desarrollo (Prieto *y col.*, 2004). Costa y Soares (2008) encontraron que la relación entre el peso y el ancho del caparazón de *Minuca rapax* en la laguna Itaipú al

sureste de Brasil, mostró niveles altos de alometría en el que a medida que el cangrejo crecía, su volumen aumentaba a un ritmo tres veces mayor que su superficie.

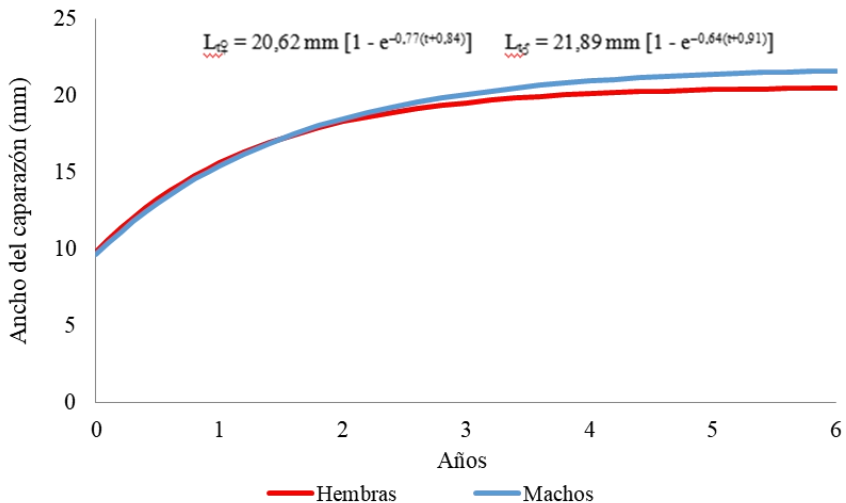


**Figura 5.** Relación longitud-peso por sexo a partir de valores brutos estimados en los individuos capturados en los caños Dos Aguas y Francés del río San Juan.

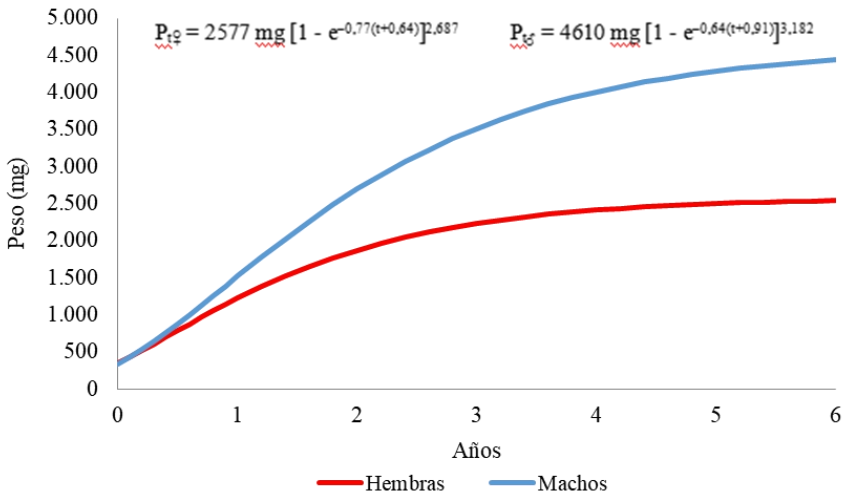
Los parámetros de crecimiento se muestran en la Tabla 3 y las curvas de crecimiento en función del tamaño del caparazón y el peso de acuerdo al modelo de von Bertalanffy se muestra en las Figuras 6 y 7. Al respecto, existen pocos estudios relacionados a los parámetros de crecimiento de *Minuca rapax* y es difícil hacer comparaciones con otras poblaciones pertenecientes a otras especies, incluso del mismo género, debido a que cada una de estas muestran patrones de comportamiento diferentes en sus hábitos alimenticios, reproductivos y estrategias para competir que están relacionadas con sus características morfológicas (Weis y Weis, 2004).

Sin embargo, existen algunas generalidades. Por ejemplo, los individuos de una población crecen de forma asintótica, con una tasa de crecimiento que depende de la frecuencia de mudas durante la ontogenia, lo que podría ser diferente para cada sexo (Vazzoler, 1982). Analizando las curvas de crecimiento de esta especie, se observó que los machos alcanzaron tallas ligeramente superiores que las hembras, aunque las hembras alcanzaron la talla máxima ligeramente más rápido. Caso contrario fue obtenido por da Silva-Castiglioni *y col.* (2004) en Itamambuca, donde los machos ( $k = 0,21$ ) crecían más rápido que las hembras ( $k = 0,16$ ), alcanzando un tamaño similar de 23,9 mm y en Ubatumirim, donde ambos sexos tenían una tasa de crecimiento similar (machos:  $k = 0,16$ ; hembras:  $k = 0,15$ ), pero los machos alcanzaban tamaños mayores que las hembras (da Silva-Castiglioni *y col.*, 2004).

Se observó que los machos presentaron mayor longevidad que las hembras, lo cual difiere a lo obtenido por da Silva-Castiglioni *y col.* (2004), quienes explican que las hembras tienen longevidad mayor debido a que los machos permanecen más tiempo expuestos a la superficie en busca de alimentos, disputando el territorio y cortejando a las hembras, lo cual los hace más susceptibles a las adversidades del ambiente y a la depredación.



**Figura 6.** Curvas de crecimiento de los cangrejos *Minuca rapax* de los caños Dos Aguas y Francés del río San Juan obtenidas a partir de la aplicación del modelo de von Bertalanffy donde se observa la longitud asintótica en términos del ancho del caparazón.



**Figura 7.** Curvas de crecimiento de los cangrejos *Minuca rapax* de los caños Dos Aguas y Francés del río San Juan obtenidas a partir de la aplicación del modelo de von Bertalanffy donde se observa el peso asintótico.

La edad límite en este estudio fue superior a la encontrada por Koch *y col.* (2005) para esta misma especie en una población al Norte de Brasil, en la que estimó una edad máxima entre 0,7 y 1,47 años. Montague (1980) explica que los cangrejos violinistas de ecosistemas templados crecen más lento y alcanzan edades cercanas a los 4 años, pero su temporada de crecimiento dura sólo de 7 a 9 meses y los cangrejos pasan los meses más fríos hibernando en sus madrigueras. En este caso, los cangrejos pudieran estar sometidos a menos presiones ambientales que en otros ecosistemas.

Por otra parte, de Almeida *y col.* (2014), quienes estudiaron una población de *Leptuca thayeri* en un ecosistema de manglar en Brasil, determinaron una tasa de crecimiento mayor en las hembras y longevidad mayor en los machos, lo cual pudiera explicar su similitud en tamaño. Asimismo, encontraron una talla máxima similar en ambos sexos, explicando que este fenómeno probablemente se deba a que los machos más grandes son más visibles y por lo tanto, se vuelven más vulnerables a la depredación por lo que suelen ser escasos a tamaños superiores.

Hartnoll (1982) indicó que el crecimiento en los crustáceos es generalmente similar entre ambos sexos hasta que alcanzan la madurez sexual. Después, el crecimiento se hace más lento en las hembras debido a un aumento del periodo de intermuda y un incremento menor en el tamaño

durante las mudas debido al proceso de producción e incubación de los huevos. Las diferencias en el crecimiento entre machos y hembras de *M. rapax* pueden estar relacionadas a una inversión mayor en el crecimiento somático en los machos, mientras que las hembras gastan más energía con fines reproductivos. En consecuencia, los machos alcanzan tamaños mayores que las hembras, tal como se observó en este estudio.

Según Crane (1975), los machos y hembras no pueden tener curvas de crecimiento similares. Al comparar las curvas de crecimiento a partir de la pendiente, se demostró que hay diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras en cuanto a su longitud ( $t = -4,168$ ;  $p < 0,05$ ) y peso ( $t = 8,35$ ;  $p < 0,05$ ). Cabe destacar, que las tasas de crecimiento reportadas en este estudio fueron superiores a las determinadas para otras poblaciones. Por ejemplo, da Silva-Castiglioni *y col.* (2004) obtuvieron curvas de crecimiento en peso de *M. rapax* de dos ecosistemas de manglar subtropicales en Brasil para machos y hembras de  $P = 23,9 [1 - e^{-0,21(t+0,87)}]$  y  $P = 23,8 [1 - e^{-0,16(t+1,18)}]$  respectivamente en Itamambuca y  $P = 21,3 [1 - e^{-0,16(t+1,12)}]$  y  $P = 20,4 [1 - e^{-0,15(t+1,29)}]$  respectivamente en Ubatumirim. Al respecto, Castiglioni y Negreiros-Franozo (2005) explican que hábitats más favorables, con una mayor cantidad de materia orgánica en el sustrato y una productividad alta, representan tasas de crecimiento más altas, influyendo así en el tamaño de los crustáceos sexualmente maduros.

Finalmente, se calculó el índice phi prima ( $\phi'$ ) de Munro y Pauly (1983) y el coeficiente de variación, obteniéndose un coeficiente de variación de 14 para los machos y de 16,3 para las hembras, lo cual indica que los resultados obtenidos en esta investigación son diferentes a los de otros trabajos publicados (Tabla 3). Este valor de  $\phi'$  indica diferencias en los patrones de crecimiento de esta especie, que pudiera relacionarse a características del hábitat, estimaciones a partir de distintos métodos de análisis de datos, tamaño de la muestra y modalidad de captura (Rosas y Navarrete 2008). Aunque Munro y Pauly (1983) indican que dentro de una familia, los valores de ( $\phi'$ ) están normalmente distribuidos y que en las especies de una misma familia sus valores deberían ser similares.

**Tabla 3.** Índice phi prima ( $\phi'$ ) y otros parámetros de crecimiento de poblaciones de *Minuca rapax* obtenidos en otros estudios.

Autores	Lugar	L. (mm)	k (año <sup>-1</sup> )	T <sub>0</sub>	A <sub>0,95</sub>	$\phi'$
da Silva-Castiglioni <i>y col.</i> (2004)	Itamambuca, Brasil	23,9 ♂	0,21 ♂	0,87 ♂		2,1 ♂
		23,8 ♀	0,16 ♀	1,18 ♀		2 ♀
da Silva-Castiglioni <i>y col.</i> (2004)	Ubatumirim, Brasil	21,3 ♂	0,16 ♂	1,12 ♂		1,9 ♂
		20,4 ♀	0,15 ♀	1,29 ♀		1,8 ♀
Koch <i>y col.</i> (2005)	Caeté, Brasil	20,5 ♂	2,08 ♂		1,44 ♂	2,2 ♂
		20 ♀	2,15 ♀		1,40 ♀	2,2 ♀
Costa y Soares (2011)	Río de Janeiro, Brasil	15,57	2,083		1,43	2,7
Este estudio	Monagas, Venezuela	21,89 ♂	0,64 ♂	0,91 ♂	3,84 ♂	2,5 ♂
		20,62 ♀	0,77 ♀	0,84 ♀	2,98 ♀	2,5 ♀



En conclusión, se observaron aumentos progresivos de la abundancia de individuos de *Minuca rapax* en el río San Juan durante las cuatro campañas de muestreo. Se evidenció que *Minuca rapax* presentó un crecimiento isométrico en los machos y alométrico las hembras. Se obtuvo una longitud asintótica similar a la estimada en otros estudios pero una tasa de crecimiento y una edad límite mucho mayor a la reportada para otras poblaciones de la misma especie.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por Petróleos de Venezuela, S.A. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio de Ecotoxicología de PDVSA Intevp, S.A.

## LITERATURA CITADA

- Brandt, S. y S. Masunari. 2013. Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius* 21(1):35-41.
- Carmona C. y J. Conde. 1995. Litoral brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Falcón, Venezuela, with biogeographical and ecological remarks. *Rev. Brasil. Biol.* 56(4):725-747.
- Castiglioni, D. y M. Negreiros-Fransozo. 2005. Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from Itamambuca and Ubatumirim mangroves in Ubatuba littoral, Brazil. *J. Nat. Hist.* 39(19):1627-1640.
- Castillo, J., N. Eslava y L. González. 2001. Crecimiento del cangrejo *Callinectes danae* (Decapoda: Portunidae) de la Isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 59(4):1525-1535.
- Chace, F. y H. Hobbs. 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 258 pp.
- Chapman, R. 1969. The Insects, structure and function. England University Press. 718 pp.
- Colpo, K. y M. Negreiros. 2003. Reproductive output of *Uca vocator* (Herbst, 1804) (Brachyura, Ocypodidae) from three subtropical mangroves in Brazil. *Crustaceana*. 76:1-11.
- Colpo, K. y M. Negreiros, M. 2004. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forests. *Sci. Mar.* 68(1):139-146.
- Costa, T. y A. Soares. 2008. Relative growth of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in a tropical lagoon (Itaipu), Southeast Brazil. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.* 3(2):94-100.
- Costa, T. y A. Soares. 2009. Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. *Zoologia* 26(4):647-657.
- Costa, T. y A. Soares. 2011. Population Dynamics and Secondary Production of *Uca rapax* (Brachyura: Ocypodidae) in a Tropical Coastal Lagoon, Southeast Brazil. *J. Crustacean Biol.* 31(1):66-74.
- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the World. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton

- University Press. 400 pp.
- Csirke, J. 1980. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO, Documento técnico de pesca 192. Roma.
- da Silva-Castiglioni, D., D. da Silva-Castiglioni y M. Negreiros-Fransozo. 2004. Somatic growth of the mudflat fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical mangroves in Brazil. *Univ. Cienc.* 20(39):15-22.
- de Almeida, A., D. da Silva y J. García. 2014. Population structure of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in a tropical mangrove. *Thalassas* 30(1):21-37.
- Diaz, G., S. Smith, J. Serafy y J. Ault. 2001. Allometry of the growth of pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* in a subtropical bay. *Trans. Am. Fish. Soc.* 130(2):328-335.
- Flores, R. y M. Negreiros. 2004. A comparison of the allometric growth in *Uca leptodactyla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical estuaries. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 84:733-735.
- Fransozo, V., R. Campanelli y A. Staskowian. 2009. Population biology of *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the southeastern coast of Brazil. *Estud. Biol.* 31(73/74/75):23-31.
- Gayanilo, F., P. Sparre y D. Pauly. 1996. Stock assessment tools users manual. FAO, 8. Roma.
- Geisel, J. 1972. Sex ratio, rate of evolution and environmental heterogeneity. *Am. Nat.* 106:380-387.
- Hartnoll, R. 1982. Growth. En: Bliss, D. (ed.). The biology of Crustacea: embryology, morphology and ecology, Vol. 2. Academic Press, New York, 111-196.
- Holthuis, L. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda Natantia) of the Americas. II. The sub-families Euryrhynchinae and Pontoniinae. *Occasional Papers Allan Hancock Foundation Publication* 11:1-332.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR – BIOMA. Caracas.
- Koch, V., M. Wolff y K. Diele. 2005. Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 291:177-188.
- Lasso, C., F. Provenzano, O. Lasso-Alcalá y A. Marcano. 2010. Ictiofauna dulceacuícola y estuarina de la cuenca del golfo de Paria, Venezuela: composición y relaciones biogeográficas con la cuenca del Orinoco. *Biota Colomb.* 11(1-2):53-73.
- López, B. y G. Pereira. 1996. Inventario de los crustáceos decápodos de las zonas alta y media del delta del río Orinoco, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 16(3):45-64.
- López-Sánchez, B., E. Quintero-Torres y A. Oliveiras-Durand. 2016. Can contrasting environmental conditions of mangroves induce morphological variability in *Aratus pisonii* (Crustacea: Brachyura: Sesarmidae)? *Sci. Mar.* 80(3):349-358.
- González, V. 2011. Los Bosques del Delta del Orinoco. BioLlania Edición Esp. 10:197-240.
- Mokhtari, M., A. Savari, H. Rezai, P. Kochanian y A. Bitaab. 2008. Population ecology of fiddler crab, *Uca lactea annulipes* (Decapoda: Ocypodidae) in Sirik mangrove estuary, Iran. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76(2):273-281.
- Montague, C. 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (Genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contr. Mar. Sci.* 23:25-55.
- Munro, J. y D. Pauly. 1983. A simple method for comparing growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte* 1:5-6.

- Nagelkerken, I., S. Blaber, S. Bouillon, P. Green, M. Haywood, L. Kirton, J. Meynecke, J. Pawlik, H. Penrose, A. Sasekumar y P. Somerfield. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquat. Bot.* 89:155-185.
- Oliveira, T., V. Paixão, A. Coelho, A. Lima da Silva, E. Ribeiro, T. Alvite, A. Macedo, A. Sousa y R. Carvalho-Neta. 2007. Alometría no crescimento de *Uca rapax* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na ilha de São Luís, Maranhão. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil.
- Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. ICLARM Studies and Review, Manila, Philippines.
- Pereira, G., C. Lasso, J. Mora-Day, C. Magalhães, M. Morales-Betancourt y M. Campos. 2009. Lista de los crustáceos decápodos de la cuenca del río Orinoco (Colombia-Venezuela). *Biota Colomb.* 10(1-2):75-87.
- Petriella, A. y E. Boschi, E. 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Investig. Mar. Valparaíso.* 25:135-157.
- Pinheiro, M. y A. Fransozo. 2002. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian coast near 23°30'S. *J. Crustacean Biol.* 22(2):416-428.
- Pinheiro, M. y F. Taddei. 2005. Relação peso/tamanho e fator de condição em *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae). *Rev. Bras. Zool.* 22(4):825-829.
- Powell, D. 1979. Estimation of mortality and growth parameters for the length frequency of a catch. Report procès- V Réunion Conseil International pour L'Exploitation de la Mer. 175:167-169.
- Prieto, A., L. Ruiz y A. Montes. 2004. Abundancia y morfometría de una población de *Uca rapax* (Brachiura: Ocypodidae) en la laguna de Bocaripo, estado Sucre, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 38(2):81-93.
- Ricker, W. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *J. Fish. Res. Board Can.* 191:1-382.
- Rodríguez G. 1980. Los crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología. Caracas, Venezuela. 494 pp.
- Rosas, C. y A. Navarrete. 2008. Parámetros poblacionales de la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbunae, 1896) en la Bahía de Chetumal, Quintan Roo, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.* 43:247-253.
- Salmon, M. 1987. On the reproductive behavior of the fiddler crab *Uca thayeri*, with comparisons of *U. pugilator* and *U. vocans*: evidence for behavioral convergence. *J. Crustacean Biol.* 7:25-44.
- Sparre, P. y S. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO. Documento Técnico de Pesca. N 306.1, Rev 2. Roma.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Company. Nueva York, EE.UU.
- Staskowian, A. y M. Negreiros-Fransozo. 2004. Relative growth of *Uca burgersi* (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in the southeastern Brazilian coast. *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre* 94(1):67-72.
- Taylor, C. 1958. The blue crab and its fishery in Chesapeake Bay. Reproduction, early development, growth migration. *Commer. Fish. Rev.* 24:6-17.
- Tresierra, A. y Z. Culquichicón. 1993. Biología Pesquera. Editorial Libertad. Trujillo, Perú. 432 pp.
- Vazzoler, A. 1982. Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. CNPq – Programa Nacional de Zoologia. 106 pp.

- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10:181-213.
- Walpole, R. y R. Myers. 1989. Probabilidad y estadística para ingenieros. McGraw Hill Interamericana, México. 578 pp.
- Weis, J. y P. Weis. 2004. Behavior of four species of fiddler crabs, genus *Uca*, in southeast Sulawesi, Indonesia. *Hydrobiol.* 523:47-58.
- Weissburg, M. 1992. Functional analysis of fiddler crab foraging: sex-specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 156:105-124.
- Wetherall, J. 1986. A new method for estimating growth and mortality parameters from leght-frequency data. *Fishbyte* 4:12-14.