



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

**“Preferencia alimentaria y habilidad de depredación
de *Rodriguezus iturbei* (Decapoda: Brachyura:
Pseudothelphusidae) en condiciones
experimentales”**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre
Universidad Central de
Venezuela, por la bachiller
Manuela Gómez Alceste como
requisito parcial para optar al
título de Licenciado en Biología

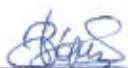
Tutora: Dra. Beatriz López Sánchez

CARACAS, VENEZUELA

MAYO - 2019

ACTA

Quienes suscriben, miembros del Jurado designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el Trabajo Especial de Grado titulado **"Preferencia alimentaria y habilidad de depredación de *Rodriguezus iturbei* (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) en condiciones experimentales"**, presentado por el Br. **Manuela Gómez Alceste**, titular de la Cédula de Identidad no. 24.523.523, a los fines de cumplir con el requisito para optar al título de Licenciada en Biología, consideramos que este trabajo cumple con los requisitos exigidos por esta Casa de Estudios y es aprobado en nombre de la Universidad Central de Venezuela por el Jurado examinador, abajo firmantes, en la ciudad de Caracas a los 23 días del mes de mayo de 2019.



Beatriz Lopez Sánchez
C.I. 6.257.417
TUTOR (IVIC)



Jonathan Vera Caripe
C.I. 15.164.474
ASESOR ACADEMICO (UCV)



Enrique Quintero Torres
C.I. 15.623.827
JURADO (IVIC)



Sheila Marques Pauls
C.I. 80.852.308
JURADO (UCV)

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer principalmente a la Universidad Central de Venezuela por ser mi casa de formación y al Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas por permitirme realizar este proyecto.

Agradezco a Beatriz por recibirme bajo su tutela y por hacer posible junto a mi este proyecto. Quiero agradecer a Francisco Herrera por apoyarme con el transporte durante mis salidas de campo y, además, por sus sabias palabras y consejos durante el desarrollo del proyecto. Agradezco a mi equipo de laboratorio; Enrique, más que un jurado por ser mi otro tutor, a Kike por ayudarme con cada detalle, pequeño pero importante, de la presentación y del manuscrito, a mi amiga y compañera Cassandra, por apoyarme desde el primer día en el Instituto y ser mi guía y modelo a seguir. A todos ellos, muchas gracias.

Agradezco a los profesores que marcaron en mi un antes y un después en mi carrera, Renato, Ernesto, Rubén, Sheila, Diana, Cristina. Científicos que aman lo que hacen y así lo demuestran en sus clases, mi admiración absoluta y más profundo agradecimiento hacia ellos.

A mis chicas de cuantitativa, Andre y Ori por estar presentes siempre, por hacerme sentir segura de mí. A mis amigos Manu y Marco, por amar la ciencia tanto como yo y por siempre hacerme reír. A Gustavo por su amor incondicional.

A toda mi familia, algunos lejos, otros compartiendo el mismo techo, pero siempre muy presentes y dispuestos a ayudarme, cada uno a su manera.

El mayor de los agradecimientos va hacia mis padres, los que me enseñaron que no todos los árboles eran iguales, que existía una gran variedad de formas, frutos, semillas y colores, los que me enseñaron a apreciar la vida de cada animal sin importar cual. Por ponerme en contacto con el mar desde muy chiquita y por mostrarme ese mundo tan maravilloso que está bajo el agua. Por hacer que me enamorara perdidamente de mi carrera, gracias. Este, mi primer proyecto de investigación, va dedicado entero a ustedes.

Con amor para Carla y Oscar

RESUMEN

Estudios previos han reportado que los cangrejos de arroyos tropicales, como son los de la familia Pseudothelphusidae, dominan gran parte de la biomasa total de macroinvertebrados asociados al cuerpo de agua, desempeñando un papel clave en estos ecosistemas. La información respecto a esta familia es escasa cuando se trata del estudio de los factores que intervienen en la estructura de comunidades de sistemas acuáticos, como son las interacciones tróficas. Conocer las relaciones tróficas entre los componentes de un sistema acuático resulta de gran relevancia, puesto que permite caracterizar el cuerpo de agua describiendo su funcionamiento. En el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado Miranda, han reportado poblaciones bien establecidas de la especie *Rodriguezus iturbei*, (Pseudothelphusidae) y han evidenciado comportamientos agonísticos por parte de la especie hacia otros invertebrados e incluso vertebrados pequeños. En este proyecto de investigación fue propuesto evaluar los aspectos tróficos de *R. iturbei*. Para ello fueron determinados en condiciones naturales, los recursos potenciales disponibles de una población de cangrejos que habita en una quebrada del IVIC. De esta población fueron capturados 15 cangrejos para analizar el contenido estomacal y así observar la composición de la dieta de *R. iturbei*. Según los resultados de abundancia en la recolección de macroinvertebrados, el análisis del contenido estomacal de los cangrejos y observaciones previas en condiciones naturales, fueron seleccionados cuatro rubros para realizar, en condiciones de laboratorio, un experimento de preferencia alimentaria con selección múltiple. Los rubros ofrecidos en el experimento de preferencia fueron: estuches vacíos de

tricópteros *Phylloicus* sp. (Calamoceratidae) como representante del componente vegetal y, cucarachas (Blaberoidea), cangrejos *Orthothelphusa venezuelensis* (Pseudothelphusidae) y ranas *Mannophryne vulcano* (Aromobatidae) representando el componente animal. Posteriormente, fueron construidos modelos lineales generalizados para evaluar si existían diferencias en la tasa de consumo de *R. iturbei* según los rubros, introduciendo como factores la talla y el sexo del cangrejo experimental. Fue encontrado que los cangrejos *R. iturbei* prefirieron consumir de manera significativa el rubro ‘rana’ sobre los demás. El segundo rubro más consumido fue el rubro ‘cangrejo’ y el tercero el rubro ‘cucaracha’, quedando por fuera el componente vegetal. Posteriormente fue planteado un experimento para evaluar la habilidad depredatoria de *R. iturbei* y, como presas, fueron seleccionados los rubros más consumidos en el experimento de preferencia alimentaria, es decir, ‘rana’ y ‘cangrejo’, en esta oportunidad ofrecidos con vida y por separado. De igual forma, fueron construidos modelos lineales generalizados para evaluar si existían diferencias en: la tasa de consumo de *R. iturbei*, el número de presas capturadas y el tiempo mínimo de captura, según el tipo de presa, introduciendo como factores la talla y el sexo del cangrejo. Fue observado que la ‘rana’ es una presa altamente móvil y más difícil de capturar que el ‘cangrejo’. En resumen, fue encontrado, de manera significativa, que la presa ‘cangrejo’ fue capturada en mayor proporción y en un tiempo menor en comparación a la presa ‘rana’, por lo tanto, la tasa de consumo de *R. iturbei* sobre las presas tipo ‘cangrejo’ fue mayor.

Palabras clave: Pseudothelphusidae, *Rodriguezus*, cangrejos dulceacuícolas, preferencia alimentaria, habilidad de depredación, relaciones tróficas.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	iii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
ÍNDICE DE TABLAS.....	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES.....	6
2.1 Hábitos Alimentarios.....	6
2.1.1 Familia Trichodactylidae	6
2.1.2 Familia Pseudothelphusidae	8
2.2 Experimentos en laboratorio y en mesocosmos.....	10
3. HIPÓTESIS.....	15
3.1 Preferencia alimentaria	15
3.2 Habilidad de depredación	15
4. OBJETIVOS.....	16
4.1 Objetivo general	16
4.2 Objetivos específicos.....	16
5. MATERIALES Y MÉTODOS	17
5.1 Área de estudio.....	17
5.2 Evaluación de las fuentes potenciales de alimento.....	19
5.2.1 Recolección de macroinvertebrados y medición de variables fisicoquímicas	19
5.2.2 Estimadores de riqueza	21
5.2.3 Análisis de ordenación.....	21
5.3 Análisis del contenido estomacal.....	22
5.3.1 Recolección de cangrejos y análisis del contenido estomacal	22
5.3.2 Estimadores de riqueza	26
5.4 Experimentos en el laboratorio	26
5.4.1 Selección del tamaño de muestra para los experimentos	26
5.4.2 Recolección de cangrejos y posterior devolución a la quebrada Manantial	27
5.4.3 Preparación previa a los experimentos	28
5.4.4 Diseño experimental	28
5.4.5 Experimento 1. Preferencia alimentaria de <i>R. iturbei</i>	29

5.4.6	Experimento 2. Habilidad de depredación de <i>R. iturbei</i>	33
5.4.7	Análisis estadístico	35
6.	RESULTADOS	39
6.1	Composición de macroinvertebrados y variables ambientales y fisicoquímicas de la quebrada Manantial	39
6.2	Contenido estomacal	50
6.3	Experimentos en laboratorio	54
6.3.1	Preferencia alimentaria	54
6.3.2	Habilidad de depredación	61
7.	DISCUSIÓN	79
7.1	Composición de macroinvertebrados y variables ambientales y fisicoquímicas.....	79
7.2	Análisis del contenido estomacal.....	82
7.3	Experimentos.....	85
7.3.1	Preferencia alimentaria	85
7.3.2	Habilidad de depredación	90
8.	CONCLUSIONES	96
9.	BIBLIOGRAFÍA	98
10.	APÉNDICE	111

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	<i>Rodriguezus iturbei</i>	4
Figura 2.	Distribución de la especie <i>Rodriguezus iturbei</i> en Venezuela.....	5
Figura 3.	Ubicación de la quebrada Manantial en el IVIC.....	18
Figura 4.	Quebrada Manantial	18
Figura 5.	Esquematización de la quebrada para la recolección de macroinvertebrados	20
Figura 6.	Medidas morfométricas tomadas en cada cangrejo	23
Figura 7.	Determinación del sexo de los cangrejos.....	23
Figura 8.	Tipo de alimento ofrecido en el experimento de selección.....	32

Figura 9. Experimento de preferencia alimentaria de <i>R. iturbei</i>	31
Figura 10. Microcosmos: experimento de habilidad de depredación de <i>R. iturbei</i>	35
Figura 11. Variables fisicoquímicas del agua y del aire de la quebrada Manantial	40
Figura 12. Porcentaje de cobertura del sustrato en cada punto dentro del cauce	41
Figura 13. Representación en porcentaje de la abundancia y riqueza de familias en cada punto de muestreo.....	42
Figura 14. Distribución de la variabilidad entre los componentes principales.....	43
Figura 15. Correlación entre las variables descriptoras.....	44
Figura 16. Análisis de ordenación (PCA) en función de las variables descriptoras	46
Figura 17. Algunos de los macroinvertebrados encontrados en la quebrada	47
Figura 18. Número de individuos por familia identificada en las muestras provenientes de la quebrada	48
Figura 19. Representación porcentual de las familias, órdenes y clases más representativas identificadas a partir de muestras de la quebrada	49
Figura 20. Curva de acumulación de familias de macroinvertebrados construida a partir de los estimadores 'CHAO1' y 'Jackknife de primer orden'	50
Figura 21. Grado de plenitud de los estómagos de acuerdo al grupo de tallas y de acuerdo al sexo	52
Figura 22. Curva de acumulación de rubros alimentarios construida a partir de los estimadores 'CHAO1' y 'Jackknife de primer orden'	53
Figura 23. Preferencia alimentaria de <i>R. iturbei</i> según la tasa de consumo.....	55

Figura 24. Tasa de consumo según el tipo de alimento y el sexo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	56
Figura 25. Tasa de consumo (T.C) de los rubros según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	57
Figura 26. Gráfico de efectos principales del modelo 1: T.C ~ Alimento + AC + Sexo.....	60
Figura 27. Tasa de consumo según el tipo de presa y el sexo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	63
Figura 28. Tasa de consumo (T.C) de las presas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	65
Figura 29. Gráfico de efectos principales del modelo 2: T.C ~ Presa * AC + Sexo.....	68
Figura 30. Número de presas capturadas según el tipo de presa y el sexo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	69
Figura 31. Número de presas capturadas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	70
Figura 32. Gráfico de efectos principales del Modelo 1: CAP ~ Presa + Sexo + AC	73
Figura 33. Tiempo mínimo de captura según el tipo de presa y el sexo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	74
Figura 34. Tiempo mínimo de captura de las presas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	75
Figura 35. Gráfico de efectos principales del Modelo 1: T ~ Presa + Sexo + AC.....	77

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Autovalores, proporción de varianza asociada a cada componente y varianza acumulada.....	43
Tabla II. Descripción de los rubros alimentarios encontrados en los estómagos de <i>R. iturbei</i> junto con su frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (%IIR).....	53
Tabla III. Coeficientes de correlación de Pearson entre el ancho del caparazón (AC), la longitud de la quela derecha (LQD) y la longitud de la quela izquierda (LQI)	57
Tabla IV. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC)	58
Tabla V. Tabla de efectos. Modelo lineal generalizado con distribución gaussiana para la tasa de consumo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	59
Tabla VI. Coeficientes de correlación de Pearson entre el ancho del caparazón (AC), la longitud de la quela derecha (LQD) y la longitud de la quela izquierda (LQI)	64
Tabla VII. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC)	66
Tabla VIII. Modelo lineal generalizado con distribución gaussiana para la tasa de consumo de los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	66
Tabla IX. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC)	71
Tabla X. Modelo lineal generalizado Poisson para el número de presas capturadas por los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	72

Tabla XI. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC)	76
Tabla XII. Modelo lineal generalizado Poisson para el número de presas capturadas por los cangrejos experimentales <i>R. iturbei</i>	76

1. INTRODUCCIÓN

Los cangrejos dulceacuícolas (Decapoda: Heterotremata) son un grupo muy diverso y amplio de braquiuros que alcanza alrededor de 1.400 especies distribuidas en todas las regiones biogeográficas y agrupadas en cinco familias. Dos de ellas representan la fauna de cangrejos de agua dulce en la región Neotropical, las familias Trichodactylidae (48 especies) y Pseudothelphusidae (271 especies), (Cumberlidge y Ng, 2009; Cumberlidge y col., 2014; Cumberlidge, 2016). Los cangrejos Trichodactylidae predominan en grandes ríos de tierras bajas, cerca de los 300 m s.n.m, sin embargo, algunas especies han sido encontradas en un intervalo altitudinal entre 600 y 1.100 m s.n.m (Collins, 2005; Magalhães y col., 2016). Los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae habitan debajo de piedras, hojarasca o troncos en pequeños arroyos y quebradas de montaña entre los 300 y 3.000 m s.n.m (con algunas especies por debajo de los 300 m s.n.m) y, a pesar de que Trichodactylidae abarca una distribución más amplia en Suramérica, la diversidad de Pseudothelphusidae es considerablemente mayor en la región Neotropical (Díaz y Rodríguez, 1977; Rodríguez, 1982; Collins, 2005; Cumberlidge y col., 2014; Magalhães y col., 2016).

Las especies de la familia Pseudothelphusidae están presentes en la mayoría de los países que conforman el Neotrópico (Magalhães y col., 2016); se extienden desde Sonora al Norte de México hasta la Cordillera de los Andes peruanos, y desde Amazonas, Brasil hasta las costas occidentales de América (Rodríguez, 1982) y las islas continentales (Rodríguez y López, 2003). Magalhães y col. (2016) asocian la gran diversidad de esta familia con su ocurrencia

en las montañas Andinas y en los macizos montañosos del centro y norte de Suramérica. Las especies de esta familia se caracterizan por presentar un alto grado de endemismo, lo cual refleja la facilidad de aislamiento genético en estos cangrejos y su vulnerabilidad ante eventos o modificaciones ambientales (Cumberlidge y Ng, 2009; Cumberlidge y col., 2014).

La mayoría de las especies de Pseudothelphusidae han adoptado un modo de vida semiterrestre, gracias a la presencia de un epitelio especializado altamente vascularizado que recubre su amplia cámara branquial, llamado pseudo-pulmón. Esta estructura hace posible para los cangrejos la respiración aérea, siempre que la cámara branquial se mantenga húmeda (Díaz y Rodríguez, 1977; Magalhães y col., 2016; Rodríguez, 1982). Esta característica permite que los Pseudothelphusidae se encuentren desde las orillas de un cuerpo de agua hasta en zonas húmedas del suelo de bosques y selvas (Álvarez, 2012). Además, se caracterizan por tener un desarrollo directo (ausencia de fase larvaria de vida libre) y por completar el ciclo de vida independientemente del medio marino (Magalhães y col., 2016; Yeo y col., 2008).

Estudios previos han reportado que los cangrejos de arroyos tropicales, como son los Pseudothelphusidae, dominan gran parte de la biomasa total de macroinvertebrados asociados al cuerpo de agua, desempeñando un papel clave en estos ecosistemas (Klaus y Plath, 2011; Pirela y Rincón, 2013). Las publicaciones taxonómicas e inventarios de especies de la familia Pseudothelphusidae en Venezuela son muy completas y de gran importancia (Rodríguez, 1966a; 1966b; 1980; 1982; Rodríguez y Estévez, 1972; Rodríguez y López, 2003; López y Pereira, 1994; 1996, 1998; López, 2004; Magalhães y Türkay, 2008; Suárez, 2015),

sin embargo, la información es escasa cuando se trata de estudios ecológicos, en particular de los factores que intervienen en la estructura de comunidades de sistemas acuáticos, como lo son las interacciones tróficas (Pirela y Rincón 2013; Williner y Collins 2013; Williner y col., 2014, Mamián y Zamora, 2016). Conocer las relaciones tróficas entre los componentes de un sistema acuático resulta de gran relevancia, puesto que permite entender el funcionamiento y la dinámica de la materia y energía del ecosistema, siendo dichas relaciones consideradas como una de las principales fuerzas que estructuran una comunidad (Pascual & Dunne, 2006; en Williner y Collins, 2013).

El estudio de la ecología alimentaria de los cangrejos dulceacuícolas neotropicales se ha enfocado en la familia Trichodactylidae durante la última década (Collins y col., 2007; Klaus y Plath, 2011; Carvalho y col., 2013; Williner y Collins, 2013; Pirela y Rincón, 2013; Williner y col., 2014), dejando un vacío de información sobre los Pseudothelphusidae. En Venezuela se han descrito 11 géneros y 46 especies de esta familia, siendo el tercer país Neotropical más rico en especies de cangrejos Pseudothelphusidae (Kawai y Cumberlidge, 2016). A pesar de su riqueza e importancia en Venezuela, se desconoce en su mayoría el rol trófico que cumplen las especies de esta familia dentro de los ecosistemas acuáticos.

En Venezuela, *Rodriguezus iturbei* (Rathbun, 1919) de la familia Pseudothelphusidae (Figura 1), es una especie con distribución restringida que abarca la cuenca del río Tuy y los estados Guárico, Miranda y el antiguo Distrito Federal, con un intervalo altitudinal comprendido entre los 100 y 1.400 m s.n.m (Rodríguez, 1966; 1982; López, 2004) (Figura 2). Fue reportada por López (2004) en los alrededores del valle de Caracas y en las quebradas del Parque

Nacional Waraira Repano (El Ávila). Por otra parte, en el estado Miranda se han encontrado poblaciones de *R. iturbei* bien establecidas en quebradas de montaña ubicadas dentro del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (Pereira, 2018).

Recientemente se han observado Individuos de *R. iturbei* involucrados en eventos de depredación (en condiciones naturales y en el laboratorio), exponiendo un comportamiento agonístico hacia especies de la misma familia y otros grupos de invertebrados y vertebrados (Pereira, 2018; López y col, 2019; observación personal Gómez-Alceste, M). Es por ello que en este proyecto de investigación fue propuesto evaluar algunos aspectos tróficos de *R. iturbei*. Para ello fue planteado identificar, en condiciones naturales, aquellos recursos potenciales disponibles para una población de cangrejos que habita en una quebrada del IVIC, y determinar en condiciones experimentales la preferencia alimentaria y la habilidad de depredación de *R. iturbei*, sobre diferentes fuentes de alimento.



Figura 1. *Rodriguizus iturbei* (Rathbun, 1919) en la quebrada Manantial, IVIC

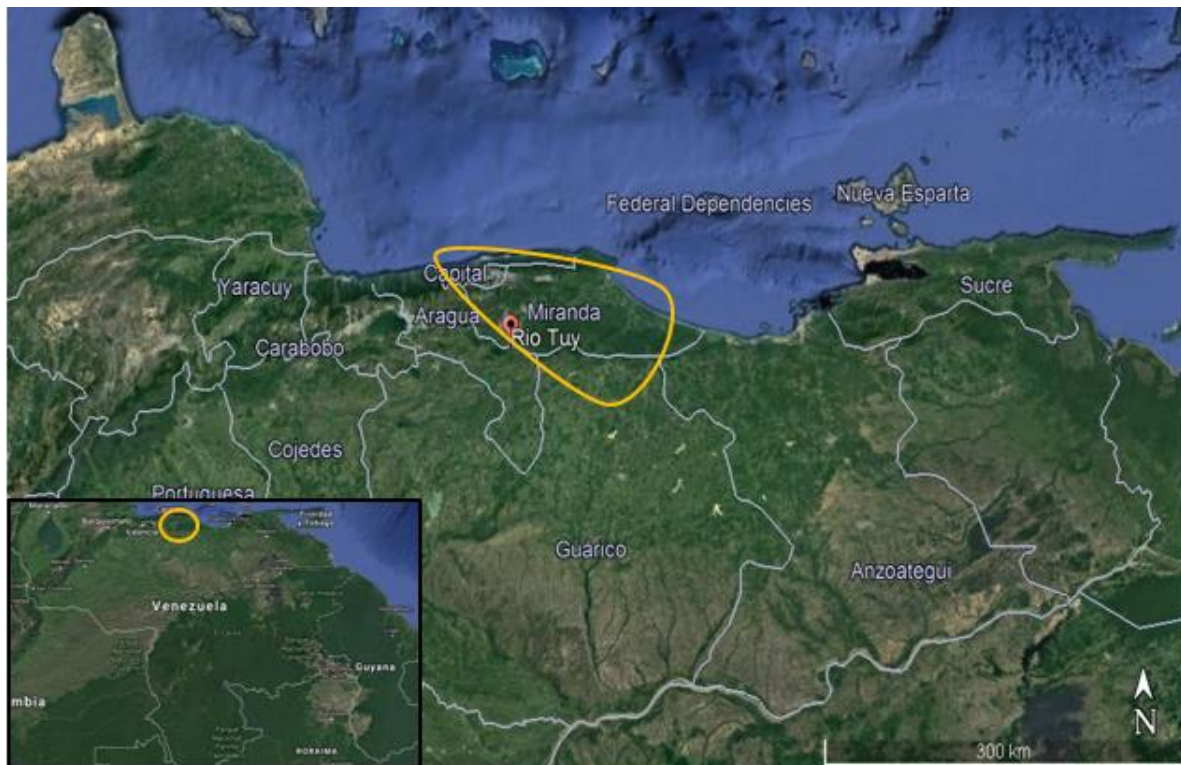


Figura 2. Distribución de la especie *Rodriguezus iturbei* y ubicación relativa en Venezuela, abarcando parte de los estados Guárico, Miranda y Distrito Capital. Datos tomados de Rodríguez (1966, 1980)

2. ANTECEDENTES

En Venezuela han sido realizados numerosos estudios taxonómicos y de distribución de gran importancia acerca de la familia Pseudothelphusidae, algunos de estos han descrito a la especie focal de esta investigación. *Rodriguezus iturbei* fue hallada por primera vez en 1918 en el Río Guaire, nombrada en 1919 por Rathbum como *Pseudothelphusa iturbei* y, posteriormente clasificada por Rodríguez (1966) como *P. garmani iturbei*. Este mismo autor, en 1980, describió los caracteres diagnósticos de las especies de Pseudothelphusidae presentes en el país, así como su distribución y hábitats asociados (Rodríguez, 1980). Entre las especies se encontraba a *P. garmani iturbei*, la cual clasificó esta vez como *Eudaniela iturbei* Pretzmann 1971. En el 2004, Campos y Magalhaes introducen el género *Rodriguezus*, incluyendo dentro de este a la especie *Rodriguezus iturbei*.

2.1 Hábitos Alimentarios

A continuación, son descritos estudios en donde se reportan los hábitos alimentarios de algunas especies de las familias de cangrejos dulceacuícolas del Neotrópico, con base en la revisión del contenido estomacal o en la observación de eventos de depredación presenciados en condiciones naturales.

2.1.1 Familia Trichodactylidae

Las investigaciones sobre la ecología trófica de los cangrejos de la familia Trichodactylidae han consistido en analizar su dieta mediante la revisión del contenido estomacal. Pirela y Rincón (2013) estudiaron el rol de *Bottiella niceforei* (Schmitt y Pretzmann, 1968) como

procesador de la materia orgánica, en una corriente intermitente ubicada en el caño Carichuano, estado Zulia, Venezuela. Los autores encontraron que el ítem más abundante en su dieta era el detrito vegetal. A pesar de que *B. niceforei* desempeña un papel fundamental como fragmentador del material orgánico en el río, el segundo ítem más abundante dentro de los estómagos examinados fue de origen animal, compuesto por restos de peces. Los autores relacionan el consumo de peces de *B. niceforei* con la necesidad de obtener algún nutriente que no esté presente en el material vegetal, para así complementar sus requerimientos nutricionales.

La ecología trófica de cangrejos Trichodactylidae ha sido estudiada durante años dentro del río Paraná y el río Uruguay, en particular por los dos autores mencionados a continuación. Según Williner y Collins (2013) *Trichodactylus borellianus* Nobili, 1896 es una de las especies más común de cangrejos de agua dulce en América del Sur y está ampliamente distribuida en ríos de Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina. Su investigación tuvo como objetivo estudiar los hábitos de alimentación y composición de la dieta de esta especie en el Río Paraná, Santa Fe, Argentina. Al analizar el contenido estomacal encontraron que restos vegetales, protozoarios y larvas de insectos fueron consumidos por los cangrejos de mayor talla, encontrando diferencias en el consumo entre juveniles y adultos. Por el amplio espectro alimentario encontrado los autores sugieren que *T. borellianus* actúa como omnívoro y, en algunos casos como depredador oportunista. Por otra parte, Williner y col. (2014) analizaron la dieta natural de *Trichodactylus kensleyi* Rodríguez, 1992 mediante la revisión de su contenido estomacal. Los organismos fueron recolectados en los ríos Uruguay y Paraná en la cuenca del río de La Plata (Suramérica), encontrando que los elementos más importantes en

su dieta, después de los restos vegetales, fueron oligoquetos y larvas de insectos quironómidos, por lo tanto, *T. kensleyi*, es considerado también como omnívoro oportunista, siendo el material animal una fracción importante de su espectro trófico.

2.1.2 Familia Pseudothelphusidae

Los hábitos alimentarios de algunas especies de la familia Pseudothelphusidae, han sido estudiados mediante el análisis del contenido estomacal y observaciones en campo. Con el fin de describir los hábitos y la morfología de dos especies encontradas en Rancho Grande (Aragua, Venezuela), Crane (1949) recolectó individuos de las especies *Rodriguezus ranchograndensis* (Rodríguez, 1966) (antiguamente conocida como *Pseudothelphusa garmani*) y *Neopseudothelphusa simoni* (Rathbun, 1905) (antiguamente conocida como *Pseudothelphusa chacei*). El autor reporta que la alimentación de ambas especies constaba de insectos (principalmente escarabajos), en el contenido estomacal de algunos ejemplares encontró quitina negra triturada, élitros de escarabajo y material animal blando indeterminado (posiblemente de oligoqueto); además, durante sus observaciones en campo, registró un evento de depredación de una hembra de *N. simoni* con crías, la cual sostenía con su quela mayor un escarabajo negro (Coleoptera: Tenebrionidae) removiendo las patas del insecto con la quela izquierda.

En las selvas de la Isla de Tobago el autor logró presenciar seis eventos de depredación por el cangrejo *Rodriguezus garmani*. A pesar de que la depredación de serpientes por cangrejos es poco conocida, aquellos de grandes tallas tienen la capacidad de atacar a pequeños vertebrados gracias a su duro exoesqueleto, sus poderosas quelas y eficaz aparato bucal

(Maitland, 2003). En este estudio el autor observó a cuatro machos y dos hembras *R. garmani* depredando serpientes de seis especies diferentes en las selvas de la isla de Tobago durante un período de estudio de cuatro años, en el cual fueron realizadas observaciones durante horas específicas del día y de la noche, evidenciando el potencial depredador de los cangrejos Pseudothelphusidae de gran tamaño. El autor expone la posibilidad de que *R. garmani* sea el principal depredador de invertebrados en el área de estudio y, según sus observaciones, propone que las serpientes pueden tener una importancia significativa en su dieta.

Por otra parte, Galán y col. (2009) realizaron un estudio espeleológico en la Cueva Grande de Anton Göering (Monagas, Venezuela) en donde fueron halladas a lo largo del río dos especies de cangrejos Pseudothelphusidae; *Rodriguezus garmani* fue la especie más abundante y de mayor talla, y *Microthelphusa* sp. Pretzmann, 1968, de menor talla y menos robusta. En esta investigación las especies fueron clasificadas como omnívoras, capaces de consumir detrito y restos de material animal. A pesar de que estos cangrejos están habitualmente asociados al cuerpo de agua, constituyen un grupo de hábitos terrestres y pueden desplazarse por toda la cueva en busca de alimento.

López-Sánchez y col. (2019) describieron el primer registro de depredación de una rana de la especie *Mannophryne vulcano* Barrio-Moros, Santos y Molina 2010 (Anura: Aromobatidae) por un cangrejo *R. iturbei*. Este suceso fue registrado en el mes de septiembre del 2017 en horas de la mañana durante una salida de campo a la quebrada Manantial, ubicada en el IVIC (Miranda, Venezuela). La rana, aún viva, se encontraba sujeta fuertemente por los

quelípedos del cangrejo, el cual había devorado la mitad de la pata posterior izquierda de su presa. Por la observación de ambas especies en la quebrada en salidas anteriores, los autores sugieren que es probable que la rana *M. vulcano* sea una presa común del cangrejo *R. iturbei*.

2.2 Experimentos en laboratorio y en mesocosmos

A continuación, son descritos estudios en los cuales fue determinado, mediante experimentos en laboratorio o en mesocosmos (ambientes artificiales que recrean condiciones similares a las de donde provienen los individuos), la preferencia alimentaria y/o habilidad de depredación de cangrejos pertenecientes a distintas familias de ambientes dulceacuícolas.

Con el fin de comparar la tasa de consumo y asimilación de tres dietas peletizadas, Cordero y Voltina (1990) realizaron un experimento con *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Cambaridae), bajo tres condiciones termales; cerca del valor más bajo (18°C), medio (22°C) y alto (26°C) del intervalo de temperatura de la localidad en Baja California, donde se llevó a cabo la recolección de estos crustáceos. En el experimento, los autores calcularon la aceptación de la dieta y la eficiencia de asimilación. A pesar de que todas las dietas fueron elaboradas con una base de agar, las tres variaban en su contenido; la dieta A estaba compuesta principalmente de harina de sardina y de acelga, la dieta B contenía únicamente pescado y la dieta C compuestos nitrogenados del estiércol de vaca y en menor cantidad harina de sardina. Los resultados mostraron que la eficiencia de asimilación fue elevada en todas las configuraciones de dieta y temperatura, sin embargo, el porcentaje de ingestión

por *P. clarkii* fue mayor con las dietas A y B a menor temperatura (ambas a 18°C), es decir, aquellas dietas con una mayor proporción de proteína animal incluida.

Por otra parte, Buck y col. (2003) examinaron los hábitos alimentarios del cangrejo omnívoro *Armases cinereum* (Bosc, 1802) (Sesarmidae) en una serie de experimentos de laboratorio. Con el objetivo de evaluar el potencial de *A. cinereum* como depredador, condujeron un experimento en el cual compararon las tasas de depredación de cuatro clases de cangrejos (macho, hembra, de tallas grande y pequeña) sobre cuatro presas potenciales (anfípodo, isópodo y dos clases de gastrópodos dentro de su concha), bajo dos condiciones de hábitat (ausencia o presencia de refugio). Observaron que las presas más depredadas por *A. cinereum* fueron anfípodos e isópodos y únicamente los cangrejos machos de talla grande fueron capaces de consumir una gran cantidad de gastrópodos. Los experimentos con refugio disponible (hojarasca en el tratamiento con alimento alternativo y tiras plásticas en el tratamiento sin alimento alternativo) mostraron que se redujo la tasa de depredación, especialmente sobre crustáceos, ya que utilizaron activamente la estructura como escondite.

Zanotto y col. (2009) (Brasil) plantearon un experimento con el objetivo de determinar la regulación del consumo y excreción de calcio en dos especies de cangrejo relacionadas filogenéticamente (superfamilia Grapsoidea), *Neohelice granulata* (Dana, 1851) una especie semiterrestre y *Sesarma rectum* Randall, 1840, una especie terrestre. Para ello, prepararon y ofrecieron a los cangrejos tres tipos de dieta que variaban únicamente en la cantidad de calcio; la dieta A no contenía calcio, la B contenía 1,11 g (equivalente al 2,2% del peso total

de la dieta) y la C contenía 3,33 g de calcio (6,6% del peso total). Los investigadores encontraron que estas dos especies poseen diferentes patrones de regulación del calcio ingerido; observaron que la dieta más consumida fue aquella con la mayor cantidad de calcio, sin embargo, el consumo de *S. rectum*, el cangrejo terrestre, fue significativamente mayor en comparación al consumo de *N. granulata* y además, *S. rectum* excretó calcio proporcionalmente a la ingestión, a diferencia de *N. granulata* que excretó calcio en cantidades independientes de los niveles de la dieta.

Klaus y Plath (2011) realizaron un estudio en la cueva del Azufre (Tabasco, México), la cual es considerada extremófila por ser un ambiente rico en sulfuro de hidrógeno, el cual es tóxico para diversos organismos y por estar en completa oscuridad. Dentro de la cueva habita el pez *Poecilia mexicana* Steindachner, 1863 el cual es depredado por un insecto acuático, hemíptero del género *Belostoma* Latreille, 1807. Igualmente, *P. mexicana* está expuesta a otros depredadores como arácnidos y crustáceos, además, los investigadores examinaron el rol del cangrejo *Avotrichodactylus bidens* (Bott, 1969) (Trichodactylidae) como potencial depredador sobre *P. mexicana*, comparándolo con el papel del insecto *Belostoma*. Realizaron experimentos en las cámaras de la cueva donde ocurrieran las tres especies (mesocosmos). En cada recipiente experimental colocaron un depredador con dos presas de tallas diferentes y luego de 24 h examinaron la condición de los peces. En el caso de *A. bidens*, no encontraron un patrón claro en la depredación de alguna talla específica de *P. mexicana*, sin embargo, la depredación ocurrió en el 55% de los peces (73% de los recipientes), sugiriendo que el cangrejo es un depredador importante de estos peces y que, según los autores, podría ser un depredador tope de este ecosistema subterráneo.

En 2013, Carvalho y col. realizaron experimentos en laboratorio con el objetivo de determinar la capacidad de depredación y preferencia alimentaria de juveniles, subadultos y adultos de *Trichodactylus borellianus* (Trichodactylidae), sobre presas de diferente forma, movilidad y dureza. En representación de los organismos móviles y esféricos escogieron cladóceros de *Daphnia magna* Straus, 1820; aquellos alargados y de lento movimiento fueron representados por oligoquetos *Limnodrilus udekemianus* Claparede, 1862; los sésiles y con coraza los representaron mejillones dorados *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857, una especie de particular interés por ser invasora en el lugar de estudio (río Paraná, Argentina) y nativa de Asia. Uno de los experimentos consistió en colocar presas variando su número de forma creciente cada día (10, 20 y 30 presas en 3 días experimentales) con el fin de cuantificar la tasa de consumo y de observar el comportamiento de captura de los cangrejos juveniles, adultos y subadultos. Los autores encontraron que la respuesta variaba dependiendo de la presa, siendo el oligoqueto el rubro más vulnerable y más depredado. Además, realizaron un experimento de selección donde evaluaron la preferencia alimentaria de las tres tallas de cangrejos, ofreciéndoles una cantidad fija de los tres tipos de alimento utilizados previamente. Los experimentos de selección demostraron que fueron consumidos en mayor cantidad oligoquetos y cladóceros, encontrando en la ingesta de oligoquetos una correlación positiva con el tamaño del cangrejo. En los ensayos no encontraron diferencias significativas en el consumo de presas entre cangrejos machos y hembras.

Finalmente, Esta revisión sugiere que este grupo de cangrejos dulceacuícolas parecen ser importantes omnívoros y/o depredadores oportunistas dentro de la cadena trófica, que capturan y consumen invertebrados e incluso vertebrados pequeños como peces, ranas y

reptiles, de acuerdo a las observaciones en condiciones naturales, al análisis de su contenido estomacal y a experimentos de laboratorio documentados en la literatura.

3. HIPÓTESIS

3.1 Preferencia alimentaria

Con base en la revisión bibliográfica sobre la ecología alimentaria de los cangrejos dulceacuícolas, fueron planteadas dos hipótesis para el experimento de preferencia:

Si se ofrecen fuentes de alimento de origen animal y vegetal de manera simultánea, la tasa de consumo de material animal por parte de *R. iturbei* será mayor en comparación a la ingesta del componente vegetal.

Si los ítems ofrecidos varían en su composición nutricional, el cangrejo *R. iturbei* preferirá consumir aquellos alimentos que cubran sus requerimientos nutricionales de proteínas y minerales.

3.2 Habilidad de depredación

Con base en las hipótesis anteriores, fueron planteadas las siguientes hipótesis para el experimento de habilidad de depredación con microcosmos:

Si las presas poseen habilidades para evitar ser depredadas (alta movilidad, uso de microcosmos, entre otras), el cangrejo atrapará un menor número de presas e invertirá más tiempo en capturarlas.

Si el tipo de presa ofrecida no cubre los requerimientos nutricionales del cangrejo, entonces la tasa de consumo será mayor sobre dichas presas.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Evaluar, bajo condiciones de laboratorio, la preferencia alimentaria y la habilidad de depredación de la especie de cangrejo dulceacuícola *Rodriguezus iturbei* (Pseudothelphusidae) recolectada en una quebrada con poca intervención, en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado Miranda.

4.2 Objetivos específicos

Estudiar las potenciales fuentes de alimento disponible para los cangrejos dulceacuícolas de la especie *R. iturbei* en la quebrada Manantial, a través de la recolección de macroinvertebrados presentes en la quebrada.

Caracterizar la dieta de *R. iturbei* mediante el análisis del contenido estomacal de un grupo de cangrejos recolectados en la quebrada Manantial.

Determinar la preferencia alimentaria de *R. iturbei* en condiciones de laboratorio ofreciéndole simultáneamente fuentes potenciales de alimento presentes en la quebrada.

Determinar la habilidad de depredación de *R. iturbei* en condiciones de laboratorio sobre las presas preferidas en el experimento de selección.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

La Quebrada Manantial está ubicada en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (10°25' N, 66°56' W), Altos de Pipe, Estado Miranda (Figura 3), la cual está rodeada por un bosque nublado perteneciente al ramal interior de la Cordillera de la Costa (Casañas y Jauregui, 2011). El bosque abarca un área de 832 hectáreas y posee un intervalo altitudinal entre 1.000 y 1.750 m s.n.m, con un clima templado lluvioso típico de zonas montañosas (Villalobos y Ramírez, 2010). Los registros de precipitación de la zona entre 1964 y 1986 exhiben dos períodos marcados, uno seco (de enero a abril) y uno lluvioso (de junio a noviembre), con un promedio anual de lluvia de 1010 mm y una temperatura promedio mensual de 16,1°C, siendo la temperatura máxima 22°C y la mínima 12°C (Casañas y Jauregui, 2011).

El tramo de la quebrada Manantial en el que fue realizada la recolección de muestras y de animales experimentales posee una longitud de 90 m aproximadamente, está cerca de las canchas deportivas del IVIC y posee las siguientes coordenadas geográficas 10°23'27" N, 66°58'44" W. El tramo evaluado posee un intervalo altitudinal entre 1.416 y 1.421 m s.n.m y presenta una naciente de agua que contribuye al flujo de agua permanente (Figura 4A). La quebrada se encuentra embaulada únicamente en la porción más baja de su recorrido. El tramo estudiado está dentro de un bosque cerrado que permite poca entrada de luz solar al cauce (Figura 4B y 4C).

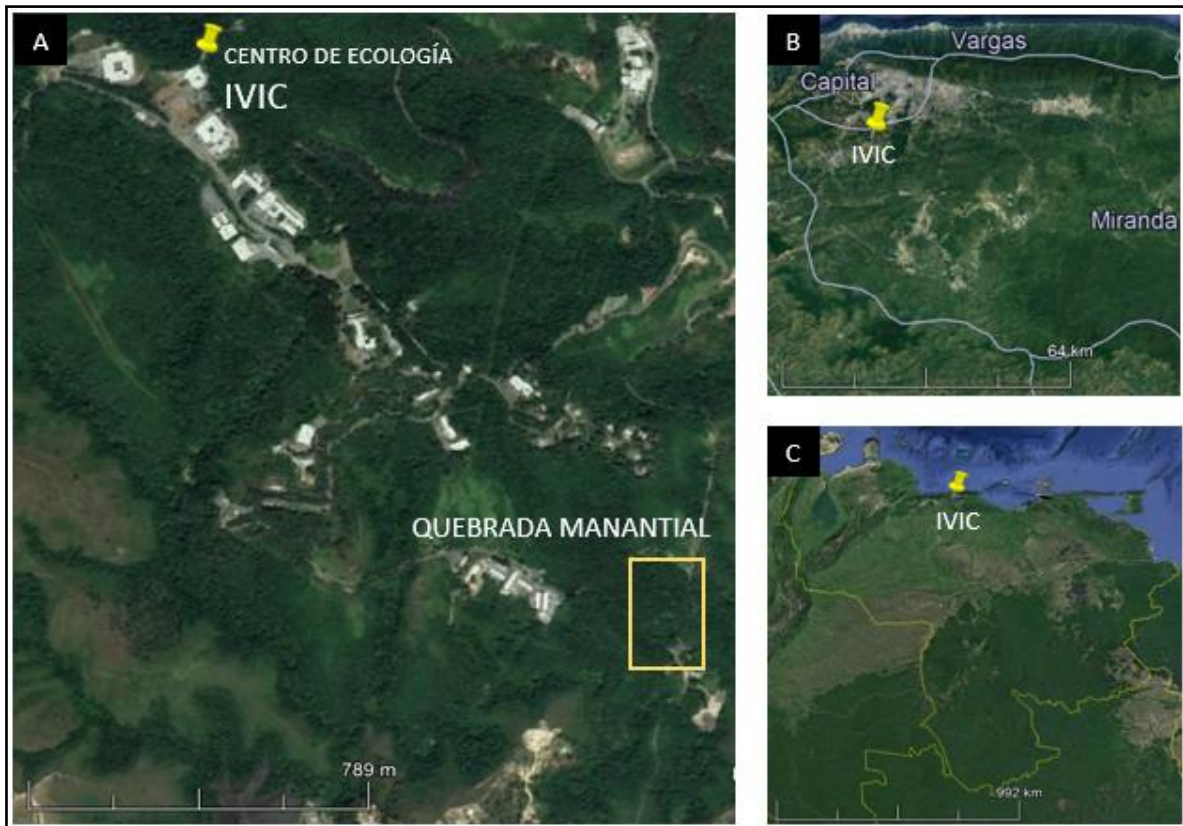


Figura 3. (A) Ubicación de la quebrada Manantial dentro del IVIC (B) Ubicación relativa regional del IVIC. (C) Ubicación relativa nacional del IVIC



Figura 4. Quebrada Manantial. (A) Naciente de agua. (B) Cauce. (C) Bosque bajo el que se encuentra la quebrada

5.2 Evaluación de las fuentes potenciales de alimento

5.2.1 Recolección de macroinvertebrados y medición de variables fisicoquímicas

La recolección de macroinvertebrados fue realizada durante una visita a la quebrada en el mes de mayo de 2018, cuando fueron seleccionados aleatoriamente 6 puntos de muestreo, tomando en cada punto una muestra dentro del cauce y una en cada orilla fuera del cauce (para un total de 18 muestras). La recolecta se inició por el sector de menor altitud, evitando así perturbar las zonas aguas arriba (Arana, y col., 2014). Fueron empleados dos métodos de recolección para así cubrir tanto la zona del caudal como sus orillas sin contacto con el agua. Dentro del cauce fue utilizada una red Surber y en las orillas fuera del agua fueron empleadas cuadratas de 25 x 25 cm. La red Surber está formada por dos marcos de metal plegables, cada uno de 30 x 30 cm, en donde el marco abierto horizontal marca los límites del área de muestreo y la red de nylon adherida al marco vertical toma la muestra (Carrera y Fierro, 2001). El marco horizontal fue colocado en el centro del cauce sobre el sustrato y en contra de la corriente (Figura 5), posteriormente fue removido vigorosamente el material del fondo dentro del marco con las manos durante 1 min y, al finalizar el tiempo, fue guardado el material contenido en la malla. En cada orilla fue colocada una cuadrata paralela al punto de toma de la red Surber (Figura 5) y fue recogido tanto el material vegetal como los invertebrados que estuviesen dentro de la unidad de muestreo. En el laboratorio, las muestras fueron lavadas con agua corriente y cernidas a través de tres tamices (tamaño de poro: 2, 1 y 0,5 mm) (Alba y col., 2005) con el fin de separar los organismos del material vegetal y sedimento, los cuales fueron preservados en etanol al 70%. Bajo una lupa

estereoscópica y mediante claves taxonómicas y bibliografía especializada, fueron identificados con resolución taxonómica a nivel de familia, determinando la abundancia y riqueza por punto de muestreo. Luego de su identificación fueron guardados en la colección de referencia del laboratorio de Ecología Acuática (IVIC).

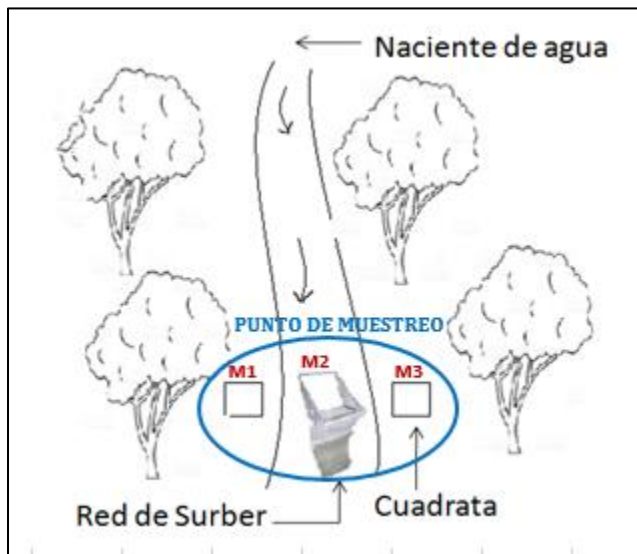


Figura 5. Esquema de la quebrada, ejemplificando el muestreo realizado en uno de los puntos de recolección; las muestras son representadas con la letra 'M' en color rojo y el punto de muestreo con un óvalo en azul

Adicionalmente, en cada punto de muestreo fue registrada la composición del sustrato del fondo del cauce con base en la cobertura de rocas, cantos rodados, grava gruesa, grava fina, arena y material vegetal (Barrios y Rodríguez, 2013), utilizando una cuadrata de 25 x 25 cm. En cada punto seleccionado dentro del agua fue medida la profundidad del cauce con una vara calibrada (cm), también fue medida la temperatura del aire y agua ($^{\circ}\text{C}$) y la concentración de oxígeno disuelto en agua (mg.l^{-1}) mediante una sonda multiparamétrica

(YSI ProODO). Utilizando un medidor de pH y conductividad ($\mu\text{s} \cdot \text{cm}^{-3}$) (Thermo Scientific Orion 3 star) previamente calibrado, fueron determinadas dichas variables fisicoquímicas del agua en el laboratorio, a partir de muestras tomadas con botellas (curadas con agua de la quebrada) en cada punto de muestreo.

5.2.2 Estimadores de riqueza

Para evaluar si la cantidad de muestras tomadas era representativa para la diversidad de familias encontradas, fue generada una curva de acumulación del número de familias encontradas contra el número de muestras analizadas. La curva fue construida utilizando el programa PRIMER 6.1.1.0 (Anderson y col., 2008) con los datos observados de abundancia y riqueza, tomando en cuenta las consideraciones de Villareal y col. (2004), además, se construyeron otras dos curvas empleando dos estimadores no paramétricos basados en la presencia de especies únicas; 'CHAO1' (estima el número de especies que faltan por recolectar) y 'Jackknife de primer orden' (estima el número de especies que ocurren solo en una muestra) (El Souki y col., 2015).

5.2.3 Análisis de ordenación

Para determinar si existía relación entre la riqueza de especies de macroinvertebrados y las variables ambientales y fisicoquímicas del agua y aire, fue realizado un análisis de componentes principales (PCA) basado en matrices de correlaciones, utilizando el programa PAST 3.10 (Hammer y col., 2001). Las variables consideradas fueron: temperatura del aire (t.aire) y del agua (t.agua), concentración de oxígeno disuelto (DO), profundidad (prof.), pH, conductividad (conduct.), % grava fina (g.fina), % grava gruesa (g.gruesa), % hojarasca (hoj.),

% arena, abundancia (abund.) y riqueza de macroinvertebrados (riq.). Al calcular los autovalores fue observado cuánto contribuía cada eje a la variabilidad explicada, siendo los componentes con mayor porcentaje de varianza (autovalor >1) escogidos para la representación de los objetos en el espacio reducido. Posteriormente, fue evaluada la contribución (por variable) a la formación de los ejes mediante los valores de correlación de cada parámetro (Legendre y Legendre, 1998).

5.3 Análisis del contenido estomacal

5.3.1 Recolección de cangrejos y análisis del contenido estomacal

Fue explorado el espectro trófico de *R. iturbei* mediante la revisión del contenido estomacal de un grupo de cangrejos recolectados a lo largo de la quebrada. Fueron capturados 15 individuos entre las 10:00 am y las 12:00 pm durante el mes de mayo, descartando los individuos juveniles de talla pequeña (ancho de caparazón menor a 5 mm) por limitaciones para su identificación, basada en la forma del gonópodo de los machos. Inmediatamente luego de su captura los cangrejos fueron anestesiados con hielo, transportados al laboratorio y preservados en etanol al 70% (Williner y Collins, 2013).

Previo a la revisión de los estómagos fueron tomadas las siguientes medidas de cada organismo con un vernier de apreciación 0,01 mm (Figura 6): el ancho del caparazón (AC: distancia a través del caparazón en su punto más ancho), la longitud del caparazón (LC: distancia a lo largo de la línea media, desde el margen frontal al margen posterior), la altura (AQI, AQD: distancia a través de la palma) y largo (LQI, LQD: distancia desde la base de la quela al dedo fijo de la misma) de la quelas izquierda y derecha.

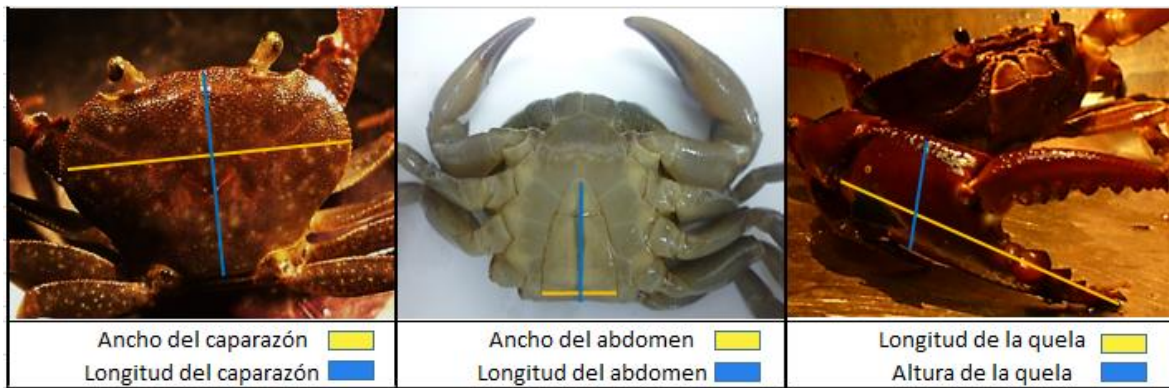


Figura 6. Medidas morfométricas tomadas en cada cangrejo

Además, fue identificado el sexo de cada individuo, determinado por la morfología del abdomen (generalmente el abdomen de los machos adultos es más estrecho que en hembras y de forma triangular, en relación al amplio abdomen de las hembras) corroborado por la presencia de gonópodos en machos y pleópodos en hembras (Figura 7) (Rodríguez, 1980; Carvalho y col., 2013).

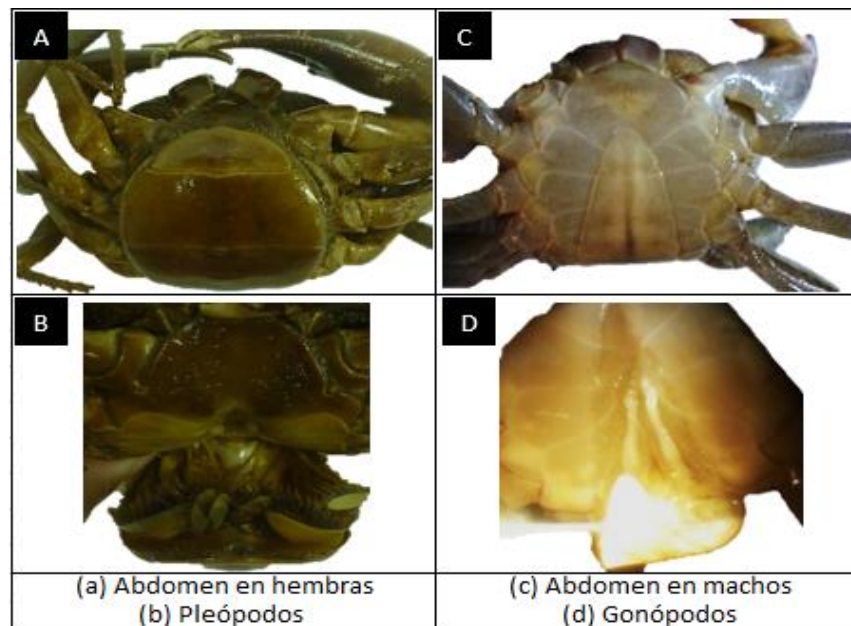


Figura 7. Determinación del sexo de los cangrejos

Para la extracción del estómago fue realizada una incisión en la línea dorso-lateral del caparazón de cada cangrejo, separándolo en dos mitades y exponiendo los órganos internos. El estómago cardíaco, encontrado cerca de la boca, fue extraído y colocado sobre una cápsula de Petri bajo una lupa estereoscópica con el fin de determinar el grado de plenitud, según cuatro clases (López, 2010):

1. Clase 0: estómago vacío
2. Clase 0.25: estómago ocupado por alimento hasta un 25%
3. Clase 0.5: ocupado por alimento entre 26 y 50%
4. Clase 1: ocupado por alimento entre 51 y 100%

La determinación visual fue posible gracias a que el estómago de *R. iturbei* es una bolsa translúcida de paredes delgadas (observación personal Gómez-Alceste, M). Fue realizada la disección de cada estómago mediante una apertura longitudinal a lo largo de la superficie ventral utilizando una hojilla y el contenido fue vaciado con agua destilada en una cápsula de Petri (Woods y McLay, 1994). El contenido estomacal fue identificado bajo la lupa (o microscopio de ser necesario) hasta el nivel taxonómico más bajo posible, ya que el alimento fue encontrado muy fragmentado debido a la masticación del cangrejo (López y Conde, 2013). La cápsula de Petri fue forrada con papel milimetrado para estimar el porcentaje de cada rubro de acuerdo al área ocupada, considerando que el volumen completo de cada estómago representaba el 100% del área del papel (López, 2010). La abundancia de cada

rubro fue definida por seis categorías propuestas por Haefner (1990) y Brogim y Lana (1997) (Citado en López, 2010):

1. 0: rubros ausentes
2. 2.5: ítem que corresponde hasta el 5% del volumen total del estómago
3. 25: ítem que representa entre el 6 y 30% del volumen total del estómago
4. 50: ítem que representa entre el 31 y 50% del volumen total del estómago
5. 75: ítem que representa entre el 51 y 75% del volumen total del estómago
6. 100: ítem que representa entre el 76 y 100% del volumen total del estómago

Por cada rubro encontrado fue calculado su porcentaje de ocurrencia, expresándolo según Williams (1981):

$$\% F_i = \left(\frac{b_i}{n} \right) \times 100$$

Donde b_i es el número de cangrejos con el rubro i en el estómago y n el número total de cangrejos, excluyendo aquellos con estómago vacío. Fue tomada esta precaución ya que generalmente en estómagos casi vacíos son encontrados rubros no digeribles, resistentes o de lenta digestión, por lo que su importancia relativa podía sobreestimarse (López, 2010).

También fue determinada la importancia de los rubros en la dieta a través de su índice de importancia relativa (IIR_i) (López, 2010):

$$IIR_i = F_i \sum_{i=1}^n P_i$$

Donde, F_i es la ocurrencia del rubro i , P_i es la multiplicación entre la categoría de abundancia del rubro i por el grado de plenitud de cada estómago.

5.3.2 Estimadores de riqueza

Con el fin de evaluar si la cantidad de estómagos analizados era representativa para la variedad de rubros encontrados, fue generada una curva de acumulación (del número de rubros encontrados contra el número de estómagos analizados). La curva fue construida de igual manera como se realizó para el número de familias de macroinvertebrados, en la sección ‘Evaluación de las fuentes potenciales de alimento’ (ver apartado 5.2.2).

5.4 Experimentos en el laboratorio

5.4.1 Selección del tamaño de muestra para los experimentos

Fue calculado el tamaño de muestra mínimo necesario que se debía utilizar en cada experimento, con el objetivo de asegurar una potencia estadística robusta. Para ello, fueron seleccionados trabajos previos sobre preferencia alimentaria y habilidad de depredación, en los que hubiesen realizado experimentos (con cangrejos dulceacuícolas del Neotrópico) similares a los propuestos. De los trabajos seleccionados fue extraído el resultado (significativo) del análisis estadístico de la prueba (F o H), el número de individuos o tamaño de muestra (n) y el número de grupos. Estos datos fueron introducidos en la página web www.psychometrica.de/effektstaerke.html (Lenhard y Lendhard, 2016) con el fin de

transformar el valor del estadístico de cada estudio a una medida común y comparable, llamada tamaño de efecto. El tamaño de efecto es un indicador que permite cuantificar cuán distintos son dos grupos en una o más variables medidas (Quezada, 2007). Con los datos de los trabajos previos y el tamaño de efecto, se procedió a calcular el tamaño de muestra mínimo requerido para obtener diferencias significativas, utilizando el programa G*Power 3.1 (Faul y col., 2009). Con base en un promedio de los tamaños de muestra mínimo obtenidos a partir de cada trabajo, fue decidido el tamaño de muestra a utilizar en cada experimento planteado.

5.4.2 Recolección de cangrejos y posterior devolución a la quebrada Manantial

Los cangrejos experimentales fueron recolectados manualmente durante el mes de agosto a lo largo la quebrada Manantial en la fase de intermuda, las tallas estuvieron comprendidas entre 15 y 40 mm de ancho del cefalotórax (AC) por dos razones: los cangrejos dentro de ese intervalo de tallas son encontrados con mayor frecuencia en la quebrada (Pereira, 2018) y, como fue mencionado anteriormente, los de menor talla presentan una limitación para la identificación. Además, fue tomada agua de la quebrada para ser utilizada en la preparación previa a los experimentos y durante los mismos. Los cangrejos capturados fueron colocados en cavas o en bolsas plásticas por separado para el traslado hasta el laboratorio. Al culminar todos los experimentos, fueron devueltos con vida a su hábitat natural con la intención de producir el menor impacto en la población de *R. iturbei* de la quebrada. Actualmente, en cuanto a su conservación, esta especie se considera bajo “preocupación menor” (LC: Least Concern) (IUCN, 2019), sin embargo, la información que se tiene respecto

a sus poblaciones y otros aspectos de su ecología es escasa (comunicación personal Beatriz López-Sánchez; Cumberlidge, 2008).

5.4.3 Preparación previa a los experimentos

En el laboratorio fueron tomadas con un vernier las medidas morfométricas de cada individuo (AC, LQ, AA, LA, AQ, LQ), fueron pesados en una balanza digital de apreciación 0,01 g y fue determinado su sexo. Posteriormente, cada cangrejo fue colocado en una pecera individual de 19 x 39 x 39 cm que contenía 500 ml de agua de la quebrada (evitando así su desecación), suministrándole aireación continua a través de mangueras plásticas conectadas a bombas de aire eléctricas y ambientadas con vegetación extraída de la quebrada (fuente de alimento y refugio), lo cual permitió la observación y aclimatación de los individuos durante una semana (De Azevedo y col., 2013; Cordero y Voltolina, 1990). Fue controlada la temperatura del laboratorio (23°C) y el fotoperiodo (12 h luz/12 h oscuridad). Transcurrido el período de aclimatación, los individuos fueron trasladados a nuevas peceras individuales con aireación continua, las cuales contenían únicamente 500 ml de agua de la quebrada, con el fin de someter a los cangrejos a 48 h de ayuno, estandarizando de esta manera sus condiciones de apetito (De Azevedo y col., 2013; Gomes y col., 2012; Miranda y col., 2016). Este procedimiento fue llevado a cabo antes de dar inicio a cada experimento.

5.4.4 Diseño experimental

Ambos experimentos tuvieron una duración de 2 h; la unidad de análisis (objeto específico de estudio) fue el cangrejo sometido a la fase de ayuno (*R. iturbei*) y la unidad de muestreo (entidad mediante la que se accedió a la unidad de análisis) fue la pecera de 15 x 20 x 20 cm;

el tratamiento control de ambos experimentos consistió en peceras con la configuración fija de alimento o presas excluyendo a los cangrejos experimentales (Figura 8C y 8D), evaluando cambios autogénicos en los ítems o presas ofrecidas. Un cambio autogénico se refiere a cualquier modificación que sufra el alimento (o presa) que ocurra independientemente de la acción del consumidor (Peterson y Renaud, 1989; Roa, 1992) [por ejemplo, descomposición, cambios de apariencia, de coloración, desintegración, pérdida de agua, mortalidad o cambios de comportamiento (en el caso del experimento de habilidad de depredación), etc.]. En ambos experimentos fueron ubicadas aleatoriamente las peceras en el mesón del laboratorio (Figura 8B), suministrándole a cada una aireación continua por medio de un compresor que distribuyó el aire por mangueras. Las peceras fueron posicionadas de manera inclinada para proveer una parte del fondo seca. Los experimentos fueron monitorizados a distancia por el investigador y fueron grabados con una cámara GoPro Hero 3. Cabe mencionar que los experimentos fueron montados por bloques, ya que en el laboratorio se disponía únicamente de 8 peceras de 15 x 20 x 20 cm. Al introducir el factor aleatorio 'bloques' en el análisis su efecto no tuvo relevancia (no fue significativo), por lo cual fue excluido para el tratamiento estadístico.

5.4.5 Experimento 1. Preferencia alimentaria de *R. iturbei*

En cuanto al experimento de preferencia alimentaria, fueron utilizados 5 hembras y 7 machos experimentales (seleccionados aleatoriamente). La variable independiente fue el tipo de alimento ofrecido (estuches de tricópteros contruidos con hojarasca, ranas, cangrejos, cucarachas; ver apartado 5.4.6, Figura 8A) y la variable respuesta fue la tasa de

consumo (%consumo.2h⁻¹). El tamaño de muestra fue igual a 24, destinando 12 peceras a cada tratamiento (experimental y control). Los ítems a ofrecer como alimento fueron extraídos con antelación del congelador y, al alcanzar la temperatura ambiente, fueron pesados en una balanza digital; el peso de los representantes del componente animal varió entre 0,25 g y 0,30 g y el ítem vegetal varió entre 0,06 g y 0,09 g. A pesar de la diferencia en el peso del ítem vegetal contra los ítems de origen animal, todos se asemejaban en tamaño. En cada pecera fueron colocados 50 ml de agua de la quebrada y, en la parte seca, fue colocado aleatoriamente el alimento (un representante de cada ítem entero sobre un cubreobjetos, Figura 8A) previamente pesado, introduciendo posteriormente un cangrejo experimental en la zona con agua. Culminado el tiempo del experimento, el alimento remanente fue extraído y pesado nuevamente, cuantificando el consumo de cada ítem con la siguiente fórmula (Erickson y col., 2008; Gomes y col., 2012):

$$R_i = T_i \left(\frac{C_f}{C_i} \right) - T_f$$

Donde R es el consumo de cada alimento, T_i es el peso del alimento i al inicio del experimento, T_f es el peso del alimento i al culminar el experimento, C_i es el peso del alimento i como control al inicio del experimento, C_f es el peso del alimento i como control al culminar el experimento.

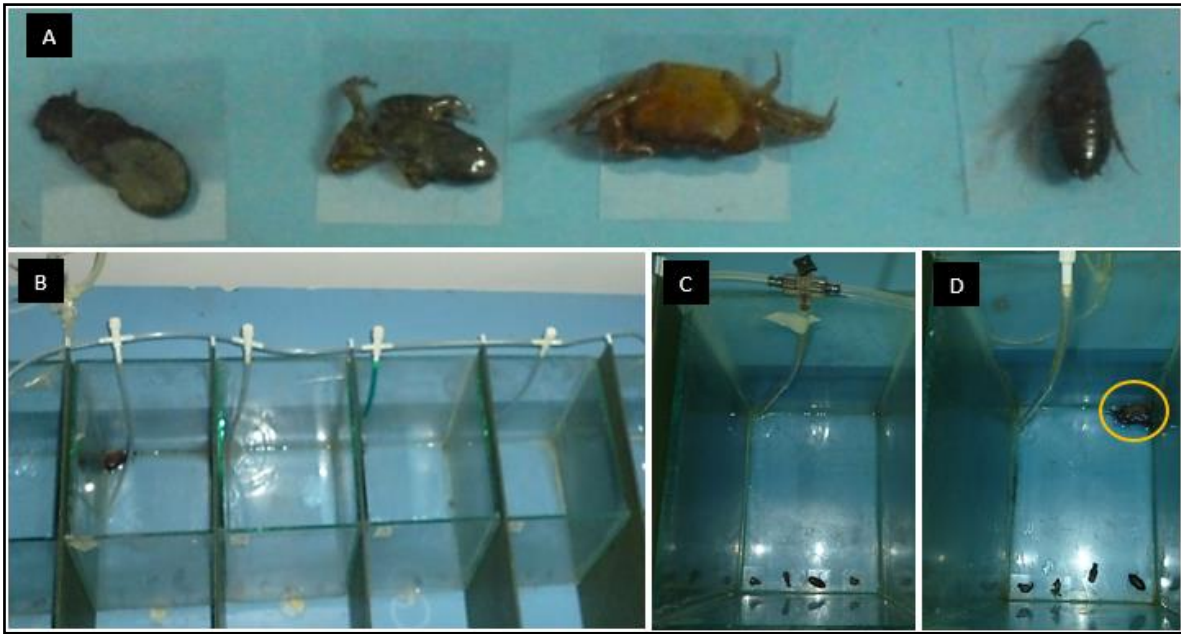


Figura 8. Experimento de preferencia alimentaria de *R. iturbei* (A) Ítems alimentarios colocados enteros sobre cubreobjetos (B) Peceras colocadas aleatoriamente con aireación. (C) Pecera tratamiento control (D) Pecera tratamiento experimental señalizando la unidad de análisis

Selección del tipo de alimento y recolección de ítems en la quebrada Manantial

Fueron escogidos cuatro tipos de alimento presente en la quebrada Manantial (Figura 9A). Como primer ítem fueron seleccionados los estuches vacíos (casitas de hojarasca) de *Phylloicus* sp. Müller, 1880, perteneciente a la familia Calamoceratidae, por representar el ítem de mayor abundancia en la recolección de macroinvertebrados. El segundo y tercer ítem fue escogido con base en los resultados de los análisis del contenido estomacal de *R. iturbei*; los ítems que representaron una mayor importancia en los estómagos fueron fragmentos de cangrejo e insecto respectivamente. La elección de un representante de cada

grupo estuvo basada en observaciones del comportamiento depredatorio de *R. iturbei*; durante dos visitas a la quebrada, individuos de esta especie fueron observados sujetando con sus quelas y alimentándose de una cucaracha de río (superfamilia Blaberoidea) (observación personal Gómez-Alceste, M) y, en condiciones de laboratorio, fue observada en repetidas ocasiones la depredación sobre un cangrejo Pseudothelphusidae de menor talla de la especie *Orthothelphusa venezuelensis* (observación personal Gómez-Alceste, M; Pereira, 2018; López-Sánchez, B. 2016, 2017). Por último, como cuarto ítem, fue escogida una especie de anuro conocida como “ranita acollarada de Caracas”, *Mannophryne vulcano* (Aromobatidae) por las observaciones de López-Sánchez y col. (2019) en el 2017 en la quebrada Manantial. Para capturar dichos organismos fue visitada la quebrada, recolectándolos manualmente y transportándolos al laboratorio con vida en frascos, bolsas plásticas y cavas. Posteriormente fueron preservados en frío en un congelador hasta el inicio del experimento.

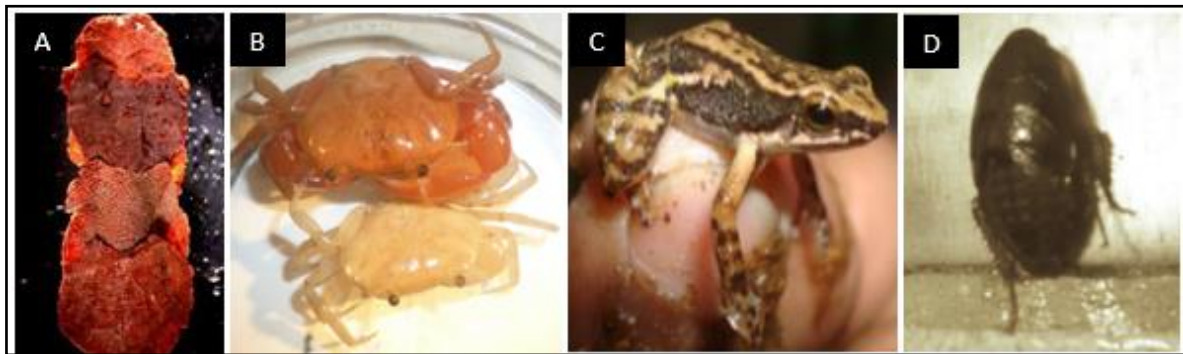


Figura 9. Tipo de alimento ofrecido en el experimento de selección. (A) Estuche vacío de *Phylloicus* sp. (B) Cangrejos *Orthothelphusa venezuelensis* (C) Ranita acollarada de Caracas *Mannophryne vulcano* (D) Cucaracha de río (Blaberoidea)

5.4.6 Experimento 2. Habilidad de depredación de *R. iturbei*

En cuanto al experimento de habilidad de depredación, fueron utilizados 9 hembras y 6 machos experimentales cuando fue ofrecida la presa tipo cangrejo, y 8 hembras y 7 machos experimentales cuando fue ofrecida la presa tipo rana (seleccionados aleatoriamente). La variable independiente fue el tipo de presa ofrecida, seleccionadas con base en los resultados del experimento de preferencia alimentaria y las variables respuesta fueron: (1) la tasa de consumo del cangrejo ($\% \text{consumo} \cdot 2\text{h}^{-1}$), (2) la cantidad de presas que logró capturar (n) y (3) el tiempo mínimo en el que capturó la primera presa (min). El nivel de factor fueron los tipos de presa y por cada tratamiento el número de muestra fue 15 (igual para cada control). Cada tipo de presa fue pesada en una balanza digital, el peso de ambos tipos varió entre 0,25 y 0,35 gramos. En cada pecera experimental con microcosmos (ver apartado 5.4.7, Figura 10C) fueron introducidas 3 presas del mismo tipo, vivas, sanas y enteras sobre el sustrato y, posteriormente, un cangrejo experimental en la zona con agua. Fueron colocadas tapas de seguridad, evitando el escape de alguna de las presas potenciales y, además, permitiendo que los cangrejos experimentales pudieran tener acceso a la presa a pesar de que se encontrara en las paredes de la pecera. Transcurrido el tiempo, las presas remanentes (vivas o consumidas parcialmente) fueron extraídas, y pesadas nuevamente, cuantificando el número de capturas, el tiempo mínimo de captura y el consumo de presas por pecera mediante la misma fórmula descrita anteriormente (en el experimento 1 de preferencia).

Cabe destacar que el experimento fue realizado utilizando primero a las ranas como presa y, al culminar, las sobrevivientes fueron devueltas a la quebrada. Posteriormente, fueron recolectados los cangrejos a ofrecer como presa. La intención de ello fue mantener el menor tiempo posible a los animales en cautiverio.

Recolección de presas y preparación de microcosmos

Para evaluar la habilidad depredatoria de *R. iturbei* se ofrecieron como presas potenciales la rana *M. vulcano* y el cangrejo *O. venezuelensis*, de acuerdo a los resultados del experimento 1 de preferencia alimentaria. Para ello, fueron recolectados en la quebrada ambas especies presa manualmente, así como algunos elementos del hábitat (agua, hojarasca, bromelias, rocas, troncos, sustrato, etc) con el propósito de preparar microcosmos específicos para cada especie; para los cangrejos *O. venezuelensis* fueron ambientadas varias peceras de 19 x 39 x 39 cm con 500 ml de agua, troncos y rocas planas que permitieran a los cangrejos treparse en ellas, algunas bromelias y hojarasca que utilizaron como fuente de refugio y alimento (Figura 10A); para las ranas *M. vulcano* fue ambientada una pecera de 38 x 78 x 78 cm con grava húmeda, algunas rocas y troncos, hojarasca abundante y agua dispuesta en tapas pequeñas distribuidas dentro de la pecera (Figura 10B). Las presas potenciales permanecieron en el microcosmos bajo observación durante 24 h para descartar aquellos individuos que presentaran cualquier alteración (enfermedades, cambios de conducta, alguna malformación, poca movilidad, etc.). Fue preparado un microcosmos para el experimento, con el fin de recrear algunas características del hábitat. Para ello fue extraído sustrato de la quebrada, colocándolo en bandejas de aluminio en el laboratorio durante una

semana, para secarlo posteriormente a 105°C durante 48 h en una estufa (Pereira, 2018). El sustrato seco fue llevado a una mufla a calcinar a 500°C durante 12 h para eliminar el contenido de materia orgánica (Wang y col., 2011), evitando proporcionar, por error, otro tipo de alimento a los cangrejos experimentales. Las peceras de 15 x 20 x 20 cm fueron ambientadas con 50 ml de agua de la quebrada y 200 g del sustrato, colocándolas de manera inclinada para crear una playa (Figura 10C). Fue suministrada aireación continua por medio de un compresor que distribuyó el aire por mangueras.

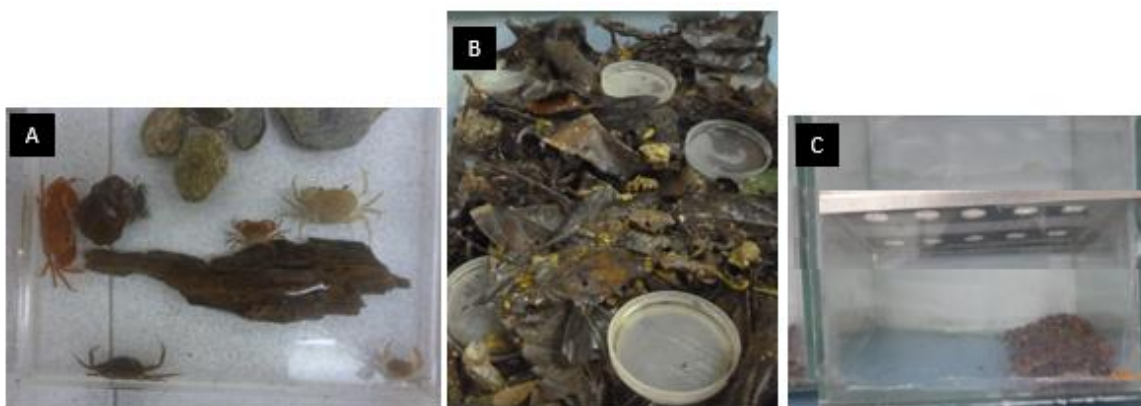


Figura 10. Microcosmos para (A) cangrejos *O. venezuelensis* (B) ranas *M. vulcano* y (C) cangrejos experimentales *R. iturbei*

5.4.7 Análisis estadístico

Exploración de los datos, elección de la estructura de errores y función vínculo

Inicialmente fue realizada una exploración de los datos mediante histogramas y gráficos de caja y bigote, para observar el comportamiento de cada variable respuesta y las predictoras. En experimentos de preferencia donde dos o más tipos de alimento son ofrecidos de forma simultánea a un consumidor, no es correcto utilizar modelos lineales generales (como por

ejemplo ANOVA, regresión lineal, etc.) para establecer si hay diferencias significativas en el consumo, ya que existe una falta de independencia en las observaciones (el consumo de una de las opciones no es independiente del consumo de los demás tipos de alimento presentes en la misma pecera experimental) (Peterson y Renaud, 1989; Roa, 1992; Mangeaud y Videla, 2005). Por ello, fue elegida una familia de modelos más potentes que permiten unificar aquellos con variables respuesta tanto categórica como numérica y que considera, además de la distribución normal, distribuciones de la familia exponencial como la Poisson y la Binomial (Mangeaud y Videla, 2005), estos son los Modelos Lineales Generalizados y comprenden tres componentes; un componente aleatorio conformado por la variable respuesta, un componente sistemático o predictor lineal constituido por un conjunto de variables descriptoras (incluyendo el factor o variable independiente 'tipo de alimento' (experimento 1 de preferencia) o 'tipo de presa' (experimento 2 de habilidad) y las covariables 'ancho del caparazón (AC)' y 'sexo del cangrejo') y, por último, una función vínculo o de enlace (*link*) que linealiza la relación entre el componente aleatorio y el sistemático (es decir, entre el valor observado y las variables predictoras) (Quinn y Keough, 2002). En cuanto al experimento 1 de preferencia alimentaria, los modelos planteados tuvieron: un componente aleatorio conformado por la variable dependiente 'tasa de consumo', la cual es continua y se ajustó a una distribución gaussiana y, como función de enlace fue empleada la función identidad (μ) (Quinn y Keough, 2002). Las variables respuesta que describieron el experimento 2 de habilidad de depredación fueron 'tasa de consumo', 'número de presas capturadas' y 'tiempo mínimo de captura'. Los modelos para la 'tasa de consumo' fueron planteados del mismo modo como fue realizado en el experimento 1 de

preferencia alimentaria. Para las demás variables respuesta, fue evaluado el grado de dispersión en cada modelo utilizando la proporción devianza residual entre los grados de libertad residuales. En la regresión de Poisson la media y la varianza son iguales, lo cual implica que la división de la devianza residual entre los grados de libertad debe aproximarse a uno (valores mucho mayores a 1 indican sobre-dispersión) (López y Ruiz, 2011). El ‘número de capturas’ es una variable de recuento y fue ajustada a una distribución de Poisson empleando la función de enlace logarítmica ($\log(\mu)$). El ‘tiempo mínimo de captura’ es una variable de recuento, por lo cual inicialmente fue planteada una regresión de Poisson, sin embargo, bajo esta distribución los modelos presentaron sobre-dispersión. Una solución a ello fue adaptar los modelos a una regresión binomial negativa con la función de enlace logarítmica ($\log(\mu)$), la cual es considerada una generalización de la regresión de Poisson (López y Ruiz, 2011).

Los análisis se realizaron por medio del software R 3.5.1 (*R Project for statistical computing*, 2018). La librería ‘MASS’ (Venables y col., 2002) fue utilizada para emplear la distribución binomial negativa. Por otra parte, fue utilizada la librería ‘Effects’ (Fox, 2003; Fox y Weisberg, 2019) para realizar el gráfico de efectos de cada modelo seleccionado.

Ajuste del modelo a los datos y simplificación del modelo

Fue planteada una hipótesis nula $H_0: \mathbf{b}=0$; $H_1: \mathbf{b} \neq 0$ para determinar si los efectos de las variables descriptoras fueron significativos para cada variable respuesta. Los coeficientes con un valor $p < 0,05$ fueron significativamente distintos de cero (Quinn y Keough, 2002). En el proceso de ajuste fueron evaluados un conjunto de modelos que constituyeron

aproximaciones de los datos observados. Fueron seleccionados aquellos modelos con efectos significativos y fueron puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), con el fin de detectar diferencias significativas entre los mismos. Para discernir en la elección entre modelos que fueran diferentes significativamente, fue utilizada la devianza residual como una medida de bondad de ajuste (valores pequeños indicaron un mejor ajuste de los datos) (López y Ruiz, 2011) y fue verificado el ajuste del modelo a través del coeficiente D^2 que indica cuánta variabilidad es explicada por el modelo. Además, fue realizado un análisis comparativo de los modelos mediante el criterio de información de Akaike (AIC), un índice que evalúa el ajuste del modelo a los datos y su complejidad (con menor AIC mejor fue el ajuste) (Quinn y Keough, 2002; López y Ruiz, 2011). Cuando los modelos no presentaron diferencias significativas entre ellos según la prueba ANOVA, fue seleccionado el modelo más parsimonioso.

6. RESULTADOS

6.1 Composición de macroinvertebrados y variables ambientales y fisicoquímicas de la quebrada Manantial

En cuanto a las variables fisicoquímicas, la temperatura del agua varió entre 19,8 y 22,1°C (marcando la mayor temperatura en los puntos de muestreo de la zona de mayor altitud) y la del aire entre 22,7 y 23,1°C (Figura 11A). La concentración de oxígeno disuelto varió entre 6,84 y 7,33 mg. L⁻¹ (Figura 11B). La conductividad del agua varió entre 119 y 200,3 μ Siemens. cm⁻¹, ocurriendo los menores valores en la zona de mayor altitud (puntos de muestreo 5 y 6), encontrando los mayores valores en las muestras de la zona de menor altitud (Figura 11C). El menor valor de pH fue encontrado en el agua de la zona baja de la quebrada, coincidiendo con los puntos 1 y 2 (7,69), mientras que el mayor valor de pH fue obtenido en los puntos 5 y 6 (7,97) (Figura 11D). La mayor profundidad del agua fue obtenida en la zona de menor altitud de la quebrada (Figura 11E).

En cuanto a las variables ambientales (Figura 12), el componente común de todas las muestras fue la hojarasca, observándose en mayor medida en el punto de muestreo 3, que coincide con la zona media del segmento estudiado de la quebrada. La grava gruesa fue observada únicamente en la zona de mayor altitud (puntos 4, 5 y 6), predominando en la zona baja (puntos 1, 2 y 3) la arena como parte del sustrato.

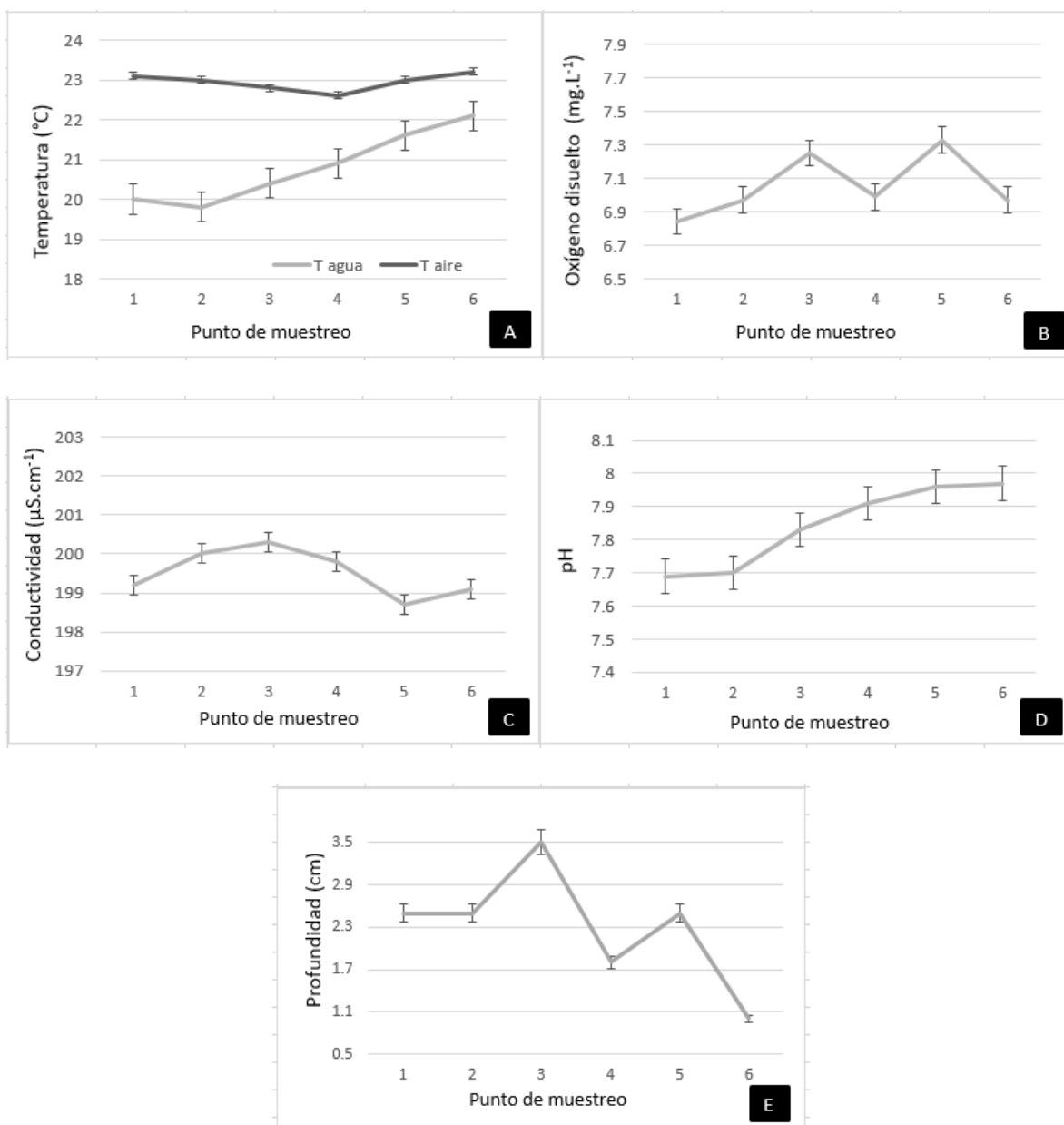


Figura 11. Variables fisicoquímicas del agua y del aire de la quebrada Manantial (A) Temperatura del agua y aire (B) Oxígeno disuelto en agua (C) Conductividad del agua (D) pH del agua (E) Profundidad del agua

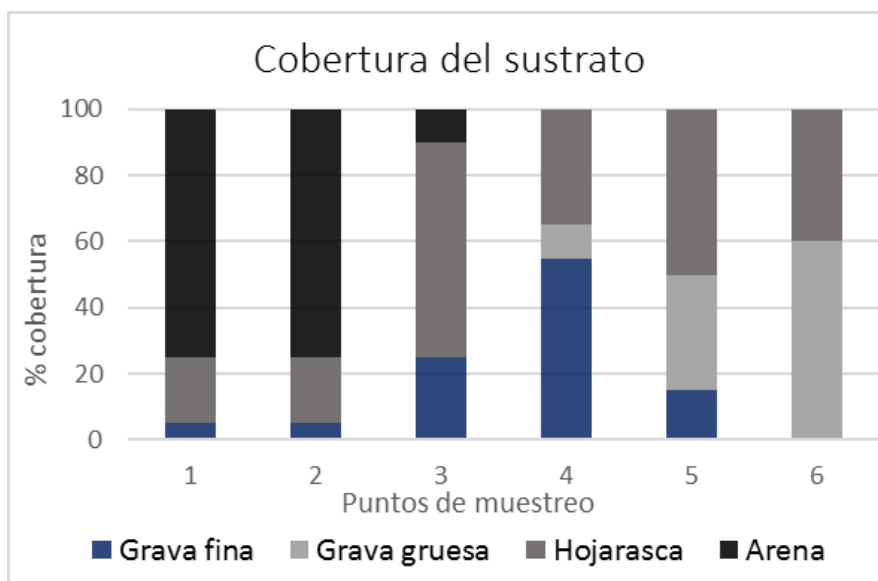


Figura 12. Porcentaje de cobertura del sustrato en cada punto dentro del cauce

En cuanto a la composición de macroinvertebrados, la figura 13 representa el total y el porcentaje de la riqueza y abundancia recolectada en cada punto de muestreo. Fue observada la mayor riqueza y abundancia en el punto 3 y el punto 1 respectivamente (zona media y baja de la quebrada). La menor de riqueza y abundancia fue obtenida en los puntos de muestreo correspondientes a la zona de mayor altitud (puntos 4, 5 y 6).

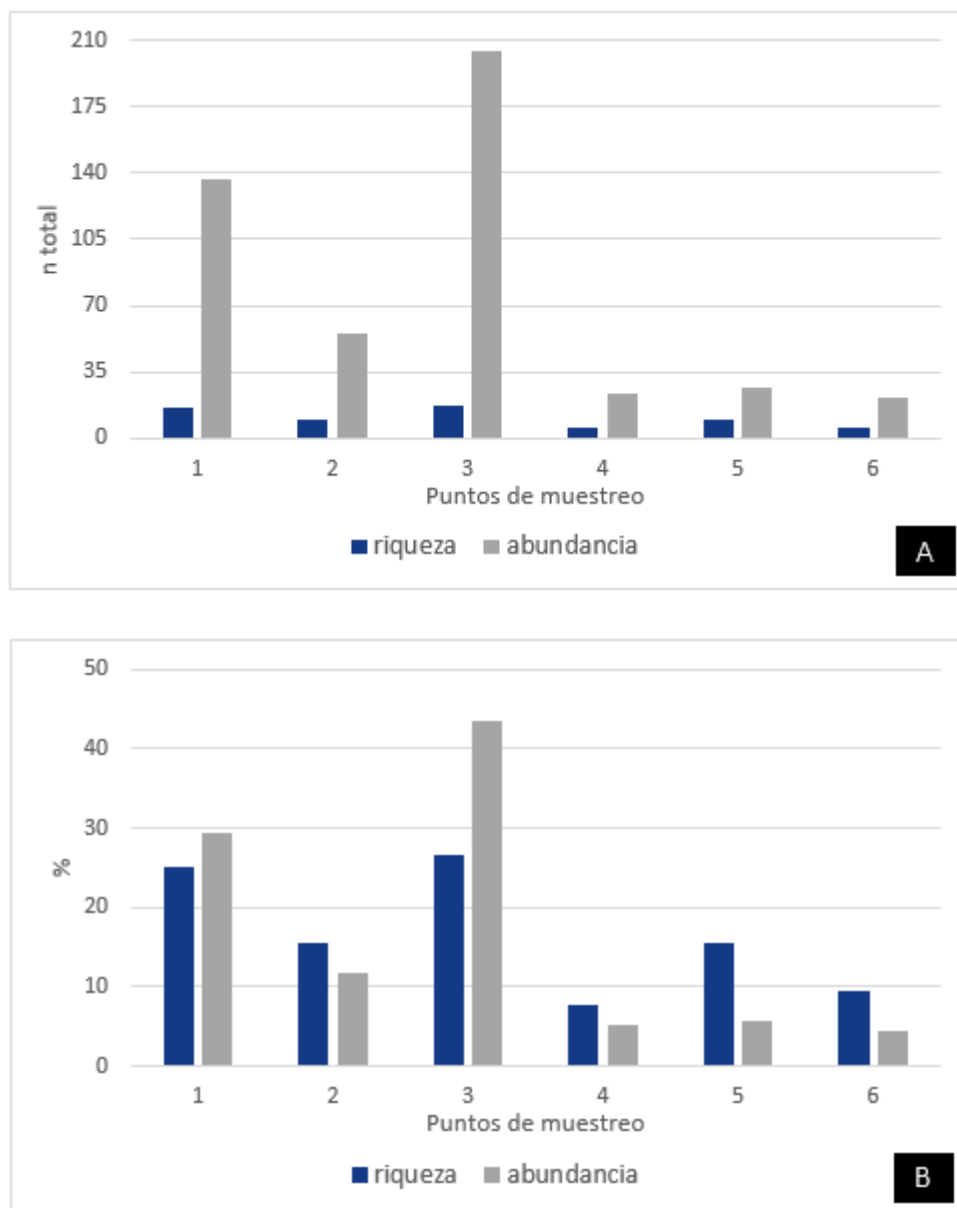


Figura 13. Abundancia y riqueza de familias por cada punto de muestreo. (A) Número total.

(B) Representación porcentual

En el análisis de componentes principales, el componente 1 (CP1) y 2 (CP2) reflejan la mayor variación en la distribución de los datos. La varianza acumulada por los dos primeros componentes es igual a 74,4%; el CP1 explica el 45,04% de la varianza total y el CP2 explica

el 29,36%. En la Tabla I son mostrados los autovalores de los componentes principales en función de la cantidad de variabilidad que representaron (proporción de varianza explicada). El punto de inflexión es encontrado en el componente 3 (dado por su autovalor), luego la curva comienza a estabilizarse alrededor del origen, lo cual indica que el resto de los componentes explican una proporción pequeña de la variabilidad (Figura 14).

Tabla I. Autovalores, proporción de varianza asociada a cada componente y varianza acumulada

Componente	Autovalor	% Varianza	% Var. acumulada
1	3.52	45.04	45.04
2	2.03	29.36	74.4
3	0.74	14.22	88.62
4	0.58	5.17	93.79
5	0.46	4.01	97.8
6	0.23	1.76	99.56
7	0.10	0.39	99.95
8	0.09	0.0098	99.9598

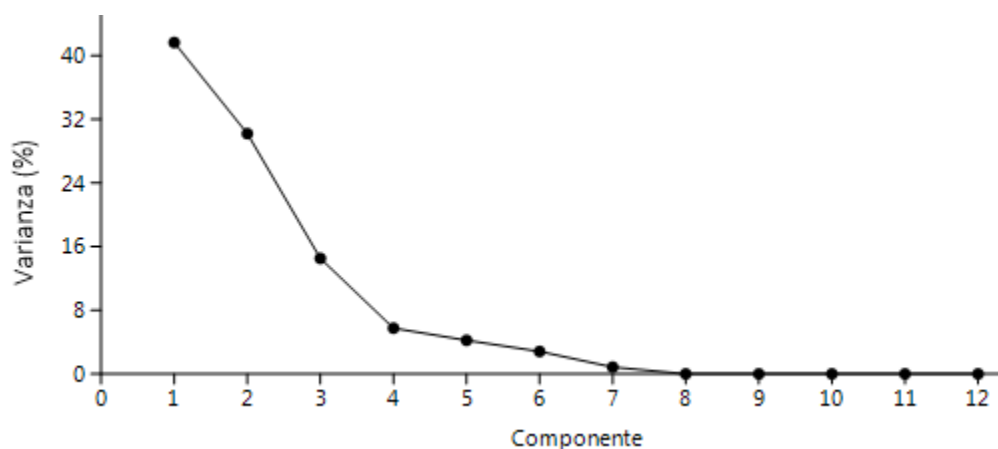


Figura 14. Distribución de la variabilidad entre los componentes principales

Las variables que poseen una mayor correlación de forma positiva con el CP 1 son profundidad y % de arena en el sustrato y, de forma negativa, el CP 1 fue descrito por las variables pH, temperatura del agua y % de grava gruesa en el sustrato (Figura 15A). Estos descriptores contribuyeron en mayor medida a la formación del CP 1. Por otra parte, la variable que describió al CP 2 de manera negativa fue la temperatura del aire, además, el % de hojarasca sobre el sustrato presentó una alta correlación positiva con este componente (Figura 15B).

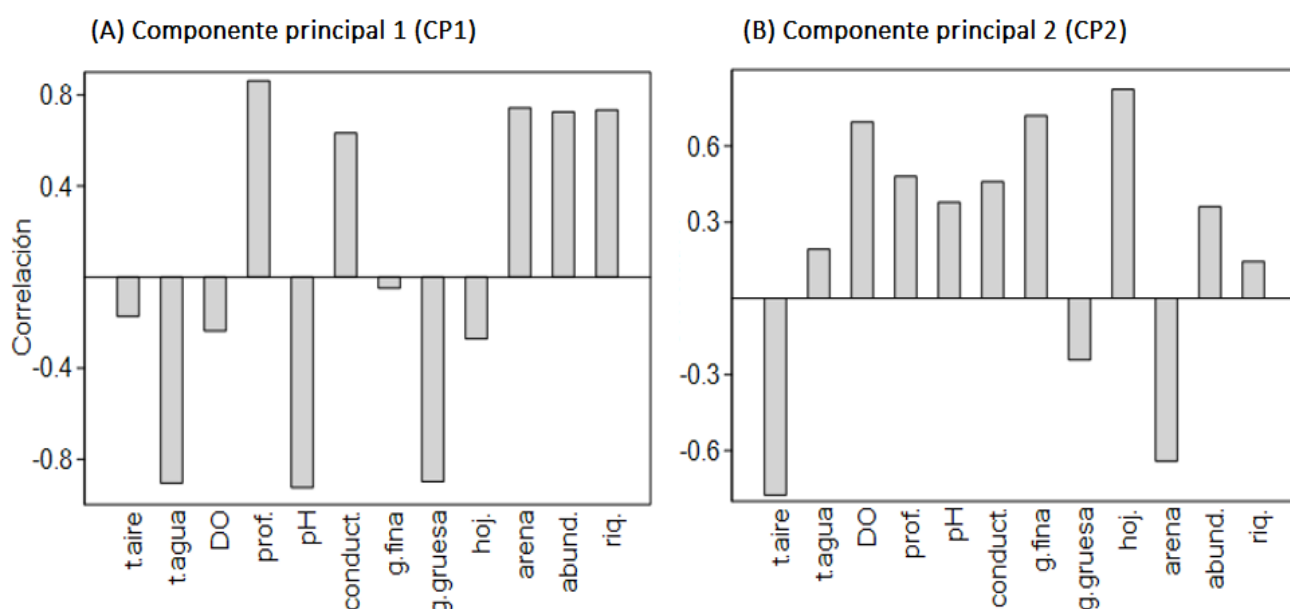


Figura 15. Correlación entre las variables descriptoras (A) primer componente principal (CP 1) y (B) segundo componente principal (CP 2). t.aire= temperatura del aire, t.agua= temperatura del agua, DO= concentración de oxígeno disuelto en agua, prof.= profundidad del cauce, conduct.= conductividad del agua, g.fina= % de grava fina, g.gruesa= % de grava gruesa, hoj.= % de hojarasca, abund.= abundancia de macroinvertebrados, riq.= riqueza de familias

La representación de los puntos de muestreo y las variables fueron expresadas en los dos primeros ejes (CP 1 y CP 2) de la ordenación multivariada (PCA) (Figura 16). Dadas las correlaciones obtenidas para cada descriptor con respecto a los componentes, en el análisis fue observada la distribución de los puntos de muestreo, ocupando el cuadrante superior e inferior de la derecha los puntos de muestreo 1, 2 y 3 (observados en la Figura 16 como C1, C2 y C3) y los de la izquierda por los puntos 4, 5 y 6 (observados en la Figura 16 como C4, C5 y C6). Los primeros puntos corresponden a la zona baja y media de la quebrada, en donde fue encontrada la mayor abundancia de individuos y riqueza de familias, además, estos puntos fueron caracterizados por la profundidad del cauce y el % de arena en el sustrato. Los últimos puntos de muestreo corresponden a la zona de mayor altitud de la quebrada, donde fue observado el mayor el % de grava gruesa en el sustrato, la mayor temperatura del agua y el mayor valor de pH. Por otra parte, fueron asociados los puntos C3, C4, C5 y C6 con el % de hojarasca sobre el suelo, siendo el único componente encontrado en todos los puntos de muestreo.

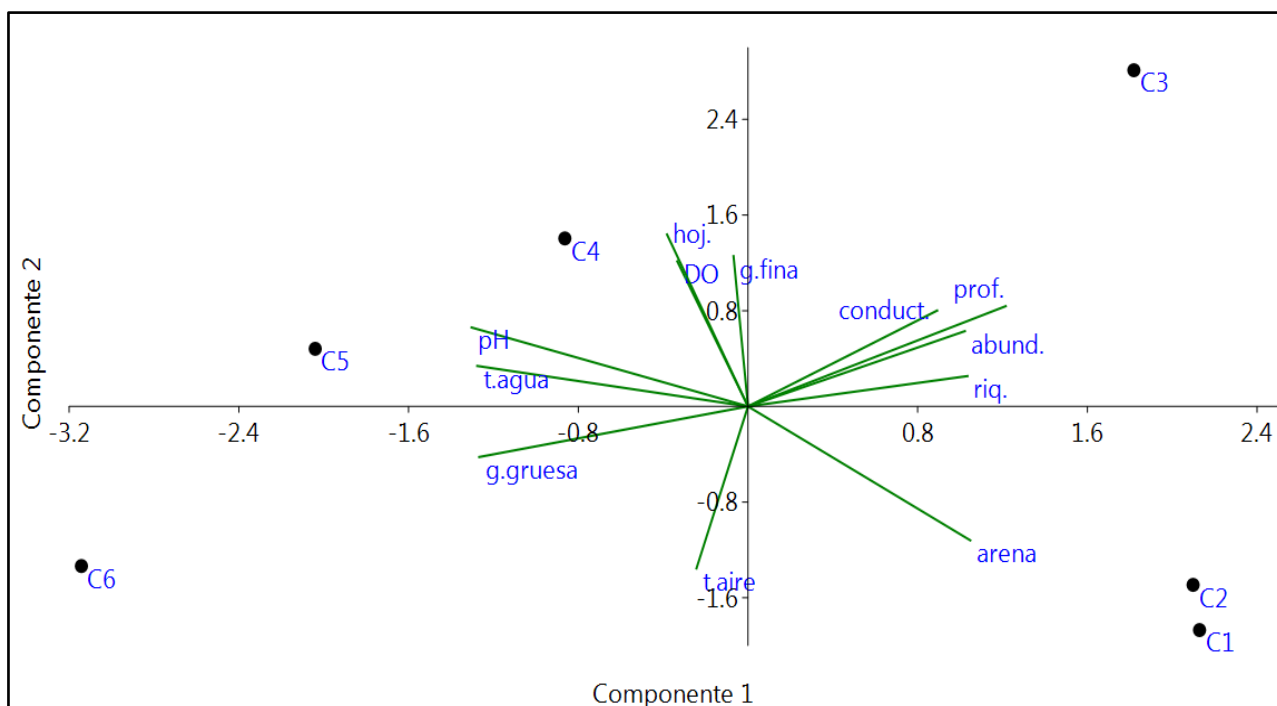


Figura 16. Análisis de ordenación (PCA) de los 6 puntos de muestreo (C1 a C6) en función de las variables ambientales descriptoras

Fue observada una gran variedad de macroinvertebrados (Figura 17). La mayoría de los invertebrados fueron identificados a nivel de familia, aquellos que no pudieron ser clasificados en familias fueron identificados a nivel de orden, diferenciando morfotipos. Los macroinvertebrados fueron clasificados en 3 Phyla, 6 clases, 14 órdenes y 17 familias (ver Apéndice 1), cuantificando la abundancia que presentó cada grupo encontrado (Figura 18). El Phylum más representativo fue Arthropoda, específicamente la clase Insecta (Apéndice 1). Las familias de insectos con mayor número de individuos fueron Ptilodactylidae, Calamoceratidae, Chironomidae y Tipullidae respectivamente, sin embargo, al cuantificar los estuches vacíos (casitas de hojarasca) de los tricópteros Calamoceratidae superaron en número a todos los grupos.



Figura 17. Algunos de los macroinvertebrados encontrados en la quebrada. (A) Zygoptera tipo 1 (Odonata) (B) Anisoptera tipo 1 y Zygoptera tipo 1 (Odonata) (C) Pseudothelphusidae (Decapoda) (D) Ptilodactylidae (Coleoptera) (E) Perlidae (Plecoptera) (F) Larvas dentro de sus estuches, Calamoceratidae (Trichoptera) (G) De izquierda a derecha: Tipulidae, Ceratopogonidae, Stratiomyidae, Dixidae, Chironomidae (Diptera) (H) Stratiomyidae (Diptera)

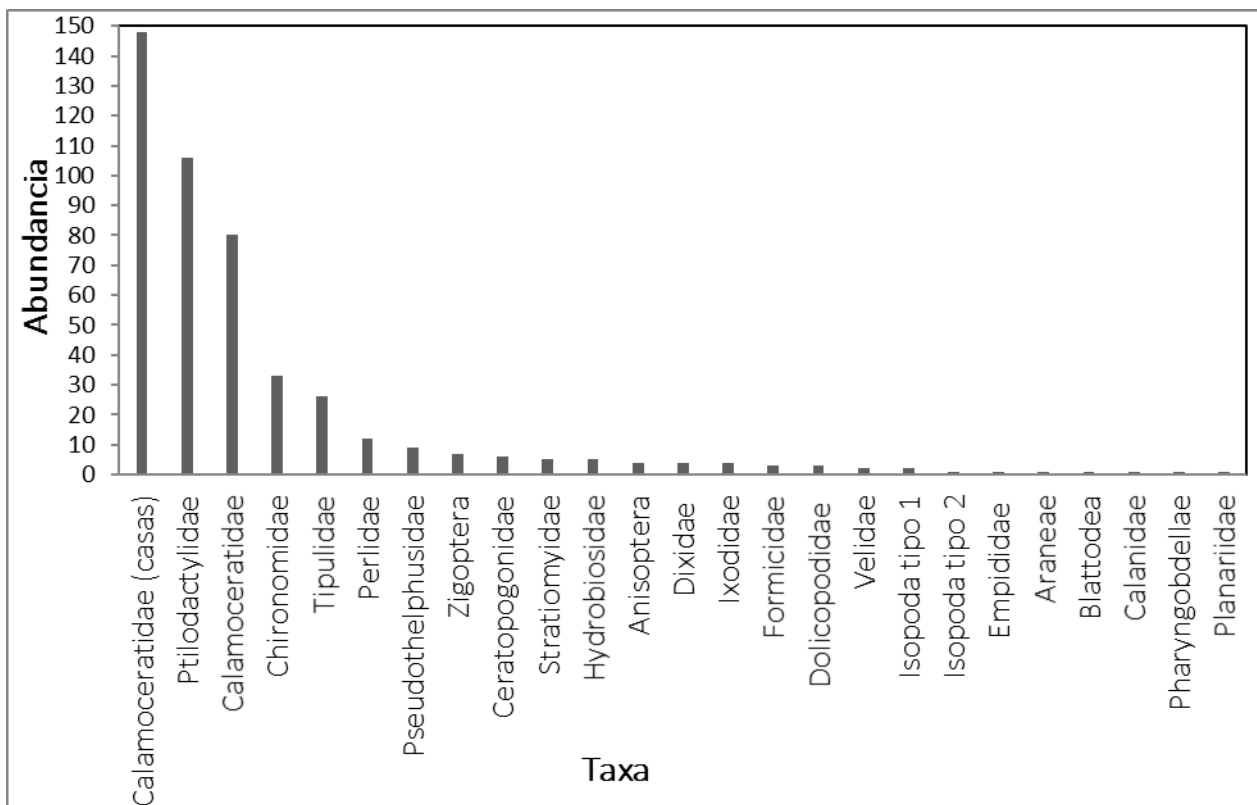


Figura 18. Número de individuos por taxón identificado en las muestras provenientes de la quebrada Manantial. La segunda mención de Calamoceratidae en la gráfica hace referencia a los individuos de esta familia encontrados con sus estuches.

La Figura 19 describe la representación porcentual de los grupos de mayor importancia encontrados, separados en familia, orden y clase. Fueron identificadas 6 clases en total (Apéndice 1), siendo de mayor importancia los insectos, agrupando el 97% de los organismos encontrados. Fueron identificados 14 órdenes en total (Apéndice 1), de los cuales los más representativos fueron Trichoptera (donde se encuentra la familia Calamoceratidae) y Coleoptera (familia Ptilodactylidae) respectivamente.

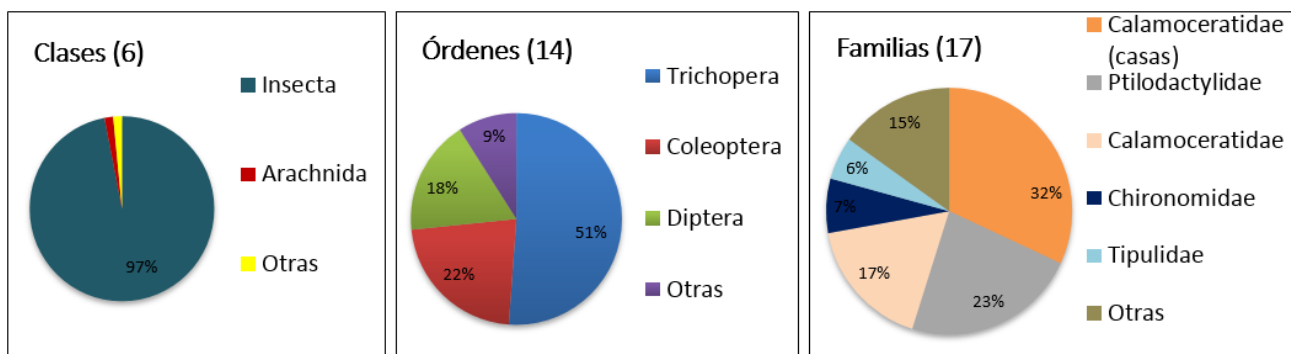


Figura 19. Representación porcentual de las familias, órdenes y clases más representativas identificadas a partir de muestras de la quebrada Manantial

En las curvas de acumulación de familias de macroinvertebrados identificadas, las curvas de los estimadores mostraron que la riqueza de familias debería ser superior a la observada en el área evaluada (25 taxones en 18 muestras), ya que, con ninguno de los estimadores considerados la curva llegó a estabilizarse (Figura 20). La curva 'Sobs' representa los datos de incidencia en las muestras, siendo su valor máximo la riqueza de familias total observada. Los estimadores 'CHAO1' y 'jackknife de primer orden' se basan en las especies raras, es decir, familias representadas por uno o dos individuos en una muestra. Estas especies raras aumentan con el número de muestras, lo cual podría explicar que las curvas de dichos estimadores estén por encima de la curva acumulativa de familias.

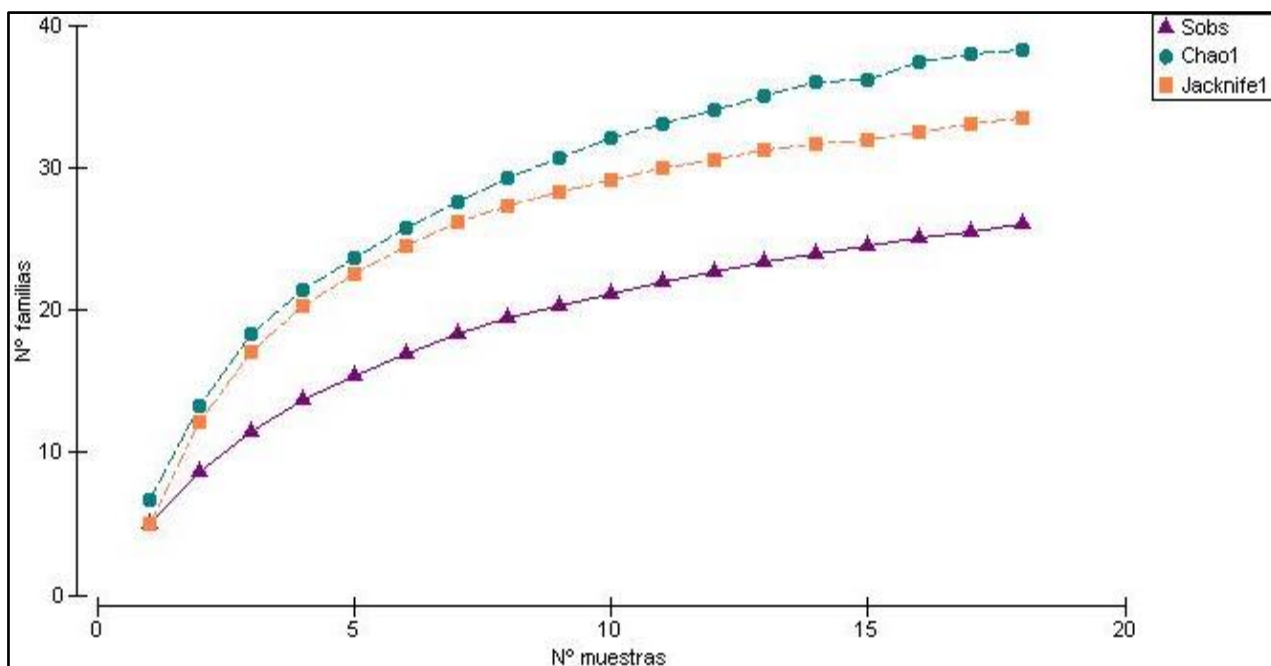


Figura 20. Curva de acumulación de familias de macroinvertebrados observada ('Sobs') y curvas construidas a partir de los estimadores 'CHAO1' y 'Jackknife de primer orden'

6.2 Contenido estomacal

Los estómagos revisados de cangrejos *Rodriguezus iturbei* fueron separados en cuatro grupos según su talla (ancho de caparazón): de 15 a 19 mm (grupo 1), de 20 a 29 mm (grupo 2), de 30 a 39 mm (grupo 3) y mayor a 40 mm (grupo 4). La mayoría de los cangrejos representantes del grupo 1 mostraron estómagos ocupados por alimento hasta un 25% (grado de plenitud 0.25); los cangrejos de mayor tamaño (grupo 2, 3 y 4) presentaron la mitad o más de sus estómagos ocupados por alimento entre 51 y 100%. Hubo un mayor % de estómagos con la máxima plenitud estomacal cuando se trataba de machos. Luego de la determinación del grado de plenitud, fue analizado el contenido estomacal, identificando 14 ítems diferentes: 4 de origen animal y 8 de origen vegetal (Tabla II). Luego de la identificación

de los rubros fue evaluada la ocurrencia (%F) con la que éstos aparecieron en los estómagos, observando que el más frecuente (encontrado en el 77% de los estómagos) fue el detrito, es decir, materia orgánica en descomposición (sin forma) de origen animal y/o vegetal (Figura 21). Luego de este ítem, aquellos que ocurrieron en 8 de los 15 los estómagos analizados (53%) fueron: el material vegetal tipo 4, los fragmentos de insectos y de cangrejos. Relacionando el porcentaje de frecuencia de cada rubro y la cantidad encontrada en cada estómago, fue calculado su índice de importancia relativa (IIR_i). A pesar de que el detrito fue encontrado en casi todos los estómagos, el rubro ‘fragmentos de crustáceo’ mostró el mayor valor del índice de importancia (96%) seguido por ‘fragmentos de insecto’ (62%).

Para evaluar si la cantidad de rubros fue representativa según el número de estómagos analizados, fue realizada una curva de acumulación (Figura 22). La curva mostró que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado, ya que todas las curvas disminuyen la pendiente a medida que el número de estómagos evaluados se incrementa. La curva acumulativa de ítems observados (‘Sobs’) alcanza la asíntota y el mismo comportamiento lo presentaron las dos curvas de los estimadores de riqueza (‘CHAO1’ y ‘jackknife de primer orden’).

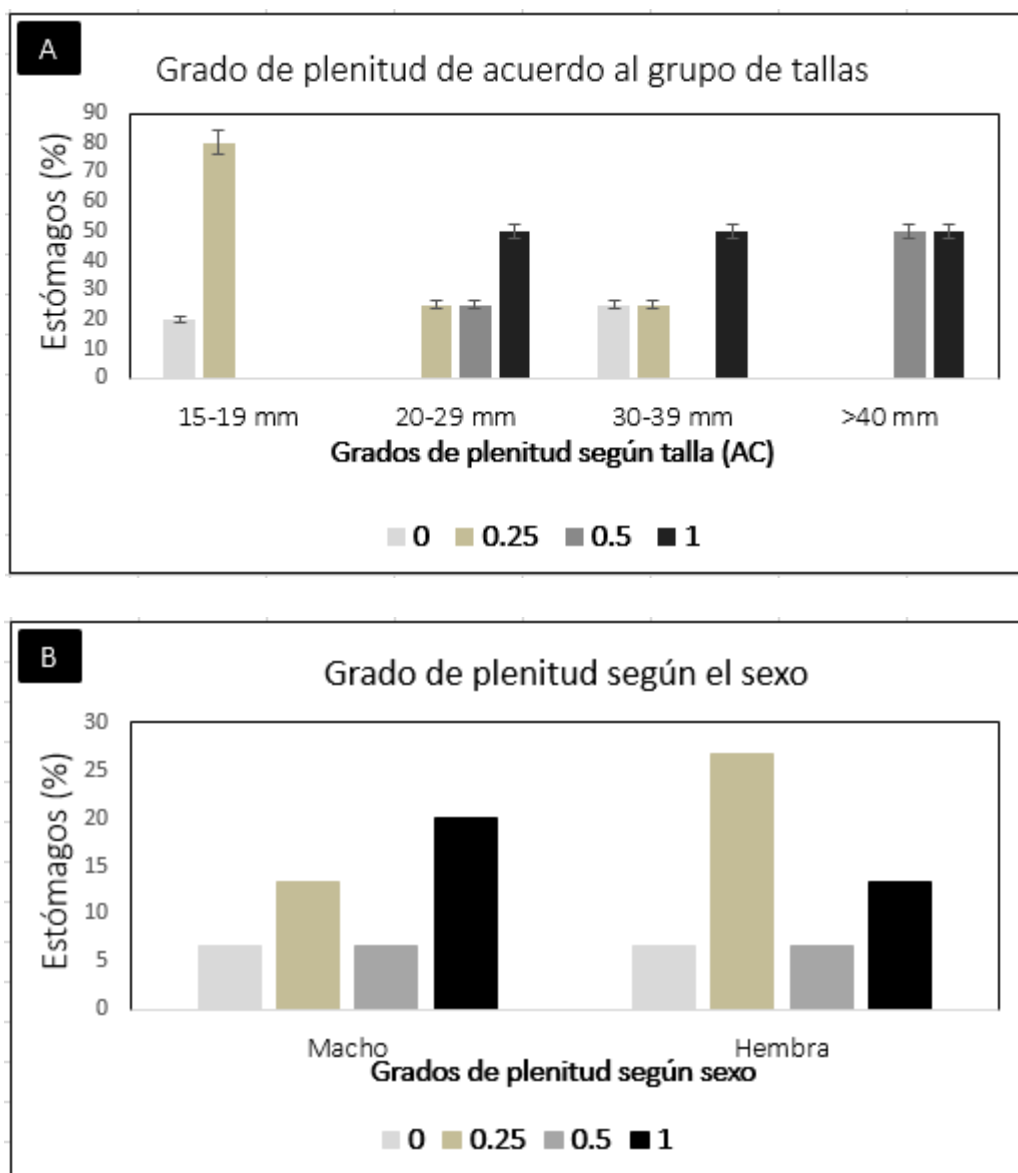


Figura 21. (A) Grado de plenitud de los estómagos de acuerdo al grupo de tallas (B) Grado de plenitud según el sexo

Tabla II. Descripción de los rubros alimentarios encontrados en los estómagos de 15 cangrejos *R. iturbei* junto con su frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (%IIR)

Alimento	F (%)	IIR (%)	Características
1. Detrito	76.9	34.1	Partículas muy pequeñas de origen animal y/o vegetal en descomposición
2. Hoja tipo 4	53.3	7.4	Fragmentos de material vegetal verde claro muy fibrosa
3. Insecto	53.3	62.6	Fragmentos de esqueleto quitinoso color ambar muy brillante, cerdas, patas y antenas
4. Cangrejo	53.3	96.3	fragmentos de esqueleto calcáreo grueso color naranja y rojo, quelas enteras pequeñas
5. Sedimento	38.5	47.1	Sustrato fangoso arenoso
6. Hoja tipo 2	38.5	4.3	Fragmentos de material vegetal verde claro, poca fibra
7. Hoja tipo 1	30.8	11.2	Fragmentos de material vegetal marrón muy fibrosa
8. Hoja tipo 6	30.8	4.2	Fragmentos de material vegetal marrón delgada
9. Hoja tipo 3	23.1	6.6	Fragmentos de material vegetal verde oscuro delgada
10. Gastrópodo	23.1	7.4	Fragmentos de concha de gastrópodo delgada color blanco
11. Corteza árbol	15.4	2.7	Fragmentos del tronco de los árboles
12. Hoja tipo 5	15.4	0.6	Fragmentos de material vegetal verde oscuro gruesa
13. Hoja tipo 7	15.4	0.8	Fragmentos de material vegetal marrón con pubescencia
14. Material blando	15.4	18.3	Material animal blando sin identificar

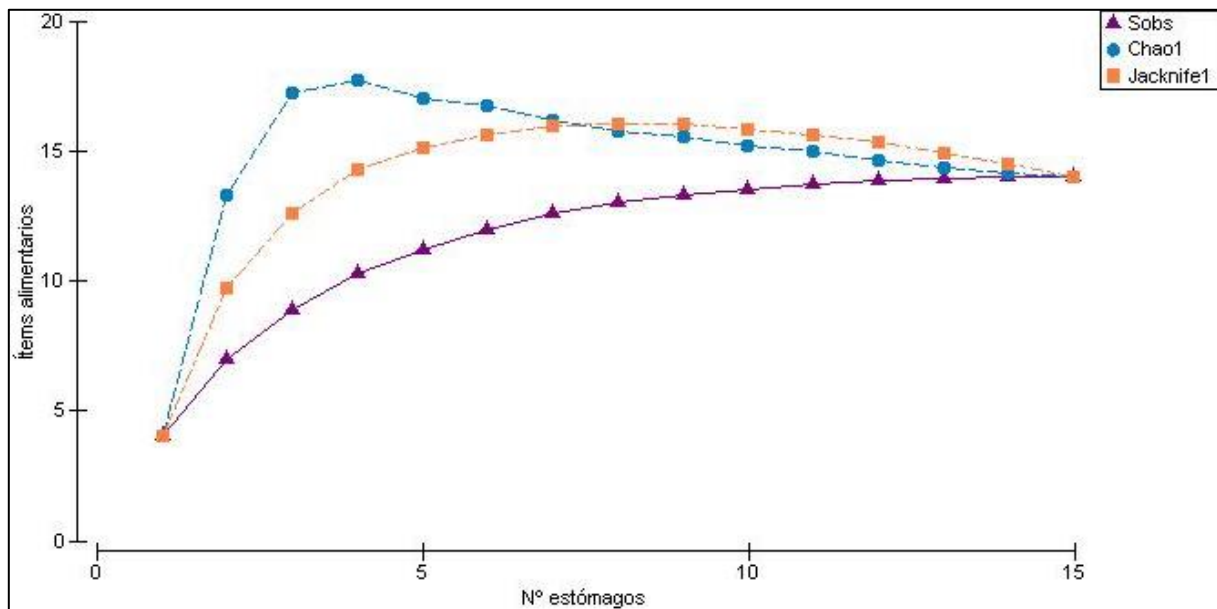


Figura 22. Curva de acumulación de rubros alimentarios observados ('Sobs') en los estómagos de los cangrejos y curvas construidas a partir de los estimadores 'CHAO1' y 'Jackknife de primer orden'

6.3 Experimentos en laboratorio

6.3.1 Preferencia alimentaria

Descripción del comportamiento durante el experimento

Al iniciar el experimento todos los cangrejos permanecieron durante poco tiempo en una de las esquinas de la pecera, sin realizar ningún movimiento. Al poco tiempo, algunos comenzaron a moverse, intentando trepar por la manguera que proveía aireación, o simplemente por las paredes de la pecera. La mayoría de los cangrejos experimentales notaron rápidamente el alimento, a minutos de iniciado el experimento, pasearon sobre todos los ítems ofrecidos, levantándolos o simplemente caminando sobre ellos. Luego de haber evaluado cada rubro los cangrejos retornaban al de su preferencia, alimentándose en el mismo sitio o arrastrando el rubro hasta el otro extremo de la pecera en una esquina, donde lo manipulaba con sus quelas para llevarlo a su boca. Otros cangrejos, luego de la elección del rubro, intentaban escapar nuevamente por las esquinas de la pecera, tratando de trepar las paredes, esta vez con el alimento en una de las quelas, intentando sostener su propio cuerpo con la otra quela (colocándose completamente de lado), finalmente se posicionaban en una esquina dedicándose a ingerir el rubro seleccionado. Los pocos cangrejos experimentales que no consumieron ningún tipo de alimento no se movieron o lo hicieron únicamente con la intención de escapar desde el extremo en el que fueron posicionados, contrario a la zona donde se encontraba el alimento. El menor tiempo que tardó un cangrejo experimental en seleccionar el alimento de su preferencia y comenzar a

ingerirlo fue de 8 min. Todos los cangrejos que se alimentaron de ranas, tardaron en el acto alimentario entre 10 y 17 min aproximadamente.

Exploración de los datos

El experimento de preferencia alimentaria evidenció que la mayoría de los cangrejos experimentales *R. iturbei* se alimentaron de ranas, sin embargo, dos individuos macho, además de ranas, utilizaron los otros recursos de origen animal. Ningún individuo experimental consumió el componente vegetal ofrecido (Figura 23), por esta razón, para el tratamiento de datos se agruparon los valores de consumo de cangrejos y cucarachas en una nueva categoría (otros).

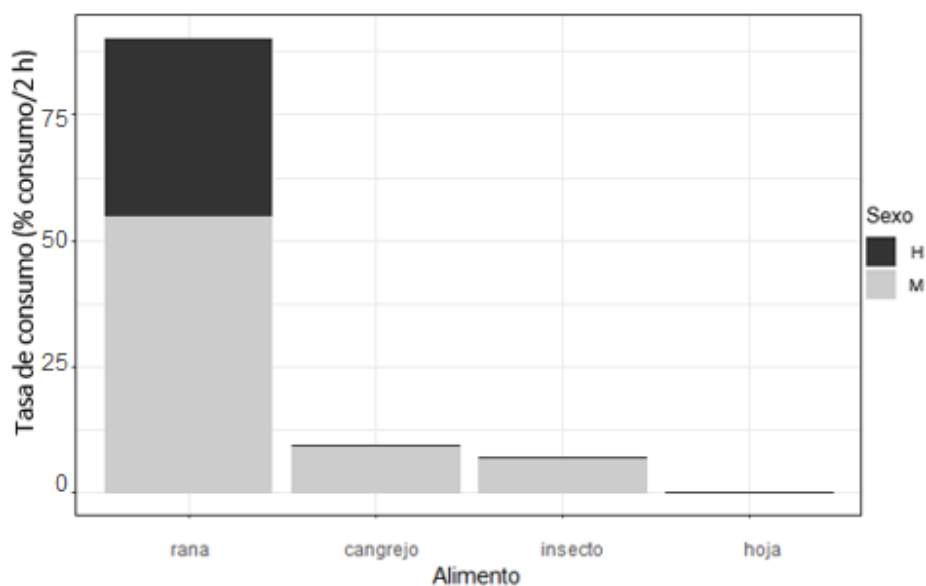


Figura 23. Preferencia alimentaria de *R. iturbei* según la tasa de consumo (%/2h)

En la figura 24 se muestra en gráficos de caja y bigote la tasa de consumo total de los cangrejos y la tasa según su sexo sobre los rubros. La tasa de consumo sobre el rubro rana varió entre 51 y 100%, y la tasa de consumo sobre otros rubros fue 44% y 48%. Al evaluarlo

según el sexo es observado que existe una diferencia en el consumo; la tasa de consumo de machos experimentales fue mayor, además fueron los únicos en consumir, además de ranas, los otros dos tipos de alimento animal ofrecido.

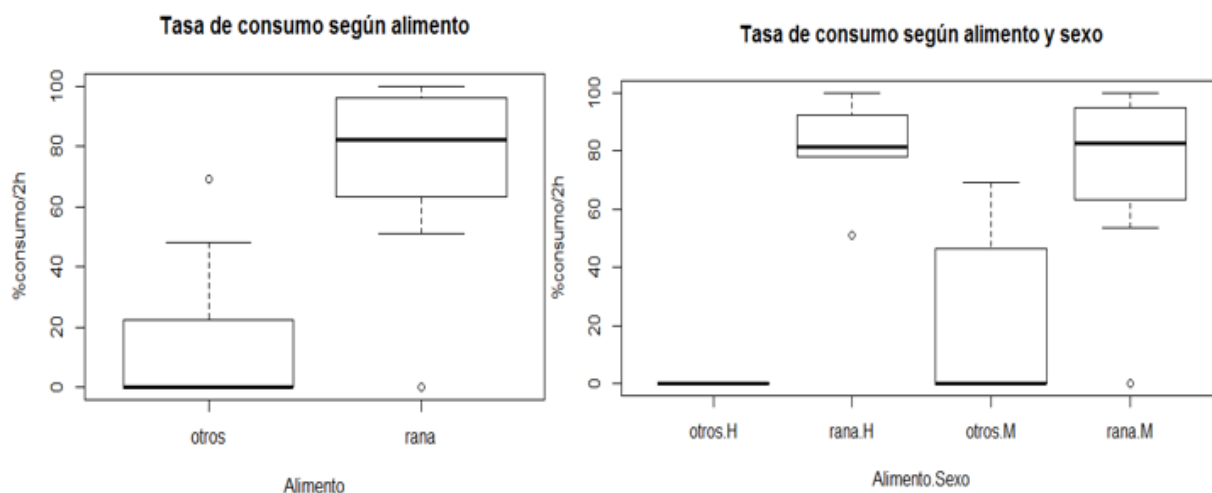


Figura 24. Tasa de consumo según el tipo de alimento y el sexo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Las letras 'H' y 'M' caracterizan el sexo de los cangrejos experimentales. Otros: Incluyen cangrejos y cucarachas

El análisis de correlación de Pearson reflejó que las medidas 'longitud de la quela derecha (LQD) y ancho del caparazón (AC)', 'longitud de la quela izquierda (LQI) y AC' y 'LQD y LQI', presentaron un coeficiente superior a 0,90 ($p < 0,001$), es decir, estas variables morfométricas son colineales; por lo tanto, fue elegida únicamente 'AC' como medida para describir la talla de los cangrejos experimentales, ya que considerar más de una medida como covariable podría aportar al modelo información redundante.

En la Figura 25 se representó la tasa de consumo de los cangrejos experimentales según el ancho del caparazón. La talla mínima y máxima de los cangrejos en el experimento fue 20,5 y 36,8 respectivamente. El ancho del caparazón de aquellos que consumieron al rubro rana

por completo durante el experimento, fue de 24,2, 25,3 y 36,8 mm. La talla de aquellos que consumieron otro rubro animal (además de la rana) fue de 23,3 y 36,5 mm. No fue observada una relación clara entre estas dos variables.

Tabla III. Coeficientes de correlación de Pearson entre el ancho del caparazón (AC), la longitud de la quela derecha (LQD) y la longitud de la quela izquierda (LQI) (***) $p < 0,001$

Factores	Coeficiente	P valor
LQD: AC	0.9866	2.20E-16***
LQD: LQI	0.9562	3.15E-13***
LQI: AC	0.9622	6.40E-14***

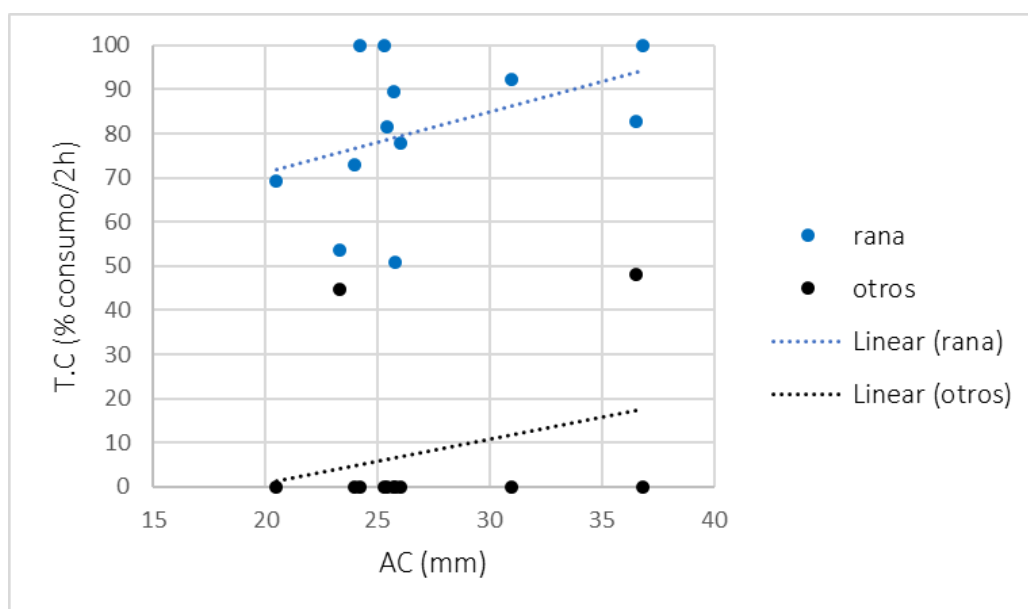


Figura 25. Tasa de consumo (T.C) de los rubros según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Otros: Incluyen cangrejos y cucarachas

Elaboración de modelos

Fueron planteados distintos modelos partiendo del modelo más sencillo hasta uno más complejo bajo la distribución gaussiana. En los modelos más simples, fueron considerados los efectos principales del factor tipo de alimento y las covariables AC y sexo. Posteriormente fueron elaborados modelos considerando las interacciones entre las variables. Del conjunto de modelos fueron seleccionados dos, uno de efectos principales y otro con interacción entre variables. La prueba ANOVA (estadístico F) comprobó que no eran diferentes significativamente, seleccionando como modelo final el más parsimonioso (modelo 1). El modelo elegido presentó un menor valor de criterio de información de Akaike (AIC) y la proporción de varianza explicada fue similar a la del modelo 2. Según el coeficiente D^2 el modelo 1 tuvo un buen ajuste de los datos explicando el 85,28% de la devianza encontrada en el conjunto de datos.

Tabla IV. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC) (gl = grados de libertad, T.C = tasa de consumo, AC = ancho del caparazón)

Modelo	gl residuales	Pr(>F)	D^2 (%)	AIC
1	20		85.28	209.47
2	19	0.3815	85.84	210.48

Modelo 1: T.C ~ Alimento + Sexo + AC
Modelo 2: T.C ~ Alimento * Sexo + AC

Para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta, fue planteada la siguiente hipótesis nula para cada uno de los parámetros del modelo 1: $H_0: b = 0$; $H_1: b \neq 0$. En la Tabla V se muestran los coeficientes de los parámetros que conforman el modelo, observando que únicamente el factor tipo de alimento tiene un efecto significativo y positivo ($p < 0,001$) sobre la tasa de consumo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*.

Tabla V. Tabla de efectos. Modelo lineal generalizado con distribución gaussiana para la tasa de consumo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Modelo 1: T.C $\sim$ Alimento +

Sexo + AC (***) $p < 0,001$)

Variable	Coeficiente	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-27.173	-1.359	0.189
AlimentoRana	73.159	10.597	1.18E-09***
AC	1.155	1.627	0.119
SexoMacho	6.302	0.899	0.38

El comportamiento de las variables independientes sobre la variable respuesta fue representado en un gráfico de efectos principales (Figura 26). Los cangrejos experimentales tuvieron una tasa de consumo mayor sobre el rubro rana, es decir, que el consumo depende del tipo de alimento. Por otro lado, se observó una tendencia donde los machos experimentales y los cangrejos de mayor talla tuvieron una tasa de consumo mayor, en comparación a las hembras y a los cangrejos de menor ancho del caparazón, sin embargo, estas covariables no presentaron valores estadísticamente significativos, es decir, no ejercieron ningún efecto sobre la tasa de consumo.

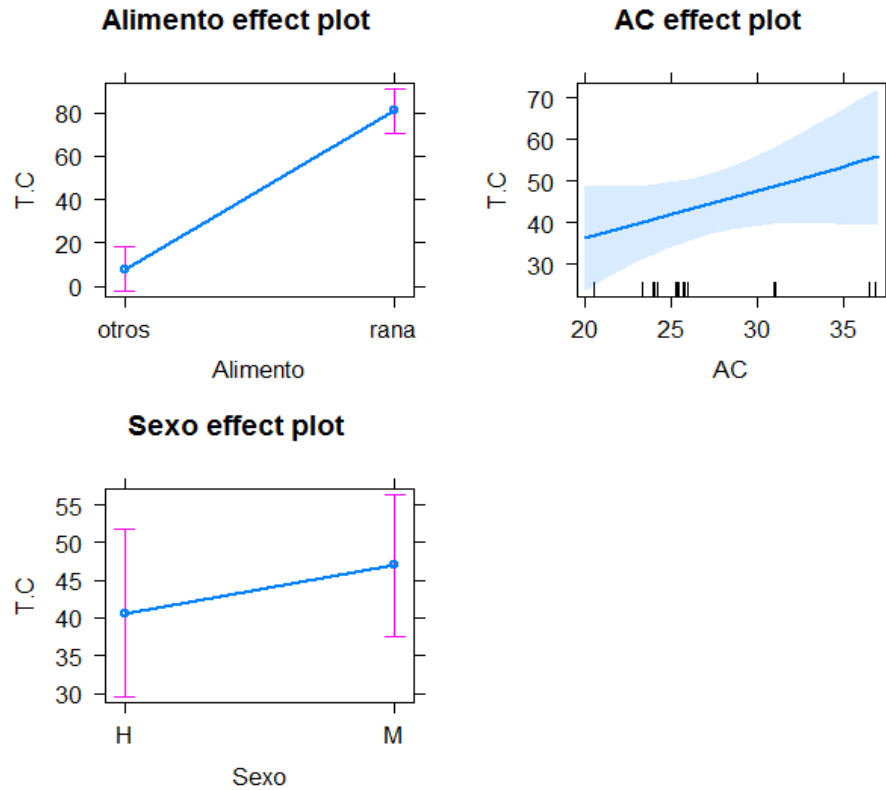


Figura 26. Gráfico de efectos principales del modelo 1: $T.C \sim \text{Alimento} + AC + \text{Sexo}$

Una vez obtenidos los coeficientes fue construido el modelo para la variable tasa de consumo. Este modelo con distribución gaussiana constituye un caso particular en cuanto a la aplicación de la función vínculo. En este caso, la función de enlace es la función de identidad ($g(\mu_i) = \mu_i$) (Vives, 2002). Por lo tanto, el modelo viene dado por:

$$\mu_i = b_0 + b_1 X_{1i} + b_2 X_{2i} + b_3 X_{3i}$$

Al sustituir los coeficientes, fue obtenido el modelo lineal generalizado con distribución gaussiana para la tasa de consumo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*:

$$\mu_i = -27,173 + 73,159(\text{AlimentoRana}) + 1,155(AC) + 6,302(\text{SexoMacho})$$

6.3.2 Habilidad de depredación

Descripción del comportamiento durante el experimento

Con ambos tipos de presa, durante los primeros minutos del experimento los cangrejos experimentales se mantuvieron inmóviles o intentando escapar por las esquinas de la pecera, al igual que en el experimento de preferencia. En cuanto a las presas: los cangrejos se movían poco y cuando lo hacían intentaban subir por las paredes de la pecera; las ranas trepaban por las paredes de la pecera hasta donde la tapa de seguridad lo permitía y permanecían largos períodos de tiempo allí, saltaban de un lado a otro, siempre con mucho movimiento. Con las ranas como presas: a partir de los 20 min aproximadamente los cangrejos comenzaron a moverse alrededor de toda la pecera, eran movimientos muy lentos y sigilosos, posiblemente realizando recorridos exploratorios de reconocimiento, moviendo en algunos casos una sola pata caminadora. Al detectar a una presa en la pared de la pecera los cangrejos realizaban cada movimiento con cuidado, extendían una de sus quelas hacia la pared, intentando aproximarse a la rana. Cada vez que alguna de estas presas tocaba el fondo de la pecera el cangrejo se desplazaba rápidamente buscando su captura, posicionándose sobre ella y atrapándola con las quelas. Cabe destacar que este evento logró concretarse en cinco ocasiones, sin embargo, en todos los cangrejos experimentales fue observado un comportamiento de búsqueda activa. Al atrapar alguna rana, el cangrejo se dirigía a alguna esquina de la pecera o se posaba sobre el agua y se mantenía inmóvil durante todo el acto alimentario, consumiéndola en algunos casos, parcialmente (dejando de consumir la cabeza y huesos) y, en otros, ingiriendo a la rana por completo. Cuando culminaba la etapa de

ingestión, casi ningún cangrejo continuó buscando otra presa. Con los cangrejos como presas: el comportamiento depredatorio consistió de igual forma, en la búsqueda, captura e ingesta del animal. Los cangrejos eran detectados por los individuos experimentales mientras escalaban por las paredes de la pecera o al dirigirse al agua. Éstos fueron capturados a los pocos minutos de haber dado inicio al experimento, sin embargo, no todos los cangrejos capturados fueron consumidos, algunos solo fueron asesinados, lo que pudiese ser una evidencia de que *R. iturbei* percibía al otro cangrejo como un intruso o competencia, más que comida. A diferencia de las ranas, cuando los cangrejos fueron capturados, los individuos experimentales iniciaban el acto alimentario, pero podían continuar la búsqueda activa de más cangrejos, aun con uno de ellos sujetado entre la quela. Luego del consumo de una presa tipo cangrejo, los individuos experimentales continuaron la búsqueda de presas, en algunos casos para el consumo y en otros casos solo para matarlos.

6.3.2.1 Tasa de consumo

Exploración de los datos

En la figura 27 son mostrados en gráficos de caja y bigote la tasa de consumo de los cangrejos experimentales según su sexo sobre los dos tipos de presa. La tasa de consumo de los cangrejos experimentales que capturaron presas tipo cangrejo varió entre 19% y 45% y los que capturaron presas tipo rana varió entre 26% y 35%. En algunos casos hubo cangrejos experimentales (principalmente hembras) que no lograron capturar ninguna presa (en mayor medida con las presas tipo rana), por lo que su consumo fue nulo. Los cangrejos

experimentales macho tuvieron una mayor tasa de consumo sobre ambos tipos de presa, en comparación a los cangrejos experimentales hembra.

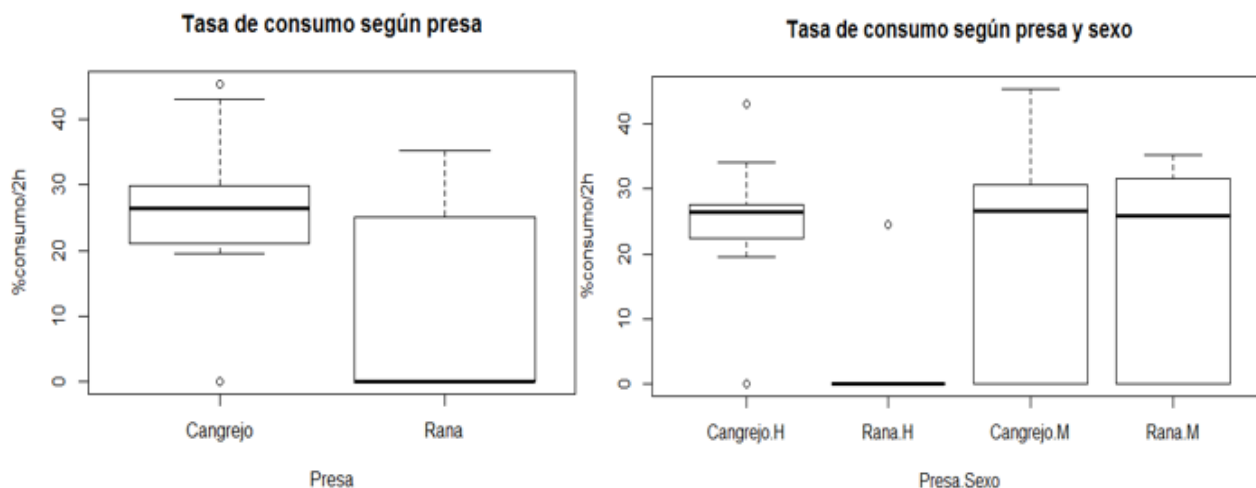


Figura 27. Tasa de consumo según el tipo de presa viva y el sexo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Las letras 'H' y 'M' caracterizan el sexo de los cangrejos experimentales

En la Tabla VI se observa que las medidas 'LQD y AC', 'LQI y AC' y 'LQD y LQI', presentaron un coeficiente superior a 0,8 ($p < 0,001$), una medida muy alta de correlación. Para evitar el aporte de información redundante a los modelos de cada variable respuesta (tasa de consumo, número de capturas, tiempo mínimo de captura) fue elegido únicamente el ancho del caparazón para describir la talla de los cangrejos experimentales.

Tabla VI. Coeficientes de correlación de Pearson entre el ancho del caparazón (AC), la longitud de la quela derecha (LQD) y la longitud de la quela izquierda (LQI) (***) $p < 0,001$)

Factores	Coeficiente	P valor
LQD: AC	0.9392	1.56E-14***
LQD: LQI	0.8886	5.53E-11***
LQI: AC	0.9086	3.95E-12***

La talla de los cangrejos experimentales empleados estuvo comprendida entre 20,1 y 40,0 mm para el experimento con presas tipo rana y entre 16,0 y 35,5 mm para el experimento con presas tipo cangrejo. La mayor tasa de consumo sobre presas tipo rana fue observada en cangrejos experimentales entre 23,8 y 24,0 mm de ancho de caparazón; en cuanto a la tasa de consumo mayor sobre presas tipo cangrejo fue observada en los cangrejos experimentales con tallas de 25,1 y 25,7 mm (Figura 28).

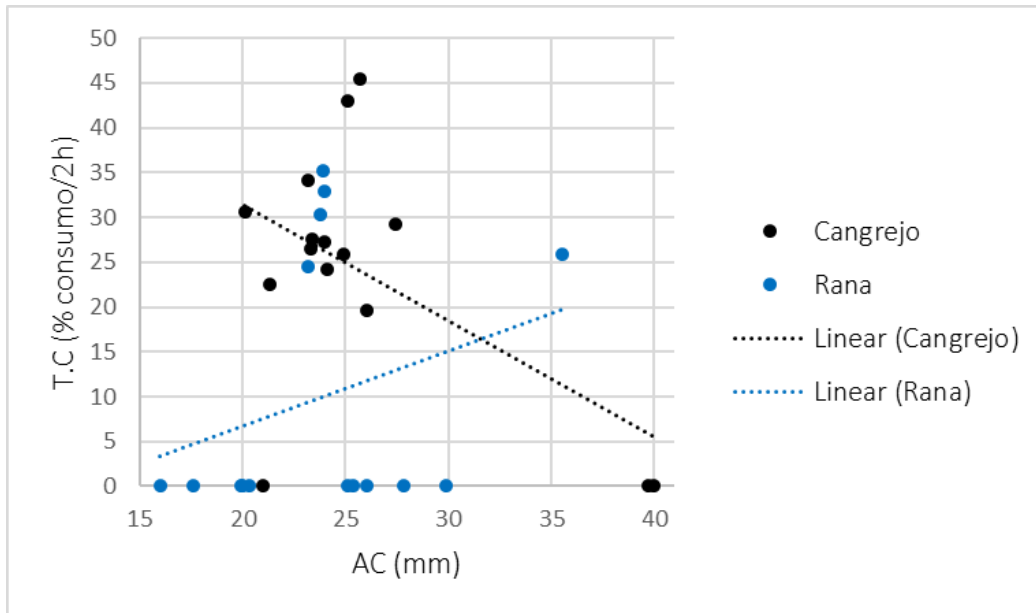


Figura 28. Tasa de consumo (T.C) de las presas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales *R. iturbei*

Elaboración de modelos

Posteriormente, fue realizado el planteamiento y comparación de distintos modelos bajo distribución gaussiana (utilizando como factor el tipo de presa y como covariables el sexo y el ancho del caparazón) para la selección del más óptimo (Tabla VII). De todo el conjunto fueron evaluados tres modelos, dos de ellos con interacciones entre el factor y una covariable y el tercero con una triple interacción entre las variables. Dichos modelos no fueron diferentes significativamente según la prueba de ANOVA, por lo cual fue descartado el más complejo (triple interacción). Para discernir entre los modelos restantes, fueron utilizados criterios de ajuste que permitieron determinar que el modelo 2 era el más óptimo; el modelo 2 presentó un mejor ajuste de los datos (44,21%) y menor AIC (244,24), en comparación al modelo 1.

Tabla VII. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC) (gl = grados de libertad, T.C = tasa de consumo, AC = ancho del caparazón)

Modelo	gl residuales	Pr(>F)	D^2 (%)	AIC
1	25		34.43	249.08
2	25	0.074	44.21	244.24
3	22	0.3327	55.58	243.4

Modelo 1: T.C ~ Presa * Sexo + AC
Modelo 2: T.C ~ Presa * AC + Sexo
Modelo 3: T.C ~ Presa * AC * Sexo

Para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta, fue planteada la siguiente hipótesis nula para cada uno de los parámetros del modelo 1: $H_0: b = 0$; $H_1: b \neq 0$. En la Tabla VIII se muestran los valores estimados del modelo seleccionado; se observa que la interacción entre la covariable ancho del caparazón y el factor tipo de presa (PresaRana*AC) fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$), es decir, la tasa de consumo depende del tipo de presa y de la talla del cangrejo experimental.

Tabla VIII. Modelo lineal generalizado con distribución gaussiana para la tasa de consumo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Modelo 1: T.C ~ Presa + Sexo + AC (** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$)

Variable	Coeficiente	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	63.4948	4.228	0.000276***
PresaRana	-74.497	-3.297	0.00293**
AC	-1.6862	-2.879	0.00805**
SexoMacho	10.3546	2.05	0.050975
PresaRana:AC	2.36	2.654	0.013646*

El comportamiento de las variables independientes sobre la variable respuesta fue representado en un gráfico de efectos principales (Figura 29). En la gráfica se observó que, según el tipo de presa y el ancho del caparazón, el consumo varía (interacción significativa); al ser ofrecidas como presas las ranas, la tasa de consumo fue menor en comparación a la tasa sobre presas tipo cangrejo, además, los cangrejos experimentales de menor talla tuvieron una mayor tasa de consumo sobre esta presa, caso contrario ocurrió en el experimento con ranas (mayor AC mayor tasa de consumo). Fue observada una tendencia entre sexos, donde los machos presentaron un consumo mayor que las hembras experimentales, sin embargo, no fue encontrado un efecto significativo del sexo sobre la tasa de consumo, aunque el modelo incluyó esta variable, indicando que posiblemente existe un efecto del sexo.

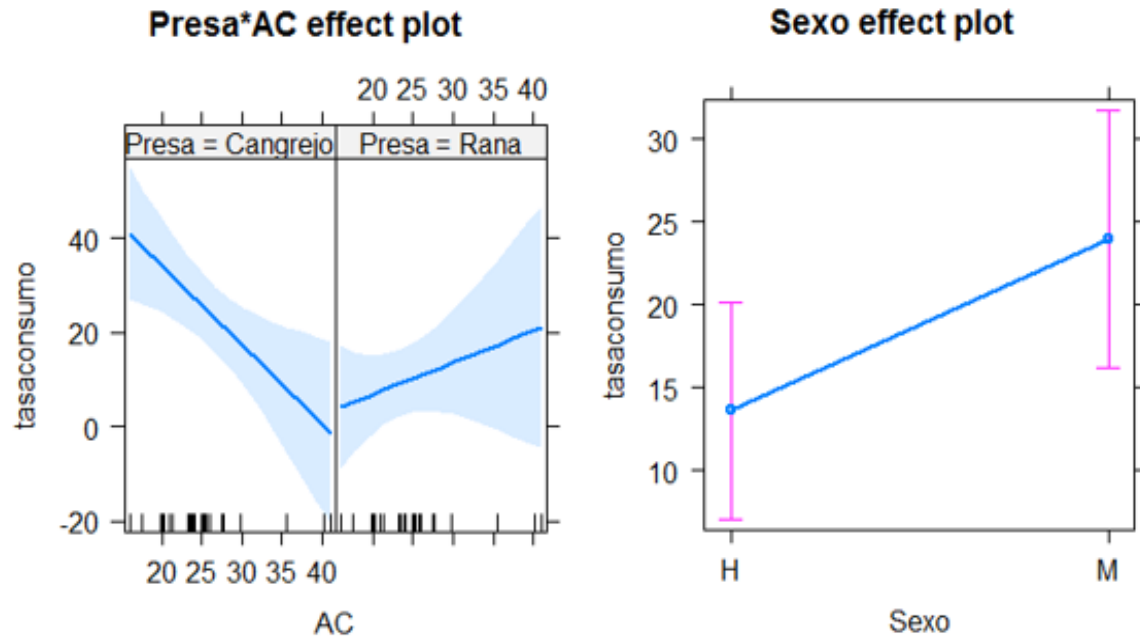


Figura 29. Gráfico de efectos principales del modelo 2: T.C ~ Presa * AC + Sexo

Una vez obtenidos los coeficientes fue construido el modelo para la variable tasa de consumo. Como fue descrito anteriormente para el experimento 1, en este modelo bajo distribución gaussiana la función de enlace es la función de identidad. Al sustituir los coeficientes en el modelo, fue obtenido el modelo lineal generalizado para la tasa de consumo los cangrejos experimentales *R. iturbei*:

$$\mu_i = 63,4948 - 74,497(\text{PresaRana}) - 1,16862(\text{AC}) + 10,3546(\text{SexoMacho}) + 2,36(\text{PresaRana} * \text{AC})$$

6.3.2.2 Número de presas capturadas

Exploración de los datos

El número de capturas fue diferente según el tipo de presa (Figura 30); los cangrejos experimentales pudieron capturar hasta dos de las tres presas tipo cangrejo ofrecidas,

mientras que con las ranas pudieron capturar solo una de las tres ofrecidas. Aquellos cangrejos experimentales que lograron capturar más de una presa (tipo cangrejo) fueron machos principalmente (y una hembra). Aquellos cangrejos experimentales que pudieron capturar a presas tipo rana eran machos, a excepción de una hembra.

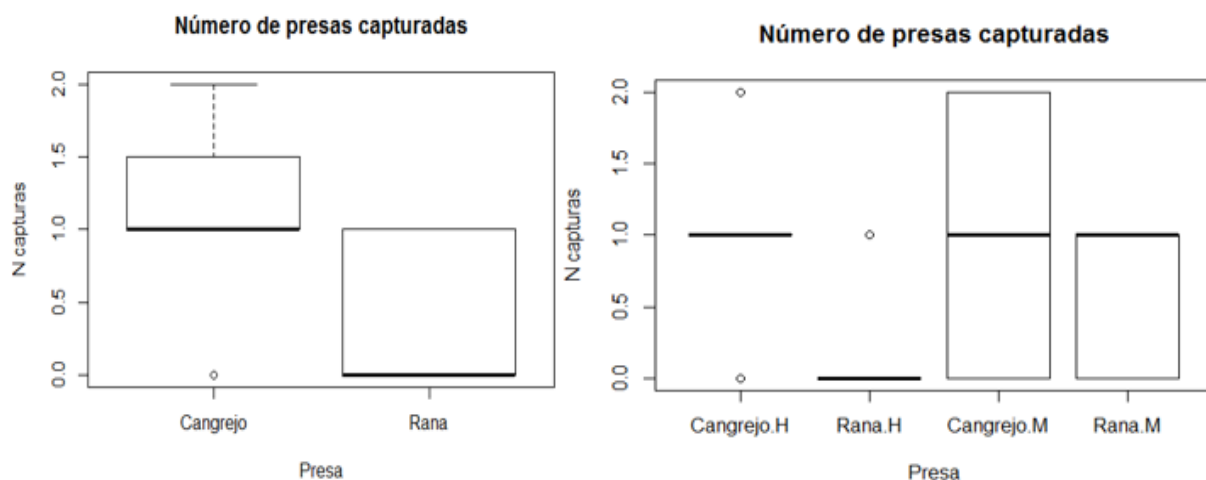


Figura 30. Número de presas capturadas según el tipo de presa y el sexo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Las letras 'H' y 'M' caracterizan el sexo de los cangrejos experimentales

Según la talla de los cangrejos experimentales, fue observado que las presas tipo rana fueron capturadas únicamente en cinco oportunidades por cinco cangrejos diferentes de las siguientes tallas (Figura 31): 23,2; 23,8; 23,9; 24,0 y 35,5 mm. En cuanto al otro tipo de presa, la mayoría de los cangrejos experimentales fueron capaces de capturarlas (a excepción de tres cangrejos de tallas 21,0; 39,7 y 40,0 mm). Aquellos cangrejos experimentales que lograron capturar hasta dos de los tres cangrejos tipo presa ofrecidos tuvieron un ancho de caparazón de 20,1; 24,0; 25,1 y 25,7 mm. No se observó una relación clara entre estas

variables. En el gráfico de dispersión no se observa una relación entre las variables 'número de capturas' y 'AC'.

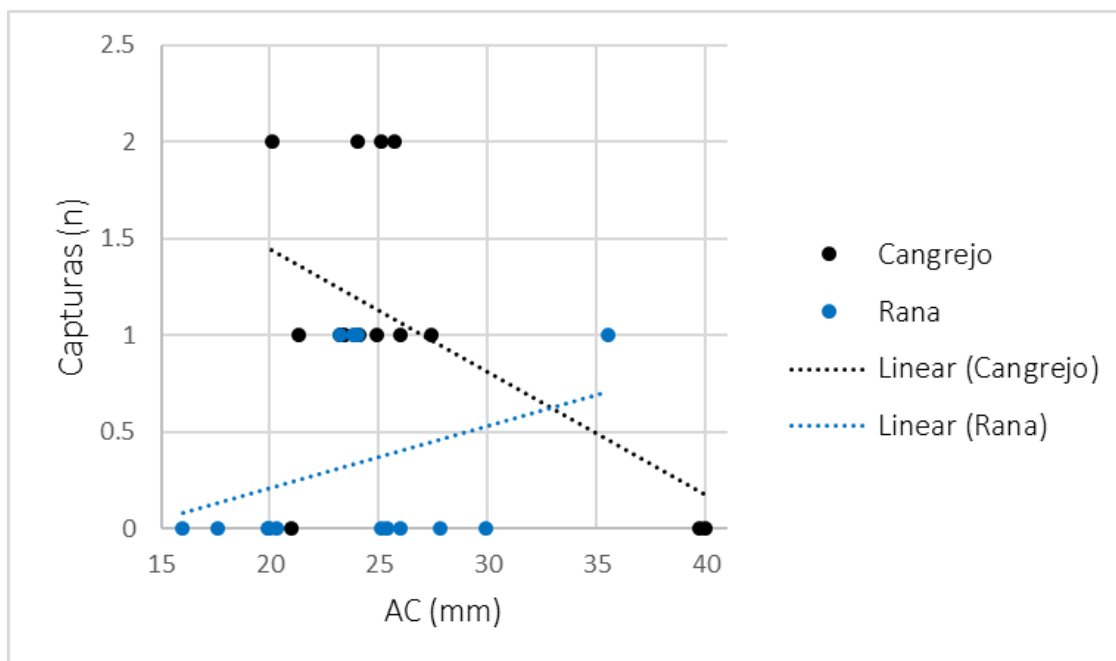


Figura 31. Número de presas capturadas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales *R. iturbei*

Elaboración de modelos

De todo el conjunto fueron evaluados tres modelos (bajo distribución de Poisson), dos de ellos con interacciones entre el factor y una covariable y el otro representó el de los efectos principales de las variables (Tabla IX). Dichos modelos fueron evaluados mediante un análisis de devianza (ANOVA, estadístico Chi cuadrado) y, según la prueba, no fueron diferentes significativamente. Por ello fue elegido el modelo más parsimonioso, descartando aquellos que presentaban interacciones. El porcentaje de variabilidad explicada del modelo seleccionado fue de 29% con un AIC igual a 62,72. El modelo fue considerado bajo el criterio

de bondad de ajuste; la proporción de devianza residual entre los grados de libertad residuales en el modelo (18,339 devianza residual sobre 26 gl) fue 0,71. Debido a que el valor es menor a 1 se infiere que la media y la varianza son iguales (los datos no sufren de sobre-dispersión).

Tabla IX. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC) (gl = grados de libertad, CAP = número de presas capturadas, AC = ancho del caparazón)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D^2 (%)	AIC
1	26	18.339		29.94	62.72
2	25	16.638	0.2019	36.18	63.093
3	25	15.322	0.0861	41.23	61.77

Modelo 1: CAP ~ Presa + Sexo + AC
Modelo 2: CAP ~ Presa * Sexo + AC
Modelo 3: CAP ~ Presa * AC + Sexo

Para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta, fue planteada la siguiente hipótesis nula para cada uno de los parámetros del modelo 1: $H_0: b = 0$; $H_1: b \neq 0$. En la Tabla X se muestran los valores estimados del modelo seleccionado, observando que únicamente el factor tipo de alimento fue significativamente distinto de cero, ejerciendo un efecto negativo sobre el número de presas capturadas (al ser ofrecidas como presas las ranas el número de capturas fue menor).

El comportamiento de las variables independientes sobre la variable respuesta fue representada en un gráfico de efectos principales (Figura 32). Se observa que existe un efecto

significativo del tipo de presa sobre el número de capturas, siendo mayor el número cuando las presas eran del tipo cangrejo. Fue observada una tendencia en donde los cangrejos de menor ancho del caparazón y los machos capturaron un mayor número de presas en comparación a hembras y a cangrejos de mayor ancho del caparazón, sin embargo, esto no fue estadísticamente significativo (la talla y el sexo no ejercieron un efecto sobre el número de capturas).

Tabla X. Modelo lineal generalizado Poisson para el número de presas capturadas por los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Modelo 1: CAP ~ Presa + Sexo + AC (* $p < 0,05$)

Variable	Coeficiente	Valor z	Pr(> z)
Intercepto	1.21755	1.058	0.29
PresaRana	-1.3149	-2.496	0.0125*
AC	-0.05267	-1.129	0.2589
SexoMacho	0.44799	0.978	0.328

Al obtener los coeficientes de los parámetros que conforman el modelo, fue construido el modelo lineal generalizado propio de la regresión de Poisson para la variable número de presas capturadas, obteniendo:

$$\text{Log}(\mu_i) = 1,2175 - 1,3149(\text{PresaRana}) - 0,0526(\text{AC}) + 0,44799(\text{SexoMacho})$$

Los valores observados μ_i pertenecen al conjunto de números naturales, mientras que el predictor lineal pertenece al conjunto de números reales. La función de enlace transforma el valor de recuento observado a la escala del predictor lineal. Esto hace que el valor observado y el predictor lineal tengan diferentes escalas de medida, es decir, las unidades calculadas no se corresponden con la medida de la variable original. Para obtener los valores

originales de la variable respuesta fue construido el modelo multiplicativo, que representa la inversa de la función de enlace (calculando la exponencial) (López y Ruiz, 2011):

$$\mu_i = e^{(1,2175)} \times e^{(-1,3149(\text{PresaRana}))} \times e^{(-0,0526(\text{AC}))} \times e^{(0,44799(\text{SexoMacho}))}$$

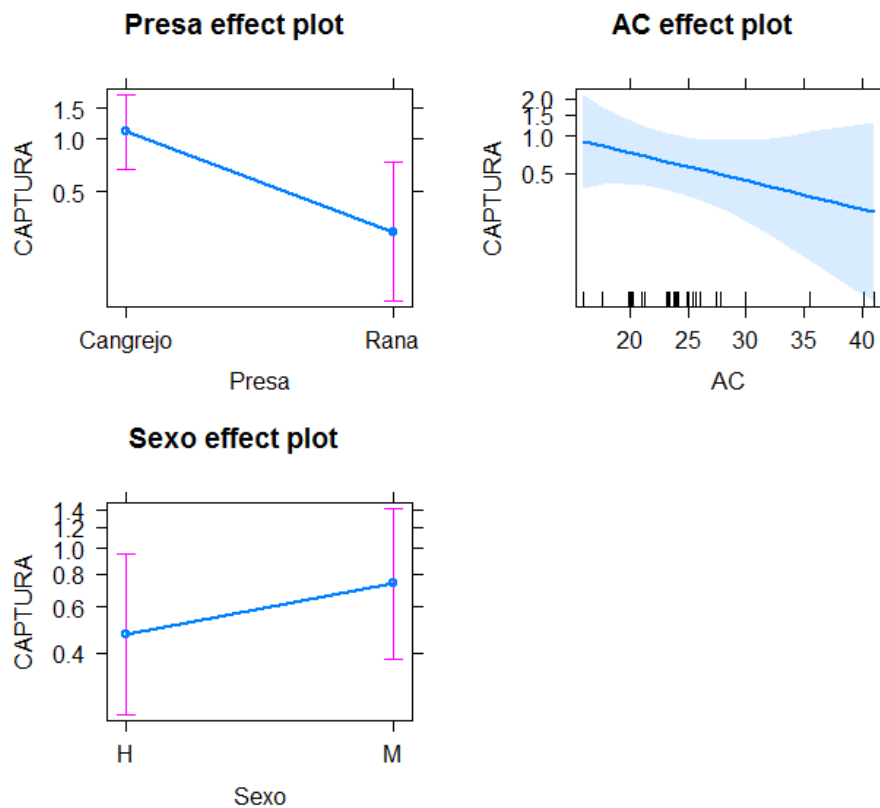


Figura 32. Gráfico de efectos principales del Modelo 1: CAP ~ Presa + Sexo + AC

6.3.2.3 Tiempo mínimo de captura

Exploración de los datos

En la Figura 33 se muestra que el tiempo mínimo de captura varió según el tipo de presa; fueron capturados en un menor tiempo las presas tipo cangrejo en comparación al tipo rana.

El mínimo y máximo tiempo que tardaron los cangrejos experimentales en capturar una rana

fue de 16 y 87 min respectivamente y, en cuanto a los cangrejos presa, fue de 4 y 13 min respectivamente. En cuanto al sexo de los cangrejos experimentales, pareciera no haber diferencias en el tiempo mínimo de captura de las presas tipo cangrejo, contrariamente a lo observado con presas tipo rana, ya que la única hembra experimental que logró capturar, lo realizó en el mayor tiempo registrado (87 min). El mayor tiempo de captura registrado en machos experimentales fue de 47 min.

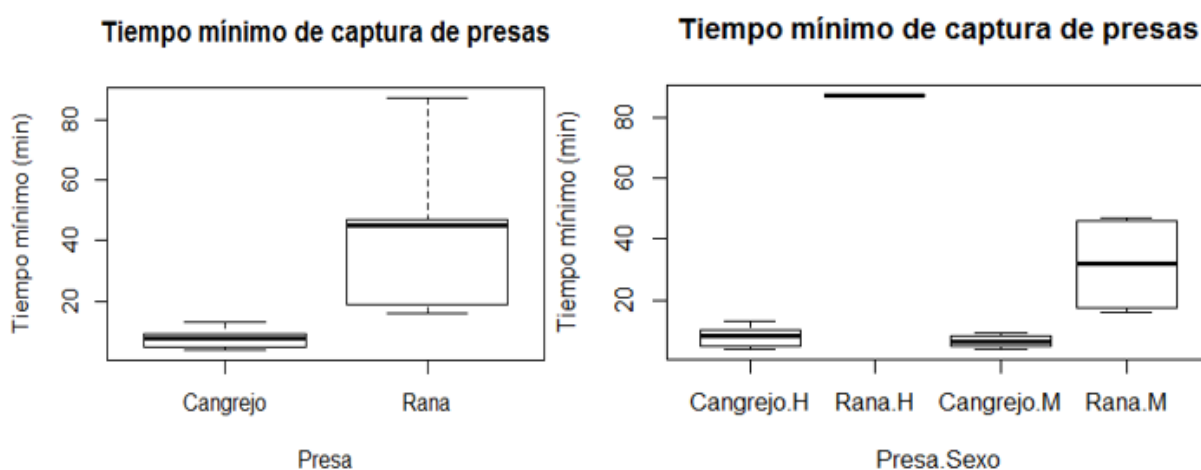


Figura 33. Tiempo mínimo de captura según el tipo de presa y el sexo de los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Las letras 'H' y 'M' caracterizan el sexo de los cangrejos experimentales

Según la talla de los cangrejos experimentales, fue observado que el individuo que tardó menor tiempo en capturar a una presa tipo rana tuvo un ancho de caparazón (AC) de 35,5 mm y, a una presa tipo cangrejo, un AC de 21,3 mm. Los cangrejos experimentales que tardaron mayor tiempo en capturar una presa, tipo rana y tipo cangrejo, tuvieron un AC de 23,2 y 23,3 mm respectivamente (Figura 34).

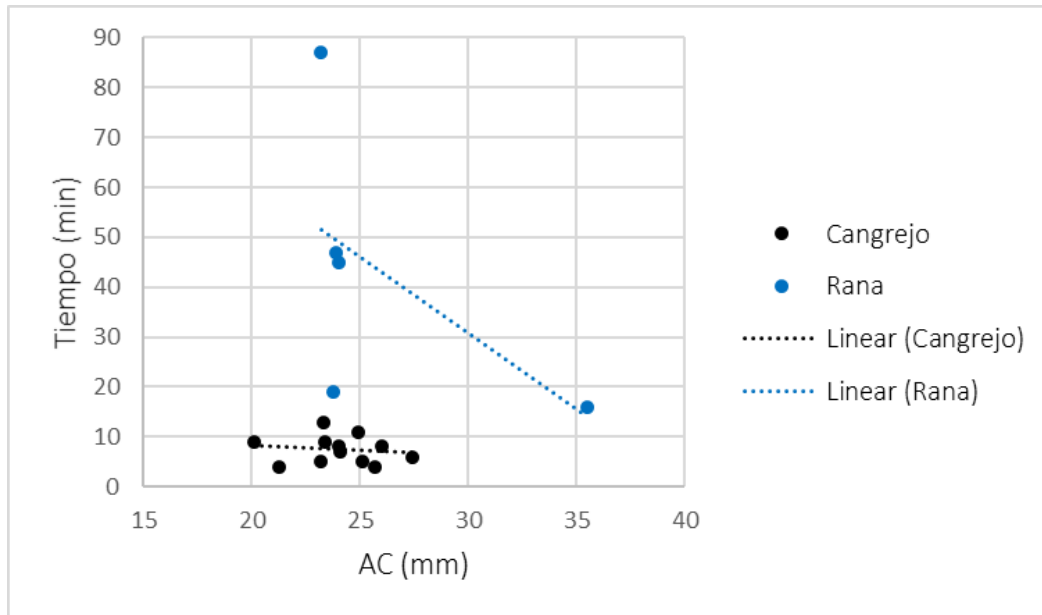


Figura 34. Tiempo mínimo de captura de las presas según el ancho del caparazón (AC) de los cangrejos experimentales *R. iturbei*

Elaboración de modelos

De todo el conjunto fueron evaluados dos modelos (bajo distribución binomial negativa), uno con interacciones entre el factor y una covariable y otro con los efectos principales de las variables (Tabla XI). Los modelos no fueron diferentes significativamente según la prueba ANOVA, por lo cual fue elegido el más parsimonioso. El modelo seleccionado logró explicar el 88,5% de la variabilidad encontrada en el conjunto de datos, con un AIC igual a 108,22. El modelo fue considerado bajo el criterio de bondad de ajuste (devianza residual: 15,157 sobre 13 gl).

Tabla XI. Medidas de ajuste del modelo: modelos puestos a prueba mediante un análisis de devianza (ANOVA), coeficiente D^2 y criterio de información de Akaike (AIC) (gl = grados de libertad, T = tiempo, AC = ancho del caparazón)

Modelo	gl residuales	Devianza residual	Pr(>Chi)	D^2 (%)	AIC
1	13	15.157		88.5	108.22
2	10	15.043	0.2261	90.53	107.63

Modelo 1: $T \sim \text{Presa} + \text{Sexo} + \text{AC}$
Modelo 2: $\text{CAP} \sim \text{Presa} * \text{Sexo} + \text{AC}$

Para determinar si los efectos de las variables independientes fueron significativos para la variable respuesta, fue planteada la siguiente hipótesis nula para cada uno de los parámetros del modelo 1: $H_0: b = 0$; $H_1: b \neq 0$. En la Tabla XII se muestran los valores estimados del modelo seleccionado, observando que todos los coeficientes fueron significativamente distintos de cero; el tipo de presa ejerce un efecto positivo sobre el tiempo de captura y el ancho del caparazón y el sexo macho ejercen un efecto negativo sobre el tiempo de captura.

Tabla XII. Modelo lineal generalizado Poisson para el número de presas capturadas por los cangrejos experimentales *R. iturbei*. Modelo 1: $T \sim \text{Presa} + \text{Sexo} + \text{AC}$ (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$)

Variable	Coeficiente	Valor z	Pr(> z)
Intercepto	3.8791	5.541	3E-08***
PresaRana	2.02349	9.4	<2E-16***
AC	-0.7219	-2.472	0.0134*
SexoMacho	-0.47421	-2.18	0.0293*

El comportamiento de las variables independientes sobre la variable respuesta fueron representados en un gráfico de efectos principales (Figura 35). Como fue mencionado anteriormente, existe un efecto significativo del tipo de presa, de la talla y del sexo sobre el tiempo mínimo de captura de presas; los cangrejos experimentales tardaron más tiempo en capturar a ranas que a cangrejos, además, los machos experimentales y los de mayor talla pudieron capturar a sus presas en un tiempo menor, en comparación a las hembras y a los individuos de menor ancho del caparazón.

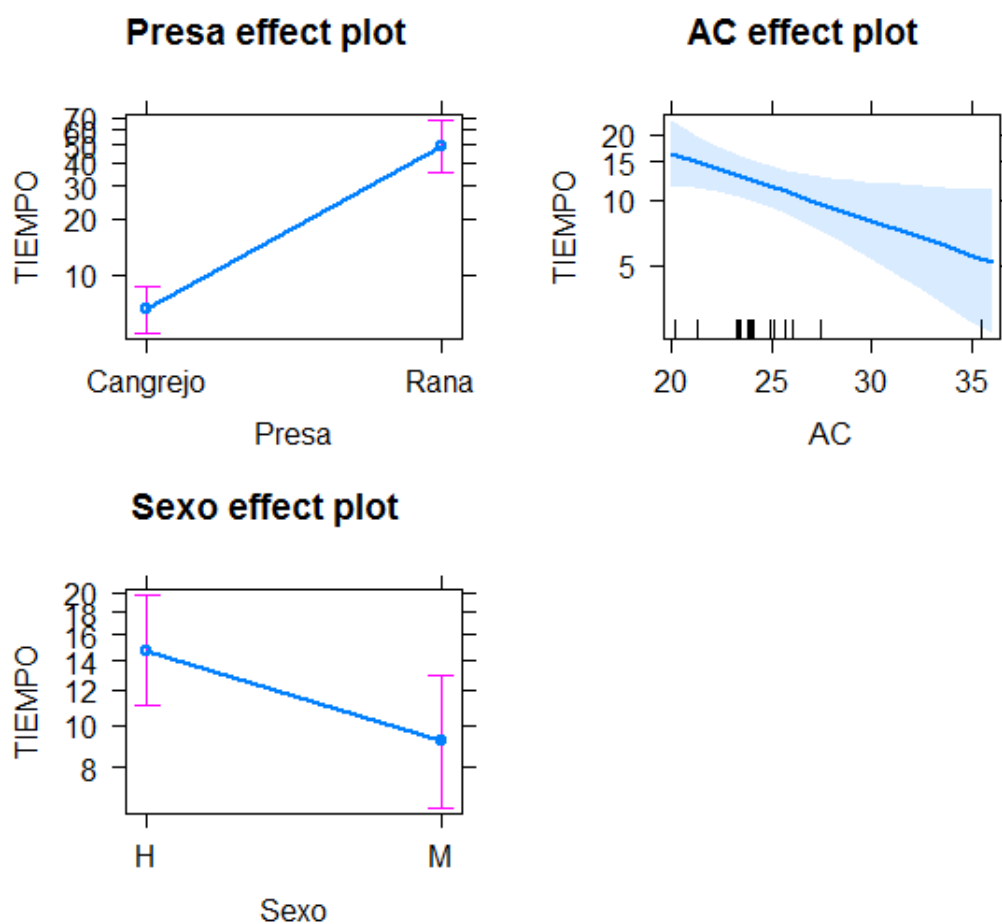


Figura 35. Gráfico de efectos principales del Modelo 1: $T \sim \text{Presa} + \text{Sexo} + \text{AC}$

Al sustituir los coeficientes fue construido el modelo con distribución binomial negativa:

$$\text{Log}(\mu_i) = 3,8791 + 2,02349(\text{PresaRana}) - 0,7219(\text{AC}) - 0,47421(\text{SexoMacho})$$

Como el modelo aditivo representa la función de enlace, las unidades calculadas no se corresponden con la medida de la variable original. Por ello es presentado el modelo multiplicativo que permite volver a los valores originales utilizando la inversa de la función de enlace, es decir, la función exponencial.

$$\mu_i = e^{(3,8791)} \times e^{(2,02349(\text{PresaRana}))} \times e^{(-0,7219(\text{AC}))} \times e^{(-0,47421(\text{SexoMacho}))}$$

7. DISCUSIÓN

7.1 Composición de macroinvertebrados y variables ambientales y fisicoquímicas

Las características ambientales evaluadas en esta investigación mostraron diferencias marcadas en las variables conforme a la 'zona' de la quebrada donde fue tomada la muestra; a menor altitud se encontraron menores valores de temperatura del agua, concentración de oxígeno disuelto, pH y una mayor conductividad y profundidad del cauce, en relación al segmento de mayor altitud. Sobre el sustrato, la hojarasca fue observada en todas las muestras, la arena predominó en la zona de menor altitud y la grava gruesa en la de mayor altitud. La mayor cantidad de organismos recolectados fue encontrada en la zona baja de la quebrada, predominando entre ellos los insectos, principalmente los estuches vacíos del género *Phylloicus* sp. de la familia Calamoceratidae.

La quebrada Manantial es una quebrada poco intervenida, protegida por un bosque que forma parte del ramal interior de la Cordillera de la Costa (Casañas y Jauregui, 2011). El tramo evaluado de la quebrada está cubierto por una densa vegetación ribereña, conformado por árboles de gran altura creando un bosque cerrado que proporciona una mayor cobertura de sombra (entrada de muy poca luz solar). La quebrada puede ser dividida en zonas según su heterogeneidad ambiental; una de mayor altitud que presenta una naciente de agua, con un mayor contenido de grava gruesa, lo cual hace idónea la zona para que los cangrejos *R. iturbei* construyan refugios, y una de menor altitud con una pendiente menos pronunciada, que presenta un sustrato compuesto principalmente por arena. Los valores de las variables fisicoquímicas del agua y aire presentaron poca variabilidad, lo cual puede ser un indicio de

la estabilidad del ecosistema, una característica común en sistemas tropicales (Barrios y Rodríguez, 2013). Pereira (2018), caracterizó esta quebrada, realizando mediciones y toma de muestras una vez por mes durante un año aproximadamente (enero 2017-febrero del 2018). Los valores de las variables fisicoquímicas y de la cobertura del sustrato encontradas en esta investigación coinciden con los reportados por Pereira (2018).

La heterogeneidad del bosque ribereño tropical puede determinar la presencia de los macroinvertebrados, ya que los cambios en la temperatura, tipos de sustratos, entrada de radiación solar, entre otros, pueden afectar a los mismos organismos de forma directa (Barrios, 2018). Entonces, se puede decir que, si son ideales, las características físicas y químicas del ambiente pueden favorecer el establecimiento de comunidades de macroinvertebrados (El Souki y col., 2015). Aunque los resultados con la curva de acumulación de familias revelaron que la riqueza global (en la naturaleza) parece ser mayor que la observada ('Sobs') y a la estimada ('CHAO1' y 'Jackknife1'), fue posible detectar diferencias entre los puntos de muestreo en cuanto a la composición de macroinvertebrados. En la quebrada fueron encontrados como grupo mayoritario los insectos, principalmente en la zona de menor altitud. Los insectos más abundantes fueron fragmentadores dentro de los órdenes Trichoptera y Coleoptera respectivamente. Los organismos pertenecientes a estos órdenes habitan aguas someras, limpias, con concentraciones altas de oxígeno disuelto, donde la velocidad de corriente no sea muy rápida y el sustrato se componga principalmente de material vegetal, troncos y piedras Roldán (1989). Trichoptera es uno de los órdenes taxonómicamente más ricos encontrado en la mayoría de los cuerpos de agua dulce (Moretti y col., 2009). Los tricópteros son capaces

de construir refugios o ‘casas’ fijas o portables con material autóctono las cuales generalmente son propias de cada familia (Roldán, 1989); en el caso de las larvas de la especie encontrada en la quebrada (del género *Phylloicus*) realizan la construcción a partir de fragmentos de diversas hojas senescentes cortando discos y uniéndolos para formar un estuche aplanado o envoltorio protector (Moretti y col., 2009; Barrios, 2018; Reyes-Torres y Ramírez, 2018). Estos estuches vacíos hechos con hojarasca fueron encontrados de forma abundante en la recolección, posiblemente, porque las larvas deben desechar su estuche viejo y construir uno nuevo a medida que se van desarrollando y, además, son capaces de completar dichas casas con rapidez (24 horas en condiciones de laboratorio) (Norwood y Stewart, 2002; Reyes-Torres y Ramírez, 2018). Los estuches o casas fueron encontrados adheridos sobre hojas, trozos de troncos y frutos (material que fue recolectado tanto en las orillas como dentro del cauce).

Mediante la recolección de macroinvertebrados fue posible evaluar la disponibilidad de los potenciales recursos alimentarios para una población de cangrejos *R. iturbei* establecida en la quebrada Manantial. Esta parte del estudio permitió la elección de uno de los cuatro tipos de alimento ofrecidos a *R. iturbei* en el experimento de preferencia alimentaria, ya que, según los métodos de recolección empleados y el periodo en el que fue realizado el muestreo, el rubro ‘estuches vacíos de *Phylloicus*’ fue el componente de mayor abundancia. Es importante mencionar que la recolección fue llevada a cabo durante el mes de mayo, por lo que es posible que durante otra época del año exista una dinámica distinta a la observada. Durante el muestreo para la recolección de macroinvertebrados, fue recorrido numerosas veces todo el cuerpo de agua, observándose la presencia de otros organismos que no

lograron ser atrapados por los métodos empleados, por lo cual sería ideal, para futuras investigaciones, complementar el estudio utilizando otros métodos de recolección.

7.2 Análisis del contenido estomacal

En los estómagos revisados fueron encontrados 15 rubros de diferentes niveles tróficos, siendo el más frecuente el detrito con una ocurrencia de 77%. Los rubros con mayor índice de importancia relativa fueron fragmentos de cangrejos e insectos (96% y 62% respectivamente).

Los recursos alimentarios que consumen los cangrejos dulceacuícolas Pseudothelphusidae se han conocido a través del análisis de su contenido estomacal de acuerdo a la literatura consultada. Crane (1949) encontró en el estómago de varios cangrejos pertenecientes a dos especies de esta familia, restos de insectos (coleópteros) y material animal blando (posiblemente de oligoqueto). Mamián y Zamora (2016), encontraron en el estómago de individuos de la especie *Hypolobocera sp.* 80% de detrito y en baja proporción algas, otros restos de material vegetal, partes quitinosas de algunos macroinvertebrados y nemátodos. Los resultados revelan que *Rodriguezus iturbei* posee un amplio espectro trófico, empleando para su alimentación diversos recursos animales y vegetales encontrados en su hábitat, clasificándola como una especie de dieta omnívora. Los cangrejos de familia hermana Trichodactylidae han sido reportados como omnívoros oportunistas, por consumir gran cantidad de material vegetal y una fracción representativa de material animal (Williner y Collins, 2002; Pirela y Rincón, 2013; Williner y Collins, 2013; Williner y col., 2014). Según el contenido estomacal de los cangrejos *R. iturbei* recolectados, el componente vegetal no fue

el ítem más abundante ni el de mayor importancia, aunque si fue encontrada una variedad considerable de fragmentos de hojarasca en poca proporción, además, una parte importante del detrito podría estar conformado por material vegetal en descomposición. El rubro con mayor frecuencia de aparición encontrado en 12 de los 15 estómagos analizados fue el material en descomposición (detrito), lo cual coincide con lo encontrado por Pirela y Rincón (2013) para *Bottiella niceforei* y por Mamián y Zamora (2016) para *Hypolobocera* sp. Según Odum y Heald (1975) el detrito es considerado la fuente primordial de alimentación de los crustáceos decápodos (citado en Arias-Pineda y col., 2015). Los rubros de mayor importancia relativa en los estómagos fueron los fragmentos de cangrejos e insectos, encontrados en 8 de los 15 estómagos examinados. En algunos estómagos fueron encontrados partes reconocibles pertenecientes a insectos, como exoesqueleto quitinoso, patas, antenas y apéndices bucales, y a cangrejos, como caparazón calcáreo, quelas y patas caminadoras. En la quebrada Manantial habitan solo dos especies de cangrejos y, entre ellas, existe una aparente separación espacial (Pereira, 2018), por lo cual es posible sugerir que los fragmentos de cangrejos encontrados en los estómagos provengan de individuos juveniles *R. iturbei* (canibalismo). Todo lo descrito anteriormente sugiere que *R. iturbei* podría estar actuando como un depredador oportunista ya que, los ítems de origen animal representaron una fracción importante en su dieta.

La curva de acumulación de rubros mostró que la cantidad de estómagos evaluados fue la adecuada para caracterizar la composición de la dieta de este cangrejo, es decir, si se incrementara la cantidad de estómagos a evaluar, el número de rubros no aumentaría significativamente ya que, teóricamente, cuando la pendiente de la curva desciende a cero

corresponde con el número total de rubros que se pueden encontrar en el área de estudio (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Se debe tomar en consideración que los estómagos analizados provinieron de cangrejos recolectados durante el mes de mayo en horario diurno, por lo tanto, la composición de la dieta podría variar si fuesen examinados estómagos de cangrejos recolectados durante otra temporada y/o durante la noche. Por ejemplo, en la época de sequía la disminución de precipitación provoca una disminución en el flujo de agua del río, reteniendo la hojarasca por mayor tiempo, provocando cambios en la composición de las comunidades de macroinvertebrados (Pirela y Rincón, 2013). Además de esto, algunos autores reportan que los cangrejos dulceacuícolas presentan un consumo alimentario variado durante el día, sin embargo, al ser de hábitos nocturnos, durante la noche son más activos y salen de sus madrigueras para alimentarse (López, 2004; Yeo y col., 2008; Cumberlidge y Ng, 2009; Cumberlidge y col., 2014), principalmente de rubros de origen animal (Williner y Collins, 2002; Maitland, 2003; Collins y col., 2007; Pirela y Rincón, 2013; Williner y Collins, 2013, Williner y col., 2014). También hay que tener en cuenta que los restos de exoesqueleto de cangrejo o insecto, las patas, las antenas, etc., son material difícil de descomponer en comparación a otros rubros, permaneciendo por más tiempo en el estómago del cangrejo (López, 2010).

Los cangrejos de agua dulce son un componente importante en las redes tróficas de ecosistemas acuáticos, sin embargo, existe un gran vacío de información acerca del papel de este grupo como depredador o presa (Williner y Collins, 2013; Wehrtmann y col., 2019). La diversidad de rubros consumidos por *R. iturbei* sugiere que su rol trófico como omnívoro y

posible depredador oportunista proporciona una conexión entre varios niveles tróficos dentro de la comunidad (acuática y terrestre) de la quebrada.

7.3 Experimentos

7.3.1 Preferencia alimentaria

A través de un experimento de selección múltiple, fue demostrado que los cangrejos de la especie *Rodriguezus iturbei*, en condiciones experimentales, prefirieron alimentarse de los recursos animales (específicamente sobre ranas), dejando por fuera el rubro vegetal ofrecido. A pesar de que los estuches de *Phylloicus* sp. no fueron consumidos en el laboratorio, es probable que este rubro sea explotado en condiciones naturales, ya que es un componente sumamente abundante en la quebrada Manantial, encontrándose a lo largo de todo el cuerpo de agua. Además, se puede inferir que los diversos fragmentos de hojarasca encontrados en los estómagos de *R. iturbei* forman parte de los estuches de dichos insectos.

En general, los cangrejos dulceacuícolas han sido clasificados como omnívoros carroñeros, alimentándose de material vegetal principalmente, sin embargo, algunos son considerados depredadores oportunistas, capturando presas vivas (Yeo y col., 2008), tal como lo observado con *R. iturbei*. En varios estudios sobre distintas especies de cangrejos dulceacuícolas del Neotrópico, los autores han resaltado la importancia que tienen dichos individuos dentro del río, alimentándose principalmente de restos vegetales y detrito, pero, además, aprovechando diversas fuentes animales, actuando en algunos casos como depredadores oportunistas (Crane, 1949; Williner y Collins, 2002; Galán y col., 2009;

Carvalho y col., 2013; Pirela y Rincón, 2013; Williner y Collins, 2013; Williner y col., 2014). La calificación de omnivoría otorgada por algunos autores a cangrejos Trichodactylidae y Pseudothelphusidae es consistente con lo observado durante el experimento de selección múltiple y en el contenido estomacal de individuos *Rodriguezus iturbei*.

Experimentos equivalentes al desarrollado en la presente investigación fueron realizados en condiciones similares, para evaluar la preferencia alimentaria de distintas especies de cangrejos dulceacuícolas, pertenecientes a varias familias. Carvalho y col. (2013) encontraron que juveniles, subadultos y adultos de *Trichodactylus borellianus* tuvieron un consumo diferente cuando las presa ofrecidas eran del tipo oligoqueto, siendo mayor la tasa de consumo en cangrejos adultos por poseer un estómago de mayor capacidad. Esto podría explicar la tendencia encontrada, donde algunos cangrejos *R. iturbei* de mayor ancho del caparazón tuvieron mayores tasas de consumo. Cordero y Voltina (1990) encontraron que la especie *Procambarus clarkii* prefirió las dietas que contenían una proporción mayor de proteína animal. Zanotto y col. (2009) trabajaron con dos especies de cangrejos, una terrestre herbívora principalmente (*Sesarma rectum*) y otra semi-terrestre omnívora (*Neohelice granulata*). A pesar de que las especies tienen diferentes hábitos alimentarios y grados de terrestrialidad, ambas consumieron en mayor proporción la dieta que contenía más cantidad de calcio. Es posible que en el caso de los cangrejos *R. iturbei*, la elección del alimento tipo rana sobre los demás rubros esté relacionado con sus requerimientos nutricionales. El calcio es el componente principal del exoesqueleto de los crustáceos, después de cada muda es obtenido (por cangrejos terrestres y semi-terrestres) mediante la

dieta y es depositado en forma de cristales de carbonato de calcio para la formación y endurecimiento del nuevo caparazón (Zanotto, 2000; Zanotto y col., 2009).

En condiciones naturales, *Rodriguezus iturbei* posee un amplio espectro alimentario según su contenido estomacal. En el análisis de su contenido fue encontrado que el material vegetal no representó mayor importancia dentro de la dieta de *R. iturbei* a pesar de haber sido encontrado una gran variedad de hojarasca (son generalistas respecto al consumo de hojas), por lo cual es probable que estos cangrejos consuman material vegetal diverso por encontrarse disponible de forma constante y abundante dentro y fuera de la quebrada. Sin embargo, en condiciones de laboratorio, al ser ofrecidos otros rubros más ricos nutricionalmente y más fáciles de digerir, la hojarasca quedó en segundo plano [probablemente por tener bajo contenido de nitrógeno y ser rica en celulosa, hemicelulosa y taninos difícilmente digeribles (Linton y Greenaway, 2007)]. Los demás rubros ofrecidos fueron todos animales, que, en comparación al material vegetal, son más fáciles de digerir y significativamente más ricos en calcio, nitrógeno y proteínas, componentes importantes involucrados en el crecimiento y reproducción de los cangrejos (Erickson y col., 2008). Por ejemplo, las hojas de mangle presentan entre 7-8% de proteínas por peso seco (Linton y Greenaway, 2007), a diferencia de los oligoquetos y cladóceros que contienen una mayor concentración de proteínas por peso seco (59% y de 57-64% respectivamente) (Carvalho y col., 2013); Hephher (1989) reporta que además de oligoquetos, las larvas de díptero contienen una alta proporción de proteínas por peso seco (49,3%) (citado en Carvalho y col., 2011); algunas hormigas pueden poseer hasta un 44% de proteínas según Costa y Ramos-Elorduy (2006).

Como fue mencionado anteriormente, puede que las diferencias en la selección de los rubros por parte de cangrejos *Rodriguezus iturbei* estén relacionadas con la calidad energética de los mismos. Espinoza (1986) encontró que el tejido blando de rana (Leptodactylidae) contiene un 18% de proteína y menos del 1% de grasas; según Fioranelli y col. (2004) (citado en Velarde, 2012) el tejido blando de rana (Ranidae) es rico en proteínas (20%), bajo en carbohidratos (menos del 1%) y posee un alto valor calórico (88 kcal/100g); para esta misma familia Gallardo (2004) reportó 16,5% de proteína, 22 mg de calcio y 0,3 g de lípidos. En cuanto a los cangrejos, según Skonberg y Perkins (2002) la carne del cangrejo verde de hábitos marinos (Portunidae) presenta 17,1% de contenido proteico; según Ramírez y Monzón (2017) el cangrejo azul (Gecarcinidae) de hábitos terrestres presenta valores proteicos entre 11 y 15%. Las cucarachas del orden Blattodea pueden presentar entre 57-68% de proteína (Rumpold y Schlüter, 2013; Razeng y Watson 2014). Durante el experimento solo un cangrejo experimental consumió cucaracha después de haber ingerido parte de la rana. A pesar del alto contenido proteico de las cucarachas, para obtener la misma cantidad de energía neta que proporcionan las ranas, los cangrejos experimentales posiblemente tendrían que ingerir un mayor número de cucarachas que de ranas, ya que poseen poco tejido blando en relación a su esqueleto (de igual forma ocurriría con el rubro tipo cangrejo, por su caparazón). También puede ser que la proteína que aportan los insectos (por ejemplo, cucarachas) sea más difícil de asimilar en relación a la de las ranas. Como los cangrejos experimentales detuvieron la búsqueda e ingesta del alimento luego de haber consumido a la rana (a excepción de dos cangrejos), entonces, se puede deducir que es el rubro más

palatable o también, el que entrega el mayor retorno energético a los cangrejos *Rodriguezus iturbei*.

La forma más conocida de obtención del alimento depende de la recepción y correcta interpretación (por parte los órganos sensoriales) de la información que proporciona el ambiente (Zanotto y col., 2009). Algunos crustáceos utilizan las anténulas como quimiorreceptores de distancia y, junto con los quimiorreceptores presentes en las quelas, actúan en conjunto para maximizar la detección del alimento (Zanotto y col., 2009). Mesce (1982; 1993) describe que los cangrejos ermitaños tienen la capacidad de escoger conchas de gastrópodos vacías (casas) gracias a ciertos quimiorreceptores en las quelas que son sensibles al calcio (citado en Zanotto y col., 2009). Durante el experimento fue observado que la mayoría de los cangrejos *R. iturbei* presentaban un comportamiento específico para la elección del alimento; fue observado como caminaban sobre el alimento mientras levantaban con sus quelas uno a uno todos los rubros. Posteriormente retornaban al de preferencia (la rana) para dar inicio al acto alimentario. Se debe confirmar la presencia de quimiorreceptores sensibles en los cangrejos *R. iturbei* ya que el comportamiento observado sugiere su existencia.

Según la literatura consultada, esta es la primera investigación donde fue evaluada en condiciones experimentales, la preferencia alimentaria de una especie de cangrejo de la familia Pseudothelphusidae. Por ello es recomendable continuar con los estudios sobre la ecología trófica de este grupo.

7.3.2 Habilidad de depredación

Se demostró que la habilidad de depredación de *Rodriguezus iturbei*, descrita por la tasa de consumo, el número de presas capturadas y el tiempo mínimo de captura, varía según el tipo de presa ofrecida en condiciones de laboratorio.

Los cangrejos *R. iturbei* presentaron comportamientos distintos según el tipo de presa, ya que, en el caso de las ranas, luego de capturar e ingerir un individuo detuvieron la búsqueda de otras ranas, sin embargo, con cangrejos presa, luego de consumir al primer individuo, se mantuvieron cazando activamente. Esto puede estar relacionado con lo mencionado anteriormente en la discusión del experimento de preferencia alimentaria; el tejido blando de una rana podría completar gran parte del volumen del estómago y contribuir en mayor medida con los componentes nutricionales requeridos por *R. iturbei*, en cambio, los cangrejos presa, presentan poco tejido blando en relación a su exoesqueleto (menor aporte de carne y de energía en comparación al aporte de las ranas). Por lo tanto, a pesar de que las dos clases de presa ofrecidas tuvieron un peso muy similar, un solo cangrejo no fue capaz de satisfacer a algunos de los individuos experimentales. Algunos de los cangrejos *O. venezuelensis* capturados no fueron consumidos, encontrándolos al final del experimento enteros, pero sin vida. Este comportamiento de captura no destinada al consumo puede indicar una defensa de espacios por parte de *R. iturbei*, pudiendo considerarla como una especie territorialista.

Son pocos los estudios que mencionan a los cangrejos dulceacuícolas como depredadores (Crane, 1949; Maitland, 2003; Buck y col., 2003; Klaus y Plath, 2011; Carvalho y col., 2013;

López-Sánchez y col., 2019; Wehrtmann y col., 2019). Según la bibliografía, estos cangrejos poseen un amplio espectro alimentario, consumiendo material tanto vegetal como animal, de acuerdo a la disponibilidad en el ecosistema (Williner y Collins, 2002; Buck y col., 2003; Yeo y col., 2008; Klaus y Plath, 2011; Pirela y Rincón, 2013; Williner y Collins, 2013; Williner y col., 2014; Arias-Pineda y col., 2015; Mamián y Zamora, 2016), siendo considerados omnívoros oportunistas. Algunas especies de cangrejos dulceacuícolas pertenecientes a distintas familias han sido observadas, en condiciones naturales, depredando ranas (Affonso y Signorelli, 2011; Rosa y col., 2014; López-Sánchez y col., 2019; Wehrtmann y col., 2019), sapos (Segadilha y Silva-Soares, 2015), serpientes y lagartijas (Maitland, 2003; Wehrtmann y col., 2019), insectos como coleópteros y larvas de dípteros (Crane, 1949; Wehrtmann y col., 2019) y cangrejos (Pereira, 2018; Wehrtmann y col., 2019). Los hábitos depredatorios de las especies pertenecientes a la familia Pseudothelphusidae han sido escasamente observados en condiciones naturales (Crane, 1949; Maitland, 2003; López-Sánchez y col., 2019; Wehrtmann y col., 2019). Estos autores describen eventos puntuales de cangrejos Pseudothelphusidae con un tipo de presa entre sus quelas, sin embargo, en ningún trabajo se ha logrado observar como el cangrejo atrapa a su presa. Crane (1949) reportó a una hembra *Neopseudothelphusa simoni*, con un coleóptero vivo entre sus quelas, mientras iba removiendo las patas del insecto. Por otra parte, Maitland (2003) observó a cangrejos *Rodriguezus garmani* depredando serpientes de distintas especies. Wehrtmann y col. (2019) observaron eventos de canibalismo y depredación de la especie *Ptychophallus uncinatus* Campos y Lemaitre, 1999, sobre: un juvenil de la misma especie, una lagartija, una rana y una larva de díptero. Previo a la presente investigación, los únicos eventos en los que la

especie focal, *Rodriguezus iturbei*, se reportó actuando como depredador, fueron: los observados desde el inicio de un proyecto del laboratorio del IVIC (2015) publicado por Pereira (2018) (cangrejos *Orthothelphusa venezueliensis* en cavas en el laboratorio) y el evento registrado por López-Sánchez y col. (2019) (una rana *Mannophryne vulcano* en la naturaleza).

En condiciones de laboratorio, algunos autores han observado potencial depredador de distintas especies de cangrejos dulceacuícolas (Buck y col., 2003; Carvalho y col., 2013). Según estos autores, los cangrejos macho son capaces de atrapar una mayor cantidad de presas, lo cual es consistente con la tendencia observada en la presente investigación. En este estudio fue encontrado que los cangrejos *R. iturbei* de tallas mayores tuvieron una tasa de consumo mayor al ingerir presas tipo rana, posiblemente porque los de mayor ancho del caparazón poseen un estómago de mayor volumen (Carvalho y col., 2013) o quizás porque estos cangrejos de mayor talla poseen unas quelas más desarrolladas y fuertes capaces de retener por más tiempo inmóvil a la rana, en comparación a aquéllos cangrejos de menos talla; en cuanto a las presas tipo cangrejo ocurrió lo contrario, la mayor tasa de consumo fue presentada por los individuos experimentales de tallas menores. En ninguna de las investigaciones consultadas toman en cuenta el tiempo de captura como una variable respuesta, sin embargo, describen que algunos moluscos (bivalvos y gastrópodos) ofrecidos como presas fueron poco utilizados como recurso alimentario por el difícil manejo de la concha y acceso al interior blando (a la carne, fuente de proteínas y otros nutrientes), reportando que sólo los machos fueron capaces de ingerir estos rubros (Buck y col., 2003; Carvalho y col., 2013), por esto, la fortaleza de las quelas en los machos podría ser una

variable a considerar. En este caso, la rana fue poco consumida como recurso por cangrejos de tallas pequeñas debido a su mecanismo de huida del depredador mediante rápidos saltos y adhiriéndose a las paredes de la pecera, ocasionando además que los cangrejos tardaran más tiempo en capturarlas.

Según las observaciones realizadas durante los experimentos, es posible afirmar que los cangrejos *R. iturbei* se encuentran bien equipados para cazar a sus presas; son rápidos y ágiles (lo cual depende de la talla de estos), tienen poderosas quelas con bordes cortantes capaces de mantener sujeta fuertemente a la presa, sin que ésta pueda escapar, mientras despedazan el tejido de la misma, también presentan maxilípedos capaces de manipular trozos pequeños del alimento y direccionarlos hacia las mandíbulas calcificadas. También fue notado que no matan a su presa al capturarla, la mantienen viva e inmóvil entre las quelas durante el acto alimentario. Este comportamiento ha sido observado en otras especies de la familia Pseudothelphusidae (Crane, 1949; Maitland, 2003; López-Sánchez y col., 2019).

Tal como se mencionó en la sección de la discusión del experimento de preferencia, los cangrejos reconocen a sus presas mediante la percepción de estímulos químicos y mecánicos a través de receptores sensitivos ubicados en las antenas y en las patas caminadoras, induciendo de esta forma la actividad de caza de los cangrejos (Crothers, 1968, citado en Elnor y Hughes, 1978; Govind, 1992, citado en Carvalho y col., 2013). Durante el experimento puede que los cangrejos *R. iturbei* hayan sido capaces de capturar a las presas mediante mecanorreceptores de las patas caminadoras, percibiendo el movimiento de las presas por algún cambio en el sustrato inerte o, de encontrarse en el agua, detectando pequeños flujos de agua. En un estudio realizado por Willink y col. (2014) identificaron algunos depredadores

naturales de distintos fenotipos de ranas venenosas (Dendrobatidae). Los autores realizaron modelos de éstas en arcilla moldeable (único componente de los modelos), utilizando los colores originales de cada fenotipo de rana (rojo, amarillo y verde). Cangrejos de la familia Pseudothelphusidae fueron una de las tres clases de depredadores de estos modelos de ranas venenosas; los cangrejos atacaron las ranas de arcilla sin preferencia respecto al color, arrastrándolos hacia sus madrigueras subterráneas o bajo las rocas. También encontraron ranas de arcilla con múltiples cortadas (consistentes con la forma de la quela de los Pseudothelphusidae) y otras desgarradas en pedazos. A pesar de que estos eventos ocurrieron en una baja proporción (en comparación a los ataques por parte de las otras clases de depredadores), hay que tener en cuenta la posibilidad de que los Pseudothelphusidae posean un sistema de visión desarrollado que les permita reconocer (visualmente) un objeto de la naturaleza como presa potencial. Carvalho y col. (2013) reportan que los decápodos pueden percibir a la presa a través de receptores visuales. Esto complementaría la idea de que la percepción e identificación del alimento es un evento donde participan varios órganos receptores, es decir, que no solo depende de quimiorreceptores en las antenas, patas caminadoras y quelas.

Los cangrejos experimentales presentaron dentro de las peceras un comportamiento depredatorio activo, sin embargo, es de esperarse que esta habilidad de funcionar como cazador en condiciones naturales se vea modificada considerablemente por las características del hábitat y/o por los mecanismos de defensa de la presa. De encontrarse todas las especies compartiendo el mismo hábitat, es probable que en la naturaleza *Rodriguezus iturbei* deprede en mayor proporción a los cangrejos *Orthothelphusa*

venezuelensis cuando salen de sus madrigueras. La rana *Mannophryne vulcano* posiblemente sea una presa poco común y ocasional en la dieta de *R. iturbei*, ya que, a pesar de su abundancia en la quebrada Manantial y del gran aporte nutricional y calórico que podría proporcionarle, es una presa de difícil acceso por sus largos y ágiles desplazamientos mediante saltos y por su capacidad de adherirse a superficies altas como ramas y por esconderse en pequeñas grietas debajo de rocas o en otros sustratos. Esto obligaría al cangrejo a invertir una energía considerable en su captura, lo cual podría ser una desventaja en la relación costo-beneficio. Resultaría interesante constatar este planteamiento mediante un futuro estudio en el que se evalúe la dinámica poblacional de ambas especies, comprobando la existencia de algún tipo de interacción interespecífica en condiciones naturales. En la quebrada Manantial, Pereira (2018) describió una separación espacial entre las especies *R. iturbei* y *O. venezuelensis*, encontrando a esta última con mayor frecuencia en las zonas de menor altitud y a *R. iturbei* generalmente cerca de la naciente de agua (zona de mayor altitud). Es importante mencionar que la separación observada entre ambas poblaciones de cangrejos en la quebrada puede ser una respuesta a la presión de depredación ejercida por *R. iturbei* sobre *O. venezuelensis*, lo cual podría estar ocasionando una segregación espacial entre especies. Durante la recolección de organismos utilizados en esta investigación, fue observada una gran cantidad de individuos *M. vulcano* a lo largo de todo el cuerpo de agua y en la vegetación ribereña. Por ello, puede pensarse, que la población encontrada en la quebrada Manantial de *R. iturbei* podrían cazar con mayor frecuencia ranas *M. vulcano*, o al menos tener mayores probabilidades de encuentro en comparación a la probabilidad de hallar a cangrejos *O. venezuelensis*.

8. CONCLUSIONES

La población de cangrejos *Rodriguezus iturbei* establecida en la quebrada Manantial, posee fuentes potenciales de alimento (gran variedad de hojas, numerosos macroinvertebrados como insectos y vertebrados como ranas). A pesar de la disponibilidad de recursos, *R. iturbei* incluye solo algunos en sus hábitos alimentarios, componiendo su dieta natural principalmente el detrito, fragmentos de insectos y de crustáceos y, en menor proporción, material vegetal diverso. En condiciones naturales, los cangrejos *R. iturbei* pueden ser clasificados como omnívoros, ya que presentan un amplio espectro alimentario, aprovechando gran variedad de rubros pertenecientes a diferentes niveles tróficos.

En condiciones de laboratorio *Rodriguezus iturbei* presenta comportamientos particulares y específicos en cuanto a sus hábitos alimentarios. Dentro de una pecera, son capaces de discernir entre distintos tipos de alimento antes de consumirlos, teniendo una clara preferencia por el componente animal, especialmente por ranas *Mannophryne vulcano*, sobre cucarachas de quebrada *Blaberoidea* y cangrejos *Orthlthelphusa venezuelensis*. Los machos experimentales fueron los únicos que consumieron otro rubro animal luego de la rana. La habilidad depredatoria de *R. iturbei* depende del tipo de presa, del sexo del cangrejo y su talla. Los cangrejos de tallas superiores tuvieron ingesta mayor sobre ranas y, los de menor talla, un consumo mayor sobre cangrejos presa. La tasa de consumo y el número de capturas fue mayor sobre cangrejos. Por los mecanismos de huida de la rana, los cangrejos experimentales tardaron más tiempo en capturarlas.

Esta es la primera investigación donde se evalúa, en condiciones experimentales, la preferencia alimentaria y la habilidad de depredación de una especie de cangrejo de la familia Pseudothelphusidae, siendo el presente un trabajo pionero y un referente de comparación para futuras investigaciones.

9. BIBLIOGRAFÍA

Affonso, I., Signorelli, L. 2011. Predation on frogs by the introduced crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae) on a Neotropical floodplain. *Crustaceana*, **84**: 1653-1657.

Alba, J., Pardo, I., Prat, N., Pujante, A. 2005. Protocolos de muestreo y analisis para invertebrados bentónicos. Confederación Hidrográfica del Ebro. España.

Anderson, M., Gorley, R., Clarke, K. 2008. PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER, Plymouth, UK, 214 pp.

Arana, J., Correa, V., Hidalgo, M., Ortega, H., Palma, C., Rimarachín, V., y col. 2014. Métodos de colecta, identificación y análisis de comunidades biológicas: plancton, perifiton, bentos (macroinvertebrados) y necton (peces) en aguas continentales del Perú. Zona Comunicaciones S.A.C. Lima, Perú.

Arias-Pineda, J., García A. y Campos M. 2015. Ensamblaje de los cangrejos montanos (Decapoda: Pseudothelphusidae) en un bosque nublado en Tolima, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entom. Aragonesa* **57**: 293–303.

Barrios, M. 2018. Preferencias alimentarias y efecto de la sustitución de bosques por cultivos de café *Coffea arabica*, sobre las larvas de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) en una quebrada de la cordillera de la Costa, Venezuela. Tesis de Maestría, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Altos de Pipe, Miranda, Venezuela.

Barrios, M., Rodríguez, D. 2013. Hábitat fluvial e insectos indicadores del estado de conservación en la cuenca alta del río Turbio, en el estado Lara, Venezuela. *Bioagro* **25** (3): 151-160.

Botton, M. 1984. Diet and food preferences of the adult horseshoe crab *Limulus polyphemus* in Delaware Bay, New Jersey, USA. *Marine Biology* **81**: 199-207.

Buck, T., Breed, G., Pennings, S., Chase, M., Zimmer, M., Carefoot, T. 2003. Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity. *J. Exp. Mar. Bio. Eco.* **292**: 103–116.

Campos, M., Magalhaes, C. 2004. *Achagua* Campos, 2001, a new synonym of *Eudaniela* Pretzmann, 1971, and the description of *Rodriguezus* gen. nov. (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, **12** (2): 95-97.

Carrera, C., Fierro, K. 2001. Manual de monitoreo: los macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua. Ecociencia. Quito, Ecuador.

Carvalho, D., Collins, P., De Bonis, C. 2011. Gut evacuation time of *Macrobrachium borellii* (Caridea: Palaemonidae) feeding on three types of prey from the littoral-benthic community. *J. of Crustacean Biol.* **31** (4): 630-634.

Carvalho, D., Collins, P., De Bonis, C. 2013. Predation ability of freshwater crabs: age and prey-specific differences in *Trichodactylus borellianus* (Brachyura: Trichodactylidae). *J. Freshwater Ecol.* **28**: 573-584.

Casañas, O., & Jauregui, D. 2011. Morfoanatomía foliar de epífitas presentes en un bosque nublado, Altos de Pipe, estado Miranda, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **34** (1): 153-175.

Collins, P. 2005. Distribución altitudinal del cangrejo *Trichodactylus kensleyi* (Rodríguez, 1992) en Misiones, Argentina. *Natura Neotropicalis* **36**: 79-81.

Collins, P., Williner, V., Giri, F. 2007. Littoral Communities. Macrocrustaceans. Springer. Berlin, Heidelberg.

Cordero, B., Voltolina, D. 1990. Short- Term Evaluation of three Pelletized Diets for the Red Swamp Crayfish *Procambarus clarkii* (Girard). *An. Inst. Cien. Mar Limnol. UNAM* **17**: 147-152.

Crane, J. 1949. Fresh-water Crabs of the Genus *Pseudothelphusa* from Rancho Grande, Venezuela. *Zoologica* **34**: 25-30.

Cumberlidge, N. 2008. *The IUCN Red List of Threatened Species* [en línea]. <http://www.iucnredlist.org/>. [Consulta: 8 de mayo de 2018].

Cumberlidge, N., Alvarez, F., Villalobos, J. 2014. Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys* **457**: 133–157.

Cumberlidge, N., Ng, P. 2009. Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. Págs. 491–508 en: J. W. Martin, K. A. Crandall y D. L. Felder (eds.), Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. CRC Press, Taylor & Francis Group. Boca Ratón.

Díaz, H., Rodríguez, G. 1977. The branchial chamber in terrestrial crabs: a comparative study. *The Biol. Bulletin* **153** (3): 485-504.

El Souki, M., Blanco-Belmonte, L., Lasso, C., Mora-Day, J., Magalhães, C., Pisapia, D., Mora, D. y col. 2015. Composición y distribución de la comunidad de insectos acuáticos en un gradiente espacial del alto río Cuyuní, Guayana venezolana. *Mem. de la Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **71**: 79–103.

Elnor, R., Hughes, R. 1978. Energy maximization in the Diet of the Shore Crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.* **47**: 103-116.

Erickson, A., Feller, I., Paul, V., Kwiatkowski, L., Lee, W. 2008. Selection of an omnivorous diet by the mangrove tree crab *Aratus pisonii* in laboratory experiments. *J. Sea Res.* **59**: 59–69.

Espinoza, W. 1986. Análisis toxicológico de la carne de gualo (*Leptodactylus petadactylus*) y su conservación por método enlatado. Tesis de Pregrado: Universidad Nacional Agraria de la Selva, Tingo María, Perú.

Fox, J. 2003. Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *J. Stat. Software* **8** (15): 1-27.
URL: <http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>.

Fox, J., Weisberg, S. 2019. An R Companion to Applied Regression. Tercera Edición. Thousand Oaks, California. URL: <http://tinyurl.com/carbook>.

Galán, C., Herrera, F. 2006. Fauna cavernícola de Venezuela: una revisión. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.* **40**: 39-57.

- Galán, C., Herrera, F., Rincón, A., Leis., M. 2009. Ecología, Biomasa y Biodiversidad de la Cueva Grande de Anton Göering (Karst de Mata de Mango, Estado Monagas, Venezuela). *Sociedad de Ciencias Aranzadi y Sociedad Venezolana de Espeleología*, INFORME 19pp.
- Gallardo, G. 2004. Cría de una rana nativa de la Amazonía ecuatoriana. Ediciones Abya-Yala. Primera Edición. Quito, Ecuador.
- Gomes, V., Azevedo, I., Andrade, W., Neves, G. 2012. Análisis del comportamiento alimentario y de la tasa de consumo de alimento de *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Talitridae). *Cienc. Mar.* **38** (4): 653–664.
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleont. Elect.* **4** (1): 9pp
- Jiménez-Valverde, A., Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev. Ibér. Arac.* **8**: 151-161.
- Kawai, T., Cumberlidge, N. 2016. A Global Overview of the Conservation of freshwater decapod crustaceans. Springer. Switzerland.
- Klaus, S., Plath, M. 2011. Predation on a cave fish by the Freshwater Crab *Avotrichodactylus bidens* (Bott, 1969) (Brachyura, Trichodactylidae) in a Mexican sulfur cave. *Crustaceana* **84** (4): 411-418.
- Lenhard, W., & Lenhard, A. 2016. *Psychometrica* [En línea]. Calculation of effect size: <https://www.psychometrica.de/effektstaerke.html>. [Consulta: 11 de mayo de 2018].

Linton, S., Greenaway, P. 2007. A review of feeding and nutrition of herbivorous land crabs: adaptations to low quality plant diets. *J. Comp. Physiol.* **177**: 269-286.

López, B. 2004. Los cangrejos de agua dulce (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) de la vertiente sur del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* 161-162: 113-123.

López, B. 2010. Ecología trófica y energética del cangrejo de mangle *Aratus pisonii* (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) (H. Milne Edwards). Tesis de Doctorado, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Altos de Pipe, Miranda, Venezuela.

López, B., Conde, J. 2013. Dietary variation in the crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Sesamidae) in a mangrove gradient in northwestern Venezuela. *Crustaceana* **86** (9): 1051-1069.

Lopez, B., Pereira, G. 1994. Contribución al conocimiento de los crustáceos y moluscos de la península de Paria: Crustacea: Decapoda. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat* , **141**: 51-75.

López, B., Pereira, G. 1996. Inventario de los crustáceos Decápodos de las zonas altas y medias del Delta del río Orinoco, Venezuela. *Acta Biol. Venez* , **16** (3): 45-64.

López, B., Pereira, G. 1998. Actualización del inventario de crustáceos decápodos del Delta del Orinoco. Memorias de las Primeras Jornadas Venezolanas de Investigación sobre el río Orinoco: Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ingeniería pp: 75-85.

López-Sánchez, B., Pereira, C., Quintero-Torres, E. 2019. Primer registro de depredación de *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) por el cangrejo *Rodriguezus iturbei* (Crustacea,

Brachyura) en Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones científicas. Estado Miranda, Venezuela. **28** (en prensa).

López, E, Ruiz, M. 2011. Análisis de datos con el Modelo Lineal Generalizado. Una aplicación con R. *Rev. Esp. Pedag.* **248**: 59-80.

Magalhães, C., Türkay, M. 2008. A new species of *Kingsleya* from the Yanomami Indians área in the upper Rio Orinoco, Venezuela (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Pseudothelphusidae). *Senckenbergiana biol.* **26**: 231-237.

Magalhães, C., Campos, M., Collins, P., Mantelatto, F. 2016. Diversity, distribution and conservation of freshwater crabs and shrimps in South America. Págs. 303-321 en: Kawai, T., Cumberlidge, N. A. (eds). *Global Overview of the Conservation of Freshwater Decapod Crustaceans*. Springer. Suiza.

Maitland, D. 2003. Predation on snakes by the freshwater land crab *Eudaniela garmani*. *J. Crustacean Biol.* **23** (1): 241-246.

Mamián, L., Zamora, H. 2016. Ecological study of the river crab, *Hypolobocera* sp (Crustacea, decapoda) in the Mano de Oso stream, Popayán botanical garden, municipality of Timbío, Cauca – Colombia. *Rev. Colomb. Cien. Anim.* **8**: 142-150.

Mangeaud, A., Videla, M. 2005. En busca de la independencia perdida: la utilización de Modelos Lineales Generalizados Mixtos en pruebas de preferencia. *Ecol. Austral* **15**: 199-206.

Miranda, J., Mendoza-Carranza, M., Sánchez, A., Barba, E. 2016. Selective foraging of *Aratus pisonii* (Arthropoda: Sesarmidae) on mangrove leaves in laboratory experiments . *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **488**: 38–43.

Moretti, M., Loyola, R., Becker, B., Callisto, M. 2009. Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus* sp. (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia* **630**: 199–206.

Norwood, J., Stewart, K. 2002. Life History and Case-Building Behavior of *Phylloicus ornatus* (Trichoptera: Calamoceratidae) in Two Spring-Fed Streams in Texas. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **95** (1): 44-56.

Pereira, C. 2018. Dinámica poblacional e historia de vida de las especies de cangrejos de agua dulce *Orthothelphusa venezuelensis* y *Rodriguezus iturbei* (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) presentes en dos quebradas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), estado Miranda. Tesis de Pregrado: Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

Peterson, C., Renaud, P. 1989. Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* **80**: 82-86.

Pirela, R., Rincón, J. 2013. Dieta del cangrejo dulceacuícola *Bottiella niceforei* (Schmitt & Pretzmann, 1968) (Decapoda: Trichodactylidae) y su relación con el procesamiento de la materia orgánica en una corriente intermitente del noroeste de Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **41** (4): 696-706.

- Quezada, C. 2007. Potencia estadística, sensibilidad y tamaño de efecto: ¿un nuevo canon para la investigación? *Onomázein* **16** (2): 159-170.
- Quinn, G. y Keough, M. 2002. Experimental design and Data Analysis for Biologists. Cambridge university press.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Razeng, E., Watson, D. 2014. Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: popularity reflects quality. *J. Avian Biol.* **46**: 89–96.
- Reyes-Torres, L. y Ramírez, A. 2018. Effects of experimental pool level reduction on *Phylloicus pulchrus* (Trichoptera: Calamoceratidae) feeding and conspecific behavior from a tropical rainforest stream. *Intropica* **1**: 13-19.
- Roa, R. 1992. Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia*, **89** (4):509-515.
- Rodríguez, G. 1966a. The freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* from Northern Venezuela and Trinidad (Brachyura, Potamonidae). *Zoologische Mededelingen* **41** (6): 111-135.
- Rodríguez, G. 1966b. Three new species of *Pseudothelphusa* from Venezuela (Crustacea, Brachyura, Potamonidae). *Zoologische Mededelingen* **41** (19): 259-267.
- Rodríguez, G. 1980. Crustáceos Decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas: Caracas, Venezuela.

Rodríguez, G. 1982. Les crabes d'eau douce d'Amerique. Famille des Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale* **22**: 1-223.

Rodríguez, G., Esteves, A. 1972. Una nueva especie de cangrejo de agua dulce (Decapoda, Pseudothelphusidae) del centro de Venezuela. *Mem. de la Fund. La Salle de Cienc. Nat*, **32**: 133-137.

Rodríguez, G., López, B. 2003. Insular species of Neotropical freshwater crabs (Crustacea: Brachyura). *J. Nat. Hist.* **37**: 2599-2614.

Rodríguez, J., Rojas-Suárez, F. 2003. Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Segunda Edición. Provita: Fundación Polar, Caracas.

Roldán, G. 1989. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquía. Editorial Presencia Ltda. Bogotá, Colombia.

Rosa, G., Sabino-Pinto, J., Noël, J., Andreone, F. 2014. Predation on the treefrog *Boophis rufiocularis* (Anura, Mantellidae) by the freshwater crab *Hydrothelphusa* sp. (Decapoda, Potamonautidae) in Madagascar. *Crustaceana*, **87** (7): 890-894.

Rumpold, B., Schlüter, O. 2013. Nutritional composition and safety aspects of edible insects. *Molec. Nutr. Food Res.* **57** (5): 802–823.

Segadilha, J., Silva-Soares, T. 2015. Necrophagy on *Rhinella ornata* (Anura: Bufonidae) by the crab *Trichodactylus fluviatilis* (Crustacea: Trichodactylidae) in Atlantic Rainforest mountains of the state of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Herp. Notes* **8**: 429-431.

Skonberg, D., Perkins, B. 2002. Nutrient composition of green crab (*Carcinus maenas*) leg meat and claw meat. *Food Chem.*, **77**: 401-404.

Suárez, H. 2006. New species of freshwater crab from Venezuela and redescription of *Microthelphusa rodriguezi* Pretzmann, 1968 (Brachyura: Pseudothelphusoidea: Pseudothelphusidae). *J. Crustac. Biol.* **26**: 242–247.

Suárez, H. 2015. Six new species of freshwater crabs from Pantepui, Venezuela (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Anartia* **25**: 64–94.

Velarde, T. 2012. Importancia ecológica y cultural de una especie endémica de ajolote (*Ambystoma dumerilii*) del lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Etnobiología* **10**: 40-49.

Venables, W., Ripley, B. 2002. Modern Applied Statistics with S. Cuarta Edición. Springer, Nueva York.

Villalobos, S., & Ramírez, N. 2010. Biología reproductiva de *Crotalaria micans* Link (Fabaceae): Especie colonizadora de amplia distribución geográfica. *Acta bot. venez.* , **33** (1): 67-8.

Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Medoza, M. y col. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Vives, J. 2002. El diagnóstico de la sobredispersión en modelos de análisis de datos de recuento. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, España.

- Wehrtmann, I., Hernández-Díaz, D., Cumberlidge, N. 2019. Freshwater crabs as predators and prey: the case of *Ptychophallus uncinatus* Campos & Lemaitre, 1999 (Brachyura, Pseudothelphusidae) from Costa Rica, Central America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **47** (1): 18-26.
- Williams, M. 1981. Methods for Analysis of natural diet in Portunid Crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae) . *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **52**: 103-113.
- Williner, V., Carvalho, D., Collins, P. 2014. Feeding spectra and activity of the freshwater crab *Trichodactylus kensleyi* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) at La Plata basin. *Zool. Studies*: **53**: 71-80.
- Williner, V., Collins, P. 2002. Daily rhythm of feeding activity of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei pagei* in the Río Pilcomayo National Park, Formosa, Argentina. Págs. 171-178 en: E. Escobar-Briones & F. Álvarez (eds.). Modern approaches to the study of Crustacea. Kluwer Publisher, New York.
- Williner, V., Collins, P. 2013. Feeding ecology of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Trichodactylidae) in the floodplain of the Paraná River, southern South America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **41** (4): 781-792.
- Willink, B., García-Rodríguez, A., Bolaños, F., Pröhl, H. 2014. The interplay between multiple predators and prey color divergence. *Biol. J. Linnean Soc.* **113**: 580-589.
- Woods, C., McLay, C. 1994. Masking and ingestion preferences of the spider crab *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae). *New Zeal. J. Mar. Fresh.* **28** (1):105- 111.

Yeo, D., Ng, P., Cumberlidge, N., Magalhães, C., Daniels, S., Campos, M. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 275-286.

Zanotto, F. 2000. Nutritional requirements in Brachyura: a review. *Nauplius*, **8** (1):107-111.

Zanotto, F., Pinheiro, F., e Sá, M. 2009. The importance of dietary calcium consumption in two species of semi-terrestrial grapsoid crabs. *Sér. Zool.*, **99** (3):295-300.

10. APÉNDICE

Apéndice 1. Composición de los taxa de macroinvertebrados registrados en los 6 puntos de muestreo de la Quebrada Manantial

TAXA	ORILLAS	CAUCE
Phyllum Annelida		
Clase Clitellata		
Subclase Oligochaeta	x	-
Phyllum arthropoda		
Clase Arachnida		
Orden Araneae	-	x
Orden Ixodida		
Familia Ixodidae	x	-
Clase Insecta		
Orden Blattodea		
Superfamilia Blaberoidea	-	x
Orden Coleoptera		
Familia Ptilodactylidae	x	x
Orden Diptera		
Familia Ceratopogonidae	-	x
Familia Chironomidae	x	x
Familia Dixidae	-	x
Familia Dolichopodidae	-	x
Familia Empididae	-	x
Familia Stratiomydae	x	-
Familia Tipulidae	x	x
Orden Hemiptera		
Familia Velidae	x	-
Orden Hymenoptera		
Familia Formicidae	x	-
Orden Odonata		
Suborden Anisoptera	-	x
Suborden Zygoptera	-	x
Orden Plecoptera		
Familia Perlidae	-	x
Orden Trichoptera		
Familia Calamoceratidae	x	x
Familia Hydrobiosidae	-	x
Clase Malacostraca		
Orden Decapoda		
Familia Pseudothelphusidae	-	x
Orden Isopoda	x	-
Clase Maxillopoda		
Orden Calanoida		
Familia Calanidae	-	x
Phyllum Platyhelminthes		
Clase Rhabditophora		
Orden Tricladida		
Familia Planariidae	x	-