



00344  
6  
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ASPECTOS POBLACIONALES Y BIOLÓGICOS DE  
*Gecarcinus (Johngarthia) planatus* EN LA ISLA SOCORRO,  
ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO, MÉXICO.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de  
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso  
el contenido de mi trabajo de maestría.  
NOMBRE: ALICIA PÉREZ CHI

FECHA: 11 DE MARZO 2003

FIRMA: [Firma]

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

PRESENTA

BIÓL. ALICIA PÉREZ CHI

MÉXICO, D. F.



2003

A



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**DEDICATORIA**

**A LA MEMORIA DE MIS PADRES  
EVA CHI ORTIZ Y LUIS PÉREZ ORTEGA**

**(q. e. p. d.)**

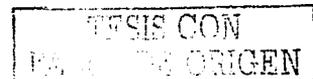
**QUIENES EN VIDA, LOGRARON IMPRIMIR EN MI ESE DON DE LUCHA Y SUPERACIÓN**

**A MI HIJA  
SOFÍA MEZA PÉREZ  
POR TRANSMITIR TANTA ALEGRÍA A MI VIDA**

**A MI TUTOR  
RAFAEL BELMONT ARENAS  
EN QUIEN SIEMPRE HE ENCONTRADO CONSEJO Y APOYO**

**A MIS HERMANOS  
BETO, MAMI, ICHA, MIKI, MAY, EVA Y PACHO  
A QUIENES TANTO QUIERO**

**A MIS GRANDES AMIGAS  
MA. ELENA, CARMELITA, SILVIA, ROSY, CONNIE, PATY, CHAYO Y YOLA**



---

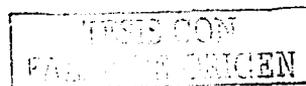
## AGRADECIMIENTOS

Agradezco ampliamente al Laboratorio de Ecología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, donde el presente trabajo se llevó a cabo, por las facilidades concedidas para la realización de los trabajos de campo y de laboratorio. Al Instituto Politécnico Nacional por el tiempo otorgado a través del Comité Técnico de Prestaciones a Becarios y de los proyectos de la Dirección de Estudios Profesionales e Investigación (DEPI-905101 y DEPI-932418). Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo a través del proyecto D112904632. A la Secretaría de Marina y al personal comisionado a la Isla Socorro durante nuestras estancias en la misma, en particular al Almirante Pompeyo León Herrera por su apoyo incondicional.

Agradezco profundamente a la Biól. Silvia Mille Pagaza, a la QBP Ma. del Carmen García Ramos y al Dr. Oscar Holguín Quiñones por su valiosa ayuda en el trabajo de campo. Al Biól. Jorge Carrillo Laguna por sus opiniones al mismo y por su ayuda en el trabajo de computación. Al Biól. Jorge Belmar por su asesoría técnica en fotografía. A la M. en C. Ma. Elena Sánchez Salazar por su incansable y tenaz asesoría en el amplio sentido de la palabra.

Igualmente mi agradecimiento a los P. de Biól. Rosalba Robles, Francisco Cruz, Rocío Reyes y Carmen Cruz por su cooperación en las campañas en la que participaron y en especial a la P. de Biol. R. Zugey Chi Gómez por su colaboración en el trabajo de laboratorio.

Al geólogo E. Alberto Carballido por haber facilitado las cartas topográficas de Isla Socorro y bibliografía. Al Dr. Roberto Cruz (q. e. p. d.) del Laboratorio de Ecología Vegetal por sus opiniones con respecto al clima y al Biól. Alfredo Patiño y al Dr. Rafael Fernández (éste último del Laboratorio de Botánica), por su ayuda en la identificación de las plantas. Al Dr. Arturo Flores Martínez por sus acertadas observaciones y el manejo estadístico de los datos. A la QBP Rosa María Sánchez Manzano por su ayuda en la tinción de los parásitos.



**Al Dr. Sergio Antonio Guzmán del Prío, mi asesor, por su constante impulso para la culminación del presente trabajo. Al Dr. Luis Arturo Soto González por su incondicional apoyo y al Dr. Juan Madrid Vera por sus constructivas críticas al mismo.**

**A las Dras. Ma. Luisa Andrea Raz-Guzmán Macbeth y Martha Gabriela Gaxiola Cortes por su minuciosa revisión.**

**A los Drs. Carlos Rosas Vázquez y Francisco Xavier Chiappa Carrara por su apoyo y acertadas observaciones.**

**A todos aquellos que de una u otra manera contribuyeron al mismo y que sin su participación no hubiera sido posible la realización del presente trabajo.**

---

## ÍNDICE

DEDICATORIA	<i>i</i>
AGRADECIMIENTOS	<i>ii</i>
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
JUSTIFICACIÓN	11
OBJETIVOS	12
ÁREA DE ESTUDIO	13
MATERIAL Y MÉTODOS	17
RESULTADOS	23
Distribución de la población	23
Densidad de la población	23
Ritmo de emergencia diaria	27
Estructura del hábitat	33
Espectro trófico	38
Aspectos reproductivos	43
Presencia de parásitos	48
DISCUSIÓN	52
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	66
LITERATURA CITADA	68
ANEXOS	75



---

## RESUMEN

*Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860, es un cangrejo terrestre que se distribuye en gran parte de la isla Socorro, forma parte importante de la dieta de algunas aves endémicas y es comestible para el hombre. Sin embargo, la variación espacial y temporal de la población, entre otros aspectos, se desconoce. Por tal motivo este trabajo presenta: 1) la distribución y densidad de la población del cangrejo terrestre en el sureste y localidades costeras de la isla Socorro, en distintas fechas, 2) el ritmo de emergencia diaria de la población en el ambiente costero y terrestre, 3) las características del hábitat, 4) el espectro trófico, 5) observaciones de la talla mínima de madurez gonádica y fecundidad, y 6) el registro de parásitos. Se realizaron siete expediciones entre febrero de 1991 y junio de 1994, abarcando las cuatro épocas del año. La estimación de la densidad poblacional se obtuvo a partir de censos nocturnos realizados en doce sitios de muestreo (de 400 m<sup>2</sup> cada uno). La distribución del cangrejo abarcó gran parte de la zona estudiada a pesar de la heterogeneidad de ambientes, dada por la altitud, el clima, la vegetación y el sustrato, excepto en lugares con vegetación escasa y donde el suelo presentó un alto grado de compactación y pedregosidad. La densidad de *G. planatus* varió con respecto a las épocas del año, aumentando durante el verano y el otoño con valores de hasta 335 cangrejos/400 m<sup>2</sup>, y disminuyendo hasta cero durante las épocas más secas y frías (primavera e invierno). La población mostró dos periodos máximos de emergencia diaria en el ambiente costero y sólo uno en el ambiente terrestre. Las galerías construidas presentaron diversas formas dependiendo del tipo de sustrato y de la vegetación. De los componentes tróficos identificados el 52.2% fue de origen vegetal pero fue el detrito el de mayor importancia relativa. La talla mínima de madurez gonádica en las hembras fue de 35 mm de longitud del caparazón, y a partir de los 46 mm se observaron hembras ovígeras. El número promedio de huevos por hembra fue de  $115\ 740 \pm 35\ 637$ . El cangrejo *G. planatus* se encontró parasitado por cistacantos de *Arhythmorhynchus* Luhe (Acanthocephala: Polymorphidae).



---

## INTRODUCCIÓN

La isla Socorro, localizada en el Océano Pacífico, ha sido objeto de numerosos estudios, antes y después de haber sido decretado el archipiélago Revillagigedo, como Reserva de la Biosfera, el 6 de junio de 1994 (Diario Oficial de la federación, 1994), debido a que contiene una alta diversidad tanto vegetal como animal (Brattstrom, 1990).

En la isla Socorro, el cangrejo "moyo" *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860, es el habitante más conspicuo en todas las comunidades vegetales desde el nivel del mar hasta una altitud de 1050 msnm (Jiménez *et al.*, 1994). Constituye el alimento principal de aves endémicas como el "pedrete enmascarado" *Nyctanassa violacea gravirostris* Van Rossem (Rodríguez-Estrella *et al.*, 1994) y ocasionalmente es consumido por los habitantes de la isla.

*G. planatus* forma parte de la familia Gecarcinidae que incluye a los llamados cangrejos terrestres, y contiene representantes de 17 especies incluidas en cuatro géneros: *Cardisoma*, *Epigrapsus*, *Gecarcinus* y *Gecarcoidea*, con distintos grados de adaptación a la vida terrestre. El género *Gecarcinus* incluye seis especies: *G. (Gecarcinus) ruricola* (Linnaeus), *G. (Gecarcinus) lateralis* (Fremenville) en sinonimia con *G. quadratus* Saussure, *G. (Johngarthia) planatus* Stimpson, *G. (Johngarthia) lagostoma* H. Milne Edwards, *G. (Johngarthia) malpilensis* Faxon y *G. (Johngarthia) weileri* (Sendler) (Hartnoll, 1988). Las cinco primeras se distribuyen principalmente en las costas e islas del continente americano (Fig. 1); mientras que *G. weileri* se localiza en el suroeste africano.

Desde el punto de vista geográfico, *G. planatus* se distribuye en la región zoogeográfica del Pacífico Este (Briggs, 1974), la cual incluye desde la zona costera de la Bahía Magdalena, B. C. S. y la parte inferior del Golfo de California hasta el sur del Golfo de Guayaquil, Ecuador, además de las islas Clipperton y Malpelo, frente a la bahía de Panamá (Rathbun, 1918) y en la isla Gorgona, Colombia (Hartnoll, 1988) abarcando las provincias Mexicana y Panámica.

En México, *G. planatus* se distribuye a lo largo de la costa occidental, desde Baja California, bahía Bacochibampo en Sonora (Manrique, 1981) y Acapulco en Guerrero (Rathbun, 1918), hasta Oaxaca (Jiménez *et al.*, 1994) e islas adyacentes, así como también en la isla María Madre en Nayarit, bahía

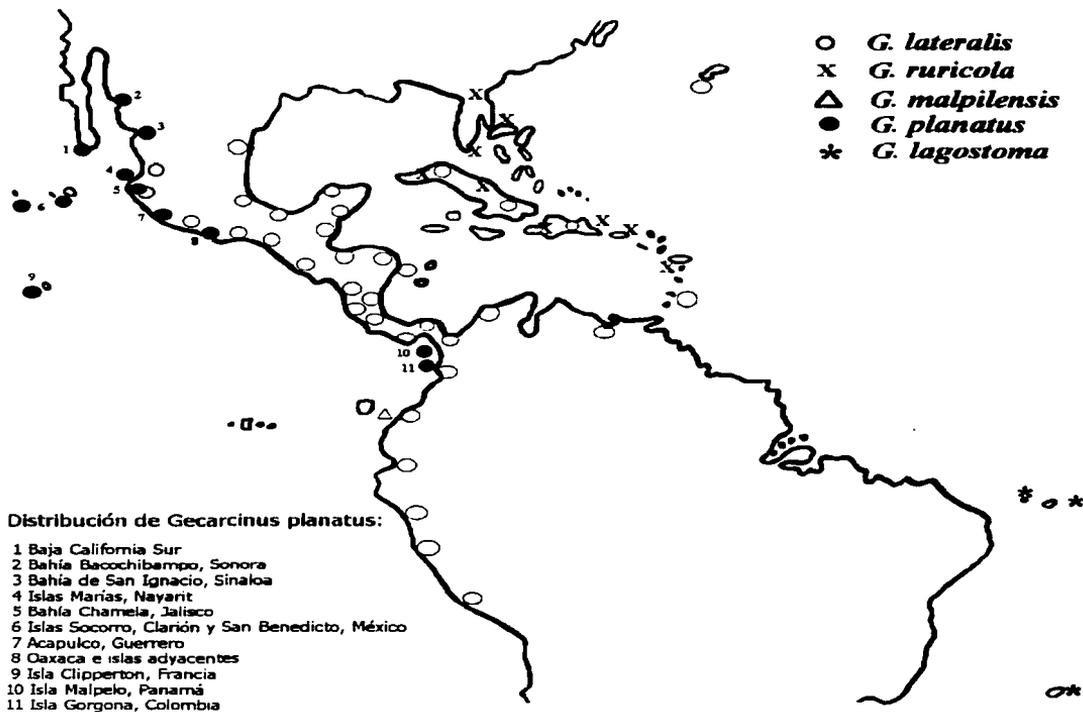


Figura 1. Distribución geográfica de las especies del género *Gecarcinus* en el continente americano. Las localidades para *G. (Johngarthia) planatus* están numeradas. (Modificado de Hartnoll, 1988).

Chamela en Jalisco (Hernández y Martínez, 1992), las islas Socorro, Clarión y San Benedicto del archipiélago Revillagigedo (Hernández *et al.*, 1986) y María Cleofas de las islas Tres Marias en Nayarit (localidades numeradas en la figura 1).

Los estudios sobre *G. planatus* han considerado aspectos sobre taxonomía, sistemática y distribución geográfica (Rathbun, 1918; Garth, 1960, 1992; Hernández *et al.*, 1986; Tavares, 1991; Hernández y Martínez, 1992).

Con respecto a estimaciones de densidad, Ehrhardt (1968) evaluó el tamaño de la población en la isla Clipperton encontrando un promedio de 6 cangrejos/m<sup>2</sup>. El Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur realizó un estudio sobre la densidad del cangrejo en dos áreas del bosque influenciadas por el sobrepastoreo del borrego en la isla Socorro (Jiménez *et al.*, 1994) registrando un promedio de 0.12 cangrejos/m<sup>2</sup>. Sin embargo, se carece de información sobre posibles variaciones estacionales y de su fluctuación en diversos puntos de la isla.

Los gecarcinidos han desarrollado una serie de adaptaciones que han hecho su vida exitosa en la tierra. Este éxito relacionado directamente a una especialización conductual como presentar actividad nocturna y mostrar preferencia por habitar en galerías y aislarse durante la ecdisis (Bright, 1966). Ajustes fisiológicos como la conservación y almacenamiento de agua y control osmótico para el mantenimiento del equilibrio hídrico, les ha permitido vivir en muchos tipos de hábitats terrestres; sin embargo, en hábitats severos su actividad está limitada a periodos con condiciones favorables (Greenaway, 1988). *G. planatus* de isla Socorro muestra una mayor actividad durante la noche, aunque, observaciones de actividad diurna asociadas a la cobertura vegetal (Jiménez *et al.*, 1994) sugieren la necesidad de realizar un registro cuidadoso a lo largo de un periodo de 24 horas en hábitats contrastantes.

La construcción de galerías sirve a los cangrejos para varios propósitos. Bliss (1968) señaló a las galerías de *G. lateralis* como refugio contra los depredadores y protección contra las condiciones abióticas extremas y la desecación. La dependencia del agua entre los decápodos fluctúa desde los géneros intermareales como *Sesarma*, *Pachygrapsus* y *Uca* hasta organismos como *Birgus* y *Gecarcinus* que entran al agua sólo para desovar. *C. guanhumi* (Latreille) construye sus galerías por

debajo del nivel del agua, de la cual depende para reabastecer la pérdida de ésta. Los cangrejos que viven cerca del agua entran frecuentemente a ella para alimentarse o escapar de los depredadores. En las áreas costeras y estuarinas, la habilidad anfibia de *C. guanhumi* incrementa grandemente su posibilidad para alimentarse y soportar climas extremos (Gifford, 1962).

Por su parte *G. planatus* habita en áreas rocosas, bajo raíces y en suelos suaves por arriba del nivel de la marea más alta, a menudo asociado con la vegetación costera (Bright y Hogue, 1972). En la isla Socorro, Jiménez *et al.* (1994) informaron sobre la densidad de cangrejos y el número de galerías asociadas con la complejidad estructural del bosque. Sin embargo, las características de las galerías como tamaño y forma en relación con el tipo de sustrato y la vegetación, en los ambientes costero y terrestre, no han sido descritas.

Muchas especies de cangrejos terrestres son principalmente herbívoras y se alimentan de plantas vasculares, hojarasca y frutos caídos, los gecarcínidos tipifican este patrón (Greenaway y Linton, 1995). Para localizar su alimento a distancia los cangrejos usan tanto receptores de luz (ojos pedunculados compuestos) como de sonido (órganos cordotonaes en la punta de las patas) (Ache, 1982).

Los trabajos sobre aspectos tróficos de cangrejos terrestres se centran en especies como *C. guanhumi* y *G. lateralis*. La primera se alimenta de una amplia variedad de material vegetal y ocasionalmente de carroña en los manglares o en áreas donde existe una vegetación densa (Herreid, 1963). La segunda es una especie herbívora que puede comportarse como carnívora oportunista (cazando pequeñas ranas e insectos) y se ha observado también que, ocasionalmente, se alimenta de carroña e incluso de porciones de sus propios congéneres (Bliss *et al.*, 1978).

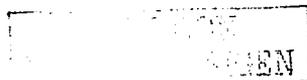
En el caso de *G. planatus*, Ehrhardt y Niauxsat (1970) realizaron estudios en el atolón de Clipperton y describen que es una especie omnívora que consume tanto alimentos de origen animal como vegetal, roe espinas y huesos descarnados, practica el canibalismo, se alimenta de cucarachas y algunos otros insectos, así como de algas y algunas fanerógamas marinas. En isla Socorro, se le ha observado alimentarse de plantas, frutos de cascarrillo *Guettarda insularis* Brandegees (Rubiaceae) y restos de animales (Jiménez *et al.* 1994). Por su parte, Jiménez *et al.* (1994) estimaron que la dieta



del cangrejo está constituida por 80% de materia vegetal, 10% de restos de artrópodos y 10% de detrito, resultados basados en organismos provenientes del bosque a 760 m de altitud. Considerando la relativa variedad de asociaciones florísticas, reflejo de la existencia de diferentes ambientes (León de la Luz *et al.*, 1994), es posible que exista una variación en cuanto a la proporción de los componentes que constituyen su espectro alimentario asociada no sólo con esta variedad florística, sino también con la variación estacional.

Los estudios sobre la alimentación de una especie dada, en general pueden dividirse en dos categorías. La primera incluye métodos numéricos, volumétricos y gravimétricos, y la segunda incluye los estudios nutricionales (denominados métodos energéticos) que se realizan considerando tanto las mediciones cuantitativas del metabolismo, como la determinación de la dinámica del contenido estomacal y el estudio de las relaciones entre el crecimiento y el consumo (Chiappa, 1988). Los estudios de la primera categoría permiten estimar la variación estacional de la dieta entre diferentes sub-grupos de la misma especie o monitorear la intensidad trófica de una población (Hyslop, 1980). Así mismo se han utilizado métodos subjetivos que permiten hacer una estimación subjetiva de la contribución de un componente trófico a la dieta (Pillay, 1952 *vide in* Hyslop, 1980), en los cuales el volumen de alimento ingerido se puede estimar con el grado de repleción gástrica a través de una escala empírica que varía de vacío a lleno. Para estudios que pretenden describir o comparar dietas, la importancia de un componente trófico se define con base en su cantidad (número) y su masa (volumen o peso) en la dieta (Hyslop, 1980). Laroche (1982 *vide in* Govoni *et al.*, 1983) expresa la importancia relativa de cada componente trófico como el producto del porcentaje de la frecuencia de ocurrencia (% F) de cada componente por el porcentaje del número total (%N) de organismos considerando todos los componentes de la dieta.

Los gecarcínidos están bien adaptados a la vida terrestre pero regresan al mar para reproducirse. Aquellos que dependen de la lluvia estacional para fines reproductivos programan su biología del desarrollo y reproducción de tal manera que la cría es liberada solo durante la temporada lluviosa. El apareamiento se presenta en la gran mayoría de los cangrejos acuáticos y terrestres como un evento estacional y generalmente copulan sólo después de alcanzar la madurez sexual. Un organismo



sexualmente maduro tiene éxito reproductivo si puede efectuar el apareamiento y tener descendencia (Adiyodi, 1988). La muda de la pubertad es una señal en el crecimiento de los cangrejos e indica la talla a la cual se alcanza la madurez sexual. Esta no siempre se deduce a partir de la madurez de las gónadas, de la ocurrencia de la cópula o por la presencia de la masa ovígera en las hembras. En los machos de varias especies puede detectarse solo después de un estudio anatómico intenso, mientras que en las hembras puede reconocerse fácilmente por el aumento de tamaño y ensanchamiento del abdomen e incremento en la longitud y abundancia de las sedas de los pleópodos (Hartnoll, 1988). La época de reproducción se caracteriza también por la actividad vitelogénica en el ovario para la producción de óvulos listos para ser fertilizados. Adiyodi (1988) distinguió para *Parathelphusa hydrodromus* (Herbst) dos fases de vitelogénesis: vitelogénesis I ( $V_1$ ) durante la cual hay una acumulación lenta de vitelo en el ovocito, subdividida a su vez por el color del ovario, y la vitelogénesis II ( $V_2$ ) caracterizada por la acumulación rápida de vitelo. En el momento del apareamiento los cangrejos terrestres efectúan rituales durante los cuales el macho transfiere a la hembra un espermatóforo (Bliss, 1990). En el caso de *Gecarcinus lateralis* y especies afines, la dureza del caparazón se vuelve importante en el momento de la cópula de tal manera que éste no sufra daño mecánico. En el ciclo de muda de los cangrejos Brachyura, la intermuda está dedicada principalmente a la reproducción, mientras que la premuda y postmuda son para el crecimiento somático (Adiyodi, 1988). Un macho corteja a una hembra, ambos en intermuda, golpeando suavemente con sus quelas y otras patas torácicas sobre el sustrato. De esta manera, el macho produce una serie de pulsos que le "avisan" a la hembra que está listo para el apareamiento. Si los ovarios están maduros, ella responde al cortejo elevando su cuerpo y permitiendo que el macho se deslice por debajo en una posición conveniente para la cópula, la cual puede efectuarse dentro o fuera de la galería. Fertilizados o no, se efectúa el desove, esto es, la expulsión de huevos a través de los poros genitales de la hembra, la cual los carga en el abdomen mientras completan su desarrollo (Bliss, 1990). La incubación de los huevos requiere de alrededor de dos semanas. Las hembras ovígeras suelen ser muy reservadas y permanecen bajo tierra, desplazándose hacia el mar conforme se acerca el tiempo de la eclosión. Esta migración representa riesgos tanto para los adultos como para las



larvas, las hembras desovantes son susceptibles de ser arrastradas hacia aguas profundas o ser atacadas por peces. También pueden caer por los acantilados o, como sucede en zonas urbanas, ser aplastadas por los automóviles (Wolcott, 1988). Las hembras ovigeras de *G. lateralis* minimizan algunos de esos riesgos realizando la migración a intervalos durante la noche, haciendo escalas en las oquedades que encuentran en el camino. En el caso de *G. planatus* en Clipperton, ambos sexos migran a la orilla, donde ocurre el apareamiento, los machos regresan tierra adentro y las hembras permanecen escondidas hasta que maduran los huevos (Niaussat y Ehrhardt, 1968). La liberación de las larvas es altamente sincrónica, ocurriendo pocas horas después de la media noche en días subsecuentes a la luna llena (Wolcott y Wolcott, 1982). Después de pasar varias etapas de zoea, los cangrejos regresan tierra adentro como megalopa, usualmente escondiéndose bajo piedras o detrito (Bliss, 1990). El desarrollo desde la eclosión hasta la megalopa requiere típicamente de cuatro a seis semanas y la mayor mortalidad se presenta durante la fase larval (Wolcott, 1988). Debido a que la edad y el tamaño a los cuales se alcanza la madurez sexual varían entre y dentro de las especies, así como también con la distribución geográfica de las poblaciones (Adiyodi, 1988), se hace necesario evaluar la talla a la cual el cangrejo mero alcanza su madurez sexual en la isla Socorro.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## POSICIÓN TAXONÓMICA

La posición taxonómica del cangrejo moyo que a continuación se da, es la propuesta por Williams *et al.* (1989) en la cual no se define la categoría para el taxón Crustacea.

Phylum	CRUSTACEA (Pennant, 1777)
Clase	MALACOSTRACA Latreille, 1806
Subclase	EUMALACOSTRACA Grobben, 1892
Superorden	EUCARIDA Calman, 1904
Orden	DECAPODA Latreille, 1803
Suborden	PLEOCYEMATA Burkenroad, 1963
Infraorden	BRACHYURA Latreille, 1803
Sección	BRACHYRHYNCHA Borradaile, 1907
Superfamilia	GRAPSIDOIDEA MacLeay, 1838
Familia	GECARCINIDAE MacLeay, 1838
Género	<i>Gecarcinus</i> Leach, 1814
Subgénero	<i>Johngarthia</i> Turkey, 1970
Especie	<i>Gecarcinus (Johngarthia) planatus</i> Stimpson, 1860

Diagnosis. Organismo grande, los maxilípedos no alcanzan el epistoma, meropodito oblongo lobulado en el extremo, quelípedos desiguales, dactilopodios de las patas con seis hileras de espinas (Rathbun, 1918) (Fig.2).

El género ha sido separado en dos subgéneros: *Gecarcinus* y *Johngarthia* (Turkey, 1970 *vide in* Hartnoll, 1988). Tavares (1991) coincidió con tal separación a través de un análisis cladístico, basándose, entre otras características, en las modificaciones de los maxilípedos y de los pleópodos.



Figura 2. *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* Stimpson, 1860.  
Cangrejo terrestre macho. Escala = 2 cm

---

## JUSTIFICACIÓN

A pesar de que existe información sobre las características biológicas y ecológicas del cangrejo *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en la isla Socorro, éstas se han estudiado en forma puntual y local. La posibilidad de una variación espacial y temporal de la densidad poblacional del cangrejo moho en relación con la altitud, la vegetación y la heterogeneidad de ambientes presentes, motivó el estudio de esta especie. Así mismo, dada la plasticidad conductual y ecológica de los cangrejos terrestres (Wolcott, 1988), se consideró importante conocer el ritmo de emergencia diaria, las variaciones del hábitat, el espectro trófico y aspectos reproductivos, con respecto a los dos grandes ambientes en los que se desarrolla esta especie en la isla Socorro.



---

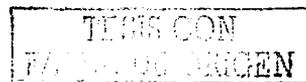
## OBJETIVOS

### General:

Analizar la distribución y densidad de la población de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en el ambiente costero y en el ambiente terrestre de la isla Socorro, en cuatro épocas del año, así como aspectos de su hábitat, tróficos y reproductivos.

### Particulares:

- 1) Describir la distribución y los cambios estacionales en la densidad de la población emergente del cangrejo moyo en tres playas de la isla y en nueve localidades terrestres en la región sureste de la misma.
- 2) Definir el ritmo de emergencia diaria de *G. planatus*, tanto en el ambiente costero como en el terrestre.
- 3) Describir la estructura del hábitat del cangrejo moyo con respecto al tipo de sustrato y al tipo de vegetación.
- 4) Describir el espectro trófico del cangrejo según su sexo, talla, ambiente y época del año.
- 5) Definir la talla mínima de madurez gonádica y la fecundidad.
- 6) Registrar la presencia de parásitos.



---

## ÁREA DE ESTUDIO

La isla Socorro (18°47' de latitud norte y 110°59' de longitud oeste), de origen volcánico, está localizada a 716 km al oeste de Manzanillo, Colima (Adem *et al.*, 1960). Tiene un área aproximada de 210 km<sup>2</sup> (Levin y Moran, 1989) con una elevación de 1050 metros en la cima del volcán Evermann (Fig. 3). Con forma de corazón, su porción más larga mide 16 km y presenta una orientación NW-SE. Incluye muchos domos extrusivos bien conservados y flujos de lava (Bryan, 1976). El contorno irregular de la costa presenta plegamientos y masas de lava escarpados con predominio de grietas, oquedades y cavernas, así como grandes peñascos y piedras desprendidas, sujetas a la acción erosiva permanente del mar.

El clima en la región sur de la isla Socorro, donde se localiza la estación meteorológica, es seco, cálido con régimen de lluvias en verano y con porcentaje de lluvia invernal entre 5 y 10 % (BS<sub>o</sub>(h)w(i)). La temperatura media anual es de 24.6°C, con una máxima absoluta de 36.1°C en julio y una mínima absoluta de 5°C en febrero. La precipitación total anual es de 405 mm, siendo septiembre el mes más lluvioso y abril el más seco. Datos mensuales de humedad relativa medida a lo largo del año muestran valores por arriba del 73%, con los registros más altos en julio, agosto y septiembre (80%). Las variaciones de este factor están dadas por la topografía de la isla, de tal forma que a partir de los 700 m sobre el nivel del mar, donde se presentan elementos arbóreos, la humedad es mayor. En la cima del volcán Evermann son comunes las bajas temperaturas, neblinas y fuertes vientos (Coria, 1994). Los vientos dominantes son del noroeste con una velocidad media mensual de 35 km/h, ya que la isla está situada en la trayectoria de los ciclones tropicales, mismos que se presentan de junio a octubre (Fig. 4).

La isla Socorro ocupa un lugar único entre las numerosas islas del Pacífico mexicano, ya que presenta características tropicales por el tipo de su vegetación terrestre (Miranda, 1960), ésto debido principalmente a su posición geográfica y al influjo de los vientos cálidos del sur y sureste, así como a la influencia de masas de agua marina calientes. Por su origen y condiciones climáticas, la isla muestra un aspecto semiárido y rocalloso muy accidentado en toda su extensión.

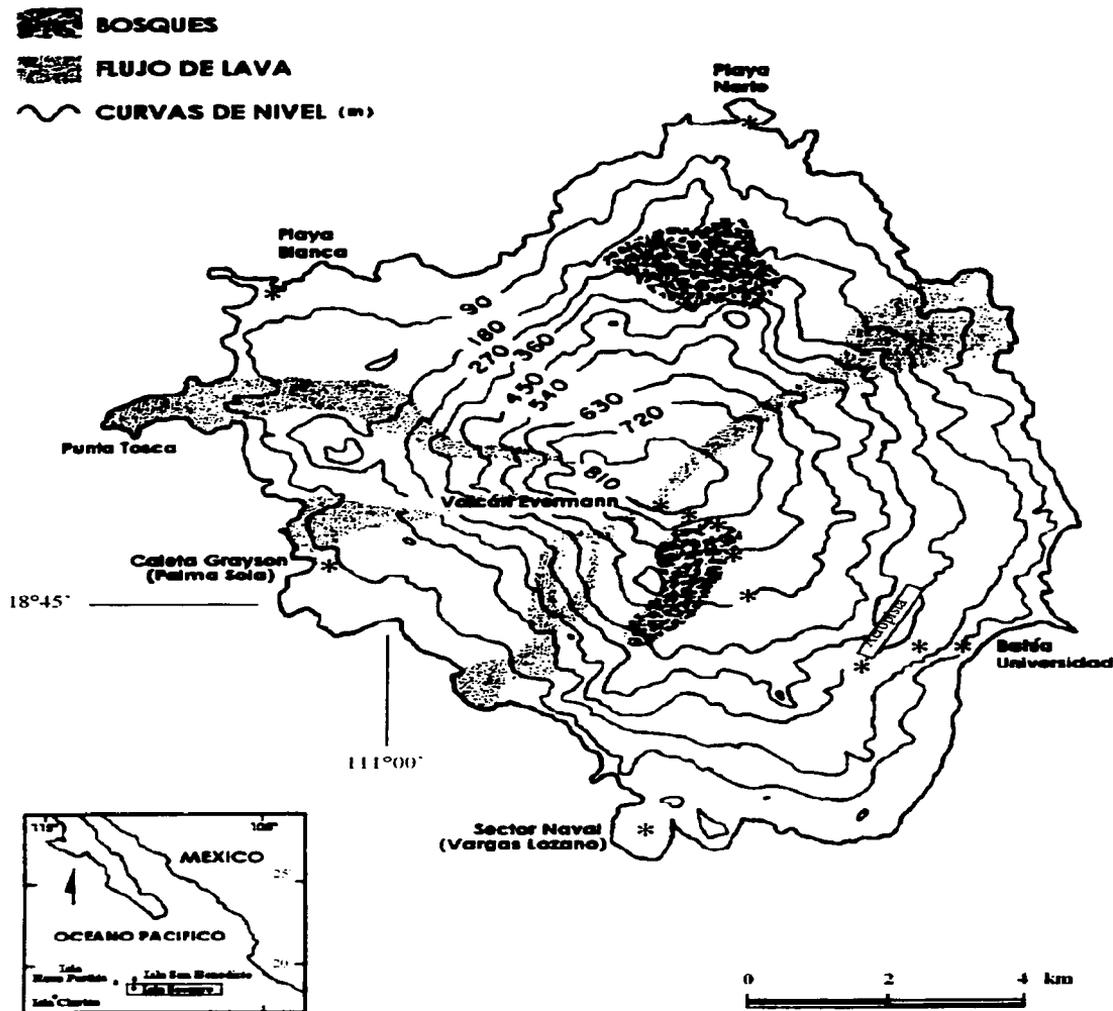


Figura 3. Ubicación de los cuadrantes de muestreo (\*) en la isla Socorro, Archipiélago Revillagigedo (Modificado de Llinas *et al.*, 1993).

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

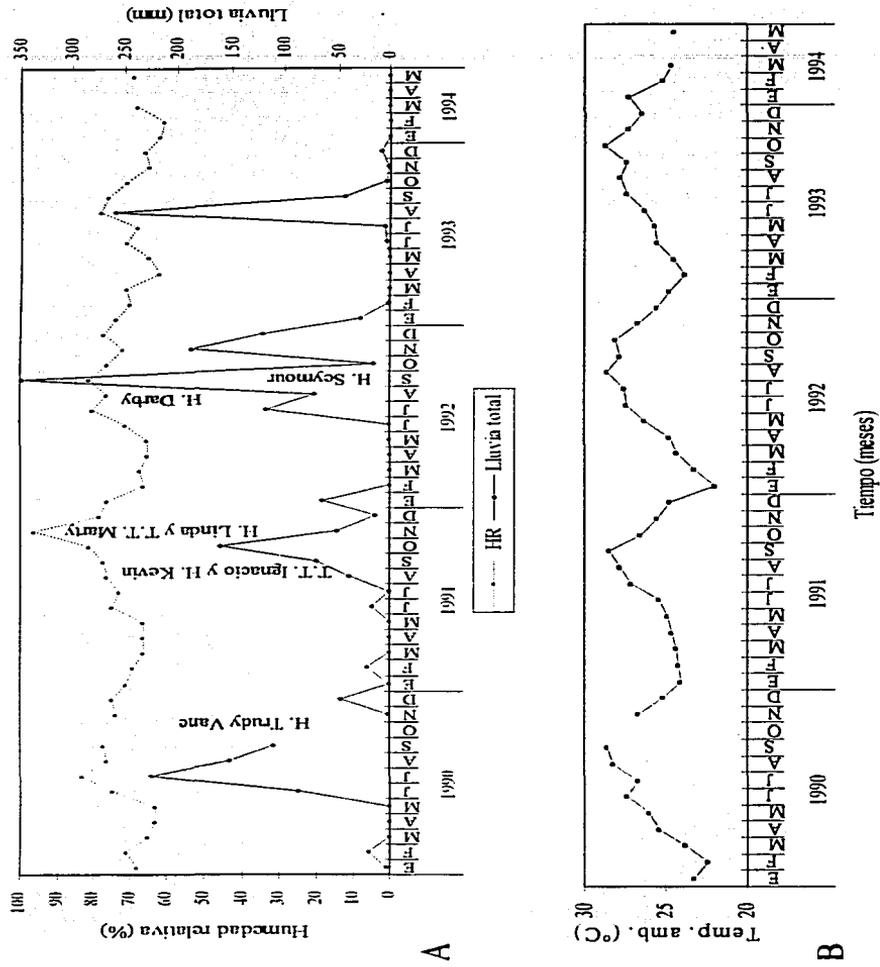


Figura 4. A) Promedio mensual de humedad relativa (%) y lluvia total (mm) (H: Huracán. T.T.: Tormenta tropical). B) Promedio mensual de temperatura ambiente (°C) en la isla Socorro.

TESIS CON  
 FALLA DE ...

De acuerdo con la distribución de la vegetación en diferentes zonas altitudinales, Miranda (1960) describe cierta variedad de climas en la isla, teniéndose un clima cálido semiseco o árido hasta los 500 metros sobre el nivel del mar (msnm) en donde predomina el matorral de hierba de mula *Croton masonii* I. M. Johnston (Euphorbiaceae); un clima semicálido subhúmedo por encima de los 500 msnm y hasta los 900 msnm donde la selva de zapotillo-guayabillo *Bumelia socorrensis* Brandegee – *Psidium socorrense* I. M. Johnston (Sapotaceae – Myrtaceae) tiene un buen desarrollo y finalmente, un clima templado subhúmedo por arriba de los 900 msnm donde predomina la pradera.

En general, la fauna terrestre de la isla es relativamente poco diversa en comparación con la riqueza de especies del continente y algunas islas adyacentes del Pacífico mexicano en latitudes afines (Ortega *et al.*, 1992). La fauna de mamíferos comprende sólo tres especies introducidas, el borrego merino *Ovis aries* Linnaeus, el cual ha colonizado exitosamente la isla, el gato doméstico *Felis catus* Linnaeus que se ha vuelto silvestre y un pequeño ratón de campo *Mus musculus* Linnaeus, al cual se le puede observar en los albergues del Sector Naval Militar. El grupo de las aves es el que presenta un mayor número de especies, siendo muchas de ellas endémicas. Brattstrom (1990) publicó una lista de 12 especies, entre ellas el halcón de cola roja *Buteo jamaicensis socorroensis* Ridgeway, el pedrete enmascarado *Nyctanassa violacea gravirostris* Vann Rossem y el tecolote enano *Micrathene whitneyi graysoni* Ridgeway, endémicas de la isla Socorro en la categoría de subespecie. La herpetofauna terrestre está constituida por dos especies, la endémica lagartija azul *Urosaurus auriculatus* (Cope) y el gecko introducido *Hemidactylus frenatus* Schlegel (Galina *et al.*, 1994). Los artrópodos como insectos y arácnidos son variados y frecuentes, con algunas especies endémicas (Jiménez *et al.* 1994).

---

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron siete expediciones, la primera en febrero de 1991 con carácter prospectivo y las subsecuentes en mayo de 1991, en febrero-marzo, julio y noviembre de 1992, en julio de 1993 y la última en mayo-junio de 1994, comprendiendo en total 123 días de trabajo. Seis de las campañas, excluyendo la prospectiva, abarcaron las cuatro épocas del año, quedando tres de ellas incluidas en la temporada seca y tres en la lluviosa (Tabla 1).

### Distribución y densidad

En una primera visita prospectiva se recorrieron varias localidades costeras y terrestres de la isla Socorro para apreciar el área de distribución de *G. planatus*. Estas observaciones fueron indicativas de una amplia distribución de la especie tanto en el ambiente costero como en el terrestre.

Tabla 1. Fechas de muestreos en la isla Socorro, por época y temporada del año.

Invierno (temporada seca)	Primavera	Verano (temporada lluviosa)	Otoño
6 - 10 febrero, 1991 (Prospectiva)	4 - 19 mayo, 1991		
19 feb - 20 marzo, 1992		21 - 23 julio, 1992	1º - 20 noviembre, 1992
		1º - 24 julio, 1993	
	14 mayo - 9 junio, 1994		

Los sitios de muestreo se eligieron bajo el criterio de dos variables: 1) sitios costeros en función de la influencia marina y 2) sitios terrestres en función de la altitud y la vegetación, además de considerar áreas de fácil acceso que permitieran realizar el muestreo en el mayor número de sitios, en el menor tiempo posible. Siguiendo estos criterios y la descripción del clima de Miranda (1960), se ubicaron.

en un perfil altitudinal, nueve sitios terrestres: cuatro a los 30, 100, 200 y 300 metros sobre el nivel del mar, donde se presenta un clima cálido semiseco con vegetación del tipo matorral de guayabillo y de croton, y cinco más a los 540, 600, 700, 800 y 900 msnm, donde predomina un clima semicálido subhúmedo y se presenta una vegetación de selva subperennifolia de zapotillo-guayabillo. Finalmente tres sitios costeros (Playa Norte, Playa Blanca y Palma Sola) se ubicaron al nivel del mar, donde predomina la vegetación de halófitos costeros (Fig. 3).

La densidad ( $D$ ) en cada sitio de muestreo se estimó aplicando el método de transecto de franja o de banda (Brower y Zar, 1978; Mandujano, 1994) en donde se establece una franja con un área  $2wL$  donde  $L$  es la longitud total del transecto y  $w$  es la mitad de la anchura total del transecto, la fórmula es:

$$D = n / 2wL$$

Donde  $n$  es el número de animales detectados.

El transecto de franja implica dos aspectos: 1) sólo se deben contar los individuos que están dentro del área del transecto previamente definida y 2) se debe tener la seguridad de contar a todos los individuos que están dentro de esta área.

La anchura del transecto fue de 4 m, a fin de no perder visibilidad y la longitud fue de 100 m, cubriendo un área total de 400 m<sup>2</sup>. Los transectos se ubicaron paralelos a la costa y la altitud se corroboró con un altímetro de bolsillo marca Thonmen para 5000 msnm con un nivel de precisión de 10 m. Considerando que la mayoría de los cangrejos son de hábitos nocturnos a fin de minimizar la pérdida de agua por evaporación (Bliss *et al.*, 1978), las estimaciones de densidad se realizaron durante la noche, cubriendo varios transectos por noche a lo largo del perfil. Se registró únicamente a la población emergente, esto es, a los cangrejos con actividad en la superficie. Todos los organismos avistados dentro del área se registraron con ayuda de un contador manual.

Con el fin de estimar la influencia de la altitud y de la época del año sobre la densidad de cangrejos observada, se aplicó un modelo lineal generalizado, con una función de tipo log-lineal y una distribución del error de tipo Poisson, la cual es la más adecuada para datos de frecuencia (Crawley, 1993).

### **Ritmo de emergencia diaria**

Con el propósito de conocer el ritmo de actividad locomotora diurna y nocturna de los cangrejos moyos y la relación de ésta con la temperatura y la humedad, se eligieron, por su accesibilidad, seis de los doce sitios estudiados, tres en el ambiente costero (Playa Norte, Playa Blanca y Palma Sola) y tres en el ambiente terrestre (30, 300 y 540 msnm).

En dichos sitios se realizaron observaciones durante 24 horas, en el otoño (noviembre de 1992) y en el verano (julio de 1993) (Tabla 1), registrando el número de organismos avistados en los transectos de 400 m<sup>2</sup> cada dos horas. Durante el muestreo, se registraron la temperatura ambiente con un termómetro convencional con escala de -10 a 100 °C y la humedad relativa con un psicrómetro manual.

Para explorar posibles diferencias entre la densidad registrada durante 24 h en cada uno de los ambientes, tanto para el otoño como para el verano, se empleó la prueba de U-Mann Whitney y la de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1981) para detectar posibles diferencias tanto entre los sitios costeros como entre los sitios terrestres. Con el fin de establecer si el periodo de máxima emergencia está relacionado con la temperatura y la humedad, se realizaron análisis de correlación (producto momento de Pearson) (Sokal & Rohlf, 1981) entre el número de organismos y cada uno de estos factores ambientales por sitio.

### **Estructura del hábitat**

Considerando que la forma y la densidad de las galerías pueden estar asociadas con el tipo de sustrato y la vegetación presente, tanto en el ambiente costero como en el terrestre, se estimó el número de galerías/m<sup>2</sup> en los diferentes tipos de sustrato (rocoso, pedregoso, arenoso y arcilloso) y se midió la profundidad (medida con una varilla graduada en centímetros) de 20 galerías por cada tipo. Para caracterizar la forma y amplitud, se realizaron vaciados de yeso en una proporción 4:1 de yeso y cemento blanco, al interior de tres galerías por tipo de sustrato. En el caso de galerías ubicadas en pendientes pronunciadas se tomaron medidas y se describieron visualmente.

### **Espectro trófico**

Para describir la variación estacional del espectro trófico del cangrejo moyo, durante el invierno (marzo), verano (julio) y otoño (noviembre) de 1992, se revisó el contenido estomacal de un total de 112 organismos de ambos sexos, con tallas desde los 10 hasta los 70 mm de longitud del caparazón y de sitios tanto del ambiente costero (Playa Norte, Playa Blanca y Palma Sola), como del terrestre (30, 300 y 700 msnm). Para cada organismo se registró la longitud del caparazón (LC) con un vernier metálico de 0.1 mm de precisión. Los organismos fueron sacrificados inmediatamente para detener los procesos digestivos y se fijaron en formol al 10%. En el laboratorio se lavaron y se conservaron en alcohol al 70%. Se extrajeron los estómagos cardíacos estimando el grado de repleción gástrica de acuerdo con cuatro categorías: vacío (0-24%), semi-vacío (25-49%), casi lleno (50-74%) y lleno (75-100%). El contenido de cada estómago se vació en una cuba de sedimentación. Los diversos componentes presentes se identificaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico a grandes categorías según lo permitió el grado de digestión del material. Debido a la naturaleza del contenido estomacal, cuyos componentes no ocurren como unidades discretas y al reducido número de categorías tróficas, los componentes se separaron y disgregaron para formar una capa uniforme. La cantidad relativa de cada categoría trófica se estimó proporcionalmente. El número de cuadros ocupados por un componente específico se expresó como una proporción en porcentaje del número total de cuadros ocupados por todo el contenido estomacal. La frecuencia de ocurrencia de cada componente se registró sobre la base de presencia o ausencia. El porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%F) se obtuvo como el número de estómagos que presentaron un componente específico y el porcentaje del número total (%N) como la proporción de un componente trófico, expresado como un porcentaje del total considerando todos los organismos y los componentes de la dieta (Wallace, 1981 *vide in* Govoni *et al.*, 1983). Para los cálculos de frecuencia de ocurrencia y del número total se excluyeron los cangrejos con el estómago vacío. La importancia relativa de cada componente alimentario se obtuvo como el producto de %F y %N (Laroche, 1982 *vide in* Govoni *et al.*, 1983).

Para determinar la significancia de las diferencias entre los contenidos gástricos entre hembras y machos de una misma época, así como entre los dos ambientes estudiados (costero y terrestre), los datos se sometieron a la prueba de U-Mann Whitney) y para detectar diferencias por efecto de la época y de la talla de los organismos se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1981).

### **Aspectos reproductivos**

#### Talla mínima de madurez sexual

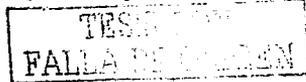
Para determinar el grado de madurez de los ovarios se disecaron 25 hembras obtenidas de las campañas de invierno y otoño (marzo y noviembre de 1992, respectivamente), tanto del ambiente costero como del terrestre con tallas desde 15 hasta 63 mm de longitud del caparazón. El grado de madurez se determinó macroscópicamente por el color del ovario, siguiendo el criterio de Adiyodi (1988), quien señala que en la vitelogénesis I se distinguen a su vez tres etapas: la primera ( $V_1S_1$ ) es cuando el ovario se muestra blanquecino, en la etapa dos ( $V_1S_2$ ) se presenta el ovario amarillo pálido y en la etapa tres ( $V_1S_3$ ) el ovario es anaranjado. Así mismo se midió la longitud de las sedas de los pleópodos.

#### Fecundidad

La estimación de la fecundidad se realizó a partir de 19 hembras colectadas en primavera (mayo de 1991) y en verano (julio de 1993), provenientes del ambiente costero. Estas hembras fueron preservadas en líquido de Gilson (Bagenal, 1978). En el laboratorio los ejemplares fueron medidos y su masa ovígera retirada y pesada en la balanza analítica (Sartorius con una precisión de 0.1mg). Se separaron tres muestras, cada una de 0.5g, de cada masa ovígera y se conservaron en formol al 10%. La estimación de la fecundidad absoluta (número total de huevos producidos) se realizó a partir de la cuantificación manual de los huevos de cada submuestra bajo el microscopio estereoscópico y su extrapolación al peso total de la masa ovígera (Kensler, 1968).

### **Presencia de parásitos**

Durante las disecciones para extraer los estómagos de los cangrejos se recuperaron parásitos (acantocéfalos inmaduros) localizados en la cavidad celómica de 59 ejemplares de *G. planatus*. Los cangrejos corresponden a las colectas de invierno y otoño (marzo y noviembre de 1992,



respectivamente) de tres sitios del ambiente costero: Playa Norte (PN), Playa Blanca (PB) y Palma Sola (PS) y tres sitios del ambiente terrestre: a 30, 700 y 900 msnm de altitud. Los endoparásitos fueron extraídos, cuantificados y conservados en alcohol al 70%. Posteriormente se tiñeron con Carmín clorhídrico alcohólico ó Hemalum de Mayer (Lynch *et al.*, 1984) y se montaron en bálsamo de Canadá para llevar a cabo su identificación taxonómica. Un ejemplar de referencia fue depositado en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología, U. N. A. M. (No. de catálogo 4209). Para describir la infección se consideraron los parámetros ecológicos establecidos por Margolis *et al.* (1982): la PREVALENCIA, es el porcentaje de hospederos de una muestra que se encuentra parasitado por una especie particular. La ABUNDANCIA, es el promedio de parásitos de una especie determinada por hospedero examinado. La INTENSIDAD DE INFECCIÓN, está determinada por un intervalo entre los valores mínimo y máximo de un parásito particular y la INTENSIDAD PROMEDIO, es el número promedio de parásitos de una especie por hospedero parasitado.

Los datos de intensidad de infección y abundancia se sometieron a la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Armitage y Berry, 1994) con el fin de decidir entre la utilización de la media o la mediana como medida de tendencia central. Ya que estos datos no mostraron a una distribución normal de acuerdo con los resultados de esta prueba ( $p < 0.01$ ), se utilizó la MEDIANA de estos valores. Para explorar posibles diferencias en la abundancia de cisticantos en los cangrejos, se analizaron los siguientes factores: temporada (seca vs. lluviosa), sitio (seis sitios) y sexo del hospedero (hembras vs. machos). Para los factores época del año y sexo que sólo tienen dos grupos, se empleó la prueba de U-Mann Whitney (Sokal y Rohlf, 1981). Para el factor sitio de colecta, que cuenta con seis grupos, se empleó la prueba de Kruskal-Wallis, seguida por la prueba de comparación múltiple de Dunn para definir qué sitios diferían significativamente entre sí. Por último, para evaluar la posible relación entre la talla y el número de cisticantos por cangrejo se empleó la prueba de correlación por rangos de Spearman (Sokal y Rohlf, 1981).

---

## RESULTADOS

### Distribución de la población

El cangrejo moyo se encontró en las tres playas estudiadas y en gran parte de la zona sureste de la isla, abarcando desde la zona costera intermareal hasta un ambiente francamente terrestre a los 1050 msnm y hasta 8 km tierra adentro.

En el ambiente costero la presencia del cangrejo estuvo asociada a la vegetación halófila sobre suelo arenoso, mientras que en el ambiente terrestre se le observó en zonas donde predomina el matorral de *Croton masonii* a 200 y 300 msnm. También se localizó en aquellas zonas con pendiente leve, sobre suelos de tipo litosol y andosol de textura media (Ortega *et al.*, 1992), tanto en el bosque subperennifolio de zapotillo-guayabillo *Bumelia socorrensis* - *Psidium socorrense* entre 600 y 800 msnm, como en las zonas de matorral mixto con arbustos como *Dodonea* y árboles chaparros como el cascarillo *Guettarda insularis* Brandege (Rubiaceae) a 900 msnm.

Por el contrario, fue raro ver a *G. planatus* donde el suelo presentó un alto grado de compactación y pedregosidad, así como ausencia de vegetación. Esto ocurre en algunas zonas erosionadas entre los 100 y 200 msnm al sureste de la isla, donde existen grandes extensiones de suelos rojizos del tipo luvisol crómico y ócrico de textura fina (Ortega *et al.*, 1992) con gran cantidad de piedras pequeñas y vegetación herbácea muy escasa. Así mismo, fue raro verlos en aquellas zonas sobrepastoreadas por los borregos y en sitios con pendiente pronunciada y ausencia de vegetación, como son los acantilados.

### Densidad de población

De las seis campañas realizadas a la isla, sólo en cuatro fue posible hacer muestreos en todos los sitios, sin embargo, quedaron representadas las cuatro épocas del año: primavera de 1994, verano de 1993 y otoño e invierno de 1992 (Tabla 1).

En general, los cangrejos tuvieron actividad en superficie durante la temporada lluviosa y fueron prácticamente inactivos durante la temporada seca. De hecho, al contrastar los datos de densidad obtenidos en otoño '92 de la temporada lluviosa vs. invierno '92 de la temporada seca del mismo año, se obtuvo una diferencia significativa ( $\chi^2=57.43$ , 11 gl,  $p < 0.0001$ ). Así mismo se observaron diferencias interanuales asociadas a la presencia de tormentas tropicales y huracanes, que llegan a producir años más lluviosos que otros. La isla Socorro recibió en 1993 a los huracanes Darby y

Seymour que causaron precipitaciones de 350 mm en septiembre (Fig. 4). Igualmente al comparar entre la temporada lluviosa de un año al siguiente (verano'92 vs. verano'93) también se encontró una diferencia significativa ( $\chi^2=81.3$ , 7 gl,  $p < 0.0001$ ).

Los resultados de la densidad registrada en cada sitio y época del año se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Densidad de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* (organismos/400m<sup>2</sup>) por época del año y por altitud en la isla Socorro.

ALTITUD (msnm)	PRIM MAY-94	VER JUL-93	OTO NOV-92	INV MAR-92	Promedio
0 (Playa Norte)	0	37	13	1	12.75
0 (Playa Blanca)	0	65	13	0	19.50
0 (Palma Sola)	0	46	87	5	34.50
30	3	10	18	14	11.25
100	0	8	15	0	5.75
200	0	8	10	1	4.75
300	0	14	29	5	12.00
540	0	23	48	1	18.00
600	0	148	112	1	65.25
700	1	203	56	2	65.50
800	0	335	124	4	115.75
900	0	150	31	3	46.00
Promedio	0.33	87.25	46.33	3.08	

La densidad del cangrejo moyo varió considerablemente a lo largo del estudio y mostró tanto cambios estacionales, como altitudinales, fluctuando desde 0 hasta 335 cangrejos/400 m<sup>2</sup>.

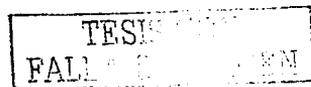
Estacionalmente, las densidades mas altas se registraron durante el verano y el otoño (87 y 46 organismos/400m<sup>2</sup>, respectivamente), precisamente en la temporada lluviosa. La densidad observada en el verano fue la más alta de todas las épocas. Las menores densidades se presentaron durante los meses más secos y fríos del año, en la primavera y en el invierno (0.3 y 3 organismos/400m<sup>2</sup> respectivamente) (Fig. 5). Estas diferencias fueron significativas ( $\chi^2=132.2$ , 3 gl,  $p < 0.0001$ ) (Anexo 1). La densidad de cangrejos activos en la superficie en el ámbito local, estuvo también asociada a la lluvia y a la humedad en periodos mucho mas cortos que los estacionales.

En el perfil altitudinal, de manera general, se observaron tres niveles de densidad poblacional: una densidad media de 13 a 34 organismos/400m<sup>2</sup> en el ambiente costero, una densidad baja de 5 a 12 organismos/400m<sup>2</sup> en altitudes medias, misma que aumenta gradualmente con respecto a la altitud, hasta una densidad alta de hasta 116 organismos/400m<sup>2</sup> en altitudes alrededor de los 800 msnm. a partir de este punto la densidad empieza a descender conforme aumenta la altitud (Fig. 5). Con el factor altitud, la densidad también mostró una diferencia significativa ( $\chi^2=55.16$ , 2 gl,  $p < 0.0001$ ) (Anexo 1).

Las variaciones de la densidad del cangrejo *G. planatus* estuvieron también asociadas a las características de la vegetación y del sustrato, como se describe a continuación.

**a) Ambiente costero.** Palma Sola es una pequeña ensenada al suroeste de la isla circundada por abruptos farallones, la cual presenta en su parte interna una pequeña planicie arenosa cubierta de bosque de zapotillo *Bumelia socorrensis* y algunos palmares que en conjunto proveen sombra al cangrejo a lo largo del día. Aquí se obtuvo la mayor densidad del ambiente costero (34 organismos/400m<sup>2</sup>), seguida por Playa Blanca y Playa Norte (19 y 13 organismos/400m<sup>2</sup> respectivamente). Playa Blanca presenta un banco arenoso que separa a las dos ensenadas que la conforman, donde se desarrolla un pastizal de *Eragrostis* combinado con el pasto *Scaevola plumieri* (L.) Vahl (Goodeniaceae), y por su tamaño ofrece escasa protección al cangrejo. En Playa Norte se forma una planicie arenosa baja flanqueada por manglar *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae), que se anega en la temporada lluviosa y permite el desarrollo de herbáceas halófitas que sirven de alimento al cangrejo. En esta playa se obtuvo en promedio, una baja densidad.

**b) Ambiente terrestre (de 30 a 300 msnm).** En aquellos sitios donde domina una vegetación de gramíneas como *Perisetum* y *Cenchrus myosuroides* Kunth (Poaceae), desarrollada como consecuencia de la tala de la vegetación original, se obtuvo una densidad promedio de 11 cangrejos/400 m<sup>2</sup>. Donde se desarrolla el matorral de *Croton masonii*, en un sustrato de lavas basálticas y donde se intercalan árboles de copal *Bursera* y de cascarillo *Guettarda insularis*, la densidad promedio fue menor (6 cangrejos/400 m<sup>2</sup>). A lo largo de torrenteras donde se desarrolla una



selva de amate *Ficus cotinifolia* Kunth (Moraceae), la población mostró una densidad promedio semejante a la anterior de 5 cangrejos/400 m<sup>2</sup>. Entre el matorral de guayabillo se encontró una

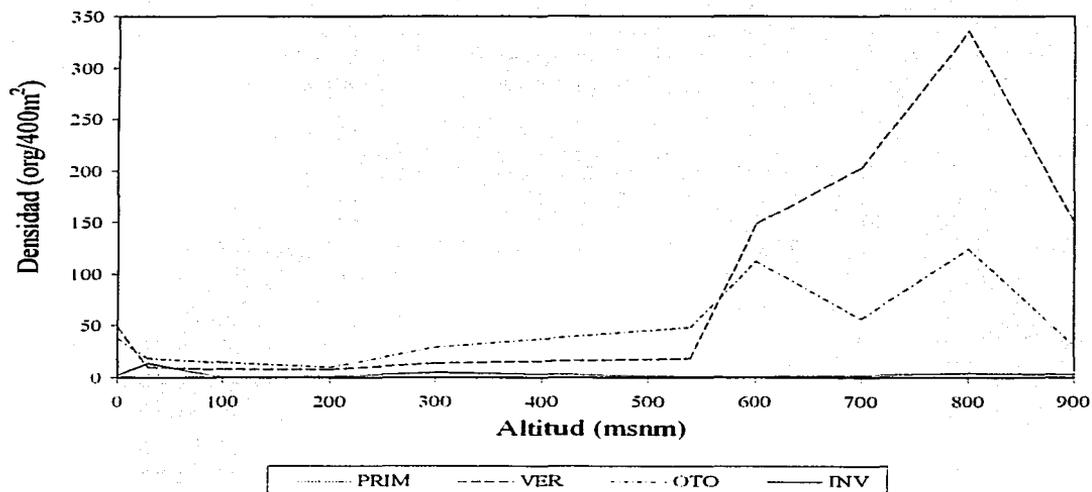


Figura 5. Distribución altitudinal del cangrejo *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en la isla Socorro por época del año. Valores nocturnos de densidad (org/400m<sup>2</sup>).

densidad promedio de 12 cangrejos/400 m<sup>2</sup>. En este intervalo de altitud, en general, la densidad promedio registrada fue la mas baja de los tres.

**c) Ambiente terrestre (de 540 a 900 msnm).** A esta altitud se desarrolla vegetación arbórea baja (3-5 m) y alta (8-12 m). En donde la vegetación arbórea es baja, poco densa, con estrato herbáceo escaso y con gran acumulación de hojarasca seca, *G. planatus* se encontró con una densidad promedio de 18 organismos/400 m<sup>2</sup>. En este intervalo de altitud se presentó la máxima densidad promedio, particularmente a los 800 msnm (116 organismos/400 m<sup>2</sup>), donde se desarrolla el bosque subperennifolio de zapotillo-guayabillo, que es la vegetación de mayor altura. En general la densidad en este intervalo de nivel fue la mas alta. En el sustrato rocoso cubierto por matorral de *Dodonaea* a los 900 msnm, la densidad del cangrejo disminuyó a 46 organismos/400 m<sup>2</sup>.

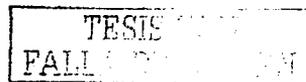
A los 1000 msnm, donde se desarrollan plantas herbáceas de 10 a 30 cm de altura sobre un suelo compacto mezclado con roca de pequeño tamaño, no se observó ningún cangrejo moyo durante el estudio, aunque elementos de la Armada de México lo han visto deambular por esa zona (comun. pers.).

#### **Ritmo de emergencia diaria**

Las observaciones de la emergencia de cangrejos se realizaron durante el otoño de 1992 y el verano de 1993, épocas que corresponden a la temporada lluviosa (Tabla 1) y en la cual se registró un mayor número de avistamientos en comparación con las épocas invierno y primavera de la temporada seca. La densidad de cangrejos que emergió de sus galerías en un ciclo de 24 horas fue significativamente diferente entre el ambiente costero vs. el terrestre tanto para el otoño ( $T=1788.5$ ,  $p<0.0001$ ), como para el verano ( $T=1760.5$ ,  $p<0.0001$ ).

#### **Ambiente costero**

En este ambiente en la temporada lluviosa, los cangrejos pasaron prácticamente todo el tiempo fuera de sus galerías. Se detectaron dos periodos de mayor emergencia, uno al anochecer, entre las 18:00 y las 22:00 h y otro en la mañana entre las 08:00 y las 10:00 h en el otoño (Fig. 6a). Para el verano, el máximo nocturno fue entre las 20:00 y las 22:00 h y un segundo al amanecer, entre las 06:00 y las



## AMBIENTE COSTERO

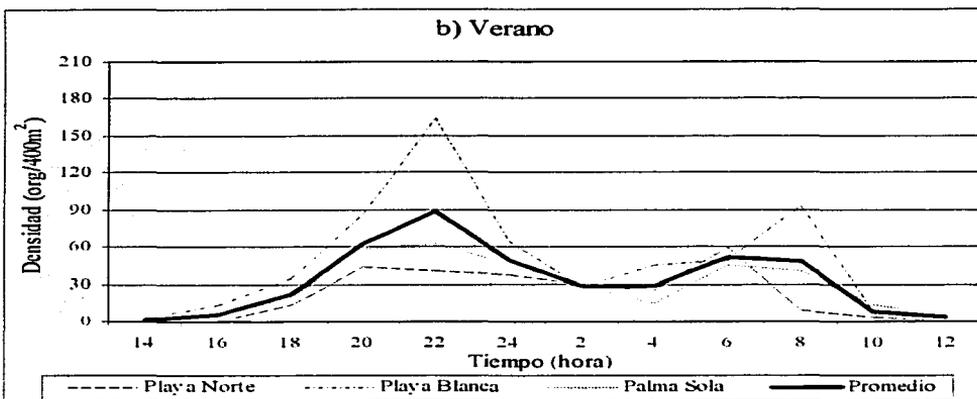
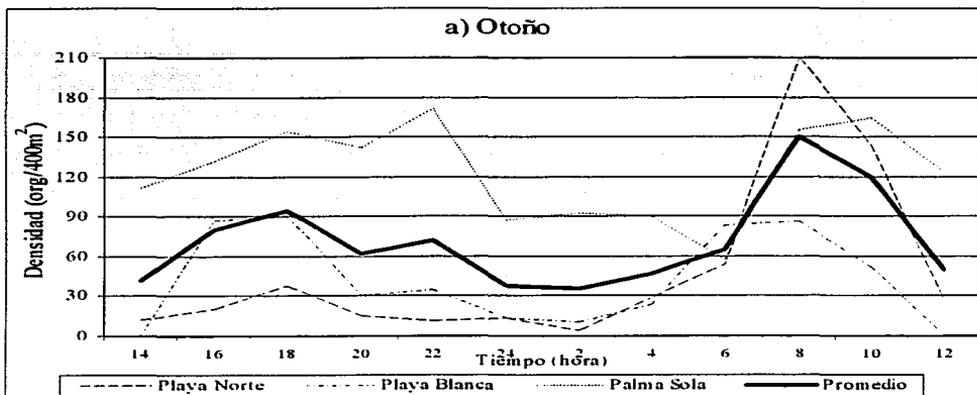


Figura 6. Ritmo de emergencia diaria de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en isla Socorro en el ambiente costero por época.

08:00 (Fig. 6b). El intervalo de actividad fuera de la galería fue de 20 a 22 horas en el verano y de 22 a 24 horas en el otoño (Tabla 3).

Los valores de densidad registrados en cada una de las playas (Fig. 6) mostraron diferencias significativas únicamente para el otoño ( $H=15.7$ , 2 g.l.,  $p<0.05$ ), no así para el verano ( $F=2.36$ ,  $\alpha=0.05$ , 2 g.l.,  $p=0.11$ ).

Las variaciones de la temperatura ambiente y la humedad relativa en cada sitio fueron mayores en el verano que en el otoño (de 22 a 32 °C y de 64 a 96 % contra 21.5 a 30.5 °C y de 78 a 96 % respectivamente) (Fig. 7). Un análisis de correlación entre la densidad de cangrejos vs. la temperatura y otro de la densidad vs. la humedad relativa, mostró significancia únicamente en el verano y en dos sitios: Playa Norte y Palma Sola (Tabla 4).

#### **Ambiente terrestre**

La emergencia diaria de *G. planatus* en este ambiente se limitó a un solo periodo del día, con un máximo de actividad entre las 22:00 y las 02:00 h. A partir de ese periodo la actividad descendió, reduciéndose la densidad poco a poco hasta las 6 u 8 de la mañana, cuando la mayoría de la población estuvo de retorno en su galería (Fig. 8a y b).

No se presentó actividad emergente diurna ni en otoño ni en verano, esto es, la población estuvo dentro de sus galerías muchas más horas que en el ambiente costero. El número de horas de actividad en la superficie fue de 12 a 16 horas en otoño y de 12 horas en verano (Tabla 3). Es importante hacer notar que el intervalo de actividad fuera de las galerías en el ambiente costero fue casi el doble del terrestre (de 20 a 24 vs. 12 a 16 horas respectivamente) y la densidad de organismos observada fue en promedio siete veces mayor en el ambiente costero que en el terrestre (52.24 vs. 7.15 cangrejos/400 m<sup>2</sup>).

Al comparar los valores de densidad registrados en cada una de las altitudes (Fig. 8) no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las épocas analizadas (otoño:  $H = 0.099$ , 2 g. l.,  $p = 0.951$  y verano:  $H = 0.563$ , 2 g. l.,  $p = 0.755$ ).

El intervalo de variación de la humedad relativa en cada sitio (Fig. 9) fue mayor en el verano que en el otoño (de 57 a 96 % frente a 65 a 96 % respectivamente). Con respecto a la temperatura ambiente,

## Ambiente costero

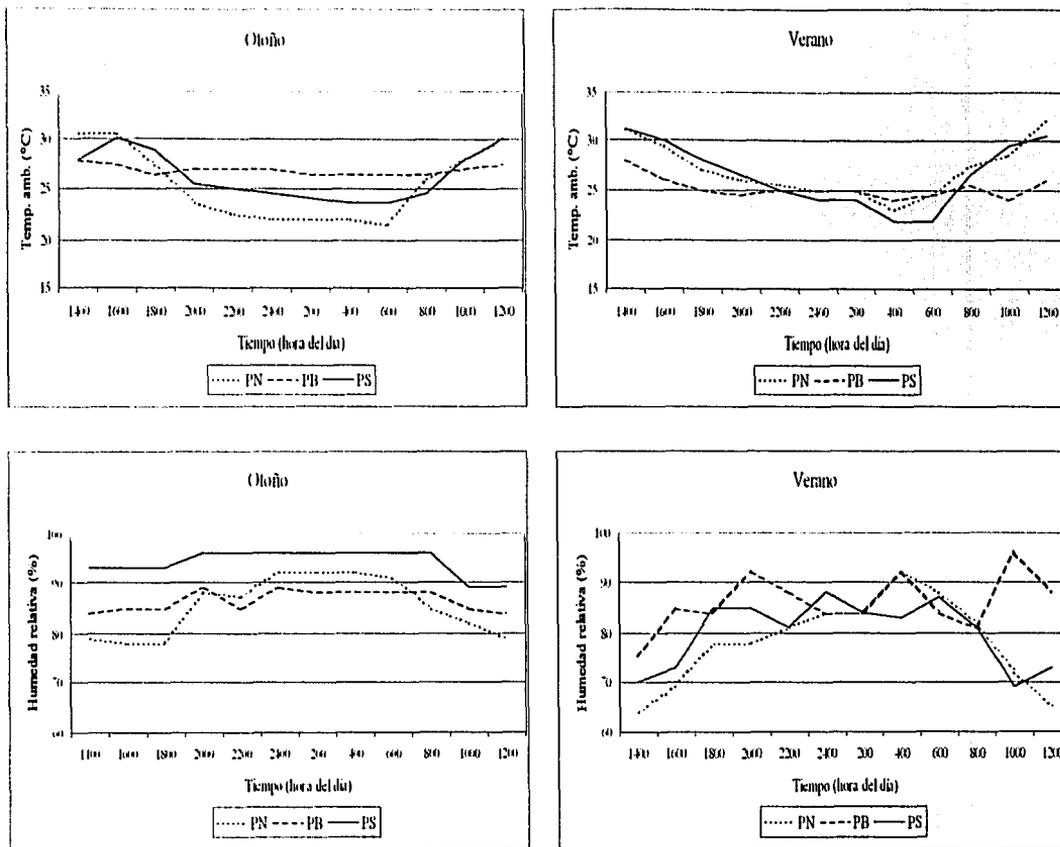


Figura 7. Temperatura ambiente (°C) y humedad relativa (%) por sitios del ambiente costero de la isla Socorro y por época. PN=Playa Norte; PB=Playa Blanca; PS=Palma Sola.

## AMBIENTE TERRESTRE

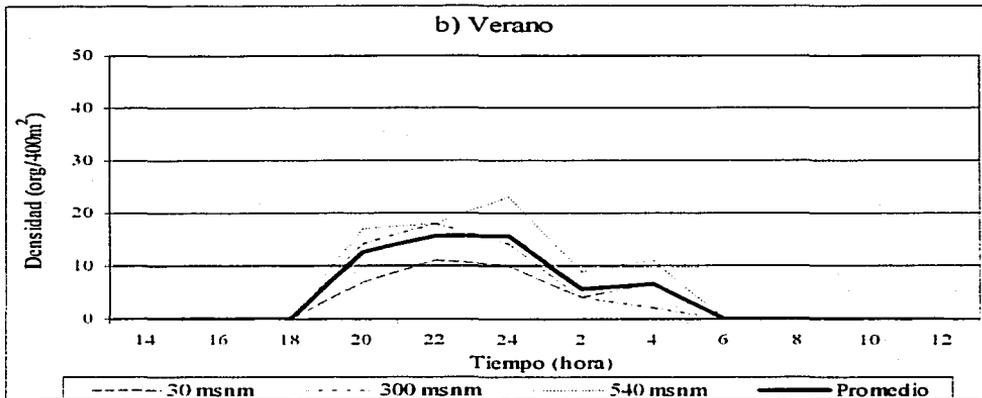
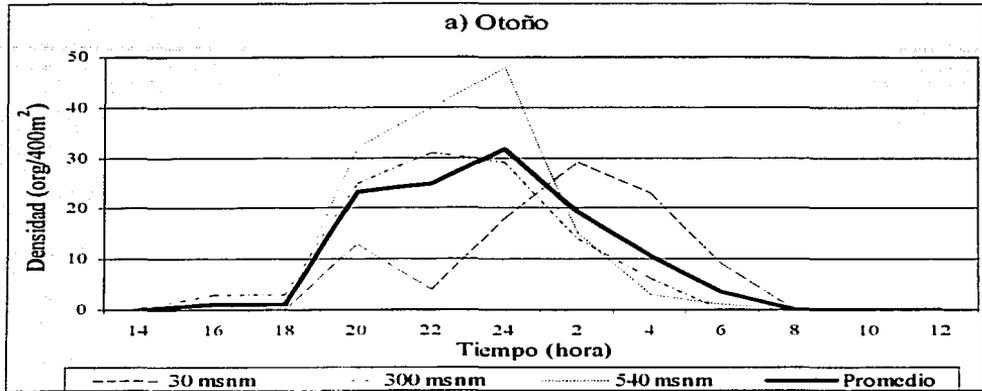
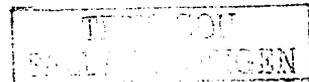


Figura 8. Ritmo de emergencia diaria de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en isla Socorro en el ambiente terrestre por época.



## Ambiente terrestre

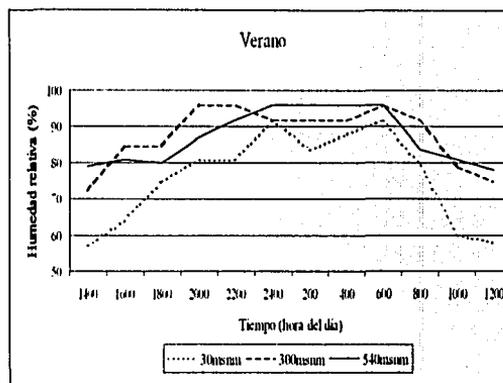
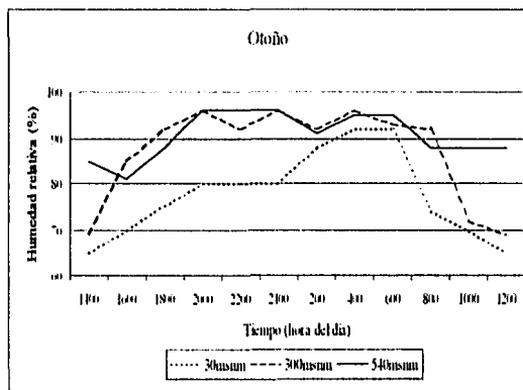
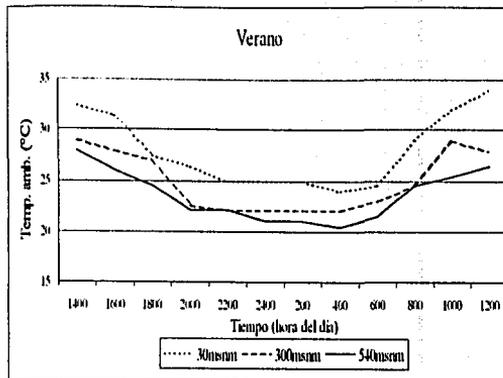
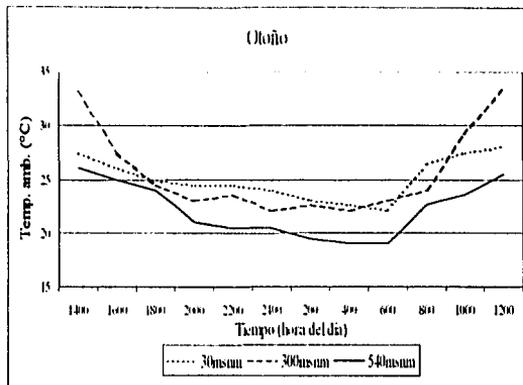


Figura 9. Temperatura ambiente (°C) y humedad relativa (%) por sitios del ambiente terrestre de la isla Socorro y por época.

el intervalo de variación fue ligeramente menor en el verano que en el otoño (de 20.5 a 34 °C frente a 19 a 33.5 °C, respectivamente). Las correlaciones entre la densidad de cangrejos vs. temperatura y vs. humedad relativa, fueron significativas a 30 y 540 m de altitud tanto en el verano como en el otoño (Tabla 4).

### **Estructura del hábitat**

*Gecarcinus (Johngarthia) planatus* ocupa una amplia variedad de hábitats en zonas secas por arriba del nivel de la marea más alta, no tan sólo en galerías construidas por él, sino en todos aquellos espacios debajo de rocas, raíces o escombros, que le brindan protección ante condiciones ambientales extremas o ante la presencia de depredadores. En este trabajo se observó que la construcción de galerías y su distribución espacial están asociadas principalmente a la consistencia del sustrato y a la presencia de vegetación, ocurriendo principalmente debajo de los árboles donde las hojas y frutos caídos pueden ser comidos por el cangrejo.

La forma de las galerías construidas por el cangrejo fue extremadamente variada, pero con el fin de integrar, es posible decir que tanto en el ambiente costero como en el terrestre se detectaron dos tipos de galerías, basadas en el plano en el cual descansa la entrada a la misma: "vertical" y "horizontal".

Las galerías verticales fueron amplias, profundas, tipo caverna, con una a dos entradas, libres de vegetación y con un máximo de tres cámaras, en cada una de las cuales se alojó un cangrejo. Fueron numerosas principalmente en el ambiente costero, en los frentes marinos "protegidos" por la topografía de la costa.

Tabla 3. Periodos de máxima emergencia diaria de las galerías de *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* y tiempo de actividad fuera de éstas.

Sitio	Periodo nocturno		Periodo diurno		Intervalo de actividad fuera de galerías (h)
	Hora	No.org./400m <sup>2</sup>	Hora	No.org./400m <sup>2</sup>	
<b>AMBIENTE COSTERO</b>					
Otoño					
Playa Norte	18:00	38	08:00	210	24
Playa Blanca	18:00	90	08:00	86	22
Palma Sola	22:00	171	10:00	164	24
Verano					
Playa Norte	20:00	44	06:00	59	20
Playa Blanca	22:00	164	08:00	93	22
Palma Sola	22:00	62	06:00	45	22
<b>AMBIENTE TERRESTRE</b>					
Otoño					
30 msnm	02:00	29	Sin emergencia		14
300 msnm	22:00	31	Sin emergencia		16
540 msnm	24:00	48	Sin emergencia		12
Verano					
30 msnm	22:00	11	Sin emergencia		12
300 msnm	22:00	18	Sin emergencia		12
540 msnm	24:00	23	Sin emergencia		12

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Tabla 4. Correlación (producto momento de Pearson) entre la densidad de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* (organismos/400m<sup>2</sup>) y la temperatura ambiente (°C); así como entre la densidad y la humedad relativa (%) por sitio y época en la isla Socorro.

AMBIENTE COSTERO					
SITIO	n	Otoño		Verano	
		COEF. CORR.	(p)	COEF. CORR.	(p)
Playa Norte	12	Dens. vs. Temp.: 0.150	0.642 ns	Dens. vs. Temp.: -0.7923	0.00212 *
		Dens. vs. Hum.: -0.0195	0.952 ns	Dens. vs. Hum.: 0.7304	0.00698 *
Playa Blanca	12	Dens. vs. Temp.: -0.416	0.179 ns	Dens. vs. Temp.: -0.304	0.337 ns
		Dens. vs. Hum.: 0.0206	0.9493 ns	Dens. vs. Hum.: 0.104	0.748 ns
Palma Sola	12	Dens. vs. Temp.: 0.449	0.143 ns	Dens. vs. Temp.: -0.6037	0.0376 *
		Dens. vs. Hum.: -0.348	0.268 ns	Dens. vs. Hum.: 0.7063	0.0102 *
AMBIENTE TERRESTRE					
30 msnm	12	Dens. vs. Temp.: -0.7607	0.00407 *	Dens. vs. Temp.: -0.6666	0.0179 *
		Dens. vs. Hum.: 0.7795	0.00280 *	Dens. vs. Hum.: 0.5925	0.0423 *
300 msnm	12	Dens. vs. Temp.: -0.5362	0.0723 ns	Dens. vs. Temp.: -0.6388	0.0253 *
		Dens. vs. Hum.: 0.5376	0.0714 ns	Dens. vs. Hum.: 0.5603	0.0581 ns
540 msnm	12	Dens. vs. Temp.: -0.464	0.128 ns	Dens. vs. Temp.: -0.7035	0.0107 *
		Dens. vs. Hum.: 0.6794	0.0151 *	Dens. vs. Hum.: 0.6422	0.0243 *

n = Número de registros

\* = p < 0.05

ns = no significativo

Las galerías horizontales fueron numerosas tanto en el ambiente costero como en el terrestre, tubulares, menos profundas que las verticales, con forma de J, U ó W y la mayoría con una pequeña zona ensanchada intermedia o terminal, que fue en donde de manera regular se alojó el organismo. Estas presentaron hasta tres entradas, mismas que estuvieron protegidas por vegetación herbácea. En el ambiente terrestre predominó la forma de J con diferente profundidad y grado de inclinación, siendo más profundas y con mayor pendiente las que se observaron en suelo de tipo arcilloso y menos profundas y con menor pendiente las construidas en suelo arenoso. Algunas presentaron una rama

secundaria, la cual en algunos casos ascendió para desembocar en la superficie. Los refugios con forma de U fueron escasos. Las variaciones del hábitat con respecto al tipo de sustrato y vegetación se presentan a continuación.

En el sustrato conformado por grandes rocas y carente de vegetación, observado principalmente en los frentes marinos moderadamente resguardados, la disposición de las rocas produce grietas y fisuras con una profundidad promedio de 30 cm, en donde los cangrejos ingresan de manera directa, encontrándose hasta 30 organismos por fisura en la temporada lluviosa.

En sustrato constituido por pedacera de coral no se observó ninguna galería.

En los terrenos con sustrato arenoso se registraron galerías horizontales (1 galería/m<sup>2</sup> aprox.), asociadas generalmente a la vegetación circundante, como el mangle *Conocarpus erectus*. Éstas fueron superficiales de 22 cm de profundidad aproximadamente, presentaron forma de bastón alargada, con o sin ensanchamiento terminal y con una o dos entradas (Fig. 10 a, b).

En suelos areno-arcilloso y escasas piedras, se encontraron galerías horizontales (1 galería/m<sup>2</sup> aprox.) con disposición regular y con una profundidad promedio de 27 cm. La forma de la galería varió entre una circular, superficial con una sola entrada (Fig. 10 c) y otra con forma de W, con tres túneles que desembocaron en la superficie y con una distancia entre las tres entradas de unos 20 cm (Fig. 10 d). Algunas de las galerías se encontraron protegidas por un cúmulo de hojas secas de árboles como el zapotillo *Bumelia socorrensis*.

En sustrato arcilloso presente en paredes y bordes, de cuatro metros de altura aproximadamente, se registraron desde 0.1 hasta 4.4 galerías verticales /m<sup>2</sup> y tanto las hierbas como las raíces de los árboles y arbustos llegaron a formar parte de las mismas. La galería vertical presentó en muchos casos una sola entrada con varias cámaras (Fig. 10e), desde una hasta tres, y en otros casos se presentaron dos entradas separadas por un puente que dió la apariencia de galerías independientes. En cualquiera de los casos, la entrada estuvo siempre descubierta, o sea, libre de vegetación. Estas galerías fueron generalmente de 32 a 42 cm de profundidad aproximada y ocasionalmente hasta más de 4 m, con hasta 3 organismos distribuidos en la misma, uno por cámara.

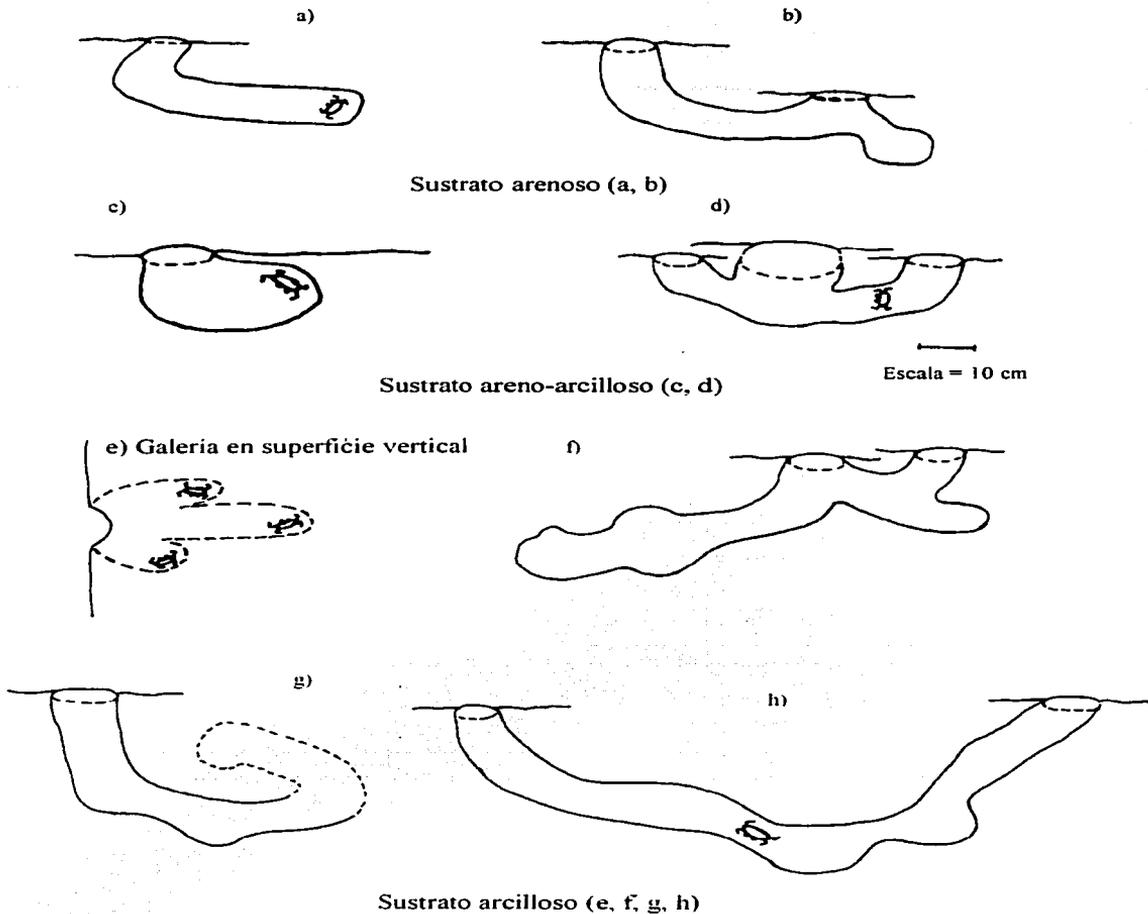


Figura 10. Variación morfológica de las galerías en superficies horizontales, excepto e), de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* dependiendo del tipo de sustrato, en la isla Socorro. Todas están en vista lateral.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

En suelos arcillosos con vegetación arbórea, se presentaron galerías horizontales tubulares con forma de J y de U con una o dos entradas y ensanchamientos medios y terminales (Fig. 10 f, g), a razón de 0.3 galería/m<sup>2</sup> en promedio y 32 cm de profundidad aproximada. Su disposición espacial fue regular, en asociación con la vegetación herbácea o distribuidas por debajo y entre las raíces de los árboles. En la mayoría de los casos estuvieron cubiertas por hojarasca. Las raíces y la hojarasca se constituyeron como sitios de protección principalmente para los cangrejos juveniles (menores de 30 mm de longitud del caparazón).

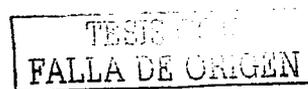
En suelo arcilloso y pedregoso con vegetación herbácea, las galerías horizontales presentaron forma de U con dos entradas y con un ensanchamiento medio (Fig. 10 h). Las entradas de estas galerías estuvieron separadas entre sí por una distancia aproximada de 1 m y protegidas por un enrejado de ramas, a manera de capuchón de la vegetación circundante, como la sapindacea *Paulenia* y la euforbiacea *Euphorbia anthony* Brandegee. Se registraron alrededor de 1.3 galerías/m<sup>2</sup> de 23 cm de profundidad aproximadamente, y en este tipo de galerías se observaron cangrejos de tallas menores (entre 30 a 40 mm de longitud del caparazón).

En donde el sustrato pedregoso se combinó con vegetación arbustiva, se detectaron pocas galerías horizontales (de 0.05 a 0.11/m<sup>2</sup>), con una profundidad alrededor de los 20 cm. En estas zonas las viejas nopaleras de *Opuntia*, se constituyeron una protección adicional.

En el sustrato pedregoso desprovisto de vegetación no se detectaron galerías construidas por los cangrejos, sino más bien, cualquier oquedad producida por el acomodo de las piedras, puede servir de resguardo.

### **Espectro trófico**

De los 112 estómagos revisados, 42 correspondieron a la temporada seca (invierno) y 70 a la lluviosa (30 del verano y 40 del otoño). El grado de repleción gástrica fue en general de 15 vacíos (13%), 34 semi-vacíos (30%), 35 casi llenos (31%) y el resto (28) se encontraron llenos (25%). El porcentaje de cangrejos con alimento en su estómago fue superior al 86%, lo que refleja que una de sus principales actividades nocturnas es la alimentación (Fig. 11).



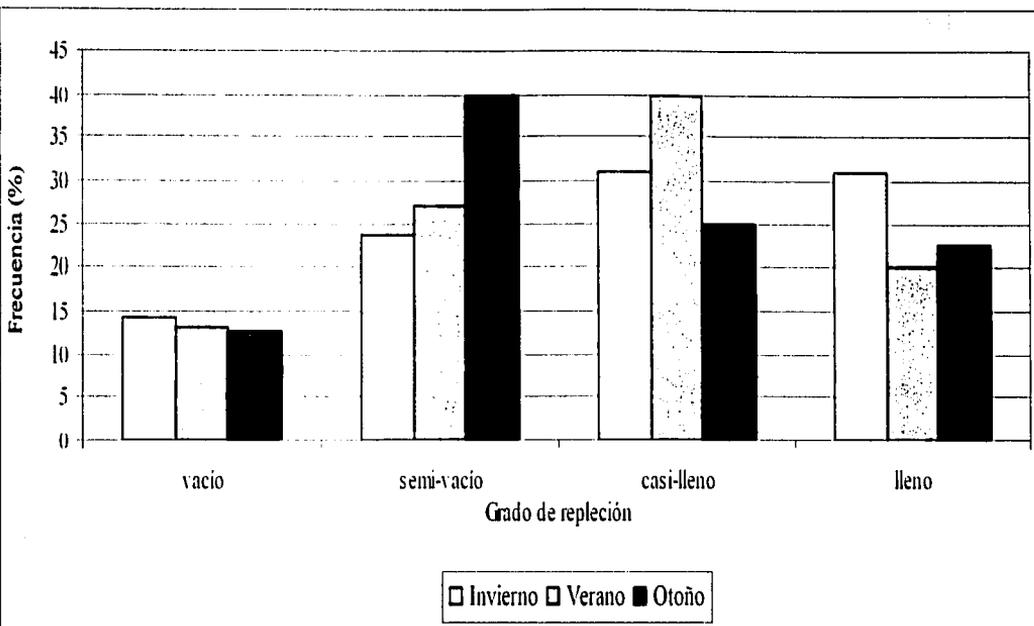


Figura 11. Repleción gástrica de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en la Isla Socorro por época.

MEMORIA DE TESIS  
 TESIS CON  
 FALLA DE COPIADO

Por la frecuencia de ocurrencia de los 10 componentes del contenido gástrico clasificados, el 52.2% fue de origen vegetal, el 1.4% de origen animal y el 46.4% de detrito, animal o vegetal. Los tipos de alimento de origen vegetal que se reconocieron fueron básicamente restos de tallos no leñosos, tejido vegetal esponjoso posiblemente de frutos, semillas, hojas, cortezas de tallos leñosos y briofitas. Como material de origen animal se registraron restos de exoesqueleto de artrópodos, de larvas de insectos y de caparazón de tortuga marina. Dentro de la categoría de detrito, se incluyó todo el material animal o vegetal que presentó un alto grado de degradación y por consiguiente de difícil clasificación. Por las observaciones directas en el campo, los cangrejos consumen carroña y materia fecal, hojarasca y frutos en descomposición.

En el espectro trófico de *G. planatus* para la temporada seca, se observaron siete componentes en el contenido gástrico: detrito, exoesqueletos, tejido vegetal esponjoso, cortezas, semillas, tallos no leñosos y hojas. De estos sobresalieron por su ocurrencia y abundancia, el detrito y los tallos, seguidos por las hojas, el tejido vegetal esponjoso y las cortezas. En la temporada lluviosa tan sólo se registraron cuatro componentes en el verano: detrito, tejido vegetal esponjoso, tallos no leñosos y hojas, pero predominó el detrito. En el otoño, se observó un comportamiento similar con respecto a la predominancia del detrito y los tallos, pero el número de componentes aumentó a ocho, por el registro de restos de placas de caparazón de tortuga (Fig. 12).

Aunque no se encontraron diferencias significativas entre épocas ( $H = 0.389$ , 2 g. l.,  $p = 0.8233$ ), se consideró pertinente mostrar las variaciones por época. No se encontró diferencia significativa entre el contenido gástrico de hembras y machos (Tabla 5). Con respecto al tamaño de los cangrejos, se observó una ligera tendencia a incrementar la variedad de componentes alimentarios conforme aumentan de tamaño, principalmente en el otoño, sin embargo, estas diferencias no fueron significativas. Tampoco se encontró diferencia significativa entre los ambientes costero y terrestre. Al comparar entre los sitios de colecta para cada componente del contenido estomacal, se encontraron diferencias significativas sólo en algunos casos aislados como: en la proporción de hojas presente en el contenido gástrico de los cangrejos colectados en la temporada seca por sitio ( $H = 8.71$ , 2 g. l.,  $p = 0.013$ ); durante la temporada lluviosa, en la proporción de detrito por sitio en el verano ( $T = 60.0$ ,  $n$

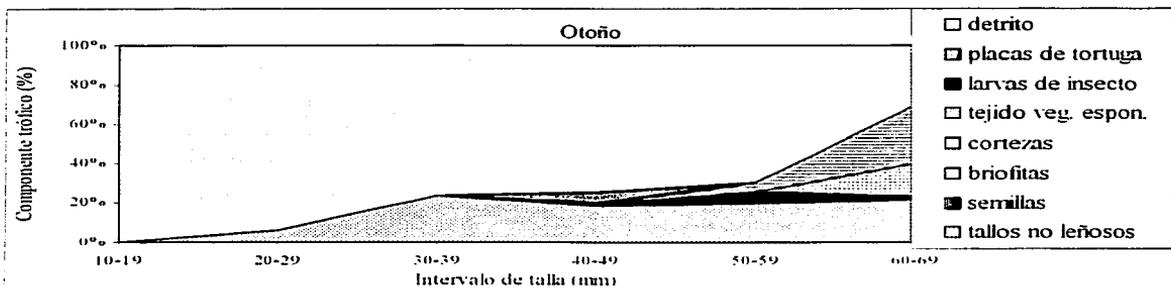
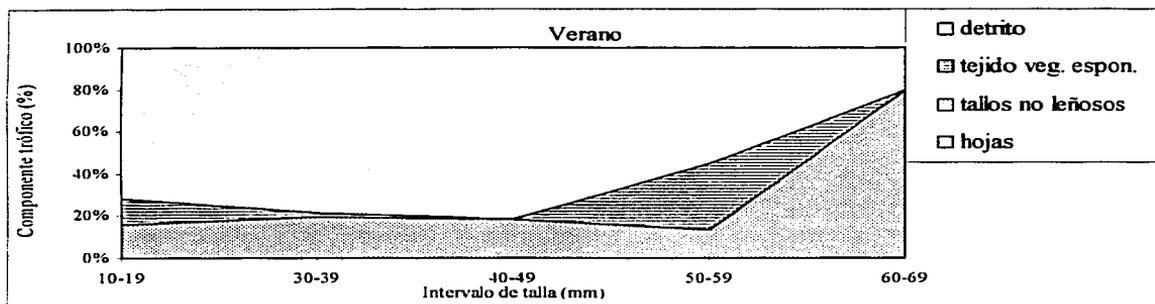
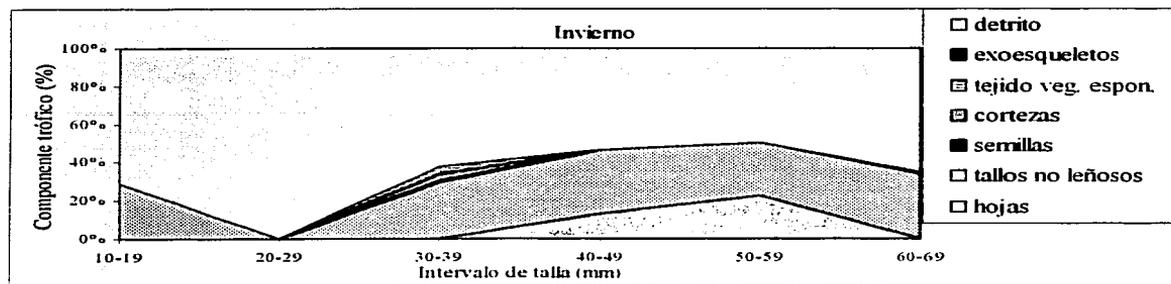


Figura 12. Espectro trófico de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en la isla Socorro por intervalos de talla y época.

= 9 y 21,  $p < 0.0001$ ), y en la de tallos no leñosos que se encontró en los cangrejos de cada sitio en el otoño ( $H = 14.6$ , 4 g. l.,  $p = .006$ ) (Tabla 5).

Los componentes del contenido gástrico que obtuvieron los valores más altos de importancia relativa por época, fueron el detrito y los tallos, tal como se muestra en la tabla 6.

Tabla 5. Significancia de las diferencias para cada componente alimentario del contenido gástrico de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* por sexo, talla, ambiente y sitio en la isla Socorro.

Factor	Prueba aplicada	Significancia
<b>Temporada seca (Invierno)</b>		
Sexo (hembras y machos)	T = 28845.5, n = 260 y 140	p = 0.482 ns
Talla (seis intervalos)	H = 6.09, 5 g. l.	p = 0.297 ns
Ambiente (costero y terrestre)	T = 37481.5, n = 170 y 250	p = 0.165 ns
Sitios (tres)	H = 8.71, 2 g. l.	p = 0.013 *
<b>Temporada lluviosa</b>		
<b>Verano</b>		
Sexo (hembras y machos)	T = 21582.0, n = 140 y 160	p = 0.495 ns
Talla (seis intervalos)	H = 5.57, 5 g. l.	p = 0.350 ns
Sitios (dos)	T = 60.0, n = 9 y 21	p < 0.0001 *
<b>Otoño</b>		
Sexo (hembras y machos)	T = 24939.5, n = 130 y 270	p = 0.299 ns
Talla (seis intervalos)	H = 7.97, 5 g. l.	p = 0.158 ns
Ambiente (costero y terrestre)	T = 25763.5, n = 270 y 130	p = 0.781 ns
Sitios (cinco)	H = 14.6, 4 g. l.	p = .006 *

T = U-Mann Whitney. H = Kruskal-Wallis. n = número de elementos. g. l. = grados de libertad. ns = no significativo. \* = significativo.



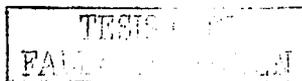
Tabla 6. Importancia relativa (FxN) de los componentes del contenido gástrico del cangrejo *G. (Johngarthia) planatus* de la Isla Socorro por época. (%F) es la frecuencia de aparición de componentes y (%N) es la proporción del número total de organismos revisados.

Invierno			
Componente trófico	% F	%N	FxN
Detrito	97.22	64.60	6280.14
Tallos no leñosos	80.56	27.92	2249.18
Hojas	5.56	4.72	26.21
Tejido vegetal esponjoso	8.33	1.16	9.70
Corteza de tallos leñosos	5.56	1.52	8.43
Semillas	5.56	0.08	0.45
Exoesqueletos	2.78	0.00	0.01
Verano			
Detrito	100.00	68.08	6807.52
Tallos no leñosos	92.31	27.92	2577.01
Tejido vegetal esponjoso	15.38	3.98	61.19
Hojas	3.85	0.03	0.11
Otoño			
Detrito	100.00	71.57	7157.34
Tallos no leñosos	82.86	17.40	1442.03
Tejido vegetal esponjoso	20.00	5.48	109.52
Semillas	8.57	1.56	13.34
Briofitas	2.86	2.42	6.91
Placas de tortuga	2.86	1.53	4.37
Corteza de tallos leñosos	2.86	0.03	0.10
Larvas de insecto	2.86	0.01	0.02

### Aspectos reproductivos

#### Talla mínima de madurez sexual

Se revisaron 25 hembras, de las cuales 14 correspondieron al invierno y 11 al otoño de 1992 (Tabla 1). En el invierno, tres hembras estaban inmaduras, cuatro estaban en actividad vitelogénica, en etapa  $V_1S_1$ , caracterizada por la presencia de ovarios de color blanquecino y un desarrollo incipiente de las sedas de los pleópodos, con una longitud de éstas entre 2 y 4 mm, dos hembras estaban en  $V_1S_2$  es decir, con ovario amarillo pálido y cinco estaban en  $V_1S_3$  con el ovario anaranjado. En el otoño, seis



hembras estaban inmaduras y cinco estaban en las dos primeras etapas de actividad vitelogénica (tres en  $V_1S_1$  y dos en  $V_1S_2$ ) (Tabla 7).

La actividad vitelogénica se observó en hembras desde los 28 mm de longitud del caparazón, pero el mayor grado de desarrollo gonádico ( $V_1S_3$ ) se observó a partir de los 35 mm (Fig. 13).

Desde la mitad del otoño y hasta fines del invierno, no se observaron hembras con masa ovígera en el abdomen, ni en el ambiente costero, ni en el terrestre. Sin embargo, a mediados de la primavera (mayo) y principios del verano (julio), fueron numerosas las hembras ovígeras y se observaron parejas copulando sólo en el ambiente costero.

#### Fecundidad

La fecundidad estimada a partir de 19 hembras provenientes del ambiente costero, varió de 75 600 hasta 198 275 huevos para hembras entre 55 y 60 mm de longitud del caparazón (Anexo 2).

El número promedio de huevos por hembra fue de  $115\,740 \pm 35\,637$ . A partir de los 46 mm de longitud del caparazón, se observaron hembras ovígeras, esto es, la talla mínima de desove fue de 46 mm de longitud x 58 mm de ancho del caparazón. El peso promedio de la masa ovígera fue de  $7.4 \pm 3.4$  g y el número de huevos promedio por gramo fue de  $18\,293 \pm 8\,485$ . No se encontró relación alguna entre la longitud del caparazón y la fecundidad, ni entre la longitud y el número de huevos por gramo (Fig. 14).

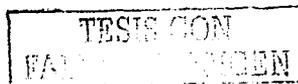
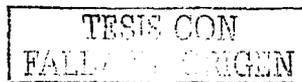


Tabla 7. Grado de desarrollo gonádico en hembras de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* por época y ambiente de Isla Socorro.

Sitio	Longitud caparazón (mm)	Ancho caparazón (mm)	Desarrollo gonádico	Longitud de sedas de pleópodos (mm)
<b>INVIERNO</b>				
<b>Ambiente terrestre</b>				
30 msnm	17	22	Inmaduro	< 2
30 msnm	18	23	Inmaduro	< 2
30 msnm	22	28	Inmaduro	< 2
30 msnm	28	35	VIS1	2
30 msnm	39	49	VIS2	4
30 msnm	40	51	VIS1	4
700 msnm	46	58	VIS1	4
700 msnm	50	63	VIS3	4
700 msnm	50	63	VIS3	4
700 msnm	63	80	VIS3	> 6
<b>Ambiente costero</b>				
Playa Blanca	37	47	VIS1	2
Playa Blanca	39	49	VIS3	4
Playa Blanca	42	53	VIS2	4
Playa Blanca	43	54	VIS3	4
<b>OTOÑO</b>				
<b>Ambiente terrestre</b>				
700 msnm	15	19	Inmaduro	< 2
700 msnm	27	34	Inmaduro	< 2
700 msnm	31	39	Inmaduro	< 2
300 msnm	34	43	Inmaduro	< 2
300 msnm	43	54	VIS1	4
<b>Ambiente costero</b>				
Palma Sola	21	27	Inmaduro	< 2
Palma Sola	24	30	Inmaduro	< 2
Playa Blanca	35	44	VIS1	2
Playa Blanca	38	48	VIS1	2
Playa Blanca	40	51	VIS2	4
Palma Sola	60	76	VIS2	> 6

VIS1 = Ovario blanquecino. VIS2 = Ovario amarillo pálido. VIS3 = Ovario anaranjado.



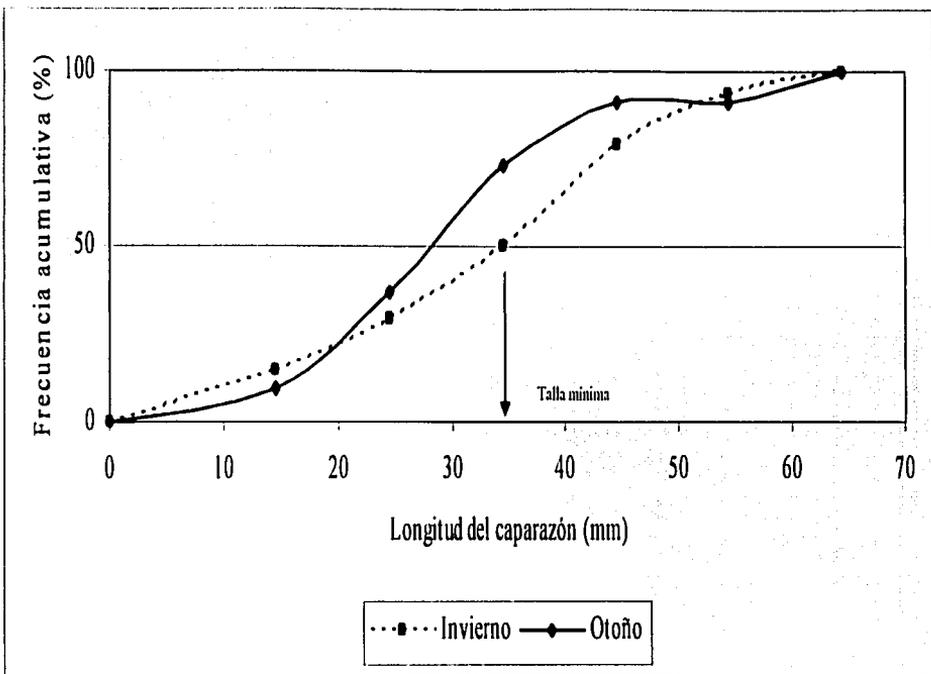
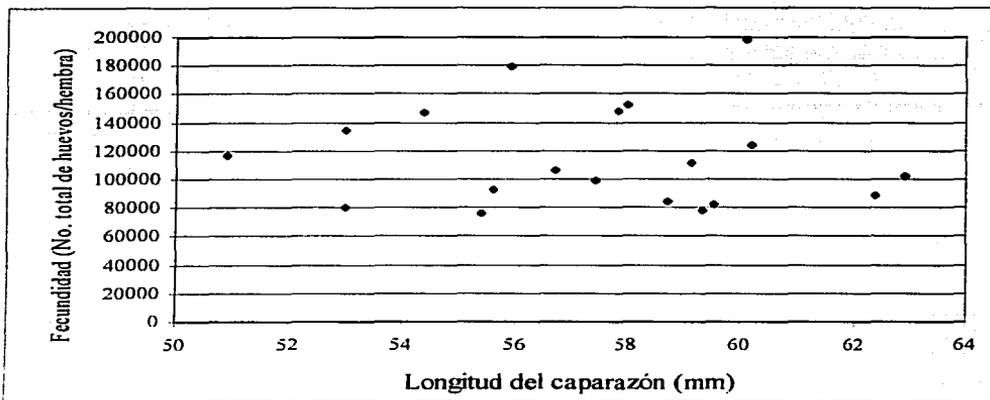


Figura 13. Madurez sexual de hembras de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* de acuerdo con su talla (mm) y época

a)



b)

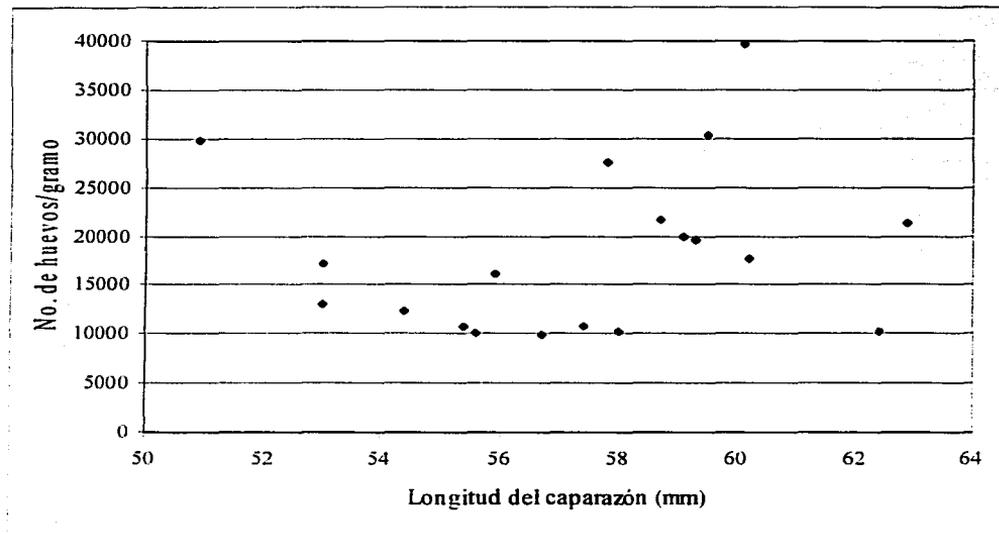


Figura 14. a) Fecundidad (No. de huevos/hembra) de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* de acuerdo con su talla (mm) en la isla Socorro. b) Número de huevos/gramo según la talla de la hembra.

### Presencia de parásitos

De los 59 cangrejos colectados de los seis sitios, 29 (12 machos y 17 hembras) correspondieron a la temporada seca y 30 (16 machos y 14 hembras) a la temporada lluviosa (Tabla 8).

Del total de cangrejos, 19 se encontraron parasitados con cistacantos (32.2%) de un acantocéfalo perteneciente al Orden Polymorphida Petrochenko, 1956. Familia Polymorphidae Meyer, 1931 y cuya identidad taxonómica más próxima es *Arhythmorhynchus* Luhe, 1911 (Yamaguti, 1963). Los cistacantos se encontraron en el hemocele del cangrejo a la altura del intestino posterior.

Tabla 8. Número de cangrejos de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* examinados por sitio y temporada en la isla Socorro.

Sitio	Cangrejos examinados	Temporada			
		Seca (Marzo)		Lluviosa (Noviembre)	
		Parasitados	No parasitados	Parasitados	No parasitados
Ambiente costero					
Playa Norte	7	-	-	6	1
Playa Blanca	15	5	4	3	3
Palma Sola	8	-	-	4	4
Ambiente terrestre					
30 msnm	14	0	11	0	3
700 msnm	10	1	8	0	1
900 msnm	5	-	-	0	5
<b>TOTAL</b>	<b>59</b>	<b>6</b>	<b>23</b>	<b>13</b>	<b>17</b>

Se extrajeron 138 cistacantos de los cangrejos infectados, con una intensidad máxima de 29 cistacantos por cangrejo. Parece haber un mayor número de cangrejos infectados en el ambiente costero que en el terrestre (Tabla 8).

No se encontró diferencia significativa en la abundancia de cistacantos entre la temporada lluviosa y seca ( $p > 0.112$ ), a pesar de que la prevalencia para la temporada lluviosa fue del doble que para la temporada seca (43.3% vs. 20.7%). El análisis entre sitios mostró diferencias significativas solamente

entre Playa Norte y los sitios del ambiente terrestre (30, 700 y 900 msnm) ( $p < 0.05$ ). Entre los sitios costeros, no se detectaron diferencias significativas (Fig. 15).

Por esta razón, los datos de abundancia de cistacantos se reagruparon en dos grupos: uno que corresponde a los sitios del ambiente costero y el otro a los sitios del ambiente terrestre. Para estos dos grupos, los datos se sometieron nuevamente a la prueba de U-Mann Whitney y se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.01$ ), siendo la prevalencia, abundancia e intensidad de infección mayores para el ambiente costero (Tabla 9).

Tabla 9. Prevalencia, intensidad y abundancia de cistacantos en los cangrejos moyo del ambiente costero y terrestre.

	Ambiente costero n = 30	Ambiente terrestre n = 29
Prevalencia	60%	3.5%
Intensidad	29	7
Intensidad mediana	4.0 (n = 18)	7 (n = 1)
Abundancia mediana	1.5	0

Un análisis de correlación reveló que a mayor tamaño del hospedero se presenta un mayor número de cistacantos ( $r = 0.614$ ;  $p < 0.01$ , Fig. 16).

La prevalencia, intensidad de infección y abundancia de cistacantos fueron significativamente mayores en los machos que en las hembras ( $p < 0.01$ ; Fig. 17; Tabla 10).

Tabla 10. Prevalencia, intensidad y abundancia de cistacantos en los cangrejos moyo según el sexo del hospedero.

	Machos n = 28*	Hembras n = 31
Prevalencia	50%	16%
Intensidad	29	12
Intensidad mediana	4.5 (n = 14)	2 (n = 5)
Abundancia mediana	0.5	0

\* n = Número de cangrejos examinados

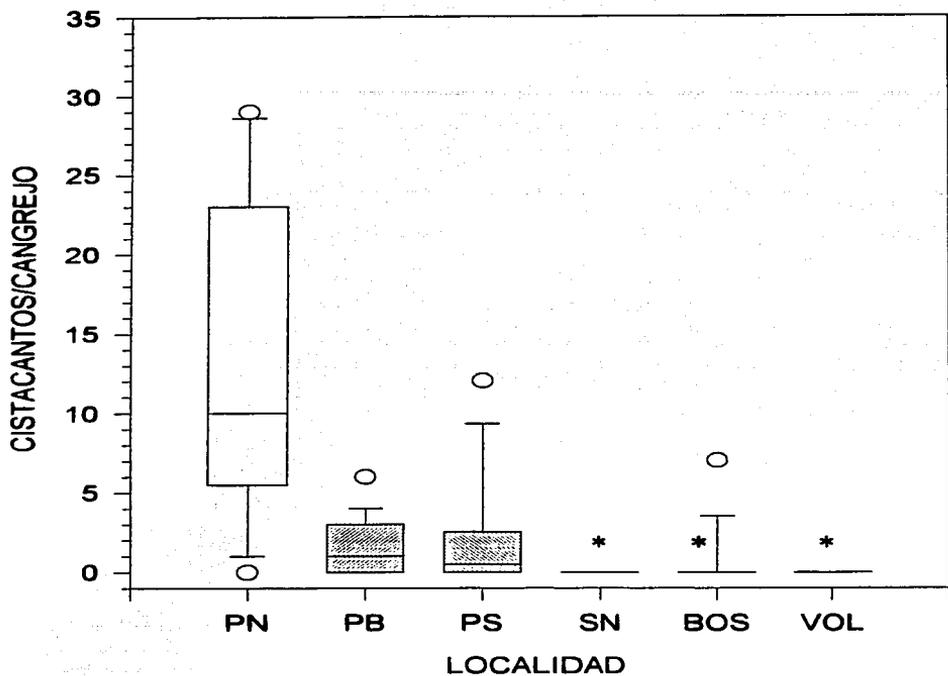


Figura 15. Número de cistacantos por cangrejo de acuerdo con los sitios de colecta. Las cajas muestran los percentiles 25<sup>th</sup> y 75<sup>th</sup> (límites inferior y superior de las cajas), mediana y datos (como símbolos) que yacen fuera de los percentiles 10<sup>th</sup> y 90<sup>th</sup> (como barras de error). \* $p < 0.001$  (Prueba de Kruskal Wallis). PN=Playa Norte; PB=Playa Blanca; PS=Palma Sola; SN=30 msnm; BOS=700 msnm y VOL=900 msnm.



---

## DISCUSIÓN

### Distribución

La distribución del cangrejo moyo alcanzó una altitud de hasta 1000 msnm, que es casi la máxima altitud en la isla. Esta cifra es más del doble de la que Bright (1966) citó como límite superior para los gecarcínidos de Costa Rica, de 450 m de altitud. Así mismo, este autor señaló una extensión territorial para los gecarcínidos de hasta 30 km tierra adentro en el mencionado país. Gifford (1962) y Herreid y Gifford (1963) han encontrado a *Cardisoma guanhumi* hasta a 8 km de la costa, lo que es similar a lo observado para *G. planatus* en isla Socorro. El encontrarse hasta los 8 km y hasta los 1000 msnm de altitud, confirma que es dentro de los gecarcínidos la especie más terrestre, incluso que *G. ruricola* de las islas caribeñas (Britton *et al.*, 1982 *vide in* Wolcott, 1988).

El cangrejo moyo ocupó un amplio espectro de hábitats dentro de una área geográfica relativamente pequeña como es la isla Socorro, siendo de hecho el habitante más conspicuo de la isla (Jiménez *et al.*, 1994 y registro propio), lo que refleja su capacidad para explotar diversos recursos y responder fácilmente a fluctuaciones ambientales. Puede decirse que se trata de un organismo generalista en cuanto a su hábitat y puede ser considerado como buen colonizador no sólo por su amplitud de nicho sino también por su capacidad para alcanzar altas densidades (MacArthur y Wilson 1967).

### Densidad

La densidad de cangrejos en la isla estuvo asociada tanto con la época del año, como con la altitud, ésta última estrechamente ligada tanto con la vegetación presente como con las fluctuaciones climatológicas e incidencia de tormentas tropicales y ciclones, las cuales llegan a producir años más húmedos y lluviosos que otros. De hecho, los valores bajos de densidad obtenidos en mayo de 1994 pueden atribuirse a la escasez de lluvia registrada (de 0 a 8 mm) en los siete meses que le precedieron (Fig. 4). Esta temporada fue contrastante si se compara con mayo de 1991, cuando en los meses precedentes se tuvieron precipitaciones de entre 20 y 50 mm, características de un año húmedo, que coincidieron con densidades mayores de *G. planatus* (ejemplo: 11 cangrejos/400 m<sup>2</sup> en mayo de 1991 vs. 3 organismos/400 m<sup>2</sup> en mayo de 1994 a los 30 msnm).

La alta densidad observada en el verano entre los 600 y 900 metros de altitud (148 - 335 cangrejos/400 m<sup>2</sup>), además de coincidir con la temporada lluviosa, se asocia a la complejidad estructural de la vegetación y a la presencia de hojarasca húmeda, que proveen refugio y alimento, y ambas características favorecen densidades altas. Jiménez *et al.* (1994) observaron una densidad dos veces más alta (65.8 organismos/400 m<sup>2</sup>) en un bosque estructuralmente más complejo, en comparación con otro de menor complejidad (30.2 organismos/400 m<sup>2</sup>).

La ausencia del cangrejo moyo por arriba de los 1000 msnm puede atribuirse a varios factores que incluyen el sustrato rocoso, la presencia de vegetación herbácea sin elementos arbóreos, fuertes vientos y bajas temperaturas que se alcanzan durante periodos prolongados a dicha altitud (Coria, 1994). *Gecarcinus planatus* aparentemente se comporta de manera similar que *Gecarcinus lateralis*, el cual es activo sólo cuando la temperatura está por arriba de 18°C (Bliss *et. al.* 1978). La distribución de los cangrejos terrestres se ve limitada por las bajas temperaturas, lo cual no necesariamente involucra una mortalidad masiva, pero puede limitar la estación activa y, por lo tanto, el tiempo para alimentarse, con la consecuente disminución de energía disponible para crecer y reproducirse (Wolcott, 1988). De acuerdo con los registros de la población emergente realizados en el presente estudio, es muy probable que las bajas temperaturas a dicha altitud limiten la actividad y por lo tanto la presencia en la superficie de *G. planatus*, principalmente en invierno.

En el caso de *Gecarcoidea natalis* de isla Navidad, las migraciones anuales con fines reproductivos y el proceso de ecdisis, son variables que también influyen sobre la densidad de cangrejos activos en la superficie (Green, 1997).

La densidad de *G. planatus* observada en isla Socorro (de 3 700 a 8 380 organismos/ha en verano) y la registrada por Jiménez *et al.* (1994) de 755 a 1 645 organismos/ha en invierno, son mucho menores que la registrada para esta especie en el atolón de Clipperton (60 000 organismos/ha) (Ehrhardt y Niauxsat, 1970). Igualmente, son más reducidas que la informada para *G. quadratus* (hasta 60 000 organismos/ha) en el Parque Nacional Corcovado en Costa Rica (Sherman, 2002), que para *Gecarcoidea natalis* (13 000/ha) en isla Navidad, Australia (Green, 1997) y que para *C. guanhumi* al sur de la bahía Biscayne en Florida, E. U. A. (18 500 organismos/ha) (Stephens, 1965).

Altas densidades como las mencionadas pueden alcanzarse en ausencia de depredación intensa y en islas con escasa fauna aviar y de mamíferos (Wolcott, 1988), como en el caso de Clipperton. La abundancia de los cangrejos terrestres en las islas, en contraste con su frecuente escasez en el continente, es ciertamente resultado de la reducida presión de depredación en las islas (Hartnoll 1988). En este caso, la densidad relativamente baja de cangrejos podría ser resultado de la presión de depredación que ejercen las aves como el pedrete enmascarado y el halcón de cola roja (Rodríguez-Estrella *et al.* 1994), así como el gato silvestre (Jiménez *et al.* 1994).

### **Ritmo de emergencia diaria**

La densidad encontrada en cada sitio es un reflejo del ritmo de la actividad locomotora y de emergencia de los cangrejos a lo largo del ciclo de 24 h (Klapow, 1972 *vide in* Palmer, 1974; Green, 1997).

La emergencia diaria de *G. planatus* en los dos ambientes de la isla Socorro (costero y terrestre) mostró dos patrones consistentes. Uno, con dos periodos de máxima actividad en el ambiente costero, y otro con un solo periodo, en el ambiente terrestre.

La emergencia del cangrejo en el ambiente terrestre, restringida a las horas de oscuridad, coincide con lo observado por Palmer (1971) para *G. lateralis* y *Cardisoma guanhumi* en estudios de campo, así como con lo observado por Bliss y Sprague (1958) y Bliss (1960) para *Gecarcinus lateralis*, los cuales muestran un periodo activo durante la noche y uno quiescente durante el día. En el laboratorio, Palmer (1971) observó que en ciclos naturales de luz-oscuridad, el ritmo de actividad locomotora espontánea de *Coenobita clypeatus* Herbst, *Ocypode quadrata* (J. C. Fabricius), *Gecarcinus lateralis* y *Cardisoma guanhumi* ocurrió predominantemente durante la noche y persistió a temperatura constante, tanto en oscuridad como en iluminación constantes a diferentes intensidades, por periodos superiores a los tres meses.

En el caso de *G. planatus*, el ritmo observado con dos periodos máximos de actividad en el ambiente costero podría ser una modificación al patrón observado en el ambiente terrestre. En este aspecto, Aschoff (1966) mencionó que la actividad locomotora también está influenciada por condiciones ambientales, las cuales pueden suprimir o acentuar partes del patrón básico de comportamiento.

Brown (1961), por su parte, expresó que un mecanismo cíclico endógeno puede ser puesto en marcha y modificado adaptativamente para ajustarse a algún patrón de estímulo externo.

Los factores que aparentemente influyen en los cambios de densidad observados a lo largo del día en este estudio, tienen un efecto diferente en la zona costera que en la terrestre.

En el ambiente costero, la temperatura y la humedad relativa medidas directamente en cada sitio mostraron poca variación (Fig. 7), y sólo en 4 de los 12 análisis se encontraron correlaciones significativas entre las variaciones en la densidad del cangrejo y estos dos factores ambientales (Tabla 3). En el ambiente terrestre, los cambios en la densidad estuvieron más asociados con las variaciones de estos dos factores, y en 8 de los 12 análisis de correlación hubo significancia estadística (Tabla 3), posiblemente en el ambiente terrestre la humedad relativa es limitante a nivel microclimático. De hecho, la mayoría de los cangrejos con acceso limitado al agua son nocturnos, lo que sugiere que minimizan la pérdida de agua, forrajeando cuando las tasas de evaporación son mínimas o cuando las condiciones ambientales son favorables (Bliss *et al.*, 1978). Esto podría estar sucediendo con *G. planatus* de isla Socorro en el ambiente terrestre, a diferencia del ambiente costero en donde la humedad relativa es alta prácticamente todo el tiempo, y principalmente en la temporada de lluvias.

La temperatura, por sí sola, no parece ser un factor importante que determine el inicio de la actividad emergente del cangrejo. Palmer (1971) informó que el periodo del ritmo de actividad es virtualmente independiente de la temperatura, temperaturas entre 20 y 30°C no produjeron prácticamente ningún cambio en la duración del periodo de actividad de *G. lateralis*. En el caso de *G. planatus*, aparentemente el factor temperatura tampoco fue determinante. Pittendrigh (1981 *vide in* Reid & Naylor, 1989) expresó que el acoplamiento de ritmos circadianos a ciclos de temperatura es usualmente secundario y suplementario a los ciclos de luz-oscuridad.

En la isla Socorro, la diferencia de dos horas en el periodo de actividad del cangrejo moya durante la temporada lluviosa tanto en el ambiente terrestre (14 h en noviembre vs. 12 horas en julio), como en el costero (23 h en noviembre vs. 21 horas en julio), parece estar asociada con el número de horas de iluminación que recibe la isla en función de la época del año, el cual es menor en noviembre. En el caso de *G. planatus*, esa diferencia parece reflejarse en la duración del periodo de actividad. La luz es



considerada como la señal natural más poderosa capaz de sincronizar los periodos de actividad de los animales diurnos y nocturnos (De la O-Martínez *et al.* 2001; Aschoff, 1966). Palmer (1971) encontró en condiciones experimentales que los cangrejos terrestres sincronizaron la fase activa de sus ritmos con la porción oscura del ciclo luz-oscuridad impuesto, esto es, los ritmos de conducta locomotora espontánea pueden reajustarse a ciclos de luz artificial, inversos o desfásados de los naturales.

La diferencia en los patrones de actividad entre el ambiente costero y el terrestre observada en este trabajo parece estar reflejando la plasticidad conductual del cangrejo (Wolcott, 1988), tal como ocurre con la actividad tanto diurna como nocturna registrada para *G. lateralis* (Bliss *et al.*, 1978), *Cardisoma guanhumi* (Gifford, 1962) y *Gecarcoidea lalandii* (Audy 1950 *vide in* Green, 1997). Dicho patrón parece depender de varios factores ambientales, principalmente la intensidad luminosa, incluyendo la presencia de nubosidad y la temperatura de la superficie y capas sub-superficiales del suelo. Igualmente influyen la temperatura y la humedad relativa del aire, así como la disponibilidad de la cubierta de hojarasca y vegetación para esconderse rápidamente (Bliss *et al.* 1978). Por su parte, Green (1997) agregó que la “inercia filogenética”, las consideraciones fisiológicas, la actividad diaria de depredadores importantes, la ubicación del alimento, las interacciones sociales relacionadas con la repartición del recurso, la reproducción y los ritmos locomotores circadianos, son factores, que influyen en la plasticidad conductual de los cangrejos. En el caso de *G. planatus*, los patrones de actividad diaria, particularmente en el ambiente terrestre, también se ven afectados por la estructura de la vegetación, en cuanto a altura, densidad y dominancia (Jiménez *et al.* 1994).

Hennig (1975b *vide in* Bliss *et al.* 1978) descubrió que una población de *C. guanhumi* al norte de Colombia en un área sombreada en la Boca del Río Buritaca, modificaba su fase de actividad de acuerdo con las condiciones ambientales. Ante temperaturas moderadas y abundante humedad, así como luz tenue, la especie mostró actividad fuera de su galería en un patrón con dos picos, semejante a lo observado en el ambiente costero para *G. planatus* en isla Socorro. Sin embargo, no se mencionan los factores que pudieran estar causando el descenso de la actividad del cangrejo durante la noche. Por ello se plantean las siguientes dos hipótesis:

1) Es posible que a nivel del mar el efecto de la marea sea un factor físico adicional que influya en el patrón de emergencia. La población de *G. planatus* mostró cierta asociación con la marea de manera desfasada, según se observa en las figuras 18 y 19, y probablemente la población modifique su patrón de actividad de acuerdo con la marea, pudiendo corresponder la máxima actividad al periodo en el que la marea está en un nivel intermedio. Durante este periodo, los cangrejos pueden emerger para buscar el alimento dejado por las mareas altas, tal como sucede con *G. planatus* en el atolón de Clipperton (Ehrhardt y Niauxsat, 1970). El carácter modificable del patrón de actividad se apoya en el planteamiento de Naylor (1960 y 1961, *vide in* Palmer, 1974) quien expresó que la carencia de un componente mareal en la conducta locomotora persistente de *G. lateralis* (Bliss, 1960; Palmer, 1971), *Carcinus maenas* (Naylor 1960, *vide in* Barnwell, 1966) y *C. mediterraneus* de hábitats esencialmente no mareales, no necesariamente significa que estén desprovistos de esta capacidad. Naylor (1960 *vide in* Barnwell, 1966) demostró con *C. maenas*, que el ritmo mareal de los cangrejos de hábitat mareal, puede ser suprimido manteniendo a estos cangrejos en un acuario no mareal por cuatro semanas.

2) La baja actividad nocturna en el ambiente costero de *G. planatus* podría ser interpretada como una respuesta a la presión de depredación que seguramente esta ejerciendo el pedrete enmascarado *Nyctanassa violacea gravirostris* que habita en la isla. Así ocurre en el caso del cangrejo rojo *Gecarcoidea natalis* Pocock en isla Navidad, cuya actividad forrajera y migratoria es casi exclusivamente diurna debido a la depredación nocturna por parte del cangrejo ermitaño *Birgus latro* (L.) (Hicks, 1985 *vide in* Wolcott, 1988).

### **Estructura del hábitat**

Tanto en el ambiente costero como en el terrestre, *G. planatus* se encontró habitando en galerías verticales y horizontales bien drenadas, al igual que en el atolón de Clipperton (Niauxsat y Ehrhardt, 1968) y que *G. lateralis* en Bermuda (Wolcott y Wolcott, 1982), en cambio en Florida *C. guanhumi* presenta galerías con un lecho acuoso permanente (Gifford, 1962; Herreid y Gifford 1963).

La forma tan variada de las galerías observadas en isla Socorro refleja la compleja topografía y la diversidad de la vegetación con respecto a la altitud. En contraste, en el atolón de Clipperton, dada su

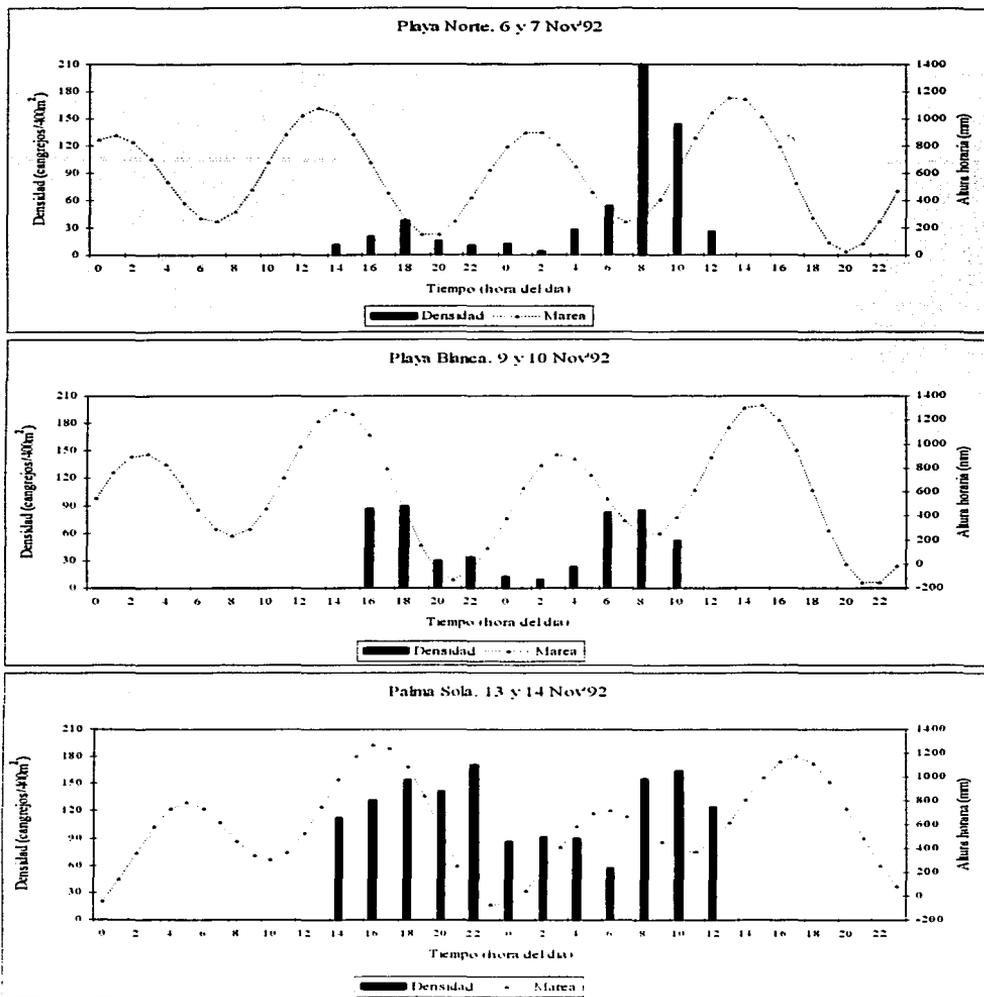


Figura 18. Densidad de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* y predicción de la marea en el ambiente costero de la isla Socorro en el otoño. Fuente: UNAM, CICESE, NOAA.

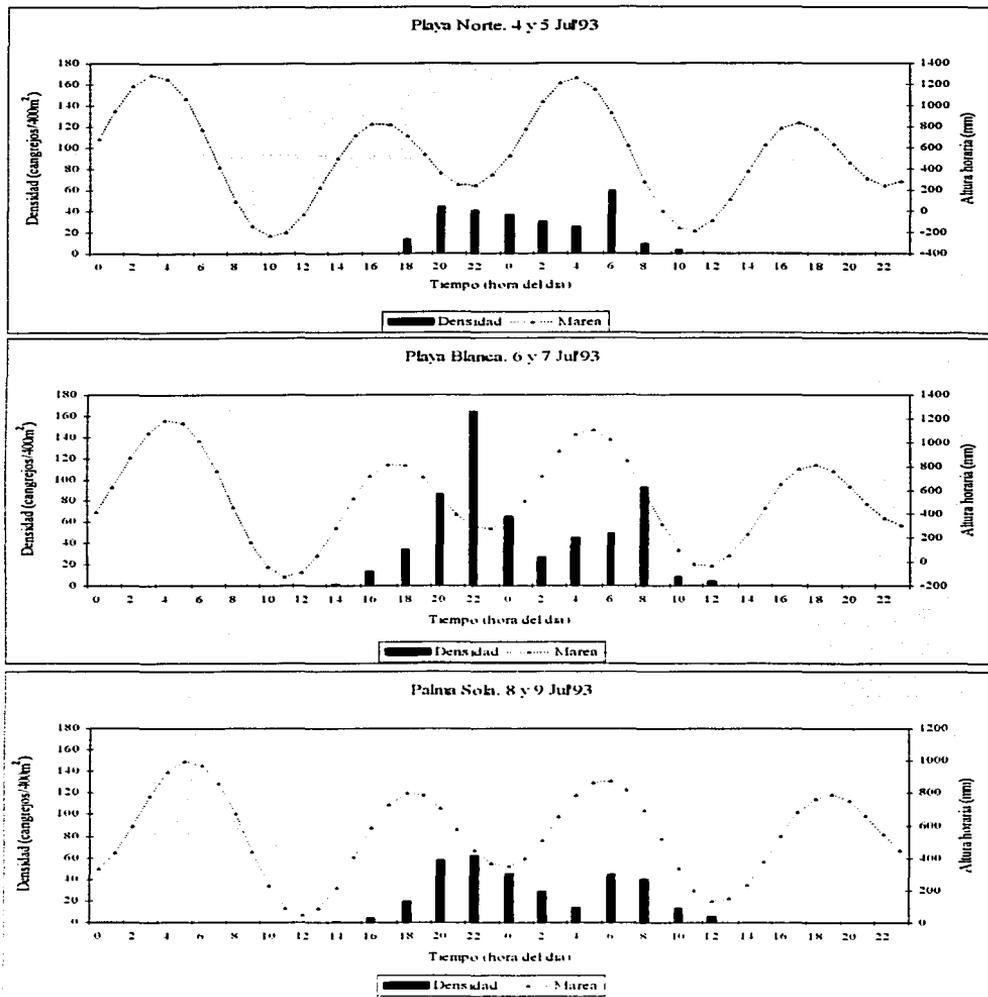
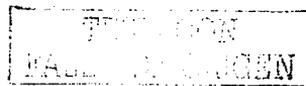


Figura 19. Densidad de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* y predicción de la marea en el ambiente costero de la isla Socorro en el verano. Fuente: UNAM, CICESE, NOAA.

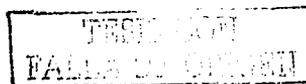


topografía plana, sólo se describen galerías horizontales en cinco hábitats diferentes (Niaussat y Ehrhardt, 1968). Semejante a lo registrado para la población de cangrejos de Clipperton, las galerías estuvieron habitadas en su mayoría por organismos adultos, principalmente machos, mientras que las pocas hembras que se observaron, fueron encontradas profundamente enterradas (Niaussat y Ehrhardt, 1968).

En la isla Socorro, las galerías de cangrejos jóvenes (de 30 a 35 mm de longitud del caparazón) tuvieron pendientes pronunciadas, coincidiendo con lo que señaló Fellows (1966 citado en Vannini, 1980), quien expresó que la pendiente del refugio depende del peso del cangrejo y del tipo de sustrato, siendo el túnel más horizontal a medida que se incrementa el peso del cangrejo y/o la adherencia del sustrato. En el caso de los cangrejos juveniles (menores de 25 mm de longitud del caparazón), estos, en lugar de construir una galería, se refugian más frecuentemente entre la vegetación y la hojarasca.

El número máximo de galerías encontrado en el ambiente costero en el presente trabajo (440/100 m<sup>2</sup>), fue mayor que el estimado por Herreid y Gifford (1963), quienes registraron 7500 galerías/acre (185 galerías/100 m<sup>2</sup>) para *C. guanhumi*. Seguramente la complejidad estructural del hábitat en el ambiente costero dada por la topografía, el carácter protegido de algunas ensenadas, la naturaleza arcillo-arenosa del suelo y la presencia de vegetación herbácea, arbustiva y arbórea, dictaron la disponibilidad de refugios, la cual, como informó Beck (1997), puede afectar a la población y la estructura de la comunidad en muchos sistemas. En el caso de *G. lateralis* en Bermuda los machos construyen numerosas galerías cerca de la costa durante la época de reproducción para asegurar el contacto entre parejas receptivas (Wolcott y Wolcott, 1982). Un número mucho menor de galerías se registró en el ambiente terrestre (hasta 36 galerías/100 m<sup>2</sup>), semejante a lo que Jiménez *et al.* (1994) informaron para *G. planatus* en el bosque (28 galerías/100 m<sup>2</sup>).

Existe la posibilidad de realizar estimaciones de densidad de organismos a partir del número de galerías para una determinada área, cuando cada entrada corresponde a una galería y en ella habita un solo organismo, como sucede con *Gecarcoidea natalis* en la isla Navidad (Green, 1997). En el caso



de *G. planatus* el número variable de entradas por galería construida, dificulta dichas estimaciones, ya que en el ambiente costero se observaron de 1 a 3 entradas por galería y en el terrestre de 1 a 2.

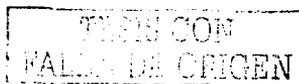
En el atolón de Clipperton, *G. planatus* excava sus galerías en arena coralina, las cuales usualmente permanecen húmedas y de aquí parten los cangrejos para visitar las aguas salobres de la laguna (Niaussat y Ehrhardt, 1971 *vide in* Hartnoll, 1988). En la isla Socorro no se observó arena coralina como tal, sino sólo un sustrato de pedacera de coral en el ambiente costero conformado por fragmentos de mayores dimensiones que seguramente dificultan la construcción de galerías.

### **Espectro trófico**

La dieta de *Gecarcinus planatus* estuvo conformada principalmente por materia vegetal en un 52.2%, por material animal en un 1.4% y por un 46.4% de detrito animal o vegetal.

Los árboles de *Guettarda insularis* y *Bumelia socorrensis* parecen ser las principales fuentes alimentarias del cangrejo (Jiménez *et al.* 1994), así como *Psidium socorrense* y *Prunus* (obs. pers.), en las áreas en donde están presentes.

Los altos valores de importancia relativa obtenidos en las tres épocas de muestreo para el detrito y los tallos no leñosos, indican que la población está utilizando la misma fuente alimentaria. La presencia de detrito como el componente de mayor importancia relativa en el espectro alimentario puede ser reflejo del carácter omnívoro de la especie (Ehrhardt y Niaussat, 1970; Gilchrist, 1988), de hecho, en el ambiente costero los cangrejos moya fueron observados comiendo peces muertos, heces fecales, cangrejos vivos de menor tamaño del género *Grapsus* y tortugas marinas jóvenes. Este carácter omnívoro es similar al de *G. lagostoma* Milne Edwards en la isla brasileña de Trinidad, el cual come además plumas, huesos, papel y algas calcáreas, entre otros componentes alimentarios (Fimpel, 1975 *vide in* Bliss *et al.* 1978). En el ambiente terrestre, al cangrejo moya se le observó consumiendo frutos maduros en cierto grado de descomposición, así como hojarasca húmeda y detrito. Cundell *et al.*, 1979 (*vide in* Wolcott, 1988) menciona que con el "detrito viejo" está asociado un incremento de nitrógeno aportado por los microorganismos descomponedores. Así, el consumo de material parcialmente degradado puede ser utilizado para cubrir los requerimientos



nutricionales de la especie. Las heces de los vertebrados son otra fuente rica en nitrógeno (Wolcott, 1988).

Posiblemente el material animal como fuente alimentaria esté subestimado debido a la tasa diferencial de digestión de los componentes de la dieta (Hyslop, 1980). Los cangrejos bien podrían estar alimentando de invertebrados de cuerpo blando como los oligoquetos, pero dado que son componentes de rápida digestión, no alcanzan a ser registrados como tales en los análisis del contenido estomacal. La presencia de exoesqueletos de artrópodos en el contenido estomacal evidencia de manera parcial el consumo de material animal.

Jiménez *et al.* (1994) mencionaron que los cangrejos moyos no consumen semillas. En este trabajo, la presencia de semillas en dos contenidos estomacales, aunque en un porcentaje bastante bajo, sugiere que éstas sí pueden formar parte de la dieta o en última instancia ser elementos accidentales.

En general, no se encontraron diferencias apreciables en la composición de la dieta entre cangrejos de diferente talla o sexo. Igualmente, tampoco se observaron diferencias entre el ambiente costero y terrestre, excepto por algunos casos aislados.

Con base en lo anterior, dadas las proporciones de material alimentario y las observaciones realizadas *in situ*, puede afirmarse que el cangrejo moyo se comporta como una especie omnívora, detritófaga y oportunista en la isla Socorro.

### **Aspectos reproductivos**

#### Talla mínima de madurez

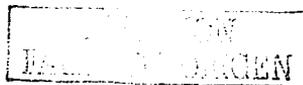
A partir de los 35 mm de longitud del caparazón (44 mm de ancho), el 50 % de los organismos mostró signos de máximo desarrollo gonádico, lo cual para efectos de una posible explotación del recurso puede considerarse como la talla mínima. Esta talla es similar a la registrada por Taissoun (1974) para las hembras de *C. guanhumí*, las cuales pueden alcanzar su madurez sexual en cualquier tamaño por arriba de los 35 mm, y a los 50 mm participar en su primer desove. El cangrejo rojo *Gecarcoidea natalis* en isla Navidad alcanza su madurez sexual a los casi 40 mm de ancho del caparazón (<http://www.christmas.net.au/parks/crabs/>), menor que la observada para *G. planatus* en este trabajo.

Niaussat y Ehrhardt (1968) informaron que la época reproductiva de *G. planatus* es típicamente estacional, dependiendo de la temporada lluviosa, y en general ocurre de julio a septiembre. En la isla Socorro se observaron parejas copulando y hembras ovadas únicamente en el ambiente costero durante mayo, junio y julio. Es posible que la época reproductiva se inicie desde marzo, pues en este mes se registró un mayor número de hembras con gónadas maduras ( $V_1S_3$ ).

Bright (1966) mencionó que los gecarcinidos pueden vivir en áreas sin una fuente de agua por varios meses, pero deben regresar al mar para propósitos de reproducción, realizando migraciones anuales durante abril, mayo y junio. En el caso de *G. planatus*, no fueron observadas migraciones anuales y tampoco existen reportes al respecto, sin embargo, la observación de varias parejas apareándose a 760 m de altitud (Jiménez *et al.* 1994), el registro de hembras con actividad vitelogenética en etapa  $V_1S_3$  a los 800 msnm de altitud y la presencia de hembras ovígeras sólo en el ambiente costero, sugieren la migración de éstas desde el ambiente terrestre hasta el litoral con el fin de liberar las larvas en el mar. Gifford (1962) informó que la distancia recorrida para la migración de desove en el sur de Florida, rara vez es mayor de 5 kilómetros. En la isla Socorro el cangrejo moho se ha observado hasta 8 km tierra adentro, por lo que es posible un desplazamiento como el que mencionó Gifford (1962). El cangrejo moho pudiera tener estrategias con movimientos migratorios rápidos y orientados hacia el mar, posiblemente por la mayor brillantez del mar en comparación con la tierra, semejantes a las desarrolladas por *G. lateralis* en Bermudas (Wolcott y Wolcott, 1982). En el atolón de Clipperton, la migración reproductiva de *G. planatus* hacia el mar está altamente sincronizada con los ciclos lunares y estacionales (Niaussat y Ehrhardt, 1968).

#### Fecundidad

El número promedio de huevos por hembra ( $115\ 740 \pm 35\ 637$ ) registrado para *G. planatus* en la isla Socorro se encuentra entre los valores mencionados por Klassen (1975 *vide in* Wolcott, 1988) para *G. lateralis* en Colombia, entre 19 000 y 109 000 huevos, y aquellos reportados para *Cardisoma guanhumi* (20 000 – 1 200 000 huevos) dependiendo del tamaño de la hembra (Gifford, 1962). En el presente trabajo no se observó una correlación clara entre la fecundidad y la talla.



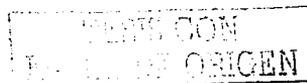
### **Presencia de parásitos**

La mayor prevalencia e intensidad de parásitos registrada para *G. (Johngarthia) planatus* en el ambiente costero podría estar asociada a las menores fluctuaciones de la temperatura ambiental que prevalecen en este ambiente (Fig. 7). La temperatura es un factor importante que se relaciona de manera inversa con el tiempo de desarrollo de las etapas larvarias, por lo menos para el acantocéfalo *Polymorphus marilis* (Tokeson y Holmes, 1982). Algo semejante puede ocurrir en el caso de la humedad relativa (Fig. 7), ya que en la costa hay un aporte constante de humedad. Este aporte propicia, por un lado, un ambiente menos hostil para el cangrejo y consecuentemente para el parásito, que aquél de los cangrejos que viven en el ambiente terrestre. Por otra parte, este ambiente húmedo puede permitir la sobrevivencia del parásito en etapa de huevo después de haber sido defecado por el hospedero.

Así mismo, esta mayor prevalencia e intensidad de infección puede estar asociada con el hábitat del hospedero definitivo, que en este caso pudiera ser el pedrete enmascarado *Nyctanassa violacea gravirostris* que se distribuye principalmente en la costa hasta los 25 metros sobre el nivel del mar (Rodríguez-Estrella *et al.* 1994).

El hecho de que los cangrejos grandes tiendan a estar más parasitados que los pequeños y que exista una correlación significativa entre el número de cistacantos y la talla de los cangrejos parasitados, podría estar relacionado con la ingestión de alimento conteniendo parásitos y la acumulación de éstos en la cavidad celómica a lo largo de su vida. Además, la menor velocidad de desplazamiento en los cangrejos de mayor tamaño observada durante las capturas posiblemente favorece su depredación por el hospedero definitivo y por lo tanto la transmisión del parásito a éste.

El incremento de la parasitosis en los machos comparado con las hembras puede deberse a diferencias en el comportamiento reproductivo. En la isla Clipperton ambos sexos de *G. planatus* migran a la orilla donde ocurre el apareamiento, los machos entonces regresan a la isla adentro mientras que las hembras permanecen "escondidas" adentro de sus galerías, hasta que los huevos maduran y las larvas zoea son liberadas en el mar (Niaussat y Ehrhardt, 1968), por lo que los machos tienen periodos de alimentación más frecuentes y tienden a ser infestados por este parásito.



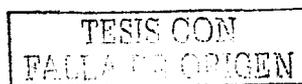
Considerando que estos cangrejos forman parte importante de la dieta del pedrete enmascarado, es probable que este vertebrado sea el hospedero definitivo del acantocéfalo *Arhythmorhynchus* sp. Otras especies de acantocéfalos de la familia Polymorphidae se han registrado como parásitos de aves del género *Nyctanassa* que presentan hábitos alimentarios similares a los descritos para el pedrete enmascarado (Petrochenko 1958).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

---

## CONCLUSIONES

- La distribución de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* en la zona estudiada de la isla Socorro ocurrió desde la zona intermareal hasta los 1050 msnm y se vió limitada por las zonas de suelos compactados del tipo luvisol crómico y órico, con alta pedregosidad y ausencia de vegetación.
- La mayor densidad de cangrejos (335/400 m<sup>2</sup>) ocurrió en el verano en el ambiente terrestre, donde predomina el bosque de zapotillo-guayabillo entre los 600 y 900 msnm.
- Las variaciones en la densidad a lo largo de 24 horas mostraron un periodo máximo durante la noche en el ambiente terrestre y dos periodos en el ambiente costero, uno en la mañana y otro al atardecer. En el ambiente costero el patrón observado fue una respuesta al constante aporte de humedad, a la reducida fluctuación de la temperatura ambiental y posiblemente a la actividad diaria de su principal depredador y al efecto de las mareas.
- *G. planatus* ocupó una amplia variedad de hábitats, construyendo galerías verticales y horizontales de diferentes dimensiones y formas, cuya distribución espacial dependió de la configuración del sustrato y el tipo de vegetación.
- *G. planatus* se comportó como una especie omnívora, detritófaga y oportunista, de gran importancia en la trama trófica ya que desintegra y reincorpora nutrientes al suelo.
- La talla mínima de madurez gonádica fue de 35 mm de longitud del caparazón (44 mm de ancho), a partir de la cual aumenta la frecuencia de hembras maduras sexualmente. El número promedio de huevos por hembra fue de 115 700.
- Se registró por primera vez al cangrejo *G. (Johngarthia) planatus* como hospedero intermediario, parasitado por larvas del acantocéfalo *Arhythmorhynchus* sp de la familia Polymorphidae.



---

## RECOMENDACIONES

Considerando que entre los factores de variabilidad que afectan la densidad poblacional están los ciclos climáticos, los estacionales y los locales, se hace necesario realizar trabajos de más largo plazo para caracterizar su efecto. Así mismo, es conveniente registrar las migraciones anuales con fines reproductivos y el aislamiento para realizar el proceso de ecdisis, como variables que influyen sobre la densidad de cangrejos activos en la superficie.

Es necesario probar experimentalmente el carácter endógeno del patrón de actividad observado en el ambiente costero, el cuál parece ser una adaptación a las condiciones ambientales que prevalecen dando como resultado un patrón con dos periodos de actividad.

La posibilidad de estimar la densidad poblacional del cangrejo a partir de la estimación del número de galerías plantea la necesidad de un estudio sistemático sobre el porcentaje de ocupación de éstas.

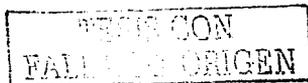
También es necesario realizar un estudio más profundo sobre el espectro trófico, para determinar si es real la ausencia de diferencias entre sexos y tallas.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

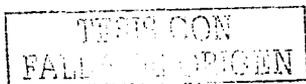
---

## LITERATURA CITADA

- Ache, B. W. 1982. Chemoreception and thermoreception: 369-398. *In*: Atwood, H. L. and D. C. Sandeman (Eds). Structure and Function. The Biology of Crustacea. Academic Press, New York.
- Adem, J., E. Cobo, L. Blásquez, F. Miranda, A. Villalobos, T. Herrera, B. Villa y L. Vázquez. 1960. La Isla Socorro. Archipiélago de las Revillagigedo. Monog. Inst. Geofísica/2. U. N. A. M. México. 234 p.
- Adiyodi, R. G. 1988. Reproduction and development:139-185. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds). Biology of the Land Crabs. Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Armitage, P. and G. Berry. 1994. Statistical methods in medical research. 3<sup>rd</sup>. Blackwell Scientific Publications. Oxford. England. 620 p.
- Aschoff, J. 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, 47(4):657-662.
- Bagenal, T. 1978. Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. 3<sup>rd</sup>. ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford. England. 365 p.
- Barnwell, F. H. 1966. Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crab (genus *Uca*) from the Woods Hole region. *Biol. Bull.* 130(1):1-7.
- Beck, M. W. 1997. A test of the generality of the effects of shelter bottlenecks in four stone crab populations. *Ecology*, 78(8):2487-2503.
- Bliss, D. E. 1960. Locomotor activity of land crabs during the premolt period. *Science* 132:145-147.
- Bliss, D. E. and P. C. Sprague. 1958. Diurnal locomotor activity in *Gecarcinus lateralis*. *Anat. Rec.* 132:416-417.
- Bliss, D. E. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. *Am. Zoologist*, 8:355-392.
- Bliss, D. E. 1990. Shrimps, Lobsters and Crabs. Their fascinating life story. Columbia University Press. New York. 242 p.

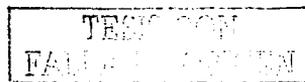


- Bliss, D. E., J. van Montfrans, M. van Montfrans and J. R. Boyer. 1978. Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fréminville) in Southern Florida. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 160:111-152.
- Brattstrom, B. H. 1990. Biogeography of the Isles Revillagigedo, Mexico. Jour. Biogeography, 17:177-183.
- Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw-Hill. Stanford. 475 p.
- Bright, D. B. 1966. The land crabs of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 14(2):183-203.
- Bright, D. B. and C. L. Hogue. 1972. A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of the arthropod symbionts and burrow associates. Los Angeles County. Nat. Mus. Contrib. in Science. 220:1-60.
- Brower, J. E. and J. H. Zar. 1978. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Co. Pub. Dubuque, Iowa. 194 p.
- Brown, F. A. Jr. 1961. Physiological rhythms: 401-430. In: Waterman, T. H. (Ed). The Physiology of Crustacea. II. Sense organs, integration and behavior. Academic Press. London. 681 p.
- Bryan, W. B. 1976. A basalt-pantellerite association from Isle Socorro, Isles Revillagigedo, Mexico: 75-91. In: Aoki, H. and S. Izuka (Eds). Volcanoes and Tectonosphere, Tokyo, Tokai. Univ. Press. 370 p.
- Chiappa, X. 1988. Consideraciones bioecológicas sobre la alimentación, crecimiento, hábitos alimenticios y contenido calórico de la dieta de las poblaciones de anchoveta *Engraulis mordax* Girard, localizadas en las costas occidentales de Baja California. Tesis de grado. U. N. A. M. - I. C. M. y L.
- Coria, B. R. 1994. Climatología: 55-62. In: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Páb. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S., México. 359 p.
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 379 p.
- De la O-Martínez, I. R. Espinola, L. Valadez, M. A. Verde y B. Fuentes. 2001. ¿Existe ritmo circadiano en los acociles que habitan cavernas? Rev. Salud Pública y Nutrición. Ed. Especial

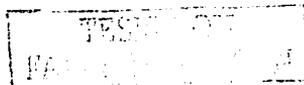


No. 2. XLIV Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. 26-30 agosto. Monterrey, N. L. México.

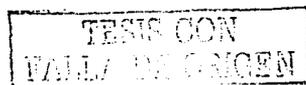
- Edney, E. B. 1960. Terrestrial adaptations: 367-388. *In*: Waterman, T. H. (Ed). The Physiology of Crustacea. I. Metabolism and growth. Academic Press. London. 670 p.
- Ehrhardt, J. P. 1968. Recensement en 1968 de la population de *Gecarcinus planatus* Stimpson sur l'ilôt de Clipperton. Rapport particulier ronéotypé n° 40, Bio-Eco., C. R. S. S. A. Paris. 9 p.
- Ehrhardt, J. P. et P. Niaussat. 1970. Ecologie et physiologie du brachyoure terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson (D'après les individus de l'atoll de Clipperton). Div. Biol. Gen. Ecol. du C. R. S. S. A. Muséum National d'Histoire Naturelle 57. Paris: 41-54.
- Galina, T. P., S. Álvarez y A. Ortega-Rubio. 1994. Aspectos ecológicos de la herpetofauna: 185-197. *In*: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Púb. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz. B. C. S., México. 359 p.
- Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the brachyuran crustacea. Symposium: The Biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Syst. Zool. 9(3-4):105-123.
- Garth, J. S. 1992. The brachyuran crabs of the Revillagigedo islands, Colima, Mexico, with remarks on insular endemism in the eastern tropical Pacific. Proc. San Diego Soc. Nat. Hist., 24:1-6.
- Gifford, C. A. 1962. Some observations on the general biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Latreille), in South Florida. Biol. Bull. 123(1):207-223.
- Gilchrist, S. L. 1988. Appendix: Natural histories of selected terrestrial crabs: 382-390. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds). Biology of the Land Crabs. Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Govoni, J. J., D. E. Hoss and A.J. Chester. 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus* and *Micropogonias undulatus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13: 189-199.
- Green, P. T. 1997. Red crabs in rain forest on Christmas Island. Indian Ocean: activity patterns, density and biomass. Jour. Trop. Ecol. 13: 17-38.



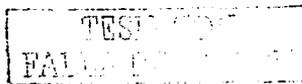
- Greenaway, P. 1988. Ion and water balance: 211-248. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds). *Biology of the Land Crabs*. Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Greenaway, P. and S. M. Linton. 1995. Dietary assimilation and food retention time in the herbivorous terrestrial crab *Gecarcoidea natalis*. *Physiological Zoology* 68(6):1006-1028.
- Hartnoll, R. G. 1988. Evolution, systematics, and geographical distribution. 6-54. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds). *Biology of the Land Crabs*. Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Hartnoll, R. G. 1988. Growth and molting. 186-210. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds) *Biology of the Land Crabs*. Burggren and McMahon (eds.) Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Hernández, J. L., I. López y P. Sosa. 1986. Fauna carcinológica insular de México. I. Crustáceos, estomatópodos y decápodos de la Isla Clarión. 183-250. *In*: *Biología Marina. Inv. Ocean./B. Vol. III (1)*. Secretaría de Marina. México. 273 p.
- Hernández, J. L. y L. A. Martínez. 1992. Notas acerca de la distribución de los estomatópodos y decápodos de aguas someras de Isla Clarión. Archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 19:1-6.
- Herreid, C. F. 1963. Observations on the feeding behavior of *Cardisoma guanhumi* (Latreille) in southern Florida. *Crustaceana* 5(3):176-180.
- Herreid, C. F. and C. A. Gifford. 1963. The burrow habitat of the land crab, *Cardisoma guanhumi* (Latreille). *Ecology*, 44(4):773-775.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17:411-429.
- Jiménez, C., A. Ortega, S. Álvarez and G. Arnaud. 1994. Ecological aspects of the land crab *Gecarcinus planatus* (Decapoda: Gecarcinidae) in Socorro island, Mexico. *Biol. Conserv.* 69:9-13.
- Jiménez, M. L., A. Tejas y R. Aguilar. 1994. Los artrópodos terrestres: 153-183. *In*: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo*.



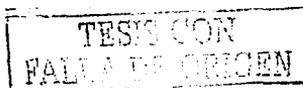
- México. Púb. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S., México. 359 p.
- Jiménez, M. L., J. Llinas, G. Arnaud y A. Ortega. 1994. Aspectos ecológicos del cangrejo terrestre (*Gecarcinus planatus*): 143-152. In: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Púb. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S., México. 359 p.
- Kensler, C. B. 1968. Notes on fecundity in the marine spiny lobster *Jasus edwardsii* (Hutton) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). New Zealand Jour. Mar. Freshwat. Res. 2(1):81-89.
- León de la Luz, J. L., A. B. Solís-Cámara, R. Coria y J. Cancino. 1994. Asociaciones vegetales: 115-141. In: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Púb. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, B. C. S., México. 359 p.
- Levin, G. and R. Morán. 1989. The vascular flora of Socorro Island, Mexico. San Diego Soc. Nat. Hist. 16:1-71.
- Lynch, M. J.; S. S. Raphael; L. D. Mellor; P. D. Spare y M. J. H. Inwood. 1984. Métodos de Laboratorio. 2ª ed. Interamericana. Mexico. 1522 p.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press. New Jersey. U. S. A. 203 p.
- Mandujano, S. 1994. Conceptos generales del método de conteo de animales en transecto. Ciencia 45(3):203-211.
- Manrique, C. A. 1981. Two new records for land crabs in the Gulf of California (Brachyura, Gecarcinidae). Notes and News. Crustaceana 41(2):216-217.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris and G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in Parasitology (Report of an *ad hoc* committee of the American Society of Parasitologists). J. Parasitol. 68(1):131-133.



- Miranda, F. 1960. VI Vegetación: 129-152. *In*: Adem, J., E. Cobo, L. Blásquez, F. Miranda, A. Villalobos, T. Herrera, B. Villa y L. Vázquez (Eds). La Isla Socorro. Archipiélago de las Revillagigedo. Monog. Inst. Geofísica/2. U. N. A. M. México. 234 p.
- Niaussat, P. et J. P. Ehrhardt. 1968. Quelques aspects de l'éthologie du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson. Rapport particulier ronéotypé n° 39, Bio-Eco. C. R. S. S. A. Paris. 23 p.
- Ortega, A., A. Castellanos, G. Arnaud, Y. Maya, R. Rodríguez, J. L. León, J. Cancino, C. Jiménez, J. Llinas, S. Álvarez, P. Galina, A. Breceda, E. Troyo, F. Salinas, S. Díaz, R. Servín, H. Romero, A. Rodríguez y R. Coria. 1992. Recursos naturales de la Isla Socorro, Revillagigedo, México. *Ciencia*, 45:175-184.
- Palmer, J. D. 1971. Comparative studies of circadian locomotory rhythms in four species of terrestrial crabs. *Am. Mid. Nat.* 85(1):97-107.
- Palmer, J. D. 1974. Biological clocks in marine organisms: The control of physiological and behavioral tidal rhythms. John Wiley & Sons. New York. 173 p.
- Petrochenko, V. I. 1958. Acanthocephala of domestic and wild animals. Vol. II. Moscow. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Vsesiuznoe Obschestvo Gelmintologov. 435 p.
- Rathbun, M. J. 1918. The grapsoid crabs of America. Smithsonian Institution. United States National Museum. Bull.97. Washington. 445 p.
- Reid, D. G. and E. Naylor. 1989. Are there separate circatidal and circadian clocks in the shore crab *Carcinus maenas*? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52:1-6.
- Rodríguez-Estrella, R., L. Rivera y E. Mata. 1994. Avifauna Terrestre: 199-222. *In*: Ortega, R. A. y A. Castellanos (Eds). La Isla Socorro. Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. México. Pú. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. S. C., La Paz, B. C. S., México. 359 p.
- Sherman, P. M. 2002. Effects of land crabs on seedling densities and distributions in a mainland neotropical rain forest. *Jour. Trop. Ecol.* 18:67-89.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2<sup>nd</sup> Ed. W. H. Freeman and Company. San Francisco. U. S. A. 429-445.



- Stephens. W. M. 1965. Land crabs. *Sea Frontiers*, 11(4):194-201.
- Taissoun. N. E. 1974. El cangrejo de tierra *Cardisoma guanhumí* (Latreille) en Venezuela. Distribución, Ecología, Biología, Evaluación Poblacional. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico CONDES. Univ. Zulia. Maracaibo-Venezuela. 50 p.
- Tavares. M. S. 1991. Cladistic Analysis and Classification of the Gecarcinidae (Crustacea:Brachyura). *Memoirs of the Queensland Museum*. Vol. 31:213. Proceedings of the 1990 International Crustacean Conference, Brisbane, Australia.
- Tokeson. J. P. E. and J. C. Holmes. 1982. The effects of temperature and oxygen on the development of *Polymorphus marilis* (Acanthocephala) in *Gammarus lacustris* (Amphipoda). *J. Parasitol.* 68(1):112-119.
- Vannini, M. 1980. Burrows and digging behaviour in *Ocypode* and other crabs (Crustacea Brachyura). *Monitore Zoologico Italiano*. N. S. Suppl. XIII(2):11-44.
- Williams. A. B., L. A. Abele, D. L. Felder, H. H. Hobbs, Jr., R. B. Manning, P. A. McLaughlin and I. Pérez-Farfante. 1989. Common and Scientific Names of Aquatic Invertebrates from the United States and Canada: Decapod Crustaceans. *Am. Fish. Soc. Special Pub.* 17. Bethesda, Maryland, U. S. A. 77 p.
- Wolcott. T. G. 1988. Ecology: 55-96. *In*: Burggren, W. W. and B. R. McMahon (Eds). *Biology of the Land Crabs*. Cambridge Univ. Press. New York. 479 p.
- Wolcott. T. G. and D. L. Wolcott. 1982. Larval loss and spawning behavior in the land crab *Gecarcinus lateralis* (Freminville). *Jour. Crust. Biol.* 2(4):477-485.
- Yamaguti. S. 1963. *Systema Helminthum*. Vol. V. Acanthocephala. Interscience. New York. U. S. A. 423 p.



---

## ANEXOS

Anexo 1. Análisis de DEVIANZA (modelo lineal generalizado) de la densidad de cangrejos (organismos/400m<sup>2</sup>) vs. la altitud (msnm) y la época del año.

Fuente de variación	Devianza ( $\chi^2$ )	Gl	Probabilidad
Altitud	55.16	2	<0.0001
Época del año	132.20	3	<0.0001
Altitud*Época	8.22	6	0.2227 ns
Residual	38.99	36	

ns = no significativo

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Anexo 2. Fecundidad de *Gecarcinus (Johngarthia) planatus* por sitio y fecha de colecta en la isla Socorro.

	Sitio	Fecha de colecta	Longitud caparazón (mm)	Ancho caparazón (mm)	Peso hembra (g)	Peso masa ovígera (g)	Promedio del número de huevos/g	Fecundidad (huevos por hembra)
1	Playa Blanca	jul'93	50.9	64.4	82.8	3.9	29807	116246
2	Palma Sola	jul'93	53	67.0	92.5	10.3	13000	133900
3	Playa Blanca	may'91	53	67.0	93.7	4.7	17065	80206
4	Palma Sola	jul'93	54.4	68.8	99.1	11.9	12340	146846
5	Palma Sola	jul'93	55.4	70.1	103.9	7	10800	75600
6	Palma Sola	jul'93	55.6	70.3	104.9	9.3	9980	92814
7	Palma Sola	jul'93	55.9	70.7	106.4	11.2	16020	179424
8	Palma Sola	jul'93	56.7	71.7	110.5	10.8	9850	106380
9	Palma Sola	jul'93	57.4	72.6	114.1	9.2	10800	99360
10	Playa Blanca	jul'93	57.8	73.1	122.2	5.4	27475	148365
11	Palma Sola	jul'93	58	73.3	117.3	14.9	10190	151831
12	Playa Blanca	may'91	58.7	74.2	128.1	3.9	21630	84357
13	Playa Blanca	may'91	59.1	74.7	130.8	5.6	19855	111188
14	Palma Sola	jul'93	59.3	75.0	124.3	4	19500	78000
15	Playa Blanca	jul'93	59.5	73.2	133.5	2.7	30343	81925
16	Playa Blanca	may'91	60.1	76.0	137.6	5	39655	198275
17	Playa Blanca	may'91	60.2	76.1	138.4	7	17675	123725
18	Palma Sola	jul'93	62.4	78.9	142.1	8.6	10260	88236
19	Playa Norte	jul'93	62.9	79.5	158.2	4.8	21330	102384

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN