

Cambios en los hábitos alimentarios de *Callinectes arcuatus* (Crustacea: Decapoda) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica

Ana I. Dittel¹

Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

¹ Present address: University of Delaware, College of Marine Studies, Lewes, Delaware, 19958, E.U.A.

(Rec. 2-III-1993. Acep. 10-VIII-1993)

Abstract: Diets of the crab *Callinectes arcuatus* were investigated in the Gulf of Nicoya, Costa Rica from February to November 1991. Foregut contents of 556 specimens collected from five stations along the west side of Isla Chira were examined. Twelve main food categories were identified. Crustaceans constituted 29% of the diet while mussels such as *Mytella guyanensis* and other bivalves represented 18%. Gastropods, ophiuroids and plant material were also present but not as common. Significant differences were observed in the main food categories with respect to station and season. A positive interaction between station and season suggests that changes in diet are related to changes in the availability of prey at the different locations and times of year. No significant differences in diets were found among individuals of different molt stages and size classes. The percentage of crabs with empty stomachs increased from premolt to advanced premolt stage. About 50% of the crabs in advanced premolt stage had empty stomachs while only 5% had full stomachs. On the other hand, crabs in intermolt stage had the highest percentages of almost full and full stomachs. Less than 20% had empty stomachs.

Key words: *Callinectes*, diet, ontogeny.

Los crustáceos decápodos incluyen un gran número de depredadores voraces con capacidad de influir en los patrones de distribución y abundancia de otras especies en comunidades bentónicas estuarinas (Ropes 1968, Seed 1969, Virnstein 1977). Estudios en zonas templadas han demostrado que cangrejos como el portúnido *Callinectes sapidus* (Ordway) consumen peces, cangrejos, camarones, moluscos y materia vegetal (Laughlin 1982). Así mismo, estudios en la costa pacífica de México han mostrado que *C. arcuatus*, al igual que su congénere, es una especie oportunista y caníbal. Su dieta incluye detritus, crustáceos como camarones penéidos, camarones palemónidos, poliquetos y moluscos (Edwards 1978). Análisis de contenidos estomacales indican que los crustáceos constituyen un 22% del peso seco del alimento ingerido (Paul 1981).

Tanto *C. sapidus* como *C. arcuatus* muestran diferencias en la cantidad y calidad de alimentos ingeridos, las cuales están asociadas

con la edad, localidad y estación del año (Paul 1981, Laughlin 1982, Ryer 1987, Hines *et al.* 1990). Los cambios estacionales en la dieta han sido atribuidos principalmente a variaciones en la disponibilidad de presas (Edwards 1978, Paul 1981, Laughlin 1982).

No obstante que se conoce la ecología alimentaria de varias especies de portúnidos (Abello 1989, Freire *et al.*, 1991, Haefner 1990, Hill 1976, Wear and Haddon 1987, Williams 1982), no existe información sobre los hábitos alimentarios en portúnidos comunes en estuarios de la costa pacífica de Centro América, en especial en aspectos relacionados con la partición del recurso en el tiempo y en el espacio.

Callinectes arcuatus es abundante en la parte interna del Golfo de Nicoya (Dittel *et al.* 1985) y es un depredador potencial de moluscos y crustáceos tales como camarones penéidos. En estudios anteriores (Vitola 1985, Maurer *et al.* 1984) se ha encontrado que espe-

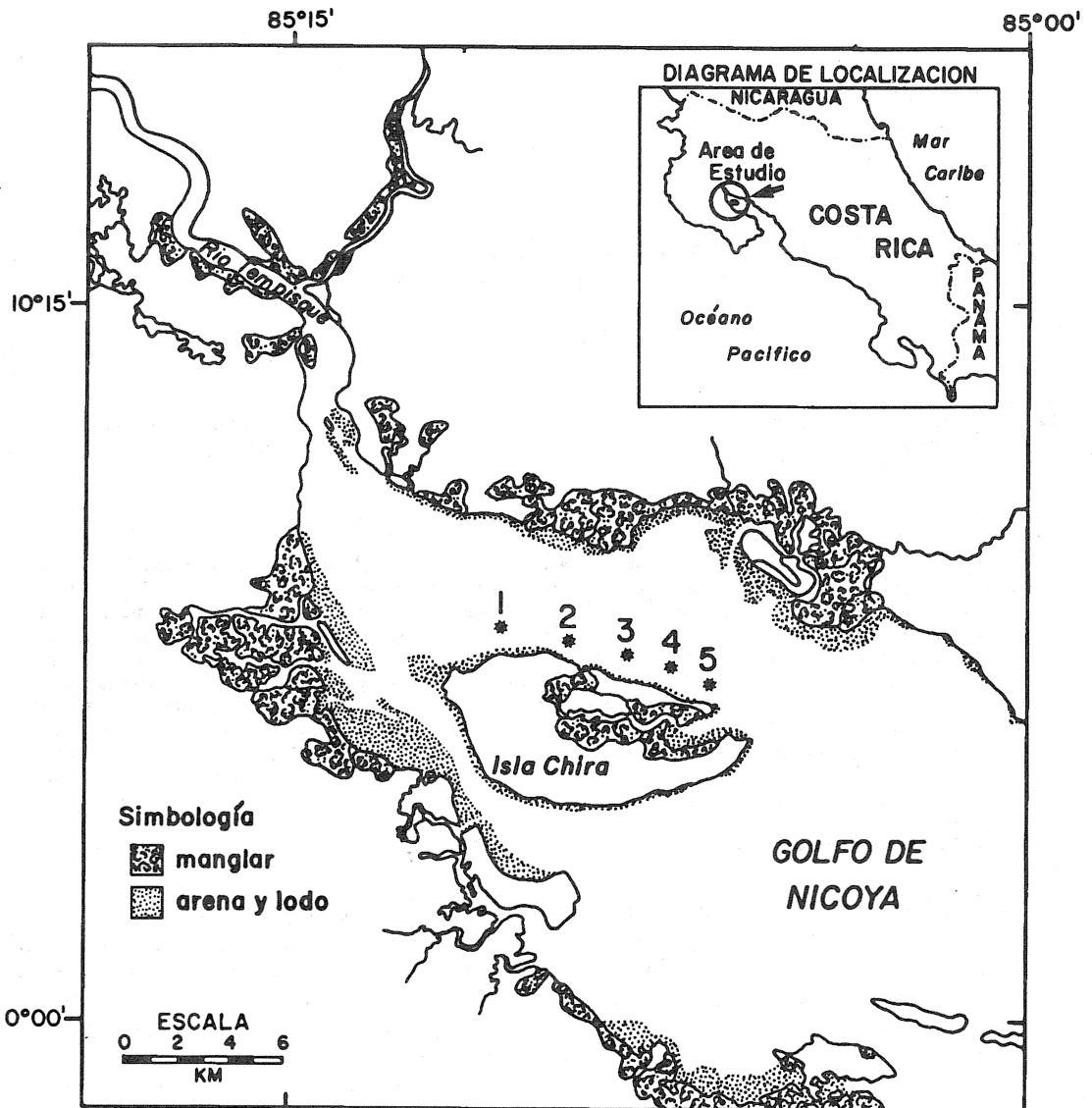


Fig. 1. Area de estudio y estaciones de muestreo, Golfo de Nicoya, costa pacífica de Costa Rica, América Central.

especies de peneidos como *Trachypenaeus byrdi* son más abundantes en la parte interna del Golfo de Nicoya, en áreas donde *Callinectes* también abunda. Por lo tanto es posible que la actividad depredadora de *Callinectes* influya en la distribución y abundancia de camarones y otras presas. En el Golfo de Nicoya se han realizado estudios de la biología reproductiva y abundancia de *C. arcuatus* en el Golfo (DeVries *et al.* 1983, Dittel *et al.* 1985); sin embargo, no existe información concerniente a sus actividades alimentarias.

Este trabajo tiene por objetivo presentar los resultados de un estudio de las variaciones alimentarias espaciales y temporales de *C. arcuatus* en distintas estaciones del margen occidental de la Isla Chira, Golfo de Nicoya.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio: El Golfo de Nicoya está localizado en la costa pacífica de Costa Rica (10° N, 85° W). Tiene 54 km de ancho en la boca y

ca y se extiende 85 km desde el Océano Pacífico hasta la boca del Río Tempisque (Fig. 1). La región superior (Golfo interno) se encuentra rodeado de manglares y se caracteriza por poseer sedimentos lodosos y profundidades menores a los 20m. Las características químicas y físicas han sido descritas por Epifanio *et al.* (1983) y Voorhis *et al.* (1983), respectivamente. Su fauna bentónica ha sido descrita por Maurer *et al.* (1984) y Maurer y Vargas (1984).

Métodos: Se recolectaron cangrejos mensualmente de febrero a noviembre 1991, en cinco estaciones a lo largo del margen occidental de la Isla Chira, en aguas someras (profundidades entre 4 y 10m). Las recolecciones se realizaron con la embarcación "Kais" de la Universidad de Costa Rica, por medio de una red de arrastre de aproximadamente 6 m de boca y malla de 1.5 cm. Los arrastres se realizaron durante periodos de 15 minutos en contra de la marea a una velocidad aproximada de 2 nudos. En cada estación se determinó el número, sexo y talla (de espina a espina del caparazón) de cangrejos. Además se evaluó el estado de muda de cada individuo examinando la calcificación del caparazón y la retracción de la epidermis del último par de apéndices ambulacrales (Wescott, 1984). Los estados de muda se clasificaron en: A. Posmuda-caparazón suave y calcificación inicial, B. Entremuda, C. Premuda-retracción inicial de la epidermis, D. Premuda avanzada- epidermis retraída.

Para el análisis de contenidos estomacales se revisaron al menos 15-20 individuos por estación cuando fueron abundantes. Inmediatamente después de colectados, los cangrejos se pusieron en hielo con el fin de detener la digestión y facilitar la preservación de los contenidos gástricos. Una vez en el laboratorio, las muestras se congelaron hasta el momento de realizar los análisis de contenido estomacal. Dichos análisis se hicieron siguiendo la metodología de Hines *et al.* (1990).

Se aplicaron modelos loglineales (SPSS, 1989) para determinar el efecto de época del año (seca y lluviosa), estación de muestreo y tamaños de los individuos en las preferencias alimentarias de cangrejos. Se utilizó la prueba de chi-cuadrado ("Likelihood ratio chi-square") para la bondad del ajuste, corrigiendo los estados de libertad por la presencia de ceros esperados en las celdas (SPSS, 1989). Se ajustó tres modelos a cada categoría de alimento. En el

primero se analizó el efecto de estación y época del año y su interacción en las variaciones alimentarias. En los otros dos modelos se analizó en forma independiente el efecto de muda y talla en las variaciones de cada categoría de alimento.

RESULTADOS

Durante el estudio se analizó un total de 556 contenidos de estómagos y se determinaron 12 categorías alimentarias principales (Cuadro 1) identificadas a niveles taxonómicos altos debido a que frecuentemente el material se encontraba fragmentado y parcialmente digerido. Los grupos de crustáceos y moluscos se subdividieron en taxones más específicos, ya que en muchas ocasiones se pudieron diferenciar organismos correspondientes a estos taxones menores. La categoría de material digerido incluye material vegetal y/o animal no identificable.

Aparte de la alta proporción de material digerido y tejido animal, las categorías más importantes en la dieta fueron en general los crustáceos y moluscos. En proporción total los crustáceos representaron 29 % de la dieta mientras que *Mytella guyanensis* y otros bivalvos constituyeron 17% (Cuadro 1).

CUADRO 1

Presencia de varias categorías de alimento en estómagos de Callinectes arcuatus, la frecuencia en que ocurrieron en los estómagos y el porcentaje correspondiente, en cinco estaciones de la Isla Chira durante el periodo febrero-noviembre, 1990 N=556

Categoría alimentaria	Proporción	Frecuencia	%
Material digerido	0.30	289	52
Tejido animal	0.17	171	30
Restos de camarón	0.10	47	8
Restos de cangrejos	0.07	76	14
Otros crustáceos	0.12	131	23
<i>Mytella guyanensis</i>	0.09	103	18
Otros bivalvos	0.08	133	24
Gastrópodos	0.01	25	4
Ofiúridos	0.02	31	5
Peces	0.01	9	2
Tejido vegetal	0.02	53	9
Sedimento	0.01	32	5

Se observó un efecto de estación en las preferencias alimentarias de *Callinectes* (Cuadro 2). Los restos de crustáceos fueron más abundantes en los estómagos de *Callinectes* en la estación 3, mientras que los restos de camarón se encontraron en mayor proporción en las esta-

CUADRO 2

Análisis log-lineales de independencia del contenido estomacal, época (seca y lluviosa) y estación de muestreo de Callinectes arcuatus. Los valores de chi-cuadrado muestran los efectos principales e interacción de época del año y estación

Categoría de contenido	Estación	Epoca	Epoca* Estación
Material digerido	*	*	*
Tejido animal	*	*	*
Camarones	*	*	*
Cangrejos	*	*	NS
Otros Crustáceos	*	*	*
<i>Mytella guyanensis</i>	*	*	*
Otros bivalvos	*	*	*
Gastropodos	NS	NS	NS
Ofiuridos	*	NS	NS
Peces	NS	NS	NS
Tejido vegetal	*	*	*
Sedimento	NS	NS	NS

P= * < 0.05; NS= no significativo.

ciones 1 y 5; *M. guyanensis* fue más abundante en las estaciones 1 y 2 (Cuadro 3). Además de las diferencias espaciales, también se observaron diferencias temporales en la dieta principal (Cuadro 2). En las categorías de alimento como camarones, cangrejos, crustáceos, *M. guyanensis* y otros bivalvos se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) con respecto a la época de año (época seca y lluviosa) (Cuadro 2). Las interacciones positivas entre época del año y estación indican el efecto de ambos factores en la dieta de este portúnido (Cuadro 2).

Hubo algunas variaciones en los tipos de alimentos que utilizaron los individuos de distintos tamaños; los pequeños tendieron a ingerir mayor cantidad de bivalvos y en los más grandes hubo un aumento en la proporción de camarones y cangrejos (Cuadro 4). No obstante, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las proporciones de cada categoría de alimento con respecto al tamaño. Los cambios en la dieta de acuerdo al estado de muda tampoco resultaron ser significativos en ninguna de las categorías de alimento.

La Fig. 2. muestra el grado de repleción de estómagos en relación al estado de muda. A pesar de que no se realizaron análisis para determinar si hubo diferencias estadísticas, se observaron cambios en el grado de repleción de los

CUADRO 3

Proporción de varias categorías de alimento en Callinectes arcuatus por estación; muestreo hecho de febrero a noviembre de 1990 en el margen oriental de la Isla Chira. N=556

Categoría	Estación				
	1 (151)	2 (119)	3 (110)	4 (96)	5 (80)
Material digerido	0.20	0.29	0.39	0.41	0.34
Tejido animal	0.22	0.14	0.16	0.13	0.17
Restos de camarones	0.15	0.04	0.04	0.10	0.14
Restos de cangrejos	0.05	0.13	0.06	0.07	0.02
Restos crustáceos	0.09	0.10	0.18	0.11	0.14
<i>Mytella guyanensis</i>	0.11	0.16	0.05	0.01	0.06
Otros bivalvos	0.14	0.06	0.06	0.05	0.08
Gastrópodos	0.01	0.01	0.00	0.02	0.02
Ofiúridos	0.00	0.04	0.00	0.03	0.01
Peces	0.01	0.00	0.03	0.03	0.01
Tejido vegetal	0.00	0.02	0.03	0.04	0.01
Sedimento	0.02	0.01	0.00	0.0	0.00

Número en paréntesis, número de estómagos analizados en cada estación.

estómagos. Los individuos que se encontraban en premuda avanzada y postmuda presentaron los menores porcentajes de estómagos llenos (6% y 9% respectivamente) en tanto que 29% de los individuos en estado de entremuda y 19% de los cangrejos en premuda inicial mostraron estómagos llenos. A pesar de que 55% de individuos en estado de premuda avanzada y 43% en post-muda se encontraron con estómagos vacíos, una proporción relativamente alta mostró estómagos parcialmente llenos. A diferencia de cangrejos en premuda avanzada y post-muda, solo 17% y 21% de individuos en entremuda y premuda inicial, respectivamente, mostraron estómagos vacíos.

CUADRO 4

Proporción de varias categorías de alimentos en *Callinectes arcuatus* de acuerdo con las clases de talla

Categoría	Tamaño (mm)		
	<60 (25)	60-90 (317)	91-140 (214)
Material digerido	0.14	0.31	0.32
Tejido animal	0.11	0.18	0.16
Restos de camarón	0.10	0.07	0.13
Restos de cangrejos	0.04	0.08	0.06
Restos crustáceos	0.19	0.11	0.13
<i>Mytella guyanensis</i>	0.23	0.09	0.07
Otros bivalvos	0.11	0.10	0.06
Gastrópodos	0.01	0.01	0.01
Ofiúridos	0.04	0.01	0.02
Peces	0.01	0.02	0.00
Tejido vegetal	0.02	0.01	0.03
Sedimento	0.00	0.01	0.01

DISCUSION

Los resultados de este estudio indican que *C. arcuatus*, al igual que otras especies de cangrejos portúnidos, es principalmente carnívoro. Además su dieta es similar a la de otros portúnidos, como *C. sapidus* (Laughlin 1982, Hines *et al.* 1990), *Carcinus maenas* (Ropes 1968), *Callinectes ornatus* (Haefner 1990) y *Macropipus tuberculatus* (Abello 1989).

Los crustáceos y moluscos constituyeron la dieta principal de *C. arcuatus*, con porcentajes correspondientes a 29% y 18% respectivamente, del total de alimento ingerido. La propor-

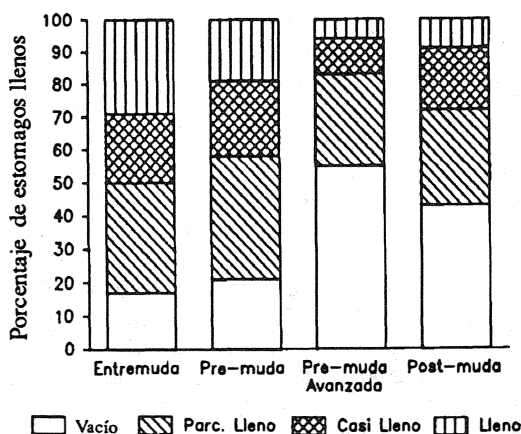


Fig. 2. Grado de repleción de estómagos de *C. arcuatus* de acuerdo con el estado de muda. El grado de repleción corresponde a las siguientes categorías: Vacío= < del 10% del estómago con alimento; Parcialmente lleno= 50% lleno; Casi lleno= 75% lleno y Ll. =>90%.

ción tan baja de peces puede estar relacionada a una mayor dificultad para capturar esta presa. En otras especies de portúnidos también se ha observado la ausencia de presas móviles como peces y camarones. Hill (1976) encontró que *Scylla serrata* rara vez presentó restos de peces en su estómago. Además, estudios de laboratorio han demostrado la dificultad de *C. arcuatus* (Paul 1981) y *Portunus pelagicus* (Williams 1982) en capturar camarones. Sin embargo, Stoner y Buchanan (1990) encontraron que los peces constituyeron 40% de la dieta en el otoño y los camarones 33% en el invierno. Edwards (1978) también encontró que en el complejo de lagunas costeras de México, *C. arcuatus* se alimentó de camarones peneidos además de poliquetos, gastrópodos y otros crustáceos. Sin embargo, en ese estudio no se cuantificó la importancia relativa de los diferentes tipos de alimentos ingeridos. En el presente trabajo los camarones se encontraron únicamente en 8% de todos los estómagos analizados. No obstante, sus proporciones en las estaciones 1 y 5 fueron relativamente altas. Camarones peneidos del género *Trachypenaeus* fueron abundantes en los arrastres en estas dos estaciones. Es probable que las mayores proporciones de camarones ingeridos en estas estaciones se deba a cierto grado de selectividad de las presas en relación con la disponibilidad de cada tipo de presa. Paul (1981) encontró diferencias en la dieta de *C. arcuatus* en distintas localidades del sistema la-

gunar de Huizache-Caimanero, México, atribuyendo estas diferencias a la disponibilidad de presas. En Caimanero los moluscos constituyen la dieta principal, en Huizache son los crustáceos y en el Estero Agua Dulce principalmente ostras (*Striostrea iridescens*) ya que éstas ocurren en esa región en grandes cantidades.

Las variaciones temporales y espaciales en la dieta de *Callinectes* observadas en este estudio sugieren que aún a escalas relativamente pequeñas de distancia (varios kilómetros), la disponibilidad de alimento es importante en el uso diferencial de los distintos tipos de comida. Laughlin (1982) indicó que la micro-distribución y comportamiento de las presas deberían ser consideradas como factores determinantes que influyen en la dieta de *Callinectes*. Este estudio muestra evidencia que apoya este argumento. A pesar de que el muestreo se restringió a un área de aproximadamente 5 km de longitud a lo largo de Isla Chira, se observaron diferencias significativas en la dieta de los cangrejos en las distintas estaciones. Las mayores proporciones de *M. guyanensis* en las estaciones 1 y 2 puede deberse a la presencia de bancos de este mejillón en los bajos lodosos del margen occidental de la isla. En otras áreas del la isla, donde existen bajos lodosos, se han registrado bancos de *M. guyanensis* (Bolaños, 1988). Asimismo, los cambios estacionales en la dieta observados en las principales categorías alimentarias sugieren que existen variaciones en la disponibilidad de alimento durante la época seca y lluviosa. Stoner y Buchanan (1990) observaron cambios estacionales en la dieta de *C. sapidus* y *C. danae* en la Laguna Joyuda, Puerto Rico y los atribuyeron a la alta abundancia de anchoas y mojarras de julio a diciembre y a la gran abundancia de camarones entre febrero y junio. Estudios realizados en la costa pacífica de México también han demostrado cambios en la dieta de *C. arcuatus* en la época seca y lluviosa (Edwards 1978, Paul 1981) debido a posibles cambios en la disponibilidad de las distintas presas. En el presente estudio, los análisis estadísticos mostraron una interacción positiva entre época y estación de muestreo lo cual sugiere que ambos factores influyen en la dieta de estos cangrejos.

La dieta en los diferentes grupos de edad mostró una tendencia de cambio en las proporciones de varias categorías de alimento. Por ejemplo, la proporción de restos de otros crus-

táceos es mayor en los individuos de menor tamaño y decrece en los tamaños intermedios y adultos grandes. Las proporciones de cangrejos ingeridos aumentaron de un 4% en juveniles a 7% en adultos pequeños y grandes. Esto posiblemente se deba a la facilidad con que los juveniles y adultos pueden capturar presas de menor y mayor movilidad respectivamente.

Aun así no parece haber un patrón definido en cuanto a un aumento o disminución en otras categorías alimentarias ni se encontraron diferencias significativas en las proporciones de cada tipo de alimento con respecto al tamaño de los individuos. González-Gurriarán *et al.* (1989) observaron cambios en la alimentación del portúnido *Liocarcinus* en relación con la talla. Sin embargo, al igual que en el presente trabajo, no se observaron diferencias significativas entre la dieta y la talla de los individuos.

El estado de muda de los cangrejos afecta la cantidad de alimento ingerido. El porcentaje de individuos con estómagos vacíos aumentó del estado de premuda a premuda avanzada. Un 55% de los individuos en estado de premuda avanzada se encontraron con estómagos vacíos mientras que sólo un 6% presentaron estómagos llenos. Por el contrario, individuos en estado de entremuda presentaron porcentajes mayores de estómagos llenos y casi llenos y menos de 20% de estómagos vacíos. Estos resultados concuerdan con observaciones de patrones alimentarios de decápodos y otros portúnidos en relación con el ciclo de muda. Cangrejos en estado de entremuda se alimentan activamente, en tanto que aquellos en estado de premuda avanzada y postmuda temprana dejan de alimentarse (Hartnoll 1982, Lipcius y Herrinkind 1982, Hines *et al.* 1987). Cangrejos recién mudados no se alimentan aunque son capaces de ingerir conchas y arena utilizando sus partes bucales, aun cuando sus quelas no están calcificadas (Hill 1976, Williams 1982). En cangrejos recién mudados, el material calcáreo (conchas, endoesqueletos de equinodermos) puede ser digerido y utilizado en la formación del exoesqueleto nuevo (Ropes 1968, Williams 1982). En el presente estudio no se separaron los estados recién mudados de aquellos que presentaban cierta calcificación del exoesqueleto nuevo, debido a que únicamente se recolectaron 21 individuos en estado de post-muda. La presencia de comida en los estómagos de estos cangrejos puede deberse al hecho de que algunos presen-

taban suficiente calcificación del exoesqueleto como para poder alimentarse. Aunque es probable que parte del alimento estuviera constituido por material calcáreo presente en cangrejos recién mudados.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Jorge Campos, por sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorar el manuscrito. También a Fabienne Chartier y Luis R. Torres por su ayuda con el trabajo de campo y análisis de las muestras y al personal de campo del Centro de investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) por su colaboración durante los muestreos. Además agradezco al personal del CIMAR todo el apoyo logístico brindado durante la realización del proyecto. Este proyecto (# 808-90-021) fue financiado con fondos de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

RESUMEN

Se estudió la dieta de *Callinectes arcuatus* en el Golfo de Nicoya, Costa Rica de febrero a noviembre de 1991. Se examinaron 556 estómagos de individuos recolectados en cinco estaciones a lo largo del margen occidental de Isla Chira. Se identificaron doce categorías alimentarias. Los crustáceos constituyeron 29% de la dieta, mientras que mejillones como *Mytella guyanensis* y otros bivalvos representaron un 18%. Los gastrópodos, ofiúridos y materia vegetal fueron poco frecuentes. Se observaron diferencias significativas en la dieta con respecto a la estación y época del año. La interacción positiva entre estación y época del año sugiere que los cambios en la dieta pueden estar relacionados con cambios en la disponibilidad de las distintas presas en las distintas localidades y época. No se encontraron diferencias significativas entre individuos en diferentes estados de muda y clases de tamaño. El porcentaje de cangrejos con estómagos vacíos aumentó de premuda a premuda avanzada. Alrededor de un 50% de los individuos en premuda avanzada se encontraron con estómagos vacíos mientras que solo 5% de los cangrejos los tenían llenos. Por el contrario, individuos en estado de entremuda tuvieron los porcentajes más altos de estómagos casi llenos y llenos. Menos de un 20% se encontraron con estómagos vacíos.

REFERENCIAS

- Abello, P. 1989. Feeding habits of *Macropipus tuberculatus* (Brachyura, Portunidae) off the Catalan coast (NW Mediterranean). Misc. Zool. 13:45-50.
- Bolaños, J. 1988. Estudio preliminar sobre el comportamiento del mejillón *Mytella guyanensis* (L.) (Bivalvia: Mytilidae) en un parque fijo y una estructura flotante en la Isla Chira, Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica. 117p.
- De Vries, M., C.E. Epifanio & A. Dittel. 1983. Reproductive periodicity of the tropical crab *Callinectes arcuatus* Ordway in Central America. Est. Coast. Shelf Sci. 17:709-716.
- Dittel, A., C.E. Epifanio & J.B. Chavarria, 1985. Population biology of the portunid crab *Callinectes arcuatus* Ordway in the Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central America. Est. Coast Shelf Sci. 20:593-602.
- Edwards, R.R. 1978. Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico. Est. Coast. Mar. Sci. 6:75-92.
- Epifanio, C.E., D. Maurer & A. Dittel. 1983. Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya, a tropical estuary on the Pacific Coast of Central America. Hydrobiol. 101:231-238.
- Freire, J., L. Fernández & E. González-Gurriarán. 1991. Diel feeding pattern of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. J. Crust. Biol. 10:236-246.
- González-Gurriarán, E., J. Freire, L. Fernández & E. Poza. 1989. Incidencia del cultivo de mejillón en la dieta de *Liocarcinus depurator* (L.) (Brachyura: Portunidae) en la Ría de Arousa (Galicia, NW España). Cah. Biol. Mar. 30:307-319.
- Haefner, P.A. 1990. Natural diet of *Callinectes ornatus* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. J. Crust. Biol. 10:236-246.
- Hartnoll, R.C. 1982. Growth, p.111-196. In L.G. Abele (ed.). The biology of Crustacea, vol. 2, Embryology, morphology and genetics. Academic, Nueva York.
- Hill, B.J. 1976. Natural food, foregut clearance-rate and activity of the crab *Scylla serrata*. Mar. Biol. 34:109-116.
- Hines, A.H., R.N. Lipcius & A.M. Haddon. 1987. Population dynamics and habitat partitioning by size, sex and molt stage of blue crabs *Callinectes sapidus* in a subestuary of Central Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Progr. Ser. 36:55-64.
- Hines, A.H., A.M. Haddon & L.A. Wiechert. 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs and epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Progr. Ser. 67:105-126.

- Laughlin, R.A. 1982. Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola estuary, Florida. *Bull.Mar.Sci.* 32:807-822.
- Lipcius, R.N. & W.F. Herrinkind. 1982. Molt cycle alterations in behaviour, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.* 68:241-252.
- Maurer, D & J.A Vargas. 1984. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya. *Mar. Biol.* 81:97-106.
- Maurer, D., C.E. Epifanio, H. Dean, S. Howe, J. Vargas, A. Dittel & M. Murillo. 1984. Benthic invertebrates of a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *J. Nat. Hist.* 18:47-61.
- Paul, R.K. 1981. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 6:91-99.
- Ropes, J.W. 1968. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 6:91-99.
- Ryer, C.H. 1987. Temporal patterns of feeding by blue crabs (*Callinectes sapidus*) in a tidal-marsh creek and adjacent seagrass meadow in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 10:136-140.
- Seed, R. 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. II. Growth and mortality. *Oecologia* (Berlin) 3:317-350.
- SPSS. 1989. SPSS/PC+ statistics users guide. Statistical Programs for the Social Sciences, SPSS (Inc.). Chicago, Illinois.
- Stoner, A.W. & B.A. Buchanan. 1990. Ontogeny and overlap in the diets of four tropical *Callinectes* sp. *Bull. Mar. Sci.* 46:3-12.
- Vimstein, R.W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58:1199-1217.
- Vitola, M. 1985. Camarones penaeidos (Decapoda:Natantia) del Golfo de Nicoya, Costa Rica: un análisis de su distribución y densidad. Tesis MSc. Universidad de Costa Rica. 53 p.
- Voorhis, A.D., C.E. Epifanio, D. Maurer, A.Dittel, & J.A. Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiol.* 99:225-237.
- Wear, R.G. & M. Haddon. 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 35:39-49.
- Wescott, W. 1984. A guide to soft shell crabbing, p.1-32. N. Davis (ed.). University of North Carolina Sea Grant College Publication, UNC-SG-84-01. Raleigh, Carolina del Norte.
- Williams, M.J. 1982. Natural food and feeding in the commercial sand crab *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in