

Contribuciones en ciencias del mar

de la Universidad Nacional de Colombia

NÉSTOR HERNANDO CAMPOS
ARTURO ACERO PIZARRO
EDITORES



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Contribuciones
en ciencias del mar**
de la Universidad Nacional de Colombia

Contribuciones en ciencias del mar

de la Universidad Nacional de Colombia

**NÉSTOR HERNANDO CAMPOS CAMPOS
ARTURO ACERO PIZARRO**

EDITORES



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE CARIBE
INSTITUTO DE ESTUDIOS EN CIENCIAS DEL MAR - CECIMAR

Bogotá, D. C., 2016

- © Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
- © Néstor Hernando Campos Campos
Arturo Acero Pizarro
Editores
- © Jenny Consuelo Barrera, Brigitte Gavio y J. Ernesto Mancera-Pineda,
Ana María Alvarado-Laverde y Adriana Santos-Martínez, Paula Pabón Quintero
y Arturo Acero P., y Ana Milena Lagos, Edna Judith Márquez Fernández,
Juan Aicardo Segura Caro y Natalia Restrepo Escobar, Olga María Pérez Carrascal,
Magally Romero-Tabarez, Gloria Ester Cadavid Restrepo, Claudia Ximena Moreno Herrera
Autores varios

Colección Nación

Primera edición, agosto de 2016

ISBN 978-958-775-806-1 (papel)

Impreso:

Centro de Copiado SION

Calle 15 # 3 – 29, Tel: 4230097

Santa Marta

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales

Catalogación en la publicación Universidad Nacional de Colombia

Campos Campos, Néstor Hernando, 1955-

Contribuciones en ciencias del mar de la Universidad Nacional de Colombia /
Néstor Hernando Campos Campos, Arturo Acero Pizarro, editores. -- Primera
edición. -- Universidad Nacional de Colombia (Sede Caribe). Instituto de
Estudios en Ciencias del Mar (CECIMAR), 2016.

142 páginas : ilustraciones, diagramas, figuras, fotografías, mapas. --
(Colección nación)

Incluye referencias bibliográficas

ISBN 978-958-775-806-1 (papel).

1. Ciencias del mar 2. Ecología marina 3. Fauna marina -- Fisiología
4. Biología marina 5. Biotecnología marina 6. Genética animal 7. Microbiología
marina 8. Invasiones biológicas 9. Mar Caribe -- Colombia I. Acero Pizarro,
Arturo, 1954-, editor II. Título III. Serie

CDD-21 577.7301 / 2016

Citar obra completa como:

Campos, N. H. y A. Acero P. (eds.). 2016. Contribuciones en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia-2015. CECIMAR, Sede Caribe, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, 141 p.

Citar capítulo como:

Nombre de los autores. 2016. Nombre del capítulo. En: Campos, N. H. y A. Acero P. (eds.). 2016. Contribuciones en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia-2015. CECIMAR, Sede Caribe, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, 141 p.

Contenido

Presentación	9
Parte 1	
Aspectos ecológicos	11
Macroalgas asociadas al hábitat del gasterópodo <i>Cittarium pica</i> (Linneaus, 1758), en la isla de San Andrés, Colombia	15
<i>Jenny Consuelo Barrera, Brigitte Gavio y J. Ernesto Mancera-Pineda</i>	
Introducción	15
Materiales y métodos	17
Resultados	19
Discusión	25
Agradecimientos	25
Referencias	25
Cambios espacio-temporales de ensamblajes ícticos en arrecifes de la isla de San Andrés, Caribe colombiano	31
<i>Ana María Alvarado-Laverde y Adriana Santos-Martínez</i>	
Introducción	31
Área de estudio	32
Materiales y métodos	34
Resultados	35
Discusión	39
Conclusiones	43
Agradecimientos	44
Referencias	44
Ecología trófica del invasor pez león <i>Pterois volitans</i> en el Caribe colombiano: impacto sobre familias ícticas de Santa Marta y San Andrés	51
<i>Paula Pabón Quintero y Arturo Acero P.</i>	
Introducción	51
Métodos	52
Resultados	55
Discusión	62
Agradecimientos	66
Referencias	66

Anexo A	71
Teleósteos	71
Crustáceos	73
Moluscos	74
Parte 2	
Aspectos biológicos	75
Estudio comparativo de la fecundidad del cangrejo rey del Caribe <i>Damithrax spinosissimus</i> (Lamarck, 1818) entre poblaciones insulares oceánicas y continentales del Caribe colombiano	79
<i>Jenny Consuelo Barrera, Néstor Hernando Campos y Ana Milena Lagos</i>	
Introducción	79
Materiales y métodos	81
Resultados	84
Discusión	94
Agradecimientos	101
Referencias	101
Evaluación experimental de loci microsatélites en caracol pala <i>Strombus gigas</i> (Linnaeus, 1758) del Caribe colombiano	111
<i>Edna Judith Márquez Fernández, Juan Aicardo Segura Caro y Natalia Restrepo Escobar</i>	
Introducción	111
Materiales y métodos	112
Resultados	113
Discusión	114
Agradecimientos	115
Referencias	116
Detección de actividades enzimáticas extracelulares de bacterias marinas asociadas al caracol <i>Strombus gigas</i> (Linnaeus, 1758) del mar Caribe colombiano	123
<i>Olga María Pérez Carrascal, Magally Romero-Tabarez, Gloria Ester Cadavid Restrepo, Claudia Ximena Moreno Herrera</i>	
Introducción	123
Materiales y métodos	124
Resultados	129
Discusión	134
Referencias	136

Presentación

La Universidad Nacional de Colombia no ha sido ajena a la necesidad nacional de incrementar nuestro conocimiento científico del mar, por eso ha sido partícipe desde hace varias décadas de los adelantos en la generación de conocimiento marino en Colombia. Consciente de la importancia de divulgar el conocimiento sobre el mar que se genera en cada una de las sedes de la Universidad relacionadas con el medio y bajo el liderazgo del instituto CECIMAR de la sede Caribe, se organiza cada dos años un evento en el cual se presentan los avances de las investigaciones en el campo marino.

La primera reunión interna sobre Ciencias del Mar se realizó en diciembre de 2009 (“La Investigación en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia – 30 Años de la Biología Marina”), en la sede Caribe de la Universidad. Como producto de esta reunión, se publicó el volumen 14 de la serie Cuadernos del Caribe de la sede. A finales de 2014 se realizó en Bogotá el 4° Seminario: Las Ciencias del Mar en la Universidad Nacional de Colombia; se recopilaron varios trabajos presentados durante el desarrollo del mismo, que no han sido aún publicados en otros medios, y se incluyeron en el presente volumen.

Esperamos que esta contribución aumente la difusión del conocimiento sobre el mar, fruto del quehacer académico dentro de la Universidad, y estimule con ello a investigadores en formación a profundizar en el estudio de la aun vasta riqueza ecosistémica marina colombiana. Solo a partir del conocimiento científico se puede llegar a la protección y adecuado uso de los mares.

Néstor Hernando Campos C.

Arturo Acero P.

Editores

Parte 2

Aspectos biológicos

Estudio comparativo de la fecundidad del cangrejo rey del caribe *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) entre poblaciones insulares oceánicas y continentales del Caribe colombiano

Jenny Consuelo Barrera, Néstor Hernando Campos
y Ana Milena Lagos

Resumen

Con el objetivo de comparar la fecundidad entre las poblaciones insulares oceánicas y continentales de *Damithrax spinosissimus* (Lamarck) en el Caribe colombiano, se analizó la información sobre talla (longitud y ancho del caparazón), peso y número de huevos con base en 149 hembras ovígeras colectadas en Providencia, Rosario y Tintipán entre septiembre de 2011 y marzo de 2012. En la población continental se presentan los menores valores de fecundidad, talla y peso corporal de las hembras ovígeras en contraste con Providencia. La disminución en talla junto con los bajos valores de fecundidad en la población continental, sugieren que diversos factores tanto endógenos como exógenos están afectando las condiciones favorables para la reproducción en la zona, dada la fuerte influencia del continente.

Palabras clave: *Damithrax spinosissimus*, Fecundidad, Talla, Reproducción.

Comparative study of the fertility of the Caribbean king crab *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) between oceanic and continental populations in the Colombian Caribbean

Abstract

In order to compare fertility between the oceanic and continental island populations *Damithrax spinosissimus* (Lamarck) in the Colombian Caribbean, information on size (length and carapace width), weight and number of eggs was analyzed based on 149 ovigerous females collected in Providence, Rosario and Tintipán between September 2011 and March 2012. Continental population present the lowest values of fertility, height and body weight of ovigerous females. The decrease in size along with low levels of fertility in the continental population, suggest that various endogenous and exogenous factors are affecting the favorable conditions for breeding in the area, given the strong influence of the continent.

Keywords: *Damithrax spinosissimus*, Fecundity, Size, Reproduction

Estudio comparativo de la fecundidad del cangrejo rey del caribe *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) entre poblaciones insulares oceánicas y continentales del Caribe colombiano

Jenny Consuelo Barrera¹, Néstor Hernando Campos y Ana Milena Lagos²

Introducción

Diversos aspectos de la biología reproductiva de los decápodos como la producción de huevos y la estimación de fecundidad son fundamentales para comprender y asegurar la renovación natural de sus poblaciones, como también para efectuar un manejo adecuado de las pesquerías en aquellas especies de importancia comercial (Caddy, 1989). Los cangrejos del infraorden Brachyura pertenecientes a la superfamilia Majoidea, se conocen con el nombre común de “cangrejos araña”, se encuentran ampliamente distribuidos en todos los mares del mundo (Cruz y Campos, 2003) y su reproducción es compleja debido a la muda terminal que implica un cese de crecimiento e inicio de la madurez sexual, y la presencia de espermatecas que permiten desoves sucesivos (Sampedro *et al.* 1999) sin necesidad de nuevos apareamientos (Elner y Beninger, 1995).

Los estudios sobre crecimiento, estructura de tallas, desarrollo larval, tallas de madurez sexual y, en general, biología reproductiva han tenido gran relevancia en especies comercialmente explotadas de diferentes especies de cangrejos araña (Suárez, 2003) como *Maja squinado* (Herbst), importante en la pesquería del Mediterráneo (Sampedro *et al.* 2003) y *Chionoecetes opilio* (*O. Fabricius*) en el mar de Bering (Allunno-Bruscia y Saint-Marie, 1998); pero son pocos los estudios en el Caribe colombiano (Pinzón, 2011). Especies como *Mithraculus sculptus* (Lamarck) y *Mithraculus forceps* (A. Milne-Edwards) son muy explotadas en el Caribe por la industria de especies

1 Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.

2 CECIMAR, Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe, Santa Marta, Colombia. nhcampo@unal.edu.co.

ornamentales (Penha-Lopes *et al.*, 2005) y se ha estimado su potencial e intensidad de la reproducción con base en la frecuencia de hembras ovígeras (Hernández-Reyes *et al.* 2001; Cobo y Okamoni, 2008).

El cangrejo rey del Caribe *Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) es uno de los cangrejos más grandes que habita en arrecifes de coral, grietas y afloramientos rocosos tropicales del Océano Atlántico Occidental (Tunberg y Creswell, 1988; Creswell *et al.*, 1989). Se encuentra en aguas someras hasta 180-200 m de profundidad (Provenzano y Brownell, 1977) y el ámbito de distribución abarca desde Carolina del Norte en la costa este de Estados Unidos a las Bahamas, los Cayos de la Florida, Nicaragua y a través de las Indias Occidentales hasta Barbados y Venezuela (Williams, 1984; Tunberg y Creswell, 1988); en el mar Caribe colombiano se ha colectado en islas del Rosario y el Archipiélago de San Bernardo (Ardila *et al.*, 2002). Por su gran tamaño, desarrollo larval corto, reproducción continua y palatabilidad, son muy deseados en maricultura (Bohnsack, 1976; Baeza *et al.*, 2012), además es un recurso objeto de la pesquería artesanal del Caribe (Guzmán y Tewfik, 2004; Butler y Mojica, 2012).

Sin embargo, tiene una baja tasa de crecimiento, con períodos entre mudas de hasta 18 meses, lo cual implica mucho tiempo para alcanzar tamaños comerciales (Williams, 1984), además no se tiene conocimiento del volumen que está siendo comercializado ni del estado de las poblaciones presentes en las diferentes áreas de explotación actualmente (archipiélago de San Andrés y Providencia, islas del Rosario y San Bernardo). Además, es una especie vulnerable incluida en el “Libro Rojo de Invertebrados marinos de Colombia” (Ardila *et al.*, 2002) sin tener conocimiento real de sus poblaciones en el Caribe colombiano.

La fecundidad es una variable poblacional muy importante para especies con valor comercial ya que permite evaluar en qué estado reproductivo se encuentra la población, debido a su efecto directo sobre el reclutamiento de especies (Begg y Waldman, 1999) y permite, además, estimar su potencial reproductivo (Mantelatto y Fransozo, 1997). En los crustáceos se ha definido como el número de huevos liberados por una hembra en un solo proceso de desove (Palma y Arana, 1997; Hernáez, 2001) o como el número de huevos contenido bajo el abdomen (Stechey y Somers, 1995). Con relación a la fecundidad, para *Damithrax spinosissimus* los estudios, son inexistentes y, contrariamente, se han llevado a cabo con algunos májidos como *Maja brachydactyla* (Verísimo *et al.*, 2011), *Eurypodius latreillii* (Navarrete

et al., 1999) y *Chionoecetes japonicus* (Yosho, 2000) y *Mithraculus forceps* (Cobo y Okamori, 2008).

El conocimiento de *D. spinosissimus* en condiciones naturales es escaso y lo que se sabe surge de limitadas observaciones conducidas en ambientes seminaturales y de cultivo (Hazlett y Rittschof, 1975; Provenzano y Brownell, 1977; Tunber y Creswell, 1988; Wilber y Wilber, 1991) que tratan en su mayoría aspectos como el desarrollo larval y la sobrevivencia de juveniles. El primer estudio documentado de una población natural de *D. spinosissimus* lo llevaron a cabo Guzman y Tewfik (2004), también caben resaltar los aportes de Pinzón (2011) y Baeza *et al.* (2012) en relación con sus aspectos reproductivos.

Dada la importancia ecológica, comercialización y categorización como especie vulnerable de *D. spinosissimus*; en el presente trabajo se compara la fecundidad entre poblaciones insulares oceánicas y costeras del Caribe colombiano como una contribución al vacío de información biológica en el marco del proyecto titulado “Evaluación del estado actual de las poblaciones del cangrejo rey del Caribe *Mithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818), un modelo para el estudio de invertebrados bentónicos amenazados en Colombia”.

Materiales y métodos

Según su estructura y localización, las islas colombianas son continentales u oceánicas. Las primeras (Rosario y Tintipán) ascienden desde la plataforma continental y están cerca de la costa del continente; las segundas (Providencia) están distantes de la plataforma y de la costa, y son separadas de estas por fosas marinas profundas (IGAC, 1998).

El área de estudio comprende la isla de Providencia que hace parte del departamento archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (figura 1). Está situada al occidente del mar Caribe (13°19-23'N; 81°21-23'W) a unos 240 km de la costa centroamericana y la plataforma insular es independiente de la plataforma continental, separada por profundidades de hasta 720 m, lo cual le da un carácter de isla oceánica; la distancia con el continente es menor de 180 km (Márquez, 1988). Junto con Santa Catalina, comparte una plataforma marina somera en la cual hay un gran desarrollo de comunidades coralinas que forman un vasto complejo arrecifal con bancos de coral rodeando islas y un arrecife de barrera por barlovento (Pinzón,

2011). La isla de Providencia se formó por la emersión de un estrato de volcán; la parte central y gran parte del litoral insular son de origen volcánico, pero algunas partes del litoral son coralinas como resultado del movimiento de las placas en eras geológicas recientes (Márquez, 1988).

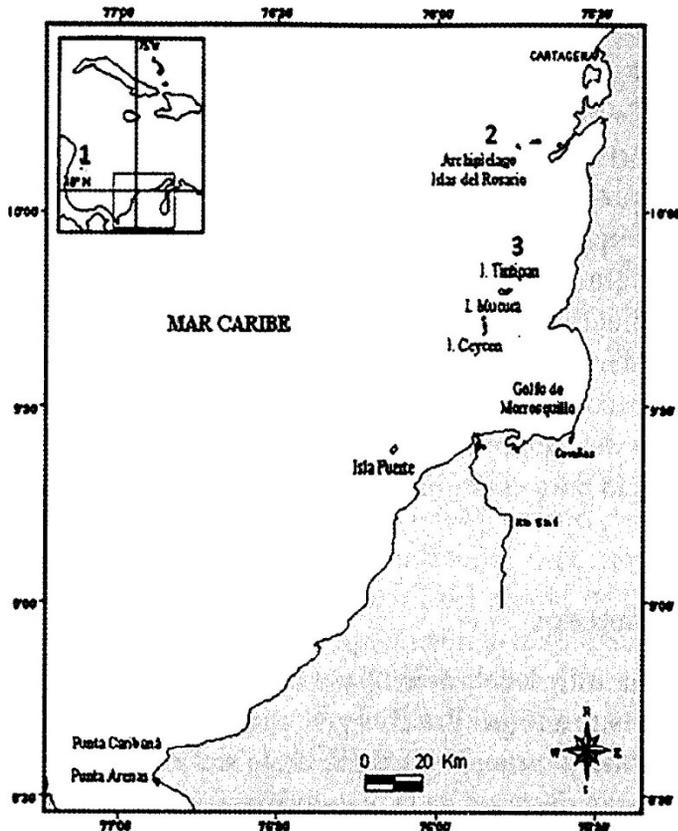


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. 1. Providencia 2. Rosario 3. Tintipán.

Las islas de Rosario en el Caribe colombiano ($10^{\circ}10\text{'N}$; $75^{\circ}43\text{'W}$), están localizadas cerca de la línea de costa y responden a estructuras arrecifales asentadas sobre altorrelieves originados por deformación de los estratos sedimentarios de la plataforma continental durante el Holoceno (López-Victoria y Díaz, 2000). Presentan la formación de arrecife de coral más extensa y diversa, con ecosistemas de manglar asociados a lagunas costeras y extensas praderas de pastos marinos (Pinzón, 2011). Las islas del Rosario (15.73 km^2) corresponden con formaciones arrecifales del

cuaternario y están esparcidas en dirección este-oeste, a unos 3.6 km de la costa (Punta Barú) al suroeste de Cartagena (Martínez y Vernet, 1981).

La isla Tintipán (Archipiélago de San Bernardo) es una de las nueve islas que conforman el archipiélago, localizado en la región central de la plataforma continental del Caribe colombiano, frente a las costas del departamento de Sucre (9°47-48' N, 75°49-51' W). Según Vernet (1985), este archipiélago hace parte de una serie de altorrelieves de la plataforma continental en cuya cima se depositaron restos calcáreos biogénicos (conchas y esqueletos de diversos organismos) que sirvieron de sustrato inicial para el asentamiento de corales y otra fauna hermatípica, principalmente durante el Holoceno. Por su topografía suave, en las islas se posibilita el desarrollo de vegetación de Bosque Seco Tropical y manglares, coberturas vegetales altamente impactadas en las islas de Múcura y Tintipán por procesos de ocupación y actividades humanas (Flórez y Etter, 2003).

En general, el clima de la región Caribe está determinado por el régimen estacional de los vientos Alisios del noreste; es de tipo unimodal con un período seco de cinco meses (diciembre-abril) y uno lluvioso de siete meses (mayo-noviembre) (Flórez y Etter, 2003), con una temperatura promedio anual de 27 °C y una precipitación total anual alrededor de 1000 mm (López-Victoria y Díaz, 2000). Entre septiembre de 2011 y marzo de 2012 y con base en la información sobre zonas de pesca, se recolectaron en promedio 30 individuos de *D. spinosissimus* mensualmente por cada sitio de muestreo, por pescadores de la zona mediante buceo autónomo o apnea hasta 15 m de profundidad.

A cada individuo se le determinó el sexo y se pesó, se le midió la longitud y ancho del caparazón. La longitud del caparazón (LC) se midió como la distancia entre el ápice del rostro y el margen posterior del caparazón; y el ancho (AC), como la distancia entre las porciones centrales de las márgenes anterolaterales, incluyendo las espinas. A cada una de las hembras ovadas se le removió un pleópodo y se preservaron los huevos en etanol al 70% para su posterior conteo en laboratorio; una vez medidos y pesados los individuos, fueron devueltos vivos al medio.

La fecundidad fue ponderada mediante el recuento del número total de huevos en las hembras ovadas. Los huevos fueron separados de los pleópodos para determinar el peso de la masa ovígera y se contaron. Con base en el número de huevos por pleópodo, se extrapoló este valor al total de pleópodos, para calcular el número total de huevos por hembra.

Se determinó el diámetro promedio de los huevos con base en una muestra de 10 huevos, se midieron con un ocular micrométrico adaptado a un estereoscopio. El peso de la masa ovígera se determinó con una balanza de precisión Sartorius BP-D. Las hembras ovígeras fueron agrupadas en tres de acuerdo con el estado de desarrollo de los huevos, según Torati y Mantelatto (2008), modificado por Tunberg y Creswell (1988): en la fase I, los ojos de la larva no son visibles y el huevo lleno de vitelo presenta una coloración naranja brillante. En la fase II, comienza la pigmentación y segmentación de la larva, los ojos se hacen visibles y en la fase III, la larva zoea se hace visible y los huevos se tornan de un color marrón claro o beige. El período de actividad reproductiva fue establecido mediante el análisis de la variación mensual de las frecuencias relativas de hembras ovígeras (Hernández *et al.*, 2001).

Los datos obtenidos sobre el peso de la hembra, el diámetro del huevo y el peso de la masa ovígera se agruparon en clases de talla (LC) (para la población en general y para cada sitio de muestreo). Las variables medidas fueron sometidas a análisis estadísticos por medio del programa Statgraphics Centurion XVI.II. Se efectuaron análisis de varianzas ANOVA para comparar la variación del número de huevos entre sitios y durante los meses de muestreo, tanto para la población en general como para cada sitio de colecta, la variabilidad entre la fecundidad, el diámetro del huevo y su estado de desarrollo. Las relaciones entre la fecundidad, la longitud y ancho del caparazón, el peso total y el peso de la masa ovígera, fueron establecidas mediante un análisis de regresión y se ajustó al modelo potencial que ha sido utilizado para numerosos crustáceos (Hines, 1988; Reid y Corey, 1991; Pinheiro y Fransozo, 1995; Palma y Arana, 1997; Hernáez y Palma, 2003) y representa mejor el cambio proporcional de la fecundidad con respecto a la talla corporal (Bagenal, 1967).

Resultados

En total se colectaron 462 ejemplares de *Damithrax spinosissimus*; 191 en Providencia, 185 en Rosario y 86 en Tintipán (tabla 1). En Tintipán, solo se efectuaron muestreos entre febrero y marzo de 2012, por lo cual el número de individuos capturado fue menor en comparación con los otros dos sitios.

Tabla 1. Frecuencias relativas de machos (M), hembras (H) y hembras ovígeras (HO) registrados por sitio de muestreo.

Sitio	n	M	% M	H	% H	HO	% HO
Providencia	191	70	15.2	121	26.2	95	20.5
Rosario	185	109	23.5	76	16.5	31	6.7
Tintipán	86	51	11.0	35	7.6	23	5.0
	462						

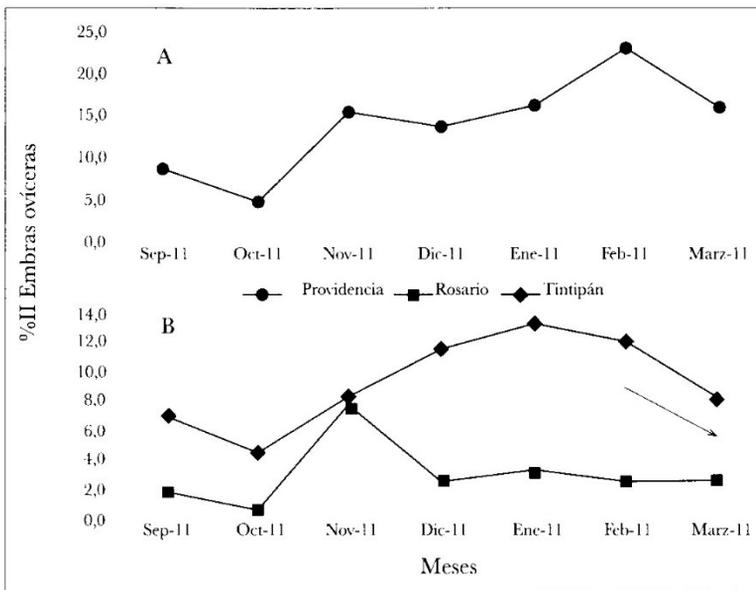


Figura 2. Período de actividad reproductiva para *Damithrax spinosissimus*.

Se muestran los resultados para la población en general (A) y para los sitios de muestreo (Providencia) y continental (Rosario-Tintipán) (B).

El 49.8% (230) de los ejemplares colectados fueron machos y 50.2% (232) hembras. Las hembras ovígeras representaron 65.9% del total de hembras capturadas y 33.1% de la población en general. Del total de hembras colectadas por región 40.9%, 13.4% y 9.9% hembras ovígeras provenían de Providencia, Rosario y Tintipán respectivamente. En la tabla 1 se resumen los porcentajes de machos, hembras y hembras ovígeras obtenidos por cada sitio de muestreo.

En todos los meses de muestreo se registró la presencia de hembras ovígeras para *D. spinosissimus* (figura 2A), lo cual sugiere que la población se reproduce continuamente. Al graficar la frecuencia relativa de hembras ovígeras entre sitios de muestreo (figura 2B), se observa que en Providencia los valores son más altos durante todos los meses de muestreo en comparación con Rosario. En Tintipán solo se muestreó en los últimos dos meses, durante los cuales se obtuvo un mayor porcentaje de hembras ovígeras que el registrado para isla Rosario (figura 2B).

Según el análisis de varianza ANOVA no existe una diferencia estadísticamente significativa entre el número de huevos producido y la fase de desarrollo en la que se encuentran, tanto para la población en general ($F=1.31$; $P>0.05$) (figura 3) como para cada población oceánica (Providencia) y continental (Rosario-Tintipán) (figura 4). Al observar la variación de la fecundidad promedio por sitio de muestreo (tabla 2), Providencia presentó el mayor valor (66584 ± 21332 huevos por nidada) en comparación con las dos islas continentales (Rosario 35151 ± 16098 y Tintipán: 33392 ± 10098). Para la población en general de *Damithrax spinosissimus* se registra una fecundidad promedio de 54932 ± 24377 (SD) huevos por nidada con una variación entre 10936 (LC= 9.3 cm; AC= 9.4 cm) y 122112 huevos (LC= 14.0 cm; AC= 14.5 cm).

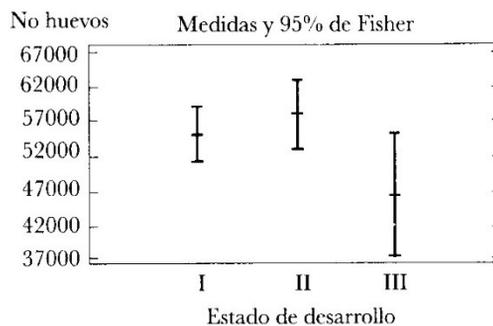


Figura 3. Variación del número de huevos por estado de desarrollo ($P=0.2731 > 0.05$ $F=1.31$) para *Damithrax spinosissimus* con un nivel de confianza del 95%.

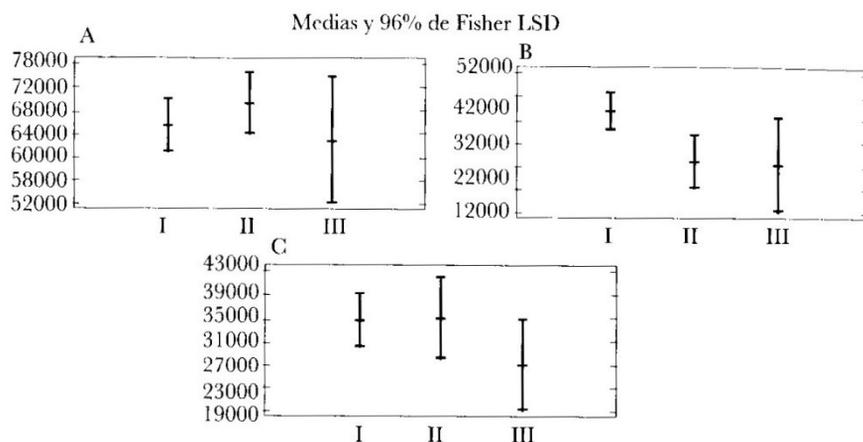


Figura 4. Variación del número de huevos por estado de desarrollo para cada uno de los sitios de muestreo. A. Providencia B. Rosario C. Tintipán ($P > 0.05$).

Tabla 2. Fecundidad promedio por sitio de muestreo. SD: Desviación estándar; Mín: valor mínimo; Máx: valor máximo.

Sitio	X	SD	Mín.	Máx.
Providencia	66584	21332	20864	122112
Rosario	35151	16098	10936	83072
Tintipán	33392	10098	11800	57600

Al comparar estos valores mediante el análisis de varianza ANOVA ($P < 0.05$ $F = 49.82$) se obtuvo una diferencia significativa entre los sitios de muestreo. Para determinar cuáles medias son significativamente diferentes de otras se aplicaron las pruebas de múltiples rangos (ANOVA) y se determinó que la fecundidad promedio registrada para Providencia es significativamente diferente a las fecundidades registradas para Rosario y Tintipán. Sin embargo, entre estos dos sitios de muestreo no se encontraron diferencias significativas (tabla 3).

Tabla 3. Pruebas de múltiples rangos para la fecundidad por sitio de muestreo. La tabla inferior muestra las diferencias estimadas entre cada par de medias y el asterisco indica los pares que muestran diferencias estadísticamente significativas con un nivel de 95% de confianza, según el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher.

Sitio	Casos	Media	Grupos Homogéneos
Tintipán	23	33392.3	X
Rosario	33	35696.4	X
Providencia	97	66584.0	X

Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
Providencia - Rosario	*	30887.6	7574.5
Providencia - Tintipán	*	33191.7	8716.9
Rosario - Tintipán		2304.0	10209.3

* indica una diferencia significativa.

No se observaron diferencias significativas de fecundidad (figura 5) entre los meses de muestreo para la población en general de *D. spinosissimus* (figura 6A ANOVA $P > 0.05$, $F = 0.93$; $P = 0.47$). Igualmente, no se determinaron diferencias significativas entre meses, al analizar la fecundidad por sitio de muestreo (figura 5 B-D).

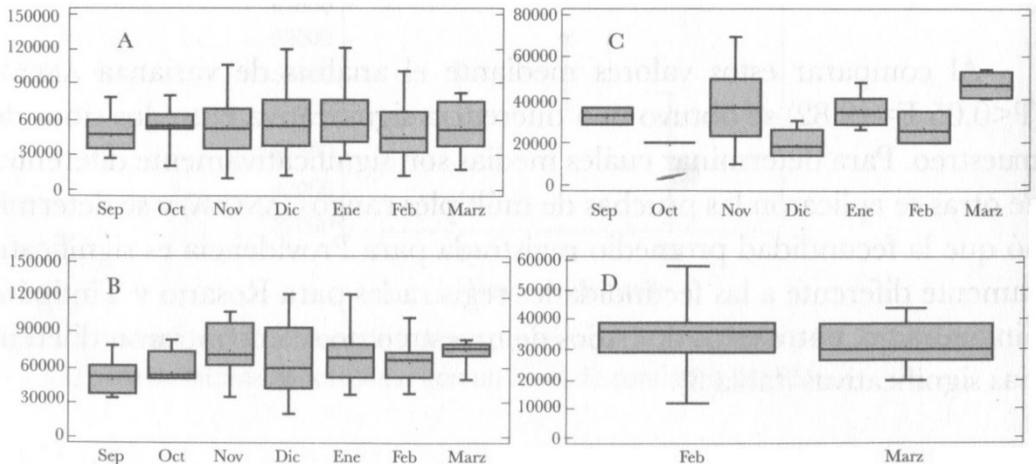


Figura 5. Variación mensual de la fecundidad (N° huevos promedio) para *Damithrax spinosissimus* a nivel de la población en general (A) y para cada sitio de muestreo, (B) Providencia, (C) Rosario, (D) Tintipán. ($P > 0.05$).

El diámetro promedio de los huevos fue de 1.12 ± 0.055 mm y en su mayoría se encontraron en el estado de desarrollo I (57.4%) (tabla 4). Los estados II y III estuvieron menos representados (32.4% y 10.1% respectivamente).

Tabla 4. Variación del diámetro de los huevos con relación al estado de desarrollo en tres localidades del Caribe colombiano. Se muestra el valor porcentual de hembras ovígeras y la frecuencia absoluta entre paréntesis.

Sitio	Diámetro huevos (mm)					
	I		II		III	
	% n	Media	% n	Media	% n	Media
Providencia	35.8 (53)	1.10	23 (34)	1.13	5.4 (8)	1.19
Rosario	12.2 (18)	1.11	6.1 (9)	1.13	2 (3)	1.17
Tintipán	9.5 (14)	1.13	3.4 (5)	1.13	2.7 (4)	1.18
Total	57.4 (85)	1.11	32.4 (48)	1.13	10.1 (15)	1.18

En general, el diámetro promedio de los huevos varió significativamente entre un estado de desarrollo y otro ($P < 0.05$) y a medida que avanza el desarrollo los huevos son más grandes (tabla 4).

Al realizar el análisis por sitio de muestreo se observó que tanto para Providencia como para Rosario se sigue este patrón; sin embargo, para Tintipán no se presentan diferencias significativas ($P > 0.05$ $F = 1.99$) entre una fase de desarrollo y otra en relación con esta variable.

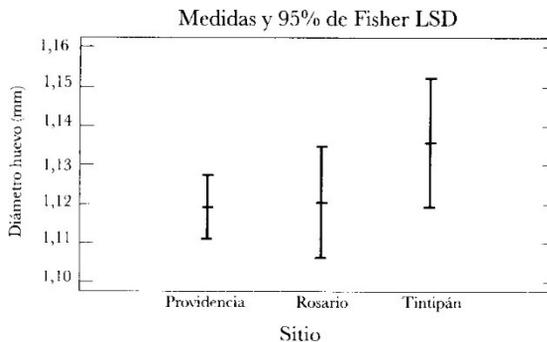


Figura 6. Diámetro promedio (mm) de los huevos por sitio de muestreo. ($P > 0.05$ $F = 0.79$).

Entre los sitios de muestreo, el diámetro de los huevos no presentó diferencias significativas (Fig. 6. $P > 0.05$ $F = 0.79$). La producción de huevos y el peso de la masa ovígera aumentaron considerablemente con la talla de las hembras (tablas 5-6). Sin embargo, entre el diámetro del huevo y el tamaño de la hembra no se presentó una correlación positiva.

Tabla 5. Distribución del número de huevos (F), peso de la hembra (PH), diámetro del huevo (DH) y peso de la masa ovígera (PMO) por clase de tamaño (LC) para la población general de *Damithrax spinosissimus* del Caribe colombiano (se muestra el promedio y la desviación estándar, SD).

LC (cm)	N	F \pm SD	PH (g) \pm SD	DH (mm) \pm SD	PMO (g) \pm SD
8 - 9	4	26.432 \pm 7.086	258 \pm 53	1.17 \pm 0.06	13.0 \pm 2.4
9 - 10	12	25.682 \pm 11.515	320 \pm 49	1.12 \pm 0.04	21.9 \pm 9.7
10 - 11	28	38.345 \pm 12.168	464 \pm 78	1.13 \pm 0.04	23.0 \pm 7.4
11 - 12	12	47.417 \pm 19.405	595 \pm 127	1.12 \pm 0.08	28.7 \pm 10.5
12 - 13	19	60.908 \pm 19.025	949 \pm 273	1.14 \pm 0.07	38.1 \pm 6.0
13 - 14	33	63.752 \pm 21.034	1289 \pm 383	1.12 \pm 0.06	42.1 \pm 9.2
14 - 15	39	70.665 \pm 23.996	1378 \pm 416	1.12 \pm 0.05	46.7 \pm 9.9
15 - 16	2	79.680 \pm 1.539	1775 \pm 460	1.08 \pm 0.01	57.1 \pm 5.2

Al comparar la fecundidad con la talla para cada uno de los sitios de muestreo, se determinó que en Providencia se presentan las hembras ovígeras con mayores tallas (LC: 11-16 cm) y los valores más altos de fecundidad (69376 - 79680 huevos), así como el peso corporal (728 - 1775 g) y de la masa de huevos (35.7 - 57.1 g) en comparación con Rosario (LC: 9-13 cm; F: 21751-59072 huevos; PH: 321-765 g; PMO=24.2-35.8 g) y Tintipán (8-12 cm; F: 26432-43605 huevos; PH: 321-765 g; PMO: 24.2-35.8 g) (tabla 6). Por otro lado, solo las hembras con una longitud del caparazón entre 12 y 13 cm fueron comunes a los tres sitios de muestreo.

Tabla 6. Distribución del número de huevos (F), peso de la hembra (PH), diámetro del huevo (DH) y peso de la masa ovígera (PMO) por clase de tamaño (LC) para cada uno de los sitios de muestreo (Providencia, Rosario y Tintipán). SD= desviación estándar.

LC (cm)	N	F ± SD	PH (g) ± SD	DH (g) ± SD	PMO (g) ± SD
11 - 12	4	69376 ± 11923	728 ± 113	1.12 ± 0.11	35.7 ± 9.6
12 - 13	17	61124 ± 18295	970 ± 289	1.13 ± 0.07	38.4 ± 6.2
13 - 14	33	63752 ± 21034	1289 ± 383	1.12 ± 0.06	42.1 ± 9.2
14 - 15	39	70665 ± 23996	1378 ± 416	1.12 ± 0.05	46.7 ± 9.9
15 - 16	2	79680 ± 1539	1775 ± 460	1.08 ± 0.01	57.1 ± 5.2

A. Providencia

LC (cm)	N	F ± SD	PH (g) ± SD	DH (g) ± SD	PMO (g) ± SD
9 - 10	7	21751 ± 10275	321 ± 64	1.13 ± 0.04	24.2 ± 10.7
10 - 11	17	41066 ± 13883	478 ± 91	1.12 ± 0.04	23.8 ± 7.8
11 - 12	5	32138 ± 6700	524 ± 89	1.10 ± 0.07	28.7 ± 10.8
12 - 13	2	59072 ± 33941	765 ± 120	1.19 ± 0.07	35.8 ± 2.3

B. Rosario

LC (cm)	N	F ± SD	PH (g) ± SD	DH (g) ± SD	PMO (g) ± SD
8 - 9	4	26432 ± 7086	258 ± 53	1.17 ± 0.06	13.0 ± 2.4
9 - 10	5	31186 ± 11889	318 ± 20	1.10 ± 0.04	18.8 ± 8.0
10 - 11	11	34141 ± 7703	441 ± 48	1.14 ± 0.05	21.7 ± 6.9
11 - 12	3	43605 ± 24081	537 ± 32	1.14 ± 0.06	19.5 ± 3.3

C. Tintipán

En la tabla 7 se presentan los valores promedios de talla, peso y fecundidad, menores para las poblaciones continentales de Rosario y Tintipán, en contraste con Providencia. Entre Rosario y Tintipán solo se muestran diferencias significativas ($P < 0.05$) para el peso de la masa ovígera (PMO), con mayores valores en Rosario.

La relación entre la fecundidad (número de huevos por nidada) y las variables de talla y peso (figura 7) fueron estadísticamente significativas ($P < 0.05$). En general, la longitud del caparazón (LC) explicó mejor la variabilidad en el número de huevos con 48.71% y una relación moderadamente fuerte con la fecundidad ($CR = 0.70$), le sigue con el ancho del caparazón (AC) con 46.35% ($CR = 0.68$). En menor medida, el peso de la hembra ovígera (P) con 40.94% y el menor el peso de la masa ovígera con 33.74%.

Tabla 7. Talla, peso y fecundidad (LC=longitud caparazón, AC=ancho caparazón, Nh= número huevos, Ph= peso hembra ovígera, PMO peso masa ovígera, Dh=diámetro huevo) para las poblaciones de Providencia y de Rosario-Tintipán. Se muestra para cada variable el promedio (X), la desviación estándar (SD) y el valor mínimo y máximo (Min y Máx). Entre los sitios de muestreo se presentan diferencias significativas (ANOVA $P < 0.05$).

Variable	Providencia				Rosario				Tintipán			
	X	SD	Min	Max	X	SD	Min	Max	X	SD	Min	Max
LC (cm)	13,44	0,83	11,17	15,50	10,34	0,78	9,00	12,00	9,74	0,85	8,30	11,00
AC (cm)	13,86	0,92	11,50	17,10	10,54	0,86	9,00	12,50	9,86	0,95	8,20	11,50
Nh	66.584	21.332	20.664	122.112	35.151	16.098	10.936	83.072	33.392	10.098	11.800	57.600
Ph (g)	1.254	414	580	3.100	473	135	240	850	395	101	200	560
PMO (g)	43	10	14	68	26	9	12	41	19	7	9	41
Dh (mm)	1,12	0,06	0,98	1,34	1,12	0,05	0,99	1,24	1,14	0,05	1,02	1,25

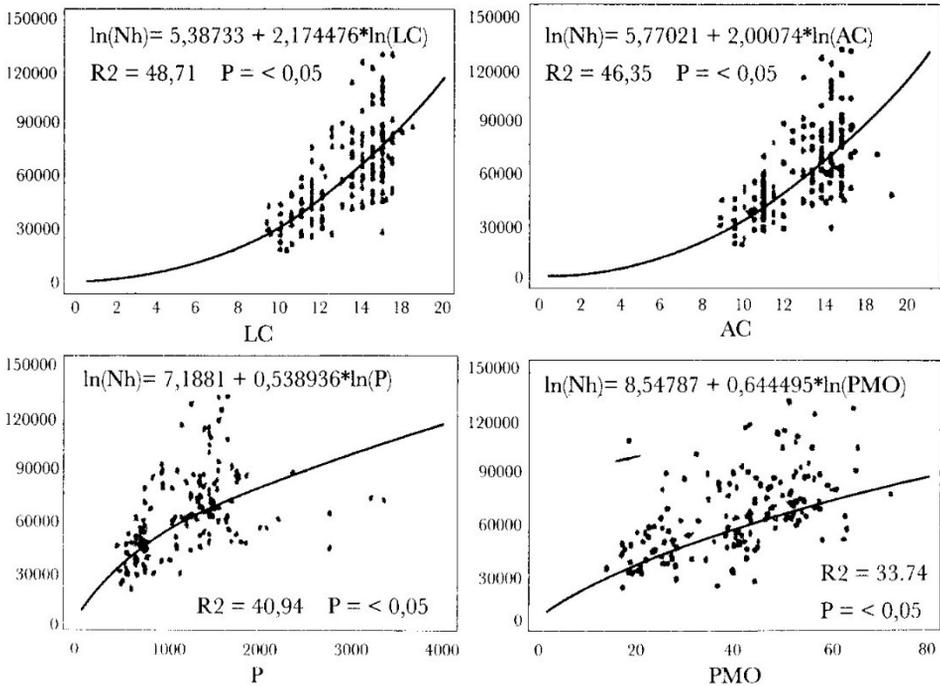


Figura 7. Relación entre el número de huevos con (A) la longitud del caparazón (LC), (B) ancho del caparazón (AC), (C) peso de la hembra (P) y (D) peso de la masa ovígera (PMO). Para cada relación se muestra la función potencial ajustada con un nivel de confianza de 95 %.

Todas las variables evaluadas, a excepción del diámetro del huevo, mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones oceánicas y continentales ($P < 0.05$) (tabla 7). El peso de la hembra ovígera, el ancho y la longitud del caparazón, no cumplieron con el supuesto de normalidad (Kolmogorov-Smirnov $P < 0,05$), por lo cual se comprobó el test de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$).

Al realizar el análisis por cada sitio de muestreo, se observó que algunas variables no tuvieron una relación estadística significativa con la fecundidad (tabla 8), se presentaron valores de correlación muy bajos que no alcanzan a explicar la variabilidad. Por otro lado, las relaciones que fueron significativas estadísticamente ($P < 0.05$) fueron diferentes en cada sitio de muestreo y explicaron débilmente su variación.

En Providencia solo el peso de la masa ovígera (PMO) mostró una relación significativa con la fecundidad, en Rosario lo fue el peso de la hembra (P), la longitud y ancho del caparazón (LC y AC respectivamente). En Tintipán lo fueron el ancho (AC) y la longitud del caparazón (LC) (tabla 8).

Tabla 8. Número de huevos (Nh) en función de la longitud (LC) y ancho del caparazón (AC), peso de la hembra (P) y peso de la masa ovígera (PMO) (n=152) para la población de *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano. (CR= coeficiente de correlación; R^2 =coeficiente de determinación; P=valor P -ANOVA, nivel de confianza de 95 %).

Lugar	X	Función	N	CR	R^2 (%)	P
Providencia	LC	$\ln(Nh) = 9.2392 + 0.6994 * \ln(LC)$	97	0.13	1.81	>0.05
	AC	$\ln(Nh) = 10.598 + 0.1739 * \ln(AC)$	97	0.04	0.13	>0.05
	P	$\ln(Nh) = 11.352 + 0.4177 * \ln(P)$	97	-0.04	0.13	>0.05
	PMO	$\ln(Nh) = 10.0021 + 0.2814 * \ln(PMO)$	97	0.22	4.97	<0.05
Rosario	LC	$\ln(Nh) = 3.4430 + 2.9687 * \ln(LC)$	32	0.49	24.39	<0.05
	AC	$\ln(Nh) = 10.6115 + 0.099 * \ln(AC)$	32	0.50	24.84	<0.05
	P	$\ln(Nh) = 6.1013 + 0.7002 * \ln(P)$	32	0.46	20.95	<0.05
	PMO	$\ln(Nh) = 9.7272 + 0.2052 * \ln(PMO)$	32	0.20	3.83	>0.05
Tintipán	LC	$\ln(Nh) = 6.6324 + 1.6426 * \ln(LC)$	23	0.43	18.39	<0.05
	AC	$\ln(Nh) = 6.8656 + 1.5328 * \ln(AC)$	23	0.44	19.59	<0.05
	P	$\ln(Nh) = 8.2665 + 0.3532 * \ln(P)$	23	0.29	8.16	>0.05
	PMO	$\ln(Nh) = 10.2307 + 0.0465 * \ln(PMO)$	23	0.04	0.19	>0.05

Discusión

La presencia de hembras ovígeras en todos los meses de muestreo sugiere que las poblaciones estudiadas se reproducen durante todo el año, de manera que el periodo reproductivo es continuo y este patrón es muy común en los braquiuros tropicales (Reigada y Negreiros-Franzoso, 2000). Un comportamiento similar de continuidad reproductiva se ha observado en otras especies de májidos como *Mithrax caribbaeus* (Fermín, 1991), *Pitho laevigata* (Figueroa, 1993) y *Mithraculus forceps* (Hernández-Reyes *et al.*, 2001), con la presencia de hembras ovígeras durante todo el año.

Cerca de los trópicos las condiciones son generalmente más favorables para el desarrollo gonadal y se garantiza un reclutamiento larval permanente (Pinzón, 2011). En el trópico las altas temperaturas del agua causan un desarrollo rápido de los huevos y embriones, de modo que los desoves se suceden a lo largo del año (Squires, 1973). Además, la disponibilidad permanente de alimento, requerido para el desarrollo de las larvas, juega también un papel importante y constituye una ventaja en contraste con las latitudes altas.

Los picos de alta actividad reproductiva se han asociado con variaciones de diversos factores ambientales como temperatura, intensidad de la luz, fotoperíodo, disponibilidad de alimento, salinidad, entre otros (Mantelatto *et al.*, 2003; Litulo, 2004), cuya variación a lo largo del año se hace evidente a latitudes altas (Sastry, 1983). Según Litulo (2005), para las regiones tropicales la variación es poca y favorece periodos continuos de reproducción. La intensidad de la luz es el factor principal que induce la ovogénesis (Payen, 1980-81; Pinheiro y Franzoso, 2002); la temperatura y el fotoperíodo afectan el ciclo reproductivo (Payen, 1980-81), promueven una tasa metabólica alta y elevan la sensibilidad neuroendocrinológica que induce la gametogénesis (Laubier-Boninchon, 1978); también la disponibilidad permanente de alimento para las larvas, constituyen una ventaja para la reproducción en el trópico.

En latitudes similares pueden existir variaciones de hábitat y de factores bióticos y abióticos que influyen en los patrones de reproducción (Bertini *et al.*, 2010); además, se sabe que el periodo reproductivo puede variar a lo largo de un gradiente latitudinal en función de los cambios ambientales (Leme y Negreiros-Franzoso, 1998), y las diferencias observadas en la maduración y actividad reproductiva se pueden relacionar con el área geográfica (Litulo, 2004). Aunque la determinación del periodo reproductivo

está gobernada por una interacción compleja entre factores endógenos y exógenos que producen variaciones de su duración a nivel intraespecífico (Sastry, 1983), se sabe que el período reproductivo ocurre cuando las condiciones ambientales son permanentemente favorables para la alimentación de adultos y larvas, su eclosión y desarrollo gonadal (Litulo, 2004). Por lo tanto, es posible que el mayor porcentaje de hembras ovígeras durante los meses de muestreo en la población oceánica, esté reflejando unas condiciones más favorables para la reproducción de *Damithrax spinosissimus*, en contraste con las islas continental de Rosario y Tintipán.

Los cangrejos pueden perder los huevos durante la incubación (Perkins, 1971) y el número de huevos puede disminuir con el desarrollo embrionario (Hernández-Reyes *et al.*, 2001; Elner y Beninger, 1992). La disminución podría ser debida a diferentes causas como predación, fricción, parasitismo, degeneración de los huevos no fecundados, enfermedades o reservas vitelinas insuficientes (Hernández-Reyes *et al.*, 2001). Al observar una disminución en el número de huevos con el avance del desarrollo embrionario, autores como Elner y Beninger (1992) con *Chionoecetes opilio* y Hernández-Reyes *et al.* (2001) con *Mithraculus forceps* consideraron que los valores de fecundidad de las hembras con huevos en la fase I representaban mejor la fecundidad real de la especie. Aunque en el presente estudio se registra un valor de fecundidad bajo para las hembras con huevos en estado de desarrollo avanzado (46 291 huevos) en comparación con los estados I y II (55 473 y 57 976 huevos respectivamente); no se determinaron diferencias significativas entre un estado de desarrollo y otro; de manera que los valores de fecundidad fueron estimados sin considerar el estado de desarrollo del huevo. El efecto del estado de desarrollo sobre el número de huevos y la pérdida de huevos entre estados fue despreciable; también se ha registrado en otros estudios como los de Cobo y Okamori (2008) para *M. forceps* y Hernáez y Palma (2003) para diferentes especies de porcelánidos.

La fecundidad es altamente variable entre los crustáceos braquiuros con un ámbito entre 100 y más de 400 000 huevos (Verísimo *et al.*, 2011; Sal-Moyano *et al.*, 2014). La superfamilia Majoidea muestra un ámbito de variabilidad alto, desde menos de 149 huevos en *Epialtus bituberculatus* (6.6 ± 0.75 mm ancho caparazón) (Cobo y Barros, 2009), a 54 000 huevos en *Chionoecetes opilio* (37-90 mm longitud caparazón) (Corneau *et al.*, 1999) hasta más de 400 000 huevos en *Maja brachydactyla* (132.5-191.3 mm longitud caparazón) o *Chionoecetes bairdi* (Haynes *et al.*, 1976). Algunos autores

afirman que algunos májidos pueden alcanzar valores de fecundidad muy altos, hasta 180 millones de huevos por hembra (Schejter y Spivak, 2005). A nivel intraespecífico también se presentan grandes ámbitos de variación; por ejemplo, Sal-Moyano *et al.* (2014) registran que especies como *Mithraculus forceps* pueden presentar un ámbito de variación muy amplio entre 34 y 4777 huevos en una misma zona geográfica (isla de Margarita, Venezuela) (Hernández-Reyes *et al.*, 2001) y para la misma especie Cobo y Okamori (2008) registran una fecundidad de 402.8 huevos en São Paulo, Brasil. Para *Damithrax spinosissimus* se ha estimado una fecundidad con un ámbito entre 5000 y 100 000 huevos (Brownell *et al.*, 1977; Bernard y Bernard, 1985; Idyll y Caperon, 1986; Tunberg y Crewell, 1988; Lovatelli y Sarkis, 2010). El presente estudio reporta un ámbito de variación un poco más amplio, entre 10936 y 122 112 huevos para la especie.

Son diversos los factores tanto exógenos como endógenos que pueden explicar la variación de la fecundidad tanto a nivel interespecífico como intraespecífico. Factores exógenos como la temperatura (Ouellet y Plante, 2004; Brillon *et al.*, 2005), la disponibilidad de alimento (Sastry, 1983), el área geográfica (Otto *et al.*, 1989; Tuck *et al.*, 2000), las diferencias geomorfológicas, las condiciones climáticas y de forma indirecta la latitud (Clarke *et al.*, 1991) están entre los más relevantes. Por otro lado, factores de tipo endógeno como la talla corporal (Hines, 1982), el tiempo transcurrido desde la cópula hasta la puesta y fecundación, la calidad de espermatozoides disponibles, la presencia de hembras primíparas o multíparas (Hernández-Reyes *et al.*, 2001; Elner y Beninger, 1992), siendo las primeras menos fértiles (Dew y McConnaughey, 2005; Swiney *et al.*, 2010) y la edad, con individuos senescentes que producen huevos más pequeños y en menor proporción (Gutiérrez y Zúñiga, 1976) pueden afectar la fecundidad y explicar mejor su variabilidad.

Muchos estudios en Majoidea, según lo afirman González-Pisani y López (2014), han reconocido factores que podrían explicar las diferencias a nivel intraespecífico. La gran variación del número de huevos dentro de un mismo ámbito de tamaño podría indicar la presencia de más de un desova en el período anual (Mantelatto *et al.*, 2002; Varisco y Vinuesa, 2011). *Damithrax spinosissimus* desova varias veces a partir de la misma fertilización y después de la segunda puesta la mortalidad de los estadíos larvales aumenta y la cantidad de huevos disminuye (Tunberg y Creswell, 1988). El contenido de espermatozoides en los receptáculos seminales también puede influir

en la puesta de huevos. En algunas especies como *Chionoecetes bairdi*, los desoves no ocurren si no hay suficiente espermatozoos para fecundar (Paul y Adams, 1984), en otras como *Halicarcinus cookii* los desoves se pueden dar sin considerar la cantidad de espermatozoos disponible (Brink, 2006); lo cual contribuye con una variación amplia de la fecundidad, en hembras de la misma talla, debido a que no todos los huevos producidos pueden ser fertilizados (González-Pisani y López, 2014).

Con relación a la variación mensual de la fecundidad, el promedio del número de huevos y la mediana no cambiaron significativamente a lo largo de los meses. La falta de variación mensual de la fecundidad se ha registrado para otros cangrejos araña como *Mithraculus forceps* (Cobo y Okamori, 2008) y *Stenorhynchus seticornis* en el norte de Brasil (Okamori y Cobo, 2003). Varios autores afirman que la disponibilidad de alimento y algo de tolerancia a los cambios ambientales, podrían explicar el mantenimiento de la producción de huevos; el cual fue casi constante a lo largo del período de estudio.

En la mayoría de crustáceos se presenta una correlación positiva entre el número de huevos y una variable corporal determinada (Sastrey, 1983). En los braquiuros, la fecundidad está fuertemente relacionada con el tamaño de los huevos (Rabalais, 1991) y con el tamaño y peso corporal a nivel intraespecífico (Hines, 1982; Hartnoll, 1985). En relación con el tamaño del huevo, en cangrejos araña los huevos parecen ser significativamente más grandes en comparación con otros braquiuros (Hernández y Palma, 2003). Para *D. spinosissimus* se registra un diámetro promedio de 1.12 ± 0.05 mm, mayor que en otras especies de cangrejos araña como *Mithraculus forceps* con un diámetro promedio de 0.56 ± 0.06 mm (Cobo y Okamori, 2008) y *Maja crispata* con 0.31 ± 0.024 mm (Carmona-Suárez, 2003). Se cree que el tamaño del huevo varía entre especies y está relacionado con el tamaño de la hembra reproductiva y con el tamaño de la puesta (Okamori y Cobo, 2003); sin embargo, Hines (1991) ya había declarado que el tamaño del huevo parece no variar en función del tamaño corporal y, a nivel intraespecífico, en una etapa de desarrollo dada, muestra poca variación entre los individuos. En el presente estudio, en general, las hembras con un ámbito de talla mayor no presentaron en promedio un mayor diámetro del huevo. Además, aunque entre las poblaciones oceánica y continental se presentaron diferencias significativas en relación con la longitud del caparazón y el tamaño de la puesta, el diámetro promedio del huevo no presentó variación, lo cual confirma la poca relación entre estas variables.

Al agrupar los datos por tallas, se observa que los ejemplares de mayor tamaño aportan mayor cantidad de huevos que los individuos más pequeños, lo cual ha sido observado en numerosos crustáceos decápodos (Antezana *et al.*, 1965; Jones y Simons, 1983; Reid y Corey, 1991; Palma y Arana, 1997). En los crustáceos la cantidad de huevos portados está limitada adicionalmente por el espacio disponible bajo el abdomen (Reid y Corey, 1991). Así, en los braquiuros, a nivel intraespecífico, se ha demostrado que la fecundidad está fuertemente relacionada con el tamaño y peso corporal de la hembra (Hines, 1982; Hartnoll, 1985; Cobo y Okamori, 2008). Debido a la necesidad de considerar el crecimiento discontinuo en la mayoría de decápodos que ocurre a través de mudas, muchos investigadores han utilizado el modelo potencial para describir la fecundidad (Hines, 1991; Palma y Arana, 1997; Pinheiro y Terceiro, 2000; Lestang *et al.*, 2003), que representa mejor su cambio proporcional con respecto a la talla corporal. Todas las variables de talla y peso tuvieron una relación significativa con la fecundidad ($P < 0.05$) y presentaron una relación moderadamente fuerte con esta variable. La ecuación $\ln(N_h) = 5.39 + 2.17 * \ln(LC)$ explicó el mayor porcentaje (48.71%) de la variación total del número de huevos en función de la talla corporal, determinada por la longitud del caparazón. Así, una mayor longitud del caparazón permitirá un área mayor bajo el abdomen sin limitar físicamente la producción de huevos (Hernández, 2001). Sin embargo, este valor porcentual se considera relativamente bajo debido posiblemente a la dispersión de los datos, como lo sugieren Hernández y Palma (2003), quienes aconsejan realizar una transformación a escala logarítmica, debido a que en especies con valores relativamente altos de fecundidad (> 700 huevos), la dispersión en la cantidad de huevos portados es mayor y el error estadístico aumenta. Aunque el ancho del caparazón también se ha utilizado en varios estudios en relación con el número de huevos producido (Litulo, 2004; Hamasaki *et al.*, 2006), y en el presente trabajo, similar a la longitud del caparazón, muestra una correlación alta; algunos autores afirman que la variabilidad en el ancho del caparazón que incluye las espinas anterolaterales, cuya medida es utilizada frecuentemente en estudios biológico-pesqueros, presenta serias restricciones en su interpretación (García-Montes *et al.*, 1987). Por ello se recomienda la longitud del caparazón para reducir esta variabilidad y establecer criterios adecuados para la protección de tallas menores, así como la obtención de caracteres merísticos confiables (García-Montes *et al.*, 1987).

En Providencia la talla de la hembra ovígera más pequeña fue de 11.17 cm en comparación con Rosario (9 cm) y Tintipán (8.3 cm). También se registra una fecundidad significativamente alta (66 582 huevos) en comparación con las poblaciones continentales (35 151 y 33 392 huevos respectivamente) y la presencia de hembras más grandes y pesadas. La fecundidad alta en la población oceánica en comparación con la continental, podría atribuirse, en parte, a las mayores tallas de hembras ovígeras registradas; sin embargo, con base en el análisis de regresión, el bajo porcentaje de la variabilidad en la fecundidad explicado por la talla, no permite asegurar esta relación. Es posible que además de la dispersión en los datos, otros factores de tipo biótico y abiótico estén influyendo en las diferencias. Se afirma que la disponibilidad de alimento es el factor más importante para el mantenimiento del cuerpo, el crecimiento somático y la reproducción de los cangrejos adultos, así como el crecimiento y sobrevivencia de las larvas y estados juveniles (Sastry, 1983) y se correlaciona con la actividad reproductiva en un hábitat dado (Castiglioni *et al.*, 2006). De manera que una mayor disponibilidad de este recurso en Providencia, puede influir de manera importante la fecundidad.

Además, las diferencias de tamaño también pueden estar relacionadas con la inestabilidad del medio ambiente y el estrés en aguas poco profundas, las fuertes lluvias, la escorrentía terrestre y la eutrofización natural (Carruthers *et al.*, 2005; Guzmán *et al.*, 2005). La falta de individuos maduros y la tendencia de tamaños pequeños, sugiere una sobreexplotación (Abbe, 2002) debido a que la extracción de individuos maduros con un valor reproductivo alto en comparación con los juveniles, disminuye la tasa de crecimiento de la población (Pinzón, 2011). Así, los individuos sometidos a una fuerte presión por pesca tienden a madurar sexualmente en edades tempranas (Fenberweg y Roy, 2007) para aumentar la probabilidad de reproducirse antes de ser extraídos de la población. En este sentido, se sugiere una sobreexplotación, dada la tendencia en la disminución de tallas para la población continental (Rosario, Tintipán) en contraste con la oceánica (Providencia). Sin embargo, la construcción de modelos sobre la estructura de edades para evaluar el efecto de la incertidumbre en la talla de madurez de *D. spinosissimus* que permitan reconocer el valor real de la sobreexplotación (Baeza *et al.*, 2012) se hacen necesarios, ya que la madurez en los machos de *D. spinosissimus* puede ocurrir antes de la muda de la pubertad, cuando los cambios alométricos de los quelípedos y pleópodos

toman lugar, y los machos pequeños sin quelípedos desarrollados pueden erróneamente ser clasificados como juveniles (Baeza *et al.*, 2012).

Finalmente, la influencia antrópica juega un papel muy importante y contribuye a las diferencias significativas de la fecundidad, el estado poblacional y el tamaño de los individuos entre las poblaciones oceánica y continental de *D. spinosissimus*. La presión y sus efectos puede variar sustancialmente según las características fisiográficas del área y el fácil acceso al uso de sus recursos (Flórez y Etter, 2003). En el Caribe colombiano esta situación se hace evidente en las islas del Rosario en donde el deterioro ambiental ha alcanzado niveles dramáticos (Sarmiento *et al.*, 1989) y en las islas de San Bernardo donde se observan signos de degradación progresiva (Ramírez *et al.*, 1994). La fuerte presión de pesca en islas del Rosario (Pinzón, 2011), sumada a los aportes continentales del Canal del Dique, las aguas residuales de Cartagena generadas por la industria, el turismo, la agricultura, el cultivo de camarones y el uso doméstico (Bula, 2002; Gómez *et al.*, 2009); el aporte de voluminosas cantidades de sedimentos a la bahía de Barbacoas que llegan islas del Rosario, así como el incremento de aguas ricas en nutrientes provenientes de Bocas de Ceniza que son arrastradas por la deriva marina, donde desemboca el Magdalena, han alterado la disponibilidad de nutrientes, la temperatura, la salinidad y la transparencia, reflejándose una reducción progresiva del hábitat natural y elementos de la biota (Pinilla *et al.*, 2007). Por su parte, en el Archipiélago de San Bernardo la población humana ha aumentado notablemente en los últimos años, junto con una alta actividad turística (30 lanchas y 500 personas diarias en temporada alta). Esta actividad deja residuos de gasolina y aceite, ocasiona la erosión del litoral y altera la calidad del agua (Flórez y Etter, 2003); adicionalmente, la descarga de sedimentos provenientes del río Sinú que afecta principalmente al Archipiélago de San Bernardo contribuye con una alta perturbación en la zona (Pinilla *et al.*, 2007).

La población continental de *D. spinosissimus* en el Caribe colombiano, en contraste con la oceánica, registró menores valores de fecundidad junto con la presencia de hembras ovígeras más pequeñas y de menor peso. El efecto del estado de desarrollo de los huevos sobre la fecundidad no fue significativo y la pérdida de huevos entre estados fue despreciable. Aunque el diámetro del huevo se comportó más como una constante y no presentó diferencias significativas entre los sitios de muestreo; al relacionarlo con el estado de desarrollo, mostró un aumento significativo con el desarrollo em-

brionario. Los bajos valores de fecundidad y tallas de las hembras ovígeras en la población continental, sugieren además una sobreexplotación, dada la fuerte influencia del continente que modifica las condiciones ambientales favorables para la reproducción.

Agradecimientos

Expresamos nuestros agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia y al Instituto de Estudios en Ciencias del Mar de la sede Caribe (CECIMAR). A la sede Caribe por la financiación de la pasantía de YCB. A Colciencias por el apoyo financiero del proyecto “Evaluación del estado actual de las poblaciones del cangrejo rey del Caribe *Mithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818), un modelo para el estudio de invertebrados bentónicos amenazados en Colombia”. A la UAEPNN, los corales del Rosario y San Bernardo y a Esteban Zarza, a UAESPNN Old Providence McBean Lagoon y a su directora Marcela Cano por todo el apoyo en los muestreos.³

Referencias

- Abbe, G. R. (2002). Decline in size of male blue crabs (*Callinectes sapidus*) from 1968 to 2000 near Clavert Cliffs, Maryland. *Estuaries*, 25, 105–114.
- Allunno-Bruscia, M. y Sainte-Marie, B. (1998). Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 459–477.
- Antezana, T., Fagetti, E. y López, M. T. (1965). Observaciones bioecológicas en decápodos de Valparaíso. *Rev. Biol. Mar.*, 12, 1–60.
- Ardila N., Navas, G. R. y Reyes, J. (Eds.). (2002). Libro Rojo de invertebrados marinos de Colombia.. Bogotá: INVEMAR. Ministerio del Medio Ambiente..
- Baeza, J., Anderson, J., Spadaro, A. y Behringer, D. (2012). Sexual dimorphism, allometry, and size at first maturity of the Caribbean King Crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys. *J. Shellfish Res.*, 31(4), 909–916.
- Bagenal, T. B. (1967). A short review of fish fecundity. En: S. D. Gerking (ed.). *The biological basis of freshwater fish production* (pp. 89–111). Edimburgo: Blackwell.
- Begg, G. A. y Waldman, J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. *Fish. Res.*, 43, 35–44.

3 Contribución No. 425 del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, CECIMAR, Sede Caribe, Universidad Nacional de Colombia.

- Bernard, W. y Bernard, K. (1985). Feasibility of the Caribbean King crab (*Centolla*) mariculture in the Dominican Republic. Washington: Smithsonian Institution.
- Bertini, G., Monteiro Teixeira, G., Fransozo, V. y Fransozo, A. (2010). Reproductive period and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. *Invert. Reprod. Develop.*, 54(1), 7–17.
- Bohnsack, J. A. (1976). The spider crab, *Mithrax spinosissimus*: an investigation including commercial aspects. *Fla. Scient.*, 39, 259–266.
- Brillon, S., Lambert, Y. y Dodson, J. (2005). Egg survival, embryonic development, and larval characteristics of northern shrimp (*Pandalus borealis*) females subject to different temperature and feeding conditions. *Mar. Biol.*, 147, 895–911.
- Brink, Van den A. M. (2006). The Reproductive ecology and biology of the pill-box crab: *Halicarcinus cookii* (Brachyura: Hymenosomatidae) Filhol, 1885. (Master Thesis). University of Canterbury.
- Brownell, W. A., Provenzano, J. y Martínez, M. (1977). Culture of the West Indian spider crab, *Mithrax spinosissimus*, at los Roques, Venezuela. *Proc. World Mariculture Soc.*, 8, 157–168.
- Butler, M. J. y Mojica, A. M. (2012). Herbivory by the Caribbean king crab on coral patch reefs. *Mar. Biol.*, 159, 2697–2706.
- Caddy, J. F. (1989). Marine invertebrate fisheries. Their assessment and management. John Wiley. Nueva York.
- Carmona-Suárez, C. (2003). Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Scientia Mar.*, 67(1), 75–80.
- Carruthers T. J., Barnes, P. A., Jacome, G. E. y Fourqurean, J. W. (2005). Lagoon scale processes in a coastally influenced Caribbean system: Implications for the seagrass *Thalassia testudinum*. *Carib. J. Sci.*, 41, 441–455.
- Castiglioni, D.S., M. L. Negreiros-Fransozo y R. C. Mortari. 2006. Biología populacional do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. *Atlântica*, 28(2): 73–86.
- Clarke, A. 1979. On living in cold water: K-strategies in Antarctic benthos. *Mar. Biol.*, 55, 111–119.
- Cobo V.J. y Barros, S. D. (2009). Reproductive output of the spider crab *Epialtus bituberculatus* (H. Milne Edwards, 1834) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) associated with beds of the alga *Sargassum cymosum* (C. Agardh, 1820) on the southeastern Brazilian coast. *Invertebr. Reprod. Dev.*, 53, 53–58.

- Cobo, V. J. y Okamori, C. M. (2008). Fecundity of the spider crab *Mithraculus forceps* (Decapoda, Mithracidae) from the northeastern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 98(1982), 84–87.
- Comeau, M., Starr, M., Conan, G. Y., Robichaud, G. y Therriault, J. C. (1999). Fecundity and duration of egg incubation for multiparous female snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the fjord of Bonne Bay, Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 1088–1095.
- Creswell, R., B. Tunberg y R. Winfree. 1989. Mariculture of the Caribbean king crab, *Mithrax spinosissimus* (Lamarck), in the Caribbean region: Progress and constraints. *Proc. Gulf Carib. Fish. Inst.*, 39, 469–475.
- Cruz, N. y N. H. Campos. 2003. Los cangrejos araña (Decapoda: Brachyura: Majoidae) del Caribe colombiano. *Biota Colomb.*, 4(2), 261–269.
- Dew, C. B. y McConnaughey, R. A. (2005). Did trawling on the brood stock contribute to the collapse of Alaska's king crab? *Ecol. Appl.*, 15, 919–941.
- Elnor, R. B. y Beninger, P. G. (1992). The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio*: A synthesis of recent contributions. *Amer. Zool.*, 32, 524–533.
- Fenberwg B. y Roy, K. (2007). Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Mol. Ecol.*, 10–11.
- Fermín, G. (1991). Morfometría y fecundidad de *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura, Majidae) de la isla de Cubagua, Estado Nueva Esparta. (Tesis de licenciatura). Universidad de Oriente, Venezuela.
- Figuroa, S. M. (1993). *Fecundidad y morfometría de Pitho laevigata* (Milne Edwards, 1875) (Brachyura, Majidae) en la Playa de Boca del Río, isla de Margarita. (Trabajo Ascenso). Universidad de Oriente, Venezuela.
- Flórez, C. y Etter, A. (2003). Caracterización ecológica de las islas Múcura y Tintipán, Archipiélago de San Bernardo, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 27(104), 343–356.
- García-Montes, García, J. A. y Soto, L. (1987). Morfometría, crecimiento relativo y fecundidad de la jaiba del golfo, *Callinectes similis* Williams, 1966 (Decapoda: Portunidae). *Cienc. Mar.*, 13(4), 137–161.
- Gómez A., Osorio, A., Toro, F., Osorio, J., Álvarez, J. y Arrieta, A. (2009). Patrón de circulación en la bahía de Barbacoas y su influencia sobre el transporte de sedimentos hacia las islas del Rosario. *Avance Rec. Hidrául.*, 20, 21–40.
- González-Pisani, X. y López, L.. (2014). Comparative reproductive effort and fecundity in the spider crabs, *Leurocyclus tuberculatus* and *Libinia spinosa* (Majoidea, Brachyura). *Zool. Sci.*, 31(4), 244–250.

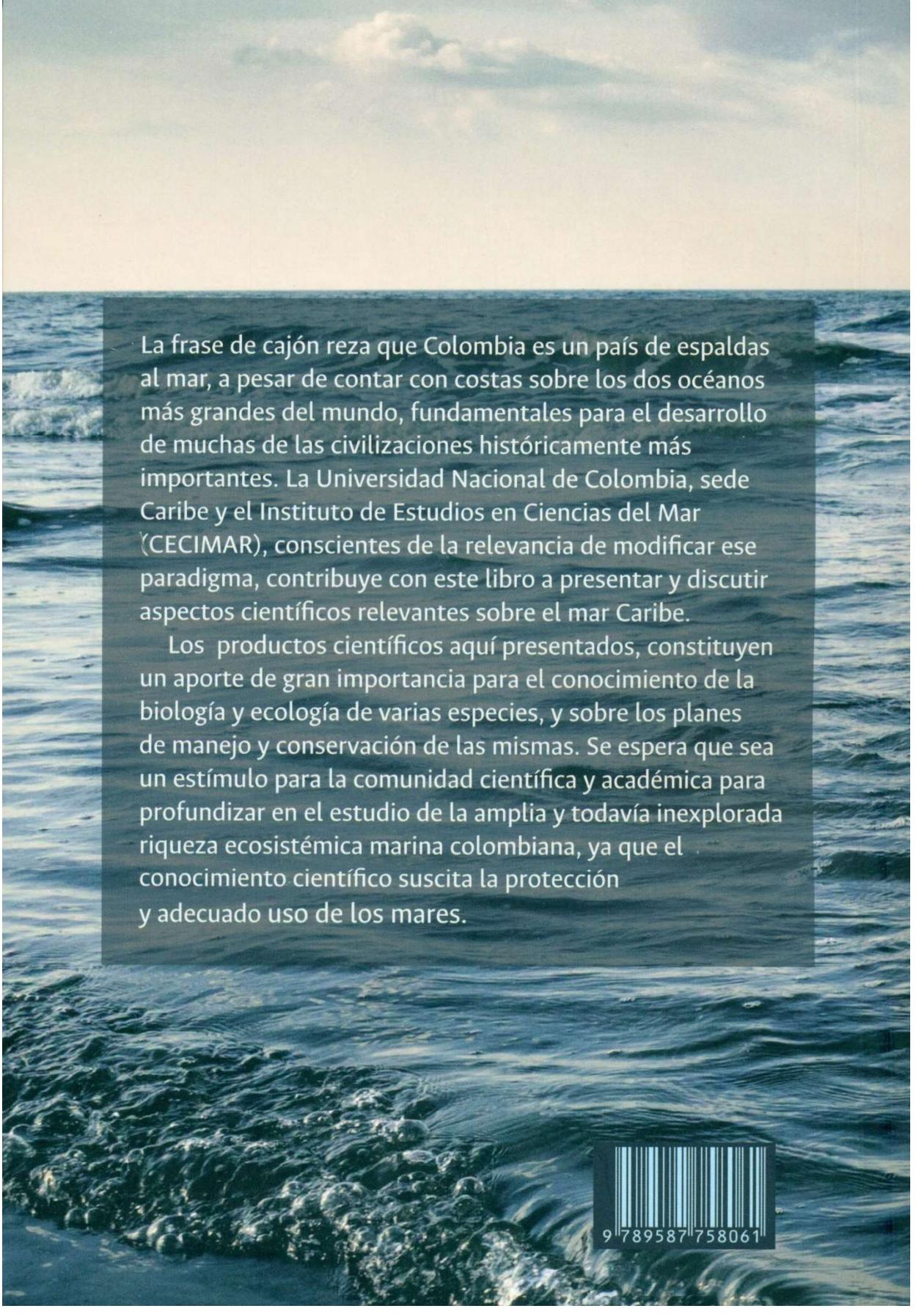
- Gutiérrez, M. J. y Zúñiga, R. O. (1976). *Cancer setosus* Molina en la bahía de Mejillones del Sur (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Rev. Biol. Mar. Dep. Oceanol. Univ. Chile*, 16(1), 1–25.
- Guzmán, H. M. y Tewfik, A. (2004). Population characteristics and co-occurrence of three exploited decapods (*Panulirus argus*, *P. guttatus* and *Mithrax spinosissimus*) in Bocas del Toro, Panama. *J. Shellfish Res.*, 23(2), 575–580.
- Guzmán, H. M., Barnes, P. A. G., Lovelock, C. E. y Feller, I. C. (2005). A site description of the CARICOMP mangrove, seagrass and coral reef sites in Bocas del Toro, Panama. *Carib. J. Sci.*, 41, 430–440.
- Hamasaki, K., Fukunaga, K. y Kitada, S. (2006). Batch fecundity of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Aquaculture*, 253(1-4), 359–365.
- Hartnoll, R. G. (1985). Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner, A. M. (Ed.) *Factors in adult growth* (pp. 101–129) Rotterdam: A. Balkema Publishers.
- Haynes, E., Karinen, J. F., Watson, J. y Hopson, D. J. (1976). Relation of number of eggs and egg length to carapace width in the brachyuran crabs *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio* from the southeastern Bering Sea and *C. opilio* from the Gulf of St Lawrence. *J. Fish. Res. Board Canada*, 33, 2592–2595.
- Hazlett, B. y Rittsehof, D. (1975). Daily movements and home range in *Mithrax spinosissimus* (Majidae, Decapoda). *Mar. Behav. Physiol.*, 3, 101–118.
- Hernández, P. (2001). Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: una comparación latitudinal. *Invest. Mar.*, 29(1), 73–81.
- Hernández, P. y Palma, S. (2003). Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Invest. Mar.*, 31(2), 35–46.
- Hernández-Reyes, I., Palazón-Fernández, J., Bolaños-Curvelo, J. y Hernández, J. (2001). Aspectos reproductivos de *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Crustacea: Decapoda: Majidae). *Cienc. Mar.*, 27(1), 21–34.
- Hines, A. H. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Mar. Biol.*, 69, 309–320.
- Hines, A. H. (1991). Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 48, 267–275.
- Idyll, C. y Caperon, J. (1986). Assessment of the status of the system developed by the Marine Systems Laboratory of the Smithsonian Institute for raising the Caribbean king crab by mariculture. (unpublished).
- IGAC. (1998). Diccionario de topónimos y términos costeros de Colombia., Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi.

- Jones, M. B. y Simons, M. J. (1983). Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae). *Bull. Mar. Sci.*, 33, 656–670.
- Laubier-Bonichon, A. (1978). Ecophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus*. Trois années d'expérience en milieu contrôlé. *Océanologica Acta*, 1, 135–150.
- Leme, M. H. A. y Negreiros-Fransozo, M. L. (1998). Reproductive patterns of *Ara-tus pisonii* (Decapoda: Grapsidae) from an estuarine area of São Paulo northern coast, Brazil. *Rev. Biol. Trop.*, 46, 673–678.
- Lestang, S. D., Hall, N. G. y Potter, I. C. (2003). Reproductive biology of the blue swimming crab (*Portunus pelagicus*, Decapoda: Portunidae) in five bodies of water on the west coast of Australia. *Fish. Bull.*, 101, 745–757.
- Litulo, C. (2004). Reproductive aspects of a tropical population of the fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) (Brachyura: Ocypodidae) at Costa do Sol Mangrove, Maputo Bay, southern Mozambique. *Hydrobiologia*, 525, 157–173.
- López-Victoria, M. y Díaz, J. M. (2000). Morfología y estructura de las formaciones coralinas del archipiélago de San Bernardo, Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(91), 219–230.
- Lovatelli, A. y Sarkis, S. (2010). A regional shellfish hatchery for the Wider Caribbean: Assessing its feasibility and sustainability. FAO Regional Technical Workshop. 18–21 October 2010, Kingston. *FAO Fish. Aquac. Proc.* 19.
- Mantelatto, F. L. M. y Fransozo, A. (1997). Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 70(2), 214–226.
- Mantelatto F. L. M., Alarcón, V. F. y García, R. B. (2002). Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil. *J. Crust. Biol.*, 22, 390–397.
- Mantelatto, F. L. M., Faria, F. C. R. y García, R. B. (2003). Biological aspects of *Mithraculus forceps* (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 83, 789–791.
- Márquez, G. (1988). *Las islas de Providencia y Santa Catalina, ecología regional*. Fondo FEN Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Martínez, S. y Vernet, G. (1981). El complejo arrecifal de las islas del Rosario, zonación coralina, sedimentación y foraminíferos bentónicos. *Rev. CLAF*, 6(1-3), 329–345.
- Navarrete, N., Soto, R., Quiroga, E., Vargas, M. y Wehrmann, I. S. (1999). Egg production in *Eurypodius latreillii* Guérin, 1828 (Decapoda: Majidae) in the Straits of Magellan, southern Chile. *Scientia Mar.*, 63(1), 333–337.
- Okamori, C. M. y Cobo, V. J. (2003). Fecundity of the arrow crab *Stenorhynchus seticornis* in the southeastern Brazilian coast. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 83: 979–980.

- Otto, R. S., MacIntosh, R. A. y Cummiskey, P. A. (1989). Fecundity and other reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska. In Melteff, B. (Ed.). Proceedings of the International Symposium on king and Tanner crabs, (pp. 65–90). Alaska Sea Grant College Program Report 90-04. Fairbanks, EE.UU: University of Alaska.
- Ouellet, P. y Plante, F. (2004). An investigation of the sources of variability in American lobster (*Homarus americanus*) eggs and larvae: female size and reproductive status, and interannual and interpopulation comparisons. *J. Crust. Biol.*, 24, 481–495.
- Palma, S. y Arana, P. (1997). Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837) frente a la costa de Concepción, Chile. *Invest. Mar.*, 25, 203–221.
- Paul, A. J. y Adams, A. E. (1984). Breeding and fertile period for female *Chionocetes bairdii* (Decapoda, Majidae). *J. Crustac. Biol.*, 44, 589–594.
- Payen, G. G. (1980-81). Aspects fondamentaux de l'endocrinologie de la reproduction chez les crustacés marins. *Oceanis*, 6, 309–339.
- Penha-Lopes, G., Rhyne, A. L., Lin, J. y Narciso, L. (2005). The larval rearing of the marine ornamental crab, *Mithraculus forceps* (A. Milne Edwards, 1875) (Decapoda: Brachyura: Majidae). *Aq. Res.*, 36, 1313–1321.
- Perkins, H. C. (1971). Egg loss during incubation from off-shore northern lobster (Decapoda: Homaridae). *Fish. Bull.*, 69, 451–453.
- Pinheiro, M. A. A. y Fransozo, A. (1995). Fecundidade de *Pachycheles haigae* Rodríguez Da Costa, 1960 (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) em Ubatuba (SP), Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 55(4), 623–631.
- Pinheiro, M. A. A. y Fransozo, A. (2002). Reproduction of the speckled swimming crab *Araneus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian coast near 23°30'S. *J. Crust. Biol.*, 22(2), 416–428.
- Pinheiro, M. A. A. y Terceiro, O. S. L. (2000). Fecundity and reproductive output of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae). *Crustaceana*, 73, 1121–1137.
- Pinilla, G., Gutiérrez, A. y Ulloa, G. (2008). Efectos ecológicos de la derivación de aguas y sedimentos hacia la bahía de Barbacoas. Estudio de la reducción de Caudales en el Canal del Dique. Laboratorios de Ensayo Hidráulicos (IEH)-CORMAGDALENA. Convenio Interadministrativo No. 133, 1–42.
- Pinzón, M. (2011). *Aspectos de la biología de Mithrax spinosissimus (Lamarck, 1818) (Brachyura: Mithracidae) en el Caribe colombiano.* (Tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Provenzano A. J. y Brownell, W. N. (1977). Larval and early post-larval stages of West Indian spider crab, *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) (Decapoda: Majidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 90(3), 735–752.

- Rabalais, N. N. (1991). Egg production in crabs with abbreviated development. In: Wenner, A. y A. Kuris (Eds.) *Crustacean egg production* (217–234). Rotterdam: A. A. Balkema.
- Ramírez, A., Miranda, D. y Viña, G. (1994). Estructura arrecifal del archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano, estudio de línea base. *Trianea*, 5, 189–219.
- Reid, D. M. y Corey, S. (1991). Comparative fecundity of decapod crustaceans. II. The fecundity of fifteen species of anomuran and brachyuran crabs. *Crustaceana*, 61(2), 175–189.
- Reigada, A. L. D. y Negreiros-Fransozo, M. L. (2000). Reproductive cycle of *Hepatus padibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, 60, 483–491.
- Saint-Laurent, M. (1979). Vers une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Reptantia. *Bulletin de l'Office National des Pêches*, 3, 15–31.
- Sal-Moyano, M., Lagos-Tobias, A., Felder, D. y Mantelatto, F. (2014). Relative growth and reproductive parameters in a population of *Microphrys bicornutus* (Brachyura, Majoidca) from Bocas del Toro, Caribbean Sea, Panama. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.*, 49(1), 1–10.
- Sampedro, M. P., González-Gurriarán, E., Freire, J. y Muiño, R. (1999). Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *J. Crustac. Biol.*, 19, 578–592.
- Sampedro, M. P., González-Gurriarán, E. y Freire, J. (2003). Moults cycle and growth of *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in coastal habitats of Galicia, north-west Spain. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 83, 995–1005.
- Santos, S. y Negreiros-Fransozo, M. L. (1997). Fecundity in *Portunus spinimanus* (Latreille, 1819) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Interciencia*, 22(5), 259–263.
- Sarmiento, D., Flechas, A. y Alvis, G. (1989). *Evaluación cuantitativa del estado actual de las especies coralinas del Parque Nacional Natural Corales del Rosario (PNNCR), Cartagena (Colombia)*. (Tesis de pregrado). Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Sastry, A. N. (1983). Ecological aspects of reproduction. In: W.B. Vernberg (Ed.). *The biology of Crustacea: Environment adaptations* (pp.179-270). Vol 8. Nueva York: Academic Press.
- Schejter, L. y Spivak, E. (2005). Morphometry, sexual maturity, fecundity and epibiosis of the South American spider crab *Libinia oclaea granaria* (Brachyura: Majoidca). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 85, 857–863.
- Squires, H. J. (1973). El potencial reproductivo en los crustáceos decápodos. *Bol. Mus. Mar.*, 5, 3–7.

- Stechey, D. y Somers, K. (1995). Potential, realized, and actual fecundity in the crayfish *Orconectes immunis* from southwestern Ontario. *Can. J. Zool.*, 73, 672–677.
- Suárez, C. (2003). Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Sci. Mar.*, 67(1), 75–80.
- Swiney, K. M., Webb, J. B., Bishop, G. H. y Eckert, G. L. (2010). Temporal and spatial variability of Alaska red king crab fecundity, and accuracy of clutch fullness indices in estimating fecundity. In: Kruse, G.H., G.L Eckert, R. J. Foy, R.N. Lipicus, B. Sainte-Marie, D.L. Stram y D. Woodby (Eds.), *Biology and management of exploited crab populations under climate change* (pp. 265–282). Alaska Sea Grant. Fairbanks: University of Alaska. doi:10.4027/bmcepc.2011.11
- Torati, L. S. y Mantelatto, F. L. (2008). Uncommon mechanism of egg incubation in the endemic southern hermit crab *Loxopagurus loxochelis*: how is this phenomenon related to egg production? *Acta Zool.*, 89(1), 79–85. doi:10.1111/j.1463-6395.2007.00302.x
- Tuck, I. D., Atkinson, R. J. A. y Chapman, C. J. (2000). Population biology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in the Firth of Clyde, Scotland. 2. Fecundity and size at onset of sexual maturity. *ICES J. Mar. Sci.*, 57, 1227–1239.
- Tunberg, B. y Creswell, R. (1988). Early growth and mortality of the Caribbean king crab *Mithrax spinosissimus* reared in the laboratory. *Mar. Biol.*, 343, 337–343.
- Varisco, M. y Vinuesa, J. (2011). Reproductive biology of the spider crab *Leucippa pentagona* (Decapoda: Epialtidae), in Bustamante Bay, Argentina. *Rev. Inves. Mar.*, 39(3): 471–480.
- Verísimo, P., Bernárdez, C., González-Gurriarán, E., Freire, J., Muino, R. y Fernández, L. (2011). Changes between consecutive broods in the fecundity of the spider crab, *Maja brachydactyla*. *ICES J. Mar. Sci.*, 68(3), 472–478.
- Vernette, G. (1985). *La plateforme continentale Caraïbe de Colombie importance du diapirisme argileux sur la morphologie et la sédimentation*. (Tesis de Doctorado en Ciencias). Universidad de Burdeos.
- Wilber, D. H. y Wilber, T. P. (1991). Environmental influences on the growth and survival of West Indian spider crabs *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) in culture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 146, 27–38.
- Williams, A. B. (1984). Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington: Smithsonian Institution Press.



La frase de cajón reza que Colombia es un país de espaldas al mar, a pesar de contar con costas sobre los dos océanos más grandes del mundo, fundamentales para el desarrollo de muchas de las civilizaciones históricamente más importantes. La Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe y el Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (CECIMAR), conscientes de la relevancia de modificar ese paradigma, contribuye con este libro a presentar y discutir aspectos científicos relevantes sobre el mar Caribe.

Los productos científicos aquí presentados, constituyen un aporte de gran importancia para el conocimiento de la biología y ecología de varias especies, y sobre los planes de manejo y conservación de las mismas. Se espera que sea un estímulo para la comunidad científica y académica para profundizar en el estudio de la amplia y todavía inexplorada riqueza ecosistémica marina colombiana, ya que el conocimiento científico suscita la protección y adecuado uso de los mares.



9 789587 758061