

**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SANMARCOS**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**E. A. P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Diversidad fenotípica en poblaciones de *Petrolisthes violaceus* (Guerin, 1835) (Crustacea, Porcellanidae) como efecto de la variabilidad del hábitat**

**TESIS**

para optar el título profesional de Biólogo con mención en Zoología

**AUTOR**

**Patricia Angélica Gamero Sobero**

**Lima-Perú**

**2009**

*A Emilia, mi  
querida madre, toda  
mi gratitud.*

# CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	III
SUMARIO .....	IV
SUMMARY.....	VI
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES.....</b>	<b>4</b>
<b>3. DESCRIPCION DEL ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>6</b>
Ubicación y descripción física.....	6
Temperaturas superficiales del mar.....	6
Fauna acompañante y depredadores.....	7
<b>4. MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>9</b>
Colecta y preservación.....	9
Morfometría y características reproductivas.....	9
Determinación de las relaciones biométricas.....	11
Proporción de sexos.....	11
Análisis de las tallas.....	12
Determinación de la talla de madurez sexual.....	13
<i>Talla de madurez sexual mediante el análisis morfométrico.....</i>	<i>13</i>
<i>Talla madurez sexual por el porcentaje acumulado de huevos.....</i>	<i>14</i>
Determinación de la fecundidad.....	15
Factor de condición.....	15
<b>5. RESULTADOS.....</b>	<b>17</b>
Estructura de las tallas.....	17
Proporción de sexos.....	18
Relaciones biométricas.....	19
<i>Relación Ancho del Abdomen (AA) vs. Longitud del Cefalotórax (LC).....</i>	<i>19</i>
<i>Relación Longitud de la Quela (LQ) vs. Longitud del Cefalotórax (LC).....</i>	<i>20</i>
Talla de madurez sexual.....	20
<i>Talla de madurez sexual mediante el análisis morfométrico.....</i>	<i>20</i>
<i>Talla dea madurez mediante el porcentaje acumulado de huevos.....</i>	<i>21</i>
Fecundidad.....	22
Factor de condición.....	24

<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>25</b>
Estructura de tallas .....	25
Proporción de sexos .....	27
Relaciones biométricas .....	28
Talla de madurez sexual .....	29
<i>Talla de madurez sexual por el análisis morfométrico .....</i>	<i>29</i>
<i>Talla de madurez sexual por el porcentaje acumulado de huevos .....</i>	<i>29</i>
Fecundidad .....	31
Factor de condición .....	35
<b>7. CONCLUSIONES.....</b>	<b>36</b>
<b>8. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>37</b>
<b>9. FOTOS.....</b>	<b>42</b>
<b>10. FIGURAS.....</b>	<b>46</b>
<b>11. TABLAS.....</b>	<b>63</b>

## AGRADECIMIENTOS

En este apartado especial de mi tesis quiero expresar mi agradecimiento sincero a todas aquellas personas que estuvieron involucradas en el desarrollo de ella.

Primero quiero agradecer a mi profesor asesor Leonardo Romero Chumpitaz por su guía, paciencia y amistad durante todo el desarrollo de la tesis. Además de compartir conmigo su experiencia y conocimientos sobre la biología y ecología de los invertebrados marinos.

Agradecer también a mis queridas amigas Linda Moya, Rocío Gamarra y Sandra Velazco por su amistad y valiosa ayuda durante los muestreos de campo y trabajo en el laboratorio.

Quiero agradecer también a la profesora Elba Canahuire por su constante aliento y sus importantes comentarios, al Profesor Juan Tarazona y a todos mis amigos del grupo DEPSEA por haberme proporcionado gentilmente los datos de temperatura.

Finalmente quiero agradecer a mi querida familia, a mi mamá Emilia y a mis hermanos Vanessa y Sandino quienes son mi alegría y mi sustento afectivo.

## SUMARIO

El presente trabajo estudia las relaciones entre la variabilidad del hábitat y su influencia sobre el fenotipo del cangrejo intermareal *Petrolisthes violaceus*. Se comparan dos poblaciones de *P. violaceus* de la bahía de Ancón. Los ejemplares fueron colectados en San Francisco, playa protegida del oleaje y con importante impacto humano, y en Ensenada León, playa expuesta al oleaje con impacto humano reducido. Ambas playas están separadas por dos kilómetros.

Los muestreos fueron mensuales y empezaron en septiembre de 2001 en la playa protegida y en octubre de 2001 en la playa semiexpuesta, ambos muestreos terminaron en septiembre de 2002. Los cangrejos fueron recolectados a mano, durante las mareas bajas de sizigias.

Un total de 4893 individuos de *P. violaceus* fueron recolectados, 2280 hembras y 2613 machos, de ellos 2456 individuos fueron de la playa semiexpuesta y 2437 de la playa protegida.

La estructura de tallas de ambas poblaciones tuvo diferencias significativas. La talla promedio de la población de playa semiexpuesta fue menor que en la playa protegida.

La frecuencia de ocurrencia de machos y hembras en ambas playas fue independiente de los meses de estudio. La proporción de sexos en ambas playas fue independiente de la talla.

El análisis morfométrico fue usado para determinar la talla de madurez sexual morfométrica a partir de ecuaciones alométricas. Encontramos que la talla de madurez morfométrica fue de 1,19 cm en machos y entre 0,85-1,15 cm en hembras.

La talla de madurez sexual en hembras por el porcentaje acumulado de huevos fue 1,09 cm en la playa semiexpuesta y 1,21 cm en la playa protegida. El número de huevos en estadio-1 portado por las hembras, fue usado como índice

de fecundidad. Se encontró que *P. violaceus* es una especie de reproducción continua ya que observamos hembras ovígeras durante todo el periodo de estudio, pero la fecundidad promedio durante los meses de invierno y primavera presentaron valores más altos. Se encontró diferencias significativas en la fecundidad para los factores espacio (lugares) y tiempo (meses de estudio) y talla. Otra característica evaluada fue el factor de condición, el cual fue mayor en hembras que en machos y también influenciada significativamente por los factores lugar y tiempo.

Los resultados muestran diferencias importantes entre las dos poblaciones de *P. violaceus* evaluadas. Estas diferencias podrían estar en relación a las características particulares del hábitat como la fuerza del oleaje, la fisiografía de las playas y la presencia de depredadores.

## SUMMARY

The present study examines the relationship between habitat variability and its influence on the phenotype in the intertidal crab *Petrolisthes violaceus*. We compare two populations of *P. violaceus* in Ancon bay. Specimens were collected in San Francisco, beach protected of waves with significant human impact, and Ensenada Leon, beach exposed to the waves with reduced human impact. Both beaches are separated by two kilometers.

Samples were monthly and began in September 2001 on protected beach and in October 2001 on semiexposed beach, both samples were completed in September 2002. The crabs were collected by hand during low tide.

A total of 4893 individuals of *P. violaceus* were collected, 2280 females and 2613 males, 2456 of these individuals were from semiexposed beach and 2437 from protected beach.

Size structure of both populations had significant differences. Mean size of the population of semiexposed beach was less than in protected beach.

The frequency of males and females at both beaches was independent of the months of study. The proportion of sexes was independent of size.

The morphometric relationship was used to determine morphometric size at maturity from allometric equations. We found that the morphometric size at maturity was 1.19 cm in males and females 0,85-1,15 cm.

The size at sexual maturity in females by the cumulative percentage of eggs was 1,09 cm on semiexposed beach and 1.21 cm in protected beach. Number of eggs in stage-1 carried by females was used as an index of fecundity. We found that *P. violaceus* is a species with continuous reproduction because ovigerous females were collected throughout the study period, however mean fecundity during winter and spring showed the highest values. We found significant differences in fecundity for each factor space (locations), months and size. The



condition factor was higher in females than in males. It showed significant differences in places and months.

The results show significant differences between the two populations of *P. violaceus* evaluated. These differences could be related to habitat characteristics such as strength of the waves, the physiography of the beaches and the presence of predators.

## 1. INTRODUCCIÓN

En el ambiente marino, numerosos estudios han documentado la variación de fenotipos reproductivos, morfológicos y fisiológicos de poblaciones de organismos asociadas al cambio de la latitud. Esta variabilidad estaría principalmente influenciada por la gradiente ambiental de temperatura, la cual influye notablemente sobre el metabolismo de los organismos ectotermos. Como resultado de esta relación se conoce la existencia de patrones geográficos en diferentes taxa de invertebrados (crustáceos: Jones y Simons, 1983, Dugan et al, 1991 moluscos: Sastry, 1970).

Por otro lado, la variabilidad de los fenotipos de una población a pequeña escala (unos pocos kilómetros) ha sido poco documentada. En este nivel las características del hábitat juegan un papel muy importante en la diferenciación fenotípica de las poblaciones. Factores como la fisiografía del hábitat, la disponibilidad y calidad de alimento, la temperatura, así como las interacciones bióticas, generarían estas diferencias. La variación de los fenotipos no está exclusivamente en relación a cambios genéticos sino que están dentro del abanico de posibilidades que desarrolla un fenotipo en un ambiente particular esta propiedad también es conocida como plasticidad fenotípica (Stearn, 1989; DeWitt y Scheiner, 2004).

El estudio de los fenotipos reproductivos como la talla, la fecundidad, la talla y edad de madurez sexual, el volumen y tamaño de los huevos, así como el número de puestas por estación reproductiva son muy importantes ya que están en relación con la historia de vida de la especie y con la dinámica de sus poblaciones (Stearn, 2000). Las escalas temporales y espaciales contempladas en su evaluación nos dan indicios de cómo fluctúan sus poblaciones.

La importancia de la evaluación de los fenotipos reproductivos a pequeña escala radica en que permite observar el efecto de las características del hábitat sobre los diferentes procesos biológicos de las poblaciones; eliminando aquellos factores que son asociados a grandes distancias geográficas donde la

probabilidad de encontrar diferencias genéticas entre poblaciones más alejadas es mayor.

*Petrolisthes violaceus* (Foto 1) es un pequeño cangrejo de la familia Porcellanidae que habita en la zona intermareal de playas rocosas y pedregosas, su distribución va desde el Callao (Perú) a Puerto Aysén en Chile (Haig, 1960). Este crustáceo fue escogido como nuestro modelo de estudio porque es una especie conspicua durante todo el año además de la facilidad de su reconocimiento y manejo en el campo. Un aspecto muy importante es que algunas especies intermareales y submareales del género *Petrolisthes* han sido empleados como modelos en estudios de fisiología térmica debido a que es una especie sensible a pequeños cambios de temperatura lo cual dado el actual escenario de cambio climático global es un factor muy importante (Stillman y Somero, 2000; Stillman, 2002). El análisis continuo de los fenotipos reproductivos en esta especie y otras especies intermareales podrían presentar indicios del impacto de cambios en el ambiente intermareal ya que el incremento de temperatura afectaría directamente la fisiología del animal y a los embriones (Lawrence y Soame, 2004).

La información sobre la variabilidad fenotípica podría utilizarse en la conservación especialmente de especies cuyas poblaciones se encuentran amenazadas por la contaminación y sobreexplotación (de recursos pesqueros) ya que cada población podría representar un potencial reproductivo, fisiológico y genético particular. La gama de fenotipos ya sean morfológicos, fisiológicos o reproductivos podrían también ser considerados como indicadores de la biodiversidad a nivel poblacional.

La población humana es uno de los principales agentes que induce modificaciones en el hábitat de las especies, mediante la sobreexplotación de los recursos, la fragmentación del hábitat, la introducción de especies exóticas y la contaminación. La plasticidad fenotípica proporciona a los organismos la capacidad para adaptarse a nuevas condiciones que pueden darse en su hábitat

permitiendo mayor tolerancia a la contaminación, colonizar nuevos hábitat, coexistir con nuevos depredadores y competidores, ampliar su rango alimentario, etc.

Algunos ambientes naturales, como la orilla rocosa, son altamente heterogéneos y varían tanto en espacio como en el tiempo. Esta variabilidad es el resultado de los procesos bióticos y abióticos que se dan en ellos, el grado en que se presenta la heterogeneidad depende de la escala local o geográfica contemplada y a las comunidades involucradas (Tokeshi, 1999). Las poblaciones que habitan este ambiente deben mostrar amplios rangos de tolerancia para enfrentar problemas como la desecación, temperaturas elevadas, fuerza del oleaje así como competencia por espacio y la depredación.

En el Perú la orilla rocosa es un ambiente muy heterogéneo como consecuencia de factores como la fuerza del oleaje, el tipo de sustrato, los afloramientos y las interacciones bióticas que se dan en ella. Además podemos mencionar los eventos El Niño, que producen cambios a gran escala caracterizados por modificaciones oceanográficas y atmosféricas que se presentan periódicamente y que afectan severamente a las poblaciones marinas del Perú y en particular a las del ambiente intermareal (Tarazona et al., 1985, Tarazona et al., 1988; Romero, 2001)

La hipótesis del presente trabajo sugiere la existencia de diferencias en los fenotipos reproductivos de dos poblaciones asentadas en diferentes orillas, una expuesta y otra protegida.

El objetivo del presente estudio fue cuantificar y evaluar las diferencias de dos poblaciones del cangrejo porcelánido *Petrolisthes violaceus* que habitan en la bahía de Ancón en dos diferentes playas, una protegida y otra expuesta.

## 2. ANTECEDENTES

En el ambiente marino la relación entre el fenotipo y el hábitat ha sido estudiada en diferentes grupos de invertebrados y algas.

Por ejemplo, se ha determinado que la intensidad del oleaje es un factor que influye notablemente sobre el fenotipo de las poblaciones que habitan el intermareal. Así, *Littorina obtusata* (Trussell, 1997) en orillas expuestas al oleaje fue más pequeña y tuvo el pie más desarrollado, el estudio señala que estas características son adaptativas porque mejoran la supervivencia del caracol evitando que se desprenda fácilmente de las rocas. Blanchette (1997) en experimentos de trasplante encontró que el alga intermareal *Fucus gardneri* en orillas expuestas a intenso oleaje fueron más pequeñas que las ubicadas en orillas protegidas.

También se ha documentado que las diferencias en el fenotipo estuvieron en relación con el estrés por depredación. Por ejemplo, Trussell y Smith (2000) encontraron que la concha de *Littorina obtusata* presenta variaciones latitudinales en el grosor; la cual estuvo en relación con la distribución geográfica de su depredador *Carcinus maenas*. Lively et al. (2000) encontró que la presencia de *Acanthina angelica* induce al desarrollo de la forma curva de cirrípedo *Chthamalus anisopoma* que es más resistente a la depredación que la forma normal cónica. En *Membranipora membranacea* (Iyengar y Harvell, 2002) la formación de espinas ante la presencia de señales químicas de nudibranquios depredadores.

Las algas también desarrollan respuestas ante la herbivoría mediante la producción de diferentes metabolitos secundarios que las hacen desagradables a sus depredadores (Lewis, 1987).

En particular, los estudios en crustáceos han determinado variaciones en los fenotipos reproductivos como la talla de madurez sexual, la fecundidad, el peso, la talla y el tamaño de los huevos en relación a variables ambientales que

cambian con la latitud, siendo la temperatura y el fotoperiodo los factores más importantes. Estos estudios comprendieron amplias escalas geográficas, así por ejemplo Dugan et al. (1991) estudió 23 poblaciones de *Emerita analoga* a lo largo de 1000 km de la costa de California encontrado patrones geográficos en la talla de primera madurez sexual, fecundidad y tallas promedios de hembras ovígeras. Resultados similares fueron encontrados en los fenotipos reproductivos del cangrejo grapsido *Helice crassa* en Nueva Zelanda (Jones y Simons, 1983). Brante et al., 2003 encontró diferencias en los fenotipos reproductivos del cangrejo *Cancer setosus* a lo largo de la costa de Chile. Entre los cangrejos porcelánidos los fenotipos reproductivos fueron evaluados por Jones, 1976 en *Petrolisthes elongatus* en Nueva Zelanda. En Chile se han evaluado varios géneros de esta familia así por ejemplo Lardies et al., 2004 en *P. laevigatus*, Baeza y Thiel, 2000 en *Liopetrolisthes mitra*, Baeza et al., 2001 en *Allopetrolistes spinifrons*, estos autores evaluaron localidades únicas, excepto por Hernáez, 2001 quién evalúa y compara características reproductivas de *P. granulatus* en varias regiones de Chile. Estos son los trabajos con los que confrontaremos nuestros resultados en la discusión.

En el Perú la diversidad fenotípica de poblaciones que viven en el ambiente intermareal o en estrecha relación con él han sido escasamente estudiadas tanto a pequeña como a grandes escalas geográficas y como único antecedente tenemos el estudio de Romero y Tokeshi (2002) que observaron cambios en la proporción de la pigmentación y la escultura de la concha de *Nodilittorina peruviana* y *Nodilittorina araucana* los cuales estuvieron en relación a la heterogeneidad geológica de la Reserva Nacional de Paracas.

### 3. DESCRIPCION DEL ÁREA DE ESTUDIO

#### **Ubicación y descripción física**

El presente trabajo fue llevado a cabo en las playas San Francisco ( $11^{\circ} 46' 15,69''$  S,  $77^{\circ} 11' 24,8''$  W) y Ensenada León ( $11^{\circ} 46' 7,32''$  S,  $77^{\circ} 11' 47,11''$  W), bahía de Ancón, ubicadas al norte de Lima (Figura 1).

La búsqueda y muestreo se realizó en la franja intermareal inferior (Paredes, 1974). La playa San Francisco se ubica al interior de la bahía y está protegida del oleaje. Los muestreos fueron realizados en un sector de 16 m de orilla que presentó una pendiente de  $12^{\circ}$ . Los muestreos en la playa Ensenada León se realizaron en un sector de 12 m de orilla. Esta playa se encuentra finalizando la bahía y es expuesta al oleaje, presentó una pendiente  $27^{\circ}$  (Foto 2).

Los tamaños de las rocas fueron diferentes entre las dos playas. Para comprobar esto se midieron los diámetros mayores de 30 rocas contiguas en los lugares de búsqueda en cada una de las playas. Así en San Francisco el rango del diámetro mayor más frecuente de las rocas estuvo entre 20 y 34 cm, mientras que en la playa Ensenada del León el diámetro mayor más frecuente de las rocas estuvo entre los 30 y 46 cm.

#### **Temperaturas superficiales del mar**

Otras de las características ambientales que diferencian a las dos playas estudiadas son los valores de temperatura del agua de mar. Para describir estas diferencias se tomó como referencia los datos mensuales de temperatura del agua de mar, colectadas entre enero de 1993 y mayo de 2004, los que fueron proporcionados por el Dr. Juan Tarazona del Laboratorio de Ecología Marina de la UNMSM. Los datos de temperatura fueron tomados en una estación fija a 15 metros de profundidad frente a la playa San Francisco y otra a 34 m de profundidad frente a la playa Ensenada León (Figura 2).

Se obtuvieron los promedios mensual multianual de temperaturas y se consideró sólo la temperatura superficial para el área de San Francisco (playa protegida) y el promedio de las temperaturas superficial, intermedia y de profundidad (34 m) para el área frente a la playa de Ensenada del León (playa semiexpuesta). Se consideró sólo la temperatura superficial en el área de San Francisco porque es una zona de poca pendiente y profundidad donde la mayor influencia de las masas de agua superficial sería importante.

Durante el periodo 1993-2004 el promedio mensual multianual de temperaturas fue mayor frente a la playa protegida (estación B). Se observó que la temperatura del mar en las dos estaciones tuvo un comportamiento estacional bastante conspicuo. En ambas estaciones los valores más altos de temperatura fueron en los meses de verano e inicios de otoño, siendo febrero el mes de mayor temperatura (18,2°C frente a playa semiexpuesta y 20,9°C frente a la playa protegida) y el más bajo en septiembre (14,9°C frente a p. semiexpuesta y 15,4°C frente a p. protegida). Las diferencias en temperatura observadas en las estaciones B y C estarían en relación a la poca pendiente frente a la playa protegida lo que permitiría que la radiación solar caliente con mayor facilidad la masa de agua en esa zona durante los meses de verano.

### **Fauna acompañante y depredadores**

Otra de las diferencias entre las dos playas fue la fauna acompañante y la presencia de depredadores. En ambas playas se observaron varias especies de Gammaridae, y otros porcelánidos como *Petrolisthes desmaresti*, *P. granulatus*, *P. tuberculatus*, *P. laevigatus*, *Allopetrolisthes angulosus*, *A. punctatus*, *A. spinifrons* y *Pachycheles grossimanus*; siendo el más abundante *A. angulosus* en ambas playas.

En las dos playas, se observó la depredación de *P. violaceus* por los cangrejos *Grapsus grapsus* y *Geograpsus lividus*; la gaviota común *Larus belcheri*, el ostrero común *Haematopus niger*, el zarapito trinador *Numenisis phaeopus* y el



marisquero *Cinclodes nigrofumosus*.

En la playa protegida (San Francisco) no se observaron las estrellas de mar (*Stichaster striatus* y *Heliaster helianthus*) y la presencia de aves fue limitada; mientras que las estrellas de mar fueron abundantes en la playa semiexpuesta (Ensenada del León), y la presencia de aves alimentándose en la orilla rocosa es muy común. La mayor frecuencia de depredación fue observada por los cangrejos (*G. grapsus* y *G. lividus*) en ambas playas y por las estrellas de mar (*S. striatus* y *H. helianthus*) en la playa semiexpuesta.

## 4. MATERIAL Y MÉTODOS

### Colecta y preservación

Los muestreos se realizaron mensualmente, en San Francisco la colecta se inició en septiembre de 2001 y en Ensenada León en octubre de 2001, concluyendo ambas en septiembre de 2002.

Los ejemplares fueron capturados a mano durante las mareas bajas de sizigias. En cada área de estudio, los individuos fueron recolectados en puntos de muestreo al azar cuidando siempre que todos los tamaños se encuentren representados. En cada muestreo se capturó más de 150 individuos por lugar y fecha. El material fue depositado en baldes de plástico y fijado en el laboratorio con formol al 10%, (Foto 3). Para el análisis, las muestras fueron enjuagadas con agua potable.

### Morfometría y características reproductivas.

Las medidas de cada individuo se tomaron utilizando un calibrador Vernier con precisión de 0,05 mm. Las observaciones que se consideraron fueron:

*Longitud del cefalotórax (LC)* medido desde el extremo de la frente hasta el borde posterior del cefalotórax. La longitud del cefalotórax se tomó como la medida que representa la talla del animal, debido a que es fácil ubicar los puntos de referencia mencionados antes, y además porque es buen indicador de la misma.

*Ancho del Abdomen (AA)*, medido en el segmento abdominal previo al inicio del telson.

*Largo de la quela más grande (LQ)*, tomado desde su base hasta el extremo inicial del propodito. Se midieron las dos quelas, pero para el análisis sólo se consideró el valor mayor.

*El sexo* de cada uno de los individuos fue determinado por observación directa del abdomen en individuos grandes. En los individuos muy pequeños el sexo de las hembras se identificó por la presencia de las aberturas genitales ubicadas en la base de la coxa del tercer apéndice abdominal; con ayuda del estereoscopio de luz. Las hembras fueron clasificadas según la condición de presencia o ausencia de huevos en el abdomen.

*Número de huevos.* Fueron contados todos los huevos adheridos a los pleópodos de las hembras, para lo cual se utilizó un contador manual, una lámina ranurada y un estereomicroscopio.

*Estadios de los huevos.* Se determinó el estadio embrionario de los huevos de acuerdo a la presente clasificación que toma en cuenta la cantidad de vitelo, presencia y desarrollo de los ojos, y aparición de apéndices en el embrión. (Foto 4)

- Estadio 1 huevo ovoide color rojo intenso, con abundante gránulos de vitelo y presencia de una placa embrionaria.
- Estadio 2 huevo ovoide color rojo intenso con mucho vitelo y presencia de células con una tenue coloración negra, que corresponde a la formación inicial de los ojos.
- Estadio 3 huevos ovoide con una clara diferenciación de las células que formarán los ojos, observados como una línea negra bien definida, presencia de abdomen. Presencia de vitelo.
- Estadio 4 huevo con escaso vitelo y embrión desarrollado con presencia de ojos pedunculados y de apéndices.
- Estadio 5 embrión totalmente desarrollado con restos de vitelo.

*Volumen de los huevos.* Se calculó el volumen de los huevos en cada uno de los estadios de desarrollo embrionario, para ello se midió el diámetro mayor y

menor de cada huevo. Las mediciones fueron realizadas a partir fotografías digitales y procesadas mediante el programa Imagen J.

El volumen de los huevos se calculó mediante la fórmula:  $1/6\pi\ell^3$ , donde  $\ell$  es el promedio de los dos diámetros del huevo (Jones y Simons, 1983). Los resultados fueron incluidos y discutidos en la sección de fecundidad.

*Casos especiales.* Las medidas consideradas excluyeron los apéndices en regeneración y aquellos que presentaron malformaciones o se encontraban dañados.

Cada una de las observaciones fue registrada en una base de datos para su análisis posterior.

### **Determinación de las relaciones biométricas**

Las relaciones biométricas se determinaron con los datos obtenidos de las mediciones de cada uno de los individuos colectados.

Se tomó la longitud del cefalotórax (LC) como variable independiente mientras que el ancho del abdomen (AA) y largo de la quela (LQ) fueron las variables dependientes. Las relaciones entre las variables fueron establecidas por separado para machos y hembras.

En todas las relaciones se halló el coeficiente de determinación,  $r^2$ . Este valor fue usado para estimar la intensidad de asociación entre dos variables relacionadas.

### **Proporción de sexos**

El análisis de la proporción de sexos se realizó en tres niveles:

Primero, se halló la proporción de sexos para el total de los individuos colectados en el estudio, tomando como único factor las playas. Para validar las diferencias se aplicó la prueba  $\chi^2$  para dos muestras independientes al total de individuos clasificados por sexo y playas. La hipótesis que se pone a prueba supone que los dos grupos difieren con respecto a alguna característica y por lo tanto, con respecto a la frecuencia relativa con que los miembros del grupo son encontrados en diferentes categorías (Siegel, 1980).

Segundo, se halló la proporción de sexos mensual en cada una de las playas durante el periodo de muestreo. La prueba  $\chi^2$  fue empleada para validar si la frecuencia de hembras y machos fue independiente de los meses de estudio. El análisis se realizó independientemente para cada una de las playas.

Tercero, se calculó la proporción de sexos de los individuos por rango de talla. Para ello fue necesario agruparlos en intervalos de clase de 2 mm, para obtener un número representativo de individuos en cada intervalo. Para cada una de las playas la prueba  $\chi^2$  fue usada para validar si la frecuencia de machos y hembras era independiente del rango de talla.

En todos los análisis estadísticos se utilizó un valor de  $\alpha < 0,05$  para el rechazo de la hipótesis nula.

### **Análisis de las tallas**

Se determinó la normalidad de las muestras utilizando el método de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov. Para las comparaciones entre sexos y lugares se utilizó el análisis de varianza de una clasificación de Kruskal-Wallis. Esta última prueba examina la hipótesis de que las muestras proceden de poblaciones distintas y comparada con la prueba paramétrica de Fisher (F) tiene una potencia de 95%.

También se realizó el análisis de la estructura de la población en base a las

distribuciones de las tallas agrupadas en rangos de 1 mm.

### **Determinación de la talla de madurez sexual.**

La determinación de la talla de madurez se realizó mediante dos métodos:

#### *Talla de madurez sexual mediante el análisis morfométrico*

Los cambios morfométricos producidos por la aparición de caracteres sexuales secundarios, establecen cambios en las proporciones en las medidas de algunos órganos en el individuo. Este aspecto es tomado en cuenta en el caso de muchos animales, entre ellos los cangrejos decápodos donde se observan cambios alométricos en la relación entre sus apéndices y la talla (Moreno, 1989)

Para la determinación de la talla de primera madurez sexual utilizamos un método de descomposición gráfica en el cual las curvas alométricas son descompuestas en dos rectas que al interceptarse o sobreponerse paralelamente, indicarían la talla a la que está ocurriendo el cambio sexual, por lo tanto podríamos asumir que es la talla de primera madurez sexual. Pueden existir varias posibilidades para estas descomposiciones, en el caso más simple las rectas se cruzan indicando una talla precisa para el cambio, en otros casos las rectas son paralelas indicando que son varios intervalos de talla en los que puede iniciarse el cambio (Moreno, 1989).

En el presente trabajo utilizamos el siguiente procedimiento gráfico:

Los puntos de las relaciones LC vs. AA (o LQ) son divididas en dos grupos de acuerdo a las tallas de tal manera que obtenemos dos nubes independientes, una correspondiente a los individuos juveniles (de menor tamaño) y otra de los individuos adultos (de mayor tamaño). Sobre esta nube de puntos efectuamos las regresiones y utilizamos el valor del coeficiente de determinación,  $r^2$ , para

hallar el mejor ajuste de las rectas.

### *Talla madurez sexual por el porcentaje acumulado de huevos*

La talla de madurez sexual en este trabajo, es definida como el tamaño en el cual el 50% de las hembras están sexualmente maduros.

Para su determinación se calculó la proporción de hembras ovígeras en cada marca de clase (1 mm de longitud del cefalotórax) respecto al total de hembras, los datos obtenidos fueron ajustados al modelo logístico:

$$Y_i = \frac{P_{\max}}{1 + Ae^{Bx}}$$

Donde:

$Y_i$  = Proporción de hembras ovígeras en el rango de talla  $i$

$P_{\max}$  = Asintota

$X$  = Longitud del cefalotórax

$A$  y  $B$  = constantes

*Esta función puede ser linealizada*

$$\ln \frac{1-Y}{Y} = \ln A + BX$$

*Donde, la talla de madurez sexual al 50%*

$$TMS_{50\%} = -\frac{\ln A}{B}$$

Las frecuencias de hembras ovígeras de ambas playas fueron comparadas por la prueba  $\chi^2$ , bajo la hipótesis de que no hay diferencias significativas en la distribución de frecuencia por rango de talla.

### **Determinación de la fecundidad**

En el presente trabajo el concepto de fecundidad estuvo basado en el número de huevos presentes en la masa ovígera de la hembra en el momento del análisis.

El estado de desarrollo embrionario de los huevos en cada ejemplar fue clasificado en cinco estadios tomando en cuenta la presencia y desarrollo de los ojos, aparición de apéndices en el embrión y cantidad de vitelo en el huevo.

Para la determinación de la fecundidad sólo se consideró a las hembras cuya masa ovígera estuvo en estadio-1 ya que se ha observado mortalidad de los huevos durante el desarrollo embrionario (Föster y Baeza, 2001).

Relacionamos la talla de las hembras agrupadas en intervalos de clase de 1 mm *versus* el número promedio de huevos en estadio-1 por hembra.

Se validó la hipótesis si la fecundidad es diferente por lugares, talla y meses por medio de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para k muestras independientes ya que el número de huevos y la raíz cuadrada de los mismos no presentaron homogeneidad de varianzas.

### **Factor de condición**

Otro aspecto analizado fue el factor de condición, el cual expresa el incremento de peso de un individuo previo al desove, después del cual el individuo pierde peso. En animales como los decápodos es importante observar



estos ciclos que podrían indicar los periodos de desove (Gayaniilo y Pauly, 1997).

Para hallar el factor de condición se tomaron submuestras de aproximadamente 30 individuos de cada sexo y lugar en cada uno de los meses de estudio, cuidando que todos los tamaños se encuentren representados. A los individuos seleccionados se les cortó los apéndices (quelas, periópodos y el primer par de antenas) ya que el tamaño y número de los apéndices es altamente variable. Después de este procedimiento las muestras fueron llevadas a la estufa por un periodo de 24 horas a una temperatura que varió entre 60 y 70 °C, luego se dejó enfriar aproximadamente por espacio de una hora. Los pesos se obtuvieron con una balanza Sartorius de 0,001 g de precisión.

Se halló el factor de condición (fc) para cada individuo por medio de la fórmula:

$$f.c. = \frac{W * 100}{L^3}$$

fc: factor de condición

W: peso seco

L: longitud del cefalotórax

Los valores de fc no presentaron homogeneidad de varianzas por lo que fue necesario utilizar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar los factores sexo, mes y lugar.

El análisis de los datos se realizó en la hoja de cálculo Excel y el programa estadístico SPSS.

## 5. RESULTADOS

### Estructura de las tallas

La distribución de las frecuencias de tallas para el total de los individuos colectados en la bahía de Ancón se muestra en la Figura 3. Los parámetros de la distribución de tallas se estimaron a partir de los 4893 individuos colectados, siendo la media 1,22 cm, la desviación estándar 0,34 y la moda 1,0 cm. La prueba de Kolmogorov-Smirnov nos muestra que la curva de distribución se ajusta a la distribución normal ( $Z= 1,204, p>0.05$ ).

Se observó que la talla de los machos fue mayor a lo encontrado en las hembras (Fig. 4a y 4b). La talla media encontrada en las hembras (1,19 cm) es menor que en los machos (1,24 cm); sin embargo la distribución de la frecuencia de tallas no se ajustó al modelo normal, por la falta de homogeneidad de la varianza de las muestras (prueba de Levene = 412.92,  $p < 0,001$ ). Por este motivo, para el análisis se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal- Wallis, la cual es equivalente al Análisis de Varianza de una vía (Siegel, 1980), y que supone para la hipótesis nula que las muestras provienen de la misma población o de poblaciones idénticas con respecto a su promedio. La prueba de Kruskal-Wallis indica que las diferencias entre estas tallas son significativas ( $\chi^2 = 13,552, p<0,001$ ). También encontramos diferencias en la moda; en las hembras fue de 1,22 cm y en los machos 1,0 cm; la varianza de la muestra en las hembras fue menor que en los machos (0,0715 cm<sup>2</sup> y 0,153 cm<sup>2</sup> respectivamente).

Las tallas de *P. violaceus* en las playas estudiadas, también presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $X^2 = 163,128, p<0,05$ ). El promedio de talla de las hembras en la playa semiexpuesta (1,1 cm) fue menor que la encontrada en la playa protegida (1,25 cm), al igual que las modas (1,0 cm y 1,4 cm respectivamente) y la varianza (0,062 cm<sup>2</sup> en la playa protegida y 0,0708 cm<sup>2</sup> en la playa expuesta) (Fig. 5a y 5b). La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis indica que la talla de las hembras en las dos playas fue significativamente diferente ( $\chi^2 = 219,798, p<0,05$ ). En los machos la talla promedio en la playa

semiexpuesta fue menor (1,2 cm) que en la protegida (1,3 cm); la moda en la playa semiexpuesta fue 1,0 cm y en la playa protegida 1,5 cm. La varianza fue 0,122 cm<sup>2</sup> y 0,188 cm<sup>2</sup> respectivamente (Fig. 6a y 6b). La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis también indica que las diferencias observadas en la talla de los machos de ambas playas fueron significativas ( $\chi^2 = 35,73$ ,  $p < 0,05$ ).

En las tablas 1 y 2 se resume de manera general los resultados encontrados en ambas playas.

### **Proporción de sexos**

La relación machos: hembra fue 1,54:1 en la playa semiexpuesta y 1:0,86 en la playa protegida. La frecuencia de machos y hembras de *P. violaceus* entre las playas de estudio no fue independiente ( $p < 0,05$ ,  $\chi^2 = 103,37$ ).

El porcentaje sexual en cada una de las playas presentó fluctuaciones durante todo el periodo de estudio y la proporción de sexos fue diferente de 1:1 la mayor parte del año (Figuras 7a y 7b). En la playa semiexpuesta el porcentaje de machos fue mayor a lo largo de todo el periodo de estudio, fluctuando entre 52 y 70%, mientras que en las hembras varió entre 30 y 48%. En contraste, en la playa protegida, las hembras predominaron durante la mayor parte del año y su proporción fluctuó entre 34 y 67% y en los machos varió entre el 33 y 66%.

La frecuencia de hembras y machos en ambas playas no fueron independientes de los meses de estudio (playa semiexpuesta  $\chi^2 = 40,278$ ;  $p < 0,05$ , dl 11; playa protegida  $\chi^2 = 80,288$ ;  $p < 0,05$ , dl 12).

En relación al sexo y el rango de talla encontramos que en la playa semiexpuesta (Fig. 8a) el porcentaje de machos fue mayor en todos los rangos de talla (>50%), excepto en el intervalo 0,4 cm donde sólo alcanzó el 40%. En la playa protegida la proporción de hembras en el intervalo de 1,2 a 1,6 cm fueron predominantes (58-75,7%). También se observó que en ambas playas el

porcentaje de las hembras mayores a 1,6 cm disminuye notablemente hasta desaparecer después de los 2,0 cm (Fig. 8b). La proporción de sexos en ambas playas fue diferente de 1:1 en la mayor parte de los intervalos de talla.

La frecuencia de machos y hembras no fueron independientes del rango de talla, es decir el tamaño del individuo o algún otro factor en relación a la talla podrían estar influenciando sobre la frecuencia de los sexos, (playa semiexpuesta  $\chi^2= 112,277$ ;  $p<0,05$ , dl 8; playa protegida  $\chi^2= 463,891$ ;  $p<0,05$ , dl 8). El cálculo de  $\chi^2$  no incluyó los últimos rangos de talla (2,2 y 2,4 cm) por la ausencia de ejemplares hembras.

En resumen, la proporción de sexos de *P. violaceus* en Ancón no obedece a la relación 1:1, la proporción de sexos de *P. violaceus* varía entre las dos playas estudiadas tanto en el tiempo como por intervalo de talla. La frecuencia de machos y hembras estuvo influenciado por los factores mes y talla. Los resultados se resumen en la tabla 3.

## Relaciones biométricas

### *Relación Ancho del Abdomen (AA) vs. Longitud del Cefalotórax (LC)*

En la figura 9 observamos la relación AA vs. LC de los machos y las hembras.

Las funciones que definen la relación en cada sexo son:

Hembras (p. semiexpuesta)	$y = 0,7328x^{1,1374}$	$r^2 = 0,9747$	n= 961
Hembras (p. protegida)	$y = 0,7301x^{1,182}$	$r^2 = 0,9713$	n =1307
Machos (p. semiexpuesta)	$y = 0,5833x + 0,0422$	$r^2 = 0,9844$	n= 1480
Machos (p. protegida)	$y = 0,5842x + 0,0372$	$r^2 = 0,9865$	n= 1120

Los machos presentaron una clara relación lineal, mientras que las hembras se

ajustan al modelo potencial, lo cual indica que el abdomen de las hembras se modifica más rápido con la talla, en comparación que el abdomen de los machos. La naturaleza potencial de la relación indicaría que las hembras presentan crecimiento alométrico del abdomen.

### *Relación Longitud de la Quela (LQ) vs. Longitud del Cefalotórax (LC)*

En la relación LC-LQ (Fig. 10) observamos que tanto los machos como las hembras se ajustan a modelos potenciales indicando que las quelas presentaron crecimiento alométrico, sin embargo, las quelas de los machos fueron más robustas, alcanzaron mayores longitudes y el cambio de las proporciones fue más rápido que en las hembras.

Las funciones que describen estas relaciones:

Hembras (p. semiexpuesta)	$y = 1,2802x^{1,1286}$	$r^2 = 0,9607$	n = 841
Hembras (p. protegida)	$y = 1,2595x^{1,1266}$	$r^2 = 0,9644$	n = 1135
Machos (p. semiexpuesta)	$y = 1,3495x^{1,2111}$	$r^2 = 0,9693$	n = 1005
Machos (p. protegida)	$y = 1,321x^{1,2347}$	$r^2 = 0,9771$	n = 1298

### **Talla de madurez sexual**

#### *Talla de madurez mediante el análisis morfométrico*

La Figura 11 muestra el resultado de la descomposición de la curva potencial encontrada en la relación alométrica LC-AA en hembras, en dos rectas con una mínima diferencia entre sus pendientes y cuyas proyecciones son casi paralelas. Ambas relaciones están separadas por una región que limita los intervalos de talla comprendidos entre 0,84 y 1,15 cm.

Las pendientes de estas relaciones indican que la tasa en el cambio de

proporciones se mantiene constante, sin embargo en el intervalo de talla entre 0,84 y 1,15 cm, las hembras experimentaron un cambio en el crecimiento del ancho del abdomen, el cual puede ser interpretado como el inicio de la madurez sexual en las hembras.

Las ecuaciones lineales que definen la relación en las hembras juveniles y las maduras son las siguientes:

$$\text{Hembras juveniles } y = 0,7821x - 0,0722 \quad r^2 = 0,952 \quad n = 251$$

$$\text{Hembras adultas } y = 0,7465x + 0,0289 \quad r^2 = 0,9024 \quad n = 1359$$

La relación potencial de LC-LQ encontrada en los machos se descompuso en dos nubes de puntos que correspondieron a la fase juvenil y a la fase adulta. Las proyecciones de las rectas se cortan 1,19 cm y que corresponde a la talla de primera madurez sexual (Fig. 12).

En la fase juvenil la quela muestra un crecimiento lento y en la fase adulta la tasa de cambio de proporciones aumenta considerablemente.

Las ecuaciones que modelan el cambio de proporciones en la quela de los machos juveniles y adultos esta dado por:

$$\text{Machos juveniles } y = 1,4746x - 0,1518 \quad r^2 = 0,975 \quad n = 775$$

$$\text{Machos adultos } y = 2,0341x - 0,8277 \quad r^2 = 0,9435 \quad n = 918$$

### ***Talla de madurez sexual mediante el porcentaje acumulado de huevos***

La talla de madurez sexual de las hembras en las playas protegida y expuesta fue diferente tal como se observa en la Figura 13, donde se compara las curvas de frecuencias acumuladas de las hembras ovígeras agrupadas por

intervalos de talla de 1 mm, ajustadas al modelo logístico. De acuerdo con ella, la talla de primera madurez sexual en la playa semiexpuesta fue 1,09 cm y la correspondiente en la playa protegida fue 1,21 cm. La tabla 4 muestra los parámetros encontrados de la ecuación logística.

Las ecuaciones logísticas encontradas en cada una de las playas fueron:

Playa semiexpuesta 
$$y = \frac{0,723}{1 + (-8,4535)e^{10523,86x}} \quad r^2 = 0,9892$$

Playa protegida 
$$y = \frac{0,795}{1 + (-9,7996)e^{154044,99x}} \quad r^2 = 0,9882$$

La prueba  $\chi^2$  encontró diferencias significativas en la distribución de las frecuencias de la hembras ovígeras ( $\chi^2 = 605,2094$ ; dl 14;  $p < 0,05$ ).

### **Fecundidad**

Se encontró un total de 1741 hembras ovígeras, sin embargo la determinación de la fecundidad se realizó a partir de 1024 hembras cuyos huevos se encontraron en estadio-1 (Fig. 14). La fecundidad promedio fue 606,78 huevos y la desviación estándar 434,32 huevos. La talla mínima de las hembras que portaron huevos fue 0,52 cm en la playa semiexpuesta y 0,7 cm en la playa protegida. En la playa semiexpuesta, la fecundidad promedio fue de 444,38 huevos y la desviación estándar 365,57 huevos. En la playa protegida la fecundidad presentó un promedio de 720,169 huevos y una desviación estándar de 442,72 huevos (Fig. 15 a y b).

Encontramos que *P. violaceus* es una especie de reproducción continua ya que se observó hembras ovígeras durante todo el año de estudio (Fig. 16a y 16b). Durante el periodo de muestreo se encontró entre el 52,5 y 88% de hembras

ovígeras en la playa semiexpuesta y entre el 52,8 y 90,6% en la playa protegida. El porcentaje mínimo encontrado de hembras con huevos en estadio-1 durante todos los meses de estudio fue 30% en la playa semiexpuesta y el 32,2% en la playa protegida. En las hembras ovígeras, el porcentaje de hembras en estadio-1 durante todo el periodo de estudio se encontró con mayor frecuencia, 43% en la playa protegida y el 46% en la playa semiexpuesta, seguido del estadio-4 con 15% en la playa semiexpuesta y 13% en la protegida, luego el estadio-3 con 7 y 8% en la playa semiexpuesta y protegida respectivamente. El estadio-2 se encontró con 3% playa semiexpuesta y 7% playa protegida. Finalmente, el estadio-5 con 2% en la playa semiexpuesta y 5% en la playa protegida.

La figura 17 muestra las fluctuaciones de la fecundidad promedio durante los meses de estudio, se observa que en la playa semiexpuesta la fecundidad promedio alcanzó su valor máximo durante el mes de noviembre (940,57) y el mínimo en mayo (253,53). En la playa protegida, el valor máximo fue alcanzado en agosto (998,67) y el mínimo en el mes de marzo (277,68).

La relación entre la fecundidad promedio por hembra y la longitud del cefalotórax, en cada una de las playas, se presenta en la figura 18. Se observa el aumento de la fecundidad según se incrementa la longitud del cefalotórax de acuerdo a las ecuaciones:

$$\text{Playa semiexpuesta} \quad Y = 17,001X^{1,5429} \quad r^2 = 0,7434$$

$$\text{Playa protegida} \quad Y = 0,5384X^{3,2266} \quad r^2 = 0,9801$$

El número de huevos por hembra en estadio-1, así como la transformación de los mismos por la raíz cuadrada no se ajustó al modelo de distribución normal (Kolmogorov-Smirnov de una vía,  $p > 0.05$ ) y tampoco encontramos homogeneidad de varianzas. La fecundidad presentó diferencias significativas para los factores lugar, tiempo y rango de talla (Kruskal-Wallis con un  $p < 0.05$ , tabla 5).



El volumen de los huevos fue analizado sólo en la playa protegida. El volumen promedio de los huevos en cada estadio embrionario es presentado en la tabla 6. Se observó un incremento notable en el volumen del huevo de un estadio al otro, encontrándose un aumento en el orden del 109,3 % del primer al quinto estadio (Fig. 19).

### **Factor de condición.**

Se hallaron los valores del factor de condición ( $F_c$ ) de 1155 individuos, los cuales incluyeron ejemplares machos y hembras, provenientes del submuestreo mensual de cada una de las colectas realizadas. La Figura 20 muestra que los valores de  $F_c$  se ajustaron al modelo de distribución normal de acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov de una vía ( $Z= 0,783, p> 0,05$ ), la media de la distribución fue 13,17 y la desviación estandar 1,90. Sin embargo, las varianzas no fueron homogéneas (prueba de Levene,  $p<0,05$ ).

Los valores de  $F_c$  en hembras fluctuaron entre 7,30 y 19,6 y en los machos entre 5,82 y 21,29. El promedio de  $F_c$  fue mayor en las hembras (13,91) que en los machos (12,38).

Entre los lugares de estudio, el promedio de  $F_c$  fue mayor en la playa semiexpuesta (13,47) que en la playa protegida (12,87). En ambas playas las hembras presentaron fluctuaciones importantes de  $F_c$  durante el periodo de estudio, mientras que en los machos se mantuvieron relativamente constante (Fig. 21 a y b).

En relación al rango de talla, los valores de  $F_c$  promedio en hembras incrementaron con la talla del animal, sin embargo en los machos los valores se mantuvieron relativamente constantes. (Fig. 22 a y b).

El  $F_c$  presentó diferencias significativas para los factores lugar, tiempo y sexo; Kruskal-Wallis a un nivel de significancia de 0,05. (Tabla 7).

## 6. DISCUSIÓN

### Estructura de tallas

La población de *P. violaceus* presentó diferencias significativas en la estructura de tallas en la playa protegida y en la playa semiexpuesta, observándose una tendencia a encontrar individuos de mayor tamaño en la playa protegida.

La variabilidad en la estructura de tallas de poblaciones de crustáceos anomuros ha sido documentada para grandes escalas espaciales a la que se asocia un gradiente de temperatura. Por ejemplo, la estructura de tallas en poblaciones de cangrejos porcelánidos ha sido estudiada por Hernández (2001) quien trabajó en cinco poblaciones de hembras de *P. granulatus* en Chile comparando localidades ubicadas entre las latitudes 18°33'S y 25°20'S. Hernández encontró que la talla promedio de *P. granulatus* se incrementó a mayores latitudes variando de 6,8 a 8,3 mm. También se ha observado variaciones en la estructura de talla de 23 poblaciones de *Emerita analoga* a lo largo de la costa de California (Dungan et al., 1991) donde la talla promedio del animal disminuyó de norte a sur. El autor relacionó estas variaciones en la estructura de talla a las diferencias de temperatura.

Entre la playa semiexpuesta y la protegida no existe diferencia latitudinal, este hecho permitiría asegurar que las diferencias en el hábitat en las dos playas podría tener un efecto semejante a los observados para el efecto de gradiente latitudinal. El gradiente latitudinal no es el factor que condiciona las diferencias sino otros aspectos como la temperatura y el fotoperiodo (Jones y Simons, 1983). Estos últimos factores son considerados reguladores de la actividad metabólica y se conocen sus efectos sobre los organismos. Sin embargo, las variaciones ambientales de temperatura no se restringen a cambios latitudinales sino a otros factores como la altitud (ambiente terrestre), profundidad (ambiente marino) o microclimático como sería nuestro caso (Begon et al., 1990).

Las diferencias de temperatura frente a la playa protegida y la semiexpuesta se hicieron evidentes principalmente durante los meses de verano. En este periodo el efecto de estrés ambiental por temperatura y desecación pudo aumentar considerablemente.

Otros factores locales que estarían influyendo en generar estas diferencias en la estructura de tallas, serían la intensidad del oleaje y la depredación. El efecto mecánico de la fuerza del oleaje sobre la talla de organismos del intermareal ha sido observado en gasterópodos y algas principalmente como una forma de resistencia al impacto de las olas (Blanchette, 1997; Trussel, 1997).

Las diferencias en exposición al oleaje entre las dos áreas estudiadas fueron notables tanto por su posición en la bahía como por la pendiente que presentan. En *P. violaceus*, el efecto del oleaje sobre las tallas estaría en relación a la probabilidad de muerte ante el intenso oleaje o de desplazamiento a lugares más profundos donde se encuentren rocas más estables y resistentes al embate de las olas.

El efecto de la depredación sobre los invertebrados marinos ha sido ampliamente estudiado y uno de sus efectos se manifiesta en la disminución de la talla de la población presa (mitílidos, Leonard et al., 1999). Estos estudios enfatizan la importancia de la depredación en las orillas protegidas del oleaje donde las rocas son macizos extensos que permite el establecimiento de depredadores como cangrejos y estrella de mar, sin embargo las playas estudiadas fueron principalmente de rocas móviles donde el efecto de la depredación no ha sido estudiada.

Durante el periodo de estudio observamos la presencia de los cangrejos *Grapsus grapsus*, *Geograpsus lividus*, las estrellas de mar *Heliaster heliantus* y *Stichaster striatus*, algunas aves marinas como la gaviota común *Larus belcheri*, el ostrero común *Haematopus niger*, el zarapito trinador *Numenius phaeopus* y el marisquero *Cinclodes nigrofumosus* los cuales, entre otras especies, se alimentaron de *P. violaceus*. Estas especies fueron muy conspicuas en la

playa semiexpuesta pudiendo haber influenciado en la estructura de talla de los cangrejos de este lugar. Por el contrario en la playa protegida fue notable la ausencia de estrellas de mar y aves.

### **Proporción de sexos**

Los resultados de la proporción sexual de *P. violaceus* muestran que el porcentaje de hembras fue mayor en la playa protegida mientras que los machos fueron más numerosos en la playa semiexpuesta.

La proporción sexual durante los meses de estudio en cada una de las poblaciones tuvo fluctuaciones a lo largo del periodo de estudio y no fueron independientes de los meses de estudio. Estas fluctuaciones estarían en relación a las variaciones temporales de las condiciones ambientales del hábitat como la temperatura, desecación, la intensidad del oleaje y pueden ser consideradas como parte natural de su dinámica. Valores cercanos a la proporción sexual 1:1 durante un periodo de muestreo anual fueron encontrados en los porcelánidos *A. spinifrons* y *Liopetrolisthes mitra* (Baeza et al., 2001 y Baeza y Thiel, 2000).

La proporción sexual de *P. violaceus* no fue independiente del rango de talla en cada una de las playas. Sin embargo, hubo diferencias notables en el intervalo de talla 1,2 y 1,8 cm; donde la proporción de hembras fue mayor en la playa protegida.

La depredación podría ser un factor que influye en la proporción de sexos de la población. La presencia de depredadores como estrellas de mar, cangrejos como *G. grapsus* y *G. lividus* y aves marinas podría afectar a la proporción sexual de ambas poblaciones, su efecto podría estar dirigida a cierto grupo de la población como por ejemplo, las hembras ovígeras que podrían ser las presas más apreciadas por el gran contenido energético de los huevos y la poca movilidad que presentan. Un indicio de ello podría ser lo encontrado en la playa protegida donde el intervalo 1,4 cm alcanzó un máximo de 76%

de las hembras, mientras que en la playa semiexpuesta el intervalo de 1,2 cm alcanzó el máximo de 48%. Estos intervalos corresponden a las hembras que tuvieron mayor aporte de huevos a la población debido al alto porcentaje en que se encontraron. Estos resultados podrían indicar que las hembras fueron favorecidas por las condiciones ambientales de la playa protegida donde la presencia de depredadores fue menor en relación a la playa semiexpuesta.

Por otro lado las hembras mayores de 1,6 cm estuvieron presentes en una frecuencia mínima (< 14%) en ambas playas, lo cual indirectamente nos señala que la mortalidad después de este intervalo de talla fue muy elevada. La mortalidad en este grupo de hembras pudo estar relacionada principalmente a factores como la depredación o la senectud.

### **Relaciones biométricas**

Las relaciones biométricas, longitud del cefalotórax vs. largo de la quela y longitud del cefalotórax vs. ancho del abdomen, fueron muy similares en las poblaciones de *P. violaceus* de ambas playas.

La semejanza de las relaciones biométricas en las dos poblaciones de cangrejos podría estar en relación a que las estructuras consideradas, no fueron sensibles a las características ambientales de cada playa en particular o que éstas no son lo suficientemente determinantes para producir cambios a nivel morfológico.

Estudios donde se encontraron variaciones morfológicas en poblaciones de crustáceos evaluaron varios caracteres estructurales especialmente los que están relacionados a comportamiento sexual, alimentación y nado (Debusse et al. 2001; Sarda et al. 1998). En *P. violaceus* la quela no es una estructura importante en la alimentación y no encontramos indicios de que estuviera relacionado al comportamiento sexual. Lo que si se pudo observar fue que las estrellas de mar (*S. striatus* y *H. helianthus*) solían tener quelas de porcelánidos entre su

alimento. Podríamos decir que las quelas de *P. violaceus* son estructuras de distracción porque se pueden desprender fácilmente cuando se encuentran en peligro. Como consecuencia de la pérdida de la quela estas fueron encontradas en varias etapas de regeneración y a pesar que tomamos la medida de la quela más grande esta podría no corresponder a su tamaño normal, por este motivo sería muy difícil encontrar variaciones a nivel poblacional en esta estructura.

## **Talla de madurez sexual**

### ***Talla de madurez sexual por el análisis morfométrico***

Se encontró que las hembras de *P. violaceus* alcanzaron la talla de madurez sexual en el intervalo de talla comprendido de 0,87 a 1,15 cm mientras que los machos alcanzaron la madurez a 1,19 cm. En este sentido Sarda (1987) encontró que los cambios alométricos que ocurren en los machos y las hembras de crustáceos decápodos se producirían como consecuencia de cambios hormonales que se producen durante su desarrollo ontogenético.

La talla de madurez sexual en hembras mediante esta metodología fue diferente que el determinado considerando el porcentaje de hembras ovígeras (1,21 cm playa protegida y 1,09 cm en playa semiexpuesta), este resultado es lo esperado ya que ambas metodología emplean criterios diferentes para su cálculo. La talla de madurez evaluada a nivel morfométrico es considerado una madurez física mientras que la talla de madurez por el porcentaje de hembras ovígeras es una madurez a nivel fisiológico (Moreno, 1989). No se encontró antecedentes de talla de madurez sexual mediante esta metodología en cangrejos porcelánidos.

### ***Talla de madurez sexual por el porcentaje acumulado de huevos***

Las hembras de *P. violaceus* en la playa protegida alcanzaron la madurez

sexual a mayor talla que las hembras de la playa semiexpuesta.

Numerosos estudios han encontrado que la talla de primera madurez sexual en poblaciones de crustáceos presenta una tendencia geográfica, la cual estaría relacionada a la temperatura (Dugan et al, 1991; Jones y Simons, 1983). Este patrón señala que en lugares con mayor temperatura se estimula la tasa de crecimiento y el desarrollo del ovario es más rápido, mientras que en lugares con bajas temperaturas el proceso de madurez es más lento.

En contraste, nuestros resultados muestran diferencias en la talla de madurez sexual a pequeña escala que podría estar en relación a un mayor estrés ambiental. La talla de madurez sexual en la población de cangrejos de la playa semiexpuesta pudo haber sido afectada por factores como la intensidad del oleaje, así como la presencia de depredadores. Esta población presentó una talla de madurez sexual menor respecto de la población de la playa protegida que podría ser interpretado como una estrategia de la población para empezar a reproducirse más temprano por efecto de factores que podrían incrementar su mortalidad. Stearn (2000) en una revisión de la teoría de la historia de vida resume que algunas poblaciones sometidas a mayor riesgo de mortalidad maduran sexualmente más temprano, es decir, a menores tallas.

No encontramos antecedentes sobre la talla de madurez sexual mediante esta metodología en cangrejos porcelánidos, sin embargo encontramos la talla mínima de algunas especies de porcelánidos que fueron encontradas ovígeras, estos valores fueron similares a lo encontrado en *P. violaceus* (5,2 mm) así por ejemplo, *Allopetrolisthes spinifrons* 7,9 mm (Baeza et al., 2001 en Coquimbo) *Liopetrolisthes mitra* 4,0 mm (Baeza y Thiel, 2000 en Coquimbo) *P. granulatus* 5,0 mm (López et al., 1997 en Iquique) *P. laevigatus* 8,51 (Lardies y Werhtmann, 1996 en Valdivia).

## Fecundidad

La fecundidad de la población de *P. violaceus* en la playa protegida fue mayor que en la playa semiexpuesta. Estudios realizados en poblaciones de crustáceos braquiuros (Jones y Simons, 1983) y anomuros (Dugan et al., 1991) muestran que la fecundidad, al igual que la talla de madurez sexual son fenotipos que fueron influenciados por la temperatura, encontrando que la fecundidad de las poblaciones que viven a bajas latitudes, es menor debido a que los individuos podrían presentar altas tasas metabólicas destinando menos energía hacia la producción de huevos (Jones y Simons, 1983). Este patrón latitudinal también ha sido observado en porcelánidos como *P. granulatus*, por Hernáez, (2001) donde la fecundidad fue mayor a altas latitudes. Sin embargo, también se ha encontrado evidencias de especies de crustáceos donde el número de huevos por hembra es independiente de la latitud o mayor hacia bajas latitudes (en Jones y Simons, 1983).

Nuestros resultados muestran que la fecundidad de las dos poblaciones de *P. violaceus* evaluadas presentaron diferencias en la fecundidad a una escala de sólo 2 km. Esta diferencia puede ser explicada por las condiciones ambientales de cada hábitat en particular. Por ejemplo, en las dos playas evaluadas factores como la fuerza del oleaje, la depredación, la disponibilidad del alimento y las variaciones locales de temperatura podrían estar influyendo en la fecundidad así como en el inicio de la madurez sexual.

En la población de hembras de la playa semiexpuesta donde la madurez sexual fue alcanzada a una menor talla, la fecundidad promedio de toda la población fue menor en un 39% respecto de la población de la playa protegida. En la teoría de historia de vida es común encontrar relaciones de costo-beneficio asociadas a la fecundidad, así por ejemplo, la ventaja de madurar sexualmente a menores tallas en poblaciones sometidas a mayor riesgo de estrés o mortalidad permite que los individuos jóvenes se reproduzcan más temprano, sin embargo, esta estrategia presenta un costo asociado; la disminución de la fecundidad



Stearn (2000). Este patrón de costo-beneficio podría ser el caso de las dos poblaciones evaluadas.

Otro aspecto importante encontrado de *P. violaceus* es que presentó un patrón continuo de reproducción ya que se encontró hembras ovígeras en estadio-1 durante todos los meses del periodo de estudio. En contraste a nuestros resultados, otro porcelánido de vida libre como *Petrolisthes laevigatus* en Chile (Lardies et al., 2004, 39°49'S) muestra una clara tendencia estacional en la reproducción donde las hembras ovígeras fueron encontradas durante los meses de agosto a diciembre, de manera similar también se encontró un patrón estacional en *Petrolisthes elongatus* en Nueva Zelanda (Jones, 1977, ≈40°S) donde las hembras ovígeras fueron encontradas de octubre a marzo. La diferencia en las estaciones reproductivas entre estos dos porcelánidos de vida libre podría estar en relación a las estaciones más pronunciadas en altas latitudes en comparación a nuestro lugar de estudio ubicado a 12°S, o también podría estar en relación a la estrategia reproductiva de cada especie en particular. Reproducción continua en porcelánidos también fueron encontrados por Baeza y Thiel, (2000) y Baeza et al., (2001) en *Liopetrolisthes mitra* y en *Allopetrolisthes spinifrons*; cangrejos porcelánidos asociado a *Tetrapigus niger* y *Phymactis clematis* respectivamente, en Coquimbo (29°57'S). El patrón de reproducción continuo de estos porcelánidos estaría en relación a que factores como la temperatura y disponibilidad de alimento en estas zonas serían favorables permitiendo a estas especies tener similares estrategias reproductivas que *P. violaceus* en Ancón.

Es importante destacar que *P. violaceus* además de tener reproducción continua presentó un alto porcentaje de hembras ovígeras (mayor a 50%) durante todo el periodo de estudio. Baeza et al., (2001) también encontró altos porcentajes de hembras ovígeras en *A. spinifrons*. De manera similar, el porcentaje de hembras ovígeras en estadio-1 fue notablemente mayor en relación a los otros estadios embrionarios durante todo el periodo de estudio. Este hecho podría estar en relación a que el tiempo de desarrollo embrionario

tiene un periodo relativamente corto o que el estadio-1 tendría un mayor periodo de duración respecto de los otros estadios. Föster y Baeza, 2001 observaron que todo el periodo de desarrollo embrionario de *P. violaceus* en condiciones de laboratorio fue aproximadamente de 60 días. Pero no encontramos información sobre la duración de estadios intermedios.

La producción continua de huevos en estadio-1 de esta especie podría estar en relación a una estrategia de almacenamiento de espermatoforos de cópulas previas ya que encontramos algunas hembras con restos de espermátóforos, sin embargo no se descarta el hecho que el animal pueda copular continuamente ya que estos animales viven en numerosas agregaciones donde los machos pueden acceder fácilmente a las hembras.

La fecundidad promedio de *P. violaceus* fue mayor durante los meses de invierno. Estos cambios temporales en la fecundidad estarían en relación a las variaciones estacionales de temperatura así como a la disponibilidad de alimento en estos periodos. De manera similar, Baeza et al. (2001) encontraron que la fecundidad de *Allopetrolisthes spinifrons* fue mayor durante el invierno, Por otro lado Baeza y Thiel (2000) no encontraron diferencias en la fecundidad de *Liopetrolisthes mitra* durante invierno y verano. Es importante mencionar que ambos autores analizaron la fecundidad sólo durante los meses de diciembre o enero (verano austral) y julio (invierno austral). De nuestros resultados podríamos decir que es posible que durante los meses de verano el metabolismo del animal, así como el estrés ambiental se incremente y se destine buena parte de la energía hacia otras actividades.

La fecundidad promedio o número promedio de huevos en estadio-1 de *P. violaceus* incrementó de acuerdo a la longitud del cefalotórax, esta relación es frecuentemente encontrada en diversos grupos de invertebrados marinos incluyendo los crustáceos. Este patrón estaría en relación a que los individuos más grandes tienen una mayor área disponible en el abdomen para depositar los huevos así como a la mayor capacidad de inversión de reservas de energía a

la reproducción.

La fecundidad promedio de *P. violaceus* (720; playa protegida) fue mayor a lo encontrado en *Liopetrolisthes mitra* (203; Baeza y Thiel, 2000), *P. granulatus* (174; López et al., 1997) y *P. laevigatus* (364; Lardies y Wehrtmann, 1996), especies comparativamente más pequeños. Una excepción a ello sería lo encontrado en *A. spinifrons* (1872; Baeza et al., 2001) que siendo más pequeña presentó un promedio mayor de huevos. Es importante señalar que el promedio de huevos encontrados en estas especies puede variar de acuerdo a la metodología empleada ya que en algunos casos la fecundidad fue calculada contabilizando todos los huevos de la masa ovígera sin tener en cuenta el estadio de desarrollo embrionario esto puede crear un sesgo en el número de huevos ya que en *P. violaceus* se encontró evidencias de pérdida de huevos durante el desarrollo embrionario (Föster y Baeza, 2001). El método de fijación, la estacionalidad en la producción de huevos (asociada a las variaciones mensuales de temperatura), así como a la disponibilidad del alimento también son factores que influyen en la fecundidad.

Se encontró un importante aumento en el volumen de los huevos según avanza el desarrollo embrionario. El volumen de los huevos de otros porcelánidos de vida libre fueron observados por Lardies y Wehrtmann (1996) y Hernáez (2001) en *P. laevigatus* y *P. granulatus* respectivamente. El primero presentó un incremento total del 45% en el volumen promedio del huevo durante todo el desarrollo embrionario (del primer al tercer estadio) en Valdivia y el segundo encontró un incremento total del 56% en el volumen promedio del huevo (del estadio 1 al 4) en la localidad de La Portada. En contraste a nuestros resultados, el incremento en el volumen promedio del huevo en *P. violaceus* fue mayor a 100%. La clasificación de los estadios embrionarios de los huevos encontrados por estos autores difieren de los nuestros sin embargo, para todos ellos el cálculo del incremento total se tomó en consideración el primer y el último estadio los que fueron equivalentes a los nuestros. La magnitud en el incremento del volumen promedio del huevo durante el desarrollo

embrionario entre estas especies podría estar en relación a los promedios de temperatura en el lugar donde se desarrolla el organismo, la calidad del alimento, además obedecer a las características reproductivas y biológicas de cada especie. Por otro lado la metodología empleada para calcular las medidas del huevo también constituye una fuente de variación.

### **Factor de condición**

El factor de condición ( $F_c$ ) de la población de *P. violaceus* en la playa semiexpuesta fue mayor que en la playa protegida. Esta diferencia podría estar en relación a diversos factores como la variación estacional en la disponibilidad y calidad de alimento, el sexo, así como el estrés ambiental con que conviven estas dos poblaciones.

El factor de condición es un índice reproductivo indirecto, que relaciona los cambios en la gónada con respecto al volumen del animal, de manera que puede variar conforme la gónada modifica su peso sobre todo en periodos de desove o maduración. Este hecho estaría asociado a las fluctuaciones de los valores de  $F_c$  encontrados durante todos los meses del periodo de muestreo y podría estar relacionado a los ciclos intensidad de la reproducción del animal.

Las diferencias observadas en los valores de  $F_c$  entre machos y hembras esta en relación a que el volumen de la gónada de las hembras es mayor respecto de los machos. En ambos sexos el  $F_c$  promedio incrementó con la talla del animal, este aumento podría estar en relación a que la capacidad de acumular mayores reservas para la formación de la gónada es mayor con el incremento de talla. En los machos, los valores de  $F_c$  por rango de talla presentaron fluctuaciones pero fueron similares, es posible que el volumen de la gónada represente un pequeño porcentaje respecto del volumen total del animal y por ello los cambios en relación a la talla fueron mínimos.

## 7. CONCLUSIONES

De los resultados observados en el presente trabajo podemos concluir:

Los fenotipos evaluados como la talla, la talla de madurez sexual, la fecundidad así como el factor de condición fueron diferentes entre las poblaciones de *P. violaceus* de las dos playas evaluadas.

La magnitud de las diferencias encontradas entre los fenotipos de las dos poblaciones de *P. violaceus* fueron semejantes a las encontradas en otras poblaciones de crustáceos que fueron evaluadas a mayores escalas geográficas. Este hecho sugiere que las diferencias en las poblaciones estudiadas estarían determinadas por las características particulares del hábitat, como a la fuerza del oleaje, la fisiografía de la playa, la presencia de depredadores entre otras características.

Es importante señalar que es necesario la ejecución de más estudios de campo y experimentales que ayuden a determinar qué factores realmente influyen en la variación de los fenotipos en poblaciones de *P. violaceus*.

## 8. LITERATURA CITADA

Baeza, J. A y M. Thiel 2000. Host use pattern and life history of *Liopetrolisthes mitra*, a crab associate of the black sea urchin *Tetrapigus niger*. J. Mar. Biol. Ass. UK., 80. 639-645.

Baeza, J. A. W. Stotz y M. Thiel 2001. Life history of *Allopetrolisthes spinifrons*, a crab associate of the sea anemone *Phimactys clematis*. J. Mar. Biol. Ass. UK., 80: 3726 (1-8).

Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1990. Ecology, Individuals, populations and communities. Blackwell Sc., Boston, E.E.U.U. 947 p.

Blanchette, C. 1997. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: a case study with *Fucus gardneri*. Ecology, 78(5): 1563-1578.

Brante, A., M. Fernández, L. Eckerle, F. Mark, H.O. Pörtner y W. Arntz. 2003. Reproductive investment in the crab, *Cancer setosus*, along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. Marine Ecology Progress Series 521: 221-232.

Debuse, V.J., J. Taddison y J.D. Reynolds. 2001. Morphometric variability in UK populations of the European lobster. J. Mar. Biol. Ass. UK., 81: 469-474.

DeWitt, T. y S. M. Scheiner. 2004. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. New York: Oxford University Press, 2004.

Dugan, J. E.; A. M. Wenner & D. M. Hubbard. 1991. Geographic variation in the reproductive biology of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast. J. Exp. Biol. Ecol., 150: 63-81.

Förster, C. y J. A. Baeza 2001. Active brood care in the anomuran crab *Petrolisthes violaceus* Decapoda: Anomura: Porcellanidae): grooming of brooded embryos by the fifth pereopods. Journal of Crustacean Biology, 21(3): 606-615.

Gayanilo F. C. Jr. & D. Pauly. (Editors). 1997. FAO-ICLARM Stock assessment tools (FiSAT) reference manual. FAO computerized information series (fisheries): 8. Rome, FAO. Vol.2.

Haig, J. 1960. The Porcellanidae (Crustacea, Anomura) of the eastern Pacific. Allan Hancock Pacific Expedition, 24: 1-440.

Hernández P. 2001. Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: Una comparación latitudinal. Investig. Mar. Valparaíso, 29(1): 73-81.

Iyengar, E. V. y C. D. Harvell. 2002. Specificity of cues inducing defensive spines in the bryozoan *Membranipora membranacea*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 22: 205-218.

Jones, M.B. 1977. Breeding and seasonal population changes of *Petrolisthes elongatus* (Crustacea, Decapoda, Anomura) at Kaikoura New Zealand. Journal of the Royal Society of New Zealand 7:259-272.

Jones, M. B. y M. J. Simons. 1983. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae). Bull. Mar. Sci., 33(3): 656-670.

Lardies, M.A. y I.S. Wehrtmann. 1996. Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). I. Reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. Arch. Fish. Mar. Res., 43(2): 121-135.

Lardies, M.A., Rojas, J.M. y I. S. Wehrtmann. 2004. Breeding biology and population structure of the intertidal crab *Petrolisthes laevigatus* (Anomura: Porcellanidae) in central-southern Chile. J. Nat. His., (38) 3: 375 – 388.

Lawrence, A. y Soame, J. 2004. The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates. *Ibis*, 146(Supl.1), 29-39.

- Leonard, G. H., Bertness M. D. y P. O. Yund. 1999. Crab predation, waterborne cue, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology*, 80(1): 1-14.
- Lewis, S M. 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. *Ecology*, 68(3): 1987.
- Lively C., Hazel, W., Schellenberger y K. Michelson. 2000. Predator-induced defenses: variation for inducibility in intertidal barnacle. *Ecology* 8(5): 1240-1247.
- López L., Jeri, T., González C. y S. Rodríguez. 1997. Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* (Guerín, 1935) en Iquique, Chile (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Invest. Mar. Valparaíso*, 25:159-166.
- Moreno, M. 1989. Madurez sexual, fecundidad y crecimiento de la jaiba limón (*Cancer porteri*) en la Bahía de Valparaíso. Tesis para optar el Título de Ingeniero Pesquero. Universidad Católica de Valparaíso, Chile.
- Romero, L. 2001. Densidad de *Stichaster striatus* en la orilla rocosa de Ancón durante El Niño 1997-1998. En: Tarazona, J., W. Arntz y E. Castillo de Maruenda El Niño en América Latina impactos biológicos y sociales. CONCYTEC. AWI. OEA. Ed. Omega. Perú. 147-152.
- Romero, L. y M. Tokeshi 2003. Variabilidad fenotípica en *Nodilittorina* en la Reserva de Paracas. *Rev. Peru. Biol.*, 9(2): 39-48.
- Sarda, F. 1987. La reproducción de los crustáceos. Fisiología: factores de regulación de la reproducción. Potencial reproductivo. En: Espinosa de los Monteros, J. y U. Labarta (Eds). *Reproducción en acuicultura*. Industrias Graficas España, Madrid, España.
- Sarda F.; C. Bas, M. Roldan, C. Pla y J. Lleonart. 1998. Enzymatic and morphometric analyses in mediterranean population of the rose shrimp,



*Aristeus antennatus* (Risso, 1816) J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 221 131-144

Sastry, A.N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. Biol. Bull., 138: 56-65.

Siegel S. 1980. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. México.

Stearns S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. BioScience, 39(7): 436-445.

Stearns S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects Naturwissenschaften 87: 476-486.

Stillman, J.H. y G.N. Somero. 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. Physiological and Biochemical Zoology, 73(2): 200-208.

Stillman, J.H. 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal Porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. Integrative and Comparative Biology, 42(4): 790-796.

Tarazona J.; C. Paredes, L. Romero, V. Blaskovich, S. Guman y S. Sánchez. 1985. Características de la vida planctónica y colonización de los organismos epilíticos durante el fenómeno "El Niño". En: W. Arntz, A. Landa y J. Tarazona (eds). "El Niño" su impacto en la fauna marina. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Extraordinario: 41-50.

Tarazona J.; C. Paredes, L. Romero & S. Guzmán. 1988. La recolonización de las comunidades de mitílidos en la costa central del Perú después del El Niño 1982-1985. En: H. Salzwedel y A. Landa (eds). Recursos y dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Extraordinario: 115-120.

Tokeshi, M. 1999. Species coexistence, ecological and evolutionary perspectives. Ed. Blackwell Science Ltd.

Trussell G. 1997. Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology*, 78(4): 1033-1048

Trussell G. 1997. Phenotypic clines, plasticity and morphological trade-offs in an intertidal snail. *Evolution*, 54(1): 151-166.

Trussell G. C. y L. D. Smith. 2000. Induced defenses in response to an invading crab predator: An explanation of historical and geographic phenotypic change. *PNAS.*, 97(5): 2123-2127.

9. FOTOS



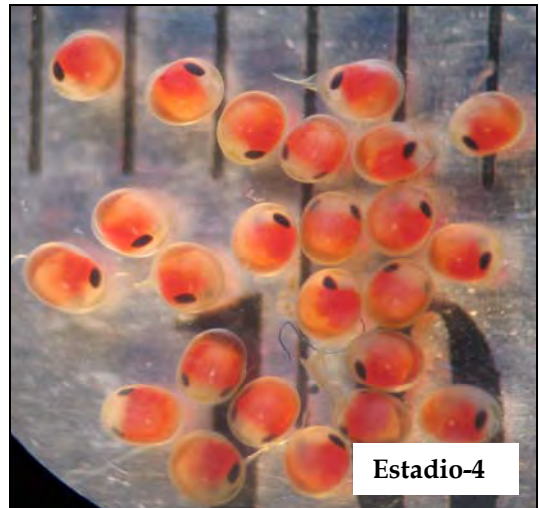
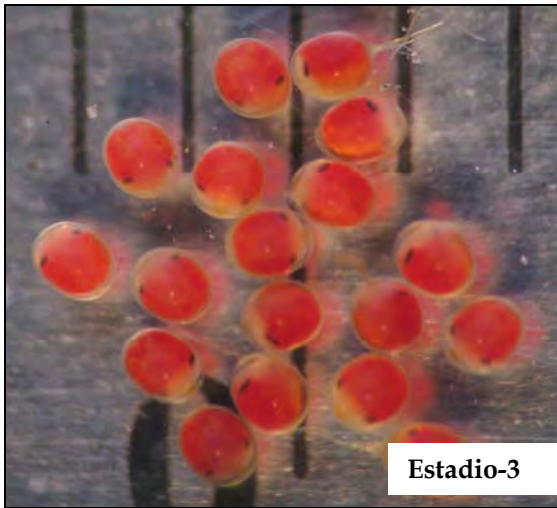
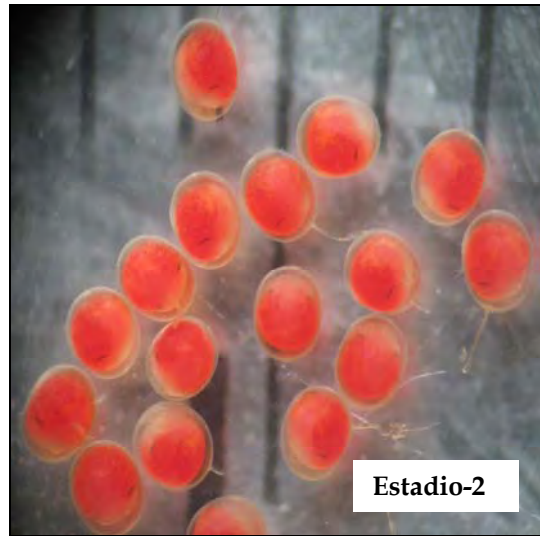
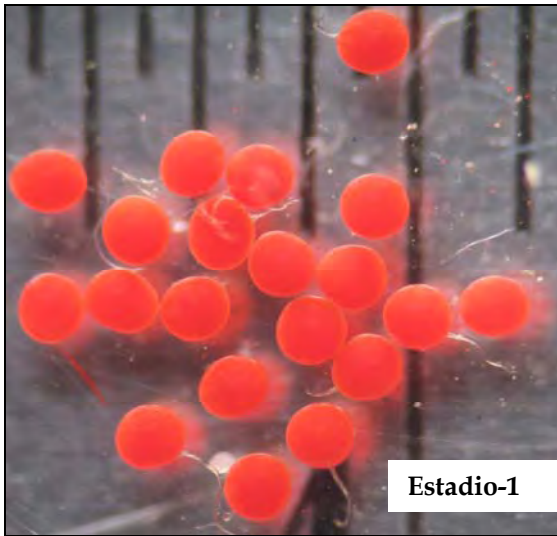
**Foto1.** Vista dorsal de *Petrolisthes violaceus* (ejemplar macho). La escala representa 1 cm.



**Foto 2.** Lugares de Muestreo. a) playa Ensenada León (semiexpuesta) y b) playa San Francisco (protegida)

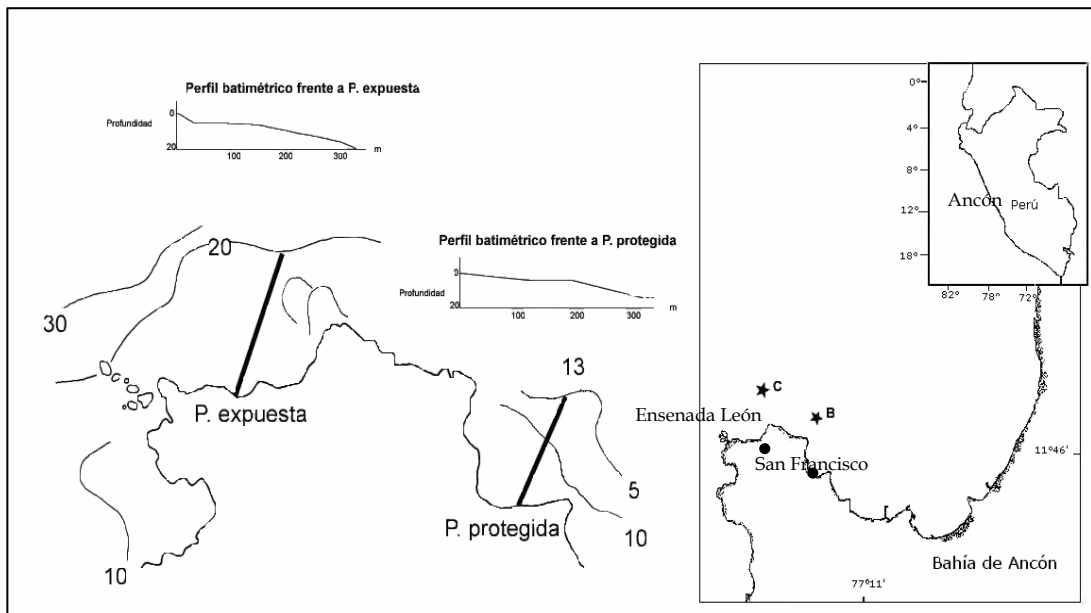


**Foto 3.** Detalles del muestreo en campo. a) Búsqueda de *P. violaceus* en el intermareal rocoso, b) Individuos de *P. violaceus* entre las rocas, c) Colecta de ejemplares y d) Individuos colectados en envases de plástico.

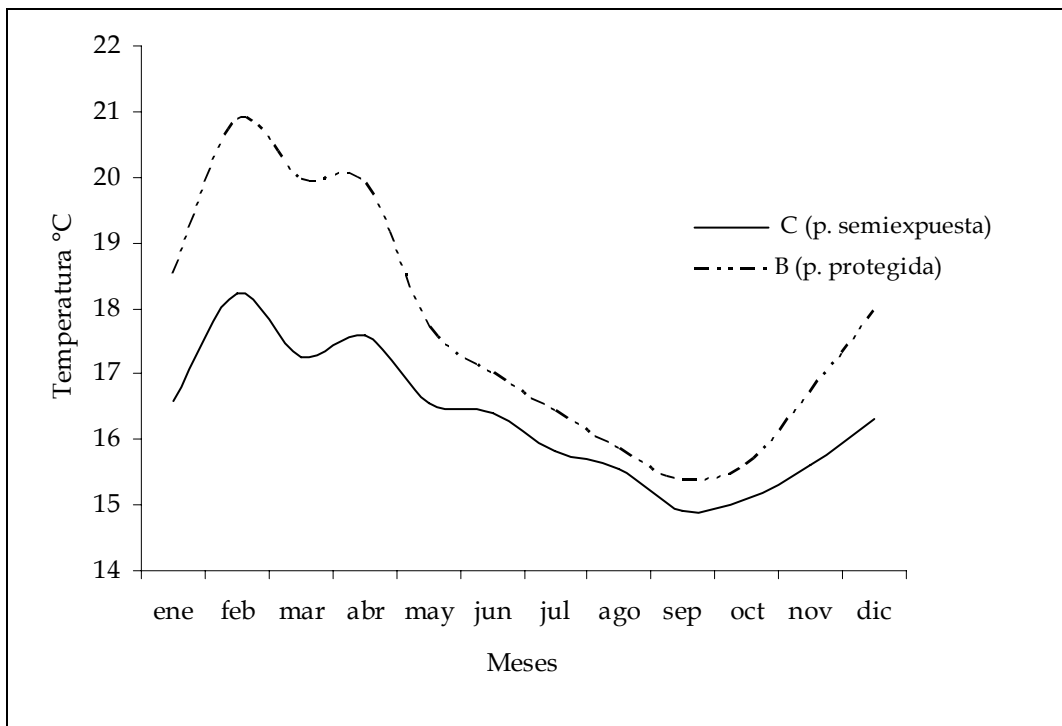


**Foto 4.** Estadios embrionarios del huevo de *Petrolisthes violaceus*.

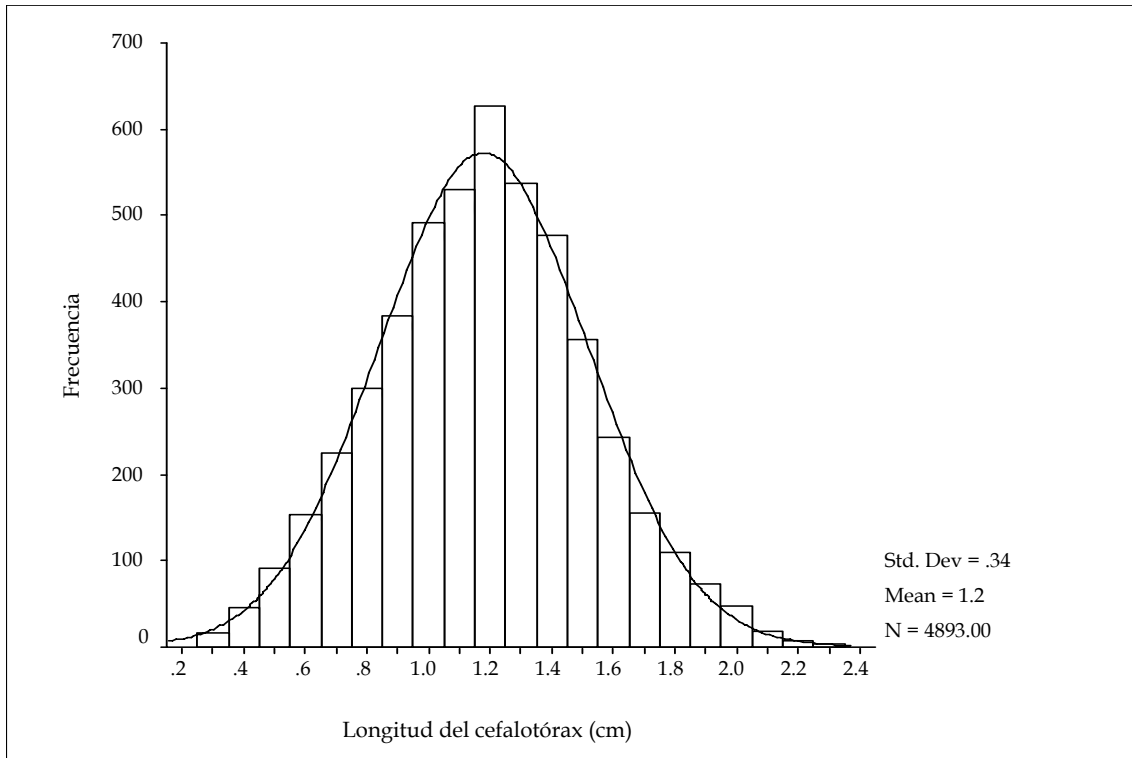
## 10. FIGURAS



**Figura 1.** Mapa de los lugares de estudio. San Francisco (playa protegida) y Ensenada León (playa semiexpuesta). Se muestra las estaciones donde se tomaron los datos de temperatura estación B y estación C y el perfil batimétrico.

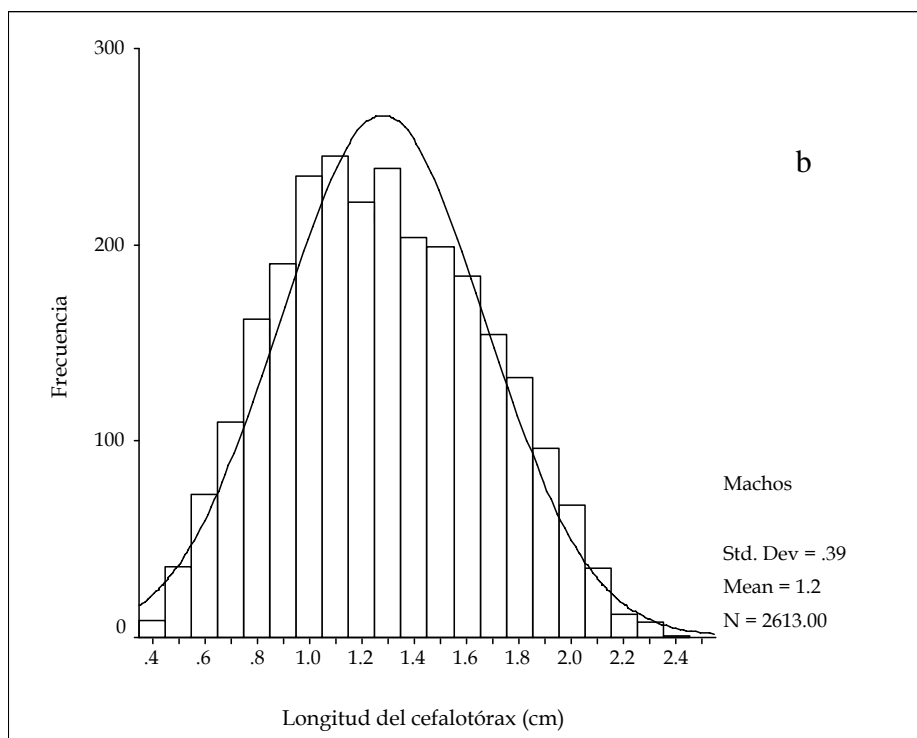
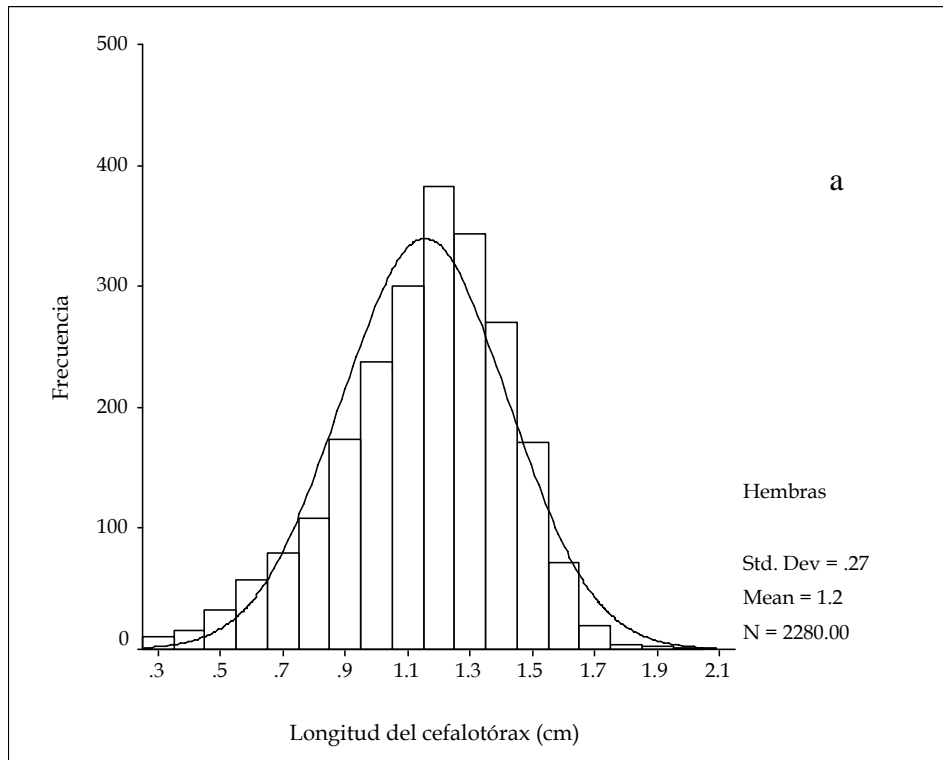


**Figura 2.** Temperatura mensual multianual en la estación C, frente a Ensenada León (playa semiexpuesta) y en la estación B, frente a San Francisco (playa protegida). Las temperaturas fueron calculadas con datos de 1993 a 2004.

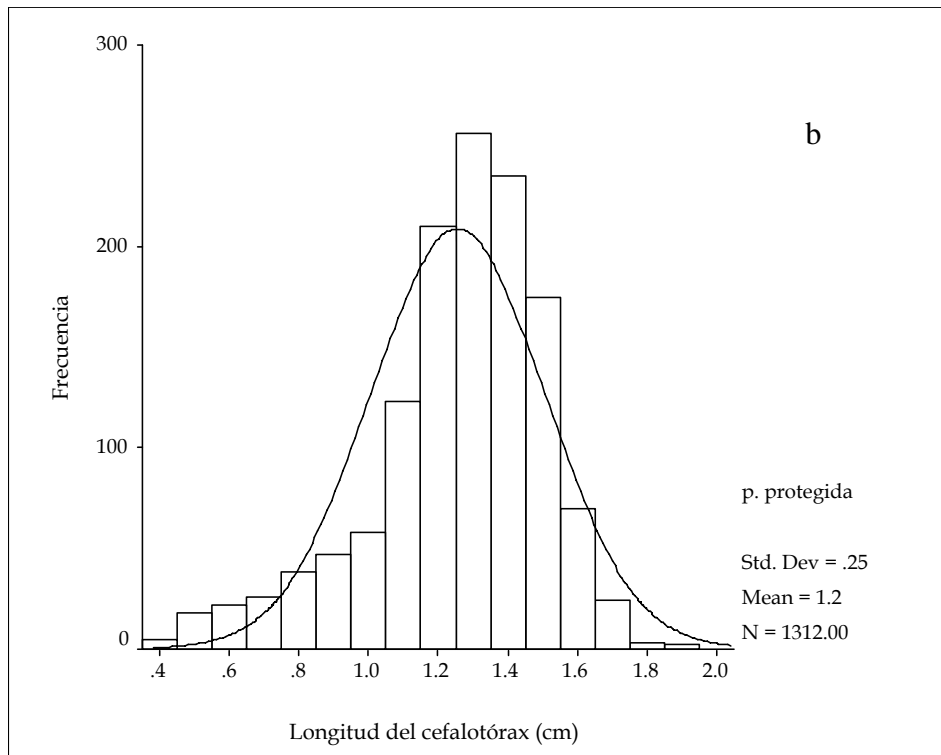
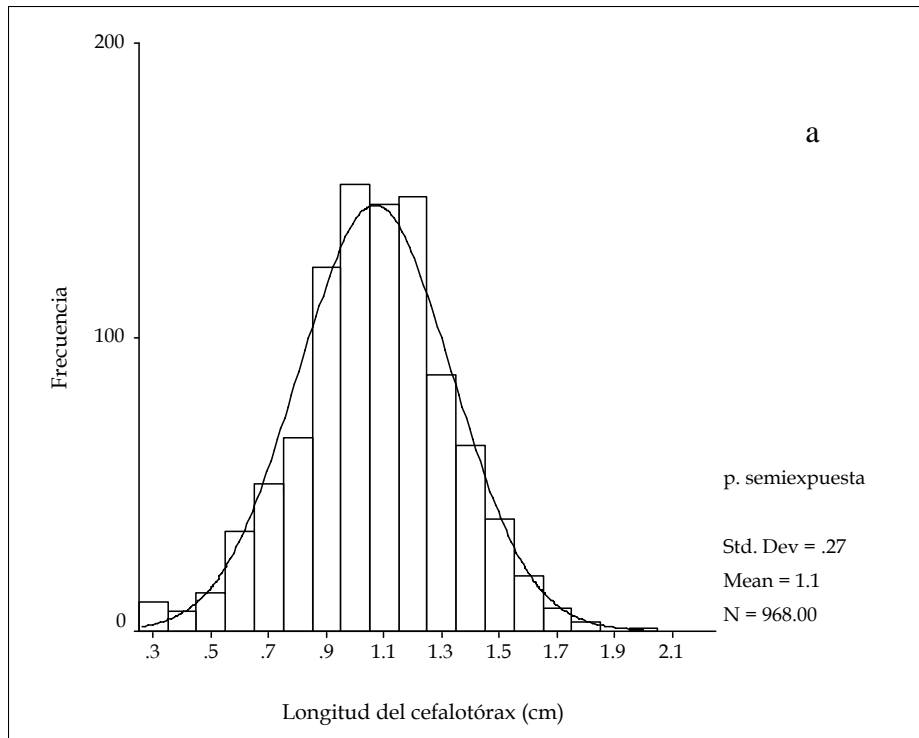


**Figura 3.** Histograma de frecuencias de tallas para el total de individuos de *Petrolisthes violaceus* capturados (N=4893). La línea continua representa la distribución normal esperada. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.

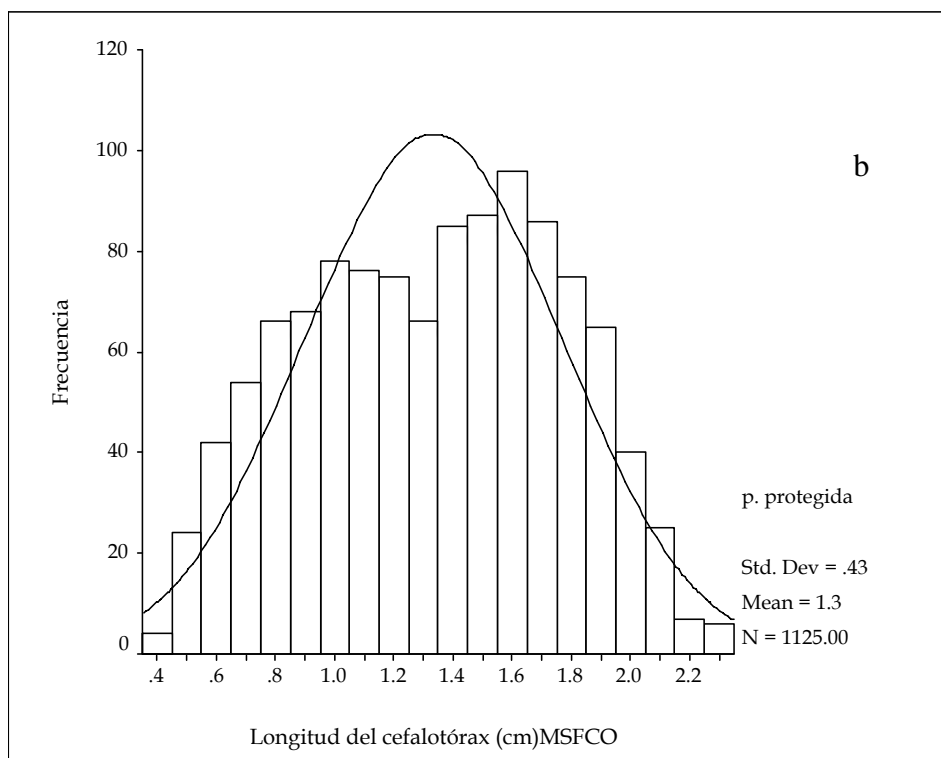
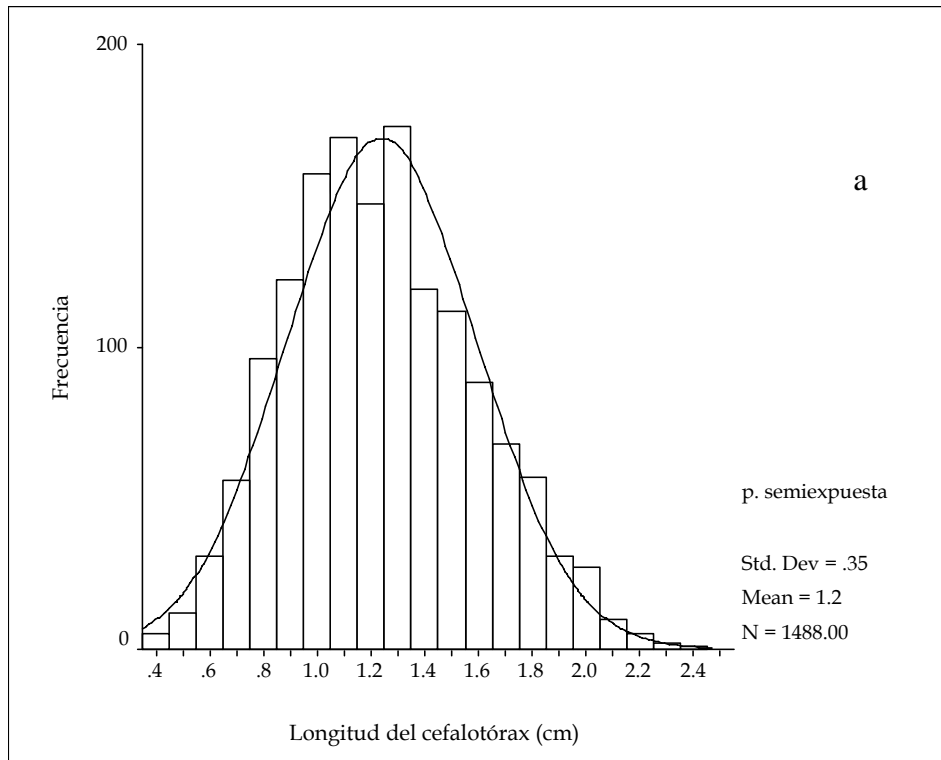




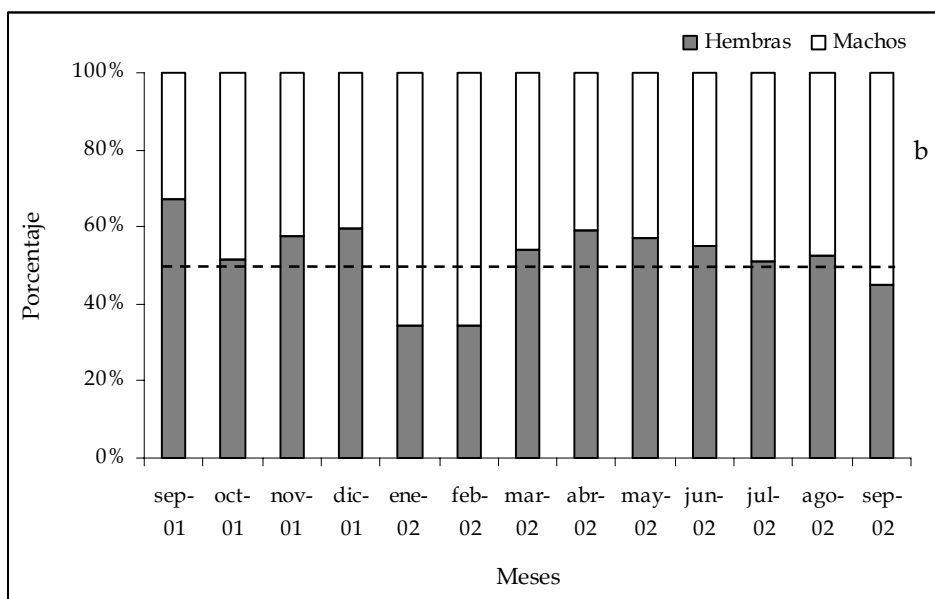
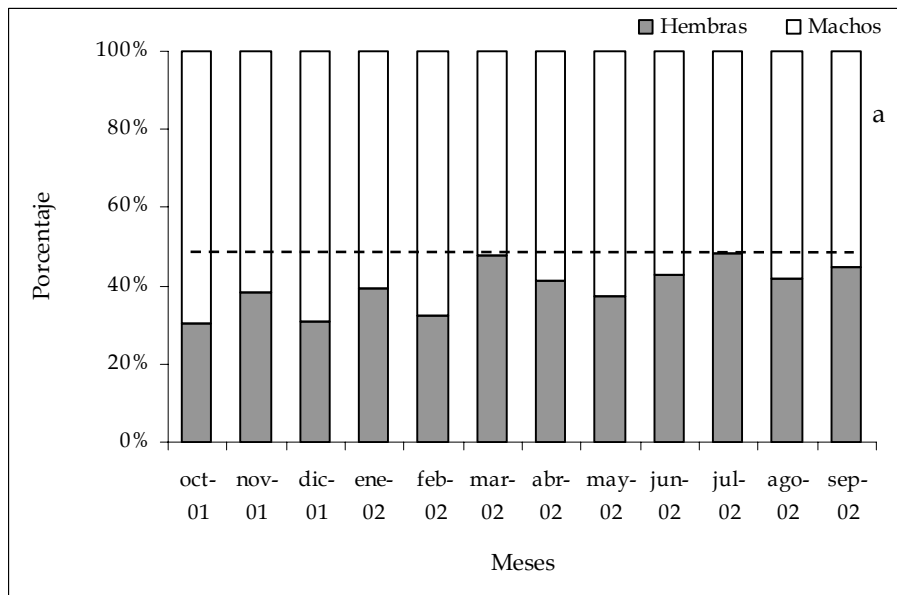
**Figura 4.** Histograma de frecuencias de tallas de *Petrolisthes violaceus* en a) hembras (N=2280) y b) machos (N=2613). La línea continua representa la curva de distribución normal teórica para la distribución. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.



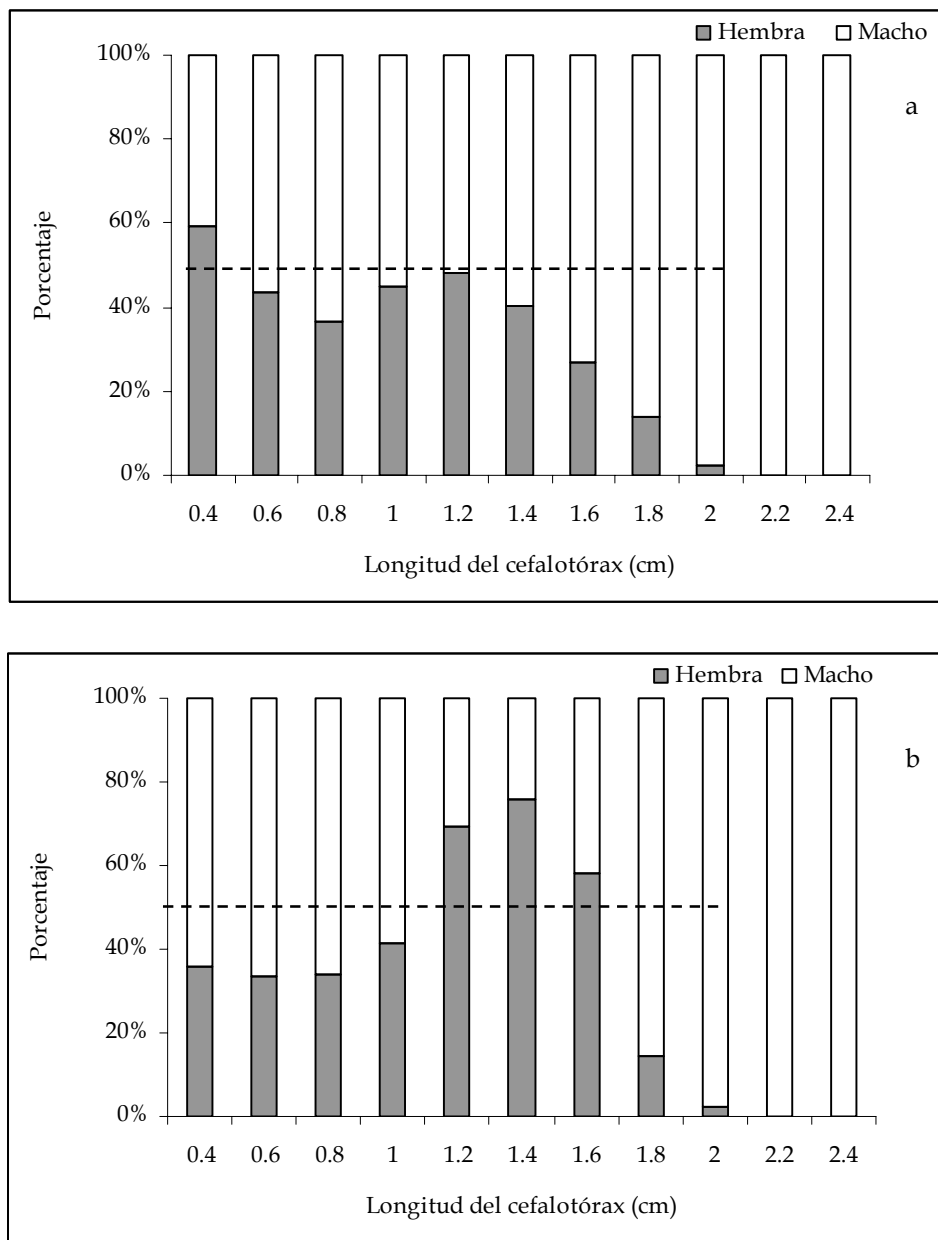
**Figura 5.** Histograma de frecuencias de tallas en hembras de *Petrolisthes violaceus* en a) playa semiexpuesta (N=968) y b) playa protegida (N=1312). La línea continua representa la curva de distribución normal teórica para la distribución. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.



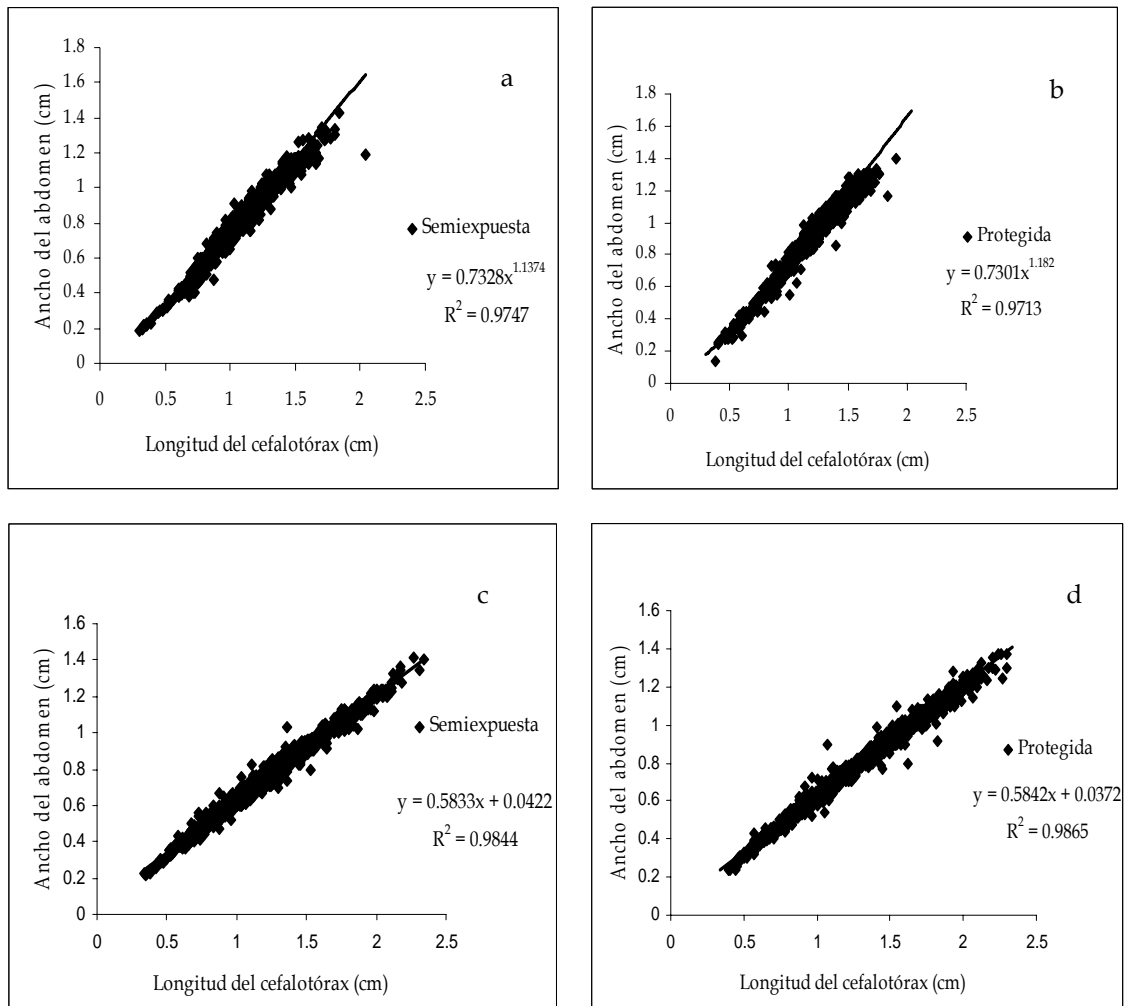
**Figura 6.** Histograma de frecuencias de tallas en machos de *Petrolisthes violaceus* a) playa semiexpuesta (N=1488) y b) playa protegida (N=1125). La línea continua representa la curva de distribución normal teórica para la distribución. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.



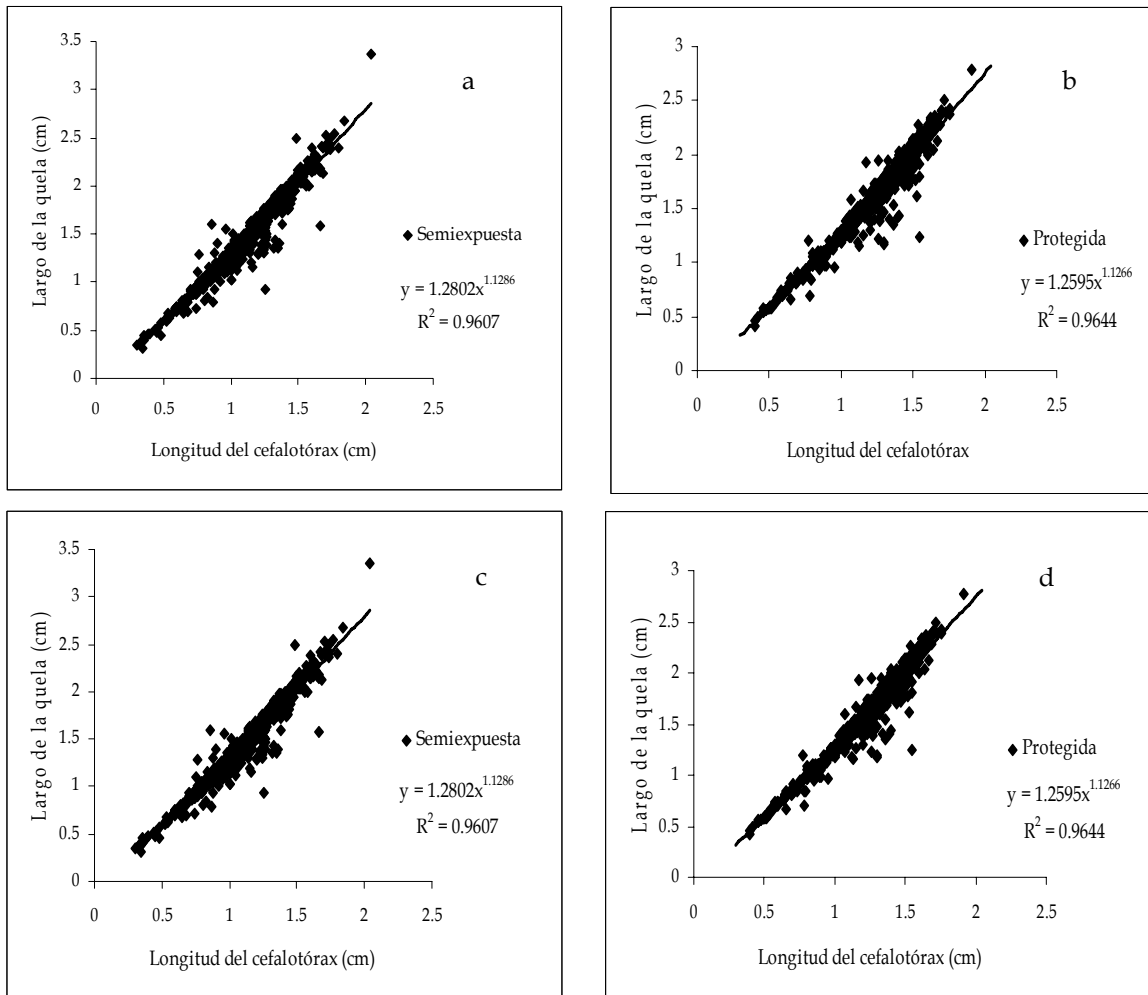
**Figura 7.** Porcentaje mensual de machos y hembras de *P. violaceus* en a) playa semiexpuesta y b) playa protegida de septiembre 2001 a septiembre 2002. La línea cortada indica la proporción 1:1.



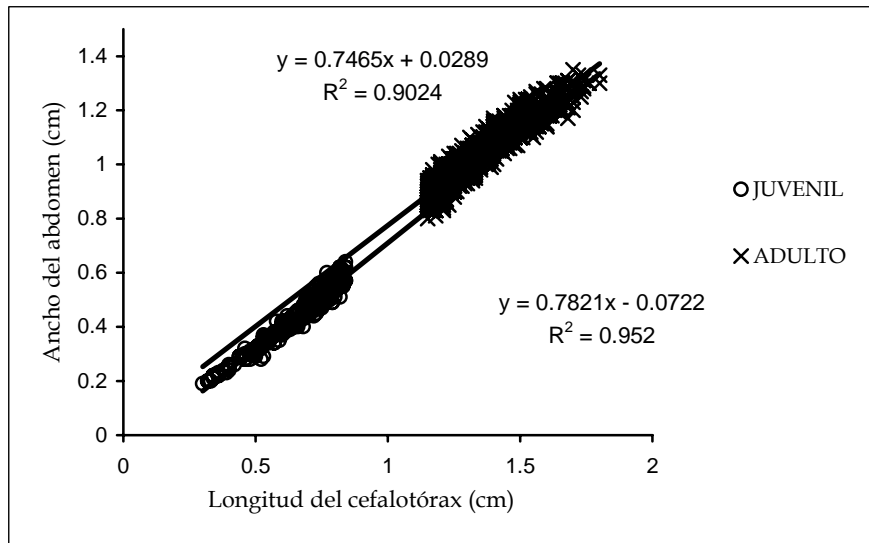
**Figura 8.** Porcentaje de machos y hembras por rango de talla en *P. violaceus* en a) playa semiexpuesta y b) playa protegida de septiembre 2001 a septiembre de 2002. Los individuos fueron agrupados en intervalos de 2 mm. La línea cortada indica la proporción 1:1.



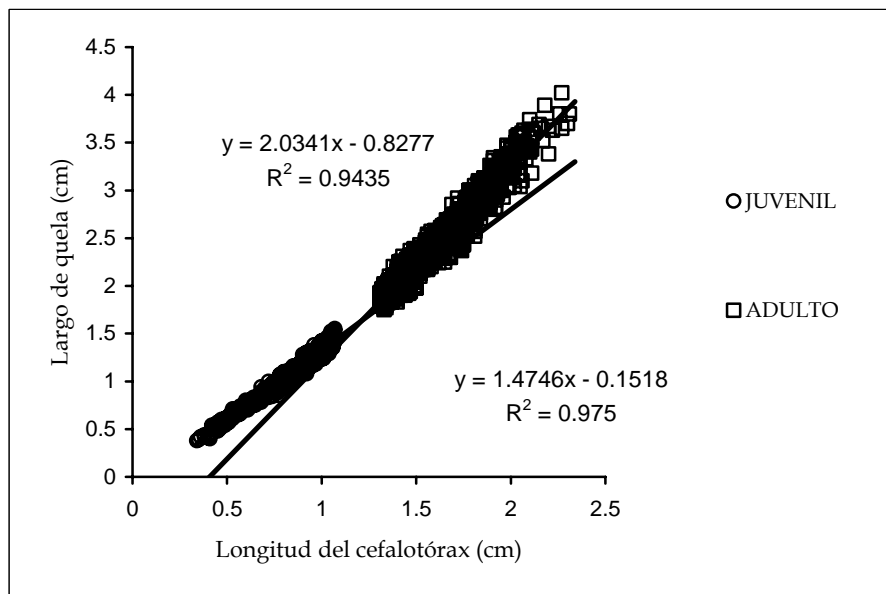
**Figura 9.** Relación entre la longitud del cefalotórax vs. ancho del abdomen en hembras (a y b) y machos (c y d) en la playa semiexpuesta y la playa protegida. Las hembras presentaron una relación potencial y los machos una relación lineal. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.



**Figura 10.** Relación entre la longitud del cefalotórax vs. largo de la quela en hembras (a y b) y machos (c y d) en la playa semiexpuesta y la playa protegida. Las hembras y machos presentaron una relación potencial. Los ejemplares fueron colectados de septiembre 2001 a septiembre de 2002.

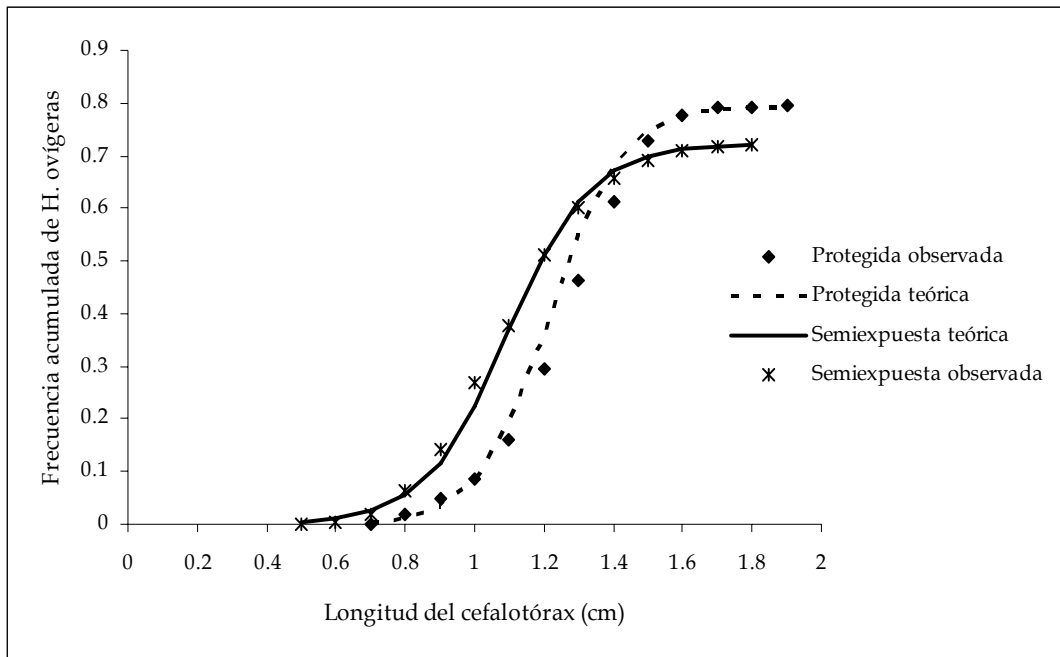


**Figura 11.** Talla de madurez sexual en hembras de *P. violaceus*. Nube de puntos (x) muestra la relación lineal en juveniles (N=251) y la nube de puntos (o) la relación lineal en adultos (N= 1359). La talla de primera madurez sexual se encontró en el intervalo 0,85 y 1,15 cm.

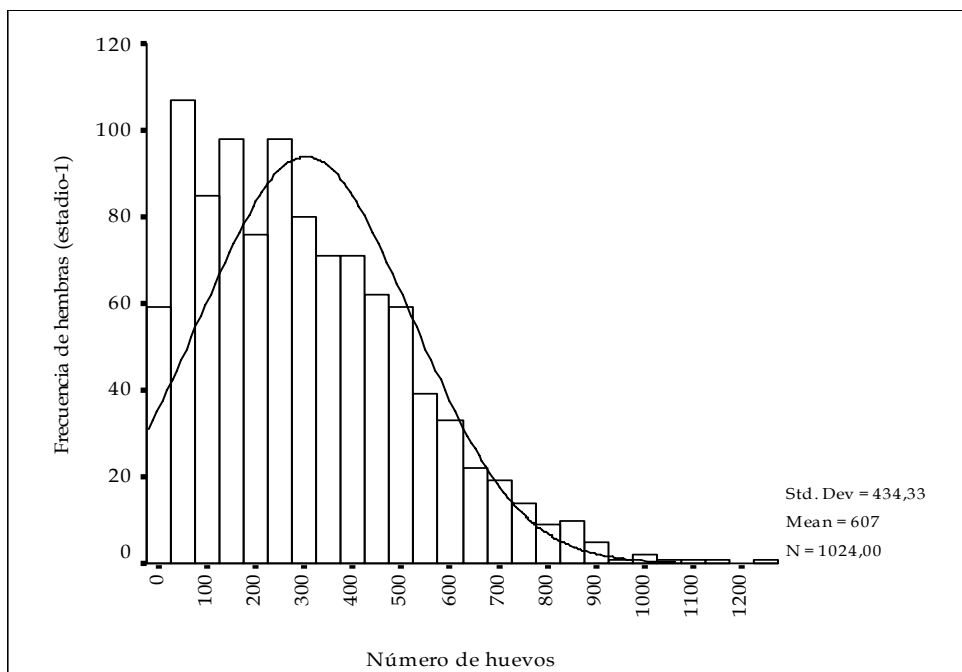


**Figura 12.** Talla de madurez sexual en machos de *P.violaceus*. Nube de puntos (o) muestra la relación línea en juveniles (N=775) y la nube de puntos (□) la relación lineal en adultos (N= 918). La talla de primera madurez sexual fue a 1,19 cm.

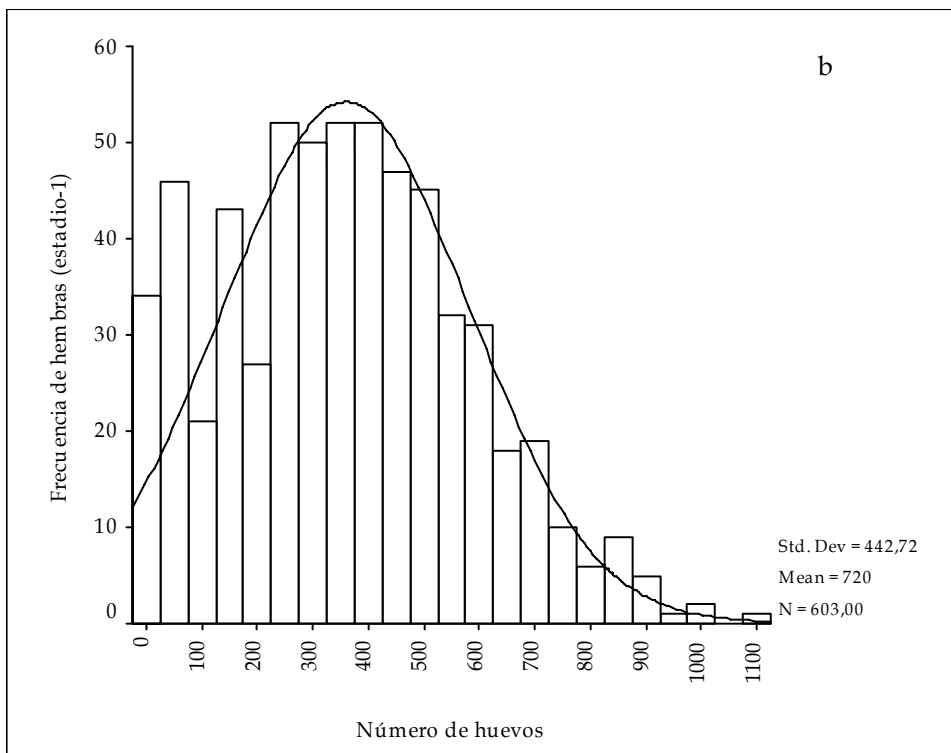
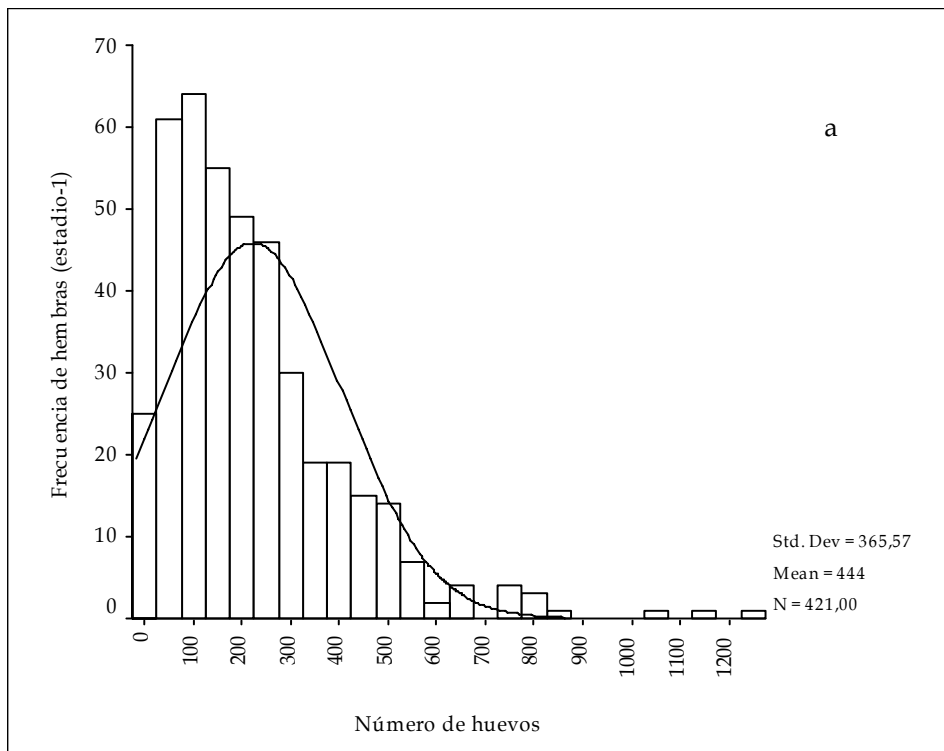




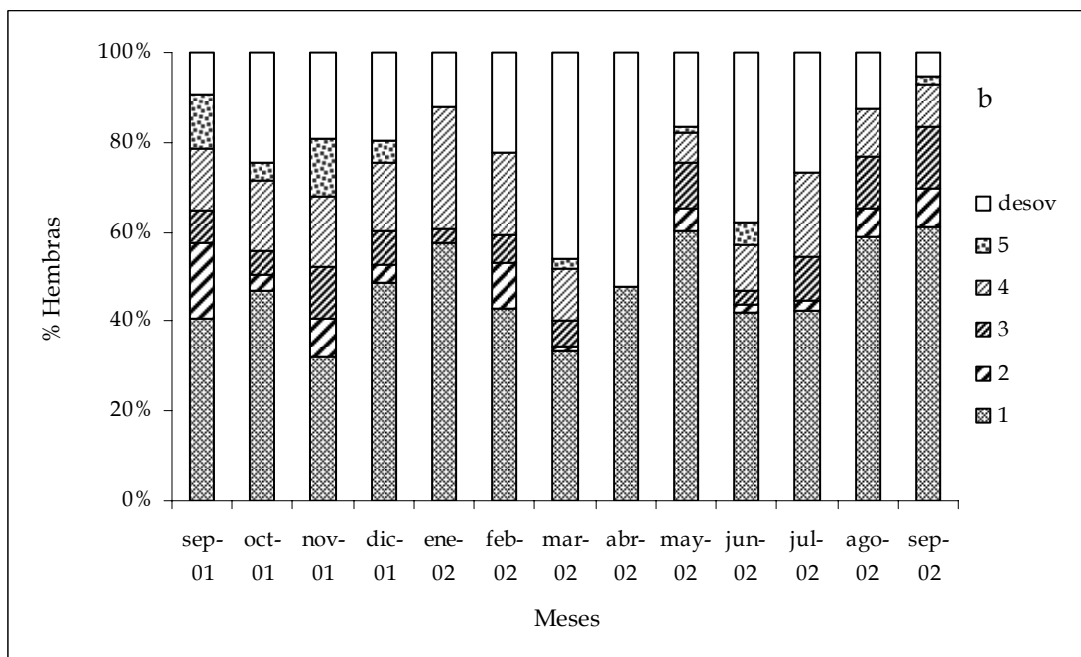
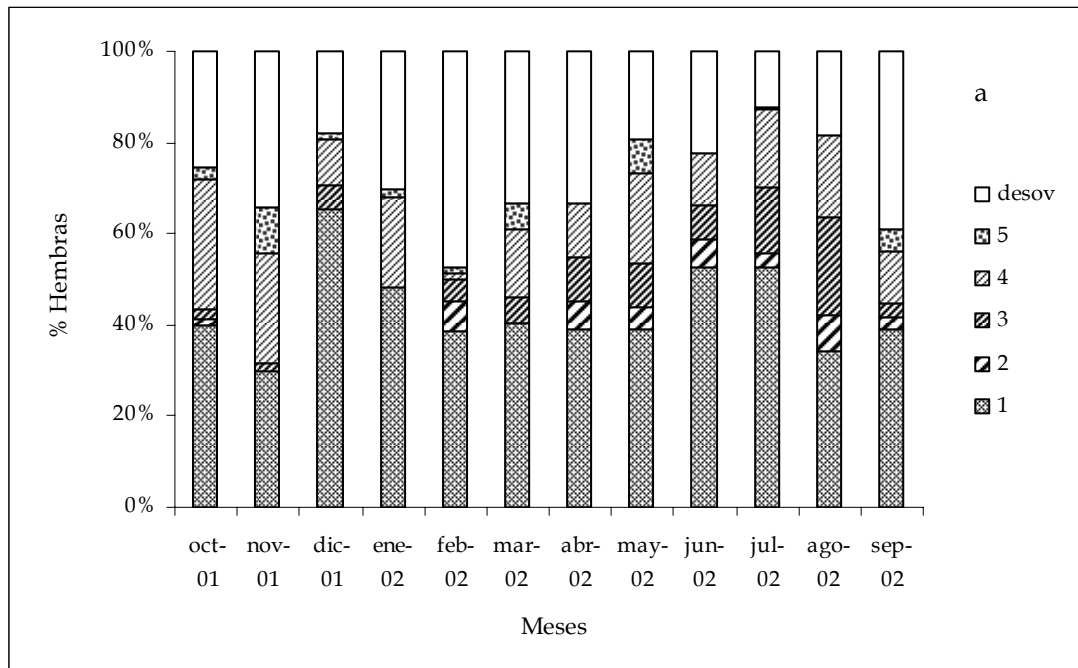
**Figura 13.** Curva de frecuencias acumuladas mostrando la talla de madurez sexual (talla en que el 50% de las hembras se encuentra ovígera) en la playa semiexpuesta (1,09 cm) y la playa protegida (1,21 cm) durante septiembre de 2001 a septiembre de 2002.



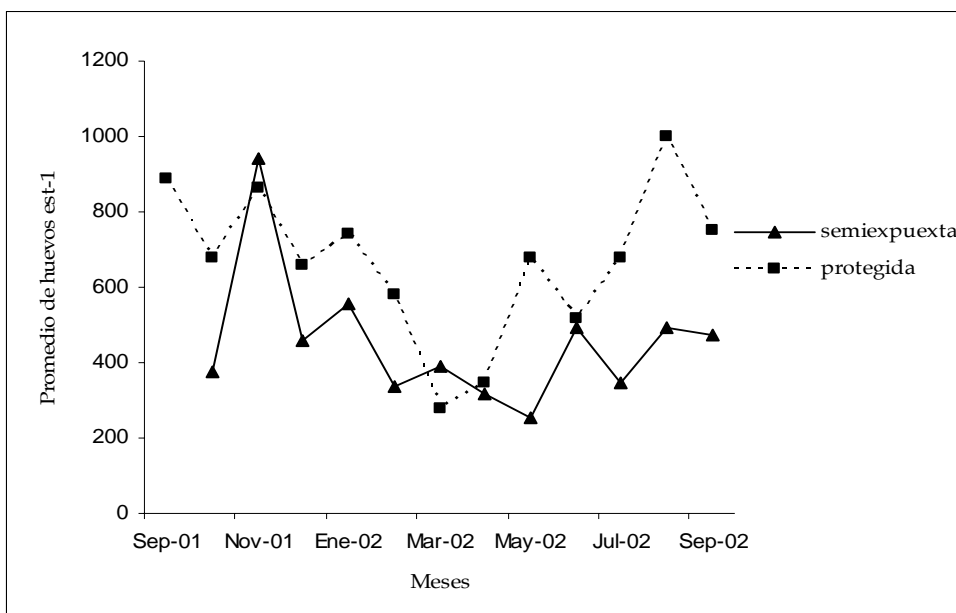
**Figura 14.** Histograma de frecuencias del número de huevos en estadio-1 por hembra (N=1024), de septiembre de 2001 a septiembre de 2002. La línea continua representa la distribución normal esperada. .



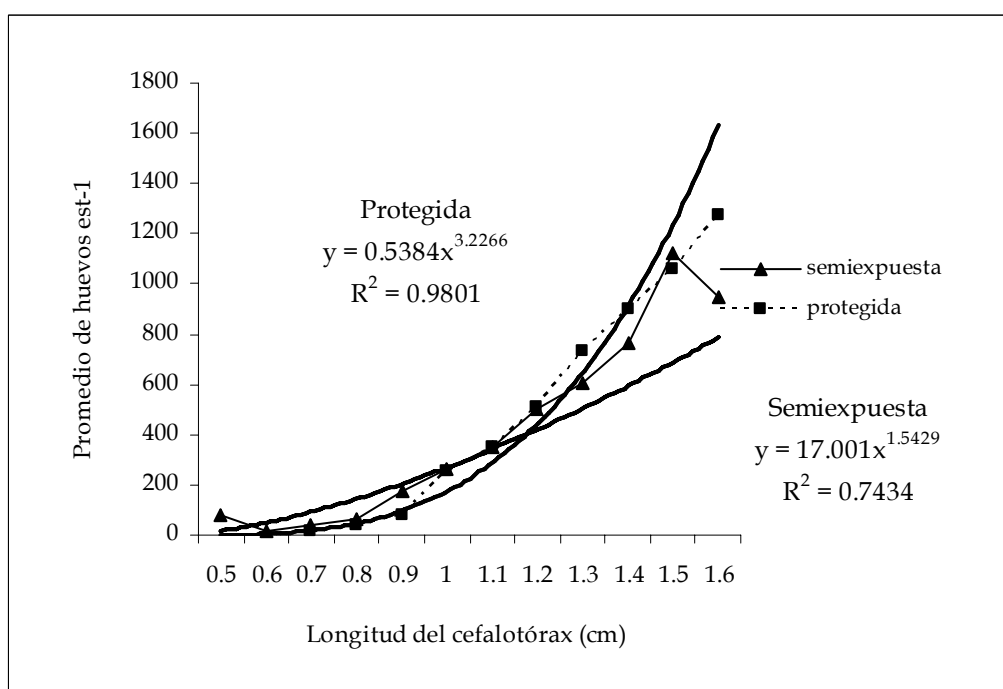
**Figura 15.** Histograma de frecuencias del número de huevos en estadio-1 por hembra a) playa semiexpuesta (N=421) y b) playa protegida (N=603) encontrados de septiembre de 2001 a septiembre de 2002. La línea continua representa la distribución normal esperada.



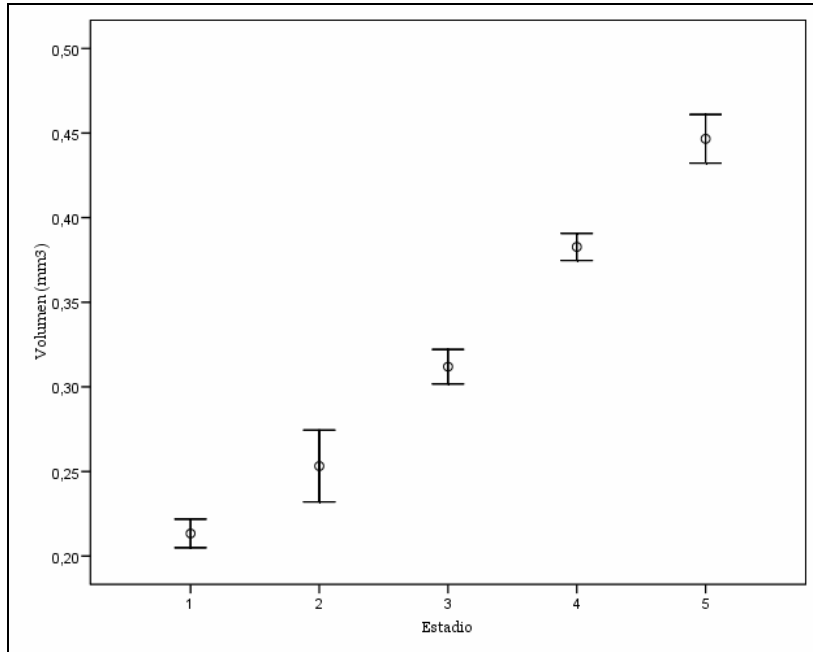
**Figura 16.** Detalle del porcentaje mensual de hembras de acuerdo al estadio embrionario de los huevos de *P. violaceus*, a) playa semiexpuesta b) playa protegida encontrados de septiembre de 2001 a septiembre de 2002.



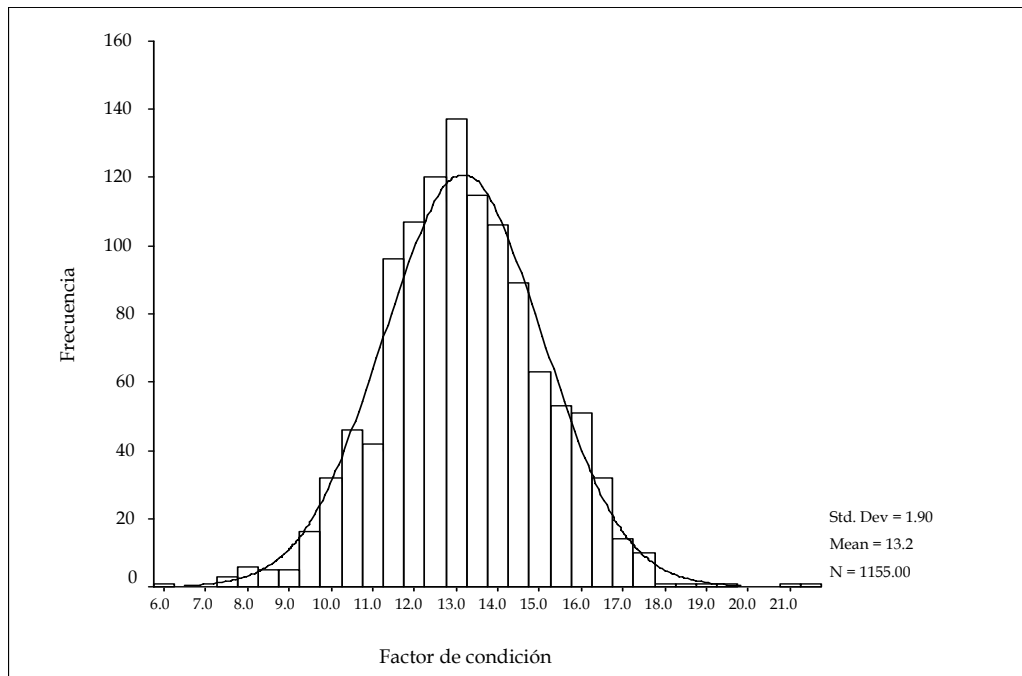
**Figura 17.** Fecundidad promedio mensual (huevos en estadio-1) de *Petrolisthes violaceus* en la playa semiexpuesta (N=421) y la playa protegida (N=603) de septiembre de 2001 a septiembre 2002.



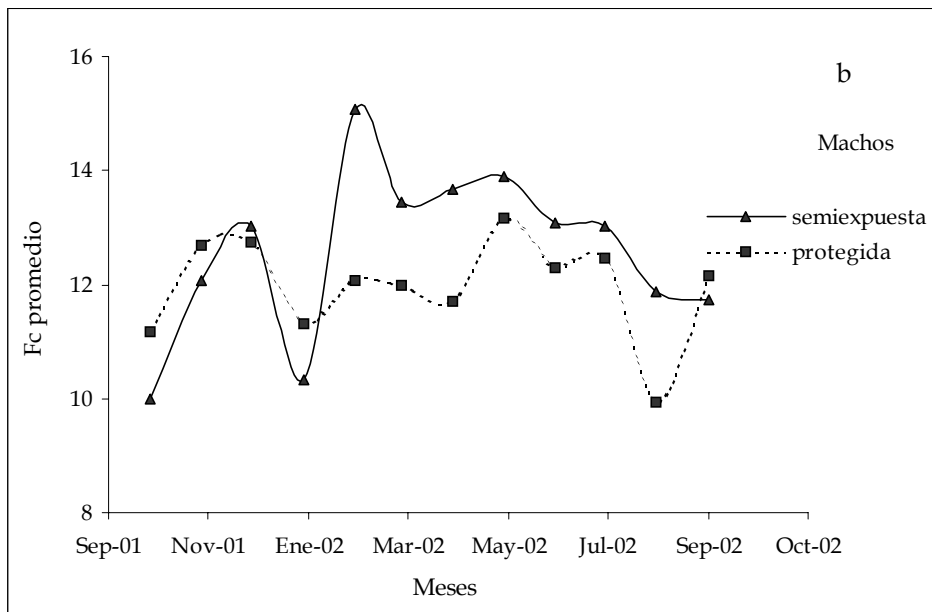
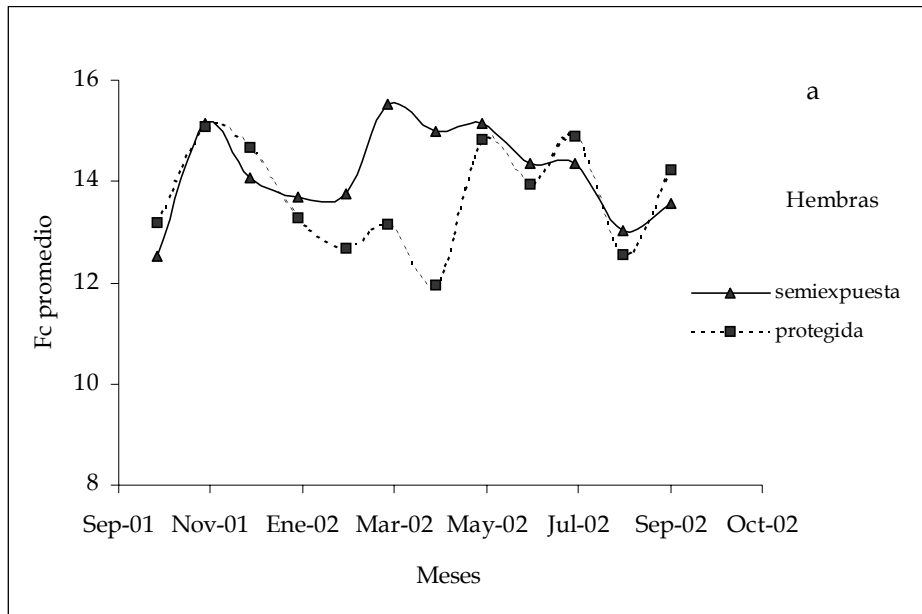
**Figura 18.** Relación longitud del cefalotórax vs. promedio de huevos en estadio-1 de *P. violaceus* en la playa semiexpuesta (N=421) y la playa protegida (N=603) colectados de septiembre de 2001 a septiembre de 2002. Los individuos fueron agrupados en intervalos de 1mm.



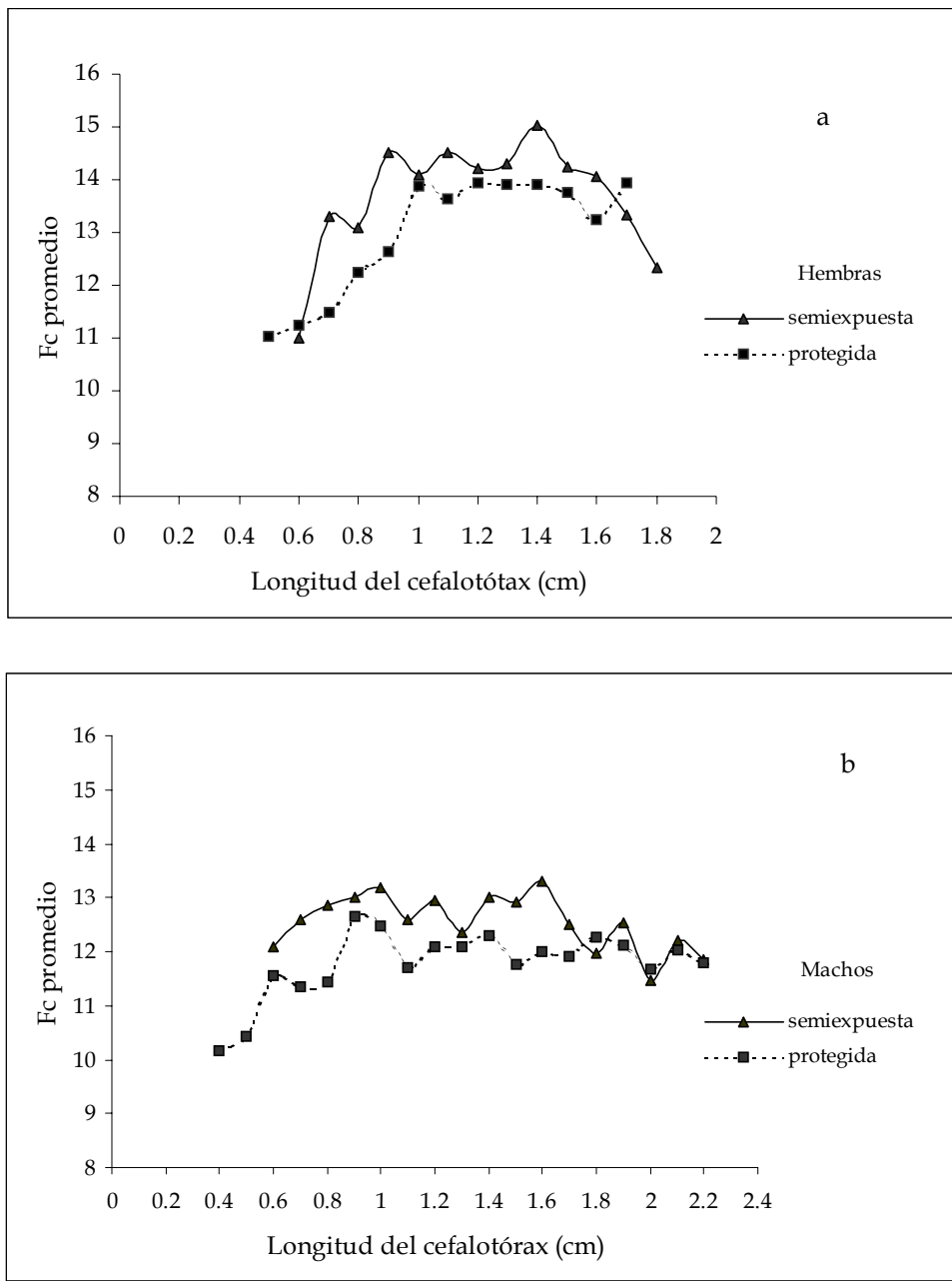
**Figura 19.** Volumen de los huevos en los 5 estadios de desarrollo embrionario en *P. violaceus*. Se observa la media y el intervalo de confianza al 95%.



**Figura 20.** Histograma de frecuencias de los valores del factor de condición en *P. violaceus*. (N=1155). Los ejemplares fueron colectados de octubre de 2001 a septiembre de 2002 y fueron agrupados en intervalos de 1 mm. La línea continua representa teórica para la distribución.



**Figura 21.** Factor de condición promedio en *P. violaceus* de octubre de 2001 a septiembre de 2002 en la playa semiexpuesta y protegida: a) hembras y b) machos.



**Figura 22.** Factor de condición promedio de *Petrolisthes violaceus* agrupados por rangos de talla de 1mm, colectados de octubre de 2001 a septiembre de 2002. en a) hembras y b) machos.

## 11. TABLAS

**Tabla 1.** Detalle de la población de *P. violaceus* en cada uno de los lugares de estudio. Individuos (N), promedio ( $\bar{x}$ ) y rango de la longitud del cefalotórax; y la varianza en *P. violaceus* en la playa semiexpuesta y protegida.

	Playa semiexpuesta			Playa protegida		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
N	968	1488	2456	1312	1125	2437
Rango (cm)	0,3-2,04	0,34-2,34	0,3-2,34	0,38-1,94	0,4-2,3	0,38-2,3
$\bar{x}$ (cm)	1,10	1,20	1,16	1,25	1,30	1,27
Varianza	0,070	0,122	0,104	0,062	0,188	0,121

**Tabla 2.** Prueba Kruskal-Wallis en la talla de la población de *P. violaceus* para los factores: sexo, lugar, hembras y machos. Las diferencias fueron significativas a  $p < 0,05$ .

Factores	df	X <sup>2</sup>	P<
Sexo	1	13,55	0,05
Lugar	1	163,128	0,05
Hembras/lugar	1	219,798	0,05
Machos/lugar	1	35,73	0,05

**Tabla 3.** Proporción sexual de *P. violaceus* por: lugar, meses y rango de talla (agrupados cada 2 mm) en la playa semiexpuesta y protegida. Prueba X<sup>2</sup> de independencia, las diferencias fueron significativas a  $p < 0,05$ .

	df	X <sup>2</sup>	P<
Lugares de estudio	1	103,37	0,05
Meses: p. semiexpuesta	11	40,278	0,05
Meses: p. protegida	11	80,288	0,05
Talla: p. semiexpuesta	8	112,277	0,05
Talla: p. protegida	8	463,891	0,05



**Tabla 4.** Parámetros estimados de la ecuación logística de talla de madurez sexual en la playa semiexpuesta y protegida.

Lugar	TM	a	b	r <sup>2</sup>
Playa semiexpuesta	1,09	-8,4535	10523,8564	0,9892
Playa protegida	1,21	-9,7996	154044,993	0,9882

**Tabla 5.** Fecundidad de *P. violaceus* para los factores lugar, fecha, y talla. Prueba Kruskal-Wallis, las diferencias fueron significativas a  $p < 0,05$ .

Factores	df	X <sup>2</sup>	P<
Lugar	1	109,474	0,05
Mes	11	118,140	0,05
Talla (rango 1mm)	14	689,337	0,05

**Tabla 6.** Volumen promedio y desviación estándar de los huevos de *P. violaceus* en los 5 estadios de desarrollo embrionario.

	estadio				
	1	2	3	4	5
Volumen (mm <sup>3</sup> )	0,2133	0,2532	0,3119	0,3827	0,4465
Desvest	0,0409	0,0689	0,0481	0,0275	0,0723
N	93	43	88	48	100

**Tabla 7.** Factor de condición de *P. violaceus* para los factores lugar, fecha, y sexo. Prueba Kruskal-Wallis. Las diferencias fueron significativas a  $p < 0,05$ .

Factores	df	X <sup>2</sup>	P<
Lugar	1	33,755	0,05
Talla	18	113,083	0,05
Mes	11	144,913	0,05
Sexo	1	208,892	0,05