

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *NEOPISOSOMA NEGLECTUM* (DECAPODA, PORCELLANIDAE) EN LA BAHÍA DE CHENGUE, CARIBE COLOMBIANO.

Mauro Giovanni Zucconi

LITHOS (Grupo de Investigación en Ecosistemas Rocosos Intermareales y Submareales Someros).

Departamento de Biología.

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: gzukoni@gmail.com

Edgardo Londoño-Cruz

LITHOS (Grupo de Investigación en Ecosistemas Rocosos Intermareales y Submareales Someros).

Departamento de Biología.

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: edgardo.londono@correounivalle.edu.co

Juan Felipe Lazarus

CEMarin (Center of Excellence in Marine Sciences). Institut für Tierökologie. Justus-Liebig

Universität Giessen, Heinrich-Buff-Ring 29, 35392 Giessen, Alemania.

Correo electrónico: jflazaus@gmail.com

RESUMEN

Neopisosoma neglectum es una especie de porcelánido asociada a arrecifes de verméticos en Bahía de Chengue (11°13'-11°18' N / 73°56'-74°14' W), Caribe colombiano. La presente investigación tuvo como objetivo conocer el esfuerzo reproductivo, la fecundidad y el volumen del huevo de esta especie durante tres épocas: pre-surgencia, surgencia y post-surgencia. Se contaron las hembras ovígeras y el número de huevos (NH) en estadio I. Además, se midió la longitud del largo del caparazón (LC); se calculó el volumen de los huevos (VH) y finalmente se secó cada hembra y masa de huevos en un horno a 60° C durante 48h para calcular la inversión reproductiva (IR). La fecundidad fue de 86.06 ± 87.13 ($\bar{x} \pm DE$); se encontraron diferencias significativas entre las medias de la LC y el NH entre las épocas; para la IR, no se encontraron diferencias significativas. Se encontró una relación directamente proporcional entre la LC y el NE; no se encontró relación entre el LC y la IR excepto para la época de post-surgencia; además, se encontró una relación positiva entre el VH y la LC para cada época. La relación entre la LC y el NH sugiere que el número de huevos depende del tamaño de la hembra; las diferencias encontradas para la LC, el NH y el VH posiblemente se deban al periodo de surgencia; los nutrientes pueden ser aprovechados por las hembras para producir mayor cantidad de huevos de mayor tamaño.

Palabras clave: *Neopisosoma neglectum*, longitud del caparazón, fecundidad, inversión reproductiva, volumen del huevo.

ABSTRACT

The porcelain crab *Neopisosoma neglectum* inhabits the vermetid reefs present in Bahía de Chengue (11°13'-11°18' N / 73°56'-74°14' W), Colombian Caribbean. The aim of this paper was to quantify the reproductive output (RO), fecundity (EN) and egg volume (EV) of this species during three different seasons: pre-upwelling, upwelling and post-upwelling. The crabs and their eggs were collected and counted. Only the initial egg states were used to estimate the fecundity, the egg volume and the reproductive output. The crabs carapace length (CL) were measured and the egg volume was calculated; finally, to obtain the reproductive output (RO), the female and the egg-mass dry weight were used. Fecundity average value was 86.06 ± 87.13 ($\bar{x} \pm SD$); significant differences were found between the average measures of the CL and the EN between each season; not significant differences were found for the RO between the seasons. It was found a direct relationship between the CL and the EN. Nevertheless no relationship was found amidst the CL and the RO except for the post-upwelling season; furthermore, a positive relation was found amongst the EV and the CL for each season. The relationship between the CL and the EN suggests that the egg number is in direct relation with the female size; the differences found for the CL, EN and EV are possibly due to the upwelling period, maybe the females use the nutrients for producing more and bigger eggs. This is the first paper about the reproductive biology of *Neopisosoma neglectum*.

Keywords: *Neopisosoma neglectum*, carapace length, fecundity, reproductive output, egg volume.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la producción de huevos e inversión de energía en la reproducción es crucial para la comprensión de los mecanismos adaptativos que los individuos han desarrollado en diferentes regiones como respuesta a la presión selectiva del ambiente (Rebolledo *et al.*, 2014). Los crustáceos decápodos han sido blanco de este tipo de trabajos debido a su amplia distribución y a la relativa facilidad con la que son colectados (Carnielli 2013); estos organismos son punto de encuentro de diversos estudios en los que se indaga acerca de la producción de huevos (Hernández *et al.* 2008), inversión energética maternal (Pavanelli *et al.* 2010) y biología reproductiva (Hernández *et al.* 2012; Rebolledo *et al.* 2014; Azofeifa-Solano *et al.* 2014).

Una de las familias de crustáceos sobre los que se han enfocado estos estudios es la familia Porcellanidae Haworth, 1825; los individuos que pertenecen a esta familia se distribuyen en las regiones tropicales y templadas de todos los océanos, mostrando preferencias por las zonas litoral y sublitoral (Lazarus 2006). Los porcelánidos juegan un rol ecológico importante ya que la mayoría son filtradores y recicladores de materia orgánica (Camiolo 2006) y además, constituyen una fuente de alimentación significativa para peces

carnívoros (Berríos & Vargas 2004), aves y otros cangrejos (Quiceno-Cuartas *et al.* 2014). Esta familia es una de las más representativas en cuanto a invertebrados marinos se trata en la costa atlántica Americana, ya que cuenta con un total de nueve géneros y 37 especies reportadas para esta zona.

Uno de los géneros pertenecientes a la familia Porcellandiae es *Neopisosoma* Haig, 1960. Las especies cobijadas dentro de este género se distribuyen sobre las costas tropicales de ambos lados de América, presentando tres especies en el Pacífico y cuatro en el Atlántico (Werding *et al.* 2001). Son pocos los trabajos realizados acerca de la biología reproductiva de este género, teniendo como único exponente la investigación desarrollada por Gore (1977), donde se describe de manera completa el desarrollo de las larvas de *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901) bajo condiciones de laboratorio.

Una de las especies de este género que habita la costa Caribe colombiana es *N. neglectum* Werding, 1986; para esta especie sólo se tiene conocimiento del trabajo realizado por Werding & Müller, (1990), en el que se describió el desarrollo larvario en condiciones de laboratorio. Esta especie puede ser encontrada en formaciones biogénicas como los arrecifes

de vermétidos. Los vermétidos son una familia de moluscos gregarios cuya característica principal es la formación de estructuras arrecifales (D'Ancona-Lunetta & Damiani 2002). Teniendo en cuenta la falta de información acerca de la biología reproductiva de *N. neglectum*, se implementó una investigación con el objetivo de conocer el esfuerzo reproductivo, la fecundidad y el volumen de los huevos de *N. neglectum* en la Bahía de Chengue, PNN Tayrona, Caribe colombiano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Organismo de estudio

De acuerdo a Werding (1986), *Neopisosoma neglectum* se caracteriza por poseer un caparazón generalmente más ancho que largo, sub-ovado y convexo longitudinalmente; la superficie del dorso es irregular, con los ángulos epibranchiales redondeados; también posee puntas longitudinales sobre la superficie. La frente es ancha y sobresale ampliamente entre los ojos; esta especie puede ser encontrada en grietas con una alta carga de detritus en la zona intermareal.

Área de estudio

Bahía de Chengue (11°19'33"N - 74°08'21"W) es una zona costera ubicada al límite oriental del Parque Nacional Natural Tayrona (Campos,

1995) y está ubicada a 14 km de la ciudad de Santa Marta. Según Páramo *et al.* (2011), el clima regional de la bahía y las condiciones oceanográficas están determinadas por la topografía costera y la incidencia de vientos Alisios; éstos, provocan un transporte de Ekman fuera de la costa además de la surgencia de aguas sub-superficiales en la zona costera. Durante el año se pueden encontrar dos estaciones: una seca (Diciembre-abril) y una lluviosa (Agosto-Diciembre). Esta zona se ve influenciada por el sistema de surgencia de la Guajira; según Álvarez-León *et al.* (1995) ocurre un movimiento ascendente de aguas sub-superficiales; debido a este proceso, se presenta un afloramiento de nutrientes durante el periodo comprendido entre los meses de diciembre y febrero (Páramo *et al.* 2011), teniendo así, épocas de pre-surgencia, surgencia y post-surgencia. Por otro lado, las formaciones de vermétidos asociadas a la Bahía de Chengue se encuentran bien desarrolladas; por debajo de estas formaciones se pueden encontrar moluscos, algas calcareas, esponjas y poliquetos (Lazarus, per. com.).

Método de muestreo

Las muestras fueron colectadas entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011; para el presente estudio, se trabajó con las muestras de los meses de agosto de 2011 (pre-surgencia),

marzo de 2012 (surgencia) y octubre de 2012 (post-surgencia). Las muestras fueron extraídas de bloques de roca de aproximadamente 10×10×5 cm obtenidos de la plataforma utilizando un martillo y un cincel como herramientas. Posterior a su colecta, las muestras fueron rotuladas y fijadas adecuadamente para su respectivo tratamiento en el laboratorio.

Análisis de muestras y tratamiento de los datos

Los individuos fueron fotografiados utilizando una cámara *Canon PowerShot D30* y una escala en milímetros para, posteriormente, medir la longitud del largo del caparazón (LC) del animal (medida que corresponde a la distancia entre la frente y el margen posterior del caparazón) utilizando el programa Scion Image V Beta 4.0.2 (Abramoff *et al.* 2005). Para calcular el valor de fecundidad de las hembras, se removió la masa ovígera de los pleópodos de cada hembra; posteriormente, los huevos fueron contados y clasificados según su estadio de desarrollo siguiendo los criterios propuestos por Werthmann (1990): Estadio I: huevo redondo, yema uniforme y sin pigmentos oculares visibles; Estadio II: huevo ovoide con pigmentos oculares ligeramente visibles; Estadio III: huevo ovoide y manchas oculares totalmente desarrolladas. Para el presente trabajo, la fecundidad se entendió como el

número de huevos en Estadio I que lleva la hembra, siguiendo el protocolo de Corey & Reid (1991). Los datos obtenidos fueron ajustados al modelo lineal generalizado con una distribución binomial negativa para datos sobre-dispersos (Contreras 2012); se generaron diferentes modelos para posteriormente conocer mediante el índice de Akaike corregido (AICc) qué modelo se ajustaba mejor a la distribución de los datos; seguidamente, se realizó una regresión binomial negativa para comprobar la existencia de una relación entre la LC y la fecundidad.

Para cada una de las épocas se tomó un subset de hembras (pre-surgencia, n=12; surgencia, n=17; post-surgencia, n=10) y posteriormente se calculó el volumen de los huevos separando de manera aleatoria 15 huevos por hembra; seguidamente, se midió el diámetro mayor (*a*) y el diámetro perpendicular (*b*) de cada huevo mediante fotografías; las cuales fueron tomadas con una cámara *NIKON DS-Ri1 U13* adaptada a un estereoscopio *NIKON SMZ-1500*. Las dimensiones mencionadas fueron calculadas utilizando el programa Image J-64. Los datos obtenidos se incorporaron a la fórmula $VH = (1/6 a * b^2 * \pi)$ propuesta por Corey & Reid (1991) para obtener el volumen de los huevos. Se probó la existencia de diferencias significativas para el volumen del huevo entre

las épocas analizadas mediante una prueba de análisis de varianza y, posteriormente, se realizó una prueba de Newman-Keuls para comprobar en qué época radicaba la diferencia. Finalmente, se realizó una regresión lineal simple entre la LC y el VH para probar la existencia de una relación entre estos parámetros

Por otro lado, para conocer la energía invertida por parte de la hembra en la reproducción (IR), se tomó hembras completas de cada época (Pre-surgencia, n=7; surgencia, n= 17; post-surgencia, n=25), las hembras y las masas de huevos se secaron en un horno *MEMMERT Excellent* a 60°C durante 48 h y se pesaron en una balanza analítica *Pionner Ohaus* (± 0.001 g). De esta manera se obtuvo el peso seco de cada componente. La IR se calculó utilizando la fórmula sugerida por Clarke *et al.* (1991): $IR = PsH/PsHe$, en donde *PsH* representa el peso seco de la masa ovígera y *PsHe* representa el peso seco de la hembra sin la masa ovígera; La IR solo se calculó para hembras cuyos huevos estuviesen en Estadio I. Posteriormente, se calculó la IR promedio para cada uno de los meses y se realizó un análisis de varianza simple para calcular diferencias significativas entre la IR de cada época. Por último, se realizó una regresión lineal simple (Zar, 1996) para comprobar la existencia de una relación entre la LC y la IR durante cada época de muestreo.

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software de libre distribución R. (R Development Core Team 2004)

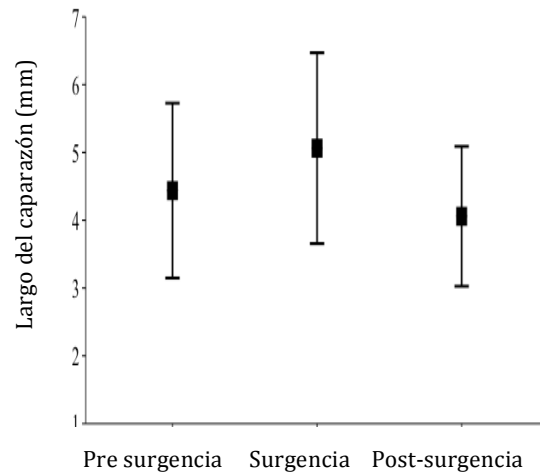


Figura 1. Longitud promedio del caparazón (mm) y desviación estándar de las hembras de *Neopisosoma neglectum* en la bahía de Chengue para las épocas de pre-surgencia, surgencia y post-surgencia.

RESULTADOS

Se examinaron y midieron un total de 180 hembras ovígeras, de las cuales, el 61.6% se encontraban con huevos en Estadio I. La media del largo del caparazón fue de 4.6 ± 1.33 mm ($\bar{x} \pm DE$), con un rango de variación desde 2.21 mm hasta 8.23 mm. La media de tamaño para las hembras en las épocas de pre-surgencia, surgencia, y post-surgencia fue de 4.34 ± 1.28 mm; 5.06 ± 1.4 mm y 4.06 ± 1.03 mm respectivamente (Fig. 1). El tamaño de las

hembras difirió significativamente entre las épocas de surgencia y post-surgencia ($P = 0.022$) y entre las épocas de pre-surgencia y post surgencia ($P < 0.05$); sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño al comparar las épocas de pre-surgencia y surgencia ($P > 0.05$).

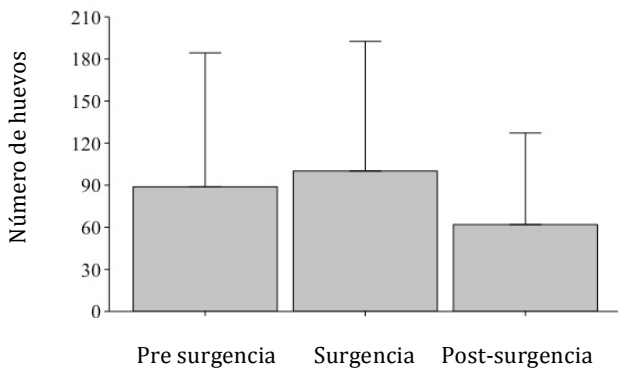


Figura 2. Número promedio de huevos y desviación estándar para las hembras de *Neopisosoma neglectum* durante las épocas de pre-surgencia, surgencia y post-surgencia

Fecundidad (NH)

De las 110 hembras ovígeras de *N. neglectum* que portaban huevos en el primer Estadio de desarrollo, 30 correspondieron a la época de pre-surgencia; 49 a la época de surgencia y 31 a la época de post-surgencia. El número promedio de huevos para las hembras durante pre-surgencia, surgencia y post-surgencia fue 88.83 ± 95.52 , 100.12 ± 92.4 y 61.94 ± 65.29 respectivamente (Tabla 1, Fig. 2). Se encontraron diferencias significativas para la fecundidad media de las hembras entre pre-

surgencia y surgencia ($P = 0.0179$) y entre pre-surgencia y post-surgencia ($P < 0.05$), siendo en la surgencia donde se presentó un mayor número de huevos. Por otro lado, el criterio de información de Akaike corregido arrojó que el modelo que más se ajustó a los datos de fecundidad de las hembras fue el modelo aditivo (Tabla 2), el cual indica que existe una relación exponencial positiva entre el LC y la fecundidad y que dicha relación se ve afectada por el periodo durante el cual se colectaron los especímenes. La Figura 3 muestra la relación exponencial bajo el modelo de regresión binomial negativa entre la LC y la fecundidad para cada uno de las épocas evaluadas.

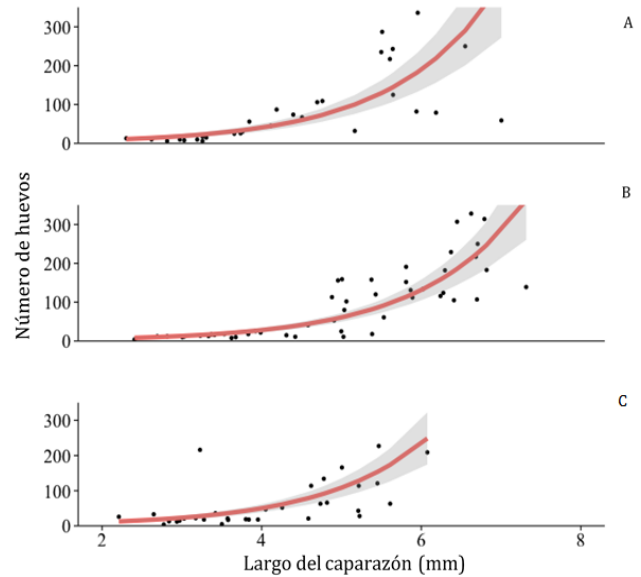


Figura 3. Relación entre el largo del caparazón y número de huevos de las hembras ovadas de *Neopisosoma neglectum* para las épocas de pre-

surgencia (A), surgencia (B) y post-surgencia (C).

Tabla 1. Valores promedio \pm DE de: Longitud del caparazón (LC); número de huevos (NH); volumen de los huevos (VH); e inversión reproductiva (IR), para cada una de las épocas muestreadas: pre-surgencia, surgencia y post-surgencia.

Época	Parámetro			
	LC \pm DE	NH \pm DE	VH \pm DE	IR \pm DE
Pre-surgencia	4.34 \pm 1.28	88.8 \pm 95.52	0.096 \pm 0.037	0.61 \pm 0.032
Surgencia	5.06 \pm 1.4	100 \pm 92.4	0.13 \pm 0.42	0.053 \pm 0.039
Post-surgencia	4.06 \pm 1.03	61.9 \pm 65.29	0.04 \pm 0.039	0.047 \pm 0.029
p	< 0.05	< 0.05	< 0.05	> 0.05

Volumen del huevo (VH)

Con relación al tamaño y volumen de los huevos, estos presentaron un volumen medio de $0.1 \pm 0.05 \text{ mm}^3$; el rango de las mediciones estuvo entre 0.012 y 0.17 mm^3 . En cuanto a los períodos de pre-surgencia, surgencia y post-surgencia, los huevos presentaron un volumen promedio de $0.15 \pm 0.6 \text{ mm}^3$; $0.2 \pm 0.06 \text{ mm}^3$; $0.07 \pm 0.05 \text{ mm}^3$ respectivamente. El análisis de varianza arrojó diferencias significativas con relación al volumen de los huevos para los tres periodos de muestreo ($P < 0.05$), siendo la surgencia la época en la que los huevos presentaron un mayor volumen. Se observó una relación lineal positiva entre el tamaño de las hembras y el volumen de los huevos en Estadio I para cada una de las épocas. Pre-surgencia ($R^2 = 0.34$; $P < 0.05$; Fig 4A); surgencia ($R^2 = 0.55$; $P < 0.05$; Fig 4B); post-surgencia ($R^2 = 0.52$; $P < 0.05$; Fig 4C).

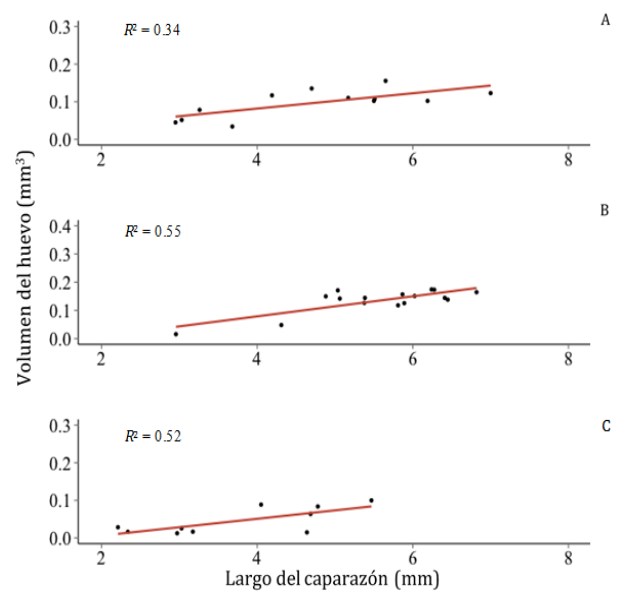


Figura 4. Regresión entre el largo del caparazón (mm) y el volumen de los huevos (mm^3) en Estadio inicial pertenecientes a las hembras de *Neopisosoma neglectum* para las épocas de pre-surgencia (A; $p < 0.05$), surgencia (B; $p < 0.05$) y post-surgencia (C; $p < 0.05$).

Inversión reproductiva (IR)

La IR de las hembras de *N. neglectum* fue de 0.052 ± 0.033 ($n=49$) en proporción a su peso seco. Se encontró una alta variación en la energía invertida para la reproducción puesto que el mínimo invertido fue 0.002 y el máximo 0.147 en proporción del peso seco de la hembra, lo cual también es evidente en el alto valor de la desviación estándar de los datos. Específicamente, las hembras colectadas durante la pre-surgencia invertían 0.061 ± 0.032 en proporción de su peso seco, con un rango de valores entre 0.023 y 0.11; y no se detectó una tendencia a invertir mayor cantidad de energía a medida que el tamaño corporal aumentaba ($R^2=0,31$; $P=0.19$; Fig. 5A). Durante la surgencia las hembras invirtieron 0.058 ± 0.039 en proporción de su peso seco, esta inversión varió entre 0.028 y 0.417; aquí tampoco se encontró una tendencia por parte de las hembras a invertir mayor cantidad de energía en relación al aumento de talla ($R^2=0,012$; $P =0.6$; Fig. 5B). Durante la post-surgencia las hembras invirtieron en promedio 0.047 ± 0.029 en proporción de su peso seco; esta inversión varió entre 0.012 y 0.139 en proporción al peso seco de la hembra; a diferencia de los dos períodos mencionados anteriormente, las hembras colectadas en esta fecha si presentaron una tendencia a aumentar la inversión energética en respuesta a un

aumento del tamaño corporal ($R^2=0,25$ $P =0.01$; Fig. 5C). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para la IR de las hembras entre las épocas ($p= 0.57$)

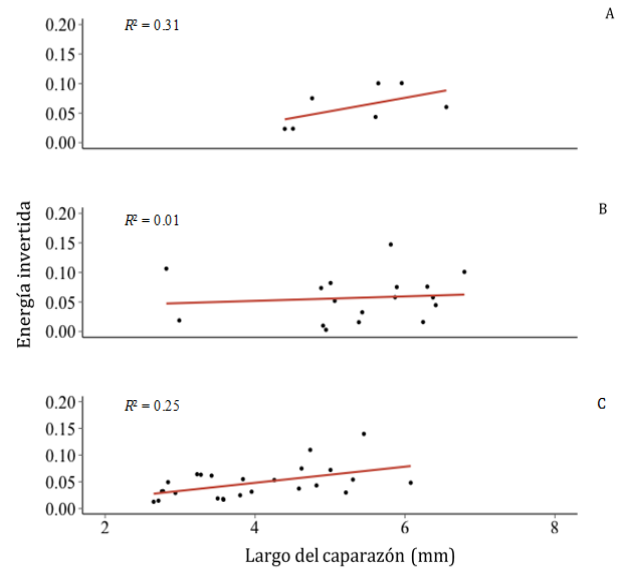


Figura 5. Relación entre la energía invertida para la reproducción y el largo del caparazón de las hembras ovadas de *Neopisosoma neglectum* para las épocas de pre-surgencia (A; $p > 0.05$), surgencia (B; $p > 0.05$) y post-surgencia (C; $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

El tamaño de los individuos presentes en una población se ve afectado por la complejidad estructural de su hábitat y por la oferta alimenticia dentro del mismo (Beck, 1995); cuando el sustrato ejerce una acción restrictiva sobre los individuos, estos pueden verse condicionados en crecimiento, muerte y

emigración (Carnielli 2013). La oferta alimenticia afecta de manera significativa la talla de los individuos presentes en una población pues al generarse una fluctuación en ésta, las tasas de reproducción y crecimiento de los organismos se ven afectadas. El valor promedio de talla calculado para *Neopisosoma neglectum* en la Bahía de Chengue fue relativamente bajo si se contrasta con el reportado para otras especies de porcelánidos (Tabla 3); esto puede deberse al tipo de sustrato que habita, ya que *N. neglectum* ocupa madrigueras estrechas que definen y limitan su crecimiento.

Fecundidad

Los porcelánidos son organismos de tamaño pequeño (en comparación con otros crustáceos) que presentan una fecundidad relativamente baja (Reid & Corey 1991); no obstante, existe una fuerte relación entre la producción y el tamaño de sus huevos, ya que el número de estos varía primordialmente en función del área que ocupan y del tamaño corporal de la hembra (Corey & Reid 1991). El análisis de regresión mostró una relación exponencial entre el tamaño corporal y el número de huevos; esto implica que un incremento en la talla puede aumentar significativamente la fecundidad del individuo. Por otro lado, el valor de fecundidad de *N. neglectum*, aunque fue relativamente bajo

al compararlo con otras especies de porcelánidos, se encontró dentro del rango de valores reportados para la familia; si se compara con los valores reportados por Reid & Corey (1991), Werthmann *et al* (2001) y Camiolo (2006) para *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850) en aguas de Brasil y Costa Rica y para *Pachycheles laevidactylus* Ortmann, 1892, en aguas de Argentina, se observa una diferencia que puede ser atribuida al mayor volumen de los huevos de *N. neglectum* en comparación con los de *P. armatus*, y también al mayor tamaño corporal de *P. laevidactylus* en comparación con el de *N. neglectum*. Según Carnielli (2013) el volumen de los huevos se comporta de manera inversamente proporcional al número de los mismos, ocasionando que *N. neglectum* presente una fecundidad relativamente baja en comparación con especies que tienen huevos más pequeños. Por otra parte, las diferencias encontradas para la fecundidad de *N. neglectum* durante los periodos de muestreo, pueden deberse al aporte de nutrientes del sistema de surgencia de la Guajira. Según Páramo *et al.* (2011), en el periodo comprendido entre los meses de diciembre y abril, se presenta un afloramiento de nutrientes provenientes de aguas profundas; dichos nutrientes son aprovechados por los porcelánidos debido a la presencia de pocos taxa intermediarios entre ellos y el recurso. Los

resultados obtenidos coinciden con esta información, pues para la época de surgencia se encontraron hembras de una mayor talla y un mayor número de huevos en comparación con las épocas de pre-surgencia y post-surgencia, donde se halló un menor valor para los parámetros reproductivos anteriormente mencionados.

Volumen del huevo

El volumen del huevo es uno de los factores que afectan la supervivencia y el asentamiento de nuevos individuos en una población; éste se ve modulado por componentes ambientales externos como la temperatura y la disponibilidad de alimento (Pavanelli *et al.* 2010). El tamaño del huevo de los porcelánidos es relativamente grande y presentan una membrana gruesa en comparación con los de otras familias de crustáceos (Hernández-Bové & Palma 2003). Si se contrasta con otras especies de porcelánidos, el volumen de los huevos de *N. neglectum* se encuentra dentro del rango de valores reportados por otros autores para esta familia; al comparar el volumen del huevo de *N. neglectum* con el reportado por Leone & Mantelatto (2015) para *P. monilifer* en dos diferentes hospederos (Bryozoa y Polychaeta) se observa que el volumen de *N. neglectum* es casi 50% mayor que el de los huevos de *P. monilifer*. Esto puede explicarse debido a que

la zona en donde habita el hospedero de *P. monilifer* se ve afectada por el rango mareal limitando la cantidad de alimento disponible para la especie. (Leone & Mantelatto 2015). Por otro lado, Hernández-Bové (2001) señala que el tamaño y volumen del huevo están directamente relacionados con la duración del periodo embrionario y el tipo de larva que eclosiona, es decir, huevos procedentes de latitudes similares tendrán un incremento en el tiempo de incubación lo que se traduce en un acortamiento de las fases larvales (Werthmann *et al.* 2011). Lo anterior, podría significar que los huevos de *N. neglectum* tardarían mayor tiempo en eclosionar y que las larvas requerirían menor tiempo para desarrollarse (contrastando con otras especies de porcelánidos). Las diferencias significativas encontradas para el volumen entre los periodos de muestreo (pre-surgencia, surgencia y post-surgencia), pueden ser explicadas por la oferta de nutrientes durante la surgencia ya que, según Clarke (1993), las variaciones estacionales en la oferta alimenticia influyen fuertemente en la variación del tamaño y el volumen del huevo durante las diferentes épocas. Por otro lado, Kyomo (1998), expone que los nutrientes obtenidos del proceso alimenticio son almacenados dentro del hepatopáncreas en forma de reserva energética; esta reserva posteriormente fomentará el desarrollo gonadal

durante la reproducción, obteniendo como resultado huevos de gran tamaño, con un mayor contenido de nutrientes y de agua en épocas donde el recurso alimenticio es más abundante. La alta correlación encontrada entre el LC y el VH demuestra que a medida que la talla de las hembras aumenta, su capacidad de acarrear un mayor número de huevos aumenta; esto concuerda con lo reportado por Reid & Corey (1991) quienes mencionan que la cantidad de huevos portados está limitada por el espacio disponible bajo el abdomen, por lo tanto las hembras contienen una determinada cantidad de embriones según la forma y tamaño de los huevos, y su tamaño corporal

Inversión reproductiva

En el proceso reproductivo, la inversión energética por parte de la hembra constituye uno de los aspectos más llamativos en cuanto a la biología reproductiva de crustáceos se trata (Hernández-Bové & Palma 2003). Para los decápodos en general, el peso de la masa de huevos constituye alrededor del 10% del peso corporal de la hembra, variando de 3 a 22% (Werthmann *et al* 2011). Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos ya que la inversión reproductiva de *N. neglectum* (0.052 ± 0.033) se encuentra dentro del rango reportado anteriormente; el valor de inversión reproductiva de *N. neglectum* no difirió

significativamente de los valores reportados por Hernández & Pinheiro (2011) y por Werthmann *et al.* (2011) para *Petrolisthes granulosus* y *P. armatus* respectivamente; esto puede deberse a que son especies de tamaño similar, y por lo tanto, invierten una cantidad similar de energía para la reproducción (Pavanelli *et al.* 2003). En cuanto a la existencia de una relación entre la talla y la inversión reproductiva (LC vs. IR), se esperaría que la energía que las hembras invierten en la reproducción se relacione de alguna manera con el tamaño o la edad del individuo (Hernández & Palma 2003); sin embargo, no se encontró una relación significativa para estos parámetros en las épocas de pre-surgencia y surgencia mientras que para la época de post-surgencia se encontró una relación positiva entre el largo del caparazón y la inversión reproductiva, aunque esta no fue significativa al realizarse el análisis general para la especie. La ausencia de una relación entre la LC y la IR sugiere que las hembras invierten la misma cantidad de energía independientemente de la talla, lo que implica que la energía invertida en la reproducción es característica de la especie y no se ve afectada por la talla de la hembra. La baja relación encontrada entre la longitud del caparazón y la energía invertida para la reproducción durante la época de la surgencia, puede deberse al afloramiento de nutrientes durante esta época,

ya que al presentarse una mayor oferta del recurso, las hembras tienen energía suficiente para invertir tanto en reproducción como en desarrollo estructural.

En el presente estudio los parámetros reproductivos como la fecundidad (NH), el volumen del huevo (VH) y la energía invertida para la reproducción (IR) estuvieron dentro del rango de valores reportados por otros autores para diferentes especies de la familia Porcellanidae. Se observó la existencia de relaciones significativas entre estas variables, exceptuando la IR, que no se relacionó positivamente con la longitud del caparazón (LC). Por otro lado, se encontró que en la Bahía de Chengue los parámetros reproductivos anteriormente nombrados se ven afectados de manera significativa por el proceso de surgencia de la Guajira; este al aportar una mayor cantidad de nutrientes al sistema en los meses comprendidos entre diciembre y abril posiblemente influye en el tamaño y la energía que tienen las hembras para reproducirse, resultando así, huevos más grandes e individuos más grandes con mayor capacidad de fecundidad. Finalmente, se espera que esta investigación constituya un aporte para futuros trabajos encaminados a conocer los diferentes aspectos reproductivos de los invertebrados del Caribe.

AGRADECIMIENTOS

A los profesores Óscar Murillo y José Tavera por su invaluable ayuda con el análisis estadístico de los datos; al biólogo Andrés Carmona por su apoyo y colaboración durante el proceso de toma y análisis de datos; a los estudiantes Natasha Valencia y Daniel Valencia por su acompañamiento en la toma de datos y procesamiento de las muestras. Al grupo de investigación LITHOS y a sus integrantes; a mi padre, mi abuela y mi tío. A la Fundación Alejandro Ángel Escobar, al CEMarín (Center of Excellence in Marine Sciences) y al DAAD (Servicio Alemán de Intercambio Académico) por la financiación de este proyecto.

Tabla 2. Modelos evaluados para probar el ajuste a la distribución binomial negativa; para cada modelo se relaciona el número de parámetros, el criterio de selección de Akaike corregido (AICc), el delta de Akaike y el peso del modelo

Modelo	Parámetros	AICc	Delta	Peso
$Y = \beta_0 * \beta_1$	7	1100.456	0	6.62^{-26}
$Y = \beta_0 + \beta_1$	5	1100.899	0.443	8.27^{-26}
$Y = \beta_1$	5	1106.617	6.161	1.44^{-24}
$Y = \beta_0 + \beta t_1 + \beta t_2^2$	4	1108.068	7.612	2.35^{-24}
$Y = \beta_0 + \beta t_1 + \beta t_2^2 + \beta t_3^3$	3	1109.203	8.747	5.29^{-24}
$Y = \beta t_1$	4	1216.408	115.952	1

Tabla 3. Reportes en literatura del rango de tallas (RT) en mm, del largo del caparazón (LC), número promedio de huevos (NH), volumen del huevo promedio en mm³ (VH) y de la inversión reproductiva (IR) para diferentes especies de porcelánidos. Se incluye la fuente de la información y los datos del presente estudio.

Especie	RT	NH	VH	IR	Referencia
<i>Petrolisthes armatus</i> (Brasil)	3.76 - 9.20	329.57	0.050	nd	(Reid & Corey 1991)
<i>P. armatus</i> (Brasil)	5.4 - 10 ¹	252 ± 184	0.057 ± 0.04	0.031 ± 0.029	(Werthmann <i>et al</i> 2011)
<i>P. armatus</i> (Costa Rica)	4.6 - 9.7 ¹	438 ± 219.6	0.039 ± 0.01	0.065 ± 0.015	(Werthmann <i>et al</i> 2011)
<i>P. granulosis</i> (Chile)	5.1 - 9.0	98 ± 44	0.184 ± 0.02	0.055 ± 0.03	(Hernaez & Pinheiro 2001)
<i>P. granulosis</i> (Chile)	5.0 - 7.9	174.14 ± 73.6	0.096 ± 0.021	0.1033	(López <i>et al</i> 1997)
<i>P. haigae</i> (Panama)	3.4 - 6.8	247	0.121	nd	(Reid & Corey 1991)
<i>P. zacae</i> (USA)	4.8- 7.0	212	0.124	nd	(Reid & Corey 1991)
<i>Pachycheles monilifer</i> (Brasil)	3.31 -8.48	174 ± 228	0.04 ± 0.01	0.027 ± 0.028	(Leone & Mantelatto 2015)
<i>Pachycheles monilifer</i> (Brasil)	2.62 – 5.95	53 ± 52.8	0.04 ± 0.01	0.011 ± 0.01	(Leone & Mantelatto 2015)
<i>Polyionix gibbesi</i> (USA)	4.96 – 9.60	2206.42	0.088	nd	(Reid & Corey 1991)
<i>Pachycheles laevidactylus</i> (Argentina)	1.07- 10.65 ¹	160	nd	0.053 ± 0.019	(Camiolo 2006)
<i>Porcellana sayana</i> (USA)	4.96 – 9.60	359.33	0.110	nd	(Reid & Corey 1991)
<i>N. neglectum</i> (Colombia)	2.2 – 8.23	86 ± 87.13	0.1 ± 0.05	0.052±0.033	Presente estudio

1. Medida tomada a partir del ancho del caparazón

nd. Medida no determinada.

BIBLIOGRAFÍA

- Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J. (2004). "Image Processing with ImageJ". *Biophotonics International*. Vol 11 (7). pp. 36-42.
- Azofeifa-Solano, C., Elizondo-Coto, M., Wehrtmann, I. (2014). "Reproductive biology of the sea anemone shrimp *Periclimenes rathbunae* Caridea, Palaemonidae, Pontoniinae), from the Caribbean coast of Costa Rica." *ZooKeys*. Vol. 457. pp. 211-225.
- Beck, M. (1995). "Size-Specific shelter limitation in stone crabs: a test of the demographic bottleneck hypothesis". *Ecology*, Vol. 76 (3). pp. 968-980.
- Berríos, C. and Vargas, F. (2004). "Estructura trófica de la asociación de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile". *Revista de Biología Tropical*, Vol. 52 (1). pp. 201-212.
- Camiolo, D. (2006). *Hábitat e historia de vida de Pachycheles laevidactylus Ortmann, 1892 (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) en Mar del Plata, Argentina*. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Mar del Plata
- Carnielli, I. (2013). *Biologia reprodutiva do caranguejo simbiote Pachycheles monilifer (Crustacea, Decapoda, Anomura): relação entre potencial reprodutivo e substrato*. Tesis de posgrado. Universidade De São Paulo.
- Clarke, A. (1993) "Reproductive trade-offs in caridean shrimps". *Funct. Ecol.*, Vol. 7. pp. 411-419.
- Contreras, N. (2012). *Análisis de votos electorales usando modelos de regression para datos de conteo*. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Católica del Perú.
- Corey, S., Reid, D. (1991) "Comparative fecundity of decapod crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp". *Crustaceana*. Vol. 60 (3). pp. 270–296.
- D'Ancona-Lunetta, G., Damiani, F. (2002). "Spermiogenesis in the vermetid gastropod *Dendropoma patraeum* (Gastropoda, Prosobranchia)." *Eur. J. Histochem*. Vol. 46. pp. 75-86.
- Gore, H. (1977) "*Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901): The Complete Larval Development under Laboratory Conditions, with Notes on Larvae of the Related Genus *Pachycheles* (Decapoda Anomura, Porcellanidae)". *Crustaceana* Vol. 33 (3).

- Haig, J. (1960), *The Porcellanidae (Crustacea Anomura) of the eastern Pacific*. Allan Hancock Pacific, Report. 24, University of Southern California Press, Los Angeles, California.
- Hernández, P. (2001). “Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: Una comparación latitudinal”. *Investigaciones Marinas*. Vol. 29 (1). pp. 73-81.
- Hernández, P., Pinheiro, M. (2001). “Production and Reproductive output of four Porcelain Crab Species from Northern Chile”. *Nauplius*. Vol. 9 (1). pp 43-52.
- Hernández-Bové, P., Palma, S. (2003). “Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decápoda, Porcellanidae)”. *Investigaciones Marinas, Valparaiso*. Vol. 31 (2). pp. 35-46.
- Hernández, P., Palma, S., Werthmann, I. (2008). “Egg production of the burrowing shrim *Callichirus seilacheri* (Bott 1995) (Decápoda, Callianassidae) in northern Chile.” *Helgoland Marine Research*. Vol. 6. pp. 351-356.
- Hernández, P., Villegas-Jiménez, E., Villalobos-Rojas, F., Werthmann, I. (2012) “Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): A tropical species with a seasonal reproduction.” *Marine Biology Research*, Vol. 8. pp. 635-643.
- Kyomo, J. (1988) “Analysis of the relationship between gonads and hepatopancreas in males and females of the crab *Sesarma intermedia*, with reference to resource use and reproduction”. *Marine Biology*. Vol. (97). pp. 87-93.
- Lazarus, J.F. (2006). *Composición taxonómica y estructura poblacional de porcelánidos (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) en las bahías de Buenaventura y Málaga (Pacífico colombiano)*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle.
- López, L., Jeri, T., Gonzáles, C., Rodríguez, S. (1997). “Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* (Guérin, 1835) en Iquique, Chile (Decápoda, Anomura, Porcellanidae)”. *Investigaciones Marinas*. Vol. 25. pp. 159-165.
- Páramo, J., Correa, M., Núñez, S. “Evidencias del desacople físico-biológico en el sistema de surgencia en La Guajira, Caribe colombiano”. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. Vol. 46 (3). pp. 421-430
- Pavanelli, C., Mossolin, C., Mantelatto, L. (2010). “Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping

- shrim *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924)(Decápoda, Alpheidae)". *Animal Biology*. Vol. 60. pp. 237-247.
- Quiceno-Cuartas, P., Palacio, J., Escobar-Cardona, J., Werding, B. (2014). "Parámetros de crecimiento individual de *Petrolisthes caribensis* (Werding, 1983) y *Petrolisthes galathinus* (Bosc, 1902) (Decápoda: Porcellanidae) en el golfo de Morrosquillo, Caribe colombiano". *Actualidades Biológicas* Vol. 36, pp. 164-171.
- R Development Core Team. (2004). "R: A language and environment for statistical computing". R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.Rproject.org>.
- Rebolledo, P., Werthmann, I., Felder, D., Mantelatto, L. (2014). "Embryo production in the sponge-dwelling snapping shrimp *Synalpheus apioceros* (Decapoda, Alpheidae) from Bocas del Toro, Panamá." *ZooKeys*. Vol: 457. pp. 227-238.
- Reid D., Corey S. (1991) "Comparative fecundity of decapod crustaceans, II. The fecundity of fifteen species of anomuran and brachyuran crabs". *Crustaceana* Vol. (61). pp. 175–189
- Werding, B. (1986). "Die Gattung *Neopisosoma* Haig, 1960 im tropischen Westatlantik, mit der Beschreibung von *Neopisosoma neglectum* spec. nov. und *Neopisosoma orientale* spec. nov. (Crustacea: Anomura: Porcellanidae).
- Werding, B. & Müller H. (1990) "Larval development of *Neopisosoma neglectum* Werding, 1986 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions". *Helgoländer Meeresunters.* 44. Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie, Justus-Liebig Universität, Giessen.
- Werthmann, I., Miranda, I., Lizana-Moreno, A., Hernáez, P., Barrantes-Echandi, V., Mantelatto, F. (2011). "Reproductive plasticity in *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae): a comparison between a Pacific and Atlantic population". *Helgoland Marine Research*. Vol 6 (1).
- Zar, J. H. (1996), *Biostatistical Analysis*, 3rd ed., Prentice Hall. New Jersey.