

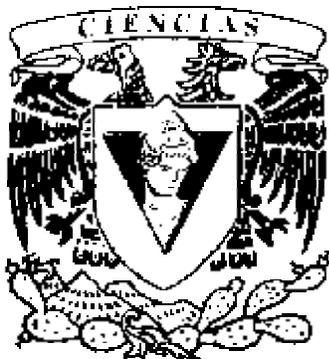


**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Fecundidad de *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901)
(Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) Veracruz, México.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:
GEMA YOLANDA ARMENDARIZ ORTEGA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA**

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer primero que a nadie al Dr. Fernando Álvarez Noguera por su ayuda en la dirección de esta tesis, por todas sus enseñanzas en crustáceos, porque siempre me escucho y me apoyo; por la infinita paciencia que tuvo para la realización de la misma.

Agradezco muy especialmente a la M. en C. Carmen Hernández Álvarez por toda la ayuda brindada en cada momento de la investigación, por impulsarme a seguir adelante y por tantos consejos recibidos, pero sobre todo por regalarme su amistad.

Al Dr. Jorge Luis Hernández Aguilera por haber confiado en mi aún sin conocerme. Por su enorme paciencia para que este momento llegara, por lograr envolverme en el mundo de los crustáceos y hacerlo parte de mi vida.

Al M. en C. José Luis Bortolini Rosales por todos sus comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente el trabajo escrito, por el tiempo que me dedico para revisarlo y el tiempo que me regalo para discutir el tema.

Al Dr. Ramiro Román Contreras por todo el tiempo dedicado a la revisión y por su gran amabilidad, porque siempre me recibió con una sonrisa y porque aceptó con gusto ser sinodal a pesar de no conocerme con la sencillez y humildad que le caracteriza.

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por aceptar ser parte del jurado y por el tiempo dedicado para la corrección de la tesis.

Quiero agradecer también al Dr. José Luis Villalobos porque siempre tuvo la comprensión de resolver todas mis dudas acerca de los crustáceos. Al Dr. Alejandro Botello por sus opiniones iniciales hacia la tesis.

Por último agradezco a todas esas personas que formaron parte de la Colección Nacional de Crustáceos y que gracias a su ayuda en los muestreos, los datos fueron obtenidos.



DEDICATORIAS

Dedico esta tesis con todo mi amor a mis padres, Jaime Armendáriz Fabela y Delfina Ortega Díaz porque aunque ya no están conmigo gracias a ellos y a su ejemplo de vida soy la persona que soy y llegue hasta aquí, algo esperado por muchos pero logrado por pocos. Los amo.

Al apoyo de mis hermanos a lo largo de mi vida, Sandra y Jaime pero muy en especial a Leti porque ha sido siempre como una segunda madre para mi. A mis sobrinos Viri, Cristian, Cassandra y Juan Pablo para mostrarles lo maravilloso que pueden llegar a ser los estudios de licenciatura y para que siempre sigan adelante.

A la persona que siempre esta conmigo y me apoya en todas las locuras de mi vida, por demostrarme hasta donde se es capaz de llegar por amor y por tratar de enseñarme que todo se puede aunque parezca que no. Gracias por todo Heladio.

A mi gran amigo Joel porque los momentos más divertidos los he pasado al lado de él, por todo el cariño que me ha demostrado y por que siempre va conmigo a todas partes (aunque no le guste).

Al M. en C. Carlos Palmero por brindarme su amistad y su cariño, haber llenado mi vida de color y recordarme lo importante que es ser el mejor.

A Flavio porque ha sido un amigo muy especial por tantos años.

A Jean Paul por haberme acompañado en el peor momento de mi vida y aguantar como los grandes.

A mi colega Mónica por ser una de las mejores amigas del planeta.

Al amiguis Lalo por hacer la estancia en el laboratorio más agradable.

A mis amigos Miguel, Elena, Claudia, Oscar, Edgar, Carlos, Rodrigo, Héctor y Poncho por ofrecermme su amistad y haber estado ahí cuando de verdad se necesitan amigos. Al chico malo porque siempre hay uno en la historia.



ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Biología de las larvas de crustáceos decápodos.....	2
Familia Porcellanidae.....	3
Género <i>Neopisosoma</i> Haig, 1960.....	8
Teoría de historia de vida.....	9
Fecundidad.....	11
Antecedentes	12
Objetivos	15
Objetivo general.....	15
Objetivos particulares.....	15
Área de Estudio	16
Material y Método	20
Trabajo de campo.....	20
Trabajo de laboratorio.....	21
Trabajo de gabinete.....	21
Análisis de datos.....	22
Resultados	24
Abundancia y Proporción sexual.....	25
Maduración sexual.....	27
Periodo de reproducción.....	34
Fecundidad.....	36
Discusión	40
Abundancia y Proporción sexual.....	40
Maduración sexual.....	42
Periodo de reproducción.....	43
Fecundidad.....	44
Conclusiones	52
Literatura Citada	54

RESUMEN

La fecundidad de *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901) se determinó con base en la colecta de especímenes de tres localidades del estado de Veracruz: Montepío (18° 38' 34" N; 95° 05' 50" W), La Mancha (19° 33' N; 96° 22' W) y Punta Roca Partida (18° 42' 12" N, 95° 16' 56" W), durante los años 2003, 2004 y 2005 respectivamente, con un total de 16 muestreos. Febrero y diciembre son los únicos meses en los cuales no se colectó debido al mal tiempo. Las muestras se obtuvieron en la zona intermareal rocosa al desprender rocas bioerosionadas con cincel y martillo, cada roca fue fragmentada para obtener los organismos asociados a ellas, los cuales fueron determinados, preservados y depositados en frascos en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM. Se obtuvo un total de 1,311 organismos de los cuales, 409 (31.2%) pertenecieron a Montepío, 322 (24.5%) a La Mancha y 580 (44.2%) a Punta Roca Partida. En la población total, el 58% fueron machos y el 42% fueron hembras, una preponderancia de machos sobre hembras (1.38:1) fue observada durante los muestreos. La talla a la cual las hembras alcanzan la madurez sexual fue de 1.9 mm de longitud total (LT) mientras que la hembra de mayor talla fue de 5.5 mm de LT. Con base en la presencia de hembras ovígeras de *N. angustifrons* durante todos los muestreos (30% del total de la población), se considera que la reproducción de las poblaciones en cada localidad es continua, sin embargo la reproducción máxima de la especie se presentó en los meses de abril, mayo y julio. El número de huevos por puesta varió de 2 a 284 con una media aritmética de 66 huevos. La fecundidad fue positivamente correlacionada con el largo del caparazón, encontrando una relación de tipo exponencial ($R^2 = 0.961$, $p \leq 0.05$). Los huevos son redondos y midieron de 0.2 x 0.2 mm hasta 0.9 x 0.8 mm, antes de la eclosión. Esta especie muestra baja fecundidad al compararla con otros porcelánidos, como es el caso del género *Allopetrolisthes* y de las especies *Pachycheles grossimanus*, *P. laevigatus* y *P. tuberculatus*, sin embargo *N. angustifrons* inicia su fecundidad a tallas más pequeñas.



INTRODUCCIÓN

Biología de las larvas de crustáceos decápodos

Los crustáceos decápodos han adoptado diferentes estrategias de vida que les han permitido una supervivencia exitosa en casi todos los ambientes, aspectos de su biología reproductiva como la producción de huevos y la estimación de fecundidad son fundamentales para comprender y asegurar la renovación natural de las poblaciones (Caddy, 1989; Hernáez y Palma, 2003).

En la zona intermareal rocosa existe una alta heterogeneidad espacial debido a los múltiples microhábitats que presentan (Brusca, 1980). Los sustratos duros favorecen el establecimiento de invertebrados marinos que viven asociadas a vegetación y a oquedades, expuestas a los factores ambientales como temperatura, desecación y humedad, causadas por los ciclos de mareas (Hernández-Alvarez, 1995), por lo que la presión ambiental obliga a la fauna asociada a adoptar estrategias para su sobrevivencia siendo capaces de resistir la acción mecánica del oleaje, largos períodos de desecación y las variaciones de temperatura y salinidad por medio de sus adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas (Hernández-Alvarez, 2002). Entre los crustáceos habitantes de la zona rocosa destacan anfípodos, isópodos y decápodos, estos grupos son diversos, lo que les permite tener una amplia adaptación a diferentes condiciones de vida. Entre las familias de decápodos representativas de esta zona se encuentran: Alpheidae, Grapsidae, Plagusidae, Xanthidae, Eriphidae, Menippidae y Porcellanidae (Villalobos, 1998; Hernández-Alvarez, 2002).

Al eclosionar, las larvas de algunos decápodos pueden pasar días o semanas en el ambiente pelágico, aunque algunas pueden permanecer por varios meses antes de regresar al bentos y reclutarse para conformar la población. Los patrones de dispersión de larvas dependen en mayor proporción de las corrientes oceánicas y la morfología de la costa (Anger, 2001). Durante la fase planctónica, las larvas, están expuestas a variaciones de factores abióticos y bióticos, los cuales afectan su oportunidad de sobrevivir, desarrollarse, dispersarse y reclutarse. Entre los factores abióticos más importantes se encuentran: temperatura, salinidad, luz y contaminación



y entre los factores bióticos, son alimento y depredación los que más influyen. Existen varias causas de mortalidad de larvas en el plancton las cuales determinan directa o indirectamente, la estabilidad de las poblaciones de invertebrados en el bentos. Las adaptaciones a condiciones ambientales ocurren en la biología larval tanto en la morfología como en el ciclo de muda, alimento, tasa de crecimiento, metabolismo y repartición de la energía (Thorson, 1950; Anger, 2001).

Familia Porcellanidae

La familia Porcellanidae esta constituida por aproximadamente unas 280 especies agrupadas en 30 géneros. Su diversidad y abundancia está bien representada en la zona intermareal y submareal, sobre todo en la zona rocosa, hasta el momento, del total de especies reconocidas casi la mitad han sido registradas en las costas de América. La distribución de los porcelánidos en el Atlántico occidental está caracterizada por un ensamblaje homogéneo con una concentración de especies en el Caribe sur (aproximadamente 40 especies), y decrecen en número hacia las áreas periféricas del norte de Florida y del sur de Brasil. La falta de especies de zonas templadas, implica que la familia está representada en el Norte del Golfo de México y en el Este de Estados Unidos por especies tropicales y euritérmicas (Haig, 1960; Carvacho, 1980, Werding *et al.*, 2001; Rodríguez *et al.*, 2005).

Los porcelánidos son pequeños cangrejos anomuros típicamente litorales o sublitorales de poca profundidad, habitan regiones tropicales y subtropicales, se encuentran en ambientes exclusivamente marinos con distribución mundial excepto en el Ártico y la Antártica. Ocupan hábitats como intersticios de rocas y debajo de estas, espacios en tubos de poliquetos, en algas, en cavidades de esponjas y de balanos, conchas vacías de moluscos, en arrecifes de coral y en fragmentos de coral muerto, algunas especies son comensales de invertebrados (Haig, 1960; Werding, 1978; Gore, 1982; Werding *et al.*, 2001; MacLaughlin *et al.*, 2002). Son detritívoros y se alimentan por filtración, para lo cual utilizan las largas cerdas que poseen en los segundos y terceros maxilípedos para la captura de partículas alimenticias en el agua.

Werding (1984), afirma que el éxito del grupo se debe a la relación comensal con



organismos sésiles, porque éstos le brindan protección, pueden ser indicadores de diversidad ya que un gran número de especies de porcelánidos en un área determinada, refleja una alta complejidad en la zona, su importancia radica en el papel ecológico que desempeñan para el funcionamiento del ecosistema por sus interacciones con otros invertebrados y por el lugar que ocupan en la trama trófica (Haig, 1956; Gore y Abele, 1976; Werding, 1977; Hernández-Alvarez, 1995; Hernández-Alvarez, 2002; Rodríguez *et al.*, 2005; Galicia-Castillo y Hernández-Aguilera, 2005).

Los porcelánidos se caracterizan por presentar forma de cangrejo, el cuerpo deprimido y el caparazón no presenta las regiones claramente definidas en el dorso, el abdomen está bien desarrollado pero reducido y flexionado debajo del tórax (Schram, 1986) (Figura 1). El presentar un cuerpo deprimido les ayuda a apoyarse sobre su región ventral, confiriéndoles estabilidad y los dáctilos agudos en forma de gancho de los apéndices ambulatorios facilitan el desplazamiento sobre y entre los sustratos rocosos.

El abdomen es una estructura que les confiere ventajas en la reproducción, en las hembras funciona junto con la placa esternal como una cámara incubadora de los huevos para la protección de los embriones durante su desarrollo hasta la eclosión. Los apéndices abdominales, los pleópodos, tienen especializaciones en ambos sexos: en el macho, el primer o segundo par se transforman y son los encargados de la transferencia del paquete espermático o espermatóforo a las hembras. Los pleópodos de las hembras sirven para la adherencia de los huevos, la oxigenación y cuidados generales de los mismos hasta la eclosión de las larvas. Sin embargo, en algunas especies de porcelánidos los pleópodos de los machos pueden ser rudimentarios o estar ausentes. Los quelípedos son vistosos, moderadamente alargados, anchos y comprimidos, presentan tres pares de apéndices ambulatorios, seguidos por un par débil y de tamaño reducido, este último localizado debajo del caparazón, la función de éste último par, en las hembras, es la limpieza de los huevos contra protozoarios u hongos (Haig, 1960; Villalobos, 1998). Las paredes laterales del caparazón están cubiertas por placas separadas por espacios membranosos o ser una placa entera (Figura 2).



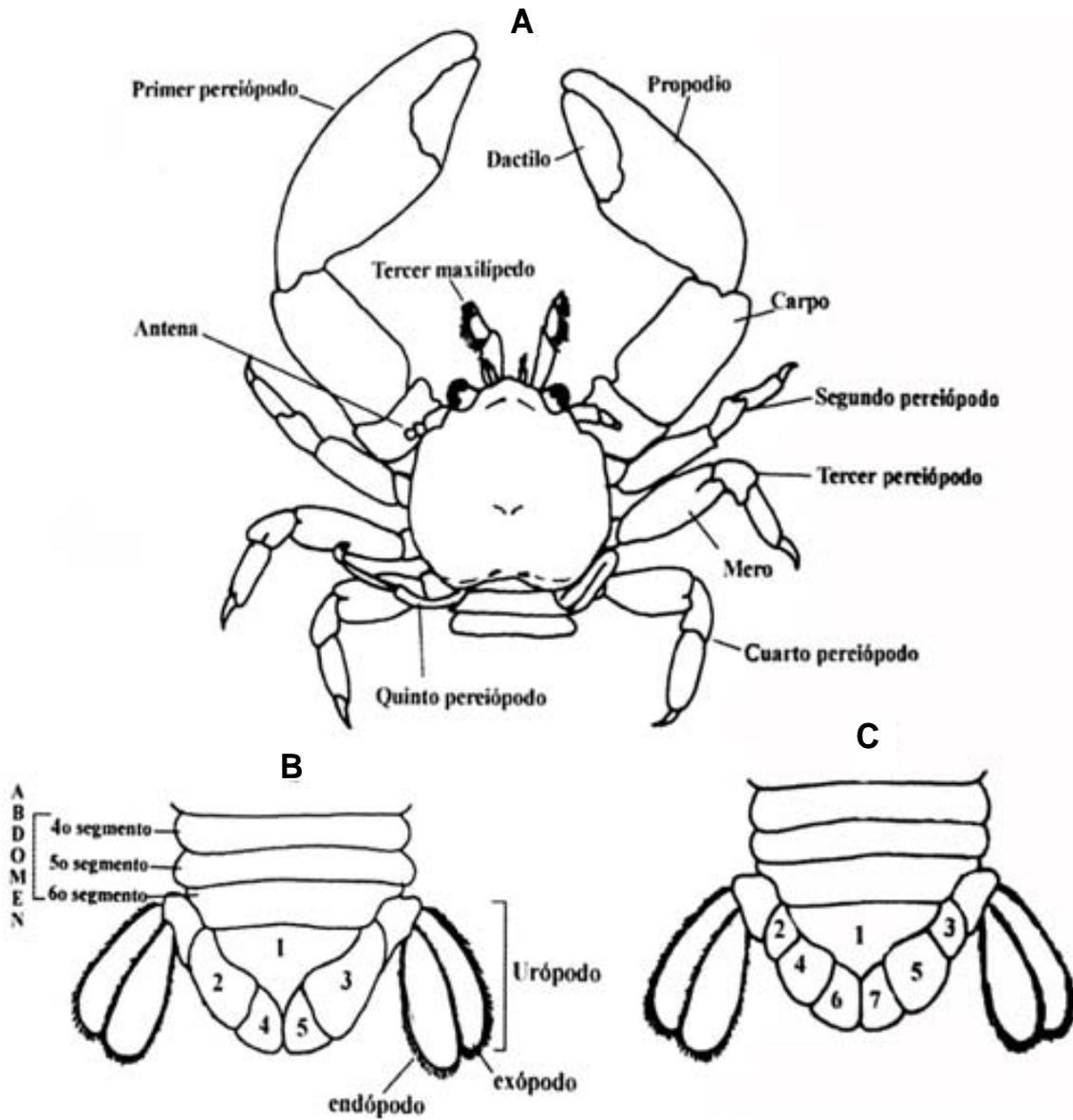


Figura 1. A) vista dorsal de un cangrejo porcelánido, B y C) vista dorsal del telson mostrando, el número y disposición de placas (5 ó 7). Tomado y modificado de Galicia-Castillo y Hernández-Aguilera, 2005.



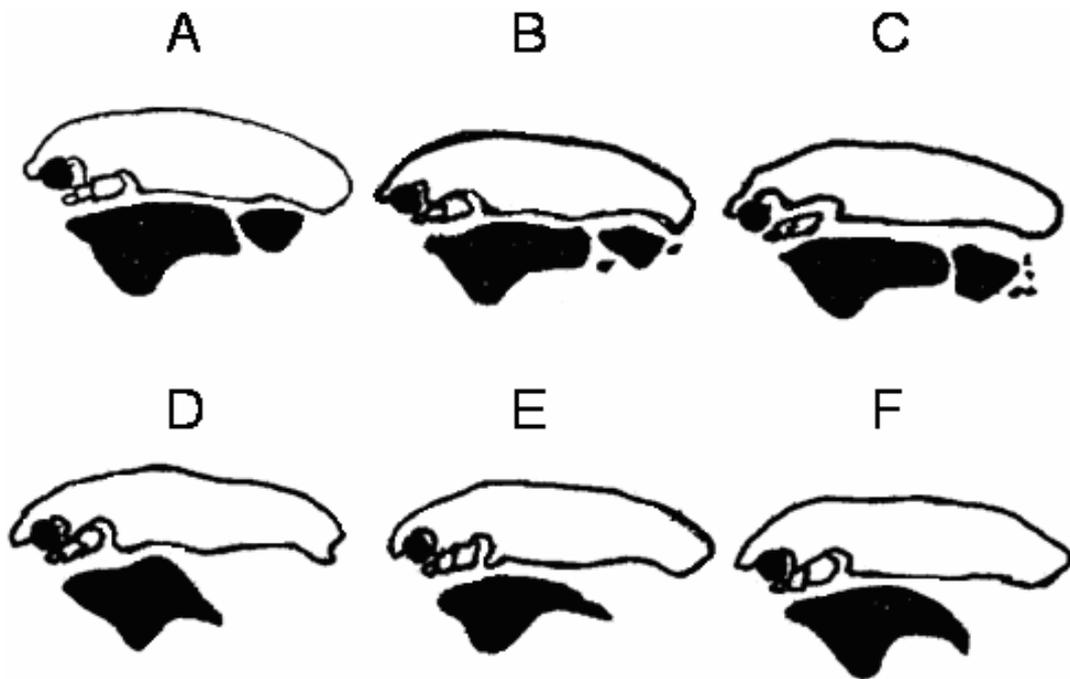


Figura 2. Vista lateral del caparazón mostrando la(s) placa(s):
A-C *Pachycheles*, D-F *Neopisosoma*.

La ontogenia temprana de las especies de esta familia comprende una prezoa, dos estadios de zoea (fácilmente reconocibles en el plancton por sus espinas rostral y posterior) y una megalopa (Palma, 1980; Ulloa y Palma, 1998; Hiller *et al.*, 2006) por lo cual se considera un desarrollo larval parcialmente abreviado seguido de un estado juvenil hasta la forma adulta (Figura 3). La duración de cada etapa depende de la especie y de las condiciones ambientales en las que se encuentren los organismos (Thorson, 1961). La fase adulta es bentónica pero las fases larvales son planctónicas y emplean las corrientes oceánicas como mecanismos de dispersión, este tipo de dispersión pasiva, beneficia en algunos casos a las especies porque pueden llegar a ampliar su distribución geográfica (Carvacho, 1980).



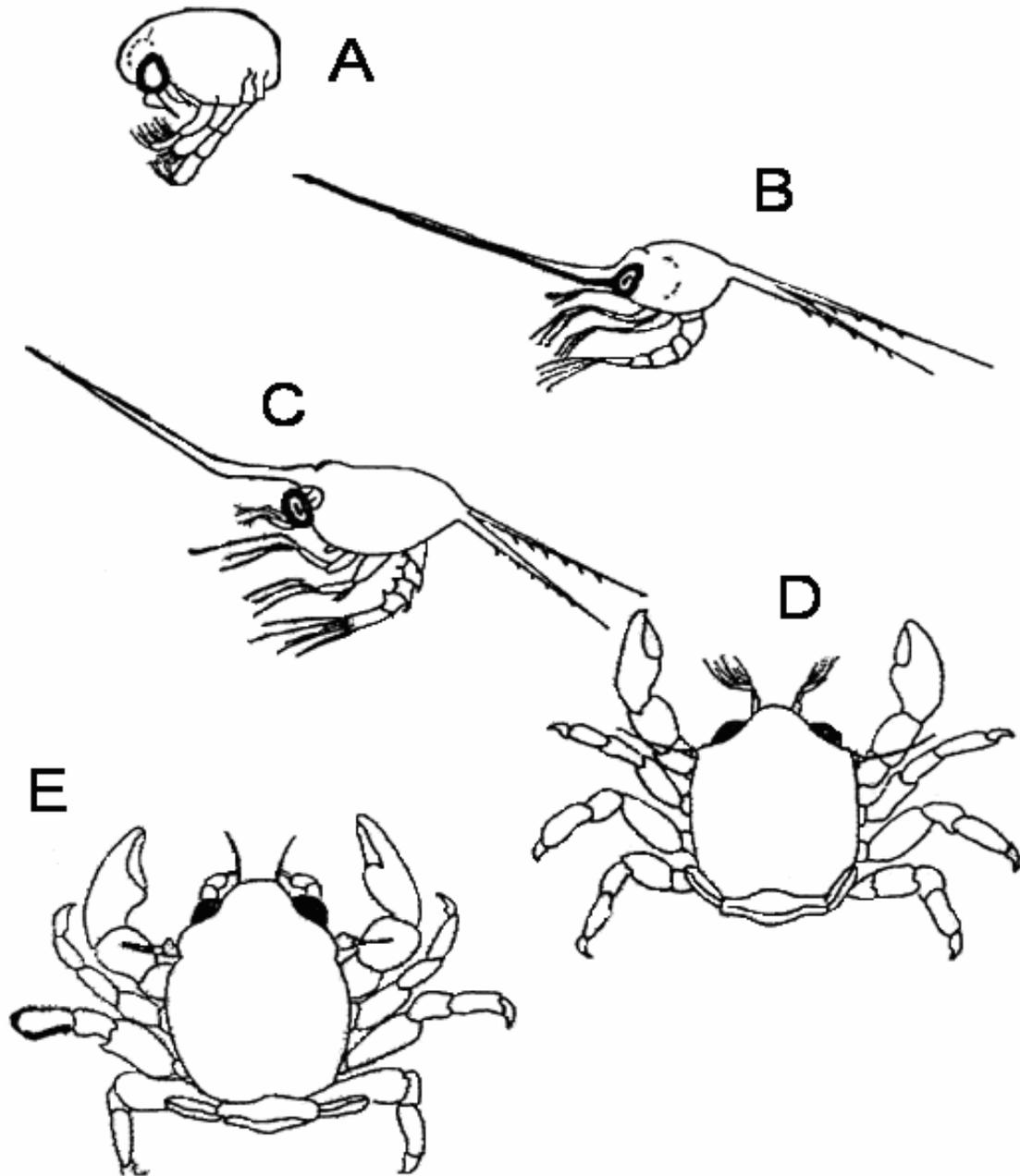


Figura 3. Desarrollo larval de un porcelánido: A) protozoa, B) zoea I, C) zoea II, D) megalopa y E) adulto. Tomado de Wehrtmann *et al.*, 1996.



Género *Neopisosoma* Haig, 1960

El caparazón es tan largo como ancho, con paredes laterales cubiertas por una pieza calcárea que escasamente se extiende a la zona mesobranquial, quedando el resto revestido por una membrana, el segmento basal de la antena sin una pieza que evite el contacto de los segmentos móviles con la órbita, la frente es redondeada en vista dorsal y trilobulada en vista frontal. Los quelípedos son asimétricos. El telson puede tener 5 ó 7 placas dependiendo de la especie. Los machos pueden o no presentar pleópodos (Haig, 1960).

El género *Neopisosoma* contiene cinco especies en el Atlántico Americano: *N. angustifrons*, *N. curacaoense*, *N. neglectum*, *N. orientale*, y una nueva especie en proceso de determinación y tres en el Pacífico: *N. bicapillatum*, *N. mexicanum*, *N. dohenyi*, todas las especies de este género con predominancia por el sustrato duro. La de mayor amplitud de distribución de las especies del Atlántico, es *N. angustifrons*, se encuentra desde el suroeste del Golfo de México hasta Costa Rica en las Antillas Menores, Antillas Mayores, Bahamas, Panamá, Colombia y Venezuela. *Neopisosoma curacaoense* se distribuye en el sureste del Golfo de México, Antillas Menores, Bahamas y Colombia, mientras que *Neopisosoma neglectum* se encuentra en Colombia; *Neopisosoma orientale* es endémica de Trinidad y la especie nueva fue hallada en Quintana Roo, México (Werding *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2005; Rodríguez, com. per. mayo 2008).

Se reconocen dos grupos dentro de este género que se diferencian por cinco características. El primer grupo presenta caparazón subcuadrado, paredes laterales del caparazón incompletas, con una delgada proyección extendiéndose al nivel mesobranquial, quelípedos con gránulos aplanados y carpo con crestas, telson con cinco o siete placas y los machos presentan pleópodos, las especies incluidas en este grupo son, *N. curacaoense*, *N. neglectum*, *N. orientale*, *N. n.sp*, *N. bicapillatum* y *N. mexicanum*. El segundo grupo comprende especies con el caparazón redondeado, lados de las paredes incompletas terminando en el nivel epibranquial, los quelípedos están redondeados proyectando gránulos y sin crestas sobre el carpo, telson con cinco placas y los machos no presentan pleópodos, este grupo comprende a *N. angustifrons*



y *N. dohenyi* (Werding *et al.*, 2001; Rodríguez *et al.*, 2005; Tabla 1).

Tabla 1.- Diferencias entre los dos grupos del género *Neopisosoma*

	Especies	Caparazón	Paredes laterales del caparazón	Quelípedos	Placas en telson	Pleópodos
Grupo 1	<i>N. curacaoense</i>		Incompletas,	Con gránulos		
	<i>N. neglectum</i>	Subcuadrado	con una delgada	aplanados	5 ó 7	Con pleópodos
	<i>N. orientale</i>		proyección	y carpo		
	<i>N. billapillatum</i>		extendiéndose	con crestas		
	<i>N. mexicanum</i>		al nivel mesobranquial			
<i>N. sp.</i>						
Grupo 2	<i>N. angustifrons</i>	Redondeado	Incompletas,	Con gránulos	5	Sin pleópodos
	<i>N. dohenyi</i>		terminando en el nivel epibranquial	redondeados y carpo con gránulos		

Teoría de historia de vida

La teoría de historia de vida es necesaria para entender el papel de la selección natural sobre los organismos. Fue desarrollada en los años sesenta por diferentes autores como Pettifor *et al.* (1988), Gustaffson (1988) y Sutherland (1988). Predice cómo un organismo optimiza la distribución de energía para el crecimiento, sobrevivencia y reproducción desde el nacimiento hasta la muerte. Charlesworth (1980), reconoce lo anterior como “modelo de esfuerzo reproductivo”.

El costo energético de la reproducción, de cada organismo es lo que se conoce como esfuerzo reproductivo, sin embargo, la cantidad de biomasa de la madre y de los huevos no son medidas que representen la proporción de energía que fluye a través del organismo destinada a la reproducción. Hirshfield y Tinkle (1975), mencionan que individuos de dos especies podrían dedicar la misma cantidad de energía a la reproducción con tamaños de cuerpo equivalentes, pero pueden diferir en la cantidad absoluta de energía o el tiempo en que fue reunida. Así, la asignación neta de energía a la reproducción podría ser desigual, mientras el peso del cuerpo de la madre y de la puesta pueden ser idénticos.



La teoría de historia de vida aborda el estado del organismo dada su edad, su peso, su potencial reproductivo y su condición, asumiendo que está determinado por la secuencia de decisiones hechas en cada etapa de la vida desde el nacimiento. Asociado a cada edad está un control variable que observa el camino de decisiones que podrían ser tomadas por cada individuo dependiendo de las diversas situaciones que se le presenten a lo largo de su vida. Los valores van de 0 a 1, donde 0 representa la no reproducción del organismo, por lo que, el adulto alcanza gran sobrevivencia y crecimiento. El valor de 1 es el esfuerzo reproductivo máximo, hay una amplia reproducción pero el crecimiento es lento y la muerte del adulto se da antes de la siguiente estación de crianza (Roff, 1992; Stearns, 1992).

Los principales atributos de la historia de vida son: tamaño de nacimiento, patrón de crecimiento, edad y tamaño de maduración, número, tamaño y proporción sexual de los descendientes, edad y tamaño específico a la cual existe una inversión reproductiva, edad y tamaño de mortalidad y extensión de vida. Estos atributos están rodeados por numerosas disyuntivas (trade-offs) de decisiones que el organismo debe tomar dependiendo de las condiciones en las cuales se encuentre: 1) reproducción actual o sobrevivencia, 2) reproducción actual o reproducción futura y 3) número, tamaño y sexo de la descendencia. Un incremento en la reproducción actual puede ser negativo en la probabilidad de sobrevivencia o en la reproducción a la siguiente edad o en ambas. La variación individual en la sobrevivencia y la reproducción causa un cambio en la adecuación así como en la selección natural. La adecuación es más sensible a cambios en la mortalidad y fecundidad en edades jóvenes que en maduras, la inversión en la actividad reproductiva puede reducir el crecimiento del organismo y el futuro éxito reproductivo (Stearns, 1992).

Los patrones de historia de vida en crustáceos son adaptativos y han sido modelados por presiones selectivas para maximizar la sobrevivencia de la descendencia a la siguiente generación (Roff, 1992; Stearns, 1992). Los factores ambientales han sido considerados como los responsables de la variación en la reproducción de crustáceos (Lardies *et al.*, 2004).

Fecundidad



El número de organismos en reproducción permite estimar el estado reproductivo en que se encuentra la población en un momento dado y el tamaño de la estirpe. Se define como el número de huevos liberados por una hembra en un sólo proceso de desove o contenidos bajo el abdomen (Stechey y Somers, 1995; Medina y Fransozo, 1997; Villalejo-Fuerte *et al.*, 1999). Es importante considerar el tamaño del huevo, ya que éste parámetro es el indicador del contenido de energía para el desarrollo del embrión y ayuda a comprender los mecanismos que la población emplea para adaptarse al medio y sobrevivir (Herring, 1974; Levitan, 1996; Hernández y Palma, 2003). Los estudios de fecundidad son básicos para el conocimiento de la estrategia reproductiva de los organismos ya que son un componente esencial en la dinámica de la población, están considerados como la respuesta a determinadas condiciones del ambiente, como cantidad de alimento disponible, temperatura del agua y fotoperíodo (García-Montes *et al.*, 1987; Clarke, 1992; Villalejo-Fuerte *et al.*, 1999).

La fecundidad en crustáceos varía debido a diversos factores como edad, tamaño y especie (Kinne, 1970; Annala *et al.*, 1980; Civera y Cruz, 1982; Hernández y Palma, 2003). Se pueden contar desde cientos de huevos en algunos porcelánidos hasta varios millones en portúnidos (Antezana *et al.*, 1965; Hernández y Palma, 2003). La fecundidad potencial considera el número de huevos que puede tener una hembra sin importar cuántos son viables y la fecundidad realizada, sólo el número de huevos que alcanza la viabilidad (Civera y Cruz, 1982).

La intención de este estudio es presentar el primer informe sobre la fecundidad y esfuerzo reproductivo de *N. angustifrons* en tres localidades del estado de Veracruz, México y su relación con la longitud del caparazón. El propósito de analizar tres localidades es comparar poblaciones en sitios y tiempos diferentes para determinar si la presencia de fecundidad temprana, hembras de tamaño pequeño (menos de 2.0mm de longitud de caparazón) en estado ovígero, es un evento intrínseco de la especie o se presenta de acuerdo a los cambios ambientales que caracterizan las diferentes temporadas del año en las costas del Golfo de México.



ANTECEDENTES

Diversos trabajos se han realizado con las especies de la familia Porcellanidae, que incluyen aspectos de taxonomía (Benedict, 1901; Haig, 1956; Haig, 1960; Werding, 1978; Werding, 1986; Werding *et al.*, 2001; MacLaughlin *et al.*, 2002; Rodríguez *et al.*, 2005; Lira y Hernández, 2007), ecología (Oliveira y Masunari, 1995; Díaz-Ferguson y Vargas-Zamora, 2001; Lardies *et al.*, 2004), evolución (Hiller *et al.*, 2006), desarrollos larvales (Gore, 1971a; 1971b, MacMillan, 1972; Gore, 1977; Konishi, 1987; Hernández *et al.*, 2000; Hernández-Alvarez, 2002; Rodríguez *et al.*, 2004; Kornienko, 2005) y reproducción (Hernández, 2001; Hernández y Palma, 2003), entre otros más.

Carvacho en 1980, estudió los porcelánidos del Pacífico Americano e hizo un análisis biogeográfico de la familia. Hernández-Alvarez (1995) realizó una revisión taxonómica de los porcelánidos del Pacífico mexicano, encontró 29 especies agrupadas en siete géneros. Rodríguez *et al.* (2005) realizaron una revisión de los porcelánidos del Atlántico Occidental, hicieron reordenaciones de los géneros y encontraron nuevos registros, incluyeron un estudio de sistemática y comentarios sobre su biogeografía, en este estudio se aportan dos nuevas especies de los géneros *Neopisosoma* y *Pachycheles*. Díaz-Ferguson y Vargas Zamora (2001), estudiaron la población de *Petrolisthes armatus* en una zona intermareal rocosa de Costa Rica durante un período anual, observaron una mayor cantidad de machos que hembras en una proporción 1.6:1 y registraron hembras ovígeras durante todo el año con picos de mayor abundancia hacia la época de secas.

Hernández (2001), analizó el esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* en diferentes localidades del norte de Chile, posteriormente en colaboración con Palma (2003), realizó un estudio sobre la fecundidad, rendimiento reproductivo y volumen del huevo de cinco especies de porcelánidos intermareales del mismo país. Hernández *et al.* (2002), describieron e ilustraron el desarrollo larval de *Megalobrachium roseum* en condiciones de laboratorio, la morfología de los estados de zoea y de megalopa fueron comparados con *M. pacificum*, *M. poeyi* y *M. soriatum*.



Rodríguez *et al.* (2004), analizaron el desarrollo larval de *Pachycheles serratus* en condiciones de laboratorio y elaboraron algunas notas de las larvas de ese género. En 2005, Kornienko, estudió la morfología de la prezoa de *P. stevensii*, la única especie de porcelánido que se encuentra en las aguas de Rusia en el mar del Japón, describiéndola e ilustrándola por primera vez. Aún y cuando Konishi (1987), realizó el desarrollo larval de la misma especie en condiciones de laboratorio, sólo mostró las etapas de zoea y megalopa ya que como generalmente sucede en estudios larvales de decápodos, el estado de prezoa es omitido.

El género *Neopisosoma* fue ubicado originalmente bajo un grupo de especies agrupadas en dos géneros propuestos por Stimpson (1858), *Pisosoma* y *Pachycheles*. Sin embargo, la breve descripción de las especies por Stimpson condujo a confusiones que hacían colocar a una especie de un género en otro (Ortmann, 1887), o incluso que se utilizaran caracteres no constantes para separar especies de estos géneros (Lira y Hernández, 2007). Por lo tanto, Haig (1960), separó las especies que tenían completa la placa de las paredes laterales del caparazón y estableció un nuevo género, *Neopisosoma*, para separarlo del género *Pachycheles* que incluía las especies con las paredes laterales del caparazón con una pieza anterior y una porción posterior compuesta por uno o más fragmentos separados por espacios membranosos. Sin embargo, Werding (1986), ha cuestionado la validez de este criterio, debido a las grandes variaciones de la pieza frontal entre las especies de *Pachycheles*.

Benedict (1901), describió por primera vez a *Neopisosoma angustifrons*. Haig (1956), publicó una monografía sobre la familia Porcellanidae y reconoció dos especies del género: *N. angustifrons* (Benedict, 1901) y *N. curacaoense* (Schmitt, 1924). Gore (1977), llevó a cabo el desarrollo larval completo en condiciones de laboratorio de *N. angustifrons*, con algunas notas sobre larvas del género *Pachycheles* y sugirió que las diferencias observadas separan a los dos géneros.

Werding (1986) describió dos especies del género: *Neopisosoma neglectum* y *N. orientale* del mar Caribe. En 1990, Werding y Müller, realizaron el desarrollo larval de *N. neglectum* y señalaron las diferencias de *N. angustifrons* con varias especies de *Pachycheles*.



Werding *et al.* (2001) usaron secuencias parciales del gen COI para inferir relaciones filogenéticas entre especies de porcelánidos incluidas *N. angustifrons* y *N. neglectum*; y mencionan el probable origen parafilético del género debido a que las comparaciones morfológicas sugieren la existencia de dos linajes, representado uno por *N. angustifrons* y otro por *N. neglectum*. Así, la morfología comparativa en larvas de *N. angustifrons* muestra que esta especie está cercanamente relacionada a especies del género *Pachycheles*, mientras que *N. neglectum* esta separado. Werding *et al.* (2001) apuntan que *N. angustifrons* está más relacionada con especies del género *Pachycheles* que con especies congénéricas, por lo cual debería de excluirse del género *Neopisosoma*, sin embargo, sugieren que deberían realizarse estudios complementarios que incluyan un número mayor de especies de esta familia e información de secuencias para resolver satisfactoriamente las relaciones entre los porcelánidos (Werding *et al.*, 2001).

Varios son los autores que han discutido el estatus taxonómico del género, entre los que destacan los trabajos de Gore (1977), Werding (1986), Werding y Muller (1990), Werding *et al.* (2001), Rodríguez *et al.* (2004) y Rodríguez *et al.* (2005); sin embargo, todos coinciden en que se necesitan realizar más estudios para determinar su jerarquía taxonómica. Una nueva especie de *Neopisosoma*, proveniente de Quintana Roo, México, esta siendo descrita por el equipo de Rodríguez *et al.* (2005).



OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Determinar la fecundidad de *Neopisosoma angustifrons* en tres localidades de la costa del Estado de Veracruz: Montepío, La Mancha y Punta Roca Partida, y a partir de ello, analizar la estrategia reproductiva de la especie.

OBJETIVOS PARTICULARES:

Para cada localidad determinar:

1. La proporción sexual.
2. La talla mínima a la que alcanza la madurez sexual.
3. El periodo de reproducción.
4. La fecundidad.
5. La relación que existe entre el número de huevos y la talla del caparazón (largo del caparazón).
6. Comparar el esfuerzo reproductivo de *N. angustifrons* con otras especies de la familia Porcellanidae.



ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubica de acuerdo a la división del Golfo de México, dada por Pequignat y Chace (1970), en el suroeste de Golfo de México, entre las coordenadas geográficas 19° 35' y 18° 35' N y los 95° 05' y 96° 30' W, correspondiente a la zona costera central y sur del Estado de Veracruz (Figura 4).

El litoral del Golfo de México, presenta una batimetría variable que va desde una plataforma continental muy angosta de apenas 2 km en la parte occidental del Canal de Yucatán, hasta una anchura de 250 km al norte de la Península de Yucatán. La plataforma frente a Veracruz y Tamaulipas es estrecha. En la costa del Golfo de México, pueden diferenciarse tres estaciones climáticas: un período de secas de febrero a mayo, uno de lluvias de verano que están determinadas por la presencia de depresiones tropicales y una durante el invierno, caracterizados por frentes fríos anticiclónicos (nortes) de octubre a febrero. Aún cuando estos tres periodos son constantes, generalmente se traslapan, asimismo, se considera que actualmente su intensidad está variando (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

En la costa oeste del Golfo de México ha sido ubicada una corriente intensa hacia el norte, denominada corriente de frontera oeste (Monreal-Gómez, *et al.*, 2004) o corriente mexicana (Sturges y Blaha, 1976).

En las costas de Veracruz, la temperatura del agua superficial está determinada por el influjo de las aguas cálidas de la Corriente de Lazo, que se introduce por el canal de Yucatán y se caracteriza por tener una temperatura de 28 a 29 °C en verano y disminuye hasta los 18-19 °C en invierno por efecto de los vientos fríos provenientes del norte. Por su característica geomorfológica, la costa norte, centro y un poco la sur de Veracruz, esta dada por depositación de ríos y deltáica, en el centro se presentan zonas de flujos de lava, costas con dunas y arrecifes coralinos (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004).





Figura 4. Ubicación del área de estudio y división del Golfo de México.



En el área de estudio fueron muestreadas tres localidades: 1) La Mancha, localizada al norte del puerto de Veracruz a 26 km de la población de Actopan; 2) Punta Roca Partida, se ubica al sureste de Alvarado y está separada de La Mancha por alrededor de 155 km; y 3) Montepío que esta a 11.5 km al sureste de Punta Roca Partida (Figura 5).

El área donde se ubican las tres localidades corresponde al segundo segmento de la costa este de México, reconocido por Carranza-Edwards *et al.* (1996), que va de Punta Delgada (19° 54' N, 96° 30' W) a Los Tuxtles, límite sur de la zona volcánica (18° 30' N, 94° 45' W) caracterizada por zonas de origen volcánico del Cuaternario, con influencia proveniente de los ríos Actopan, La Antigua, Jamapa, Cotaxtla, Papaloapan y Coatzacoalcos. Existe una precipitación alta y una zona costera estrecha, las mareas son del tipo mixto diurno, el nivel del mar presenta una notable variación estacional, con un máximo en primavera y principios del invierno debido a cambios estacionales en la estructura de densidad del océano (Secretaría de Marina, 2007).

La Mancha, se ubica en el extremo este del llamado Cinturón Volcánico Mexicano, el cual es una provincia volcánica de 20-150 km de ancho y alrededor de 1,000 km de largo que se extiende desde el oeste de México (cerca de Puerto Vallarta, Jalisco) hasta Veracruz. Al norte de La Mancha, en la zona de Tecolutla a Nautla, el tipo de costa es de llanura costera con lomeríos suaves y con algunas zonas inundables, hasta llegar a la parte montañosa donde predominan los valles de laderas escarpadas con playas rocosas como Punta del Morro y Punta Delgada, Villa Rica y Punta Peñon hasta Punta Zempoala. Este tipo de costa se forma debido a que la sierra se termina en la playa, formando en algunas zonas acantilados de altura considerable. Para la zona de Chachalacas donde desemboca el río Actopan y hasta el Puerto de Veracruz, nuevamente se tiene la costa de llanuras con lomeríos y la presencia de dunas hasta la Punta de Antón Lizardo, donde la costa permanece con pendientes bajas. La costa continúa con la presencia de dunas y playas de pendientes suaves hasta llegar a la desembocadura del río Papaloapan en el Puerto de Alvarado con la presencia de dunas costeras de gran envergadura (Milán *et al.*, 1993; Verma *et al.*, 1993).





Figura 5.- Toponimia de la zona costera central y sur de Veracruz y ubicación de La Mancha, Punta Roca Partida y Montepío.

Una segunda región montañosa se localiza en Los Tuxtlas, al oriente del Cinturón Volcánico Mexicano, del cual dista alrededor de 200 km, aquí se ubican Punta Roca Partida y Montepío dentro del campo volcánico de los Tuxtlas, el cual tiene una edad calculada que va del Oligoceno al Holoceno, con rocas que varían de basalto tefrítica a basalto y excepcionalmente andesita basáltica (Verma *et al.*, 1993). La costa se estrecha debido a la conformación de la Sierra que forma lomeríos rocosos como las playas de Punta Roca Partida, Punta Morrillo, Montepío y una pequeña zona de llanura costera en la desembocadura de la laguna de Sontecomapan, para posteriormente continuar la costa rocosa desde Punta Zapotitlán hasta Punta San Juan, cambiando la conformación en la laguna Ostión donde existe una zona de llanura inundable y la presencia de pantanos, hasta llegar al Puerto de Coatzacoalcos donde el terreno es más bajo.



MATERIAL Y MÉTODO

El presente estudio se basó en la revisión de la fecundidad de *N. angustifrons*, con ejemplares depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y los muestreos fueron realizados de la siguiente manera.

Trabajo de campo

Se realizaron un total de 16 colectas en el intermareal rocoso de tres localidades, Montepío, La Mancha y Punta Roca Partida, durante los años 2003, 2004 y 2005 (Tabla 2). La ausencia de datos en los meses de febrero y diciembre fue debido al mal tiempo causado por los nortes.

Tabla 2. Años y meses en los cuales se realizaron las colectas en cada una de las localidades en el estado de Veracruz.

Localidad	Año	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	Total de muestreos
Montepío	2003	X		X	X		X	X	X	X	X			8
La Mancha	2004				X	X			X	X		X		6
Punta Roca Partida	2005				X	X								2
														16

En cada uno de los muestreos la colecta consistió en extraer rocas bioerosionadas aproximadamente de 4-5 kg de la zona intermareal, para lo cual se empleó cincel y martillo. Las muestras se colocaron en cubetas con alcohol al 70% para la preservación de los organismos contenidos, hasta su traslado al laboratorio.



Trabajo de laboratorio

Se fragmentó cada una de las muestras para obtener todos los crustáceos que se encuentran en las oquedades de la roca. Cada espécimen fue separado, determinado a nivel de especie y depositado en la CNCR. Los organismos pertenecientes a la especie *N. angustifrons* fueron identificados con los trabajos de Abele y Kim (1986) y Galicia-Castillo y Hernández-Aguilera (2005), contados y sexados. Los ejemplares pequeños fueron observados al microscopio estereoscópico, para definir si se trataba o no, de hembras ovígeras.

Trabajo de gabinete

A cada hembra ovígera se le removió la masa de huevos contenidos debajo del abdomen con ayuda de agujas de disección y los huevos fueron colocados en una caja de petri para su conteo. Se midió el largo del caparazón (LC) de la hembra, considerado como la distancia existente entre el ápice de la frente a la parte posterior del caparazón (Figura 6). Los individuos fueron organizados en ocho clases de talla debido a que esta representaba mejor la distribución de los datos (Tabla 3).

Tabla 3. Clases de tallas mostrando el intervalo del largo del caparazón (LC) en mm.

Clases	Intervalo del largo del caparazón (LC) en mm
I	1.5 – 2.0
II	2.1 – 2.5
III	2.6 – 3.0
IV	3.1 - 3.5
V	3.6 – 4.0
VI	4.1 – 4.5
VII	4.6 – 5.0
VIII	5.1 – 5.5



Se midió el diámetro mayor (a) y diámetro menor (b) de 20 huevos de cada masa ovígera, para calcular el promedio del tamaño de huevo de la puesta de cada hembra. Las mediciones se efectuaron con un microscopio estereoscópico provisto de ocular graduado, el cual se calibró con una reglilla de 1 mm, con precisión de 0.1 mm. Los huevos fueron contados manualmente y registrados en una base de datos; las hembras ovígeras fueron colocadas individualmente en viales y a su vez en frascos más grandes para su depósito en la colección. A los datos se les aplicó estadística descriptiva y se graficó en histogramas para el análisis de la distribución por tallas y sexos.

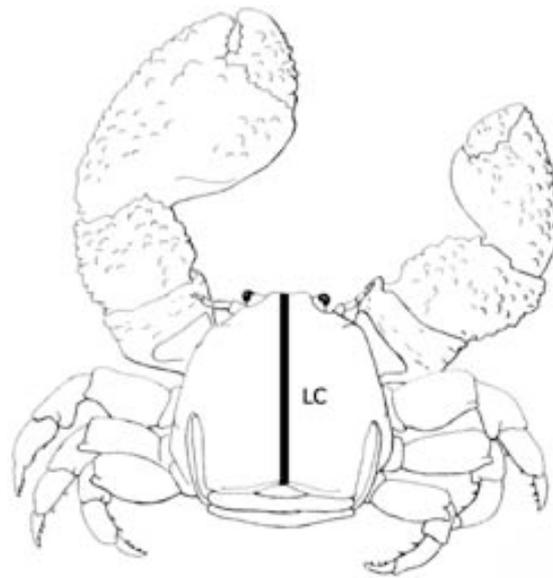


Figura 6. Vista dorsal de *Neopisosoma angustifrons* mostrando el largo del caparazón.

Análisis de datos

Abundancia y Proporción sexual

Para conocer la proporción sexual de la población se cuantificó la cantidad de machos y de hembras, primero como una población total y después en cada localidad, con el fin de conocer el comportamiento de la población global como unidad y por poblaciones separadas. Los datos se representaron en histogramas de barras para su interpretación y se graficó la proporción de hembras ovígeras respecto a las no ovígeras para la población total y por localidades.



Maduración sexual

La talla mínima de maduración sexual se determinó a partir de aquella hembra con presencia de huevos debajo del abdomen, que presentó la menor longitud del caparazón esto se considera que es la talla mínima en la cual la especie es capaz de reproducirse. Se realizaron histogramas de los intervalos de talla *versus* la frecuencia, en la población total y por cada uno de los meses de colecta.

Período de reproducción

El periodo de reproducción se determinó a partir de la mayor abundancia de hembras ovígeras en los meses de colecta.

Fecundidad

La fecundidad se determinó de acuerdo al número de huevos portados por cada hembra en un conteo individual. Los resultados se presentan para la población global y por localidad. Se realizó una regresión entre el LC y el número de huevos.

Comparación entre especies

Se elaboraron dos tablas comparativas de diferentes especies de porcelánidos con datos de la literatura. La primera incluye el LC y la cantidad de huevos que pueden producir, en conjunto, con los resultados para *N. angustifrons*. La segunda compara el LC de los estadios larvales: zoea 1, zoea 2 y megalopa, mencionadas en los estudios del su desarrollo larval.



RESULTADOS

El número total de organismos colectados fue de 1,311, de los cuales 409 (31.2%) pertenecen a Montepío, 322 (24.5%) a La Mancha y 580 (44.2%) a Punta Roca Partida. El número de hembras ovígeras, hembras no ovígeras y machos colectados en cada mes se presenta en la Tabla 4.

Tabla 4. Número total de hembras ovígeras (HO), hembras no ovígeras (H) y machos (M), durante los meses de colecta, en cada localidad.

Meses de colecta/													Total de org.	
Localidad		ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	Total
Montepío 2003	HO	9		7	28		16	42	15	3	1			121
	H	6		9	11		10	16	4	1	0			57
	M	27		26	43		45	57	27	3	3			231
La Mancha 2004	HO	27			40	17			6	20		1		111
	H	2			13	3			10	6		0		34
	M	37			57	38			12	31		2		177
Punta Roca Partida 2005	HO				57	109								166
	H				18	42								60
	M				92	262								354
TOTALES		108		42	359	471	71	115	74	64	4	3		1,311



Abundancia y Proporción sexual

Del total de los especímenes obtenidos, 58% (N=762) fueron machos y 42% (N=549) hembras. La proporción sexual de la población global es 1.38M: 1H. En todos los meses de colecta el porcentaje de machos presentes fue mayor, en comparación con la cantidad de hembras (Figura 7).

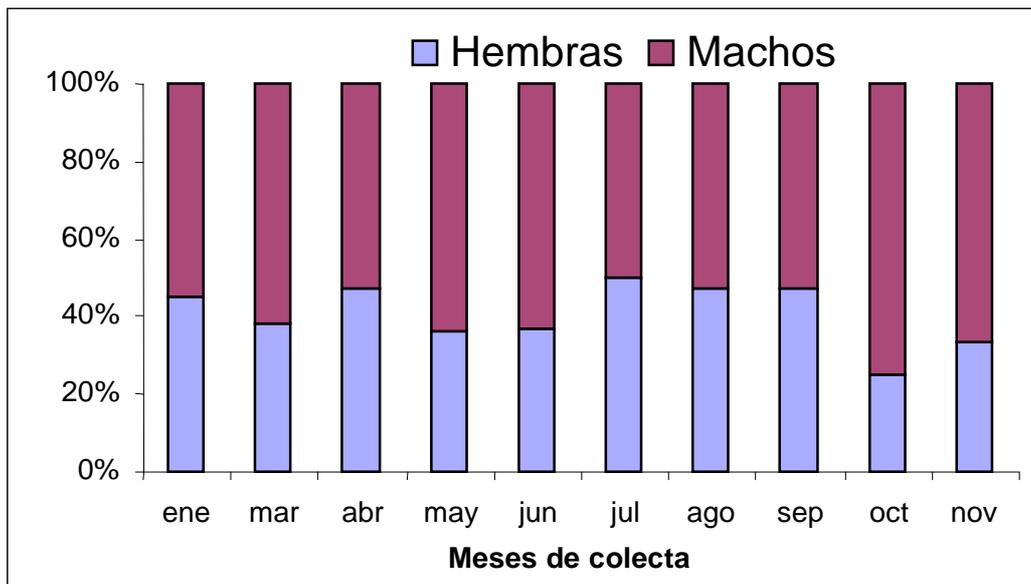


Figura 7. Porcentaje global de hembras versus machos procedentes de las tres localidades.

De los 409 organismos procedentes de Montepío, 231 fueron machos (56%) y 178 hembras (44%). Los machos fueron más abundantes que las hembras en cada uno de los meses de colecta, excepto en septiembre donde se presentaron más hembras (57) que machos (43), la proporción sexual en esta localidad fue de 1.29M: 1H (Figura 8a). En La Mancha se obtuvieron 322 organismos de los cuales 177 fueron machos (55%) y 115 hembras (45%); septiembre al igual que en Montepío, fue de nuevo el mes que presentó mayor número de hembras que machos, la proporción sexual fue de 1.22 M: 1H. (Figura 8b). En Punta Roca Partida se colectaron 580 organismos, 354 fueron machos (61%) y 226 hembras (39%) la proporción sexual fue de 1.56 M: 1H. (Figura 8c).



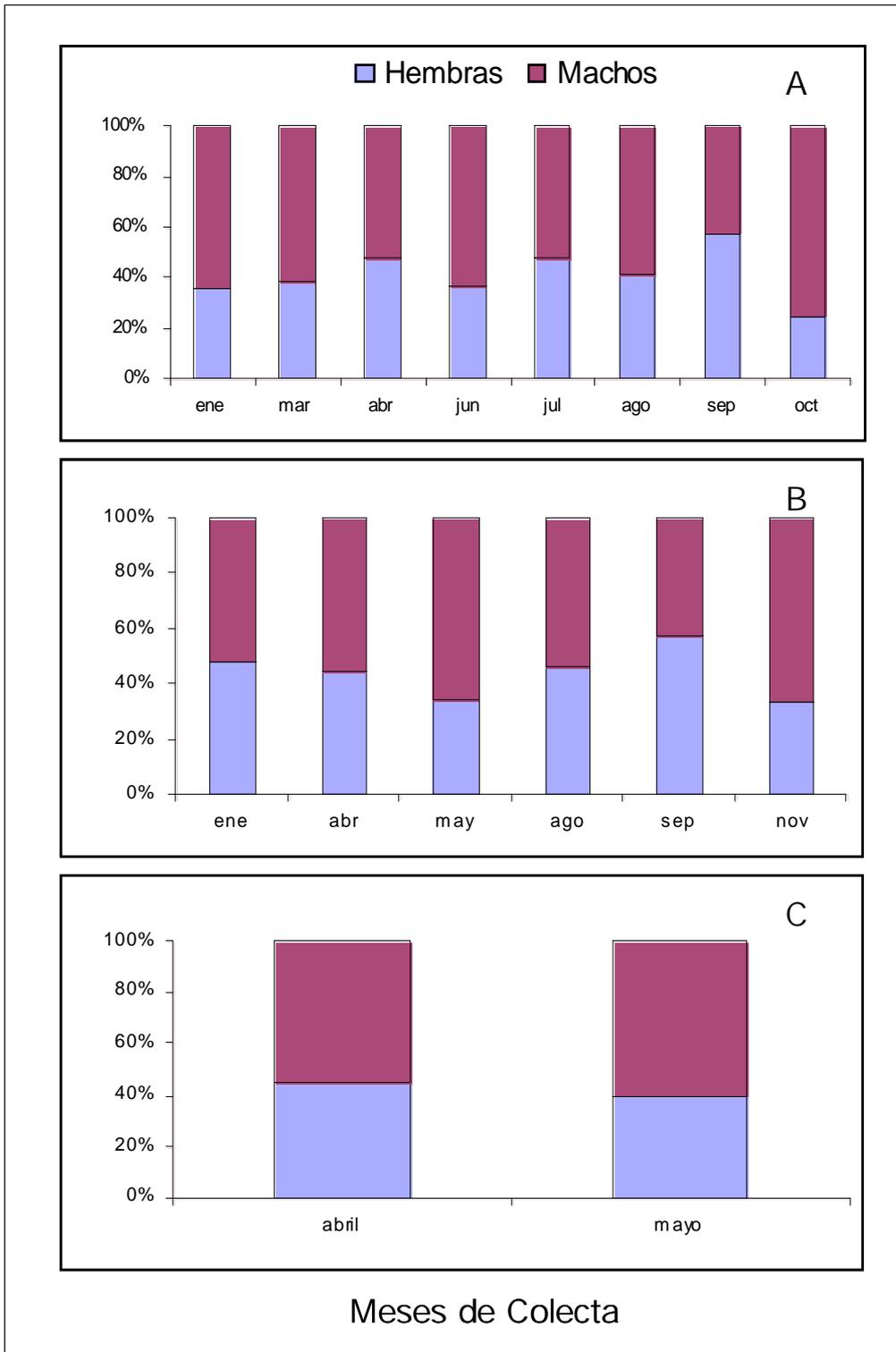


Figura 8. Porcentaje de hembras y machos por los meses de colecta en las tres localidades: A) Montepío, B) La Mancha, C) Punta Roca Partida.



En Montepío, todos los meses de colecta presentaron mayor proporción de hembras ovígeras que no ovígeras. Marzo tiene aproximadamente el mismo número de hembras con y sin huevos, mientras que en octubre sólo se presentó una hembra con huevos (Figura 9a). En La Mancha, la cantidad de hembras ovígeras es superior en un porcentaje casi del 80% en los meses de enero, abril, mayo y septiembre. Agosto tuvo una disminución de hembras ovígeras (37%) en comparación con las no ovígeras (63%). En noviembre sólo se colectó una hembra ovígera (Figura 9b). En Punta Roca Partida, en los dos únicos meses de colecta, abril y mayo, se obtuvo casi el 80% de ovígeras *versus* hembras no ovígeras (Figura 9c).

Maduración Sexual

En las tres localidades se presentaron casi todos los intervalos de tallas (de 1.5 a 5.5 mm), excepto en la localidad de La Mancha que no presentó la clase de talla máxima (5.1-5.5 mm). En la tabla 5 se muestra el número de hembras ovígeras halladas por localidad en los intervalos de largo del caparazón. Las hembras de *N. angustifrons* presentaron, huevos desde 1.9 mm de longitud de caparazón (LC).

Tabla 5. Número de hembras ovígeras halladas por localidad y el intervalo de talla al que pertenecieron.

Clases	Intervalo del largo del caparazón (LC) en mm	No. de individuos por			Total
		Montepío	La Mancha	Punta Roca Partida	
I	1.5 – 2.0	2	2	8	12
II	2.1 – 2.5	14	4	42	60
III	2.6 – 3.0	14	11	32	57
IV	3.1 - 3.5	24	14	24	62
V	3.6 – 4.0	11	23	19	53
VI	4.1 – 4.5	23	33	20	76
VII	4.6 – 5.0	23	23	15	61
VIII	5.1 – 5.5	10	-	6	16



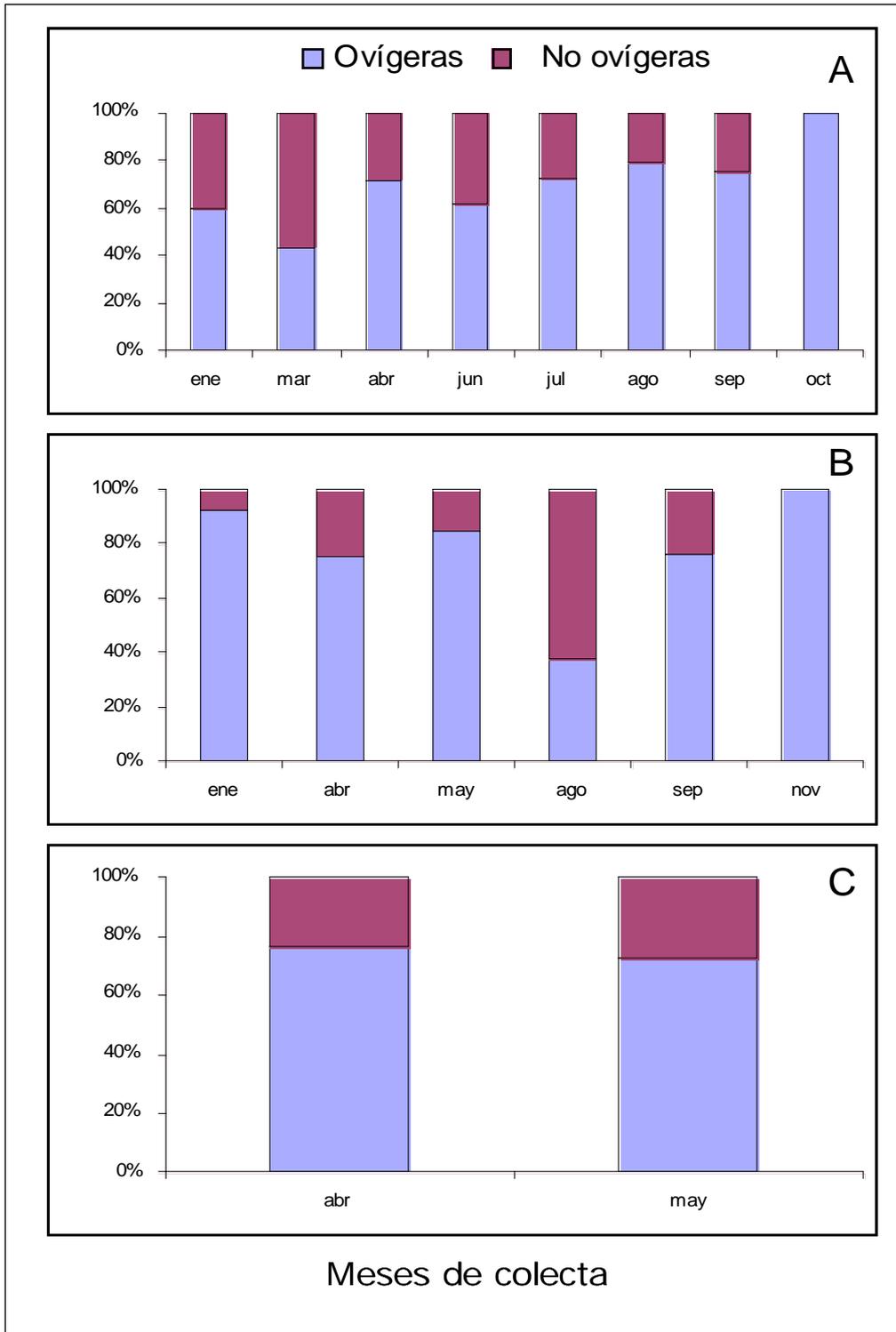


Figura 9. Porcentaje de ovígeras con respecto a las hembras no ovígeras en las tres localidades. A) Montepío, B) La Mancha, C) Punta Roca Partida.



En Montepío, la frecuencia de hembras ovígeras, de acuerdo a los intervalos de talla, se presentó como sigue: 1.5-2.0 mm, dos individuos, 2.1-2.5 y 2.6-3.0 mm, mantienen el mismo valor (14 organismos), 3.1-3.5 presentó la frecuencia más alta, 24, 3.6-4.0 mm con 11, 4.1-4.5 y 4.6-5.0 mm con 23 individuos y finalmente 5.1-5.5 con 10 hembras ovígeras.

En La Mancha se observó un aumento continuo en la frecuencia de hembras ovígeras, desde la talla más pequeña hasta alcanzar su punto máximo en el intervalo 4.1-4.5, con 33 individuos que después decayó hasta tener, inclusive ausencia de los organismos con la talla mayor (5.1-5.5 mm). Punta Roca Partida tiene un comportamiento inverso a La Mancha, la mayor frecuencia de hembras ovígeras se concentra en los tamaños pequeños y presentó un máximo en la segunda categoría (2.1-2.5) pero disminuyó conforme aumentó la talla (Figura 10).

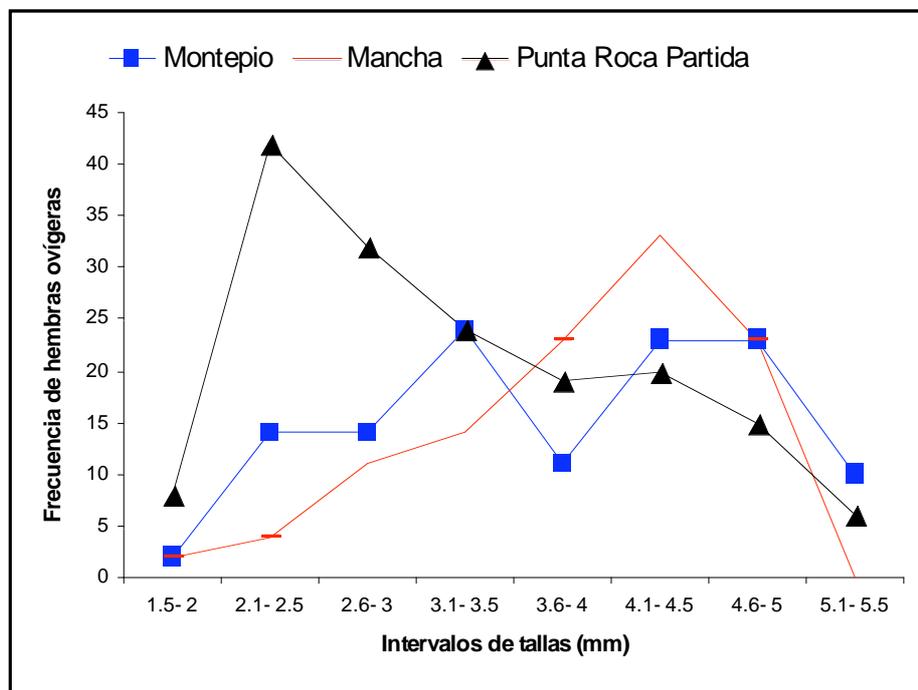


Figura 10. Frecuencia de hembras ovígeras con respecto a los intervalos de tallas en las tres localidades para el total de muestreos.



El total de hembras ovígeras en Montepío, fue de 121. En el mes de julio y abril se obtuvo la mayor frecuencia de hembras con huevos, 42 y 28, respectivamente. Junio y agosto tuvieron casi la misma cantidad, el primero presentó 16, el segundo sólo tuvo 15, enero presentó nueve y marzo siete hembras con huevos; septiembre 3 y octubre solamente un ejemplar, estos dos últimos meses son los que presentaron la menor cantidad de hembras ovígeras. Abril y agosto son los únicos meses que presentaron los intervalos de talla de 2.1 a 5.5 mm; sin embargo, en junio se obtuvieron tallas que van desde los 2.6 a 5.5 mm y en julio de 2.1 a 5.0 mm. En enero se presentaron tallas a partir de 3.1 mm hasta la talla máxima de 5.5 mm. Marzo presentó dos organismos con la talla mínima 1.9 mm, también dos organismos de 2.1-2.5 mm y de 3.6-5.0 mm. En el mes de septiembre se hallaron tallas de 4.1-5.5 mm, por último octubre con sólo un organismo en el intervalo de 3.1-3.5 mm (Figura 11).



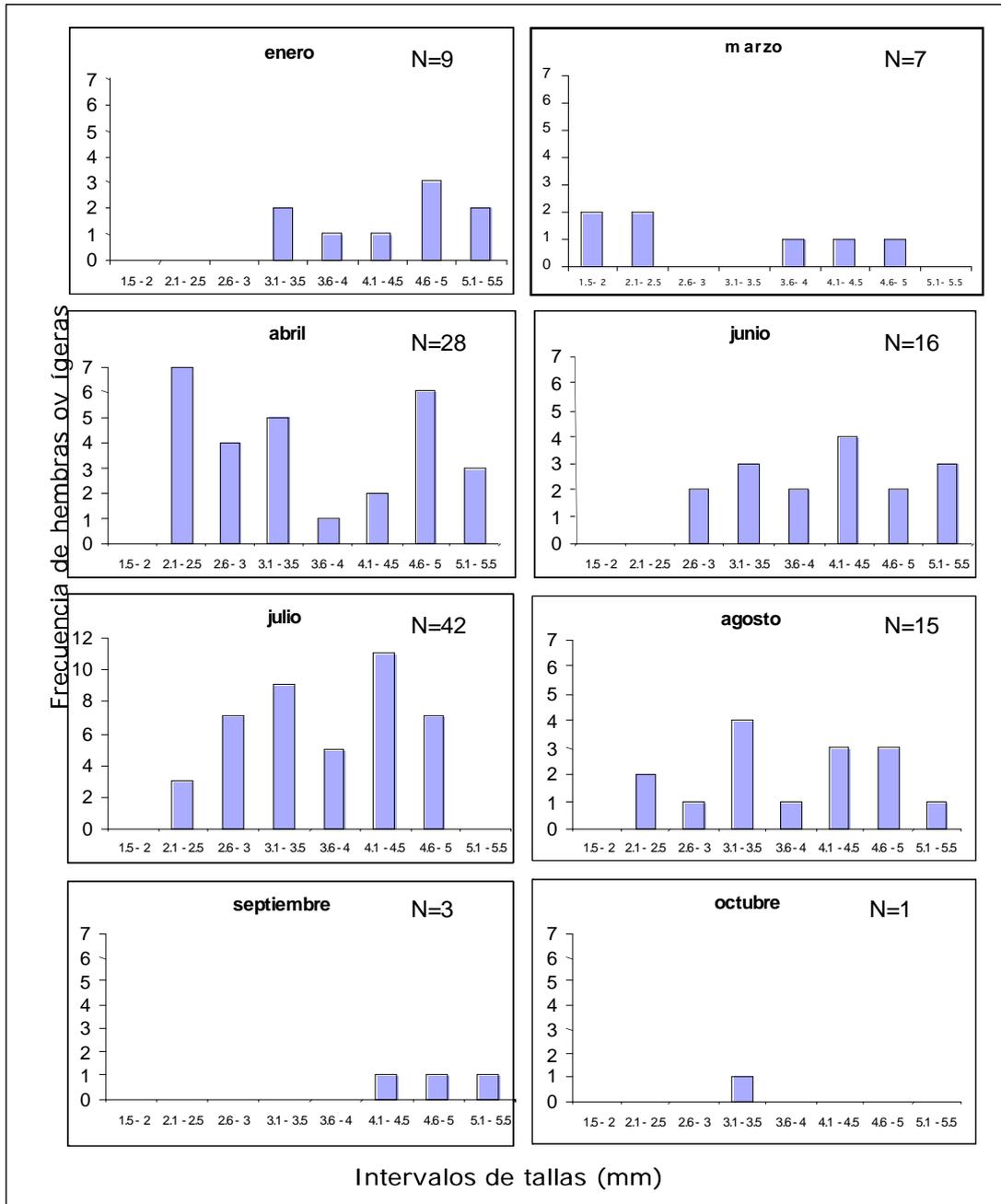


Figura 11. Intervalos de tallas del caparazón de hembras ovígeras en los meses de colecta en Montepío. N es el número de hembras ovígeras encontradas por mes.



En La Mancha el total de hembras ovígeras fue de 111. Abril fue el mes con la mayor abundancia (40), seguido de enero (27), septiembre (20), mayo (17), en agosto y noviembre se colectaron menos hembras ovígeras (6) y sólo una hembra respectivamente. En esta localidad no se encontró el intervalo de talla mayor (de 5.1-5.5 mm). En el mes de enero se presentó una frecuencia mayor de hembras ovígeras en las tallas 4.1-4.5 mm y los tamaños se concentraron desde las categorías de 2.6, hasta la mayor de 5.0 mm. Abril fue el mes que tuvo la distribución de tallas más amplia que va desde la mínima (1.5 mm) con sólo dos organismos, para después ascender hasta alcanzar su máximo en 5 mm, con un pico de abundancia en la categoría 4.1-4.5. La talla mínima en el mes de mayo fue en la categoría de 2.1-2.5 mm y la máxima en 4.6-5 mm, su frecuencia mayor esta en el intervalo 4.1-4.5 mm. En agosto sólo hubo seis hembras con huevos, dos en la categoría 2.6-3.0 mm, uno en 3.1-3.5 mm, uno en la talla 4.1-4.5 mm y otros dos en 4.6-5.0 mm. La frecuencia de hembras ovígeras en septiembre tiene un comportamiento ascendente desde la categoría 2.1-2.5 mm, hasta su máximo en 4.1-4.5 mm y luego vuelve a decaer en la categoría 4.6-5.0 mm. Noviembre sólo presentó una hembra con huevos en la talla 2.6-3.0 mm (Figura 12).

En Punta Roca Partida se hallaron un total de 166 hembras ovígeras, distribuidas en los meses de abril con 57 y mayo 109. Los dos meses presentan todos los intervalos de tallas de 1.9-5.5 mm, sin embargo, con fluctuaciones en las frecuencias distintas, mientras en abril la distribución es bimodal con picos de abundancia en las categorías 2.6-3 mm y 3.6-4.0 mm. En mayo se obtuvieron cinco hembras con huevos en la talla mínima, en la segunda categoría (2.1-2.5 mm) se presentó la mayor abundancia para este mes con 35 hembras ovígeras; luego la frecuencia decreció conforme aumentó la talla (Figura 13).



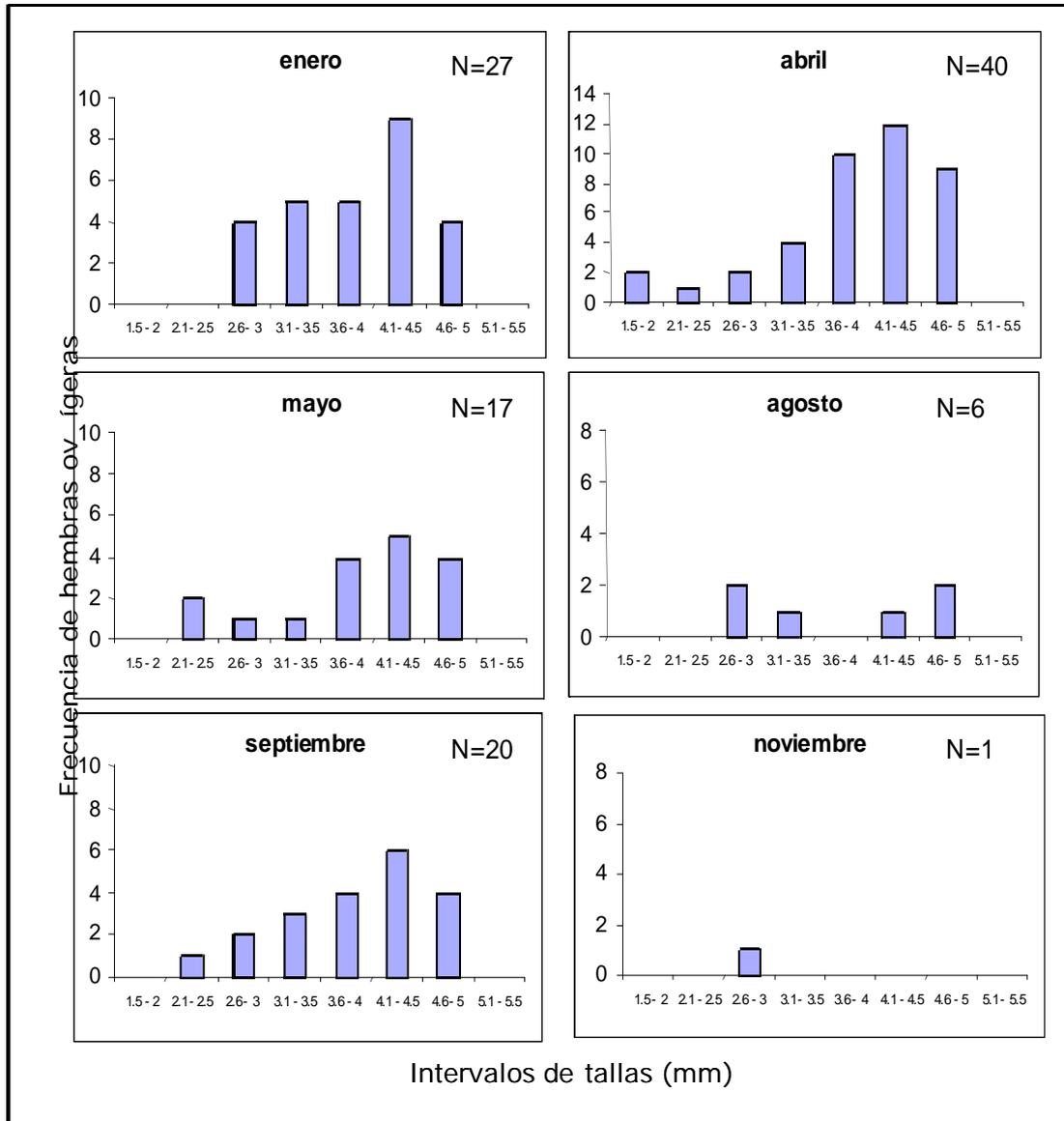


Figura 12. Intervalos de tallas del caparazón de las hembras ovígeras en La Mancha. N es el número de hembras ovígeras por mes.



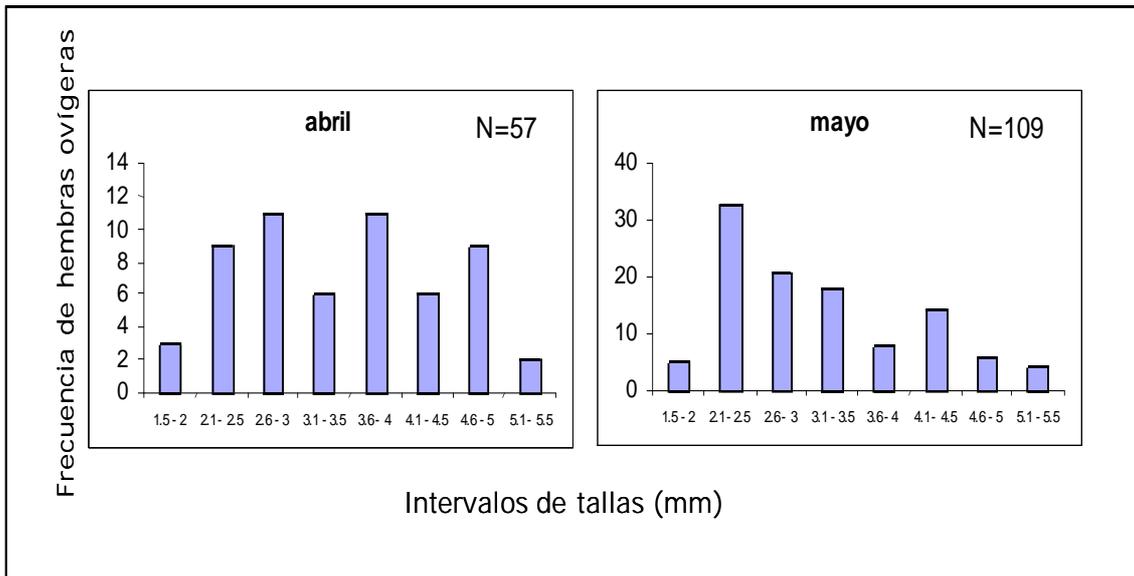


Figura 13. Intervalos de tallas del caparazón de las hembras ovígeras en los meses de colecta en Punta Roca Partida. N es el número de hembras ovígeras encontradas por mes.

Período de reproducción

Los meses de máxima época reproductiva de *N. angustifrons* fueron abril y mayo con 126 y 125 hembras ovígeras respectivamente, luego el mes de julio con 42 y enero con 36 organismos y los meses con menor incidencia de hembras ovígeras fueron octubre (4) y noviembre (3) (Figura 14).

En Montepío, los meses con mayor porcentaje de hembras ovígeras fueron julio (36%), y los de menor porcentaje fueron abril (23%), junio (13%) y agosto con el 12%. El mes de enero presentó el 7% de hembras ovígeras en los meses de colecta, marzo (6%), septiembre y octubre con 2 y 1%, respectivamente. La Mancha, presenta al mes de abril con el 37%, representó el mes con mayor porcentaje de hembras ovígeras, seguido de enero con 24%, septiembre con 18%, mayo 15% y agosto y noviembre con el 5 y 1%, respectivamente. En Punta Roca Partida el mes con mayor porcentaje de hembras ovígeras fue mayo con el 66% y abril presentó 34% (Figura 15).



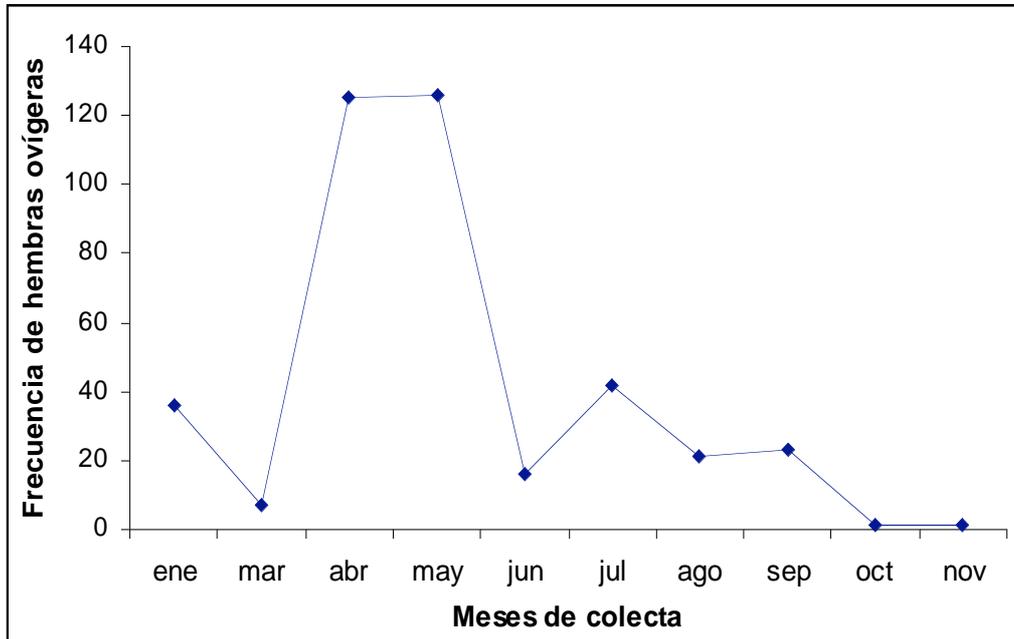


Figura 14. Frecuencia total de hembras ovígeras consideradas en el estudio, provenientes de las tres localidades.

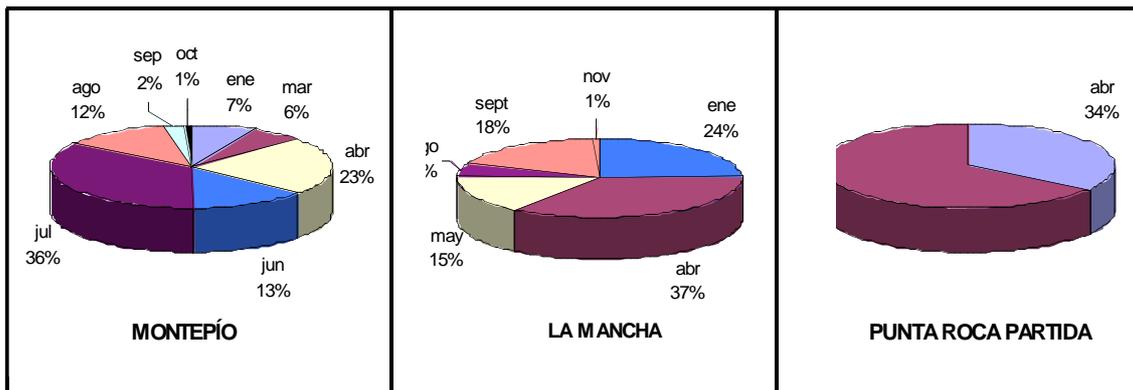


Figura 15. Porcentajes de hembras ovígeras durante los meses de colecta.



Fecundidad

En *N. angustifrons*, los huevos fueron redondos y midieron desde 0.2 x 0.2 mm hasta 0.9 x 0.8 mm antes de la eclosión, en un tamaño de largo de caparazón de la hembra de 1.9 y 5.5 mm respectivamente. El color de la masa de huevos va de acuerdo al estado de desarrollo del embrión cambiando de rojo a amarillo a través del tiempo, los huevos de las hembras de menor talla tuvieron de dos a seis huevos, todos de diferente forma y tamaño, mientras que los huevos de las hembras de tallas mayores (4.0-5.5 mm) tuvieron de 24 a 284 huevos, todos de la misma forma de acuerdo al grado de desarrollo, redondos al inicio y alargados al acercarse la eclosión (Figura 16 y 17).

El inicio de la reproducción de la especie es a partir de 1.9 mm de LC presentando de dos a cuatro huevos y un máximo de 284 huevos con una hembra de 5.5 mm de LC. Montepío, fue la localidad en donde se presentó la hembra con la mayor cantidad de huevos (284), su mínimo fue de seis en una hembra de 2 mm de LC. En La Mancha se registró un máximo de 221 huevos (la cantidad más baja en comparación con las otras dos localidades) en una hembra de 5.0 mm de LC, sin embargo, es también la localidad con el menor número de huevos, dos, en una hembra de 1.9 mm LC. Punta Roca Partida presentó un máximo de 247 huevos en una hembra de 5.5 mm, con un mínimo de tres huevos en una hembra de 1.9 mm de LC (Tabla 6).

Tabla 6. Intervalos y promedios de la longitud del caparazón (LC), número de huevos producidos de las hembras presentes en las localidades de estudio. Desviación estándar (DS) y número de individuos analizados (N).

Localidad	N	Longitud del Caparazón (mm)			No. de Huevos		
		Intervalo	Media	DS	Intervalo	Media	DS
Montepío	121	2 - 5,5	3,8	0,985	6 - 284	72	68
La Mancha	111	1,9 - 5	3,8	0,836	2 - 221	66	54
Punta Roca Partida	166	1,9 -5,5	3,4	0,990	3 - 247	62	68



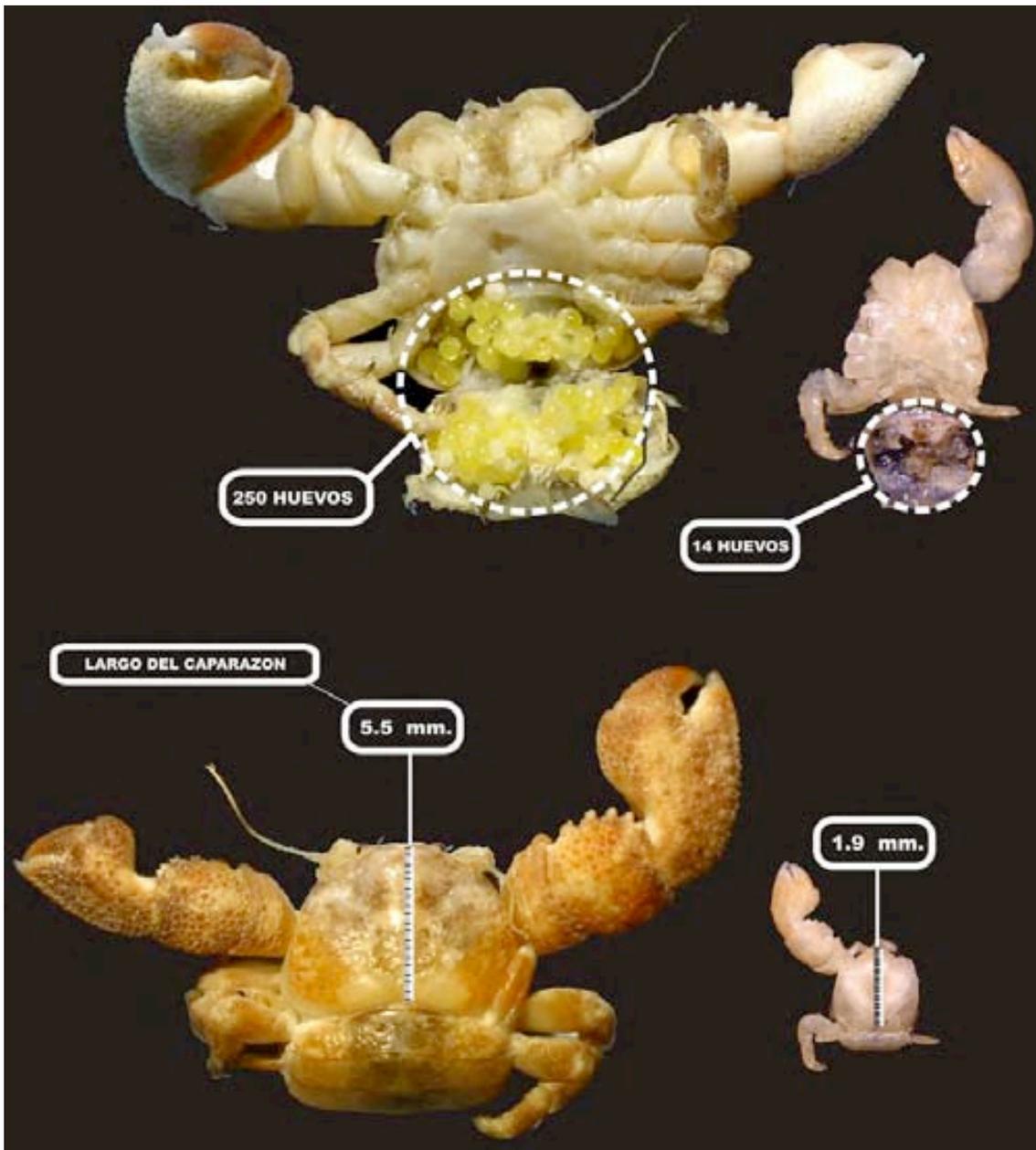


Figura 16. Vista ventral de *N. angustifrons* mostrando la cantidad, forma y color de la masa de huevos (arriba), vista dorsal mostrando la talla máxima y mínima de LC (abajo).



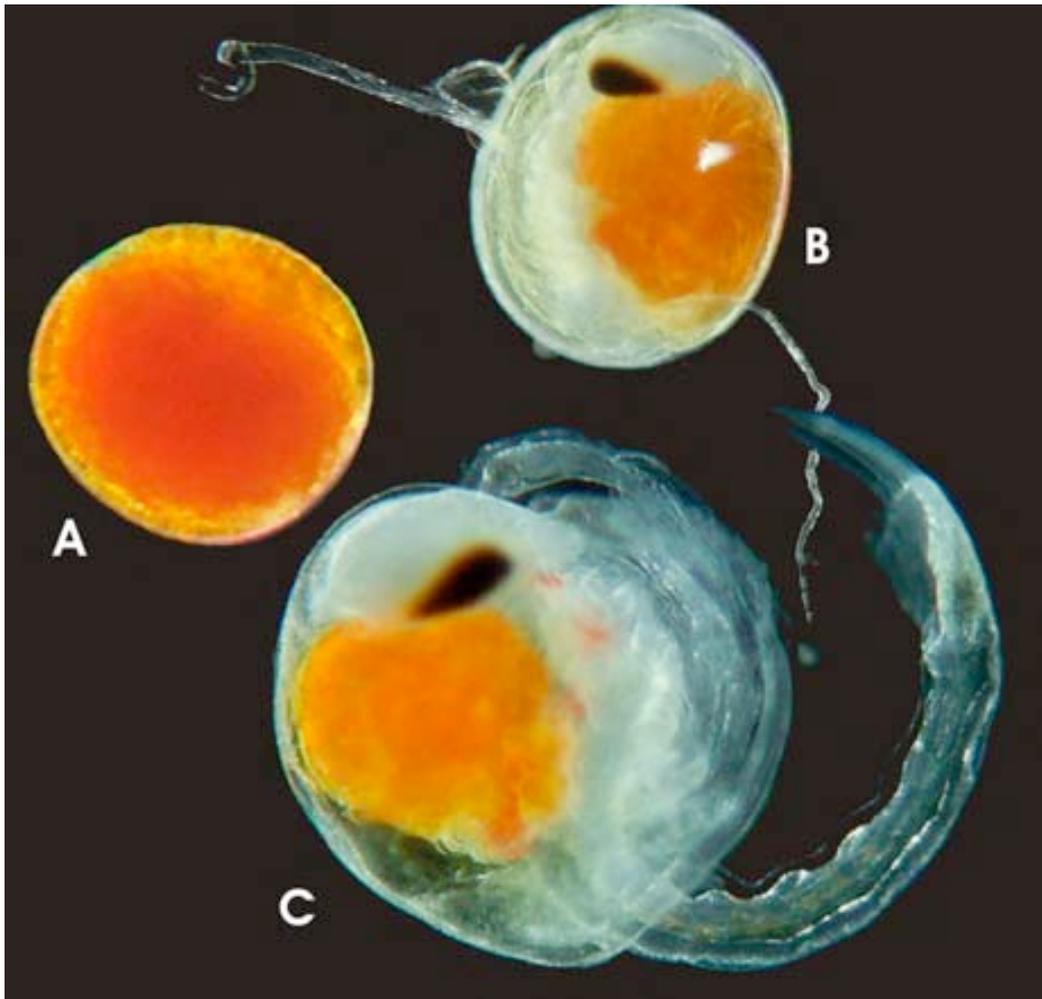


Figura 17. A) Huevo en los primeros estados de desarrollo, B) Huevo a punto de eclosionar con las manchas oculares presentes, C) Estado de prezoa.



El análisis de regresión entre el número de huevos y la longitud del caparazón mostró una relación exponencial entre las dos variables con una R^2 de 0.961 y una $P \leq 0.05$ (Figura 18). La varianza menor se encontró en los individuos con el caparazón más pequeño, mientras que, entre más grandes fueron los individuos, la varianza aumentó considerablemente debido a un mayor número de organismos de tallas pequeñas en comparación con las tallas grandes, por lo que la distancia entre los datos con una menor frecuencia tiende a incrementarse.

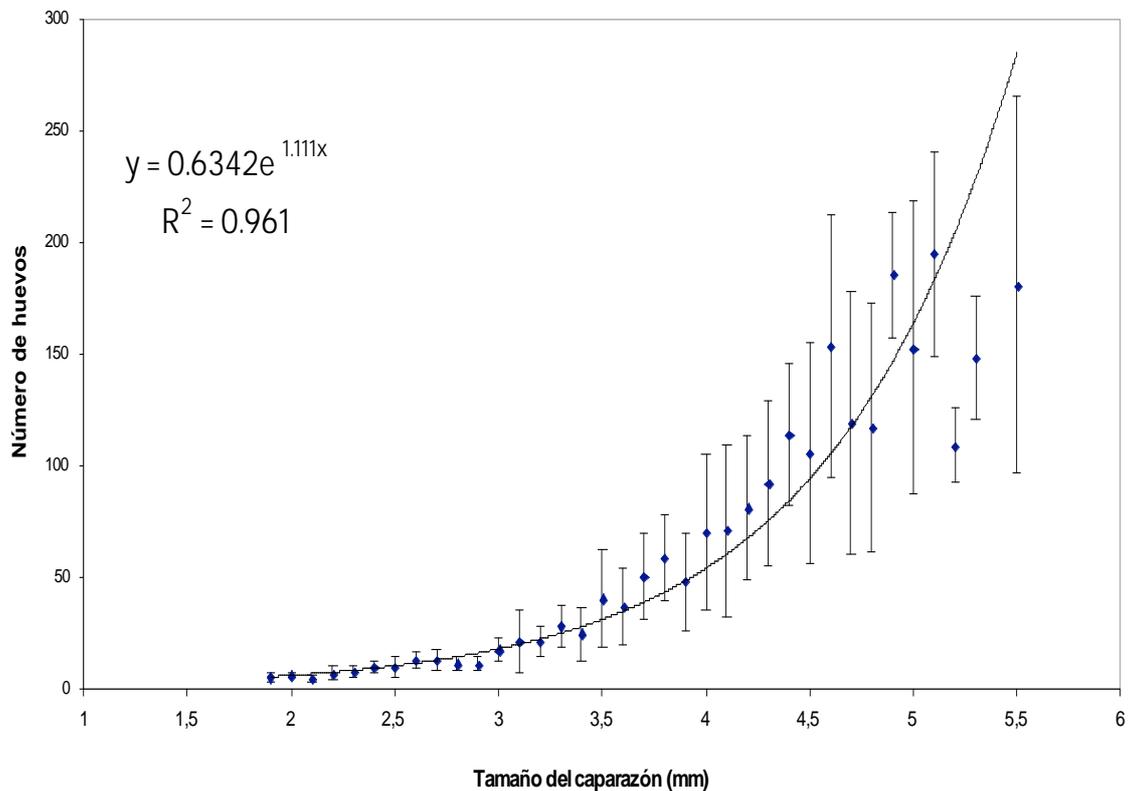


Figura 18. Regresión exponencial del número de huevos versus el tamaño del caparazón de *N. angustifrons*.



DISCUSIÓN

Abundancia y Proporción sexual

Neopisosoma angustifrons presentó gran abundancia en todas las localidades del estudio, sobretodo en Punta Roca Partida, donde se observó un número superior de organismos en comparación con Montepío y La Mancha. Esto puede deberse a diferentes factores predominantemente ambientales como son las diferencias en la dureza del sustrato (tipo de roca) y grado de bioerosión, velocidad de la corriente de marea, perturbación de la playa o la extensión de la zona de desecación. Los factores de tipo biológico pueden ser cantidad de alimento en la localidad tanto para los individuos adultos como para larvas (zooplancton), cantidad de depredadores y grupos competidores. En este sentido, las muestras de intermareal rocoso provenientes de la localidad Punta Roca Partida, son las que presentaban mayor porosidad y bioerosión, lo que puede explicar la mayor cantidad de individuos en esta localidad.

De acuerdo a Hernández y Álvarez (2007), la comunidad de crustáceos en Montepío presenta una composición variable de especies con ausencia de patrones estacionales definidos, los nortes y la larga temporada de tormentas tropicales, actúan sobre la comunidad y así se evita el establecimiento de especies por periodos prolongados. Muchas de las especies de crustáceos registradas para Montepío, emplean una estrategia llamada “especies fugitivas” que consiste en un crecimiento y reproducción rápida antes de que el siguiente disturbio o perturbación modifique las condiciones abióticas y desaparezcan de la zona intermareal, sin embargo, posiblemente *N. angustifrons* no sea considerada una de estas especies.

Las diferencias en la abundancia de individuos hallados en las tres localidades, responde a que existen organismos con hábitats restringidos, como el caso de las especies del género *Neopisosoma*, que necesitan de un sustrato rocoso, para su permanencia en ese lugar. Esto explica la existencia de especies dominantes en hábitats específicos y ocasionales o ausentes en otros.



Las especies que presentan mayor densidad, se espera que sean componentes dominantes en el área porque tienen un amplio intervalo de distribución y alta fecundidad, para *N. angustifrons*, Hernández-Alvarez (2002) demostró que es una especie muy abundante en el intermareal rocoso de Veracruz y es apoyado por este estudio.

En el caso de la proporción sexual, los machos siempre fueron más abundantes en comparación con las hembras para las tres localidades y en cada mes de colecta, la proporción sexual encontrada en la población global fue de 1.38 M: 1H. Según Krebs y Davies (1984), la relación entre sexos en una población debe tender a la razón numérica 1:1 y cualquier diferencia puede estar atribuida al dimorfismo sexual, donde un sexo es de mayor tamaño que el otro. En *N. angustifrons* no podemos asegurar que esto sea así; sin embargo, debido a que en todos los meses de colecta se presentaron hembras ovígeras y éstas siempre fueron más abundantes que las hembras sin huevos, se presume que la especie puede reproducirse todo el año no importando las condiciones bióticas y abióticas del mes ni la localidad que se trate, e implica que las poblaciones están empleando un mayor número de organismos para la reproducción, lo que garantizará un número superior de reclutas para la siguiente generación.

Además, les permite a las hembras la disponibilidad de un macho para cada una de ellas en cualquier momento de reproducción. Es importante considerar que la distribución de individuos en la población depende principalmente de los recursos y la presión de depredación, principalmente en las hembras (Hirst y López-Urrutia, 2006; Krafft *et al.*, 2007).

Un mayor porcentaje de machos *versus* hembras y un mayor porcentaje de hembras ovígeras *versus* hembras no ovígeras, sostienen la idea de que *N. angustifrons* tiene una reproducción continua que mantiene estable a la población a lo largo de todo el año, lo mismo ha sido observado en poblaciones de *Pachycheles armatus* (Díaz-Ferguson y Vargas-Zamora, 2001).



Maduración sexual

La talla a la cual los organismos alcanzan la maduración sexual es un parámetro biológico importante, pues es el tamaño en el cual un organismo puede ser capaz de producir una nueva generación (Martínez-Mayen y Román, 2000). Algunas especies alcanzan su mínimo muy rápidamente, sobretodo en poblaciones que habitan ambientes cálidos como los trópicos y subtropicos (Sastry, 1983; Gracia, 1985).

Varios autores afirman que el tamaño en el cual las hembras alcanzan la madurez sexual esta ligado al tamaño medio de los individuos de una población y varía de acuerdo a las condiciones del ambiente. La temperatura y el fotoperíodo son los principales responsables de iniciar el proceso de maduración ovárica y testicular, según las características del medio donde se desarrollan los organismos. Existen diferencias latitudinales en la talla de la primera madurez sexual y un atraso en el ingreso a la etapa juvenil de las poblaciones que se desarrollan a bajas temperaturas comparado con las que vienen de zonas más cálidas (Thorson, 1936; Annala *et al.*, 1980; Civera y Cruz, 1982; Clarke, 1992; Oliveira y Masunari, 1995; García-Montes *et al.*, 1987; Oh y Hartnoll, 1999; Díaz-Ferguson y Vargas Zamora, 2001; Hernández, 2001; Hernández y Palma, 2003; Lardies *et al.*, 2004).

Las tallas que alcanzan las hembras ovígeras de *N. angustifrons* van desde 1.9 mm a 5.5 mm de LC con una media aritmética de 3.6 mm. Esto sugiere que la maduración sexual de las hembras es a partir de la talla mínima, sin embargo, las hembras de LC entre 4.5 y 5.5 mm son más reproductivas, tienen un mayor número de huevos. Este resultado es diferente al registrado por Galicia (2003), quién en su estudio en Isla Sacrificios, Veracruz demostró que las hembras ovígeras alcanzan tallas mayores donde pueden medir hasta 6.8 mm de LC.



Período de reproducción

Una amplia variedad de factores pueden ser responsables del inicio de la reproducción y afectar de manera favorable o perjudicial el ciclo reproductivo de las especies (Vernberg, 1962; Hernández-Alvarez, 1995). Entre éstos, la temperatura es frecuentemente considerada como el factor principal en algunos invertebrados marinos (Geise, 1959). Sin embargo, el efecto de la temperatura puede variar entre poblaciones y aún entre especies cercanamente relacionadas que están adaptadas a diferentes regímenes climáticos. Otro factor, es el incremento de la disponibilidad de comida para las larvas (zooplancton), relacionado con el aumento de productividad primaria en la costa (Thorson, 1950).

La presencia de hembras ovígeras de *N. angustifrons* durante todos los meses de colecta, en la zona intermareal, soporta la idea de que la especie posee una reproducción continua, con picos de actividad reproductiva frecuentes durante las estaciones de secas (abril y mayo) y lluvias de verano (julio). Probablemente sea una condición propia de *N. angustifrons*, como también ocurre en otras especies de porcelánidos, Oliveira y Masunari (1995) y posteriormente Díaz-Ferguson y Vargas-Zamora (2001), en sus respectivos estudios hallaron que *Petrolisthes armatus* posee también una reproducción continua con dos máximos de actividad reproductiva en la estación de secas. En general, el proceso de reproducción continua ha sido un patrón observado para especies de crustáceos que habitan en regiones tropicales y subtropicales, aparentemente debido a condiciones ambientales permanentemente favorables para la alimentación, desarrollo gonadal y dispersión larval (Sastry, 1983).

Neopisosoma angustifrons debe estar en reproducción constante debido a los escasos sitios de establecimiento (zonas rocosas en el Golfo de México), lo cual está apoyado por la presencia de un desarrollo larval semi-abreviado, ya que las larvas pasan poco tiempo en el plancton y por lo tanto, hay una menor dispersión y alejamiento de los futuros reclutas de las zonas óptimas.

Hernández-Alvarez (1995), menciona en su estudio de porcelánidos del pacífico, que los meses de reproducción de *Neopisosoma dohenyi* son abril y mayo, mientras que



en la literatura se han registrado hembras ovígeras en los meses de marzo, junio y diciembre. También para *N. mexicanum* los meses de julio y diciembre son reportados como los meses de reproducción y en la literatura mencionan a enero, marzo y septiembre. Lo anterior coincide con el presente estudio con las mayores abundancias de hembras ovígeras para las tres localidades, así abril es el mes con más hembras ovígeras en La Mancha (la localidad más norteña), mayo es el mes con un mayor número de hembras con huevos para Punta Roca Partida (localidad intermedia) y julio para Montepío (localidad sureña), siendo la época de secas (Ver Figura 5).

Fecundidad

Las variaciones en la fecundidad son uno de los procesos que controlan el reclutamiento y son la base para explicar la dinámica poblacional de especies de cangrejos, es un atributo muy sensible a la temperatura y a la disponibilidad de oxígeno en el ambiente (King, 1995). Los estudios de fecundidad pueden ser usados para inferir la estrategia de historia de vida empleada por una especie.

En la familia Porcellanidae, la variación de la fecundidad va desde 1,301 hasta 16,380 huevos para el género *Allopetrolisthes* (Antezana *et al.*, 1965; Hernández y Pinheiro, 2001; Hernández y Palma, 2003). En el género *Liopetrolisthes* se presentan de 34 hasta 1,249 huevos por hembra (Antezana *et al.*, 1965; Hernández y Palma, 2003). En el género *Petrolisthes* se han registrado de 14 hasta 2,185 huevos (Antezana *et al.*, 1965, López *et al.*, 1997; Hernández, 2001; Hernández y Pinheiro, 2001; Hernández y Palma, 2003; Lardies y Wehrmann, 2004) (Tabla 7).

De acuerdo con lo observado en este estudio, *Neopisosoma angustifrons* tiene una baja fecundidad en comparación con otras especies de porcelánidos, ya que va desde dos a 284 huevos por puesta. Este valor se asemeja al registrado por Hernández y Pinheiro (2001) y Hernández y Palma (2003) en *Petrolisthes granulatus* que es de 14 a 237 huevos. Lo anterior puede tratarse de una estrategia reproductiva de la especie que podría explicarse por dos razones; la primera, la baja fecundidad es sólo una



característica intrínseca de la especie; la segunda, es el resultado de las tallas pequeñas que presenta en comparación con otros porcelánidos, en los sitios de colecta a estas latitudes (Tabla 7).

En este estudio la talla mayor fue de 5.5 mm, lo que difiere con Werding (1978), quien menciona la talla máxima de una hembra ovígera proveniente de la región de Santa Marta, Colombia, con 6.9 mm. Así, es posible que la especie alcance tallas mayores que las encontradas aquí en otras latitudes o en ambientes diferentes, como lo indican Sastry (1983) y Gracia (1985). Por lo tanto, si existen tallas mayores de esta especie en las costas mexicanas podríamos suponer que se encontrará una cantidad proporcionalmente mayor de huevos.



T

Tabla 7. Intervalos de tallas (LC) de las hembras ovígeras y número de huevos en diferentes especies de porcelánidos. Tomado de Hernáez y Palma (2003).

Especie	Intervalo de LC (mm)	Intervalo de No. de Huevos	Autor y año
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	6,0 - 16,8	6 - 1,301	Hernáez y Palma, 2003
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	6,5 - 13,1	8 - 1,153	Hernáez y Pinheiro, 2001
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	5,4 - 15,4	18 - 2,582	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	21,9 - 39,4	540 - 16,380	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	10,8 - 15,8	83 - 1,527	Hernáez y Pinheiro, 2001
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	7,6 - 16,3	33 - 2,138	Hernáez y Palma, 2003
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	6,6 - 16,4	121 - 4,548	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Liopetrolisthes mitra</i>	5,0 - 9,9	62 - 543	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Liopetrolisthes patagonicus</i>	7,0 - 15,0	34 - 1,247	Hernáez y Palma 2003
<i>Neopisosoma angustifrons</i>	1.9 - 5,5	2 -284	Presente estudio
<i>Pachycheles grossimanus</i>	12,3 - 20,5	5,968	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Petrolisthes granulosus</i>	4.3 - 8.0	55 - 315	López <i>et al.</i> , 1997
<i>Petrolisthes granulosus</i>	5,1 - 9,0	14 - 237	Hernáez y Pinheiro, 2001
<i>Petrolisthes granulosus</i>	4,7 - 9,0	40 - 225	Hernáez y Palma, 2003
<i>Petrolisthes granulosus</i>	4.3 - 11.6	15-516	Hernáez, 2001
<i>Petrolisthes laevigatus</i>	8,8 - 20,0	162 - 2,185	Antezana <i>et al.</i> , 1965
<i>Petrolisthes laevigatus</i>	8,5 - 18,2	56 - 1141	Lardies y Wehrtmann, 2004
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	8,8 - 13,5	27 - 537	Hernáez y Palma, 2003
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	6,4 - 18,4	85 - 3,683	Antezana <i>et al.</i> , 1965



Para asegurar un mayor número de descendientes, las especies, pueden producir un gran número de huevos, como en el caso de las especies del género *Callinectes* o pocos pero grandes como en crustáceos de agua dulce (Aller y Schmidt, 1957). La cantidad y el volumen de la masa de huevos dependerán de la capacidad abdominal de la hembra; con tamaños corporales más grandes se producen más descendientes y de mejor calidad que en organismos pequeños, pero por lo general su reproducción no es continua (Blaxter, 1969; Dugan *et al.*, 1991; Stearns, 1992),

En comparación con otros decápodos como calápodos, cáncridos y xántidos, los porcelánidos poseen huevos relativamente grandes, con membranas gruesas y altamente resistentes a la desecación. Es probable que al interior de la misma especie exista una diferencia en el tamaño del embrión entre poblaciones de áreas geográficas distintas, esto puede ser una respuesta reproductiva de las hembras a condiciones propias del ambiente y no a una tendencia latitudinal (Hernández, 2001). No todos los huevos incubados por una hembra son viables y a veces el número de larvas eclosionadas es inferior al número de huevos producidos (Lobão *et al.*, 1985). En general, las especies utilizan dos estrategias en la producción de huevos, pueden producir pocos huevos con un alto contenido energético o muchos huevos con poco vitelo. Debido a que los huevos comprenden un estado crítico en los organismos, en ese estado, están sujetos a tasas de mortalidad altas (Hirst y López-Urrutia, 2006).

Werding (1986), en su estudio menciona que *N. angustifrons* puede coexistir de manera abundante con otras especies de crustáceos sobretodo en ciertos microhábitats. Este crecimiento poblacional de tipo exponencial puede tratarse de una evidencia que indique, que *N. angustifrons* emplea una estrategia reproductiva, donde posee huevos grandes que pueden medir de 0.2 hasta 0.9 mm y en menor número (de 2 a 284) acompañados de una reproducción a tallas pequeñas.

Generalmente las especies de crustáceos con huevos grandes tienen baja fecundidad y un desarrollo abreviado o directo, mientras que las especies con huevos pequeños tienen alta fecundidad y desarrollo larval prolongado (De Silva, 1988; Martínez-Mayen y Román - Contreras, 2000). El tamaño del huevo está determinado por factores genéticos y fenotípicos (Mashiko, 1990; Walsh, 1993) pero también de acuerdo al



grado de desarrollo en el que se encuentren, tendiendo a ser redondos desde el momento de la fertilización y adhesión en los pléopodos de la hembra hasta que progresivamente aumentan de tamaño con el crecimiento del embrión y van adquiriendo forma alargada (Hérnaez y Palma, 2003).

Neopisosoma angustifrons presentó una variación en el tamaño del huevo de acuerdo al tamaño de la hembra, a tallas menores el tamaño del huevo en términos de diámetro, se presentó menor y fue aumentando conforme aumentó la talla de ésta hasta que alcanzó una asíntota a los 4 mm de LC aproximadamente. Los organismos pueden producir un número determinado de descendientes proporcional al tamaño o capacidad abdominal de la hembra. En varios crustáceos marinos, el número de huevos portados es directamente lineal al largo del caparazón de la hembra como ocurre en *Palaemon elegans*, *Palaemon serratus*, *Crangon septemspinosa*, *Panulirus longipes*, *Macrobrachium lamarrei*, *Allopetrolisthes angulosus*, *Allopetrolisthes spinifrons*, *Liopetrolisthes patagonicus*, *Petrolisthes granulatus*, *Petrolisthes tuberculatus* y en *Stenocionops ovata* (Jensen, 1958; Shakuntala, 1977; Sanz, 1987; Villalejo-Fuerte, 1999; Hernáez y Pinheiro, 2001; Felício, 2002; Hernáez y Palma, 2003).

Jensen (1958), trabajó en varios malacostracos marinos y concluyó que el número absoluto de huevos (total de huevos llevados en todas las puestas de un individuo), fue determinado por factores ambientales, mientras que el número relativo de huevos (número total de huevos llevados en una sola puesta en cualquier tiempo), tiene una relación lineal con el largo del caparazón de la madre.

El número de huevos que puede llegar a tener una hembra de *N. angustifrons* crece exponencialmente con respecto del largo del caparazón, esto se explica a partir de las diferencias entre el número de huevos de hembras con el mismo tamaño, aunque también es debido a la posible pérdida de huevos ocasionada por el manejo de ejemplares durante el estudio (Figura 18).

Es necesario considerar que en la mayoría de los crustáceos decápodos el crecimiento es discontinuo (a través de mudas) y además la puesta constituye una



medida volumétrica que tiende a aumentar exponencialmente con el tamaño de la hembra (Somers, 1991).

La variabilidad en el tamaño de los huevos puede también ser debida a condiciones fisiológicas de los padres o de los mismos huevos, como ha sido registrada para otros decápodos y algunos peces, así como también variación genética de las poblaciones, puesta individual de huevos, pérdida de huevos debido a una fertilización incompleta o a través de una inadecuada adhesión de los huevos a los pleópodos (Lobão *et al.*, 1985; Scaico, 1992; Oh y Hartnoll, 1999; Martínez-Mayen y Román-Contreras, 2000).

El incremento en el número de huevos no es consistente sólo con el tamaño de la hembra, esto se deduce por la observación de hembras del mismo tamaño con un número diferente de huevos, lo anterior es similar a lo encontrado por Shakuntala (1977), en el camarón de agua dulce *Macrobrachium lamarrei*. La energía que las hembras invierten en la reproducción debería presentar alguna tendencia asociada a la edad o tamaño de los individuos. Sin embargo, Hernáez y Palma (2003), afirman que esto no sucede así puesto que el Ro estimado para las tallas mayores es inferior al calculado para los ejemplares más pequeños. En los crustáceos, la cantidad de huevos portados está limitada por el espacio disponible bajo el abdomen, por lo que las hembras contienen una determinada cantidad de embriones, según la forma y tamaño de los huevos *versus* su tamaño corporal; los ejemplares de mayor tamaño portan mayor cantidad de huevos que los individuos más pequeños (Reid y Corey, 1991; Hernáez y Palma, 2003).

La estrategia reproductiva de *N. angustifrons* incluye la maduración temprana y una alta actividad reproductiva en secas y lluvias, este patrón coincide con Carlon y Ebersole (1995) quienes al comparar la estrategia reproductiva de tres especies de cangrejos ermitaños, demostraron que la especie de menor talla posee una maduración temprana y una alta reproducción en primavera y verano en contraste con la especie de mayor tamaño la cual alarga la reproducción para crecer y la reproducción ocurre en primavera.



Neopisosoma angustifrons es la especie que presenta el inicio de la reproducción en la talla del caparazón más pequeña que va desde 1.9mm y con el número menor de huevos 2-284. *Petrolisthes granulosus* posee valores similares en cuanto a la cantidad de huevos que puede portar de 14 a 237, pero no a la talla mínima de reproducción que es de 4.7mm. *Allopetrolisthes punctatus* que es la especie de mayor talla, mide de 21.9 a 39.4 mm y presenta la mayor cantidad de huevos de 540 a 16,380.

La tabla 8, muestra el largo del caparazón de la zoea 1, zoea 2 y de la megalopa de algunos porcelánidos. La intención de esta tabla es mostrar el tamaño del último estadio larval, la megalopa, y comparar el tamaño del caparazón (LC), que alcanzan las megalopas de *N. angustifrons* y otras especies, con la talla mínima de reproducción. Los estadios de zoea 1 más pequeños, con sólo 1 mm de LC son: *Megalobrachium roseum*, *M. pacificum* y *M. poeyi*, mientras que los tamaños más grandes, los presenta *N. angustifrons* con 1.8 mm, seguido de *P. rudis* con 1.53mm y finalmente *P. pubescens* con 1.48 mm. En cuanto al tamaño del LC de la zoea 2, los mínimos los tiene *M. pacificum* y *M. sorianum* con 1.2 mm cada uno, mientras que, *N. angustifrons* con 2.4 mm, *P. monilifer* con 2.35 mm y *P. pubescens* con 2.28 mm, son las especies con las tallas más grandes en la zoea 2. La megalopa de mayor tamaño, la tiene *P. tridentatus* con 2.25 mm de LC, *P. serratus* con 1.42 mm y *N. angustifrons* con 1 mm.

Gore (1977), en su trabajo de desarrollo larval mencionó que el tamaño que alcanza la megalopa de *N. angustifrons* es de 1.4 mm. En este estudio se distingue que la hembra ovígera más pequeña es de tan sólo 1.9 mm; debido a esto la interrogante que queda por resolver es, cuántas mudas y cuánto tiempo después del estadio de megalopa y de juvenil es necesario para que la especie alcance la madurez sexual ya que la diferencia entre la megalopa y el estado reproductivo es de sólo 0.5 mm. Posiblemente la capacidad de reproducción o la madurez sexual la adquieren en la primera o segunda muda después del estadio de megalopa.



Tabla 8. Longitud del caparazón de la zoea 1, zoea 2 y megalopa de algunas especies de porcelánidos. Tomada de Rodríguez *et al.*, 2004.

Espece	LC (mm) de la zoea 1	LC (mm) de la zoea 2	LC (mm) de la megalopa	Autor
<i>Megalobrachium roseum</i>	1.0	1.41	1.0	Hernández <i>et al.</i> , 2002
<i>Megalobrachium pacificum</i>	1.4	1.2	1.1	Gore, 1971a
<i>Megalobrachium poeyi</i>	1.0	1.6	1.3	Gore, 1971a
<i>Megalobrachium soriatum</i>	1.0	1.2	1.0	Gore, 1973b
<i>Neopisosoma angustifrons</i>	1.8	2.4	1.4	Gore, 1977
<i>Neopisosoma neglectum</i>	1,4	1,9		Werding y Muller, 1990
<i>Pachycheles laevidactylus</i>	1,4	2,1		Boschi <i>et al.</i> , 1967
<i>Pachycheles monilifer</i>	1,47	2,35		Gore, 1973a
<i>Pachycheles natalensis</i>	1.5	1.7		Shenoy <i>et al.</i> , 1973
<i>Pachycheles pubescens</i>	1.48	2.28		MacMillan, 1972
<i>Pachycheles rudis</i>	1.53	1.99		Knight, 1966
<i>Pachycheles serratus</i>	1,38	1,97	1,42	Rodríguez <i>et al.</i> 2004
<i>Pachycheles stevensii</i>	1,23 - 1,43	1,87 - 2,13		Kurata, 1964; Konishi, 1987
<i>Pachycheles tomentosus</i>	1.1	1.6		Yaqoob, 1979
<i>Petrolisthes caribensis</i>	1.25	2.0		Kraus, 2004
<i>Petrolisthes tridentatus</i>	1.35	1.55	2.25	Gore, 1971b



CONCLUSIONES

1. La localidad con la mayor cantidad de organismos (44.2% del total), fue Punta Roca Partida con sólo dos muestreos, seguido de Montepío (31.2%) con ocho muestreos y La Mancha (24.5%) con seis muestreos.
2. Las poblaciones de *Neopisosoma angustifrons* en las tres localidades presentaron siempre una mayor proporción de machos que hembras (1.38 M: 1H).
3. Debido a la presencia de hembras ovígeras en todos los muestreos, la reproducción es considerada como continua, esto indica su resistencia fisiológica a condiciones ambientales que se representaron en el intervalo latitudinal y en el tiempo que abarcó el estudio.
4. Las tres poblaciones están ocupando un mayor número de hembras para la reproducción.
5. No hay una temporada marcada de reproducción, *N. angustifrons* se reproduce durante todo el año con picos de actividad reproductiva en los meses de abril, mayo y julio. Se encuentran hembras ovígeras aún en los meses con características ambientales adversas para la reproducción como octubre y noviembre.
6. La talla mínima de maduración sexual para *N. angustifrons* es el valor más bajo que se ha registrado para un porcelánido (1.9 mm) y la talla máxima es de 5.5 mm, las hembras de entre 4.5 y 5.5 mm de LC son más reproductivas, probablemente los machos son sexualmente maduros en las mismas tallas que las hembras ovígeras.
7. El número de huevos de *N. angustifrons* varía dependiendo del tamaño de la hembra, la fecundidad aumentó exponencialmente ($R^2= 0.961$; $p \leq 0.05$) con el largo del caparazón y esta dada por la función $Y=0.6342 e^{1.111x}$.
8. *Neopisosoma angustifrons* es la especie de porcelánido con la fecundidad más baja registrada hasta el momento. La talla máxima indica que es una especie que no alcanza tamaños grandes en comparación con otras especies, cuando menos en las localidades de estudio.
9. La longitud del caparazón para el último estadio larval de *N. angustifrons* (Gore, 1977) es de 1.4 mm y el tamaño mínimo de reproducción es de 1.9 mm probablemente esto sugiera que la especie inicia su reproducción en un periodo muy corto de su vida, como una posible estrategia reproductiva: Reproducción actual versus crecimiento, así



canaliza su energía en mayor proporción a la reproducción que al crecimiento.

10. La estrategia de *N. angustifrons* incluye una reproducción continua, maduración sexual temprana, huevos grandes y fecundidad baja.

11. Esta estrategia reproductiva, podría estar ligada al tipo de ambiente que habitan pero preponderantemente es una característica intrínseca de la especie para mantener la población en un nivel óptimo.

12. *Neopisosoma angustifrons* es una especie adaptada al ambiente rocoso y constantemente cambiante, gracias a que su estrategia reproductiva es exitosa.

13. Es posible que las condiciones del medio influyan en la inversión energética de las hembras en el proceso reproductivo y se requiera de otro tipo de estudios para establecer mejores comparaciones entre poblaciones geográficamente distantes y también entre especies del mismo género, hay que realizar un estudio para conocer si las larvas de las hembras pequeñas son viables.



LITERATURA CONSULTADA

- ABELE, L. G y W. KIM.** 1986. An Illustrated Guide to the Marine Decapod Crustaceans of Florida. Part 1. *Technical Series*, **8**(1): 410.
- ALLER, W. C. y K. P. SCHMIDT.** 1957. Ecological animal geography. New York London. J. Wiley; Chapman and Hall. 597 p.
- ANGER, K.** 2001. The biology of decapod crustacean larvae. 1-50 Pp. *In*: Vonk, R. (ed.), *Crustacean Issues* 14, A. A. Balkema Publishers, The Netherlands. 419 p.
- ANNALA, J., J. L. MCKOY, J. BOOTH y R. PIKE.** 1980. Size at the onset of sexual maturity in female *Jasus edwardsii* (Decapoda, Palinuridae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **14**: 217-228.
- ANTEZANA, T., E. FAGETTI y M. T. LÓPEZ.** 1965. Observaciones bioecológicas en decápodos de Valparaíso. *Revista de Biología Marina*, **12**: 1-60.
- BENEDICT, J. E.** 1901. The anomuran collections made by the Fish Hawk Expedition to Porto Rico. U.S. *Fish Community Bulletin*, **20**(2): 129-148.
- BLAXTER, J. H. S.** 1969. Development of eggs and larvae. 177-252 pp. *In*: W.S. Hoar y D. J. Randall (eds). *Fish physiology*, Vol. 3. Academic Press, New York. 177-252.
- BOSCHI, E., M. SCELZO y B. GOLDSTEIN.** 1967. Desarrollo larval de dos especies de crustáceos decápodos en el laboratorio, *Pachycheles haigae* Rodríguez Da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathus granulata* Dana (Grapsidae). *Boletín del Instituto de Biología Marina*. Universidad Nacional de Buenos Aires, **12**: 4-45.
- BRUSCA, R. C.** 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 513 p.
- CADDY, J. F.** 1989. Marine invertebrate fisheries. Their assessment and management. John Wiley y Sons, New York. 752 p.



- CARLON, D y J. P. EBERSOLE.** 1995. Life-history variation among three temperate hermit crabs: The importance of size in reproductive strategies. *The Biological Bulletin*, **188**: 329-337.
- CARRANZA-EDWARDS, A., L. ROSALES-HOZ y S. SANTIAGO-PÉREZ.** 1996. A reconnaissance study of carbonates in Mexican beach sands. *Sedimentary Geology*, **101**: 261-268.
- CARVACHO, A.** 1980. Los porcelánidos del Pacífico Americano: Un análisis biogeográfico (Crustacea: Decapoda): *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, **7**: 249- 258.
- CHARLESWORTH, B.** 1980. Evolution in Age Structured Populations. *Cambridge University Press*, Cambridge. 300 p.
- CIVERA, R. y L. CRUZ.** 1982. Bioensayos de incubación artificial del acocil *Cambarellus montezumae*, (Saussure, 1858) (Decapoda, Astacidea). *Tesina*. División de Ciencias Biológicas y de la Salud. *Universidad Nacional Metropolitana*. 75 p.
- CLARKE, A.** 1992. Reproduction in the cold: Thorson revisited. *Invertebrate Reproduction and Development*, **2**(1-3): 175-184.
- DE LA LANZA-ESPINO, G. y J. C. GÓMEZ-ROJAS.** 2004. Características físicas y químicas del Golfo de México. Pp. 105-134. En: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (compiladores), volumen I. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México. 626 p.
- DE SILVA, K. H. G. M.** 1988. Studies on Atyidae (Decapoda: Caridea) of Sri Lanka III. Aspects of the population ecology of *Caridina simoni* Bouvier, 1904. *Crustaceana*, **54**: 85-103.
- DÍAZ-FERGUSON, E y J. A. VARGAS ZAMORA.** 2001. Abundance of *Petrolisthes armatus* (Crustacea: Porcellanidae) on a tropical estuarine intertidal rocky beach, Gulf of Nicoya estuary, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **49**(2): 97-101.



- DUGAN, J., A. WENNER y D. HUBBARD.** 1991. Geografic variation in the reproductive biology of sand crab *Emerita analoga* (Stimpson) on the California Coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **150**: 63-81.
- FELÍCIO, M., M. VIEGAS, P. SANTOS y F. CARVALH.** 2002. Estudio de la actividad reproductora del camarón *Palaemon serratus* Pennant, 1777 capturado en Angeiras (costa norte de Portugal). *Boletín Instituto Español de Oceanografía*. **18** (1-4): 159-163.
- GALICIA-CASTILLO, G. C.** 2003. Los porcelánidos (Crustacea; Decapoda: Porcellanidae) de la costa y plataforma continental Este de México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. UNAM. 92 p.
- GALICIA-CASTILLO, G. C. y J. L. HERNÁNDEZ AGUILERA.** 2005. Cangrejos porcelánidos. 237-262. *In: Camarones, Langostas y Cangrejos de la Costa Este de México*. Vol. 1. ECONATURA y CONABIO. 349 p.
- GARCÍA-MONTES, J. F., A. GRACIA y L. A. SOTO.** 1987. Morphometry, relative growth, and fecundity of the Gulf Crab, *Callinectes similis* Williams, 1966. *Ciencias Marinas*, **13**: 137-161.
- GEISE, A. C.** 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology*, **21**: 547-576.
- GORE, R. H.** 1971a. *Megalobrachium poeyi* (Crustacea, Decapoda, Porcellanidae): comparison between larval development in Atlantic and Pacific specimens reared in the laboratory. *Pacific Science*, **25**: 404-425.
- GORE, R. H.** 1971b. *Petrolisthes tridentatus*: The development of larvae from a Pacific specimen in laboratory culture with a discussion of larval characters in the genus (Crustacea: Decapoda). *The Biological Bulletin*, **141**: 485-501.
- GORE, R. H.** 1973a. *Pachycheles monilifer* (Dana, 1852): The development in the laboratory of larvae from an atlantic specimen with a discussion of some larval characters in the genus (crustacea: decapoda; anomura). *The Biological Bulletin*, **144**: 132-150.



- GORE, R. H.** 1973b. Studies on decapod Crustacea from Indian-River region of Florida. II. *Megalobrachium soriatum* (Say, 1818): The larval development under laboratory culture (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae). *Bulletin of Marine Science*, **23**:837-856.
- GORE, R. 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*, **33**(3): 284-300.
- GORE, R. H.** 1982. Porcellanid crabs from the coasts of Mexico and Central America (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **363**: 1-64.
- GORE, R. H. y L. G. ABELE.** 1976. Shallow water porcelain crabs from the Pacific coast of Panama and adjacent Caribbean waters (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **237**: 1-30.
- GRACIA, G. A.** 1985. Variación estacional en la fecundidad de la langosta *Panulirus inflatus* (Bovier, 1895) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae). *Ciencias Marinas*, **11**: 7-27.
- GUSTAFSSON, L.** 1988. Lifetime reproductive success and heritabilities: empirical support for Fisher's fundamental theorem. *American Naturalist*, **128**: 761-764.
- HAIG, J.** 1956. The Galatheidea (Crustacea: Anomura) of the Allan Hancock Atlantic Expedition with a review of Porcellanidae of the western North Atlantic. *Allan Hancock Atlantic Expedition*, **8**: 1-45.
- HAIG, J.** 1960. The Porcellanidae (Crustacea: Anomura) of the eastern Pacific. *Allan Hancock Pacific Expedition*, **24**:1-440.
- HERNÁEZ, P.** 2001 Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: Una comparación latitudinal. *Investigaciones Marinas*, **29**(1): 73-81.
- HERNÁEZ, P. y M. A. PINHEIRO.** 2001. Production and reproductive output of four porcelain crab species from northern Chile. *Nauplius*, **9**(1): 43-52.



- HERNÁEZ, P. y S. PALMA**, 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas*, **31**(2): 35-45.
- HERNÁNDEZ-ALVAREZ. C.** 1995. Taxonomía y distribución de la familia Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) del Pacífico Mexicano. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 106 p.
- HERNÁNDEZ-ALVAREZ. C.** 2002. Variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos de la facie rocosa intermareal en Montepío, Veracruz, México. *Tesis de Maestría*. Universidad Nacional Autónoma de México. 70 p.
- HERNÁNDEZ-ALVAREZ. C. y F. ÁLVAREZ.** 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal: is there a pattern? *Hidrobiológica*, **17**(1): 25-34.
- HERNÁNDEZ, G., J. A., BOLAÑOS, K. GRATEROL, y C. LIRA.** 2000. Larval development of *Petrolisthes politus* (Gray, 1831) (Crustacea: Decapoda; Porcellanidae) under laboratory conditions. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **38**:143-155.
- HERNÁNDEZ, G., K. GRATEROL, J. A., BOLAÑOS y J. I. GAVIRIA.** 2002. Larval development of *Megalobrachium roseum* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Journal of Crustacean Biology*, **22**(1): 113–125.
- HERRING, P. J.** 1974. Size, density and lipid content of some decapod eggs. *Deep-Sea Research*, **21**: 91-94.
- HILLER, A., H. KRAUS, M. ALMON y B. WERDING.** 2006. The *Petrolisthes galathinus* complex: Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and evolutionary interrelationships between this complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**:547-569.
- HIRSHFIELD, M. F. y D. W. TINKLE.** 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. USA, **72**: 2227-2231.
- HIRST, A. y A. LÓPEZ-URRUTIA.** 2006. Effects of evolution on egg development time. *Marine Ecology Progress Series*, **326**: 29-35.



- JENSEN, J.P.** 1958. The relation between body size and number of eggs in marine malacostrakes. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersog*, **2**: 1-25.
- KING, M.** 1995. Fisheries biology, assessment and management Fishing, News Books, Oxford. 342 p.
- KINNE, O.** 1970. Temperature: animals-invertebrates. En: O. Kinne (ed.). Marine Ecology. I. Enviromental factors. Wiley- Interscience, London, 407-514 p.
- KNIGHT, M. D.** 1966. The larval development of *Polyonyx quadriungulatus* Glasseil and *Pachycheles rudis* Stimpson (Decapoda, Porcellanidae) cultured in the laboratory. *Crustaceana*, **10**: 75-97.
- KONISHI, K.** 1987. The larval development of *Pachycheles stevensii* Stimpson, 1858 (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) under laboratory Conditions. *Journal of Crustacean Biology*, **7**(3):481-492.
- KORNIENKO, E. S.** 2005. Morphology of prezoaea in the porcelain crab *Pachycheles stevensii* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) reared under laboratory Conditions. *Russian Journal of Marine Biology*, **31**(1): 55–59.
- KRAFFT, B. A., K. M. KOVACS y C. LYDERSEN.** 2007. Distribution of sex and age groups of ringed seals *Pusa hispida* in the fast-ice breeding habitat of Kongsfjorden, Svalbard. *Marine Ecology Progress Series*, **335**: 199-206.
- KRAUS, H, A. HILLER y N. CRUZ.** 2004. The zoeal stages of *Petrolisthes caribensis* Werding, 1983 reared under laboratory conditions (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39**(1):85 – 90.
- KREBS, J. R. y N. B. DAVIES.** 1984. Behavioural Ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications, London, 493 pp.
- KURATA, H.** 1964. Larvae of decapod Crustacea of Hokkaido. 7. Porcellanidae (Amonura). *Bulletin of Hokkaido Regional Fishery Research Laboratory*, **29**:66-70.



- LARDIES, M. A., J. M. ROJAS y I. S. WEHRTMANN.** 2004. Breeding biology and population structure of the intertidal crab *Petrolisthes laevigatus* (Anomura: Porcellanidae) in central-southern Chile. *Journal of Natural History*, **(38)**: 375–388.
- LEVITAN, D.** 1996. Predicting optimal and unique egg free-spawning marine invertebrates. *The American Naturalist*, **148**(1): 174-188.
- LIRA, C. y G, HERNÁNDEZ.** 2007. Cangrejos porcélanidos (Decapoda: Anomura) de las islas nororientales de Venezuela. II.- El género *Pachycheles* Stimpson, 1858. *Boletim del Instituto Oceanografico de Venezuela*, **46**(1): 37-50.
- LOBÃO, V. L., W. C. VALENTI y J. T. C. DE MELLO.** 1985. Fecundidade em *Macrobrachium carcinus* do Rio Ribeira de Iguape. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, **12**: 1-18.
- LÓPEZ, L., T. JERI, C. GONZÁLEZ y S. RODRÍGUEZ.** 1997. Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* (Guerín, 1835) en Iquique, Chile (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, **25**: 159-166.
- MACLAUGHLIN, P., S. AHYONG y J. K. LOWRY.** 2002. Anomura: Families. Version: 2 October 2002. Crustacea.net. An information retrieval system for crustaceans of World.
- MACMILLAN, F.** 1972. The larval development of northern California Porcellanidae (Decapoda, Anomura) I. *Pachycheles pubescens* Holmes in comparison to *Pachycheles rudis* Stimpson. *The Biological Bulletin*, **142**: 57- 70.
- MARTÍNEZ-MAYEN, M. y R. ROMÁN-CONTRERAS, R.** 2000. Aspects of the reproduction of *Atya margaritacea* A. Milne-Edwards, 1864 (Decapoda, Atyidae) in a population from the Mexican Pacific. *Crustaceana*, **73**(8): 913-923.
- MASHIKO, K.** 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan). *Journal of Crustacean Biology*, **10**: 306-314.



- MEDINA, M. F. y A. FRANSOZO.** 1997. Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba Region, Sao Paulo, Brazil. *Crustaceana*, **70** (2):214-226.
- MILÁN, M., C. YÁNEZ, I. NAVARRO-L., S. P. VERMA y G. CARRASCO-NÚÑEZ.** 1993. Geología y geoquímica de elementos mayores de la Caldera de Huichapan, Hidalgo, México. *Geofísica Internacional*, **32** (2): 261-276.
- MONREAL-GÓMEZ, MA. A., D. A. SALAS-DE-LEÓN y H. VELASCO-MENDOZA.** 2004. La hidrodinámica del Golfo de México. Pp. 47-68. En: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (compiladores), volumen I. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México. 626 p.
- OH, C. W. y R. G. HARTNOLL.** 1999. Size at sexual maturity, reproductive output, and seasonal reproduction of *Philocheras trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology*, **19**: 252-259.
- OLIVEIRA, E y S. MASUNARI.** 1995. Estructura poblacional de *Petrolisthes armatus* (Gibbes) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) da Ilha do Farol, Matinhos, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, **12**: 355-371.
- ORTMANN, A.** 1887. Carcinologische Studien. *Zoologische Jahrbuecher Systematik*, **6**: 258-372.
- PALMA, S.** 1980. Larvas de crustáceos decápodos capturados frente a la costa de Valparaíso. *Investigaciones Marinas*, **8**: 129-144.
- PEQUEGNAT, W. E. y F. A. CHACE, JR.** 1970. Contributions on the Biology of the Gulf of Mexico. In: W. E. Pequegnat y F. A. Chace (eds.) Texas A&M University Oceanographic Studies, 1, Gulf Publishing Co., Houston, 123 p.
- PETTIFOR, R. A., C. M. PERRINS y R. H. McCLERRY.** 1988. Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature*, **336**: 160-162.
- REID, D. y S. COREY.** 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans II. The fecundity of fifteen species of Anomuran and Brachyuran crabs. *Crustaceana*. **61**: 175-189.



- RODRÍGUEZ, T., G. HERNÁNDEZ, I. MAGNA, J. BOLAÑOS y D. FELDER.** 2004. Larval development of *Pachycheles serratus* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions, with notes on the larvae of the genus. *Journal of Crustacean Biology*, **24**(2): 291-308.
- RODRÍGUEZ, T., G. HERNÁNDEZ y D. FELDER.** 2005. Review of the western Atlantic Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) with new records, systematic observations, and comments on biogeography. *Caribbean Journal of Science*, **41**(3): 544-582.
- ROFF, D. A.** 1992. *The Evolution of Life Histories; Theory and Analysis* (New York: Chapman and Hall), 535 p.
- SANZ, A.** 1987. Biología de *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Natantia: Palaemonidae) en las costas del Mediterráneo Occidental. *Investigaciones Pesqueras*, Burjasot, **51**(Supl.1):177-187.
- SASTRY, A. N.** 1983. Ecological aspects of reproduction, In: W. B. Vernberg (ed.) *The Biology of Crustacea: Environment Adaptations 8*, New York: Academic Press, 179–270 p.
- SCAICO, M. A.** 1992. Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea: Decapoda) de um acude do nordeste brasileiro. *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, **19**: 89-96.
- SCHMITT, W. L.** 1924. Bijdragen tot de Kennis der Fauna von Curaçao. Resultaten eener reis van Dr. C. J. van der Horst in 1920. The macruran, anomuran and stomatopod Crustacea. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **23**: 61-81.
- SCHRAM, S. I.** 1986. *Crustacea*, Oxford University Press, New Cork, 606 p.
- SECRETARÍA DE MARINA.** 2007. Tablas numéricas de predicción de mareas. Dirección General Adjunta de Oceanografía, Hidrografía y Meteorología, Dirección General de Investigación y Desarrollo, Secretaría de Marina, México. 250 p.
- SHAKUNTALA, K.** 1977. The relation between body size and number of eggs in the freshwater prawn, *Macrobrachium lamarrei* (H. Milne Edwards) (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, **33**(1): 17-22.



- SHENOY, S., y K. N. SANKOLLI.** 1973. Larval development of a porcellanid crab *Pachycheles natalensis* (Krauss) (Decapoda, Anomura). *Journal of the Marine Biological Association of India*. **15**:545–555.
- SOMERS, K. M.** 1991. Characterizing size-specific fecundity in crustaceans. In: F.R. Schram (ed.). Crustacean egg production. A. A. Balkema, Rotterdam. *Crustacean Issues*, **7**: 357-378.
- STEARNS, S. C.** 1992. The Evolution of Life Histories (Oxford: Oxford University Press), 249 p.
- STECHEY, D. y SOMERS.** 1995. Potential, realized, and actual fecundity in the crayfish *Orconectes imunis* from southwestern Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, **73**: 672-677.
- STIMPSON, W.** 1858. Prodromus descriptionis animalium evertibratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Amonura. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **10**: 225-252.
- STURGES, W. y J. P. BLAHA.** 1976. A western boundary current in the Gulf of Mexico. *Science*, **192**: 367-369.
- SUTHERLAND, W. J.** 1988. The heritability of migration. *Nature*. **334**: 471-472.
- THORSON, G.** 1936. The larval development, growth and metabolism or arctic marine invertebrates, compared with those of the other seas. *Meddr. Gronland*, **100**: 1-155.
- THORSON, G.** 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **25**: 1-45.
- THORSON, G.** 1961. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. In: Sears, M., Editor, 1961. *Oceanography* **67 (1)**, the american association for the advancement of science, Washington, D.C. 455–474 p.



- ULLOA, R. y S. PALMA.** 1998. Distribución larval de *Petrolisthes violaceus*, *P. laevigatus* y *Allopetrolisthes angulosus* en el plancton de la bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, **33**(1): 125-138.
- VERMA, S. P., A. SALAZAR-V., J. F. W. NEGENDANK, M. MILÁN, I. NAVARRO-L. y T. BESCH.** 1993. Características petrográficas y geoquímicas de elementos mayores del Campo Volcánico de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Geofísica Internacional*, **32** (2): 237-248.
- VERNBERG, F. J.** 1962. Comparative physiology: latitudinal effects on physiological properties of animal populations. *Annual Review of Physiology*, **24**: 517-546.
- VILLALEJO-FUERTE, M., B. P. CEBALLOS-VÁZQUEZ, M. ARELLANO-MARTÍNEZ y F. GARCÍA-DOMINGUEZ.** 1999. Fecundity of the velvet spider crab *Stenocionops ovata* (Bell, 1835) (Brachyura: Majidae) in the Gulf of California, México. *Journal of Shellfish Research*, **18**(1): 181-183.
- VILLALOBOS. J. L.,** 1998. Taxonomía de los Crustáceos con énfasis en el orden Decapoda. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. ECOSUR. CONACYT. ITCH. 44p.
- WALSH, C. J.** 1993. Larval development of *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (Decapoda: Caridea: Atyidae), reared in the laboratory, with comparisons of fecundity and egg larval size between estuarine and riverine environments. *Journal of Crustacean Biology*, **13**: 456-480.
- WEHRTMANN, I., L. ALBORNOZ, D. VÉLIZ Y L. PARDO.** 1996. Early developmental stages, including the first crab, of *Allopetrolisthes angulosus* (Decapoda: Amonura: Porcellanidae) from Chile, reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*, **16**(4): 730-747.
- WERDING, B.** 1977. Los porcelánidos (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) de la región de Santa Marta, Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*. **9**: 173-214.
- WERDING, B.** 1978. Los porcelánidos (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) de la región de Acandí (Golfo de Urabá), con algunos encuentros nuevos de la región de Santa Marta (Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*, **10**: 213-221.



- WERDING, B.** 1984. Porcelánidos (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) de la Isla de Providencia, Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*, **14**: 3-16.
- WERDING, B.** 1986. Die Gattung *Neopisosoma* Haig, 1960 im tropischen Westatlantik mit der Beschreibubg von *Neopisosoma neglectum* spec. nov. und *Neopisosoma orientale* spec. nov. (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). *Zoologische Mededelingen*, **16**(11): 159-179.
- WERDING, B. y H. G. MÜLLER.** 1990. Larval development of *Neopisosoma neglectum* Werding, 1986 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Helgoländer Meeresunters*, **44**: 363-374.
- WERDING, B., A. HILLER y B. MISOF.** 2001. Evidence of paraphyly in the neotropical Porcellanid genus *Neopisosoma* (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) based on molecular characters. *Hydrobiologia*, **449**: 105-110.
- WERDING, B., A. HILLER y R. LEMAITRE.** 2003. Geographic and depth distributional patterns of western Atlantic Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura), with an updated list of species. *Memoirs of Museum Victoria*, **60**(1): 79-85.
- YAQOOB, M.** 1979. Larval Development of *Pachycheles Tomentosus* (Henderson) (Anomura, Porcellanidae) with Descriptire Remarks on the Adults from Karachi Water. (Northern Arabian Sea.) *Pakistan Journal of Zoology*, **2**(1): 29-42.

