



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Aspectos ecológicos de los camarones fantasma de la  
familia Callinassidae (Decapoda: Axiidea) en la laguna  
de Sontecomapan, Veracruz, México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I O L O G O**

**P R E S E N T A:**

**Gustavo Olivares Casillas**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**Doctor Fernando Alvarez Noguera**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX, 2016**



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.

## **Hoja de datos del jurado**

### **1. Datos del alumno**

Olivares  
Casillas  
Gustavo  
70214492  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
307280321

### **2. Datos del tutor**

Dr  
Fernando  
Alvarez  
Noguera

### **3. Datos del sinodal 1**

Dr  
José Luis  
Villalobos  
Hiriart

### **4. Datos del sinodal 2**

Dr  
Benjamín  
Quiroz  
Martínez

### **5. Datos del sinodal 3**

Dr  
Carlos Salvador  
Pedraza  
Lara

### **6.- Datos del sinodal 4**

M en C  
José Luis  
Bortolini  
Rosales

### **7.- Datos del trabajo escrito**

Aspectos ecológicos de los camarones fantasma de la familia Callianassidae (Decapoda: Axiidea) en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México.

67 p.  
2016

*Hay vida en la Tierra para llenar cincuenta planetas... plantas, animales,  
gente, hongos, virus... todos dando empujones para hacerse hueco.  
Apoyándose en los demás. Alimentándose de los demás... conectados.*

*K-PAX*

## **Agradecimientos**

*A la Universidad Nacional Autónoma de México, por abrirme sus puertas y proporcionarme las herramientas necesarias en mi formación profesional.*

*Al Dr. Fernando Alvarez Noguera por permitirme realizar este trabajo dentro de la Colección Nacional de Crustáceos. Agradezco haberme permitido ser parte del equipo de trabajo, dentro y fuera del laboratorio, al espacio y recursos ofrecidos, comentarios y sugerencias dadas, así como su paciencia y buen humor que lo caracterizan.*

*Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart por toda la ayuda brindada durante el desarrollo de mi tesis. Por auxiliarme en mis constantes dudas, y agradezco además, por su gran amistad dentro del laboratorio.*

*Al Dr. Rafael Robles Reyes por la orientación ofrecida, la ayuda y observaciones brindadas en mi tesis.*

*A mis sinodales, al Dr. Benjamín Quiroz Martínez, al Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara, y al M. en C. José Luis Bortolini Rosales, por sus observaciones, comentarios, correcciones y sugerencias aportadas durante el trabajo realizado.*

## Dedicatorias

*A mi madre, Rosa Casillas, por todo su apoyo, amor y confianza brindada desde que inicie mi carrera. Por darme la oportunidad de estudiar lo que me apasiona. Gracias mamá, por estar siempre detrás de mí, por tu paciencia y por tu compañía. Quiero que sepas que estas siempre conmigo. Y que siempre has sido, y serás, una inspiración para mí, por todo el coraje y entrega que demuestras día a día*

*Agradezco a mi Padre, Abundio Olivares, por estar siempre al pendiente de mí, a pesar de la distancia. Gracias por tu apoyo, amor y comprensión durante mi formación profesional.*

*A mi hermano, Andrés Olivares, por estar siempre a mi lado. Gracias por tu amistad y los buenos momentos compartidos. Y a pesar de que no siempre tengamos el mismo punto de vista, sé que estaremos juntos apoyándonos.*

*A mi hermana, Claudia Sánchez, junto a mis sobrinas y sobrino, Jocelyn, Fernanda y Alexis, por estar siempre conmigo y ser parte de mi familia, por su compañía y felicidad que nos contagia.*

*A todo el equipo del laboratorio, Janet, Ia, Rachel, Adonis, Eric, Sharif, Leo, Viri, Faby, Juan, Betel, Chavita, Lupita, Sergio, Olinka, Manuel, Ale, Lalo, por su amistad desde que inicie mi proyecto de tesis, por las risas, y momentos agradables compartidos durante este lapso de tiempo.*

*A mis amigos dentro y fuera de la carrera. A Gilberto por ser mi compadre y amigo desde hace muchos años. A mis amigos de carrera, Janet, Ia y Miguel por su amistad tan singular y disparatada.*

*A Magali, por ser mi compañera, amiga, y complementación en la vida. Gracias por todo tu amor y sinceridad, por tu apoyo incondicional, y la felicidad que me das cada día. Significas para mí, más de lo que te imaginas.*

# Índice

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Justificación.....	8
Antecedentes.....	9
Objetivos.....	12
Área de estudio.....	12
Materiales y método.....	15
Trabajo de campo.....	15
Trabajo de laboratorio.....	16
Resultados.....	18
Clasificación taxonómica.....	19
Densidad estacional.....	22
Proporción sexual.....	23
Distribución de tallas.....	24
Madurez sexual.....	37
Estructura poblacional.....	38
Fecundidad.....	40
Distribución espacial.....	41
Discusión.....	44
Conclusiones.....	58
Literatura citada.....	60

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Morfología externa de un callianásido. Vista dorsal y vista lateral.....	3
<b>Figura 2.</b> Área de estudio localizada en la barra de Sontecomapan, Veracruz, México. Coordenadas 18° 33' 22.27" N y 94° 59' 31.81" O. Tomado y modificado de Aké-Castillo y Vázquez (2011).....	14
<b>Figura 3.</b> Morfología externa de un macho de <i>Lepidophthalmus manningi</i> .....	20
<b>Figura 4.</b> Morfología externa de un macho de <i>Callichirus major</i> .....	21
<b>Figura 5.</b> Abundancia estacional durante los años 2013 y 2014 para las poblacionales de <i>L. manningi</i> y <i>C. major</i> .....	22
<b>Figura 6.</b> Abundancia estacional durante los años 2013 y 2014 en machos y hembras de <i>L. manningi</i> .....	24
<b>Figura 7.</b> Distribución de tallas para longitud del cefalotórax (LC) en <i>L. manningi</i> durante todo el estudio.....	25
<b>Figura 8.</b> Distribución de tallas para altura de la quela (AQ) en <i>L. manningi</i> durante todo el estudio.....	25
<b>Figura 9.</b> Distribución de tallas para longitud de la quela (LQ) en <i>L. manningi</i> durante todo el estudio.....	26
<b>Figura 10.</b> Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable longitud del cefalotórax (LC) en cada muestreo poblacional de <i>L. manningi</i> .....	29
<b>Figura 11.</b> Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable longitud de la quela (LQUELA) en cada muestreo poblacional de <i>L. manningi</i> .....	30
<b>Figura 12.</b> Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable altura de la quela (AQUELA) en cada muestreo poblacional de <i>L. manningi</i> .....	31
<b>Figura 13.</b> . Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en toda la población de <i>L. manningi</i> .....	32
<b>Figura 14.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en toda la población de <i>L. manningi</i> .....	33

<b>Figura 15.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y la altura de la quela (AQ) en toda la población de <i>L. manningi</i> .....	33
<b>Figura 16.</b> Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en machos de <i>L. manningi</i> .....	34
<b>Figura 17.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en machos de <i>L. manningi</i> .....	34
<b>Figura 18.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y la altura de la quela (AQ) en machos de <i>L. manningi</i> .....	35
<b>Figura 19.</b> Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en hembras de <i>L. manningi</i> .....	35
<b>Figura 20.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en hembras de <i>L. manningi</i> .....	36
<b>Figura 21.</b> Relación entre longitud del caparazón (LC) y altura de la quela (AQ) en hembras de <i>L. manningi</i> .....	36
<b>Figura 22.</b> Relación entre longitud del cefalotórax (LC) y longitud de la quela mayor (LQ) en machos, hembras y juveniles de <i>L. manningi</i> durante todo el estudio. Las rectas indican la tendencia de crecimiento para cada grupo.....	37
<b>Figura 23.</b> Estructura poblacional de <i>L. manningi</i> representada en porcentajes totales durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz.....	38
<b>Figura 24.</b> Proporciones estacionales para adultos y juveniles durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz.....	39
<b>Figura 25.</b> Frecuencia de hembras ovígeras (HO) y hembras no ovígeras (HNO) de <i>Lepidophthalmus manningi</i> durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz..	40
<b>Figura 26.</b> Abundancia de individuos y madrigueras a lo largo de la porción de concentración de callianásidos ( <i>L. manningi</i> ) por cuadrante (2 metros por cuadrante) en la barra de Sontecomapan, Veracruz.....	42
<b>Figura 27.</b> Área de captura de callianásidos delimitada por dos extremos colindantes, desarrollo del manglar hacia dentro de la laguna y zona de lanchas de pesca (arriba).....	43

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.</b> Clasificación taxonómica de las dos especies de callianásidos según Ahyong (2011).....	19
<b>Tabla 2.</b> Número de individuos (n), proporción sexual (M/H), test de $X^2$ y probabilidad para la especie <i>L. manningi</i> .....	23
<b>Tabla 3.</b> Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en la especie <i>Lepidophthalmus manningi</i> .....	27
<b>Tabla 4.</b> Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en machos de <i>Lepidophthalmus manningi</i> .....	27
<b>Tabla 5.</b> Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en hembras de <i>Lepidophthalmus manningi</i> .....	28
<b>Tabla 6.</b> Número de individuos (n), proporción adulto/juvenil (A/J), prueba de $X^2$ y probabilidad para la especie <i>L. manningi</i> .....	39
<b>Tabla 7.</b> Mes y temporada de captura, longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ), longitud de la quela (LQ), número de huevos (N° H), volumen del huevo (VH), volumen de la masa de huevos (VMH) y estadio de los huevos en cada hembra ovígera de <i>L. manningi</i> .....	41

## RESUMEN

Recientemente, se ha estudiado la importancia que desempeñan los camarones fantasma como bioturbadores del suelo dentro de las comunidades infaunales a nivel bentónico intermareal y somero submareal. A pesar de esto, diversas cuestiones acerca de la historia de vida en estos decápodos siguen siendo un misterio. El presente estudio describe la estructura poblacional, proporción sexual, madurez sexual, fecundidad y distribución espacial de una población del camarón fantasma, *Lepidophthalmus manningi*. Las colectas fueron realizadas en 6 muestreos, entre febrero del 2013 y febrero del 2014, a lo largo de la playa arenosa, "La barra de Sontecomapan", perteneciente a la laguna del mismo nombre, al sureste del estado de Veracruz, México. Durante el estudio, la densidad total colectada fue de 104 individuos, una proporción muy por debajo de los reportado en otros trabajos realizados para especies del género *Lepidophthalmus*. La proporción sexual no vario significativamente de 1:1. La talla mínima y máxima obtenida en machos para la longitud del cefalotórax (LC) fue 2.7 y 10.4 cm, mientras que en las hembras fue de 2.4 y 8.3 cm. La madurez sexual obtenida en machos fue de 1.2 cm (LC) y 1.3 cm (LC) para hembras. Los juveniles, así como los machos adultos tuvieron un crecimiento alométrico positivo; A diferencia de las hembras adultas que presentaron un crecimiento alométrico negativo. La estructura poblacional estuvo compuesta en su mayoría por adultos, con excepción de febrero, cuando los juveniles prevalecieron. Únicamente se presentaron hembras ovígeras entre febrero y mayo, lo que indica una época reproductiva estacional, y no continua. La fecundidad promedio y el volumen del huevo reportado (386 y 0.972) no variaron significativamente de otras especies del género; Indicando una estrategia reproductiva de tipo K, produciendo menos huevos con mayor resistencia a la desecación. Una posible época de reclutamiento fue observada en febrero, después de la temporada de "nortes", cuando las madrigueras pierden su recubrimiento. Estos resultados se pueden entender como una sincronización biológica para esta población, en cuanto a temporadas de reclutamiento y reproducción, en relación a los factores ambientales que se presentan en la laguna de Sontecomapan. La distribución espacial observada se interpreta como una reducción local en la distribución de esta población, debido a factores físicos provocados por efecto antropogénico.

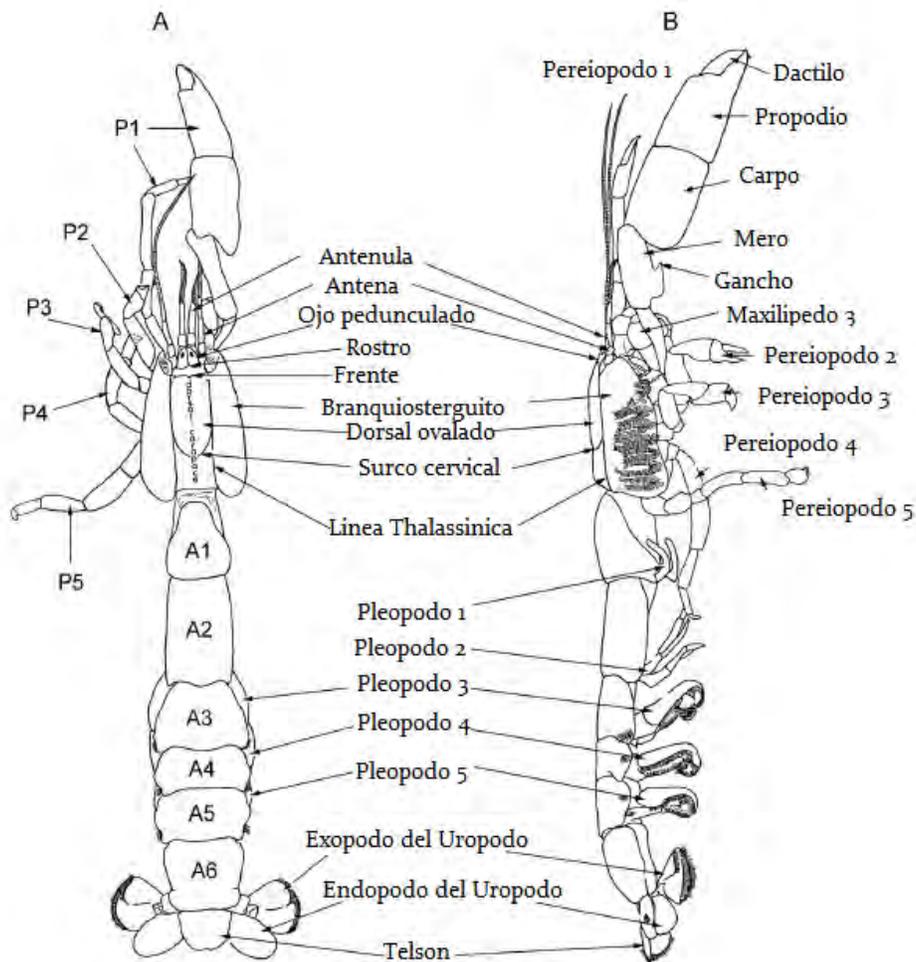
## Introducción

### Generalidades

Los llamados camarones fantasma se encuentran contenidos en dos grandes infraórdenes, Axiidea y Gebiidea (Robles *et al.*, 2009), antes se clasificaban dentro de un solo infraorden conocido como Thalassinidea (Latreille, 1831). Actualmente, en la organización taxonómica de estos decápodos al nivel de superfamilias para el infraorden Axiidea se incluyen Axioidea (Huxley, 1879), y Callianassoidea (Dana, 1852), y el infraorden Gebiidea se divide en una superfamilia Thalassinioidea Latreille, 1831 y cuatro familias Axianasiidae (Schmitt, 1924), Laomediidae (Borradaile, 1903), Thalassinidae (Latreille, 1831) y Upogebiidae (Borradaile, 1903) (Heard *et al.*, 2007; De Grave *et al.*, 2009; Ahyong *et al.*, 2011). Su distribución horizontal parte de la zona intermareal y submareal somero hasta profundidades superiores a 2,500 m, principalmente en sustratos suaves como arena, lodo o arcilla, aunque también se les encuentra en fondos más duros como los carbonatados, donde existen arrecifes de coral, o de arena y rocas, como en las costas rocosas. Esta variedad de sustratos les permite abarcar una amplia gama de hábitats marinos desde estuarios, arrecifes de coral, lagunas costeras y desembocaduras de ríos en gran parte del mundo (Griffis y Suchanek, 1991; Nickell y Atkinson, 1995; Dworschak *et al.*, 2000; Contessa y Bird, 2004; Kneer, 2006; Kubo *et al.*, 2006; Heard *et al.*, 2007; Hernáez y Wehrtmann, 2007). Estos decápodos poseen un cuerpo flexible y alargado, con una forma que asemeja ser cilíndrica. Esta anatomía se encuentra suavemente esclerotizada en los miembros pertenecientes a Callianassoidea y Thalassinioidea, y en un mayor grado en Axioidea; apéndices bucales adaptados para la alimentación, un par de quelípedos principales, fuerte y grande, seguido de cuatro pares de pereópodos, que también pueden estar quelados, para la locomoción y la construcción de madrigueras; pleópodos prolongados y setosos generalmente para la creación de corrientes de agua, y grandes urópodos que junto con el telson son usados para el sellado de sus madrigueras (Poore, 1997; Bishop y Williams, 2005; Heard *et al.*, 2007) (Figura 1).

Los camarones fantasma dependen de la autoconstrucción de madrigueras para cubrir una amplia variedad de necesidades, incluidas: refugio contra los depredadores,

protección contra condiciones ambientales adversas, un sitio seguro durante el proceso de muda, apareamiento, asentamiento de las larvas, desarrollo y alimentación (Griffis y Suchanek, 1991; Felder, 2001; Abed-Navandi y Dworschak, 2005a; Abed-Navandi *et al.*, 2005b; Heard *et al.*, 2007). Tales refugios se encuentran vinculados a la superficie por medio de dos conexiones, una inhalante y otra exhalante, por las cuales pueden bombear agua y granos de sustrato a través del movimiento de sus pleópodos especialmente modificados. En algunas ocasiones se forman montículos en la parte exterior de la entrada, dando la apariencia del cráter de un volcán (Kneer, 2006). Las madrigueras son



**Figura 1.** Morfología externa de un callianásido. Vista dorsal (izquierda) y vista lateral (derecha). Tomado y modificado de Heard *et al.* (2007).

diversas en tamaño y forma, desde simples "Y", túneles en "U" o sistemas mucho más elaborados con ramificación en túneles y cámaras (Griffis y Suchanek, 1991; Ziebis, 1996; Heard *et al.*, 2007). Se cree que existe una importante relación entre la arquitectura de estas madrigueras y el comportamiento alimenticio de cada especie de camarón fantasma.

## **Ecología**

Actualmente la ecología marina ha resaltado la importancia de estos crustáceos debido a la actividad que desarrollan como bioturbadores dentro del suelo fabricando madrigueras (Nickell y Atkinson, 1995; Nates y Felder, 1998, 1999; Dworschak, 2000; Felder, 2001; Contessa y Bird, 2004; Abed-Navandi y Dworschak, 2005a; Abed-Navandi *et al.*, 2005b; Dworschak *et al.*, 2006; Alves y Brossi-Garcia, 2007; Botter-Carvalho *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2012). Por medio de la alteración de los estratos, estos camarones de madriguera son capaces de excavar a través de varios centímetros (o metros) los depósitos sedimentarios en ambientes fangosos, ventilando, fertilizando, reduciendo los niveles de contaminantes, promoviendo el crecimiento y la actividad de los microorganismos, y además, favoreciendo la porosidad y el ciclo de nutrientes dentro del suelo (Nates y Felder, 1998, 1999; Felder, 2001; Contessa y Bird, 2004; Alves y Brossi, 2007; Hernández *et al.*, 2012). Dicha capacidad de bioturbación abarca muchos efectos, por ejemplo: Kristensen *et al.* (2012), definen a semejante actividad como todos los procesos de transporte que realizan los animales que, de manera directa o indirecta, afectan las matrices de los sedimentos; estos procesos incluyen tanto la reelaboración de partículas del sustrato y la ventilación de las madrigueras en las que se encuentran los organismos; El primer proceso implica el desplazamiento de la fauna y biomezcla de partículas, construcción y mantenimiento de las galerías, así como la ingestión y la defecación de las partículas. No todos los procesos dan lugar a una biomezcla homogénea debido a mecanismos tales como la clasificación de las partículas durante la alimentación, los sitios de deposición de heces y a la formación de tubos o galerías que puedan crear zonas de sedimentos con diferente granulometría, porosidad y contenido de materia orgánica. Por

otra parte, la ventilación también llamada bioirrigación se produce cuando los animales “limpian” el sustrato en el que se encuentran con agua suprayacente, para fines de respiración y alimentación, donde además se permite la entrada de oxígeno a zonas en condiciones anóxicas (Ziebis *et al.*, 1996; Contessa y Bird, 2004; Kristensen *et al.*, 2012). Se ha observado que algunas especies de la familia Callianassidae llevan a cabo el proceso de biofiltración, este mecanismo les permite el control de compuestos volátiles orgánicos e inorgánicos presentes en fase gaseosa dispersa generada durante el proceso de bioturbación. Así mismo, les proporciona alimento que los mantiene en sus hogares subterráneos por largos periodos (Ziebis *et al.*, 1996; Contessa y Bird, 2004; Abed-Navandi y Dworschak, 2005a; Abed-Navandi *et al.*, 2005b; Dworschak *et al.*, 2006; Heard *et al.*, 2007).

### **Asociaciones**

Toda la modificación del subsuelo realizada por los camarones fantasma conlleva a la formación de micro-hábitats, lo que a su vez genera relaciones de comensalismo con la macro fauna (Ross, 1983; Dworschak y Coelho, 1999; Dworschak, 2000; Contessa y Bird, 2004; Botter-Carvalho *et al.*, 2007). Estos camarones se encuentran regularmente acompañados por poliquetos u otros crustáceos como alfeídos, copépodos y pinnothéridos. Aunque también se han encontrado múltiples relaciones con peces y bivalvos (Ross, 1983; Dworschak, 2000). En algunos casos se han descubierto múltiples relaciones de simbiosis, a veces simultáneas, dentro de las madrigueras. Por ejemplo, la especie *Upogebia pugettensis* (Dana, 1852) comparte su madriguera con el pinnothérido *Scleroplax granulata* (Rathbun, 1894), con bivalvos de los géneros *Pseudopythina* y *Hesperonoe*, y se han registrado relaciones con copépodos, ascidias, en algunas ocasiones con el góbido errante, *Clevelandia ios* (Jordan y Gilbert, 1882) (Ross, 1983). Entre las relaciones más interesantes que forman, se destaca la interacción con los camarones alfeídos (Ríos y Carvacho, 1983; Campos *et al.*, 1995; Dworschak y Coelho, 1999; Dworschak, 2000; Anker *et al.*, 2001; Anker y Dworschak, 2004; Anker *et al.*, 2007), estos decápodos crípticos son constantemente encontrados en simbiosis dentro de las

madrigueras de los camarones fantasma. Muchos de estos alfeídos utilizan las madrigueras para efectuar distintas actividades como la comunicación interespecífica, protección contra depredadores y/o el medio exterior y la eusociabilidad (Anker *et al.*, 2006).

## **Reproducción**

Diversos aspectos de la biología reproductiva como la producción de huevos, son fundamentales para comprender y asegurar la renovación natural de las poblaciones en estos decápodos. Se sabe que la relación entre el número de huevos y el volumen del huevo determinan el mecanismo por el cual los crustáceos se adaptan y desarrollan en su medio (Hernández y Palma, 2003; Kubo *et al.*, 2006; Oyarzun *et al.*, 2010). La fecundidad permite entonces, estimar el estado reproductivo en que se encuentra una población y ésta se define como el número de huevos liberados por una hembra en un sólo proceso de desove o durante un periodo determinado de su ciclo de vida (Hernández y Palma, 2003) o como el número de huevos contenidos bajo el abdomen de las hembras (Hernández y Palma, 2003; Alves y Brossi-García, 2007). A su vez, el volumen del huevo es un indicador del contenido energético que es destinado al crecimiento del embrión (Oyarzun *et al.*, 2010). Cuando el embrión comienza a desarrollarse, el volumen del huevo va en aumento. Este volumen es dirigido por la membrana del embrión, la cual determina el grosor y resistencia por medio del balance entre fluidos internos y los factores físico-químicos externos. La membrana de los huevos es diferente en cada una de las especies debido a que se encuentran localizadas a diferentes presiones de desecación (Hernández y Palma, 2003).

Por otra parte, la energía invertida en la reproducción es descrita como el rendimiento reproductivo; tal valor varía considerablemente de manera inter e intraespecífica (Pianka, 1972; Hernández *et al.*, 2008), a este fenómeno se le adjudica que muchas hembras invierten alrededor del 10% de su peso corporal en la producción de huevos (Hernández *et al.*, 2008). En crustáceos carídeos se ha observado un incremento en la fecundidad a menores latitudes, estos valores han sido vinculados con una reducción

del volumen del huevo (Oyarzun *et al.*, 2010). Estos valores permiten conocer los mecanismos por los cuales las especies logran adaptarse a los cambios que se efectúan en su entorno durante las distintas épocas del año (Hernández y Palma, 2003). No obstante, el conocimiento acerca de su biología reproductiva es limitado principalmente por su estilo de vida fosorial, la dificultad para capturarlos y al poco estudio en torno a su ecología (Felder, 2001; Bilodeau *et al.*, 2005; Kubo *et al.*, 2006; Alves y Brossi, 2007; Hernández y Wehrtmann, 2007; Hernández *et al.*, 2008, 2012).

### **La familia Callianassidae**

Los individuos de la familia Callianassidae (Dana, 1852) son de los decápodos más comunes dentro del suelo en distintos ambientes marinos tropicales (Dworschak , 2000, 2006; Felder, 2001; Hernández *et al.*, 2012); últimamente han sido objeto de estudio debido a la percepción que se tiene de ellos como un potencial negativo en torno a la acuicultura de camarones peneidos de importancia comercial debido a la presencia de algunas especies en los cultivos (Felder y Manning, 1997; Nates y Felder, 1998; Nates *et al.*, 1999; Dworschak , 2000; Felder 2001, 2003; Hernández *et al.*, 2012). Los camarones fantasma del género *Lepidophthalmus* (Holmes, 1904) se han caracterizado principalmente por su papel dominante en los procesos ecosistémicos a lo largo de los trópicos americanos formando grandes agregaciones poblacionales dentro de las desembocaduras de ríos, lagunas costeras y estuarios oligohalinos (Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1999; Dworschak *et al.*, 2000a; Felder, 2001, 2003; Contessa y Bird, 2004; Abed-Navandi y Dworschak, 2005a). Este género ha desarrollado numerosas adaptaciones dentro de sus hábitats; por un lado, poseen una gran capacidad osmoreguladora que les ha permitido dominar ambientes de baja salinidad y por el otro, una singular tolerancia a la hipoxia en sedimentos con contenidos altamente orgánicos y en ocasiones sulfurosos (Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1999; Dworschak, 2000; Felder y Staton; 2000; Staton *et al.*, 2000; Felder, 2001, 2003).

En general, la historia de vida de los camarones fantasma no es totalmente clara (Ngoc-Ho, 1981; Griffis y Suchanek, 1991; Alves y Brossi-Garcia, 2007). Si bien la capacidad

de bioturbación ha favorecido a su asentamiento en distintos hábitats marinos, se ha demostrado que existen diferencias entre el número de estadios larvales dentro de las tres superfamilias (Felder, 2001; Kornienko *et al.*, 2015). Estas diferencias van desde un desarrollo directo, observado en *Upogebia savignyi* (Strahl, 1862), hasta uno dividido en ocho estadios, registrado para *Boasaxius princeps* (Boas, 1880) (Kornienko, 2015). Por su parte, los callianásidos han demostrado tener una gran variedad de estadios larvales, incluso dentro de un mismo género, poseen especies con desarrollo abreviado (de dos o tres estadios larvales zoea), desarrollo incompleto (cuatro estadios), inclusive especies con 5 o 6 estadios (Nates *et al.*, 1997; Kornienko *et al.*, 2015). En el caso del género *Lepidophthalmus*, se ha visto que presentan primordialmente un desarrollo abreviado. Esto les ha permitido, entre muchas otras cosas, la retención de larvas dentro de sus entornos acuáticos, una dispersión limitada, y la formación de grandes agregaciones poblacionales. Como consecuencia, el aislamiento y el endemismo restringido a zonas templadas-cálidas de los trópicos americanos ha generado una especiación regional del género (Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1997; Felder y Manning, 1998; Nates y Felder, 1999; Felder y Staton, 2000; Staton *et al.*, 2000; Felder, 2001, 2003; Botter-Carvalho *et al.*, 2007). Esto ha provocado que especies incluso las aun no registradas, sean propensas a la modificación de sus hábitats por medio de efectos antropogénicos en forma de maricultura, fabricación de puertos y desarrollo urbano (Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1997; Felder y Manning, 1998; Felder, 2001). De esta manera, urge comprender las dinámicas poblacionales, las relaciones sistemáticas, así como la diversidad, con el fin de evitar el aumento de especies invasoras en cultivos de camarones y reducir el potencial de extinción en este grupo (Nates *et al.*, 1997; Felder y Manning, 1998; Felder, 2001).

## **Justificación**

El presente trabajo tiene como finalidad aportar datos ecológicos sobre los camarones callianásidos que habitan en la barra de la laguna costera de Sontecomapan, Veracruz, ya que para poder establecer estrategias de conservación de las especies que

ahí se encuentran, es necesario contar con datos que indiquen cuál es el estado de las poblaciones, sus densidades y su distribución actual.

## **Antecedentes**

El conocimiento que se tiene de los camarones fantasma data de hace dos siglos, pero por lo común, los datos de su presencia en esos años fueron resultado de recolectas accidentales, debido a su estilo de vida. No fue hasta hace pocas décadas cuando el estudio de estos crustáceos se intensificó, gracias al desarrollo de métodos de captura más eficientes y a un paulatino incremento de la información sobre aspectos básicos en la preferencia de ciertos hábitats para su existencia. A lo largo de la introducción se ha venido haciendo referencia a una serie de citas sobre taxonomía, filogenia, biología, ecología, etología, etc., que se han realizado en los últimos años y que fueron de gran importancia en la construcción del marco teórico de esta tesis.

A pesar del gran incremento en las publicaciones sobre estos decápodos, su presencia en nuestro país ha sido escasamente documentada y la mayoría de los estudios que se han usado como fundamento en nuestra investigación, se han llevado a cabo en los Estados Unidos y algunas costas sudamericanas de Brasil, Colombia, Chile, entre otros. Particularmente en lo que se refiere a aspectos de ecología poblacional, se consultaron diversas publicaciones, de las cuales se considera que las siguientes, fueron de relevancia para la realización del presente trabajo:

Felder y Griffis (1994), realizaron un estudio poblacional de la especie *Lepidophthalmus louisianensis* en una playa pública al sur del estado de Mississippi, EUA. Reportaron una amplia distribución de callianásidos con fuertes fluctuaciones en la densidad relacionadas a cambios en el ambiente, principalmente en verano e invierno. Se observa una proporción sexual de 1:1, cohortes visibles y periodo de reclutamiento previo al periodo reproductivo por lo que se intuye un desarrollo ovárico y de larvas durante los meses posteriores a la época reproductiva.

Feldman *et al.* (1997), compararon las densidades de reclutamiento y asentamiento poblacional para el callianásido *Neotrypaea californiensis* en dos ambientes

diferentes, una marisma desnuda y un hábitat arenoso con depósitos de conchas de moluscos bivalvos dentro del estuario Grays Harbor en la zona costera de Washington, EUA.; estudiaron si las interacciones depredación-presa entre *N. californiensis* y el cangrejo *Cancer magister* tienen significancia en tales densidades, sus resultados indican que existe un mayor reclutamiento de larvas en zonas libres de competidores o pedacería de conchas, sumado a una preferencia de sedimentos blandos para el asentamiento y crecimiento de la población, la interacción depredador-presa con *C. magister* son significantes, pero no al grado de mortalidad, afectando el patrón de distribución en el asentamiento de las larvas de *N. californiensis*.

Nates *et al.* (1997), compararon el desarrollo larval de dos especies de callianásidos, *Lepidophthalmus sinuensis* de la costa caribeña de Colombia y *Lepidophthalmus louisianensis* perteneciente al Golfo de México. Describieron y esquematizaron un desarrollo abreviado en dos etapas larvales para ambas especies. Se hizo hincapié en que pasan por estas fases en un tiempo relativamente corto, de tres a cuatro días, en comparación a otras especies con el mismo tipo de desarrollo con periodos de tiempo más extendidos.

Nates y Felder (1998), analizaron los efectos que producen la formación de madrigueras y la bioturbación en los callianásidos *Lepidophthalmus sinuensis* y *L. bocourti*, dentro de cultivos de camarones peneidos. Se comprobó que tales efectos son negativos para el cultivo de camarones debido al rápido reclutamiento y desarrollo de los callianásidos, los cuales aprovechan los sustratos ricos en materia orgánica para asentarse y formar grandes agregaciones provocando movimientos verticales del sedimento, desplazamiento de competidores, agotamiento de oxígeno en la columna de agua, y la desestabilización de la estratificación redox.

Nates y Felder (1999), estudiaron la biología reproductiva del callianásido *Lepidophthalmus sinuensis*, una especie considerada plaga en cultivos de camarones peneidos en la costa caribeña de Colombia, mediante estudios de alometría y fecundidad. Su estudio reveló que el incremento en la salinidad es el principal inhibidor de la fecundidad en esta especie debido a sus fluctuaciones anuales la cual reduce el índice de

hembras ovígeras registradas a lo largo del estudio. La proporción sexual es dominada por hembras que duplica la proporción de machos. Indicaron que la comparación de longitud del cefalotórax y longitud de la quela son variables menos dependientes del desarrollo gonadal. La relación entre la longitud del cefalotórax y longitud de la quela revelo que juveniles y machos poseen un crecimiento alométrico positivo, mientras que las hembras tienden a un crecimiento alométrico negativo debido a una redirección de la energía a su desarrollo gonadal.

Tamaki y Harada (2005), estimaron la densidad poblacional para el callianásido *Nihonotrypaea harmandi* por medio de estaciones poblacionales previamente identificadas en forma de agujeros de madriguera en el sistema estuarino Ariake Sound, Japón. Sus estudios revelaron que las estacionales donde se halla la mayor concentración poblacional son aquellas con arena fina, las cuales permiten una mayor retención de larvas, que se reincorporan por reclutamiento a las poblaciones más cercanas.

Botter-Carvalho *et al.* (2007), describieron el ciclo reproductivo, el crecimiento y la mortalidad del camarón fantasma *Callichirus major*, una especie explotada como carnada en la pesca al noroeste de Brasil. El estudio indica que la sobrepesca afecta fuertemente la ecología de la especie, resultando en valores de talla, reproducción y tamaño de población por debajo de lo esperado, reclutamiento pobre de larvas y una alta mortalidad.

Hernández y Wehrtmann (2007), estudiaron la historia de vida del callianásido *Callichirus seilacheri* a través de un estudio de ecología de poblaciones al norte de Las Manchas, Chile. Destacan que esta especie puede haber sincronizado sus ciclos reproductivos, con los procesos físicos que intervienen con la morfodinámica de la playa. El pico reproductivo coincide con los procesos sedimentación que cubren las madrigueras, mientras que los procesos de erosión permiten tener todas las entradas y salidas libres para la liberación y la retención de las larvas durante el pico de reclutamiento, sin embargo, este periodo reproductivo se produjo durante la temporada de disminución de temperatura, lo cual se contradice con trabajos antes registrados para camarones fantasma en donde el incremento de la temperatura favorece la reproducción.

Hernández *et al.* (2012) llevaron a cabo un estudio de biología reproductiva con el callianásido *Lepidophthalmus bocourti* en la zona de manglares en Colorado de Abangares, Costa Rica. Su estudio refuta que la salinidad es un factor determinante, aún más que la temperatura, sobre la reproducción de los camarones fantasma. Aspecto también observado en trabajos realizados por Nates y Felder (1998) con el callianásido *Lepidophthalmus sinuensis*. Este estudio aporta más información con base en que los callianásidos adecuan su ciclo vida a los cambios ambientales de su área. *L. bocourti* se caracterizó por una reproducción estacional que ocurre cuando el nivel de la salinidad es menor. Así mismo, fue reportada una mayor fecundidad con respecto a otras especies de callianásidos, sin embargo los huevos presentaron un menor tamaño sugiriendo un desarrollo larval no abreviado.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Determinar la estructura poblacional y la distribución espacial de los camarones callianásidos que habitan en la barra de Sontecomapan, Veracruz.

### **Objetivos particulares**

- Identificar las especies de callianásidos que se encuentran en la barra de Sontecomapan.
- Describir la estructura poblacional de las especies encontradas por medio de distribución de tallas y el uso de varios índices ecológicos.
- Determinar la distribución espacial de madrigueras de las especies de callianásidos de la barra de Sontecomapan.

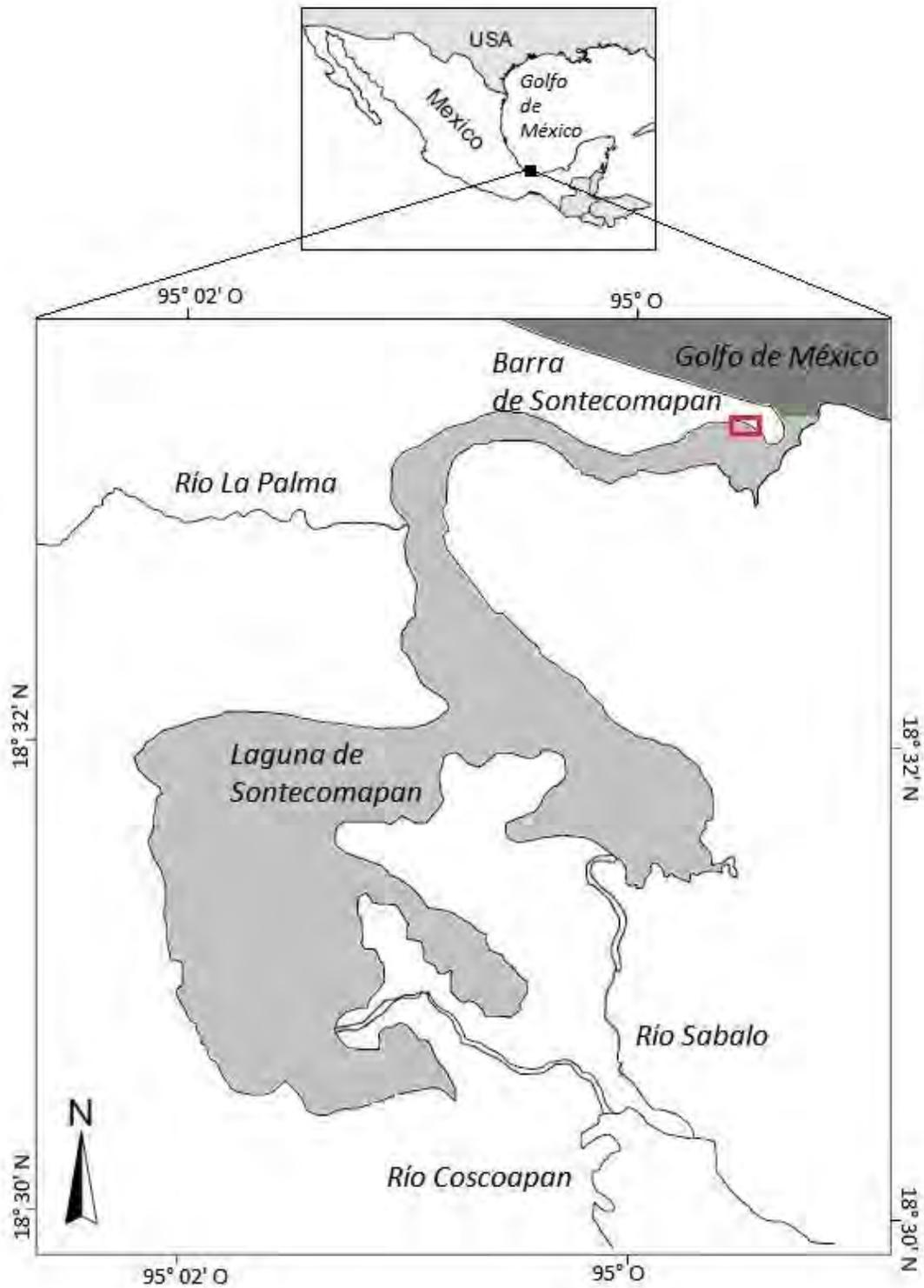
## **Área de estudio**

El estudio fue realizado en la barra arenosa de la laguna de Sontecomapan ubicada en el municipio de Catemaco, dentro de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Este

sistema lagunar está situado en la cuenca que se forma entre el volcán San Martín Tuxtla y la sierra de Santa Marta al suroeste de Veracruz. La vegetación está compuesta en su mayoría por manglar, aunque también es posible observar helechos y varias especies de orquídeas. Por su parte, la fauna está constituida por diversos mamíferos, aves y reptiles que habitan entre la vegetación; existe abundante fauna acuática donde se pueden encontrar peces, moluscos y crustáceos (García-Cubas y Reguero, 1995; Gómez, 2003; Morales y Suárez, 2010; Rodríguez-Varela *et al.*, 2010).

La fisiografía de la región forma parte de la planicie costera del Golfo de México y presenta una serie de cadenas montañosas de mediana altitud con pequeños valles y cuencas. La laguna posee una longitud aproximada de 6.8 km y 3 km de ancho, una superficie aproximada de 952 hectáreas y una profundidad promedio de dos metros. Sus aguas son salobres debido a la mezcla de los aportes continentales provenientes de la red fluvial de cinco ríos principales: Coxcoapan, Palma, Sabalo, Yohualtajapan y Chuniapan y a la concurrencia de agua marina que ingresa a través de un canal permanente con comunicación al mar, denominado la barra de Sontecomapan (Figura 2). Esta conexión se encuentra en la parte noroeste, donde se observa un derrame basáltico llamado "Roca Morro", además de una depresión que permite el depósito de materia orgánica (Gómez, 2003; Rodríguez-Varela *et al.*, 2010).

El clima de la región es cálido-húmedo, con una temperatura máxima promedio de 27.3 °C y una mínima de 21.5 °C, y una precipitación anual media de 4,500 mm. A pesar de que en la zona llueve todo el año, esta ha sido clasificada por temporadas: Una temporada "lluviosa" que va del mes de junio al mes septiembre, otra temporada considerada como de "nortes" entre los meses de septiembre y febrero que afectan a la región. La laguna, principalmente, es afectada por masas de aire frío y húmedo, que provocan decrementos en la temperatura hasta de 10 °C y una temporada de "secas" dentro de los meses de marzo y mayo, caracterizándose por las temperaturas más altas de la zona (EB Tuxtlas, 2014).



**Figura 2.** Área de estudio localizada en la barra de Sontecomapan, dentro de la laguna del mismo nombre en el estado de Veracruz, México. La zona de muestreo (rectángulo rojo) corresponde a las coordenadas 18° 33' 22.27" N y 94° 59' 31.81" O. Tomado y modificado de Aké-Castillo y Vázquez (2011).

## **Materiales y métodos**

### **Trabajo de campo**

El estudio fue realizado cerca (aprox. 300 m) de la barra que separa las aguas salobres del sistema lagunar del mar abierto, las capturas de camarones fantasma se efectuaron durante la marea baja entre febrero del 2013 y febrero del 2014, con un total de siete. (8 de febrero, 2013; 24 de mayo, 2013; 27 de agosto, 2013; 14 de noviembre, 2014; 2 de enero, 2014; 13 de febrero, 2014). Estos muestreos correspondieron a las diferentes temporadas climáticas que se presentan en la laguna de Sontecomapan. Seis muestreos fueron para determinar la estructura poblacional, la fecundidad y el ciclo reproductivo de los callianásidos, mientras que un muestreo extra durante junio permitió determinar la distribución espacial de estos decápodos a lo largo de la barra.

Los especímenes fueron buscados y capturados a lo largo de la orilla que posee dos extremos principales, uno que colinda con la zona de manglar que abre hacia dentro de la laguna y otro que corresponde a la zona de oleaje proveniente del mar abierto. Una vez identificadas las aberturas de las madrigueras, los ejemplares fueron extraídos aleatoriamente por medio de bombas de succión, conocidas como "*yabbie pump*". Esta herramienta de extracción permite obtener una porción cilíndrica de sustrato arenoso. En cada succión, el sustrato fue colocado en un tamiz, para ser revisado minuciosamente y con ello evitar la pérdida de algún ejemplar, así como de fauna acompañante. Una vez obtenidos los ejemplares, fueron colocados individualmente en bolsas de plástico con agua para su posterior traslado al laboratorio de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtles, del Instituto de Biología de la UNAM. Posteriormente, las muestras fueron fijadas en alcohol 70%. Adicionalmente a la colecta de los organismos, en cada muestreo y con una sonda multiparamétrica de la calidad del agua (YSI), fueron tomados datos fisicoquímicos del agua, en el área donde se efectuó la captura.

Durante el mes de junio fue determinada la distribución espacial de los callianásidos en la barra de Sontecomapan, para lo cual se utilizó un cuadrante de 1 m<sup>2</sup> que fue colocado sistemáticamente a lo largo de la zona intermareal de toda la barra con un metro de distancia para evitar sesgos y solapamiento de madrigueras. Se tomaron

datos como el número de individuos y de madrigueras por cada cuadrante. Así mismo, se consideró un área de distribución límite con base en la ausencia total de aberturas y/o individuos observados en la barra de Sontecomapan.

## **Trabajo de laboratorio**

### **Identificación**

Las muestras recolectadas fueron llevadas al laboratorio de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, UNAM. Ahí se procedió a la separación e identificación de los organismos al nivel taxonómico más bajo posible. La revisión morfológica de los ejemplares, se realizó con el auxilio de un microscopio estereoscopio de disección (Zeiss, Stemis DV4) y para la manipulación de las estructuras corporales se usaron pinzas de relojero y agujas de disección. Para la determinación taxonómica se siguieron las claves para el reconocimiento de géneros y especies de callianásidos publicadas por Manning y Felder (1986, 1991) y Felder y Staton (2000).

### **Sexado**

Todos los callianásidos fueron sexados a través de la revisión del dimorfismo sexual señalado en la ornamentación y tamaño de los quelípedos, forma y longitud del primer par de pleópodos y la posición de los gonoporos en las coxas de los pereiópodos (tercer par en las hembras y quinto en los machos). La variación en la proporción sexual fue analizada por medio de Chi cuadrada.

### **Distribución de tallas**

Por medio de un calibrador vernier, con precisión hasta décimas de mm, fueron registradas las siguientes variables morfométricas: Longitud del caparazón (LC), tomada sobre el margen dorsal medio del caparazón, desde el ápice del rostro hasta el área del margen posterior del cefalotórax; longitud de la quela mayor (LQ), tomada en posición lateral de la quela, desde la articulación del carpo-propodio hasta la punta del dácilo; y la altura de la quela mayor (AQ); también en vista lateral de la quela, longitud entre el

margen anterior e inferior de la parte anterior del propodio. A través de los valores de estas tres medidas (LC, AQ, LQ) se construyeron distribuciones de tallas en ambos sexos, para cada muestreo realizado. Las relaciones entre cada parámetro morfométrico (LC, AQ, LQ), fueron analizadas por medio de la regresión lineal,  $y=ax + b$ . Los parámetros  $a$  y  $b$  fueron calculados a través del método de mínimos cuadrados (Brante *et al.*, 2003; Hernández y Palma, 2003; Hamazaki *et al.*, 2006; Hernández y Wehrtmann, 2007; Hernández *et al.*, 2008; Oyarsun, 2010). Los especímenes con pérdidas o deformación de la quela mayor fueron excluidos del análisis.

### **Madurez sexual**

La maduración sexual o maduración morfológica fue estimada mediante la ecuación potencial  $y=ax^b$  (Hernández y Wehrtmann, 2007). Esta ecuación alométrica permite determinar patrones de crecimiento para obtener una constante de crecimiento “ $b$ ” (Somerton, 1980; Hernández y Wehrtmann, 2007); dado que esta constante permite determinar la relación en cuanto al incremento de una variable con respecto a otra, se han establecido parámetros para determinar el tipo de crecimiento en juveniles, hembras y machos. Un crecimiento isométrico, es decir, el crecimiento donde todos los componentes crecen de igual manera o uniforme, considera un valor de “ $b$ ” que se encuentra entre 0.90 y 1.10 cm. Por otro lado, un crecimiento alométrico, o crecimiento en el cual uno o varios componentes se desarrollan más que otros, toma un valor negativo de “ $b$ ” cuando se encuentra por debajo de 0.90 cm, mientras que un crecimiento alométrico positivo es cuando “ $b$ ” tiene un valor por encima de 1.10 cm (Kuris *et al.*, 1987; Pinheiro y Fransozo, 1993; Hernández y Wehrtmann, 2007).

### **Estructura poblacional**

Una vez obtenidas las proporciones sexuales y la madurez sexual, todos los ejemplares fueron clasificados en 4 categorías principales: juveniles (JU), machos (MA), hembras no ovígeras (HNO) y hembras ovígeras (HO).

## **Fecundidad**

A través de una balanza analítica de precisión 0.0001 g (Scientech, ZSP 250), se obtuvieron los pesos húmedos de cada hembra ovígera (HO). Posteriormente la masa ovígera fue separada de los pleópodos con agujas de disección, una vez separadas, la masa ovígera y las hembras fueron pesadas de manera independiente. En cada HO se contó el número total de huevos y el estado de desarrollo embrionario en cada masa ovígera que de acuerdo a Lardies y Wehrtmann (1990) y Peiró *et al.* (2014) fue clasificado en tres estadios: 1, huevos en fase inicial, esféricos o levemente ovalados, vitelo completo sin ninguna señal de formación de estructura y pigmentación ocular; 2, huevos esféricos u ovalados, reducción del vitelo a la mitad del huevo o menos de esta, presencia de mancha ocular y; 3, huevos ovalados, ausencia casi total del vitelo, embrión visible con o sin el abdomen fuera del huevo, ojos evidentes con pigmentación. Posteriormente, se eligieron 25 huevos por hembra de manera aleatoria y se midieron los diámetros mayor y menor a través de una reglilla en el ocular de un microscopio estereoscópico (Olympus, SZH10). Con estos valores y de acuerdo con Corey y Reid (1991), Hernández *et al.*, (2008), Oyarsun *et al.*, (2010) y Peiró *et al.* (2014), se obtuvo el volumen mediante la siguiente fórmula,  $V = \frac{1}{6} (\pi d_1^2 * d_2)$ ; donde  $d_1$  es diámetro mayor, y  $d_2$  el diámetro menor.

## **Distribución**

Los datos obtenidos por el método de cuadrantes, fueron representados en un gráfico lineal (Figura 27) para conocer el comportamiento de la distribución espacial de los callianásidos en la barra de Sontecomapan.

## **Resultados**

Durante el periodo de muestreo fueron recolectados 107 camarones fantasma pertenecientes a dos especies dentro de la familia Callianassidae (Tabla 1); 104 individuos correspondieron a la especie *Lepidophthalmus manningi* (Felder y Staton, 2000) (Figura 3), y tres restantes a la especie *Callichirus major* (Say, 1818) (Figura 4). Con excepción de

diciembre y enero donde no fue posible obtener datos fisico-químicos, el intervalo de temperatura varió de 23 a 30 °C y la salinidad osciló entre 21 y 28 ‰.

## Clasificación taxonómica

**Tabla 1.** Clasificación taxonómica de las dos especies de callianásidos según Ahyong (2011).

Subphylum Crustacea Brunnich (1772)

Clase Malacostraca Latreille (1802)

Orden Decapoda Latreille (1802)

Infraorden Axiidea Saint Laurent (1979)

Superfamilia Callianassoidea Dana (1852)

Familia Callianassidae Dana (1852)

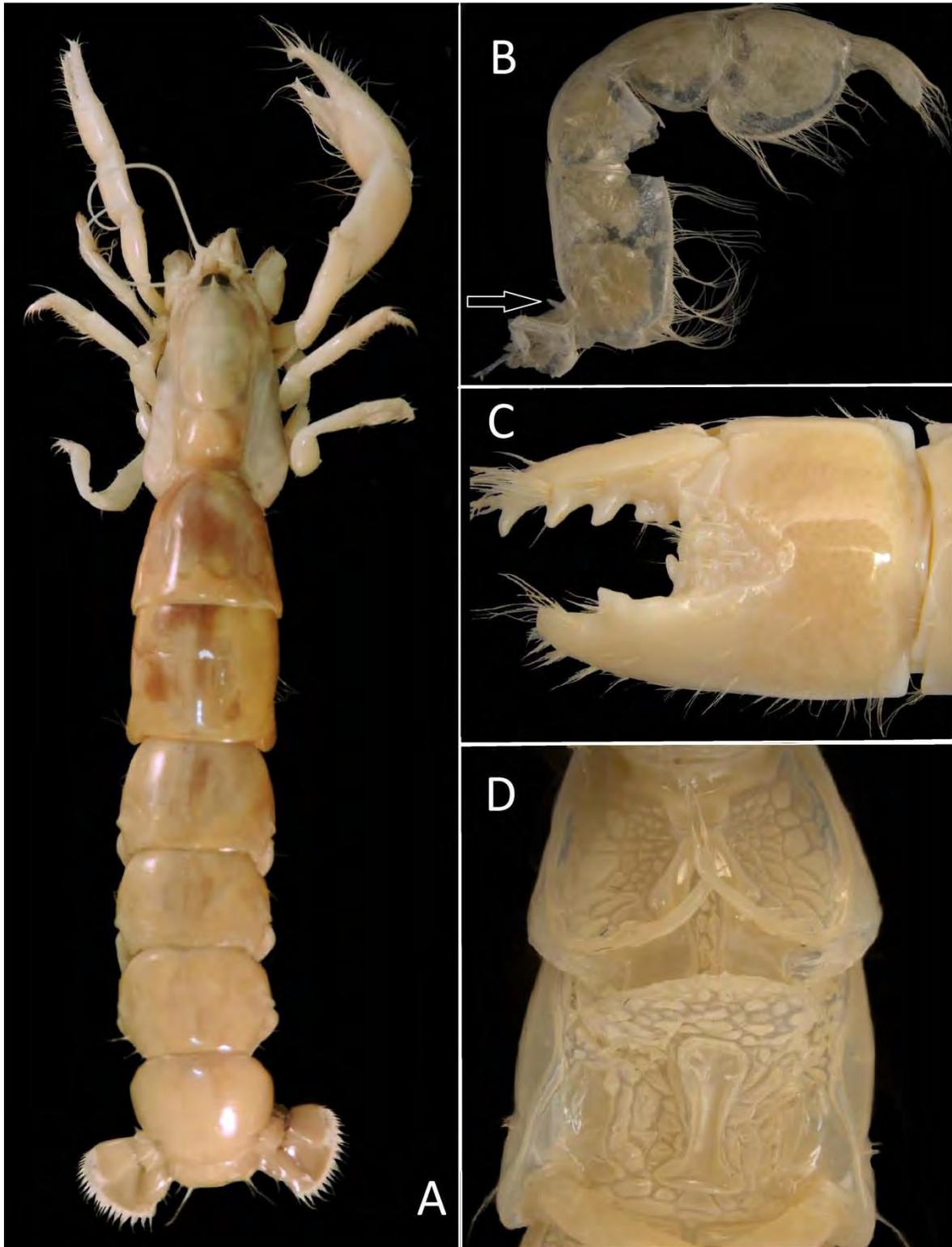
Subfamilia Callichirinae Manning y Felder (1991)

Género *Callichirus* Stimpson (1866)

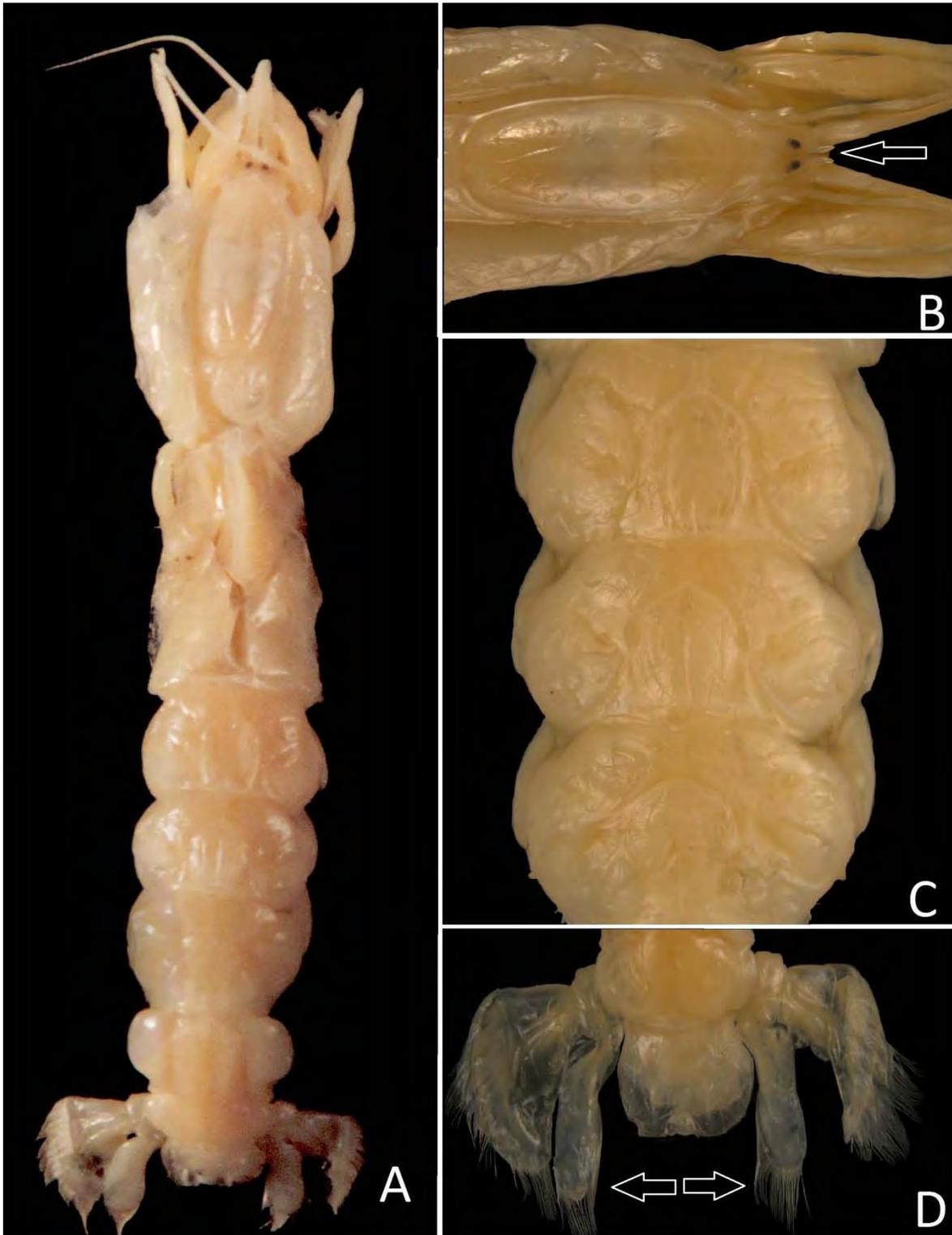
Especie *Callichirus major* Say (1818)

Género *Lepidophthalmus* Holmes (1904)

Especie *Lepidophthalmus manningi* Felder y Staton (2000)



**Figura 3.** Morfología externa de un macho de *Lepidophthalmus manningi*. A, vista dorsal; B, tercer maxilipedo con exópodo reducido; C, quela del primer pereiópodo con patrón de dentición en los bordes cortantes para la especie; D, vista dorsal del abdomen con patrón de escleritos anteriores de la especie.



**Figura 4.** Morfología externa de un macho juvenil de *Callichirus major*. A, vista dorsal; B, caparazón (con o) sin espina rostral; C, patrón marcado de surcos simétricos y glándulas integumentales visibles en la parte dorsal de los somitas 3-5 del abdomen; D, Telson redondeado con endópodos de los urópodos en forma de correa (strap-shaped) más largos que anchos.

## Densidad estacional

La densidad de *L. manningi* fue bastante variable durante los seis muestreos realizados. Los meses que presentaron la mayor concentración de callianásidos fueron agosto (2013) y febrero (2014), que se caracterizaron por lluvias sin nortes en los cuales se obtuvieron 33 individuos en cada una de las colectas; entre tanto, los meses con menor número de organismos fueron noviembre (2013) sin ningún ejemplar y enero (2014) con tan solo cinco organismos; estas dos fechas de muestreo ocurrieron durante el máximo de la temporada de nortes. Por otra parte, las capturas de *C. major* fueron escasas y sólo fueron realizadas en febrero y mayo del 2013 con un total de tres. Un ejemplar de esta especie fue encontrado lejos del área de concentración de callianásidos, el cual se hallaba en una zona de oleaje donde conecta la laguna con el mar (Figura 5).

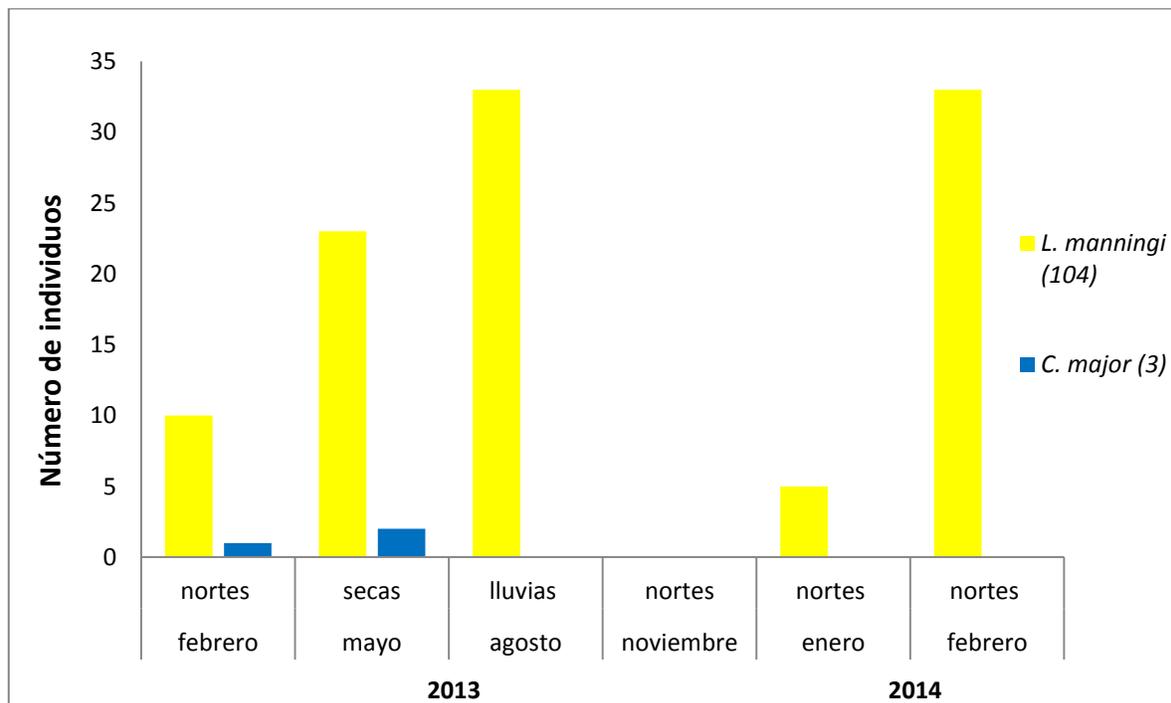


Figura 5. Abundancia estacional durante los años 2013 y 2014 para las poblaciones de *L. manningi* y *C. major* dentro de la barra de Sontecomapan, Veracruz, México.

## Proporción sexual

Para la especie *L. manningi* fueron analizados 104 individuos durante todo el periodo de colecta. La proporción sexual fue de 56 machos y 48 hembras, donde no hubo diferencia significativa de la proporción 1:1 ( $\chi^2 = 0.61$ ;  $p = 0.43$ ). Cabe mencionar que en el análisis de proporción sexual por fecha de colecta, en ninguno de los muestreos se observó diferencia significativa (Tabla 2) (Figura 6).

La proporción sexual en adultos fue de 38 machos y 27 hembras sin diferencia significativa ( $\chi^2 = 1.86$ ;  $p = 0.17$ ). Así mismo, la proporción sexual para juveniles fue de 18 machos y 21 hembras sin diferencia significativa ( $\chi^2 = 0.23$ ;  $p = 0.63$ ).

**Tabla 2.** Número de individuos (n), proporción sexual (M/H), test de  $\chi^2$  y probabilidad para la especie *L. manningi*.

	Fecha de colecta	n	Proporción sexual M/H	$\chi^2$	p
2013	febrero	10	7/3	1.600	0.206
	mayo	23	11/12	0.043	0.835
	agosto	33	20/13	1.485	0.223
	noviembre	0	-	-	-
2014	enero	5	3/2	0.200	0.655
	febrero	33	15/18	0.273	0.602
	total	104	56/48	0.615	0.433

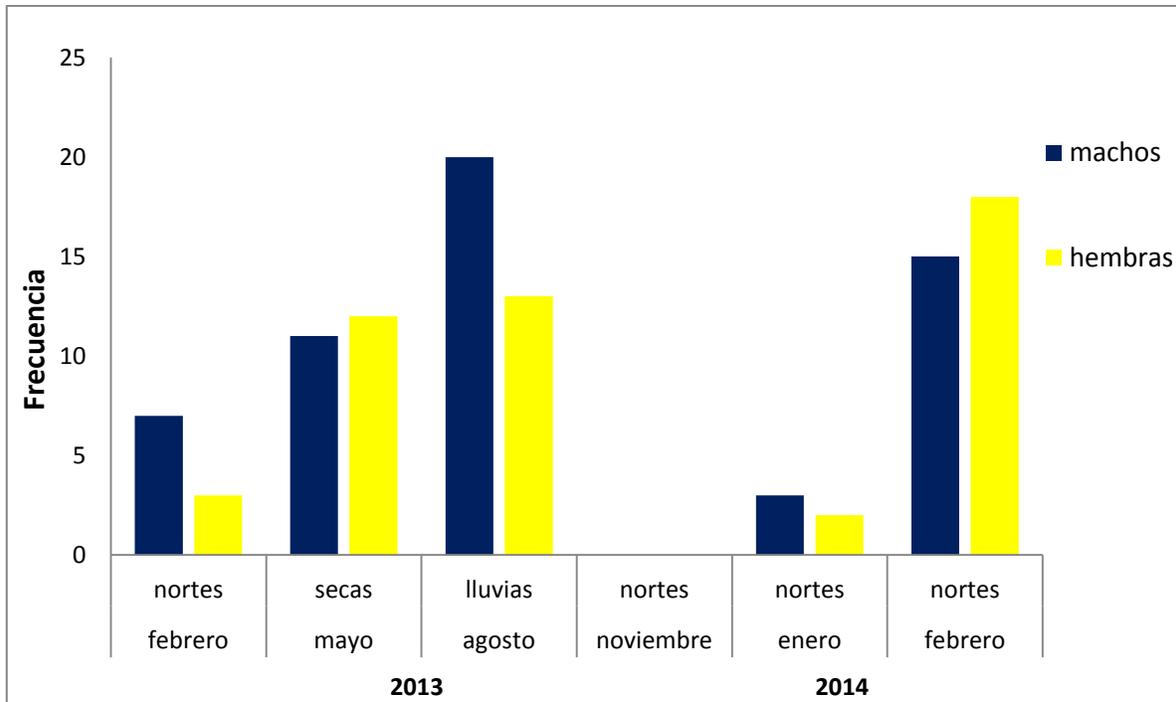
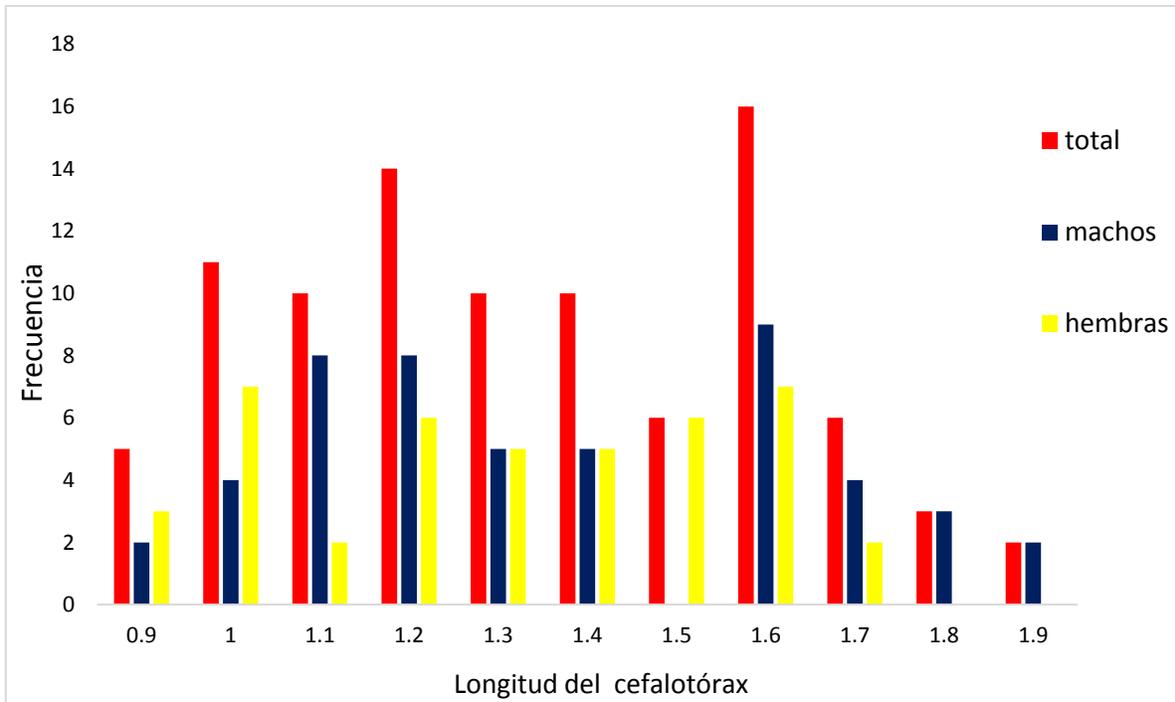


Figura 6. Abundancia estacional durante los años 2013 y 2014 en machos y hembras de *L. manningi*.

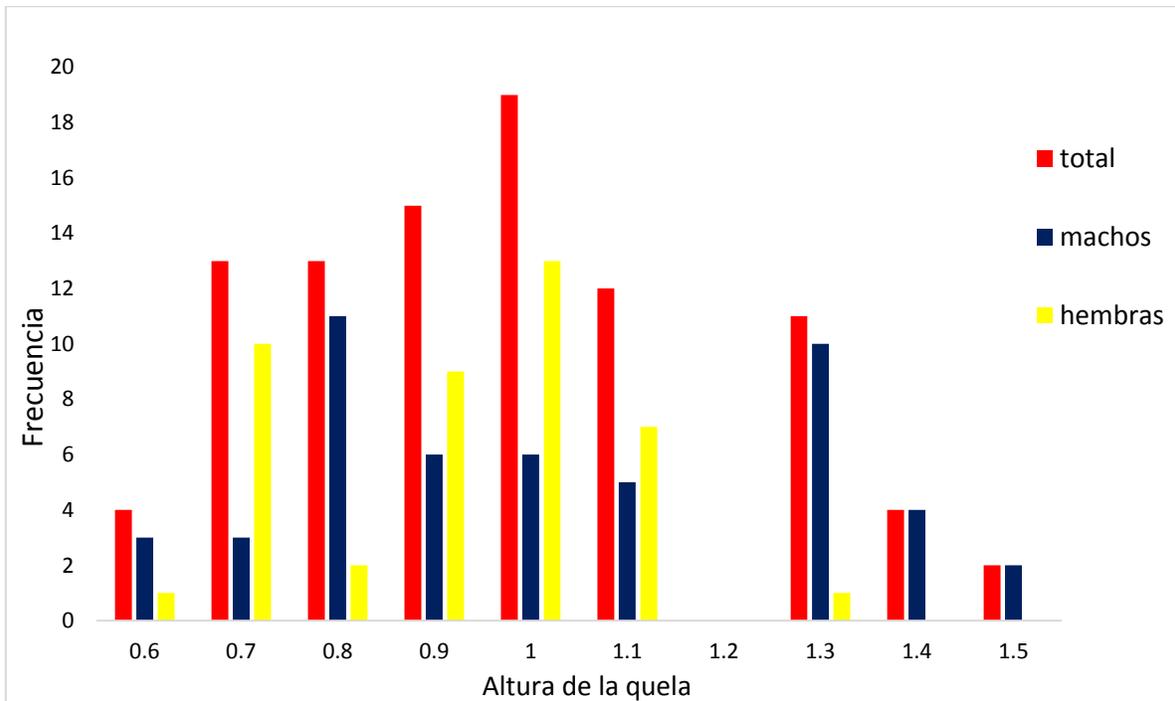
### Distribución de tallas

La distribución de las tallas reflejó un crecimiento continuo en cada variable morfométrica (LC, AQ, LQ) en ambos sexos de *Lepidophthalmus manningi* donde fue difícil identificar cohortes en la población. Del total de hembras y machos fueron excluidos del análisis cinco y seis individuos respectivamente, teniendo un conjunto final de 50 machos y 43 hembras.

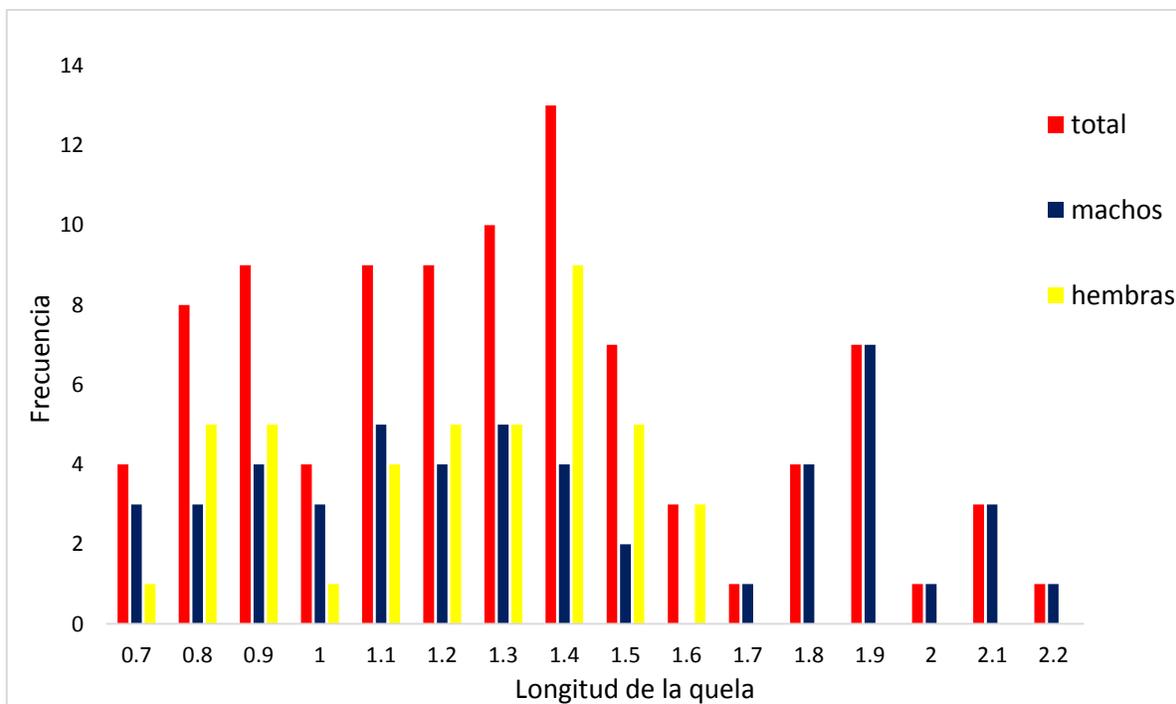
Dentro de toda la población y en cada sexo, se observaron picos principales, respecto a las frecuencias de las variables morfométricas. En la variable longitud del cefalotórax (LC) los machos obtuvieron su primer pico entre 1.1-1.2 cm y otro al medir 1.6 cm, mientras que para las hembras fue de 1.0 cm y 1.6 cm (Figura 7). En el caso de altura de la quela (AQ) los machos presentaron estos picos en 0.8 cm y 1.3 cm, en tanto que las hembras fue de 0.7 y 1.0 cm (Figura 8). Por último, en longitud de la quela (LQ) los machos tuvieron sus picos en 1.1 y 1.9 cm, y a su vez los de las hembras entre 0.8-0.9 cm y 1.4 cm (Figura 9).



**Figura 7.** Distribución de tallas para longitud del cefalotórax (LC) en *L. manningi* durante todo el estudio. Se presentan dos máximos de abundancia en cada sexo. Para machos en las tallas 1.1-1.2 y otro en 1.6 cm. Mientras que las hembras en 1.0 y el segundo en 1.6 cm.



**Figura 8.** Distribución de tallas para altura de la quela (AQ) en *L. manningi* durante todo el estudio. Dos principales máximos de abundancia en machos (0.8 y 1.3 cm) y dos en hembras (0.7 y 1 cm).



**Figura 9.** Distribución de tallas para longitud de la quela (LQ) en *L. manningi* durante todo el estudio. Las hembras presentan un primer máximo de abundancia entre 0.8-0.9 cm y un segundo máximo en 1.4 cm. Los machos tienden a poseer tallas más grandes para este carácter de hasta 0.6 cm más que las hembras. Los máximos en machos para esta variable se encuentran en 1.1 cm y 1.9 cm.

El promedio total de cada variable fue: Longitud del caparazón (LC) =  $1.33 \pm 0.02$  cm, altura de la quela (AQ) =  $0.97 \pm 0.02$  cm, y longitud de la quela (LQ) =  $1.30 \pm 0.03$  cm. En cuanto a los promedios estacionales, estos variaron en cada parámetro morfométrico durante todo el estudio. El mes donde se presentó la media más alta para toda la población de *L. manningi* fue enero (2014) con una muestra de cinco organismos. Mientras que el mes con la media más baja fue febrero (2013) con nueve organismos (Tabla 3). En cuanto a las medias para cada sexo, la media más alta en machos se presentó en agosto con una muestra de 18 individuos, y la más baja ocurrió en febrero (2013) con seis machos (Tabla 4). Por su parte, las hembras mostraron la media más elevada en enero en una muestra de tan solo dos hembras, entretanto la media más baja fue en febrero (2014) para una muestra de 14 hembras (Tabla 5).

**Tabla 3.** Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en la especie *Lepidophthalmus manningi*. Individuos sin quela fueron excluidos.

	Fecha de colecta	Temporada	n	LC (cm)	AQ (cm)	LQ (cm)
2013	febrero	nortes	9	1.17 ± 0.066	0.81 ± 0.051	1.03 ± 0.079
	mayo	secas	21	1.37 ± 0.056	1.00 ± 0.051	1.34 ± 0.084
	agosto	lluvias	31	1.39 ± 0.040	1.03 ± 0.037	1.41 ± 0.062
2014	noviembre	nortes	-	-	-	-
	enero	nortes	5	1.46 ± 0.156	1.02 ± 0.128	1.44 ± 0.211
	febrero	nortes	27	1.27 ± 0.056	0.92 ± 0.042	1.20 ± 0.074

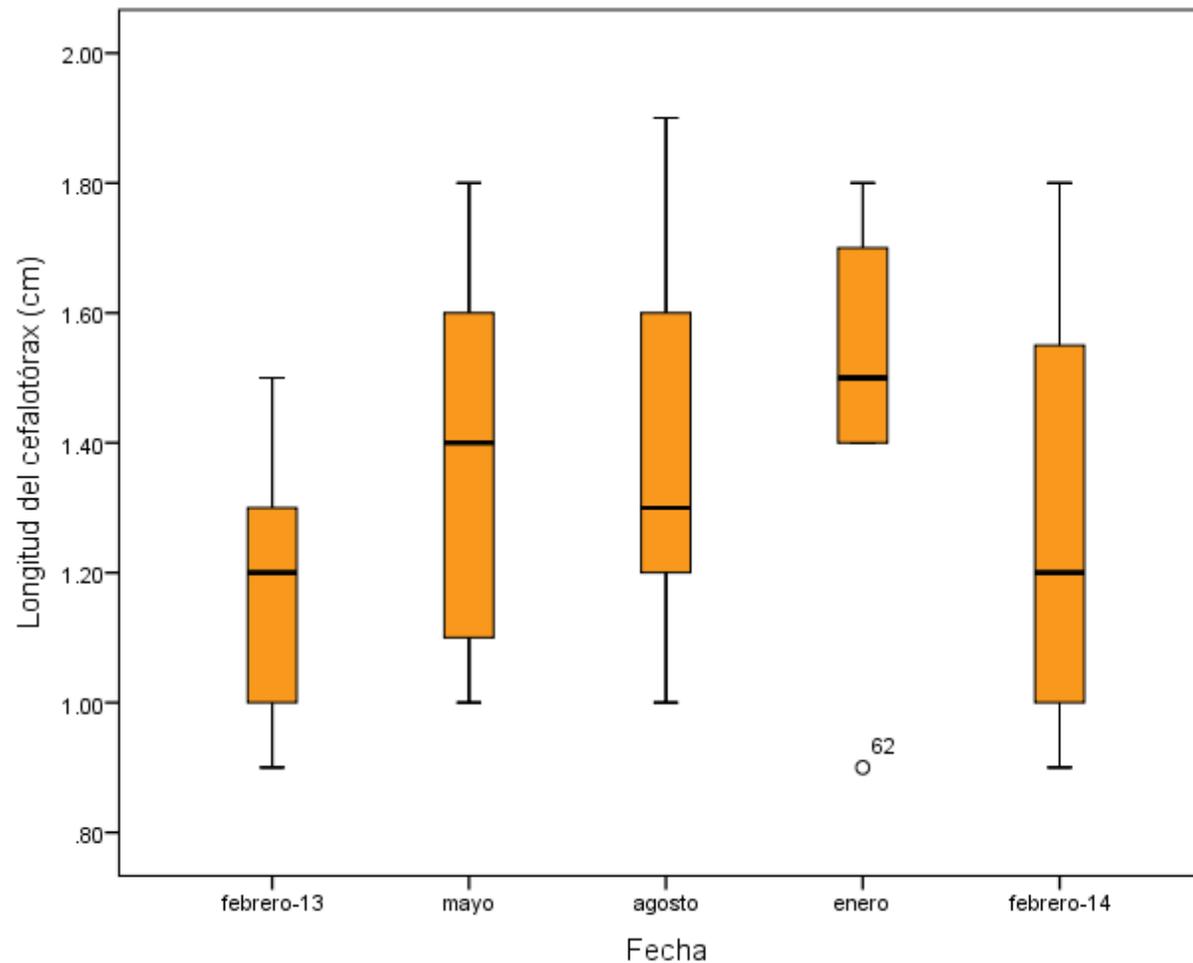
**Tabla 4.** Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en machos de *Lepidophthalmus manningi*. Individuos sin quela fueron excluidos.

	Fecha de colecta	Temporada	n	LC (cm)	AQ (cm)	LQ (cm)
2013	febrero	nortes	6	1.116 ± 0.060	0.766 ± 0.055	0.966 ± 0.095
	mayo	secas	10	1.410 ± 0.083	1.090 ± 0.078	1.510 ± 0.126
	agosto	lluvias	18	1.438 ± 0.062	1.094 ± 0.058	1.516 ± 0.098
2014	noviembre	nortes	-	-	-	-
	enero	nortes	3	1.366 ± 0.260	1.000 ± 0.230	1.366 ± 0.375
	febrero	nortes	13	1.330 ± 0.080	1.000 ± 0.070	1.300 ± 0.127

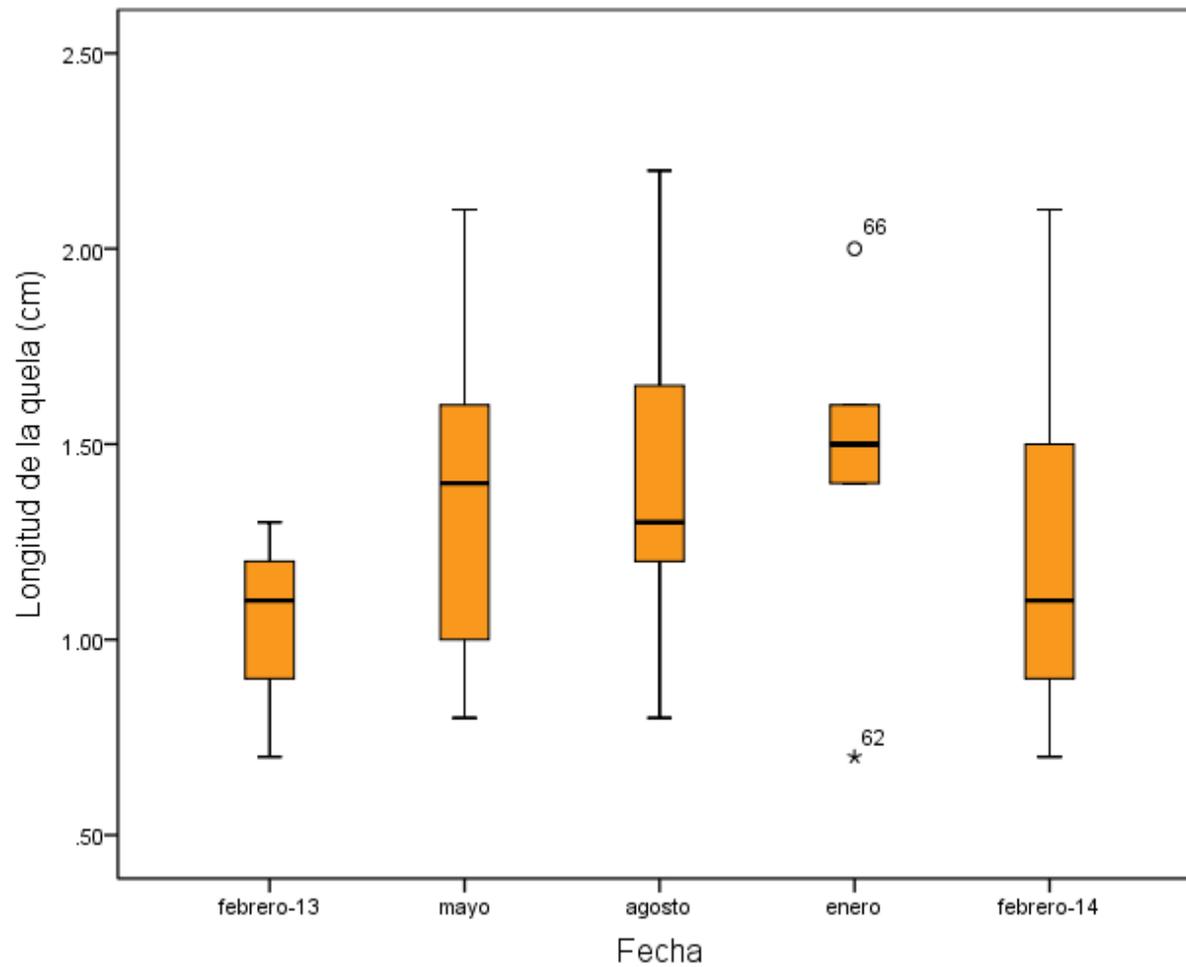
**Tabla 5.** Valores morfométricos estacionales (media y error estándar en cm) para longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ) y longitud de la quela (LQ) en hembras de *Lepidophthalmus manningi*. Individuos sin quela fueron excluidos.

Fecha de colecta	Temporada	n	LC (cm)	AQ (cm)	LQ (cm)
febrero	nortes	3	1.300 ± 0.152	0.900 ± 0.100	1.166 ± 0.133
mayo	secas	11	1.336 ± 0.080	0.936 ± 0.063	1.200 ± 0.096
agosto	lluvias	13	1.323 ± 0.037	0.946 ± 0.026	1.269 ± 0.041
noviembre	nortes	-	-	-	-
enero	nortes	2	1.600 ± 0.100	1.050 ± 0.050	1.550 ± 0.050
febrero	nortes	14	1.228 ± 0.078	0.850 ± 0.042	1.121 ± 0.078

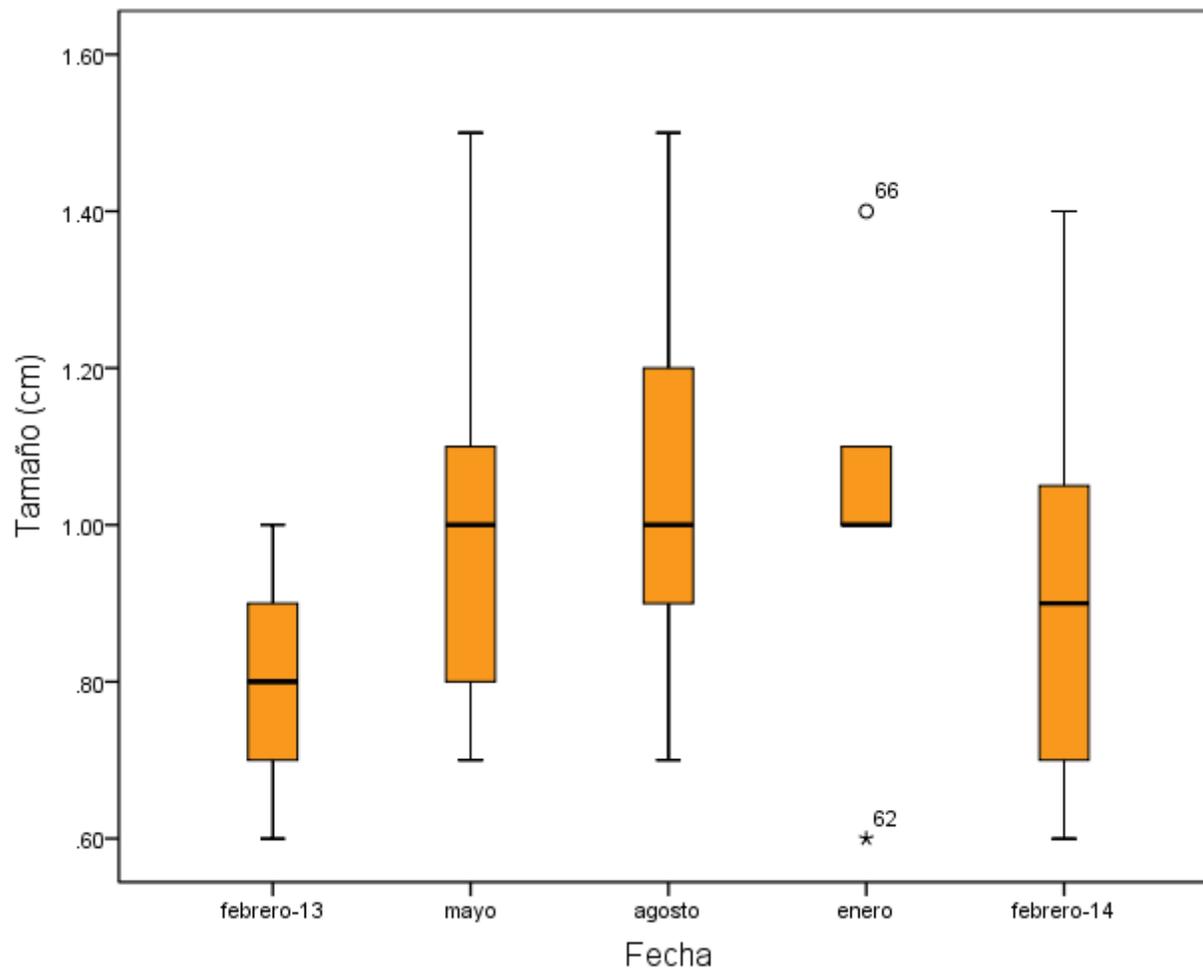
A pesar de que en febrero (2013) y enero (2014) las distribuciones de tallas fueron bajas en comparación al resto de los meses, debido a la baja abundancia obtenida, en general, las distribuciones de las tres variables en todo el estudio se ubicaron dentro del intervalo del error estándar del promedio de toda la población. Todos los muestreos, con excepción de enero para la variable AQ, fueron asimétricos para las tres variables morfométricas indicando una parcialidad de concentración en la población hacia límites máximos y mínimos de la distribución (Figuras 10-12). Las asimetrías para las distribuciones de las variables LC y LQ para febrero (2013) y mayo fueron negativas indicando que la mediana de la población presenta tendencias por arriba del promedio de cada muestreo, lo que se ve reflejado por una fuerte dispersión hacia las tallas máximas. Mientras que inversamente, fueron asimétricamente positivas, entre agosto y febrero (2014), excepto LQ en enero, mostrando una tendencia de la mediana por debajo de promedio y una mayor dispersión hacia tallas mínimas (Figuras 10 y 11). La variable AQ fue la que presentó la mayor variación en cuanto al comportamiento de su distribución. Obtuvo una simetría en febrero (2013) con una mediana igual al promedio y una concentración de las tallas igual para mínimos y máximos. Por otra parte exhibió asimetrías negativas en mayo y febrero (2014), mientras que en agosto y enero denotaron una asimetría positiva (Figura 12).



**Figura 10.** Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable longitud del cefalotórax (LC) en cada muestreo poblacional de *L. manningi*. La distribución de toda la población cae por dentro del error estándar. Las cajas de mayo, agosto y febrero (2014) presentan la mayor dispersión. Entre febrero (2013) y mayo se observa una asimetría negativa de la población con tendencia a tallas máximas, mientras que entre agosto y febrero (2014) se observa una asimetría positiva de la población con tendencia a tallas mínimas. El círculo indica el valor atípico durante enero debido a la ausencia de valores cercanos a este punto (0.9 cm).

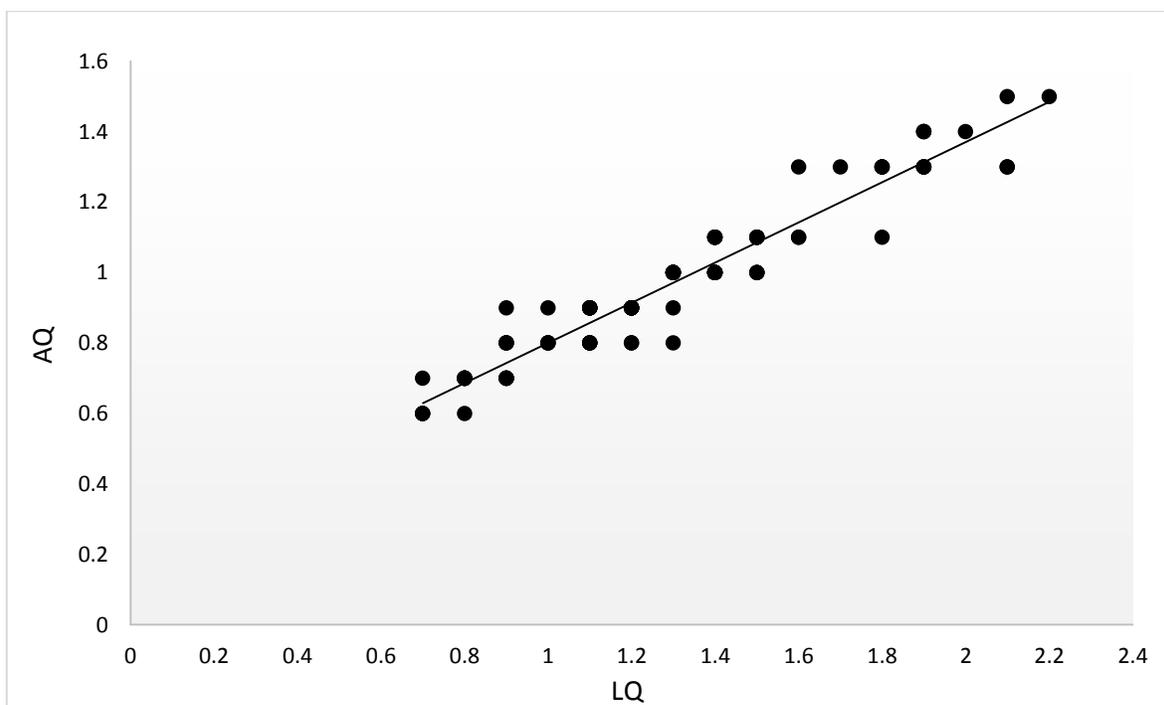


**Figura 11.** Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable longitud de la quela (LQUELA) en cada muestreo poblacional de *L. manningi*. La distribución de toda la población cae por dentro del error estándar. Las cajas de mayo, agosto y febrero (2014) presentan la mayor dispersión. Entre febrero (2013) y mayo se observa una asimetría negativa con una concentración de la población con tendencia a tallas máximas, mientras que en agosto y febrero (2014) se observa una asimetría positiva con una concentración hacia tallas mínimas. Enero presenta simetría debido a que sus valores se distribuyeron por igual entre los mínimos y los máximos, sin embargo con una dispersión muy reducida. El círculo y la estrella indican los valores atípicos extremos alejados del resto de la distribución debido a la ausencia de valores cercanos a estos puntos (0.7 y 2.0 cm).

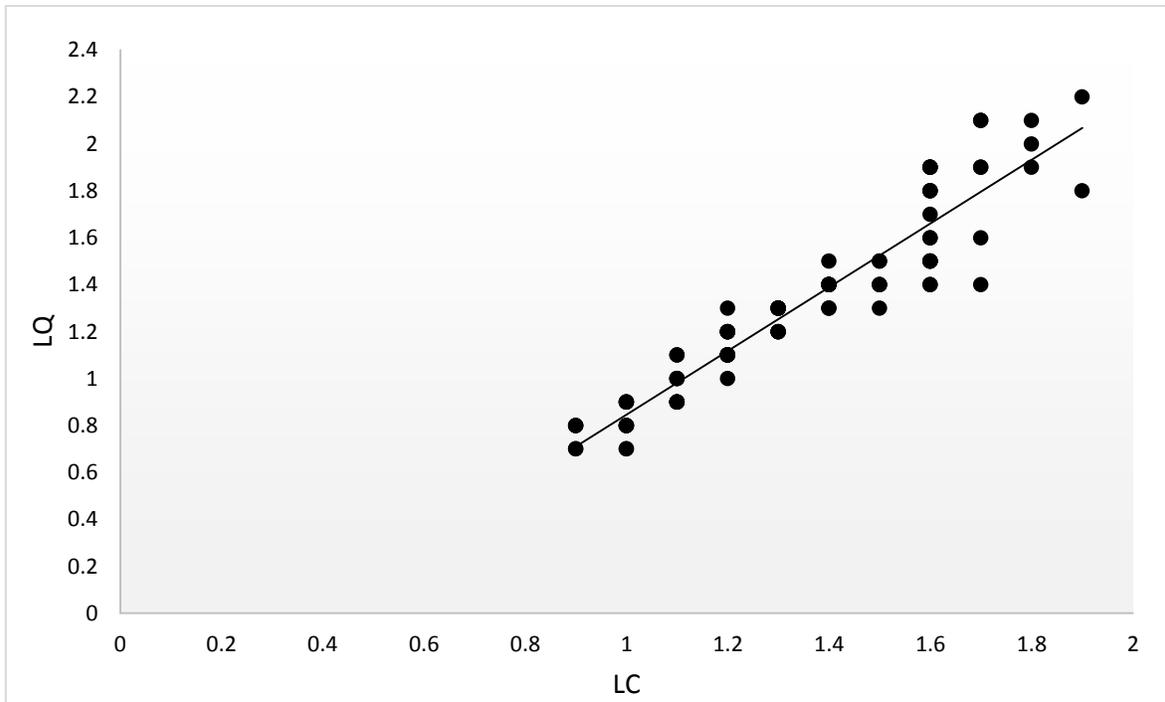


**Figura 12.** Boxplot (diagrama de caja y bigote) de la variable altura de la quela (AQUELA) en cada muestreo poblacional de *L. manningi*. La distribución de toda la población cae por dentro del error estándar. Las cajas de mayo, agosto y febrero (2014) presentan la mayor dispersión. Febrero (2013) indica simetría entre la distribución de las tallas. Mayo y febrero (2014) presentaron una asimetría negativa de la población con tendencia a tallas máximas, mientras que en agosto y enero se observa una asimetría positiva de la población con tendencia a valores mínimos. El círculo y la estrella indican los valores atípicos extremos alejados del resto de la distribución debido a la ausencia de valores cercanos a estos puntos (0.6 y 1.4 cm)

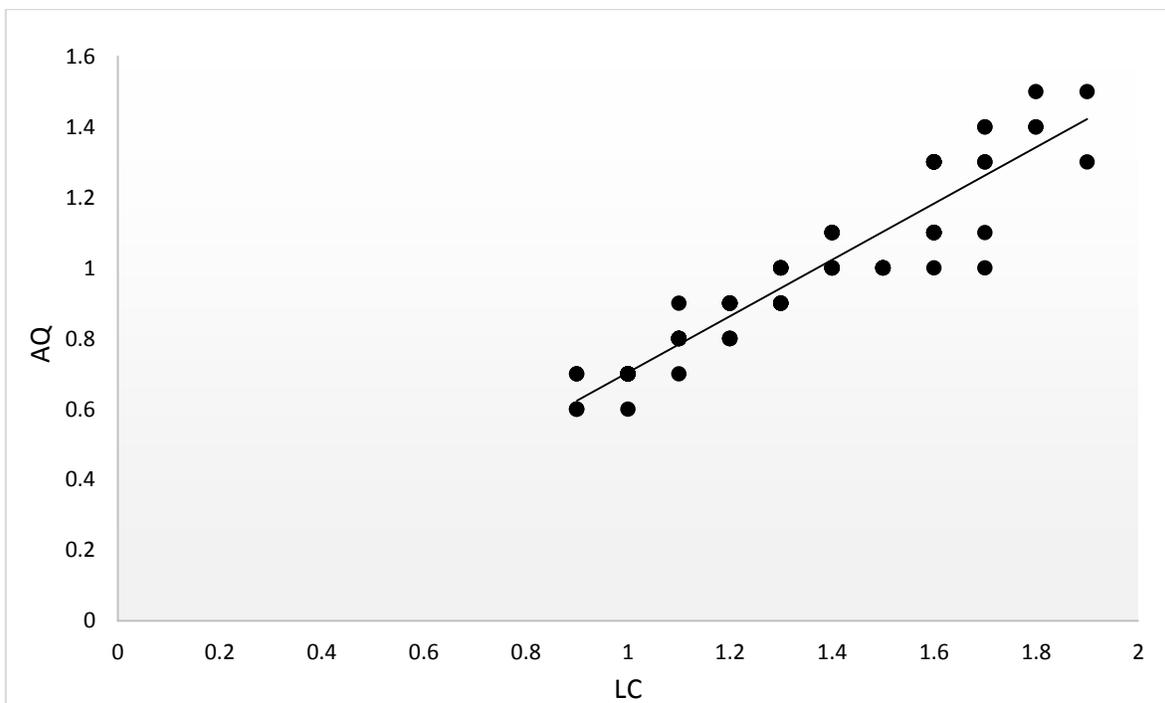
El análisis para comparar cada una de las variables morfométricas por medio del modelo de regresión lineal ( $y = ax + b$ ), reveló que la relación entre las variables longitud de la quela (LQ) y altura de la quela (AQ), fue la que mejor se ajustó al modelo de regresión lineal ( $R^2 = 0.925$ ). Asimismo, esta última fue seguida por la relación entre las variables longitud del cefalotórax (LC) y longitud de la quela (LQ) ( $R^2 = 0.891$ ), y finalmente la relación entre la longitud del cefalotórax (LC) y la altura de la quela (AQ) ( $R^2 = 0.876$ ) (Figuras 13-15). Entretanto, las relaciones para machos fueron superiores a los de hembras, siendo el mejor ajuste entre las variables longitud de la quela (LQ) y la altura de quela (AQ) ( $R^2 = 0.974$ ) (Figuras 16-18). Mientras que en las hembras, la mejor relación hallada fue entre las variables longitud del cefalotórax (LC) con respecto a la longitud de la quela (LQ) (Figuras 19-21). Todas las correlaciones mostraron poca variación y un comportamiento normal con valores cercanos a 1.



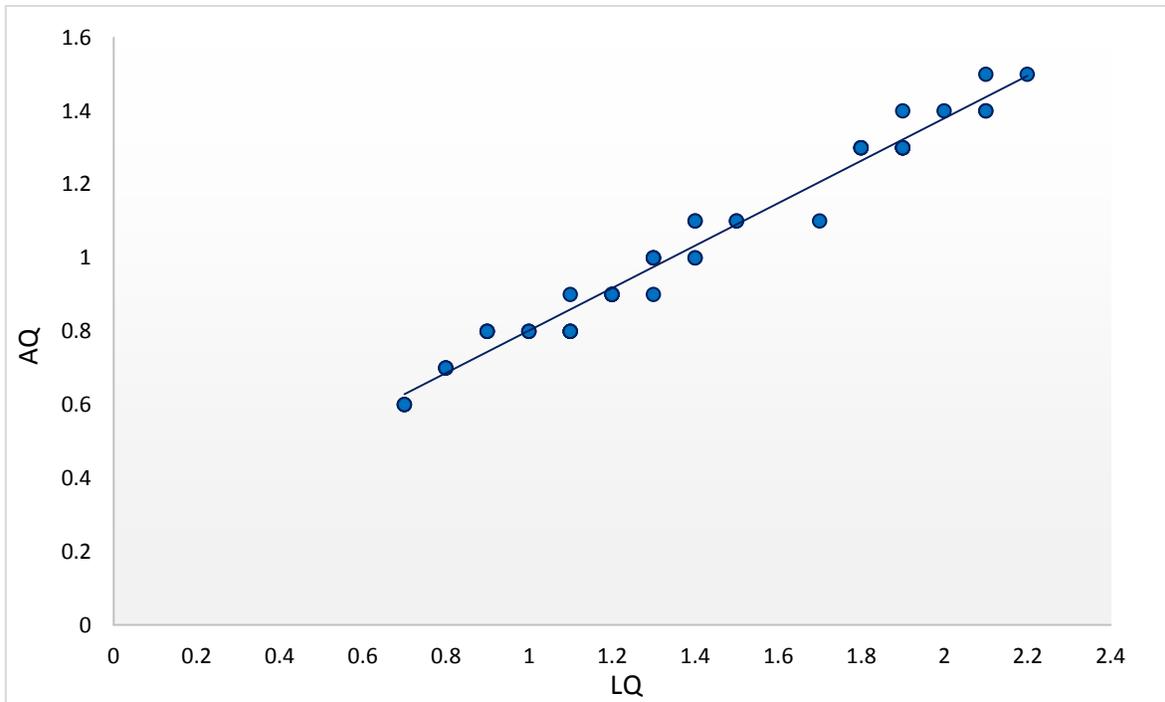
**Figura 13.** Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en toda la población de *L. manningi*.  
 Fórmula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



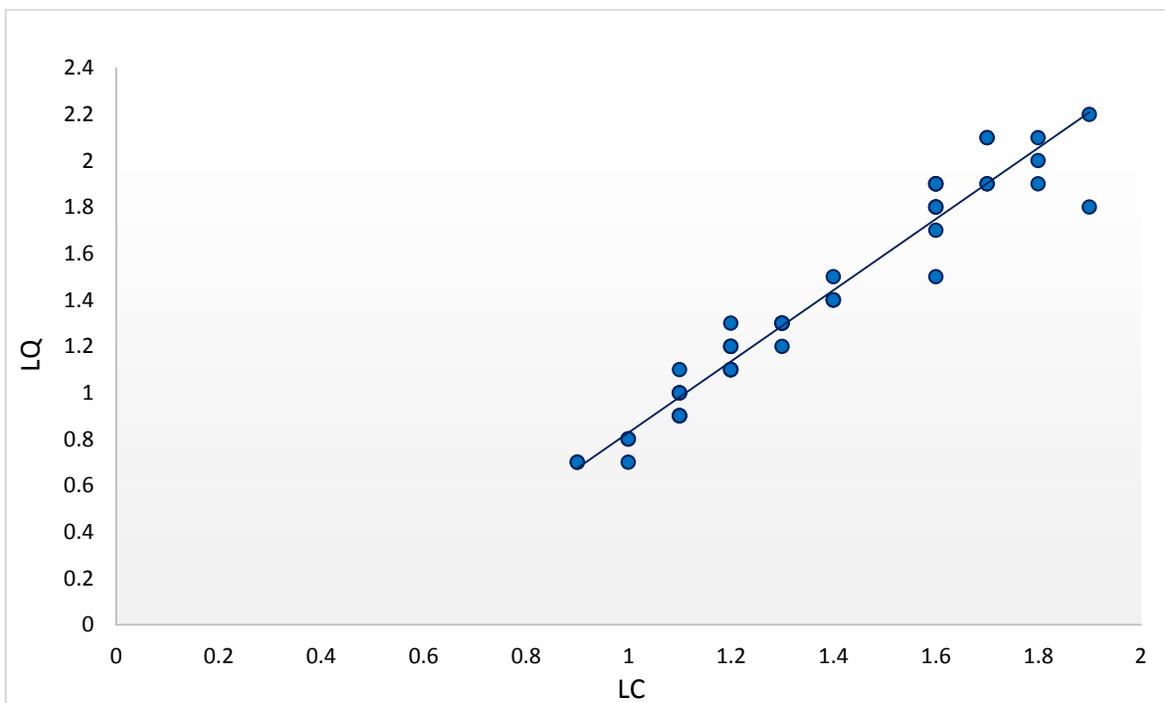
**Figura 14.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en toda la población de *L. manningi*.  
 Fórmula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



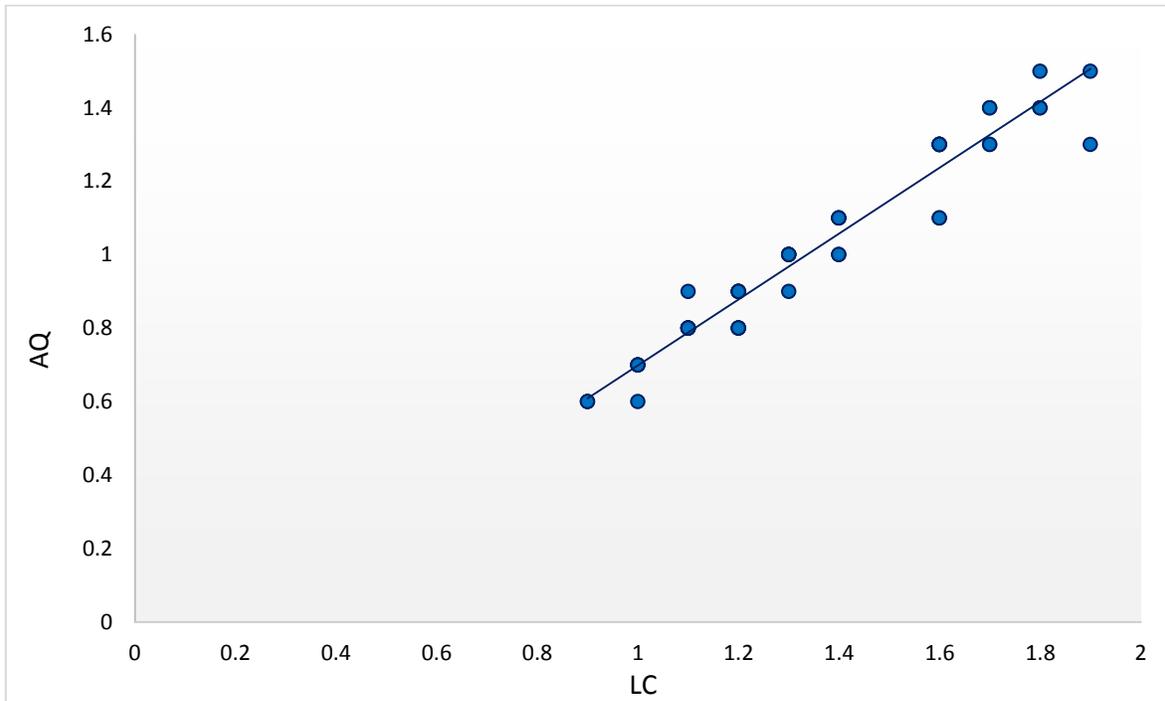
**Figura 15.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y la altura de la quela (AQ) en toda la población de *L. manningi*.  
 Fórmula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



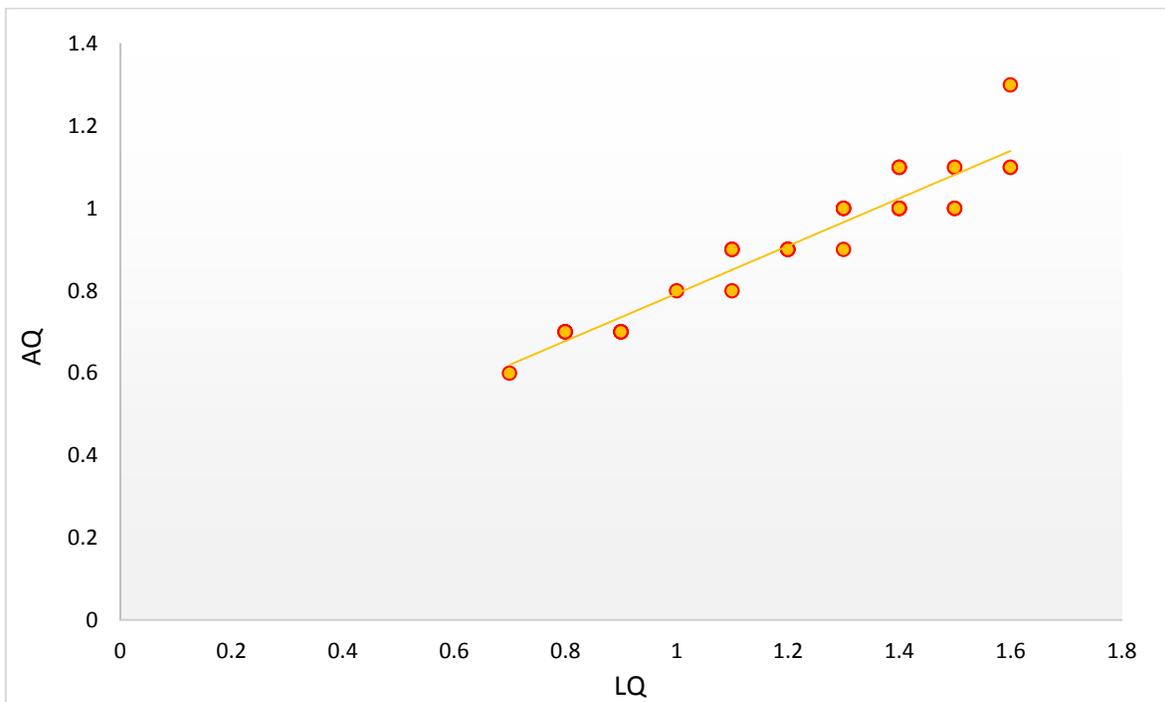
**Figura 16.** Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en machos de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



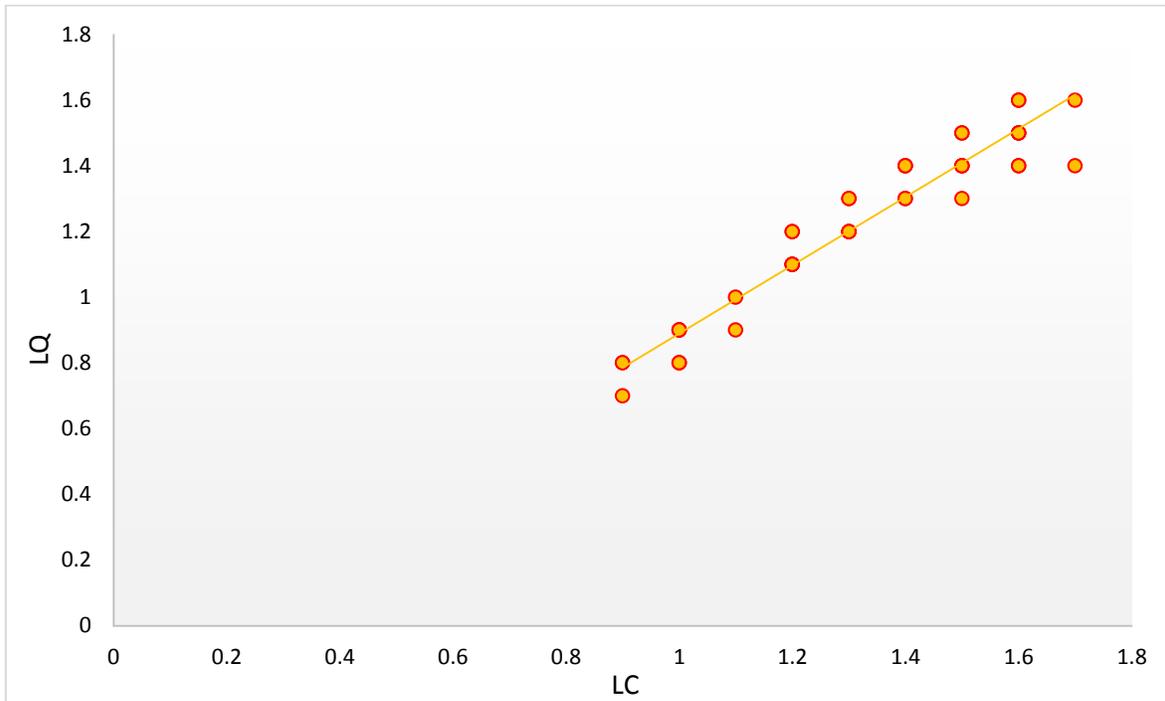
**Figura 17.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en machos de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



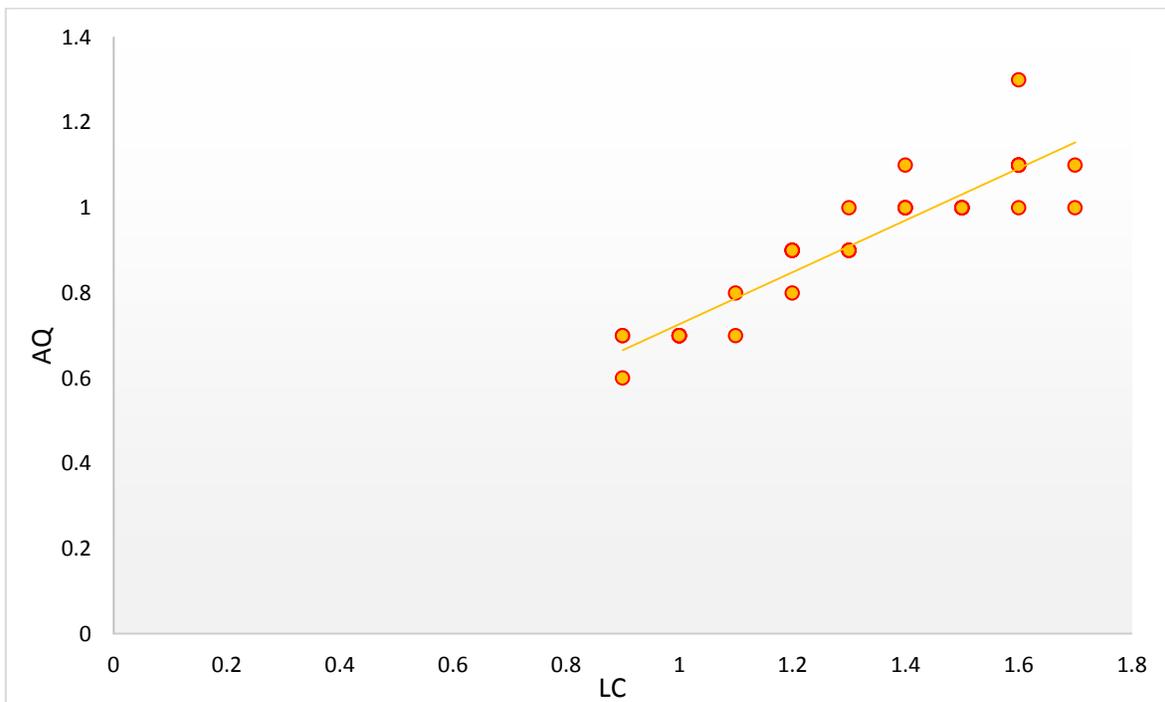
**Figura 18.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y la altura de la quela (AQ) en machos de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



**Figura 19.** Relación entre longitud de la quela (LQ) y la altura de la quela (AQ) en hembras de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).



**Figura 20.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ) en hembras de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).

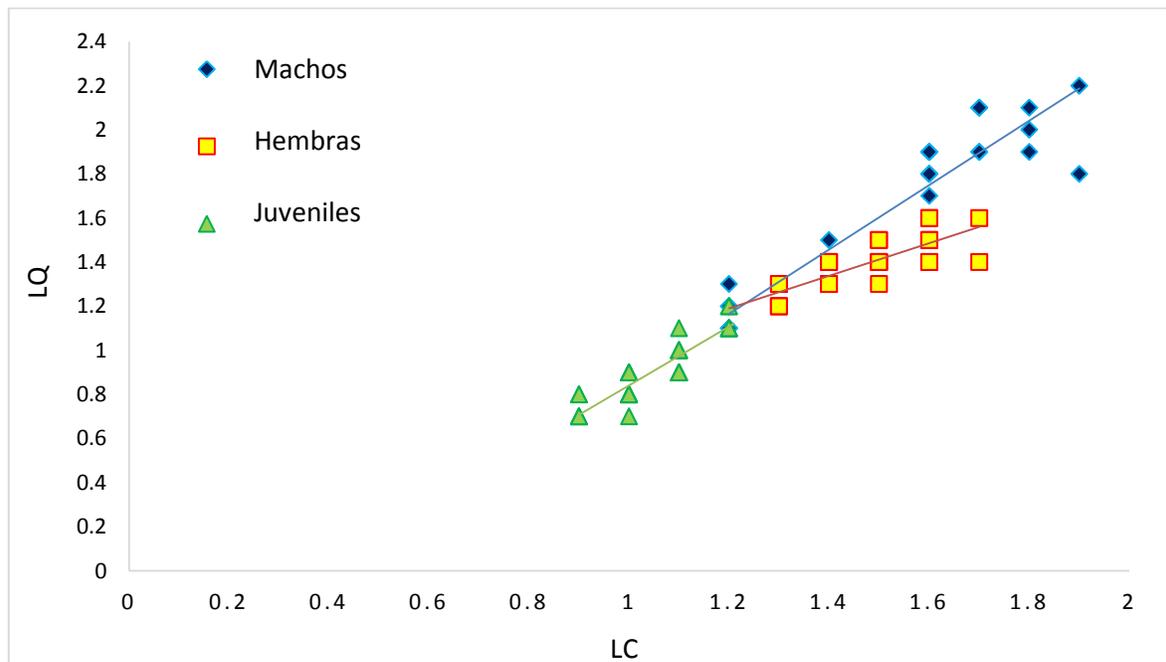


**Figura 21.** Relación entre longitud del caparazón (LC) y altura de la quela (AQ) en hembras de *L. manningi*. Formula de la recta, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y número de individuos (n).

## Madurez sexual

La relación entre las variables longitud del caparazón (LC) y longitud de la quela (LQ), dentro del análisis de regresión potencial ( $y=ax^b$ ) para obtener el intervalo que separa a los juveniles de adultos, manifestó un patrón de crecimiento en dos fases principales para la especie *L. manningi* (Figura 22). Singularmente, una fase reveló el punto de transición entre juveniles y adultos. Así mismo, tal punto de transición coincidió con el incremento y desarrollo de la ornamentación en la quela de los machos.

Los machos alcanzaron su madurez sexual al medir 1.2 cm en LC y 1.2 cm para la LQ. Por su parte, las hembras obtuvieron la madurez sexual con las dimensiones de 1.3 cm en LC y 1.2 cm en LQ. Las hembras adultas mostraron un crecimiento alométrico negativo ( $b > 0.79$ ;  $LQ = 1.0237 * LC^{0.7914}$ ). Por otra parte, tanto los juveniles como los machos adultos presentaron un crecimiento alométrico positivo ( $b < 1.50$ ;  $LQ = 0.8392 * LC^{1.5071}$  y  $b < 1.40$ ;  $LQ = 0.9006 * LC^{1.4028}$ , respectivamente).

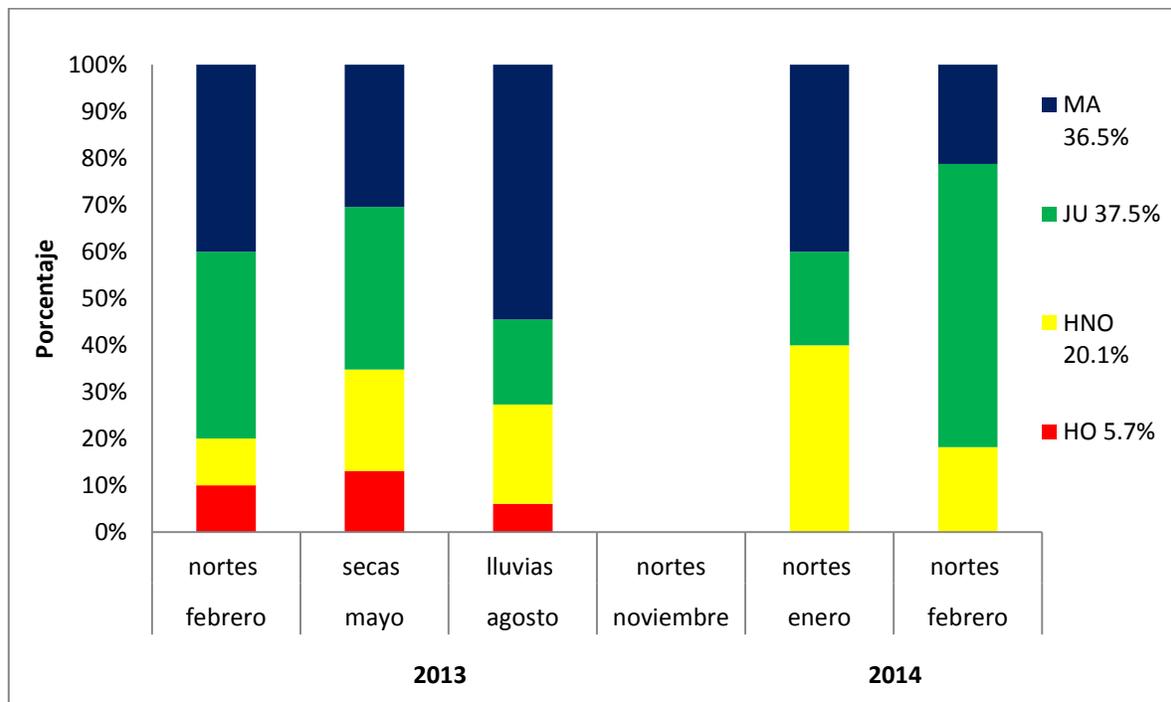


**Figura 22.** Relación entre longitud del cefalotórax (LC) y longitud de la quela mayor (LQ) en machos, hembras y juveniles de *L. manningi* durante el estudio. Las rectas indican la tendencia de crecimiento para cada grupo.

## Estructura poblacional

La estructura poblacional estuvo compuesta por 39 juveniles (37.5%) que estuvieron presentes en todos los muestreos y predominaron en febrero, 38 machos (36.5%) con dominancia en temporada de lluvias durante agosto, 21 hembras no ovígeras (20.1%) con mayor presencia en enero y 6 hembras ovígeras entre febrero y agosto (5.7%) (Figura 23).

Del total corresponden 65 adultos (62.5%) y 39 juveniles (37.5%) (Figura 24), lo que muestra un sesgo significativo hacia los adultos ( $\chi^2 = 6.50$ ;  $p = 0.011$ ) (Tabla 6). Entre tanto, solo los machos (38 adultos y 18 juveniles) fueron los representantes de dicha disparidad ( $\chi^2 = 7.14$ ;  $p = 0.008$ ). Mientras que del total de hembras (27 adultas y 21 juveniles) no se obtuvo una diferencia significativa ( $\chi^2 = 0.750$ ;  $p = 0.386$ ).



**Figura 23.** Estructura poblacional de *L. manningi* representada en porcentajes totales durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz. HO - proporción de hembras ovígeras (5.7%); HNO - proporción de hembras no ovígeras (20.1%); JU - proporción de juveniles (37.5%) y MA - proporción de machos (36.5%).

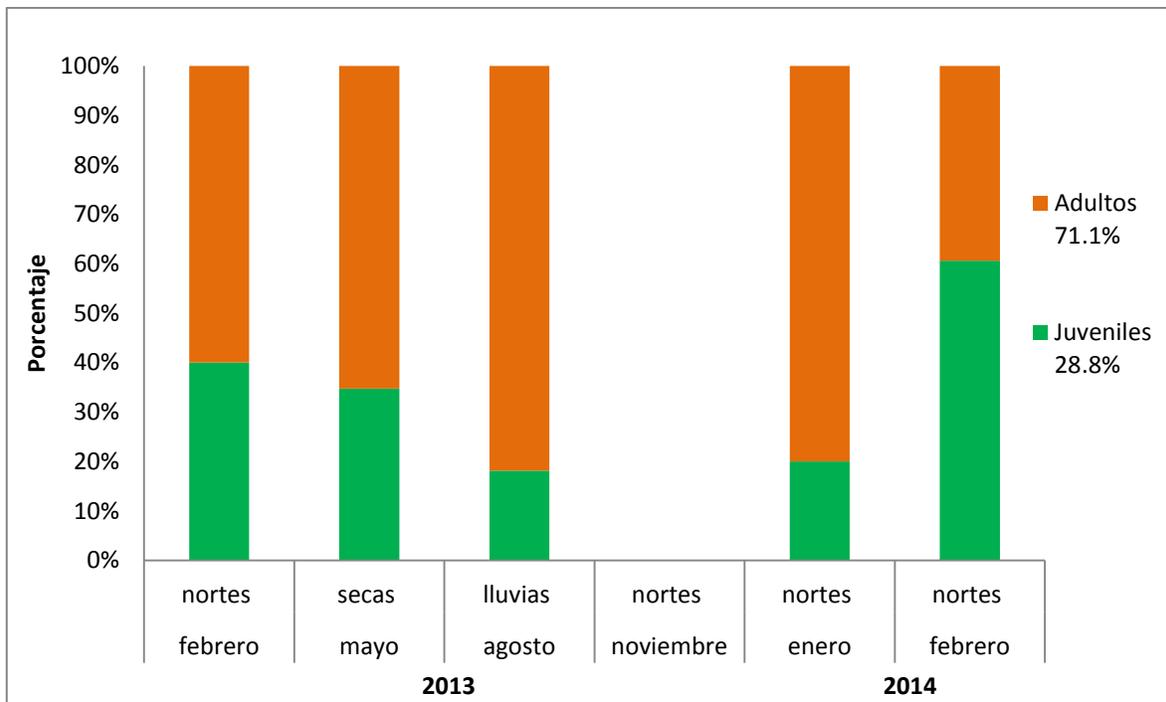


Figura 24. Proporciones estacionales para adultos y juveniles durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz.

**Tabla 6.** Número de individuos (n), proporción adulto/juvenil (A/J), prueba de  $\chi^2$  y probabilidad para la especie *L. manningi*.

	Fecha de colecta	n	A/J	$\chi^2$	p
2013	febrero	10	6/4	0.400	0.527
	marzo	23	15/8	2.130	0.144
	agosto	33	27/6	13.364	0.000*
	noviembre	0	-	-	-
2014	enero	5	4/1	1.800	0.180
	febrero	33	13/20	0.030	0.862
	total	104	65/39	6.500	0.011*

## Fecundidad

De las 48 hembras obtenidas durante todo el estudio, solo se obtuvieron 6 hembras ovígeras. Éstas solo fueron capturadas entre febrero y agosto (Figura 25). Las medidas de cada parámetro morfométrico (LC, AQ, LQ) no tuvieron variación con respecto a las hembras no ovígeras obtenidas. La talla máxima de hembras que portaban masa ovígera fue: LC: 1.6 cm, AQ: 1.1 cm y LQ: 1.5 cm, capturada en agosto. Mientras que la talla mínima fue: LC: 1.3 cm, AQ: 0.9 cm, LQ: 1.3 cm capturada en febrero.

Únicamente se identificaron hembras con huevos para los estadios 1 y 2 en todo el estudio. El volumen del huevo, así como el volumen de la masa ovígera fueron mayores para huevos de estadios avanzados (Tabla 7). El número de huevos en cada una de las hembras varió considerablemente, además no existió una correlación de normalidad con respecto a cada parámetro morfométrico (LC, AQ, LQ). En todas las distribuciones los valores de variación y correlación fueron muy bajos debido al bajo número de hembras capturas, las cuales no representan a toda la población de *L. manningi*.

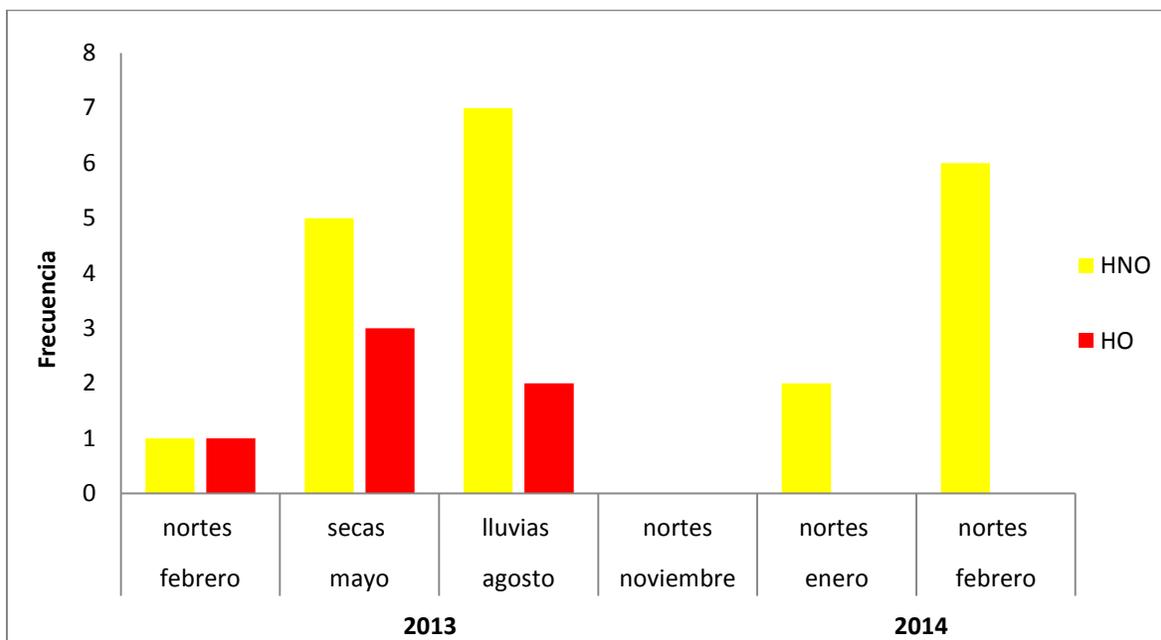


Figura 25. Frecuencia de hembras ovígeras (HO) y hembras no ovígeras (HNO) de *Lepidophthalmus manningi* durante el estudio en la barra de Sontecomapan, Veracruz.

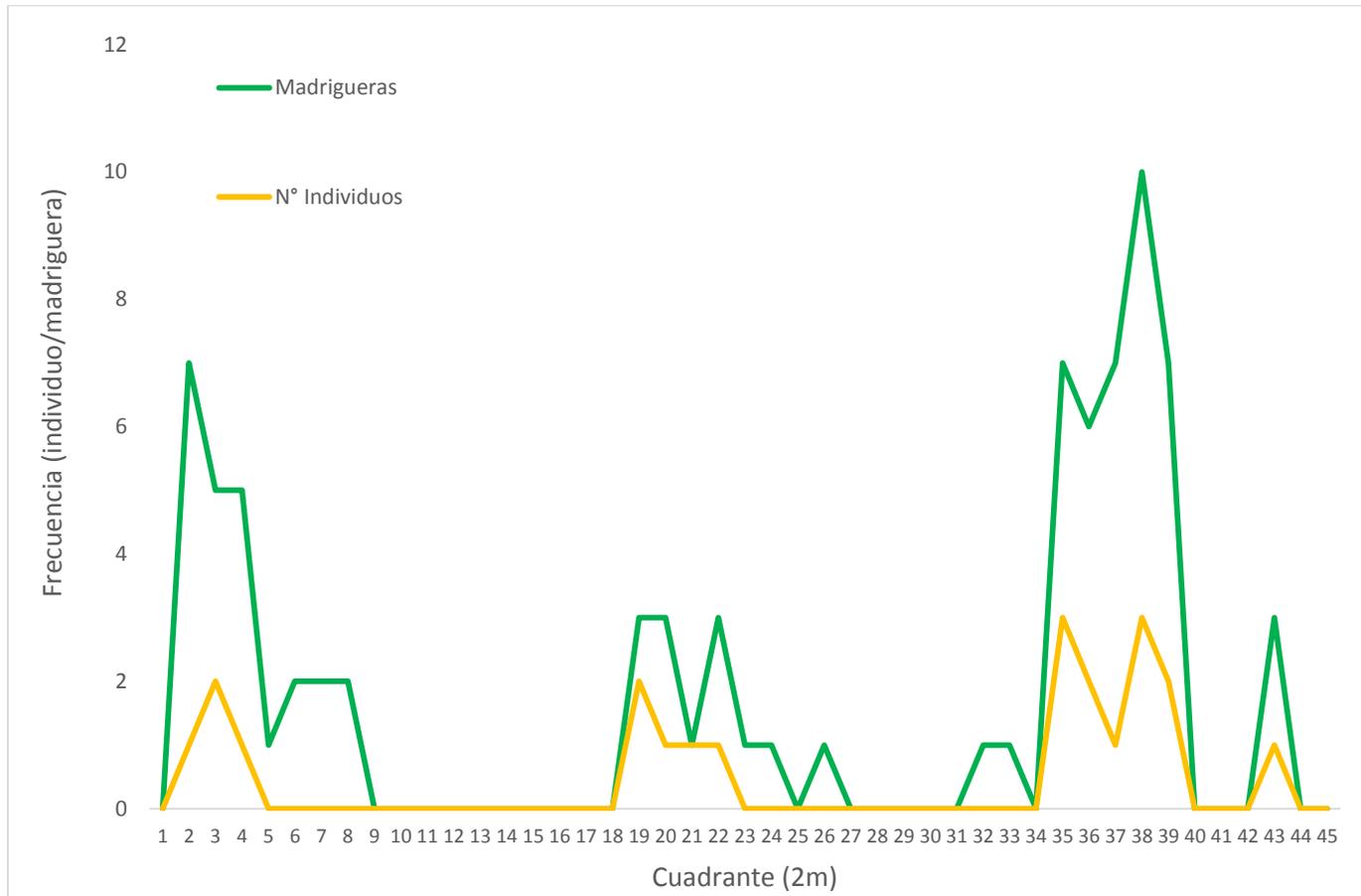
**Tabla 7.** Mes y temporada de captura, longitud del cefalotórax (LC), altura de la quela (AQ), longitud de la quela (LQ), número de huevos (N° H), volumen del huevo (VH), volumen de la masa de huevos (VMH) y estadio de los huevos en cada hembra ovígera de *L. manningi*.

Mes	Temporada	LC	AQ	LQ	N° H	VH (mm <sup>3</sup> )	VMH (mm <sup>3</sup> )	Estadio
febrero	nortes	1.5	1	1.3	404	0.812	328.292	1
mayo	secas	1.4	1	1.3	550	0.516	283.942	1
mayo	secas	1.6	1.1	1.4	341	1.242	423.534	2
mayo	secas	1.6	1.1	1.4	601	0.874	525.342	1
agosto	lluvias	1.6	1.1	1.5	394	1.386	546.262	2
agosto	lluvias	1.3	0.9	1.3	27	1.0042	27.119	1

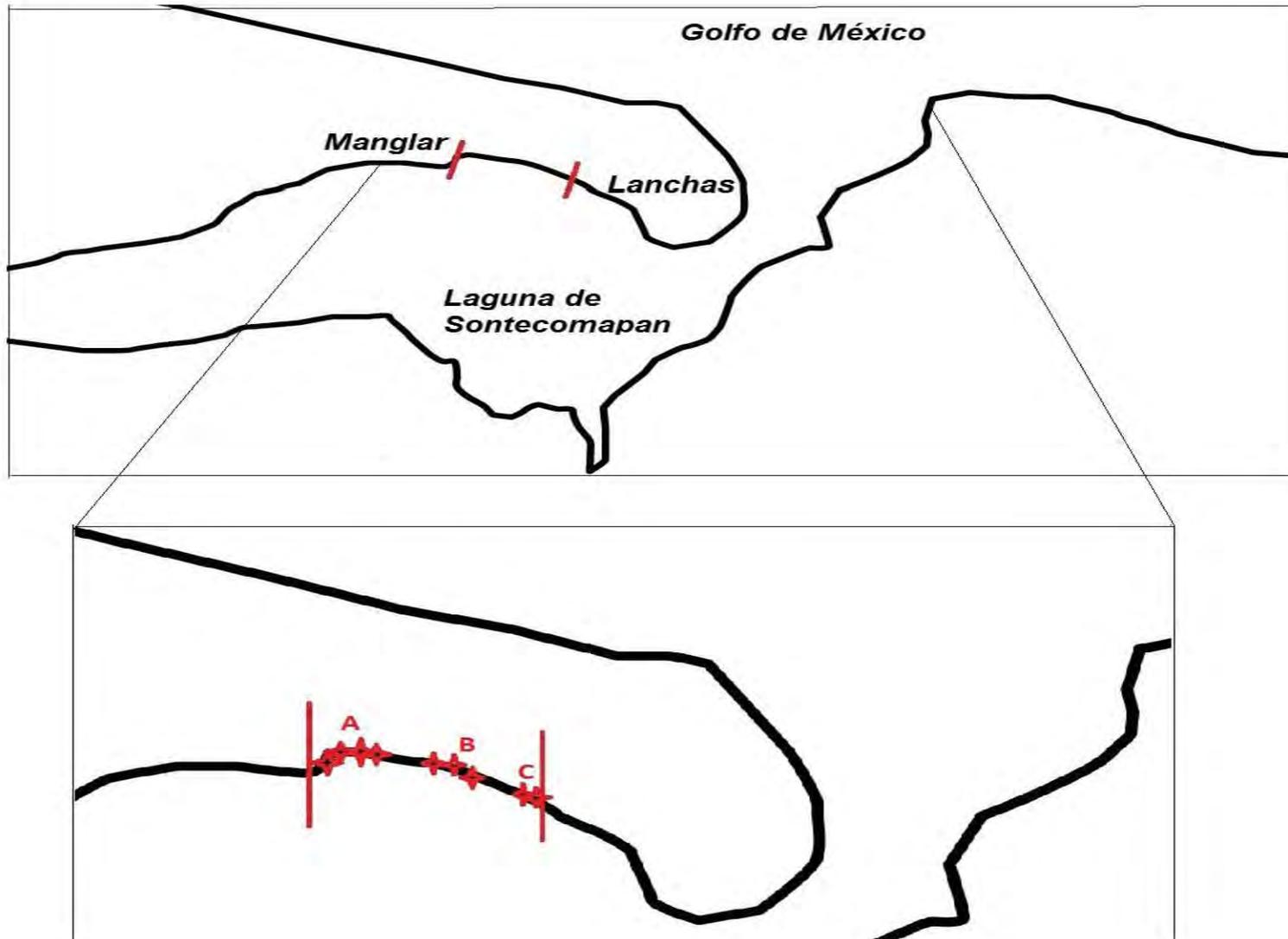
### Distribución espacial

La distribución de los callianásidos en la barra de Sontecomapan se encontró delimitada principalmente a una fracción de la playa. Esta zona se caracterizó por ser una parte ligeramente fangosa, donde se produce poco oleaje. La presencia de camarones fantasma, fue observada en el extremo del litoral que colinda con el gradual desarrollo de manglar, el cual se abre hacia al centro rodeando la laguna y con la parte de la playa que se encuentra erosionada y endurecida por efecto antropogénico, debido al uso que le dan los lugareños como aparcamiento de lanchas, al asentamiento de pedacería de conchas (primordialmente de ostiones) y a la basura local del sitio. Todos los especímenes capturados para el análisis de distribución pertenecieron a la especie *Lepidophthalmus manningi*.

El trayecto de distancia tomada para medir la distribución espacial de los callianásidos, corresponde a una longitud aproximada de 90 m<sup>2</sup>. Se obtuvo una correspondencia media de tres agujeros de madriguera por individuo (Figura 27). Se formaron tres principales parches de concentración poblacional a lo largo del litoral dentro de la zona delimitada. Partiendo del manglar hacia la barra; 1) Parche A, Cuadrante 1-8 (16 m<sup>2</sup>), 2) Parche B, Cuadrante 19-26 (16 m<sup>2</sup>) ,3) Parche C, Cuadrante 35-43 (18 m<sup>2</sup>) (Figura 28).



**Figura 26.** Abundancia de individuos y madrigueras a lo largo de la porción de concentración de callianásidos (*L. manningi*) por cuadrante (2 metros por cuadrante) en la barra de Sontecomapan, Veracruz.



**Figura 27.** Área de captura de callianásidos delimitada por dos extremos colindantes, desarrollo del manglar hacia dentro de la laguna y zona de lanchas de pesca (arriba). Formación de 3 principales parches (A,B y C) de concentración de camarones en el área de estudio dentro de la barra de Sontecomapan (abajo).

## Discusión

### Densidad poblacional

Los callianásidos se han caracterizado por poseer un estatus de endemismo diferenciado, es decir, sus poblaciones presentan asilamientos locales como resultado de la combinación entre dos factores, la retención de larvas dentro o cerca de las madrigueras y un desarrollo abreviado. No obstante, su capacidad osmoreguladora y tolerancia a la hipoxia les ha permitido colonizar nichos donde pueden explotar los suelos ricos en materia orgánica dentro de cuerpos de agua, principalmente salinos o salobres. Comúnmente, se han observado aglomeraciones poblacionales en distintas especies del género *Lepidophthalmus*. Felder y Griffis (1994), reportaron una extensa acumulación poblacional de 1,102 individuos de *L. louisianensis* en la bahía de Saint Louis, Mississippi entre 1989 y 1993, donde se obtuvo un total de 1120 individuos obtenidos trimestralmente (aproximadamente 280 individuos recolectados anualmente, y 23 mensualmente). Así mismo, Nates y Felder (1999) mencionan que *L. sinuensis* alcanzó un total de 3,200 individuos en el estuario Cispata, Colombia entre 1991 y 1995, con una muestra anual aproximada de 640 individuos obtenida mensualmente (aproximadamente 53 individuos por muestreo); mientras que Hernández *et al.* (2012), obtuvieron una muestra anual de 499 individuos para *L. bocourti* colectados mensualmente (aproximadamente 41 individuos por muestreo). En contraste, este trabajo obtuvo un total de 104 individuos de *L. manningi* durante seis muestreos 2013 y 2014, lo que reflejó la más escasa población de callianásidos obtenida en comparación a otras especies del género *Lepidophthalmus*. La abundancia alcanzada de *L. manningi*, corresponde a menos de la mitad anual del total obtenido con respecto a *L. louisianensis*, y a una séptima parte de la población anual de *L. sinuensis*. Así mismo, trabajos realizados con el género *Callichirus* denotaron un crecimiento poblacional por encima de registrado para el género *Lepidophthalmus*. En el trabajo realizado por Botter-Carvalho *et al.* (2007), los autores lograron una captura anual de 1,427 individuos de *Callichirus major* recolectados mensualmente en la playa la Piedad, Brasil. Mientras que Hernández y Wehrmann (2008), obtuvieron una muestra anual de 716 especímenes de *C. seilacheri* en las Machas, Chile. Esto significa que a pesar de que las

especies de los dos géneros pueden presentar diferencias marcadas en torno a las características de sus medios acuáticos, como ejemplo, *Callichirus* que se encuentra en zonas de mareas donde existe una mayor gradiente de salinidad y una mayor afluencia de corriente mientras que *Lepidophthalmus* se distribuye en zonas intermareales con poco gradiente salino y en zonas con concentraciones de materia orgánica, pueden provocar diferencias bien marcadas en cuanto a los mecanismos de reproducción que conlleven a distintos tamaños poblacionales en diferentes géneros de callianásidos.

Con base en el conocimiento que se tiene de estos organismos, se sabe que los callianásidos que habitan en zonas poco o medianamente perturbadas, pueden tener una amplia concentración poblacional y una gran capacidad de desarrollo poblacional (Felder y Griffis, 1994; Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1997; Nates y Felder, 1999; Felder y Staton, 2000; Felder, 2001, 2003; Tamaki y Harada; 2005; Botter-Carvalho, 2007; Hernández y Wehrtmann, 2007). Estos datos sugieren que la población de *L. manningi* en Sontecomapan pudiera encontrarse en riesgo, sin embargo la escasez de trabajos relacionados con esta especie no permiten realizar una estimación del daño causado en la población, por alteración de hábitat. Aspectos como la reducción poblacional, la proporción sexual, la fecundidad, entre otros, han sido fuertemente ligados a variaciones de temperatura y salinidad, así mismo, la entrada y salida de nutrientes y los efectos antropogénicos que ocurren en torno o directamente en su nicho pueden incidir en la variación de estos parámetros (Felder y Griffis, 1994; Nates *et al.*, 1997; Nates y Felder, 1999; Botter-Carvalho, 2007; Hernández y Wehrtmann, 2008).

### **Densidad estacional**

En distintos trabajos se ha observado que la densidad poblacional de los callianásidos, puede o no variar temporalmente, por distintos factores ambientales que ocurren en torno a la localidad donde se han asentado (Feldman *et al.*, 1997; Felder y Griffis, 1994; Nates y Felder, 1997, 1998; Felder y Staton, 2000; Botter-Carvalho *et al.*, 2007; Hernández y Wehrtmann, 2007; Hernández *et al.*, 2008, 2012); sin embargo, en muchos estudios, estas variaciones no presentan diferencias significativas. Durante este estudio,

se observó una gran variación en la densidad estacional de *L. manningi*, la población no tuvo un número constante como en los trabajos poblacionales realizados por Felder y Griffis (1994), Nates y Felder (1997) o Botter-Carvalho *et al.* (2007), en cambio, se presentaron únicamente dos picos principales de densidad poblacional (Figura 24); el primero se presentó durante la temporada de lluvias (agosto), caracterizado por ser el último mes con captura de hembras ovígeras y en donde ocurrió la conglomeración de machos adultos. Este periodo puede considerarse como la temporada reproductiva debido a la baja en cuanto a la densidad de juveniles. En distintos trabajos (Felder y Lovett, 1989; Shimoda *et al.*, 2005; Botter-Carvalho *et al.*, 2007) se ha observado que los machos adultos desplazan a los machos juveniles a través de sus quelas más desarrolladas debido a una lucha intraespecífica por las hembras. Por otra parte, el segundo pico de abundancia, fue durante el término de la temporada de nortes (febrero), el cual estuvo dominado por juveniles. Este lapso de tiempo se propuso como el mes de reclutamiento de juveniles que se integran a la población general a través de su primera fase postlarval. Así mismo, estos cambios estacionales fueron más notorios para la población, en el auge de la temporada de nortes (noviembre y enero), donde ocurrió una alteración de la zona de estudio por un “norte”, que afectó toda el área provocando inundación en la zona intermareal de la barra. Debido a la crecida únicamente se obtuvieron cinco ejemplares para el mes de enero. Cambios estacionales comparables a los resultados obtenidos con *L. manningi*, fueron reportados en el trabajo de Hernáez y Wehrtmann (2007), con *C. major*, estos autores indicaron diferencias en las densidades estacionales, obteniendo el pico de mayor reproducción en la temporada de nortes (noviembre a febrero), en ese estudio, describen que *C. major* ha sincronizado su ciclo de vida a los cambios estacionales que se observan en la playa, donde en ciertas épocas del año se presentan procesos de erosión y sedimentación. El proceso de erosión acontece en la temporada de calor junto a la incidencia del pico de reclutamiento, cuando las madrigueras poseen todas sus entradas y salidas abiertas hacia el exterior, lo cual facilita el asentamiento de las larvas, a diferencia de invierno cuando se hallan cambios de marea que producen el recubrimiento de las madrigueras y se produce el pico de hembras ovígeras más alto reportado en ese trabajo.

Según, Hernáez y Wehrtmann (2007) esto significa una disparidad, ya que esta especie no basa su ciclo reproductivo en los cambios de temperatura, como sucede con otros callianásidos, que presentan sus picos reproductivos, y no de reclutamiento, a mayores temperaturas (Souza *et al.*, 1998; Botter-Carvalho *et al.*, 2007). En este trabajo se observó que *L. manningi*, presenta mayor actividad reproductiva principalmente a altas temperaturas, entre 30 y 30.4 °C, durante la temporada de secas y lluvias (mayo-agosto), posteriormente al periodo expuesto para reclutamiento de juveniles (enero-febrero), aunque no es posible asegurar que el factor temperatura sea el único que determine el periodo reproductivo. Por otro lado, considerando el fenómeno descrito por Hernáez y Wehrtmann (2007), puede ser que esté ocurriendo algo similar con la población de *L. manningi* a lo largo de la barra de Sontecomapan, dado que se observó un recubrimiento de las madrigueras en enero, sumado a una disminución en la temperatura durante la temporada de nortes. Como consecuencia *L. manningi* pudo haber desarrollado mecanismos como respuesta a los cambios de temperatura y salinidad, de marea y de entrada de nutrientes que se originan en la transición de la laguna hacia al mar en la barra de Sontecomapan. Esta hipótesis se encuentra reforzada por el hecho de que las especies de callianásidos no siempre poseen comportamientos homogéneos, sino que responden a los cambios ambientales en los sitios en donde se desarrollan. En *L. louisianensis*, se reportó que la especie es susceptible a los cambios temporales, principalmente en verano cuando la población tiende a aumentar y disminuye en invierno (Felder y Griffis, 1994). Por otra parte, en el trabajo de Botter-Carvalho *et al.* (2007) sobre *Callichirus major* en La Piedad, Brasil, se evidenció una marcada diferencia poblacional, casi del doble de tamaño anual, lo cual difiere del estudio de Hernáez y Wehrtmann (2007) con *Callichirus seilacheri* en Las Manchas, Chile. En estos trabajos existe una diferencia que debe ser señalada, que la población de callianásidos en las Manchas ha sido modificada en un cultivo de la especie para su uso en la pesca como cebo, a diferencia de La Piedad donde el desarrollo poblacional de la especie, depende en forma natural de los cambios que se presentan en los distintos factores ambientales, como la entrada y salida de nutrientes en la cual la especie es más susceptible, como lo registrado en la presente tesis en *L. manningi*.

## Proporción sexual

En comparación con la densidad, la proporción sexual suele tener valores alejados de la proporción 1:1. Estas variaciones suelen ser bastante notables dado por el hecho de que tanto machos como hembras pueden predominar dentro de una población. Según varios estudios reportados para callianásidos (Felder y Lovett, 1989; Nates y Felder, 1999; Botter-Carvalho *et al.*, 2007; Hernáez *et al.*, 2008) las hembras son capturadas con mayor frecuencia que los machos. No obstante, se cree que esto es resultado de varios factores que no involucran un mayor predominio reproductivo hacia hembras. En primera instancia, el método de captura a través de bombas de succión “yabbie” ha sido fuertemente señalado como un causante de un método de muestreo sesgado, esto debido a que las hembras tienden a moverse hacia la parte superior de las madrigueras para ventilar o liberar sus huevos (Nates y Felder, 1999; Botter-Carvalho *et al.*, 2007). En segunda instancia, se ha observado que los machos utilizan su quela para moverse más rápido entre las galerías (Botter-Carvalho *et al.*, 2007). Así mismo, los machos de muchas especies se caracterizan por un comportamiento agonístico, por medio de sus quelas desarrolladas desplazan hacia la superficie o producen la muerte de otros machos, generalmente juveniles, resultando en un menor número de machos dentro de la población (Felder y Lovett, 1989; Shimoda *et al.*, 2005; Botter-Carvalho *et al.*, 2007). En cambio, la población de *Lepidophthalmus manningi* no varió significativamente de la proporción 1:1 durante todo el estudio, ni estacionalmente, tanto para adultos como juveniles utilizando el mismo método de captura con bombas “yabbie”. Con esto puede inferir, que tanto hembras como machos se distribuyeron en una misma profundidad a lo largo del área muestreada. En relación con este estudio, Hernáez y Wehrtmann (2007) reportaron diferencias significativas en cuanto a la proporción sexual, solo para los meses de enero y septiembre en *C. seilacheri*, donde las hembras fueron más abundantes que los machos. No obstante, a pesar de que las dos especies poseen un periodo de reclutamiento en “invierno” y que los meses en que se da la temporada reproductiva son casi iguales: febrero a agosto en *L. manningi* (Figura 24) y de mayo a agosto en *C. seilacheri*, existe una clara diferencia en cuanto la densidad poblacional entre ambos

estudios lo cual puede estar atribuido a un conjunto de elementos en cada hábitat a los cuales responde cada población, como ya se ha sugerido. Otros estudios con callianásidos como el de Felder y Griffis (1994) y Hernáez y Wehrtmann (2007), hacen alusión a picos reproductivos bien definidos, debido a una inversión energética solo durante la época del año más favorable y donde la proporción sexual es de 1:1. En oposición, los trabajos de Nates y Felder (1999) y Botter-Carvalho *et al.* (2007), han observado grandes poblaciones anuales con una mayor captura de hembras, y una homogeneidad de hembras ovígeras durante todo el año.

### **Distribución de tallas**

La distribución de tallas en una especie nos da una idea del tamaño promedio en una población, el tamaño mínimo y máximo que pueden alcanzar, así como el rango de variación temporal en su área de estudio. A su vez, esto nos permite analizar si existen diferencias entre el sexo y si se presentan o no, cohortes a lo largo de su ciclo de vida que definan conjuntos que separen adultos de juveniles. Durante este estudio, se observó una distribución continua dentro de la población para las tallas de las tres variables en *L. manningi*, resultando en cohortes pobremente definidas en la población. No obstante, las rectas de cada distribución se comportaron de manera normal con un coeficiente de correlación (R) cercano a 1, es decir, cada variable medida obtuvo un buen ajuste con respecto a otra. Por otro lado, las tallas en cada variable se mantienen cerca del margen del mínimo y máximo de toda la población. Los valores de dispersión permitieron definir aspectos poblacionales de la especie: En febrero (2014), se muestran los valores más cercanos al mínimo y por ende de reclutamiento en la población; mientras que en mayo se observó una concentración de individuos de tallas mayores, tanto de machos adultos como de hembras ovígeras, evidenciando una época reproductiva. Así mismo, durante agosto se observó la mayor dispersión de tallas donde se hallaron todas las tallas dentro de la población, lo cual concuerda con la con la mayor abundancia de todo el estudio, mostrando el pico población para *L. manningi*.

El crecimiento relativo en la quela de los machos, tanto para LQ como en AQ, no difirió en la distribución de los valores de crecimiento de las hembras, a pesar de obtener valores alométricos distintos. Esto implicaría que la determinación de una época reproductiva, en especies con una población reducida por acción de factores externos, como la observada en *L. manningi*, indicaría un equilibrio entre los valores del desarrollo para ambos sexos durante el año, y así, no degenerar en la reducción del tamaño de ciertos caracteres. Este estudio demuestra que *L. manningi* no resulta ser la especie de talla más pequeña, inclusive se encuentra con dimensiones cercanas a especies del género que se han desarrollado en cultivos de peneidos como el caso de *L. sinuensis* (Nates y Felder, 1999; Hernández *et al.*, 2012), en donde esta última tiene mayor disponibilidad de nutrientes. La talla mínima observada en *L. manningi* fue ligeramente superior a *L. sinuensis* (0.9 cm > 0.8 cm) (Nates y Felder, 1999), y en mayor proporción, la diferencia con respecto a la medida mínima reportada para *L. louisianensis* de 0.2 cm (Felder y Griffis, 1994). Esta diferencia puede deberse al método de captura, ya que para *L. louisianensis* se implementaron muestras de plancton, por lo cual fue más probable capturar cohortes más pequeñas de callianásidos durante un estudio más prolongado. Sin embargo, como se manifestó en el presente estudio, *L. manningi* registro la talla más grande entre estas tres especies. Durante un solo año de estudio la talla máxima para longitud del cefalotórax fue de 1.9 cm, la cual superó los 1.8 cm de *L. louisianensis* (Felder y Griffis, 1994) y fue ligeramente inferior a los 2.0 cm de *L. sinuensis* (Nates y Felder, 1999), ambas tallas máximas en cuatro años de estudio. Los conjuntos de concentración de tallas en las poblaciones de callianásidos adultos no presentaron diferencias entre las tres especies, lo que mantiene un promedio estable para *L. manningi*, en contraparte, *C. seilacheri* fue aún más grande que *L. manningi*, obteniendo una talla máxima reportada para la longitud del cefalotórax de 2.7 cm para un macho. Aunque esta diferencia de tallas pudiera ser distinta entre los géneros de callianásidos, sin presentar ninguna perturbación en sus poblaciones. A su vez, al equiparar estos resultados con el trabajo de Felder y Staton (2000), se observó que el holotipo y los paratipos en *L. manningi* tienen un intervalo de 0.9 y 1.6 cm en LC para varias localidades de Veracruz y Tabasco. El holotipo

midió 1.4 cm en LC, y la media obtenida en este trabajo fue de 1.3 cm en LC, resultando en poca variación en cuanto a los primeros registros de la especie.

### **Maduración sexual**

El punto de transición entre un juvenil y un adulto es un dato muy útil para saber en qué momento estos individuos se encuentran menos desarrollados en relación a caracteres morfológicos, o por otro lado, en que época alcanzan la talla correspondiente a una capacidad reproductiva exitosa. Esta subdivisión refleja una densidad aproximada de juveniles y adultos en la población. Estudios como el de Felder y Griffis (1994), han reportado cohortes visibles a lo largo del ciclo de vida en la especie *L. louisianensis*, las cuales, se identifican como etapas bien marcadas durante el desarrollo, en contraste, con la gran variedad de tallas obtenida en este estudio y a la predominancia de ciertos individuos. Es difícil esclarecer el por qué prevalecen más unas tallas que otras; en estos casos se esperaría encontrar una homogeneidad en cuanto al crecimiento, debido a que el método de muestreo fue el mismo durante todo el estudio. Una posible causa a esto, sea el reducido tamaño de la quela en individuos juveniles, que les impide defenderse, y por ende, mantenerse en una misma posición dentro de su madriguera. Botter-Carvalho *et al.* (2007), reportaron un menor esfuerzo de profundidad para muestrear juveniles de *C. major*, dado que estos se encontraron en las zonas más superiores de las galerías por procesos de reclutamiento y/o exclusión de machos adultos como lo observado con *L. louisianensis*, *N. harmandi*, *N. japónica* y *N. petalura* (Felder y Lovett, 1989; Shimoda *et al.*, 2005). Así mismo, mencionan que distintos callianásidos, como *C. major*, pudieran tener una distribución vertical como la observada por Witbaard y Duineveld (1989) con *Callianassa subterranea*, y Nates y Felder (1998) con *L. sinuensis* y *L. bocourti*. En estos trabajos, los individuos de tallas menores se encuentran cerca de la superficie y los más grandes a mayor profundidad. Es posible que el reclutamiento ocurra desde lo más profundo de la galería en esta población de *L. manningi*, y los juveniles estén migrando hacia la superficie donde finalmente se van acumulando.

Durante el análisis de madurez sexual, se observó que *L. manningi* no posee una acentuación en su punto de transición, esto, debido a que los valores obtenidos son continuos y homogéneos. Los machos de *L. manningi* alcanzaron su madurez sexual al medir 1.2 cm en LC, mientras que las hembras 1.3 cm en LC, por su parte, Felder y Lovett (1998) mencionan que *L. louisianensis* tiene un punto de transición para LC en machos de 1.55 cm y 1.1 cm en hembras, entretanto, Nates y Felder (1999) reportaron una madurez sexual para *L. sinuensis* al medir en LC 1.11 cm en machos y 1.12 cm en hembras. A diferencia de lo reportado para el género *Lepidophthalmus*, se ha observado que los individuos del género *Callichirus* tardan más tiempo en alcanzar su madurez sexual; Hernáez y Wehrtmann (2007) refieren que *C. seilacheri* alcanza su etapa adulta al medir 2.01 cm en machos y 1.81 cm en hembras. Esta diferencia, es otra evidencia del mecanismo que favorece la reproducción en etapas tempranas para los miembros de *Lepidophthalmus*. Estos estudios convergen en la hipótesis de que el punto de transición, entre un conjunto y otro, está en relación al crecimiento alométrico de la quela mayor de los machos y en el desarrollo gonadal en las hembras.

Muchos crustáceos se han caracterizado por un crecimiento uniforme o isométrico en las primeras etapas de su vida (Nates y Felder, 1999; Botter-Carvalho *et al.*, 2007; Hernáez y Wehrtmann, 2007). No obstante, se ha visto que al alcanzar etapas adultas, estos comienzan a poseer distintas tasas de crecimiento, en los cuales, ciertos caracteres, principalmente sexuales, se desarrollan más que el resto del cuerpo (Kuris *et al.*, 1987; Felder y Lovett, 1989; Nates y Felder, 1999; Hernáez y Wehrtmann, 2007). Estas variaciones en la proporción del tamaño, se le conoce como crecimiento diferencial o crecimiento alométrico. Generalmente, los machos adultos son los que denotan en mayor proporción estos cambios. Las quelas de distintos camarones fantasma muestran ornamentaciones en la quela mayor como resultado de las modificaciones que se generan por su uso, la adaptación a sus medios y a las relaciones bióticas, principalmente intraespecíficas, dentro de la población (Kuris *et al.*, 1987; Felder y Lovett, 1989; Nates y Felder, 1999; Shimoda *et al.*, 2005; Botter-Carvalho *et al.*, 2007; Hernáez y Wehrtmann, 2007). En este estudio, *L. manningi*, y en otros trabajos con *L. louisianensis* y *L. sinuensis*

(Felder y Lovett, 1989; Nates y Felder, 1999), los machos adultos mostraron un crecimiento alométrico positivo dentro de la relación potencial entre la longitud del caparazón (LC) y la longitud de la quela (LQ). En cambio, las hembras exhibieron un crecimiento alométrico negativo en dicha relación. Es importante mencionar que estos valores no influyeron en el tamaño del resto de los caracteres morfológicos de las hembras. Estas, presentaron tamaños de quela similares a los machos, no obstante, el tipo de crecimiento negativo puede ser resultado de distintos factores como la adaptación reproductiva a su ambiente y la inversión de energía en la fecundidad. Se ha visto que la alometría negativa involucra un paralelismo entre el punto de transición en hembras y el desarrollo gonadal. Una posible redirección de la energía puede ser invertida en la fecundidad y no en el desarrollo desmesurado de un carácter como el tamaño y la ornamentación de la quela.

### **Fecundidad**

La capacidad reproductiva de los callianásidos va a depender de distintos factores que estén incidiendo directamente en la población. En trabajos con *L. louisianensis* (Felder y Griffis, 1994) y *L. sinuensis* (Nates y Felder, 1999), se infiere una probable reproducción continua dentro de la población, debido a la presencia de hembras ovígeras en todos los meses de muestreo. Por otra parte, Botter-Carvalho *et al.* (2007), y Hernáez y Wehrtmann (2007), reportaron la ausencia total de hembras ovígeras en ciertas épocas del año (agosto y septiembre, y febrero y septiembre, respectivamente). A pesar de esto, todos ellos registraron picos reproductivos que van de uno hasta tres durante el año, en donde se excedía el número de hembras ovígeras para tales incrementos de abundancia. Hernáez y Wehrtmann (2007), hacen alusión a este fenómeno, al resultado de un proceso de doble puesta, uno principal y uno secundario, durante el año en respuesta los cambios ambientales, mientras que Botter-Carvalho *et al.* (2007), especulan que se trata de temporadas bien definidas como respuesta a bajas salinidades y a la poca entrada de nutrientes durante todo el año. No obstante, en el caso de este estudio, *L. manningi* solo reporto una temporada reproductiva, entre febrero y agosto, en donde se obtuvieron

únicamente 6 hembras ovígeras. Este registro resulta alarmante, debido al bajo número obtenido en comparación con otras especies reportadas en otros trabajos. Botter-Carvalho *et al.* (2007), obtuvieron al menos 57 hembras ovígeras de una población anual de 155 individuos de *C. major*, Nates y Felder (1999) obtuvieron una muestra de 444 hembras ovígeras de una población de 3,200 en cuatro años de muestreo con *L. sinuensis* y Hernández *et al.* (2008), solo 48 hembras de una muestra de 716 individuos anuales en *C. seilacheri*.

Las hembras de *L. manningi* tuvieron un intervalo de tallas que fue de 1.3-1.6 cm en LC, patrón observado en más de la mitad las hembras de *L. sinuensis*, pero ambas por debajo de *C. seilacheri* con un intervalo de 1.8-2.3 cm en LC. Sin embargo, la fecundidad y el volumen del huevo en *L. manningi* (386 huevos y 0.972 mm<sup>3</sup>), parecen indicar un esfuerzo energético moderado durante el único pico reproductivo. La fecundidad media de *L. manningi* se encuentra por encima de *L. sinuensis* (251 huevos), *C. kraussi* (122 huevos) y *C. tyrrhena* (270 huevos), pero significativamente baja con respecto a *L. louisianensis* (598 huevos), *C. seilacheri* (17,450 huevos) (Hernández *et al.*, 2008). Los valores de fecundidad obtenidos en *L. manningi*, no tuvieron relación con respecto a ninguna variable morfométrica medida; el bajo número de hembras, no permite aseverar si existe una relación positiva o negativa en cuanto al crecimiento de algún carácter en relación a la fecundidad. Para observar dicha relación entre estas variables, se debe incrementar tanto el esfuerzo de muestreo como el método de captura para hembras ovígeras. Además, esta variación en la fecundidad dependería, a su vez, de las estrategias que ha desarrollado cada especie como la plasticidad para cargar más huevos en el abdomen y los pleópodos, teniendo en cuenta que algunos huevos se pierden, debido al movimiento de las hembras entre las galerías.

Las diferencias entre el volumen del huevo y la fecundidad son referidas a cambios entre altitud y mecanismos de defensa en contra de la resequedad (Hernández y Palma, 2003). Es preferible analizar los huevos en etapa 1; Esto evita que se produzca un sesgo al medir el volumen de los huevos, debido a que durante esta etapa, se observa el contenido energético que le servirá al embrión para desarrollarse, mientras que, en las

etapas siguientes, la variación en la velocidad del desarrollo larval, provoca que el volumen del huevo cambie en cada especie, independientemente de su entorno.

Las diversas especies de callianásidos han llevado a cabo distintos procesos de desarrollo reproductivo con base a su asentamiento en distintos ambientes y a las condiciones que estos presentan. En cuanto a la fecundidad durante los picos reproductivos, las especies *L. sinuensis* y *C. kraussi*, aparentan tener menor fecundidad en comparación a *L. manningi* ( $C. kraussi = 122$  huevos  $< L. sinuensis = 251$  huevos  $< L. manningi = 386$  huevos), sin embargo, estas poseen un volumen superior al de esta última ( $C. kraussi 1.52 \text{ mm}^3 > L. sinuensis 1.22 \text{ mm}^3 > L. manningi 0.972 \text{ mm}^3$ ). Esto puede deberse a una mayor presión por parte de la salinidad en el ambiente de estas dos especies, *L. sinuensis* y *C. kraussi*, la cual es superior a la medida en *L. manningi* (33-35 > 21 ‰). Por otra lado, *L. manningi* supera el volumen de huevo reportado para la especie *C. seilacheri* ( $0.972 \text{ mm}^3 > 0.88 \text{ mm}^3$ ), cuando su fecundidad es muy inferior. No obstante, las variaciones en temperatura, pueden ser las que afectan directamente en la fecundidad de *L. manningi*, con una medición de 23 a 30 °C, por encima de la reportada en *C. seilacheri* de 16 a 18 °C. Esto indica que el volumen del huevo tiene una relación directamente proporcional con respecto a la salinidad, y la fecundidad una relación inversamente proporcional con la temperatura. Así mismo, parece observarse que la salinidad es un factor más limitante que la temperatura en la reproducción de los camarones fantasma. Sobre el mismo tema, Kubo *et al.* (2006), mencionan que existen mecanismos reproductivos como respuesta a diferencias mínimas. Ellos reportaron diferencias en el volumen del huevo para tres especies del género *Nihonotrypaea*, todas dentro de un mismo ambiente estuarino, pero distribuidas en diferentes ambientes a lo largo del nicho. Una de ellas, *N. japonica*, se distribuye más alejada de la boca del mar, está produce huevos de menor tamaño, debido a que su capacidad de retención de larvas es superior al de las dos especies restantes, *N. harmandi* y *N. petalura*, situadas cerca del mar. Estas últimas, poseen huevos más grandes con mayor contenido energético para sus larvas que según sus observaciones, se desarrollan y crecen más rápido para poder reintegrarse a la población.

En cuanto al desarrollo embrionario de los huevos en *L. manningi*, se encontró que los estadios 1 y 2, coincidieron en un mismo mes, y también se registró la ausencia de estadios avanzados, 3 y 4. Botter-Carvalho *et al.* (2007), mencionan que las etapas del huevo son más tardías en los primeros estadios y relativamente veloces en los últimos, como lo reportado en *C. major*. Dentro de las poblaciones de camarones fantasma, es posible ver estadios primarios en casi toda la temporada reproductiva. Sumado a lo anterior, se encuentra el hecho de que las especies de callianásidos se caracterizan por un desarrollo larval abreviado, de una a dos fases inclusive, que les facilita el asentamiento sin formar parte del zooplancton, aunque esto limita su distribución. Sin embargo, debido a la falta de muestras de plancton, se desconoce si *L. manningi* pudiera estar realizando el mismo mecanismo de desarrollo larval que sus congéneres. Por otra parte, sí es posible definir una sola temporada reproductiva, a pesar de que presentaron juveniles en todos los muestreos. Los juveniles de menores tallas se muestrearon entre enero y febrero cuando ocurre la época de reclutamiento, estos juveniles van obteniendo mayor talla durante los meses siguientes, mientras las hembras encuban y protegen los huevos en lo profundo de las galerías indicando su baja densidad durante esos meses. Esto rechaza la idea de que las hembras de *L. manningi* se estuvieran reproduciendo durante todo el año.

### **Distribución espacial**

Generalmente en los trabajos poblacionales sobre callianásidos se omite mencionar el tipo de distribución que posee la población en estudio. Si está se despliega de manera homogénea o en relación a la profundidad a lo largo de su zona de estudio. En la presente tesis, debido a la baja frecuencia estacional durante los diferentes muestreos, se recurrió a un método de cuadrantes para observar la distribución espacial de los camarones fantasma durante las distintas épocas del año. El análisis reveló una sólida limitación poblacional para *L. manningi*, aunado a una fragmentación de la misma. Felder (2001, 2003) menciona que las especies del género *Lepidophthalmus* generalmente se encuentran cerca de marismas y mangles, donde se acumula una gran disponibilidad de materia orgánica de la cual se alimentan. Lo antes dicho, concuerda con el exceso de

materia orgánica vista durante las extracciones de camarones y con los límites del área de muestreo considerados a lo largo de la barra de Sontecomapan. Sin embargo, las frecuentes citas donde se hace hincapié de que estas especies poseen grandes densidades poblacionales no se vieron reflejadas en este estudio (Felder y Griffis, 1994; Felder y Manning, 1997; Nates *et al.*, 1997; Nates y Felder, 1999; Felder y Staton, 2000; Felder, 2001, 2003; Tamaki y Harada; 2005; Botter-Carvalho, 2007; Hernáez y Wehrtmann, 2007). Por otro lado, Botter-Carvalho *et al.* (2007), resaltan los efectos negativos que puede producir la intervención antropogénica en poblaciones de callianásidos, entre ellas, una reproducción continua, premaduración sexual en individuos juveniles, reducción de la talla promedio en la población, baja fecundidad y una alta mortalidad. En este estudio, se observó que la playa ha sido moderadamente erosionada por el arrastre de lanchas, además de ser cubierta por pedacería procedente de la pesca. En contraste, Feldman *et al.* (1997), así como, Tamaki y Harada (2005) reportaron que los callianásidos prefieren playas arenosas y no rocosas, sin obstrucciones que limiten la construcción de sus madrigueras y a su vez, la capacidad de reclutamiento de juveniles. Dentro del área urbanizada, donde se genera principalmente el turismo y la pesca, a lo largo de la barra de Sontecomapan, se registró una ausencia total de camarones fantasma. Para este caso, puede estar ocurriendo un proceso de desplazamiento que este acortando el área de distribución a partir del asentamiento humano. Así mismo, los cambios de temperatura, salinidad y la reducción en la entrada de nutrientes por parte de los afluentes que convergen en la laguna, estén disminuyendo y restringiendo a la especie *L. manningi* a una fracción de la barra de Sontecomapan.

## Conclusiones

1.- Dos especies de camarones fantasma pertenecientes a la familia Callinassidae se distribuyen a lo largo de la barra de Sontecomapan, *Lepidophthalmus manningi* y *Callichirus major*.

2.-El estudio anual y estacional sobre la distribución y el tamaño poblacional en *L. manningi*, indica una reducción con lo reportado para otras especies, tanto para el Golfo de México como en otros países. Debido a la perturbación observada, un estudio a largo plazo, daría una mayor evidencia sobre si estos resultados observados son cíclicos o han sido un proceso gradual para la especie en esta región.

3.- La estructura poblacional para *L. manningi* la componen principalmente adultos. Machos y hembras adultos predominan en todo el año, con excepción de febrero; Hembras ovígeras se presentan únicamente entre mayo y agosto; Los juveniles poseen un pico de abundancia en febrero, a pesar de tener presencia en todos los muestreos.

4.- Esta población de *L. manningi* parece haber sincronizado su ciclo de vida con los diferentes cambios ambientales que se presentan en la barra de Sontecomapan. Se cree que la especie posee temporadas preestablecidas de reproducción y reclutamiento:

a) La temporada reproductiva se presentó entre mayo y agosto, durante la temporada de secas y lluvias. Un posible incremento de nutrientes en la laguna, por parte de ríos afluentes, serviría como una fuente de energía para el desarrollo de las larvas cuando ocurre el recubrimiento durante la temporada de “nortes”.

b) La temporada de reclutamiento juvenil y la disminución del recubrimiento de las madrigueras se presentaron en febrero, al final de la temporada de “nortes”.

5.- La escasa densidad de hembras ovígeras es preocupante y se correlaciona con la baja densidad poblacional observada. La fecundidad observada apunta a una estrategia tipo K. La inversión energética va dirigida a la producción de menos huevos que tengan una mayor resistencia a la desecación.

6.- La distribución espacial de esta especie, sugiere una disminución progresiva de su nicho, primordialmente por cambios físicos en la playa generados por el hombre. La erosión y la deposición de basura con pedacería de conchas de moluscos, evidencian cambios no homogéneos como los provocados por huracanes y “nortes”.

a) La especie *L. manningi* fue localizada en la zona de transición entre la laguna y la boca que abre hacia el mar. Esta área presento poco oleaje, mucha materia orgánica y poca salinidad (ambiente oligohalino).

b) Se desconoce la distribución espacial, así como los aspectos ecológicos de la especie *C. major* en la barra de Sontecomapan. Se propone una posible distribución de esta especie dentro de la zona de mareas que abre hacia el Golfo de México.

## Literatura citada

- Abed-Navandi, D. y P. C. Dworschak. 2005a. Food sources of tropical thalassinidean shrimps: a stable-isotope study. *Marine Ecology Progress Series* **291**: 159-168.
- Abed-Navandi, D., H. Koller y P. C. Dworschak. 2005b. Nutritional ecology of thalassinidean shrimps constructing burrows with debris chambers: The distribution and use of macronutrients and micronutrients. *Marine Biology Research* **1**: 202-215.
- Aké-Castillo, J. A. y G. Vázquez. 2011. *Peridinium quinquecorne* Var. *Trispiniferum* Var. Nov. (Dinophyceae) from a brackish environment. *Acta Botanica Mexicana* **94**: 125-140.
- Alves, B. G. R y A. L. Brossi-Garcia. 2007. Fecundidade de crustáceos talassinídeos (Upogebiidae: *Upogebia*) de praias de São Sebastião (sp). Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Sociedade de Ecologia do Brasil. 1-2.
- Anker, A., M.-S. Jeng y T.-Y. Chan. 2001. Two unusual species of alpheidiae (Decapoda: Caridea) associated with upogebiid mudshrimps in the mudflats of Taiwan and Vietnam. *Journal of Crustacean Biology* **21(4)**: 1049-1061.
- Anker, A. J. y P. C. Dworschak. 2004. A new species of *Alpheus* from the tropical eastern Atlantic (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **105B**: 47-58.
- Anker, A. J., S. T. Ahyong, P. L. Noel y A. R. Palmer. 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution* **60(12)**: 2507-2528.
- Anker, A. J, y P. C. Dworschak. 2007. *Jengalpheops rufus* gen. nov., sp. nov., a new commensal alpheid shrimp from the Philippines (Crustacea: Decapoda). *Zoological Studies* **46(3)**: 290-302.
- Ahyong, S. T., J. K. Lowry, M. Alonso, R. N. Bamber, G. A. Boxshall, P. Castro, S. Gerken, G. S. Karaman, J. W. Goy, D. S. Jones, K. Meland, D. C. Rogers, y J. Svavarsson. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. En: Zhang, Z. Q. (ed.), Animal Biodiversity:

- an Outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*. **3148**: 165–191.
- Bilodeau, A. L., D. L. Felder y J. E. Neigel. 2005. Multiple paternity in the thalassinidean ghost shrimp, *Callichirus islagrande* (Crustacea: Decapoda: Callianassidae). *Marine Biology* **146**: 381–385.
- Bishop, G. A. y A. B. Williams. 2005. Taphonomy and preservation of burrowing thalassinidean shrimp. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **118(1)**: 218–236.
- Botter-Carvalho, M. L., P. J. P. Santos y P. V. V. C. Carvalho. 2007. Population dynamics of *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Thalassinidea) on a beach in northeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **71**: 508-516.
- Brante A., M. Fernández, L. Eckerle, F. Mark, H.-O. Pörtner, W. Arntz. 2003. Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. *Marine Ecology Progress Series* **251**: 221-232.
- Campos, E., E. F. Felix-Pico y F. G. Dominguez. 1995. Distribution and host for four symbiotic Crustaceans of the Mexican Pacific (Stomatopoda and Decapoda). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **94(2)**: 176-178.
- Contessa, L. y F. L. Bird. 2004. The impact of bait-pumping on populations of the ghost shrimp *Trypaea australiensis* Dana (Decapoda: Callianassidae) and the sediment environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **304**: 75– 97.
- Corey, S. y D. M. Reid. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of Caridean shrimp. *Crustaceana* **60(3)**: 270-294.
- De Grave, S., N. D. Pentcheff, S. T. Ahyong, T.-Y. Chan, K. A. Crandall, P. C. Dworschak, D. L. Felder, R. M. Feldmann, C. H. J. M. Fransen, L. Y. D. Goulding, R. Lemaitre, M. E. Y. Low, J. W. Martin, P. K. L. Ng, C. E. Schweitzer, S. H. Tan, D. Tshudy y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology* **21**: 1–109.

- Dworschak, P. C. 2000. On the burrows of *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt, 1935) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Senckenbergiana marítima* **30**: 99–104.
- Dworschak, P. C y V. R. Coelho. 1999. On two alpheids from Araçá (São Paulo, Brazil) with a description of a new species of *Leptalpheus* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **101B**: 475-488.
- Dworschak, P. C., A. J. Anker y D. Abed-Navandi. 2000. A new genus and three new species of alpheids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **102B**: 301-320.
- Dworschak, P. C., H. Koller y D. Abed-Navandi. 2006. Burrow structure, burrowing and feeding behaviour of *Corallianassa longiventris* and *Pestarella tyrrhena* (Crustacea: Thalassinidea: Callianassidae). *Marine Biology* **148(6)**: 1369–1382.
- EBTuxtlas (Estación de Biología los Tuxtlas, Instituto de Biología). 2014. Generalidades de la región. <http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/localizacion/frame.htm>
- Felder, D. L. 2001. Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of the Americas (Decapoda: Thalassinidea). *Interciencia* **26(10)**: 440-446.
- Felder, D. L. 2003. Ventrally sclerotized members of *Lepidophthalmus* (Crustacea: Decapoda: Callianassidae) from the Eastern Pacific. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **104B**: 429–442.
- Felder, D. L. y D. L. Lovett. 1989. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callianassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Journal of Crustacean Biology*. **9(4)**: 540–553.
- Felder, D. L. y R. B. Griffis. 1994. Dominant infaunal communities at risk in shoreline habitats: Burrowing thalassinid Crustacea. A final report by Louisiana Universities Marine Consortium for U. S. Dept. of the Interior, Minerals Management Service, Gulf of Mexico OCS Regional Office, New Orleans, La. Contract No. 14-35-0001-30470, OCS Study MMS 94-0007. 1-98.
- Felder, D. L. y R. B. Manning. 1997. Ghost shrimps of the genus *Lepidophthalmus* from the caribbean region, with description of *L. richardi*, new species, from Belize

- (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Journal of Crustacean Biology* **17(2)**: 309-331.
- Felder, D. L. y R. B. Manning. 1998. A new ghost shrimp of the genus *Lepidophthalmus* from the Pacific coast of Colombia (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **111(2)**: 398-408.
- Felder, D. L. y J. L. Staton. 2000. *Lepidophthalmus manningi*, a new ghost shrimp from the southwestern gulf of Mexico (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Journal of Crustacean Biology* **20(2)**: 170-181.
- Feldman, K. L., A. D. Armstrong, D. V. Eggleston y B. R. Dumbauld. 1997. Effects of substrate selection and post-settlement survival on recruitment success of the thalassinidean shrimp *Neotrypaea californiensis* to intertidal shell and mud habitats. *Marine Ecology Progress Series* **150**: 121-136.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: sistemática y ecología. *Hidrobiológica* **5(1-2)**: 1-24.
- Griffis, R. B. y T. H. Suchanek. 1991. A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea). *Marine Ecology Progress Series* **79**: 171-183.
- Hamasaki, K., K. Fukunaga y S. Kitada. 2006. Batch fecundity of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Aquaculture* **253**: 359-365.
- Hernández, 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, Valparaíso* **31(2)**: 35-46.
- Hernández, P. y I. S. Wehrtmann. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical* **55(Suppl. 1)**: 141-152.
- Hernández, P., S. Palma y I. S. Wehrtmann. 2008. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Helgoland Marine Research* **62**: 351-356.

- Hernández, P., E. Villegas-Jiménez, F. Villalobos y I. S. Wehrtmann. 2012. Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): A tropical species with a seasonal reproduction. *Marine Biology Research* **8(7)**: 635-643.
- Heard, R. W., R. A. King, D. M. Knott, B. P. Thoma y S. Thornton-DeVictor. 2007. A guide to the Thalassinidea (Crustacea: Malacostraca: Decapoda) of the South Atlantic Bight. *National Oceanic and Atmospheric Administration Professional Paper National Marine Fisheries Service*. Editorial Committee **4**: 1-30.
- Kneer, D. 2006. The role of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae) and its burrows in a tropical seagrass meadow, with some remarks on *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae). Berlin: Freie Universität Berlin. 1-91.
- Kornienko, E., O. M. Korn y D. D. Golubinskaya. 2015. The number of zoeal stages in larval development of *Nihonotrypaea petalura* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) from Russian waters of the Sea of Japan. *Zootaxa* **3919(2)**: 343-361.
- Kristensen E., G. Penha-Lopes, M. Delefosse, T. Valdemarsen, C. O. Quintana y G. T. Banta. 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* **446**: 285-302.
- Kubo, K., K. Shimoda y A. Tamaki. 2006. Egg size and clutch size in three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **86**: 103-111.
- Kuris, A. M., Z. Ra'anan, A. Sagi y D. Cohen. 1987. Morphotypic differentiation of male Malaysian giants prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Journal of Crustacean Biology* **7(2)**: 219-237.
- Lardies, M. A. y I. S. Wehrtmann. 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): Fecundity, reproductive output and chemical composition of eggs. *Ophelia* **46**: 165-174.

- Manning, R. B. y D. L. Felder. 1986. The status of the callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Sociedad de Washington* **99(3)**: 437-443.
- Manning, R. B. y D. L. Felder. 1991. Revision of the American callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Sociedad de Washington* **104(4)**: 764-792.
- Morales, J. E. y S. J. Suárez. 2010. Conocimiento y uso de tortugas de agua dulce por pescadores y lancheros de Sontecomapan, Veracruz, México (193-220 p.). En: Guerra, M., S. Calmé, S. Gallina y E. Naranjo (eds.). Uso y manejo de fauna silvestre en el norte de Mesoamérica. Secretaría de Educación del Gobierno del Estado de Veracruz, México.
- Nates, S. F., D. L. Felder y R. Lemaitre. 1997. Comparative larval development in two species of the burrowing ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Callianassidae). *Journal of Crustacean Biology* **17(3)**: 497-519.
- Nates, S. F. y D. L. Felder. 1998. Impacts of burrowing ghost shrimp, genus *Lepidophthalmus* Crustacea: Decapoda: Thalassinidea, on penaeid shrimp culture. *Journal of the World Aquaculture Society* **29(2)**: 188-210.
- Nates, S. F. y D. L. Felder. 1999. Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callianassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds. *Fishery Bulletin*. **97(3)**: 526-541.
- Nickell, L. A. y J. A. Atkinson. 1995. Functional morphology of burrows and trophic modes of three thalassinidean shrimp species, and a new approach to the classification of thalassinidean burrow morphology. *Marine Ecology Progress Series* **128**: 181-197.
- Ngoc-Ho, N. 1981. A taxonomic study of the larvae of four thalassinid species (Decapoda, Thalassinidea) from the Gulf of Mexico. *Bulletin of the British Museum of Natural History: Zoology Series* **40(5)**: 237-273.

- Oyarsun, S., R. León; J. C. Uribe y M. Vera-Escudero. 2010. Aspectos reproductivos de *Austropandalus grayi* (Cunningham, 1871) (Decapoda: Caridea) en los canales de la región de Aysén. *Ciencia y tecnología del mar* **33(1)**: 77-91.
- Pinheiro, M. A. A. y A. Fransozo. Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Crustaceana* **65(3)**: 377-389.
- Peiró, D. F., I. S. Wehrtmann y F. L. Mantelatto. 2014. Reproductive strategy of the ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea: Callianassidae) from the southwestern Atlantic: sexual maturity of females, fecundity, egg features, and reproductive output. *Invertebrate Reproduction & Development* **58(4)**: 294-305.
- Pianka, E. R. 1972. *r* and *K* selection or *b* and *d* selection? *American Naturalist* **106**: 581-588.
- Poore, G. C. B. 1997. A review of the thalassinidean families Callianassidae Kossmann, Micheleidae Sakai, and Thomassiniidae de Saint Laurent (Crustacea, Decapoda) with descriptions of fifteen new species. *Zoosystema* **19(2-3)**: 345-420.
- Ríos R., y A. Carvacho. 1983. Caridean shrimps of the Gulf of California. III. *Leptalpheus mexicanus*, new species (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Journal of Crustacean Biology* **3(2)**: 306-313.
- Robles, R., C. C. Tudge, P. C. Dworschak, G. C. B. Poore y D. L. Felder, 2009. Molecular phylogeny of the thalassinidea based on nuclear and mitochondrial genes. En: Martin, J. W., K. A. Crandall y D. L. Felder (eds.). Decapod Crustacean Phylogenetics. Koenemann, S. (series ed.). **18**. Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group. 309–326.
- Rodríguez-Varela, A. C., A. Cruz-Gómez y H. Vázquez-López. 2010. List of the ichthyofauna in the Sontecomapan lagoon, Veracruz, Mexico. *Biología, BIOCYT* **3(9)**: 107-121.
- Ross, D. M. 1983. Symbiotic relations (178-180 p.). En: Bliss, D., ed. *The biology of crustacea* **7**: 1-338.

- Shimoda, K., Y. Wardiatno, K. Kubo y A. Tamaki. 2005. Intraspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callinassid shrimps. *Marine Biology* **146**: 543-557.
- Somerton, D. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs **37**: 1488-1494.
- Souza, J. R. B., C. A. Borzone y T. Brey. 1998. Population dynamics and secondary production of *Callinectes major* (Crustacea: Thalassinidea) on a southern Brazilian sandy beach. *Archives of Fisheries and Marine Research* **46**: 151-164.
- Staton, J. L., D. W. Foltz y D. L. Felder. 2000. Genetic variation and systematic diversity in the ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae). *Journal of Crustacean Biology* **20(2)**: 157-169.
- Tamaki A. y K. Harada. 2005. Alongshore configuration and size of local populations of the callinassid shrimp *Nihonotrypaea harmandi* (Bouvier, 1901) (Decapoda: Thalassinidea) in the Ariake-Sound estuarine system, Kyushu, Japon. *Crustacean Research* **34**: 65-86.
- Witbaard, R. y G. C. A. Duineveld. 1989. Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp *Callinassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea. *Sarsia* **74**: 145-222.
- Ziebis, W., S. Forster, M. Huettel y B. B. Jorgensen. 1996. Complex burrows of the mud shrimp *Callinassa truncata* and their geochemical impact in the sea bed. *Nature* **382**: 619-622.