



DINÁMICA POBLACIONAL DE *Clibanarius antillensis* (CRUSTACEA: ANOMURA: DIOGENIDAE) DE LA LOCALIDAD DE PUERTO ABAJO, ESTADO NUEVA ESPARTA. DURANTE EL PERIODO MARZO-SEPTIEMBRE DE 2014

Population dynamics of *Clibanarius antillensis* (Crustacea: Anomura: Diogenidae) of the location of Puerto Abajo, New Sparta state. during the march-september 2014 period

Orgelis Contreras Mata ^{1*}; Carlos Lira Gómez ¹ 

¹ Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta. Apartado postal 6304. Calle Principal - La Marina, Boca del Río, Isla de Margarita, Venezuela.

* E-mail: orgelisrcm@hotmail.com

Recibido: 01/04/2020; Aceptado: 15/12/2020; Publicado: 30/12/2020

ABSTRACT

On the Venezuelan coast, the genus *Clibanarius* is represented by four species, of which there is an almost absolute ignorance about the ecology of *C. antillensis*. For this reason it was proposed to carry out this research whose main objective was to study its population dynamics in the town of Puerto Abajo. Fortnightly samples were sampled during the March-September 2014 period. The sample consisted of 1098 specimens: 556 (50,64%) females (♀), of which 335 were ovigerous and 542 (49,36%) males (♂). The sexual ratio was 1♀: 1♂. The lowest number of organisms was collected in the month of March and the largest in May and August. The t-student of the wet weight ($t = 1,66$; $p > 0,05$) shows that there are no affected differences between females and males, while the wet weight relationship with the shield length shows a negative allometric growth. The population parameters for ♀ and ♂ of the hermit were, respectively: asymptotic length $L_{\infty} = 7,40$ mm and 7,90 mm; growth coefficient: $k = 0,20 / \text{year}^{-1}$ and $0,22 / \text{year}^{-1}$; the theoretical age: $t_0 = -0,22 / \text{years}^{-1}$ and $-0,2 / \text{years}^{-1}$; calculated age limit: $A_{0,95} = 13,8$ years and 12,5 years. The coefficient of variation obtained for both ♀ (CV = 22,49%) and ♂ (CV = 27,75%), modified that the pattern of growth in length of the species differs statistically in relation to sex.

Keywords: Hermit crab; Rocky shoreline; Longevity; Condition factor; Margarita Island.

RESUMEN

En las costas venezolanas el género *Clibanarius* está representado por cuatro especies, de las cuales existe un desconocimiento casi absoluto acerca de la ecología de *C. antillensis*. Por tal motivo se planteó realizar la presente investigación cuyo objetivo principal fue estudiar su dinámica poblacional en la localidad de Puerto Abajo. Se realizaron muestreos quincenales durante el periodo marzo-septiembre del 2014. La muestra estuvo constituida por 1098 ejemplares: 556 (50,64%) hembras (♀), de las cuales 335 estaban ovígeras y 542 (49,36%) machos (♂). La proporción sexual fue de 1♀:1♂. El menor número de organismos fue recolectado en el mes de marzo y los mayores en mayo y agosto. El t-student del peso húmedo ($t = 1,66$; $p > 0,05$) evidencia que no existen diferencias significativas entre hembras y machos, mientras que la relación peso húmedo con la longitud del escudo muestra un crecimiento alométrico negativo. Los parámetros poblacionales para ♀ y ♂ del ermitaño fueron,

respectivamente: longitud asintótica $L_{\infty} = 7,40$ mm y $7,90$ mm; coeficiente de crecimiento: $k = 0,20/\text{año}^{-1}$ y $0,22/\text{año}^{-1}$; la edad teórica: $t = -0,22/\text{años}^{-1}$ y $-0,2/\text{años}^{-1}$; edad límite calculada: $A_{0,95} = 13,8$ años y $12,5$ años. El coeficiente de variación obtenido tanto para ♀ ($CV = 22,49\%$), como ♂ ($CV = 27,75\%$), establecen que el patrón de crecimiento en longitud de la especie difiere estadísticamente con relación al sexo.

Palabras clave: Cangrejo ermitaño; Litoral rocoso; Longevidad; Factor de condición; Isla de Margarita

Forma de citar el artículo (Formato APA):

Contreras, O., & Lira, C. (2020). Dinámica poblacional de *Clibanarius antillensis* (Crustacea: Anomura: Diogenidae) de la localidad de Puerto Abajo, Estado Nueva Esparta. Durante el periodo marzo-septiembre de 2014. *Anales Científicos*. 81(2), 322-335. <http://dx.doi.org/10.21704/ac.v81i2.1643>

Autor de correspondencia (*): Orgelis Contreras Mata. Email: orgelisrcm@hotmail.com

© Los autores. Publicado por la Universidad Nacional Agraria La Molina.

This is an open access article under the CC BY

1. INTRODUCCIÓN

La familia Diogenidae está integrada por ermitaños que poseen el tercer par de maxilípedos próximos en la base, quelípedos subiguales, o el izquierdo mucho más largo que el derecho, raras veces el derecho ligeramente mayor que el izquierdo (Forest y de Saint Laurent, 1967; Lira, 1997). Esta familia está representada en Venezuela por 23 especies agrupadas en siete géneros (García, 1988; Piñango, 1988; Lira, 1997), entre ellos el género *Clibanarius*, está conformado a nivel mundial por 59 especies nominales, cuyos representantes presentan el ápice de los dedos excavado en forma de cuchara; flagelo antenal generalmente con setas inconspicuas o minúsculas, caparazón posterior sin celdas calcificadas (Lira, 1997). Los cangrejos ermitaños de este género, son de hábitat intermareal, generalmente de tamaño reducido y ágiles movimientos (Hazlett, 1966), encontrándose, normalmente, en las zonas rocosas durante la bajamar, para realizar el cambio de conchas, siempre que sea necesario para su crecimiento (Alferi, 2007; Arrasate, 2008).

En Venezuela el conocimiento que se tiene acerca de la biología y ecología de los ermitaños del género *Clibanarius* es escaso y la información existente está casi restringida a los inventarios faunísticos realizados por Rodríguez (1980); Lemaitre (1981); Piñango (1988); Scelzo y Valera (1988); Lira (1997), y a estudios ecológicos como el de Rodríguez (1968). Debido a la poca información existente acerca de *C. antillensis* se consideró oportuno el estudio de su dinámica poblacional en la

localidad de Puerto Abajo, Estado Nueva Esparta, durante el periodo marzo-septiembre del 2014, de esta manera contribuir a la información ecológica de la especie determinando entre machos y hembras su relación talla-peso y el tipo crecimiento (minorante o mayorante); estimando en las hembras ovígeras: el factor de condición, la talla de primera madurez sexual, el número de huevos por talla, el esfuerzo reproductivo, así como, el número de huevos con relación a la talla y el peso húmedo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la localidad Puerto Abajo, de El Tirano. Los ejemplares de *Clibanarius antillensis* fueron capturados manualmente en el intermareal rocoso de la localidad de Puerto Abajo ($11^{\circ}07'34,52''N$ - $63^{\circ}50'30,55''O$) del Municipio Antolín del Campo, Isla de Margarita, Estado Nueva Esparta, Venezuela; los muestreos fueron realizados cada 15 días durante seis meses, desde marzo hasta septiembre de 2014, recolectando en cada oportunidad un número no mayor de 80 ejemplares de diferentes tallas. Se procedió a extraer cada individuo de la concha habitada mediante la aplicación de calor, para luego ser preservado tanto el crustáceo como la concha de la cual fue extraído, en alcohol etílico al 70% en envases rotulados con la información del sector y fecha de captura, para posteriormente realizar los respectivos análisis biológicos.

Actividad de laboratorio

Se estimaron las medidas de ancho (AE) y largo del escudo (LE) (Figura 1) del ermitaño, de cada ejemplar recolectado, utilizando un vernier de 0,05 mm de apreciación. La determinación del sexo se realizó mediante el uso de un microscopio estereoscópico observándose la posición del gonoporo, mediante la metodología propuesta por McLaughlin (1980), quien señala que para malacostracos, las hembras pueden ser reconocidas por poseer la abertura genital en la coxa del tercer par de pereiópodos; mientras que los machos la presentan en la coxa del quinto par. Para el estudio de la fecundidad, los huevos fueron cuidadosamente apartados de los pleópodos de la hembra mediante el uso de pinzas, se realizó un conteo directo de los huevos con la ayuda de un microscopio estereoscópico; así mismo, se determinó el peso húmedo (PH) y peso seco (PS) de los huevos, utilizando una balanza electrónica Sartorius de 0,0001 g de apreciación. Para ponderar el peso seco tanto de los huevos como de los organismos (machos y hembras), las muestras fueron colocadas en una estufa durante 48h a 100°C.

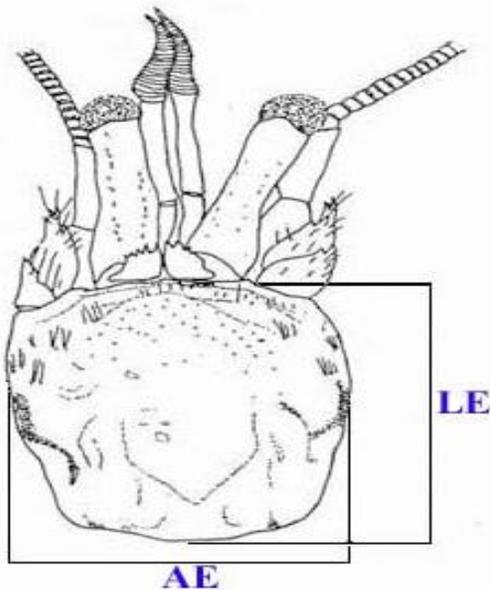


Figura 1. Aspecto dorsal anterior del cuerpo del cangrejo ermitaño *Clibanarius antillensis*. Se indican las medidas de la longitud del escudo (LE) y ancho del escudo (AE). Modificado de Lira (1997).

Análisis de datos

Para determinar si la proporción sexual se alejaba o no de la esperada (1:1) fue empleado el “ji-cuadrado” con corrección Yates (Sokal y Röhlf, 1983). Para el tipo de crecimiento, en ♂ y ♀ de *C. antillensis*, se realizó primero un análisis de regresión (LE vs peso húmedo “PH”), mediante la relación potencial anotada por Sparre y Venema (1995). El tipo de crecimiento se basó del resultado obtenido del parámetro “b” de la regresión longitud del escudo vs peso húmedo tanto para machos como para hembras.

La estimación del crecimiento se basó en el análisis de la distribución de frecuencia de longitud del escudo para cada sexo. Para ello, se usó el software FiSAT II (Gayanilo et al., 2002). En primer lugar, se estimó la longitud asintótica (L_{∞}) aplicando el método de Powell (1979) y Wetherall (1986), que permitió determinar el coeficiente de crecimiento (k) a través de la rutina ELEFAN I. En segundo lugar, se calculó el t_0 de acuerdo a lo propuesto por Pauly (1979). El $A_{0,95}$ fue estimado mediante el Método de Taylor (1958).

La curva de crecimiento fue construida mediante la fórmula de Von Bertalanffy (1934). Los parámetros de crecimiento estimados en *C. antillensis*, fueron comparados con resultados obtenidos por otros investigadores en diferentes regiones, mediante el índice phi prima (Φ') de Munro y Pauly (1983) y el criterio de Sparre y Venema (1995) quienes establecen que el coeficiente de variación (CV) no debe exceder del 4% para poder asumir que los resultados son estadísticamente similares.

Se determinó el factor de condición de Fulton (1911) para establecer el grado de bienestar o condición somática de la especie con relación al medio en que vive (Tresierra y Culquichicón, 1993).

Como talla de primera madurez sexual fue considerada la de la hembra ovada observada con la menor LE (Gaertner y Laloé, 1986). La talla de 50% de la población fue calculada estimando previamente la fracción $F(L)$ o porcentaje acumulado (%) de ejemplares con relación a la longitud del escudo. Para ajustar los datos fue empleada la

ecuación de curva logística modificada por Hoydal *et al.* (1982).

La estimación de la fecundidad fue realizada mediante el método de conteo directo, el cual consiste en contar el número total de huevos de la masa ovígera de las hembras. Se determinó una relación del número de huevos con la talla y peso de la hembra ovígera, determinada mediante la fórmula indicada por Holden y Raitt (1975). El esfuerzo reproductivo fue estimado mediante fórmula de RO. La talla relativa de madurez sexual (RSOM) fue estimada a partir de la fórmula de Charnov (1990).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se recolectó un total de 1098 ejemplares de *Clibanarius antillensis* en la localidad de Puerto Abajo, El Tirano; de éstos 556 (50,64%) fueron hembras de las cuales 335 eran ovígeras y 542 (49,36%) resultaron ser machos, con una proporción sexual no se desvió significativamente de (1,03♂:0,97♀).

Crecimiento; dimorfismo sexual y relación Talla-Peso

Aun cuando la proporción sexual esperada, por convención es de 1:1, Wanner (1972) indicó que en los crustáceos marinos es raro encontrar una proporción sexual 1:1 y un hallazgo de ello lo señala como un “patrón anómalo”. Galindo (2001) sugiere que en Paguroideos es común encontrar proporciones de hembras mayores que de machos dependiendo de la época del año y de la talla de los ejemplares; Turra y Leite (2000) encontraron una proporción sexual de 2,6:1; 5:1 y 1,84:1 para hembras y machos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* y *C. vittatus* respectivamente; sin embargo, esta tendencia no se cumple en todos los diogénidos (Gherardi y Cassidy, 1995; Bertini y Fransozo, 2000). La proporción sexual encontrada en el presente trabajo no se desvió significativamente de 1:1 lo cual, concuerda con lo encontrado por Argüelles *et al.* (2009) para esta misma especie en México.

La longitud del escudo (LE) de *C. antillensis* osciló entre 1,5 y 7,2 mm, 1,5 y 4,96 mm en ♀ ovígeras y

no ovígeras, respectivamente y 1,2 y 7,7 mm en ♂. El peso húmedo (PH) fluctuó entre 0,006 y 1,17 g en ejemplares ♀ y 0,004 y 1,13 g en ♂. El t-student señala que existen diferencias significativas entre sexos con respecto a la longitud del escudo ($t=7,88$; $p> 0,05$) resultando los machos de mayor longitud que las hembras.

Las poblaciones de ermitaños tienden a exhibir dimorfismo sexual, donde las hembras son por lo general más pequeñas que los machos (Harvey, 1990; Wada, 1999; Turra y Leite, 2000; Galindo, 2001; Mantelatto y Martinelli, 2001; Turra, 2003; Contreras y Córdoba, 2006; Sant’Anna *et al.*, 2008; Argüelles *et al.*, 2009). Esto es probablemente debido a las diferencias en los patrones de crecimiento entre los sexos (Mantelatto *et al.*, 2007), los machos tienen tasas de crecimiento mayor que en las hembras, especialmente cuando habitan en conchas grandes (Wada *et al.*, 1997). Esta diferencia de tamaño también pudiera estar asociada a las actividades reproductivas, donde las hembras realizan una inversión energética mayor hacia las gónadas y producción de huevos, mientras que los machos dirigen su energía hacia el crecimiento (Turra, 1999; Turra y Leite, 2000; Castillo, 2009). A pesar de que en ermitaños es común el dimorfismo sexual con relación a la talla, este fenómeno no siempre se presenta (Turra y Leite, 2000; MacPherson y Raventos, 2004).

El menor número de organismos fue capturado en el mes de marzo y el mayor en mayo y agosto (Figura 2), esto pudo deberse a variables ambientales presentes como lluvias, influencia de las mareas y las corrientes, migraciones estacionales, errores en los muestreos, entre otros, resultados similares concuerdan con Turra y Leite (2000) en Brasil, quienes encontraron un menor número de organismos en los meses de enero y marzo y un mayor número en febrero, julio, agosto y noviembre para *C. antillensis*, *C. sclopetarius* y *C. vittatus*. Las ecuaciones linealizadas de la relación peso húmedo con la longitud del escudo fue:

Hembras	$\text{LnPHO} = -4,77359 + 2,03607 \text{LnLE}$	$r = 0,4259$
Machos	$\text{LnPHO} = -5,12801 + 2,34518 \text{LnLE}$	$r = 0,5413$

No existen diferencias significativas entre el peso húmedo de machos y hembras ($t= 1,66$; $p> 0,05$), mientras que la relación peso húmedo con la longitud del escudo muestra un crecimiento alométrico minorante para ambos sexos. Esto es similar a lo reportado por Turra (2003) para esta especie en el sureste de Brasil. Por el contrario *C. scopetarius* y *C. vittatus*, presentan un crecimiento alométrico mayorante al comparar estas dos variables (Turra, 2003).

Para decápodos en general y particularmente para cangrejos ermitaños se reporta con frecuencia, diferencias intersexos con respecto a la morfología y a la relación talla-peso, siendo común encontrar machos de mayor tamaño (Anger y Moreira, 1988; Galindo, 2001).

La prueba de T-student reflejo que no hubo diferencias significativas entre el peso húmedo de ♂ y ♀ de *C. antillensis*, debiéndose probablemente por la inclusión de las masas ovígeras en el peso húmedo de las hembras, sugiriendo que una hembra con su masa de huevos pesa igual que un macho de su misma longitud del escudo, de lo cual se puede inferir que los machos son más pesados. Anger y Moreira (1998) establecen que las diferencias en talla y peso de los ejemplares deben estar relacionados con la proporción de tejidos de los órganos internos, como es el caso de gónadas, vaso deferente y pleópodos.

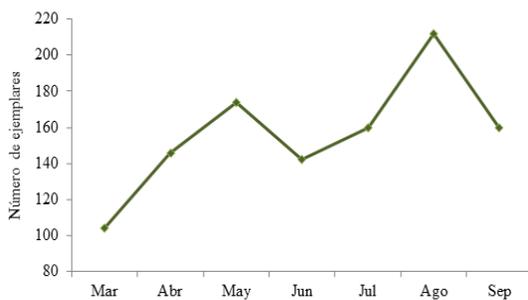


Figura 2. Número de ejemplares de *Clibanarius antillensis* por mes en la Localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014.

Parámetros y curvas de crecimientos

Los parámetros de la curva de crecimiento de Von Bertalanffy obtenidos para ♂ ($L_{\infty}=7,90\text{mm}$; $k=0,22\text{ año}^{-1}$; $A_{0,95}=12,5\text{ años}$) y ♀ ($L_{\infty}=7,40\text{mm}$; $k=0,20\text{ año}^{-1}$; $A_{0,95}=13,8\text{ años}$) de *C. antillensis* se muestran en la Tabla 1. El coeficiente de variación obtenido tanto para hembras ($CV=22,49\%$) como para machos ($CV=27,75\%$), muestra que el patrón de crecimiento de esta especie difiere estadísticamente con relación al sexo.

Las longitudes asintóticas estimadas (L_{∞}) para *C. antillensis* en este estudio (Figura 3) son similares a la reportada por Turra y Leite (2000) para la misma especie y el valor de k muestra un crecimiento longevo en donde la especie requiere de un largo periodo de tiempo para poder alcanzar su longitud asintótica (Tabla 1), siendo estos resultados, sin embargo, menores a los reportados por Turra y Leite (2000) y Sant'Anna et al. (2008). La longevidad ha sido estimada para unas pocas especies de cangrejos ermitaños (Manjón y García, 1994 y 1998; Hartnoll, 2001; Turra y Leite, 2000; Branco et al., 2002 y Sant'Anna et al., 2008), y las diferencias que existen entre sus resultados pueden estar influenciadas tanto por el hábitat o zona geográfica como por la aplicación de métodos distintos en la determinación de la edad y crecimiento o por diseños de muestreos, además la no existencia, en paguroideos, de líneas de crecimiento como las que pueden ser observadas en otolitos, escamas, o cleitrum, de otros organismos, hace difícil determinar la edad en estos crustáceos.

Hill et al. (2006) y Castillo (2009) sugieren que estos parámetros de crecimiento (L_{∞} , k y $A_{0,95}$), pudieran tener una respuesta fisiológica explicada por la relación alométrica existente entre el índice metabólico y el peso corporal, dado que las especies pequeñas ingieren alimentos y respiran a mayor velocidad por unidad de peso corporal que las especies más grandes. Según Sparre y Venema (1995) los parámetros de crecimiento difieren intraespecíficamente, y pueden variar entre poblaciones conespecíficas durante su ciclo de vida. Asimismo, mencionan que cohortes sucesivas pueden crecer de forma diferente según las condiciones ambientales y, además, los parámetros de crecimiento varían a menudo en función del sexo

(Castillo, 2009). La diferencia sexual entre machos y hembras obtenidas en el presente estudio con respecto a los patrones de crecimiento con la edad, también podría tener relación con la calidad del hábitat, la disponibilidad de alimento presente en el medio o estrés fisiológico (Bond y Backup, 1983).

El índice phi prima (ϕ') es utilizado como el mejor medio disponible para promediar los parámetros de crecimientos (L_∞ y k) de una especie en particular y este debería ser cercano a los estimados previos, si resulta marcadamente diferente habría razones para sospechar sobre la confiabilidad de los nuevos estimados de k y L_∞ y estos podría ser atribuidas a variaciones entre años y localizaciones, diferencias de temperatura y disponibilidad de alimento en el lugar donde viven los recursos (Sparre y Venema, 1995). El valor del coeficiente de variación del índice de phi prima (ϕ') obtenido fue de 2,39 para hembras y 2,62 para los machos de *C. antillensis* y al ser comparado el ϕ' con otras especies del mismo género (Tabla 1) se deduce una diferencia en los patrones de crecimiento, esto podría deberse como se señaló antes, a características del hábitat, aunque también podrían atribuirse a estimaciones a partir de distintos métodos de análisis de datos, tamaño de la muestra, modalidad del muestreo, entre otros (Rosas y Navarrete, 2008; Castillo, 2009).

En las curvas de crecimientos en la Figura 4, se observa que las hembras tardan 12 meses teóricos más en alcanzar la L_∞ en comparación con los machos. Evidenciándose que el crecimiento suele

ser muy rápido al principio cuando el organismo es muy joven, pero su crecimiento suele ser más lento a medida que el organismo va siendo más longevo y llega alcanzar la longitud máxima promedio de la especie.

La diferencia entre la edad límite en machos y hembras, puede ser debida a que los machos alcanzan la longitud asintótica (L_∞) en menor tiempo que las hembras; lo que indica que el crecimiento de las hembras es más lento y por consiguiente tienen un ciclo de vida un poco más largo para lograr alcanzar la longitud asintótica, esto está reflejado en la diferencia del valor obtenido de k para cada sexo. Al mismo tiempo, el hecho de que las hembras presenten mayor longevidad podría estar relacionado con el comportamiento de los machos; debido a éstos pasan más tiempo expuestos en las áreas de alimentación, compitiendo con otros machos por el territorio y cortejando a las hembras, este comportamiento los hace más susceptibles al peligro puesto que están expuestos constantemente a los depredadores (Castillo, 2009).

Talla de madurez sexual de hembras: Mínima del 50%, RO y RSOM

La talla mínima de madurez sexual encontrada para hembras fue de 1,54 mm LE y la talla a la que el 50% de hembras de la población de *C. antillensis* se encontró sexualmente madura fue de 2,90 mm LE (Figura 5).

Tabla 1. Los parámetros de la curva de Von Bertalanffy de *Clibanarius antillensis* en el periodo marzo-septiembre 2014

Especie	Sexo	L_∞	K	$A_{0,95}$	ϕ'	Referencia
<i>C. antillensis</i>	-	7,39	0,60	4	3,49	
<i>C. sclopetarius</i>	-	12,70	0,65	3,11	4,65	Turra (2000)
<i>C. vittatus</i>	-	10,67	0,96	3,7	4,69	
<i>C. vittatus</i>	♂	14,92	0,51	5	4,73	Sant'Anna <i>et al.</i> (2008)
	♀	13,85	0,40	5,5	4,34	
<i>C. antillensis</i>	♂	7,90	0,22	12,5	2,62	Presente estudio
	♀	7,40	0,20	13,8	2,39	

L_∞ = Longitud asintótica (mm), k = constante crecimiento (año^{-1}), $A_{0,95}$ = Longevidad (años), ϕ' = phi prima, índice de Munro y Munro y Pauly (1983).

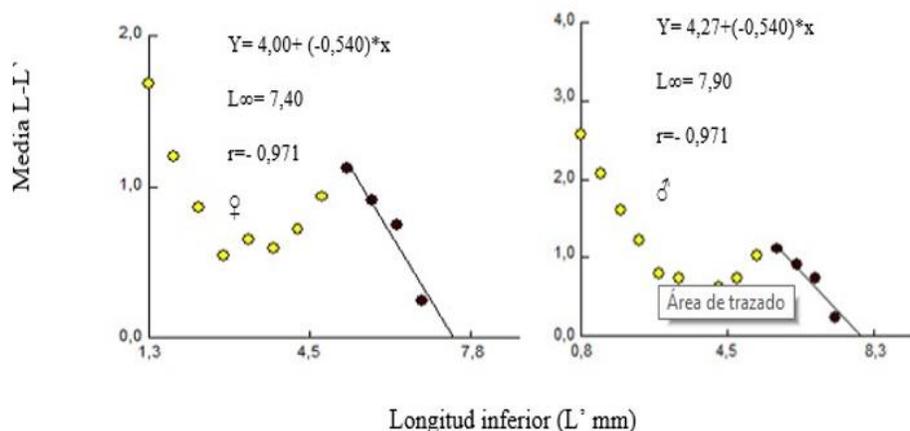


Figura 3. Estimación de L_{∞} aplicando el modelo de Powell (1979) y Wetherall (1986) de *Clibanarius antillensis*.

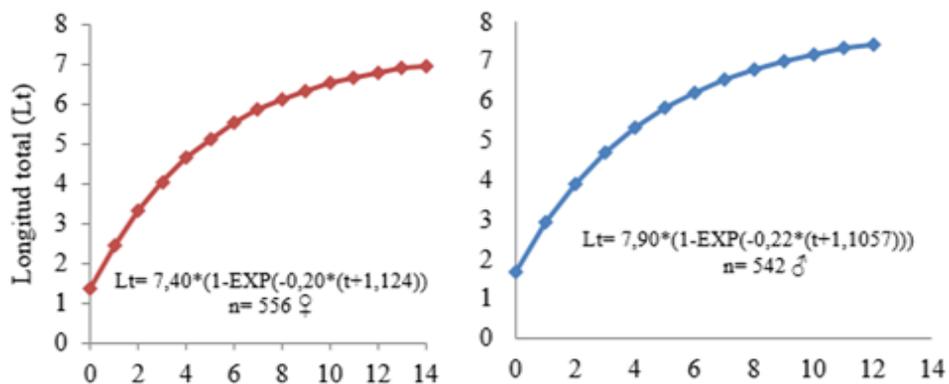


Figura 4. Curva de crecimiento en longitud de Von Bertalanffy en hembras y machos de *Clibanarius antillensis* en la localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014.

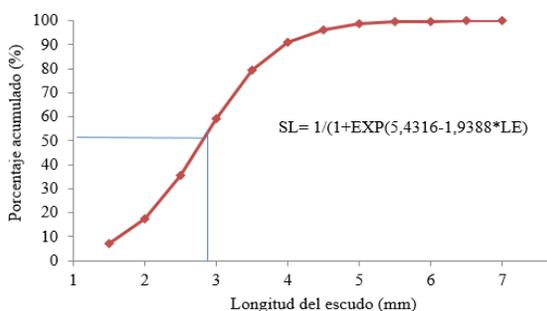


Figura 5. Talla de madurez sexual: mínima y del 50% de hembras de *Clibanarius antillensis* en la localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014.

La talla mínima de madurez sexual es considerada un parámetro de la historia de vida que refleja la longevidad y el tiempo invertido en la reproducción, a lo largo de la vida, por una especie; por otro lado, la talla mínima de una hembra ovada puede ocurrir muy temprano dentro del ciclo de vida de la población (Anger y Moreira, 1998; Galindo, 2001). Wait (2010) reporta en Cabo Recife una talla mínima y máxima de madurez sexual para *C. virescens* de 0,91 y 4,2 mm de longitud del escudo (LE) para hembras.

En la Figura 6 se observa la presencia de hembras ovígeras a lo largo del periodo de muestreo lo que indica que la población estudiada podría reproducirse continuamente durante el año, resultados similares son reportados por Turra y Leite (1999, 2000) para esta especie en Brasil. Otras especies congénéricas habitan en zonas tropicales de aguas costeras y estuarinas y se reproducen continuamente durante todo el año, tal es el caso de *C. zebra* (Reese, 1968), *C. chapini* y *C. senegalensis* (Ameyaw, 1975).

El valor máximo de hembras ovígeras (74) ocurrió en el mes de agosto y el mínimo (23) en el mes de marzo. Warner (1977) señala que en los trópicos la reproducción es continua, favorecida por la estabilidad de las condiciones ambientales; sin embargo, es común encontrar picos en ciertos meses del año (Ameyaw, 1975; Manjón y García, 1994; Bertini y Fransozo, 2000; Galindo, 2001).

Dado que las especies de la superfamilia Paguroidea viven principalmente en áreas tropicales, su fecundidad es generalmente elevada (Piñango, 1988). En muy pocos casos se observa fecundidad baja; lo que puede deberse a condiciones ambientales y al efecto del parasitismo por especies como los rizocéfalos (Piñango, 1988).

La ecuación del modelo II ajustado para relación fecundidad con LE de hembras ovígeras fue:

$$\ln(NH)=3,61658+1,2185*\ln(LE)(\text{Figura 7}).$$

Se registró una fecundidad de 139 y 515 huevos para una longitud de escudo de 1,54 y 7,2 mm respectivamente; mientras que un menor número de huevos (13) se presentó en una hembra de 2,1 mm LE y el mayor (619) en una hembra de 3,1 mm LE (Figura 7), sugiriendo que no existe correlación entre la longitud del escudo de hembras de *C. antillensis* con la cantidad de huevos portados. Esta variación pudo deberse a la pérdida accidental ó asincrónica de los huevos, también puede intervenir

el estado fisiológico de la hembra como consecuencia del hábitat, el intercambio de la concha y factores como la edad influyen en la cantidad de energía que un individuo destina a la reproducción (Bach et al., 1976; García y Mantelatto, 1998; Galindo, 2001). Turra y Leite (1999) reportan una fecundidad promedio de 637 huevos para *C. antillensis* en Brasil. Sánchez et al. (2005) determinaron fecundidades mayores en *C. vittatus* de aproximadamente 7683 a 15300 huevos para 1,8 cm y 3,6 cm de longitud del escudo respectivamente, especie en la que si se observó una tendencia a mayor fecundidad en organismos de tallas mayores. Esta diferencia en la fecundidad entre especie puede deberse a la disponibilidad de alimento, las condiciones geográficas y al tiempo de cópula que emplea esta especie, con respecto a esto último Turra (2003) señala 2 a 3 seg para *C. antillensis* y de 4 a 10 seg para *C. vittatus* y *C. scopetarius* respectivamente, pudiendo indicar que el tiempo empleado para la cópula probable no se fecunden todos los huevos de la hembra.

Se observó que las hembras de *C. antillensis* que presentaron mayor peso y longitud su fecundidad es menor, esto puede deberse quizás a que realizan un mayor gasto energético movilizándose por cargar conchas más pesadas, posiblemente también afecte su longevidad, debido a que van produciendo una menor cantidad de huevos que la producida por las más jóvenes, también podría deberse a las variables ambientales y la disponibilidad de alimentos presentes en el hábitat. Estos resultados no coinciden con los de Turra (1998) quien indica que las hembras más pesadas presentan mayor fecundidad, sin embargo, sus resultados pudieron estar sesgados por el tamaño de la muestra, debido a que realizó esta estimación con solo 26 ejemplares de *C. antillensis*, en comparación con las 332 hembras ovígeras analizadas en el presente estudio.

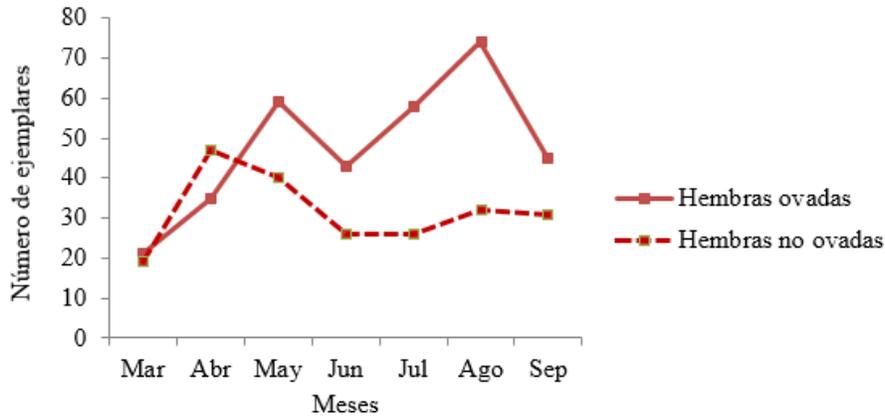


Figura 6. Variación mensual del número de hembras ovígeras y no ovígeras de *Clibanarius antillensis* en la localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014

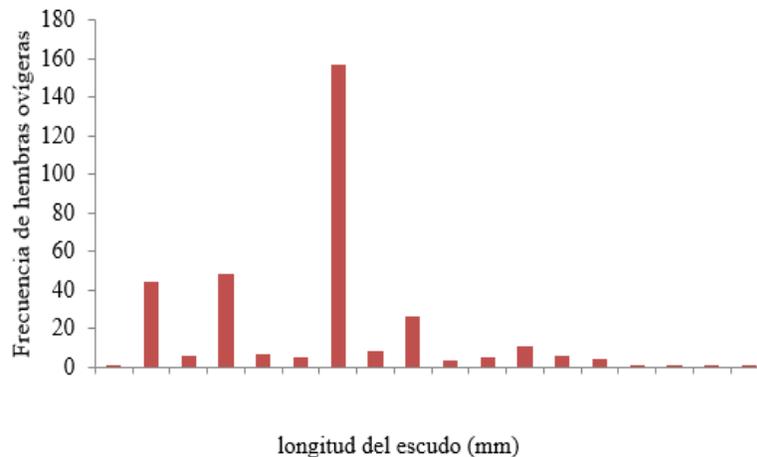


Figura 7. Frecuencia observada del número de hembras ovígeras de *Clibanarius antillensis* con respecto a la longitud del escudo, en la localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014

En la literatura se señala frecuentemente que las variables morfométricas presentan una mejor relación con la fecundidad debido a la alta variabilidad que presenta el peso de estos organismos (Correy y Reid, 1991; Lardies y Wehrtmann, 1996; Galindo, 2001).

El estudio de *C. antillensis* arrojó una variación del RO entre 1,74% y 10,18%, indicando que hay una gran inversión energética por parte de las hembras hacia la producción de huevos. Hartnoll (2006) sugiere que el rendimiento reproductivo varía enormemente entre especies dependiendo del tipo de hábitat, templado o tropical, pero, Hines (1982) indica que el valor de RO por lo general es cercano

al 10% para distintas especies de cangrejos braquiuros y anomuros. Galindo (2001) reporta un RO de 29% para *Isocheles sawyai* (tratada como *I. wurdemanni*) sugiriendo que el RO es una relación y por consiguiente cualquier cambio de peso que la hembra experimente va a verse reflejado en el valor calculado. Miranda et al. (2006) obtienen un RO de $0,540 \pm 1,020$ para *Dardanus insignis* estableciendo que presenta un alto gasto energético en el esfuerzo reproductivo. Cobo y Okamori (2008) señalan que ciertas condiciones ambientales, tales como la disponibilidad de alimentos para los adultos, pueden tener algún efecto en las diferencias intra-específicas relacionadas con los valores de RO.

La talla relativa de índice de madurez sexual (RSOM) es un índice que ha sido utilizado en estudios de pesquerías comerciales, Charnov (1990) propone la utilización de este índice en crustáceos, el cual es considerado por López y Rodríguez (1999) como un mejor índice para reflejar el inicio de la madurez sexual que la talla mínima de madurez sexual, debido a que el RSOM es independiente de las tallas máximas alcanzadas por las diferentes especies o poblaciones y de la edad de madurez

sexual. El RSOM fue de 0,21 para *C. antillensis*, este índice está por debajo de los obtenidos por Charnov (1990), Conde y Díaz (1992), Anger y Moreira (1998), López (1999), López y Rodríguez (1999), Galindo (2001), Hernández et al. (2001) para diferentes especies de decápodos, y cercano al obtenido por Hernández (2012) para *Periclimenaeus perlatus*, quien reporta un RSOM de 0,29.

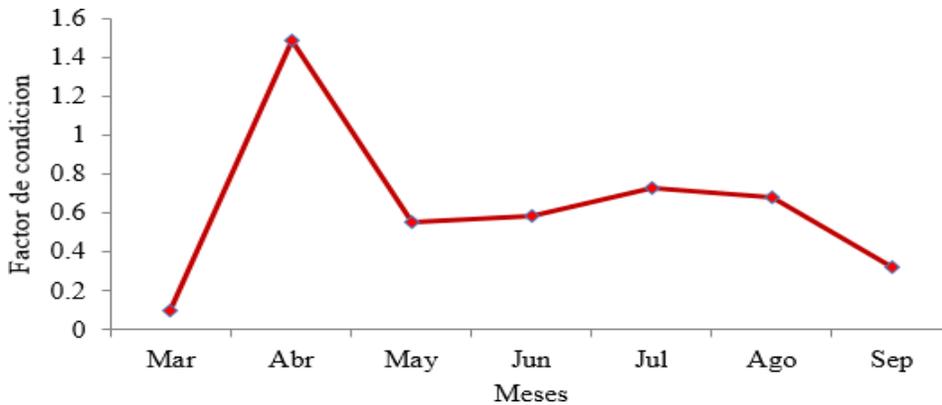


Figura 8. Factor de condición en hembras ovígeras de *Clibanarius antillensis* en la localidad de Puerto Abajo, durante el periodo marzo-septiembre de 2014

En la Figura 8 se ilustra el factor de condición de las hembras ovígeras de *C. antillensis* observándose que esta especie presenta una buena condición fisiológica durante el mes de abril, y muy baja en el mes de marzo, esto quizás puede deberse a los factores ambientales, como el periodo de lluvias, aunque en el periodo de muestro no se evaluaron datos de temperatura superficial del mar, velocidad del viento, ni de precipitación. A pesar que el factor de condición es útil para comparar cambios estacionales del estado nutricional de los ejemplares de una población, no es muy común evaluarlo en cangrejos ermitaños, debido que es utilizado mayormente en especies de interés comercial en pesquería. Aguado y Cousin (2004) sugieren que el factor de condición indica el bienestar de un organismo frente al medio ambiente en el cual está viviendo y de las condiciones de alimentación.

4. CONCLUSIONES

En la población de *Clibanarius antillensis* estudiada, se encontró que los machos alcanzan mayores tallas y peso que las hembras en términos de la longitud del escudo y peso húmedo. La proporción sexual de hembras con respecto a machos no se alejó 1:1. El crecimiento fue alométrico minorante en ambos sexos, y ligeramente superior en machos. Los machos alcanzan una longitud asintótica (L_{∞}) en menor tiempo que las hembras. Las hembras ovígeras presentaron una buena condición fisiológica durante el mes de abril y se mantuvo constante durante mayo-septiembre. La talla mínima de madurez sexual encontrada en este periodo de muestro fue de 1,54 mm y la población se encontró sexualmente madura a los 2,90 mm, lo cual, evidencia que las hembras maduran a tallas muy tempranas. La relación entre el número de huevos con respecto a la talla y el peso húmedo de las hembras no fueron estadísticamente significativas. Las hembras realizan un alto gasto energético en el esfuerzo reproductivo. Se sugiere realizar estudios

acerca de la fisiología de *Clibanarius antillensis*, así como también realizar estudios de comportamientos en el cortejo, búsqueda de sustratos, distribución, registros ambientales del hábitat, desarrollo larval, y evaluar la presencia de parásitos, con el fin de generar información científica necesaria y así comprender mejor la biología de esta especie.

Conflictos de intereses

Los autores firmantes del presente trabajo de investigación declaran no tener ningún potencial conflicto de interés personal o económico con otras personas u organizaciones que puedan influir indebidamente con el presente manuscrito.

Contribuciones de los autores

Preparación y ejecución: OCM, CLG; Desarrollo de la metodología: OCM, CLG; Concepción y diseño: OCM, CLG; Edición del artículo: OCM, CLG; Supervisión del estudio: OCM, CLG.

5. LITERATURA CITADA

- Aguado, N., & Cousin, J. (2004). Relación longitud-peso y factor de condición del “camarón rosa” *Farfantepenaeus paulensis* parasitados con *Nematopsis paulensis* (Protozoa: Apicomplexa: Porosporidae). Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, 43(1y2):11-20.
- Alferi, A. (2007). Parámetros de selección de conchas por parte del cangrejo ermitaño *Clibanarius aequabilis* (Crustacea, Decapoda). *Anales Universitarios de Etología*, 1:1-6.
- Ameyaw, C. (1975). The breeding biology of two sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, *Clibanarius chapini* and *C. senegalensis*. *Marine Biology*, 29:15-28.
- Anger, K., & Moreira, G. (1998). Morphometric and reproduction traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, 18(18):823-838.
- Argüelles, A., Álvarez, F., & Alcaraz, G. (2009). Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina*, 73(4):717-723.
- Arrasate, M. (2008). Comportamiento del cangrejo ermitaño *Clibanarius aequabilis* (Decapoda: Anomura) en la selección de la concha. *Anales Universitarios de Etología* 2:114-118
- Bach, C., Hazlett, B., & Rittschof, C. (1976). Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57:579-586.
- Bertini, G., & Fransozo, A. (2000). Patterns of shell utilization in *Petrochirus diogenes* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 20(3):468-473.
- Bond, G., & Backup, L. (1983). O cultivo de *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) e de *Macrobrachium potiuna* (Müller, 1880) em laboratório (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista Brasileira de Biología*, 43: 177-190.
- Branco, J., Turra, A., & Souto, F. (2002). Population biology and growth of the hermit crab *Dardanus insignis* at Armacao do Itapocoroy, southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82:597-603.
- Castillo, J. (2009). Estimación del crecimiento del cangrejo *Callinectes danae* (Decápoda: Brachyura) de La Isleta, isla de Margarita, durante el periodo octubre 2007 - septiembre 2008. Nueva Esparta: Universidad de Oriente [Disertación Grado Licenciatura en Biología Marina]. 39 pp.
- Charnov, E. (1990). Relativesize at the onset maturity (RSOM) in an interesting number in crustacean growth (Decapoda: Pandalidae). *Crustaceana*, 59(1):108-109.3
- Cobo, V., & Okamori, C. (2008). Fecundity of the spider crab *Mithraculus forceps* (Decapoda, Mithracidae) from the northeastern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 98:84-87.
- Conde, J., & Dias, H. (1989). Population dynamics and life history of mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science* 45:148-163.
- Conde, J., & Diaz, H. (1992). Extension of the Stunting Range in Ovigerous Females of the Mangrove Crab *Ara Tus Pisonii* (H. Milne

- Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). *Crustaceana*, 62(3): 319-322.
- Contreras, J.; Córdoba, A. 2006. Sexual selection in hermit crabs: a review and outlines of future research. *Journal of Zoology* 270:595-605.
 - Correy, S., & Reid, D. (1991). Comparative fecundity of decapod crustaceans. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimps. *Crustaceana*, 60(3): 270-294.
 - Forest, J., & De Saint Laurent, M. (1967). Résultats scientifiques des campagnes de la Calyso, fascicule 8. Campagne au large des côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1062). I. N° 6. Crustacés, Décapodes: Pagurides. Monaco. Annales de l'Institut océanographique, 45(2):47-142.
 - Fulton, T. (1911). The rate sovereignty of the sea: an historical account of the claims of England to the dominion of the British seas and of the evolution of the territorial waters, with special reference to the rights of fishing and the naval salute. William Blackwood and Sons, Edinburgh. 47 pp.
 - Gaertner, D., & Laloé, F. (1986). Etude Biométrique de la taille á première maturité sexuelle de *Geryon maritae* Manning et Holthuis, 1981 de Sénégal. *Oceanological Acta*, 9(4):479-487.
 - Galindo, L. (2001). Aspectos de la biología reproductiva y de la utilización de conchas de gasterópodos de *Isocheles vurdemanni* (Stimpson, 1862) Decapoda: Anomura: Diogenidae), en la playa La Restinga, Isla de Margarita. Nueva Esparta: Universidad de Oriente. Departamento de Acuicultura [Disertación Grado Licenciatura en Biología Marina]. 99 pp.
 - García, J. (1988). News genus and three new species of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Parguridae) from the western Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 42(1):44-64.
 - Garcia, R., & Mantelatto, F. (1998). Tamanho dos ovos do ermitao *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Crustacea, Decapoda) de Praia Grande, Ubatuba, SP. In: Anais do IV Simpósio de Ecosistemas Brasileiros, 2(104): 200-206.
 - Gayanilo, F., Sparee, P., & Pauly, D. (2002). The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (Fisat) User's Guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries). Rome, FAO.
 - Gherardi, F., & Cassidy, P. (1995). Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting polychaete tubes. *Biological Bulletin*, 188:68-77.
 - Hartnoll, R. (2001). Growth in Crustacea - twenty years on. *Hydrobiologia*, 449:111-122.
 - Hartnoll, R. (2006). Reproductive investment in Brachyuran. *Hidrobiología*, 557:31-40.
 - Harvey, A. (1990). Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*. *The American Naturalist*, 136(3):292-304.
 - Hazlett, A. (1966). The social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curacao. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 88:1-143.
 - Hernández, I., Hernández, G., & López, L. (2001). Aspectos reproductivos de *Petrolisthes galathinus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Porcelanidae) en Isla de Cubagua, Venezuela. IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. San Andrés, Colombia. 91 pp.
 - Hernández, X. (2012). Aspectos poblacionales de los camarones *Periclimenaeus perlatus* (Boone, 1930) y *Periclimenaeus scmitti* Holthuis, 1951 (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) asociados a la esponja *Aplysina* sp., de la localidad de Los Córdoba, Isla Chimana del Sur, Parque Nacional Mochima, Anzoátegui. Departamento de Acuicultura [Disertación Grado Licenciatura en Biología Marina]. 43 pp.
 - Hill, R., Wyse, M., & Anderson, M. (2006). Fisiología animal. Panamericana, Caracas.
 - Hines, A. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69:309-320.
 - Holden, M., & BRaitt, D. (1975). Manual de ciencia pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO Documento Técnico de pesca 115:1-21.
 - Hoydal, K., Rorvik, C., & Sparre, P. (1982). Estimacion of effective mesh sizes and their utilization in Assessment. *Dana*, 2:69-95.
 - Lardies, M., & Wehrmann, I. (1996). Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guerin, 1853) (Decapoda, Anomura,

- Porcelanidae). Part I: reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. *Archive of Fishery and Marine Research*, 43(2):121-135.
- Lemaitre, R. (1981). Shallow-water crabs (Decapoda, Brachyura). Collected in the Southern Caribbean Near Cartagena, Colombia. *Marine Science*, 31(2):234-266.
 - Lira, C. (1997). Crustáceos anomuros costeros de la Península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela. Cumaná: Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente. [Disertación Grado Msc. en Ciencias Marinas]. 201 pp.
 - López, L. (1999). *Chastagnathus granulata* y el valor constante de la talla relativa de madurez sexual (RSOM) dentro de la familia Grapsidae. IV Taller de Cangrejos y Cangrejales. Buenos Aires, Argentina. 47 pp.
 - López, L., & Rodríguez, E. (1999). Relative size at the onset of maturity (RSOM) within Grapsidae (Decapoda: Brachyura). 7^{mo} Colloquium Crustacea Decapoda Mediterránea. Lisboa, Portugal. 80 pp.
 - Macpherson, E., & Raventos, N. (2004). Population structure and reproduction of three sympatric species of hermit crabs in the north-western Mediterranean. *Journal of Marine Sciences Assoc. U.K.* 84:371-376.
 - Manjón, M., & García, J. (1994). Estructura de una población del cangrejo ermitaño *Cestopagurus timidus* (Crustacea: Decapoda: Anomura) de fondos de Posidonia oceánica del SE de España. *Cahiers de Biologie Marine*, 35(2):225-236.
 - Manjón, M., & García, J. (1998). Population structure and growth of the hermit crab *Diogenes pugilator* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) from the north-eastern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4):753-762.
 - Mantelatto, F., Espósito, D., Terossi, M., Biagi, R., & Meireles, A. (2007). Population features of the western Atlantic hermit crab *Pagurus exilis* (Anomura, Paguridae) in Brazil. *Rio Grande. Atlântica*, 29(2):107-114.
 - Mantelatto, F., & Martinelli, J. (2001). Relative growth and sexual dimorphism of the South Atlantic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from Ubatuba, Brazil. *Journal of Natural History*, 35(3):429-437.
 - McLaughlin, P. (1980). Comparative morphology of recent Crustacea. Freeman, St. San Francisco, EE.UU. 77 pp.
 - Miranda, I., Meireles, A., Biagi, R., & Mantelatto, F. (2006). Is the abundance of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) in the infralittoral region of southern Brazil determined by reproductive potential? *Biology of Anomura II* (A. Asakura, ed.), *Crustacean Research*, 6:45–55.
 - Munro, J., & Pauly, D. (1983). A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 1(1):5-6.
 - Pauly, D. (1979). Theory and management of tropical multispecies stocks: a review with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies and Review*, Manila, Philippines.
 - Piñango, H. (1988). Contribución al conocimiento de los Pargúridos (Crustacea, Decapoda, Anomura) litorales de Venezuela. Caracas: Universidad Central de Venezuela. [Disertación Grado Lic. en Biología]. 202 pp.
 - Powell, D. (1979). Estimation of mortality and growth parameters for the length frequency of a catch. *Reportprocès-V Réunion Conseil International pour L' Exploitation de la Mer.*, 175:167-169.
 - Reese, E. (1968). Annual breeding seasons of three sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, with a discussion of factors controlling breeding. *The Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2: 308–318.
 - Rodríguez, G. (1968). Estudio comparativo de algunos patrones poblacionales de los cangrejos ermitaños *Clibanarius cubensis* (Saussere, 1858) y *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) en relación de la competencia por el recurso concha. Centro de estudios avanzados. Caracas: Instituto de investigaciones científicas. [Disertación Msc. en Ecología]. 60 pp.
 - Rodríguez, G. (1980). Crustáceos decápodos de Venezuela. IVIC. Caracas. 496 pp.
 - Rosas, C., & Navarrete, A. (2008). Parámetros poblacionales de la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbunae, 1896) en la Bahía de

- Chetumal, Quintan Roo, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 43: 247-253.
- Sánchez, S., Ramos, J., Granados, A., & Vázquez, V. (2005). Aspectos biológicos del cangrejo ermitaño *Clibanarius vittatus* en la Laguna Mecoacán Paraiso, Tabasco En, García, M.; Frías, T-; Hernández, D. (eds), *Memorias de la semana de divulgación y video científico UJAT*. 96-101 pp.
 - Sant'anna, B., Christofolletti, R., Zangrande, C., & Diogo, A. (2008). Growth of the Hermit Crab *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Crustacea, Anomura, Diogenidae) at São Vicente, São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(3):547-550.
 - Scelzo, M., & Valera, R. (1988). Crustáceos Decápodos litorales de la Isla La Blanquilla, Venezuela. *Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, XLVII:129. 22 pp.
 - Sokal, R., & Rohlf, F.J. (1983). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume, Madrid. 832 pp.
 - Sparre, P., & Venema, S. (1995). *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales, Parte 1*. FAO, Valparaíso 306:1-420.
 - Taylor C. (1958). Cod growth y temperature. *Journal of Conseil International pour L'Exploitation de la Mer*. 23:366-370.
 - Tresierra, A., & Culquichicón, Z. (1993). *Biología pesquera*. Editorial Libertad. 1ª edición. Trujillo Perú. 420 pp.
 - Turra, A. (1998). *Estratégias de vida de três espécies simpáticas de ermitões do gênero Clibanarius (Decapoda, Anomura, Diogenidae) na região entremares da Ilha de Pernambuco, São Sebastião, SP, Brasil*. Universidade Estadual de Campinas. [Dissertação Mestre em Ciências Biológicas]. 129 pp.
 - Turra, A. (2003). *Comportamento, ecologia e reprodução de caranguejos ermitões (Crustacea. Anomura, Diogenidae) no sudeste brasileiro*. Instituto de Biologia. [Dissertação em Ecologia]. 175 pp.
 - Turra, A., & Leite, F. (1999). Population structure and fecundity of the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson 1859 (Anomura, Diogenidae) in southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 64(2):281-289.
 - Turra, A., & Leite, F. (2000). Population biology and growth of three sympatric species of intertidal hermit crabs in southeastern Brazil. *Journal of Marine Sciences. Assoc. U.K.* 80(6):1061-1069.
 - Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10:181-213.
 - Wada, S. (1999). Environmental factors affecting sexual size dimorphism in the hermit crab *Pagurus middendorffii*. *Journal of Marine Sciences Assoc. U.K.* 79:953-954.
 - Wada, S., Ohmori, H., Goshima, S., & Nakao, S. (1997). Shell size preference of hermit crabs depends on their growth rate. *Animal Behaviour*, 54:1-8.
 - Wait, M. (2010). *Resource utilization and reproduction of the hermit crab Clibanarius virescens (Crustacea: Decapoda: Anomura) in South Africa*. Submitted in fulfillment of the requirements for the degree of Philosophiae Doctor in the Faculty of Science at the Nelson Mandela Metropolitan University. 203 pp.
 - Wanner A. (1972). Sex ratio as a function of size in marine crustacea. *The American Naturalist*, 106(949):321-350.
 - Warner, G. (1977). *The biology of crabs*, Elek Science, London, Gran Bretaña, 202 pp.
 - Wetherall, J. (1986). A new method or estimating growth and mortality parameters from length-frequency data. *Fishbyte*, 4:12-14.