

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Variabilidad fenotípica en la población de jaiba invasora *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) en el margen continental del Caribe colombiano

Proyecto de tesis para optar al título de Magíster en Ciencias–Biología, Línea Biología Marina

Estudiante: Nelson Alejandro Lozano Mendoza

Director: Néstor Hernando Campos Campos

Codirector: Andrés Merchán Cepeda

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR, Sede Caribe
Convenio Universidad Nacional de Colombia – INVEMAR
Santa Marta Colombia

Mayo, 2022

Resumen

Las especies invasoras representan una amenaza para la mayoría de los ecosistemas en el mundo, sin embargo, los organismos que son capaces de establecerse en áreas fuera de su zona de origen cuentan con estrategias de historia de vida que les permiten ser exitosas en la colonización. En Colombia se ha reportado un número alto de especies invasoras, dentro de las cuales se encuentran crustáceos como la jaiba espinosa *Charybdis hellerii*, originaria del Indo-Pacífico y proveniente del Mar Mediterráneo, presuntamente por medio de embarcaciones de comercio. Actualmente, este cangrejo se ha reportado desde la zona de la alta Guajira hasta el Golfo de Morrosquillo, mostrando éxito como invasor para poder soportar las diversas condiciones del Caribe colombiano. En el presente estudio se evaluó la variabilidad fenotípica por medio de morfometría geométrica, comparando y analizando el caparazón de ejemplares recolectados en diferentes localidades (La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba y Sucre) del nororiente y el suroccidente de la costa Caribe colombiana. Se determinó que, con el uso de esta estructura, no fue posible observar dimorfismo sexual, sin embargo, se detectaron evidencias (ANOVA; $p < 0.05$; $p = 7.58 \times 10^{-12}$) que indican variabilidad fenotípica entre los diferentes sitios de muestreos. En el departamento de La Guajira se obtuvieron las mayores tallas, lo cual se atribuye principalmente a los fenómenos de surgencia y a la naturaleza hidrográfica que presenta esta zona. Con respecto a la forma, se determinó que los individuos de esta parte de Colombia también muestran diferencias significativas en contraste al resto de lugares muestreados. Este estudio se destaca como un primer panorama sobre el estado de esta especie invasora en el territorio colombiano, y de cómo se ha podido adaptar mediante la plasticidad fenotípica a su nuevo medio.

Palabras clave: Especie invasora, *Charybdis hellerii*, variabilidad fenotípica, morfometría geométrica.

Phenotypic Variability in the Invasive Crab Population *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) on the Continental Margin of the Colombian Caribbean

Abstract

Invasive species represent a threat to ecosystems in the world, however, organisms capable of establishing themselves in areas outside their place of origin have life history strategies that allow them to be successful in colonization. A high number of invasive species have been reported in Colombia, among which are crustaceans such as the spiny crab *Charybdis hellerii*, native from Indo-Pacific and coming from the Mediterranean Sea, presumably by means of trade vessels. Currently, this crab has been reported from the upper Guajira area to the Gulf of Morrosquillo, showing success as an invader in order to withstand the diverse conditions of the Colombian Caribbean. In the current study, the phenotypic variability was estimated using geometric morphometry, comparing and analyzing the shell of specimens collected in different localities (La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba and Sucre) of the northeast and southwest of the Colombian Caribbean coast. It will be extended that, with the use of this structure, it was not possible to observe sexual dimorphism, however, evidence was detected (ANOVA; $p < 0.05$; $p = 7.58 \times 10^{-12}$) indicating phenotypic differences between the different test sites. The largest sizes was reported in the localitie of La Guajira, which is mainly attributed to upwelling phenomena and the hydrographic nature of this area. Regarding the form, it was determined that individuals from this part of Colombia also show significant differences in contrast to the rest of the sampled places. This study stands out as a first overview of the status of this invasive species in Colombian territory, and how it has been able to adapt through phenotypic plasticity to its new environment.

Key words: Invasive specie, *Charybdis hellerii*, phenotypic variability, geometric morphometric

INTRODUCCIÓN

Las especies invasoras resultan ser un problema cuando se habla del equilibrio en un ecosistema. Los principales atributos que se ven afectados ante la presencia de éstas, son la riqueza y sus abundancias, ya que en muchas ocasiones generan daños irreversibles en las poblaciones autóctonas de cada región (Rubinoff *et al.*, 2010). Los medios por los cuales los organismos logran trasladarse grandes distancias, son principalmente de naturaleza antrópica, como se ha podido deducir en peces (Cavaleri *et al.*, 2006; Albanis y Hixon, 2008), crustáceos (Becerra y Jiménez, 1989; Campos y Turkay, 1989; Álvarez-León y Gutiérrez-Bonilla, 2007; Global Invasive Species Database, 2008) y moluscos (Becerra y Jiménez, 1989; Díaz-Merlano y Puyana-Hegeus, 1994) entre otras.

En muchos casos, el establecimiento de especies provenientes de otras latitudes genera cambios importantes en el funcionamiento que presenta un determinado ecosistema, ya que, si se da una proliferación de éstas, lo más probable es que generen depredación marcada sobre las especies locales, además de resultar en competidores ventajosos por recursos, al no tener depredadores que regulen su población (Holland, 2000).

La “jaiba espinosa” *Charybdis hellerii*, (A. Milne-Edwards, 1867) es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Portunidae, caracterizada principalmente por presentar dos apéndices modificados a forma de remos. Posee un caparazón con superficie dorsal desnuda y margen antero lateral con seis dientes agudos terminados en puntas negras (GISD, 2013). Esta especie es originaria de las aguas del Indo Pacífico, distribuido desde las costas del Mar Mediterráneo oriental hasta el Mar Rojo (Lemaitre, 1995). Para el Atlántico occidental se ha declarado como “especie exótica” (Morán y Atencio 2006) y ha sido reportada en varios lugares en Colombia (Campos y Türkay, 1989), Cuba (Gómez y Martínez-Iglesias, 1990), Florida (Lemaitre, 1995), Venezuela (Hernández y Bolaños, 1995) y Brasil (Mantelatto y García, 2001). Lo anterior demuestra que esta especie fue capaz de soportar un largo viaje desde su lugar de origen y establecerse con éxito a lo largo de la costa del Atlántico americano.

Esta especie puede competir potencialmente con cangrejos braquiuros nativos (*Callinectes* spp.) y modificar las comunidades bentónicas, lo que le da el estatus de especie invasora en las aguas del Caribe colombiano (Gracia *et al.*, 2011). Ha tenido una invasión exitosa y se debe principalmente a que posee características que le permiten lograrlo, entre las cuales se encuentran: I) vida larval promedio de 44 días, facilitando así la capacidad de dispersión; II) crecimiento y maduración rápida estimada en aproximadamente un año; III) producción múltiple de crías con alta fecundidad en corto tiempo, además de poder almacenar esperma; IV) dieta generalista (carnívora), brindándole un espectro amplio en su alimentación; y por último V) capacidad de utilizar una gran variedad de sustratos, entre los cuales se

encuentran los suelos arenosos, litorales rocosos, bancos de algas, raíces de mangle, corales vivos o muelles (Dienee *et al.*, 2001). Lo anterior se relaciona con el hecho de que las especies generalistas tienen mayor plasticidad fenotípica en comparación con las especies especialistas (Cañas-Hoyos *et al.*, 2014), haciendo posible que este organismo presente variaciones morfológicas en sus diferentes poblaciones con base a su historia de vida.

En Colombia solo se tiene el registro de la especie y se desconoce el alcance que ha tenido a lo largo de la franja costera. Se tiene información acerca del establecimiento y posible expansión de poblaciones de esta especie en Venezuela y Brasil, llegando a la conclusión que debido a las características biológicas que presenta, puede ser altamente competitiva y podría ser capaz de desplazar a especies nativas de interés comercial como *Callinectes sapidus* (Morán y Atencio, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012; Bernadochi *et al.*, 2012; Sant'Anna *et al.*, 2015). Además, comparan la magnitud del daño que podría generar si se sigue extendiendo en el Caribe, con lo ocurrido en Norteamérica por la especie *Carcinus maenas* (Torchin *et al.*, 2001).

Los resultados mostrados por estos autores resaltan las consecuencias que esta especie puede causar en un país, debería verse este tema con detenimiento para evitar consecuencias futuras en el territorio nacional. Para poder aclarar si las poblaciones establecidas en el Caribe colombiano están sometidas a procesos de adaptación similares, el uso de la morfometría geométrica como herramienta, es útil para resolver este tipo de dudas. Esta técnica determina las diferencias existentes entre el conjunto de individuos estudiados, haciendo uso de métodos matemáticos para determinar las variaciones morfológicas pequeñas, permitiendo incluso, la identificación de grupos dentro de una misma especie (Cadrin, 2000; Jaramillo, 2011).

La morfometría geométrica ha sido utilizada en varias especies de crustáceos, teniendo en cuenta estructuras como el caparazón en *Maguimithrax spinosissimus* (Martínez-Campos *et al.*, 2016), *Licarsinus depurator* (Rufino *et al.*, 2004), los própodos en *Hepatus pudibundus* (Marochi *et al.*, 2015) y la placa esternal de *Panulirus argus* (Bolaños-Cubillos *et al.*, 2016). En el caso de *M. spinosissimus* (Martínez-Campos *et al.*, 2016), el uso de esta técnica permitió diferenciar las poblaciones establecidas en el Archipiélago de San Bernardo, Providencia e Isla del Rosario, mostrando que los organismos que habitan en las islas oceánicas presentan mayores tallas, debido principalmente a una menor exposición frente a cambios de salinidad, temperatura, contaminación y extracción. Otro ejemplo de la eficiencia de este método para determinar diferencias fenotípicas en crustáceos, fueron los resultados hallados por Bolaños-Cubillos *et al.* (2016) en *P. argus* en los cayos del archipiélago de San Andrés y Providencia, en donde se determinaron diferencias significativas en el tamaño de los organismos recolectados en esta área. Específicamente, la comparación por origen geográfico mostró diferencias tanto en machos como en hembras, sugiriendo así que los machos pertenecientes a áreas

geográficas del norte y sur presentaban mayor tamaño que aquellos establecidos en el centro del archipiélago, mientras que las hembras del sur del archipiélago, presentaron un mayor tamaño, en comparación a las recolectadas en el centro y el norte. Lo anterior, es atribuido principalmente a factores como el sexo (si bien los machos tuvieron un mayor tamaño significativo, las hembras presentaron la placa esternal más ancha, esto debido probablemente a la capacidad de transportar esperma y a la fecundación y transporte de huevos) y al escenario geográfico (se evidenció un gradiente de estrechamiento en la placa esternal, a medida que se avanza desde la zona sur hasta la norte y relacionado negativamente con la densidad poblacional).

Investigaciones similares se han llevado a cabo en otros grupos de artrópodos como los insectos, específicamente en la polilla *Spodoptera frugiperda*, en la que se ha podido evidenciar diferencias morfológicas ocasionadas por factores externos, los cuales están relacionados con plasticidad fenotípica y la heredabilidad (Cañas-Hoyos *et al.*, 2014; 2016).

En general, se sabe que la fluctuación de las condiciones ambientales a las que los organismos son sometidos en sus primeras etapas de vida, inducen a la variabilidad fenotípica. Lo anterior, basado en que los cambios más importantes del fenotipo ocurren en estas etapas tempranas, a lo cual se suma el estrés ocasionado por la variación de factores ambientales, haciendo que los organismos con condiciones más estables puedan llegar a mayores tallas en comparación a aquellos que se encuentren en áreas con variación constante (Giménez, 2006).

Para poder esclarecer si esta especie está sometida a diferentes condiciones ambientales (partiendo de la alta diversidad de hábitats en el territorio nacional), que este generando algún tipo de respuesta con cambios en su morfología, se propuso el siguiente objetivo: determinar la existencia de diferenciación fenotípica de la población de *Charybdis hellerii* establecida entre el nororiente y suroccidente del Caribe continental de Colombia.

METODOLOGÍA Y AREA DE ESTUDIO

Área de estudio

El mar Caribe se considera un sistema cerrado que se encuentra ubicado en la parte occidental del Atlántico, conformado por cinco cuencas principales: Venezuela, Granada, Caimán, Yucatán y Colombia (Andrade-Amaya, 2001). Las condiciones climáticas presentes en el mar Caribe colombiano se deben principalmente a su ubicación en la zona tropical, lo que genera una falta de estacionalidad marcada como lo que sucede en zonas más templadas (Lozano-Duque *et al.*, 2010). Sin embargo, se presentan periodos estacionales menos evidentes influenciados directamente por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y su influencia sobre los vientos Alisios del noreste, reconociéndose así una época seca de vientos fuertes (diciembre a abril), una época de transición (mayo a julio) y una época lluviosa (agosto a noviembre) (Botero y Álvarez-León, 2000, Andrade-Amaya, 2001).

Se establecieron seis (6) estaciones de muestreo: La Guajira (Guamachito) (GA), Ciénaga Grande de Santa Marta (boca de la Barra) (CG), Santa Marta (zonas costeras entre el aeropuerto Simón Bolívar y Ciénaga) (SA), Sucre (Tolú y Coveñas) (SU) y Córdoba (San Antero) (CO) (Fig. 1).

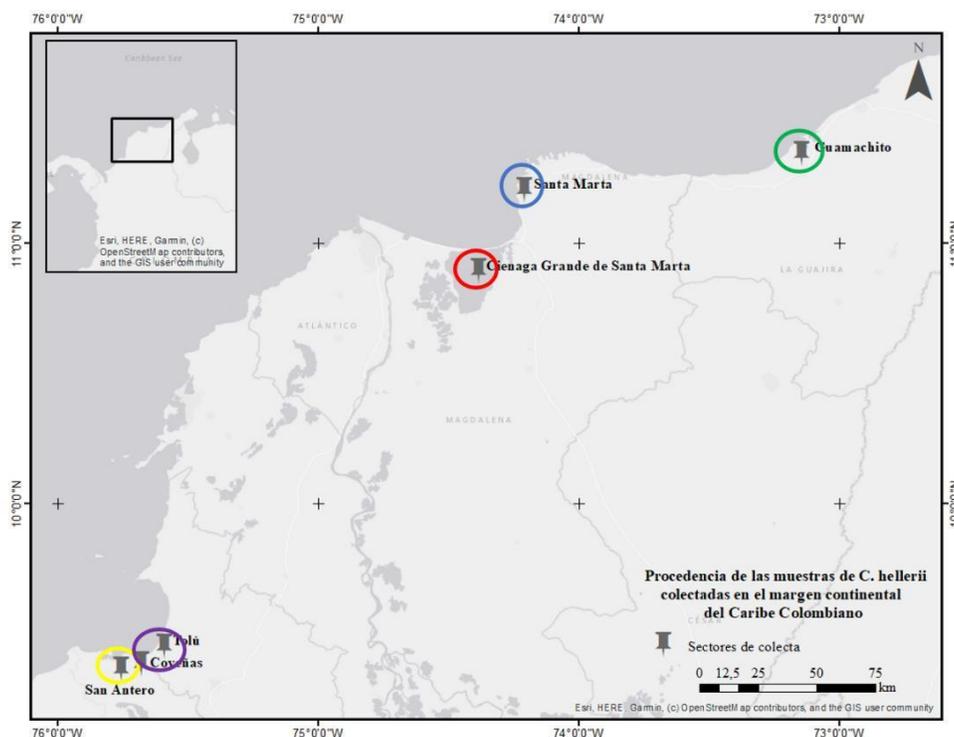


Figura 1. Sitios de muestreo a lo largo del margen continental del Caribe colombiano. (Mapa hecho Nariño, 2020); Grupos de arriba abajo: verde-La Guajira (GA), azul-Santa Marta (SA), rojo-Ciénaga (CG), púrpura-Sucre (Su) y amarillo-Córdoba (CO).

En la zona de La Guajira se presenta el fenómeno de surgencia con intensidad variable y constante a lo largo del año, generado por acción del viento, ocasionando movimientos ascendentes de agua sub superficial rica en nutrientes y oxígeno (Álvarez-León *et al.*, 1995). Los departamentos de La Guajira y Magdalena presentan influencias de aguas pertenecientes a la Masa de Agua Subtropical Sumergida, que se encuentra a una profundidad medida entre 100 y 200 m, con una temperatura promedio de 19-25°C (Fajardo, 1979). La surgencia en la zona del Magdalena se presenta de forma periódica coincidiendo con la influencia de los vientos Alisios del NE y la generación de carácter estacional del efecto de briza (Márquez, 1982).

El departamento de Bolívar es agrupado junto a Ciénaga Grande de Santa Marta y el río Magdalena como una sola región (Ricaurte-Villota y Bastidas-Salamanca, 2017), la cual se caracteriza por presentar aportes provenientes del río Magdalena, lo que condiciona sectores con baja salinidad. Sin embargo, la región del Magdalena se ve influenciada por la presencia de los vientos alisios del NE, generando el fenómeno de surgencia temporal para los sitios de Ciénaga Grande y Santa Marta entre los meses de diciembre y abril (Márquez, 1982)

Para la parte suroccidental del Caribe colombiano, dentro del Golfo de Morrosquillo, se mantiene una temperatura entre los 26.8° y 31.5°. Resalta la permanencia de vertimientos constantes de materia orgánica y agua dulce por parte del río Sinú, que en comparación con los aportes de aguas continentales que recibe la parte nororiental del Caribe colombiano, son bajas. Este río en promedio posee un caudal de 400 m³/ seg, con un máximo hasta de 800 m³/ seg y un mínimo de 100 m³/ seg, con relación a los periodos de lluvia y sequía (Robertson, 1989). Según Molina *et al.* (1994), el 80% del lecho marino del Golfo de Morrosquillo, está cubierto por material calcáreo procedente de la destrucción de zonas arrecifales. Sin embargo, el origen del carácter orgánico disminuye a las zonas aledañas a la costa, debido al aporte de aguas continentales de los ríos Sinú, Pechelín y la ciénaga de la Caimanera.

Metodología

Fase de campo: Las muestras utilizadas para este estudio fueron recolectadas por Andrés Merchán en el marco de la tesis de doctorado, denominada “Mecanismos de invasión en ecosistemas marinos. Caso: *Charybdis hellerii* en el mar Caribe colombiano”, y se encuentran almacenadas en el Museo de Historia Natural Marina de Colombia “Makuriwa” del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR. Los muestreos se realizaron durante los años 2018 y 2019 a lo largo del margen continental del Caribe colombiano en diferentes estaciones. Consistió en la búsqueda y recolecta de los individuos de manera manual, mediante actividades con diferentes artes de pesca (trasmallo, nasa y changa) y con el apoyo de pescadores en los diferentes pueblos costeros.

Fase de laboratorio: Para la implementación de la metodología de morfometría geométrica, se realizaron registros fotográficos de la estructura (caparazón) en cada individuo del estudio. Para esto se diseñó un montaje para el escáner EBSON V850 pro, adecuando el vidrio de este con papel cartulina color verde y una escala con una regla de 5 cm para poder tomar las imágenes de los individuos (Fig. 2- A). Los organismos fueron retirados del alcohol, e inmediatamente se secaron. Los ejemplares se colocaron sobre el dorso en el escáner para digitalizar el contorno de la superficie del caparazón (Fig. 2- B y C) y luego se procedió a tomar la imagen.



Figura 2. A) Montaje realizado sobre el escáner para la toma de imágenes. B) Posicionamiento de los individuos sobre el escáner. C) Posición final del individuo.

Se fotografiaron 181 individuos (Tab. 1). Siete fueron excluidos del análisis debido a que presentaron algún tipo de malformación lo que causaba ruido al momento de analizar los resultados. Para la toma de datos, se omitieron las hembras ovadas, individuos que estuviesen en mal estado (caparazón fracturado o con el margen antero-lateral derecho con muescas) o con tamaños pequeños (entre 1 a 2 cm de ancho del caparazón).

Tabla 1. Número de imágenes recolectadas a partir de las muestras de *C. hellerii* preservadas en alcohol. Se dividen los diferentes datos entre lugar de procedencia y categorías evidenciables (macho-hembra).

	Lugar	Machos	Hembras	Total	Captura
Guajira (GA)	Guamachito	72	0	72	Trasmallo Redes de encierro
Ciénaga grande (CG)	CGSM	22	9	31	Nasa, atarraya, changa
Santa Marta (SA)	Marino Costero	22	3	25	Changa, red de encierro
Sucre (SU)	Coveñas	12	8	20	Manual
	Tolú	8	3	11	Manual
Córdoba (CO)	San Antero	14	8	22	Manual
Total		150	31	181	

Estructura de estudio y tratamiento: Los organismos se separaron por sexo, teniendo en cuenta la forma del abdomen (triangular en machos y semicircular en hembras). Los machos adultos se clasificaron según lo reportado por Dineen *et al.* (2001), considerando que la talla máxima alcanzada puede ser de 77 mm aproximadamente. Para las hembras se estima que la madurez se alcanza en una talla promedio de 57 mm (Mantelatto y García, 2001). Los individuos se digitalizaron utilizando el escáner marca EPSON V850 y el software perteneciente al equipo.

Análisis morfométricos: Los análisis se realizaron en el programa MorphoJ (Bookstein, 1991) basados en la estructura escaneada. Se posicionaron los *landmarks* (LM) con el programa tpsDig232, usando LM de tipo I y II, los cuales representan yuxtaposiciones de diferentes tejidos o articulaciones, que en cierta forma se localizan fácilmente sobre las estructuras morfológicas y son en mayor o menor grado, informativas (Jaramillo, 2011). Se obtuvo un total de doce (12) LM, once (11) posicionados en el margen antero-lateral derecho (solo un lado) de los organismos y uno en la parte posterior central (Fig. 3), esto con el fin de evitar la duplicación de puntos y los problemas de software asociados a la redundancia por simetría (Rufino *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2010).

Test de error: Antes de localizar los LM en la totalidad de los datos, se realizó un test de error con 50 imágenes al azar del estudio, para medir la precisión al seleccionar los puntos, con el fin de evitar que se presentara un error por parte del investigador generando una falsa variabilidad (Tab. 2). Esta comprobación se hizo mediante una ANOVA de Procrustes comparando los promedios cuadrados (MS) entre los individuos y el error obtenido, esto con el fin de que los análisis no contasen con error de precisión (causado por el investigador). Para cumplir esta condición, el MS del error debe ser menor que el MS presentado por los individuos en las variables de forma y centroide (Cs). Al cumplirse esta condición, se indica que las medidas son consistentes y la variación observada no está relacionada con el investigador y si con las muestras.

Tabla 2. Resultados de la ANOVA de Procrustes.

Tamaño del centroide					
Efecto	SS	MS	df	F	P(parama)
Individuo	80,338737	1,709335	47	54483,5	<.0001
Error 1 (investigador)	0,001506	0,000031	48		
Forma					
Efecto	SS	MS	df	F	P(parama)
Individuo	0,07275666	7,74E-05	940	54,97	<.0001
Error 1 (Investigador)	0,0013518	1,408E-06	960		

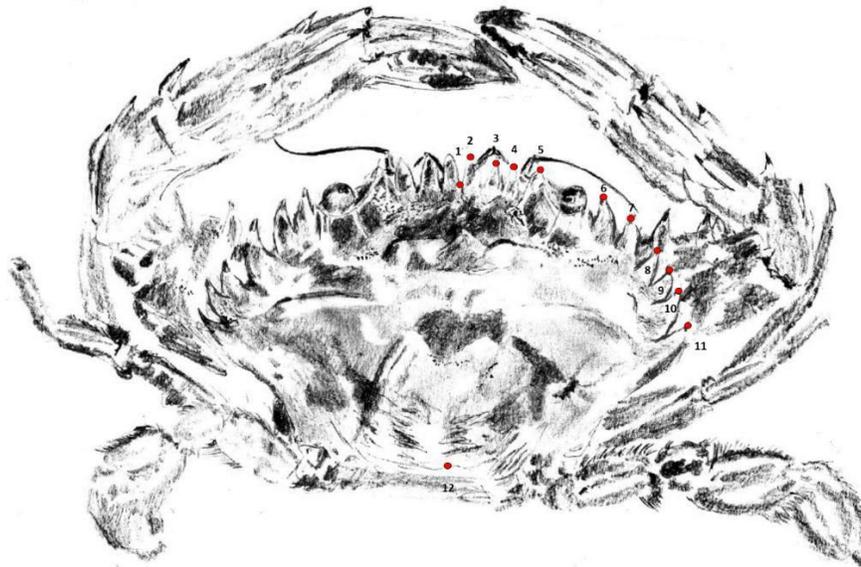


Figura 3. Esquema de la distribución de *landmarks* sobre la parte dorsal del caparazón de *C. hellerii* (Ilustración por Mora, 2021).

Posteriormente, se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) en MorphoJ para eliminar los componentes no biológicos (posición y escala). Se generaron categorías o clasificadores en el set de datos que separaban los individuos por departamento, zona y sexo. Seguido a esto, se creó una matriz de covarianza con los datos ya tratados y se ejecutó un Análisis de Componentes Principales (ACP) y un Análisis Canónico de Varianza (ACV) por localidades.

Efecto alométrico y dimorfismo sexual: Se realizó una regresión multivariada con el fin de estimar las relaciones de rasgos durante el crecimiento (Huxley, 1932), entre los valores de deformaciones parciales (RW) y Cs en el programa COV (Dujardin y Dujardin, 2019) y se comprobó la influencia del efecto alométrico ($p=0.000$). Se utilizó la prueba MANCOVA (Análisis Multivariado de Covarianza), para determinar si las pendientes alométricas eran iguales y comparables. Finalmente, se corrigió el efecto residual del tamaño en las variables de conformación y se recalculó la matriz de distancias euclidianas sobre 1000 permutaciones, ajustada a la corrección de Bonferroni y se comparó los valores de significancia para determinar la existencia de dimorfismo.

A partir de los RW se calculó la conformación promedio entre orígenes geográficos y las distancias euclidianas entre las conformaciones promedio de los grupos comparados, las cuales se usaron para la construcción de un árbol de agrupamiento jerárquico utilizando el algoritmo UPGMA con 1000 permutaciones.

Diferencias de tamaño: Se calcularon las diferencias del tamaño por medio del análisis de los Cs calculando los promedios, varianza y desviación. Se aplicó una prueba Shapiro-Wilks ($p<0.05$; $p=0.81$), para supuestos de normalidad sobre los residuales y una prueba de Barlett ($p<0.05$; $p=0.06$), para probar homocedasticidad en el programa R Project. Teniendo en cuenta que se cumplieron ambos supuestos, se optó por ejecutar una ANOVA de una vía y una prueba post-hoc de Tukey para determinar las diferencias específicas entre lugares.

Diferencias de conformación

Análisis multivariados: Mediante un análisis de componentes principales (ACP) se determinó si existía algún tipo de agrupación, relacionado con los Puntos Anatómicos de Referencia (PAR). Para esto se trabajó con las 181 imágenes teniendo 20 variables ($2K-4$; $K=$ número de PAR usados). Seguido a esto, se hizo una transformación mediante un Análisis Canónico de Varianza (ACV) para calcular distancias de euclideanas.

RESULTADOS

Efecto alométrico y dimorfismo sexual: Las pendientes alométricas fueron comparables con base en el análisis multifactorial de varianza (λ Wilks 0.9297; F:120; 862.9; $p= 0.687$). Se calcularon distancias euclídeas después de aplicar la corrección al efecto alométrico (Bonferroni: 1000 permutaciones; $p= 0.05$; $p<0.0024$), indicando que no existen diferencias entre machos y hembras de una misma localidad.

Diferencias de tamaño: Los tamaños de Cs presentaron diferencias significativas entre los grupos (ANOVA; $P<0.05$; $p=7.58 \times 10^{-12}$), y la prueba de comparaciones múltiples de Tukey mostró diferencias significativas entre: GA-CG, SA-CG, GA-CO, SA-CO, SA-GA y SU-GA, dejando en claro que las muestras recolectadas en el departamento de La Guajira (GA) son junto con las recolectadas en el sector de Santa Marta diferentes al resto, (SA) (Fig. 4). Estas diferencias pueden verse con una prueba de intervalos de confianza al 95%. Los rangos que no contienen el cero dentro de su dominio se consideran estadísticamente diferentes.

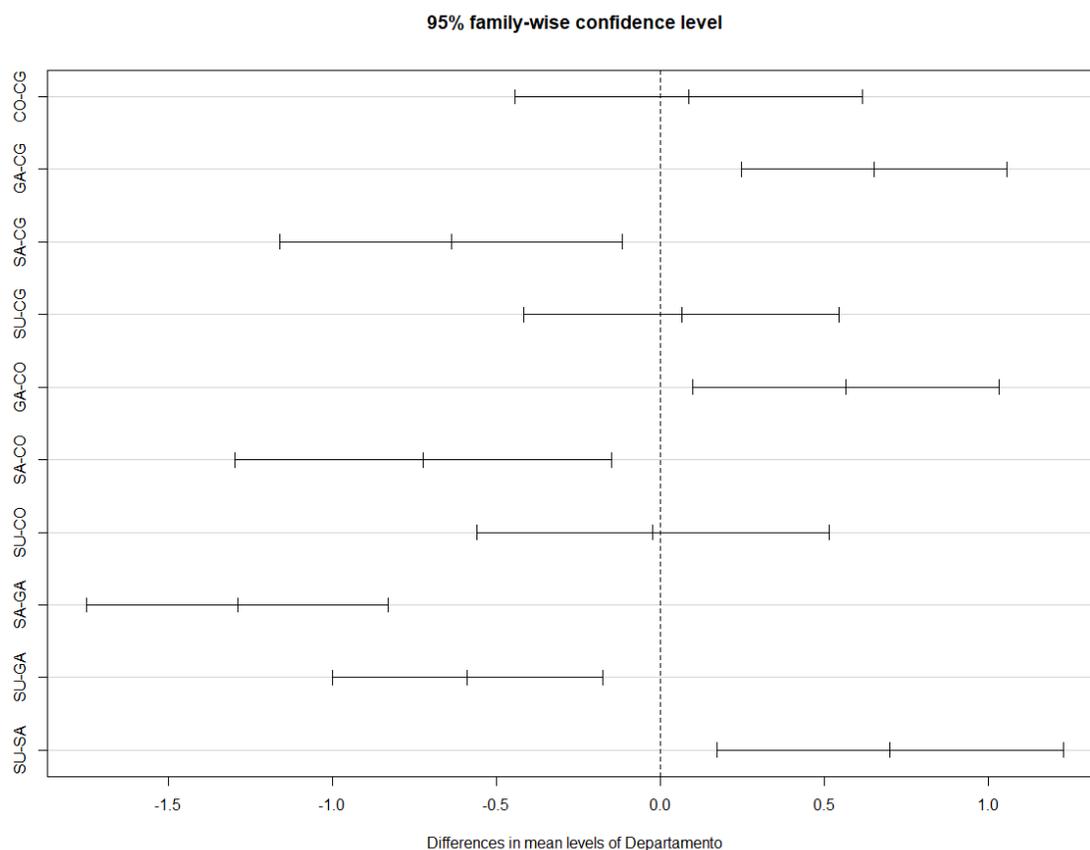


Figura 4. Intervalos de confianza para pruebas pareadas de Tukey. Los intervalos que no contienen el 0.0 se consideran estadísticamente diferentes. CO: Córdoba; SA: Santa Marta; GA: La Guajira; SU: Sucre y CG: Ciénaga.

Teniendo en cuenta que no se determinó dimorfismo sexual, se hicieron los análisis agrupando todos los individuos y teniendo en cuenta sólo su lugar de procedencia (Fig. 5). El tamaño promedio de Cs para el departamento de La Guajira (GA) fue de 5.10 cm, el mayor en comparación al resto (Tab. 3), y las menores tallas se presentaron en Santa Marta (SA).

Tabla 3. Tendencia central y dispersión en los tamaños de Cs de las diferentes localidades del estudio. CO: Córdoba; SA: Santa Marta; GA: La Guajira; SU: Sucre; CG: Ciénaga.

Localidad	n	Media (cm)	Mediana	ds
CG	31	4.45	4.49	0.74
GA	72	5.10	5.13	0.48
CO	22	4.53	4.57	0.62
SA	25	3.63	3.48	0.57
SU	31	4.51	4.56	0.92

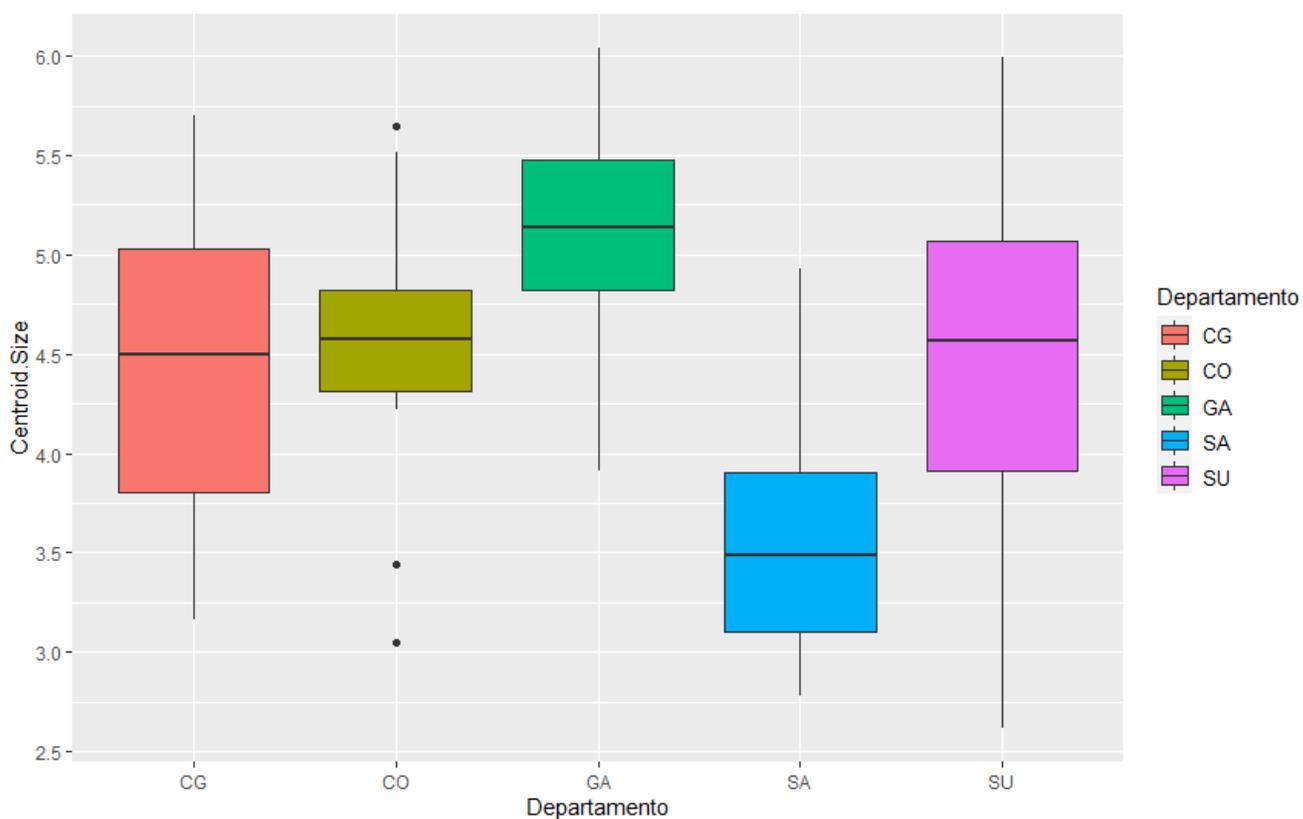


Figura 5. Distribución del tamaño de Cs entre departamentos. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: La Guajira; SA: Santa Marta; SU: Sucre.

Diferencias en conformación (forma)

Análisis por localidades

Análisis de Componentes Principales (ACP): El ACP por localidades, muestra que existe un solapamiento entre todos los departamentos cuando se discrimina mediante este factor (Fig. 6). En código visual, verde corresponde a La Guajira (GA), púrpura a Sucre (SU), rojo a Ciénaga (CG), amarillo a Córdoba (CO) y azul a Santa Marta (SA). Dentro de los análisis, el ACP arroja que los tres primeros componentes principales explican el 64,97% de la varianza acumulada. De forma general, se puede observar una dispersión amplia entre los organismos de cada localidad. Sin embargo, se mantiene un patrón de agrupación mostrando que existen semejanzas intra-localidades.

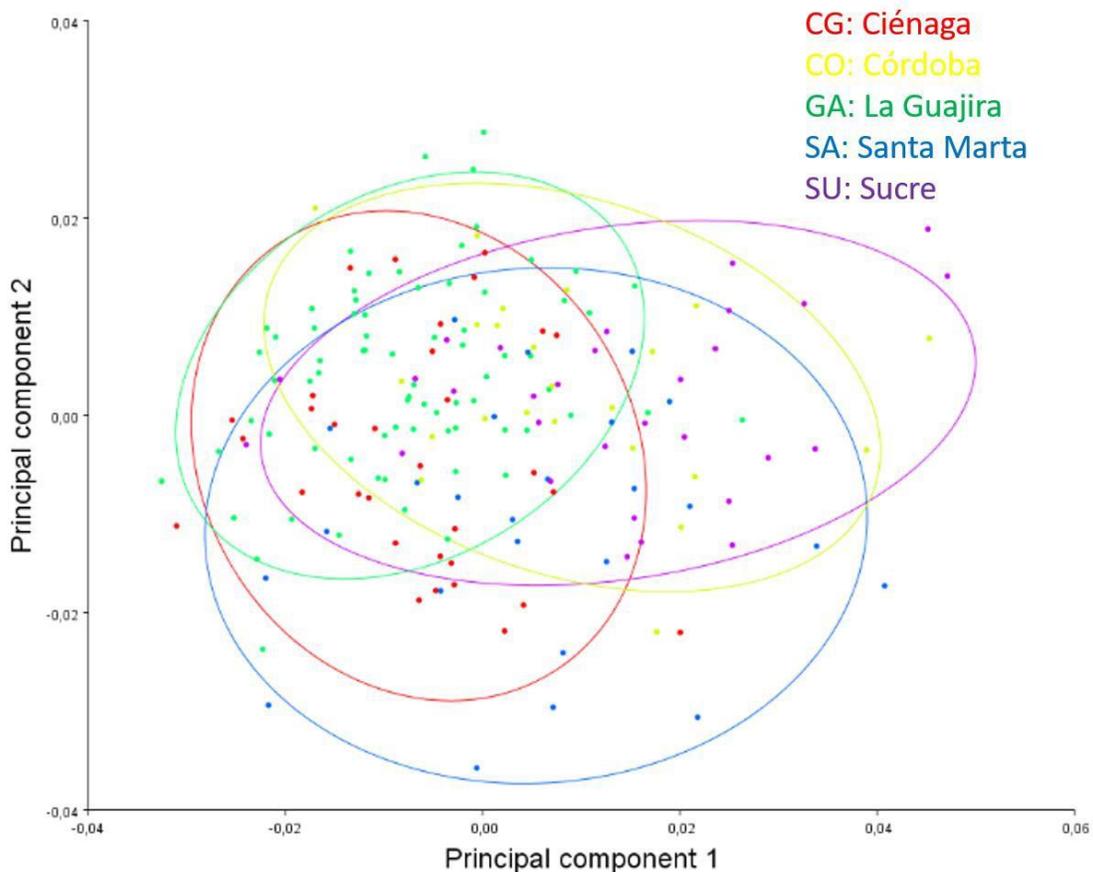


Figura 6. Resultado del ACP con frecuencias promedio, discriminado por localidades. CG: Rojo; CO: Amarillo; GA: Verde; SA: Azul; SU: Púrpura.

Análisis Canónico de Varianza (ACV): El ACV se realizó para la totalidad de los datos, utilizando la variable discriminante localidad, esto debido a que no fue posible observar con claridad las diferencias en una primera instancia en el ACP (Fig. 7). Se realizó un test de 10,000 permutaciones para distancias pareadas y se calcularon las distancias de Mahalanobis (Tab. 4), lo que permitió observar la cercanía entre las formas de cada localidad. Se ve que las localidades presentan alta dispersión. Se puede visualizar claramente que CO se encuentra dentro de SU, mientras que el resto de localidades si presentan una diferencia más marcada.

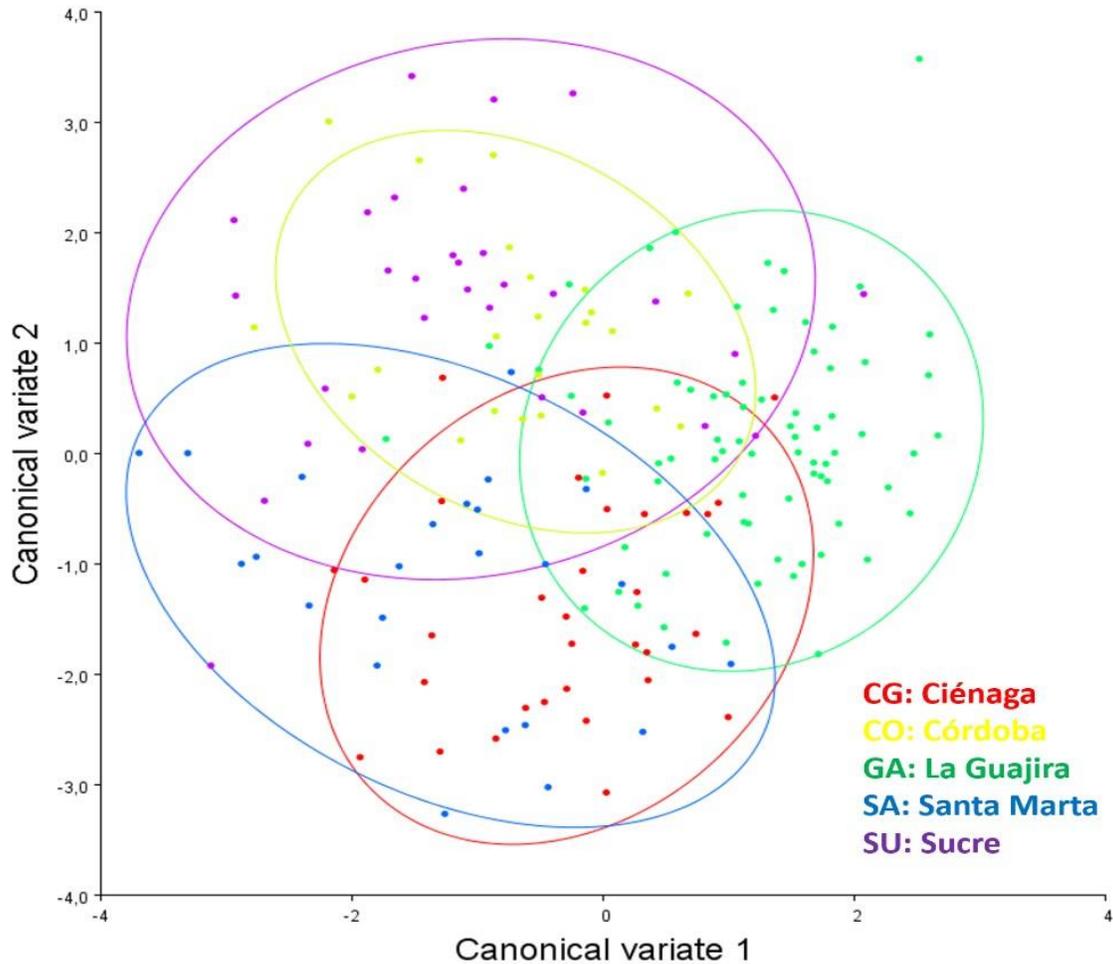


Figura 7. Análisis Canónico de Varianza discriminado por localidades.

Con respecto a las localidades, se obtuvieron valores que señalan diferencias significativas entre todas las localidades mediante las distancias de Mahalanobis con respecto a la forma. El análisis muestra que las mayores distancias se presentan entre CG y SU, mientras que las menores, fueron entre CG y SA.

Tabla 4. Distancias de Mahalanobis calculadas con test de permutaciones (10,000) para distancias pareadas. (* indican diferencias significativas). Las convenciones son: CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: Guajira; SA: Santa Marta y SU: Sucre.

Distancias de Mahalanobis				
	CG	CO	GA	SA
CO	2.6778<.0001			
GA	2.2413<.0001	2.4615<.0001		
SA	1.6732 ^{0.0092}	2.8816<.0001	2.792<.0001	
SU	2.9822<.0001	1.7857 ^{0.0034}	2.592<.0001	2.6287<.0001

Las gráficas de deformaciones parciales evidencian la variación del caparazón por cada localidad. Se realizó una gráfica comparativa entre las diferentes formas promedio registradas, haciendo especial énfasis en la posición de los PAR (Fig. 8).

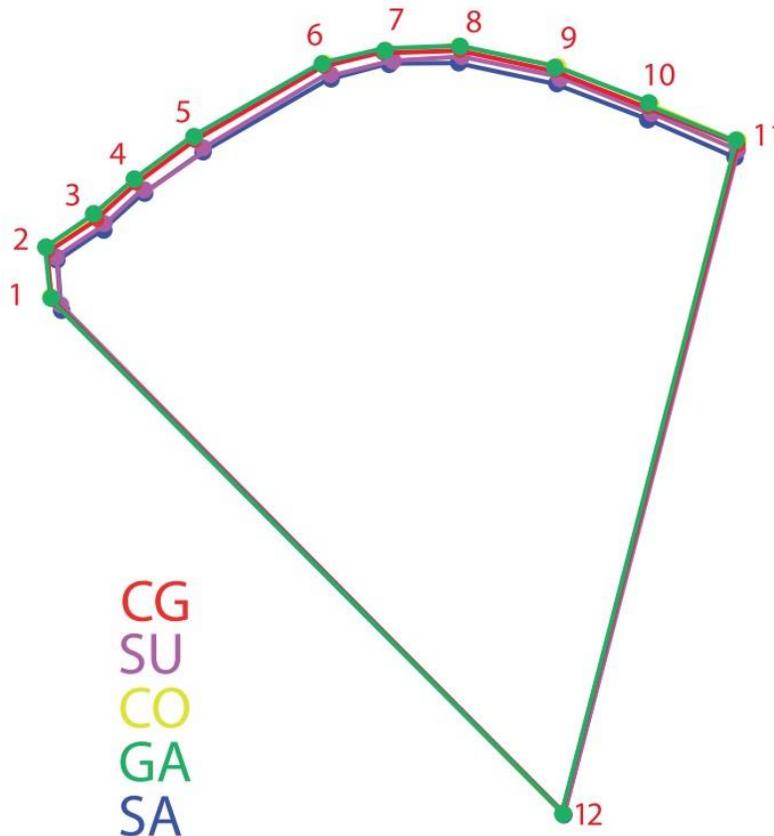


Figura 8. Formas promedio entre localidades. Todas las distancias presentaron significancia alta después de la corrección por tamaño (p-valor<0.0001)

Se construyó un árbol UPGMA con base a las distancias de Mahalanobis (Fig. 9). Se observan dos ramas principales que generan clusters conformados por CG y SA, CO y SU, mientras que GA queda relacionado de forma mas cercana a estas últimas localidades, sin embargo, emparejados en diferente nivel.

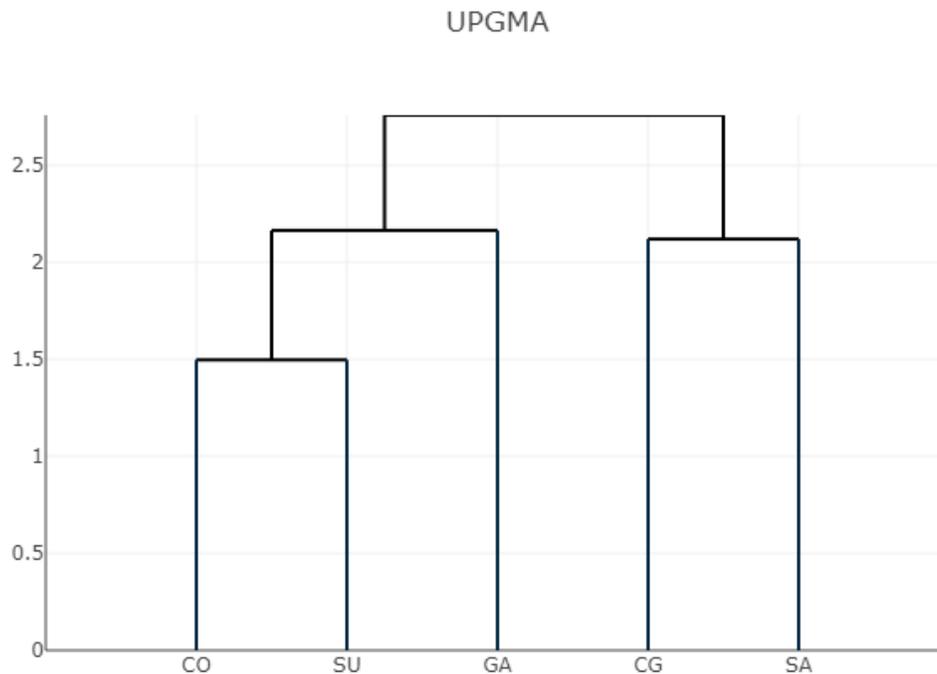


Figura 9. Árbol UPGMA de distancias euclidianas entre departamentos. Las distancias presentaron una alta significancia estadística (10,000 permutaciones) indicando diferencias significativas entre localidades.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en esta investigación demuestran que a través del uso del caparazón se puede comprobar la variación fenotípica de los individuos de *C. hellerii* recolectados en las diferentes localidades costeras del Caribe colombiano. Los análisis mostraron que, al cuantificar estas variaciones, el sexo no es un factor significativo en cuanto a tamaño y forma, ya que, al usar el caparazón como estructura de estudio, no se pudo demostrar la existencia de dimorfismo sexual, atribuyendo la variabilidad a otros factores tales como el lugar de procedencia o al componente genético. En otros estudios relacionados con crustáceos, se ha demostrado que esta estructura permite detectar dimorfismo sexual utilizando esta técnica como se presenta en el caso del cangrejo *Hepatus budibundus* (Marochi *et al.*, 2015). El caparazón es una estructura rígida que usualmente no permite a simple vista identificar diferencias entre sexos, sin embargo, la morfometría clásica ha permitido identificar dimorfismo sexual con esta estructura mediante medidas del largo y ancho del caparazón en especies como *M. spinosissimus* (Baeza *et al.*, 2012) y *Pinixia trasversalis* (Baeza, 1999).

Analizando detenidamente los lugares de procedencia, existe una heterogeneidad ambiental que podría determinarse en tres sectores: el departamento de La Guajira, el Magdalena y la cuenca suroccidental del Caribe colombiano. Empezando por la variable tamaño, se determinó que La Guajira presentó las mayores tallas del estudio (5.10 ± 0.48 cm), lo que puede estar relacionado con las características de la localidad, considerando que en esta región se presenta una surgencia constante (Álvarez-León *et al.*, 1995), que lleva consigo un aporte rico de nutrientes, oxígeno y temperaturas bajas. Las temperaturas frías están presentes hacia la zona costera del departamento en donde es posible encontrar la jaiba, y existen registros que evidencian estas condiciones en zonas cercanas a la localidad de muestreo, como lo reportado por Paramo *et al.* (2011) para el sector de Riohacha. Existe un efecto ya documentado sobre la influencia marcada de las temperaturas bajas en el crecimiento de crustáceos (Bacardit, 1986; Martínez-Campos *et al.*, 2016), en donde estos se ven principalmente afectados durante sus etapas larvales debido a que tardan en alcanzar su madurez sexual, y la energía es usada para el crecimiento tisular (Hartnoll, 1978). Las temperaturas costeras tienden a aumentar por el aporte de las aguas continentales como la escorrentía y los ríos (Ruíz-Ochoa, 2011), pero debido a la hidrografía característica del departamento de La Guajira y al fenómeno de surgencia constante presente, las temperaturas superficiales pueden llegar a estar por debajo de los 24 °C en promedio, entre los primeros 200 a 600 km, desde la línea de costa (Paramo *et al.*, 2011), lo que puede llegar a favorecer a los individuos para alcanzar tallas mayores. Este fenómeno de crecimiento asociado a aguas con temperaturas bajas se ha podido evidenciar en otros organismos tales como en peces (Paramo *et al.*, 2009), moluscos (Gracia *et al.*, 2013), equinodermos y crustáceos (Gómez-Lemos y García, 2017). En este último grupo, hacen especial énfasis en los cangrejos *Chasmocarcinus cylindricus* y *Achelus spinicarpus*, relacionando mayores tallas en condiciones de profundidad mayor, menores densidades poblacionales y menor temperatura.

Por su parte, la cuenca suroccidental del Caribe colombiano experimenta cambios de temperatura en sus zonas costeras, a razón del aumento en el caudal de los ríos como el Sinú, lo que puede llegar a elevar la temperatura del agua hasta los 30 °C (Ruíz-Ochoa, 2011), debido a que se genera una termohalina superficial que impide la mezcla de aguas verticales, y la absorción de radiación solar se presenta en una capa superficial delgada. Las cinco localidades del estudio presentaron diferencias significativas con respecto a su forma, sin embargo, el UPGMA agrupó a CO-SU y CG-SA probablemente por la cercanía geográfica de los sitios de muestreo, las cuales se rigen bajo el mismo régimen climático y pueden estar sometiendo a los individuos a condiciones de heterogeneidad similares. La localidad de GA fue agrupada en cercanía al cluster de CO-SU y no a CG-SA, lo cual podría estar sustentando en la homogeneidad que estas zonas tienen con relación a sus parámetros físicos como la temperatura y la salinidad a lo largo del año, en contraste a la enorme varianza de estos mismos factores para la zona del Magdalena, lo que generaría un impacto más marcado en los individuos de esta zona. Los organismos

capturados provenientes de SA mostraron las tallas menores en el estudio, lo que puede explicarse desde diferentes puntos de vista. En primera instancia, el rango anual de temperatura registrado en las aguas cercanas a la costa de Santa Marta, presenta una temperatura promedio en superficie de 27.08 ± 1.49 C° y oscila a lo largo del año entre 24.9 a 30.8 C° (Mancera-Pineda *et al.*, 2013), por lo que los organismos de esta zona pueden estar sometidos a un estrés fisiológico constante, que podría afectar su crecimiento. Estos organismos en sus primeras etapas de muda resultan ser sensibles al estrés osmótico y a la variación de la temperatura en el agua, causando así que la tasa de asimilación de energía se reduzca y la conversión de tejido para crecimiento disminuya (Anger, 2003). En los valores de talla registrados en el estudio, SU y CG presentaron rangos de tallas amplios, lo que puede estar relacionado con la influencia directa de la ciénaga de la Caimanera y Ciénaga Grande de Santa Marta, respectivamente, ya que se tiene registrado que los portunidos utilizan estos cuerpos estuarinos como sitio de levante (Valencia-Cuellar y Campos, 1995).

A su vez, experimentos *ex-situ* han demostrado que el metabolismo se ve alterado considerablemente, con el aumento de la temperatura; Brunna da Silva *et al.* (2020), encontraron que las especies de cangrejos semiterrestres *Leptuca uruguayensis* y *L. leptodactylia* se ven afectadas directamente por el aumento de temperatura, ya que éstas reducen el índice hepatosomático, lo que obliga a los organismos a aumentar el consumo de energía interna de reserva, incrementando el consumo de oxígeno y ajustando la tasa metabólica mediante mecanismos compensatorios, que sirven para regular el estrés térmico, lo que a la final genera un déficit en el crecimiento de los organismos, ya que la energía se utiliza más en los procesos de regulación fisiológica que en los de crecimiento. En ambientes marinos, las temperaturas altas causan también efectos adversos en el uso energético de los organismos; en el cangrejo *Petrolisthes cincptipes* se encontró mediante experimentos *ex-situ*, que la variabilidad de la temperatura junto al pH generan un fenómeno conocido como depresión metabólica (Paganini *et al.*, 2014), el cual, consiste en un mecanismo usado por cangrejos para reducir el daño oxidativo o en otras palabras “salvar energía”, concluyendo que los fenómenos de acidificación oceánica y calentamiento global podrían llevar a los organismos a respuestas metabólicas que reducirán el uso de la energía en estos y conllevaría a consecuencias de tipo ecológico, específicamente en los aspectos de reproducción, comportamiento y crecimiento. Las variaciones ambientales pueden explicar también las diferencias en la conformación en el caparazón de *C. hellerii*, (Martínez-Campos *et al.*, 2016), incluso, el componente antropogénico es capaz de modificar el desarrollo ontogénico en invertebrados durante los procesos larvales de asentamiento, dispersión y adaptación (Pechenick, 1999; Anger, 2003) e incluso, cuando estos ya llegan a ser adultos (Bigatti *et al.*, 2008).

También es relevante tener en cuenta que cuando una especie invasora arriba a otros territorios, esta usualmente llega con pocos individuos provenientes de la

población original, por lo que es posible suponer que solo una parte de la información genética se establece, y se genera un proceso demográfico conocido efecto “cuello de botella”. En el caso de la población que se encuentra establecida en el Caribe colombiano, la divergencia de esta se vería estancada por el bajo flujo de genes, y los patrones de variabilidad fenotípica reflejarían las diferencias entre las condiciones ambientales locales (Silva *et al.*, 2010). Sin embargo, considerando que el reporte de esta especie fue en el año 1989 (Campos y Turkey, 1989) en bahía Portete (alta Guajira) y que en la actualidad esta especie se encuentra registrada hasta el golfo de Urabá.

La plasticidad fenotípica se define como un mecanismo evolutivo que modula las diferencias heredadas en cada individuo (Hollander *et al.*, 2006) y puede ser una estrategia adaptativa utilizada en ambientes cambiantes, permitiendo que las poblaciones se mantengan (Schlichting, 1986; Cañas-Hoyos *et al.*, 2014). En el caso de los crustáceos establecidos en la costa, se ha reportado que se presenta divergencia morfológica en zonas geográficas restringidas (Brian, 2005; Todd *et al.*, 2006; Deli *et al.*, 2014), lo que genera evidencia de que realmente dentro de las poblaciones de estos organismos se presenta dicho mecanismo evolutivo, y teniendo en cuenta la extensión, la heterogeneidad de la costa del Caribe colombiano y las estrategias de historia de vida con las que cuenta la especie (Dineen *et al.*, 2001), puntualmente aquella de tener la capacidad de utilizar una gran variedad de sustratos entre los cuales se encuentran los suelos arenosos, litorales rocosos, bancos de algas, raíces de mangle, corales vivos o muelles, no es extraño que esta especie presente una variabilidad notoria. Además, dentro de las estrategias de historia de vida, se aclara que este cangrejo tiende a presentar un crecimiento acelerado y maduración rápida (esta última estimada en aproximadamente doce meses), producción múltiple de crías con alta fecundidad en corto tiempo, capacidad de almacenar esperma y finalmente una dieta generalista (carnívora) (Dineen *et al.*, 2001), lo que nos permite suponer en una escala temporal, que si esta especie fue reportada en el año de 1989, es probable encontrar evidencia de variabilidad fenotípica, explicando su éxito al colonizar la costa Caribe colombiana.

CONCLUSIONES

- El cangrejo *C. hellerii* es una especie invasora que presenta variabilidad fenotípica marcada, lo que posiblemente ayudo a ampliar su distribución y facilitar su establecimiento en diferentes localidades.
- Se determinó diferencia en el tamaño y la forma del caparazón entre individuos de *C. hellerii* a lo largo del margen continental del Caribe colombiano, resaltando la localidad GA con los tamaños más grandes.

- Dentro del estudio, se encontró que todas las localidades mostraron diferencias significativas en su forma, lo que podría estar sustentando que la variabilidad fenotípica podría estar relacionada con la heterogeneidad ambiental del Caribe colombiano.
- Usando el margen antero lateral del caparazón se pudo establecer que no es detectable el dimorfismo sexual para esta especie, dando soporte para futuros estudios que se realicen con esta estructura.
- Las diferencias en tamaño observadas en este estudio pueden estar fuertemente relacionadas con la plasticidad fenotípica, generada como respuesta a la heterogeneidad ambiental que se presenta en la costa colombiana.
- Los resultados se acoplaron a la literatura consultada en el patrón que señala que los organismos de tallas mayores suelen encontrarse en zonas con menores temperaturas.

RECOMENDACIONES

Queda contrastar finalmente esta hipótesis mediante el uso de marcadores moleculares que establezcan, si realmente existe algún tipo de estructura genética entre estas zonas, además de caracterizar variables ambientales a pequeña escala para poder determinar si existe algún tipo de correlación entre éstas y la variabilidad fenotípica. También es recomendable el uso de escáner, ya que es una herramienta permite obtener las imágenes con facilidad, y disminuye el error que pueda generarse al momento de la captura.

BIBLIOGRAFÍA

Anger, K. 2003. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapods crustaceans. *Invertebrate reproduction and development*, 43(1), 29-45.

Álvarez-León, R., J. Aguilera-Quiñonez., C. Andrade-Amay, y P. Nowak. 1995. Caracterización general de la zona de surgencia en La Guajira colombiana. *Rev ACAD Colombia*. 19. 679-683.

Andrade-Amaya, C.A. 2001. Las corrientes superficiales en la Cuenca de Colombia observadas con boyas de deriva. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 96:321-335.

Albanis, M and M. Hixon. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367: 233-238.

Alvárez-León, R y F. Gutiérrez-Bonilla. 2007. Situación de los invertebrados acuáticos introducidos y transplantados en Colombia: Antecedentes efectos y perspectivas. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 31(121): 557-574.

Bacardit, R. 1986. Larvas de Crustacea Decapoda del mar patagónico argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires. 203-211.

Baeza, J. A. 1999. Indicadores de monogamia en el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards & Lucas) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): distribución poblacional, asociación macho-hembra y dimorfismo sexual. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 34(2), 303-313.

Baeza, J. A., Anderson, J. R., Spadaro, A. J., y Behringer, D. C. 2012. Sexual Dimorphism, Allometry, and Size at First Maturity of the Caribbean King Crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys. Journal of Shellfish Research, 31(4), 909–916.

Becerra, J y A. Jiménez. 1989. Evaluación cualitativa de los organismos adherentes sobre sustrato elaborado por electrólisis en agua de mar en una zona del Caribe colombiano. Tesis Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Cartagena de Indias, 161-162.

Bernadochi, L., F. Silvestri and A. Turra. 2012. Composition and seasonal variation of brachyura and anomura (Crustacea, Decapoda) associated with brown mussel farms at Praia da Cocanha, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology. 55. 549-557.

Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge. 250-307.

Botero, L and R. Álvarez-León. 2000. The Caribbean coast of Colombia, 663-675. En: Sheppard C. (Ed.), Seas at the Millennium: An Environmental Evaluation, Elsevier Science Ltd., 1: 934-938.

Brunna da Silva, V., M. Caio., A. Alessandra and T. Acosta. 2020. Effects of temperature increase on the physiology and behavior of fiddler crabs. Physiology and Behavior. 1-9.

Bolaños-Cubillos, N., N.H. Campos y E. Márquez. 2016. Variación fenotípica de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Decapoda: Paniluridae) en el Caribe Suroccidental. Revista Biología Tropical. Vol 64. 975-990.

Brian, J. 2005. Inter-population variability in the reproductive morphology of the shore crab (*Carcinus maenas*): evidence of endocrine disruption in a marine crustacean Mar. Pollut. Bull., 50: 410-416.

Bigatti, G., M. Primost., M. Cledón., A. Averbuj., E. Morriconi y P. Penchaszadeh. 2008. Monitoreo de contaminación por Tributilestaño (TBT) en puertos Patagónicos utilizando el fenómeno de IMPOSEX en moluscos como bioindicador. 1-10.

Cadrin, S. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 91-112.

Campos, N. y M. Turkey. 1989. On a record of *Charybdis helleri* from the Caribbean coast of Colombia. *Senckenb. Marit.* 20: 119-123.

Cavaleri, L., M. Oliveira., A. Bertoncini and C. Rangel. 2006. *Omobranchus punctatus* (Teleostei: Blenniidae), an exotic blenny in the Southwestern Atlantic. *Biol. Invas.*, 8: 941-946.

Cañas-Hoyos, N., E. Márquez and C. Saldamando-Benumea. 2014. Differentiation of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) Corn and Rice Strains from Central Colombia: A Wing Morphometric Approach. *Annals of the Entomological Society of America*, 107(3):575-581.

Cañas-Hoyos, N., E. Márquez and C. Saldamando-Bejumea. 2016. Heritability of Wing Size and Shape of the Rice and Corn Strains of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Sociedade Entomológica do Brasil*.

Dineen, J., P. Clark., A. Hines., S. Reed and H. Walton. 2001. Life history, larval description, and natural history of *Charybdis hellerii* (Decapoda, Brachyura, Portunidae), an invasive crab in the western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, 21:774-805.

Díaz-Merlano, J y M. Puyana-Hegedus. 1994. Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS-Fundación Natura-INVEMAR. Santa Fe de Bogotá D. C, 291.

Deli, T., Said, K and N. Chatti .2014. Morphological differentiation among geographically close populations of the green crab *Carcinus aestuariinardo*, 1847 (brachyura, carcinidae) from the tunisian coast. *Rev Crustaceana* (87) (3). 257-283.

Dujardin, S and J.P. Dujardin. 2019. Geometric morphometrics in the cloud. *Infect. Genet. Evol.*189-196.

Fajardo, G. 1979. Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de La Guajira. *Bol. Cient. CIOH*, 2: 7-19.

Gómez, O y J.C. Martínez-Iglesias. 1990. Reciente hallazgo de la especie indo pacífica *Charybdis helleri* (A. Milne Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) en aguas cubanas. *Caribb. J. Sci.* 26: 70-72.

Gómez-Lemos, L y C. García. 2017. Variaciones adaptativas en la talla de la megafauna bentónica de fondos blandos tropicales en función de parámetros bióticos y abióticos. *Trop. Bio.* Vol. 65(3).1002-1021.

Gracia, A., N. Cruz., G. Borrero., G. Báez, D y N. Santodomingo. 2013. Invertebrados marinos asociados con las plataformas de gas en La Guajira (Caribe colombiano). *Bol. Invest. Mar. Cost.* 42(2). 361-386.

Gracia, A., J. Medellín-Mora., D.L. Gil-Agudelo y V. Puentes. 2011. Guía de las especies introducidas marinas y costeras de Colombia. INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 23. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá, Colombia: 15-17.

GISD (Global Invasive Species Database). 2013. *Charybdis hellerii*. Consultado el 27 de noviembre de 2013 en: <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Charybdis+hellerii>

Giménez, L. 2006. Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapods crustaceans. *Integrative and Comparative Biology*, 45(5): 615-622.

Global Invasive Species Database, 2008. *Rhithropanopeus harrisi*. <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=19&fr=1&sts=sss> (Fecha de consulta: 11/2008).

Hartnoll, R. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 34(3), 281-293.

Hernández, G. and J. Bolaños. 1995. Additions to the anomuran and brachyuran fauna of north eastern Venezuela. The Crustacean Society Summer Meeting. 25-27.

Hollander, J., M. Collyer., D. Adams and K. Johannesson. 2006. Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. *J. Evol. Biol.*, 19: 1861-1872.

Holland, B. 2000. Genetics of marine invasions. *Hydrobiologia*. 420. 63-71.

Huxley, J. 1932. Problems of relative growth. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Jaramillo, N. 2011. Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. Universidad de Antioquia. Grupo de Biología y Control de Enfermedades Infecciosas. 1-21.

Lemaitre, R. 1995. *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867), a nonindigenous portunid crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura) discovered in the Indian River lagoon system in Florida. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 108: 643-648.

Lozano-Duque, Y., J. Medellín-Mora y G. Navas. 2010. Contexto climatológico y oceanográfico del Mar Caribe colombiano. Invemar-ANH. Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano. 53-83.

Marochi, M., A. Trevisán., F. Gómez y S. Masunari. 2015. Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibuncus*. *Iheringia. Serie Zoología*. 1-5.

Mancera-Pineda, E., G. Pinto y S. Vilardy. 2013. Patrones de distribución estacional de masas de agua en la Bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: importancia

relativa del upwelling y outwelling. Bol. Investigaciones Marinas y Costeras-Invemar. Vol 42(2). 329-360.

Mantelatto, F. and R. García. 2001. "Biological aspects of the nonindigenous portunid crab (*Charybdis hellerii*) in the western tropical South Atlantic". Bulletin of Marine Science 68(3): 469-477.

Martínez-Campos, B., N.H. Campos., A. Bermúdez-Tobón y E. Márquez. 2016. Morfogeometría del caparazón del cangrejo *Damithrax spinosissimus* (Decapoda: Mithracidae) en tres islas del Caribe suroccidental. Rev Biología Tropical. 64. 667-681.

Márquez, G. 1982. Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: generalidades. Ecología Tropical. 2 (1): 5-18.

Molina, A., C. Molina., L. Giraldo., C. Parra y P. Chevillot. 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del golfo de Morrosquillo. Boletín de la CIOH. 93-111.

Morán, R y M. Atencio. 2006. *Charybids hellerii* (Crustacea: Decapoda: Portunidae), especie invasora en la Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela*. Revista Multiciencias, Vol. 6. Dep. de Ciencias Pesqueras, Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda". 202-209.

Paramo, J., L. Guillot-Illidge., y A. Rodríguez. 2009. Aspectos poblacionales y ecológicos de peces demersales de la zona norte del caribe colombiano en relación con el hábitat: una herramienta para identificar áreas marinas protegidas (AMPS) para el manejo pesquero. Caldasia (31) (1). 123-144.

Paramo, J., M. Correa y S. Nuñez. 2011. Evidencias de desacople físico-biológico en el sistema de surgencia en La Guajira, Caribe colombiano. Rev Biología Marina y Oceanografía. Vol 46., 421-430.

Paganini, A., N. Miller and J. Stillman. 2014. Temperature and acidification variability reduce physiological performance in the intertidal zone porcelain crab *Petrolisthes cinctipes*. The Journal of Experimental Biology (217). 3974-3980.

Pechenick, J. A. 1999. Of the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. Marine Ecology Progress Series, 177, 269-297.

Robertson, K. 1989. Evolución reciente del delta del río Sinú, Colombia. Bull. Inst. Geol. Bassin de Aquitaine, Bordeaux, No. 45, p. 305-312.

Ricaurte-Villota, C. y M.L. Bastidas-Salamanca. 2017. Regionalización oceanográfica: una visión dinámica del Caribe. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR). 106-123.

Rubinoff, D., B. Holland., A. Shibata., M. Russell and M. Wright. 2010. Rapid Invasion Despite Lack of Genetic Variation in the Erythrina Gall Wasp (*Quadrastichus erythrinae* Kim). Pacific Science. 64. 23-31.

Rufino, M., P. Abelló and A.B. Yule. 2004. Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans. Italian Journal of Zoology, 71: 79-83.

Ruíz-Ochoa, M. A. 2011. Variabilidad de la Cuenca Colombia (Mar Caribe) asociada con El Niño Oscilación del Sur, vientos Alisios y procesos locales (Tesis Doctorado). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. 25-27.

Silva, I., M. Alves., J. Paula and S, Hawkins. 2010. Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. Scientia Marina. Vol 74. 435-444.

Sant'Anna, B., T. Watanabe., A. Turra and Z. Fernando. 2012. Relative abundance and population biology of the non-indigenous crab *Charybdis hellerii* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in a southwestern Atlantic estuary-bay complex. Aquatic Invasions. 7. 347-356.

Sant'Anna, B., J. Olinto., M. Mattar de Oliveira and H, Boss. 2015. Diet and population biology of the invasive crab *Charybdis hellerii* in southwestern Atlantic waters arine. Biology Research. 11. 1-10.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17, 667 – 693.

Todd, P., R. Briers., R. Ladle and F. Middleton. 2006. Phenotype-environment matching in the shore crab (*Carcinus maenas*). Mar. Biol., 148: 1357-1367.

Torchin, M., K. Lafferty and A. Kuris. 2001. Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine invader. Biological Invasions 3: 333-345.

Valencia-Cuellar, M y N. Campos. 1995. Aspectos biológicos de la jaiba *Callinectes sapidus* y *Callinectes bocuorti* de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano (Crustacea: Decapoda: Portunidae). INVEMAR. 736-737.