



Revista de Biología Marina y Oceanografía

ISSN: 0717-3326

revbiolmar@gmail.com

Universidad de Valparaíso

Chile

Alvarez, Javier; Meruane, Jaime

Regeneración de extremidades en la jaiba remadora *Ovalipes trimaculatus* (de Han, 1833) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) y su aplicación práctica en acuicultura y pesquería

Revista de Biología Marina y Oceanografía, vol. 44, núm. 2, agosto, 2009, pp. 285-293

Universidad de Valparaíso

Viña del Mar, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=47914662003>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Regeneración de extremidades en la jaiba remadora *Ovalipes trimaculatus* (de Han, 1833) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) y su aplicación práctica en acuicultura y pesquería

Limb regeneration in the paddle crab *Ovalipes trimaculatus* (de Han, 1833) (Crustacea, Brachyura, Portunidae), and its practical use in aquaculture and fishery

Javier Alvarez¹ y Jaime Meruane¹

¹Departamento de Acuicultura, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte
Casilla 117, Coquimbo, Chile
jalvarez@ucn.cl

Abstract. - To discern the different development stages of limb regeneration and relate these stages to the nearness of ecdysis would be an easy tool to aquaculture and fishery, to distinguish in a functional way what animals are closest to moult. Six crabs caught in their natural environment and kept in laboratory were induced to autotomy of the left fourth pereopod. A scale of 12 stages for limb regeneration was established from autotomy to ecdysis, and an index (R) was estimated to describe the longitude increase of the regenerated limbs. This index enabled us to have a quantitative indicator of closeness to ecdysis. Identifying the regeneration development stages and estimating the R index enable us to predict which crabs are closest to ecdysis. Both indicators are positively reinforced to be used easily in aquaculture and fishery, and they would help to implement both operative and management decisions to improve either survival or growth of animals during the moult.

Key words: Moulting, autotomy, crustaceans, ecdysis, limb

Resumen. - La distinción de los estados de desarrollo de una extremidad en regeneración y su asociación con la proximidad de la ecdisis puede constituir una herramienta útil y aplicable en la acuicultura y pesquería, con el objetivo de distinguir en forma práctica aquellos animales que se encuentran próximos a mudar. Seis jaibas remadoras capturadas desde el medio natural fueron mantenidas en laboratorio e inducidas a la autotomía del cuarto pereópodo izquierdo. Se estableció una escala de 12 estados para la regeneración de extremidades, desde la autotomía hasta la ecdisis, y se determinó un índice (R), que describió el incremento en longitud de las extremidades en desarrollo y permitió disponer un indicador cuantitativo de la proximidad de la ecdisis. Identificar los estados de desarrollo de las extremidades en regeneración, así como determinar el índice R, permitirían anticipar cuáles animales están próximos a la ecdisis. Ambos indicadores se potencian favorablemente para ser utilizados en forma práctica en acuicultura y pesquería, facilitando la aplicación de medidas de carácter operativo o manejo, relacionadas con maximizar la supervivencia de los animales o el crecimiento durante la etapa de la muda.

Palabras clave: Muda, autotomía, crustáceos, ecdisis, apéndice

Introducción

Los crustáceos autotomizan sus extremidades o apéndices como una respuesta a la depredación o como el resultado de un daño físico sobre los mismos (Norman & Jones 1991); como resultado de la autotomía, los apéndices son regenerados completamente en tan sólo un ciclo de muda (Skinner & Graham 1970, 1972, Ary *et al.* 1987, Juanes & Smith 1995, Hopkins *et al.* 1999, O'Brien 1999, Hopkins 2001, Mykles 2001, Yu *et al.* 2002).

Las actividades de acuicultura y manejo pesquero de crustáceos habitualmente laboran con grandes cantidades de animales y dependen de la maximización de la supervivencia y la adecuada caracterización de su

crecimiento, por lo tanto requieren de mecanismos que les permitan predecir en forma confiable la ecdisis. La ecdisis o desprendimiento del exoesqueleto permite el crecimiento de los crustáceos, y además corresponde a la etapa final de la regeneración de un apéndice (Holland & Skinner 1976, O'Brien 1999, Yu *et al.* 2002).

Dentro de las poblaciones de jaibas existe un gran número de individuos que permanece en condiciones de autotomía y posterior regeneración de una o varias extremidades (Smith & Hines 1991, Juanes & Smith 1995, Mathews *et al.* 1999, Seno & Shigemoto 2007) y dado que la recuperación funcional del apéndice en regeneración ocurre sólo después que el animal realiza la ecdisis (Hopkins 1982, O'Brien & Skinner 1990, Brock

& Smith 1998, Mykles 2001), se ha establecido que existen mecanismos de regulación fisiológicos, hormonales y ambientales comunes entre la muda y la regeneración (Weis 1976, Hopkins 1982, O'Brien & Skinner 1990, Brock & Smith 1998, Hopkins *et al.* 1999, Hopkins 2001, Mykles 2001).

Los cambios que ocurren en el desarrollo de un apéndice en regeneración podrían, entonces, ser utilizados como un indicador de la proximidad de la ecdisis dentro de un grupo de animales. Reconocer los estados de desarrollo de la nueva extremidad y asociarlos a la muda en actividades acuícolas, permitiría implementar actividades operativas para evitar canibalismos sobre los animales mudados, separándolos con antelación del resto de la población que permanece en condición intermuda. En actividades pesqueras, la implementación de nuevas medidas de manejo podría recomendar que hembras, potencialmente reproductivas, que presenten autotomía, no sean extraídas en determinadas épocas del año, de acuerdo a la relación que existe entre la muda y la reproducción de esta especie.

Este trabajo describe la regeneración de apéndices en *Ovalipes trimaculatus* desde la autotomía hasta la ecdisis, proporcionando detalles en cada etapa de la regeneración para ser asociados con la cercanía de la ecdisis y, además, se muestra la utilidad de un índice de regeneración, en la predicción de la ecdisis.

Material y métodos

Seis jaibas (3 hembras y 3 machos) de $53,6 \pm 4,9$ mm de ancho cefalotorácico fueron recolectadas de Bahía Tongoy, Chile central, y trasladadas al laboratorio de la Universidad Católica del Norte, en Coquimbo y mantenidas en un estanque con flujo de agua continuo, a temperatura ambiente. Luego, los animales fueron acondicionados durante una semana a una temperatura de $19 \pm 1,8^\circ\text{C}$, la cual fue mantenida durante todo el experimento. Durante el proceso de acondicionamiento y la fase experimental, las jaibas fueron alimentadas diariamente con trozos de carne de pescado y mantenidas bajo un fotoperíodo de 16/08 horas (luz/oscuridad), con una salinidad del agua de 34 ups.

Para observar el desarrollo de la regeneración de los apéndices se indujo la autotomía del cuarto pereiópodo izquierdo en todos los ejemplares, incluso en aquellos que presentaban previamente la pérdida de algún otro apéndice (Tabla 1); esto permitió estandarizar en todos los animales el tiempo de inicio del proceso de regeneración de las extremidades (Skinner & Graham 1972).

Tabla 1

Pereiópodos perdidos por cada jaiba sometida al experimento. La inducción a la autotomía se realizó en el cuarto pereiópodo izquierdo

Lost limbs for each experimental crab. The autotomy induction was made in the left fourth pereiopod

Jaibas	Pereiópodos						Total
	Q	Izquierdos		Derechos			
		4 ^{to} P	5 ^{to} P	Q	4 ^{to} P	5 ^{to} P	
J1	X*	X			X*		3
J2		X					1
J3		X				X*	2
J4		X					1
J5		X					1
J6		X					1

Q: Quelípodo, P: Pereiópodo

*: Pereiópodos que los animales habían perdido previo al experimento

La autotomía se estimuló presionando con una pinza plana el propodito del cuarto pereiópodo, ejerciendo una suave fuerza contra el cuerpo del animal, produciendo un leve desgarró de este artejo, lo cual provocó que la jaiba autotomizara el apéndice. Luego cada jaiba fue marcada con una etiqueta adherida a la zona dorsal del cefalotórax para el seguimiento individual de la regeneración.

Observaciones semanales se realizaron con un microscopio de disección. Se describieron los diferentes estados y etapas en la regeneración de las extremidades perdidas. Además, una vez que fue posible medir (precisión de 0,5 mm) el muñón o pedúnculo en regeneración, este se midió en cada observación. El incremento en longitud del apéndice regenerado fue evaluado a través del índice de regeneración R (Skinner & Graham 1972, O'Brien & Skinkers 1990, Hopkins *et al.* 1999, Hopkins 2001, Mykles 2001, Yu *et al.* 2002), que fue estimado de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$R = \left(\frac{\text{Longitud del muñón regenerado}}{\text{Ancho cefalotorácico}} \right) \times 100$$

Este índice permitió realizar una comparación univariada, a través de una prueba de covarianza (Zar 1984), evaluando la capacidad de regeneración de apéndices en las jaibas bajo las condiciones experimentales definidas.

Tabla 2**Duración de cada etapa en la regeneración de extremidades en *O. trimaculatus***Duration of each stage on limb regeneration in *O. trimaculatus*

Etapas de la regeneración	Semanas								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Costra		x	x						
Protuberancia germinativa			x	x					
Crecimiento de la protuberancia y muñón				x	x				
Segmentación del muñón 1					x				
Segmentación del muñón 2						x	x		
Segmentación del muñón 3							x		
Pigmentación cromatóforos blancos							x		
Pigmentación cromatóforos rojos								x	
Pigmentación cromatóforos azules								x	
Apéndice robusto								x	
Apéndice estructurado									x
Muda									x

Resultados

El período de regeneración de los apéndices perdidos, bajo las condiciones de laboratorio, fue de 9 a 10 semanas ($64,16 \pm 3,43$ días). La observación individual de cada uno de los animales permitió realizar una descripción del proceso de regeneración (Fig. 1), diferenciando cambios morfológicos en los apéndices en reposición, siendo posible desarrollar una escala de 12 estados desde el primer cambio posterior a la autotomía hasta la ecdisis del animal (Tabla 2).

Escala de cambios morfológicos en las extremidades regeneradas

La descripción se realizó en el orden cronológico de los eventos que se sucedieron después de la autotomía hasta la recuperación funcional (ecdisis) de las extremidades (Fig. 2).

a. Costra. Formación de una costra que cubre la zona de la amputación en el plano de fractura, donde se efectuó el desprendimiento del apéndice. Luego esta costra se agrieta y cae para dar paso a la formación del muñón.

b. Protuberancia germinativa. Aparición de una base de células germinativas, observándose una pequeña hinchazón del tejido hacia la zona media del plano de corte. Bajo la lupa se pudo observar un tejido más cristalino y traslúcido (yema germinativa) que el resto de tejido que se encuentra en el plano del desprendimiento por autotomía.

c. Crecimiento de la protuberancia y muñón. La yema germinativa comienza un crecimiento en longitud, dando origen a un muñón. Las células que forman el muñón son traslúcidas, similares a las presentadas por la protuberancia germinativa.

d. Segmentación del muñón-1. Levemente comienzan signos de una segmentación del tejido del muñón. Invaginaciones suavemente marcadas forman los primeros esbozos de los artejos del apéndice que será recuperado. En este nivel la segmentación es observable bajo lupa y se reconoce que el apéndice en formación está flexionado en su parte media, en todos los animales, entre el meropodito y carpopodito.

e. Segmentación del muñón-2. La segmentación es notoria y cada segmento puede ser claramente diferenciado sin el uso de un instrumento óptico. Las invaginaciones que marcan los límites de cada segmento muestran la formación de los artejos del apéndice en regeneración.

f. Segmentación del muñón-3. Se diferencia notoriamente cada segmento que corresponde a un artejo del nuevo apéndice, es posible distinguir la forma y separación de cada uno de ellos. Las invaginaciones están profundamente marcadas. Las células que lo conforman son de un color blanquecino traslucido. Comienza a distinguirse la existencia de una cutícula envolvente que contiene al apéndice en regeneración durante su desarrollo.

g. Pigmentación (g1, g2 g3)

g1. Cromatóforos de color blanco comienzan a cubrir gran parte del apéndice, en especial lo que será la zona inferior de cada artejo.

g2. Cromatóforos de color rojizo comienzan a acompañar la coloración blanca y en conjunto recubren zonas específicas de cada artejo. Los cromatóforos de color rojizo se ubican principalmente en la zona superior y costado de cada segmento.

g3. Cromatóforos de color azul aparecen cubriendo el apéndice en regeneración, dando una tonalidad violeta al combinarse con las otras pigmentaciones. Estos cromatóforos se ubican en las mismas zonas que la coloración rojiza y en las zonas de los artejos que hasta este momento no estaban pigmentadas.

h. Apéndice robusto. El apéndice en regeneración comienza a mostrar un aumento en la turgencia al tacto de sus tejidos. Se observa un miembro más robusto, sin crecimiento en longitud.

i. Apéndice estructurado. Los artejos están completamente diferenciados desde la etapa de segmentación del muñón

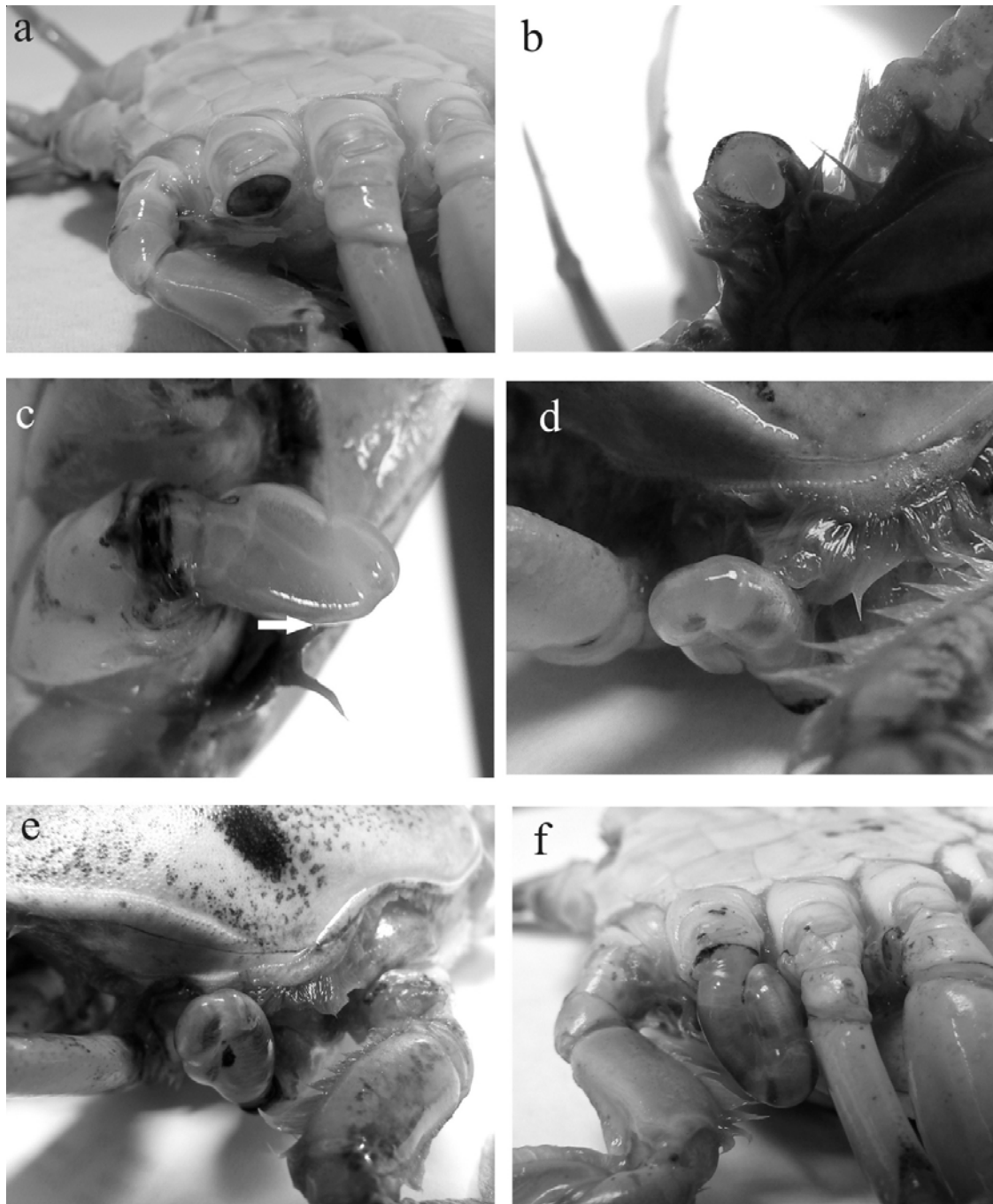
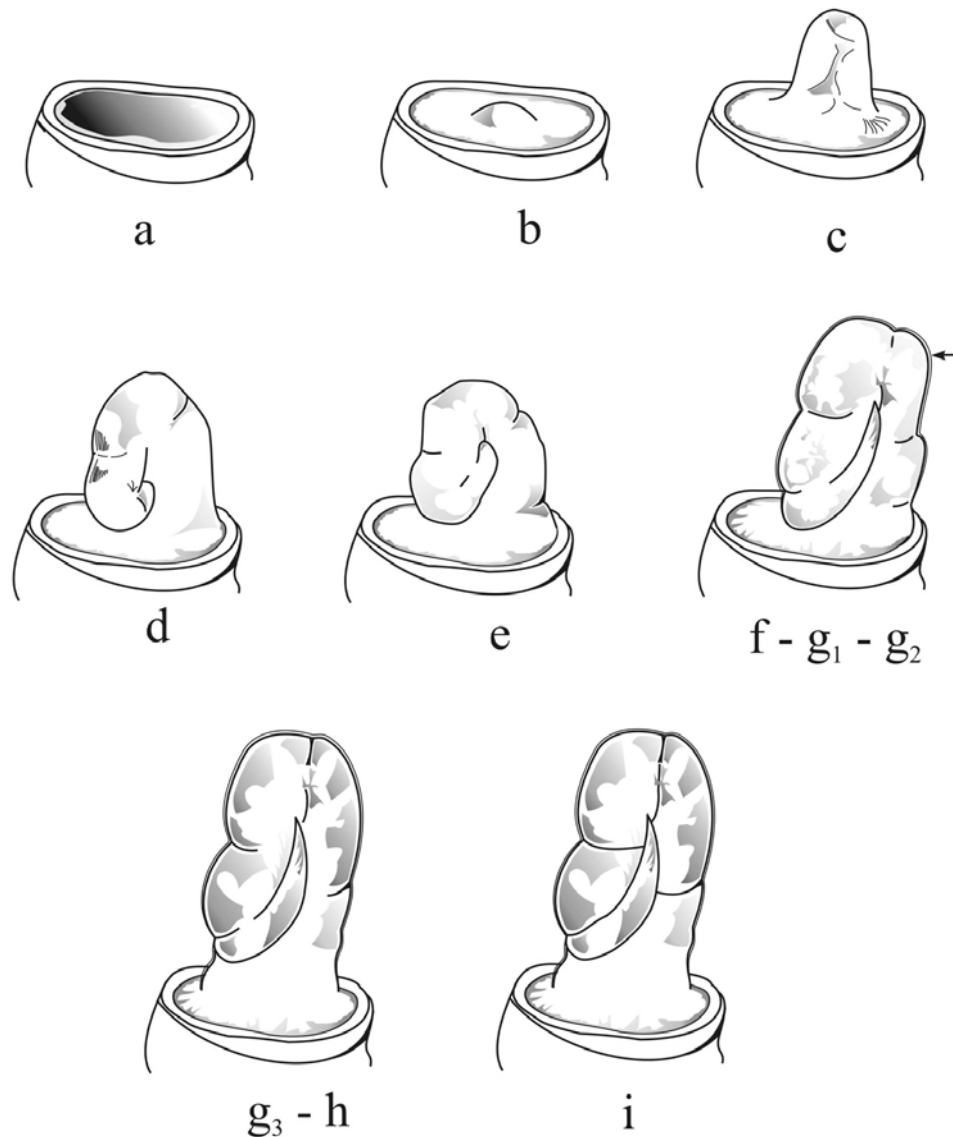


Figura 1

Regeneración de extremidades en *O. trimaculatus*. a) Costra formada después de la autotomía de la extremidad, b) Protuberancia germinativa en crecimiento formando el muñón de la nueva extremidad, c) Muñón segmentado, d) Pigmentación del muñón, e) Fin de la pigmentación del muñón, f) Extremidad completamente estructurada. La flecha muestra la cutícula envolvente

Limbs regeneration in *O. trimaculatus*. a) Scab formed after the autotomy, b) Germinative growth of protuberance that forms the limb bud, c) Segmented limb bud, d) Limb bud pigmentation, e) Final limb bud pigmentation, f) Limb fully structured. The arrow shows the cuticle sac

**Figura 2**

Regeneración de las extremidades perdidas por autotomía en *O. trimaculatus*. a) Costra, b) Protuberancia germinativa, c) Crecimiento de la protuberancia y muñón, d) Segmentación del muñón-1, e) Segmentación del muñón-2, f) Segmentación del muñón-3, g₁) Pigmentación blanca, g₂) Pigmentación roja, g₃) Pigmentación violeta, h) Apéndice robusto, i) Apéndice estructurado. La flecha muestra la cutícula envolvente que encierra la extremidad regenerada

Regeneration of lost limbs by autotomy in *O. trimaculatus*. a) Scab, b) Germinative protuberance, c) Protuberance growth and limb bud, d) Limb bud 1 segmentation, e) Limb bud 2 segmentation, f) Limb bud 3 segmentation, g₁) White pigmentation, g₂) Red pigmentation, g₃) Violet pigmentation, h) Robust limb, i) Structured limb. The arrow shows the cuticle sac that covers the new limb

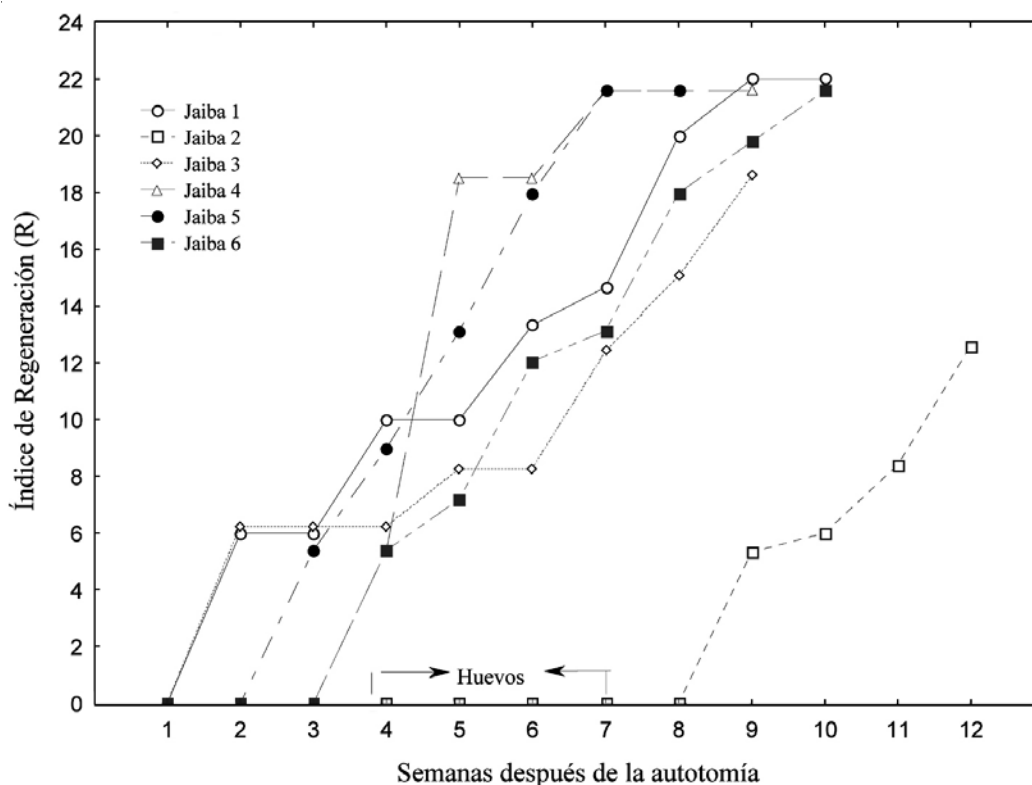


Figura 3

Índice de regeneración (R) para cada jaiba del experimento. La jaiba 2 es la hembra en condición ovígera

Regeneration index (R) for each experimental crab. Crab 2 is the female crab in ovigerous condition

3, observándose claramente un apéndice completo, turgente y pigmentado, la membrana inter-artículo es claramente observable mediante una lupa estereoscópica.

j. Muda o ecdisis. Al ocurrir la ecdisis, el apéndice regenerado es liberado de la cutícula envolvente que lo contiene. La cutícula no se rompe y permanece en el exoesqueleto que ha sido abandonado. El apéndice regenerado posee una coloración más suave y brillante que los apéndices no regenerados, y es notoriamente visible su condición de apéndice recuperado producto del proceso de regeneración.

Índice de regeneración (R)

Los animales formaron un muñón entre 1 y 3 semanas; posterior a esta etapa, cada jaiba demoró una semana en alcanzar un índice $R = 6$. Superado este valor de R , los animales comenzaron rápidamente con la regeneración

del apéndice perdido, tardando entre 5 y 7 semanas en lograr la ecdisis.

Para *O. trimaculatus* en las condiciones experimentales se obtuvo un $R = 22$ al momento de la ecdisis (R_{max}), a pesar que existió un individuo que alcanzó la ecdisis con un $R = 19$ (Fig. 3).

Una de las jaibas hembras mostró el desarrollo de huevos durante el período experimental. Mantuvo en latencia la regeneración del apéndice perdido, en el estado de protuberancia germinativa, por cuatro semanas hasta la aparición de la masa ovígera. Este animal realizó el desarrollo normal de los huevos hasta alcanzar la liberación de las larvas en aproximadamente tres semanas. El estado de crecimiento de la protuberancia del muñón fue alcanzado una semana después de la eclosión. El valor de $R = 6$ se logró en las dos semanas posteriores. Bajo estas condiciones, se obtuvo un $R_{max} = 13$, en las cinco semanas siguientes a la eclosión de las larvas, momento

en el cual esta hembra mudó y completó la recuperación funcional del miembro autotomizado (Fig. 3).

Sin considerar los resultados aportados por la hembra ovígera, los demás animales no mostraron diferencias significativas en los índices R obtenidos ($P > 0,800$) y los resultados indicaron que no existía diferencia en las capacidades regenerativas de cada animal.

Discusión

El uso de características morfológicas como herramientas para la predicción de la ecdisis en los crustáceos es de suma importancia para el manejo de sus poblaciones y de aplicación directa en acuicultura. Las herramientas de uso práctico en este campo están en relación con la detección de cambios morfológicos externos de los animales asociados a los estados o períodos del ciclo de muda (Peebles 1977, Lyle & MacDonald 1983, Freeman *et al.* 1987, Alvarez *et al.* 2009) lo que, dependiendo de la especie, puede llegar a ser muy dificultoso dadas sus características corporales, de coloración y grosor de su exoesqueleto (Miller & Hankin 2004, Alvarez *et al.* 2009).

Para completar la regeneración de un apéndice, las jaibas deben alcanzar la ecdisis (Skinner & Graham 1970, 1972, Holland & Skinner 1976, Ary *et al.* 1987, O'Brien & Skinner 1990, Amador del Ángel *et al.* 1999, O'Brien 1999, Mykles 2001, Yu *et al.* 2002), y esto sustenta la factibilidad de utilizar una escala de desarrollo de los apéndices en regeneración como herramienta predictiva en el ciclo de muda. La muda en los crustáceos se relaciona no sólo con el crecimiento, sino también con aspectos reproductivos y es la fase de mayor vulnerabilidad dentro de su ciclo de vida. Por ello, detectar de forma oportuna cuáles animales alcanzarán la ecdisis, en poblaciones sometidas a manejo pesquero o grupos de crustáceos en cultivo, sería de gran importancia, debido a que estas actividades dependen de maximizar la supervivencia de los individuos.

Hopkins *et al.* (1999) exponen profundamente las principales consideraciones de los procesos histológicos, fisiológicos y moleculares en la regeneración de extremidades para *Uca pugilator* y en los siguientes años, Hopkins (2001) muestra las relaciones entre los factores hormonales que controlarían parte del proceso de regeneración. A pesar de la profundización en este tema, Hopkins (1982) sólo menciona a través de una breve descripción los cambios externos del desarrollo de las extremidades en regeneración, sin considerar que conocer y distinguir estos cambios, puede ser utilizados como una herramienta que permita establecer qué ejemplares están

próximos a la ecdisis y usar esta información para el manejo de estos recursos en actividades productivas.

La regeneración de las extremidades comprende dos fases bien definidas: crecimiento basal (anecdisis) y crecimiento proecdisial o proecdisis (ver Hopkins *et al.* 1999 y Hopkins 2001, para mayor comprensión de estos estados). El crecimiento basal ocurre principalmente durante el período de intermuda, es decir en el estado C del ciclo de muda y corresponde a la regeneración y a la formación de la papila basal (Hopkins 1993, Mykles 2001) o 'protuberancia germinativa'; por otra parte, el crecimiento proecdisial se desarrolla en su mayoría durante el estado del ciclo de muda D_0 , terminando hacia el D_4 justo antes de la ecdisis, que corresponde a todo el proceso de desarrollo y estructuración de la nueva extremidad (Hopkins 1993, Mykles 2001), que se extiende desde la etapa de crecimiento de la protuberancia y muñón hasta la etapa de apéndice estructurado, descritos anteriormente.

Los resultados indicaron un desarrollo casi constante de las extremidades en regeneración en los sujetos experimentales, mostrando variabilidad en el tiempo de su desarrollo en dos puntos: i) al inicio del proceso de regeneración (desde el estado de costra a protuberancia germinativa) y ii) al término de éste (apéndice estructurado a ecdisis).

La variabilidad en el tiempo, entre los individuos experimentales, para alcanzar el estado de protuberancia germinativa fue observada por Hopkins (1982), demostrando que esta variabilidad puede ocurrir de acuerdo al número de extremidades perdidas, pudiendo de este modo, afectar el tiempo total de la regeneración. En nuestro experimento, aquellos animales con mayor número de apéndices perdidos (jaibas 3 y 1) mostraron mayor rapidez en el desarrollo del muñón (Fig. 3 y Tabla 1), con respecto al resto de los animales utilizados que poseían una sola extremidad autotomizada.

El tiempo total de recuperación de una extremidad fue de 9 semanas. Las jaibas, a pesar de tener la extremidad desarrollada por completo (apéndice estructurado), pudieron permanecer entre 1 a 3 semanas sin lograr la ecdisis. Esta variabilidad puede ser atribuida a las condiciones ambientales otorgadas, principalmente el fotoperíodo. Weis (1976) reportó para *U. pugilator* el efecto de las horas luz sobre la regeneración de extremidades. Jaibas sometidas a fotoperíodos lumínicos (más horas de luz que de oscuridad) poseen un efecto meseta antes de alcanzar la muda, a pesar de haber alcanzado un R_{max} , contrario a la situación de jaibas sometidas a fotoperíodos oscuros (mayor cantidad de horas de oscuridad que de horas luz). Los datos de Weis

(1976) han revelado que las horas de oscuridad serían significativas sólo al momento de estar próxima la ecdisis y no así en el tiempo de desarrollo de las extremidades perdidas, cuando los fotoperíodos lumínicos tendrían mayor importancia. Es importante agregar que Weis (1976) concluye que a pesar de estos efectos, la regeneración y la muda no se ven afectadas en su desarrollo, sólo la extensión o duración total del ciclo.

Esto permite concluir que en condiciones de campo o cautividad (en el caso de la acuicultura), utilizar la escala descriptiva de la regeneración sería un indicador para determinar qué porcentaje de los animales en estado de regeneración estarían próximos a la ecdisis, pero que se deben considerar también las condiciones medio ambientales (ver Weis 1976), al momento de asociar tiempos entre la relación ecdisis y extremidad regenerada.

Por su parte, el índice R es un buen indicador para la predicción de la ecdisis, aunque requiere disponer de equipo óptico adecuado para cuantificar el incremento en longitud del muñón en desarrollo, lo que limita su aplicación para ciertas condiciones de trabajo de campo y muestreo. Este índice ha sido utilizado ampliamente en condiciones de laboratorio para estudios de la regeneración de extremidades en jaibas (Yu *et al.* 2002) y sus valores son capaces de indicar si los animales se encuentran en estado de anecondisis o proecondisis.

Los resultados alcanzados, indican que R6 pareciera ser un punto crítico; todas las jaibas mostraron un crecimiento sostenido del apéndice en regeneración una vez superado este punto, que concuerda con la etapa de crecimiento de la protuberancia y muñón (proecondisis). Mykles (2001) realizó una revisión sobre la interacción entre la muda y la regeneración de extremidades en crustáceos decápodos, encontrando que valores de R sobre 7 indicarían crecimiento en proecondisis, concordando con las observaciones de este estudio.

La ecdisis ocurre cuando se alcanza un índice R determinado (R_{max}) que se transforma en el mayor valor que alcanza este índice. Los valores de R reportados en este trabajo concuerdan con los presentados para otras especies (Weis 1976, Hopkins 1982, Mykles 2001), en los que se han podido determinar valores de R_{max} de alrededor de 20 a 24. Nuestros resultados indican que el valor de R_{max} estaría en 22, no obstante la ecdisis también fue alcanzada por un individuo en un $R = 19$. Se hace necesario realizar experimentos que relacionen variables como las múltiples autotomías de extremidades y el índice R_{max} alcanzado por *O. trimaculatus*.

Conocer e identificar los estados de desarrollo de las extremidades en regeneración facilita anticipar de forma

práctica qué animales se encuentran próximos a la ecdisis y de igual forma lo permitiría el índice R. Ambos indicadores se potencian favorablemente, pero debe considerarse que las condiciones medioambientales poseen una influencia directa sobre el tiempo de duración del proceso de regeneración y la relación entre algunos estados de desarrollo de los apéndices y la ecdisis.

Es importante mencionar el caso de la hembra fecundada. Casos similares de hembras ovígeras fueron reportados por Weis (1976), quien señaló que jaibas portadoras fueron capaces de retrasar el crecimiento del muñón hasta haber completado el desarrollo embrionario de los huevos y la posterior eclosión de las larvas, priorizando el crecimiento gonadal durante la fase reproductiva por sobre el crecimiento somático. Dado que el mismo autor reporta diferencias entre hembras y machos en los efectos de algunos factores medioambientales con respecto a la regeneración de extremidades, se hace necesario profundizar al respecto para los casos de hembras ovígeras, estimando los tiempos del proceso de regeneración post-eclosión de los huevos y valores de R_{max} .

Agradecimientos

Los autores agradecen a los evaluadores anónimos que contribuyeron con sus valiosos comentarios y sugerencias en la redacción del manuscrito final. De igual modo, se extienden nuestros agradecimientos al Comité Editorial. Esta investigación fue financiada a través del proyecto FONDEF D04I 1410.

Literatura citada

- Alvarez J, C Véliz & J Meruane. 2009. Estados del ciclo de muda de la jaiba nadadora *Ovalipes trimaculatus* (de Haan, 1833) basados en observaciones de la morfología externa. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 217-225.
- Amador del Ángel LE, JL Moreno & P Cabrera-Rodríguez. 1999. La quelotomía y la ablación ocular en la obtención de jaiba de concha suave *Callinectes sapidus* Rathbun en condiciones de laboratorio. En: Creswell L (ed). *Proceedings of the 45th annual session of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, pp. 588-598. Charleston, South Carolina.
- Ary RD, CK Bartell & MA Poirrier. 1987. The effects of chelotomy on molting in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Journal of Shellfish Research* 6(2): 103-108.
- Brock RE & LD Smith. 1998. Recovery of claw size and function following autotomy in *Cancer productus* (Decapoda: Brachyura). *The Biological Bulletin* 194: 53-62.

- Freeman JA, G Kilgus, D Laurendeau & HM Perry. 1987.** Postmolt and intermolt molt cycle stages of *Callinectes sapidus*. *Aquaculture* 61: 201-209.
- Holland CA & DM Skinner. 1976.** Interactions between molting and regeneration in land crab. *The Biological Bulletin* 150: 222-240.
- Hopkins PM. 1982.** Growth and regeneration patterns in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *The Biological Bulletin* 163: 301-319.
- Hopkins PM. 1993.** Regeneration of walking legs in fiddler crab *Uca pugilator*. *American Zoologist* 33: 348-356.
- Hopkins PM. 2001.** Limb regeneration in the fiddler crab, *Uca pugilator*: Hormonal and growth factor control. *American Zoologist* 41: 389-398.
- Hopkins PM, ACK Chung & DS Durica. 1999.** Limb regeneration in the fiddler crab, *Uca pugilator*: Histological, physiological and molecular considerations. *American Zoologist* 39: 513-526.
- Juanes F & LD Smith. 1995.** The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 197-223.
- Lyle WG & CD MacDonald. 1983.** Molt stage determination in the Hawaiian spiny lobster *Panulirus marginatus*. *Journal of Crustacean Biology* 3(2): 208-216.
- Mathews LM, AE McKnight, R Avery & KT Lee. 1999.** Incidence of autotomy in New England populations of green crabs, *Carcinus maenas*, and an examination of the effect of claw autotomy on diet. *Journal of Crustacean Biology* 19(4): 713-719.
- Miller TW & DG Hankin. 2004.** Descriptions and durations of premolt setal stages in females Dungeness crabs, *Cancer magister*. *Marine Biology* 144: 101-110.
- Mykles DL. 2001.** Interactions between limb regeneration and molting in decapod crustaceans. *American Zoologist* 41: 399-406.
- Norman CP & MB Jones. 1991.** Limb loss and its effect on handedness and growth in the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura: Portunidae). *Journal of Natural History* 25: 639-645.
- O'Brien JJ. 1999.** Limb autotomy as an investigatory tool: Host molt-stage affects the success rate of infective larvae of a rhizocephalan barbacle. *American Zoologist* 39: 580-588.
- O'Brien JJ & DM Skinner. 1990.** Overriding of the molt-inducing stimulus of multiple limb autotomy in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* by parasitization with a Rhizocephalan. *Journal of Crustacean Biology* 10(3): 440-445.
- Peebles JB. 1977.** A rapid technique for molt staging in live *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* 12: 179-180.
- Seno H & M Shigemoto. 2007.** A mathematical modelling for the cheliped regeneration with handedness in fiddler crab. *Bulletin of Mathematical Biology* 69: 77-92.
- Skinner DM & DE Graham. 1970.** Molting in land crabs: Stimulation by leg removal. *Science, New Series* 169: 383-385.
- Skinner DM & DE Graham. 1972.** Loss of limbs as a stimulus to ecdysis in Brachyura (true crabs). *The Biological Bulletin* 143: 222-233.
- Smith LD & AH Hines. 1991.** Autotomy in blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbum) populations: Geographic, temporal, and ontogenetic variation. *The Biological Bulletin* 180: 416-431.
- Weis JS. 1976.** Effects of enviromental factors on regeneration and molting in fiddler crabs. *The Biological Bulletin* 150: 152-162.
- Yu X, ES Chang & DL Mykles. 2002.** Characterization of limb autotomy factor-proecdysis (LAF_{pro}), isolated from limb regenerates, that suspends molting in the land crab *Gecarcinus lateralis*. *The Biological Bulletin* 202: 204-212.
- Zar JH. 1984.** Biostatistical Analysis, 718 pp. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.