

Artículo original

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

Phenotypic variability in the population of the invasive crab *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) in the continental margin of the Colombian Caribbean

• Nelson Alejandro Lozano-Mendoza*, • Andrés Merchán-Cepeda,
• Néstor Hernando Campos-Campos

Cecimar, Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, Santa Marta

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 diferentes a 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 elevado de especies invasoras, entre las que se encuentran crustáceos como la jaiba espinosa *Charybdis hellerii*, originaria del Indo-Pacífico, pero llegada a nuestras costas desde el mar Mediterráneo presuntamente en embarcaciones de comercio. Actualmente este cangrejo se ha reportado desde la zona de la alta Guajira hasta el Golfo de Morrosquillo, lo que evidencia su éxito al ser capaz de soportar las diversas condiciones del Caribe colombiano. En el presente estudio se evaluó la variabilidad fenotípica mediante morfometría geométrica, comparando y analizando el caparazón de ejemplares recolectados en diferentes localidades del nororiente y la parte central de la costa Caribe colombiana (La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba, Sucre). Con el estudio de esta estructura no se pudo observar dimorfismo sexual, pero sí se estableció (ANOVA; $p < 0,5$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$) la variabilidad fenotípica entre los diferentes sitios de muestreo. En la localidad de La Guajira se obtuvieron los ejemplares con las mayores tallas, lo cual se atribuye, principalmente, a los fenómenos de surgencia y a la naturaleza hidrográfica que presenta esta zona. En cuanto a la forma, se determinó que los individuos localizados en esta zona costera tenían diferencias significativas con los del resto de lugares muestreados en el estudio. Este es un primer panorama del estado de esta especie invasora en el territorio colombiano y de cómo se ha adaptado al nuevo medio debido a su plasticidad fenotípica.

Palabras clave: Especie invasora; *Charybdis hellerii*; Morfometría geométrica; Caribe colombiano; Crustáceos.

Abstract

Invasive species are a threat to ecosystems in the world; however, the organisms that survive in areas outside their place of origin have life-history strategies that allow them to colonize successfully. A large number of invasive species have been reported in Colombia, including crustaceans such as the spiny hands crab *Charybdis hellerii*, native to the Indo-Pacific but introduced in our Caribbean coasts from the Mediterranean Sea, presumably by commercial vessels. Currently, this crab has been reported from the upper Guajira to the Gulf of Morrosquillo, evidencing its success in withstanding the diverse conditions of the Colombian Caribbean. Here, we estimated the phenotypic variability using geometric morphometry to compare and analyze the shell of specimens collected in different localities in La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba, and Sucre, in

Citación: Lozano-Mendoza NA, Merchán-Cepeda A, Campos-Campos NH. Variabilidad fenotípica en la población de la jaiba invasora *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) en el margen continental del Caribe colombiano. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)604-618, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1909>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Nelson Alejandro Lozano Mendoza;
neloanom@unal.edu.co

Recibido: 23 de abril de 2023

Aceptado: 25 de agosto de 2023

Publicado en línea: 20 de septiembre de 2023



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

the northeast and southwest of the Colombian Caribbean coast. By observing this structure, it was impossible to establish sexual dimorphism; however, we found evidence (ANOVA; $p < 0,05$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$) indicating phenotypic differences between the various test sites. The largest specimens were found in La Guajira mainly due to upwelling phenomena and the hydrographic nature of this area. Regarding their shape, the individuals collected in this locality significantly differed from those collected in the other sampled sites. Our study is the first overview of the status of this invasive species in Colombian territory and how it has been able to adapt due to its phenotypic plasticity.

Keywords: Invasive species; *Charybdis hellerii*; Geometric morphometrics; Colombian Caribbean; Crustacea.

Introducción

Las especies invasoras resultan ser un problema cuando se habla del equilibrio en un ecosistema. Los principales atributos que se ven afectados con su presencia son la riqueza y la abundancia, ya que en muchas ocasiones generan daños irreversibles en las poblaciones autóctonas (Rubinoff *et al.*, 2010). Los medios por los cuales los organismos logran trasladarse a grandes distancias son principalmente de naturaleza antrópica, como se ha podido deducir en los peces (Cavaleri *et al.*, 2006; Albanis & Hixon, 2008), los crustáceos (Becerra & Jiménez, 1989; Campos & Turkay, 1989; Álvarez-León & Gutiérrez-Bonilla, 2007; Global Invasive Species Database-GISD, 2008) y los moluscos (Becerra & Jiménez, 1989; Díaz-Merlano & Puyana-Hegeus, 1994), entre otros. Estas especies pueden convertirse en grandes depredadoras de las especies locales, así como en competidoras ventajosas en la consecución de 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 manera de remos. Posee un caparazón con superficie dorsal desnuda y seis dientes agudos terminados en puntas negras en el margen anterolateral (GISD, 2013). Esta especie es originaria de las aguas del Indo-Pacífico y se distribuye desde las costas del Mar Mediterráneo oriental hasta el Mar Rojo (Lemaitre, 1995). En el Atlántico occidental se la ha declarado como especie exótica (Morán & Atencio, 2006) y se ha reportado en varios lugares de Colombia (Campos & Türkay, 1989), Cuba (Gómez & Martínez-Iglesias, 1990), Florida (Lemaitre, 1995), Venezuela (Hernández & Bolaños, 1995) y Brasil (Mantelatto & García, 2001), lo que demuestra su capacidad para 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 la convierte en una especie invasora en las aguas del Caribe colombiano (Gracia *et al.*, 2011). En ello ha tenido éxito principalmente por características como su vida larval promedio de 44 días, lo que facilita su dispersión; su crecimiento y maduración rápidos, aproximadamente de un año; la producción múltiple de crías en corto tiempo (12 meses aproximadamente), y la capacidad de almacenar esperma; su dieta generalista (carnívora), lo que permite un amplio espectro en su alimentación, y, por último, su capacidad para medrar en una gran variedad de sustratos: suelos arenosos, litorales rocosos, bancos de algas, raíces de mangle, corales vivos o muelles (Dineen *et al.*, 2001). Lo anterior se relaciona con el hecho de que las especies generalistas tienen mayor plasticidad fenotípica que las especialistas (Cañas-Hoyos *et al.*, 2014), lo que les permite presentar variaciones morfológicas en sus diferentes poblaciones con base en su historia de vida.

En Colombia sólo se tiene el registro de la especie, pero 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, y se ha llegado a la conclusión de que, debido a sus características biológicas, puede ser altamente competitiva y podría desplazar a especies nativas de interés comercial como *Callinectes sapidus* (Morán & Atencio, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012; Bernadochi *et al.*, 2012; Sant'Anna *et al.*, 2015). Se compara, además, la magnitud del daño que podría generar si se sigue extendiendo en el Caribe con el ocurrido en Norteamérica por la acción de la especie

Carcinus maenas (Torchin *et al.*, 2001). Para aclarar si los procesos de adaptación de las poblaciones establecidas en el Caribe colombiano son similares, resulta útil la morfometría geométrica (Cadrin, 2000; Jaramillo, 2011).

La morfometría geométrica se ha utilizado en varias especies de crustáceos para estudiar estructuras como el caparazón en *Maguimithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) (Martínez-Campos *et al.*, 2016) y *Licarsinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Rufino *et al.*, 2004), los própodos en *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Marochi *et al.*, 2015) y la placa esternal en *Panulirus argus* (Laitrelle, 1804) (Bolaños-Cubillos *et al.*, 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 induce la variabilidad fenotípica, pues los cambios más importantes del fenotipo ocurren en estas etapas tempranas. A ello se suma el estrés ocasionado por la variación de factores ambientales, así que los organismos con condiciones estables pueden llegar a tener mayores tallas que aquellos que se encuentren en áreas de variación constante (Giménez, 2006).

Con el fin de esclarecer si esta especie está sometida a diferentes condiciones ambientales que generen algún tipo de cambio en su morfología –lo que es plausible por la alta diversidad de hábitats en el territorio nacional–, nos propusimos aquí determinar la existencia de diferenciación fenotípica en la población de *C. hellerii* establecida entre el nororiente y la parte central del Caribe continental de Colombia.

Metodología y área de estudio

Área de estudio

Se establecieron cinco (5) localidades de muestreo: La Guajira (Guamachito) (GA), Santa Marta (zonas costeras entre el aeropuerto Simón Bolívar y Ciénaga) (SA), Ciénaga Grande de Santa Marta (boca de la Barra) (CG), Sucre (Tolú y Coveñas) (SU) y Córdoba (San Antero) (CO) (Figura 1).

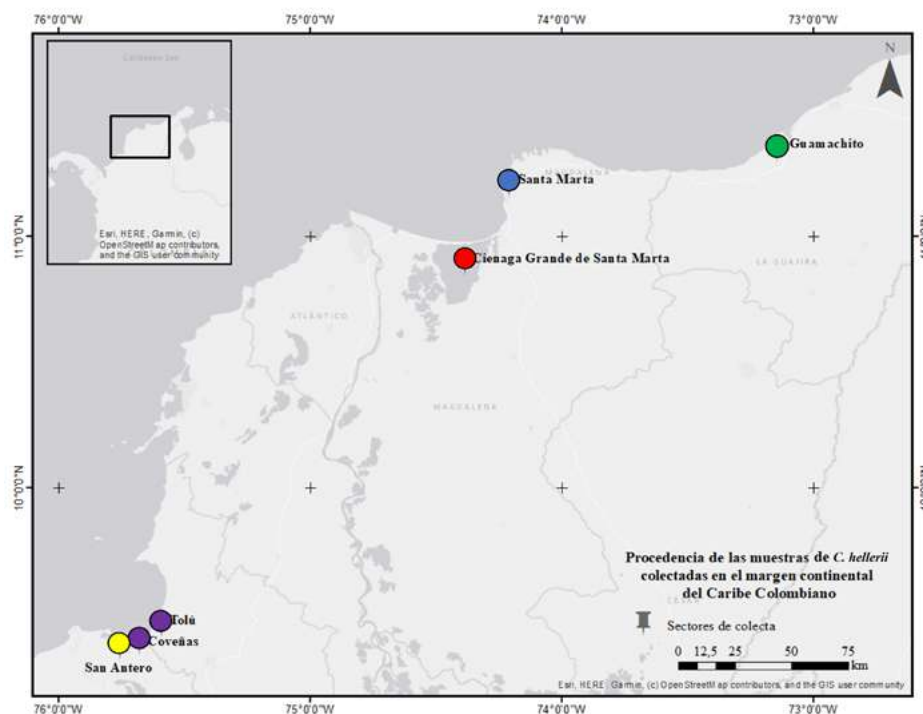


Figura 1. Sitios de muestreo a lo largo del margen continental del Caribe colombiano. (Mapa por Nariño, 2020). Grupos de arriba abajo: verde-La Guajira (GA), azul-Santa Marta (SA), rojo-Ciénaga (CG), púrpura-Sucre (Su) y amarillo-Córdoba (CO)

Los departamentos de La Guajira y Magdalena tienen influencia de 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). En la zona de La Guajira se presenta el fenómeno de surgencia con intensidad variable y constante a lo largo del año por acción del viento, lo que ocasiona movimientos ascendentes de agua subsuperficial rica en nutrientes y oxígeno (Álvarez-León *et al.*, 1995).

La localidad seleccionada en Bolívar se agrupó con la Ciénaga Grande de Santa Marta y el río Magdalena como una sola región (Ricaurte-Villota & Bastidas-Salamanca, 2017), la cual se caracteriza por presentar aportes provenientes del río Magdalena, lo que condiciona que haya sectores con baja salinidad. Sin embargo, la región del Magdalena se ve influenciada por la presencia de los vientos alisios del NE, lo que genera el fenómeno de surgencia temporal en los sitios de Ciénaga Grande y Santa Marta entre los meses de diciembre y abril (Márquez, 1982).

En la parte central del Caribe colombiano, dentro del Golfo de Morrosquillo, la temperatura se mantiene entre los 26,8 y 31,5 °C. En esta zona hay vertimientos constantes de materia orgánica y agua dulce del río Sinú que son bajos en comparación con los aportes de las aguas continentales que recibe la parte nororiental del Caribe colombiano. El río Sinú tiene un caudal promedio de 400 m³/seg, con un máximo de 800 m³/seg y un mínimo de 100 m³/seg, según se trate de 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 porcentaje de material calcáreo disminuye al acercarse a las costas, debido a que el aporte de aguas continentales provenientes de los ríos Sinú, Pechelin y la ciénaga de la caimaneran, afecta el desarrollo coralino.

Fase de campo

Las muestras se recolectaron 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, bajo los códigos de catálogo que van desde el 73029 hasta el 73121. Los muestreos se hicieron durante los años 2018 y 2019 a lo largo del margen continental del Caribe colombiano en diferentes estaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Número de imágenes recolectadas a partir de las muestras de *C. hellerii* preservadas en alcohol. Datos según lugar de procedencia y categorías evidenciables (macho-hembra)

	Lugar	Machos	Hembras	Total	Captura	Catálogo
La Guajira (GA)	Guamachito	72	0	72	Trasmallo, redes de encierro	73029-73025-73121
Ciénaga grande de Santa Marta (CG)	CGSM	22	9	31	Nasa, atarraya, changa	73046-73082
Santa Marta (SA)	Marino Costero	22	3	25	Changa, red de encierro, manual	73083-73112
Sucre (SU)	Coveñas	12	8	20	Manual	73040-73041
	Tolú	8	3	11	Manual	73038-73039
Córdoba (CO)	San Antero	14	8	22	Manual	73042-73043
Total		150	31	181		

Fase de laboratorio

Se tomaron registros fotográficos del caparazón de cada individuo del estudio. Se diseñó un montaje para el escáner EBSON V850 Pro, adecuando el vidrio con papel cartulina de color verde y una escala de 5 cm para poder tomar las imágenes de los individuos. Los ejemplares se colocaron sobre el dorso en el escáner para digitalizar el contorno de la superficie del caparazón y luego se procedió a tomar la imagen en un total de 181 individuos. Los organismos fueron sexados y clasificados como adultos teniendo en cuenta la forma del abdomen y lo reportado por **Dineen *et al.* (2001)** y **Mantelatto & García (2001)**.

Prueba de error

Esta se hizo *a priori* con 50 imágenes seleccionadas al azar para medir la precisión de los puntos y así evitar errores del investigador que generaran una falsa variabilidad (**Tabla 2**). Esta comprobación se hizo mediante un análisis de Procrustes, comparando los promedios cuadrados (MS) de los individuos y el error obtenido.

Análisis morfométricos

Estos se realizaron con el programa MorphoJ (**Bookstein, 1991**) a partir de la estructura escaneada. Se posicionaron los puntos de referencia (LM) con el programa tpsDig232 y se obtuvieron 12, 11 en el margen anterolateral derecho de los organismos y uno en la parte posterior central (**Figura 2**) para evitar la duplicación de puntos y los problemas de *software* asociados con la redundancia por simetría (**Rufino *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2010**); después, se hizo un análisis generalizado de Procrustes (AGP) en MorphoJ.

Tabla 2. Resultados del análisis de Procrustes efectuado para la prueba de error

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		

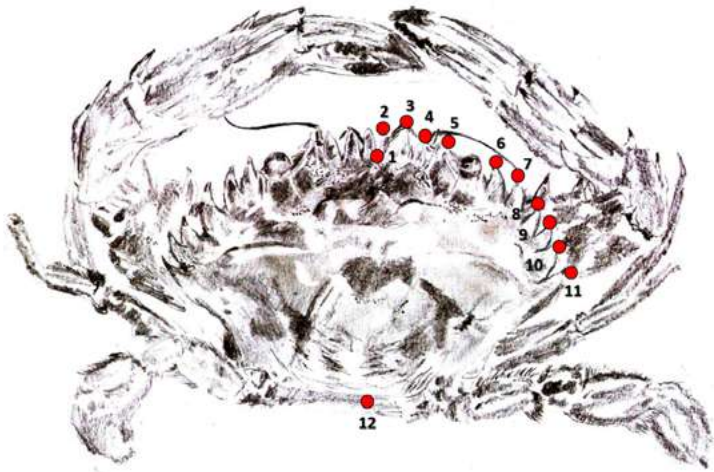


Figura 2. Esquema de la distribución de puntos de referencia sobre la parte dorsal del caparazón de *C. hellerii* (Ilustración por Mora, 2021)

Efecto alométrico y dimorfismo sexual

Se comprobó y corrigió el efecto alométrico con el programa COV (Dujardin & Dujardin, 2019) según lo propuesto por Huxley (1932), usando las deformaciones parciales (RW) y los tamaños centroides (Cs). Se recalculó la matriz de distancias euclidianas sobre 1.000 permutaciones ajustada a la corrección de Bonferroni y se compararon los valores de significación para determinar la existencia de dimorfismo.

Diferencias de tamaño

Se calcularon las diferencias de tamaño mediante el análisis de los tamaños centroides. Se aplicó una prueba de Shapiro-Wilks ($p < 0,05$; $p = 0,81$) para supuestos de normalidad en los residuales y una prueba de Barlett ($p < 0,05$; $p = 0,06$) para evaluar la homocedasticidad usando el programa R Project. Dado que se cumplieron ambos supuestos, se optó por realizar un ANOVA de una vía y una prueba *post hoc* de Tukey para determinar las diferencias específicas entre lugares.

Diferencias de conformación

Mediante un análisis de componentes principales (ACP) se determinó si existía algún tipo de agrupación relacionado con los puntos anatómicos de referencia (PAR).

Resultados

Efecto alométrico y dimorfismo sexual

Se comprobó la presencia del efecto alométrico y se corrigió (λ Wilks 0,9297; F:120; 862,9; $p = 0,687$). Las distancias euclidianas después de aplicar la corrección al efecto alométrico (Bonferroni: 1.000 permutaciones; $p = 0,05$; $p < 0,0024$) evidenciaron que no existían diferencias entre machos y hembras de una misma localidad.

Diferencias de tamaño

Hubo diferencias significativas entre los grupos en cuanto a los tamaños de Cs (ANOVA; $p < 0,05$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$), en tanto que en la prueba de comparaciones múltiples de Tukey hubo diferencias significativas entre algunas de las comparaciones pareadas (Figura 3), lo que dejó en claro que las muestras recolectadas en La Guajira (GA) y en el sector de Santa

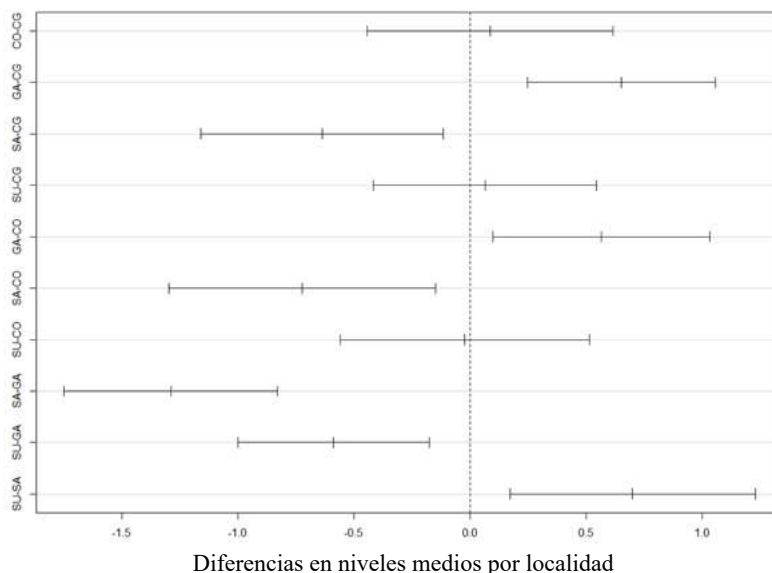


Figura 3. Intervalos de confianza para pruebas pareadas de Tukey. Los intervalos que no contienen el 0.0 se consideran estadísticamente diferentes. CO: Córdoba; SA: Santa Marta; GA: La Guajira; SU: Sucre y CG: Ciénaga

Marta (SA) eran diferentes al resto. Al no haberse determinado el dimorfismo sexual, los análisis se realizaron agrupando todos los individuos y teniendo en cuenta sólo su lugar de procedencia (**Figura 4**). El tamaño promedio de Cs en la localidad de La Guajira (GA) fue de 5,10 cm, siendo el mayor en comparación con el resto (**Tabla 3**); los individuos con las menores tallas se recolectaron en Santa Marta (SA).

Diferencias en conformación (forma) por localidades

Análisis de componentes principales (ACP): este evidenció un solapamiento entre todos los grupos al discriminar mediante este factor (**Figura 5**). Dentro de los análisis, el ACP arrojó que los tres primeros componentes principales explican el 64,97% de la varianza acumulada. De forma general, se pudo observar una dispersión amplia entre los organismos de cada localidad. Sin embargo, se mantuvo un patrón de agrupación indicativo de semejanzas entre localidades.

Análisis canónico de varianza (ACV): este se hizo para la totalidad de los datos (**Figura 6**) utilizando la variable discriminante de localidad, debido a que en una primera instancia no fue posible observar las diferencias en el ACP. Se recurrió a una prueba de 10.000 permutaciones para distancias pareadas y se calcularon las distancias de

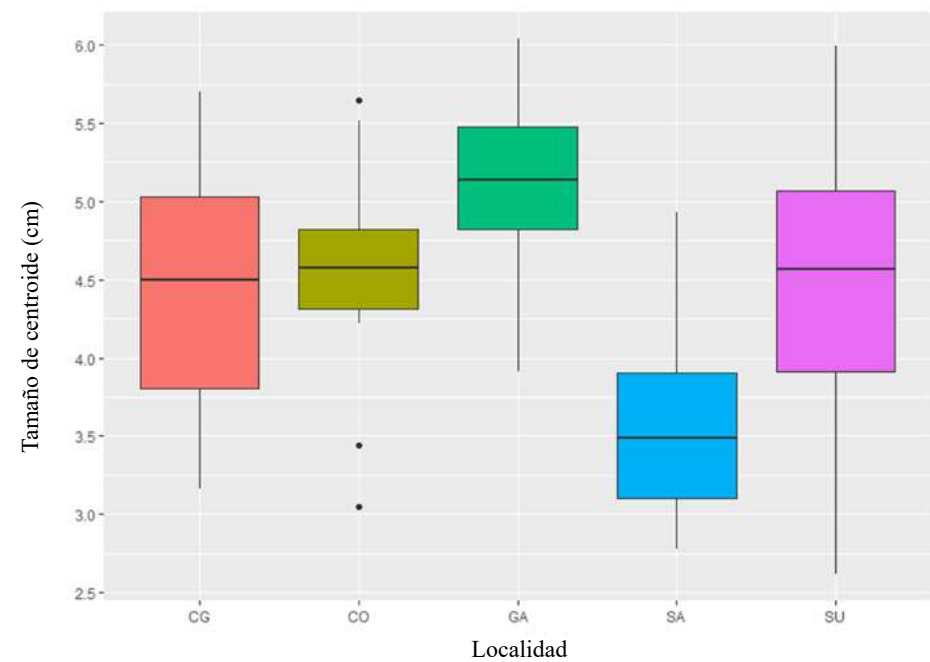


Figura 4. Distribución del tamaño de centroides entre localidades. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: La Guajira; SA: Santa Marta; SU: Sucre

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

Localidad	n	Media (cm)	Mediana	DS
GA	72	5,10	5,13	0,48
CG	31	4,45	4,49	0,74
CO	22	4,53	4,57	0,62
SA	25	3,63	3,48	0,57
SU	31	4,51	4,56	0,92

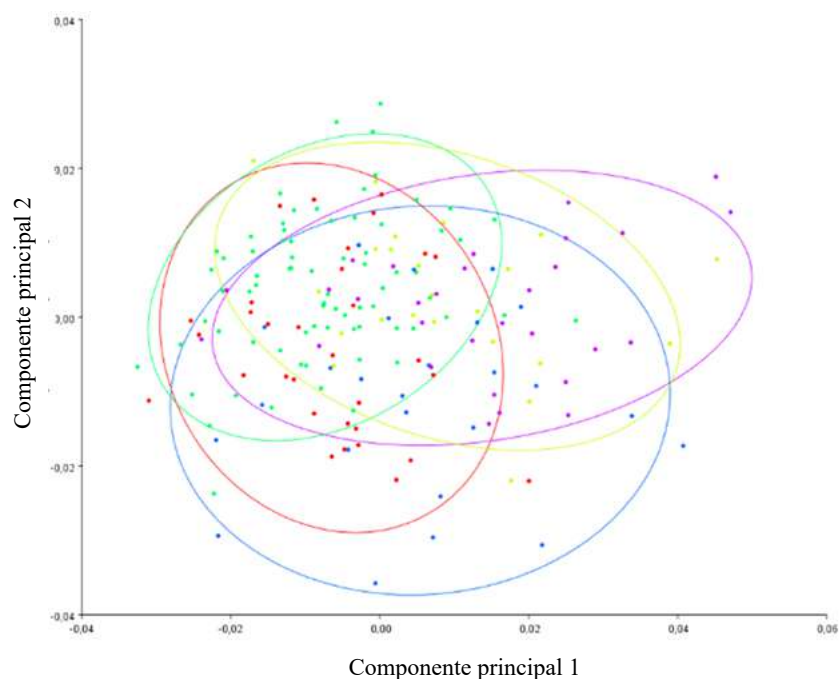


Figura 5. Resultado del ACP con frecuencias promedio, discriminado por localidades. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: La Guajira; SA: Santa Marta; SU: Sucre

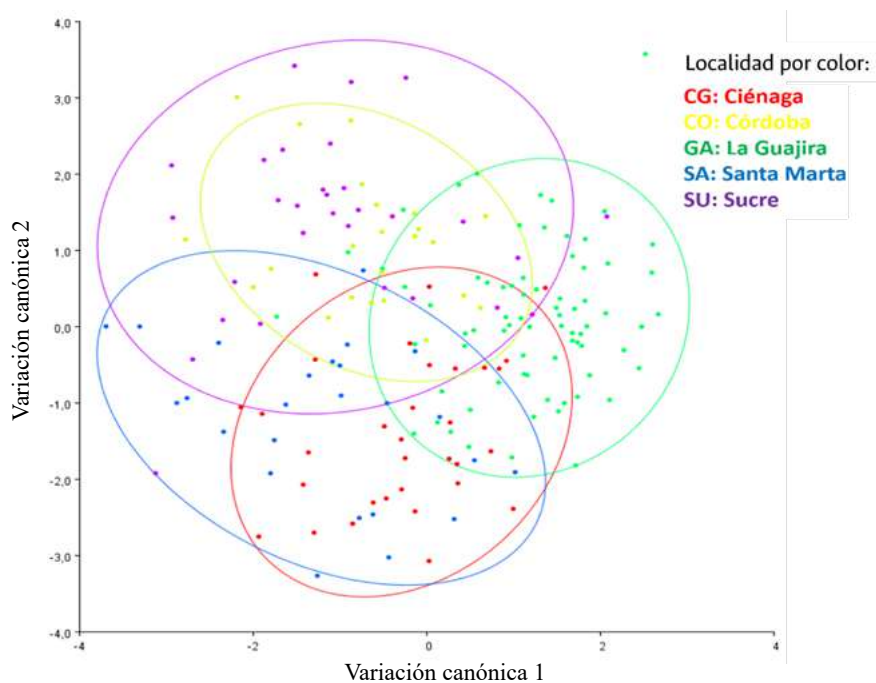


Figura 6. Análisis canónico de varianza discriminado por localidades

Mahalanobis (**Tabla 4**), lo que permitió observar la cercanía entre las formas por localidad. En términos generales, se apreció que las localidades presentaban una alta dispersión, aunque la localidad CO está dentro de la SU, mientras que el resto de las localidades presentaron diferencias marcadas.

Las distancias de Mahalanobis arrojaron valores que señalan diferencias significativas en cuanto a la forma entre todas las localidades. El análisis mostró que las mayores distancias se presentaron entre las localidades CG y SU y las menores entre las localidades CG y SA. Las gráficas de deformaciones parciales evidenciaron la variación del caparazón por localidad (**Figura 7**).

El árbol UPGMA (**Figura 8**) basado en las distancias de Mahalanobis mostró dos ramas principales que generaron *clusters* conformados por las localidades CG y SA, CO y SU, en tanto que GA aparece relacionada con estas últimas, aunque emparejada en un nivel diferente.

Tabla 4. Distancias de Mahalanobis calculadas con el test de permutaciones (10.000) para distancias pareadas. 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

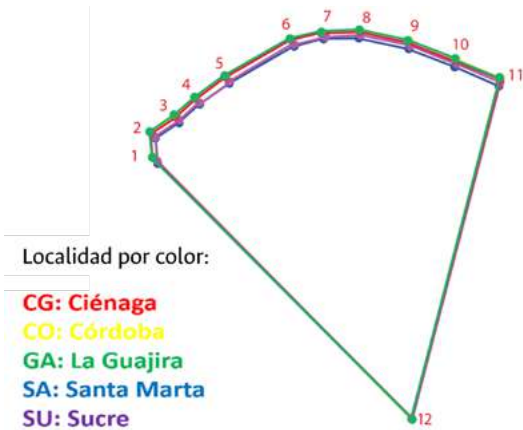


Figura 7. Formas promedio entre localidades. Todas las distancias presentaron significación elevada después de la corrección por tamaño ($p<0,0001$)

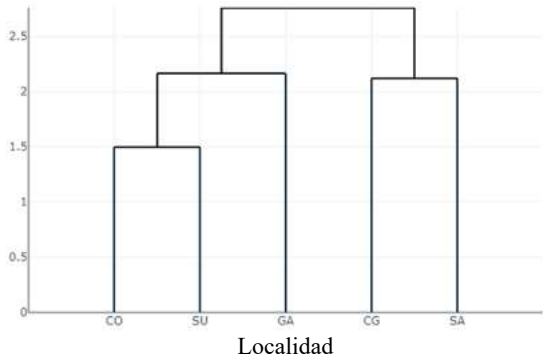


Figura 8. Árbol UPGMA de distancias euclidianas entre localidades. Las distancias presentaron una alta significación estadística (10.000 permutaciones) indicando diferencias significativas entre localidades.

Discusión

Los resultados de nuestro estudio demostraron que el análisis de la forma del caparazón permitió comprobar la variación fenotípica de los individuos de *C. hellerii* recolectados en las diferentes localidades costeras del Caribe colombiano. Los análisis mostraron que el sexo no es un factor significativo en cuanto a tamaño y forma; el uso del caparazón como estructura de estudio no permitió demostrar la existencia de dimorfismo sexual, es decir que la variabilidad debe atribuirse a otro factor, por ejemplo el lugar de procedencia. En otros estudios sobre crustáceos, se ha demostrado que esta estructura permite detectar el dimorfismo sexual, es el caso del cangrejo *H. pudibundus* (Marochi *et al.*, 2015). El caparazón es una estructura rígida que usualmente no permite ver diferencias entre sexos a simple vista, sin embargo, con la morfometría clásica se puede determinar el dimorfismo sexual mediante las medidas de largo y ancho del caparazón en especies como *M. spinosissimus* (Baeza *et al.*, 2012) y *Pinixxia trasversalis* (H. Milne Edwards & Lucas, 1842) (Baeza, 1999).

Un análisis detenido de los lugares de procedencia permitió agrupar la heterogeneidad ambiental en tres sectores: las localidades de La Guajira (GA), Magdalena (SA y CG) y la cuenca central del Caribe colombiano (SU y CO). Al estudiar la variable de tamaño, se determinó que en La Guajira se encontraron los individuos con las mayores tallas del estudio ($5,10 \pm 0,48$ cm), lo que se relacionaría con características de la localidad como la surgencia constante (Álvarez-León *et al.*, 1995), lo que trae consigo un aporte rico de nutrientes, oxígeno y temperaturas bajas. Las temperaturas frías se registran en la zona costera del departamento, donde es posible encontrar la jaiba, y existen registros que evidencian estas condiciones en zonas cercanas a la localidad de muestreo, como lo han reportado Paramo *et al.* (2011) en el sector de Riohacha. Ya se ha documentado la influencia marcada de las temperaturas bajas en el crecimiento de los crustáceos (Bacardit, 1986; Martínez-Campos *et al.*, 2016), que se ven afectados especialmente durante sus etapas larvales, pues tardan en alcanzar su madurez sexual y emplean la energía para el crecimiento de sus tejidos (Hartnoll, 1978). Las temperaturas costeras tienden a aumentar por el aporte de las aguas continentales de escorrentía y los ríos (Ruíz-Ochoa, 2011), pero debido a la hidrografía característica del departamento de La Guajira y al fenómeno de surgencia constante, las temperaturas superficiales pueden llegar a estar por debajo de los 24 °C en promedio en los primeros 200 a 600 km a partir de la línea de la costa (Páramo *et al.*, 2011), lo que facilitaría a los individuos alcanzar tallas mayores. Este fenómeno de crecimiento asociado a aguas con temperaturas bajas se ha podido evidenciar en otros organismos como los peces (Páramo *et al.*, 2009), los moluscos (Gracia *et al.*, 2013), y los equinodermos y crustáceos (Gómez-Lemos & García, 2017). En este último grupo se destacan los cangrejos *Chasmocarcinus cylindricus* (Rathbun, 1901) y *Achelus spinicarpus* (Stimpson, 1871), que alcanzan mayores tallas a mayor profundidad, así como menores densidades poblacionales y temperatura.

Por su parte, la cuenca central del Caribe colombiano experimenta cambios de temperatura en sus zonas costeras con el aumento en el caudal de 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, en tanto que la absorción de la radiación solar se presenta en una capa superficial delgada. Las cinco localidades del estudio presentaron diferencias significativas con respecto a la forma, sin embargo, el UPGMA agrupó a CO-SU y CG-SA, probablemente por la cercanía geográfica de los sitios de muestreo, los cuales tienen el mismo régimen climático, por lo que los individuos están sometidos a condiciones homogéneas. La localidad de GA se agrupó en cercanía con el *cluster* de CO-SU, no con el de CG-SA, lo que se explicaría por la estabilidad que estas zonas mantienen con relación a sus parámetros físicos de temperatura y salinidad a lo largo del año, en contraste con la enorme fluctuación de tales factores en la zona del Magdalena, lo que tendría un impacto más marcado en los individuos de esta zona.

Los organismos capturados en la localidad de SA tuvieron las tallas más bajas del estudio, lo que se explicaría, primero, por la temperatura registrada en las aguas cercanas a la costa de Santa Marta, con un promedio en superficie de $27,08 \pm 1,49$ °C y un rango a lo largo del año entre 24,9 y 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 afectaría su crecimiento. En sus primeras etapas de muda estos organismos son sensibles al estrés osmótico y a la variación de la temperatura en el agua, lo que reduce la tasa de asimilación de energía y la conversión de tejido para el crecimiento (Anger, 2003). En cuanto a las tallas registradas en el estudio, su rango fue amplio en SU y CG, lo que se asocia con la influencia directa de la ciénaga de la Caimanera y la Ciénaga Grande de Santa Marta, respectivamente, pues se ha registrado que los portúnidos utilizan estos cuerpos estuarinos como sitio de levante (Valencia-Cuellar & Campos, 1995).

Experimentos *ex-situ* han demostrado, además, 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, que las afecta reduciendo su 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 para regular el estrés térmico, lo que en últimas 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 experimentos *ex-situ* con el cangrejo *Petrolisthes cincptipes* se encontró que la variabilidad de la temperatura y el pH generó un fenómeno conocido como depresión metabólica (Paganini *et al.*, 2014), mecanismo usado por los cangrejos para reducir el daño oxidativo, en otras palabras, para ahorrar energía; los autores concluyeron que los fenómenos de acidificación oceánica y calentamiento global podrían llevar a los organismos a respuestas metabólicas para reducir el uso de la energía, con consecuencias de tipo ecológico, específicamente en la reproducción, el comportamiento y el crecimiento. Las variaciones ambientales pueden explicar también las diferencias en la conformación del caparazón de *C. hellerii*, como se pudo comprobar en el cangrejo *M. spinosissimus* (Martínez-Campos *et al.*, 2016); además, 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, en su etapa adulta (Bigatti *et al.*, 2008).

Es relevante, asimismo, considerar que cuando una especie invasora arriba a otros territorios, usualmente son pocos los individuos provenientes de la población original, por lo que es posible suponer que sólo una parte de la información genética se establece y que se genera un proceso demográfico de cuello de botella. En el caso de *C. hellerii*, no se tiene información con respecto a su conectividad genética en el Caribe, por lo que actualmente los patrones de variabilidad fenotípica reflejarían diferencias en las condiciones ambientales locales (Silva *et al.*, 2010).

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 que permite 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 presentan plasticidad en zonas geográficas restringidas (Brian, 2005; Todd *et al.*, 2006; Deli *et al.*, 2014), lo que evidenciaría que las poblaciones de estos organismos presentan dicho mecanismo evolutivo; teniendo en cuenta la extensión y la heterogeneidad de la costa del Caribe colombiano, así como las estrategias de historia de vida con las que cuenta la especie (Dineen *et al.*, 2001) —puntualmente su capacidad de utilizar una gran variedad de sustratos— no es extraño que presente una variabilidad notoria. Además, sus estrategias de historia de vida, es decir, una alta fecundidad, con la producción múltiple de crías en poco tiempo; la capacidad de almacenar esperma, y,

finalmente, una dieta generalista (carnívora), le permiten un crecimiento acelerado y una rápida maduración, estimada en 12 meses aproximadamente. Todo ello permite suponer que la especie, reportada en 1989, pudo experimentar variabilidad fenotípica, lo que explicaría su éxito para expandirse y establecerse en el Caribe colombiano.

Conclusiones

El cangrejo *C. hellerii* es una especie invasora con marcada variabilidad fenotípica, lo que posiblemente ayudó a ampliar su distribución y facilitó su establecimiento en diferentes localidades. Se encontraron diferencias significativas en el tamaño y la forma del caparazón entre individuos de *C. hellerii* a lo largo del margen continental del Caribe colombiano, destacándose la localidad GA por el mayor tamaño de los ejemplares. En todas las localidades hubo diferencias significativas en la forma, lo que explicaría que la variabilidad fenotípica está relacionada con la heterogeneidad ambiental en el Caribe colombiano. En cuanto a la estructura, el margen anterolateral del caparazón no permitió evidenciar el dimorfismo sexual en la especie, dato que podría hacer parte de la línea de base para futuros estudios con esta estructura. Los resultados son congruentes con lo encontrado por otros autores que señalan que los organismos de tallas mayores suelen encontrarse en zonas con menores temperaturas.

Agradecimientos

Al CECIMAR de la Universidad Nacional de Colombia - sede Caribe y a su personal administrativo y docente por el apoyo al desarrollo y ejecución del presente proyecto. Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR, y especialmente al Museo de Historia Natural Marina de Colombia – MAKURIWA, por permitirnos depositar las muestras en la colección de referencia de crustáceos y el posterior acceso a esta para el desarrollo del estudio. Al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación – Minciencias, por la beca de doctorado nacional 727 de 2015, y a COLFUTURO por el apoyo financiero a uno de los autores para el desarrollo del proyecto en el que se enmarca el presente estudio. A la comunidad de pescadores de los diferentes pueblos costeros del Caribe que apoyaron el proyecto con sus faenas de pesca.

Contribución de autores

AMC: desarrollo de la pregunta de investigación, recolección del material de la especie invasora *Charybdis hellerii*, ingreso del material a la colección de referencia de crustáceos del Museo de Historia Natural Marina de INVEMAR; NHCC: dirección de la investigación y apoyo en el proceso de redacción del artículo; NALM: aplicación de la metodología, resultados y redacción del documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Anger, K. (2003). Salinity as a key parameter in the larval biology of decapods crustaceans. *Invertebrate reproduction and development*, 43, 29-45.
- Albanis, M., Hixon, M. (2008). Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367: 233-238.
- Álvarez-León, R., Aguilera-Quinonez, J., Andrade-Amay, C., Nowak, P. (1995). Caracterización general de la zona de surgencia en La Guajira colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 19(75), 679-683.
- Álvarez-León, R., Gutiérrez-Bonilla, F. (2007). Situación de los invertebrados acuáticos introducidos y transplantados en Colombia: Antecedentes efectos y perspectivas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 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., 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., Jiménez, A.** (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., Silvestri, F., Turra, A.** (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.
- Bigatti, G., Primost, M., Cledón, M., Averbuj, A., Morriconi, E., Penchaszadeh, P.** (2008). Monitoreo de contaminación por Tributilestaño (TBT) en puertos Patagónicos utilizando el fenómeno de IMPOSEX en moluscos como bioindicador. 1-10.
- Bookstein, F.L.** (1991). Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge University Press, Cambridge*. 250-307.
- Bolaños-Cubillos, N., Campo, N.H., Márquez, E.** (2016). Variación fenotípica de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Decapoda: Paniluridae) en el Caribe Suroccidental. *Revista Biología Tropical*, 64(3), 975-990. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21124>.
- Brian, J.** (2005). Inter-population variability in the reproductive morphology of the shore crab (*Carcinus maenas*): evidence of endocrine disruption in a marine crustacean. *Marine Pollution Bulletin*, 50(4), 410-416.
- Brunna da Silva, V., Caio, M., A. Alessandra., Acosta, T.** (2020). Effects of temperature increase on the physiology and behavior of fiddler crabs. *Physiology and Behavior*, 215(2020), 1-9. DOI: 10.1016/j.physbeh.2019.112765
- Cadrin, S.** (2000). Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(1), 91-112.
- Campos, N.H., Turkay, M.** (1989). On a record of *Charybdis hellerii* from the Caribbean coast of Colombia. *Senckenb. Maritime affairs*, 20(3-4), 119-123.
- Cañas-Hoyos, N., Márquez, E., Saldamando-Benumea, C.** (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.
- Cavaleri, L., Oliveira, M., Bertoncini, A., Rangel, C.** (2006). *Omobranchus punctatus* (Teleostei: Blenniidae), an exotic blenny in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 8(4), 941-946.
- Deli, T., Said, K., Chatti, N.** (2014). Morphological differentiation among geographically close populations of the green crab *Carcinus aestuariinardo*, 1847 (Brachyura, Carcinidae) from the tunisian coast. *Crustaceana Journal*, (87) (3), 257-283.
- Díaz-Merlano, J., Puyana-Hegedus, M.** (1994). Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS-Fundación Natura-INVEMAR. Santa Fe de Bogotá D. C. 26-291.
- Dineen, J., Clark, P., Hines, A., Reed, S., Walton, H.** (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(3), 774-805.
- Dujardin, S., Dujardin, J.P.** (2019). Geometric morphometrics in the cloud. *Journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*, 70(1), 189-196. DOI: 10.1016/j.meegid.2019.02.018
- Fajardo, G.** (1979). Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de La Guajira. *Boletín Científico de la CIOH*, 2(1), 7-19.
- Giménez, L.** (2006). Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapods crustaceans. *Integrative and Comparative Biology*, 45(5), 615-622.
- GISD.** (2013). *Charybdis hellerii*. Consultado el 27 de noviembre de 2021 en: <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Charybdis+hellerii>
- GISD.** (2008). *Rhithropanopeus harrisi*. Consultado el 15 de noviembre de 2021 en: <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=19&fr=1&sts=sss>
- Gómez, O., Martínez-Iglesias, J.C.** (1990). Reciente hallazgo de la especie indo pacifica *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) en aguas cubanas. *Caribbean Journal of Science*, 26(1), 70-72. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000500034>

- Gómez-Lemos, L., García, C.** (2017). Variaciones adaptativas en la talla de la megafauna bentónica de fondos blandos tropicales en función de parámetros bióticos y abióticos. *Tropcal Biology*. 65(3), 1002-1021.
- Gracia, A., Cruz, N., Borrero, G., Báez, D., Santodomingo, N.** (2013). Invertebrados marinos asociados con las plataformas de gas en La Guajira (Caribe colombiano). *Boletín Investigaciones. Marinas y Costeras*. 42(2), 361-386.
- Gracia, A., Medellín-Mora, J., Gil-Agudelo, D.L., Puentes, V.** (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.
- Hartnoll, R.** (1978). The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana Journal*. 34(3), 281-293.
- Hernández, G., Bolaños, J.** (1995). Additions to the anomuran and brachyuran fauna of northeastern Venezuela. *The Crustacean Society Summer Meeting*. 25-27.
- Hollander, J., Collyer, M., Adams, D., Johannesson, K.** (2006). Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. *Journal of Evolutive Biology*. 19(4), 1861-1872.
- Holland, B.** (2000). Genetics of marine invasions. *Hydrobiologia*. 420(2) 63-71.
- Huxley, J.** (1932). Problems of relative growth. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 273.
- Jaramillo, N.** (2011). Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. Universidad de Antioquia. Grupo de Biología y Control de Enfermedades Infecciosas en Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas. 29-87.
- Lemaitre, R.** (1995). *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867), a nonindigenous portunid crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura) discovered in the Indian River lagoon system in Florida. *Proceedings of the Biological Society of Waahington*. 108(4), 643-648.
- Mancera-Pineda, E., Pinto, G., Vilardy, S.** (2013). Patrones de distribución estacional de masas de agua en la Bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: importancia relativa del upwelling y outwelling. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*. 42(2), 329-360.
- Mantelatto, F., García, A.** (2001). "Biological aspects of the nonindigenous portunid crab (*Charybdis hellerii*) in the western tropical South Atlantic". *Bulletin of Marine Science*. 68(3), 469-477.
- Marochi, M., Trevisán, A., Gómez, F., Masunari, S.** (2015). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus*. Iheringia. *Serie Zoología*. 106(1) 1-5. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016003>
- Martínez-Campos, B., Campos, N.H., Bermúdez-Tobón, A., Márquez, E.** (2016). Morfogeometría del caparazón del cangrejo *Damithrax spinosissimus* (Decapoda: Mithracidae) en tres islas del Caribe suroccidental. *Biología Tropical*. 64(1), 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., Molina, C., Giraldo, L., Parra, C., Chevillot, P.** 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del golfo de Morrosquillo. *Boletín de la CIOH*. 1(1) 93-111.
- Morán, R., Atencio, M.** (2006). *Charybdis hellerii* (Crustacea: Decapoda: Portunidae), especie invasora en la Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela*. *Revista Multiciencias*. 6 (2), 202-209.
- Paganini, A., Miller, N., Stillman, J.** (2014). Temperature and acidification variability reduce physiological performance in the intertidal zone porcelain crab *Petrolisthes cinctipes*. *The Journal of Experimental Biology*. 217 (22), 3974-3980.
- Paramo, J., Guillot-Illidge, L., Rodríguez, A.** (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., Correa, M., Nuñez, S.** (2011). Evidencias de desacople físico-biológico en el sistema de surgencia en La Guajira, Caribe colombiano. *Biología Marina y Oceanografía*. 46(3), 421-430.
- Pechenick, J.A.** (1999). Of the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177(1), 269-297.
- Ricaurte-Villota, Bastidas-Salamanca, M.L.** (2017). Regionalización oceanográfica: una visión dinámica del Caribe. *Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés* (INVEMAR). 106-123.
- Robertson, K.** (1989). Evolución reciente del delta del río Sinú, Colombia. *Bull. Inst. Geol. Bassin de Aquitaine, Bordeaux*, 45(1), 305-312.

- Rubinoff, D., Holland, B., Shibata, A., Russell, M., Wright, M.** (2010). Rapid Invasion Despite Lack of Genetic Variation in the Erythrina Gall Wasp (*Quadrastichus erythrinae* Kim). *Pacific Science*. 64(1). 23-31. DOI: DOI:10.2984/64.1.023
- Rufino, M., Abelló, P., Yule, A. B.** (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(1) 79-83. DOI:10.1080/11250000409356554
- Ruiz-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.
- Sant'Anna, B., Watanabe, T., Turra, A., Fernando, A.** (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(3), 347-356. DOI:10.3391/ai.2012.7.3.006
- Sant'Anna, B., Olinto, J., Mattar de Oliveira, M., Boss, H.** (2015). Diet and population biology of the invasive crab *Charybdis hellerii* in southwestern Atlantic waters arine. *Biology Research*. 11(8), 1-10. DOI:10.1080/17451000.2015.1024134
- Schlichting, C.D.** (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17(1), 667-693.
- Silva, I., Alves, M., Paula, J., Hawkins, S.** (2010). Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Scientia Marina*. 74(1), 435-444.
- Todd, P., Briers, R., Ladle, R., Middleton, F.** (2006). Phenotype-environment matching in the shore crab (*Carcinus maenas*). *Mar. Biol.*, 148, 1357-1367.
- Torchin, M., Lafferty, K., Kuris, A.** (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduce marine invasions. *Biological Invasions*. 3(1), 333-345.
- Valencia-Cuellar, M., Campos, N.H.** (1995). Aspectos biológicos de la jaiba *Callinectes sapidus* y *Callinectes bocourti* de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *INVEMAR*. 19(75), 736-737.