

Ciclo de vida bajo condiciones de laboratorio de los caprelidos (Crustacea: Amphipoda) del sur de la Península Ibérica: *Caprella equilibra* y *Caprella dilatata* (Caprellidae) y *Phtisica marina* (Phtisicidae)

Life history under laboratory conditions of the caprellids (Crustacea: Amphipoda) from the South of the Iberian Peninsula: *Caprella equilibra* and *Caprella dilatata* (Caprellidae) and *Phtisica marina* (Phtisicidae)

E. BAEZA-ROJANO & J. M. GUERRA-GARCÍA

Laboratorio de Biología Marina. Departamento de Zoología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla.

Autor para la correspondencia: E. Baeza-Rojano. Laboratorio de Biología Marina, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Avda. Reina Mercedes 6, 41012 Sevilla; E-mail: elenbae@us.es

Recibido el 6 de junio de 2013. Aceptado el 20 de junio de 2013.

ISSN: 1130-4251 (2013), vol. 24, 155-186

Palabras clave: Crecimiento, ciclo de vida, fecundidad, longevidad, maduración, muda.
Key words: Growth, life cycle, fecundity, longevity, maturation, molt.

RESUMEN

Tres de las especies de caprelidos más abundantes del sur de la Península Ibérica, dos de la familia Caprellidae (*Caprella equilibra* y *Caprella dilatata*) y una de la familia Phtisicidae (*Phtisica marina*) fueron cultivadas durante todo su ciclo de vida bajo condiciones controladas de laboratorio (20°C, 12h luz: 12h oscuridad, salinidad 35 psu) con el fin de conocer con mayor profundidad características individuales de su ciclo biológico. Las tres especies mostraron características similares a pesar de pertenecer a dos familias diferentes. La amplitud del ciclo biológico desde la emergencia de los juveniles hasta su muerte fue de 18 a 92 días, siendo *C. dilatata* la especie más longeva. El periodo generacional estuvo comprendido entre 29 y 34 días, alcanzándose la madurez sexual en 20-34 días y presentando un tiempo de incubación rápido de 3 a 6 días. Los procesos de muda fueron continuos a lo largo de todo el ciclo de vida (entre 3 y 12), siendo *P. marina* la que realizó un menor número. Las hembras realizaron un

mayor número de mudas, mientras que los machos mudaron menos y fueron prolongando sus periodos intermuda con la longevidad. En ambas especies el crecimiento de los machos fue superior al de las hembras, alcanzando mayor longitud corporal (3,0-10,4 mm frente a 3,0-7,5 mm) y mayor número de artejos flagelares en las antenas 1 en sus estadios finales. Las curvas de crecimiento fueron lineales para los machos, mientras que las hembras estabilizaron su crecimiento con curvas logarítmicas. La fecundidad de las hembras estuvo directamente relacionada con su longitud corporal, emergiendo mayor número de juveniles de las hembras de mayor tamaño. El mayor número de eventos reproductivos por hembra fue de 4 con un máximo de 46 a 56 crías totales. El comportamiento precopulatorio fue muy claro en *P. marina*, sujetando el macho a la hembra por medio de sus pereiópodos 3-5 y no se observó un cuidado parental marcado en ninguna de las tres especies. El conocimiento de los parámetros biológicos de estas especies es fundamental para comprender como fluctúan sus poblaciones en condiciones naturales, y conocer los procesos que a nivel individual ocurren en la población. Así mismo, este estudio refleja que las tres especies consideradas son fácilmente cultivables bajo condiciones de laboratorio permitiendo su uso para pruebas ecotoxicológicas o como posible fuente de alimento para animales de pequeño tamaño en centros de acuicultura.

ABSTRACT

Three of the most abundant species from the south of the Iberian Peninsula, *Caprella equilibra* and *Caprella dilatata* from the family Caprellidae and *Phtisica marina* from the family Phtisicidae, were reared successfully throughout their life cycle under controlled laboratory conditions (20°C, 12 h light: 12 h dark, salinity 35 psu) in order to improve the knowledge of individual biological characteristics. These three species belonging to two different families showed similar biological characteristics. The caprellid life span from emergence of juveniles to death was 18-92 days, being *C. dilatata* the most long-lived. The generation period was between 29 and 34 days, reaching sexual maturity in 20-34 days and having a fast incubation time from 3 to 6 days. Molting processes were continuous along the entire life cycle, with a number of 3 to 12 molts. *P. marina* had the lowest number. The molting rate was found to be higher in females than males, and in males, the intermolt period gradually increased with the longevity. Males had a higher size increment per molting than females reaching longer body lengths (3.0-10.4 mm versus 3.0-7.5 mm) and a superior flagellar articles number in antenna 1 at the end of their instars. Growth rate curves were linear for males and logarithmic in females. Fecundity was related directly to the body length in females, emerging more juveniles from larger females. Maximum reproductive events per female were 4 with a maximum of 46-56 offspring. *P. marina* showed a clear precopulatory mate guarding behavior, where males carry females through their pereopods 3-5. No maternal care was observed in any species. The knowledge of the life cycle of the species is essential for the understanding of the natural fluctuations of these organisms in their natural habitats. Furthermore, this study shows that these species considered are easily cultivated under laboratory conditions allowing its use for ecotoxicological tests or as a possible source of food for small animals in aquaculture centers.

INTRODUCCIÓN

Taxonomía y ecología de las especies

Caprella equilibra Say, 1818, *Caprella dilatata* Krøyer, 1843 y *Phtisica marina* Slabber, 1769, son tres de las especies más abundantes del sur de la Península Ibérica. En la Isla de Tarifa, en la zona más meridional de la Península Ibérica, *C. equilibra*, junto con *Caprella liparotensis* Haller, 1879 y *Caprella penantis* Leach, 1814, se encontró presente en la zona más baja de los cinturones intermareales dominados por el alga roja *Gelidium corneum* (Hudson) J. V. Lamouroux, 1813 (Guerra-García *et al.*, 2009a); también es muy frecuente encontrarla en el interior de puertos y a lo largo de la región Atlántica asociada a algas intermareales (Guerra-García *et al.*, 2010). *Caprella dilatata* se encuentra sobre todo sobre estructuras flotantes como boyas o cuerdas en estuarios y puertos y *Phtisica marina* sobre algas por toda la Península Ibérica (Guerra-García *et al.*, 2010).

Caprella equilibra es una especie cosmopolita que se encuentra entre los 0-500 metros de profundidad. Se caracteriza por presentar el cuerpo liso, a excepción de una proyección aguda localizada entre la inserción de los gnatópodos 2. La longitud máxima en machos es de 22 mm, y en hembras de 12 mm. Los machos de gran tamaño presentan los artejos 2-3 del pedúnculo de la antena 1 ligeramente más cortos que la antena 2. En hembras y en machos pequeños, el pedúnculo de la antena 1 algunas veces es más corto que la antena 2. El propodio del gnatópodo 1 posee dos espinas de agarre o *grasping spines* proximales, con el margen de agarre del dactilo y del propodio serrado. La basis del gnatópodo 2 es corta y robusta, menor que la mitad de la longitud del pereionito 2, con el margen anterodistal terminado en una proyección triangular. La palma del propodio tiene numerosas setas, una única *grasping spine* proximal, un diente rectangular distal y un diente ligeramente proximal. Las branquias son de ovaladas a elípticas en los machos mayores. El propodio de los pereiópodos 5-7 es robusto con dos *grasping spines* proximales, palma con púas de agarre y muchas setas (Fig. 1). Ha sido recolectada de numerosos sustratos tales como fanerógamas marinas, algas verdes y rojas, hidrozoos, briozoos y ascidias coloniales (McCain, 1968; Krapp-Schickel, 1993), incluso se han encontrado especímenes asociados a los pleópodos del crustáceo estomatópodo *Squilla empusa* Say, 1818 (O'Brien, 1975). Es muy frecuente encontrarla también en estructuras artificiales tales como boyas o pantalanes flotantes en el interior de puertos (Caine, 1987; Thiel *et al.*, 2003; Guerra-García *et al.*, 2010, 2011) ya que esta especie soporta aguas contaminadas y tranquilas (Fiorencis, 1940).

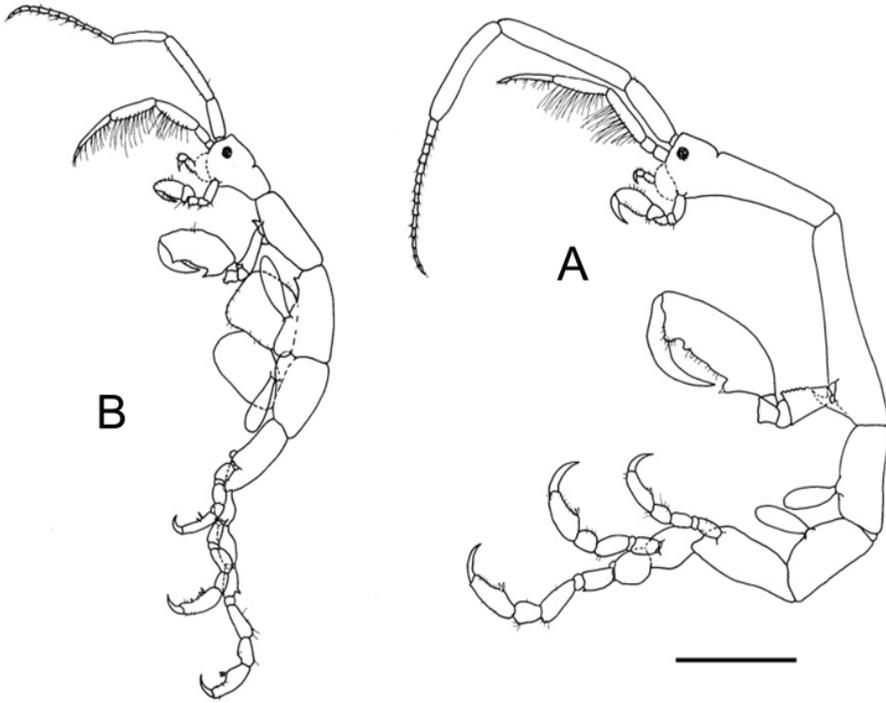


Fig. 1.—Vista lateral del macho (A) y la hembra (B) de *Caprella equilibra*. Escala 1mm (Redibujado de Riera *et al.*, 2003).

Fig. 1.—Lateral view of a male (A) and a female (B) of *Caprella equilibra*. Scale 1 mm (Refigured from Riera *et al.*, 2003).

Caprella dilatata posee una distribución Atlántico-mediterránea. Se ha recolectado en las costas de España, Francia, Italia, Egipto, Algeria y Ceuta (McCain y Steinberg, 1970; Krapp-Schickel, 1993; Guerra-García y Takeuchi, 2002) y en las costas americanas tanto del norte como del sur (Masunari y Takeuchi, 2006). Es una especie principalmente infralitoral, pudiéndose encontrar hasta los 20 m de profundidad (Guerra-García, 2001). Según Krøyer (1843) su cuerpo se caracteriza por su robustez, siendo más ancho que alto sobre todo en ejemplares viejos, con pereiópodos fuertes. Los pereionitos son lisos sin ninguna espina. El margen frontal de la cabeza está provisto de un rostro (proyección frontal). Las antenas 1 son casi iguales a $2/5$ de la longitud de los animales, con el segundo artejo del pedúnculo suboval. Las antenas 2 son un poco más cortas que las superiores. Los ojos poseen un anillo negro angosto rodeado por otro blanco. Las branquias son casi redondeadas. Los pereiópodos 5, 6 y 7 están ensanchados en el artejo 1 y 3 siendo más anchos que largos (Fig. 2). Esta especie se suele encontrar

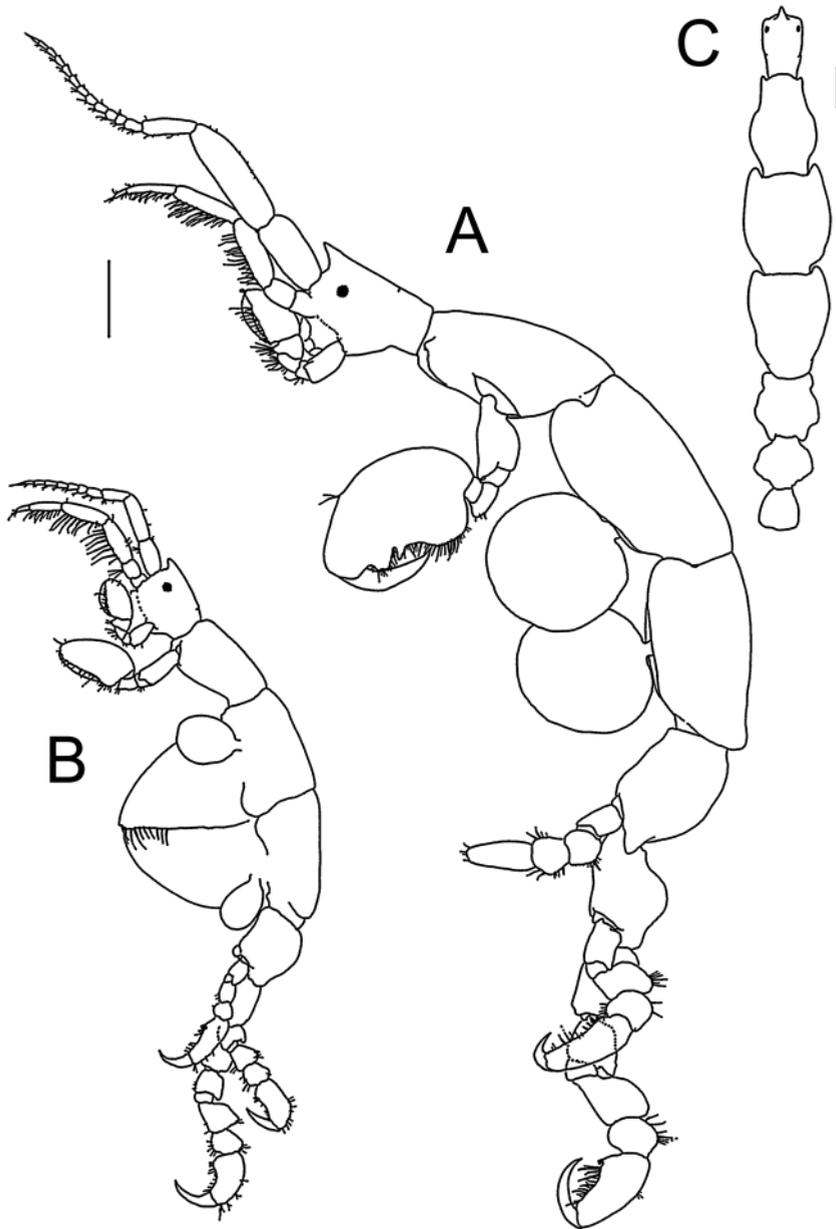


Fig. 2.—Vista lateral del macho (A) y la hembra (B) de *Caprella dilatata*. Vista dorsal (C). Escala 1mm (Redibujado de Guerra-García *et al.*, 2006).

Fig. 2.—Lateral view of a male (A) and a female (B) of *Caprella dilatata*. Dorsal view (C). Scale 1mm (Refigured from Guerra-García *et al.*, 2006).

en zonas poco profundas asociada a algas (Krapp-Schickel, 1993; Guerra-García, 2001; Jacobucci *et al.*, 2002), briozoos y esponjas (Masunari y Takeuchi, 2006), pero sobre todo es muy frecuente encontrarla sobre la superficie de cuerdas y boyas de barcos (Krøyer, 1843) y en muy grandes cantidades asociados a las cuerdas para la cría del mejillón hasta los 6 m de profundidad (Masunari y Takeuchi, 2006), o en las jaulas de acuicultura (Fernández-González y Sánchez-Jerez, 2011).

Phtisica marina está ampliamente distribuida por el Océano Atlántico, Pacífico y Mar Mediterráneo (McCain, 1968; Krapp-Schickel, 1993) habiéndose encontrado especímenes hasta los 660 m de profundidad. La presencia de los pereiópodos 3 y 4 hacen fácilmente identificable esta especie. Posee un cefalosoma redondeado sin rostro, cuerpo delicado y liso. La antena 1 tiene longitud variable, desde $\frac{1}{2}$ de la longitud del cuerpo hasta igualar la longitud corporal. La antena 2 tiene una longitud similar a la del pedúnculo de la antena 1. El margen interno del gnatópodo 1 posee dos *grasping spines* y de 4-5 espinas accesorias. El gnatópodo 2 está situado a mitad del pereionito 2, la palma es convexa con un diente subproximal y 3 pequeños delimitando una concavidad con un saco membranoso muy desarrollado en machos adultos, dactilo muy curvado. Los pereiópodos 6-7 son normales y el propodio tiene un par de *grasping spines*. Las branquias son alargadas (Fig. 3). La especie *P. marina* es cosmopolita, se encuentra en algas verdes

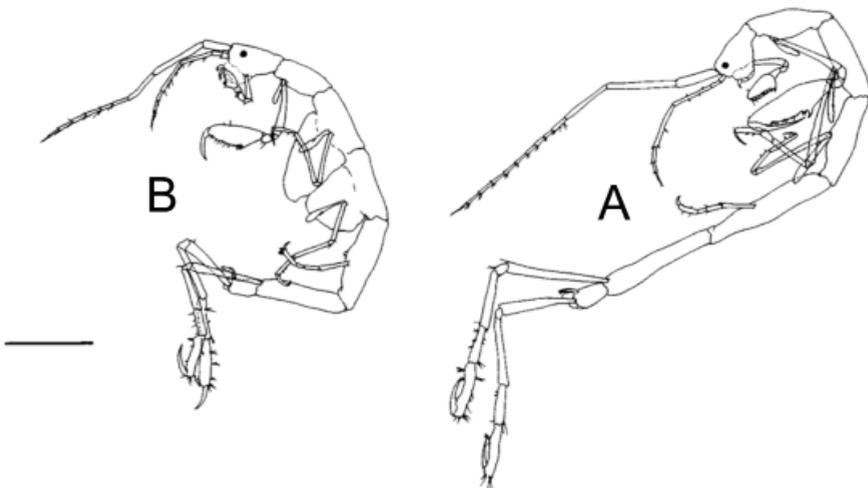


Fig. 3.—Vista lateral del macho (A) y la hembra (B) de *Phtisica marina* (Redibujado de Riera *et al.*, 2003). Escala 1mm.

Fig. 3.—Lateral view of a male (A) and a female (B) of *Phtisica marina* (Refigured from Riera *et al.*, 2003). Scale 1mm.

y pardas, siendo abundante en *Stypocaulon scoparium* (Linnaeus) Kützing 1843, en el sur de la Península Ibérica (Sánchez-Moyano y García-Gómez, 1998; Pereira *et al.*, 2006; Guerra-García *et al.*, 2009b), en hidrozoos, ascidias, antozoos, esponjas, briozoos y en el sedimento. Es una de las especies de caprélido más abundante en las praderas de fanerógamas del Sur de España (González *et al.*, 2008) y también se encuentra asociada a algas invasoras tales como *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh 1873 (Vázquez-Luis *et al.*, 2008). Esta especie es capaz de habitar aguas turbias, con materia orgánica en suspensión (Guerra-García y García-Gómez, 2001).

Estudios previos de sus ciclos de vida y fluctuaciones poblacionales

El ciclo biológico de *C. equilibra* se estudió *in situ* en una laguna estuarina del Mar Adriático, donde se observó que los individuos se reproducían más de una vez al año, presentando picos en abril y septiembre, disminuyendo en verano debido a las altas temperaturas y deteniéndose la cría en invierno (Sconfietty & Luparia, 1995). Resultados similares se obtuvieron en las fluctuaciones poblacionales anuales de una zona estuarina del suroeste de España, encontrándose hembras reproductivas durante todo el año, con picos reproductivos durante marzo-abril y principios de otoño (de septiembre a diciembre) y densidades muy bajas en verano (Sánchez-Moyano *et al.*, datos no publicados). En Cádiz, Conradi *et al.* (2000), detectaron grandes densidades a finales del verano comienzo del otoño (septiembre-noviembre) sobre el briozoo *Bugula neritina* Linnaeus, 1758 y Guerra-García *et al.* (2009a) encontraron esta especie presente en la zona intermareal de la Isla de Tarifa de febrero a abril pero con bajas densidades.

Los estudios relacionados con el ciclo de vida de *Caprella dilatata* son muy escasos. Apareció en la fase final del estudio llevado a cabo en una zona estuarina del suroeste de España por Sánchez-Moyano *et al.* (datos no publicados). *C. dilatata* apareció durante la fase final del estudio sobre el briozoo *Bugula neritina* en el mes de enero. En otros estudios apareció esta especie en Brasil (Estado de Santa Catarina), se cita que *C. dilatata* llegó a ser muy numerosa durante los meses de verano sobre las líneas de cuerda de cultivo de mejillones, incluso causando irritación en la piel de los recolectores (Masunari y Takeuchi, 2006). Las densidades sobre el alga *Sargassum filipendula* C. Agardh, 1824 en la región subtropical de Brasil también aumentaron durante los meses de verano junto con el aumento de especies epífitas (Jacobucci *et al.*, 2009). Durante el estudio llevado a cabo por Sconfietty & Luparia (1995) en una laguna estuarina del norte del Mar Adriático, *C. dilatata* también estuvo presente junto con *C. equilibra* en el

estuario, presentando mayores densidades en verano y otoño, pero estuvo ligada estrictamente a la sección inferior de la ría, con fluctuaciones de salinidad reducida y con fuerte intercambio con el mar, lo que indica que *C. dilatata* posee un menor grado de eurihalinidad que *C. equilibra*.

Por otro lado, las fluctuaciones estacionales de *Phtisica marina* fueron estudiadas por Guerra-García *et al.* (2000) en una zona estuarina del suroeste de España sobre las algas *Cystoseira usneoides* (Linnaeus) M. Roberts, 1968 y *Sargassum vulgare* C. Agardh, 1820, encontrándose densidades 10 veces superiores durante los meses de invierno y primavera (enero-mayo), que durante los meses de verano y otoño (junio-diciembre). Conradi *et al.* (2000) también obtuvieron mayores densidades durante los meses invernales y primaverales sobre el sustrato *Bugula neritina*.

En la mayoría de los estudios la abundancia de caprélidos estuvo directamente relacionada con la presencia y el ciclo de vida de las algas o el sustrato en el que se encontraban, así como de las condiciones de temperatura, salinidad y concentración de oxígeno de las zonas.

Objetivos

El principal objetivo de nuestro estudio fue estudiar el ciclo de vida en condiciones de laboratorio de estas tres especies de caprélidos del sur de la Península Ibérica con el fin de conocer con mayor profundidad características individuales de su ciclo biológico, las cuales son muy complicadas de obtener mediante la recogida periódica de muestras poblacionales en el campo. Parámetros tales como su crecimiento, número de mudas, longevidad de machos y hembras, tiempo de maduración o periodo generacional, y fecundidad, así como la observación de posibles patrones de comportamiento característicos de cada especie fueron estudiados a lo largo del cultivo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Recogida de individuos

Las hembras ovígeras de *C. equilibra* se obtuvieron de ramas de briozoos (*Bugula neritina*) y macroalgas (*Corallina elongata* J. Ellis & Solander, 1786) que se encontraban adheridas a la superficie de los pantalanes flotantes del puerto deportivo de La Línea en Cádiz (36°09'35.68"N-5°21'33.95"O). Las hembras de *C. dilatata* también se obtuvieron de las ramas de los briozoos (*Bugula neritina*) e hidrozoos (*Ectopleura crocea* L. Agassiz, 1862) crecidos

sobre cuerdas y pantalanes flotantes del puerto de El Rompido en Huelva (37°12'58.52"N-7°07'43.82"O) y las hembras de *Phtisica marina* se recolectaron de la zona estuarina cercana a la desembocadura del Río Piedras en el Portil, Huelva (37°12'36.93"N-7°03'42.48"O).

Manejo de individuos y condiciones del cultivo

La metodología seguida fue la realizada por Baeza-Rojano *et al.* (2011). Las hembras ovígeras individualizadas se introdujeron en pequeños recipientes de 7 cm x 7 cm x 5 cm (ancho x largo x alto) de 120 ml de volumen, con una pequeña malla de plástico de 1 mm de diámetro de poro y 0,3 mm de grosor para el agarre de los caprélidos. Cuando los juveniles emergían del cuerpo de la madre, en el caso de que no se observara cuidado maternal, se separaban en grupos de 5 y se colocaban en nuevos recipientes sin la presencia de la madre. Cuando los juveniles alcanzaban la madurez sexual, un macho y una hembra eran introducidos en cada recipiente para llevar a cabo el control de la cópula, fecundidad de la hembra y número de puestas. Los recipientes fueron llenados con agua de mar artificial fabricada a partir de agua osmotizada y sal (ReefSalt of Seachem™), llevado a una salinidad de 35 psu. El agua se renovó diariamente. Los individuos se mantuvieron en una cámara de incubación a una temperatura de 20°C y un fotoperiodo de 12h luz: 12h oscuridad.

Alimentación

Caprella equilibra es considerada detritívora y depredadora, alimentándose de pequeños crustáceos y copépodos (Guerra-García y Tierno de Figueroa, 2009) y *C. dilatata* y *Phtisica marina* se consideran oportunistas, ya que aunque el detritus es el principal contenido digestivo, también se alimenta de pequeños crustáceos, macroalgas, y diatomeas. De este modo, la alimentación consistió en una mezcla de diatomeas liofilizadas (*Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897 y *Tetraselmis chuii* Butcher, 1959, 1:1) que eran disueltas en agua artificial para la formación de pequeños agregados, nauplios de *Artemia* que eran eclosionados previamente a su uso a partir de quistes de *Artemia* y comida de pez desmenuzada a modo de detritus. Todo ello era mezclado en una sola ración y se suministraba con pipetas en pequeñas gotas.

Recogida de datos

Tras la emergencia de los nuevos juveniles de la bolsa de incubación de las hembras procedentes del campo, se siguió todo el ciclo de vida de estos juveniles hasta su muerte. Se estudió el periodo intermuda desde su etapa juvenil hasta su etapa madura, el incremento en la longitud corporal total del cuerpo, así como el incremento del número de artejos flagelares de la primera antena tras cada periodo intermuda. La longitud total del individuo, desde el comienzo de la cabeza hasta el final del pereionito 7 fue medida cuando los individuos se encontraban completamente estirados sobre la superficie de la malla. Se estudió el tiempo de maduración de los individuos, tiempo de incubación de los huevos en la bolsa junto con la emergencia de los juveniles, tiempo de generación y la fecundidad o el número de juveniles emergidos por evento reproductivo. Todos los individuos fueron observados regularmente mediante una lupa binocular (Motic® Microscopes) para llevar a cabo el estudio de estos parámetros, así como para detectar determinadas pautas de comportamiento de la especie, tales como comportamientos de precópula entre el macho y la hembra, tipo de cópula realizada y presencia de cuidado maternal hacia los juveniles.

Análisis estadísticos

Los resultados se expresan siempre utilizándose el valor medio y el error estándar de la media (ES). Las posibles diferencias entre la duración de los ciclos de vida entre las diferentes especies estudiadas y los diferentes sexos, así como el número de mudas realizadas y el número de artejos máximo alcanzado se exploraron empleándose un ANOVA (Underwood, 1981) de dos factores, factor 1: especie y factor 2: sexo, ambos fijos y ortogonales. Para la realización de los ANOVA de forma balanceada, se escogieron al azar el mismo número de individuos para cada caso a estudiar. Para el estudio entre sexos en el tamaño corporal en cada instar dentro de cada especie y la fecundidad y tiempo de incubación de las hembras, se realizaron ANOVAS de una vía. La normalidad de los datos se comprobó mediante el test de Kolmogorov Smirnov y la homogeneidad de varianzas mediante el test de Cochran. Los programas estadísticos empleados fueron GMAV5 y SPSS 17.

RESULTADOS

Fecundidad de las hembras ovígeras recolectadas

El número medio de juveniles que emergieron de la bolsa de incubación de las hembras recolectadas fue de $21,0 \pm 1,7$ juveniles para la especie *C. equilibra*, $21,8 \pm 4,9$ juveniles para *C. dilatata*, y $18,9 \pm 2,2$ juveniles para *P. marina*. El mayor número de juveniles emergidos fue de 43, 39 y 39 respectivamente y el menor número de 9,10 y 9 juveniles respectivamente.

Duración del ciclo de vida

La duración del ciclo de vida fue muy similar entre las especies (Tabla I). Los individuos de *C. equilibra* tuvieron una vida media en condiciones controladas de laboratorio de $39,2 \pm 2,7$ días, con un máximo de 65 días y un mínimo de 18 días en aquellos individuos que llegaron a alcanzar la madurez. Los individuos de *P. marina* sobrevivieron durante $43,1 \pm 5,2$ días, llegando a alcanzar un máximo de 92 días y un mínimo de 20, y finalmente, *C. dilatata* obtuvo una media de $58,6 \pm 3,1$ días, con un máximo de 71 y un mínimo de 28, siendo la especie de mayor longevidad ($F= 6,52$; $p<0,005$) (Tabla II). No se obtuvieron diferencias significativas de la longevidad entre machos y hembras de las tres especies, aunque se obtuvieron valores normalmente superiores para las hembras (Tabla I).

Ciclos de muda

Durante el proceso de muda, para evitar la caída del sustrato, los individuos quedaban sujetos a la malla por algún tipo de estructura o glándula localizada en la región dorsal del cuerpo, entre el pereionito 1 y 2. De este modo todos los pereiópodos y el resto del cuerpo quedaban libres para la salida de la cutícula antigua, la cual comenzaba a escindirarse a partir de esta región de la cabeza.

Los machos de *C. equilibra* llegaron a alcanzar la Instar IX realizando 8 mudas mientras que las hembras continuaron mudando dos veces más hasta alcanzar la Instar XI. El número medio de mudas para hembras fue de 7,2 y 5,9 para machos. Los machos de *C. dilatata* también alcanzaron la Instar IX y las hembras llegaron a mudar tres veces más alcanzando la Instar XII. El número medio de mudas fue de $6,8 \pm 0,5$ y $7,8 \pm 0,5$ para machos y hembras respectivamente. En el caso de *P. marina* los machos

Tabla I.—Características del ciclo de vida de *C. equilibra*, *C. dilatata* y *P. marina* bajo condiciones controladas de laboratorio (temperatura 20°C, salinidad 35, M macho, H hembra)
 Table I.—Life history traits of *C. equilibra*, *C. dilatata* and *P. marina* in the laboratory (temperature 20°C, salinity 35, M male, H female)

Características del ciclo de vida	Especie	Sexo	Rango	Media	±ES	n
Duración (días)	<i>C. equilibra</i>	M	23 - 53	37,1	2,9	10
		H	18 - 65	41,3	4,4	10
	<i>C. dilatata</i>	M	43 - 71	59,9	3,8	10
		H	28 - 71	56,9	5,2	10
	<i>P. marina</i>	M	20 - 86	38,2	7,7	10
		H	21 - 92	48,1	6,9	10
Número de mudas	<i>C. equilibra</i>	M	4 - 8	5,9	0,7	10
		H	4 - 10	7,2	0,4	10
	<i>C. dilatata</i>	M	4 - 8	6,8	0,5	10
		H	4 - 11	7,8	0,5	10
	<i>P. marina</i>	M	3 - 7	4,2	0,5	10
		H	3 - 12	5,4	0,9	10
Longitud corporal (mm)	<i>C. equilibra</i>	M	3,9 - 8	5	0,3	8
		H	3,6 - 6,2	4,4	0,2	10
	<i>C. dilatata</i>	M	3 - 10,4	4,7	0,4	10
		H	3 - 5,9	4,1	0,2	8
	<i>P. marina</i>	M	4,8 - 8,5	5,4	0,6	7
		H	4,8 - 7,5	5,2	0,3	6
Número medio de juveniles	<i>C. equilibra</i>	H	6 - 24	12,7	3,1	10
	<i>C. dilatata</i>	H	3 - 24	9,2	3,1	9
	<i>P. marina</i>	H	2 - 27	9,8	2,3	10
Tiempo de incubación (días)	<i>C. equilibra</i>	H	4 - 6	5,3	0,2	12
	<i>C. dilatata</i>	H	3 - 5	4,1	0,2	10
	<i>P. marina</i>	H	4 - 6	4,6	0,2	11
Madurez sexual (días)	<i>C. equilibra</i>	H	23 - 33	29	1,4	6
	<i>C. dilatata</i>	H	21 - 32	26,3	1,9	8
	<i>P. marina</i>	H	20 - 34	24,5	2,1	9
Periodo generacional (días)	<i>C. equilibra</i>	H		34,3		
	<i>C. dilatata</i>	H		30,4		
	<i>P. marina</i>	H		29,1		

Tabla II.—Resultados del ANOVA de dos factores para la duración del ciclo de vida, número de mudas totales y número máximo de artejos flagelares de la antena I. MS cuadrados medios, P nivel de significación, df grados de libertad, ns no significativo. (n=10).
 Table II.—Results of two way ANOVA for life span, molt numbers and maximum number of flagellar articles in antenna I. MS mean squares, P level of significance, df degrees of freedom, ns not significant. (n=10).

Fuente de variación	df	Duración ciclo			df	Número de mudas totales			df	Número máximo de artejos			F versus
		MS	F	P		MS	F	P		MS	F	P	
Especie = Es	2	1997,45	6,52	0,0029**	2	26,51	5,62	0,0061**	2	132,2	18,19	0,0000***	Es X Se
Sexo = Se	1	212,81	0,69	0,4084	1	24,06	5,1	0,0280*	1	0,6	0,08	0,7749	Res
Es x Se	2	315,11	1,03	0,3646	2	0,81	0,17	0,8417	2	8,6	1,18	0,314	Res
Residual	54	306,55			54	4,7222			54	7,2667			
Cochran's test		C= 0,3241 (ns)				C = 0,2604 (ns)				C = 0,4457(ns)			
Transformación		ninguna				ninguna				ninguna			

solo alcanzaron la Instar VIII, mientras que las hembras llegaron a alcanzar la Instar XIII. El número medio de mudas fue de $4,2 \pm 0,5$ y $5,4 \pm 0,9$ respectivamente, siendo significativamente inferior al número de mudas de las otras dos especies ($F= 5,62$; $p<0,01$) (Tabla II). En las tres especies los machos presentaron un menor número de mudas que las hembras ($F= 5,10$; $p<0,05$) (Tabla II). Los periodos intermuda fueron fluctuantes y no se pudo apreciar un patrón claro (Tabla III), sin embargo al representar estos periodos intermuda con la longitud corporal del individuo, se observó una tendencia al aumento del número de días entre una muda y la siguiente en machos conforme aumentaba la longitud corporal del individuo (Fig. 4).

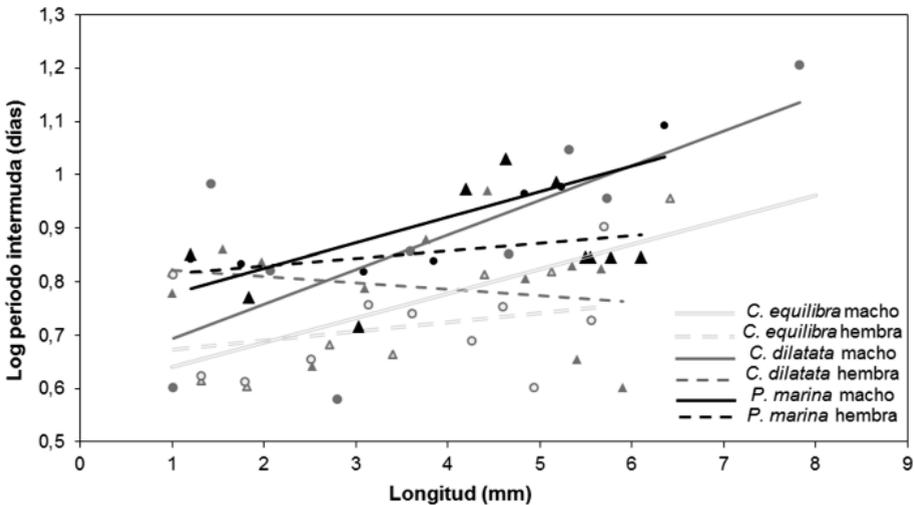


Fig. 4.—Duración del periodo intermuda en machos y hembras de *C. equilibra*, *C. dilatata* y *P. marina* en relación a la longitud corporal de los individuos. Las líneas de tendencia lineales son representadas para cada especie y sexo. *C. equilibra* macho: $r= 0,72$ $p<0,05$; *C. dilatata* macho: $r= 0,73$ $p<0,05$; *P. marina* macho: $r= 0,87$ $p<0,05$; *C. equilibra* hembra: $r= 0,31$ (n.s.); *C. dilatata* hembra $r= 0,19$ (n.s.); *P. marina* hembra: $r= 0,27$ (n.s.). *C. equilibra*: gris claro, *C. dilatata*: gris, *P. marina*: negro. Machos: círculo, Hembras: triángulo, Líneas de tendencia continuas: macho, discontinuas: hembra.

Fig. 4.—Intermolt period length in males and females of *C. equilibra*, *C. dilatata* and *P. marina* related with the individual body length. The linear trendlines are represented for each species and gender. Male *C. equilibra*: $r= 0.72$ $p<0.05$; male *C. dilatata*: $r= 0.73$ $p<0.05$; male *P. marina*: $r= 0.87$ $p<0.05$; female *C. equilibra*: $r= 0.31$ (n.s.); female *C. dilatata*: $r= 0.19$ (n.s.); female *P. marina*: $r= 0.27$ (n.s.). *C. equilibra*: light grey, *C. dilatata*: grey, *P. marina*: black. Males: circle, females: triangle. Continuous linetrends: male, discontinuous: female.

Tabla III.—Duración (días) de cada instar para *Caprella equilibra*, *Caprella dilatata* y *Phitsica marina*. Los sexos no pudieron ser diferenciados hasta la Instar IV. Los datos se representan como media ± ES.

Table III.—Life span (days) in each instar for *Caprella equilibra*, *Caprella dilatata* and *Phitsica marina*. Gender could not be differentiated until Instar IV. Data were represented as mean ± SE.

	Instar	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>C. equilibra</i>	Machos (± ES)				4,8 (0,5)	4,6 (0,6)	6,5 (0,8)	6,6 (0,9)	9 (0,6)				
	Hembras (± ES)				4,5 (0,4)	5,7 (0,7)	5,5 (0,8)	4,9 (0,9)	5,7 (0,8)	4 (0,8)	5,3 (0,7)	8 (0)	
	Juveniles (± ES)	6,3 (0,3)	4,3 (0,2)	4,2 (0,2)									
<i>C. dilatata</i>	Machos (± ES)				3,8 (0,4)	7,2 (1,5)	7,1 (1,1)	11,1 (1,7)	9 (1,1)	16 (2,7)			
	Hembras (± ES)				4,4 (1,1)	6,1 (0,7)	7,6 (1,1)	9,3 (1,8)	6,4 (1,5)	6,7 (0,8)	4,5 (1,2)	6,7 (0,9)	4 (0)
	Juveniles (± ES)	4,5 (0,3)	8,7 (0,6)	6,3 (0,6)									
<i>P. marina</i>	Machos (± ES)				6,8 (2,5)	9,2 (2,7)	9,5 (5,5)	12,3 (0)					
	Hembras (± ES)				9,4 (1,8)	10,7 (2,9)	9,7 (1,9)	7 (0)	7 (0)	7 (0)	7 (0)	7 (0)	7 (0)
	Juveniles (± ES)	7 (0,2)	7 (0,4)	6,1 (0,5)									

Crecimiento

El crecimiento de los individuos fue estudiado a partir del incremento del número de artejos en el flagelo de la antena 1, y el incremento en la longitud corporal total de los individuos. En las tres especies los machos mostraron una tasa de crecimiento superior a la de las hembras, con un mayor incremento en el número de artejos flagelares en su primer antena, y unas curvas de crecimiento corporal exponenciales. Todos los juveniles al emerger de su bolsa de incubación presentaron 3 artejos basales y dos artejos flagelares en su pedúnculo. Tras cada muda el número de artejos flagelares aumentó progresivamente, permaneciendo el número de artejos basales constante. Fue común encontrar individuos de la especie *C. dilatata* a los que se le había producido la caída o la rotura de los artejos flagelares finales.

Caprella equilibra alcanzó los 14 artejos en las hembras y los 15 artejos en los machos. El incremento del número de artejos en los machos fue de dos tras cada muda de la Instar IV. Los individuos de *C. dilatata* hembras aumentaron de uno en uno el número de sus artejos tras cada muda, parando su incremento en las dos últimas instars. Los individuos machos, aumentaron el número individualmente hasta la Instar IV, produciéndose los mayores aumentos durante las Instar V-IX con incrementos de tres artejos tras cada muda. El máximo número fue de 15 para machos y 12 para hembras (Fig. 5). *Phthisica marina* fue la especie con menor número de artejos (F= 18,19; p<0,001) (Tabla II), presentando un máximo de 10 en machos y

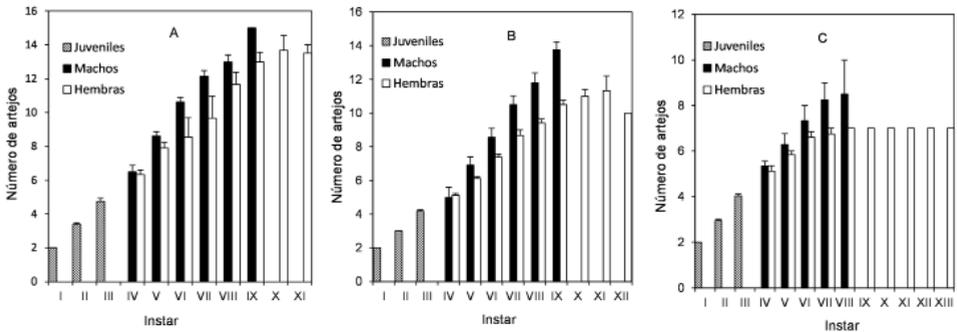


Fig. 5.—Número de artejos flagelares (Media ± ES) presentes en la antena 1 en machos y hembras de las especies de *C. equilibra* (A), *C. dilatata* (B) y *P. marina* (C) en cada instar de su crecimiento.

Fig. 5.—Number of flagellar articles (Mean ± SE) of antennae 1 per instar in males and females of *C. equilibra* (A), *C. dilatata* (B) and *P. marina* (C).

de 7 en hembras, necesitando en el caso de las hembras más de una muda para aumentar el número.

La talla máxima de *C. equilibra* fue de 8 mm para machos y 6,2 mm para hembras, el tamaño medio para los individuos maduros fue de 5 ± 0.3 mm en machos y $4,4 \pm 0,2$ mm en hembras, se obtuvieron diferencias significativas entre machos y hembras a partir de la Instar VI ($F= 8,21$; $p<0,05$). Los machos de *C. dilatata* alcanzaron 10,4 mm y las hembras 5.9 mm, la talla media fue de $4,7 \pm 0,4$ mm para machos y $4,1 \pm 0,2$ mm para hembras, y al igual que con *C. dilatata* se obtuvieron diferencias significativas entre sexos a partir de la Instar VI ($F= 4,37$; $p<0,05$). *Phthisica marina* alcanzó tamaños mayores con 8,5 mm en machos y 7,5 mm en hembras, la media fue de $5,4 \pm 0,55$ y $5,2 \pm 0,3$ para machos y hembras respectivamente (Tabla I). Aunque para cada instar los machos siempre fueron superiores en tamaño a las hembras, no se obtuvo diferencias significativas en *P. marina* para ninguna instar. El crecimiento general para los machos fue más rápido que en las hembras (Fig. 6). Los machos mostraron crecimientos con líneas de tendencia lineales y polinómicas, mientras que las hembras siguieron líneas de tendencia logarítmicas debido a la estabilización de su tamaño durante las últimas instars de su ciclo (Fig. 6).

Fecundidad

Los individuos de *C. equilibra* comenzaron a diferenciarse entre machos y hembras a partir de la Instar IV, tras la tercera muda. *Caprella dilatata* y *Phthisica marina* se pudieron sexar también a partir de la Instar IV, y en algunos casos a partir de la Instar V. La diferenciación entre machos y hembras se llevó a cabo por el ensanchamiento de los oosteguitos en las hembras para dar lugar a la bolsa de incubación. Las hembras llegaron a la madurez a los 20-34 días de su ciclo de vida, comprendidos normalmente entre las Instar V y VI. *P. marina* fue la más temprana con una media de 24,5 días, más tarde *C. dilatata* con 26,3 días y por último *C. equilibra* con 29 días. Los rangos de los valores pueden observarse en la Tabla I. No se observaron diferencias significativas entre especies.

Comportamiento reproductivo

Caprella equilibra y *C. dilatata* no presentaron un comportamiento precopulatorio claro. En *C. equilibra* el macho se acercaba y palpaba con su primer par de antenas y su primer par de gnatópodos la parte dorsal

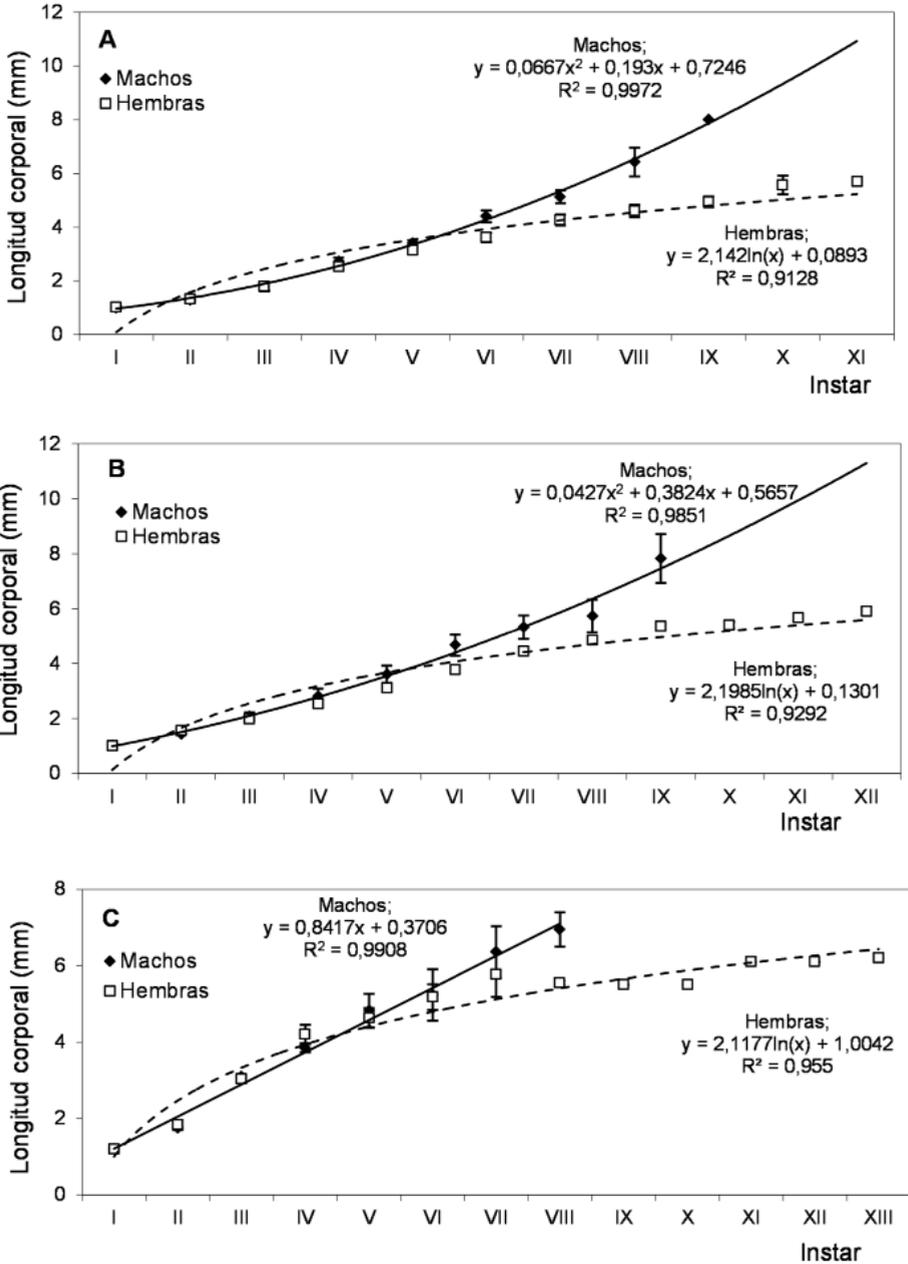


Fig. 6.—Relación entre la longitud corporal total de machos y hembras de *C. equilibra* (A), *C. dilatata* (B) y *P. marina* (C) en cada instar (Media ± ES) ($p < 0,001$).

Fig. 6.—Total body length per instar (Mean ± SE) in males and females of *C. equilibra* (A), *C. dilatata* (B) and *P. marina* (C) ($p < 0,001$).

del cuerpo de la hembra y en el caso de que se encontrara receptiva tras la muda, la sujetaba con sus pereiópodos y la fecundaba formando el par precopulatorio. En *C. dilatata* el macho permanecía cerca de la hembra guardándola hasta que se producía la cópula, similar al patrón “Tipo I” observado por Aoki (1996) en donde el macho y la hembra permanecían en posición paralela mientras el macho sujetaba con sus pereiópodos primeros el cuerpo de la hembra. Durante la cópula (Fig. 7) el macho de *C. equilibra* sujetaba a la hembra con su primer par de gnatópodos y con sus pereiópodos adoptando la posición descrita por Lim & Alexander (1986) para *Caprella scaura* Templeton, 1836 (Fig. 7). El macho se colocaba por debajo de la hembra y sujetaba con sus pereiópodos el pereionito 6 y 7 de la hembra, entonces se producía la introducción del par de papilas copuladoras del macho en las aperturas genitales de la hembra, las cuales se encuentran localizadas ventralmente al final del pereionito quinto.

En *Phtisica marina* se pudo observar un comportamiento precopulatorio muy claro, en donde los machos guardaban a las hembras durante varios días, transportándolas con sus pereiópodos 3,4 y 5 y manteniéndolas debajo de su cuerpo hasta que se producía la muda y se llevaba a cabo la cópula. Las hembras que poseían su bolsa de incubación llena de embriones en desarrollo también eran guardadas por los machos hasta la emergencia de los nuevos juveniles, la muda de la hembra y la nueva cópula. En la Figura 8

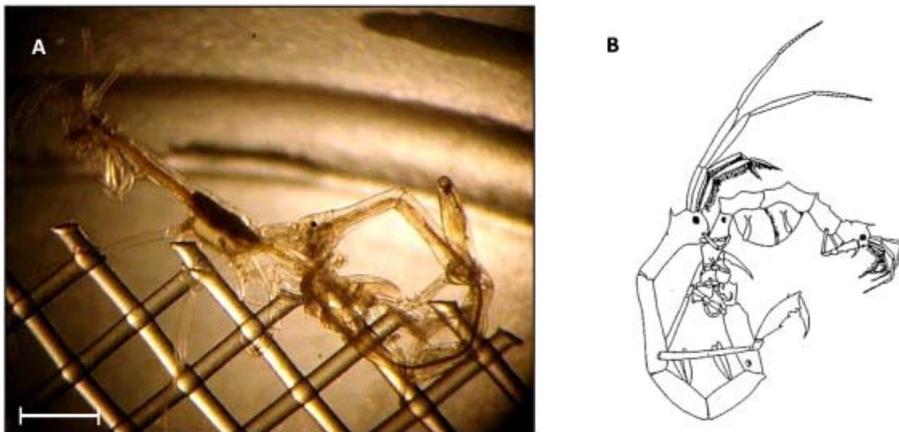


Fig. 7.—Cópula entre el macho y la hembra de la especie *C. equilibra* (A) bajo condiciones de laboratorio. Cópula descrita por Lim & Alexander (1986) de la especie *C. scaura* (B). Escala 1mm.

Fig. 7.—Mating position adopted by the male and the female of *C. equilibra* (A) under laboratory conditions. Mating position described by Lim and Alexander (1986) of *C. scaura* (B). Scale 1mm.

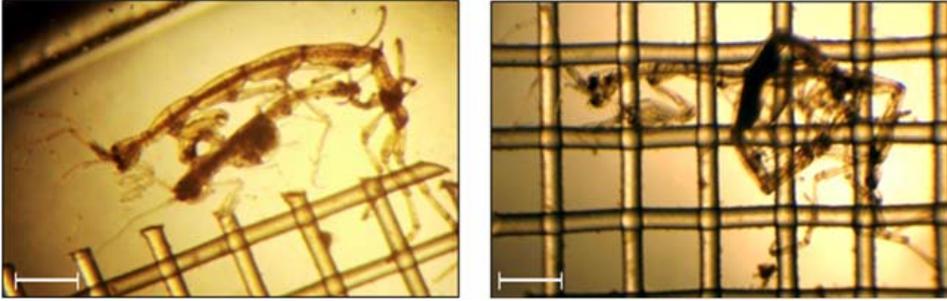


Fig. 8.—Comportamiento precopulatorio del macho y la hembra de *P. marina*. Nótese cómo el macho sujeta el cuerpo de la hembra por medio de los pereiópodos 3-5, quedando libres los gnatópodos y los pereiópodos 6 y 7 para agarrarse al sustrato. Escala 1mm.

Fig. 8.—Precopulatory mate guarding behaviour of the male and female *P. marina*. Notice how the male held the female with their pereiopods 3-5, remaining gnatopods and pereiopods 6 and 7 free for attaching the substratum. Scale 1mm.

se puede observar cómo se dispone la hembra debajo del macho sujetándose con los pereiópodos 3-5 a los pereiópodos del macho.

Ovoposición

Tras la cópula se llevaba a cabo la ovoposición de los huevos. En *C. equilibra* se pudo observar cómo al finalizar la cópula, el macho permanecía sujetando a la hembra, mientras esta comenzaba el proceso de ovoposición. En la región dorsal del pereonito tercero y cuarto de la hembra se pudo ver por transparencia una masa de huevos oscuros en el interior de los dos pares de ovarios alargados y grandes. Esta masa oscura fue moviéndose lentamente por los oviductos mientras que la hembra flexionaba el cuerpo dorsoventralmente por los pereonitos cuarto-quinto para poner en contacto los márgenes internos de las placas de los oosteguitos por su extremo posterior con las aberturas genitales. De este modo los óvulos eran liberados lentamente desde las aberturas genitales en el interior de un saco hacia el interior de la bolsa de incubación formada por las placas de los osteguitos (Fig. 9). La masa de huevos fue rellenando poco a poco el espacio de la bolsa de incubación. El periodo de incubación de los huevos, medido desde que se llevaba a cabo la ovoposición hasta que se producía la salida de los juveniles de la bolsa de incubación, estuvo comprendido entre 3 y 6 días. Se encontraron diferencias significativas ($F=7,06$; $p<0,01$) teniendo *C. dilatata* el menor tiempo de incubación: $4,1 \pm 0,2$ días, frente a los $4,6 \pm 0,2$ días de *P. marina* y los $5,3 \pm 0,2$ días de *C. equilibra* (Tabla I).



Fig. 9.—Proceso de ovoposición en *C. equilibra*. Salida progresiva (A-B-C-D) de los huevos (masa oscura) desde el par de ovarios localizados dorsalmente hacia la cavidad de la bolsa de incubación formada por los oostegitos 3 y 4. Escala 1mm.

Fig. 9.—*C. equilibra* oviposition. Progressive release (A-B-C-D) of the eggs (dark mass) from the paired ovaries located dorsally until the brood pouch cavity of the oostegites 3 and 4. Scale 1mm.

De este modo, el periodo generacional final para las especies fue de 29 días para *P. marina*, 30,4 días para *C. dilatata* y 34,3 días para *C. equilibra*, todos a una temperatura de 20°C.

Fertilidad

Caprella equilibra tuvo una media de $12,7 \pm 3,1$ juveniles en cada evento reproductivo, llegando a alcanzar 24 crías en la última Instar XI, *P. marina*

obtuvo una media de $9,8 \pm 2,3$ crías, con un máximo de 27 en la Instar IX, y *C. dilatata* presentó una media de $9,2 \pm 3,1$ juveniles con un máximo de 24 en su última instar del ciclo (Tabla I). El número de juveniles producidos siguió una relación positiva con la instar en la que se encontraba la hembra, así como con la longitud corporal de la hembra (Fig. 10). Mayores hembras produjeron mayor número de juveniles. En general el número de huevos que pudo apreciarse en el interior de la bolsa de incubación por transparencia de la cutícula fue superior al número de juveniles que finalmente emergieron, y se observó en hembras de *C. equilibra*, que el grado de desarrollo de todos los huevos no fue igual de rápido, presentando en el interior de la bolsa individuos totalmente formados y eclosionados, junto con embriones en formación. El mayor número de eventos reproductivos fue de 4 para *C. dilatata*, dando lugar a 46 crías totales durante todo su ciclo biológico. El tiempo transcurrido entre una nueva camada y otra fue de $7,2 \pm 1,4$ días ($n=10$). En *C. equilibra* también hubo un máximo de 4 eventos reproductivos por hembra, con un máximo de 53 crías totales, y una media de $10,4 \pm 2,3$ ($n=5$) días entre juveniles emergidos y *P. marina* tuvo igual comportamiento con un máximo de 53 crías a lo largo de 4 eventos reproductivos con una media de $13,2 \pm 3,1$ días ($n=4$) entre la emergencia de nuevos juveniles.

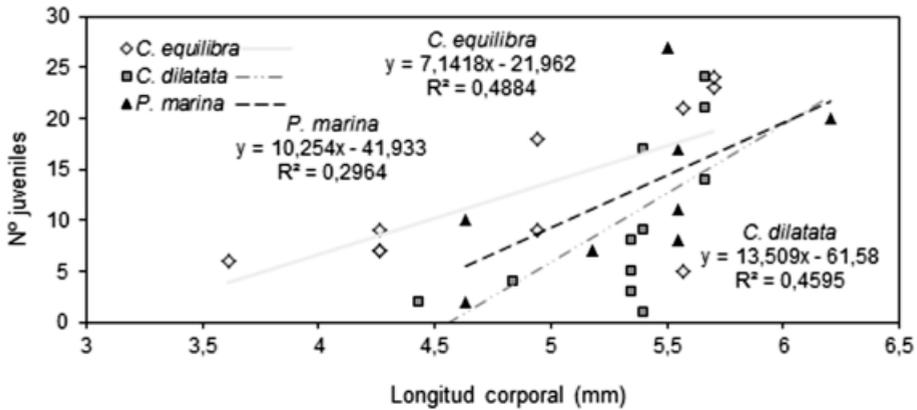


Fig. 10.—Correlación del número de juveniles emergidos de la bolsa de incubación en cada evento reproductivo con la longitud total corporal de *C. equilibra*, *C. dilatata* y *P. marina* ($n= 10, 11, 10$; $p<0,05$).

Fig. 10.—Correlation of number of offspring emerged from the brood pouch in each reproductive event with female total body length in *C. equilibra*, *C. dilatata* and *P. marina* ($n= 10, 11, 10$; $p<0,05$).

Cuidado parental

Ninguna de las tres especies presentó un patrón de cuidado parental claro como en el caso de *Caprella scaura* o *Caprella monoceros* Mayer, 1890 (Aoki, 1999) con juveniles recién emergidos permaneciendo sobre el cuerpo de la madre.

En los tres casos, cuando se producía la emergencia de los juveniles, estos bajaban del cuerpo de la madre hacia la malla de plástico y permanecían durante algunas horas alrededor de la madre, produciéndose su dispersión más tarde (Fig. 11).

En el caso de *C. equilibra* se observó como en algunas ocasiones uno o dos juveniles permanecían sobre el cuerpo de la madre alimentándose de las partículas que estaban depositadas sobre ella, incluso disponiéndose sobre la cabeza de la hembra entre las antenas, para acceder con mayor facilidad al alimento de la madre (Fig. 12). En *P. marina*, tras la emergencia de los



Fig. 11.—Juveniles de *C. equilibra* permaneciendo junto a la madre tras la emergencia de la bolsa de incubación. Escala 1mm.

Fig. 11.—*C. equilibra* juveniles remaining near the female after the emergence of the brood pouch. Scale 1mm.

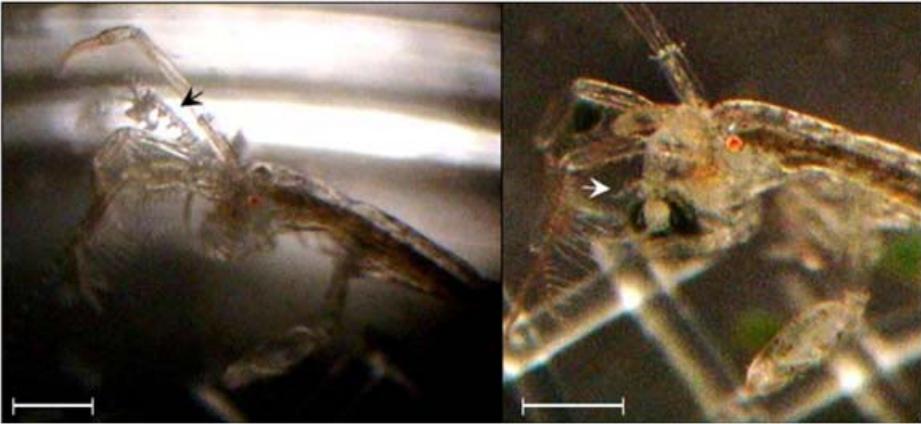


Fig. 12.—Juvenil de *C. equilibra* sobre las antenas de la madre alimentándose de las colonias de diatomeas de las que se alimenta la madre. Escala 1mm.

Fig. 12.—*C. equilibra* juvenil over the antennae of the mother feeding on diatom colonies. Scale 1mm.

juveniles estos permanecían durante pocas horas sujetos a los pereiópodos intermedios de la hembra para luego pasar a sujetarse a la malla.

Comportamientos agresivos y de canibalismo

Fue común observar comportamientos agresivos entre los individuos de las tres especies. Los machos adultos de *C. equilibra* mostraron comportamientos agresivos entre ellos similares a los observados y descritos por Lim & Alexander (1986) en *C. scaura*. Las hembras de *C. dilatata* se alimentaban de sus propias crías en varias ocasiones y las hembras adultas de *P. marina* eran muy agresivas con los machos, llegando incluso a matarlos.

DISCUSIÓN

Conocer los ciclos de vida de las especies de anfípodos detalladamente mediante el cultivo bajo condiciones controladas es fundamental para entender con mayor claridad y precisión los fenómenos poblacionales que ocurren a mayor escala en los ecosistemas naturales. Los resultados obtenidos en el estudio nos muestran cómo tres de las especies más abundantes de los ecosistemas intermareales del Estrecho de Gibraltar, en el sur de la Península Ibérica, tuvieron comportamientos muy similares en sus ciclos biológicos.

Incluso *Phtisica marina*, perteneciendo a una familia diferente, Phtisicidae (Takeuchi, 1993) también presentó las mismas características biológicas que las otras dos especies pertenecientes a la familia Caprellidae.

Similaridad con otras especies estudiadas

En general, el periodo generacional para estas tres especies, desde su emergencia de la bolsa de incubación hasta la producción de la primera generación de juveniles, fue muy rápido, alrededor de un mes, de 29 a 34 días. Estos valores son muy similares a los valores obtenidos por Takeuchi e Hirano (1991) y Takeuchi e Hirano (1992) al cultivar bajo condiciones controladas a 20 °C, *Caprella danilevskii* Czerniavskii, 1868, *Caprella okadai* Arimoto, 1930, *Caprella brevirostris* Mayer, 1903 y *Caprella generosa* Arimoto, 1977 procedentes de las costas templadas japonesas, obteniendo periodos generacionales similares de 30 días. En cuanto al periodo de incubación, también se obtuvieron valores muy similares al de las especies de aguas templadas de Japón (*C. danilevskii* y *C. okadai*), comprendido entre los 4 a los 5 días. Por el contrario, para *C. grandimana*, otra de las especies más abundantes del Sur de la Península Ibérica, el periodo generacional fue de 49 días y necesitó de unos 10 días para la emergencia de los juveniles de la bolsa de incubación debido a su cultivo a 17°C en lugar de 20°C (Baeza-Rojano *et al.*, 2011). Esto indica que estas especies están fuertemente influenciadas por la temperatura de su ambiente, de modo que temperaturas bajas aumentan el periodo intermuda, retrasan la ovoposición de las hembras y aumentan la duración de la embriogénesis, sin embargo no producen un aumento o disminución en el número de crías producidas (Hosono, 2009).

El dimorfismo sexual estuvo muy bien marcado tanto en sus características físicas, como en relación a sus características del ciclo biológico. Físicamente según Caine (1991), los machos se caracterizan por presentar un mayor desarrollo de sus pereionitos 1 y 2 y de sus gnatópodos, mientras que las hembras desarrollan más los pereionitos 3 y 4. En cuanto a la longitud corporal, todos los machos de las especies mediterráneas descritas por Krapp-Schickel (1993) son superiores en tamaño a las hembras y alcanzan un número superior de artejos flagelares en sus antenas 1. En nuestro estudio las tres especies de caprélidos se caracterizaron por tasas de crecimiento más elevadas para alcanzar una longitud corporal superior a la de las hembras y por presentar un patrón de adición de artejos flagelares en sus antenas 1 más rápido y más abundante que en el caso de las hembras. Los mismos patrones se obtuvieron durante el crecimiento de

las especies observadas por Harrison (1940), Lewbel (1978), Takeuchi e Hirano (1991, 1992) y Cook *et al.* (2007). Las hembras, por el contrario, se caracterizaron por presentar un mayor número de mudas, y un periodo intermuda inferior al de los machos, similar al obtenido por Takeuchi e Hirano (1991, 1992). Los caprélidos mudaron continuamente a lo largo de toda su vida sin presentar anecdisis final, por lo que pueden ser considerados de crecimiento indeterminado, sin embargo al ir alcanzando su tamaño máximo, los periodos intermudas fueron alargándose en los machos, y en hembras el incremento en tamaño fue mínimo durante las últimas fases de crecimiento (Fig. 4). El número de mudas fue superior en hembras que en machos, ya que las hembras presentaron una longevidad superior a la de los machos, y al igual que ellos siguieron mudando hasta la muerte incrementándose el número de mudas.

Condiciones del cultivo

En general, las longitudes corporales medias y máximas alcanzadas durante el estudio bajo condiciones controladas, fueron inferiores a las longitudes medidas directamente en individuos de ambientes naturales. Los machos de *C. equilibra* alcanzaron una media de 9,8 mm en el medio natural frente a los 5 mm de media bajo condiciones de cultivo, *C. dilatata* presentó una media de 9,7 mm frente a los 4,7 mm del cultivo y *P. marina* una media de 7,3 mm frente a los 5,4 mm del cultivo (datos no publicados). Los machos siempre presentaron tamaños medios superiores a las hembras. Sainte-Marie (1991), encontró un patrón similar en el 97% de las especies de anfípodos gammáridos estudiados. En la fecundidad encontramos el mismo patrón, presentando mayores fecundidades los individuos crecidos en ambientes naturales frente a los cultivados, 32 huevos en *C. equilibra*, 37 huevos en *C. dilatata*, y 15 huevos en *P. marina* de media (datos no publicados). El número de huevos producidos bajo condiciones de cultivo fue difícil de contabilizar debido a que en muchas hembras los oosteguitos no eran lo suficientemente transparentes como para poder observarlos por transparencia, pero el número de crías emergidas fue considerablemente menor al número de huevos de las especies salvajes.

Al igual que en *C. danilevskii* y *C. okadai*, la reproducción fue continuada desde que las hembras alcanzaron la madurez sexual hasta que murieron, presentando nuevos huevos en su bolsa de incubación en cada instar tras la emergencia de los antiguos juveniles y la posterior muda de la cutícula antigua de la hembra. Sin embargo, al contrario que con las especies japonesas, el período entre camadas fue superior al periodo intermuda, debido

a que en numerosas ocasiones, se producía la caída o no se completaba el desarrollo de los huevos de la bolsa. Aun así, las hembras produjeron un máximo de 4 camadas a lo largo de su ciclo, frente las 5,4 y las 3,8 de media en *C. danilevskii* y *C. okadai*.

Tanto la variación en el crecimiento como la fecundidad, pudo deberse a una menor calidad de las condiciones ambientales durante el cultivo, con una menor calidad del alimento, una peor calidad del agua aunque esta fuera cambiada con frecuencia, y un aumento del estrés por el manejo de los individuos para la obtención de los datos. Aun así, las tres especies de caprélidos fueron capaces de crecer y completar sus ciclos de vida sin dificultad mostrando su resistencia para poder ser cultivadas bajo condiciones controladas de laboratorio para diversos fines, tanto ecotoxicológicos, como en posibles aplicaciones en acuicultura como alimento vivo para larvas (Woods, 2009), ya que se conoce que estas tres especies de caprélidos constituyen una fuente de alimento muy importante en determinadas especies de peces (Takeuchi e Hino, 1997), caballitos de mar (Storero y González, 2008), o cefalópodos (Pinczon du Sel *et al.*, 2000), teniendo una aplicación directa para la mejora en la producción de estas especies. Sin embargo, para la consecución de este último fin, sería preciso seguir estudiando las condiciones del cultivo con el objetivo de optimizar el crecimiento y la fecundidad que la especie en cuestión puede llegar a alcanzar. Por ejemplo *C. equilibra* de Japón puede llegar a alcanzar los 151 huevos por evento reproductivo (datos no publicados), *C. dilatata* y *P. marina* pueden alcanzar los 75 y 45 huevos (datos no publicados), y otras especies como *Caprella mutica* Schurin, 1935 pueden producir hasta 316 huevos en una única reproducción (Fedotov, 1991) lo que permitiría una elevada tasa de crecimiento en el cultivo con un suministro continuo de juveniles a la población.

Comportamiento precopulatorio

El comportamiento precopulatorio de *P. marina* estuvo muy bien marcado y fue muy evidente incluso en condiciones artificiales de cría. Se pudo comprobar cómo el tercer y cuarto par de pereiópodos característicos de esta especie eran usados principalmente para la sujeción entre el macho y la hembra durante la formación del par pre-copulatorio previo al proceso de cópula. *Caprella dilatata* presentó un comportamiento precopulatorio de “Tipo I” similar al descrito por Aoki (1996). Sin embargo, individuos adultos de tamaño superior recogidos directamente del medio natural, presentaron en ocasiones parejas precopulatorias del “Tipo 0”, en donde el macho portaba a la hembra con su pereiópodo quinto, mientras esta adoptaba una posición

en herradura (Aoki, 1996). En condiciones de laboratorio, no se llegó a observar este tipo de comportamiento. Según Takeshita & Henmi (2010) esto es debido a que el comportamiento precopulatorio de una especie puede variar por muchos factores tales como por el tamaño de los individuos de la población o por la sex-ratio, y no estar ligado solamente a la especie por su filogenia como Aoki (1996) sugirió.

Fluctuaciones en el medio natural

A pesar de que las características biológicas de estas especies son muy similares bajo condiciones controladas de laboratorio, cuando se encuentran en un ambiente cambiante como el medio natural pueden mostrar diferencias en su abundancia dependiendo de su sensibilidad o tolerancia a determinados factores externos como la temperatura y la salinidad. De este modo, *C. dilatata* y *C. equilibra*, que suelen compartir ecosistemas estuarinos (Sconfietty & Luparia, 1995), presentan diferentes patrones anuales de abundancia. *C. dilatata* se encuentra en el hidrozoo *Ectopleura crocea* y el briozoo *Bugula neritina*. Se trata de una especie más sensible a la baja salinidad que *C. equilibra* (Sconfietty & Luparia, 1995) lo que se traduce en un descenso del número de individuos durante los meses de otoño e invierno, mientras que presenta grandes densidades durante los meses previos al verano. *Caprella equilibra*, se encuentra sobre todo asociada al briozoo *Bugula neritina* aunque también se ha encontrado presente en el hidrozoo *Ectopleura* en el mismo área que *C. dilatata*, y sus poblaciones suelen ser más constantes, disminuyendo durante los meses de verano y aumentando a principios de primavera y de otoño (datos no publicados). De este modo ambas especies, aún presentando el mismo patrón biológico, pueden convivir en el mismo hábitat, sufriendo variaciones por su diferente grado de sensibilidad a los diferentes factores ambientales, pero siendo capaces de reponer sus poblaciones en periodos de tiempo considerablemente cortos gracias a sus cortos periodos generacionales observados, y a sus ciclos iteróparos multivoltinos.

P. marina no compartió el mismo hábitat que *C. equilibra* y *C. dilatata*, pero sus poblaciones también fueron abundantes, sobre todo durante los meses de primavera e invierno (Conradi *et al.*, 2000; Guerra-García *et al.*, 2000), siendo capaz de reponer sus poblaciones con gran rapidez y pudiendo fluctuar el número de individuos de la población en periodos muy cortos de tiempo.

CONCLUSIONES

El presente estudio nos permite conocer las principales características biológicas de tres de las especies de caprélidos más abundantes del sur de la Península Ibérica, mostrando ciclos biológicos muy similares al estudiarlos bajo condiciones controladas en el laboratorio. Presentaron tasas de crecimiento rápidas, con maduración sexual temprana al alcanzar el mes de vida, reproducción continuada desde la maduración y aumento progresivo del número de juveniles emergidos con la longitud corporal de la hembra. Este patrón similar obtenido en el ciclo de vida de estas especies de caprélidos, permitiría el uso y la elección de aquellas especies que mejor se adecuaban para su cría y uso como alimento en acuicultura, facilitando, además, la selección de especies de tamaño adecuado para su uso como alimento y cultivándolas a temperaturas templadas para su mejor y más rápido crecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación (proyecto CGL2011-22474, con número de referencia 2011/707), cofinanciado con fondos FEDER, y por la Consejería de Innovación y Ciencia (proyecto P11-RNM-7041). Elena Baeza-Rojano disfrutó de una beca FPI del Ministerio de Ciencia e Innovación asociada al proyecto BES-2008-004520. Nuestro más sincero agradecimiento a Isabel Pacios, M. Pilar Cabezas, Juan José Díaz y Macarena Ros por su ayuda en la recolección de los individuos.

BIBLIOGRAFÍA

- AOKI, M., 1996. Precopulatory mate guarding behavior of caprellid amphipods observed in Amakusa, Kyushu, Japan. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 12: 71-78.
- 1999. Morphological characteristics of young, maternal care behaviour and microhabitat use by caprellid amphipods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 629-639.
- BAEZA-ROJANO, E., GUERRA-GARCÍA, J., CABEZAS, M., & PACIOS, I., 2011. Life history of *Caprella grandimana* (Crustacea: Amphipoda) reared under laboratory conditions. *Marine Biology Research*, 7: 85-92.
- CAINE, E., 1987. Potential effect of floating dock communities on a South Carolina estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 108: 83-91.
- 1991. Reproductive behavior and sexual dimorphism of a caprellid amphipod. *Journal of Crustacean Biology*, 11: 56-63.

- CONRADI, M., LÓPEZ-GONZÁLEZ, P. J., CERVERA, J. L. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 2000. Seasonality and spatial distribution of peracarids associated with the bryozoan *Bugula neritina* in Algeciras Bay, Spain. *Journal of Crustacean Biology*, 2: 334-349.
- COOK, E. J., WILLIS, K. J. & LOZANO-FERNANDEZ, M., 2007. Survivorship, growth and reproduction of the non-native *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiology*, 590: 55-64.
- FEDOTOV, P. A., 1991. Population and production biology of amphipod *Caprella mutica* in Posyet Bay, Sea of Japan. *Biologiya Morya*, 4: 53-60.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, V. & SÁNCHEZ-JEREZ, P., 2011. Effects of sea bass and sea bream farming (Western Mediterranean Sea) on peracarid crustacean assemblages. *Animal Biodiversity and conservation*, 34: 179-190.
- FIORENCIS, A., 1940. I Caprellidi del mare Adriatico presso Rovigno. *Thalassia*, 4: 1-34.
- GONZÁLEZ, A., GUERRA-GARCÍA, J. M., MAESTRE, M., RUIZ-TABARES, A., ESPINOSA, F., GORDILLO, I., SÁNCHEZ-MOYANO, J. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 2008. Community structure of caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) on seagrasses from southern Spain. *Helgoland Marine Research*, 62: 189-199.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., 2001. Habitat use of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa. *Ophelia*, 55: 27-38.
- GUERRA-GARCÍA, J. M. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 2001. Spatial distribution of Caprellidea (Crustacea: Amphipoda): a stress bioindicator in Ceuta (North Africa, Gibraltar area). P. S. Z. N.: *Marine Ecology*, 22: 357-367.
- GUERRA-GARCÍA, J. M. & TAKEUCHI, I., 2002. Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa, with the description of three species of *Caprella*, a key to the species of *Caprella*, and biogeographical. *Journal of Natural History*, 36: 675-713.
- GUERRA-GARCÍA, J. M. & TIERNO DE FIGUEROA, J. M., 2009. What do caprellids (Crustacea: Amphipoda) feed on? *Marine Biology*, 156: 1881-1890.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., CORZO, J., GARCÍA-ASENCIO, I. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 2000. Seasonal fluctuations of *Phitiscia marina* Slabber (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) in estuarine zone of southwest Spain. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47: 527-531.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., REDONDO-GÓMEZ, S., ESPINA, A. G., CASTILLO, J. M., LUQUE, T., GARCÍA-GÓMEZ, J. C. & FIGUEROA, M. E., 2006. *Caprella penantis* Leach, 1814 and *Caprella dilatata* Kroyer, 1843 (Crustacea: Amphipoda) from the Strait of Gibraltar: a molecular approach to explore intra and interspecific variation. *Marine Biology Research*, 2: 100-108.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., BAEZA-ROJANO, E., CABEZAS, M. P., PACIOS, I., DÍAZ-PAVÓN, J. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 2009a. Spatial patterns and seasonal fluctuations of the intertidal Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Tarifa Island, Southern Spain. *Zoologica Baetica*, 20: 59-71.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., SÁNCHEZ, J. & ROS, M., 2009b. Distributional and ecological patterns of caprellids (Crustacea: Amphipoda) associated with the seaweed *Stypocaulon scoparium* in the Iberian Peninsula. *Marine Biodiversity Records*, 2: 1-8.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., ROS, M., GORDILLO, I., CABEZAS, M. P., BAEZA-ROJANO, E., IZQUIERDO, D., CORZO, J., DOMÍNGUEZ, J. & VARONA, S., 2010. Distribution patterns of intertidal and shallow water caprellids associated with macroalgae along the Iberian Peninsula. *Zoologica Baetica*, 21: 101-129.
- GUERRA-GARCÍA, J. M., ROS, M., DUGO-COTA, A., BURGOS, V., FLORES-LEÓN, A. M., BAEZA-ROJANO, E., CABEZAS, M. P. & NÚÑEZ, J., 2011. Geographical expansion of the invader *Caprella scaura* (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) to the East Atlantic coast. *Marine Biology*, 158: 2617-2622.

- HARRISON, R., 1940. On the biology of the Caprellidae. Growth and moulting of *Pseudoprotella phasma* Montagu. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 124: 483-493.
- HOSONO, T., 2009. Effect of temperature on the duration of reproductive cycles of female *Caprella mutica* (Crustacea: Amphipoda) in the laboratory. *Marine Biodiversity Records*, 2: 1-6.
- JACOBUCCI, G. B., MORETTI, D., SILVA, E. M. & LEITE, F. P. P., 2002. Caprellid amphipods on *Sargassum cymosum* (Phaeophyta): depth distribution and population biology. *Nauplius*, 10: 27-36.
- JACOBUCCI, G. B., TANAKA, M. O. & LEITE, F. P. P., 2009. Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. *Aquatic Ecology*, 43: 1031-1040.
- KRAPP-SCHICKEL, T., 1993. Suborder Caprellidea. En: RUFFO, S. (editor). *The Amphipoda of the Mediterranean*. 13: 773-809. Mémoires de l'Institut Oceanographique. Monaco.
- KRÖYER, H., 1843. Beskrivelse af nogle arter og slægter af *Caprellina*: med indledende bemaerkinger om Laemodipoda og deres plads i systemet. *Naturhistorisk tidsskrift*, 4: 490-518, 585-616, Pls 6-8.
- LEWBEL, G., 1978. Dimorphism and intraspecific aggression, and their relationship to sex ratios in *Caprella gorgonia* Laubitz & Lewbel (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 33: 133-151.
- LIM, S. & ALEXANDER, C., 1986. Reproductive behaviour of the caprellid amphipod, *Caprella scaura typica*, Mayer 1890. *Marine Behaviour and Physiology*, 12: 217-230.
- MASUNARI, S. & TAKEUCHI, I., 2006. Redescription of *Caprella dilatata* Krøyer, 1843 (Caprellidae: Amphipoda: Crustacea) from Brazil, with note on its biogeographical distribution in South America. *Zootaxa*, 1298: 49-60.
- MCCAIG, J. C., 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. *United States National Museum Bulletin*, 278: 1-147.
- MCCAIG, J. C. & STEINBERG, J. E., 1970. "Amphipoda 1, Caprellidea 1. Family Caprellidae". En: Lano, G. A. y Warren, I. E. (eds), *Crustaceorum Catalogus*, 2: 1-78.
- O'BRIEN, F., 1975. *Caprella equilibra* Say, 1818, first report of its occurrence in Massachusetts and its association with the stomatopod *Squilla empusa* Say, 1818. *Crustaceana*, 29: 220-221.
- PEREIRA, S. G., LIMA, F. P., QUEIROZ, N. C., RIBEIRO, P. A. & SANTOS, A. M., 2006. Biogeographic patterns of intertidal macroinvertebrates and their association with macroalgae distribution along the Portuguese coast. *Hydrobiologia*, 555: 185-192.
- PINCZON DU SEL, G., BLANC, A. & DAGUZAN, J., 2000. The diet of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) during its life cycle in the Northern Bay of Biscay (France). *Aquatic Science*, 61: 167-178.
- RIERA, R., GUERRA-GARCÍA, J. M., BRITO, M. & NÚÑEZ, J., 2003. Estudio de los caprélidos de Lanzarote, islas Canarias (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea). *Vieraea*, 31: 157-166.
- SAINTE-MARIE, B., 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223: 189-227.
- SÁNCHEZ-MOYANO, J. E. & GARCÍA-GÓMEZ, J. C., 1998. The arthropod community, especially Crustacea, as a bioindicator in Algeciras Bay (Southern Spain) based on a spatial distribution. *Journal of Coastal Research*, 14: 1119-1133.
- SCONFETTI, R. & LUPARIA, P., 1995. Population ecology of the amphipod *Caprella equilibra* Say in a lagoon estuary (Northern Adriatic Sea, Italy). *P.S.Z.N.I: Marine Ecology*, 16: 1-11.

- STORERO, L. & GONZÁLEZ, R., 2008. Feeding habits of the seahorse *Hippocampus patagonicus* in San Antonio Bay (Patagonia, Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 1503-1508.
- TAKESHITA, F. & HENMI, Y., 2010. The effects of body size, ownership and sex-ratio on the precopulatory mate guarding of *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90: 275-279.
- TAKEUCHI, I., 1993. Is the Caprellidea a monophyletic group? *Journal of Natural History*, 27: 947-964.
- TAKEUCHI, I. & HINO, A., 1997. Community structure of caprellid amphipods (Crustacea) on seagrasses in Otsuchi Bay, Northeastern Japan, with reference to the association of *Caprella japonica* (Schurin) and *Phyllospadix iwatensis* Makino. *Fisheries Science*, 63:327-331.
- TAKEUCHI, I. & HIRANO, R., 1991. Growth and reproduction of *Caprella danilevskii* (Crustacea: Amphipoda) reared in the laboratory. *Marine Biology*, 110: 391-397.
- 1992. Growth and reproduction of the epifaunal amphipod *Caprella okadai* Arimoto (Crustacea : Amphipoda : Caprellidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 161: 201-212.
- THIEL, M., GUERRA-GARCÍA, J. M., LANCELLOTTI, D. A. & VÁSQUEZ, N., 2003. The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 297-312.
- UNDERWOOD, A. J., 1981. Techniques of analysis of variance in experimental biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, 19: 513-605.
- VÁZQUEZ-LUÍS, M., SÁNCHEZ-JEREZ, P. & BAYLE-SEMPERE, J., 2008. Changes in amphipod (Crustacea) assemblages associated with shallow-water algal habitats invaded by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 65: 416-426.
- WOODS, C. M. C., 2009. Caprellid amphipods: An overlooked marine finfish aquaculture resource? *Aquaculture*, 289: 199-211.