

Efecto del confinamiento en espacios reducidos sobre el crecimiento de juveniles de centollo, *Maja brachydactyla*, y su repercusión en la madurez

Effects of confinement in limited spaces on the growth of juvenile spider crabs, *Maja brachydactyla*, and the effect on maturity

Javier Alaminos¹

¹Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera (IFAPA), Centro Agua del Pino, Carretera Cartaya-Punta Umbría s/n, 21450 Cartaya, Huelva, España. fjavier.alaminos@juntadeandalucia.es

Abstract.- Juvenile spider crabs (*Maja brachydactyla*), 15 days old, were distributed individually among cells of three different size classes: small (P), medium (M) and large (G), in order to compare their growth. At the end of the experiment (135 days), there was major growth with a greater number of moultings, and higher growth rates in cells G than any other cell. At the time when statistically significant differences in growth were displayed, a constant relationship 'animal size / size of the cell' (TA /TC) was found for the P and M cells. This was equal to 0.521 ± 0.01 where TA = length of the carapace and TC = diagonal of the cell. Mortality was similar for all cell size classes and the number of moults per individual was significantly lower for the small cells. Moulting frequency in the period considered followed a normal distribution with a peak in May, which were 1.78 moults per individual. Subsequently, all animals were moved to the same type of cells (large cells), in order to verify whether their previous stay in confined spaces had any influence on the size at maturity. There were no statistically significant differences among the three original groups, confirming that the previous stay in small cells did not affect the size at maturity. The average age at which maturity was reached was 405 ± 38 days.

Key words: Culture, isolation, aquaculture, Crustacea, terminal moult

Resumen.- Juveniles de centollo (*Maja brachydactyla*) de 15 días de edad, se distribuyeron en igual número de ejemplares en celdillas individuales de tres tamaños distintos: pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G), para comparar el crecimiento. Al final del experimento (135 días), el crecimiento, número de mudas y la tasa de crecimiento fue mayor en los animales de las celdillas G, seguidos por las M y P. Se comprobó que en el momento en que se observan las diferencias estadísticamente significativas, la relación 'tamaño del animal / tamaño de la celdilla' (TA /TC) es constante en las celdillas P y M, e igual a $0,521 \pm 0,01$, si TA = longitud del caparazón y TC = diagonal de la celdilla. La mortalidad fue similar en cada tratamiento, mientras que el número de mudas por individuo fue significativamente menor en las celdillas pequeñas. La frecuencia de mudas en el período considerado, siguió una distribución normal, con un máximo en el mes de mayo, de 1,78 mudas por individuo promedio. En una segunda fase del experimento, se trasladaron todos los animales a las celdillas grandes para comprobar si la permanencia previa en espacios reducidos ejerce alguna influencia sobre el tamaño del individuo en la madurez. Al final no hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tres grupos de procedencia, confirmándose que el permanecer en celdillas reducidas no influye sobre el tamaño final del animal. La edad media a la que alcanzaron la madurez fue de 405 ± 38 días.

Palabras clave: Cultivo, aislamiento, acuicultura, Crustacea, muda terminal

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones naturales de centollo, *Maja brachydactyla* (Balss, 1922) (Crustacea: Decapoda: Majidae), se extienden por la costa Este del Océano Atlántico, desde el Mar del Norte hasta el Golfo de Guinea, y por el Mar Mediterráneo (Ingle 1980, Kergariou 1984,

Le Foll 1993). Hasta hace poco se consideraba una sola especie, denominada *Maja squinado* (Herbst, 1788), pero estudios recientes (Neumann 1998) han puesto de manifiesto que la distancia genética entre las poblaciones atlánticas y mediterráneas son suficientes para

considerarlas especies distintas. Las poblaciones mediterráneas han conservado el nombre original de *M. squinado*, mientras que las atlánticas han sido reconocidas como *M. brachydactyla*. Esta última es la que se considera en este estudio.

Los crustáceos son animales que se caracterizan por poseer un caparazón duro que protege al animal de depredadores y otros agentes externos, pero que les impide el libre crecimiento. Por ello, para crecer, el animal debe desprenderse de su antiguo caparazón y fabricar otro mayor que le permita aumentar de tamaño durante el período de intermuda, que es el período que transcurre entre dos mudas consecutivas. En los májidos, esta alternancia entre mudas e intermudas cesa al alcanzar la madurez sexual, debido a una irreversible degeneración del órgano 'Y', productor de ecdisina, hormona que regula el proceso de la muda (Carlisle 1957). Esto significa que a partir de la última muda, denominada 'muda terminal', el animal adquiere su tamaño máximo y deja de crecer. Según Sampedro *et al.* (1999), esta muda terminal ocurre cuando los individuos, tanto machos como hembras, alcanzan un tamaño entre 114 y 164 mm.

El centollo atlántico es una especie muy apreciada en España desde un punto de vista gastronómico y alcanza un elevado precio en el mercado (Sampedro *et al.* 2003). En Galicia, principal región española productora de centollos, más del 90% de los recursos pesqueros de esta especie proceden de la pesca extractiva, causando su sobreexplotación (Freire *et al.* 2002), y en Asturias, la disminución de otras especies marisqueras, está provocando una presión creciente del sector para aumentar las capturas de centollos (García-Flores & Fernández-Rueda 2003). Si además, se considera que el centollo posee un alto grado de adaptación a las condiciones de cautividad, una alta tasa de fecundidad y un rápido crecimiento (Iglesias *et al.* 2002, Alaminos & Domingues 2007), se puede identificar esta especie con un alto potencial para la acuicultura. Sin embargo, aunque existen diversos estudios sobre su biología y comportamiento reproductor en el medio natural (Corgos *et al.* 2005, Bernárdez *et al.* 2000, García-Flores & Fernández-Rueda 2000, Corgos *et al.* 2007), aún no ha sido suficientemente estudiado su crecimiento en cautividad (Drach 1939, González-Gurriarán *et al.* 1995, Iglesias *et al.* 2002, Sánchez *et al.* 2007).

La densidad de cultivo es un factor importante en acuicultura y, por ello, uno de los más estudiados (Forsythe *et al.* 2002, Iglesias *et al.* 2002, Domingues *et al.* 2003). Aumentando la densidad se puede maximizar el

rendimiento en un mínimo espacio, manteniendo altas tasas de crecimiento. Sin embargo, el hacinamiento puede tener importantes efectos negativos sobre el crecimiento, por causa del estrés (Sumpter 1993), así como también puede tener efectos colaterales importantes por alteraciones en el comportamiento de los animales (Boal *et al.* 1999). Se pueden incrementar así las tendencias caníbales en animales como el centollo, que desarrollan este comportamiento en cautividad (Domingues & Alaminos 2008). El cultivo en aislamiento eliminaría ambos problemas, pero el tamaño del tanque, el aislamiento y el tiempo de retención afectan al crecimiento de los crustáceos (Wilber & Wilber 1989, González-Gurriarán *et al.* 1998). En consecuencia, la determinación del efecto del tamaño del tanque sobre el crecimiento de juveniles de *Maja brachydactyla*, es un factor importante en los cultivos individuales de esta especie y la optimización del crecimiento en celdillas aisladas puede ser determinante para la viabilidad de su cultivo industrial. El cultivo individual y aislado permite además disponer de datos individualizados para cada animal, lo que refuerza los resultados y las conclusiones finales.

Domingues & Alaminos (2008) estudiaron la relación entre el canibalismo y la densidad de cultivo y establecieron que el $57,9 \pm 13,3\%$ de los individuos muertos durante el experimento presentaron signos de canibalismo.

El cultivo en celdillas individuales fue ya estudiado por Alaminos & Domingues 2007, para evitar el canibalismo, obteniéndose buenos resultados, por lo que siguiendo en esta línea, se planteó un nuevo trabajo para determinar: 1) si el tamaño del espacio de confinamiento tiene efectos sobre el crecimiento de juveniles de centollo y 2) comprobar si este efecto se mantiene en el tiempo e influye sobre el tamaño del individuo en la madurez, tras la muda terminal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se emplearon centollos procedentes de puestas de hembras silvestres ovígeras, capturadas en el medio natural (costa atlántica marroquí) y mantenidos en cautiverio en las instalaciones de Centro IFAPA 'Agua del Pino'. Tras un período de adaptación en tanques de 1 x 1 x 0,5 m y alimentadas con mejillón fresco (*Mytilus* sp.), se produjeron puestas espontáneas que se recogieron con un salabre de malla fina y se trasladaron a tanques larvarios circulares de 80 cm de diámetro y 30 cm de profundidad. Cada puesta se depositó individualmente en un tanque, manteniéndose aislada de las demás. Las

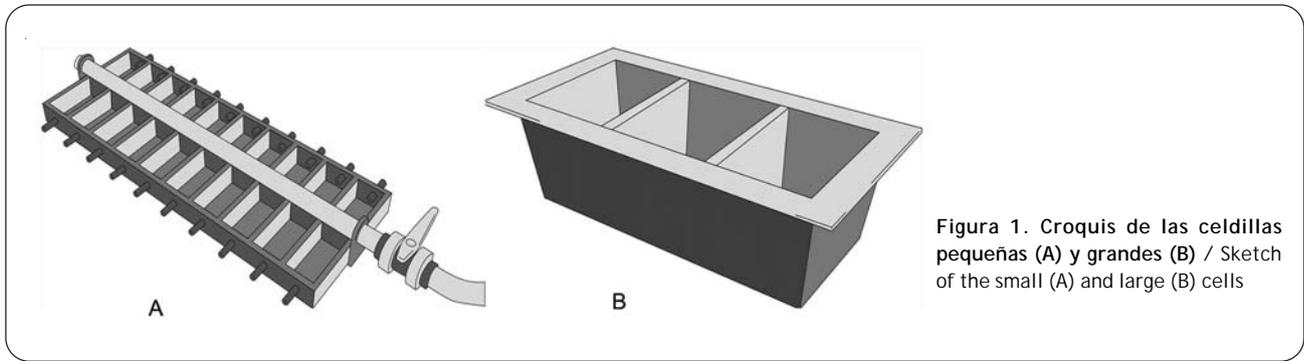


Figura 1. Croquis de las celdillas pequeñas (A) y grandes (B) / Sketch of the small (A) and large (B) cells

larvas se alimentaron con nauplios de *Artemia* sp. enriquecidos con SELCO® y los juveniles resultantes tras la metamorfosis, se alimentaron con pienso comercial para langostinos (Taiwán Hung Kuo Industrial Co., Ltd.). De una de estas puestas, se tomaron 150 individuos de 15 días de edad y pesos comprendidos entre 6 y 10 mg y se formaron tres grupos de 50 individuos cada uno. Cada grupo se depositó en celdillas individuales de tres tamaños distintos: pequeñas (6 x 8 cm), medianas (12 x 16 cm) y grandes (35 x 27 cm), iniciándose el experimento a mediados de febrero de 2008.

Las celdillas pequeñas (P) y medianas (M) se fabricaron con láminas de PVC gris, que formaban pequeñas celdillas dispuestas en dos filas de 10 y 5 compartimentos cada una. El agua de renovación se proporcionaba a través de un conducto de PVC, con dos taladros, situados a izquierda y derecha, a la altura de cada par de celdillas (Fig. 1A). Las celdillas grandes (G) eran bandejas de poliéster, con su interior pintado en negro y dos láminas de PVC gris, de separación transversal, que la dividían en tres compartimentos independientes (Fig. 1B). Las láminas de separación estaban provistas de orificios para la libre circulación de agua. No se empleó aireación forzada por estimarse que la alta tasa de renovación de agua era suficiente.

El régimen de cultivo fue en circuito abierto, con período de renovación inferior a 4 h, utilizando agua de mar filtrada y esterilizada con luz ultravioleta. La temperatura osciló en $20 \pm 2^\circ\text{C}$ y la salinidad se mantuvo en 35 ups. El fotoperiodo natural fue según las condiciones de invierno-primavera (marzo-junio) en latitudes medias templadas del Sur de Europa (España), donde se ubica Centro IFAPA ‘Agua del Pino’ ($37^\circ13'N$ y $7^\circ5'O$).

Diariamente los centollos se alimentaron con mejillón fresco (*Mytilus* sp.) trozado y desprovisto de branquias,

proporcionado a saciedad y en una sola toma al día. Cada mañana se eliminaban los restos de comida del día anterior y se administraba la ración fresca correspondiente. Al mismo tiempo se registraba la mortalidad y existencia de mudas y cada 15 días se tomaban datos biométricos individuales (peso y longitud del caparazón) a cada uno de los animales. Los pesos se registraron con una balanza de precisión de tres decimales (COBOS CB Complet®, Japón) depositando previamente al animal sobre un papel absorbente para eliminar el exceso de agua, y la longitud del caparazón se midió empleando una lupa binocular NIKON SMZ 800, provista de un software para medir tamaños pequeños; un proyector de perfiles NIKON 6C-2, para cuando el tamaño de los animales superó la amplitud de campo de la lupa. Cuando los animales adquirieron un tamaño suficiente para soportar la agresividad del calibre, se empleó un calibre electrónico MITUTOYO Absolute coolant proof IP66®, de 2 decimales. La longitud del caparazón se definió como la distancia en línea recta entre el vértice de la V que forman las dos espinas frontales y un punto situado entre las dos protuberancias traseras que se forman en el plegamiento del abdomen sobre el cefalotórax.

Las tasas de crecimiento instantáneas, se calcularon aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{TCE} = (\% \text{PT o LC día}^{-1}) = \left(\frac{\text{Ln}p2 - \text{Ln}p1}{t} \right) 100$$

Donde: TCE: tasa de crecimiento específico, expresada como el porcentaje de incremento diario en peso o longitud del caparazón; Ln $p2$: logaritmo neperiano del peso o longitud del caparazón final; Ln $p1$: logaritmo neperiano del peso o longitud del caparazón (LC) inicial y t representa el tiempo transcurrido entre los momentos inicial y final, en días.

Las diferencias en el crecimiento se analizaron aplicando el test ANDEVA de medidas repetidas de una vía (Zar 1984), para lo que previamente se comprobó que todos los datos cumplían los requisitos de normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov) y homoscedasticidad (test de Levene). Las comparaciones múltiples se realizaron aplicando el test de Tukey y las dobles mediante la *t* de Student. El nivel de significancia fue en todos los casos $P < 0,05$

Los pesos y LC intermedios entre dos muestreos consecutivos se estimaron partiendo de las tasas de crecimiento correspondientes al día de muestreo más cercano al que se deseaba estimar, aplicando la siguiente fórmula:

$$M_E = M_R \cdot e^{TC \cdot d/100}$$

Siendo, M_E : Medida estimada (peso o longitud del caparazón); M_R : medida real en el día más cercano al que queremos estimar; e : número *e* (base de logaritmos neperianos); TC: tasa de crecimiento a día de muestreo real; d : días transcurridos entre la medida real y la que queremos estimar (este parámetro admite un signo + ó - según lo estimado después o antes de la medida real).

Para comparar la estacionalidad de la intermuda (*i.e.*, a qué meses corresponden menores amplitudes de intermudas) el criterio considerado fue asignar el periodo de intermuda en su totalidad al mes de la segunda muda.

La segunda fase del experimento, tenía como objetivo comprobar si el efecto del espacio reducido se mantenía en el tiempo y se veía reflejado en el tamaño que alcanza el individuo en la madurez, tras la muda terminal, y a fin de potenciar este efecto los animales se mantuvieron en sus celdillas correspondientes hasta los 230 días de edad. Durante este tiempo añadido se continuaron tomando datos sobre mudas y mortalidad. El método de cultivo y las condiciones de trabajo fueron las mismas que en la primera fase ($T = 20 \pm 2^\circ\text{C}$, alimentación mejillón fresco, control diario de mudas y mortalidad y determinación del peso y longitud del caparazón cada 15 días) manteniendo estas condiciones hasta que el último de los centollos alcanzó la madurez, tras realizar la muda terminal. El reconocimiento de esta última muda es palpable en las hembras, pues tras ella, el abdomen es notoriamente más redondeado y abombado para recoger las puestas, encontrándose incluso hembras ovígeras tras la muda terminal permaneciendo aún en aislamiento, es decir, sin contacto con macho alguno. En los machos la muda terminal es menos notoria, aunque cambia la proporción entre los artejos del primer par de patas, en el que el

segmento distal (pinza) se hace notoriamente mayor que los demás artejos y el abdomen más estrecho y alargado.

RESULTADOS

En la figura 2, se muestra la evolución del peso y la LC, durante 135 días de duración de la primera fase del experimento. Partiendo de unos pesos iniciales de $0,007 \pm 0,001$ g, sin diferencias estadísticamente significativas entre los tres grupos ($F_{2,147} = 1,0, P > 0,05$), el crecimiento fue completamente indiferenciable hasta los 60 días de cultivo (Fig. 2A). A los 75 días (siguiente muestreo) se manifiestan las primeras diferencias entre los tres grupos de celdillas, siendo estadísticamente significativas ($F_{2,99} = 3,1, P < 0,05$) entre las celdillas P y G, con menor crecimiento en las P. Con 90 días de cultivo, se manifiestan las diferencias estadísticamente significativas entre las celdillas M y G ($F_{2,93} = 14,4 P < 0,05$), siendo el crecimiento menor en las M, y a los 105 días, las diferencias estadísticamente significativas fueron entre las P y M ($F_{2,92} = 14,2, P < 0,05$), siendo menor el crecimiento en las P. Estas diferencias estadísticamente significativas se mantuvieron hasta el final del experimento (135 días) en el que se alcanzaron pesos de $1,489 \pm 0,9$ g, $2,321 \pm 1,0$ g y $3,681 \pm 1,5$ g en celdillas P, M y G respectivamente (Fig. 2A). Las tasas de crecimiento en cada celdilla (P, M y G), fueron respectivamente de $3,7 \pm 0,5$ % Pd⁻¹, $4,3 \pm 0,4$ % Pd⁻¹ y $4,6 \pm 0,4$ % Pd⁻¹, igualmente con diferencias estadísticamente significativas entre ellas.

En cuanto a la longitud del caparazón (Fig. 2B), los resultados son similares aunque se manifiestan con distinta cadencia. A los 90 días de cultivo las diferencias son estadísticamente significativas ($F_{2,96} = 7,7, P < 0,05$) entre las celdillas P y G. Con 105 días de cultivo, las diferencias estadísticamente significativas fueron entre las P y M ($F_{2,92} = 12,7, P < 0,05$) y a los 120 días fueron entre las M y G ($F_{2,91} = 18,1, P < 0,05$). Al final del experimento la LC alcanzada en cada tipo de celdilla (P, M y G), fue respectivamente de $16,6 \pm 3,9$ mm, $19,8 \pm 3,4$ mm y $23,0 \pm 3,7$ mm y las tasas de crecimiento de $1,35 \pm 0,2$ % LCd⁻¹, $1,57 \pm 0,2$ % LCd⁻¹ y $1,65 \pm 0,2$ % LCd⁻¹, manteniéndose las diferencias estadísticamente significativas.

Por otra parte, se estudió la relación 'tamaño del animal (TA) / tamaño de la celdilla (TC)' resultando ser que este cociente adquiere el mismo valor en las celdillas P y M, en el momento inmediatamente anterior a que se manifiesten las diferencias estadísticamente significativas en cada tipo de celdillas, es decir día 75 en las celdillas P y día 105 en las celdillas M. Además, si TA se representa

Figura 2. Evolución del crecimiento en peso (A) y longitud del caparazón (B) de juveniles de centollo en cada tipo de celdilla (P: pequeña, M: mediana, G: grande), durante los 135 primeros días de experimentación (primera fase). Barras indican la desviación estándar / Evolution of the growth in weight (A) and carapace length (B) of juvenile spider crabs in each cell type (P: small, M: medium, G: large) during the first 135 days of the experiment (first phase). Bars indicate standard deviation

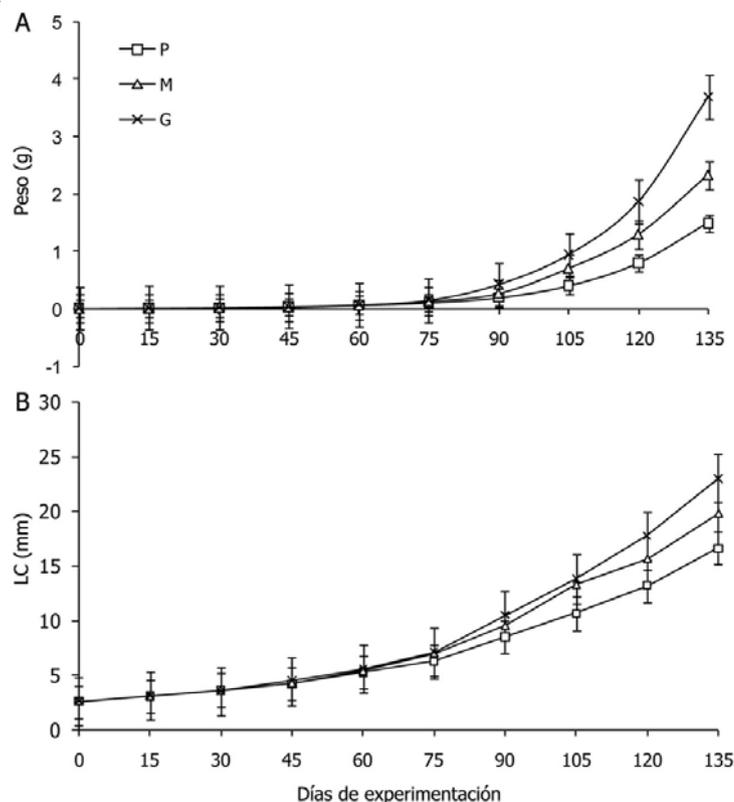


Tabla 1. Relación 'tamaño del animal / tamaño de la celdilla'. Se comparan entre si las celdillas P y M en los momentos correspondientes a los 75 y 105 días de experimento. El tamaño del animal viene expresado por la longitud del caparazón (LC) y peso (P) y el tamaño de la celdilla por sus tres parámetros lineales (D: diagonal, L: lado mayor y l: lado menor) / Relationship 'animal size / cell size'. It compares P and M cells, corresponding to 75 and 105 days of experimentation. The size of the animal is given by the carapace length (LC) and weight (P) and cell size by three linear parameters (D: diagonal, L: larger side and l: short side)

	Celdilla (día)	LC/D	Media	LC/L	Media	LC/l	Media
Longitud caparazón	P (75)	0,06445 ± 0,1	0,06455 ± 0,1	0,08057 ± 0,2	0,08068 ± 0,2	0,10742 ± 0,2	0,10758 ± 0,2
	M (105)	0,06465 ± 0,1		0,080811 ± 0,2		0,10775 ± 0,2	
Peso	P (75)	0,0066 ± 0*	0,0067 ± 0*	0,0083 ± 0*	0,0083 ± 0*	0,0110 ± 0*	0,0111 ± 0*
	M (105)	0,0067 ± 0*		0,0084 ± 0*		0,0112 ± 0*	

* Desviación estándar < 0,001

por la longitud del caparazón y TC por cualquiera de los tres parámetros lineales de la celdilla (diagonal, lado mayor o lado menor), la igualdad de ambos cocientes se muestra estadísticamente significativa, con un grado de significación de $P = 0,953$ (Colas=2; Tipo=Distinta varianza). Siendo, en cada caso: $LC/D = 0,0645 \pm 0,1$; $LC/L = 0,0807 \pm 0,2$; $LC/l = 0,1076 \pm 0,2$ (Tabla 1).

Sin embargo, esto no ocurre si el tamaño de la celdilla lo expresamos como su superficie. En este caso, el cociente LC/S es distinto en cada tipo de celdillas, adquiriendo valores de $0,00134 \pm 0,00028$ en las celdillas P y de $0,00067 \pm 0,00014$ en las M, que son estadísticamente diferentes (Colas = 2; Tipo=Distinta varianza; $P < 0,05$).

El peso sigue un patrón similar a la LC (Tabla 1), aunque en este caso el estadístico *P*, adquiere un valor de $P = 0,941$ (Colas = 2; Tipo = Distinta varianza), menor que el correspondiente a la LC ($P = 0,953$), lo que indica menor igualdad en los cocientes. Los valores medios para cada parámetro, en este caso del peso son: $P/D = 0,0067 \pm 0,004$; $P/L = 0,0083 \pm 0,005$; $P/I = 0,0111 \pm 0,006$.

De igual manera, la superficie de la celdilla se comporta de manera diferente a los tres parámetros lineales. En las celdillas pequeñas el $P/S = 0,0014 \pm 0,0008$ y en las medianas $P/S = 0,0007 \pm 0,0004$, cuyos valores son estadísticamente muy diferentes ($P < 0,00001$).

En cada tipo de celdillas la supervivencia fue similar, del 68%, 70% y 72%, respectivamente para las celdillas P, M y G. El número medio de mudas significativamente fue menor ($F_{2,546} = 4,6$, $P < 0,05$) en las celdillas P ($5,2 \pm 0,9$ mudas por individuo) que en las M y G ($5,8 \pm 0,7$ y $5,8 \pm 1,1$ mudas por individuo). En concordancia con lo anterior, el intervalo medio de intermudas, definido como el número medio de días transcurridos entre dos mudas consecutivas, fue en cada caso de $18,4 \pm 5,2$ días, $17,7 \pm 5,8$ días y $15,6 \pm 5,7$ días para las celdillas P, M y G respectivamente, diferenciándose significativamente las celdillas G y P ($F_{2,446} = 5,1$, $P < 0,05$), pero no así las M con ninguna de las otras dos.

La estacionalidad de la muda se representa en tanto por ciento, corregida con el factor de supervivencia, dado que el número de animales vivos también influye sobre el

número de mudas posibles. Se observó el número de mudas por meses que siguió una distribución normal (Fig. 3), con un pico en el mes de mayo, en el que se produjeron 169 mudas para un total de 95 animales vivos (1,78 mudas por individuo), seguido por el mes de abril (1,62 mudas por individuo) y junio (1,59 mudas por individuo). Este pico en el mes de mayo se confirma, con las tasas de crecimiento, que progresivamente aumentaron hasta alcanzar un máximo en ese mes ($5,7 \pm 1,7\%Pd^{-1}$ y $2,1 \pm 0,7\%LCd^{-1}$), para luego decrecer. La tendencia ocurre tanto en peso como en longitud del caparazón (Tabla 2).

Durante estos siete meses, el número de días de intermuda fue muy variable y osciló entre extremos muy amplios, de dos a 66 días, con una media de $20,3 \pm 8,6$ días. Sin embargo, estos casos extremos fueron muy aislados y casi el 90% de las intermudas tuvo una duración de 10 a 35 días, con un período medio de intermuda de $19,7 \pm 6,1$ días. Asimismo, las frecuencias que más se repitieron (57,7% de los casos) se agruparon en un estrecho margen comprendido entre 14 y 21 días, con una media de $17,1 \pm 2,3$ días (Fig. 4).

La segunda fase del experimento se inició en agosto, a los 7 meses y medio de edad de los centollos, mediante su traslado a las celdillas grandes. Los pesos en ese momento fueron de $26,84 \pm 10,8$ g, $33,28 \pm 10,8$ g y $43,92 \pm 10,6$ g, respectivamente para los individuos de las celdillas P, M y G y las LC de $46,0 \pm 7,3$ mm, $50,3 \pm 6,8$ mm y $55,8 \pm 5,2$ mm. A los 225 días (485 días de edad de los animales),

Tabla 2. Evolución mensual (de marzo a julio) de los promedios (X) y desviaciones estándar (DE) de las tasas de crecimiento en peso (g) y longitud del caparazón (mm) / Monthly evolution (from March to July) of the mean (X) and standard deviations (DE), rates of growth in weight (g) and carapace length (mm)

		Peso					Longitud del caparazón				
		mar	abr	may	jun	jul	mar	abr	may	jun	jul
P	X	3,5	2,9	4,9	4,4	4,3	0,8	1,4	1,8	1,6	1,5
	DE	2,3	1,8	1,5	1,8	1,7	0,8	0,6	0,6	0,7	0,6
M	X	2,3	4,9	6,0	4,4	3,1	1,0	1,7	2,1	1,7	1,0
	DE	2,4	1,9	1,5	1,2	1,3	0,8	0,9	0,8	0,5	0,5
G	X	3,3	5,1	6,4	4,3	2,7	1,4	1,6	2,4	1,6	1,0
	DE	2,1	2,3	2,1	1,1	1,3	0,8	1,1	0,8	0,5	0,6
		Totales									
X		3,0	4,2	5,7	4,4	3,3	1,0	1,6	2,1	1,6	1,1
DE		2,3	2,2	1,7	1,4	1,5	0,8	0,9	0,7	0,6	0,6

finalizó el experimento, cuando todos los centollos completaron la muda terminal. Los pesos alcanzados en ese momento fueron de $575,2 \pm 128,1$ g, $652,3 \pm 140,8$ g y $541,3 \pm 168,1$ g para los centollos con histórico de confinamiento en celdillas P, M y G respectivamente (Fig. 5A) y las longitudes del caparazón de $126,4 \pm 8,6$ mm, $130,4 \pm 9,5$ mm y $121,7 \pm 11,7$ mm (Fig. 5B), sin diferencias estadísticas significativas ($F_{2,46} = 1,8$, $P > 0,05$) que se detectaron en la primera fase (Figs. 5A y 5B).

Estos pesos y longitudes del caparazón que se alcanzaron finalmente, entorno a los 600 g de peso y 126

mm de LC, son tallas consideradas pequeñas según el Reglamento (CEE) 3094/86¹. Solo en un caso se superó los 1.000 gr de peso y 140 mm de longitud del caparazón, mientras que el 28% no llegó a alcanzar la talla mínima (120 mm).

La muda terminal la realizaron a los $401,9 \pm 39,8$ días, $414,0 \pm 35,2$ días y $390,2 \pm 40,0$ días (procedencia, celdillas P, M y G), sin que existan diferencias estadísticamente significativas entre ellas ($F_{2,44} = 1,6$, $P > 0,05$), resultando finalmente que, en nuestras condiciones, los animales alcanzaron la madurez sexual a los 405 ± 38 días de edad.

Figura 3. Distribución mensual de las mudas registradas en cada tipo de celdillas, en función del número de animales que permanecían vivos. Barras indican la desviación estándar / Monthly distribution of moults recorded in each cell type, in relation to the number of animals remaining alive. Bars indicate standard deviations

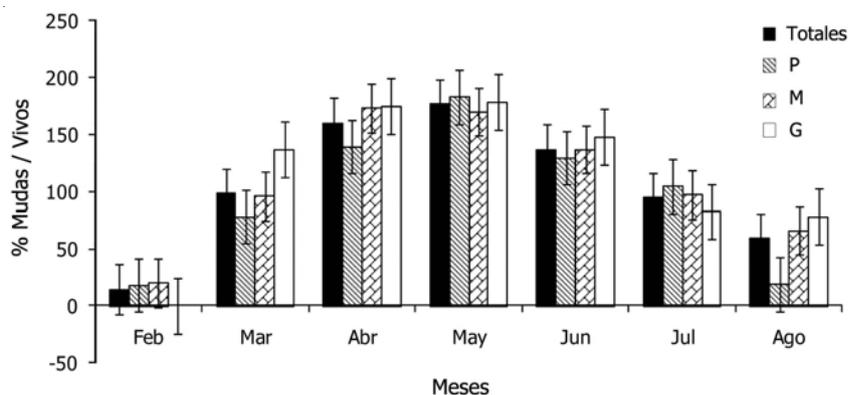
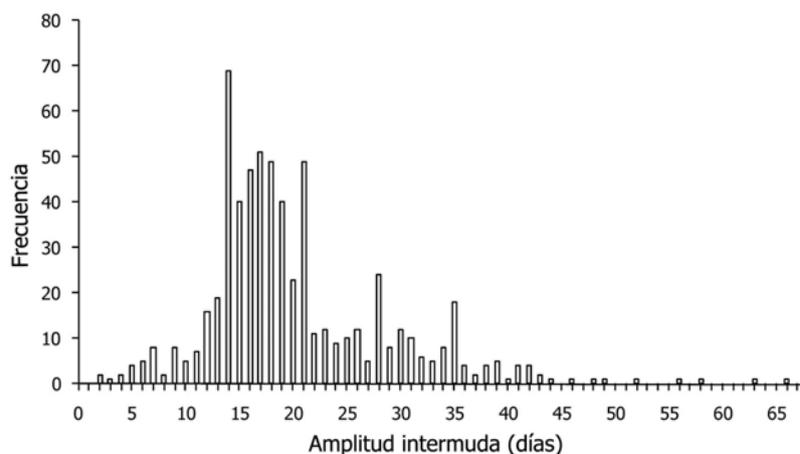


Figura 4. Frecuencia de repetición de la amplitud de la intermuda (tiempo transcurrido entre dos mudas consecutivas) / Repetition frequency of the amplitude of the intermoult (time between two successive moults)



¹Reglamento (CEE) N° 3094/86 del Consejo de 7 de octubre de 1986, por el que se establecen determinadas medidas técnicas de conservación de los recursos pesqueros <<http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CELEX:31986R3094:ES:HTML>>

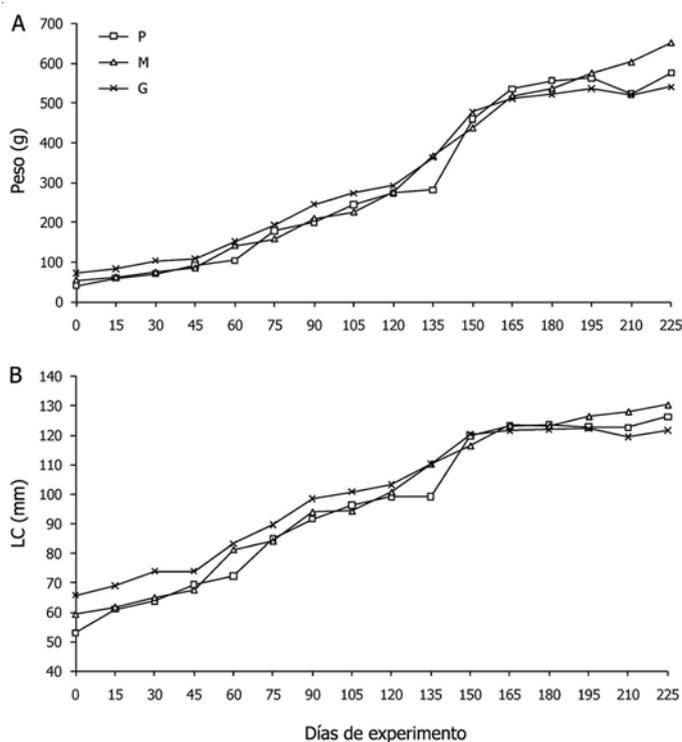


Figura 5. Evolución del crecimiento en peso (A) y longitud del caparazón (B) de juveniles de centollo con histórico de confinamiento en distintas celdillas (P, M y G), después de ser trasladados a celdillas grandes (segunda fase del experimento). Barras indican la desviación estándar / Evolution of the growth in weight (A) and carapace length (B) of juvenile spider crabs initially confined in different cells (P, M and G), after all animals were moved to the large cells (second phase of the experiment). Bars indicate standard deviation

Los datos biométricos relacionados con la muda terminal, se muestran en la Tabla 3. El peso medio para cada grupo de centollos inmediatamente antes de la muda terminal fue respectivamente de $250,89 \pm 76,6$ g (celdillas P), $268,36 \pm 73,4$ g (celdillas M) y $232,17 \pm 79,0$ g (celdillas G), siendo la media de $253,9 \pm 75,5$ g, e inmediatamente después alcanzaron pesos de $523,42 \pm 169,6$ g, $580,44 \pm 144,1$ g y $487,79 \pm 152,8$ g, respectivamente y una media de $540,8 \pm 154,1$ g; más del doble del peso antes de la muda (113%). La longitud del caparazón siguió un comportamiento similar. Antes de la muda terminal, la LC en cada grupo fue de $95,7 \pm 9,6$ mm, $98,9 \pm 8,5$ mm y $93,9 \pm 10,9$ mm (celdillas P, M y G), siendo la media para el conjunto de $96,7 \pm 9,5$ mm y tras ella aumentó hasta $127,0 \pm 12,7$ mm, $199,5 \pm 9,6$ mm y $122,9 \pm 12,3$ mm, respectivamente, siendo la media de $127,0 \pm 11,2$ mm. En su conjunto, el incremento ocurrido tras la muda terminal, estuvo en torno a un 33% de la LC inicial.

La muda terminal presentó un patrón estacional (Fig. 6) ocurriendo la mayoría en los meses fríos, de diciembre a marzo, en los que se realizaron el 86% de todas las mudas terminales. Destacó el mes de febrero, con el 50% de estas mudas terminales.

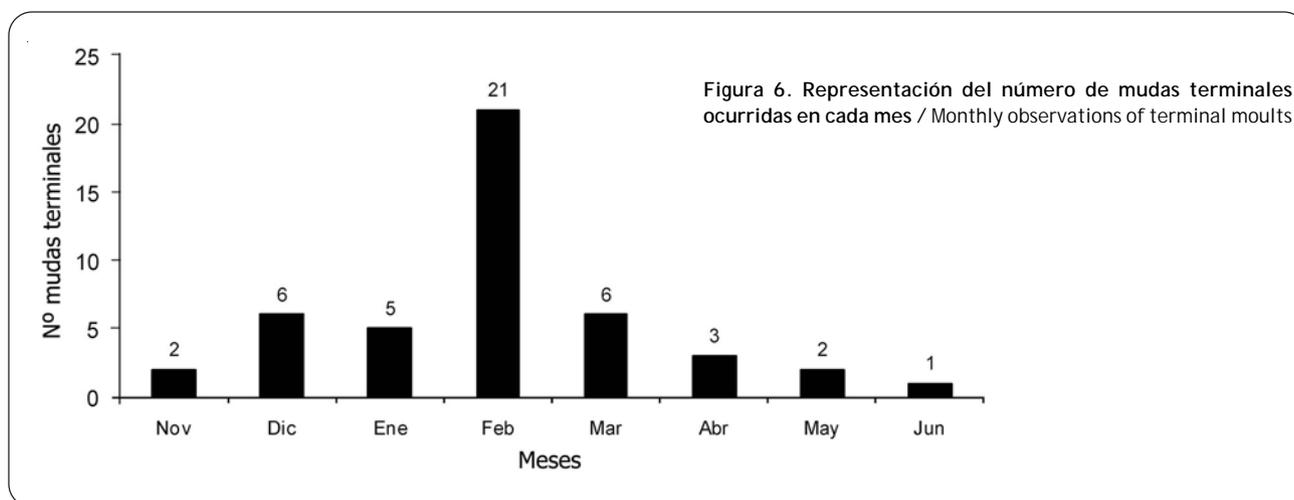
DISCUSIÓN

La disponibilidad de espacio puede ser uno de los factores limitantes para el desarrollo industrial de la acuicultura y uno de los medios para superarla es aumentar la densidad de animales en el cultivo. Domingues & Alaminos (2008), establecieron una densidad óptima de 11 centollos m^{-2} para juveniles en torno a dos meses de edad, lo que se considera una densidad baja para un cultivo a gran escala. Una manera de aumentar esta densidad, pero evitando los problemas que causa una alta masificación (Sumpter 1993, Boal *et al.* 1999), sería aislar a los animales en celdillas individuales.

Los resultados de este trabajo y experimento son alentadores. Por un lado durante la primera fase se han obtenido tasas de crecimiento muy satisfactorias, de $4,6 \pm 0,4\%Pd^{-1}$, similares a las obtenidas por Alaminos & Domingues (2007), cuyas tasas de crecimiento fueron de $4,0 \pm 0,7\%Pd^{-1}$, empleando las mismas condiciones de cultivo y alimentación de mejillón fresco y, por otro, la supervivencia en torno al 70%, también es bastante aceptable si consideramos que una gran parte del restante 30% de mortalidad, puede haber sido inducido por el intenso manejo al que fueron sometidos animales tan

Tabla 3. Datos biométricos (media \pm desviación estándar) relacionados con la muda terminal. UPI: última intermuda (días), PA: peso antes de la muda terminal, PD: peso después de la muda terminal, Incr.: % de incremento, TC: tasa de crecimiento puntual tras la muda terminal, LCA: longitud del caparazón antes de la muda terminal, LCD: longitud del caparazón después de la muda terminal / Biometric data (mean \pm standard deviation) related to the terminal moult. UPI: last intermoult (days), PA: weight before the terminal moult, PD: weight after the terminal moult, Incr.: % increase, TC: instant growth rate after the terminal moult, LCA: carapace length before the terminal moult, LCD: carapace length after terminal moult

	Histórico P	Histórico M	Histórico G	Totales
Edad (d)	401,9 \pm 39,8	406,1 \pm 42,4	377,7 \pm 48,7	396,6 \pm 38,0
UPI (d)	60,4 \pm 12,0	66,3 \pm 9,9	69,8 \pm 16,4	66,2 \pm 12,7
PA (g)	250,9 \pm 76,6	244,8 \pm 95,7	210,3 \pm 92,0	232,6 \pm 90,5
PD (g)	523,4 \pm 169,6	530,49 \pm 191,5	445,0 \pm 179,5	498,0 \pm 183,7
Incr. en peso (%)	110 \pm 31	121 \pm 19	117 \pm 23	117,9 \pm 22,6
TC (%Pd-1)	73,0 \pm 18,0	78,9 \pm 8,7	76,8 \pm 11,8	77,3 \pm 11,5
LCA (mm)	95,7 \pm 9,6	98,8 \pm 8,5	93,9 \pm 10,9	96,77 \pm 9,5
LCD (mm)	127,0 \pm 12,7	129,5 \pm 9,6	122,9 \pm 12,3	127,0 \pm 11,2
Incr. en LC (%)	33 \pm 4	31 \pm 3	31 \pm 5	31,5 \pm 4
TC (%LCd-1)	28,3 \pm 3,3	27,1 \pm 2,2	27,1 \pm 3,8	27,3 \pm 3,0



pequeños, durante los reiterados procesos de pesado y medida del caparazón. Según Iglesias *et al.* (2002), los efectos de la manipulación sobre el crecimiento y supervivencia de juveniles de centollo, son muy considerables durante los primeros estadios del ciclo de vida.

Sánchez *et al.* (2007), estudiando el crecimiento con distintas dietas obtuvieron centollos de 10,8 mm de LC a

los 125 días de edad, con la mejor de ellas (cangrejo) y refieren un período de intermudas entre 20 y 40 días para juveniles de dos a seis meses de edad. Nosotros, en el muestreo correspondiente a los 105 días de cultivo, cuando los animales contaban con 130 días de edad, se obtuvieron centollos de 10,7 mm en celdillas pequeñas y 13,8 mm en celdillas grandes.

Estos resultados mejoran los obtenidos por Sánchez

et al. (2007), por lo que se puede concluir que la utilización de celdillas individuales, es una técnica aceptable para el cultivo de juveniles de centollo.

Predecir el momento en que el tamaño de la celdilla tiene influencias sobre el crecimiento, puede ser importante para la gestión industrial del cultivo, dado que permitiría anticiparse a sus efectos y actuar en consecuencia. A tal fin, se ha estudiado cómo es la relación ‘tamaño de animal / tamaño de la celdilla’ (TA/TC), desde diversos puntos de vista, refiriendo el tamaño del animal tanto a su peso como a la longitud del caparazón y el tamaño de la celdilla, representado por sus cuatro parámetros dimensionales: Diagonal (D), lado mayor (L), lado menor (I) y superficie (S). La comparación se realizó entre las celdillas pequeñas y medianas en los momentos de muestreo, detectándose que justo en el muestreo inmediatamente anterior a cuando se manifiestan las diferencias estadísticamente significativas con las celdillas G (60 y 75 días, caso del peso, y 75 y 105 días, caso de la LC), estos cocientes son iguales en las celdillas pequeñas y medianas, igualdad que se muestra estadísticamente significativa (Colas = 2; Tipo = Distinta varianza; $P > 0,95$) para la longitud del caparazón. En el caso del peso, la igualdad de los cocientes no llega a ser estadísticamente significativa ($P < 0,950$), aunque el estadístico P alcanza un valor extremadamente cercano ($P = 0,941$).

La equivalencia de los cocientes LC/TC en ambos tipos de celdillas, viene a significar que es un parámetro que puede pronosticar el momento en que el tamaño de la celdilla va a tener influencias negativas sobre el crecimiento y puede ser usado como un indicador fácilmente reconocible, para anticiparse a estos efectos con solo cambiar a los animales a celdillas de mayor tamaño.

Durante la primera fase la relación TA/TC no llegó a alcanzar estos valores umbrales en las celdillas grandes, siendo al final del experimento de $0,0521 \pm 0,01$; $0,0658 \pm 0,1$ y $0,0852 \pm 0,1$, respectivamente para D, L y I, estadísticamente inferiores a los umbrales anteriormente indicados (Colas=2; Tipo=Distinta varianza; $P > 0,05$), lo que indica que en las celdillas G hubo un crecimiento libre, sin que existiera efecto de los espacios reducidos.

Por otro lado, es indicativo que todos los parámetros lineales de la celdilla (D, L y I), ofrezcan el mismo grado de igualdad entre los cocientes, lo que se manifiesta en que el estadístico P adquiere exactamente el mismo valor si calculamos el cociente en función de la diagonal, el lado mayor o el lado menor, es decir $P_D = P_L = P_I = 0,953$, para la

LC y $P_D = P_L = P_I = 0,941$, para el peso. Esto parece indicar que el efecto sobre el crecimiento no depende de la forma de la celdilla, aunque esta hipótesis habría que corroborarla con nuevos experimentos para estudiar este efecto en concreto.

Si el tamaño de la celdilla lo representamos por la superficie, no ocurre lo mismo. En este caso el estadístico P es del orden de 10^{-15} , mostrando que el parámetro TC/S es muy diferente en las celdillas P y M. Además, en todos los casos se cumple que LC/TC es muy pequeño, del orden de uno a diez en el mejor de los casos (lado menor), lo que indica que en el momento en que el tamaño de la celdilla tiene influencias sobre el crecimiento, el lado menor es diez veces mayor que la longitud del caparazón, es decir, que aún existe un considerable espacio para su movimiento. Todo esto sugiere que el animal no está condicionado por la forma de la celdilla ni por el espacio libre que dispone a su alrededor, sino más bien por la existencia de barreras que pueden limitar su movimiento, es decir, por un posible estrés por confinamiento. Esta puede ser una interesante hipótesis para futuros trabajos de investigación y comprobar si la utilización de materiales que atenúen el encierro (transparentes o reflectantes), pueden disminuir el efecto limitante de las celdillas y aumentar la capacidad de ahorro de espacio, alimento y flujo de agua en la industria productora.

Con relación a las densidades de cultivo, el uso de celdillas individuales permitiría incrementar la considerablemente. En cada metro cuadrado cabrían 52 celdillas medianas y 208 pequeñas, lo que casi quintuplica la densidad óptima de 11 centollos m^{-2} establecida por Domingues & Alaminos (2008) en las celdillas medianas y la multiplica por un factor de 19, en el caso de las pequeñas.

Atendiendo al proceso de la ecdisis, el hecho más destacable es la enorme variabilidad que existió en el número y amplitud de las mudas, aún si consideramos un mismo individuo. Intermudas cortas y largas se dieron indistintamente en los tres tipos de celdillas y contra lo esperado, no ha podido establecerse una relación directa entre intermuda y edad, siendo que intermudas cortas y largas se dieron a todas las edades de los animales.

En la segunda fase del experimento, se alcanzó un tamaño final de los centollos que podría considerarse pequeño para una producción a gran escala (600 gr de peso y 126 mm de LC), lo que podría ser un problema para la industria productora, por las dificultades de comercialización que conlleva. Este escaso crecimiento puede ser debido a que el parámetro LC/TC fue superado

en su valor crítico al final del experimento. Los valores finalmente alcanzados fueron de 0,285; 0,360 y 0,467 para D, L y I, respectivamente, que superan ampliamente los considerados umbrales hallados en la primera fase (0,06455; 0,08068 y 0,10758, respectivamente para D, L y I), lo que equivale a decir que en las celdillas G también se dejó sentir el efecto de confinamiento y sus consecuencias de menor crecimiento.

Según esto, cabría preguntarse qué tamaño deberían tener las celdillas G para verse libre del efecto sobre el crecimiento. Aplicando el parámetro $LC/D=0,06465$, se obtiene que para una LC de 120 mm (mínima LC, según el Reglamento CE), la diagonal correspondiente no debería ser inferior a 1,9 m y los lados mayor y menor, no inferiores a 1,5 m y 1,1 m, dimensiones excesivas incluso para trabajar a escala experimental. Cabe pues deducir que el sistema de cultivo en celdillas individuales tiene excelentes resultados en juveniles de centollo, pero cuando superan un determinado tamaño, el espacio que demandarían las celdillas puede ser inviable para continuar con este sistema de cultivo.

La alternativa podría estar en sistemas de cultivo mixtos, que combinen las celdillas individuales para las primeras fases de desarrollo y grandes tanques colectivos, para las fases más cercanas a la madurez. La utilización de materiales que puedan disminuir el estrés por encerramiento, también puede ser una alternativa de interés para futuras investigaciones, combinándola con un estudio complementario en el que se podría analizar cómo evolucionan los parámetros de estrés en animales criados en celdillas individuales hasta alcanzar los valores límite de LC/TC, tomando como control animales cultivados en grupo.

Centrándonos en los datos biométricos de antes y después de la muda terminal, cuando el animal adquiere su tamaño definitivo, se puede comprobar la enorme importancia que tiene este proceso en el desarrollo de los animales. Las tasas de crecimiento puntuales, antes y después de la muda terminal, fueron enormemente altas para el conjunto, de $77,8 \pm 8,1\%Pd^{-1}$ en peso y de $27,3 \pm 3,0\%LCd^{-1}$ en longitud del caparazón mostrando que tras esta muda los animales doblaron su peso y aumentaron 1/3 su tamaño.

La edad media a la que realizaron la muda terminal fue de 405 días, es decir, en solo algo más de un año, los centollos alcanzaron su máximo desarrollo, aunque en esto hubo una gran diversidad. La primera muda terminal se produjo antes de cumplir el año, a los 10 meses de edad, mientras que la última, con 16 meses. No obstante,

el 50% de todas las mudas terminales se realizaron en el mes de febrero, cuando los animales contaban un año de edad.

Como conclusión, cabe citar que el centollo se considera una especie muy apta para su cultivo industrial, dada su fácil adaptabilidad a la cría en cautividad y su elevada tasa de crecimiento, que hace que en un año se pueda alcanzar el tamaño máximo. Asimismo, el cultivo en celdillas individuales se considera muy apto para las fases juveniles, pues permite aumentar considerablemente las densidades de cultivo, evitando al mismo tiempo los factores negativos que provoca la masificación. Sin embargo, este sistema no resulta tan apto para animales de mayor tamaño, dado que para evitar el efecto de confinamiento deberíamos acudir a celdillas individuales excesivamente grandes. En cualquier caso, todavía quedan aspectos del cultivo que están por resolver, como, entre otros, el diseño de un pienso artificial para abaratar los costos de producción y hacer la industria más competitiva.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido cofinanciado por el proyecto 'Cría de la Centolla, *Maja* sp.' 2006-20008, de la Junta Nacional Asesora de Cultivos Marinos (JACUMAR) y por el proyecto 0251 ECOAQUA 5 E del 'Programa de Cooperación Transfronteriza España-Portugal 2007-2013, Cooperación Algarve-Andalucía para la promoción de recursos acuícolas y marinos en el litoral suratlántico'. Agradezco al Dr. Pedro Domingues, por su participación en los comienzos de este estudio, a la Dra. Inés Martínez Pita y los Dres. Erik Malta e Ismael Hachero, por sus consejos en la elaboración del manuscrito y a otros compañeros del Centro IFAPA 'Agua del Pino' por la ayuda recibida en la ejecución de un experimento tan largo y laborioso, de más de un año de duración. Entre ellos cabe destacar la ayuda de la doctorando Sandra García y del biólogo Diego Garrido. Asimismo, deseo agradecer a los evaluadores la labor de revisión del manuscrito y las sugerencias realizadas, así como a Antonio Losada Encinas, amigo de mi hijo Javier, que desinteresadamente se ofreció y realizó los croquis de las celdillas de cultivo.

LITERATURA CITADA

- Alaminos J & P Domingues. 2007.** Effects of different natural or prepared diets on growth and survival of juvenile spider crabs, *Maja brachydactyla* (Balss, 1922). *Aquaculture International* <doi 10.1007/s10499-007-9154-6>
- Bernárdez C, J Freire & E González-Gurriarán. 2000.** Feeding of the spider crab *Maja squinado* in rocky subtidal areas of the

- Ría de Arousa (north-west Spain). Journal of Marine Biological Association of United Kingdom 80: 95-102.
- Boal JG, RA Hylton, SA González & RT Hanlon. 1999.** Effects of crowding on the social behaviour of cuttlefish (*Sepia officinalis*). Contemporary Topics in Laboratory Animal Science 38(1): 49-55.
- Carlisle DB. 1957.** On the hormonal inhibition of moulting in decapod Crustacea. II. The terminal anaecdysis in crabs. Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom 36: 291-307.
- Corgos A, P Verísimo & J Freire. 2005.** Estacionalidad de la muda terminal y la migración reproductiva en la centolla, *Maja brachydactyla*: evidencias de estrategias de apareamiento alternativas. [en línea] <<http://hdl.handle.net/2183/132>>
- Corgos A, MP Sampedro, E González-Gurriarán & J Freire. 2007.** Growth at moult, intermoult period and moulting seasonality of the spider crab *Maja brachydactyla*: combining information from mark-recapture and experimental studies. Journal of Crustacean Biology 27: 255-262.
- Domingues P & J Alaminos. 2008.** Efectos de la densidad de cultivo y de elementos de refugio en el crecimiento y supervivencia de juveniles de centollo, *Maja brachydactyla* (Balss, 1922). Revista de Biología Marina y Oceanografía 43(1): 121-127.
- Domingues P, R Poirier, L Dickel, E Almansa, A Sykes & P Andrade. 2003.** Effects of culture density and live prey on growth and survival of juvenile cuttlefish, *Sepia officinalis*. Aquaculture International 11: 225-242.
- Drach P. 1939.** Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. Annales de l'Institut Oceanographique, Monaco 19: 103-391.
- Forsythe J, P Lee, L Walsh & T Clark. 2002.** The effects of crowding on growth of the European cuttlefish *Sepia officinalis* Linnaeus, 1758 reared at two temperatures. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 269(2): 173-185.
- Freire J, C Bernárdez, A Corgos, L Fernández, E González-Gurriarán, MP Sampedro, P Verísimo. 2002.** Management strategies for sustainable invertebrate fisheries in coastal ecosystems of Galicia (NWSpain). Aquatic Ecology 36: 41-50.
- García-Flores L & P Fernández-Rueda. 2000.** Reproductive biology of spider crab females (*Maja brachydactyla*) off the coast of Asturias (north-west Spain). Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom 80: 1071-1076.
- García-Flores L & P Fernández-Rueda. 2003.** Parámetros biológicos del centollo *Maja brachydactyla* (Braquiura: Majidae), procedente de capturas comerciales en la zona central de Asturias (España) y su aplicación a la gestión pesquera. Naturalia Cantabricae 2: 45-52.
- González-Gurriarán E, J Freire, MP Parapar, MP Sanpedro & M Urcera. 1995.** Growth at moult and moulting seasonality of the spider crab, *Maja squinado* (Herbst) (Decapoda: Majidae) in experimental conditions: implications for juvenile life history. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 189: 183-203.
- González-Gurriarán E, J Freire, AC Fariña & A Fernández. 1998.** Growth at moult and intermoult period in the Norwegian lobster *Nephrops norvegicus* from Galician waters. ICES Journal of Marine Science 55: 924-940.
- Iglesias J, FJ Sánchez, C Moxica, L Fuentes, JJ Otero & JL Pérez. 2002.** Datos preliminares sobre el cultivo de larvas y juveniles de centolla *Maja squinado* Herbst, 1788 en el Centro Oceanográfico de Vigo del Instituto Español de Oceanografía. Boletín, Instituto Español de Oceanografía 18: 25-30.
- Ingle RW. 1980.** British crabs, 199 pp. Oxford University Press, London.
- Kergariou G. 1984.** L'araignée de mer *Maja squinado* H., biologie et exploitation. Bulletin du Institut de Pêches Maritimes 1279: 575-583.
- Le Foll D. 1993.** Biologie et exploitation de l'araignée de mer *Maja squinado* Herbst en Manche Ouest. Ph D thèses, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 517 pp. [en línea] <<http://archimer.ifremer.fr/doc/1993/rapport-638.pdf>>
- Neumann V. 1998.** A review of the *Maja squinado* (Crustacea: Decapoda: Brachyura) species-complex with a key to the eastern Atlantic and Mediterranean species of the genus. Journal of Natural History 32: 1667-1684.
- Sampedro MP, E González-Gurriarán, J Freire & R Muiño. 1999.** Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. Journal of Crustacean Biology 19: 578-592.
- Sampedro MP, E González-Gurriarán & J Freire. 2003.** Moul cycle and growth of *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in coastal habitats of Galicia, north-west Spain. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83: 995-1005.
- Sánchez FJ, L Fuentes, J Iglesias, C Moxica & JJ Otero. 2007.** Crecimiento y ciclos de muda de la centolla (*Maja squinado* Herbst) en condiciones de cultivo. Foro de los Recursos Marinos y de la Acuicultura de las Rías Gallegas 9: 213-215.
- Sumpter JP. 1993.** The deleterious effects of stress and their effects to aquaculture. En: Barnabé G & P Kestemont (eds). Production, environment and quality. Special Publication of the European Aquaculture Society 18: 157-166.
- Wilber DH & TP Wilber. 1989.** The effects of holding space and diet on growth of the West Indian spider crab *Mithrax spinosissimus* (Lamarck). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 131: 215-222.

Recibido el 24 de febrero de 2011 y aceptado el 09 de junio de 2011