

# LECITOTROFÍA EN EL DESAROLLO LARVAL DE *Mesotheres strombi* (RATHBUN, 1905) (CRUSTACEA: BRACHYURA: PINNOTHERIDAE)

JESÚS E. HERNÁNDEZ M.<sup>1\*</sup>, JOSÉ L. PALAZÓN FERNÁNDEZ<sup>1,2</sup> & CARLOS F. LIRA G.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Grupo de Investigación en Carcinología (GICUDONE), Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Boca del Río, Isla Margarita, Venezuela.

\*Autor de correspondencia: hernandez89.89@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-7011-532X>  
carloslirag@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-8338-5345>

<sup>2</sup> CUE Salus Infirmorum Cádiz, Universidad de Cádiz, Cádiz, España. [jlenca@hotmail.com](mailto:jlenca@hotmail.com);  
<https://orcid.org/0000-0001-7612-1472>

Recibido: octubre 2025 Aceptado: enero 2026

**RESUMEN:** La familia Pinnotheridae en Venezuela, está representada por 14 especies, entre ellas *Mesotheres strombi*. Se obtuvieron tres hembras ovígeras de *M. strombi*, de las pesquerías artesanales del gasterópodo *Strombus pugilis*, con huevos en estadios embrionarios avanzados. Estas fueron colocadas individualmente en envases de vidrio, sin suministro de alimento, hasta la eclosión de los huevos. Un total de 192 larvas fueron distribuidas en cubiteras de 24 cubículos de 2,8 ml de capacidad c/u. Se establecieron dos grupos experimentales: Grupo A (Ensayo): sin suministro de alimento y Grupo B (Control): alimentadas con una densidad de 10 a 15 nauplios de *Artemia*. Diariamente fue realizado un recambio de agua en los cubículos y un registro de mudas y muertes. No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia y en el tiempo de duración de los diferentes estadios entre los dos grupos experimentales (ANOVA  $P > 0,05$ ). El desarrollo larval de *M. strombi* comprende dos estadios de zoea y uno de megalopa con una duración del primer y segundo estadio larval de 2 días y el postlarval de 2-3 días, para mudar al estadio siguiente. Las larvas pueden alcanzar el primer cangrejo utilizando sólo las reservas vitelinas. En el séptimo día de experimentación, la sobrevivencia de primer cangrejo alcanzó su máximo valor (91,67 % grupo A y 84,38 % grupo B). El primer cangrejo puede vivir en el Grupo A hasta el día 36 y 35 en el Grupo B. En ambos grupos ningún cangrejo logró completar la muda al estadio siguiente.

Palabras clave: Decapoda, Pinnotheroidea, simbiosis, endotrofia.

**ABSTRACT:** The Pinnotheridae family in Venezuela is represented by 14 species, including *Mesotheres strombi*. Three ovigerous females of *M. strombi* were obtained from artisanal fisheries of the gastropod *Strombus pugilis*, with eggs in advanced embryonic stages. They were placed individually in glass containers, without any food supply, until the eggs hatched. A total of 192 larvae were distributed into 24-well ice cube trays, each well holding 2.8 ml. Two experimental groups were established: Group A (Experimental): no food provided, and Group B (Control): fed at a density of 10 to 15 *Artemia* nauplii. Water was changed daily in the cubicles, and molts and deaths were recorded. No significant differences were found in survival or in the duration of the different stages between the two experimental groups (ANOVA  $P > 0.05$ ). The larval development of *M. strombi* comprises two zoea stages and one megalopa stage, with the first and second larval stages lasting 2 days each and the postlarval stage lasting 2–3 days before molting into the next stage. The larvae can reach the first crab stage using only their yolk reserves. On the seventh day of the experiment, the survival rate of the first crab reached its maximum (91.67% in Group A and 84.38% in Group B). The first crab could live in Group A until day 36 and in Group B until day 35. In both groups, no crab managed to complete the molt to the next stage.

Keywords: Decapoda, Pinnotheroidea, symbiosis, endotrophy.

## INTRODUCCIÓN

La familia Pinnotheridae DE HANN, 1833, comprende uno de los grupos más heterogéneo de pequeños cangrejos marinos, distribuidos mundialmente, y que viven generalmente como comensales o parásitos de otros invertebrados (GONZÁLEZ & CUESTA 2020). Entre sus hospederos se encuentran moluscos como bivalvos y gasterópodos, anélidos, equinoideos, holoturoideos y ascidiáceos (CABRERA *et al.* 2001; MOYA *et al.* 2014; OJEDA 2014; PALACIOS *et al.* 2016). Indistintamente del hospedero y del tipo de relación que

el crustáceo mantenga con él, las especies de pinnothéridos con desarrollo larval conocido tienen larvas de vida libre, con la excepción de *Tunicotheres moseri* (RATHBUN, 1918), en la que los diferentes estadios larvales se desarrollan entre el abdomen y la placa torácica de la hembra parental (BOLAÑOS *et al.* 2004; GONZÁLEZ & CUESTA 2020).

En general, la fase de vida libre de las larvas de los crustáceos es planctónica, pero muchos desarrollos larvales abreviados, comúnmente asociados con una alimentación lecitotrófica, presentan larvas que pueden pasar solo un breve tiempo en el plancton o ser exclusivamente bentónicas (RABALAIS & GORE 1985; NYBAKKEN 1997).

La lecitotrofia larval es la independencia de la ingestión de alimento externo por parte de las larvas, las cuales consumen sus reservas energéticas (el vitelo) que las madres proveen a través de los oocitos. Esta, ha sido señalada en algunos grupos de crustáceos decápodos como en Anomura para las especies: *Lithodes maja* (LINNAEUS, 1758), *L. aequispinus* BENEDICT, 1895, *L. santolla* (MOLINA, 1782) y *Paralomis granulosa* (HOMBRON & JACQUINOT, 1846) (ANGER 1996; SHIRLEY & ZHOU 1997; LOVRICH *et al.* 2003; CALCAGNO *et al.* 2004 respectivamente), y en Brachyura: *Prismatopus longispinus* (DE HAAN, 1839); *Tunepugettia sagamiensis* (GORDON, 1930); *Mesotheres barbatus* (DESBONNE & SCHRAMM, 1867) y *Tunicotheres moseri* (KURATA 1969; TAISHAKU & KONISHI 2001; GALINDO *et al.* 2003; HERNÁNDEZ *et al.* 2008 respectivamente).

Las larvas lecitotróficas, suelen proceder de hembras con baja fecundidad y huevos relativamente grandes, que proporcionan suficientes reservas alimenticias después de la eclosión (OBREBSKI 1979). Las larvas planctotróficas, por el contrario, generalmente suceden de la eclosión de huevos pequeños, con bajas reservas alimenticias, provenientes de hembras con altas tasas de fecundidad, con una mayor duración de vida larval y mayor rango de dispersión, con la desventaja de presentar dependencia a la disponibilidad de alimento y de estar expuestas a una mayor mortalidad por depredación.

La familia Pinnotheridae contiene tres subfamilias: Pinnixinae ŠTEVČIĆ, 2005, Pinnixulalinae PALACIOS THEIL, CUESTAS & FELDER, 2016 y Pinnotherinae DE HAAN, 1833, las cuales agrupan 60 géneros con alrededor de 291 especies y adicionalmente contiene el género *Alarconia* (Glassell, 1938), con dos especies, que hasta la fecha no han sido asignadas a ninguna subfamilia (WORMS, 2026). De todas estas se conocen 54 desarrollos larvales, que presentan un número variable de estadios, pudiendo presentar entre dos y cinco zoeas, aunque todos presentan una megalopa (GONZÁLEZ & CUESTA 2020).

El género *Mesotheres* NG, AHYONG & CAMPOS, 2019 está conformado por cuatro especies distribuidas en el mar Caribe: *M. barbatus* (DESBONNE & SCHRAMM, 1867), *M. strombi* (RATHBUN, 1905), *M. serrei* (RATHBUN, 1909) y *M. unguifalcula* (GLASSELL, 1936), habitualmente relacionadas con moluscos gasterópodos (SCHMITT *et al.* 1973). Dos de estas especies han sido señaladas para Venezuela: *M. barbatus*, asociada a *Citarium pica* (LINNAEUS, 1758), en el archipiélago de Los Roques (RAMOS 1986) y *M. strombi* (Fig. 1) asociada a *Strombus pugilis* LINNAEUS, 1758, en las islas de Margarita y Coche (HERNÁNDEZ *et al.* 2017).

La historia de vida de las especies del género *Mesotheres* solo es conocida para *M. barbatus*, de la cual BOLAÑOS *et al.* (2005) determinaron el desarrollo larval abreviado y la morfología de sus larvas, y GALINDO *et al.* (2003) establecieron el carácter lecitotrófico de sus dos estadios larvales (zoeas) y postlarval (megalopa).

En este artículo se establece que *M. strombi*, al igual a su congénere, *M. barbatus*, exhibe un desarrollo larval abreviado, y que sus diferentes estadios larvales se alimentan de reservas alimenticias y no requieren de alimentación exógena.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Tres machos y quince hembras ovígeras y no ovígeras, de *M. strombi* fueron halladas durante las pesquerías artesanales del molusco gasterópodo, conocido comúnmente como “vaquita”: *S. pugilis*; Mollusca: Gastropoda, en la costa nororiental de la isla de Coche y suroccidental de la península de

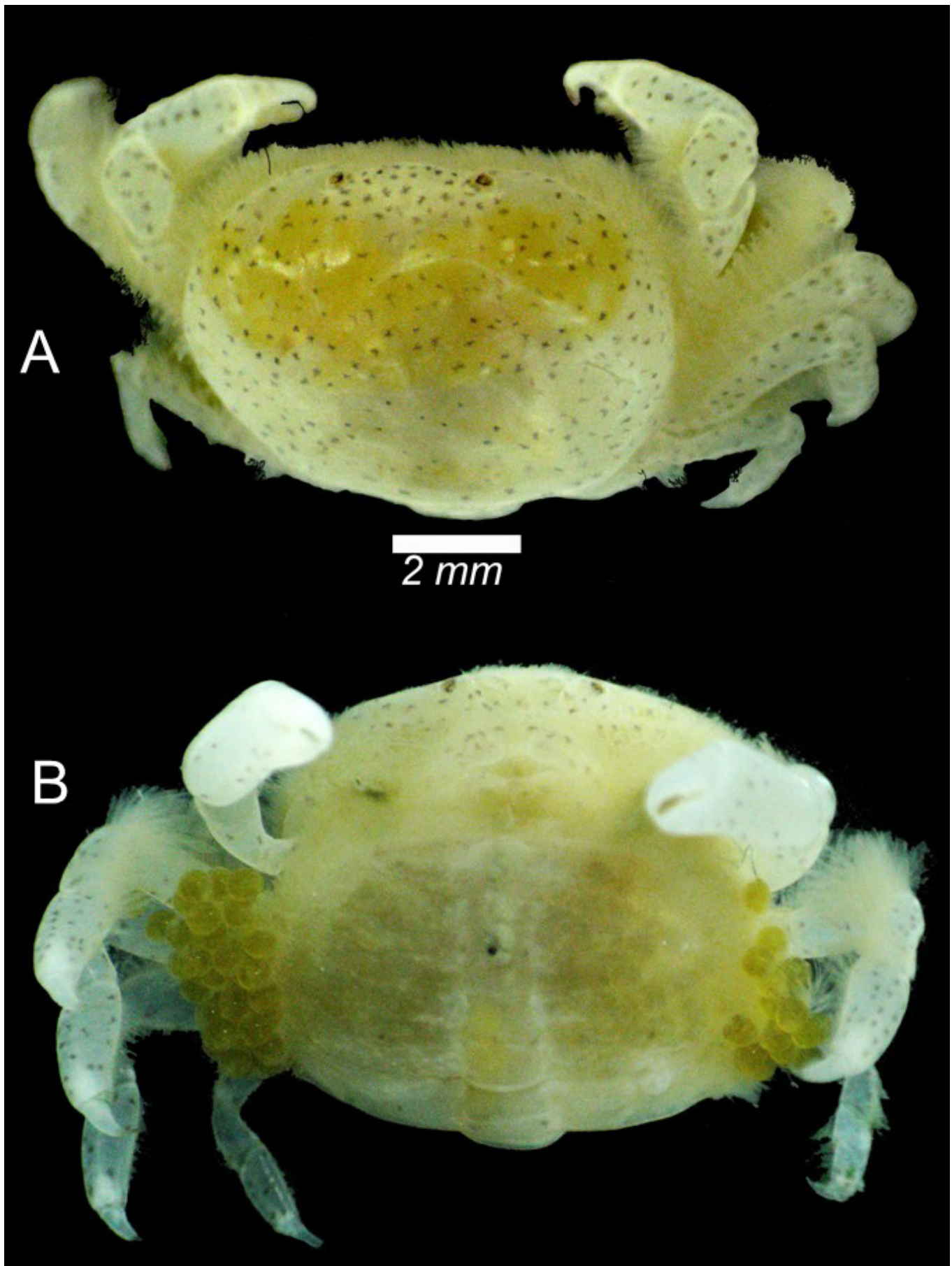


Fig. 1. Hembra ovígera de *Mesotheres strombi* (RATHBUN, 1905). A: Vista dorsal; B Vista ventral.

Macanao, isla de Margarita (Fig. 2). Todos los cangrejos fueron transportados en cavas con aireación constante hasta el laboratorio del Grupo de Investigación en Carcinología (GICUDONE) en el Instituto de investigaciones Científicas (IIC) de la Universidad de Oriente, núcleo Nueva Esparta.

Las hembras ovígeras fueron colocadas en acuarios de vidrio de 5 litros, con agua de mar filtrada y aireación continua, efectuándose diariamente observaciones de los huevos. Solo tres de estas hembras, con los huevos en estadios embrionarios avanzados, fueron colocadas individualmente en envases de vidrio, sin suministro de alimento, hasta que los mismos eclosionaron. Ocurrido esto, se extrajeron del contenedor con la primera hembra 96 larvas y de las otras dos 48, para un total de 192 larvas; las cuales fueron distribuidas individualmente en placas para cultivo de 24 compartimientos de 2,8 ml de capacidad c/u. Se organizaron dos grupos experimentales: el primero, Grupo A (Ensayo), al cual no se le suministró alimento, y al segundo Grupo B (Control), en el cual las larvas fueron alimentadas con una densidad de 5 a 10 nauplios de *Artemia* por cubículo. Ambos grupos fueron mantenidos, en un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad, a una temperatura similar a la del medio natural (25-28 C°), con agua de mar (36-38 ‰), previamente filtrada con una manga de filtrado (poro de 1 µm) y esterilizada con luz ultravioleta. El recambio de agua de los cubículos fue realizado diariamente a la vez que se efectuaba un registro de las mudas y muertes ocurridas. Los datos fueron procesados, con un análisis de varianza de dos factores, para detectar diferencias en la duración y supervivencia entre los Grupos A y B. En el transcurso de la experiencia se realizaron observaciones directas y mediante una lupa, estereoscópica del comportamiento larval en ambos grupos, con énfasis en los maxilípedos de las larvas del Grupo B, para detectar posible captura o ingesta de nauplios de *Artemia*.

El resto de los ejemplares y larvas fueron colocados en frascos plásticos con formalina al 10 y 5 %, respectivamente para su fijación, y posteriormente preservados en alcohol etílico (90 %), tanto para su posterior análisis como para ser depositados en la colección de referencia de crustáceos decápodos



Fig. 2. A. Imagen satelital del Edo. Nueva Esparta (ABAE, 2023) y mapa del norte de la República Bolivariana de Venezuela (B). Se indican las áreas de pesquería artesanal de la “vaquita”: *Strombus pugilis* LINNAEUS, 1758; Mollusca: Gastropoda, en este estudio.

del GICUDONE (GIC. 863). En la identificación de la especie se utilizaron las claves, descripciones e ilustraciones provistas por DESBONNE & SCHRAMM (1867), RATHBUN (1905); ABELE & KIM (1986) y NG *et al.* (2019). A cada hembra se le estimó el largo del caparazón (LC: desde el extremo del margen anterior hasta el margen posterior del caparazón tomado dorsalmente) y ancho del caparazón (AC: máxima distancia entre los márgenes dorsolaterales del caparazón tomada perpendicular a la medida anterior), con 0,01 mm de apreciación. Además, se obtuvo el volumen de los huevos (Vh), con base a una muestra de 10 huevos de cada hembra ovígera, mediante un ocular calibrado adaptado a una lupa estereoscópica y la fórmula  $Vh = [(a^2b)\pi]/6$  para formas ovoide, donde a y b representan los diámetros menor y mayor respectivamente.,

## RESULTADOS

El promedio del volumen de los huevos fue de 0,1035 mm<sup>3</sup>, y las medidas morfométricas del largo del caparazón de las hembras ovígeras fue de 5,64 mm LC (4,55–6,55 mm) y 8,36 m AC (6,40–9,68 mm).

El desarrollo larval de *M. strombi*, constó de dos estadios de zoea (ambos con una duración de dos días) y uno de megalopa (entre dos y tres días). La muda a cangrejo 1 se observó entre el séptimo y octavo día después de la eclosión de los huevos.

El comportamiento de las zoea y la megalopa en ambos grupos fue, en general, de poca movilidad y de mayor permanencia en el fondo del compartimiento, en cambio el cangrejo 1 fue más activo. No se observó captura o ingesta del alimento suministrado en el Grupo B.

En la Fig. 3, se puede advertir la duración del desarrollo postembrionario y la supervivencia de *M. strombi* para los grupos A y B. No se observaron diferencias significativas en la supervivencia y el tiempo de duración de los diferentes estadios entre los dos grupos experimentales (ANOVA  $p > 0,05$ ).

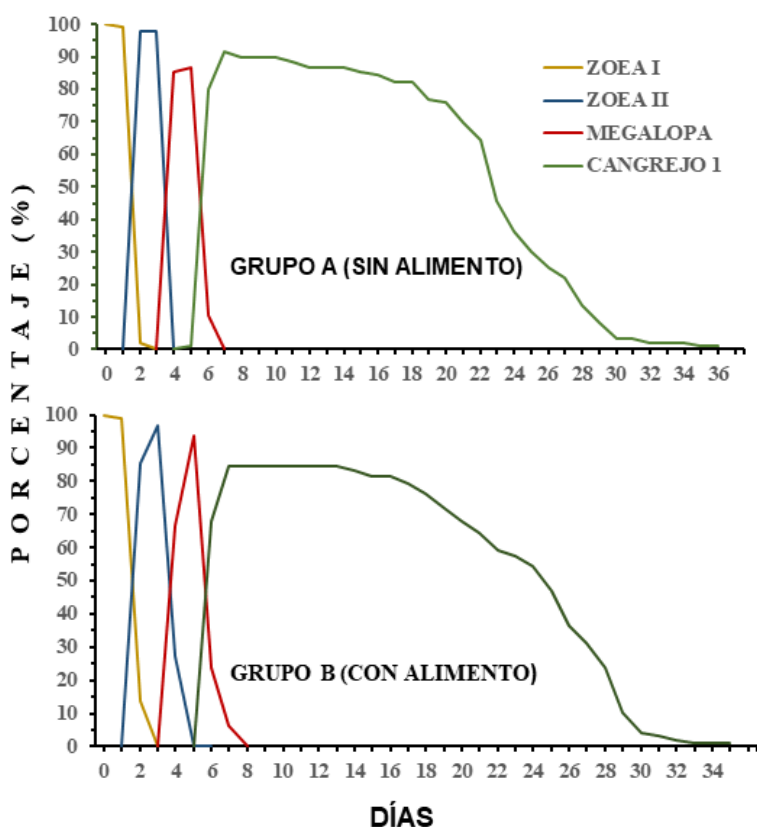


Fig. 3. Sobrevivencia de los primeros estadios postembrionarios de *Mesotheres strombi* (RATHBUN, 1905), durante el desarrollo larval hasta el cangrejo 1. Grupo A (Ensayo “Sin Alimento”) y Grupo B [Control “Con Alimento” (Nauplios de *Artemia* recién eclosionados)].

En el octavo día de experimentación, la supervivencia del cangrejo 1 alcanzó su máximo valor (91,67 % en el Grupo A y 84,38 % en el Grupo B). El cangrejo 1 alcanzó a vivir hasta el día 36 de experimentación en el Grupo A y 35 días en el grupo B. En ambos grupos ningún cangrejo logró completar la muda al estadio siguiente.

## DISCUSIÓN

El espacio de tiempo larval de los crustáceos marinos generalmente incluye una fase pelágica de dispersión planctotrófica o lecitotrófica, que puede llegar a durar de unos días, varias semanas o inclusive varios meses (BÁEZ & PALMA, 2010). Sin embargo, existen taxones, con desarrollos larvales abreviados, en que las larvas pueden ser exclusivamente bentónicas con estadios iniciales lecitotróficos (SERFLING & FORD 1975; RABALAIS & GORE 1985).

El pinnothérico *M. strombi* presenta un desarrollo larval abreviado,

el cual se expresa en el relativo corto tiempo necesario para completarlo, 7–8 días, y en el número de estadios larvales y postlarvales: dos zoeas y una megalopa, hasta alcanzar la fase de cangrejo 1.

Este tipo de desarrollo larval abreviado es frecuente en decápodos y está extendido en todas las líneas filogenéticas (RABALAIS & GORE 1985). En brachyuros, se han referido casos de desarrollo larval abreviado como en las superfamilias Xanthoidea, Grapsoidea, Ocypodoidea y especialmente en Majoidea (RABALAIS & CAMERON 1983; SIDDIQUI & TIRMIZI 1992; CUESTA *et al.* 1999; BOLAÑOS *et al.* 2005). En la familia Pinnotheridae, tal y como lo definió GORE (1985), las especies típicamente presentan entre 3 y 4 estadios de zoea, pero, en la subfamilia Pinnotherinae se han reseñado cuatro especies que presentan un desarrollo larval abreviado, con dos estadios de zoeas: *Nepinnotheres pinnotheres* (LINNAEUS, 1758); *Pinnotheres taylori* RATHBUN, 1918; *Tunicotheres moseri* y *Mesotheres barbatus* (HART, 1935; INGLE 1992; BOLAÑOS *et al.* 2004; 2005), y con desarrollos larvales lecitotróficos los dos últimos.

Los desarrollos larvales abreviados y lecitotróficos pueden ser el reflejo de una adaptación a hábitats con condiciones ambientales muy variables o a la vida en hábitats restringidos, tal como sucede en especies con relaciones simbióticas específicas (BOLAÑOS *et al.* 2005), por ejemplo los Pinnotherinae: *Nannotheres moorei* MANNING & FELDER, 1996, que vive como comensal de bivalvos (MANNING & FELDER 1996); *T. moseri*, en tunicados (HERNÁNDEZ *et al.* 2012); *M. barbatus* y *M. strombi*, en gasterópodos (ABBOTT 1974; POWERS 1977; RODRÍGUEZ *et al.* 2003; BOLAÑOS *et al.* 2005; presente estudio), que incluso, con dos estadios de zoea y una megalopa y un tiempo de desarrollo rápido (entre 3 y 7 días, para alcanzar el cangrejo 1) probablemente, acrecienta las posibilidades de un exitoso asentamiento en sus hospederos naturales con movilidad nula (tunicados) o relativamente lenta (gasterópodos). No obstante, las larvas utilizan una amplia variedad de señales químicas y físicas para evaluar posibles sitios de asentamiento y comúnmente pueden retrasar la metamorfosis en ausencia de tales señales (HADFIELD & PAUL 2001; GONZÁLEZ 2022; DERBY *et al.* 2022).

RABALAIS & GORE (1985), señalaron que los mayores índices de mortalidad suelen ocurrir durante la muda en los cultivos experimentales de larvas de crustáceos. Sin embargo, en este estudio no se observó una relación evidente entre el período de muda y la mortalidad, y tampoco se ha observado en los desarrollos larvales del anomuro *Lithodes aequispinus* Benedicto, 1895, el májido *Goniopugettia sagamiensis* (Gordon, 1930), (SHIRLEY & ZHOU, 1997; TAISHAKU & KONISHI, 2001) y los pinnotherineidos *M. barbatus* y *T. moseri* (GALINDO *et al.* 2003; HERNÁNDEZ *et al.* 2008).

Los resultados del presente estudio demuestran que *M. strombi* puede alcanzar el estadio de cangrejo 1 utilizando sólo las reservas vitelinas, es decir sin la ingestión de alimento externo visible, permitiendo deducir una marcada tendencia a la lecitotrofia. La lecitotrofia larvaria puede ser total, parcial (limitada a algunos o todos los estadios larvales, pero no a la postlarva), o facultativa: en caso de ausencia de alimento exógeno (STRATHMANN 1986). La lecitotrofia total ha sido observada en los pinnotherineidos *M. barbatus*, *T. moseri*, y *M. strombi* (GALINDO *et al.* 2003; HERNÁNDEZ *et al.* 2008 y presente estudio); por lo que estudios similares deberán ser realizados en otros integrantes del taxón para conocer si este tipo de alimentación es una estrategia general del género o de la familia Pinnotherinae.

Las larvas planctónicas y planctotróficas suelen vivir periodos relativamente largos en la columna de agua, por lo que, al estar a merced de las corrientes, pueden desplazarse largas distancias, siendo esta una de las formas más eficiente de dispersión larval (BOSCHI 1981). Las larvas lecitotróficas, por el contrario, tienen poco poder de dispersión debido principalmente a una dependencia exclusiva de sus reservas alimenticias, aunada a la corta duración del desarrollo larvario. El hospedero de *M. strombi* es el molusco caracol *S. pugilis*, el cual es una especie gregaria, que habita ambientes de fondos arenosos y limo-arenosos, conformando aglomeraciones o parches (TAGLIAFICO *et al.* 2012). El desarrollo abreviado de *M. strombi*, y probablemente bentónico, quizás sea una estrategia para no alejarse de los parches donde se distribuye su hospedador.

Una vez conseguida la muda a cangrejo 1, esta especie demostró ser capaz de sobrevivir hasta 36 días sin alimento en condiciones de laboratorio, tiempo probablemente suficiente para conseguir hospedador en condiciones naturales. Resultados similares fueron observados en *M. barbatus*, simbiote del gasterópodo *Cittarium pica* (LINNAEUS, 1758), que tiene un desarrollo abreviado y puede sobrevivir hasta 25 días sin alimentación exógena en condiciones de laboratorio (GALINDO *et al.* 2003).

La incapacidad de *M. strombi* de pasar a cangrejo 2, tanto en el grupo A como en el grupo B demuestran que, durante la fase de cangrejo 1, este pinnotherineido requiere de una alimentación exógena y que los nauplius recién eclosionados de *Artemia*, aunque pudieran suministrarles los requerimientos nutricionales mínimos, no constituyen la dieta adecuada para la especie. Se requieren estudios posteriores para demostrar si la alimentación exógena en esta especie requiere de un agente ambiental o de un inductor, probablemente producido por el hospedador (GONZÁLEZ 2022), o si *M. strombi* actúa como parásito o cleptoparásito de su hospedador.

A los efectos, casi todas las especies de la familia Pinnotheridae tienen un estilo de vida simbiótico que puede clasificarse como endo o ectosimbiótica obligatoria (BAEZA 2015), las cuales viven en una interacción comensalista, como la especie *T. moseri* (HERNÁNDEZ *et al.* 2012) o, por el contrario, parasitaria como *Dissodactylus crinitichelis* MOREIRA, 1901, que puede alimentarse de las espinas del erizo irregular que lo hospeda y *Zaops ostreum* (SAY, 1817) que se alimenta de las laminillas branquiales de su bivalvo hospedador (DE GIER & BECKER 2020). Hay justificadas dudas con respecto a las especies de pinnothéridos identificadas como de vida libre, descritas a partir de ejemplares individuales y solo de uno de los sexos, debido a que pudieran provenir de machos y hembras que por numerosas razones abandonaron sus hospederos, como por cópula, desalojo o por salir brevemente fuera de sus anfitriones (DE GIER & BECKER 2020).

## CONCLUSIONES

El pinnotherineido *M. strombi* presenta un desarrollo larval abreviado, con dos zoeas, ambas con una duración de dos días y una megalopa de entre dos y tres días. La muda a cangrejo 1 se observó entre el séptimo y octavo día después de la eclosión de los huevos, y estos estadios larvales y postlarvales son alcanzados utilizando, sólo las reservas vitelinas: por lo que el desarrollo larval puede ser considerado lecitotrófico.

El cangrejo 1 de *M. strombi*, alcanzó una máxima sobrevivencia de 91,67 % en el Grupo A y un 84,38 % en el Grupo B, y consiguió vivir hasta el día 36 y 35 de experimentación en cada grupo respectivamente; sin embargo, en ninguno de ellos no logró completar la muda al estadio siguiente.

En el desarrollo larval abreviado de *M. strombi*, las larvas zoeas y la megalopa presentaron poca movilidad, permaneciendo en el fondo del compartimiento, en cambio los primeros cangrejos fueron más activos en movilidad, lo que pudiera representar una estrategia de no alejamiento del lugar de eclosión de los huevos y encontrar los parches de su hospedador.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su particular agradecimiento al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por el apoyo directo en la realización de la investigación, al Técnico de laboratorio del GICUDONE: Régulo López y al Lic. Irvin Zabala, por la colaboración prestada en la logística, mantenimiento y resguardo de los organismos. Así como, a los revisores anónimos y al comité editorial del BIOV, por sus valiosas y acertadas observaciones que ayudaron a mejorar el manuscrito.

## REFERENCIAS

ABELE, L. & W. KIM. 1986. An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. *Fla. St. Univ. Techn. Ser.* 8(1): Parte 2: 327-760.

- ABBOTT, R. 1974. *American Seashells*. Van Nostrand Reinhold Co. New York. 663 pp.
- ANGER K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). *Mar. Biol.* (126): 283-296.
- BÁEZ P. & S. PALMA. 2010. *Larvas de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda)*. En: *Bibliografía sobre biodiversidad acuática de Chile*. Ed. Palma, S., P. Báez & G. Pequeño, Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso, Chile. 249-256.
- BAEZA, J. 2015. *Crustaceans as Symbionts: An Overview of their Diversity, Host Use and Life Styles*. En: *The lifestyles and feeding biology-The Natural History of the crustacea*. Ed. M. Thiel & L. Watling. Oxford University Press. Vol. 2. 163 – 189.
- BENEDICT, J. 1895. Descriptions of new genera and species of crabs of the family Lithodidae with notes on the young of *Lithodes camtschaticus* and *Lithodes brevipes*. *Proceedings of the United States National Museum*. 17:479–488. Disponible en <https://doi.org/10.5479/si.00963801.17-1016.479>. (Revisada marzo 2026).
- BOLAÑOS, J., J. CUESTA, G. HERNÁNDEZ, J. HERNÁNDEZ & D. FELDER. 2004. Abbreviated larval development of *Tunicotheres moseri* (RATHBUN, 1918) (Decapoda: Pinnotheridae), a rare case of parental care in among Brachyuran crabs. *Sci. Mar.* 68(3): 373-384.
- BOLAÑOS, J., W. RIVERO, J. HERNÁNDEZ, I. MAGAN, G. HERNÁNDEZ, J. CUESTA. & D. FELDER. 2005. Abbreviated larval development of the pea crab *Orthotheres barbatus* (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) described from laboratory reared material, with notes on larval characters of the Pinnotherinae. *J. Crust. Biol.* 25(3): 500-506.
- BOSCHI, E. 1981. *Larvas de crustacea decapoda*. En: Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Ed. Boltovskoy, D. Instituto Nacional de investigación y desarrollo pesquero. Mar de Plata, Argentina. 699 – 717.
- CABRERA, J., M. PROTTI, M. URRIOLA, O. SÁENZ & R. ALFARO. 2001. Tallas y fecundidad de *Juxtafabia muliniarum* (Brachyura: Pinnotheridae) asociado con *Saccostrea palmula* (Bivalvia: Ostreidae), Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49(3-4): 889-894.
- CALCAGNO; J., K. ANGER, G. LOVRICH, S. THATJE & A. KAFFENBERGER. 2004. Larval development of the subantarctic king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared in the laboratory. *Helgol. Mar. Res.* 58: 11-14.
- CUESTA, J., C. SCHUBART, M. SCHUH, & R. DIESEL. 1999. Abbreviated development of *Armases miersii* (Grapsidae: Sesarminae), a crab that breeds in supralittoral rock pools. *J. Crust. Biol.* 19: 26-4 1.
- DERBY, C., T. McCLINTOCK & J. CAPRIO. 2022. Understanding responses to chemical mixtures: looking forward from the past. *Chem. Senses.* 47: 1-16.
- DE GIER, W. & C. BECKER. 2020. A Review of the ecomorphology of Pinnotherine pea crabs (Brachyura: Pinnotheridae), with an updated list of symbiont-host associations. *Diversity*. Disponible en <https://doi.org/10.3390/d12110431>. (Revisada en marzo, 2026).
- DE HAAN, W. 1833 - 1850. *Crustacea*. En: von Siebold, P.F., *Fauna Japonica or Description of Animals Collected, Illustrated with Notes, Observations, and Sketches during a Tour through Japan, Under the Order and Auspices of the Superiors Who Hold the Supreme Government in Dutch India, in the Years 1823-1830*. i–xxxi, ix–xvi, 1–243, pls. A–J, L–Q, 1–55. Disponible en <https://doi.org/10.14284/170> (Revisada en marzo 2026).

- DESBONNE I. & A. SCHRAMM. 1867. *Brachyures*. En: *Crustacés de la Guadeloupe, d'après un manuscrit du Docteur Isis Desbonne comparé avec les échantillons de Crustacés de sa collection et les dernières publications de M. M. Henri de Saussure et William Stimpson. Première partie. Imprimerie du Gouvernement, BasseTerre*. Pp. I–II + 1–60, PLS. 1–8.
- GALINDO, L., J. BOLAÑOS, J. HERNÁNDEZ, & W. RIVERO. 2003. Lecithotrophic development of the pea crab *Orthothes barbatus* (Desbonne, 1867) (Decapoda: Pinnotheridae). *Nauplius*, 11(2): 123-128.
- GLASSELL, S. 1936. New porcellanids and pinnotherids from tropical North American waters. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*. 8: 277-304. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.part.14900> (Revisada en marzo, 2026).
- GLASSELL, S. 1938. New and obscure decapod Crustacea from the West American coasts. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*. 8: 411-454.
- GONZÁLEZ, E. 2022. *Estudio de las señales químicas en el asentamiento del erizo clave Diadema africanum (RODRÍGUEZ, HERNÁNDEZ & COPPARD, 2013) mediante el uso de colectores de larvas*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de la Laguna, Facultad de Ciencias. Tenerife, España. 21 pp.
- GONZÁLEZ, J. & J. CUESTA. 2020. Pinnotheridae de Haan, 1833. ICES Identification leaflets for Plankton. *Leaflet*. 191: 17 pp. Disponible en <https://doi.org/10.17895/ices.pub.596> (Revisada enero 2026).
- GORDON, I. 1930. Seven new species of Brachyura from the Coasts of China. Series 10. 6(34): 519–525. Disponible en <https://doi.org/10.1080/00222933008673240> (Revisada en diciembre, 2025).
- GORE, R. 1985. *Molting and growth in decapod larvae*. Pp. 1-65. En *Adrian M. Wenner, ed. Larval Growth. Crustacean Issues 2*. A.A. Balkema, Rotterdam, Boston.
- HADFIELD, M. & V. PAUL. 2001. Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine-invertebrate larvae. *Mar. Chem. Ecol.* Cap. 13: 431-461.
- HART, F. L. 1935. The larval development of British Columbia Brachyura I Xanthidae, Pinnotheridae (in part) and Grapsidae. *Can. J. Res.* 12: 411-432.
- HERNÁNDEZ, J., C. LIRA, G. HERNÁNDEZ & J. BOLAÑOS. 2017. Primer reporte de *Orthothes strombi* (Rathbun, 1905) y nuevos hallazgos de *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) en costas orientales venezolanas (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.* 56: 66-23.
- HERNÁNDEZ, J., J. BOLAÑOS, G. HERNÁNDEZ & L. GALINDO. 2008. Lecitotrofia en el desarrollo larval de *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Bol. Cent. Investig. Biol. Univ. Zulia*. 42: 135-142.
- HERNÁNDEZ, J., J. BOLAÑOS, J. PALAZÓN, G. HERNÁNDEZ, C. LIRA, JA. BAEZA. 2012. The Enigmatic Life History of the Symbiotic Crab *Tunicotheres moseri* (Crustacea, Brachyura, Pinnotheridae): Implications for Its Mating System and Population Structure. *Biol. Bull.* 223: 278-290.
- HOMBRON, J., H. JACQUINOT. 1846. *Crustacés. Atlas d'Histoire Naturelle. Zoologie. Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée pendant les années 1837-1838-1839-1840*.
- INGLE, R. 1992. *Larval stages of Northeastern Atlantic crabs. An Illustrated Key*. Chapman and Hall, London, 363 pp.
- KURATA, H. 1969. Larvae of Decapoda Brachyura of Arasaki, Sagami Bay–IV. Majidae. *Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab.* 57: 81–127.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema nature per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis, locis*. Holmiae, Laurentii Salvii. 824 pp. Disponible en <https://biodiversitylibrary.org/page/726886> (Revisada en diciembre 2025).

- LOVRICH, G., S. THATJE, J. CALCAGNO, K. ANGER & A. KAFFENBERGER. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the Southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina, 1782). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 288: 65-79.
- MANNING, R. & D. FELDER. 1996. *Nannothers moorei*, a new genus and species of minute pinnotherid crab from Belize, Caribbean Sea (Crustacea: Decapoda: Pinnotheridae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 109(2): 311-317.
- MOLINA, J. 1782. Saggio sulla storia naturale del Chile, del signor abate Giovanni Ignazio Molina. *Bologna.* 4: 196-367 pp.
- MOREIRA, C. 1901. Contribuições para o conhecimento da fauna Brasileira. Crustaceos do Brazil. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro.* 11: 1-15.
- MOYA, C., S. MENA & I. WEHRTMANN. 2014 *Reproductive traits of the symbiotic pea crab Austinothers angelicus (Crustacea, Pinnotheridae) living in Saccostrea palmula (Bivalvia, Ostreidae), Pacific coast of Costa Rica.* En: *Proceedings of the Summer Meeting of the Crustacean Society and the Latin American Association of Carcinology, Costa Rica, July 2013.* Eds. Wehrtmann I. S. & R. T. Bauer. *ZooKeys.* 457: 239–252.
- NG, P., S. AHYONG & E. CAMPOS. 2019. Two new genera of pinnotherid crabs (Crustacea: Brachyura: Pinnotheroidea) from the Americas and the Western Pacific. *Raffles Bull. Zool.* 67: 337-351. Disponible en <https://doi.org/10.26107/RBZ-2019-0025>. (Revisada en diciembre 2026).
- NYBAKKEN, J. 1997. *Marine Biology: and Ecological Approach.* Edit. Addison Wesley Longman. 4a. edic. 481 pp.
- OBREBSKI, S. 1979. Larval colonizing strategies in marine benthic invertebrates. *Mar. Ecol. Ser. Prog.* 1: 293-300.
- OJEDA, F. 2014. *Caracterización genético-poblacional y variabilidad morfológica de Pinnaxodes chilensis (Decapoda: Pinnotheridae) en la costa oriental del Pacífico sur.* Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad Austral de Chile. 114 pp.
- PALACIOS-T., J. CUESTA & D. FELDER. 20016. Molecular evidence for non-monophyly of the pinnotheroid crabs (Crustacea: Brachyura: Pinnotheroidea), warranting taxonomic reappraisal. *Invertebr. Syst.* 30(1) 1-27. Disponible en <https://doi.org/10.1071/IS15023>. (Revisada en diciembre 2025).
- POWERS, L. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci.* 20: 190 pp.
- RABALAIS, N., & J. CAMERON. 1983. Abbreviated development of *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.* 3(4): 519- 541.
- RABALAIS, N. & R. GORE. 1985. *Abbreviated development in decapods.* En: *Larval Growth. Crustacean Issues.* Ed. A. M. Wenner. Rotherdam, Netherlands: A. A. Balkema Publishers. 2: 67-126 p.
- RAMOS, H. 1986. *Los cangrejos braquiuros del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques.* Trab. Grad. Lic. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 281 pp.
- RATHBUN, M. 1905. Description of a new species of commensal crab. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 57: 371-372.
- RATHBUN, M. 1909. Description d'une nouvelle espèce de Pinnotheres de Porto-Rico. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.* 15(1): 68-70.
- RATHBUN, M. 1918. The grapsoid crabs of America. *Bulletin of United States National Museum* 97: 1-461.

- RODRÍGUEZ, L., R. VARGAS, & J. CORTÉZ. 2003. Biodiversidad marina de Costa Rica: Gasterópodos (Mollusca: Gastropoda) de la costa Caribe. *Rev. Biol. Trop.* 51: 305-399.
- SAY, T. (1817-1818). An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1(1):57-63, 65-80.
- SCHMITT, W., J. MCCAIN & E. DAVIDSON. 1973. *Fam. Pinnotheridae, Brachyura I: Decapoda I*. En: *Crustaceorum Catalogus*. Eds. Gruner, H. E. & L. B. Holthius. 3: 1-160.
- SERFLING, S. & FORD, R. 1975. Ecological studies of the puerulus larval stage of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *Fish. Bull.* 73(2): 360-377.
- SHIRLEY, T.C. & S. ZHOU. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura:Lithodidae). *J. Crust. Biol.* 17(2): 207-216.
- SIDDIQUI, F., & N. TIRMIZI. 1992. The complete larval development, including the first crab stage of *Pilumnus kemp* Deb, 1987 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) reared in the laboratory. *Raffles Bull. Zool.* 40: 229-244.
- ŠTEVČIĆ, Z. 2005. Reklasifikacija kratkorepih rakova (Crustacea: Decapoda: Brachyura) [*The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura)*]. *Natura Croatica*. 14(1): 1-159.
- STRATHMANN, R. 1986. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 339-361.
- TAGLIAFICO, A., J. GASSMAN, C. FAJARDO; Z. MARCANO, C. LIRA & J. BOLAÑOS. 2012. Decapod crustaceans inventory of La Pecha Island, Archipelago Los Frailes, Venezuela. *Nauplius* 13(1): 89-94.
- TAISHAKU, H. & K. KONISHI. 2001. Lecithotrophic larval development of the spider crab *Goniopugettia sagamiensis* (Gordon, 1930) (Decapoda: Brachyura: Majidae) collected from the continental shelf break. *J. Crust. Biol.* 21(3): 748-759.
- WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. Disponible en <https://www.marinespecies.org> (Revisada en marzo 2026).