

REFLECTANCIA Y CONSPICUIDAD DEL CANGREJO SABANERO *NEOSTRENGERIA MACROPA* (MILNE-EDWARDS, 1853) (DECAPODA: PSEUDOTHELPHUSIDAE) EN COLOMBIA: UN ESTUDIO COLORIMÉTRICO DE CASO

Julian Yessid Arias-Pineda¹⁻²⁻³ & Emilio Realpe¹⁻⁴

¹ Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática LAZOE. Departamento de Ciencias Biológicas Universidad de los Andes. Bogotá Colombia.

² Grupo de Investigación en artrópodos "KUMANGUI", Bogotá Colombia.

³ Asistente Graduado, Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes.

⁴ Profesor Asociado, Departamento Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes.

Resumen: Se presenta un estudio de caso sobre la reflectancia y conspicuidad del cangrejo sabanero *Neostrengeria macropa* (Milne-Edwards, 1853) en la cuenca alta del río Tunjuelito y embalse de la Regadera, en Usme, Bogotá, Colombia. Se analizaron los datos de reflectancia de 60 cangrejos, tomados tanto en el dorso del caparazón como en la cara ventral y en las rocas donde se encontraron. Se encontró que existen dos tipos de reflectancia producida por la cutícula de estos cangrejos: colores rojos y amarillos con longitudes de onda de 500 a 680 nm, y colores azules y rojos con longitudes de onda de 350 a 380 y 650 hasta los 700 nm.
Palabras clave: Decapoda, Pseudothelphusidae, *Neostrengeria macropa*, colorimetría, espacio del color, reflectancia, Colombia.

Reflectance and conspicuousness of the savannah crab *Neostrengeria macropa* (Milne-Edwards, 1853) (Decapoda: Pseudothelphusidae) in Colombia: a colorimetric case study

Abstract: A case study is presented on the reflectance and conspicuousness of the savannah crab *Neostrengeria macropa* (Milne-Edwards, 1853) in the higher reaches of the river Tunjuelito and the Regadera reservoir, at Usme, Bogotá, Colombia. An analysis was made of the reflectance of 60 specimens, as measured both on the carapace dorsum and the ventral side and on the rocks where they were found. We conclude that there are two types of reflectance caused by these crabs' cuticle: red and yellow colours with wavelengths of 500-680 nm, and blue and red colours with wavelengths of 350-380 and 650-700 nm.

Key words: Decapoda, Pseudothelphusidae, *Neostrengeria macropa*, colorimetry, colour space, reflectance, Colombia.

Introducción

El color en los sistemas biológicos juega un importante papel en varios aspectos, grupos de animales han utilizado el mismo como parte de su comportamiento y biología. Entre los comportamientos observados donde el color juega un papel importante, están los relacionados con la reproducción (cortejos, dimorfismos sexuales, entre otros), mimetismos tanto mullerianos como batesianos, disuasión de depredadores, alerta y avisos de peligro, entre otros (Anderson, 1994; Cox *et al.*, 2005). Además se sabe que la expresión de colores en muchos organismos son caracteres que aparecen simultáneamente en varios clados del reino animal y no es único de un clado (Boyle & McNamara, 2005). Dichas expresiones de color y adaptaciones, son utilizados por varios grupos animales en las siguientes relaciones; depredador/presa, comunicación con congéneres, protección contra la radiación, y termorregulación (Boyle & McNamara, 2005). Se conoce actualmente que la coloración en los animales puede estar dividida en dos, una constante y otra cambiante y reversible. La primera esta mediada por el tipo de células pigmentarias, número de las mismas, tipo de pigmento, y otros factores implicados en la coloración típica del individuo. La segunda procede de cambios rápidos de coloración causados por estímulos externos o internos en el animal que permiten estos cambios en lapsos cortos (Boyle & McNamara, 2005).

Los animales más estudiados en el campo de la colorimetría han sido en primera instancia las aves, muchas de las cuales necesitan el color para varios de los comportamientos antes mencionados (Daly *et al.*, 1987). También muchos grupos de reptiles y anfibios utilizan señales de color; entre ellas los casos clásicos de los camaleones, o lagartijas y las ranas venenosas, los primeros teniendo la capacidad fisiológica del cambio de color para camuflaje y reproducción, y las segundas como señales de advertencia de su gran toxicidad (Daly *et al.*, 1987; Duellman & Trueb, 1994; Cooper & Greenberg, 1992).

Otros grupos de animales utilizan señales lumínicas para la comunicación; muchos grupos de invertebrados tales como cefalópodos han desarrollado excelentes sistemas de visión y poseen la capacidad para cambiar de colores, lo que permiten el camuflaje, ataque y defensa, etc (Brusca & Brusca, 2003). Los insectos son otro caso excepcional de la utilización del color en muchas de las actividades biológicas. Entre los órdenes con mayores despliegues de colores están los lepidópteros e himenópteros (Briscoe & Chittka, 2001).

En crustáceos, especialmente en decápodos, el color juega un papel importante en la biología de estos grupos (Barnes, 1996; De la Fuente, 1994). Muchos decápodos, utilizan colores y sus formas corporales para el camuflaje,

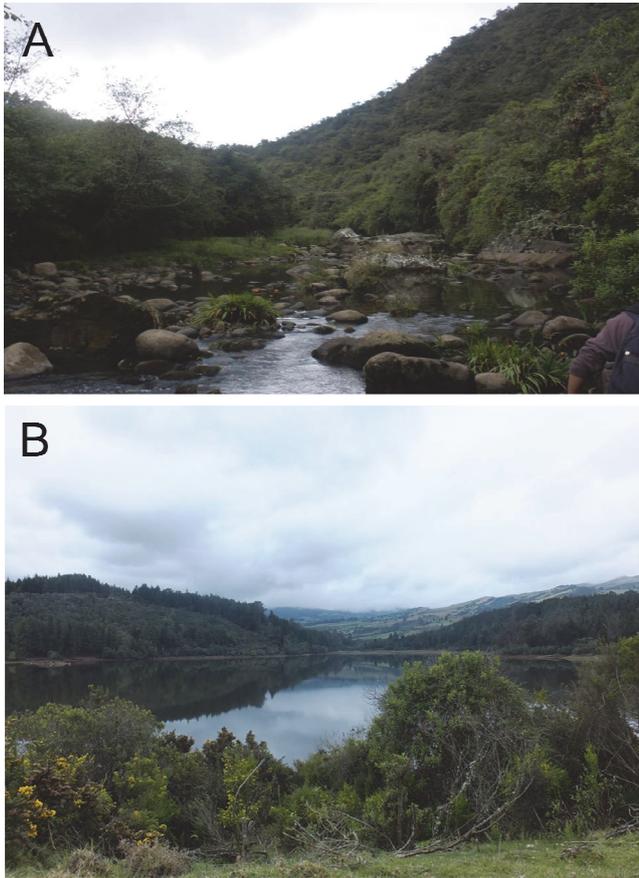


Figura 1. Sitios muestreados. **A.** Rio Tunjuelito en su cuenca alta. **B.** Embalse la Regadera, Bogotá, Usme, Zona rural.

pasando desapercibidos en el medio. Casos como el del género *Tozeuma*, permiten hacer un análisis de cómo la forma y el color en estos individuos les permiten no ser encontrados en su medio (Barnes, 1996; De la Fuente, 1994). Los anomuros son otro ejemplo de camuflaje; el género *Petrolisthes* habitante común en esponjas marinas, pasa desapercibido en ellas al poseer colores en su cutícula similares o iguales a los de la esponja hospedera (Werding & Kraus, 2002).

Se sabe por trabajos e investigaciones que la estrategia utilizada por los crustáceos para el cambio de color son los cromatóforos, seguida por la presencia de microcristales de guanina en su cutícula y la presencia de órganos bioluminiscentes (Waterman, 1961). Los cromatóforos producen cambios de color debido a factores externos como la temperatura, la intensidad lumínica o la salinidad, que inducen cambios a nivel fisiológico, tanto en el sistema nervioso central, sistema endocrino y ovarios o testículos (Waterman, 1961; Morán-Ramírez, 2012). Los cromatóforos son conjuntos o sincitios celulares encontrados en toda la extensión del tegumento de los crustáceos (Waterman, 1961); también se pueden definir en función del tipo y cantidad de colores que secretan, clasificándolos en monocromáticos, dicromáticos y policromáticos, sintetizando los siguientes colores, negro (melanóforos), blanco (leucóforos), rojo (eritróforos), azul (cianóforos) y amarillo (xantóforos) o iridiscencias dadas por iridioforos (Brown, 1933; Fingerman & Whitsell, 1956; Waterman, 1961; McNamara, 1981). Además los patrones de coloración de los crustáceos están mediados por la distribución de dichos cromatóforos en el cuerpo de los individuos (Waterman, 1961). Otra de las causas conocidas en crustáceos causantes

del cambio de color a largo plazo es la síntesis y degradación de pigmentos en la cutícula, siendo poco lo que se sabe de los mecanismos que interactúan en dichos procesos (Brown, 1933; Fingerman & Whitsell, 1956; Waterman, 1961). Además experimentos en laboratorio muestran que crustáceos decápodos (camarones, langostas, cangrejos y langostinos) presentan capacidades de cambio de color debido a respuestas fisiológicas que interactúan directamente con dichos cromatóforos (Brown, 1933; Fingerman & Whitsell, 1956; Waterman, 1961). Sin embargo en otros crustáceos, como los copépodos, ostrácodos, mysidáceos, euphaciáceos y decápodos (en dendrobranquiados y carideos), se ha observado que el cambio de color se debe a la presencia de microcristales de guanina en su cutícula, y no a la presencia de cromatóforos, lo que les permite iridiscencias y cambios de colores mediados por la difracción de la luz que incide sobre la cutícula, o también a glándulas maxilares, en el tubo digestivo, en la endocutícula, o fotóforos en la capa retiniana, que sintetizan proteínas de tipo bioluminiscente como la luci-ferina, confiriéndoles bioluminiscencia en la noche o en épocas de reproducción a estos organismos (Fingerman & Whitsell, 1956; Waterman, 1961; McNamara, 1981).

En cuanto a causantes externos del cambio de color, la temperatura es uno de ellos. Como se sabe estos organismos al igual que muchos otros artrópodos son poiquiloterms, es decir que la temperatura corporal cambia según los cambios de temperatura ambiental (Hill & Wyse, 2006). Los decápodos y muchos otros grupos de crustáceos, han adquirido y desarrollado estrategias que les permitan regular de forma eficiente su temperatura generando calor corporal; tales estrategias se resumen en vasodilatación y vasoconstricción, movimientos constantes de apéndices y cambios de color para absorción de rayos solares (Dalla-Via, 1985; Schmidt-Nielsen, 1997; Vernberg, 1981). Existen casos puntuales en donde camarones como *Palaemonetes vulgari*, son susceptibles a cambios fisiológicos y de color causados por la variación térmica de su medio (McFarland & Pickens, 1965).

A nivel fisiológico se ha reconocido que muchos de los cambios de color, entre machos y hembras, están mediados por hormonas neurosecretoras como la RPCh y oligopéptidos secretados por testículos y ovarios que confieren coloraciones rojizas al epitelio tegumental, y en varias regiones de los sistemas internos, dadas por la excitación de los eritroforos presentes allí (Jofersson, 1967; Fernlund & Josefsson, 1972; McNamara & Ribeiro, 1999; McNamara & Ribeiro, 2000; Ribeiro & McNamara, 2002; Nery *et al.*, 1999).

La luz es otro de los factores que están directamente relacionados con la coloración de los crustáceos. Al igual que el sexo, la especie, el sustrato donde se encuentren, lo que consuman durante su vida, desarrollo embrionario y post embrionario y el tamaño del individuo (Villasante *et al.*, 2015).

La luz influye directamente en respuestas rápidas por parte de los cromatóforos que se excitan, produciendo o reduciendo las cantidades de pigmentos tegumentarios rojos (y sus tonalidades), negros y cafés. Esto se da como respuesta a la protección de los rayos UV, o adaptación y camuflaje dado que muchos necesitan camuflarse en el fondo de los lechos de los ríos o cuerpos de agua, aumentando la pigmentación oscura dorsalmente para pasar desapercibidos (Hung-Pan *et al.*, 2000; Hoang *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2006; Villasante *et al.*, 2015).

Para los cangrejos de la Familia Pseudothelphusidae no se conoce hasta la actualidad estudios sobre el color ni su

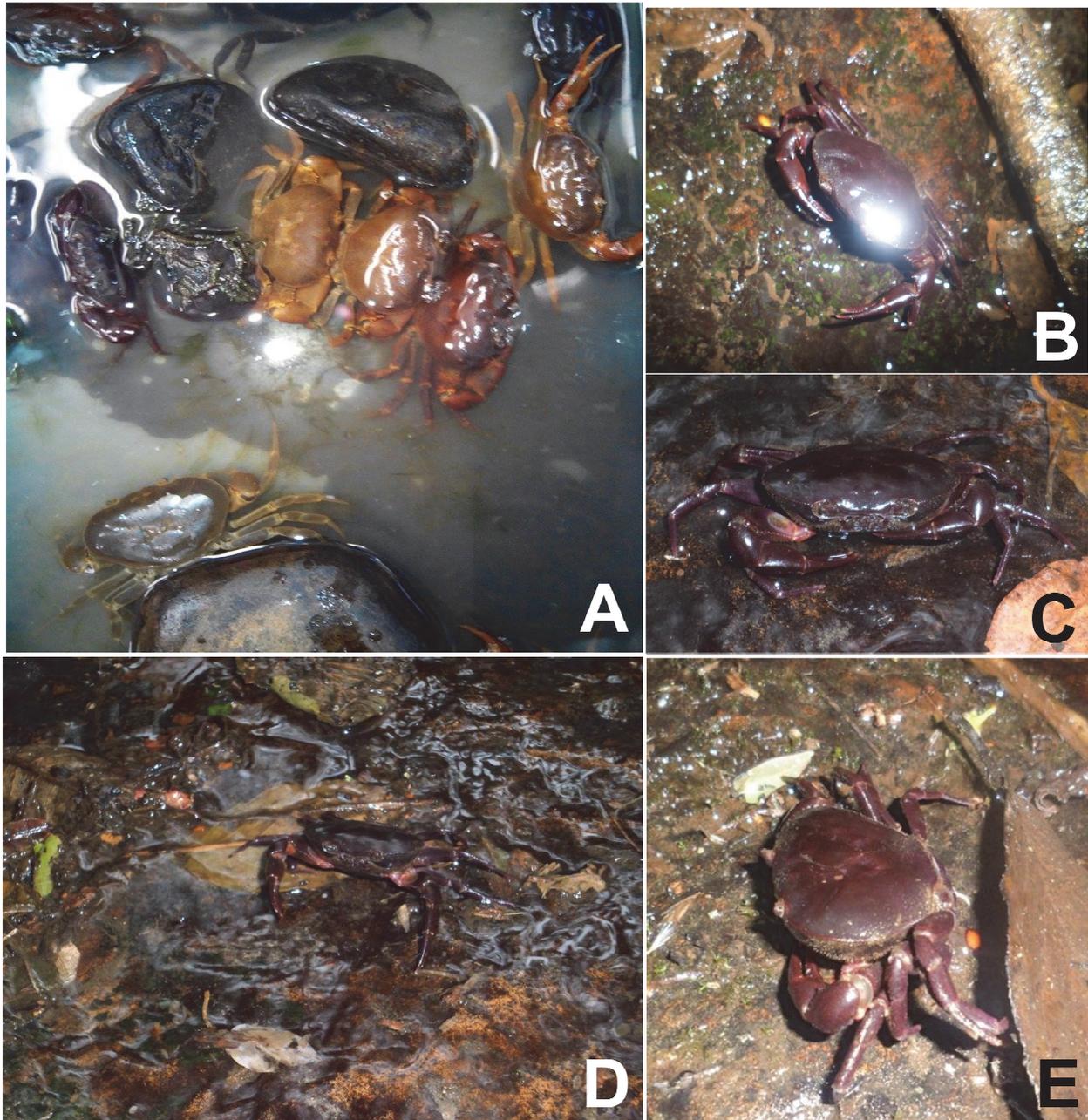


Figura 2. *Neostrengeria macropa* en su hábitat. **A.** diferentes individuos de la especie, donde se puede evidenciar la policromía marcada, individuos de colores negros, morados y ocre. Al igual que rocas donde se encuentran asociados. **B, C, D, E.** Diferentes individuos de *Neostrengeria macropa* en su hábitat. Se pueden apreciar el color de las rocas donde se encuentra asociado.

importancia en su biología, razón por la que se realiza este aporte al estudio de color en estos cangrejos.

Materiales y métodos

Área de estudio

Colombia, Cundinamarca, Bogotá, Usme, Embalse de la Regadera, cuenca alta del río Tunjuelito, coordenadas 4°23' 55"N 74°8'31"W. Se realizaron colectas en diferentes puntos de la cuenca alta del río Tunjuelito. En todos los puntos estudiados sobre el río se realizaron muestreos manuales en sitios aledaños y en las riberas del embalse de la Regadera. Se muestrearon un total de 60 cangrejos entre machos y hembras. También se colectaron algunas piedras que se encontraban sumergidas en el río en las zonas de ribera (Fig. 1). Los cangrejos muestreados y piedras colectadas, fueron transpor-

tados al laboratorio de Zoología Acuática LAZOEa para la toma de datos.

Toma de las reflectancias de cangrejo *N. macropa*

Para la toma de los datos de reflectancia y conspicuidad con respecto al medio, solo se realizaron mediciones a los cangrejos con la presencia de colores negros y café en su dorso /vientre. Para ello se utilizó un espectrofotómetro marca Ocean Optics, USB 2000, y una fuente de luz PX -2 Xe. Los datos espectrofotométricos fueron transferidos al programa ESPECTRE, el cual calcula las longitudes de ondas emitidas y guarda dicha información en datos .TXT. Además calcula variables como tono, brillo y saturación. Adjunto a este se conecta un receptor de reflectancia, el cual va conectado al espectrofotómetro por medio de una fibra óptica que emite y recibe luz a la par. Dicho receptor posee forma de campana, y

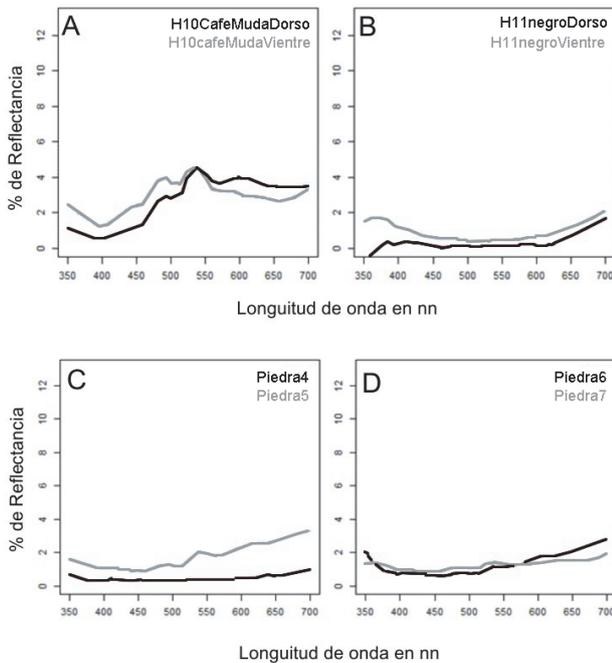


Figura 3. Curvas de reflectancia vs longitud de onda tomado de 60 cangrejos y 30 piedras diferentes. **A.** Curvas del dorso (línea negra) y vientre (línea gris), de cangrejos con tonalidades café y ocre. **B.** Curvas del dorso (línea negra) y vientre (línea gris), de cangrejos con tonalidades violeta/negro. **C.** Curvas de piedras (línea negra) y (línea gris), con tonalidades café y ocre. **D.** Curvas de piedras (línea negra) y (línea gris), con tonalidad negra.

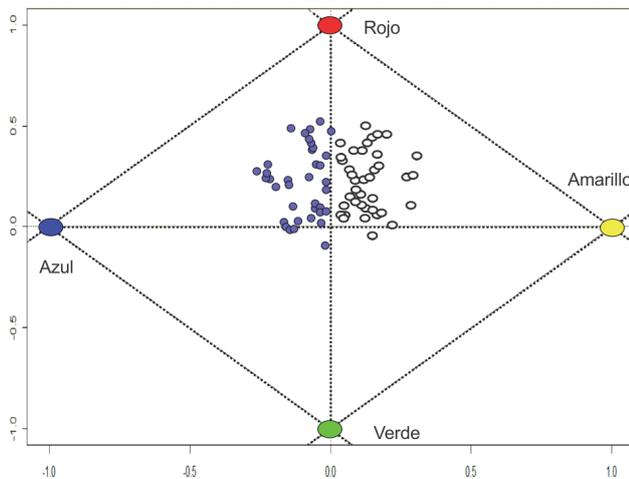


Figura 4. Espacio del color LM-SM, se observan dos grupos de datos, unos en círculos de color oscuro (Cangrejos de color violeta/negro), ubicados hacia el espacio de color rojo y azul y círculos de color claro (Cangrejos de color ocre/café), ubicados hacia el espacio de color amarillo y rojo.

debe ser calibrado con una tabla de colores portátil, tomando las medidas del color blanco y negro, antes de tomar las mediciones (Armenta *et al.*, 2008; Burkhardt, 1989; Endler 1990; McNett & Marchetti, 2005). Las tomas de datos se realizaron en un cuarto totalmente oscuro, para evitar filtraciones provenientes de luz del medio. Los cangrejos fueron secados totalmente, tanto en el dorso como en el vientre del caparazón. Posteriormente se tomó el receptor de reflectancias sobre el dorso y vientre del caparazón y se registraron las longitudes de onda reflejadas. De la misma manera se toma-

ron registros a las piedras colectadas en el sitio. Estos datos fueron almacenados en tablas txt, para luego ser analizados en el programa R.

Análisis de datos

Mediante el programa R se realizaron los análisis del color, obteniendo gráficas cuyas variables estaban representadas por el porcentaje de reflectancia en el eje Y y las longitudes de onda en nanómetros en el eje X. También se realizaron análisis en el espacio del color LM-SM, para observar que colores son los que están siendo reflejados por la cutícula de los cangrejos y por último se realizó un análisis de distancias euclidianas para observar que tan parecidos o no son los colores de los cangrejos entre sí, tanto dorsalmente como ventralmente y con respecto a su medio, para ello se calcularon e hicieron promedios de Clusters, cuyo valor se encuentran debajo de cada uno de los vectores de color.

Resultados

Color en vida de *N. macropa*, con respecto a su medio

La especie *N. macropa* posee un policromía marcada, encontrando en la misma colores que varían desde el violeta oscuro a colores café y ocre, hasta los rojos intensos (Fig. 2A).

Los resultados obtenidos con el espectrofotómetro mostraron que existen dos tipos de reflectancia en la especie *N. macropa*, cangrejos de color café con longitudes de onda que van desde los 350 nm hasta los 700 nm. Los picos de mayor reflectancia son los de 500 a 680 nm, indicando que los colores emitidos por el caparazón de estos cangrejos son verdes, amarillos, naranjas y rojos, con mayor predominancia entre los naranjas y amarillos (Fig. 3A). Los cangrejos violeta/negro, analizados de igual manera con longitudes de onda de 350nm a 700nm, demuestran muy pocos picos de reflectancia, casi todas las longitudes de onda son absorbidas por el caparazón del cangrejo y solo existe un poco de reflectancia desde los 350 a 380 y 650 a 700nm, lo que indica que los cangrejos oscuros emiten colores morados y rojos (Fig. 3B).

También se midieron las longitudes de onda reflejadas por las piedras donde fueron colectados dichos cangrejos, encontrando que dichas piedras están emitiendo longitudes de onda muy similares a las emitidas por los cangrejos, (Fig. 3C-D).

Espacio del color LM-SM

Una vez obtenidas las reflectancias de los cangrejos tanto del dorso como el vientre se procedió a observar en el espacio del color si existe o no una discriminación hacia determinados tipos de color y si se puede concluir que la policromía de estos cangrejos es marcada. Según los datos obtenidos por el espacio del color LM-SM, podemos observar que efectivamente hay una discriminación de color de los cangrejos, unos van hacia el espacio de colores rojo y amarillo, y otros hacia el espacio de colores azul y rojo (Fig. 4). Los cangrejos que van hacia el color rojo y amarillo son aquellos que presentan coloraciones y tonalidades ocre, mientras que los que van hacia el espacio del color azul y rojo, presentan tonalidades de color violeta/negro (Fig. 4).

Luego de conocer con exactitud que existe una diferencia marcada en colores, se realizó un análisis de distancias euclidianas para conocer qué tan cerca o lejanos se encuentran los colores de los cangrejos en sus regiones dorsal y ventral con respecto a las piedras donde se encontraron. Los prome-

dios de clusters registraron valores de 0,10 hasta los 0,34 (Fig. 5), demostrando que los cangrejos que poseen colores violeta/negro, están más cercanos al color de las piedras que los cangrejos de color café (Fig. 5).

Discusión

En muchos grupos de crustáceos se conoce que diversas concentraciones de pigmentos sobre la cutícula están relacionadas con algunos factores tales como la especie, el sexo, el tamaño, o también con su medio, o la temperatura, cambios fisiológicos o madurez sexual (Jofersson, 1967; Fernlund & Josefsson, 1972; McNamara & Ribeiro, 1999; McNamara & Ribeiro, 2000; Ribeiro & McNamara, 2002; Nery *et al.*, 1999; Vega-Villasante *et al.*, 2015); esto puede sustentar los resultados obtenidos de los análisis colorimétricos, donde la reflectancia de las piedras y las del caparazón del cangrejo son similares por lo que se demuestra el fenómeno de la coloración críptica sustentada en los promedios de cluster obtenidos. Cuando el valor de Cluster sea más bajo, será más parecido el color entre los cangrejos y entre estos respecto de las piedras encontradas en el medio donde habitan. El ecosistema y la intensidad lumínica donde estos individuos están presentes podrían estar jugando un papel primordial en la policromía de *N. macropa*. Dicho ecosistema, son los bosques montanos altos, en la sabana de Bogotá, caracterizados por vegetación de alta montaña, con precipitación media anual, desde 600 hasta 1.200 mm, régimen bimodal caracterizado por la ocurrencia de dos épocas mayores de lluvias, separadas por dos épocas de menor intensidad (IGAC, 1992). El piso térmico predominante es el frío, caracterizado por alturas que van desde 2000 hasta 3000 msnm, con temperaturas promedios que oscilan entre los 12 a 18°C (IGAC, 1992), Además los cuerpos de agua donde están presentes estos individuos registran temperaturas que oscilan entre los 15 a 3 °C (Arias-Pineda, 2013; Arias-Pineda & Realpe, 2014). Dichas temperaturas e intensidad lumínica con altas longitudes de rayos UV, podrían estar induciendo las coloraciones oscuras en estos individuos, corroborando los resultados obtenidos, donde las tonalidades café y violetas, reflejadas por los cangrejos, absorben la mayoría de longitudes de onda del espectro visible. Esto puede explicarse desde la poiquilothermia de estos individuos, donde en ecosistemas con temperaturas tan bajas la recepción de mayor cantidad de luz a través del tegumento, por medio de pigmentos oscuros, permite el aumento de la temperatura para sus actividades fisiológicas (McFarland & Pickens, 1965; Vernberg, 1981; Dalla-Via, 1985; Schmidt-Nielsen, 1997, citados en Morán-Ramírez, 2012; Boyle & McNamara, 2005; Hill & Wyse, 2006).

Es posible que la policromía evidenciada en la especie también pueda estar relacionada con la madurez sexual de los individuos; se conoce que los cambios de color entre machos y hembras está relacionado con la secreción de neuropéptidos y hormonas que inducen la coloración en crustáceos adultos (Jofersson, 1967; Fernlund & Josefsson, 1972; McNamara & Ribeiro, 1999; Hung-Pan *et al.*, 2001).

Conclusiones

Las longitudes de onda reflejadas por la especie *N. macropa* son los siguientes: naranjas, rojos, amarillos y verdes en el caso de aquellos cangrejos que poseen colores ocres y café,

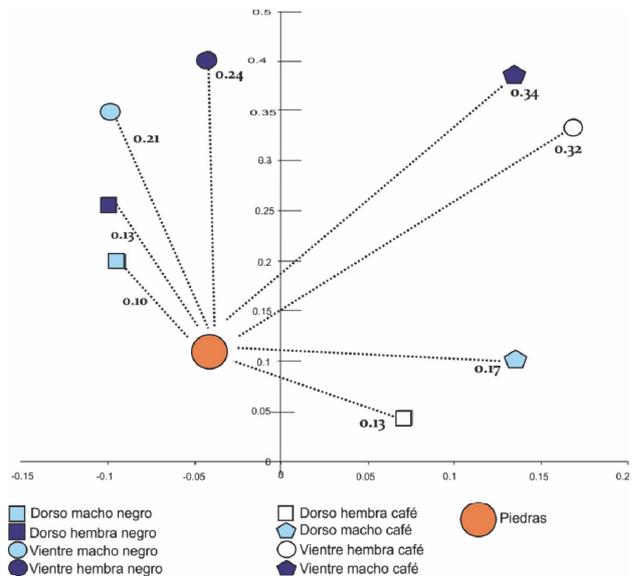


Figura 5. Gráfica de los análisis de distancias euclidianas y promedios de los clusters de color. Los valores debajo de cada vector es el promedio de clusters.

mientras que para los que presentan colores violeta/negros, las longitudes de onda emitidos por dichos cangrejos son los rojos, azules y morados, es decir los extremos de las ondas en el espacio del color visible; el resto de ondas en estos individuos son absorbidas por la cutícula de los mismos (Fig. 3). Además estos individuos pueden clasificarse en estos dos colores dados los resultados del análisis de color LM-SM (Fig. 4).

Se encontró que existe conspicuidad entre el lecho del río (piedras) y el dorso y vientre del caparazón de la especie *N. macropa*. Dentro de los cangrejos muestreados (café y violeta/negros) los que poseen la mayor conspicuidad, son los violeta/negro, ya que en el análisis de clúster y distancias euclidianas, son los que presentan menor promedio entre todos (Fig. 5).

No existe diferencia entre la conspicuidad de hembras y machos de cangrejos café y negro, tanto en el dorso como en el vientre, pero el dorso muestra más conspicuidad, presentando los promedios de clúster más bajos (Fig. 5).

Agradecimiento

Al laboratorio de Zoología y Ecología Acuática LAZOE, por la utilización del espacio y equipos de trabajo. A Judy y su familia, por su colaboración en el reconocimiento y guía en el sitio.

Bibliografía

(*) Referencias disponibles en www.sea-entomologia.org

- ARIAS-PINEDA, J. Y. 2013. Nuevo registro del cangrejo sabanero *Neostrengeria macropa* (Decapoda: Pseudothelphusidae) para el suroriente de la sabana de Bogotá (Colombia). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A)*, **53**: 263-265 (*).
- ARIAS-PINEDA, J. Y. & E. REALPE 2014. Ampliación de la distribución conocida del cangrejo sabanero, *Neostrengeria macropa* (Milne-Edwards, 1853) (Decapoda: Pseudothelphusidae), en la sabana de Bogotá (Colombia). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A)*, **55**: 141-146 (*).
- ARMENTA, J.K., P.O. DUNN & L.A. WHITTINGHAM 2008. Effects of Specimen Age on Plumage Color. *The Auk*, **125**(4): 803-808.

- ANDERSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University, Press, Princeton, NJ.
- BRUSCA, R. & G. BRUSCA 2003. *Invertebrates*. 2 edición. Sinauer Associates
- BRISCOE, A.D. & L. CHITTKA 2001. The evolution of color vision in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **46**: 471-510.
- BOYLE, R. T. & J. C. MCNAMARA 2005. Association of kinesin and myosin with pigment granules in crustacean chromatophores. *Pigment Cell Reserch.*, **19**: 68-75.
- BROWN, F.A.J.R. 1933. The controlling mechanisms of chromatophores in *Palaemonetes*. *Proc. Natl. Acad. Sci.U.S.*, **19**: 327-329.
- BURKHARDT, D. 1989. UV vision: A bird's eye view of feathers. *Journal of Comparative Physiology*, **164**: 787-796.
- COX, R.M., S. L. SKELLY, A. LEO & H. B. JOHN-ALDER 2005. Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia*, **3**: 597-608.
- COOPER, W.E. & N. GREENBERG 1992. Reptilian coloration and behavior. Pp. 298-422. In: B. C. Gans & D. D. Crews (Eds). *Biology of the Reptilia*. Vol. **18**. Physiology University of Chicago Press, Chicago.
- DALY, J.W., H.M. GARRAFO, T.F. SPANDE, C. JARAMILLO & A.S. RAND 1994. Dietary source for skin alkaloids of poison frogs (Dendrobatidae)? *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 943-955.
- DALLA-VIA, G.J. 1985. Oxygen consumption and temperature change in the shrimp *Palaemon elegans*. *Marine Ecology Progress Series*, **26**: 199-202.
- DUELLMAN, W. & L. TRUEB 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins. London. 670 pp.
- ENDLER, J. A., 1990. On the measure and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, **41**: 315-352
- FERNLUND, P. & L. JOSEFSSON 1972. Crustacean color-change hormone: amino acid sequence and chemical synthesis. *Science*, **177**: 173-175.
- FINGERMAN, M. & J.S. WHITSELL 1956. Background responses of the red and white chromatophores of the dwarf crawfish, *Cambarellus shufeldtii*. *Ant. Record*, **125**: 637.
- HILL, R.W. & G.A. WYSE 2006. *Fisiología animal*. Ed. Médica Panamericana. 1038 pp.
- HUNG-PAN, C., C. YEH-HU & J. CHENG 2001. Effects of light regime, algae in the water and dietary astaxantin on pigmentation, growth and survival of black tiger prawn *Penaeus monodon* postlarvae. *Zool. Stud.*, **40**(4): 371-382.
- HOANG, T., Y. LEE, C. KEENAN & G. MARDSEN 2002. Spawning behavior of *Penaeus* (*Fenneropenaeus*) *merguiensis* De Man and the effect of light intensity on spawning. *Aquac. Res.*, **33**(5): 351-357.
- IGAC 1992. *Cundinamarca, Características Geográficas*. 189 pp. Santafé de Bogotá.
- JOSEFSSON, L. 1967. Separation and purification of distal retinal pigment hormone and red pigment concentrating hormone of the crustacean eyestalk. *Biochimistry Biophysics Acta*, **148**: 300-303.
- MCNAMARA, J.C. 1981. Morphological organization of crustacean pigmentary effectors. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, **161**: 270-280.
- MCNAMARA, J.C. & M.R. RIBEIRO 1999. Kinetic characterization of pigment migration and the role of the cytoskeleton in granule translocation in the red chromatophores of the shrimp *Macrobrachium olfersii* (Crustacea, Decapoda). *J. Exp. Zool.*, **283**: 19-30.
- MCNAMARA, J.C. & M.R. RIBEIRO 2000. The calcium dependence of pigment translocation in freshwater shrimp red ovarian chromatophores. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, **198**: 357-366.
- MCNETT, G. D. & K. MARCHETTI 2005. Ultraviolet degradation in carotenoid patches: Live versus museum specimens of wood warblers (Parulidae). *Auk*, **122**: 793-802.
- MCFARLAND, W.N. & P.E. PICKENS 1965. The effect of season, temperature, and salinity on standard and active oxygen consumption of the grass shrimp, *Palaemonetes vulgaris*. *Canadian Journal of Zoology*, **43**: 571-585.
- MORÁN-RAMÍREZ, O. 2012. Influencia de la temperatura en el comportamiento y color de *Palaemon elegans* (Rathke, 1837) (Crustacea, Decapoda). *Anales Universitarios de Etología*, **6**: 33-37.
- NERY, L.E., M.A. DA SILVA, L. JOSEFSSON & A.M. CASTRUCCI 1997. Cellular signalling of PCH-induced pigment aggregation in the crustacean *Macrobrachium potiana* erythrocytes. *J. Comp. Physiol.*, **167**: 570-575.
- RIBEIRO, M. & J.C. MCNAMARA 2002. The role of cyclic guanylyl cyclase in pigment aggregation in freshwater shrimp ovarian chromatophores. In: XVII Reuniao Anual da Federacao de Sociedades de Biologia Experimental (FeSBE). Resumos 19, 40.
- RODRÍGUEZ, G. & C. MAGALHAES 2005. Recent Advances in the biology of de neotropical fresh water crab family Pseudoscorpionidae (Crustacea; Decapoda; Brachyura). *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**(2): 354-365.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1997. *Animal physiology: Adaptation and environment*. 5th ed. Cambridge University Press. 617 pp.
- VEGA-VILLASANTE, F., E. F. MARTÍNEZ-OCHOA, M. U. GARCÍA-GUERRERO & J. D. ARRONA-ORTIZ 2015. Efecto de diferentes intensidades de luz sobre la expresión de cromatóforos, crecimiento y supervivencia en juveniles de *Macrobrachium tenellum*. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, **43**(1): 255-261.
- VERNBERG, J. 1981. *Functional adaptations of marine organisms*. Academic Press. New York, 346 pp.
- WERDING, B. & H. KRAUS 2002. A new species of the *Petrolisthes galathinus* species complex from the southern Caribbean Sea (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Crustaceana*, **75**, 1141-1147.
- ZHANG, P., X. ZHANG, J. LI & G. HUANG 2006. The effects of body weight, temperature, salinity, pH, light intensity and feeding condition on lethal DO levels of whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). *Aquaculture*, **256**(1-4): 579-587.