

Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura)

Eduardo D. Spivak

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad Nacional de Mar del Plata
Casilla de Correo 1216, 7600 Mar del Plata, Argentina

RESUMEN. Se compara la fauna de decápodos y las características ambientales de varios estuarios y lagunas costeras del Atlántico sudoccidental, ubicados entre los 25 y los 41°S: Baía de Paranaguá, Manguezal de Itacorubí, Lagoa dos Patos (Brasil), Laguna Castillos (Uruguay), Río de la Plata (Uruguay-Argentina), Laguna Mar Chiquita y Bahía Blanca (Argentina). Se revisa la información sobre historia natural de las especies de cangrejos (Crustacea: Brachyura) que los habitan. El número de especies de cangrejos desciende bruscamente entre Itacorubí y Lagoa dos Patos, junto a la disminución de la temperatura mínima del agua. Las bajas temperaturas invernales tienen un efecto directo sobre la fisiología de muchas especies, pero también están relacionadas con la desaparición de los manglares y la variedad de microhabitat que éstos generan. Sin embargo, el efecto de la temperatura no es suficiente para explicar algunos aspectos relacionados con la distribución de las especies y sus historias de vida.

Palabras claves: crustacea, Brachyura, cangrejo, estuario, laguna costera, humedales.

Crabs of coastal lagoons in the southwestern Atlantic (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura)

ABSTRACT. Environmental aspects and the decapod fauna of several estuaries and coastal lagoons in the southwestern Atlantic, between 25 and 41°S, are compared: Baía de Paranaguá, Manguezal de Itacorubí, Lagoa dos Patos (Brasil), Laguna Castillos (Uruguay), Río de la Plata (Uruguay-Argentina), Laguna Mar Chiquita and Bahía Blanca (Argentina). The information about natural history of crab species (Crustacea: Brachyura) from these estuarine systems is reviewed. The number of crab species falls dramatically between Itacorubí and Lagoa dos Patos, together with a fall in minimum water temperature. Low winter temperatures may affect physiological processes of many species and are related to the disappearance of mangroves, and the variety of microhabitat generated by them. However, temperature alone cannot explain several features of species distribution and life history.

Key words: crustacea, Brachyura, crab, estuary, coastal lagoon, wetlands.

INTRODUCCION

El ambiente estuarial se caracteriza por una mezcla continuamente cambiante de agua dulce y salada y por estar dominado por material sedimentario fino de origen marino, fluvial o terrestre, que se acumula formando planicies de barro ricas en alimento pero escasas en oxígeno (McLusky, 1989). Los estuarios son sistemas heterogéneos: en cada punto de un estuario la salinidad depende de la relación entre los volúmenes de agua de mar y de agua dulce, de la amplitud de mareas, de la topografía y del clima de

la localidad, y experimenta variaciones diarias. La mayoría de los estuarios incluye *humedales* intermareales: marismas (praderas de *Spartina* spp.) en zonas templadas y manglares en zonas tropicales.

Los cangrejos (Decapoda: Brachyura) son típicos habitantes del litoral estuarino. Su distribución y abundancia está controlada, entre otros factores, por la alta disponibilidad de alimentos, los severos *estreses fisiológicos* de estos ambientes, la

diversidad de habitats, la competencia interespecífica y el suministro de larvas. Las larvas planctónicas pueden ser retenidas en los estuarios o exportadas al mar y ello depende, entre otras causas, de la extensión del período larval, la distribución vertical de las larvas y la existencia de comportamientos de natación que permitan utilizar diferencialmente las corrientes de agua.

Las costas templadas del Atlántico sudoccidental están caracterizadas por dos tipos de estuarios: estuarios de planicie costera (rodeados tanto por llanuras como por sierras) y lagunas costeras, también conocidas en la literatura local como albuferas (Ringuelet, 1962). Al norte de los 28-29°S, las orillas de los estuarios presentan manglares rodeados por un angosto cinturón de *Spartina* spp.; al sur de esa latitud, sólo marismas.

El presente trabajo tiene por objetivo comparar la fauna de cangrejos estuariales a lo largo de un gradiente latitudinal en la región templado-cálida del Atlántico sudoccidental (25-41°S) y recopilar la información existente sobre la historia natural de esos cangrejos.

MATERIAL Y METODOS

Se seleccionaron varios estuarios ubicados en las costas del sur de Brasil, Uruguay y Argentina, sobre los cuales se dispone de información ambiental: Bahía de Paranaguá, Manguezal de Itacorubí y Lagoa dos Patos; laguna de Castillos; Río de la Plata, Mar Chiquita y Bahía Blanca (Fig. 1). Se recopiló la información disponible sobre la biología y ecología de las especies de cangrejos que los habitan. Las características generales del área de estudio ya fueron descritas (Spivak, 1996), las particulares de cada sistema se puntualizan en los resultados.

RESULTADOS

Características de los estuarios y su fauna de cangrejos

Bahía de Paranaguá (25°16'-25°35'S; 48°17'-48°45'W)

Es un sistema que abarca 456 km² del Estado de Paraná, Brasil, formado en realidad por las bahías de Paranaguá (256 km²) y Laranjeiras (200 km²), que confluyen en las proximidades de la ciudad de Paranaguá y se extienden 50 km hacia el oeste y el

norte, respectivamente, de su confluencia. El sistema recibe un aporte de agua dulce de 75 m³/s de las pequeñas cuencas hidrográficas de la Serra do Mar y de las planicies litorales (zonas con lluvias superiores a 2000 mm anuales). Los ríos que provienen de la sierra y la llanura, así como los ríos de marea («gamboas»), festonean las orillas de ambas bahías. Tiene una profundidad media de 1,9 a 7 m y máxima de 8 a 33 m, dos mareas diarias desiguales con una amplitud máxima de 2 m. La temperatura del agua superficial oscila entre 17 y 31°C durante el año.

La región oriental de la bahía de Paranaguá se caracteriza por playas arenosas semejantes a las exteriores y aguas oceánicas. La región occidental es estuarial, con estratificación parcial del agua (pero variable a lo largo del año), y sedimentos finos con abundante detrito. En ella son frecuentes las islas arenosas planas, que se prolongan en bajos limo-arenosos. Se determinó que las características físicas, químicas y biológicas de la región occidental están fuertemente determinadas por el régimen de lluvias (Rebello y Brandini, 1990)

El sistema presenta una alta complejidad ambiental que origina una variedad de habitats. Toda la bahía está rodeada por manglares, que se extienden siguiendo ríos y gamboas. En el intermareal, frente a los manglares, existe un cinturón angosto



Figura 1. Áreas de estudio.

Figure 1. Area of study.

y discontinuo de marismas de *Spartina alterniflora* (Lana, 1986).

La fauna de cangrejos del Estado de Paraná fue enumerada por Melo *et al.*, (1989). En ambientes estuariales de la Bahía de Paranaguá, estos autores incluyen 21 especies de cangrejos litorales: *Chasmagnathus granulata*, *Metasesarma rubribes*, *Aratus pisonii*, *Armases angustipes*, *Sesarma rectum*, *Goniopsis cruentata*, *Pachygrapsus gracilis* y, ocasionalmente, *P. transversus* (Grapsidae: los dos primeros en relación con las marismas, los seis últimos con los manglares); *Uca thayeri*, *U. uruguayensis*, *U. maracoani* y *Ucides cordatus* (Ocypodidae); *Eurytium limosum*, *Panopeus americanus* y *Panopeus austrobesus* (Xanthidae); *Arenaeus cribarius* (raramente), *Callinectes danae*, *C. exasperatus*, *C. ornatus*, *C. sapidus* y *C. larvatus* (Portunidae).

Por otra parte, este sistema es habitado por dos especies de Penaeidae: *Penaeus schmitti* y *P. aztecus* (Loyola e Silva y Nakamura, 1982).

Manguezal do Itacorubí (27°35'S, 48°31'W)

En el Estado de Santa Catarina, Brasil, se encuentra el límite austral de la distribución geográfica de los ecosistemas de manglares del Atlántico sudoccidental. El manglar de Itacorubí, de 1,62 km², se encuentra en la zona urbana de la ciudad de Florianópolis. Está dispuesto alrededor de dos pequeños ríos y formado por *Avicenia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* en el interior y por *Spartina densiflora* y *S. loiseleur* bordeando los canales y el manglar. La temperatura de la superficie del agua oscila entre 19 y 25°C y la salinidad entre 15 y 34‰ (pero alcanza valores extremos de 9 y 45‰ en el intermareal).

Este ambiente es el habitat de una fauna abundante y diversa de cangrejos que varía en forma estacional. El estudio de Branco (1991) incluye 15 especies: *Aratus pisonii*, *Goniopsis cruentata*, *Metasesarma rubripes* y *Chasmagnathus granulata*; *Ucides cordatus*, *Uca thayeri*, *U. uruguayensis* y *U. maracoani*; *Callinectes danae*, el portúnido más abundante, *C. bocourti*, *C. ornatus*, *C. exasperatus*, *C. sapidus*; *Eurytium limosum*; y *Cardisoma guanhumí* (Gecarcinidae). Las especies más abundantes en este ambiente, y que alcanzan mayores densidades (hasta 200 ind./m²), son *C. granulata* y *U. uruguayensis*; en tercer lugar se destaca *A. pisonii* (máximode 80 ind./m²).

Lagoa dos Patos (30°02'-32°15'S; 50°05'-52°05'W)

Es la mayor laguna costera de América del Sur. Tie-

ne 265 km de largo y 9800 km² de superficie, está ubicada en el Estado de Río Grande do Sul, Brasil, recibe aportes de numerosos ríos y arroyos, está comunicada con la Lagoa Mirim, y desagua en el océano Atlántico un poco al sur de la ciudad de Río Grande. La región Sur es de características estuariales, con una profundidad de 5 a 14 m en los canales, 1 a 5 m en zonas intermedias y 0 a 1 m en las orillas, rodeadas por praderas de *Spartina alterniflora*. Existe una región deltaica en evolución, formada por la acumulación de sedimentos continentales, con islas entre las que se encuentran áreas bajas y protegidas llamadas «sacos». Los sacos de fondo arenoso o arenolimoso tienen abundante vegetación sumergida: praderas de *Ruppia maritima* y *Enteromorpha* sp. La temperatura del agua en los canales varía entre 10 y 28°C, la salinidad entre 1 y 33‰. Los vientos son responsables de la penetración de agua de mar en el estuario ya que la amplitud de mareas es escasa (de 22 a 125 cm). El nivel del agua y la salinidad varían con las estaciones debido al efecto del drenaje de la cuenca (las precipitaciones son mayores en invierno).

Los manglares han desaparecido en esta latitud. Capitoli *et al.* (1978) señalan la existencia de cuatro comunidades bentónicas litorales caracterizadas, desde el supra hacia el submareal, por la dominancia de *Spartina* sp., *Chasmagnathus granulata*, *Laonereis acuta* y *Erodona mactroides* - *Kalliapseudes sohubartii*. El número de especies de cangrejos se reduce notablemente: *Chasmagnathus granulata*; *Cyrtograpsus angulatus* y *Metasesarma rubripes* (Grapsidae) y, estacionalmente, *Callinectes sapidus*. Esta región es área de cría del peneido *Penaeus paulensis*; en las zonas más próximas al mar, penetran los peneidos *Artemesia longinaris* y *Pleoticus muelleri*; en zonas de agua dulce se encuentra el palaemónido *Palaemonetes argentinus*.

Laguna de Castillos (34°S, 53°W)

Este sistema, ubicado en el Departamento de Rocha, Uruguay está formado por una laguna con una superficie de 80 km² y un arroyo (Arroyo Valizas) de 17,6 km de largo que desemboca en el Océano Atlántico. La corriente en el arroyo puede fluir tanto en dirección de la laguna como del mar y su desembocadura se caracteriza por la presencia de una barra de arena que puede estar cerrada en el invierno. La profundidad media de la laguna es de 1 m, la máxima 3 m; los valores correspondientes al arroyo son 2 y 8 m, respectivamente. La temperatura del agua oscila entre 9-10°C (invierno) y 22-25°C (verano). La salinidad de la laguna no sobrepasa

10‰, la del arroyo varía entre 2 y 32‰, de acuerdo a las condiciones hidrológicas (estado de la barra, dirección de la corriente) y climáticas.

La fauna de cangrejos incluye a *Cyrtograpsus angulatus*, *Chasmagnathus granulata*, *Metasesarma rubripes* y *Callinectes sapidus* (Nión, 1980). Otros decápodos presentes son el peneido *Penaeus paulensis*, que penetra como postlarva, ocupa todo el sistema y emigra a partir de 100 mm de largo, *Palaemonetes argentinus* que vive en toda la laguna y el sector superior del arroyo, soportando grandes variaciones de salinidad y el anomuro *Aegla* sp. que está restringido a la parte fluvial (distal) de la laguna.

Río de la Plata (34°20'-35° y 36°20'S en Uruguay y Argentina, respectivamente; 55°-58°40'W)

El Río de la Plata tiene 300 km de largo y entre 40 y 200 km de ancho, cubre una superficie de 30000 km² y baña las costas de Uruguay y la Provincia de Buenos Aires (Argentina). La zona fluvial interna, que recibe un aporte de agua dulce de 20000 m³/s, tiene una profundidad media de 1 a 3 m y una amplitud de mareas de 0,35 m. La zona externa, de características estuariales, abarca 18000 km², con una profundidad media de 4 a 18 m (es más profunda en la costa uruguaya donde el efecto de las mareas es mayor), una amplitud de mareas de 1 m y temperaturas que oscilan entre 10 y 24°C. La onda de mareas tarda 12 hr en recorrer la longitud del río y existe un importante efecto del viento que produce mezcla (cuando sopla del O-SO) o estratificación (cuando sopla del N-NE) del agua (Boschi, 1964, 1988). La bahía de Samborombón, ubicada en el sudoeste del estuario, es una extensa zona de pantanos y marismas (Rossi, 1982), densamente poblados por cangrejos.

En las costas uruguayas habitan *Cyrtograpsus angulatus* (ambientes rocosos) y *Chasmagnathus granulata* (ambientes fangosos); en las costas argentinas, especialmente en Samborombón, se encuentran *C. angulatus*, *C. granulata* y *Uca uruguayensis* (Boschi, 1964). Las aguas estuariales del Río de la Plata no están habitadas por peneidos. Tampoco se encuentran los palaemónidos *Palaemonetes argentinus* o *Macrobrachium borelli*, ni el sergéstido *Acetes paraguayensis* que son residentes permanentes en los ríos y arroyos de su dilatada cuenca (Boschi, 1988).

Mar Chiquita (37°32'-37°45'S; 57°19'-57°26'W)

Mar Chiquita es una laguna costera que cubre 46 km² en la provincia de Buenos Aires. Tiene una profundidad máxima de 1,2 m por encima de las ma-

reas más bajas. Está dividida en una región ancha, al norte, y otra más estrecha al sur, donde se encuentra la boca. Unos pocos ríos pequeños la alimentan constantemente con agua dulce mientras que el agua de mar entra y sale periódicamente con las mareas semidiurnas, pasando por una estrecha barra de arena localizada en la boca de la laguna. La magnitud de este intercambio depende de la amplitud de mareas y los vientos. La temperatura del agua oscila entre 8 y 25°C; en los meses de invierno (junio a setiembre) se registran heladas. La laguna está rodeada por una delgada planicie de mareas sin vegetación, formada por arena fina, limo y arcilla aportados por arroyos y canales; ocasionalmente aparecen sedimentos consolidados del pleistoceno. Por fuera de las planicies de marea, se extienden praderas de *Spartina densiflora*. En las proximidades de la boca existen playas arenosas. En gran parte de la laguna se encuentran arrecifes formados por los tubos calcáreos del poliqueto serpúlido *Ficopomatus enigmaticus*. Esos arrecifes son conocidos localmente como «bochones» (Boschi, 1964; Fasano *et al.*, 1982; Olivier *et al.*, 1972a, 1972b; Spivak *et al.*, 1994).

Cuatro especies de cangrejos habitan esta laguna: *Chasmagnathus granulata*, *Uca uruguayensis*, *Cyrtograpsus angulatus* y *C. altimanus*. Los arroyos que desembocan en la laguna alojan poblaciones de *Palaemonetes argentinus*, cuyas larvas se encuentran en el cuerpo de la misma.

Bahía Blanca (38°40'-39°20'S; 61°-62°30'W)

Esta Bahía tiene una superficie de 2290 km² y está caracterizada por un intrincado conjunto de islas, bancos y canales. El aporte de agua dulce es despreciable frente al volumen incorporado en cada ciclo de mareas y, por lo tanto su salinidad fluctúa apenas entre 31 y 36‰. Sin embargo, la llamada zona interna del estuario, de apenas 10 km², tiene salinidades que oscilan entre 19‰ en invierno y 40‰ en verano; es verticalmente homogénea. La temperatura del agua varía anualmente entre 6 y 23°C (Elías, 1985). Su fauna de cangrejos litorales está limitada a *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus altimanus*.

Análisis comparativo

Este conjunto de estuarios y lagunas costeras difieren en su extensión, profundidad, topografía, geomorfología y origen. Al analizarlos comparativamente se pueden destacar las variaciones en la temperatura del agua, la vegetación marginal y el número de especies de cangrejos que los habitan.

Existe una disminución de la temperatura máxima y mínima (promedio mensual) con la latitud (Fig. 2). El descenso de la temperatura mínima es muy brusco entre Itacorubí y Lagoa dos Patos (19 a 10°C); el de la temperatura máxima es más gradual y menos intenso. Tanto Paranaguá como Itacorubí están rodeados por manglares, acompañados por un delgado cinturón de *Spartina* spp.; los restantes sistemas por praderas de *Spartina* spp. El número de especies de cangrejos, alto en Paranaguá (21), cae dramáticamente entre Itacorubí (15) y Lagoa dos Patos (4), y luego se mantiene entre 4 y 2. (Fig. 3).

Historia natural de las especies

La magnitud de la información sobre la historia natural de las especies estuariales de sudamérica varía. Aquellas cuya distribución abarca también las costas de América del Norte han sido, en general, más estudiadas que las endémicas de América del Sur. Por ejemplo, *Chasmagnathus granulata*, una especie semiterrestre y excavadora, con una amplia distribución geográfica, cuanti y cualitativamente importante en la mayoría de los estuarios de la región, no está incluida en la completa revisión de cangrejos terrestres de Burggren y McMahon (1988). Esto probablemente se deba a que buena

parte de la información disponible ha sido publicada en revistas locales o aún permanece inédita. A continuación se revisa la historia natural de los cangrejos estuariales que viven entre los 25 y los 41°S. La información sobre ontogenia y ciclos de vida se encuentra en otra contribución de este volumen (Spivak, 1996).

Familia Grapsidae

Subfamilia Sesarminae

Aratus pisonii. Habita las costas orientales del Pacífico, entre Nicaragua y Perú, y las occidentales del Atlántico, entre Florida (USA) y Santa Catarina (Brasil). En la región en estudio se encuentra en Paranaguá e Itacorubí (Branco, 1991; Melo *et al.*, 1989). La mayor parte de la información disponible sobre la historia natural de esta especie proviene de investigaciones realizadas al norte de esta región (Burggren y McMahon, 1988; Conde y Díaz, 1989a, 1989b, 1992a, 1992b). Es una especie predominantemente arbórea. Los cangrejos pasan la mayor parte del tiempo fuera del agua, en las raíces, tronco y ramas de los mangles, que escalan ágil y activamente, gracias a los dactilos especializados de sus patas caminadoras (Hartnoll, 1988). El cortejo y el apareamiento también tienen lugar en los

árboles; las hembras ovígeras permanecen en ellos y sólo los abandonan en el momento de expulsar las larvas, que se desarrollan en el plancton marino. Hartnoll (1988) menciona la existencia de estratificación de la población por tallas: los jóvenes son frecuentes en las partes bajas de los árboles o se ocultan bajo la hojarasca en el suelo; Branco (1991) observó en Itacorubí que los cangrejos pequeños se encuentran en pequeñas cuevas en los bancos de *U. uruguayensis* o asociados a las galerías de *U. cordatus*, raramente en los árboles. *A. pisonii* ingiere hojas de mangle frescas y en descomposición, insectos y organismos epibiontes de las raíces y es responsable de la transferencia de una gran cantidad de materia orgánica al agua, bajo la forma de heces finamente divididas (Wolcott, 1988).

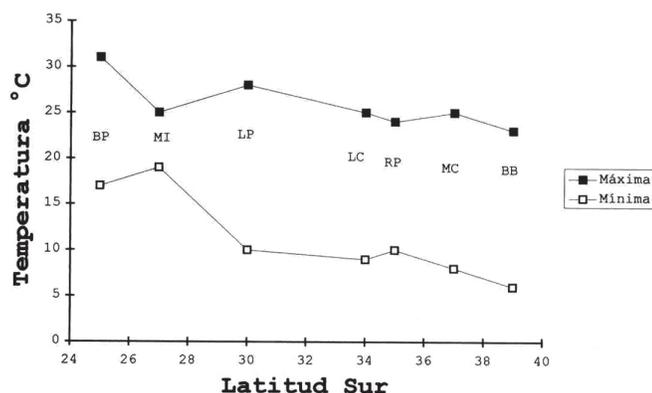


Figura 2. Temperaturas mensuales del agua (máximas y mínimas) en los sistemas estuariales de la región templada-cálida del Atlántico sudoccidental. BP: Baía de Paranaguá, MI: Manguezal de Itacorubí, LP: Lagoa dos Patos, LC: Laguna Castillos, RP: Río de la Plata, LC: Laguna Mar Chiquita; BB: Bahía Blanca.

Figure 2. Monthly temperatures (maximum and minimum) of water in the estuarine systems of the temperate warm region of the Southwest Atlantic. BP: Baía de Paranaguá, MI: Manguezal of Itacorubí, LP: Lagoa dos Patos, LC: Laguna Castillos, RP: Río of la Plata, LC: Laguna Mar Chiquita, BB: Bahía Blanca.

Armases angustipes. Se distribuye a lo largo de las costas del océano Atlántico occidental, desde México hasta Santa Catarina (Abele, 1992). Habita en el agua de las hojas basales de bromeliáceas que crecen, parcialmente sombreadas, sobre rocas graníticas a lo largo de arroyos de aguas salobres. También se la halló en áreas de manglares y pozos de agua dulce. Estos cangrejos son ágiles escaladores e ingieren bromeliáceas y otros vegetales, insectos y detritos (Abele, 1992). En la región en estudio sólo fue mencionada en Paranaguá, donde vive bajo detritos y en el agua contenida en bromeliáceas, siempre cerca de cursos de agua salobre (Melo *et al.*, 1989).

Metasesarma rubripes. Se distribuye desde América Central hasta el Río de la Plata (Boschi, 1964). En la región en estudio se la menciona tanto en manglares como en marismas, desde Paranaguá hasta la Laguna Castillos (Branco, 1991; Capítoli *et al.*, 1978; Melo *et al.*, 1989; Nión, 1980). Los cangrejos excavan sus pequeñas cuevas entre las raíces de los mangles (Branco, 1991) y entre las raíces y bases de tallos de *Spartina* spp. (Benvenuti *et al.*, 1977; Nión, 1980); son activos tanto de día como de noche, se desplazan rápidamente por el suelo y

compiten con *C. granulata*, cuyas cuevas utilizan. Ingieren materia vegetal e insectos y su desarrollo larval es pelágico y marino.

Sesarma rectum. Se distribuye desde el norte de América del Sur hasta Santa Catarina (Abele, 1992). En la región en estudio fue hallada sólo en Paranaguá (Melo *et al.*, 1989). Los cangrejos, eurihalinos, excavan cuevas entre los árboles de mangle, en el sedimento entre la vegetación marginal o en el límite superior de la zona intermareal. Las cuevas pueden quedar varios días al descubierto y tienen varios corredores horizontales y verticales (Melo *et al.*, 1989).

Chasmagnathus granulata. Es endémica de la región templado-cálida del Atlántico sudoccidental y se distribuye desde Río de Janeiro hasta el golfo San Matías (Argentina) (Boschi, 1964). Se la encuentra en todos los ambientes considerados (Boschi, 1964; Branco, 1991; Capítoli *et al.*, 1978; Melo *et al.*, 1989; Nión, 1980), en sustratos limosos, especialmente en relación con praderas de *Spartina* spp. En Paranaguá vive en desembocaduras de ríos y riachos, permaneciendo por horas fuera del agua (Melo *et al.*, 1989); en Itacorubí, donde es la especie cuantitativamente dominante, en espartinares y

claros entre los mangles (Branco, 1991); en los restantes sistemas siempre en las proximidades o dentro de las praderas de halófitas (Boschi, 1964; Capítoli *et al.*, 1978; Nión, 1980; Spivak *et al.*, 1994). Algunas poblaciones tienen densidades elevadas: 60 ind/m² en el intermareal (mediolitoral superior) de la bahía de Samborombón (Botto y Irigoyen, 1978). Ellas otorgan una especial fisonomía a las regiones donde se encuentran, denominadas "cangrejales" en Argentina y "carangueijais" en Brasil.

C. granulata construye sus cuevas en el intermareal de marismas, tanto en las partes con vegetación como sin ella. Su uso del hábitat es complejo: se verificó la separación espacial por tallas y estados reproductivos (Branco, 1991; Spivak *et al.*, 1994) y la existencia de mo-

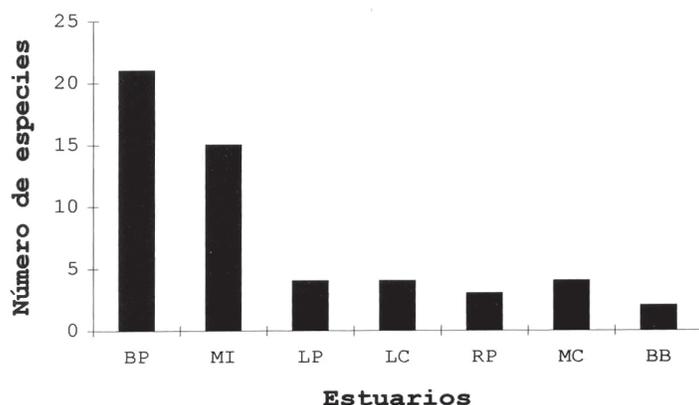


Figura 3. Número de especies de cangrejos en los sistemas estuariales de la región templada-cálida del Atlántico sudoccidental. BP: Baía de Paranaguá, MI: Manguezal de Itacorubí, LP: Lagoa dos Patos, LC: Laguna Castillos, RP: Río de la Plata, LC: Laguna Mar Chiquita, BB: Bahía Blanca.

Figure 3. Number of crab species in the estuarine systems of the warm temperate region of the Southwest Atlantic. BP: Baía of Paranaguá, MI: Manguezal of Itacorubí, LP: Lagoa dos Patos, LC: Laguna Castillos, RP: Río of la Plata, LC: Laguna Mar Chiquita, BB: Bahía Blanca.

vimientos diarios entre el medio y el infralitoral (Botto y Irigoyen, 1978). Mañé-Garzón *et al.* (1974) demostraron que es osmoregulador hiper-hiposmótico y Luquet *et al.* (1992) probaron su capacidad de hiper e hiporegular iones sodio y potasio. En realidad, *C. granulata* se encuentra sólo en estuarios y no en el mar. Santos y Nery (1987) sostienen que está mejor adaptado al estrés hiposmótico que al hiperosmótico, aunque la resistencia a bajas salinidades desciende con las temperaturas bajas. Sin embargo, se observan condiciones hipersalinas en el interior de las cuevas y en los cangrejos de San Antonio Oeste (Río Negro, Argentina). Según D'Incao (1992) las cuevas atenúan las variaciones de salinidad y temperatura del ambiente; los cangrejos sobreviven a la hipoxia durante el enterramiento mediante una depresión metabólica (Santos *et al.*, 1987). Frente a un estrés hiposmótico, *C. granulata* es capaz de hiperregular a corto y largo plazo entre 0 y 20‰; esa capacidad aumenta en verano (Bromberg *et al.*, 1995).

El crecimiento y la biología reproductiva fueron estudiados en Lagoa dos Patos (D'Incao *et al.*, 1993; Ruffino *et al.*, 1994). Las hembras se acercan a las orillas, donde se produce la eclosión; en Mar Chiquita se estableció que la especie exhibe una estrategia de exportación de las larvas, que no soportan las bajas salinidades que ocurren en el estuario (Anger *et al.*, 1994).

Los contenidos gástricos de *C. granulata* en la Lagoa dos Patos incluyen vegetales (*Spartina*, algas, semillas de *Ruppia maritima*) y detrito (D'Incao *et al.*, 1990); la estructura de su sistema digestivo fue estudiada en detalle por Zolessi y Spirituoso (1985). Este cangrejo es depredado por *Callinectes sapidus*, aves y peces (Olivier *et al.*, 1972b; D'Incao *et al.*, 1991; Spivak y Sánchez, 1989). Sus parásitos fueron estudiados por Holcman-Spector *et al.* (1977a, 1977b), Mañé-Garzón y Montero (1973), y Mañé-Garzón y Sobota (1974).

El metabolismo de los carbohidratos ha sido estudiado en *C. granulata* en relación con el estrés hiposmótico y la dieta (Kucharski y Silva, 1991a; Silva y Kucharski, 1992; Vinagre y Silva, 1992), las variaciones estacionales (Kucharski y Silva, 1991b), la osmoregulación (Nery y Santos, 1993), el efecto de hormonas (Santos *et al.*, 1988; Santos y Stefanello, 1991; Nery *et al.*, 1993) y la emersión (Schmitt y Santos, 1993a, 1993b). La tasa metabólica fue estudiada por Dezi *et al.* (1987) y por Cervino *et al.* (1995); la preferencia térmica por Dezi *et al.* (1993).

Se analizó el efecto de diversos tóxicos de uso agrícola sobre *C. granulata* (Monserat *et al.*, 1991, 1994; Rodríguez y Amín, 1991; Rodríguez y Lombardo, 1991; Rodríguez *et al.*, 1992; Rodríguez y Pisanó, 1993; Rodríguez y Medesani, 1994). Además, esta especie se ha usado exitosamente como modelo en estudios de comportamiento animal y el papel de los opiáceos sobre el sistema nervioso (Denti *et al.*, 1988; Dimant y Maldonado, 1992; Fernández Duque *et al.*, 1992; Godoy y Maldonado, 1995; Hermitte y Maldonado, 1991; Lozada *et al.*, 1988; Maldonado *et al.*, 1989; Romano *et al.*, 1990, 1991; Tomsic y Maldonado, 1990; Tomsic *et al.*, 1991, 1993, 1996).

Subfamilia Varuninae

Cyrtograpsus angulatus. Se distribuye a lo largo de las costas de sudamérica austral, desde Puerto Deseado (Argentina) hasta Río de Janeiro en el Atlántico (Boschi, 1964), y desde Talcahuano (Chile) hasta Isla de San Lorenzo (Perú) en el Pacífico (Retamal, 1981). Habita el inter y submareal de costas marinas rocosas y estuarios.

Si bien el límite norte de su distribución es Río de Janeiro, su presencia no ha sido documentada en Paraná y Santa Catarina; en cambio, se halla en Lagoa dos Patos, Laguna Castillos, el Río de la Plata y Mar Chiquita (Boschi, 1964; Branco, 1991; Capítoli *et al.*, 1978; Melo *et al.*, 1989; Nión, 1980). En los estuarios, los adultos se encuentran en fondos blandos y fangosos caracterizados por poblaciones de poliquetos detritívoros, principalmente de los géneros *Heteromastus* y *Laeonereis*. Curiosamente, en los fondos fangosos ubicados en los meandros de los ríos de marea de Paranaguá, caracterizados por la presencia de *H. similis* y *L. acuta* (Lana, 1986) no se registra la presencia de *C. angulatus*, tal como ocurre en ambientes similares de la Lagoa dos Patos (Bemvenuti *et al.*, 1978) y Mar Chiquita (Olivier *et al.*, 1972a). El uso del hábitat por esta especie es particularmente complejo. En Mar Chiquita se comprobó que los reclutas habitan entre los intersitios de los «bochones» de *Ficopomatus enigmaticus*, los juveniles bajo piedras o conchillas y los adultos en las playas expuestas, al menos en primavera y verano (Spivak *et al.*, 1994). Durante los meses cálidos, los adultos se concentran en el borde del agua, salen de ella con frecuencia, y permanecen largos períodos en el aire (Boschi, 1964); durante los meses fríos sólo se los encuentra sumergidos (E. Spivak, obs. pers.). En esta localidad los adul-

tos presentan un elevado grado de autotomía de sus apéndices (Spivak y Politis, 1987), y de parasitosis por trematodos y acantocéfalos (Martorelli, 1989).

La especie es omnívora. En Mar Chiquita es anelidófaga y carroñera (Olivier *et al.*, 1972b). En fondos blandos de Lagoa dos Patos ingiere principalmente vegetales, sobre todo *Ruppia maritima*, pero también moluscos, ostrácodos y tanaidáceos; en fondos duros del mismo sistema *Balanus improvisus* (Capítoli y Ortega, 1993). En Mar Chiquita es depredada por aves y peces (Spivak y Sánchez, 1989); en Lagoa dos Patos, también por *Callinectes sapidus* (Capítoli y Ortega, 1993).

Se estudió el crecimiento y la regeneración de apéndices de juveniles, en el laboratorio (Spivak, 1988, 1990). En Mar Chiquita las larvas son exportadas hacia el mar, donde tiene lugar su desarrollo (Anger *et al.*, 1994).

Cyrtograpsus altimanus. Es endémica de la región y se distribuye desde Río Grande do Sul hasta Chubut (Argentina). Estos cangrejos, de pequeño tamaño, habitan el intermareal rocoso de las costas oceánicas e invaden los estuarios cuando existen hábitats apropiados: sustratos duros con espacios donde ocultarse. En Mar Chiquita, esos espacios son proporcionados especialmente por las perforaciones que practican bivalvos (*Lithophaga* sp. y *Cyrtopleura* sp.) en sedimentos consolidados y por los intersitios de los “bochones” de *Ficopomatus enigmaticus* (Spivak, obs. pers.). El desarrollo larval es pelágico y marino.

Subfamilia Grapsinae

Goniopsis cruentata. Se distribuye desde Florida hasta Santa Catarina. La mayor parte de la información disponible sobre estos cangrejos, que viven en manglares, proviene de investigaciones realizadas al norte de esta región. Son rápidos corredores en el suelo, pero se alejan poco de sus cuevas; suelen escapar al agua y pueden trepar a los árboles (Burggren y McMahon, 1988). Son poderosos osmorreguladores y mantienen la concentración de la hemolinfa constante, usualmente por debajo de la del agua de mar, en un rango amplio de concentraciones externas (Greenaway, 1988). Ingieren troncos jóvenes de mangle y otros cangrejos, como *Aratus* y *Uca*; incluso son caníbales (Wolcott, 1988). El desarrollo larval es planctónico y marino. En la región en estudio, la especie vive en áreas fangosas intermareales de marismas y manglares de Paranaguá e Itacorubí. Excava sus cuevas en las orillas de ríos y canales de agua salobre, junto a las

raíces de los mangles (Branco, 1991; Melo *et al.*, 1989).

Pachygrapsus gracilis. Se distribuye en el Atlántico occidental desde Florida hasta Paraná (Brasil) y en el Atlántico oriental (Senegal y Angola). Los cangrejos viven en áreas de salinidad reducida, sombreadas y húmedas, entre las raíces de mangle, piedras y esponjas y en la orilla de ríos; son veloces corredores de alimentación omnívora (Burggren y McMahon, 1988). En la región en estudio fue hallada sólo en Paranaguá (Melo *et al.*, 1989).

P. transversus. Se distribuye en el Atlántico occidental desde North Carolina (USA) hasta Paraná, en el Atlántico oriental, en el Mediterráneo y en el Pacífico oriental, desde California (USA) hasta Perú. Típico habitante del intermareal marino rocoso, su presencia es ocasional entre las raíces de mangles en Paranaguá (Melo *et al.*, 1989).

Familia Gecarcinidae

Cardisoma guanhumi. La distribución de este cangrejo terrestre abarca desde Florida hasta Santa Catarina. Se dispone de abundante información sobre su historia natural, revisada por Burggren y McMahon (1988). Los animales habitan hasta varios cientos de metros de la costa, en áreas sombreadas de manglares, dunas, orillas de ríos y suelos salinos. Necesitan un contacto regular con el agua: sus cuevas alcanzan la capa freática y contienen agua, dulce o salada. Son osmorreguladores, su hemolinfa es hiposmótica en agua de mar pero hiperosmótica en medios diluidos (Greenaway, 1988). Ingieren vegetales frescos y en descomposición, dentro del radio de 2 m de las cuevas (Burggren y McMahon, 1988). En la región en estudio se la encontró en Itacorubí (Branco, 1991).

Familia Ocypodidae

Esta familia está representada por cuatro especies de *Uca* y por *Ucides cordatus*. La monografía de Crane (1975) incluye una revisión de la información sobre la historia natural de las cuatro especies de *Uca*.

Uca leptodactyla. Se distribuye en el Atlántico occidental desde México hasta Santa Catarina. Es característica de condiciones hipersalinas. Construye sus cuevas a niveles muy altos del intermareal, próxima a *C. guanhumi*, y es alimentadora de depósito (Burggren y McMahon, 1988). En la región en estudio está presente sólo en Paranaguá (Melo *et al.*, 1989).

U. maracoani. Se distribuye en el Atlántico occidental desde las Antillas hasta Santa Catarina. En la región en estudio está presente en Paranaguá e Itacorubí. Vive a lo largo de las orillas de bahías calmas, próxima al nivel de las máximas bajamares, en sustratos lodosos y cerca de árboles de mangle (Melo *et al.*, 1989; Branco, 1991).

U. thayeri. Se distribuye en el Atlántico occidental desde Florida hasta Santa Catarina. En la región en estudio, vive en Paranaguá e Itacorubí, en ambientes limosos cercanos a manglares y a veces asociada con *U. uruguayensis* (Branco, 1991); sus pequeñas cuevas pueden estar protegidas por la vegetación (Melo *et al.*, 1989).

U. uruguayensis. Es endémica de la región, se distribuye desde Río de Janeiro hasta el río Quequén (Argentina) (Boschi, 1964). Está presente en Paranaguá e Itacorubí, el Río de la Plata y Mar Chiquita, donde se estudió su estructura poblacional (Spivak *et al.*, 1991). Los cangrejos ocupan niveles altos del intermareal limoso o limoarenoso. Se conocen los límites de su tolerancia térmica: sobrevive indefinidamente a 7°C; a 39°C la supervivencia es mayor cuando se aclimatan previamente los individuos al calor (Vernberg y Vernberg, 1972). Se estudiaron su morfología (González López, 1980), el funcionamiento de los cromatóforos y los cambios de coloración que éstos originan (Lacerda y McNamara, 1983; McNamara y Moreira, 1983), la tasa metabólica y la preferencia térmica (Dezi *et al.*, 1987, 1993). Luquet *et al.* (1992) demostraron su capacidad de hiper e hiporegular iones sodio y potasio.

Ucides cordatus cordatus. Se distribuye en el Atlántico occidental desde Florida hasta Santa Catarina. Burggren y McMahon (1988) recopilaron información sobre la historia natural y fisiología de esta especie; recientemente se comenzaron a estudiar aspectos de la osmoregulación y respiración aérea (Turrin *et al.*, 1992; Harris y Santos, 1993a, 1993b; Santos y Costa, 1993). En la región en estudio está presente en Paranaguá e Itacorubí (Melo *et al.*, 1989; Branco, 1991). Excava sus cuevas en el supra e intermareal, entre las raíces de mangle, nunca lejos del agua. Las cuevas descienden hasta la capa freática: en Santa Catarina alcanzan de 90 a 180 cm de profundidad (Branco, 1993). Este autor registró una alta mortalidad con temperaturas del aire menores de 10°C y una reducción de actividad por debajo de 15°C. Son cangrejos muy territoriales y están fuertemente vinculados a sus cuevas, excepto durante la formación de las parejas, cuando las aban-

donan y deambulan por el manglar (“andada o corrida de carangueijo”). Entonces son capturados en forma artesanal para su comercialización. Se reproducen de enero a mayo. La salinidad de las cuevas oscila entre 23 y 26‰ y la temperatura entre 11 y 36°C.

Familia Xanthidae

Eurytium limosum. Se distribuye en las costas del Atlántico occidental desde Florida hasta Santa Catarina. Son depredadores que viven asociados con praderas de *Spartina* spp. (Kneib y Weeks, 1990; Lee y Kneib, 1994). En la región en estudio, estos cangrejos viven en playas lodosas y, principalmente, manglares de Paranaguá e Itacorubí. Ocupan galerías parcialmente llenas de agua y bajo piedras en el límite superior del intermareal, en márgenes de ríos, sobre rocas o troncos en descomposición en el suelo o en cuevas en espartinares (Melo *et al.*, 1989; Branco, 1991).

Panopeus austrobesus. Es endémica del inter y submareal de Paranaguá. Vive en bahías, estuarios y manglares (Melo *et al.*, 1989).

Panopeus americanus. Habita el inter y submareal de Paranaguá; en playas de fango o piedra y en manglares (Melo *et al.*, 1989).

Familia Portunidae

Callinectes spp. Estos cangrejos nadadores son abundantes en las aguas estuarinas y costeras de las regiones templadas y tropicales; los adultos, en general, depredan sobre invertebrados y pequeños peces. Varias especies alcanzan la región en estudio: *C. larvatus* (que se distribuye desde North Carolina hasta Paraná), *C. bocourti* y *C. exasperatus* (Florida-Santa Catarina), *C. ornatus* (North Carolina-Río Grande do Sul), *C. danae* (Florida-Uruguay) y *C. sapidus* (New England-Argentina). *C. sapidus* es una especie de distribución disjunta; posee una variedad de tipos morfológicos cuyos extremos se podrían considerar especies, si estuvieran en aislamiento (Williams, 1974). Melo (1985) concluyó que *C. sapidus* es una especie politípica en proceso de especiación, que incluye una variedad de tipos morfológicos, recíprocamente integrados, sin discontinuidad morfológica, batimétrica o geográfica; Ringuelet (1963) consideró la forma austral como una subespecie diferente, *C. sapidus acutidens*. En Brasil se denomina “siri” a estos cangrejos.

La forma típica (del Atlántico norte) de *C. sapidus* ha sido muy estudiada, particularmente en relación con las migraciones reproductivas entre costas marinas (donde ocurre el desarrollo larval) y estuarios (donde crecen los juveniles y tiene lugar

la reproducción). Por ello, y por su importancia económica, la información sobre su historia natural, ecología, fisiología y pesquerías es muy abundante y aumenta continuamente. La utilización del hábitat, ecofisiología, dinámica poblacional y etapas tempranas de la historia de vida se revisaron en detalle durante la National Blue Crab Conference de 1988 (Smith *et al.*, 1990); el reclutamiento en el Blue Crab Recruitment Symposium de 1993 (Olmí y Orth, 1995).

C. sapidus se encuentra en Paranaguá (Melo *et al.*, 1989), Itacorubí (Branco, 1991), Lagoa dos Patos (Capitoli *et al.*, 1978), Laguna Castillos (Nion, 1978) y, ocasionalmente, en el Río de la Plata (Ringuelet, 1963; Boschi 1964). En la laguna de Castillos los cangrejos penetran al sistema como juveniles, que habitan el submareal durante el día y el intermareal por la noche; las hembras emigran para desovar (Nion, 1978). *C. danae*, *C. sapidus*, *C. exasperatus*, *C. ornatus*, *C. larvatus* están presentes en el submareal de Paranaguá e Itacorubí; *C. bocourti* sólo en Itacorubí (Melo *et al.*, 1989; Branco, 1991). En este manglar se encuentran jóvenes, machos adultos y parejas en cópula (pero nunca hembras con huevos) de las varias especies de *Callinectes*.

Arenaeus cribarius. Se distribuye desde Massachusetts (USA) hasta Uruguay, aparece raramente en los manglares de Paranaguá (Melo *et al.*, 1989).

DISCUSION

Las características de la fauna de cangrejos estuariales de la región templado - cálida del Atlántico sudoccidental parecen estar relacionadas con los efectos directos e indirectos de la disminución en la temperatura que tiene lugar con el aumento de la latitud.

La temperatura limita claramente la distribución latitudinal (Wolcott, 1988). La mayoría de los cangrejos terrestres, según Wolcott (1988), están restringidos a las zonas tropicales y subtropicales. En los climas cálidos, las temperaturas altas potencialmente letales pueden evitarse desplazándose hacia la sombra o al interior de cuevas; el prolongado frío típico de latitudes templadas penetra profundamente en el suelo y no puede ser evitado. Este razonamiento puede aplicarse también a las especies semiterrestres del intermareal. Por un lado, la mayoría de las especies del intermareal construyen cuevas. Por otro lado, la mayoría de los invertebra-

dos tropicales del intermareal no pueden sobrevivir mucho tiempo por debajo de los 10°C; los de zonas templadas o polares resisten temperaturas más bajas (Vernberg y Vernberg, 1972). Las mortalidades masivas de *Ucides cordatus* (tropical) observadas en Santa Catarina (Branco, 1993) y la supervivencia indefinida de *Uca uruguayensis* (endémico) a 7°C (Vernberg y Vernberg, 1972) parecen confirmar esta generalización. Sin embargo, la limitación de las distribuciones de cangrejos terrestres no necesariamente involucra mortalidades masivas: el frío limita la estación activa, y en consecuencia el tiempo disponible para la alimentación y la energía disponible para el crecimiento y la reproducción. Muchos cangrejos permanecen inactivos o enterrados en sus cuevas en la época fría. A medida que declina el tiempo disponible para la actividad en la superficie, disminuye la probabilidad de la persistencia de las poblaciones (Wolcott, 1988). Existen evidencias en tal sentido también en *U. cordatus* (Branco, 1993).

Las bajas temperaturas tienen un efecto indirecto al limitar el desarrollo de los manglares y, por consiguiente, la oferta de microhábitats y alimento que éstos generan. Así, por ejemplo, distintas especies ocupan diferentes porciones del manglar: raíces (*Goniopsis cruentata*, *Pachygrapsus gracilis* y *P. transversus*; *U. cordatus*); troncos, ramas y raíces (*Aratus pisonii*); entre o alrededor de los árboles (*Armases angustipes*, *Sesarma rectum*, *Metasesarma rubripes*, *Cardisoma guanhumi*); playas de limo o arena ubicadas en la proximidad de los manglares (*Uca thayeri*, *U. uruguayensis* y *U. maracoani*).

La alimentación de buena parte de las especies intermareales es omnívora, pero la materia vegetal es un constituyente muy importante de los contenidos gástricos de *A. pisonii*, *G. cruentata*, *P. gracilis*, *P. transversus*, *A. angustipes*, *M. rubripes*, *C. granulata*, *C. angulatus* y *C. guanhumi*. Está demostrado que las dos primeras se alimentan de partes vivas de los mangles, en tanto que las restantes lo hacen de materia vegetal en descomposición y/o de los microorganismos asociados con ella. Además, la variada fauna acuática y terrestre asociada a los manglares es utilizada como alimento por todas estas especies. Por otro lado se demostró que *M. rubripes* y *C. granulata* ingieren plantas de *Spartina* spp.

El efecto de la ausencia de los manglares queda evidenciado por la dramática caída en el número de especies de cangrejos del supra e intermareal que tiene lugar entre Itacorubí y Lagoa dos Patos: allí

desaparece la mayoría de las especies relacionadas con los mangles; en los restantes estuarios sólo se encuentran especies vinculadas marginalmente con ellos: *M. rubripes*, que no sobrepasa el Río de la Plata, y *U. uruguayensis*.

La distribución de los cangrejos del submareal sigue el mismo patrón que la del intermareal: 5 especies de *Callinectes* viven en Paranaguá y Santa Catarina, pero sólo una, *C. sapidus*, se encuentra en la lagoa dos Patos. Esta última también aparece en la laguna Castillos pero raramente sobrepasa el límite del Río de la Plata (Boschi, 1964). De allí hacia el sur, los únicos cangrejos que se hallan en el submareal estuarino son grápsidos (*Cyrtograpsus*).

La temperatura no es el único factor de importancia para explicar las diferencias en la fauna de cangrejos entre los distintos sistemas estuariales y ciertos aspectos de la historia natural de algunas especies. Probablemente, jueguen un papel importante el uso del hábitat y la estructura de las comunidades, particularmente las relaciones interespecíficas. Así, por ejemplo, quedan pendientes para resolver las razones de la ausencia de *Cyrtograpsus angulatus* de áreas incluidas en su distribución geográfica, como Paranaguá e Itacorubí, en las cuales existen los hábitat adecuados para la supervivencia de adultos. En Mar Chiquita, hay evidencias experimentales que indican que la presencia de refugios disminuye notablemente el efecto de depredación (por *C. granulata*) y canibalismo en los reclutas (T. Luppi, com. pers.). Por otra parte, el aumento en la importancia de las poblaciones de *C. angulatus* en Lagoa dos Patos ha sido correlacionado con una disminución de los números de su depredador *Callinectes sapidus* (Capítoli y Ortega, 1993).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA 27). El autor agradece las generosas críticas que dos amigos, Enrique E. Boschi y J.M. (Lobo) Orensanz, efectuaron a una primera versión del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- Abele, L.G. 1992.** A review of the grapsid crab genus *Sesarma* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in America, with the description of a new genus. *Smiths. Contr. Zool.*, 527: 60 pp.
- Anger, K., E. Spivak, C. Bas, D. Ismael y T. Luppi. 1994.** Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresunters*, 48: 445-466.
- Bemvenuti, C.E., R.R. Capítoli y N.M. Gianuca. 1977.** Ocorrência e observações bio-ecológicas do caranguejo *Metasesarma rubripes* (Rathbun) na região estuarial da Lagoa dos Patos. *Atlântica, Río Grande*, 2(1): 50-62.
- Boschi, E.E. 1964.** Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Bol. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata (Argentina)*, 6: 1-99.
- Boschi, E.E. 1988.** El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol., Univ. Nac. Autón., México*, 15(2): 159-182.
- Botto, J.L. y H.R. Irigoyen. 1980.** Bioecología de la comunidad del cangrejal. I. Contribución al conocimiento biológico del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana (Crustacea Decapoda, Grapsidae) en la desembocadura del Río Salado, Provincia de Buenos Aires. Seminario Latinoamericano de Ecología Bentónica y Sedimentología de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. UNESCO, Montevideo: 161-169.
- Branco, J.O. 1991.** Aspectos ecológicos dos Brachyura (Crustacea: Decapoda) no manguezal do Itacorubi, SC - Brasil. *Revta. bras. Zool.*, 7(1-2): 165-179.
- Branco, J.O. 1993.** Aspectos bioecológicos do caranguejo *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea Decapoda) no manguezal do Itacorubi, Santa Catarina, BR. *Arq. Biol. Tecnol.*, 36(1): 133-148.
- Bromberg E., E.A. Santos y A. Bianchini. 1995.** Osmotic and ionic regulation in *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) during hyposmotic stress. *Nauplius, Río Grande, Brasil*, 3: 83-100.
- Burggren, W.W. y B.R. McMahon. 1988.** Biology of the land crabs. Cambridge University Press, Cambridge, 479 pp.
- Capítoli, R.R. y E.L. Ortega. 1993.** Contribuição ao conhecimento do espectro trófico de *Cyrtograpsus angulatus* Dana da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Nauplius, Río Grande, Brasil*, 1: 81-88.

- Capitoli, R.R., C.E. Bemvenuti y N.M. Gianuca. 1978.** Estudos de ecología bentônica na região estuarial da Lagoa dos Patos. I. As comunidades bentônicas. Atlântica, Río Grande, 3: 5-22.
- Cervino C.O., D.A. Medesani y E.M. Rodríguez. 1995.** Effects of feeding on metabolic rate of the crab *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). Nauplis, Río Grande, Brasil, 3: 155-162.
- Conde, J.E. y H. Díaz. 1989a.** Productividad del habitat e historia de vida del cangrejo de mangle *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards) (Brachyura: Grapsidae). Bol. Inst. Oceanogr. Venez., 28(1-2): 113-120.
- Conde, J.E. y H. Díaz. 1989b.** The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. Estuar. Coast. Shelf. Sci., 28(6): 639-650.
- Conde, J.E. y H. Díaz. 1992a.** Variations in intraspecific relative size at the onset of maturity (RSOM) in *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). Crustaceana, 62(2): 214-216.
- Conde, J.E. y H. Díaz. 1992b.** Extension of the stunting range in ovigerous females of the mangrove crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). Crustaceana, 62(3): 319-322.
- Crane, J. 1975.** Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus *Uca*. Princeton University Press, 736 pp.
- D’Incao, F., K.G. Silva, M.L. Ruffino y A.C. Braga. 1990.** Hábito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na barra do Río Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). Atlântica, Río Grande, 12(2): 85-93.
- D’Incao, F., M.L. Ruffino, K.G. Silva y A.C. Braga. 1992.** Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 161: 179-188.
- D’Incao, F., M.L. Ruffino, K.G. Silva, A.C. Braga y L.H.C. Marques. 1993.** Crescimento de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851, em um marisma do estuário da Lagoa dos Patos, RS (Decapoda: Grapsidae). Revta. bras. Biol., Río de Janeiro, 53(4): 637-643.
- Denti, A., B. Dimant y H. Maldonado. 1988.** Passive avoidance learning in the crab *Chasmagnathus granulatus*. Physiol. Behav., 43(3): 317-320.
- Dezi, R.E., E.M. Rodríguez y M.E. Lenge. 1987.** Estudios del metabolismo energético en especies del cangrejal de la provincia de Buenos Aires. 1. Tasa metabólica en machos de *Uca uruguayensis* y *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Physis, Buenos Aires, 45(109) A: 47-60.
- Dezi, R.E., E.M. Rodríguez, C.M. Luquet, C.O. Cervino y G.E. Haut. 1993.** Preferred thermal regime of the estuarine crabs *Uca uruguayensis* and *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). Comp. Physiol. Ecol., 18(4):149-155.
- Dimant, B. y H. Maldonado. 1992.** Habituation and associative learning during exploratory behavior of the crab *Chasmagnathus*. J. Comp. Physiol., 170A(6): 749-759.
- Elías, R. 1985.** Macrobentos del estuario de la Bahía Blanca (Argentina) I. Mesolitoral. Spheniscus, Bahía Blanca, 1: 1-33.
- Fasano, J.L., M.A. Hernández, F.I. Isla y E.J. Schnack. 1982.** Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina). Oceanol. Acta Special Vol.: 285-292.
- Fernández, E., C. Valeggia y H. Maldonado. 1992.** Multitrial inhibitory avoidance learning in the crab *Chasmagnathus*. Behav. Neural Biol., 57(3): 189-197.
- Godoy, A.M. y H. Maldonado. 1995.** Modulation of the escape response by (D-Ala) Met-enkephalin in the crab *Chasmagnathus*. Pharmacol. Biochem. Behav., 50(3): 445-451.
- González, L.A. 1980.** Primera comunicación a un estudio morfológico y bioecológico de *Uca uruguayensis* Nobili 1901. Rev. Fac. Human. Cienc., Univ. de la República, Montevideo, Cienc. Biol., 1(11): 153-199.
- Greenaway, P. 1988.** Ion and water balance. In: W.W. Burggren and B.R. McMahon (eds.). Biology of the land crabs. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 211-248.
- Harris, R.R. y M.C.F. Santos. 1993a.** Ionoregulatory and urinary responses to emersion in the mangrove crab *Ucides cordatus*

- and the intertidal crab *Carcinus maenas*. J. Comp. Physiol., 163B(1): 18-27.
- Harris, R.R. y M.C.F. Santos. 1993b.** Sodium uptake and transport (Na^+ K^+) ATPase changes following Na^+ depletion and low salinity acclimation in the mangrove crab *Ucides cordatus* (L.). Comp. Biochem. Physiol., 105A(1): 35-42.
- Hartnoll, R.G. 1988.** Evolution, systematics and geographical distribution. In: W.W. Burggren and B.R. McMahon (eds.). Biology of the land crabs. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 6-54.
- Hermitte, G. y H. Maldonado. 1991.** Conditioned facilitatory modulation of the response to an aversive stimulus in the crab *Chasmagnathus*. Physiol. Behaviour, 51: 17-25.
- Holcman-Spector, B., F. Mañé-Garzón y E. Dei-Cas. 1977a.** Una larva cystacantha (Acanthocephala) de la cavidad general de *Chasmagnathus granulata* Dana 1851. Rev. Biol. Uruguay, 5: 67-76.
- Holcman-Spector, B., F. Mañé-Garzón y E. Dei-Cas. 1977b.** Ciclo evolutivo y descripción de *Falsificollis chasmagnathi* (Acanthocephala). Rev. Biol. Uruguay, 5: 78-91.
- Kneib, R.T. y C.A. Weeks. 1990.** Intertidal distribution and feeding habits of the mud crab, *Eurytium limosum*. Estuaries, 13(4): 462-468.
- Kucharski, L.C.R. y R.S.M. Silva. 1991a.** Effect of diet composition on the carbohydrate and lipid metabolism in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851). Comp. Biochem. Physiol., 99A(1-2): 215-218.
- Kucharski, L.C.R. y R.S.M. Silva. 1991b.** Seasonal variation in the energy metabolism in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851). Comp. Biochem. Physiol., 100A(3): 599-602.
- Lacerda, T.P. y J.C. McNamara. 1983.** Colour change in the fiddler crab, *Uca uruguayensis* Nobili (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, 54(1): 48-52.
- Lana, P.C. 1986.** Macrofauna benthica de fundos sublitorais não consolidados da Baía de Paranaguá (Paraná). Nerítica, Pontal do Sul, 1(3): 79-90.
- Lee, S.Y. y R.T. Kneib. 1994.** Effects of biogenic structure on prey consumption by the xanthid crabs *Eurytium limosum* and *Panopeus herbstii* in a salt marsh. Mar. Ecol. Prog. Ser., 104(1-2): 39-47.
- Loyola e Silva, J. y I.T. Nakamura. 1982.** Especies de *Penaeus* Fabricius 1798 (Crustacea, Penaeidae) do litoral do estado de Paraná, Brasil. Acta Biol. Paranaense, Curitiba, 10/11: 199-214.
- Lozada, M., A. Romano y H. Maldonado. 1988.** Effect of morphine and naloxone on a defensive response of the crab *Chasmagnathus granulatus*. Pharmacol. Biochem. Behav., 30(3): 635-640.
- Luquet, C.M., P. Ford, E. Rodríguez, M. Ansaldo y V. Stella. 1992.** Ionic regulation patterns in two species of estuarine crabs. Com. Biol., 10(4): 315-325.
- Maldonado, H., A. Romano y R.S.M. Lozada. 1989.** Opioid action on response level to a danger stimulus in the crab (*Chasmagnathus granulatus*). Behav. Neurosci., 103(5): 1139-1143.
- Mañé-Garzón, F. y R. Montero. 1973.** Una nueva especie de Rotífera Bdelloidea *Anomopus chasmagnathi* n.sp. de la cavidad branquial del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. (Decapoda, Branchyura). Rev. Biol. Uruguay, 1(2): 139-144.
- Mañé-Garzón, F. y T. Sobota. 1974.** *Neocancricola platensis* n.sp. (Copepodos, Harpacticoidea) parásito de las branquias del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. (Decapoda, Branchyura). Rev. Soc. Biol., Montevideo, 2(2).
- Mañé-Garzón, F., E. Dei-Cas, B. Holcman-Spector y J. Leymonie. 1974.** Estudios sobre la biología del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. I. Osmorregulación frente a cambios de salinidad. Physis, Buenos Aires, 33(86) A: 163-171.
- Martorelli, S.R. 1989.** El rol de *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) en los ciclos de vida de *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) y *Falsificollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae). Algunos aspectos de su ecología parasitaria. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Río de Janeiro, 84(4): 567-574.

- McLusky, D.S. 1989.** The estuarine ecosystem. Blackie Academic and Professional, Glasgow, 215 pp.
- McNamara, J.C. y G.S. Moreira. 1983.** Ultrastructure of chromatophores from the fiddler crabs *Uca rapax* Smith and *Uca uruguayensis* Nobili (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 44(3): 301-309.
- Melo, G.A.S. 1985.** Taxonomia e padroes distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea: Decapoda) do litoral sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 215 pp.
- Melo, G.A.S., V.G. Veloso, y M.C. Oliveira. 1989.** A fauna de Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral do estado de Paraná. Lista preliminar. *Nerítica*, Pontal do Sul, 4(1/2): 1-31.
- Montserrat, J.M., E.M. Rodríguez y R.J. Lombardo. 1991.** Effects of salinity on the toxicity of parathion to the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Grapsidae). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 46: 569-575.
- Montserrat, J.M., E.M. Rodríguez y M. Ansaldo. 1994.** Effects of parathion on ion and water balance in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Grapsidae). *Nauplius*, Río Grande, Brasil, 2: 87-97.
- Nery, L.E.M. y E.A. Santos. 1993.** Carbohydrate metabolism during osmoregulation in *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda). *Comp. Biochem. Physiol.*, 106B(3): 747-753.
- Nery, L.E.M., E.A. Santos, A. Bianchini y A.A. Gonçalves. 1993.** Effects of crustacean hyperglycemic hormones from *Carcinus maenas* and *Orconectes limosus* on blood and muscle glucose and glycogen concentration of *Chasmagnathus granulata*. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 26(12): 1291-1296.
- Niñón, H. 1980.** Zonación del macrobentos en un sistema lacunar litoral oceánico. Seminario Latinoamericano de Ecología Bentónica y Sedimentología de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. UNESCO, Montevideo: 225-235.
- Olmi, E.J. y R.J. Orth. 1995.** Introduction to the proceedings of the blue crab recruitment symposium. *Bull. Mar Sci.*, 57(3): 707-712.
- Olivier, S.R., A. Escofet, P. Penchaszadeh y J.M. Orensanz. 1972a.** Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita. I. Las comunidades bentónicas. *An. Soc. Cient. Arg.*, 193(5/6): 237-262.
- Olivier, S.R., A. Escofet, P. Penchaszadeh y J.M. Orensanz. 1972b.** Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita. II. Relaciones tróficas interespecíficas. *An. Soc. Cient. Arg.*, 194(1/2): 89-104.
- Rebello, J. y F.P. Brandini. 1990.** Variação temporal de parâmetros hidrográficos e material particulado em suspensão em dois pontos fixos da Baía de Paranaguá, Paraná (Junho/97-Fevereiro/88). *Nerítica*, Pontal do Sul, 5(1): 95-111.
- Retamal, M.A. 1981.** Catálogo ilustrado de los Crustáceos Decápodos de Chile. *Gayana, zool.*, 44: 1-110.
- Ringuelet, R.A. 1962.** Ecología acuática continental. Eudeba, Buenos Aires, 138 pp.
- Ringuelet, R.A. 1963.** Hallazgo de *Callinectes sapidus acutidens* Rathbun en la ribera occidental del Río de la Plata (Crustacea, Brachyura, Portunidae). *Physis*, Buenos Aires, 24(7): 86.
- Rodríguez, E.M. y O. Amín. 1991.** Acute toxicity of parathion and 2,4 D to larval and juvenile stages of *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 7: 634-640.
- Rodríguez, E.M. y R.J. Lombardo. 1991.** Acute toxicity of parathion and 2,4 D to estuarine adult crabs. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 46: 576-582.
- Rodríguez, E.M. y A. Pisano. 1993.** Effects of parathion and 2,4-D to eggs incubation and larvae hatching in *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). *Comp. Biochem. Physiol.*, 194C(1): 71-78.
- Rodríguez, E.M. y D. Medesani. 1994.** Pathological lesions in larvae hatched from ovigerous females of *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura) exposed to cadmium. *Experientia*, 50(10): 975-977.

- Rodríguez, E.M., J.M. Monserrat y O. Amín. 1992.** Chronic toxicity of ethyl parathion an isobutoxyethanol ester of 2,4 Dichlorophenoxyacetic acid to estuarine juvenile and adult crabs. Arch. Environ. Contam. Toxicol., 22: 140-145.
- Romano, A., M. Lozada y H. Maldonado. 1990.** Effect of naloxone pretreatment on habituation in the crab *Chasmagnathus granulatus*. Behav. Neural. Biol., 53(1): 113-122.
- Romano, A., M. Lozada y H. Maldonado. 1991.** Non habituation processes affect stimulus specificity of response habituation in the crab *Chasmagnathus granulatus*. Behav. Neurosci., 105(4): 542-552.
- Rossi, J.B. 1982.** Aspectos hidrobiológicos del Arroyo San Clemente. Rev. Mus. La Plata (nueva serie), Zoología, 13(132): 29-38.
- Ruffino, M.L., M.D. Telles y F. D’Incao. 1994.** Reproductive aspects of *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda: Grapsidae) in the Los Patos Lagoon Estuary - Brazil. Nauplius, Río Grande, Brasil, 2: 43-52.
- Santos, E.A. y L.E.M. Nery. 1987.** Blood glucose regulation in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, exposed to different salinities. Comp. Biochem. Physiol., 87A(4): 1033-1035.
- Santos, E.A., B. Baldisseroto, A. Bianchini, E. Colares, L.E.M. Nery y G. Manzoni. 1987.** Respiratory mechanisms and metabolic adaptations of an intertidal crab, *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851). Comp. Biochem. Physiol., 88A(1): 21-25.
- Santos, E.A., L.E.M. Nery y G.C. Manzoni. 1988.** Action of the crustacean hyperglycemic hormone of *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851) (Decapoda: Grapsidae). Comp. Biochem. Physiol., 89A(3): 329-332.
- Santos, E.A. y T.M. Stefanello. 1991.** The hemolymph of *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda-Grapsidae) as a target tissue of the crustacean hyperglycemic hormone. Braz. J. Med. Biol. Res., 24(3): 267-270.
- Santos, M.C.F. y V.I. Costa. 1993.** The short-term respiratory responses on three crabs exposed to water-air media. Comp. Biochem. Physiol., 104A(4): 785-791.
- Schmitt, A.S.C. y E.A. Santos. 1993a.** Behaviour and haemolymphatic ionic composition of the intertidal crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Crustacea: Decapoda) during emersion. Comp. Biochem. Physiol., 106A(2): 337-342.
- Schmitt, A.S.C. y E.A. Santos. 1993b.** Lipid and carbohydrate metabolism of the intertidal crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Crustacea: Decapoda) during emersion. Comp. Biochem. Physiol. 106A(2): 329-336.
- Silva, R.S.M. y L.C.R. Kucharski. 1992.** Effect of hyposmotic stress on the carbohydrate metabolism of crabs maintained on high protein or carbohydrate-rich diet. Comp. Biochem. Physiol., 101A(3): 631-634.
- Smith, D.E., R.J. Orth y J.R. McConaughy (eds.). 1990.** Proceedings of the National Blue Crab Conference, Virginia Beach, 1988. Bull. Mar. Sci., 46(1): 1-251.
- Spivak, E. 1988.** Molt and growth in *Cyrtograpsus angulatus* Dana (Crustacea, Brachyura). J. Nat. Hist., 22: 617-629.
- Spivak, E. 1990.** Limb regeneration in a common South-American littoral crab, *Cyrtograpsus angulatus*. J. Nat. Hist., 24: 393-402.
- Spivak, E. 1997.** Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental: distribución y ciclos de vida. Invest. Mar., Valparaíso, 25: en este mismo volumen.
- Spivak, E. y M.A. Politis. 1989.** High incidence of limb autotomy in a crab population from a coastal lagoon in Buenos Aires province, Argentina. Can. J. Zool., 67: 1976-1985.
- Spivak, E. y N. Sánchez. 1992.** Prey selection by *Larus atlanticus* in Mar Chiquita lagoon, Buenos Aires, Argentina: a possible explanation for its discontinuous distribution. Rev. Chil. Hist. Nat., 65: 209-220.
- Spivak, E. K. Anger, T. Luppi, C. Bas y D. Ismael. 1994.** Distribution and habitat preferences of two grapsid crabs in Mar Chiquita Lagoon (Buenos Aires Province, Argentina). Helgoländer Meeresunters., 48: 59-78.
- Spivak, E., M.A. Gavio y C.E. Navarro. 1991.** Life history and structure of the world’s southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita lagoon. Bull. Mar. Sci., 49: 679-688.

- Tomsic, D. y H. Maldonado. 1990.** Central effect of morphine pretreatment on short- and long-term habituation to a danger stimulus in the crab *Chasmagnathus*. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 36(4): 787-793.
- Tomsic, D., H. Maldonado y A. Rakitin. 1991.** Morphine and GABA: Effects on perception escape response and long-term habituation to a danger stimulus in the crab *Chasmagnathus*. *Brain. Res. Bull.*, 26(5): 699-706.
- Tomsic, D., V. Massoni y H. Maldonado. 1993.** Habituation to a danger stimulus in two semiterrestrial crabs: ontogenetic, ecological and opioid modulation correlates. *J. Comp. Physiol., A* 173: 621-633.
- Tomsic, D., B. Dimant y H. Maldonado. 1996.** Age-related deficits of long-term memory in the crab *Chasmagnathus*. *J. Comp. Physiol.*, 178A: 139-146.
- Turrin, M.Q.A., M.I. Sawaya, M.C.F. Santos, L.V. Veiga, F. Mantero y G. Opocher. 1992.** Atrial natriuretic peptide (ANP) increases in the mangrove crab *Ucides cordatus* when exposed to increased environmental salinity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 101A(4): 803-806.
- Vernberg, W.B. y F.J. Vernberg. 1972.** Environmental physiology of marine animals. Springer Verlag, Berlin, pp. 346.
- Vinagre, A.S. y R.S.M. Silva. 1992.** Effects of starvation on the carbohydrate and lipid metabolism in crabs previously maintained on a high protein or carbohydrate-rich diet. *Comp. Biochem. Physiol.*, 102A(3): 579-583.
- Williams, A.B. 1974.** The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). *US Fish. Bull.*, 72: 685-798.
- Wolcott, T.G. 1988.** Ecology. In: W.W. Burggren and B.R. McMahon (eds.). *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 55-96.
- Zolessi, L.C. de y A. Spirituoso. 1985.** Contribución al conocimiento de la anatomía del aparato digestivo de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae). *Rev. Fac. Human. Cienc.*, Montevideo, 3ª época, *Cienc. Biol.*, 1(4): 33-59.

Recibido el 10 de abril de 1996.

Aceptado el 05 de agosto de 1996.