

El Mar Argentino y sus recursos pesqueros

TOMO 6

**Los crustáceos de interés pesquero y otras especies
relevantes en los ecosistemas marinos**

Enrique E. Boschi

Editor Tomo 6

Editor general de la obra

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero
Ministerio de Agroindustria
Mar del Plata, República Argentina
Septiembre 2016

Queda hecho el depósito que ordena la Ley 11.723 para la protección de esta obra. Es propiedad del INIDEP.
© 2016 INIDEP

Permitida la reproducción total o parcial mencionando la fuente.
ISBN 987-96244-0-8 (Obra completa)
ISBN 978-987-1443-11-6 (Tomo 6)

Primera edición: septiembre 2016
Primera impresión: 500 ejemplares
Impreso en la Argentina

Diagramación y diseño: Paula E. Israilson
Impresión: Carlos Guerrero
INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata

Se terminó de imprimir en septiembre de 2016 en el INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata.

Esta publicación debe ser citada: Boschi, E.E., ed. 2016. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP. 271 p. (Boschi, E.E. ed., El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros; 6)

Tapa: Ilustración de Fernando C. Ramírez.

Resumida/Indizada en: Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA).

Boschi, Enrique E.

El Mar Argentino y sus recursos pesqueros : tomo 6, los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos / Enrique E. Boschi. - 1a ed. - Mar del Plata : INIDEP, 2016.
v. 6, 271 p. ; 27 x 22 cm.

ISBN 978-987-1443-11-6

1. Biología. I. Título.
CDD 570.1

LOS CANGREJOS (DECAPODA: BRACHYURA): ECOFISIOLOGÍA Y ONTOGENIA DE LOS CANGREJOS DE MARISMAS Y ESTUARIOS

por

EDUARDO D. SPIVAK, TOMÁS A. LUPPI Y CLAUDIA C. BAS

RESUMEN

En el presente capítulo se describen los aspectos conocidos de la relación organismo-ambiente en los cangrejos de estuarios y marismas de la Argentina, particularmente *Neohelice granulata*, a lo largo de la ontogenia, desde los estadios embrionarios hasta los juveniles. Se incluye el desarrollo de los embriones y su relación con el ambiente, la eclosión de las larvas, la ecología larval y los efectos ambientales sobre el desarrollo larval y juvenil, la nutrición, el ciclo de muda, el crecimiento, la composición química y el metabolismo larval, los efectos de las fases del desarrollo (efectos *carry-over*), las variaciones inter e intrapoblacionales, el asentamiento larval, la metamorfosis y el reclutamiento.

ABSTRACT

Crabs (Decapoda: Brachyura): ecophysiology and ontogeny of estuary and salt marsh crabs. In this chapter the known aspects of the organism-environment relation of argentine estuary and salt marsh crabs, particularly *Neohelice granulata*, throughout ontogeny, from embryo to juvenile stages are described. Embryo development and its relation to the environment, larvae hatching, larval ecology and the environmental effects on larval and juvenile development, nutrition, molt cycle, growth, chemical composition and larval metabolism, the developmental phases carry-over effects, the inter and intrapopulation variations, larval settlement, metamorphosis and recruitment are included.

Palabras clave: Cangrejos. Brachyura. Desarrollo embrionario, larval y juvenil. Efectos ambientales. Ciclo de muda. *Carry-over*. Asentamiento. Metamorfosis. Reclutamiento.

Key words: Crabs. Brachyura. Embryonic, larval and juvenile development. Environmental effects. Molt cycle. Carry-over. Settlement. Metamorphosis. Recruitment.

INTRODUCCIÓN

Las marismas (*saltmarshes*) son ecosistemas que ocupan la zona entre mareas de costas protegidas y estuarios. En el Atlántico Sudoccidental, cubren grandes extensiones y están moldeadas por la interacción de la vegetación formada por las fanerógamas *Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* con el agua y los sedimentos (Isacch *et al.*,

2006). Algunas marismas de la región tienen un importante aporte de agua dulce (por ejemplo, en la Bahía de Samborombón) pero en general este aporte disminuye hacia el sur (por ejemplo, en las grandes planicies de marea de la Bahía Blanca). En efecto, las precipitaciones decrecen en la costa atlántica sudamericana (31°S-43°S) desde 1.200 a 200 mm, al tiempo que la amplitud de mareas aumenta desde < 0,5 a > 2,5 m (Isacch *et al.*, 2006).

Los cangrejos son típicos habitantes de estos humedales. Su distribución y abundancia está controlada, entre otros factores, por la disponibilidad de alimentos, los severos estreses fisiológicos de estos ambientes, la diversidad de habitats, la competencia interespecífica y el suministro de larvas. En las costas de Argentina se encuentran poblaciones cuantitativa y cualitativamente relevantes de *Cyrtograpsus angulatus*, *Uca uruguayensis* y sobre todo de *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata* (Boschi, 1964; Boschi *et al.*, 1992). Existen, por otra parte, algunas especies asociadas a ambientes estuarinos pero no a marismas, que forman poblaciones relativamente pequeñas o bien tienen una presencia ocasional: *Cyrtograpsus altimanus*, *Panopeus meridionalis*, *Eurypanopeus depressus*, *Callinectes sapidus* y *Armases rubripes* (Boschi *et al.*, 1992; Spivak y Luppi, 2006).

Distintos aspectos de la estructura y dinámica poblacional, organización espacial y biología reproductiva de *N. granulata*, *C. angulatus* y *U. uruguayensis* han sido estudiados en varias localidades de Brasil (Paraty, Ubatuba, el estuario de Tramandaí y Lagoa dos Patos), Uruguay (Montevideo) y la Argentina (Bahía Samborombón, Laguna Mar Chiquita, Mar del Plata, Isla Jabalí, Bahía Blanca y San Antonio Oeste): González López (1980), Botto e Irigoyen (1980), Spivak (1987, 1988, 1990), Spivak y Politis (1989), D’Incao *et al.* (1990; 1992; 1993), Spivak *et al.* (1991, 1994, 1996, 2012), Capitoli y Ortega (1993), De la Iglesia *et al.* (1994), Rufino *et al.* (1994), Cracco y Fontoura (1996), Stella *et al.* (1996), Luppi *et al.* (1997, 2001 a, b, 2002, 2004, 2013), López Greco y Rodríguez (1998, 1999 a, b, 2004), Luppi (1999), Bas (2001), Bogazzi *et al.* (2001), Daleo *et al.* (2003, 2009), Ribeiro *et al.* (2003 a, b, 2005, 2010), Silva *et al.* (2003, 2007, 2009), Ituarte *et al.* (2004, 2006, 2012), Méndez Casariego *et al.* (2004, 2009), Bas *et al.* (2005, 2007, 2008, 2013), César *et al.* (2005), Armendáriz y César (2006), Costa *et al.* (2006), Gregati y Negreiros Fransozo (2009), Barutot *et al.* (2009, 2011). En este capítulo se revisarán los aspectos conocidos de la relación organismo ambiente en los cangrejos de estuarios y marismas de la Argentina a lo largo de la ontogenia, desde los estadios embrionarios hasta los juveniles. La información disponible está claramente sesgada hacia *N. granulata*, especie que ha sido elegida como modelo experimental para comprender estas, y otras muchas cuestiones (Spivak, 2010, 2016 a, en este volumen). Las relaciones de los adultos con el ambiente no serán tratadas.

EL CICLO DE VIDA DE LOS CANGREJOS

Los ciclos de vida de los cangrejos marinos son complejos y entre sus propiedades más relevantes pueden mencionarse las siguientes (Spivak, 1999):

- 1) Son animales de sexos separados y presentan, por lo general, dimorfismo sexual (ver Spivak, 2016 b, en este volumen).
- 2) Existe cópula, muchas veces luego de complicados comportamientos, en la cual el macho transfiere a la hembra espermatóforos, que son “paquetes” de espermatozoides. Una hembra puede ser fertilizada por uno o varios machos y a la cópula pueden seguir varias puestas de huevos sucesivas.
- 3) Los huevos ya fecundados son adheridos a apéndices de la hembra ubicados en una “cámara incubadora” (ver Spivak, 2016 b, en este volumen).
- 4) Al finalizar el desarrollo embrionario tiene lugar la eclosión: de cada huevo se origina una larva zoea planctónica.
- 5) Las larvas mudan varias veces, crecen y cambian su forma. La última, la megalopa, tiene un aspecto algo más parecido a un pequeño cangrejo. Se dice que cada una de las zoeas y la megalopa son los sucesivos estadios (*stages*) larvales.
- 7) En cierto momento, una muda es acompañada por una metamorfosis y aparece un cangrejo, similar a los adultos pero mucho más pequeño: un “juvenil”.
- 8) Los juveniles comparten, al menos parcialmente, el habitat de los adultos. Siguen mudando y creciendo hasta alcanzar la madurez sexual y muchas veces aún después de ella.

Las especies marinas están adaptadas a condiciones ambientales relativamente estables y no toleran grandes variaciones de los factores físico-químicos. Las especies costeras o estuarinas, en cambio, están normalmente expuestas a amplios cambios ambientales y tienen adaptaciones que les permiten superar esas variaciones. En muchas de estas especies las típicas adaptaciones como la eurihalinidad o la euritermia (la capacidad de tolerar rangos amplios de salinidad y temperatura) se alcanzan solo en la fase bentónica juvenil o adulta e incluso embrionaria, mientras que las larvas son fisiológicamente frágiles. El mantenimiento de poblaciones estuariales requiere la evolución de características de historia de vida que incluyen cambios ontogenéticos en la tolerancia fisiológica, ritmos de eclosión y migración larval, y respuestas comporta-

mentales a la variabilidad de los factores físico químicos; algunas de esas características están determinadas genéticamente (Anger, 2001).

Desarrollo de los embriones

El desarrollo embrionario de *N. granulata in vitro* dura aproximadamente 20 días a una salinidad de 24‰ y una temperatura de 20°C. Durante ese período, tiene lugar un proceso morfogenético que está acompañado por una disminución gradual de las reservas de vitelo y un incremento del volumen (Bas y Spivak, 2000). La observación microscópica de los huevos, permitió establecer una serie de 9 estadios arbitrarios de desarrollo (Bas y Spivak, 2000). Al cabo de 24 horas de la puesta, se encuentra formado el funículo que une los huevos entre sí en racimos y a las sedas ovígeras de los pleópodos. En ese momento los embriones tienen una forma aproximadamente esférica, un diámetro de 0,29 mm y un volumen de 0,0125 mm³ (aunque estos valores variaron entre hembras, estaciones y poblaciones) y un contenido de aspecto uniforme. Los cambios más espectaculares ocurren hacia la mitad del desarrollo, en los días 9 y 10, cuando aparecen los ojos y los cromatóforos, y el corazón comienza a latir. Al final del desarrollo, los huevos miden 0,365 mm de diámetro y ocupan 0,0255 mm³ (Bas y Spivak, 2000). El desarrollo *in vivo* es, en general, más rápido que *in vitro* (Bas y Luppi, datos no publicados).

Los embriones y el ambiente

Si bien las larvas de los cangrejos estuarinos pueden exportarse al mar, como veremos luego, los embriones están siempre expuestos al ambiente en el cual habitan las hembras ovígeras. Sin embargo, éstas son capaces de modificar las condiciones del microhabitat constituido por la cámara incubadora (por ejemplo: la concentración de oxígeno, la densidad de epibiontes) como consecuencia de comportamientos específicos (Silva *et al.*, 2003, 2007).

Los cambios de salinidad siempre causan un estrés sobre los organismos acuáticos pero la tolerancia a dichos cambios frecuentemente varía durante la ontogenia. Los embriones y las larvas de los crustáceos con desarrollo indirecto son a menudo menos tolerantes que los correspondientes juveniles y adultos (Anger, 2001). Los huevos de *N. granulata* de Mar Chiquita se desarrollaron *in vitro* entre 12 y 44‰, aunque la respuesta difirió entre camadas, posiblemente en relación

con la historia previa de las hembras (salinidad del desarrollo, disponibilidad de alimentos, edad, temperatura de crecimiento) o con diferencias genéticas. El tiempo necesario para alcanzar cada estadio del desarrollo difirió entre salinidades; en general la organogénesis fue más lenta en las salinidades extremas, y más rápida en las intermedias (24 y 32‰) e incluso el desarrollo se detuvo en salinidades extremas pero no letales. A pesar de las diferencias iniciales entre camadas, el volumen estuvo inversamente correlacionado con la salinidad. La capacidad para soportar salinidades extremas se adquirió durante los primeros días del desarrollo en coincidencia con la aparición de nuevas membranas y el engrosamiento de las preexistentes en el huevo (Bas y Spivak, 2000). Sin embargo, la posibilidad de una osmoregulación activa no debe descartarse: al menos en dos especies de *Hemigrapsus*, los embriones pueden osmoregular a partir del momento de la gastrulación (Taylor y Seneviratna, 2005).

La relación entre la biomasa de los huevos de *N. granulata* y su desarrollo a distintas salinidades también fue estudiada *in vivo* en el laboratorio (Giménez, 2000). El desarrollo fue más largo y los huevos tuvieron mayor biomasa y diámetro en 15 que en 20 y 32‰ (Giménez y Anger, 2001). De todos modos, ya que la sensibilidad a las salinidades extremas es importante solo en los primeros momentos del desarrollo, las hembras fertilizadas podrían buscar un ambiente favorable, evitando exponer sus huevos al estrés salino, y permaneciendo allí poco tiempo. Un comportamiento de selección de salinidad se observó en el laboratorio en hembras ovígeras con embriones avanzados (Bas, datos inéditos). En el campo, las hembras ovígeras tienen una distribución diferencial respecto a la altura del intermareal, la mayor parte de ellas están en la parte alta, en cuyas cuevas las condiciones de salinidad y temperatura del agua son mucho más estables (Silva *et al.*, 2009). Además, hembras portando embriones en estado avanzado de desarrollo y mantenidas a distintas salinidades no mostraron diferencias en el tiempo hasta la eclosión (Sanchez Vouichard *et al.*, 2014).

La eclosión de las larvas

La eclosión de las larvas en los cangrejos intermareales y semiterrestres parece estar regulada por una compleja interacción, mediada químicamente, entre las hembras y sus embriones (Ikeda *et al.*, 2006). En efecto, en los cultivos *in vitro* de *N. granulata* raramente tuvo lugar una eclosión exitosa y ésto se atribuyó a la

probable falta de contacto con la hembra en las 48 horas anteriores a la misma (Bas y Spivak, 2000).

Las hembras ovígeras de *N. granulata* y *C. angulatus* liberan sus larvas en el agua. La observación sistemática del estadio de desarrollo de los embriones permitió reconocer una sincronización en el desarrollo embrionario de las poblaciones que indicaría la presencia de pulsos de eclosión de larvas a lo largo de la estación reproductiva (Spivak *et al.*, 1996). En *N. granulata* las eclosiones se sincronizaron de acuerdo a ritmos endógenos regidos principalmente por el ciclo de mareas y secundariamente por la amplitud de las mismas. A su vez, esas eclosiones también estuvieron condicionadas por el ciclo de luz-oscuridad a través de un ritmo exógeno, de forma que se produjeron mayoritariamente en mareas altas nocturnas (Sánchez Vouichard *et al.*, 2014). En cambio, no se detectaron ciclos de aparición de zoeas I relacionados con el ritmo de las mareas o de luz-oscuridad en *C. angulatus*, y estas diferencias interespecíficas se relacionaron con características de la historia natural de cada especie, como su posición respecto al intermareal, su grado de dependencia al estuario y la visibilidad de las larvas para los predadores (Sánchez Vouichard, 2009).

Ecología larval

Las larvas planctónicas de los cangrejos estuarinos pueden seguir dos “estrategias de ciclo de vida”: ser retenidas en el habitat paterno o ser exportadas al mar, de donde regresan como megalopas o juveniles. La estrategia seleccionada depende, entre otras causas, de la tolerancia fisiológica de los distintos estadios, las condiciones hidrográficas, la longitud del período larval, y la existencia de comportamientos de natación que permitan utilizar diferencialmente las corrientes de agua, y es el resultado de diferentes factores de selección. Los ritmos de eclosión y migración en larvas de decápodos, que definen la exportación, serían una consecuencia sobre todo del estrés osmótico y la presión ejercida por depredadores orientados visualmente (larvas y pequeños peces) típicos de estuarios. La retención estaría asociada con tamaños larvales grandes (una forma de disminuir la depredación) y tolerancia a las salinidades bajas; la exportación, con larvas pequeñas que carecen de esa tolerancia (Anger, 2001).

Existían evidencias indirectas que indicaban que las larvas de *N. granulata* y *C. angulatus* son exportadas de la laguna costera Mar Chiquita en el estadio de zoea I, preferentemente luego de las altas mareas nocturnas

(densidad máxima registrada: 8.000 zoeas m⁻³ para la segunda especie). El desarrollo de las zoeas debía tener lugar en las aguas marinas costeras desde donde las megalopas retornan a Mar Chiquita poco antes del asentamiento y la metamorfosis (Fig. 1) (Anger *et al.*, 1994). Más adelante, se obtuvieron evidencias de una exportación semejante en áreas costeras de menor salinidad (Bahía Samborombón) y se hallaron todos los estadios larvales de ambas especies en áreas costeras cercanas a la boca de la laguna Mar Chiquita. El mecanismo implicado en la retención en área costeras se basaría en la selección de salinidades y el transporte mediado por el viento (Bas *et al.*, 2009). Sin embargo, el hallazgo de todos los estadios zoea de *N. granulata* en las inmediaciones de las zonas de eclosión en Bahía Blanca (Cervellini, 2001) sugiere que en ambientes de salinidades altas y constantes no tendrían lugar estrategias de exportación (Fig. 2). Una consecuencia de la emigración larval es que las larvas exportadas permiten la conexión entre poblaciones geográficamente separadas, como es el caso de la mayoría de los cangrejos estuarinos. Este escenario ha sido propuesto para *N. granulata* y *U. uruguayensis* (Giménez, 2003; Bogazzi *et al.*, 2001, respectivamente). El análisis morfométrico y genético de las poblaciones de *N. granulata* a lo largo de todo su rango de distribución mostró que la conexión entre las poblaciones es parcial, resultando en una fuerte diferenciación genética. La estructura genética se puede dividir en dos grupos distintos entre la región sur (localidades argentinas) y la región norte (localidades uruguayas y brasileras) debido a un flujo génico limitado (Ituarte *et al.*, 2012).

Efectos ambientales sobre el desarrollo larval

Los límites de tolerancia larval de *N. granulata* a las bajas salinidades, que explican la exportación desde los habitat estuarinos, fueron estimados experimentalmente en el laboratorio (Anger *et al.*, 2008). Las larvas sobrevivieron hasta un máximo de 2 semanas en 5‰, alcanzando solo excepcionalmente el estadio zoea II, mientras que un 38% sobrevivió hasta la megalopa a 10‰. En salinidades mayores, el desarrollo fue más corto y la mortalidad muy baja. Estas observaciones permitieron concluir que las larvas de poblaciones estuarinas de esta especie pueden tolerar la retención en aguas mesohalinas de estuarios, con un límite inferior de 10-15‰ y la máxima sobrevivencia a 25‰ sugiere que las condiciones polihalinas son las óptimas

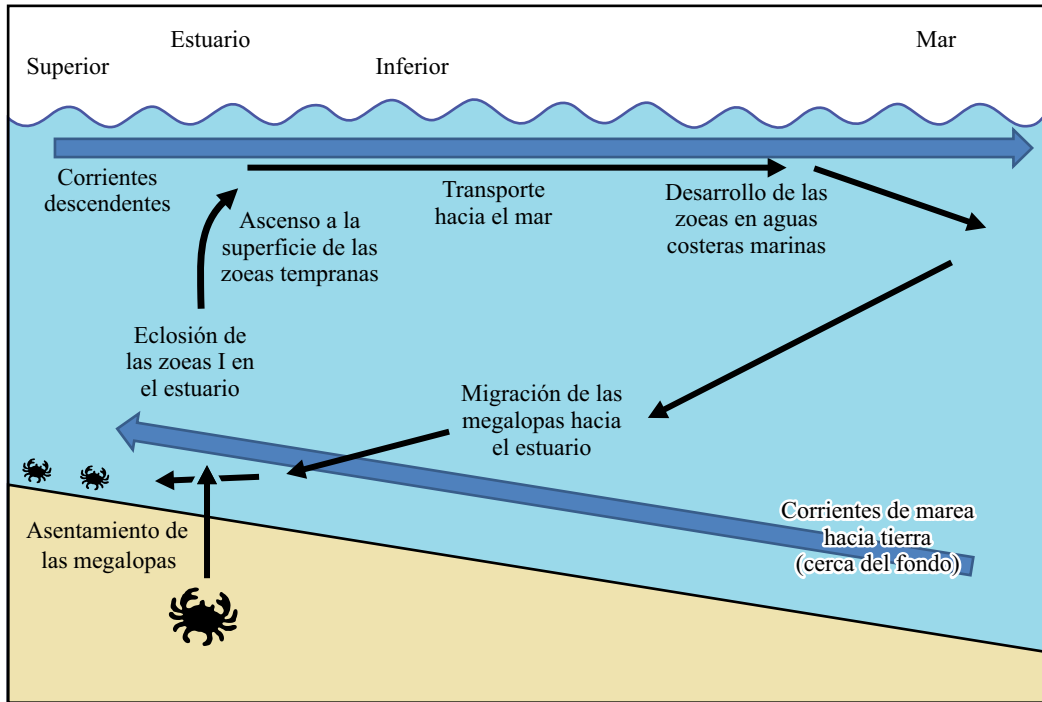


Figura 1. Estrategia de exportación larval. La figura (en una primera versión debida a Klaus Anger) representa la probable estrategia de *Neohelice granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en la Laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires).

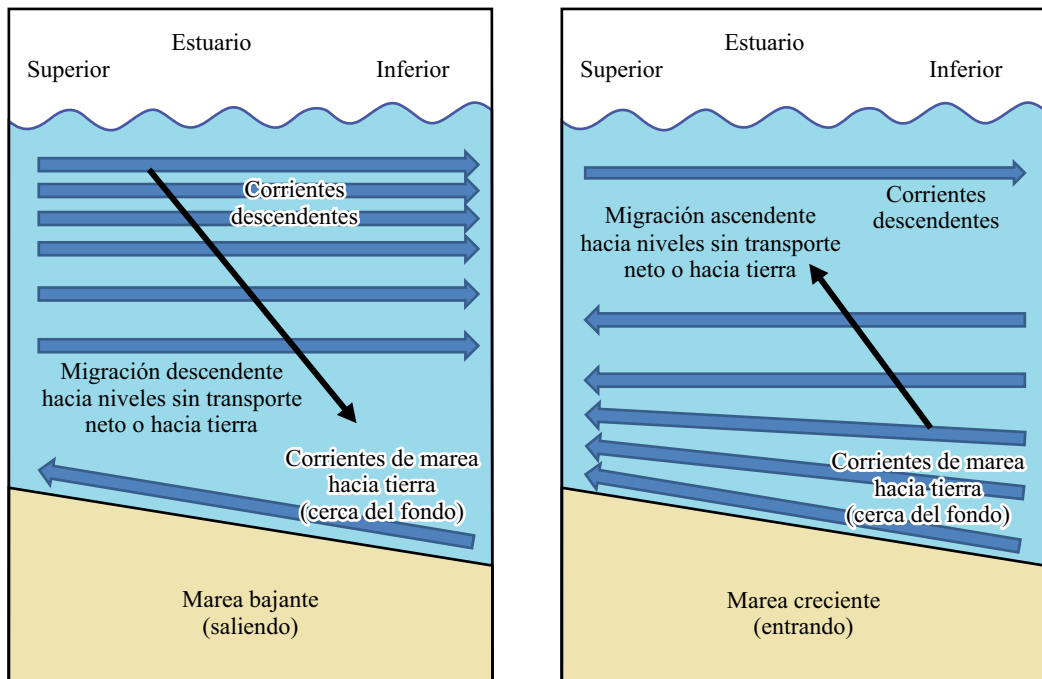


Figura 2. Estrategia de retención larval. La figura (en una primera versión debida a Klaus Anger) representa la probable estrategia de *Neohelice granulata* en las aguas exteriores del estuario del Río de la Plata.

para su desarrollo larval. Por otra parte, los últimos estadios larvales (zoea IV y megalopa) están bien adaptados para el reclutamiento en agua salobre, o incluso dulce (Anger *et al.*, 2008).

Los cambios ontogenéticos en la capacidad de osmoregulación de *N. granulata*, cuyos adultos son eurihalinos e hiper-hiporeguladores (Mañé Garzón *et al.*, 1974), se corresponden con los cambios ontogenéticos en su ecología. Las zoeas I que eclosionan en las aguas salobres, donde viven juveniles y adultos, son eurihalinas hiperreguladoras débiles a salinidades bajas (10-17‰) e hiper conformadoras a salinidades altas. Las zoeas II-IV, que se desarrollan en un medio marino (o al menos salobre, pero estable) son generalmente hiperconformadoras. Las megalopas, que reinvasen el hábitat de los adultos y se asientan cerca de sus cuevas, donde pueden tener lugar condiciones salobres a hipersalinas, son hiper-hiporeguladoras; la capacidad de osmoregular en condiciones hipo e hipersalinas aumenta fuertemente en el cangrejo 1 y en el desarrollo juvenil posterior. La condición estenohalina de los estadios intermedios puede modificarse ya que cuando los huevos y larvas fueron expuestos a salinidad baja (20‰), la capacidad hiper osmoregulatoria entre 5 y 10‰ aumentó en todos los estadios zoea, indicando un efecto de aclimatación no-genética y plasticidad fenotípica. Esta adaptación permite incrementar la posibilidad de supervivencia larval en salinidades bajas (Charmantier *et al.*, 2002).

Además, las zoeas I de *N. granulata* expuestas a salinidades bajas mostraron una variabilidad en peso seco y contenido de lípidos y proteínas menor que la de especies estenohalinas (*Cancer pagurus*, *Homarus gammaurus*) o moderadamente eurihalinas (*Carcinus maenas*), lo cual sugiere una relación entre la capacidad de osmoregulación y el grado de variación en la composición bioquímica de larvas expuestas a ambientes de salinidad variable (Torres *et al.*, 2002). El desarrollo larval completo se verificó entre 15 y 24°C, siendo máxima la supervivencia en 18°C; la duración del mismo decreció con el aumento de temperatura (Ismael *et al.*, 1997).

Nutrición larval

Luego de la eclosión, las larvas de cangrejos han perdido gran parte de las reservas bioquímicas originales provistas por la madre. Por ejemplo, los contenidos iniciales de carbono de embriones iniciales y zoeas recién eclosionadas de *N. granulata* fueron, en promedio, 4 y 3 µg ind.⁻¹, respectivamente (Anger e Ismael,

1997; Giménez y Anger, 2001). Las larvas de la mayoría de los cangrejos, requieren alimento externo desde la eclosión (planctotrofia). En el plancton natural, esas larvas son suspensívoras o depredadoras, y seleccionan partículas (detrito, bacterias, protozoos, metazoos planctónicos) por tamaño o propiedades químicas; son omnívoras cuando la comida es escasa y carnívoras si existen presas disponibles (Anger, 2001). En el laboratorio, las larvas de *N. granulata* se crían con una dieta simple compuesta por rotíferos como *Brachionus plicatilis* (en especial en los dos primeros estadios) y nauplii iniciales de *Artemia* spp. (Ostrensky *et al.*, 1997); por lo tanto es esperable que en el campo ingieran micro (20-200 µm) y mesozooplankton (0,2-2 mm).

Ciclo de muda larval

El sistema de Drach que describe los cambios en el tegumento de crustáceos adultos durante el ciclo de muda (estadios A, B –postmuda, C –intermuda, D –pre-muda y E –ecdisis, y sus correspondientes subestadios; ver Spivak, 2016 b, en este volumen) también puede aplicarse a larvas e incluso a embriones. Ese ciclo está bajo control endócrino pero afectado por factores extrínsecos como la temperatura, salinidad, nutrición o composición química del agua. La temperatura afecta principalmente la frecuencia de mudas, y otros factores, como la nutrición influyen más en el incremento por muda. La interacción entre el control intrínseco del ciclo de muda larval y los factores clave del ambiente, en especial la disponibilidad de comida, ocurre en ciertos períodos del mismo y así se definen tres puntos críticos (Anger, 2001):

- 1) Cuando la comida falta desde el comienzo del ciclo de muda, el período inicial de hambre causará una demora significativa del desarrollo. Si ese período excede cierto límite, el punto de no retorno (PNR), la larva pierde su capacidad de recuperación del estrés nutricional (Anger y Dawirs, 1981). Alimentadas luego de ese momento, las larvas ayunadas pueden sobrevivir pero pierden la capacidad de desarrollo normal (Fig. 3 A). El PNR₅₀ (período máximo de hambreado inicial que permite que el 50% de las larvas se recuperen y completen el ciclo de muda cuando son alimentadas) en las zoeas I de *N. granulata* varió entre menos de 50 hasta el 100% de la duración normal de ese estadio (Fig. 3 B) de acuerdo con la población, la temperatura en la cual tuvo lugar el desarrollo embrionario y otras

características del hábitat (Giménez, 2002; Bas *et al.*, 2008).

- 2) El punto de saturación de reservas (PRS) tiene lugar luego de un periodo dentro del ciclo de muda en el cual las larvas bien alimentadas almacenaron suficientes reservas para desarrollarse con éxito a través de la premuda y la ecdisis aunque dejen de recibir comida; periodos más cortos de alimentación inicial no permiten un desarrollo autónomo (Fig. 3 C). Este punto crítico fue identificado con un momento particular del ciclo de muda, la transición C-D₀, llamado umbral D₀ (Anger, 1987); en ese momento comienza un programa autónomo de desarrollo que ya no puede interrumpirse por una eventual falta de comida. Ese umbral puede ser crítico en relación con otros efectos del ambiente, además de la inani-

ción (Anger, 2001). Las zoeas I de *N. granulata* cultivadas en el laboratorio alcanzaron ese punto cuando había transcurrido un 25-32% de la duración normal de ese estadio, pero el PRS₅₀ (mínimo período inicial de alimentación que permite que el 50% de las larvas acumulen suficiente energía como para completar el ciclo de muda a expensas de sus reservas) fue menor en poblaciones naturales (Fig. 3 D). Además, el PRS₅₀ varió espacial y temporalmente: fue más corto en ambientes marinos que en estuarinos, y al comienzo que al final de la estación reproductiva (Giménez, 2002; Bas *et al.*, 2008). Todo esto sugiere una capacidad del primer estadio larval de esta especie para acumular rápidamente reservas en periodos iniciales breves de alimentación y tolerar mejor hambrunas posteriores (Giménez, 2002).

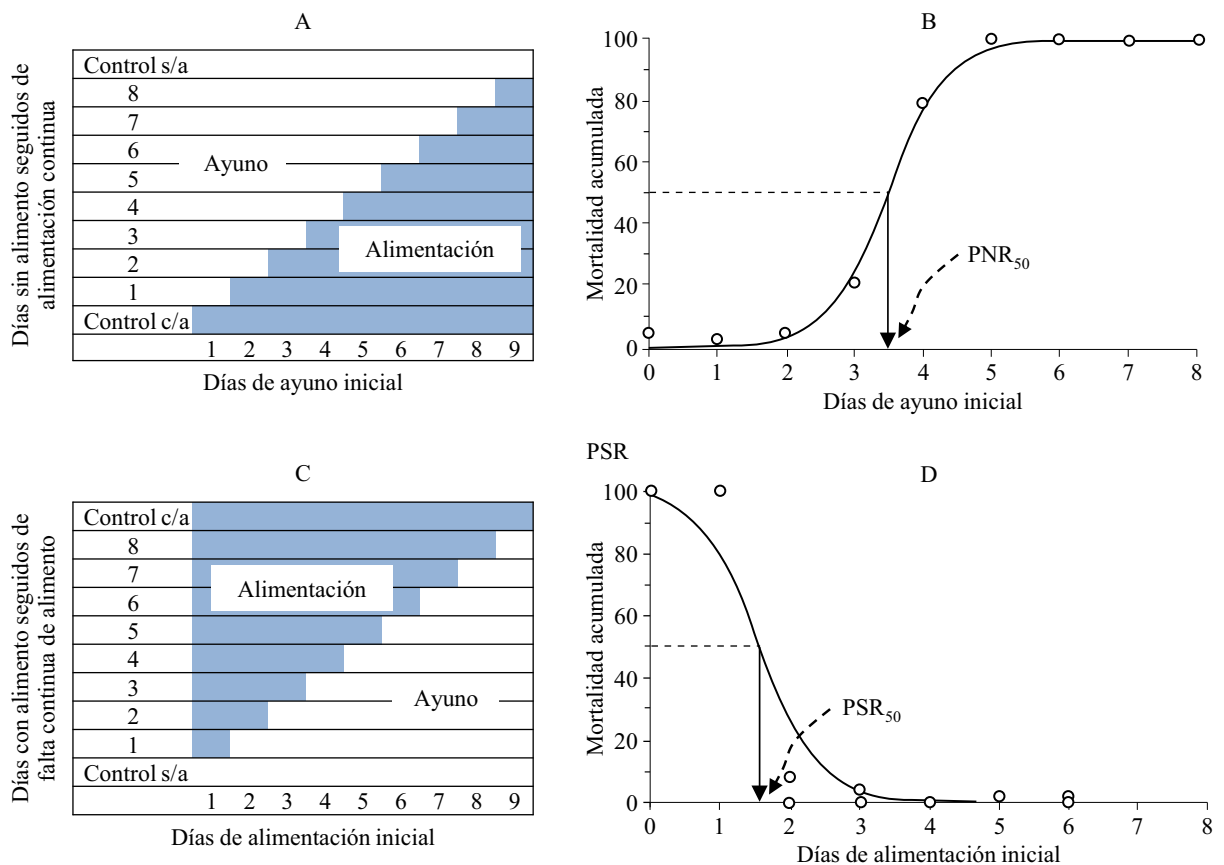


Figura 3. Puntos críticos del ciclo de muda de larvas de cangrejos. A) Diseño de un experimento para calcular el punto de no retorno (PNR: ¿Hasta qué momento del ciclo de muda una larva puede ser mantenida sin alimento y, a pesar de eso, muda?). B) Mortalidad acumulada (%) en función del tiempo de ayuno inicial (PNR). C) Diseño de un experimento para calcular el punto de saturación de reservas (PRS: ¿A partir de qué momento del ciclo de muda una larva puede dejar de ser alimentada y, a pesar de eso, muda?). D) Mortalidad acumulada (%) en función del tiempo de alimentación inicial (PRS). En B y D el PNR₅₀ y PRS₅₀ son estimados a partir de un ajuste dosis-respuesta no lineal.

3) El proceso de exuviación es crítico y así, en individuos débiles o expuestos a condiciones desfavorables la mortalidad puede incrementarse dramáticamente cuando la muda se aproxima (umbral de exuviación) y muchas larvas en esos casos no pueden desprenderse de la exuvia completa (Anger, 1984).

Crecimiento larval

El crecimiento de las larvas, al igual que el de los adultos, depende de dos componentes: la duración del período intermuda y el aumento de tamaño o biomasa en cada muda. En el caso de larvas planctotróficas cultivadas en condiciones constantes, físicamente favorables y nutricionalmente ilimitadas, ese crecimiento puede ser descripto con ecuaciones que relacionan el número de mudas, el tamaño corporal, la biomasa y el tiempo.

El incremento en tamaño (CL = largo del caparazón) de las zoeas de *N. granulata* es una función exponencial del número de estadios (S) y del tiempo de desarrollo (D): $CL = 0,286 * e^{0,293S}$ (Fig. 4 A) y $CL = 0,372 * e^{0,052D}$ (Fig. 4 B). El diagrama de Hiatt (la talla en un estadio, graficada versus la talla en el estadio siguiente, CL_{s+1} , se ajusta con una función lineal; Hiatt, 1948) puede aplicarse a estas larvas y así: $CL_{s+1} = 1,194 * CL_s + 0,084$ (Fig. 4 C) (en ambos casos, los datos provienen de Boschi *et al.*, 1967). La biomasa (W en μg) de estas larvas es una función alométrica del tamaño corporal (en mm): $W = 123 * CL^{2,156}$ (Fig. 5 A) (Anger, 2001). La biomasa normalmente se incrementa exponencialmente con el número de estadios en las larvas de decápodos (Kurata, 1962) pero, en contraste con lo que ocurre con la talla, no permanece constante durante el ciclo de muda. Por ejemplo, las curvas de regresión obtenidas para larvas de *N. granulata*, calculadas separadamente para el comienzo y el final del ciclo de muda fueron $W = 4,7 * e^{0,682*S}$ y $W = 8,0 * e^{0,691*S}$, respectivamente (Fig. 5 B) (Anger e Ismael, 1997).

Composición química de las larvas

La flotación de los crustáceos marinos planctónicos, y las larvas de cangrejos no son una excepción, hace necesario un alto contenido de agua (64-92% del peso seco), y limita el grado de calcificación de la cutícula (contenido de cenizas = 3-25% del peso seco) en comparación con los organismos bentónicos que tienen menos agua y una importante fracción mineral. Los

cambios en las cantidades absolutas de C, N y H por individuo, medidos dentro o entre ciclos de muda larvales sucesivos, son similares a los del peso seco total pero la composición química relativa de la biomasa larval varía a lo largo del tiempo. Por ejemplo, el porcentaje de carbono C (%) de los sucesivos estadios larvales de *N. granulata* cae abruptamente después de la muda y se incrementa durante el siguiente ciclo de muda. La pequeña pérdida de C en la exuvia no explica ese decrecimiento inicial, que es causado por la rápida incorporación de iones inorgánicos durante la postmuda que sobrepasa el incremento absoluto de C y otros componentes. El C (%) aumenta en intermuda y pre-muda porque esa fracción inorgánica permanece constante o decrece mientras que el C continúa acumulándose. El nivel promedio de C crece en las sucesivas zoeas, llegando a un máximo al final de la zoea IV, y decrece en la megalopa y el primer cangrejo. Los cambios en H (%) y N (%) son similares, aunque el N cambia menos (Anger e Ismael, 1997).

El cociente C:N, que refleja los cambios en la proporción relativa de lípidos y proteínas (los hidratos de carbono tienen un papel menor en crustáceos, Anger y Harms, 1990) crece durante el desarrollo larval de *N. granulata*, de 4,2 a 5,0 y ese cambio refleja predominantemente la variación en la fracción C, ya que el N varía menos (Anger e Ismael, 1997). El cociente C:H, que indica el grado de saturación del conjunto de los ácidos grasos, varió entre 6 y 7,5 sin mostrar una tendencia clara en esa especie (Anger e Ismael, 1997). La composición elemental y bioquímica varía de acuerdo con factores ambientales y, por lo tanto, entre poblaciones que viven en ambientes contrastantes (ver más adelante). Por ejemplo, los contenidos de lípidos y proteínas fueron menores en zoeas I de *N. granulata* luego de una exposición a salinidades reducidas, aunque la variabilidad fue menor que en especies estenohalinas (Torres *et al.*, 2002); bajo un continuo estrés hiposmótico, los efectos acumulativos reducen tanto el crecimiento larval como la relación lípido: proteína (Torres *et al.*, 2008).

Metabolismo larval

La relación general entre la biomasa individual y la tasa de respiración (o consumo de oxígeno) se expresa con la ecuación $VO_2 = a W^b$. En larvas de *N. granulata*, b varió entre 0,757 (12 y 24°C) y 0,839 (18°C; Ismael *et al.*, 1997). Dado que la biomasa aumenta durante el desarrollo, estadios larvales sucesivos muestran un incremento de VO_2 que, en *N. granulata* culti-

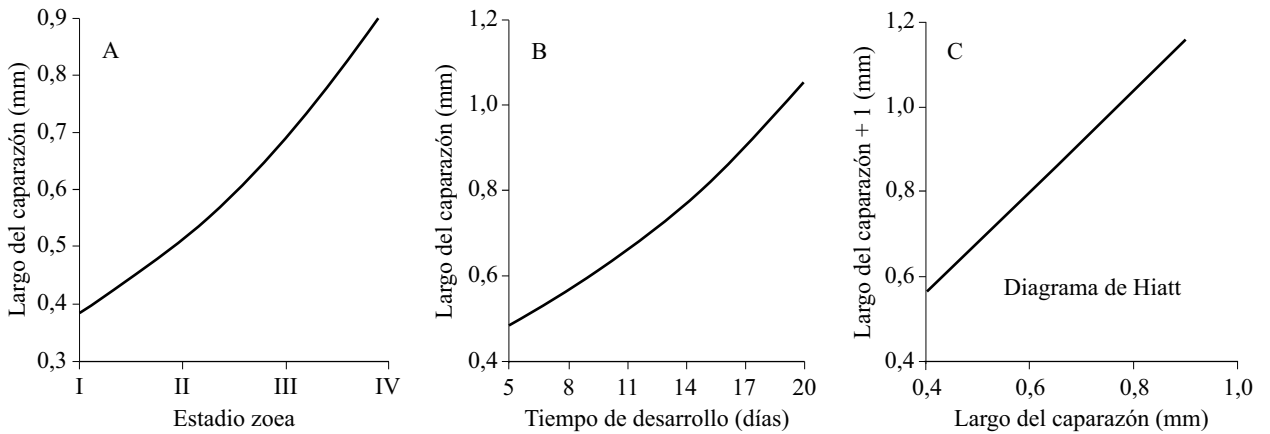


Figura 4. Relaciones del largo del caparazón y el estadio zoea (A), el tiempo de desarrollo de las zoeas (B) y el largo del estadio zoea siguiente de *Neohelice granulata* (C) (datos recalculados de Boschi *et al.*, 1967).

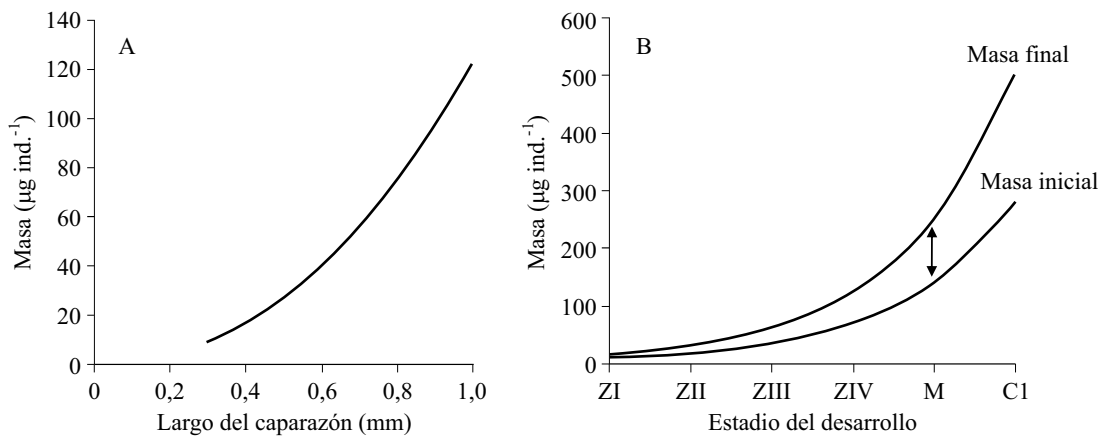


Figura 5. Relaciones de la masa de las zoeas (ZI-ZIV) y el largo del caparazón (A) y la masa de zoeas, megalopas (M) y primer cangrejo (C1) y el estadio (B). En este último caso se representa la biomasa inicial y final de cada estadio; la diferencia (flecha) es el incremento en biomasa en ese estadio en particular (datos recalculados de Boschi *et al.*, 1967 y de Anger e Ismael, 1997).

vadas a 18°C, pasó de 0,058 a 0,658 µgO₂ h⁻¹ ind.⁻¹ (zoea I-megalopa). La tasa específica de respiración (QO₂) que elimina la influencia del tamaño, en cambio, disminuyó en igual período de 4,04 a 2,65 µgO₂ h⁻¹ mg⁻¹ (Ismael *et al.*, 1997).

La relación entre VO₂ y la temperatura, expresada por la ecuación VO₂ = a * e^{bT}, no difirió significativamente entre estadios larvales de *N. granulata* (b varió entre 0,032 y 0,037, Ismael *et al.*, 1997). La dependencia de VO₂ puede compararse cuantitativamente entre estadios larvales usando el coeficiente Q₁₀, que indica compensación térmica o euritermia si es ≤ 2 o sensibilidad térmica si es > 2. Este índice, por otra parte, varía con el rango de temperaturas considerado y usualmente

decrece a temperaturas más altas. Las zoeas de *N. granulata* (en particular la zoea I) tuvieron una respuesta metabólica más sensible a temperaturas más altas (Q₁₀ = 2,2-3 a 18-24°C; Q₁₀ = 1,7-2,2 a 12-18°C) y el patrón opuesto se observó en la megalopa (Ismael *et al.*, 1997). Esta respuesta térmica cambiante en estadios sucesivos sugiere una adaptación a la secuencia de condiciones que encuentran típicamente las larvas durante sus migraciones: (1) la zoea I eclosiona en primavera y verano en lagunas costeras y marismas con temperaturas usualmente cálidas pero inestables; (2) esas larvas son exportadas rápidamente a aguas marinas más frías y estables; (3) la megalopa reingresa a ambientes estuarinos poco profundos. La alta sensibilidad metabólica

($Q_{10} > 2$) de zoeas en temperaturas altas y megalopas en temperaturas bajas podría servir como un indicio que estimule un comportamiento migratorio diferencial en cada estadio, junto con señales provenientes de gradientes de salinidad y otros factores químicos. Como respuesta, la zoea I y la megalopa tenderían a abandonar el ambiente parental cálido o las aguas marinas frías, respectivamente (Ismael *et al.*, 1997).

Interacciones entre fases del desarrollo (efectos *carry-over*)

Los efectos sobre una fase del desarrollo que son consecuencia del ambiente en el que tuvo lugar una fase anterior son conocidos como efectos *carry over* (Giménez, 2004, 2006 y las referencias allí citadas). Estos efectos adquieren especial relevancia en ambientes variables espacial y temporalmente como son los estuarios. Las hembras de *N. granulata* pueden vivir, aún dentro de una misma población, en ambientes con distintas salinidades, temperaturas, disponibilidad de alimento, etc. mientras maduran sus ovarios y/o portan a sus embriones en el abdomen. Al mismo tiempo, se observó una gran variabilidad en la biomasa de los huevos de esta especie tanto entre individuos mantenidos en laboratorio en las mismas condiciones (Giménez y Anger, 2001), como entre individuos de una

misma población en el campo, y entre poblaciones (ver más abajo). En consecuencia, es interesante conocer la relación entre las condiciones en las que tuvo lugar el desarrollo embrionario, la biomasa de los huevos, y el desempeño larval.

La supervivencia de las larvas de *N. granulata* en salinidades bajas depende de la salinidad en la cual tuvo lugar el desarrollo embrionario. Las zoeas I provenientes de embriones que se desarrollaron en 5‰, tuvieron una supervivencia del 100% en todas las salinidades entre 10 y 100‰ de agua de mar; las larvas provenientes de embriones desarrollados a 32‰ fueron menos tolerantes a las salinidades bajas y la tolerancia fue aún menor cuando el desarrollo embrionario tuvo lugar a 41‰. Cabe mencionar que el mismo patrón de supervivencia y comportamiento larval se observó en *C. angulatus* e incluso unas pocas larvas, provenientes de una misma hembra de esa especie, mantenida a baja salinidad, lograron sobrevivir 24 horas en agua destilada (Fig. 6) (Bas, 2001).

Esta capacidad de aclimatación de los embriones a las diferentes salinidades de desarrollo podría ser sumamente importante en un ambiente como Mar Chiquita, donde es frecuente que las masas de agua de distinta salinidad no se mezclen y que las larvas deban permanecer más de 24 horas en una masa de agua dulce que no logra abandonar la laguna aún durante la bajamar

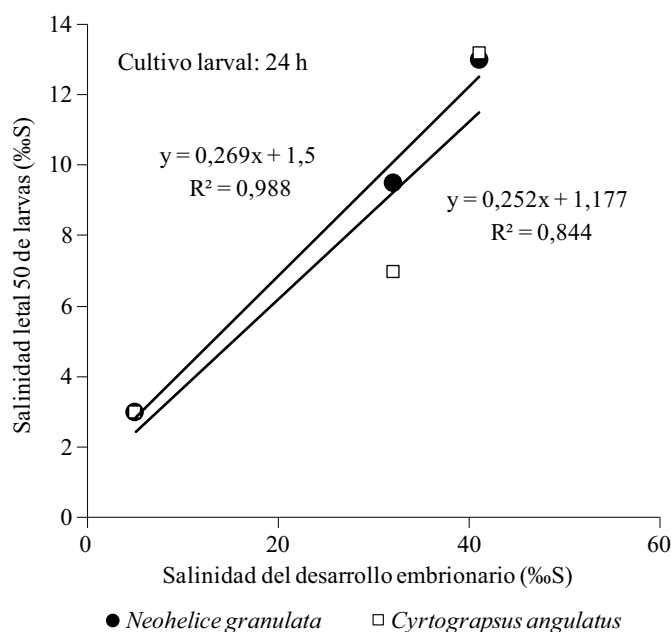


Figura 6. Interacciones entre fases (embrionaria y larval). Tolerancia a la salinidad baja de larvas de *Neohelice granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en relación con la salinidad a la cual tuvo lugar el desarrollo embrionario.

(Anger *et al.*, 1994). Del mismo modo, la temperatura de desarrollo de los embriones mostró tener efecto sobre el tiempo de desarrollo de las larvas (Bas, 2001). Sin embargo, en general se observaron variaciones en la supervivencia, las medidas corporales y el peso seco entre larvas provenientes de distintas hembras desarrolladas en una misma salinidad y temperatura (Bas, 2001), indicando que otros factores pueden afectar el desarrollo embrionario y/o la asignación de recursos de la hembra (efecto materno), produciendo un efecto de arrastre o *carry-over* que se manifestará en las larvas.

Una serie de estudios enfocados en distintas etapas del desarrollo de *N. granulata* permitieron determinar que la variabilidad individual en la biomasa de los huevos y/o larvas, así como la salinidad en la que se desarrollan los embriones y/o larvas afectan: 1) la biomasa inicial de las zoeas I e, indirectamente, su supervivencia y crecimiento inicial; 2) la flexibilidad nutricional, medida como variaciones en el momento del ciclo de muda en el que se ubica el punto de saturación de reservas y el punto de no retorno, y 3) su desempeño biológico medido en términos de tasa de supervivencia larval, duración del desarrollo, frecuencia de ocurrencia de un estadio larval supernumerario y tamaño del primer juvenil (Giménez, 2000, 2002, 2004, 2006; Giménez y Anger, 2001 y 2003, Giménez y Torres, 2002; Giménez *et al.*, 2004).

La biomasa de las larvas al eclosionar dependió de la biomasa inicial (peso seco, carbono y nitrógeno) de los huevos y de su pérdida de biomasa durante el desarrollo embrionario. Las mayores larvas se originaron a partir de huevos inicialmente más ricos en vitelo (variabilidad interindividual) o de aquellos desarrollados a una salinidad alta, en la cual la pérdida de biomasa fue menor debido a un menor consumo de energía (Giménez y Anger, 2001).

En los experimentos de PRS (distintos períodos de alimentación desde la eclosión), las zoeas I tuvieron mayor supervivencia, desarrollo más corto y mayor acumulación inicial de carbono y nitrógeno cuando provenían de huevos incubados a salinidad baja o intermedia. La biomasa inicial de las larvas no afectó la supervivencia pero las larvas más pesadas se desarrollaron más rápido. En los experimentos de PNR (distintos períodos iniciales sin alimento) la salinidad del desarrollo embrionario no afectó la supervivencia de las zoeas I, pero la duración de ese estadio fue menor cuando los embriones se desarrollaron en 15 y 20‰ y, en general, las larvas más pesadas sobrevivieron más y mudaron más rápido (Giménez, 2002).

Los efectos de la salinidad de desarrollo embrionario no se limitaron a la zoea I, sino que persistieron a lo largo de todo el desarrollo larval: se acumuló más biomasa en aquellos desarrollos en los que las zoeas I eran originalmente más pesadas. Tal como fue observado por Pestana y Ostrensky (1995), las zoeas IV dieron origen a megalopas o zoeas V (“camino de desarrollo corto y largo”, respectivamente); estas últimas originaron luego megalopas con mayor biomasa. La proporción de “caminos largos” fue mayor cuando la biomasa inicial de las zoeas era baja o cuando la salinidad de cultivo era baja (Giménez y Torres, 2002; Giménez y Anger, 2003). La historia ontogenética (camino larval “largo” *versus* “corto”) afectó el crecimiento y la biomasa de los juveniles, aunque las diferencias tendieron a desaparecer a partir del 5° estadio de cangrejo (Giménez *et al.*, 2004).

Variaciones inter e intrapoblacionales en *Neohelice granulata*

El cronograma reproductivo de *N. granulata* difirió entre una población estuarial (Mar Chiquita) y una marina (San Antonio Oeste) (Ituarte *et al.*, 2004, 2006) y lo mismo ocurrió con el desarrollo embrionario y larval (Bas y Spivak, 2003; Bas *et al.*, 2005, 2007, 2008).

Los diferentes efectos de la exposición de los huevos a salinidades bajas sobre la supervivencia larval, duración del desarrollo y talla del primer juvenil de *N. granulata* observados entre las poblaciones de Mar Chiquita y San Antonio Oeste se relacionaron con diferencias entre los hábitats. Los fuertes efectos del viento sobre las mareas y el flujo irregular de agua dulce hacen que la salinidad de Mar Chiquita varíe en el espacio y el tiempo de una manera impredecible; aquí los embriones y larvas toleraron las salinidades bajas pero las respuestas variaron entre individuos, indicando una probable aclimatación embrionaria. Las mareas regulares y la ausencia de agua dulce hacen que los cangrejos en San Antonio Oeste, por el contrario, experimenten salinidades altas y constantes; sus embriones no toleraron salinidades bajas: la tolerancia a esas salinidades no tendría valor adaptativo en este sitio (Bas y Spivak, 2003).

Se observaron cambios estacionales e interpoblacionales en el volumen y la composición elemental (carbono, hidrógeno y nitrógeno) de huevos (y larvas), que pueden ser importantes en la formación de metapoblaciones fisiológicamente diferentes a lo largo de la amplia distribución geográfica de la especie. Así, en Mar Chiquita se observaron más huevos por hembra,

pero más pequeños, que en San Antonio Oeste, sin importar la estación del año. Por otro lado, los huevos y larvas de San Antonio Oeste tuvieron una mayor masa y relación C/N, que indica un mayor contenido de lípidos. Estos patrones no pueden ser explicados por un gradiente latitudinal de temperatura, y deben tenerse en cuenta otros factores ambientales (salinidad, calidad y cantidad de alimento, productividad). En ambas poblaciones la fecundidad y la biomasa de los huevos al comienzo de la estación reproductiva fue más alta, de modo que el esfuerzo reproductivo fue, en ese momento, máximo. En Mar Chiquita también se observó variabilidad interanual de los parámetros reproductivos (Bas *et al.*, 2007). La velocidad del desarrollo embrionario así como la duración del ciclo de muda y la flexibilidad nutricional de la zoea I, variaron no solo entre ambas poblaciones, sino también entre el comienzo y fin de la estación reproductiva y entre temperaturas de desarrollo embrionario. Así, por ejemplo, los huevos fueron siempre mayores al comienzo de la estación, y siempre más grandes en San Antonio; las diferencias de tamaño persistieron en las larvas sin importar la temperatura de desarrollo, el ciclo de muda de las zoeas I fue más corto al comienzo de la estación y el PSR fue menor en San Antonio Oeste (Bas *et al.*, 2008).

Por otra parte, el tamaño, peso húmedo, y contenido de agua de los huevos de *N. granulata* cerca de la eclosión difirió entre microhábitats en Mar Chiquita, siendo más altos en la planicie de marea que en la marisma vegetada, aunque la fecundidad y el esfuerzo reproductivo no difirieron entre ambos (Silva *et al.*, 2009).

Queda por definir cuánto de las diferencias entre las poblaciones corresponde a la plasticidad fenotípica de los individuos y a los efectos *carry-over*, como es el caso de las diferencias estacionales, y cuanto a una diferenciación genética entre ellas.

Asentamiento y metamorfosis

En los ciclos de vida complejos de invertebrados bentónicos, el asentamiento se define como el paso del hábitat de vida pelágico al bentónico. En el caso de los cangrejos el éxito de esa transición dependerá no solo de la posibilidad de que las megalopas lleguen a un hábitat adecuado en el momento apropiado, sino también que sean capaces de seleccionarlo.

Las megalopas de los cangrejos de la laguna Mar Chiquita pudieron nadar y maniobrar bajo condiciones de flujo similares a las encontradas en su hábitat de

asentamiento (menos de 3 cm s^{-1}) siendo su tamaño un buen indicador de su velocidad de natación (Valero *et al.*, 1999). La mayoría de las megalopas de *N. granulata* y *C. angulatus* ingresaron a la laguna en estadio de intermuda, varios días antes de la metamorfosis a cangrejo I (Luppi y Spivak, datos no publicados); durante el tiempo transcurrido desde el retorno a la laguna hasta la muda metamórfica (> 4 días) son potencialmente capaces de un desplazamiento horizontal direccional en la escala de metros a cientos de metros, permitiendo la selección de un sustrato apropiado para el asentamiento. En *N. granulata* la velocidad y el tiempo destinado a nadar disminuyó y el tiempo de permanencia en el sustrato aumentó al aproximarse la metamorfosis (premuda tardía) (Luppi, datos no publicados).

Las metamorfosis de las megalopas de *N. granulata* fue influida por la presencia de estímulos ambientales asociados con el hábitat de los adultos. El fango y sustancias químicas procedentes de adultos conoespecíficos aceleraron la metamorfosis, en tanto que su ausencia durante la intermuda o premuda temprana causaron una postergación de la misma que duró hasta el 30% del ciclo de muda total del estadio; los sustratos artificiales no afectaron la duración del estadio megalopa (Gebauer *et al.*, 1998). La postergación de la muda de metamorfosis (*delayed metamorphosis*), generalmente asociada a un alargamiento del período de intermuda, se relaciona con un aumento de las posibilidades de encontrar un hábitat de asentamiento adecuado; sin embargo, esta flexibilidad, que extiende la fase de competencia de la megalopa, puede traer aparejados costos que se detectan en el desarrollo juvenil posterior (Gebauer *et al.*, 2003). Los cangrejos 1 provenientes de megalopas que alargaron su ciclo de muda tuvieron una mayor mortalidad (Fig. 7 A), tardaron más en mudar a cangrejo 2 (Fig. 7 B) y fueron más pequeños (Fig. 7 C) que los provenientes de megalopas sin postergación (Gebauer *et al.*, 1998, 1999, 2004). Por lo tanto, hay un compromiso entre las ventajas y desventajas de postergar la metamorfosis: el aumento de las posibilidades de encontrar un sustrato en el cual asentarse se opone a una menor supervivencia en ese hábitat, aunque el riesgo parece ser menos que el de asentarse en un hábitat no adecuado. Además la plasticidad del desarrollo, demostrada por la existencia de dos caminos alternativos en el desarrollo larval de *N. granulata*, con 4 o 5 zoeas, que originan megalopas que difieren en talla y en la duración del período (Giménez y Torres, 2002, Giménez *et al.*, 2004), puede interactuar de manera compleja con la postergación de la metamorfosis.

Las megalopas de *N. granulata* de Mar Chiquita se asientan cerca y en el interior de cuevas de los cangrejos adultos, en cuyas paredes excavan pequeñas cuevas (Spivak *et al.*, 1994, Luppi *et al.*, 2002). Este microhábitat permite la excavación poco después de la metamorfosis, genera una protección pasiva de los adultos que repele potenciales depredadores (juveniles conespecíficos, otros cangrejos o aves), induce la muda de metamorfosis y asegura la provisión de alimento ya que las cuevas actuarían como “trampas de sedimentos y detritus” en las condiciones hidrodinámicas de esta laguna (Iribarne *et al.*, 1997, 2000); también serían “trampas para megalopas” (Luppi *et al.*, 2002). La proporción de cuevas de juveniles separadas de las de los adultos aumentó con la talla de su ocupante (Luppi, 1999). Las megalopas de *N. granulata* también se asientan en los espacios de los arrecifes calcáreos (“bochones”) construidos por el poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* (Luppi *et al.*, 2002), y en las aberturas del sifón de la almeja navaja *Tagelus plebeius* (Gutiérrez e Iribarne, 1998, Gutiérrez *et al.*, 2003).

Los intersticios de la periferia de los arrecifes de *F. enigmaticus* son los refugios más importantes para los reclutas de *C. angulatus* en Mar Chiquita (Luppi y Bas, 2002). Los reclutas y pequeños juveniles de esta especie también se encontraron en lechos de valvas de *T. plebeius* (Gutiérrez e Iribarne, 1999), entre guijarros (Spivak *et al.*, 1994) y en sedimentos de tosca (Bas, observación personal), pero estos refugios fueron com-

parativamente escasos en relación con los arrecifes. Los cangrejitos abandonan el bochón cuando su tamaño les impide introducirse en sus intersticios (Luppi, 1999; Mendez Casariego *et al.*, 2004). Luppi y Bas (2002) estimaron que el volumen total de arrecife vivo en la laguna fue de 354.000 m³ en 1999, y que allí podría alojarse un máximo de $1,7 \times 10^{10}$ individuos de *C. angulatus* a lo largo de un período de reclutamiento, lo que representa una biomasa de casi 7 t de pequeños cangrejos, considerando un peso individual de 400 µg.

En experimentos de selección de sustrato efectuados en el laboratorio, las megalopas de *C. angulatus* seleccionaron piezas de bochón, los cangrejos de *N. granulata* optaron por el barro; los cangrejos de *C. angulatus* y las megalopas de *N. granulata* no seleccionaron sustrato. Los reclutas de *N. granulata* no evitaron la presencia de los adultos de ambas especies. Por el contrario, los reclutas de *C. angulatus* evitaron la presencia de adultos conespecíficos, lo cual puede interpretarse como un mecanismo que refuerza la selección de hábitat de las megalopas (Luppi, 1999).

El reclutamiento

El reclutamiento de un cangrejo es un proceso complejo cuyo éxito depende de 3 tipos de factores: preasentamiento (la cantidad de megalopas que arriban al hábitat de reclutamiento), asentamiento (la selección del hábitat, ver la sección anterior) y postasentamiento

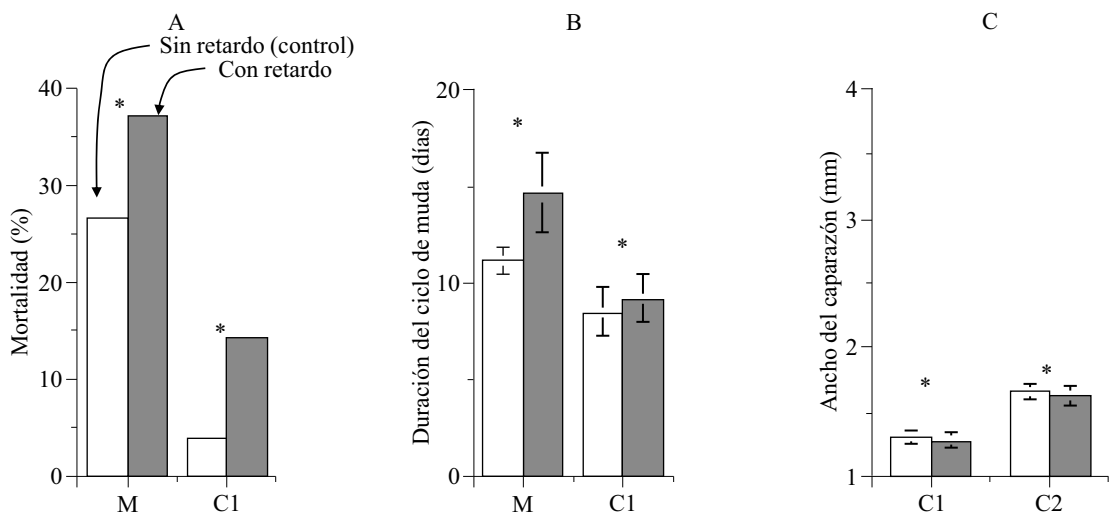


Figura 7. Efecto del retraso de la metamorfosis sobre mortalidad de megalopas y cangrejos 1 (A), la duración del ciclo de muda de megalopas (M) y cangrejos 1 (C1) (B) y el ancho del caparazón de cangrejos 1 y 2 (C2) de *Neohelice granulata* (C). Se comparan los valores obtenidos sin y con retraso de la metamorfosis (modificado de Gebauer *et al.*, 1999; en estadios posteriores no se registran diferencias).

(competencia entre reclutas, depredación y canibalismo). Cuando el éxito del reclutamiento depende principalmente de la cantidad de megalopas, se habla de un reclutamiento limitado; cuando depende de los factores postasentamiento, se denomina reclutamiento regulado. Generalmente se encuentran situaciones intermedias (Luppi, 1999).

La coexistencia de cangrejos de diferentes tallas en muy altas densidades en un hábitat de cría limitado, especialmente en los períodos de máximo asentamiento, crea las condiciones favorables para el canibalismo entre y dentro de una cohorte, que es una relación fuertemente dependiente de la talla. La depredación y el canibalismo están considerados los factores más importantes de mortalidad de reclutas de los decápodos, pero los microhábitats estructuralmente complejos proveen refugios a los pequeños cangrejos que se concentran en ellos (por ejemplo, Moksnes, 2004). En experimentos de laboratorio se observó que la depredación interespecífica e intraespecífica (canibalismo dentro o entre cohortes) afectó la supervivencia de los reclutas de *N. granulata* y *C. angulatus* en Mar Chiquita (Luppi, 1999; Luppi *et al.*, 2001 a).

En ambas especies, la intensidad del canibalismo entre reclutas recientemente asentados fue baja debido al tamaño uniforme de los integrantes de una cohorte; los pocos casos observados afectaron a individuos que mudaron durante el experimento y que, por lo tanto, eran más vulnerables. Los juveniles más grandes y los adultos, en cambio, ejercieron una fuerte presión de depredación o canibalismo sobre los reclutas, que llega a 100% en ausencia de refugios. La presencia de refugios artificiales redujo la depredación y el canibalismo; esos refugios fueron “absolutos” (la presa fue invulnerable) cuando los canibales eran adultos, pero la mortalidad alcanzó al 15% cuando eran juveniles, ya que éstos tienen un acceso más fácil a partes de los refugios y a que las quelas de los adultos son muy grandes comparadas con el tamaño de la presa, lo cual probablemente afectó su capacidad de captura (Luppi *et al.*, 2001 a).

Los adultos de *C. angulatus* incrementaron el consumo de reclutas cuando no habían recibido alimento en los días previos al experimento; los juveniles no alimentados causaron una gran mortalidad de reclutas conespecíficos incluso en presencia de refugios. El alimento alternativo, en cambio, disminuyó la depredación en presencia de refugios. Las hembras adultas de *N. granulata* comieron más reclutas que los machos, probablemente como consecuencia de diferencias en la morfología de las quelas. Cuando depredadores o caní-

bales adultos y juveniles se pusieron juntos, los machos disminuyeron el fuerte canibalismo juvenil aunque no las hembras, al menos en parte porque depredan sobre ellos (Luppi *et al.*, 2001 a).

La talla de los reclutas está directamente relacionada con su vulnerabilidad. La mortalidad de los cangrejos del estadio 2 de *N. granulata* por juveniles de la misma especie fue del 80% pero las de los cangrejos 3 cayó al 10%; en cambio los juveniles de *C. angulatus* causaron una mortalidad del 50% hasta en los cangrejos 4 (Luppi, 2012).

Los resultados obtenidos en el laboratorio sobre el canibalismo y la depredación en *N. granulata* y *C. angulatus* pudieron ser extrapolados a la laguna Mar Chiquita (Luppi *et al.*, 2002). Los reclutas de *N. granulata* se asientan dentro o entre las cuevas de los adultos, donde coexisten todas las clases de edad (Spivak *et al.*, 1994). Las cuevas evitan que los reclutas sean comidos por peces y aves, al tiempo que los adultos que viven dentro de ellas los protegen de otros depredadores, incluso juveniles conespecíficos. Además, las megalopas anticipan su metamorfosis en presencia de estímulos químicos de los adultos de la misma especie (Gebauer *et al.*, 1998). Las megalopas y los reclutas de *N. granulata* también fueron observados en piedras, valvas y “bochones” (los cangrejos del primer estadio seleccionaron el barro en los experimentos de laboratorio, no así las megalopas), pero desaparecieron de los mismos un par de días después del asentamiento. Esa desaparición podría explicarse por depredación por parte de juveniles de *C. angulatus* (que son más eficientes en la captura y consumo de reclutas que los de *N. granulata*; Luppi, 2012), o por migración al hábitat de los adultos (Fig. 8).

Los “bochones” de *F. enigmaticus* son el principal refugio para los reclutas de *C. angulatus* y, por ser el poliqueto una especie introducida, ha tenido un gran impacto en el reclutamiento del cangrejo (ver más arriba, Luppi y Bas, 2002). Aunque algunos depredadores, como juveniles conespecíficos, adultos de *C. altimanus* y *Gobiosoma parri* (Gobiidae) habitan los bochones (los dos últimos en bajas densidades), la supervivencia de los reclutas debe ser mayor en estas estructuras que en las aguas someras que los rodean, donde viven o se alimentan los adultos de la misma especie, peces y aves (Fig. 9). Se comprobó experimentalmente que los refugios que provee el bochón potencian el asentamiento de este cangrejo pero que ese potenciamiento no se trasmite a las clases de talla mayores dado que el número de refugios disminuye a

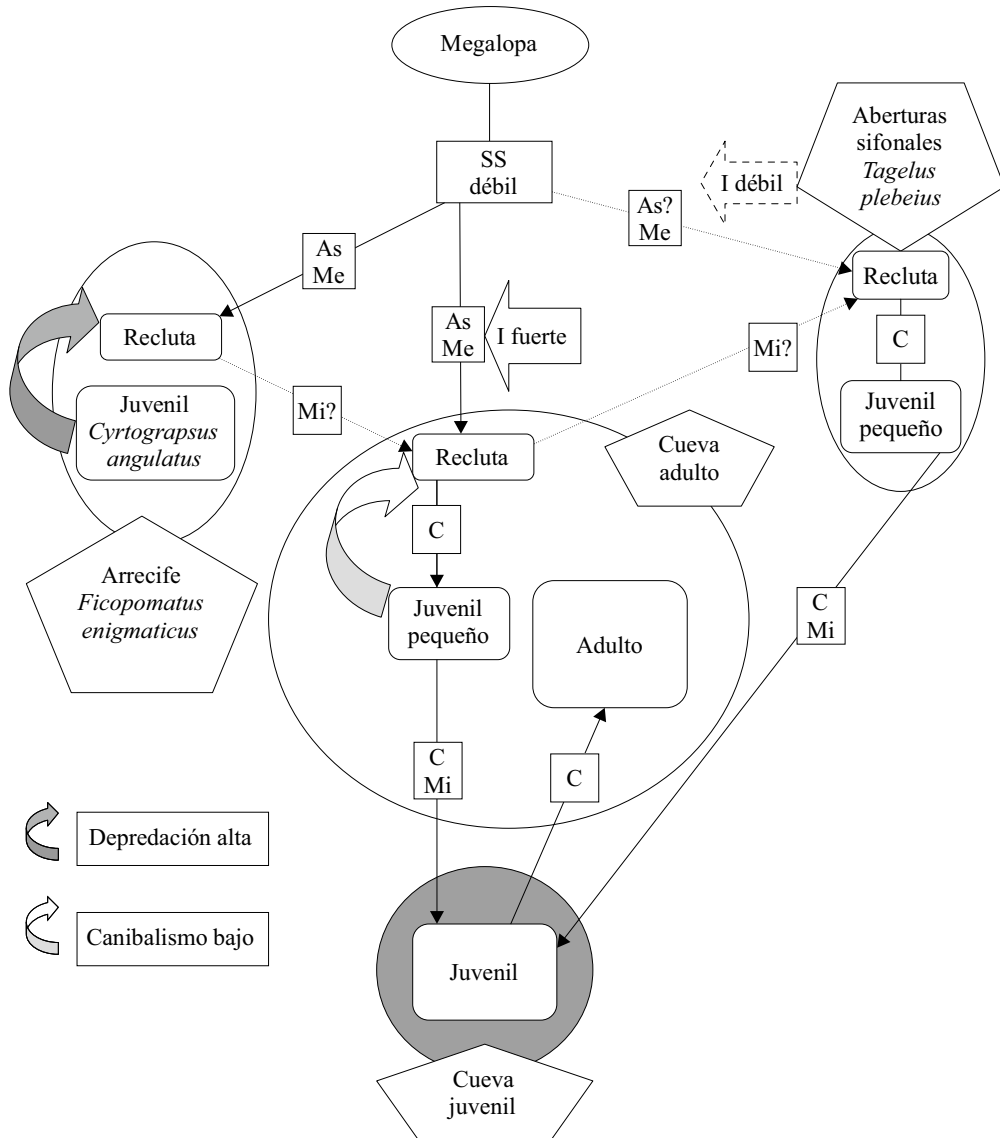


Figura 8. Modelo del reclutamiento de *Neohelice granulata* en la Laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires), incluidos los procesos de asentamiento y postasentamiento: selección de sustrato (SS), asentamiento (As), inducción de la metamorfosis por señales de adulto y sustrato (I), metamorfosis (Me), crecimiento (C) y migración (Mi).

medida que tamaño aumenta, produciendo un “cuello de botella” demográfico en el reclutamiento (Méndez Casariego *et al.*, 2004).

En situaciones de bajo asentamiento de *N. granulata*, las megalopas de *C. angulatus* pueden asentar exitosamente en zonas de cuevas de adultos de la primera especie. Posteriormente, y en la medida que los reclutas crecen, aumenta la presión de depredación por parte de juveniles de *N. granulata* y se produce una migración de los reclutas y juveniles de *C. angulatus*

hacia el intermareal bajo o el submareal. La zona de cuevas de adultos de *N. granulata* cambia de tener un efecto positivo al actuar como facilitador del asentamiento de *C. angulatus* a tener un efecto negativo por el aumento de la mortalidad por depredación (Méndez Casariego *et al.*, 2009).

Al comienzo del verano, cuando las primeras cohortes de megalopas llegan a la laguna, la densidad de reclutas y juveniles en los hábitats de asentamiento es casi nula. Estas megalopas tienen la mayor posibili-

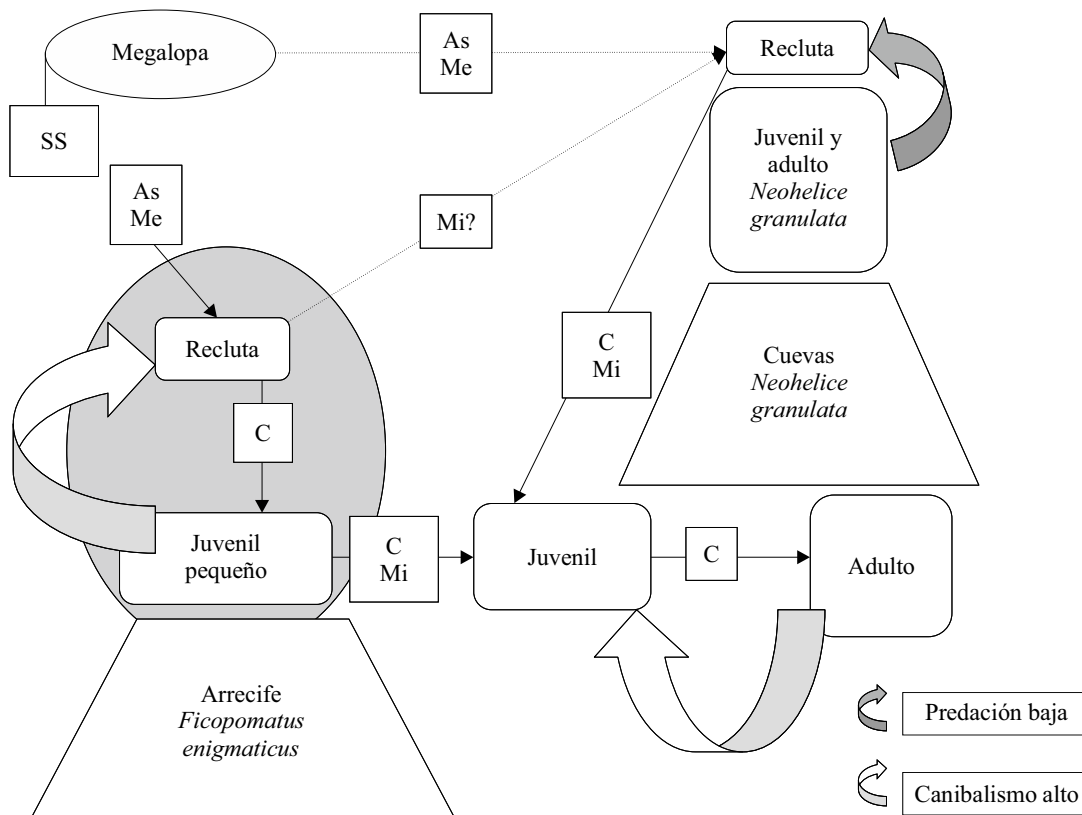


Figura 9. Modelo del reclutamiento de *Cyrtograpsus angulatus* en la Laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires), incluidos los procesos de asentamiento y post-asentamiento: selección de sustrato (SS), asentamiento (As), inducción de la metamorfosis por señales de adulto y sustrato (I), metamorfosis (Me), crecimiento (C) y migración (Mi).

dad de sobrevivir y mudar en un ambiente sin canibales. Los primeros reclutas crecen rápidamente y se convierten en juveniles que depredan sobre las siguientes cohortes de megalopas. En consecuencia, los reclutas posteriores a las primeras cohortes tienen menores posibilidades de sobrevivir (Luppi *et al.*, 2002).

En resumen, los procesos post-asentamiento afectaron intensamente el patrón de reclutamiento de ambas especies las que, consecuentemente, tienen un reclutamiento regulado. Sin embargo, el grado de regulación fue diferente. Los abruptos descensos del número de reclutas de *C. angulatus* que sucedieron luego de un pico de densidad pueden ser atribuidos a una mortalidad causada por el canibalismo de los juveniles e incluso por los propios reclutas, cuando éstos se encuentran en altas densidades. En cambio, los masivos reclutamientos de *N. granulata* fueron seguidos por incrementos similares de los juveniles. La mortalidad debida al canibalismo fue menor en los reclutas de *N. granulata* protegidos por los adultos aunque, por

otro lado, expuestos a una mayor variedad de depredadores. La regulación parece ser más intensa en *C. angulatus* que en *N. granulata* (Luppi *et al.*, 2002).

En adición al papel del canibalismo en la regulación del reclutamiento, su importancia energética para las poblaciones de adultos no debe ser subestimada. La dieta de *N. granulata* en la Laguna de Mar Chiquita es de baja calidad nutricional, ya sea que se alimente de plantas o sedimento (Iribarne *et al.*, 1997; Bas *et al.*, 2013; Lancia *et al.*, 2014), como lo es presumiblemente la de *C. angulatus* en el mismo ambiente, y la depredación y el canibalismo podrían ser un suplemento nutricional de nitrógeno, vitaminas u otros elementos esenciales. En *C. angulatus*, los reclutas llegan a los intersticios de los “bochones” que no son accesibles para los juveniles y menos aun para los adultos. De este modo, el canibalismo podría canalizar los nutrientes a través de las presas. Cuando los juveniles abandonan el bochón pasan, a su vez, de caníbales a presa de los adultos (Gavio e Iribarne, datos no publicados),

haciendo disponibles para ellos parte de los nutrientes producidos en el bochón.

La mortalidad de juveniles por canibalismo puede estar asociada a la disponibilidad de alimento en cada localidad. En sitios con muy bajo contenido de materia orgánica en el sedimento la presencia de restos con-específicos es mayor en los contenidos estomacales (Bas *et al.*, 2013) y es mayor la frecuencia de eventos de canibalismo (Méndez Casariego *et al.*, 2012).

Efectos ambientales sobre el desarrollo juvenil

El efecto de la salinidad sobre el desarrollo de los juveniles de *N. granulata* fue estimado en la población de Lagoa dos Patos, Brasil (Rieger y Nakagawa, 1995). La mortalidad fue del 100% en salinidades menores a 5‰, del 50% a 10‰ y menor del 15% a salinidades mayores.

Los juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y *C. altimanus* de Mar Chiquita crecieron en salinidades entre 3 y 30‰ (Spivak, 1999) pero se observó un efecto diferencial de la baja salinidad sobre el crecimiento (período intermuda y tamaño luego de cada muda) que puede explicar porqué la primera especie habita toda la laguna mientras que la segunda está restringida a la boca. Los individuos de ambas especies fueron más pequeños en la salinidad menor; los más grandes se desarrollaron a 21‰ (*C. angulatus*) o 30‰ (*C. altimanus*). La diferencia de tamaño entre la salinidad “óptima” y la menos adecuada, aumentó con la talla, pero más intensamente en *C. altimanus*. Durante el desarrollo juvenil temprano hubieron pocas diferencias en los periodos intermuda entre salinidades en *C. angulatus* pero grandes diferencias en *C. altimanus*: el período más largo tuvo lugar a 3‰ y el más corto, a 30‰.

AGRADECIMIENTOS

La primera versión de este trabajo fue realizada durante parte de una “licencia especial por año sabático” otorgada por la Universidad Nacional de Mar del Plata en 2007. Los autores agradecen al Dr. Klaus Anger por su contribución al inicio y progreso de una fructífera línea de investigación en morfología y ecofisiología larval de crustáceos decápodos (resultado de una cooperación científica internacional que lleva ya casi 25 años), al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Universidad de Mar del Plata por el continuo apoyo a los proyectos de investi-

gación sobre esos crustáceos, y a los estudiantes de la Licenciatura y Doctorado en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (Universidad Nacional de Mar del Plata), así como a los post-doctorandos, que integraron o integran el grupo de investigación por su entusiasmo, dedicación y alegría.

BIBLIOGRAFÍA

- ANGER, K. 1984. Influence of starvation on moult cycle and morphogenesis of *Hyas araneus* larvae (Decapoda, Majidae). Helgoländer Meeresun., 38: 21-33.
- ANGER, K. 2001. The biology of Decapod Crustacean larvae. En: VONK, R. (Ed.). Crustacean issues 14. A.A. Balkema Publishers, Lisse, 405 pp.
- ANGER, K. & DAWIRS, R.R. 1981. Influence of starvation on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae). Helgol. Meeresunters., 34: 287-311.
- ANGER, K. & HARMS, J. 1990. Elemental (CHN) and proximate composition of decapod crustacean larvae. Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol., 97 (1): 69-80.
- ANGER, K. & ISMAEL, D. 1997. Growth and elemental composition (C, N, H) in larvae and early juveniles of a South American salt marsh crab, *Chasmagnathus granulata* (Decapoda: Grapsidae). Mangroves Salt Marshes, 1: 219-227.
- ANGER, K., SPIVAK, E., BAS, C., ISMAEL, D. & LUPPI, T. 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. Helgol. Meeresunters., 48: 445-466.
- ANGER, K., SPIVAK, E., LUPPI, T., BAS, C. & ISMAEL, D. 2008. Larval salinity tolerance of the South American salt-marsh crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*: physiological constraints to estuarine retention, export and reimmigration. Helgoland Mar. Res., 62: 93-102.
- ARMENDÁRIZ, L.C. & CÉSAR, I.I. 2006. Estimating secondary production of *Uca uruguayensis* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) from Samborombón Bay, Argentina. Cienc. Mar., 32 (3): 551-558.
- BARUTOT, R.A., D'INCAO, F. & FONSECA, D.B. 2009. Reproductive biology of *Neohelice granulata* (Decapoda: Varunidae) in two salt marshes of the estuarine region of the Lagoa dos Patos Lagoon southern Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 89 (4): 769-774.

- BARUTOT, R., D'INCAO, F. & FONSECA, D. 2011. Natural diet of *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Crustacea, Varunidae) in two salt marshes of the estuarine region of the Lagoa dos Patos Lagoon. *Braz. Arch. Biol. Tech.*, 54: 91-98.
- BAS, C.C. 2001. Efecto de la salinidad y la temperatura sobre el ciclo de vida de cangrejos estuarinos (Decapoda, Grapsidae). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 141 pp.
- BAS, C.C. & SPIVAK, E.D. 2000. Effect of salinity on embryos of two Southwestern Atlantic estuarine grapsid crab species cultured in vitro. *J. Crust. Biol.*, 20: 647-656.
- BAS, C.C. & SPIVAK, E.D. 2003. Effects of embryonic salinity exposure on larval development in two populations of the estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura). *Invertebr. Reprod. Dev.*, 43 (2): 117-123.
- BAS, C., LUPPI, T. & SPIVAK, E. 2005. Population structure of the South American estuarine crab, *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae) near the southern limit of its geographical distribution: comparison with northern populations. *Hydrobiologia*, 537: 217-228.
- BAS, C., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 2007. Seasonal and interpopulational variability in fecundity, egg size, and elemental composition (CHN) of eggs and larvae of a grapsoid crab, *Chasmagnathus granulatus*. *Helgoland Mar. Res.*, 61:225-237.
- BAS, C., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 2008. Variation in early developmental stages in two populations of an intertidal crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*. *Helgoland Mar. Res.*, 62: 393-401.
- BAS, C., LUPPI, T., SPIVAK, E. & SCHEJTER, L. 2009. Larval dispersion of the estuarine crab *Neohelice granulata* in coastal marine waters of the Southwest Atlantic. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 83: 569-576.
- BAS, C., LANCIA, J., LUPPI, T., MÉNDEZ CASARIEGO, A., KITTLEIN, M. & SPIVAK, E. 2013. Feeding of the intertidal crab *Neohelice (= Chasmagnathus) granulata*: The influence of light, habitat, season and tidal regime. *Mar. Ecol.*, 35: 319-331.
- BOGAZZI, E., IRIBARNE, O., GUERRERO, R. & SPIVAK, E. 2001. Wind pattern may explain the southern limit of distribution of a Southwestern Atlantic fiddler crab. *J. Shellfish Res.*, 20 (1): 353-360.
- BOSCHI, E.E. 1964. Los crustáceos decápodos brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín Instituto Biología Marina (Mar del Plata)*, N° 6: 1-99.
- BOSCHI, E.E., FISCHBACH, C.E. & IORIO, M.I. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marit.*, 10 (A): 7-94.
- BOSCHI, E.E., SCELZO, M.A. & GOLDSTEIN, B. 1967. Desarrollo larval de dos especies de crustáceos decápodos en el laboratorio: *Pachycheles haigae* Rodrigues da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathus granulata* Dana (Grapsidae). *Boletín Instituto Biología Marina (Mar del Plata)*, N° 12: 1-46.
- BOTTO, J.L. & IRIGOYEN, H.R. 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 Rio Salado, Provincia de Buenos Aires. Seminario Latinoamericano de Ecología Bentónica y Sedimentología de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. UNESCO, Montevideo: 161-169.
- CAPITOLI, R.R. & ORTEGA, E.L. 1993. Contribuição ao conhecimento do espectro trófico de *Cyrtograpsus angulatus* Dana da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Nauplius*, 1: 81-88.
- CERVELLINI, P.M. 2001. Variabilidad en la abundancia y retención de larvas de crustáceos decápodos en el estuario de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Invest. Mar.*, 29: 25-33.
- CÉSAR, I.I., ARMENDÁRIZ, L.C. & BECERRA, R.V. 2005. Bioecology of the fiddler crab *Uca uruguayensis* and the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) in the Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Hydrobiologia*, 545: 237-248.
- CHARMANTIER, G., GIMÉNEZ, L., CHARMANTIER-DAURES, M. & ANGER, K. 2002. Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity, and larval export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 229: 185-194.
- COSTA, T.M., SILVA, S.M.J. & NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. 2006. Reproductive pattern comparison of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 and *U. uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Braz. Arch. Biol. Tech.*, 49 (1): 117-123.
- CRACCO, E.B. & FONTOURA, N.F. 1996. Dinâmica populacional de *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 no estuário do rio Tramandaí, Imbé, Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Grap-

- sidae). Rev. Bras. Biol., 56 (3): 513-528.
- D'INCAO, F., DA SILVA, K.G., RUFFINO, M.L. & BRAGA, A.C. 1990. Hábito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na barra do Rio Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). Atlantica, 12: 85-93.
- D'INCAO, F., RUFFINO, M.L., SILVA, K.G. & BRAGA, A.C. 1992. Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 161: 179-188.
- D'INCAO, F., RUFFINO, M.L., SILVA, K.G., BRAGA, A.C. & MARQUES, L.H.C. 1993. Crescimento de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851, em um marisma do estuário da Lagoa dos Patos, RS (Decapoda: Grapsidae). Rev. Bras. Biol., 53 (4): 637-643.
- DALEO, P., RIBEIRO, P. & IRIBARNE, O. 2003. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 291 (2): 255-267.
- DALEO, P., LUPPI, T., MÉNDEZ CASARIEGO, A., ESCAPA, M., RIBEIRO, P., SILVA, P. & IRIBARNE, O. 2009. The effect of size and cheliped autotomy on sexual competition between males of the mud crab *Cyrtograpsus angulatus* Dana. Mar. Biol., 156 (3): 269-275.
- DE LA IGLESIA, H.O., RODRIGUEZ, E.M. & DEZI, R.E. 1994. Burrow plugging in the crab *Uca uruguayensis* and its synchronization with photoperiod and tides. Physiol. Behav., 55 (5): 913-919.
- GEBAUER, P., PASCHKE, K. & ANGER, K. 1999. Costs of delayed metamorphosis: reduced growth and survival in early juveniles of an estuarine grapsid crab, *Chasmagnathus granulata*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 238: 271-281.
- GEBAUER, P., PASCHKE, K. & ANGER, K. 2003. Delayed metamorphosis in decapod crustaceans: evidence and consequences. Rev. Chil. Hist. Nat., 76: 169-175.
- GEBAUER, P., PASCHKE, K. & ANGER, K. 2004. Stimulation of metamorphosis in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851): temporal window of cue receptivity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 311 (1): 25-36.
- GEBAUER, P., WALTER, I. & ANGER, K. 1998. Effect of substratum and conspecific adults on the metamorphosis of *Chasmagnathus granulata* (Dana) (Decapoda, Grapsidae) megalopae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 223: 185-198.
- GIMÉNEZ, L. 2000. El efecto de la salinidad y la biomasa inicial en el desarrollo larval del cangrejo estuarino *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). PhD Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 145 pp.
- GIMÉNEZ, L. 2002. Effects of prehatching salinity and initial larval biomass on survival and duration of development in the zoea 1 of the estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, under nutritional stress. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 270: 93-110.
- GIMÉNEZ, L. 2003. Potential effects of physiological plastic responses to salinity on population networks of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*. Helgoland Mar. Res., 56: 265-273.
- GIMÉNEZ, L. 2004. Marine community ecology: importance of trait mediated effects propagating through complex life cycles. Mar. Ecol. Prog. Ser., 283: 303-310.
- GIMÉNEZ, L. 2006. Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapod crustaceans. Integr. Comp. Biol., 46: 615-622.
- GIMÉNEZ, L. & ANGER, K. 2001. Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 260: 241-257.
- GIMÉNEZ, L. & ANGER, K. 2003. Larval performance in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, is a consequence of both larval and embryonic experience. Mar. Ecol. Prog. Ser., 249: 251-264.
- GIMÉNEZ, L. & TORRES, G. 2002. Larval growth in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*: the importance of salinity experienced during embryonic development, and the initial larval biomass. Mar. Biol., 141: 877-885.
- GIMÉNEZ, L., ANGER, K. & TORRES, G. 2004. Linking life history traits in successive phases of a complex life cycle: effects of larval biomass on early juvenile development in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*. Oikos, 104: 570-580.
- GONZÁLEZ LÓPEZ, L.A. 1980. Primera comunicación a un estudio morfológico y bioecológico de *Uca uruguayensis* Nobili 1901. Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Ciencias Biológicas, 1 (11): 153-199.
- GREGATI, R.A. & NEGREIROS-FRANZOZO, M.L. 2009. Population biology of the burrowing crab *Neohelice granulata*, (Crustacea: Decapoda: Varunidae) from a tropical mangrove in Brazil. Zoologia, 26

- (1): 32-37.
- GUTIERREZ, J.L. & IRIBARNE, O. 1998. The occurrence of juveniles of the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* in siphon holes of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *J. Shellfish Res.*, 17: 925-929.
- GUTIERREZ, J.L. & IRIBARNE, O. 1999. Role of holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 185: 213-228.
- GUTIERREZ, J.L., JONES, C.G., STRAYER, D.L. & IRIBARNE, O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101: 79-90.
- HIATT, R. 1948. The biology of the lined shore crab *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pac. Sci.*, 135-212.
- IKEDA, H., HIRANO, Y., ZIEGLER, T. A. & SAIGUSA, M. 2006. Induction of hatching by chemical signals secreted by the ovigerous female of an estuarine crab *Sesarma haematocheir*. *J. Exp. Zool.*, 305 A, (6): 459-471.
- IRIBARNE, O., BORTOLUS, A. & BOTTO, F. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 155: 137-145.
- IRIBARNE, O., BOTTO, F., MARTINETTO, P. & GUTIERREZ, J.L. 2000. The role of burrows of the SW Atlantic intertidal crab *Chasmagnathus granulata* in trapping debris. *Mar. Pollut. Bull.*, 40 (11): 1057-1062.
- ISACCH, J.P., COSTA, C.S.B., RODRÍGUEZ-GALLEGO, L., CONDE, D., ESCAPA, M., GAGLIARDINI, D.A. & IRIBARNE, O.O. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *J. Biogeogr.*, 33: 888-900.
- ISMAEL, D., ANGER, K. & MOREIRA, G. 1997. Influence of temperature on larval survival, development and respiration in *Chasmagnathus granulata* (Crustacea Decapoda). *Helgol. Meeresunters.*, 51: 463-475.
- ITUARTE, R.B., SPIVAK, E.D. & LUPPI, T.A. 2004. Female reproductive cycle of the Southwestern Atlantic estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae). *Sci. Mar.*, 68: 127-137.
- ITUARTE, R.B., BAS, C.C., SPIVAK, E.D. & LUPPI, T.A. 2006. Interpopulational differences in the female reproductive cycle of the southwestern Atlantic estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae). *Sci. Mar.*, 70 (4): 709-718.
- ITUARTE, R., D'ANATRO, A., LUPPI, T., RIBEIRO, P., SPIVAK, E., IRIBARNE, O. & LESSA, E. 2012. Population structure of the SW Atlantic estuarine crab *Neohelice granulata* throughout its range: a genetic and morphometric study. *Estuaries Coast*, 35: 1245-1260.
- KURATA, H. 1962. Studies on the age and growth of crustacea. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 24, 1-115.
- LANCIA, J.P., BAS, C. & SPIVAK, E. 2014. Food manipulation and selection in the omnivorous grapsoid crab *Neohelice granulata* (Decapoda: Varunidae). *Sci. Mar.*, 78 (4): 529-536.
- LÓPEZ GRECO, L.S. & RODRÍGUEZ, E.M. 1998. Somatic growth in juveniles of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*. *Invest. Mar.*, 26: 127-135
- LÓPEZ GRECO, L.S. & RODRÍGUEZ, E.M. 1999 a. Annual reproduction and growth of adult crabs *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae). *Cah. Biol. Mar.*, 40 (2): 155-164.
- LÓPEZ GRECO, L.S. & RODRÍGUEZ, E.M. 1999 b. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Grapsidae, Sesarminae): a critical overall view about the usual criteria for its determination. En: SCHRAM, F.R. & VON VAUPEL KLEIN, J.C. (Eds.). *Crustaceans and the Biodiversity Crisis*. Brill, Leiden, 675-689.
- LÓPEZ GRECO, L.S. & RODRÍGUEZ, E.M. 2004. Reproductive performance in *Cyrtograpsus angulatus* and *Cyrtograpsus altimanus* (Brachyura, Varunidae) from Jabalí Island, Argentina. *J. Crust. Biol.*, 24 (1): 213-216.
- LUPPI, T.A. 1999. La coexistencia de dos especies de cangrejo en el ecosistema del cangrejal: estudio comparativo del asentamiento y el reclutamiento. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 101 pp.
- LUPPI, T. 2012. Recruit mortality by predation in brachyuran crabs: effects of prey size and handling methods of predators. En: *The Crustacean Society Summer meeting-10th Colloquium Crustacea Decapoda mediterranea*, Atenas, Grecia, Resúmenes: 132.
- LUPPI, T. & BAS, C. 2002. Role of reefs of the invasive polychaete *Ficopomatus enigmaticus* Fauvel 1923 (Polychaeta: Serpulidae) in the recruitment of *Cyr-*

- tograpsus angulatus* Dana 1851 (Brachyura: Grapsidae), in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Cienc. Mar.*, 28 (4): 319-330.
- LUPPI, T.A., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 2001 a. Experimental studies on predation and cannibalism of the settlers of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 265 (1): 29-48.
- LUPPI, T.A., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 2001 b. Postsettlement growth of two estuarine crab species, *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 and *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae): laboratory and field observations. *Helgoland Mar. Res.*, 55: 293-305.
- LUPPI, T.A., BAS, C.C., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 1997. Fecundity of two grapsid crab species in the Laguna Mar Chiquita, Argentina. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 45:149-166.
- LUPPI, T.A., SPIVAK, E.D., ANGER, K. & VALERO, J.L. 2002. Patterns and processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 55: 287-297.
- LUPPI, T.A., SPIVAK, E.D., BAS, C.C. & ANGER, K. 2004. Molt and growth of an estuarine crab, *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae), in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *J. Appl. Ichthyol.*, 20: 333-344.
- LUPPI, T., BAS, C., MÉNDEZ CASARIEGO, A., ALBANO, M., LANCIA, J., KITTLEIN, M., ROSENTHAL, A., FARIAS, N., SPIVAK, E. & IRIBARNE, O. 2013. The influence of habitat, season and tidal regime in the activity of the intertidal crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. *Helgoland Mar. Res.*, 67: 1-15. doi:10.1007/s10152-012-0300-9
- MAÑÉ-GARZÓN, F., DEI-CAS, E., HOLCMAN-SPECTOR, B. & LEYMONIE, J. 1974. Estudios sobre la biología del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. I. Osmoregulación frente a cambios de salinidad. *Physis (A)*, 33 (86): 163-171.
- MÉNDEZ CASARIEGO, A., SCHWINDT, E. & IRIBARNE, O. 2004. Evidence of habitat structure-generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Mar. Biol.*, 145 (2): 259-264.
- MÉNDEZ CASARIEGO, A., ALBERTI, J., LUPPI, T. & IRIBARNE, O. 2009. Stage-dependent interactions between intertidal crabs: from facilitation to predation. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 89: 781-788.
- MÉNDEZ CASARIEGO, A., MONTEMAYOR BORSINGER, D., VALIÑAS, M. & LUPPI, T. 2012. Cannibalism: food or neighbours? En: The Crustacean Society summer meeting-10th Colloquium Crustacea Decapoda mediterranea, Atenas, Grecia, Resúmenes: 134.
- MOKSNES, P.O. 2004. Self regulating mechanisms in cannibalistic populations of juvenile shore crab *Carcinus maenas*. *Ecology*, 85 (5): 1343-1354.
- OSTRENSKY, A., PESTANA, D. & STERNHEIM, U.S. 1997. Effects of different diets on the larval development and ammonia excretion rates of the crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851, under laboratory conditions. *Ciência e Cultura, Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, 49 (3): 205-210.
- PESTANA, D. & OSTRENSKY, A. 1995. Occurrence of an alternative pathway in the larval development of the crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 under laboratory conditions. *Hydrobiologia*, 306: 33-40.
- RIBEIRO, P.D., DALEO, P. & IRIBARNE, O.O. 2010. Density affects mating mode and large male mating advantage in a fiddler crab. *Oecologia*, 164 (4): 931-941.
- RIBEIRO, P.D., IRIBARNE, O.O. & DALEO, P. 2005. The relative importance of substratum characteristics and recruitment in determining the spatial distribution of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 314 (1): 99-111.
- RIBEIRO, P.D., LUCHETTI, C.G. & IRIBARNE, O.O. 2003 b. Sex-specific response to disturbance in a fiddler crab. *J. Shellfish Res.*, 22 (1): 251-254.
- RIBEIRO, P.D., IRIBARNE, O.O., JAUREGUY, L., NAVARRO, D. & BOGAZZI, E. 2003 a. Variable sex-specific mortality due to shorebird predation on a fiddler crab. *Can. J. Zool.*, 81: 1209-1221.
- RIEGER, P.J. & NAKAGAWA, C. 1995. Desenvolvimento juvenil de *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae), em laboratório. *Nauplius*, 3: 59-74.
- RUFFINO, M.L., TELLES, M.D. & D'INCAO, F. 1994. Reproductive aspects of *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) in the Patos Lagoon Estuary, Brazil. *Nauplius*, 2: 43-52.
- SÁNCHEZ VOUCHARD, G. 2009. Sincronización de la eclosión larval de *Neohelice granulata* en la Laguna costera Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad nacional de Mar del Plata, 39 pp.

- SÁNCHEZ VUICHARD, G., FARIÁS, N. & LUPPI, T. 2014. Hatching and larval export of the intertidal crab *Neohelice granulata* in temperate Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Iheringia*, 103: 124-133.
- SILVA, P., LUPPI, T.A. & SPIVAK, E.D. 2003. Limb autotomy, epibiosis on embryos, and brooding care in the crab *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura, Varunidae). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 83: 1015-1022.
- SILVA, P., LUPPI, T.A. & SPIVAK, E.D. 2007. Epibiosis on embryos and brooding care in the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae): comparison between mudflats and saltmarshes. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 87: 893-901.
- SILVA, P., LUPPI, T.A., SPIVAK, E.D. & ANGER, K. 2009. Reproductive traits of an estuarine crab, *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata* (Brachyura: Grapsoidae: Varunidae), in two contrasting habitats. *Sci. Mar.*, 73 (1): 117-127.
- SPIVAK, E.D. 1987. Estudio sobre la muda y el crecimiento de *Cyrtograpsus angulatus*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 147 pp.
- SPIVAK, E.D. 1988. Molt and growth in *Cyrtograpsus angulatus* Dana (Crustacea, Brachyura). *J. Nat. Hist.*, 22: 617-629.
- SPIVAK, E.D. 1990. Limb regeneration in a common South-American littoral crab, *Cyrtograpsus angulatus*. *J. Nat. Hist.*, 24: 393-402.
- SPIVAK, E.D. 1999. Effects of reduced salinity on juvenile growth of two co-occurring congeneric grapsid crabs. *Mar. Biol.*, 134: 249-257.
- SPIVAK, E.D. 2010. The crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*: an emergent animal model from emergent countries. *Helgoland Mar. Res.*, 64: 149-154.
- SPIVAK, E.D. 2016 a. El cangrejo *Neohelice granulata* y los cangrejales (Decapoda: Brachyura). En: BOSCHI, E.E. (Ed.). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo 6. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 127-134.
- SPIVAK, E.D. 2016 b. Los cangrejos Brachyura: morfología y anatomía funcional. En: BOSCHI, E.E. (Ed.). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo 6. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 135-160.
- SPIVAK, E.D. & LUPPI, T.A. 2006. Southern range extension of two western Atlantic intertidal mud crabs: *Panopeus meridionalis* Williams, 1984 and *Eurypanopeus depressus* Smith, 1869 (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) in Argentinian waters. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 118 (3): 551-557.
- SPIVAK, E.D. & POLITIS, M.A. 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.D., GAVIO, M.A. & NAVARRO, C. 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.
- SPIVAK, E., SILVA, P. & LUPPI, T. 2012. Habitat related variation in reproductive traits among intertidal crabs. *J. Crust. Biol.*, 32: 57-66.
- SPIVAK, E., ANGER, K., LUPPI, T., BAS, C. & ISMAEL, D. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crabs in Mar Chiquita Lagoon (Buenos Aires Province, Argentina). *Helgol. Meeresunters.* 48: 59-78.
- SPIVAK, E.D., BAS, C.C., ANGER, K., LUPPI, T.A. & ISMAEL, D. 1996. Size structure, sex ratio, and breeding season in two intertidal grapsid crab species from Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Neritica*, 10: 7-26.
- STELLA, V.S., LÓPEZ, L.S. & RODRIGUEZ, E. 1996. Fecundity and brood biomass investment in the estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). *Crustaceana*, 69 (3): 306-312.
- TAYLOR, H.H. & SENEVIRATNA, D. 2005. Ontogeny of salinity tolerance and hyper-osmoregulation by embryos of the intertidal crabs *Hemigrapsus edwardsii* and *Hemigrapsus crenulatus* (Decapoda, Grapsidae): Survival of acute hyposaline exposure. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 140: 495-505.
- TORRES, G., GIMÉNEZ, L. & ANGER, K. 2002. Effects of reduced salinity on the biochemical composition (lipid, protein) of zoea 1 decapod crustacean larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 277: 43-60.
- TORRES, G., GIMÉNEZ, L. & ANGER, K. 2008. Cumulative effects of low salinity on larval growth and biochemical composition in an estuarine crab, *Neohelice granulata*. *Aquat. Biol.*, 2: 37-45.
- VALERO, J., LUPPI, T.A. & IRIBARNE, O. 1999. Size as indicator of swimming speed of crab megalopae. *J. Shellfish Res.*, 18: 663-666.

EL MAR ARGENTINO Y SUS RECURSOS PESQUEROS
Tomo 6. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes
en los ecosistemas marinos

CONTENIDO

	Pág.
E. E. Boschi. La clasificación de los crustáceos.....	11
F. C. Ramírez. Eufáusidos	15
M. D. Viñas, G. Álvarez Colombo y L. Padovani. Anfípodos hiperideos.....	29
M. D. Viñas y M. Hoffmayer. Misidáceos.....	41
M. A. Gavio y E. E. Boschi. Historia de vida del camarón de Mar del Plata <i>Artemesia longinaris</i> (Decapoda, Penaeoidea, Penaeidae).....	51
M. H. Soutric, A. E. Ruiz y M. E. Góngora. Biología y pesquería del camarón en aguas de Bahía Engaño, Chubut, Argentina	59
M. A. Scelzo. Biología reproductiva del langostino y del camarón de las aguas marinas argentinas.....	71
A. D. Petovello. La fauna acompañante del langostino patagónico (<i>Pleoticus muelleri</i>) en el Golfo San Jorge y adyacencias: análisis de alternativas de manejo.....	89
P. Moriondo Danovaro, M. Fernández, C. Fischbach, J. de la Garza y D. Bertuche. Síntesis de los aspectos biológico-pesqueros del langostino (<i>Pleoticus muelleri</i> , Decapoda, Solenoceridae).....	95
E. D. Spivak. Los cangrejos marinos y estuarinos de la Argentina (Decapoda: Brachyura).....	111
E. D. Spivak. El cangrejo <i>Neohelice granulata</i> y los cangrejales (Decapoda: Brachyura)	127
E. D. Spivak. Los cangrejos Brachyura: morfología y anatomía funcional.....	135
E. D. Spivak, T. A. Luppi y C. C. Bas. Los cangrejos (Decapoda: Brachyura): ecofisiología y ontogenia de los cangrejos de marismas y estuarios	161
G. A. Lovrich y J. H. Vinuesa. Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae)	183
M. J. Diez, F. Tapella, M. C. Romero, A. Madirolas y G. A. Lovrich. La langostilla <i>Munida gregaria</i> en el Mar Argentino: biología e interés económico	213
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. La pesquería de centolla (<i>Lithodes santolla</i>) en la Argentina.....	229
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. La pesquería del centollón (<i>Paralomis granulosa</i>)	251
J. Wyngaard, C. Firpo y M. I. Iorio. Otras especies de crustáceos con potencialidad pesquera	259

THE ARGENTINE SEA AND ITS FISHERIES RESOURCES
Vol. 6. Crustaceans of fishing interest and other relevant species in
marine ecosystems

CONTENTS

	Page
E. E. Boschi. Classification of crustaceans.....	11
F. C. Ramírez. Euphausiids	15
M. D. Viñas, G. Álvarez Colombo y L. Padovani. Hyperiid amphipods	29
M. D. Viñas y M. Hoffmayer. Mysids.....	41
M. A. Gavio y E. E. Boschi. Life history of Argentine stiletto shrimp of Mar del Plata <i>Artemesia longinaris</i> (Decapoda, Penaeoidea, Penaeidae)	51

M. H. Soutric, A. E. Ruiz y M. E. Góngora. Argentine stiletto shrimp biology and fishery in waters of Bahía Engaño, Chubut, Argentina	59
M. A. Scelzo. Reproductive biology of the Argentine red shrimp and Argentine stiletto shrimp of Argentine marine waters	71
A. D. Petovello. Bycatch of Patagonian red shrimp (<i>Pleoticus muelleri</i>) in the San Jorge Gulf and adjacencies: analysis of management alternatives.....	89
P. Moriondo Danovaro, M. Fernández, C. Fischbach, J. de la Garza y D. Bertuche. Synthesis of the biological-fishery aspects of Argentine red shrimp (<i>Pleoticus muelleri</i> , Decapoda, Solenoceridae).....	95
E. D. Spivak. Argentine marine and estuarine crabs (Decapoda: Brachyura).....	111
E. D. Spivak. The crab <i>Neohelice granulata</i> and swamplands (Decapoda: Brachyura).....	127
E. D. Spivak. Brachyura crabs: morphology and functional anatomy	135
E. D. Spivak, T. A. Luppi y C. C. Bas. Crabs (Decapoda: Brachyura): ecophysiology and ontogeny of estuary and salt marsh crabs.....	161
G. A. Lovrich y J. H. Vinuesa. Biology of southern king crabs (Anomura: Lithodidae).....	183
M. J. Diez, F. Tapella, M. C. Romero, A. Madirolas y G. A. Lovrich. Squat lobster <i>Munida gregaria</i> in the Argentine Sea: biology and economic interest	213
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. Southern king crab (<i>Lithodes santolla</i>) fishery in Argentina.....	229
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. False southern king crab (<i>Paralomis granulosa</i>) fishery	251
J. Wyngaard, C. Firpo y M. I. Iorio. Other crustacean species with fishery potential	259