

**Biología poblacional del Cangrejo estuarino *Neohelice granulata*  
(Dana, 1851) (Crustacea: Brachyura: Varunidae) en los Humedales del  
Santa Lucía, Montevideo.**



**M<sup>a</sup> Noel Merentiel Ferreyra**

**Directora: Dra. Ana Verdi**

**Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología**

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas**

**(PEDECIBA)**

**Facultad de Ciencias**

**Universidad de la República**

**Montevideo**

**2014**

Dedicado a mis padres Ana y Enrique

## Tabla de contenidos

Agradecimientos.....	4
Lista de tablas.....	5
Lista de figuras.....	6
Resumen.....	8
Abstract.....	9
1. Introducción.....	10
1.1. Superfamilia Grapsoidea.....	10
1.2. <i>Neohelice granulata</i> Dana, 1851.....	11
1.3. Importancia de la especie.....	13
1.4. El problema a abordar.....	14
1.5. Hipótesis.....	15
1.6. Objetivo general.....	16
1.7. Objetivos específicos.....	16
2. Materiales y Métodos.....	17
2.1. Área de estudio.....	17
2.2. Metodología de campo y de laboratorio.....	19
2.3. Análisis estadísticos.....	22
3. Resultados.....	25
3.1. Estructura poblacional.....	25
3.2. Densidad.....	28
3.3. Proporción sexual.....	29
3.4. Madurez sexual morfológica.....	32
3.5. Crecimiento relativo.....	33
3.6. Fecundidad y período reproductivo.....	36
3.7. Parámetros Físico-químicos.....	37
4. Discusión.....	40
5. Conclusiones.....	51
6. Perspectivas a futuro.....	54
7. Bibliografía.....	56

## **Agradecimientos**

Al PEDECIBA por facilitar la realización del presente trabajo gracias a su apoyo económico para materiales, cursos y pasantías.

A la Intendencia de Montevideo, al Depto. de Desarrollo Ambiental y su entonces director Néstor Campal y a la Unidad de Áreas Protegidas, muy especialmente al director del Parque Natural Humedales del Santa Lucía Ing. Agr. Víctor Denis que desde el inicio confió en el proyecto y puso a disposición las instalaciones y al personal. En especial destacar al guardaparque Jorge Velázquez por participar con mucho entusiasmo de cada uno de los muestreos y por sus valiosos aportes a la tarea de campo.

Muy especialmente a Ana Verdi porque además de ser la directora de esta tesis con su calor humano muchas veces fue mucho más que eso. Me enseñó, me retó, me aplaudió y me apoyó en cuanta crisis existencial atravesé. Me mostró que las ciencias tienen muchas miradas y que se puede con todas en tanto uno se lo proponga y que para ello el trabajo en equipo es fundamental.

Al laboratorio de Entomología por recibirme y darme un cálido espacio en su quehacer cotidiano permitiendo que creciera como profesional desde lo formal y como persona desde lo informal dando siempre aliento y colaboración en lo que necesitare.

Muy agradecida a los profesores María Lucía Negreiros-Franzoso y Adilson Franzoso por recibirme en su hogar en Botucatu-Brasil, facilitarme la estadía durante mi pasantía en su laboratorio y brindarme consejo y aliento para que este trabajo fuera de primer nivel. Asimismo, agradecerle a todo el equipo del NEBEC por compartir sus saberes, amistad y los lindos encuentros extra-horarios.

Al tribunal, Enrique Morelli, Miguel Simó y Walter Norbis, por sus cordiales y pacientes aportes que enriquecieron y mejoraron el trabajo.

A mi compañera Analisa por su apoyo, su alegría y consejos dentro y fuera de facultad.

A mis amigas Silvana, Gabriella y especialmente Bibiana que estudió junto conmigo a los cangrejos cuando ya no podía sola.

A mis queridos compañeros de vida que me han acompañado en las buenas y en las malas, estando juntos o separados y siempre con el “Vamo arriba”!! y “dale Mary” que podés.

Quisiera agradecerle a mis padres, hermano, cuñada y a mis hermosas sobrinas y sobrino por entender las faltas de tiempo para ellos y también el apoyo y ánimo para seguir adelante y concluir esta tesis.

## Lista de tablas

Tabla I. Estadística descriptiva de las medidas morfométricas separadas por sexo y los resultados del Test de Mann-Whitney.....	25
Tabla II. Correlaciones de la densidad (D) con las variables fisicoquímicas del agua. ....	29
Tabla III. Análisis de regresión: relaciones entre las diferentes partes corporales de machos y hembras de <i>N. granulata</i> . ....	33
Tabla IV. Variables físico-químicas del agua tomadas in situ en los diferentes meses de muestreo. ....	37
Tabla V. Autovectores de los componentes 1 y 2 para las variables y meses consideradas en este estudio. ....	38
Tabla VI. Tamaño máximo alcanzado por <i>N. granulata</i> según sexo para poblaciones de diferentes latitudes.....	41
Tabla VII. Estudios sobre densidad de <i>N. granulata</i> para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud.....	43
Tabla VIII. Tamaño de madurez sexual de <i>N. granulata</i> para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. ....	45
Tabla IX. Período reproductivo de <i>N. granulata</i> para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. ....	47
Tabla X. Fecundidad de <i>N. granulata</i> para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. ....	48

## Lista de figuras

Figura 1. <i>Neohelice granulata</i> macho, vista dorsal.....	12
Figura 2. <i>Neohelice granulata</i> macho, vista frontal.....	12
Figura 3. Grupo de cangrejos sobre margen del A° San Gregorio. ....	13
Figura 4. Bioturbación generada por la remoción de sedimento al abrir las cuevas. ....	14
Figura 5. Mapa que señala la ubicación de Uruguay (gris) en el continente sudamericano y de Montevideo (gris) al sur del país. El recuadro superior derecho muestra la localización noroeste del Río Santa Lucía en la ciudad capital.....	18
Figura 6. Imagen satelital del sitio de muestreo en los humedales del Río Santa Lucía del departamento de Montevideo. ....	19
Figura 7. Sitio de estudio y unidad de muestreo. Se observa la planicie de inundación, en marea baja, con parches de <i>Juncus acutus</i> y <i>Spartina densiflora</i> entre los cuales se disponen las cuevas de <i>N. granulata</i> .. ....	20
Figura 8. Vista ventral a) abdomen de la hembra y b) abdomen del macho.....	20
Figura 9. Esquema de las medidas morfométricas para <i>N. granulata</i> .....	21
Figura 10. Procedimiento para el análisis de fecundidad: a) Huevos en estadio inicial; b) masa de huevos en NaClO; c) submuestras de 2 ml bajo lupa para conteo. ....	22
Figura 11. Distribución general de los individuos en clases de tamaño según el ancho del cefalotórax (mm). ....	26
Figura 12. Distribución mensual de los individuos en clases de tamaño según ancho del cefalotórax (mm). ....	27

Figura 13. Promedio del número de cuevas por metro cuadrado y su desvío estándar durante los meses de muestreo. ....	28
Figura 14. Proporción sexual en las clases de tamaño (A) y en los meses de muestreo (B). Las barras con * presentan diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). ....	30
Figura 15. Gráficos de dispersión de los datos morfométricos para a) machos y b) hembras.. ....	31
Figura 16. Gráfico donde se observa el cambio en la pendiente de la regresión lineal LQ vs. AC para los machos a los 21,1mm. ....	32
Figura 17. Gráficos del análisis de covarianza (ANCOVA) de la relación LQ vs. AC en a) juveniles y b) adultos. ....	35
Figura 18. Relación entre el número de huevos con: a) el ancho del cefalotórax (AC); b) el ancho del abdomen (AA). ....	36
Figura 19. Análisis de Componentes Principales de las variables físico-químicas del agua y la estructura poblacional en los diferentes meses de muestreo. ....	39

## Resumen

*Neohelice granulata* (Dana, 1851) es una especie bioingeniera de relevancia ecosistémica para los humedales del Atlántico Sudoccidental y es un importante componente de la red trófica de mamíferos, peces y aves. Debido a la fuerte interferencia que posee sobre el ecosistema, este cangrejo es considerado una especie clave en los ambientes en los que vive donde acostumbra ser dominante y alcanzar altas densidades. Los resultados mostraron que los machos presentaron tallas mayores que las hembras con tamaños promedio de  $23,4 \pm 5,3\text{mm}$  y  $21,1 \pm 4,23\text{mm}$  respectivamente. La densidad promedio anual fue de  $40,1 \pm 17,5$  ind/m<sup>2</sup> con un máximo de 95 individuos en el mes de mayo y no se relacionó con los parámetros ambientales. La población de HSL mantuvo el equilibrio 1:1 entre sexos a lo largo del año con un período de reclutamiento en setiembre y octubre cuando comienza a elevarse la temperatura pero la salinidad aún es baja. Se evidenció dimorfismo sexual donde los machos presentaron quelípedos de mayor tamaño y en consecuencia alcanzaron mayores pesos. Los machos alcanzaron la madurez sexual morfométrica a los 21,1mm en tanto las hembras lo hicieron a los 15,7mm. La fecundidad fue de  $26.051,1 \pm 11.622,2$  huevos por hembra y se demostró una relación positiva entre la fecundidad y el tamaño de las hembras. El período reproductivo es estacional y ocurre desde octubre a marzo con un pico en enero coincidiendo con los meses de mayor temperatura y salinidad del agua. Los resultados señalan que la población uruguaya presenta mayor parecido con las poblaciones argentinas y se comparten pocas características con las poblaciones brasileras. Este trabajo aportó los primeros datos sobre aspectos poblacionales, morfométricos y biología reproductiva de *N. granulata* para Uruguay y permitió realizar comparaciones con poblaciones de Argentina y Brasil. Asimismo, la información recabada será de gran utilidad para el área de estudio, Humedales del Santa Lucía (HSL), que trabaja en la conservación y manejo de la especie.

## Abstract

*Neohelice granulata* (Dana, 1851) is a bioengineer species of great relevance to wetland ecosystems of the South West Atlantic, and an important component of the food web of mammals, fish and birds. Due to its strong interference in the ecosystem, this crab is considered a keystone species in the environments it inhabits, where it usually is a dominant species and reaches high densities. The results showed that the males had larger sizes than females, with average sizes of  $23.4 \pm 5.3$  mm and  $21.1 \pm 4.23$  mm, respectively. The density, which was not related to environmental parameters, had an average of  $40.1 \pm 17.5$  ind m<sup>-2</sup>, and peak densities of 95 individuals per square meter in May. The sex balance of HSL's population remained 1:1 throughout the year, with a recruitment period in September and October, when the temperature had started to rise but salinity was still low. Sexual dimorphism was evidenced where males showed larger chelipeds and therefore reached heavier weights. Males reached morphometric sexual maturity being 21,1 mm long, while females did so being 15.7 mm long. The fecundity was  $26,051.1 \pm 11,622.2$  eggs per female and a positive relationship between fertility and female size was demonstrated. The reproductive period was seasonal and occurred from October to March with a peak in January to coincide with the months of highest temperature and salinity. The results indicate that the Uruguayan *N. granulata* population has a greater resemblance to the Argentine populations, although a few features are shared with the Brazilian populations. This work provided the first data on population aspects, morphometric and reproductive biology of *N. granulata* in Uruguay and enabled comparisons with populations of Argentina and Brazil. Besides, the gathered information will be useful for the study area, Humedales del Santa Lucía (HSL), where there is a conservation and management plan of this species.

## 1. INTRODUCCIÓN

El Río Santa Lucía desemboca en la Región Estuarina Interna del Río de la Plata, allí se genera un sub-estuario caracterizado por la presencia de un importante humedal de carácter salobre, con vegetación de bajo porte denominado Humedales del Santa Lucía (Defeo et. al., 2009). Este ecosistema está constituido por extensas áreas dominadas por el cangrejo grapsoideo *Neohelice granulata* (Dana, 1851) cuya acción bioturbadora origina un paisaje distintivo conocido como "cangrejal" (Boschi, 2009; Spivak, 1997).

### 1.1. Superfamilia Grapsoidea

La superfamilia Grapsoidea MacLeay, 1838 se encuentra constituida por cangrejos intertidiales, distribuidos en las zonas tropicales y templadas de todo el mundo. Contiene especies terrestres, semi-terrestres y de agua dulce, las que se caracterizan por presentar un cefalotórax de forma cuadrangular con bordes rectos o ligeramente arqueados. Se encuentra representada por ocho familias: Gecarcinidae MacLeay, 1838; Glyptograpsidae Shubart, Cuesta & Felder, 2001; Grapsidae MacLeay, 1838; Percnidae Števcíć, 2005; Plagusiidae Dana 1851; Sesarmidae Dana 1851; Varunidae Milne Edwards, 1853; Xenograpsidae Ng, Davie, Schubart & Ng, 2007 (Martin & Davis, 2001, Ahyong et al., 2011). Aunque ha sido considerado tradicionalmente como un grupo morfológicamente relacionado, recientemente, el estatus monofilético de esta superfamilia ha sido cuestionado debido a la incorporación de datos moleculares de genes mitocondriales (Santana & Benetti, 2012; Shubart et al., 2000; 2006). Según Schubart (2006) y Santana & Benetti (2012) a pesar de ser un grupo parafilético algunas familias que lo componen son monofiléticas como es el caso de la familia Varunidae. Esta familia está compuesta por 36 géneros, donde *Neohelice* es uno de los géneros definido

para América y el cual posee sólo una especie *Neohelice granulata* (Dana 1851) (World Register of Marine Species, 2013).

## **1.2. *Neohelice granulata* Dana, 1851.**

*Neohelice granulata* Dana 1851 (Figs. 1 y 2) es un cangrejo endémico de las costas templadas del Atlántico sudoccidental, correspondientes a la Provincia Biogeográfica Argentina (Boschi, 2000). Su distribución geográfica está acotada a las costas del sur de Brasil (Río de Janeiro); Uruguay y noreste de Argentina (Golfo de San Matías) (Melo, 1996; Zolessi & Philippi, 1995).

A lo largo del siglo XX diversos autores han descrito la especie bajo el nombre de *Chasmagnathus granulata* (Boschi et al., 1992; Melo, 1996; Rathbun, 1918; Rufino et al., 1994; Spivak et al., 1994). Sin embargo, Sakai et al. (2006) reclasificaron todas las especies pertenecientes a los géneros *Helice* y *Chasmagnathus* (complejo *Helice/Chasmagnathus*), creando los géneros: *Austrohelice* para las especies de Nueva Zelanda, *Pseudohelice* para las especies del Indo-Pacífico y finalmente, *Neohelice* para América del Sur.

Presenta un cefalotórax transversalmente curvo, de contornos rectos y de aspecto cuadrangular. Superficie rugosa con regiones bien marcadas, con un profundo surco central y anterior, que divide a la región frontal en dos. Borde anterolateral con dos dientes (espinas) no muy pronunciados que no sobresalen o apenas lo hacen del contorno general del caparazón (Boschi, 2009; Buckup & Bond-Buckup, 1999) (Fig. 1). Los quelípedos del macho presentan pequeños tubérculos irregularmente dispuestos, dedos lisos y con el borde interno dentado (Fig. 2) y de mayor tamaño que los de las hembras (Boschi, 2009).



Figura 1. *Neohelice granulata* macho, vista dorsal.



Figura 2. *Neohelice granulata* macho, vista frontal.

Semiterrestre y excavadora principalmente asociada a praderas de *Spartina densiflora* (Brongn, 1829) y ambientes estuariales (Boschi, 2009; Spivak et. al., 1994), se la encuentra en las desembocaduras de ríos y cañadas, dominando en sustratos limosos, pero ocasionalmente se le puede hallar en otros sustratos. Abre cuevas con galerías de profundidad variable de acuerdo con el nivel del mar. Está preferentemente adaptada a la vida fuera del agua y puede permanecer varias horas al sol sobre piedras, troncos o cualquier objeto (Buckup & Bond-Buckup, 1999) (Fig. 3). Omnívora con preferencias detritívoras y también caníbal (Barutot et al., 2009; D'Incao et al. 1990).



Figura 3. Grupo de cangrejos sobre margen del A° San Gregorio.

### **1.3. Importancia de la especie/Una especie clave**

Es una de las especies bioingenieras más importante y de relevancia ecosistémica para los humedales del Atlántico Sudoccidental (Boschi, 2000; Escapa et al., 2008). Remueve grandes cantidades de sedimento llevándolo hacia la superficie dejando expuestos nutrientes y posibilitando su exportación hacia aguas abiertas estuarino/costeras (Fig. 4). Esta actividad aumenta el contenido de humedad, materia orgánica y penetrabilidad del sustrato afectando la estructura de las comunidades bentónicas (Botto & Iribarne, 1999; 2000; Fanjul et. al., 2008; Iribarne 1999). Sus cuevas actúan como trampas pasivas de sedimento, detritos y pesticidas organoclorados ya que las mismas permanecen abiertas durante las crecidas (Escapa et al., 2008; Menone et. al., 2004).



Figura 4. Bioturbación generada por la remoción de sedimento al abrir las cuevas.

Por otra parte, es un importante componente de la red trófica de mamíferos, peces y aves. En particular se destacan especies migratorias de aves consideradas Vulnerables por la UICN, como la gaviota cangrejera (*Larus atlanticus*, Olrog 1958), que utilizan el ecosistema como parada de alimentación y descanso; y para la corvina blanca (*Micropogonias furnieri*, Desmarest 1823) principal recurso pesquero de alta importancia comercial para Uruguay (Defeo et. al., 2009).

Este cangrejo es considerado una especie clave en los ambientes en los que vive principalmente en latitudes elevadas, donde acostumbra ser dominante y alcanzar altas densidades (Iribarne et al., 1997).

#### **1.4. El problema a abordar**

La estructura poblacional de *N. granulata*, su historia de vida, reproducción, alimentación y roles ecosistémicos han sido ampliamente estudiados en poblaciones brasileras y argentinas (Barutot et. al., 2009; Bas et. al., 2005; César & Armendáriz, 2007; César et. al., 2007; D`Incao et al. 1990, 1993; Escapa et. al., 2008; Gregati, 2005; Gregati & Negreiros-Fransozo 2007, 2009; Ituarte et. al., 2006; López-Greco & Rodríguez, 1998 a y b, 1999; Luppi et. al.,

2004; Menone et. al., 2004; Ruffino et al. 1994; Silva et al., 2009; Spivak, 1997; Spivak et. al., 1994, 1996, 2001; Stella et al., 1996).

A pesar de ser uno de los decápodos dominantes de la macrofauna de las zonas litorales de la costa uruguaya, poco se ha estudiado sobre la especie en nuestro país y en especial se desconoce el efecto que pueda tener su captura no controlada para uso como carnada. Trabajos recientes centraron su atención en su distribución (Scarabino, 2006) en tanto que, otros trabajos desarrollaron estudios fisiológicos sobre la osmoregulación (Dei-Cas et. al., 1975; Gnazzo et. al., 1978, Mañé-Garzón et al., 1974).

La ausencia de conocimiento sobre la biología y su importancia como especie clave, han sido motivo para la realización del presente estudio. El mismo aportará los primeros datos sobre aspectos poblacionales, morfométricos y biología reproductiva de *N. granulata* para Uruguay los que serán de utilidad en la conservación y manejo de la especie y permitirá realizar comparaciones con poblaciones de Argentina y Brasil.

### **1.5. Hipótesis**

El Río Santa Lucía desemboca en la Ecoregión Estuarina Interna del Río de la Plata formando un sub-estuario donde se sitúan los Humedales del Santa Lucía. La ecoregión está determinada por bajas salinidades (<12) y altas cantidades de partículas en suspensión que crean un ambiente muy particular en donde se destacan especies eurihalinas. En esta región se produce el choque entre las aguas dulces provenientes del Río Uruguay y las salinas provenientes del Océano Atlántico que ingresan al estuario por fuertes vientos de componente sur. Bajo el conjunto de características antes mencionadas la población de *Neohelice granulata* de los Humedales del Santa Lucía presentará particularidades que la podrían diferenciar de las poblaciones argentinas y brasileras.

## **1.6. Objetivo general**

Describir la biología poblacional y reproductiva del cangrejo estuarino *Neohelice granulata* (Dana, 1851) en los Humedales de Santa Lucía, departamento de Montevideo.

## **1.7. Objetivos específicos**

- Describir la estructura poblacional.
- Estimar la densidad.
- Describir el crecimiento relativo.
- Estimar la talla de madurez sexual morfológica.
- Estimar la fecundidad de la especie.
- Establecer el periodo reproductivo de la población.
- Establecer de que manera influyen los factores ambientales en la estructura poblacional.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Área de estudio

Los Humedales del Santa Lucía (34° 51' 07'' S; 56° 12' 04'' W) se ubican al noroeste del departamento de Montevideo, Uruguay (Fig. 5). Los mismos se destacan por su carácter salobre e incluye ambientes tales como bañados, costas y montes indígenas con gran biodiversidad, constituyendo un ecosistema único en el centro-sur del país (Defeo et. al., 2009). El aporte de agua de los arroyos y cañadas que lo rodean, sumado a las extensas áreas anegadas, producen efectos en las variables climáticas que la diferencian de las áreas circundantes (Intendencia Municipal de Montevideo, 2009). Abarca una extensión de aproximadamente 2500 hectáreas de las cuales 1000 son de dominio público (Fig. 6). Es un área con clima subtemplado húmedo con una temperatura media de 16,5° C, aproximadamente 990 mm de precipitación y una humedad relativa del 79% (Intendencia Municipal de Montevideo, 2009). Con respecto a la vegetación, se puede observar dominancia del Junco (*Schoenoplectus californicus*, Meyer, 1841) y Junco negro (*Juncus acutus*, Linnaeus, 1753), praderas de Espartina (*Spartina densiflora*, Brongn, 1829) y parches de Cola de zorro (*Cortaderia selloana*, Schlt., 1900). Es fuente de agua potable de más del 60% de la población del país y el principal amortiguador de inundaciones de las zonas productivas del Área Metropolitana. Dada su alta urbanización y dinámica ambiental es considerado vulnerable frente a los efectos del Cambio Climático y por lo tanto, lo posicionan como ecosistema clave a ser estudiado (PNUD, 2007).



Figura 5. Mapa que señala la ubicación de Uruguay (gris) en el continente sudamericano y de Montevideo (gris) al sur del país. El recuadro superior derecho muestra la localización noroeste del Río Santa Lucía en la ciudad capital.

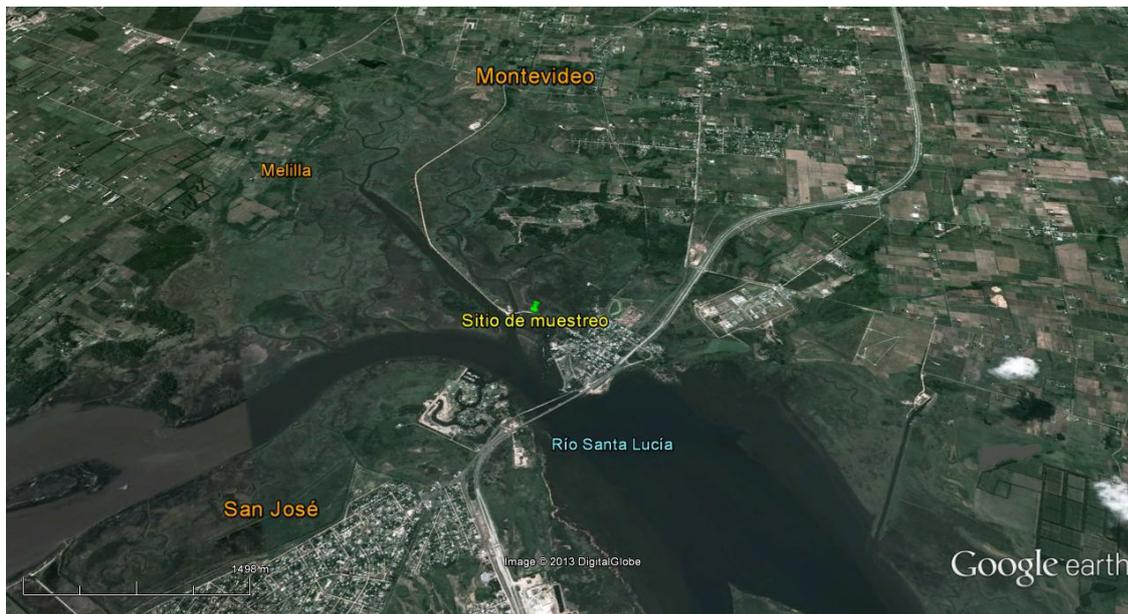


Figura 6. Imagen satelital del sitio de muestreo en los humedales del Río Santa Lucía del departamento de Montevideo.

## 2.2. Metodología de campo y de laboratorio

Se realizaron 12 muestreos mensuales entre abril del 2010 y marzo 2011 en la planicie de inundación durante la marea baja, condición que se observa la mayor parte del tiempo, y donde se observa presencia de *Juncus acutus* y *Spartina densiflora* (Fig. 7). Este tipo de ambiente es óptimo para *N. granulata* donde cangrejos de todos los tamaños pueden hacer cuevas, y las hembras podrían incubar sus huevos (Spivak et al., 1994). Se dispusieron ocho unidades de muestreo de 1m<sup>2</sup>, distanciadas regularmente cada dos metros, sobre una transecta de 22 metros paralela a la línea de costa sobre la planicie de inundación totalizando 96 muestras. En cada unidad de muestreo (Fig. 7) se recolectó manualmente dentro y fuera de las cuevas ejemplares de *N. granulata*, de todos los tamaños, durante 15 minutos con un esfuerzo de captura de dos recolectores con una réplica, y se evaluó la densidad poblacional a través del método de conteo visual de cuevas adaptado de Prieto et al. (2004).

Los individuos fueron anestesiados con acetato de etilo, posteriormente fijados en alcohol 70% y las hembras ovígeras fueron individualizadas hasta el momento del análisis. En el laboratorio se identificó el sexo de cada ejemplar de acuerdo a la morfología del abdomen (Fig. 8) y por la presencia de pleópodos en las hembras o un par de penes en los machos. En cada muestreo se midieron "in situ" las variables fisicoquímicas del agua: oxígeno disuelto, temperatura y salinidad con un multiparámetro YSI y el pH con un peachímetro Hanna.

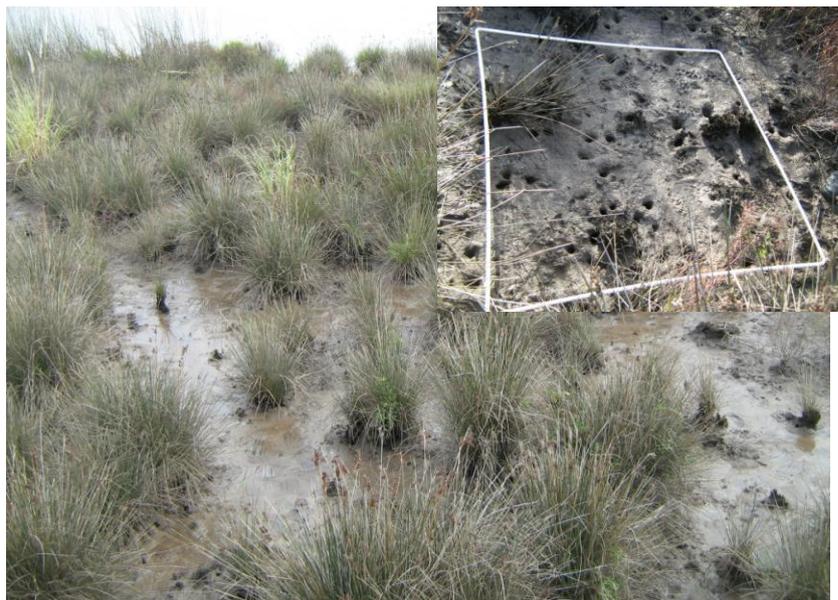


Figura 7. Sitio de estudio y unidad de muestreo. Se observa la planicie de inundación, en marea baja, con parches de *Juncus acutus* y *Spartina densiflora* entre los cuales se disponen las cuevas de *N. granulata*.



Figura 8. Vista ventral a) abdomen de la hembra y b) abdomen del macho.

Para cada individuo se registraron las siguientes medidas morfométricas con calibre digital (0,01mm): ancho del cefalotórax (AC), largo del cefalotórax (LC), largo de quela izquierda (LQI), largo de quela derecha (LQD) y en el caso de las hembras el ancho del abdomen registrado en la base del 4to somito (AA) (Fig. 9). Además, se registró el peso (P) con balanza digital (0,001g).

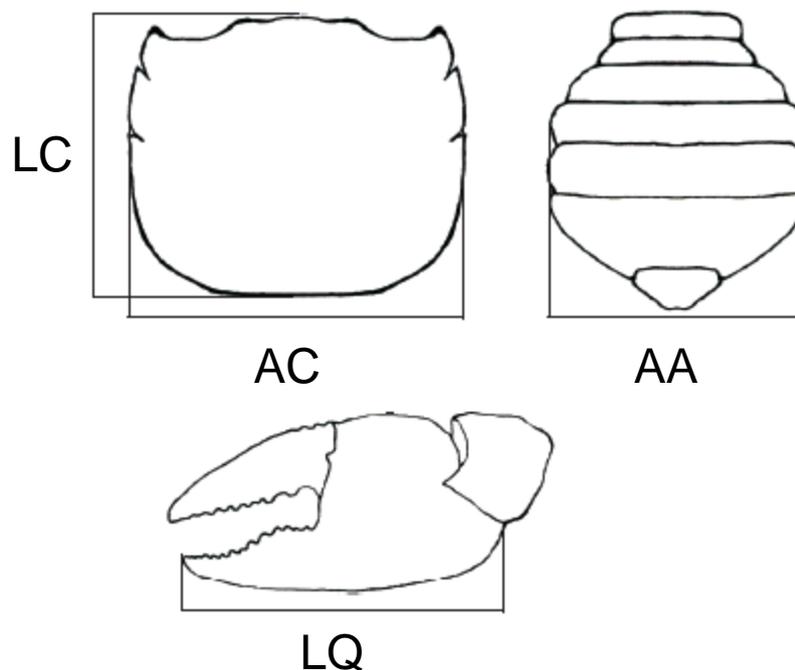


Figura 9. Esquema de las medidas morfométricas obtenidas para *N. granulata*. LC: largo del cefalotórax; AC: ancho del cefalotórax; AA: ancho del abdomen en las hembras y LQ: largo del própodo del quelípedo.

Para el análisis de fecundidad fueron utilizadas solo hembras con huevos en estadios iniciales de desarrollo (Fig.10a; n=22). Las masas totales de huevos fueron removidas y fijadas en alcohol 70% y posteriormente sometidas a una solución de 1ml de Hipoclorito de Sodio (NaClO) 5% en 100 ml de agua destilada y levemente agitada manualmente durante 10 minutos (Fig. 10b). Para la completa disociación de los huevos se procedió a separar los pleópodos individualmente con ayuda de un pincel.. Posteriormente se lavaron en agua corriente y fueron depositados en un vaso de bohemia de 500 ml, se homogeneizó con

agitador y se tomó una submuestra de 2 ml. Finalmente, se realizó el conteo directo de cada submuestra bajo lupa estereoscópica (Fig.10c). El número total de huevos (HT) fue calculado según la siguiente fórmula:  $HT = (500 \times n)/2$ ; donde n = número total de huevos contados por submuestra.

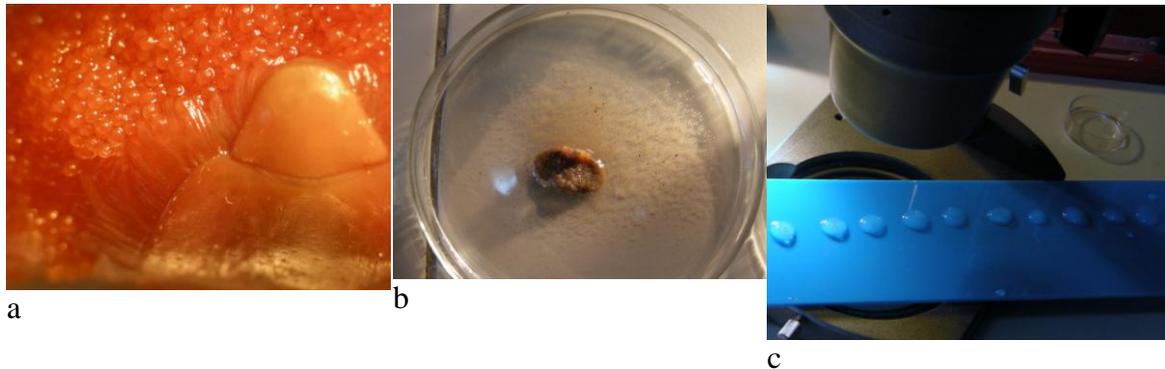


Figura 10. Procedimiento para el análisis de fecundidad: a) Huevos en estadio inicial; b) masa de huevos en NaClO; c) submuestras de 2 ml bajo lupa para conteo.

### 2.3. Análisis estadísticos

Para cada sexo se realizaron estadísticas descriptivas sobre el total de individuos recolectados, se construyeron histogramas de distribución de tallas para los diferentes meses de muestreo, calculando los intervalos de tamaño mediante la regla de Sturges (Daniel, 1993). Para verificar la existencia de diferencias en la estructura de tamaños comparando las diferentes medidas morfométricas de machos y hembras se usó el test de Student (Sokal & Rohlf, 1979). La normalidad de los datos se verificó utilizando el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas utilizando el test de Levene (Hammer et al., 2001). En caso de no cumplirse los supuestos sobre todo el de homogeneidad de varianzas se utilizará el test no paramétrico de Mann-Whitney. Se trabajó sólo con la variable largo del quelípedo izquierdo y se la identificó como LQ.

Se establecieron las proporciones sexuales con el fin de verificar si la razón sexual es comparable a la relación hipotética de Fisher 1:1, a lo largo del período de muestreo y entre las clases de tamaño. Para ello se utilizó el test de Chi-cuadrado (Sokal & Rohlf, 1979).

La duración del período reproductivo fue inferida a partir de la ocurrencia de hembras ovígeras.

Se analizó la relación entre la fecundidad y el AC y AA mediante el ajuste de un modelo lineal (Sokal & Rohlf, 1979).

La densidad poblacional (individuos  $\times$  m<sup>2</sup>) se determinó usando el promedio del número de cuevas y su desvío estándar ( $X \pm DS$ ). Siguiendo lo reportado por Spivak et al. (1994), se consideró que cada cueva es ocupada por un solo individuo adulto. Para verificar la existencia de diferencias significativas entre fechas de muestreo y la densidad de cuevas de cada mes, se aplicó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis ya que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad (Sokal & Rohlf, 1979). En caso de detectarse diferencias significativas entre fechas se realizó un test a posteriori de comparación por pares de Mann-Whitney (Zar, 1996). Se analizó la relación entre la densidad y las variables fisicoquímicas del agua por medio del coeficiente de correlación lineal de Pearson ( $r$ ).

Se aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando la matriz de correlaciones (Manly, 1994; Plá, 1986) para identificar de que manera las variables abióticas se relacionan con la estructura de la población a lo largo del tiempo.

Con los datos morfométricos se realizaron gráficos de dispersión. Para los machos, el análisis de la relación entre el AC vs LQ mostró que varios puntos estaban subestimados, se apartaron de la tendencia general de la nube de puntos (Figura 15, 1) y se corresponderían con valores de pinzas de menor tamaño como consecuencia de la regeneración de las mismas. A los efectos de los análisis de los datos, estos puntos fueron quitados (Figura 15, 2) y la relación entre el AC vs. LQ en machos, se ajustó aplicando una regresión lineal segmentada con un

punto de corte, usando el software libre Segreg (Oosterban, 2005). El punto de corte estimado se utilizó como criterio para separar individuos juveniles de adultos. Para las hembras, la talla de madurez sexual morfológica se estableció a partir del tamaño de la hembra ovígera más pequeña.

El crecimiento relativo fue descrito a partir del ajuste de los datos a la ecuación alométrica  $y=ax^b$  linearizada ( $\log y = \log a + b \cdot \log x$ ) (Huxley, 1950). El AC fue utilizado como variable independiente (x) y relacionada con las demás dimensiones corporales (variables dependientes: LC, LQ, AA y P), siendo "a" la ordenada en el origen y "b" la pendiente, coeficiente angular de la recta o coeficiente de alometría. Se probó la hipótesis de crecimiento isométrico ( $b=1$ ) entre el AC y cada una de las variables mediante el uso del test t de Student, con un nivel de significancia de 5% (Sokal & Rohlf, 1979). El crecimiento fue considerado alométrico positivo o negativo cuando el valor de b era significativamente mayor o menor que 1, respectivamente (Huxley, 1950). En el caso del peso, se analizó si la relación era isométrica ( $b=3$ ) o alométrica ( $b \neq 3$ ) (Ferreira et al., 2008). Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) (Sokal & Rohlf, 1979) para verificar diferencias significativas en las regresiones para las relaciones morfométricas entre sexos y entre estadios de desarrollo para un mismo sexo.

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa PAST (Hammer et. al., 2001), con un  $p=0,05$ .

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Estructura poblacional

Durante el período de estudio se obtuvo un total de 981 cangrejos; 428 machos y 553 hembras de las cuales 118 fueron ovígeras. El AC varió de 4,8 a 32,9mm (media  $\pm$  DE:  $23,4 \pm 5,3$ ) en los machos y de 6 a 29,8mm ( $21,1 \pm 4,23$ ) en las hembras. El LC varió de 3,4 a 27,8mm ( $19,8 \pm 4,6$ ) en los machos y de 4,8 a 24,7mm ( $17,5 \pm 3,5$ ) para las hembras. En el caso de LQ los machos presentaron mayor rango de medidas variando de 0,7 a 29,2mm ( $18,5 \pm 5,9$ ) en comparación con las hembras que variaron de 2,5 a 24,8mm ( $11,1 \pm 3,3$ ). El Test de Mann-Whitney reveló diferencias significativas entre sexos para las variables AC, LC, LQ y P. Por su parte, el AA en las hembras varió de 1,8 a 20,3mm ( $12,5 \pm 3,1$ ) (Tabla I).

**Tabla I.** Estadística descriptiva de las medidas morfométricas separadas por sexo y los resultados del Test de Mann-Whitney (U). N: número de ejemplares; p: probabilidad; \*: resultado significativo con un  $p < 0,05$ ; AC: ancho del cefalotórax (mm); LC: largo del cefalotórax (mm); LQ: largo quela (mm); P: peso (g); AA: ancho del abdomen (mm).

Variable	Hembras				Machos				Mann-Whitney	
	N	X $\pm$ DE	Mín	Máx	N	X $\pm$ DE	Mín	Máx.	U	p
AC	435	$21,1 \pm 4,2$	6	29,8	428	$23,4 \pm 5,3$	4,8	32,9	5,4 E04	4,2 E-27 *
LC	435	$17,5 \pm 3,5$	4,8	24,7	428	$19,8 \pm 4,6$	3,4	27,8	4,9 E04	1,6 E-32 *
LQ	435	$11,1 \pm 3,3$	2,5	24,8	428	$18,5 \pm 5,9$	0,7	29,2	2,5 E04	5,3 E-77 *
P	435	$4,5 \pm 2,2$	0,1	13	428	$7,8 \pm 3,9$	0,04	21,7	4,2 E04	5,6 E-45 *
AA	307	$12,9 \pm 2,9$	1,8	20,3						

No se encontraron diferencias entre quelípodo izquierdo (LQI) y derecho (LQD) para machos ( $U=9,1E04$ ;  $p=0,85$ ) y hembras ( $U=9,3E04$ ;  $p=0,78$ ).

Los individuos fueron agrupados en 10 clases de tamaño de AC con una amplitud de 3mm en cada clase.

La distribución general de los individuos colectados fue unimodal y asimétrica, desplazada hacia la derecha (Fig. 11). Los machos estuvieron presentes en todas las clases siendo más abundantes en la octava (24,0-26,9mm). Las hembras fueron más abundantes en la séptima clase (21,0-23,9mm) y estuvieron ausentes en la primera y última. Las hembras ovígeras se registraron desde la quinta hasta la octava clase de tamaño (Fig. 11).

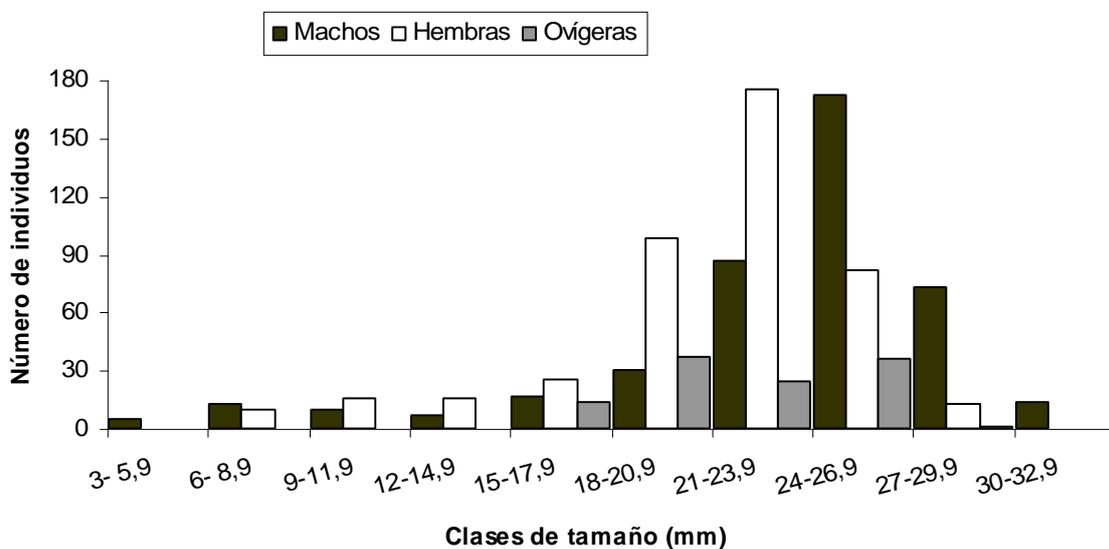


Figura 11. Distribución general de los individuos en clases de tamaño según el ancho del cefalotórax (mm).

La distribución mensual de los individuos en clases de tamaño mostró mayor frecuencia de individuos de tallas pequeñas en los meses de setiembre y octubre (Fig. 12). En la mayoría de los meses los machos fueron mas abundantes en la octava y novena categorías en tanto las hembras en la sexta y séptima categorías (Fig. 12).

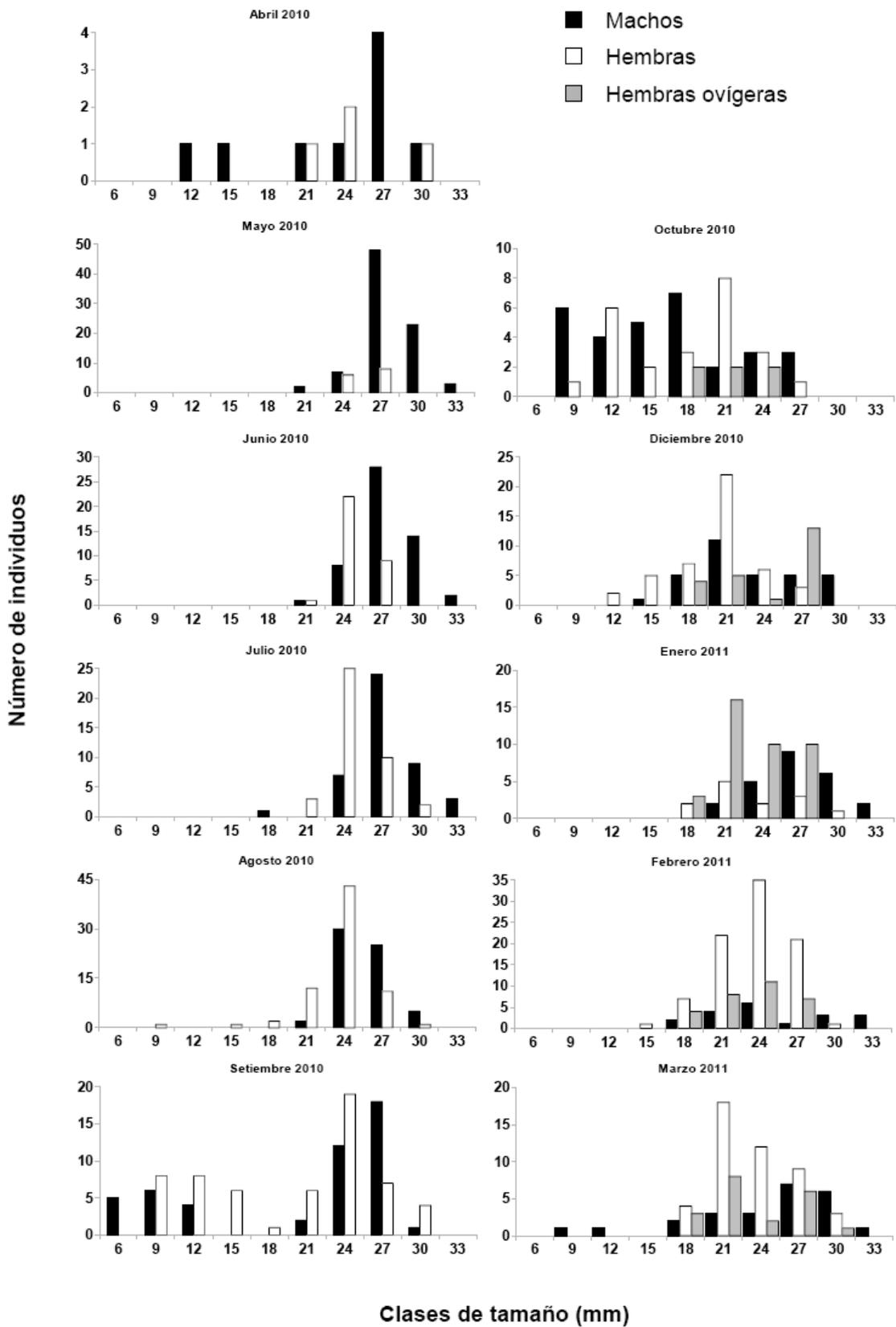


Figura 12. Distribución mensual de los individuos en clases de tamaño por sexo según ancho del cefalotórax (mm).

### 3.2. Densidad

La densidad poblacional anual para la zona de estudio fue estimada en  $40,1 \pm 17,5$  cuevas/m<sup>2</sup>, con un mínimo de 5 cuevas por metro cuadrado en marzo y un máximo de 95 en mayo. Las densidades promedio mensuales fueron significativas entre meses (Kruskall-Wallis  $H=26,37$ ,  $p=0,003$ ). El test a posteriori de comparación por pares de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre los meses de Julio-Mayo, Agosto-Mayo, Setiembre-Mayo y de Marzo con todos los meses excepto Agosto (Fig. 13).

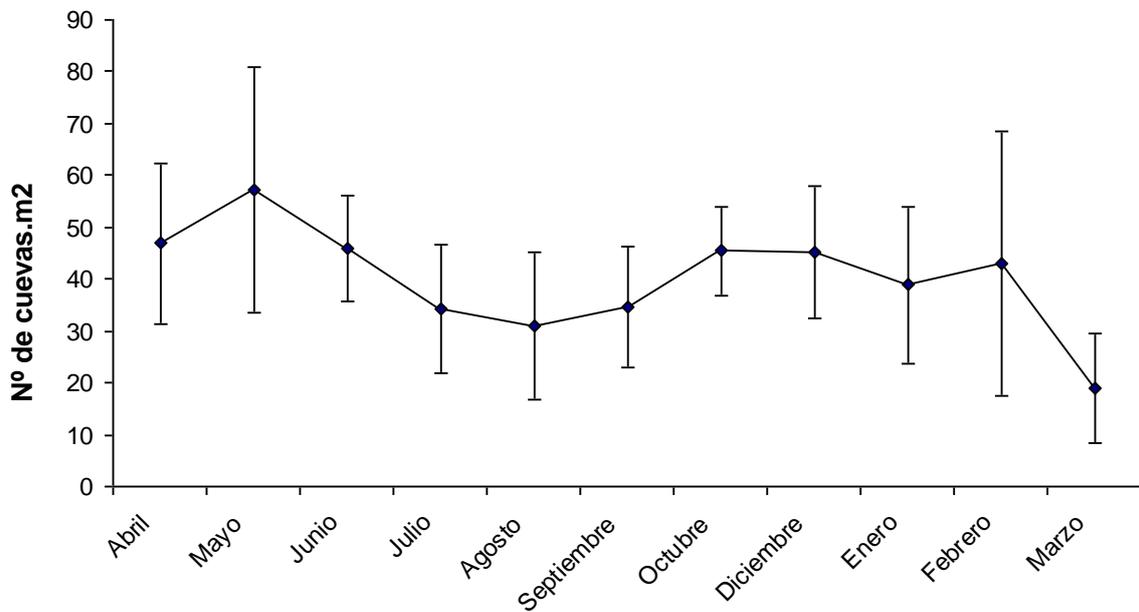


Figura 13. Promedio del número de cuevas por metro cuadrado y su desvío estándar durante los meses de muestreo.

No se encontraron correlaciones significativas entre la densidad del número de cuevas y las variables fisicoquímicas del agua (Tabla II).

**Tabla II.** Correlaciones de la densidad de cuevas con las variables fisicoquímicas del agua. D: Densidad de cuevas; S: Salinidad; T: temperatura; OD: oxígeno disuelto; r: coeficiente de correlación;  $p > 0,05$  no significativo.

<b>Correlación</b>	<b>r</b>	<b>p</b>
S vs. D	-0,4	0,25
T vs. D	-0,36	0,29
pH vs. D	-0,46	0,18
OD vs. D	-0,52	0,13

### 3.3. Proporción sexual

La proporción sexual anual no presentó diferencias significativas ( $\text{Chi}^2 = 0,06$ ;  $p > 0,05$ ).

La proporción sexual por clases de tamaño, mostró una mayor proporción de machos en la primera (1:0), octava (1:0,47), novena (1:0,18) y décima (1:0) categorías mientras que para las hembras lo fue en la sexta (1:3,26) y séptima (1:2) categorías (Fig. 14 A).

Mensualmente la proporción de machos fue mayor en los meses de mayo (1:0,44) y junio (1:0,17), y la de hembras en los meses de febrero (1:4,58) y marzo (1:1,92) (Fig. 14 B).

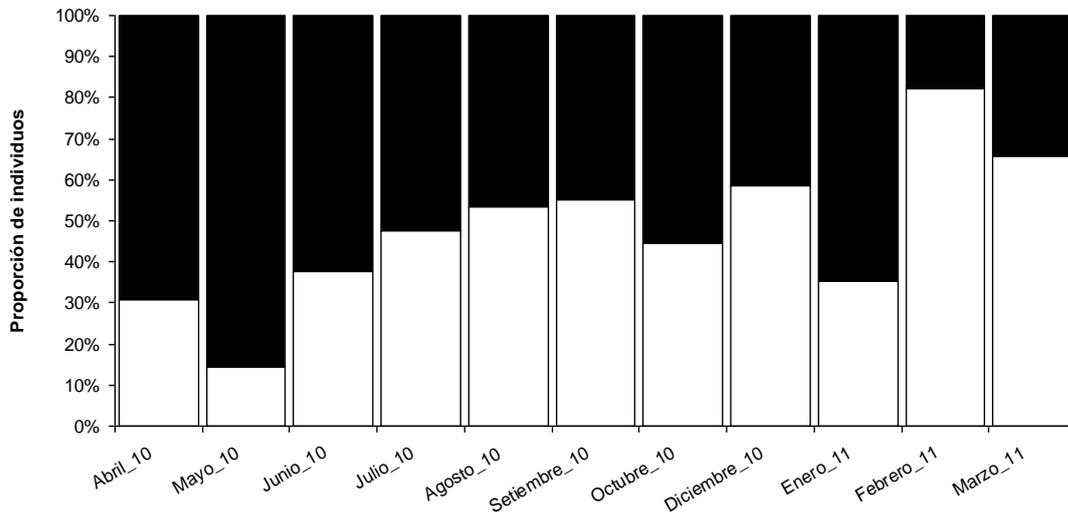
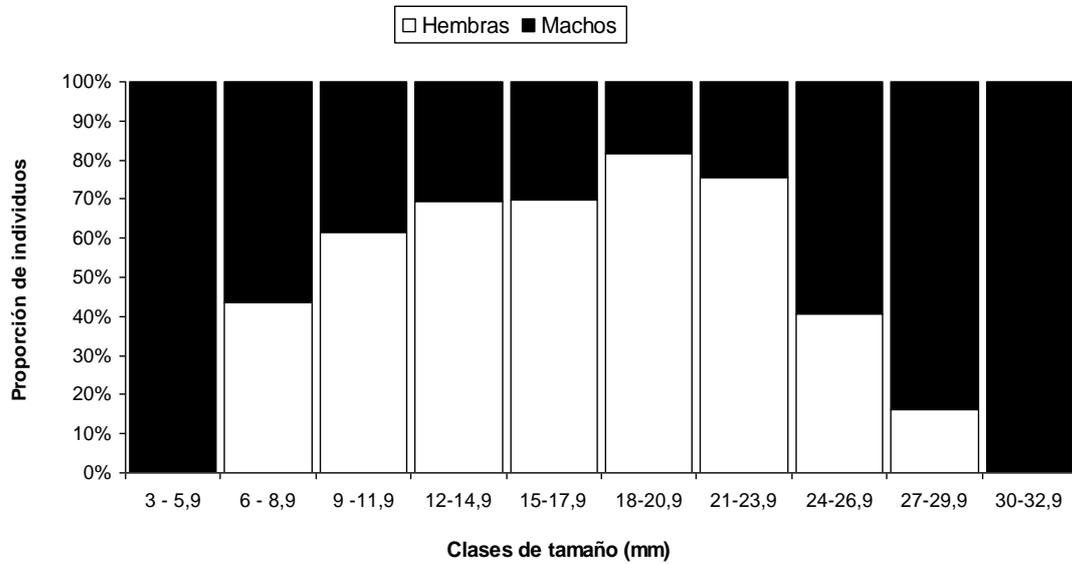


Figura 14. Proporción sexual en las clases de tamaño (A) y en los meses de muestreo (B). Las barras con \* presentan diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

La dispersión de los puntos de las relaciones morfométricas de cada sexo están presentados en la Figura 15.

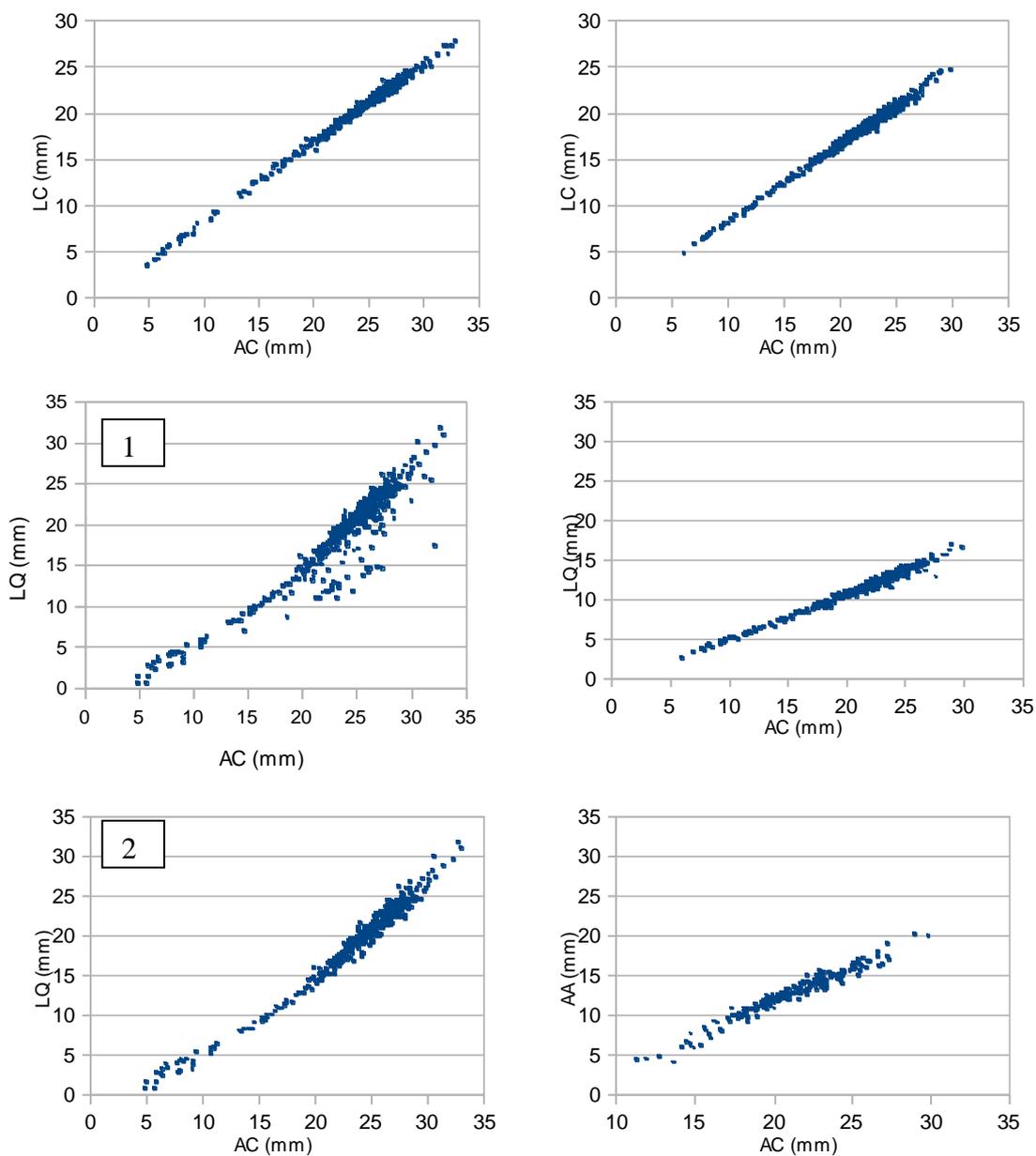


Figura 15. Gráficos de dispersión de los datos morfométricos para a) machos y b) hembras. AC: ancho del cefalotórax; LC: largo del cefalotórax; LQ: largo quela; AA: ancho del abdomen. 1: relación AC vs LQ con datos originales; 2: relación AC vs LQ con datos modificados.

### 3.4. Madurez sexual morfológica

La regresión segmentada de AC vs LQ permitió estimar dos modelos y un punto de corte en 21,1 mm de AC (Fig. 16), que se corresponde a un cambio de crecimiento entre el AC y el LQ. Este valor fue considerado como la talla de inicio de la madurez sexual morfológica para los machos con un subconjunto de 76 individuos juveniles y 297 individuos adultos. La hembra ovígera más pequeña midió 15,9mm y se estableció como la talla de madurez sexual morfológica dividiendo el conjunto de datos en 47 individuos juveniles y 388 adultos.

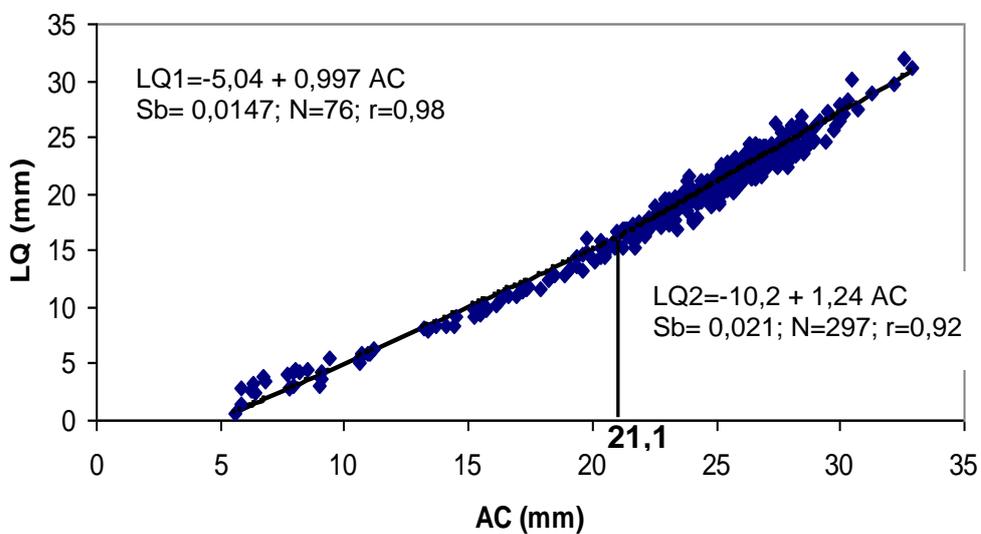


Figura 16. Gráfico donde se observa el cambio en la pendiente de la regresión lineal AC vs. LQ para los machos a los 21,1 mm. AC: Ancho de cefalotórax y LQ: Largo quela.

### 3.5. Crecimiento relativo

Las regresiones para machos y hembras mostraron buen ajuste al modelo lineal ya que  $b$  y  $r$  fueron significativos ( $p < 0,05$ ). Las relaciones estudiadas de crecimiento relativo y los niveles alométricos de *N. granulata* se muestran en la Tabla III.

**Tabla III.** Análisis de regresión: relaciones entre las diferentes partes corporales de machos y hembras de *N. granulata*. N: número de individuos; a: intercepto; b: pendiente;  $S_b$ : error de b; r: coeficiente de correlación; p: p valor para la pendiente; MJ: macho joven; MA: macho adulto; HJ: hembra joven, HA: hembra adulta; 0: isometría; +: alometría positiva; AC: ancho del cefalotórax; LC: largo del cefalotórax; LQ: largo quela; AA: ancho del abdomen.

Relación	Categoría	N	a	b	$S_b$	r	p	Alometría
LC vs. AC	MJ	84	-0,18	1,09	0,01	0,99	2,2 E-10	+
	MA	344	-0,08	1,00	0,01	0,96	0,75	0
	HJ	47	-0,09	1,01	0,01	0,99	0,26	0
	HA	388	-0,08	1,004	0,008	0,98	0,59	0
LQ vs. AC	MJ	76	-0,93	1,62	0,05	0,97	6,4 E-21	+
	MA	297	-0,84	1,54	0,026	0,96	4,6 E-60	+
	HJ	47	-0,41	1,10	0,02	0,99	2,2 E-05	+
	HA	388	-0,71	1,33	0,03	0,89	2,5 E-24	+
AA vs. AC	HJ	14	-1,89	2,27	0,22	0,94	9,5 E-05	+
	HA	294	-0,88	1,49	0,03	0,95	8,7 E-32	+

La relación LC vs. AC evidenció para machos juveniles alometría positiva y para los adultos isometría (Tabla III). El análisis de covarianza (ANCOVA) mostró que en los machos no hay diferencias entre estadios ( $F=0,46$ ;  $p=0,49 > 0,05$ ). Las hembras juveniles y adultas presentaron crecimiento isométrico (Tabla III) sin diferencias significativas entre estadios ( $F=1,6$ ;  $p=0,21 > 0,05$ ).

La relación LQ vs. AC presentó alometría positiva para juveniles y adultos en machos (Tabla III) con diferencias significativas entre estadios ( $F=11,1$ ;  $p=9,6 \text{ E-}04 < 0,05$ ). Las hembras juveniles y adultas también presentaron alometría positiva (Tabla III) con diferencias significativas entre estadios de desarrollo ( $F=8,1$ ;  $p=0,004 < 0,05$ ). Los machos presentaron mayor crecimiento de las quelas que las hembras en los estadios juvenil ( $F= 51,9$ ;  $p=5,3 \text{ E-}11 < 0,05$ ) y adulto ( $F=3832$ ;  $p=1,2 \text{ E-}281 < 0,05$ ) alcanzando mayores tamaños (Fig. 17).

La relación AA vs. AC para las hembras evidenció alometría positiva en juveniles y adultas (Tabla III) con diferencias significativas entre los estadios de desarrollo ( $F=9,3$ ;  $p=0,002 < 0,05$ ).

Para las relaciones P vs. AC se observó en machos jóvenes crecimiento alométrico negativo ( $b=2,74$ ;  $S_b=0,09$ ;  $r=0,95$ ;  $p<0,05$ ) y para adultos crecimiento alométrico positivo ( $b=3,5$ ;  $S_b=0,07$ ;  $r=0,92$ ;  $p<0,05$ ), con diferencias significativas entre estadios ( $F=8,8$ ;  $p=0,003$ ;  $p< 0,05$ ). En los juveniles el ancho del cefalotórax crece más rápido que el peso y en los adultos la relación se invierte aumentando más rápido el peso en relación al ancho del cefalotórax. Las hembras juveniles presentaron crecimiento alométrico positivo ( $b=3,35$ ;  $S_b=0,12$ ;  $r=0,91$ ;  $p<0,05$ ) y en las adultas el crecimiento fue isométrico ( $b=3,01$ ;  $S_b=0,06$ ;  $r=0,91$ ;  $p>0,05$ ) con diferencias significativas entre estadios ( $F=6,8$ ;  $p=0,009$ ;  $p< 0,05$ ). Cuando son juveniles, las hembras aumentan más rápidamente en peso que los machos ( $F=42,3$ ;  $p=1,6 \text{ E-}09$ ;  $p< 0,05$ ) y en los adultos la relación se invierte y los machos aumentan más rápidamente en peso ( $F=344$ ;  $p=3,3 \text{ E-}63$ ;  $p< 0,05$ ).

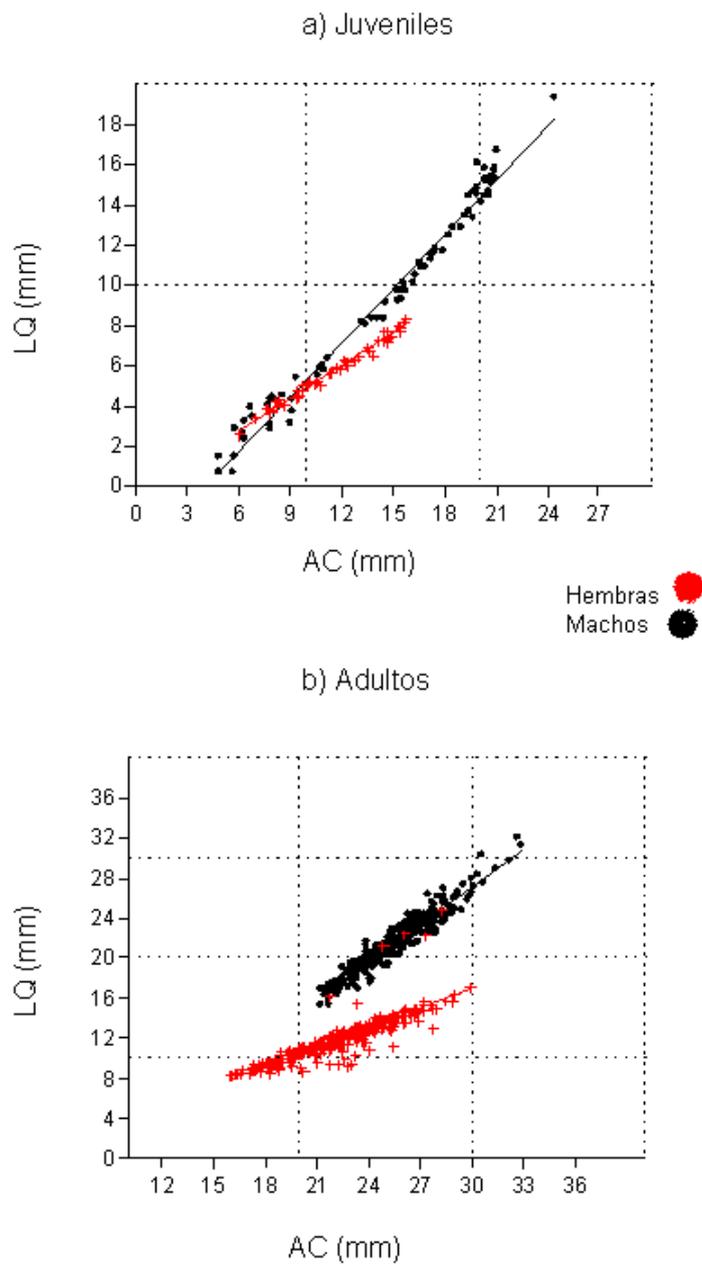


Figura 17. Gráficos del análisis de covarianza (ANCOVA) de la relación LQ vs. AC en a) juveniles y b) adultos donde se observa que machos de ambos estadios alcanzan mayores tamaños de LQ que las hembras. AC: ancho cefalotórax; LQ: Largo queela.

### 3.6. Fecundidad y período reproductivo

Se recolectaron 118 hembras ovígeras entre los meses de octubre y marzo, excepto en noviembre, con un pico de actividad reproductiva en enero con 39 individuos. Sólo 22 hembras portaban huevos en estadio inicial. La fecundidad promedio fue de  $26.051,1 \pm 11.622,2$  huevos por hembra, con un mínimo de 3900 y un máximo de 59000. La hembra ovígera más grande midió 28,3 mm y portaba 47.500 huevos y la más pequeña midió 15,9 mm y portaba 16.375 huevos.

La fecundidad se correlacionó positivamente con las variables morfométricas AC ( $r=0,84$ ;  $p<0,001$ ) y AA ( $r=0,78$ ;  $p<0,001$ ) (Fig. 18).

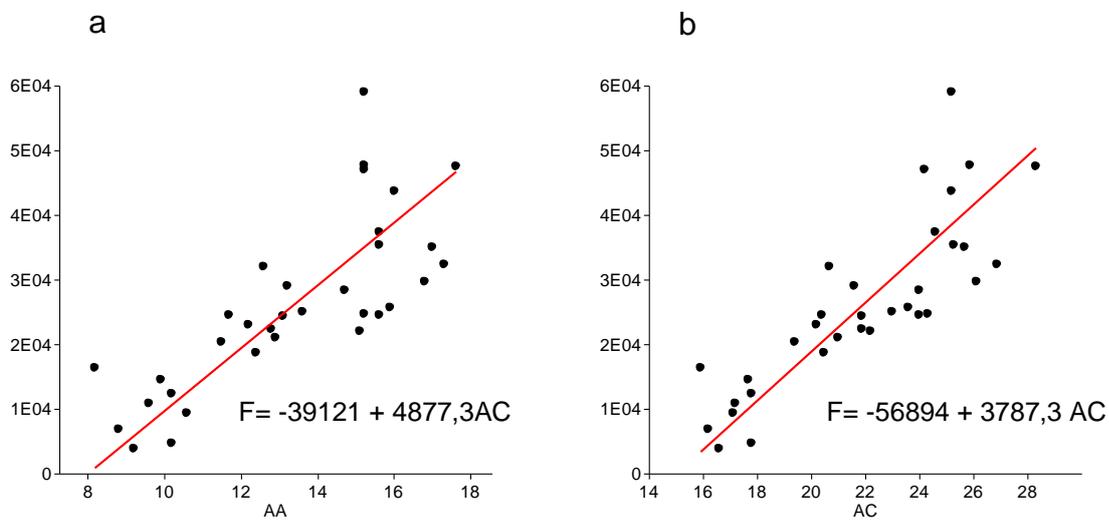


Figura 18. Relación entre el número de huevos (F) con: a) el ancho del abdomen (AA) y b) el ancho del cefalotórax (AC).

### 3.7. Parámetros Físico-químicos

En la tabla IV se muestran los valores de las variables físico-químicas del agua para los diferentes meses de muestreo.

**Tabla IV.** Variables físico-químicas del agua tomadas "in situ" en los diferentes meses de muestreo. S: salinidad; T: temperatura y OD: oxígeno disuelto.

Mes	S ppm	T °C	pH	OD mg/l <sup>-1</sup>
Abril	0,2	15,9	6,5	2,7
Mayo	0,1	14,8	6,1	2,6
Junio	0,1	12,5	6,5	2,3
Julio	0,1	10,5	7,5	1,9
Agosto	0,1	14,1	7,7	2,1
Septiembre	0,1	16	7,6	2,1
Octubre	0,5	19,4	7,2	2,3
Noviembre	3,5	19,8	8	8,5
Diciembre	2,4	25,9	8,2	14,9
Febrero	11,6	23,8	7,3	4,7
Marzo	9,4	29,5	7,2	19

La salinidad fluctuó entre 0,1 y 11,6 ppm a lo largo de todo el año. Entre los meses de abril y octubre la salinidad se enmarcó entre 0,1 y 0,5 ppm ascendiendo en los sucesivos meses hasta alcanzar los valores máximos en febrero y marzo, 11,6 y 9,4 ppm respectivamente.

Los valores máximos de temperatura y oxígeno disuelto se registraron en marzo (verano) en tanto, los valores mínimos se observaron en julio (invierno).

Los niveles de pH se mantuvieron cercanos a la neutralidad durante todo el período de estudio (Tabla IV).

Los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales explicaron el 71% de la varianza total. El componente 1, que explica el 47% de la varianza total, separó en sentido positivo los meses de verano (diciembre, febrero y marzo) correlacionados con las hembras ovígeras y adultas (HA) y asociadas a mayores condiciones de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD) y salinidad (S); de los meses de otoño-invierno (abril, mayo, junio, julio y agosto), a los cuales se asociaron los machos adultos (MA) (Fig. 19; Tabla V). El componente 2 que explicó el 24% de la varianza total, separó en sentido positivo los meses de primavera (septiembre y octubre) y los estadios juveniles de machos y hembras (HJ = hembras juveniles; MJ = machos juveniles) (Fig. 19). El pH, si bien aportó más al componente 1, parece influir en la transición que ocurre entre la primavera y el verano y en el pasaje de los estadios de juveniles para adultos (Fig. 19; Tabla V).

**Tabla V.** Autovectores de los componentes 1 y 2 para las variables y meses consideradas en este estudio.

<b>Variables</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Meses</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>
<b>S</b>	0,8103	-0,4671	<b>Abril</b>	-0,6234	0,0005
<b>T</b>	0,9346	-0,0493	<b>Mayo</b>	-1,1967	-0,7326
<b>pH</b>	0,5746	0,3876	<b>Junio</b>	-0,9545	-0,6083
<b>OD</b>	0,7618	-0,1900	<b>Julio</b>	-0,7326	-0,3215
<b>HJ</b>	0,1643	0,8680	<b>Agosto</b>	-0,5005	-0,3808
<b>HA</b>	0,4889	-0,3920	<b>Septiembre</b>	-0,1250	1,7740
<b>MJ</b>	0,4546	0,8354	<b>Octubre</b>	0,0905	1,5254
<b>MA</b>	-0,6660	-0,3477	<b>Diciembre</b>	1,2794	0,6863
<b>Ovígeras</b>	0,9331	-0,2311	<b>Febrero</b>	1,3388	-1,0499
			<b>Marzo</b>	1,4240	-0,8933

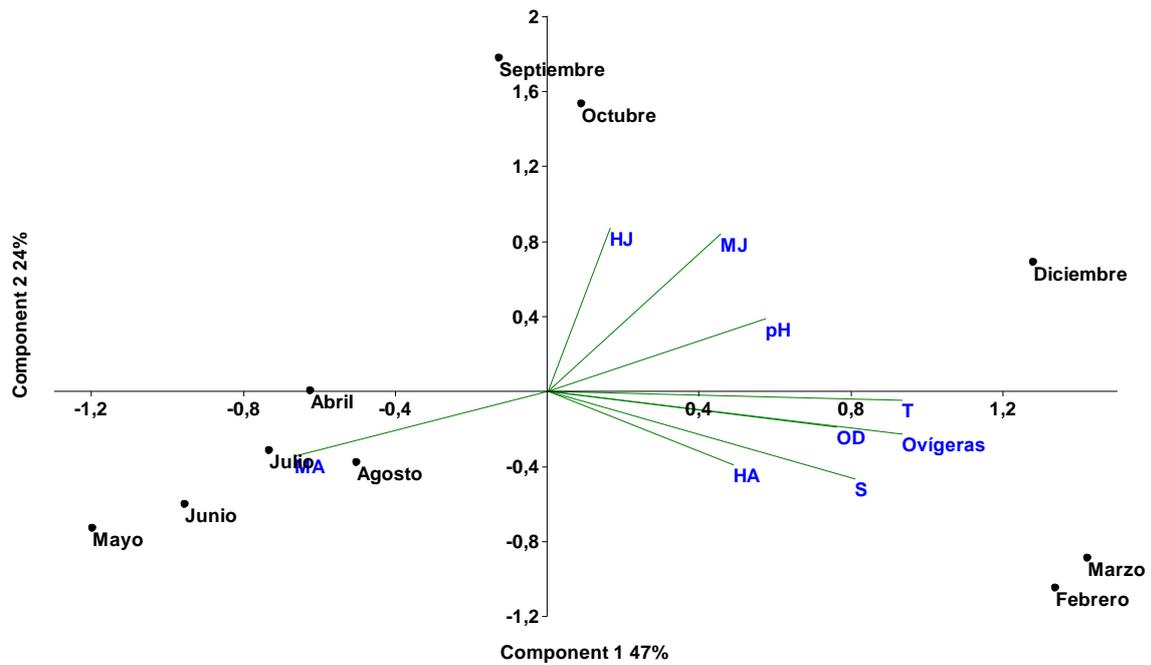


Figura 19. Análisis de Componentes Principales de las variables físico-químicas del agua y la estructura poblacional en los diferentes meses de muestreo. Salinidad (S); temperatura (T); pH; y oxígeno disuelto (OD); hembras juveniles (HJ); hembras adultas (HA); machos juveniles (MJ); machos adultos (MA).

#### 4. DISCUSIÓN

El presente estudio ha aportado los primeros datos para el país que permitieron caracterizar la estructura poblacional, distinguir los patrones de crecimiento de cada fase de vida, hallar el tamaño de madurez sexual, estimar la fecundidad y definir el período reproductivo de *Neohelice granulata* proporcionando información para un mejor entendimiento de la biología de la especie que será de utilidad para la conservación y manejo de la misma.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las tallas entre sexos donde los machos alcanzaron mayores tamaños que las hembras, patrón que se ha observado en la mayoría de los sitios estudiados. Este crecimiento diferencial entre los sexos podría ser explicado por procesos relacionados a eventos reproductivos, en los cuales al alcanzar la madurez las hembras crecerían más lentamente como consecuencia de un direccionamiento energético para la producción de huevos (Conde & Díaz, 1989; Hartnoll, 2006; López-Greco & Rodríguez, 1999; Mantelatto et al., 1995). La comparación del tamaño máximo de *N. granulata* en el presente estudio con datos disponibles en la literatura (Angeletti, 2012; Bas et al., 2005; Barcelos et al., 2007; Costa, 2012; Gregati, 2005; López-Greco & Rodríguez, 1998a; Luppi et al., 2004) mostró que la población objeto de estudio se asemejaría más a las que se encuentran en Argentina (Tabla VI).

**Tabla VI.** Tamaño máximo alcanzado por *N. granulata* según sexo para poblaciones de diferentes latitudes. BR: Brasil- RJ: Río de Janeiro; RGS: Río Grande del Sur// UY: Uruguay- Mdeo: Montevideo// ARG: Argentina- Bs. As.: Buenos Aires; RN: Río Negro.

Localidad (Latitud)	Sexo	Tamaño máximo mm	Autor (año)
Guapimirim RJ -BR 22° 43´ S	Macho Hembra	38 33,9	Costa (2012)
Jabaquara Paraty RJ-BR 23° 13´ S	Macho Hembra	39,5 36,8	Gregati (2005)
Laguna do Peixe RGS-BR 31° 13´ S	Macho Hembra	41,1 35	Barcelos et al. (2007)
Humedales Sta Lucía Mdeo-UY 34° 51´ S	Macho Hembra	32,9 29,8	Presente estudio
Samborombón Bs As- ARG 36° 18´ S	Macho Hembra	29,6 30,1	López-Greco & Rodríguez (1998a)
Mar Chiquita Bs As- ARG 37° 32´ S	Macho Hembra	34,4 35	Luppi et al. (2004)
Bahía Blanca Bs As- ARG 38° 51´ S	Macho Hembra	32 27,5	Angeletti (2012)
Bahía San Antonio RN-ARG 40° 46´ S	Macho Hembra	32 29,8	Bas et al. (2005)

La proporción sexual anual no difirió de la frecuencia esperada 1:1 por lo que la población de *N. granulata* estaría en equilibrio, lo que es frecuente de observar para las poblaciones de crustáceos (Wenner, 1972). Estos resultados concuerdan con lo observado por Gregati (2005) para Jabaquara en Brasil y Spivak et al. (1994; 1996) para Mar Chitita en Argentina. El análisis mensual mostró que los machos dominan en otoño en tanto que las hembras lo hacen en verano lo que concuerda con lo reportado por Spivak et al. (1996) y difiere de lo observado por Gregati (2005) en donde predominan en otoño. Esto podría deberse a que las hembras se mantienen a resguardo en las cuevas y salen en la estación reproductiva para desovar cuando las condiciones ambientales son favorables (D'Incao et al., 1992).

El período de reclutamiento de la especie se estableció en setiembre y octubre período similar al reportado por Bas et al. (2005) para Argentina y diferente de lo registrado para Brasil por Gregati (2005) que describe la entrada de jóvenes a lo largo de todo el año. La baja frecuencia de juveniles en esta población podría deberse a la migración a áreas cercanas debido a diferentes necesidades durante el ciclo de vida que provocaría la ocurrencia de un habitat diferencial para los jóvenes como se observó para *Aratus pisonii* y *Sesarma rectum*, otros grapsosideos de áreas estuarinas (Gregati, 2005; Gregati & Negreiros-Fransozo, 2009; Mantelatto et al., 1995).

Al comparar la densidad de las diferentes poblaciones estudiadas los datos muestran que la población objeto de estudio se asemeja a las poblaciones de latitudes más próximas tanto al sur como al norte del Río de la Plata (Tabla VII). Al igual que lo reportado por Gregati (2005) los parámetros fisicoquímicos no tienen relación con la densidad por lo que no explicarían el patrón. De acuerdo a Gregati & Negreiros-Fransozo (2009), las diferencias en las densidades estarían influenciadas por el tipo de suelo, competencia y predación.

**Tabla VII.** Estudios sobre densidad de *N. granulata* para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. BR: Brasil- SC: Santa Catarina; RGS: Río Grande del Sur// UY: Uruguay- Mdeo: Montevideo// ARG: Argentina- Bs. As.: Buenos Aires; RN: Río Negro.

Localidad (Latitud)	Densidad máx	Autor (año)
Itacorubí SC-BR 27° 35' S	200 ind/m <sup>2</sup>	Spivak (1997)
Laguna de los Patos RGS-BR 31° 21' S	98 ind/m <sup>2</sup>	D'Incao et al. (1992)
Humedales Sta Lucía Mdeo-UY 34° 51' S	95 ind/m <sup>2</sup>	Presente estudio
Mar Chiquita Bs As- ARG 37° 32' S	96 ind/m <sup>2</sup>	Bortolus & Iribarne (1999)
Bahía San Antonio RN-ARG 40° 46' S	135 ind/m <sup>2</sup>	Bas et al. (2005)

Los machos alcanzaron la madurez sexual a tamaños mayores que las hembras, probablemente como consecuencia de la diferencia de esfuerzo reproductivo entre los sexos (Conde & Díaz, 1989; Hartnoll, 1982; Hartnoll, 1985; Hartnoll, 2006; Hartnoll & Gould, 1988; López-Greco & Rodríguez, 1999; Mantelatto et al., 1995). Esto concuerda con lo observado para las poblaciones brasileras y difiere a lo que sucede en las poblaciones argentinas (Tabla VIII).

Hines (1989) afirma que si bien el tamaño en el que los cangrejos alcanzan su madurez sexual varía con la latitud, son importantes las variaciones a escala local, las cuales pueden responder a las características particulares del hábitat. Las altas temperaturas registradas en verano en los Humedales del Santa Lucía, favorecerían el desarrollo de los ovarios y como resultado la madurez sexual se alcanzaría a tamaños más pequeños (Aoki et al., 2010; Jones & Simons, 1983).

**Tabla VIII.** Tamaño de madurez sexual de *N. granulata* para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. BR: Brasil- RJ: Río de Janeiro; RGS: Río Grande del Sur// UY: Uruguay- Mdeo: Montevideo// ARG: Argentina- Bs. As.: Buenos Aires; RN: Río Negro.

Localidad (Latitud)	Sexo	Tamaño madurez (mm)	Autor (año)
Guapimirim RJ -BR 22° 43' S	Macho Hembra	23,9 19	Costa (2012)
Jabaquara Paraty RJ-BR 23° 13' S	Macho Hembra	19,7 19,2	Gregati (2005)
Laguna de los Patos RGS-BR 31° 21' S	Macho Hembra	18,2 16,8	Barutot et al. (2009)
Humedales Sta Lucía Mdeo-UY 34° 51' S	Macho Hembra	21,1 15,9	Presente estudio
Samborombón Bs As- ARG 36° 18' S	Macho Hembra	16,5 22,7	Lopez-Greco y Rodriguez (1998)
Mar Chiquita Bs As- ARG 37° 32' S	Macho Hembra	17,2 18	Luppi et al. (2004)
Bahía Blanca Bs As- ARG 38° 51' S	Macho Hembra	15 16	Angeletti (2012)
Bahía San Antonio RN-ARG 40° 46' S	Macho Hembra	17	Bas et al. (2005)

Entre los cangrejos brachiuros los principales cambios corporales a lo largo de su desarrollo involucran los quelípedos en los machos y el abdomen en las hembras, ambas estructuras evidencian el dimorfismo sexual de estos organismos y están relacionadas con la madurez sexual (Hartnoll, 1974; Hartnoll, 1982). El abdomen en las hembras tuvo un crecimiento alométrico positivo en jóvenes ( $b=2,27$ ) y adultas ( $b=1,49$ ). La disminución en el nivel de alometría durante la fase adulta, está probablemente

relacionada con el hecho de que al alcanzar la muda de pubertad cualquier crecimiento desproporcionado podría reducir la eficiencia de la cámara de incubación (Hartnoll, 1974). Otra causa de esta disminución podría estar referida con el direccionamiento energético hacia aspectos reproductivos como la producción de huevos (Conde & Díaz, 1989; Hartnoll, 1982; Hartnoll, 2006; Hartnoll & Gould, 1988; López-Greco & Rodríguez, 1999; Mantelatto et al., 1995). El mismo patrón de crecimiento fue descrito por Gregatti (2005) y Costa (2012) para poblaciones brasileras de *N. granulata* y por Silva et al. (2007) para *Sesarma rectum*, grapsóideo de áreas estuariales.

Los quelípedos en ambos sexos, tanto juveniles como adultos, presentaron crecimiento alométrico positivo pero los machos alcanzaron mayores tamaños que las hembras; esto concuerda con lo reportado para poblaciones brasileras (Costa, 2012; Gregatti, 2005; Silva et al., 2007). Según Hartnoll (1974) el mayor tamaño de las pinzas en machos, podría ser una adaptación para el cortejo y la cópula. La reducción del nivel de alometría en la fase adulta, evitaría un crecimiento exagerado que pondría en peligro la ejecución de estos despliegues, que también representan altos costos energéticos para los machos (Hartnoll, 1974; Hartnoll, 2006).

Los machos adultos presentaron mayor peso que los machos juveniles y que las hembras adultas, lo que podría estar relacionado con el gran tamaño que alcanzan los quelípedos una vez que maduran sexualmente. Demicheli (2011) describió el mismo patrón para *Cyrtograpsus angulatus*, otro grápsido estuarino presente en el área, donde para un mismo tamaño de cefalotórax los machos alcanzaron pesos superiores a las hembras.

El período reproductivo es estacional y corresponde a los meses de primavera y verano donde se observa la mayor temperatura, oxígeno disuelto y salinidad del agua. Estas

observaciones coinciden con lo reportado para Argentina pero difiere de lo observado para Brasil (Tabla IX). La interrupción en el periodo reproductivo podría estar relacionada con los meses en los que las variables ambientales serían negativas para la supervivencia de las larvas y juveniles (Cobo & Fransozo, 2000; Mantelatto et al., 1995). La gran diferencia de temperatura entre el invierno y el verano es característica de latitudes altas y causaría un estrés térmico en las poblaciones, lo que podría afectar el proceso reproductivo produciendo menos huevos por puesta en un período reproductivo bien definido o acotado (Bas et al., 2005; Hartnoll & Gould, 1988).

**Tabla IX.** Período reproductivo de *N. granulata* para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. BR: Brasil- RJ: Río de Janeiro; RGS: Río Grande del Sur// UY: Uruguay- Mdeo: Montevideo// ARG: Argentina- Bs. As.: Buenos Aires; RN: Río Negro.

Localidad (Latitud)	Período reproductivo	Autor (año)
Jabaquara Paraty RJ-BR 23° 13' S	Todo el año	Gregati (2005)
Laguna de los Patos RGS-BR 31° 21' S	Todo el año	Barutot et al. (2009)
Humedales Sta Lucía Mdeo-UY 34° 51' S	Octubre a Marzo	Presente estudio
Samborombón Bs As- ARG 36° 18' S	Setiembre a Marzo	Stella et al., 1996
Mar Chiquita Bs As- ARG 37° 32' S	Octubre a Marzo	Spivak et al., 2001
Bahía Blanca Bs As- ARG 38° 51' S	Octubre a Febrero	Angeletti, 2012
Bahía San Antonio RN-ARG 40° 46' S	Octubre a Febrero	Ituarte et al.2006

La fecundidad de *N. granulata* aumentó proporcionalmente al ancho del cefalotórax y del abdomen como lo observado en la mayoría de los Brachyura y lo reportado para esta especie (Angeletti, 2012; Barutot et al., 2009; Gregati, 2005; Hines, 1982). Se observó variación en el número de huevos entre hembras del mismo tamaño, lo que podría deberse a la existencia de múltiples desoves originados de una única cópula y que la capacidad reproductiva disminuiría en cada puesta (Cobo & Fransozo, 2000; Oliveira & Leme, 2004). La fecundidad obtenida en este estudio fue la más baja en comparación con otros trabajos pero se asemeja a valores obtenidos en poblaciones brasileras cercanas (Tabla X). Las diferencias podrían estar relacionadas con la variedad de alimentos disponibles en diferentes sitios así como por las variaciones de temperatura y salinidad registradas que podrían influir en la fecundidad (Barutot et al., 2009; Luppi et al., 1997; Rufino et al., 1994).

**Tabla X.** Fecundidad de *N. granulata* para poblaciones argentinas, brasileras y una uruguaya según latitud. BR: Brasil- RJ: Río de Janeiro; RGS: Río Grande del Sur// UY: Uruguay- Mdeo: Montevideo// ARG: Argentina- Bs. As.: Buenos Aires.

Localidad (Latitud)	Fecundidad	Autor (año)
Jabaquara Paraty RJ-BR 23° 13' S	30028 ± 10861	Gregati (2005)
Laguna de los Patos RGS-BR 31° 21' S	29019 ± 1014	Barutot et al. (2009)
Humedales Sta Lucía Mdeo-UY 34° 51' S	26051 ± 11622	Presente estudio
Samborombón Bs As- ARG 36° 18' S	31371 ± 10217	Cesar et al. 2007
Mar Chiquita Bs As- ARG 37° 32' S	47151 ± 12060	Silva et al. 2009

Los datos obtenidos para los factores fisicoquímicos, concuerdan con lo reportado por Acha & Mianzan (2003), los cuales señalan que el estuario Río de la Plata, y en consecuencia el subestuario del Río Santa Lucía, son especialmente sensibles a la acción del viento. Estos exhiben cierta regularidad estacional: en primavera y en verano dominan los del océano, pero durante el otoño e invierno se advierte un equilibrio entre los marinos y los del continente. Como consecuencia, durante el otoño-invierno se produce un mayor avance de agua dulce, en tanto que durante la primavera-verano ingresan aguas con mayores salinidades. La variación en la salinidad (entre 0,1 a 11,6ppm) fue estacional con valores máximos en primavera-verano como posible resultado de la evaporación producida por las altas temperaturas del agua, por otra parte las bajas concentraciones podrían deberse a la dilución por aportes continentales (Angeletti, 2012; Mantelatto & Fransozo, 1999).

La temperatura del agua presentó variación estacional con valores máximos durante el verano, posiblemente por efecto de una mayor incidencia de radiación solar (Negreiros-Fransozo et al., 1991) y mínimos en invierno. En Humedales del Santa Lucía (34°51´S) hubo una diferencia de 19°C entre estas estaciones en tanto en Bahía de San Antonio (40°46´ S) la diferencia fue de 14,8°C y en Laguna de los Patos (31°21´S) de 10,4°C (Barutot et al., 2009). En base a esta información podríamos sugerir que la alta variación de temperatura a la que está expuesta la población uruguaya se asemeja a la argentina.

El ACP mostró que los factores ambientales estudiados a lo largo del año incidirían de forma diferente en la estructura de la población. Los machos adultos tienen mayor resistencia a las variaciones de los factores ambientales que las hembras adultas y ovigeras. Esto concuerda con lo observado por Spivak et al. (1994) para una población

argentina de la misma especie, donde registra una mayor resistencia de los machos mas grandes a las condiciones adversas de desecación, salinidad y temperatura.

La correlación de las hembras ovígeras con los meses de verano y asociadas a mayores salinidades, temperatura y oxígeno podría responder a la estrategia de concentrar su período de desove, en los meses cuando las condiciones ambientales son adecuadas para el proceso reproductivo, como fue reportado para *Armases rubripes* otro grapsóideo estuarino (Castiglioni et al., 2004). Asimismo, Giménez (2002) y Giménez & Anger (2001) observan que la supervivencia, el crecimiento y la duración del desarrollo de las larvas de *N. granulata*, están condicionadas por la salinidad.

## 5. CONCLUSIONES

El AC máximo para los machos fue de 32,9 mm con un promedio de  $23,4 \pm 5,3$  mm en tanto la talla máxima para las hembras fue de 29,8 mm con un promedio de  $21,1 \pm 4,23$  mm. Si bien los machos alcanzan mayores tamaños que las hembras y esto es compartido con las poblaciones argentinas y brasileras, nuestra población presenta mayores similitudes con Argentina dado que los tamaños máximos son más parecidos así como la diferencia de tamaño entre sexos.

La densidad poblacional anual fue estimada en  $40,1 \pm 17,5$  ind/m<sup>2</sup> con un mínimo en marzo de 5 ind/m<sup>2</sup> y un máximo de 95 ind/m<sup>2</sup> en mayo, y no se relacionó con los parámetros fisicoquímicos del agua. En este caso la densidad máxima se aproxima a valores de regiones más cercanas a Uruguay tanto al norte como al sur del Río de la Plata y difiere de las más lejanas.

La proporción anual de sexos presentó una relación 1:1 propuesta por Fisher, en tanto el análisis mensual mostró desviaciones en febrero y marzo para las hembras y en mayo y junio para los machos. Estos datos concuerdan con lo encontrado para Argentina y difiere de lo reportado para Brasil.

*N. granulata* mostró crecimiento diferencial entre sexos donde las hembras crecen más lento que los machos. Esto fue similar a lo reportado para Brasil pero no se hallaron trabajos de Argentina para esta especie sin embargo, cabe destacar que el patrón descrito en el presente trabajo no difiere de lo que se reporta para la mayoría de los Brachyura.

La talla de madurez morfológica de los machos fue de 21,1 mm y para las hembras fue de 15,9 mm. El rango de tamaños de la 5ta categoría donde se observó la aparición de hembras ovígeras varió de 15 a 17,9 mm de AC. Estos resultados serían intermedios entre las poblaciones argentinas y brasileras.

La fecundidad promedio de la especie fue de  $26.051,1 \pm 11.622,2$  huevos por hembras con un mínimo de 3900 y un máximo de 59000 huevos por hembra. Este parámetro fue el más bajo dentro de su rango de distribución pero se aproxima a las observaciones realizadas en poblaciones brasileras cercanas a nuestra ubicación.

El período reproductivo fue estacional y se extendió de octubre a marzo meses que corresponde a la primavera y verano con un pico en enero. Estos datos concuerdan con lo observado para Argentina y difiere de lo reportado para Brasil donde el período es continuo.

Los factores ambientales estudiados a lo largo del año incidieron de forma diferente en la estructura de la población. Hembras ovígeras y adultas concentran su período de desove en ciertos meses cuando las condiciones ambientales son adecuadas para el proceso reproductivo, en tanto los machos presentan mayor resistencia a las condiciones adversas.

De acuerdo a lo observado en el presente estudio, la población de *N. granulata* de los Humedales del Santa Lucía presenta características propias que se relacionan tanto con las poblaciones argentinas (tallas, reclutamiento, periodo reproductivo, madurez sexual de las hembras) como con las brasileras (madurez sexual de los machos, quelas, fecundidad), pudiendo considerarla como una población transicional, pero afectada por

los factores ambientales propios. Esto concuerda con lo observado por el trabajo de Ituarte et al. (2012), quienes indican que las poblaciones de *N. granulata* podrían haber sido objeto de una expansión demográfica hacia el norte desde el Pleistoceno tardío, existiendo en esta especie, una subdivisión genética entre las poblaciones del sur (Argentina) y del norte (Brasil), pudiendo dividirse en dos grupos distintos, debido a un flujo genético limitado entre las regiones, como consecuencia de los patrones de dispersión de larvas. Las corrientes costeras en las cercanías del Río de la Plata probablemente actúan como una barrera para la dispersión de las especies suministrando características propias a estas poblaciones.

Dado el importante rol que cumple *N. granulata* en Los Humedales del Santa Lucía, los datos obtenidos son fundamentales para conservar la especie. La información generada en este trabajo podrá ser utilizada para promover protocolos de manejo que permitan una adecuada extracción, por ejemplo establecer tallas mínimas de captura y/o evitar la extracción durante el período reproductivo.

## 6. PERSPECTIVAS A FUTURO

De la revisión del presente trabajo surgen varias interrogantes a tener en cuenta en futuras investigaciones sobre *N. granulata*:

Incluir el tipo de sustrato y la vegetación como factores que podrían influenciar el crecimiento de los cangrejos así como la densidad (Angelletti, 2012; Gregati, 2005; Bas et al., 2005).

Identificar los copépodos encontrados en algunas hembras ovígeras y buscar si tienen una relación de parasitismo o simbiosis que pudiera afectar la capacidad reproductiva de la especie.

Considerando que los Humedales del Santa Lucía es un estuario que se ubica en la región metropolitana presentando una fuerte presión antrópica y que *N. granulata* es objeto de extracción para venderse como carnada, sería recomendable estudiar qué nivel de impacto humano presenta la población y sobre cuáles caracteres interfiere.

A partir de la información obtenida en esta tesis se desprende que sería interesante realizar un estudio donde se compare la biología poblacional de *Neohelice granulata* a lo largo de su distribución por la costa uruguaya. Esto podría ayudar a esclarecer si hay más similitudes con las poblaciones brasileras, que las reportadas en este trabajo, a medida que nos acercamos geográficamente a ellas. Inicialmente se podría comenzar por identificar la mayor cantidad de localidades donde está presente la especie.

Realizar trabajos experimentales de laboratorio para hallar la cantidad de veces que mudan, los años que vive la especie, entre otros, para la población de Humedales del Santa Lucía.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

**Acha, E. & Mianzan, H. 2003.** El estuario del Plata: donde el río se encuentra con el mar. *Ciencia Hoy*, 73(13): 10-20.

**Ahyong, T.; Lowry, K.; Alonso, M.; Bamber, R.; Boxshall, G.; Castro, P.; Gerken, S.; Karaman, G.; Goy, J.; Jones, D.; Meland, K.; Rogers, D. & Svavarsson, J. 2011.** Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. En: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148: 1-237.

**Angeletti, S. 2012.** Composición y estructura poblacional de *Neohelice granulata* (Varunidae) en una planicie de marea del estuario de Bahía Blanca (Villa del Mar). Tesis de grado. Universidad Nacional del Sur. Argentina.

**Aoki, M.; Watanabe, Y.; Imai, H.; Kamada, M. & Wada, K. 2010.** Interpopulation variations in life history traits in the fiddler crab *Uca arcuata*. *Journal of Crustacean Biology*, 30(4): 607-614.

**Barcelos, D.; Castiglioni, D.; Barutot, R. & Santos, S. 2007.** Crescimento de *Chasmagnathus granulatus* (Crustacea, Decapoda, Varunidae) na Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, 97(3):263-267.

**Barutot, R.; D'Incao, F. & Fonseca, D. 2009.** Reproductive biology of *Neohelice granulata* (Decapoda: Varunidae) in two salt marshes of estuarine region of the Lagoa dos Patos Lagoon, southern Brazil. *Journal of the Marine Biol. Association of the UK*. 89 (4): 769-774.

**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. *Hidrobiología*, 537: 217-228.

**Bliss, D. 1968.** Transition from water to land in decapod crustaceans. *American Zoologist*, Oxford, 8 (3): 355-392.

**Bortolus, A. & Iribarne, O., 1999.** Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on a *Spartina* salt marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178, 78-88.

**Boschi, E. 2000.** Species of decapod crustaceans and their distribution in the american marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, Argentina. 13: 7-136.

**Boschi, E. 2009.** Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino. Crustáceos estomatópodos y decápodos del Mar Argentino. Disponible en: [http://atlas.ambiente.gov.ar/tematicas/mt\\_02/pdfs/CR\\_Chasmagnathus\\_granulatus.pdf](http://atlas.ambiente.gov.ar/tematicas/mt_02/pdfs/CR_Chasmagnathus_granulatus.pdf). Acceso 30/03/2009.

**Boschi, E.; Fischbach, C. & Iorio, M. 1992.** Catálogo ilustrado de los Crustáceos Estomatópodos y Decápodos Marinos de Argentina. Frente Marítimo 10:7-94.

**Botto, F. & Iribarne, O., 1999.** The effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on the benthic community of a SWAtlantic coastal lagoon. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 241, 263-284.

**Botto, F. & Iribarne, O., 2000.** Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulatus* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. Estuar. Coast. Shelf Sci. 51, 141- 151.

**Buckup, L. & Bond- Buckup, G. 1999.** Os Crustáceos do Rio Grande do Sul. Universidade UFRGS. Porto Alegre, Brasil. 503pp.

**Castiglioni, D.; Santos, S.; Reigada, A. & Negreiros-Fransozo, M. 2004.** Reproductive ecology of *Armases rubripes* (Sesamidae) from mangroves of southeastern Brazil. Nauplius, 12(2): 109-117.

**César, II. & Armendáriz, L. 2007.** Secondary production of *Chasmagnathus granulatus* (Crustacea; Decapoda) in a Ramsar site from Argentina. Braz. J. Biol., 67(2): 235-241.

**César, II.; Armendáriz, L. & Becerra, R. 2007.** Fecundity of *Uca uruguayensis* and *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) from the "Refugio de Vida Silvestre" Bahía Samborombón, Argentina. Braz. J. Biol. 67 (4): 749- 753.

**Cobo, V. & Fransozo, A. 2000.** Fecundity and reproduction period of the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Brachyura, Grapsidae), Sao Paulo state, Brazil. p. 527-534. En: J. C. Vaupel Von Klein & F. R. Schram (Eds.) The Biodiversity crisis and Crustacea. Rotterdam, Crustacean Issues, 12, 848pp.

**Conde, J. & Díaz, H. 1989.** the mangrove crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. Estuar. Coast. Shelf Sci., 28:639-650.

**Costa, T. 2012.** Ecología de caranguejos Braquiuros em dois estuários sobre forte influência antrópica na costa do Estado do Rio de Janeiro. Tesis doctoral. Universidad Federal Fluminense. Brasil.

**Daniel, W. W. 1993.** Bioestadística: Bases para el análisis de las ciencias de la salud. Georgia State University. Limusa Noriega Editores, Mexico.

**D`Incao, F.; Ruffino, M.; Da Silva, K. & Da Costa, A. 1990.** Habito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na barra do Rio Grande, RS (Decapoda: Grapsidae). Atlântica, 12(2): 85-93.

**D`Incao, F.; Ruffino, M.; Da Silva, K. & Da Costa, A. 1992.** Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. J. Exp. Marine Biology and Ecology, 161 (2): 179-188.

- D'Incao, F.; Ruffino, M.; Da Silva, K.; Da Costa, A. & Cunha, L. 1993.** Crescimento de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851, em um marisma do estuario da Lagoa Dos Patos, RS (Decapoda: Grapsidae). Rev. Brasil. Biol., 53(4): 637-643.
- Defeo, O.; Horta, S.; Carranza, A.; Lercari, D.; de Álava, A.; Gómez, J.; Martínez, G.; Lozoya, JP. & Celentano, E. 2009.** Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Áreas Marinas Protegidas de Uruguay. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, 122pp.
- Dei-Cas, E.; Copes, Z.; Mañé-Garzón, F. & Holcman-Spector, B. 1975.** Estudio sobre la Biología del Cangrejo de Estuario *Chasmagnathus granulata*, Dana, 1851. Proteinograma Electroforético de *Chasmagnathus granulata*, Dana, 1851. Rev. Biol. Del Uruguay, Vol. III, Nº 1: 43-51.
- Demicheli, A. 2011.** Morfometría y estructura poblacional de *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura, Varunidae) en un reservorio de agua conectado con la bahía de Montevideo. Tesis de grado. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Uruguay.
- Escapa, M.; Perillo, G. & Iribarne, O. 2008.** Sediment dynamics modulated by burrowing crab activities in contrasting SW Atlantic intertidal habitats. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 3 (80): 365-373.
- Fanjul, E.; Grela, M. Canepuccia, A. & Iribarne, O. 2008.** The Southwest Atlantic intertidal crab *Neohelice granulata* modifies nutrient loads of phreatic waters entering coastal area. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2 (70): 300-306.
- Fernandes Takano, B. 2008.** Crescimento relativo de *Aegla castro* Schmitt, 1942 (CRUSTACEA, ANOMURA, AEGLIDAE). Tesis de Maestría, Instituto de Biociências, Botucatu. Universidade Estadual Paulista.
- Ferreira, S.; Sousa, R.; Delgado, J.; Carvalho, D. & Chada, T. 2008.** Weight-length relationships for demersal fish species caught off the Madeira archipelago (eastern-central Atlantic). J. Appl. Ichthyol., 24: 93-95.
- 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. Marine Biology and Ecology, 270: 93-110.
- 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. Marine Biology and Ecology, 260: 241-257.
- Gnazzo, G.; Mañé-Garzón, F. & Leymonié, J. 1978.** Estudio sobre la Biología del Cangrejo de Estuario *Chasmagnathus granulata*, Dana, 1851. Ionograma Normal en Poblaciones de diferente salinidad. Rev. Biol. Del Uruguay, Vol. VI, Nº 1: 5-17.
- Gregati, R. 2005.** Ecologia do caranguejo escavador *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsoidea) numa área de manguezal no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. USP, Botucatu. 95pp.

**Gregati, R. & Negreiros-Fransozo, M. 2007.** Relative growth and morphological sexual maturity of *Chasmagnathus granulatus* (Crustacea, Varunidae) from mangrove area in southeastern Brazilian coast. *Iheringia, Sér. Zool.* 97 (3): 268-272.

**Gregati, R. & Negreiros-Fransozo, M. 2009.** Population biology of the burrowing crab *Neohelice granulata* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) from a tropical mangrove in Brazil. *Zoologia*, 26 (1): 32-37.

**Hammer, O.; Harper, D & Ryan, P. 2001. Past.** Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica* 4(1): 9pp.

**Hartnoll, R. 1974.** Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 27 (2): 131-136.

**Hartnoll, R. 1982.** Growth. In: *The Biology of Crustacea*, Vol 2, Ed. Dorothy Bliss, Academic Press, New York and London, pag. 111-196.

**Hartnoll, R. 1985.** Growth, sexual maturity and reproductive output. Pp. 101-128. *in* A. M. Wenner, ed. *Crustacean Growth: Factors in Adult Growth*. Crustacean Issues 3 A. A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands.

**Hartnoll, R. G. 2006.** Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia*, 557: 31-40.

**Hartnoll, R. G. & Gould, P. 1988.** Brachyuran life history strategies and the optimization of egg production. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 59: 1-9.

**Hines, A. 1982.** Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69: 356-368.

**Hines, A. H. 1989.** Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of marine Science*, 45(2):356-368.

**Huxley, J. S. 1950.** Relative growth and form transformation. *Proceedings of Royal Society of London* 137:465-469.

**Intendencia Municipal de Montevideo. 2009.** Disponible en: <http://www.montevideo.gub.uy/ambiente/humedales.htm>. Acceso 2/02/2009.

**Iribarne, O. 1999.** Procesos Ecológicos en Cangrejales del Atlántico Sudoccidental. Resúmenes del IV Taller sobre cangrejos y cangrejales, I Jornadas Argentinas de Carcinología. Buenos Aires, Argentina.

**Iribarne, O.; Bortolus, A. & F., 1997.** Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155, 132- 145.

**Ituarte, R.; Bas, C.; Luppi, T. & Spivak, E. 2006.** Interpopulational differences in the female reproductive cycle of southwestern Atlantic estuarine crab *Chasmagnathus*

*granulatus* Dana, 1851 (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae). *Scientia Marina*, 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 and Coasts*, 35:1249–1260.

**Jones, M. & Simons, M. 1983.** Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab *Helice crassa* (Grapsidae). *Bulletin of Marine Science*, 33(3): 656-670.

**Lopez-Greco, L. S. & Rodríguez, E. 1998a.** 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. *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress*, 1: 675-689.

**Lopez-Greco, L. S. & Rodríguez, E. 1998b.** Somatic growth in juveniles of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* (Brachyura, Grapsidae), under laboratory conditions. *Invest. Mar.*, 26:127-135

**Lopez-Greco, L. S. & Rodríguez, E. 1999.** Annual reproduction and growth of adult crabs *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae). *Cahiers de Biologie Marine*, 40:155-164.

**Luppi, T.; Bas, C.; Spivak, E. & Anger, K. 1997.** Fecundity of two grapsid crab species in the Laguna Mar Chiquita, Argentina. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 45(2): 149-166.

**Luppi, T.; Spivak, E.; Bas, 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.

**Manly, B. 1994.** *Multivariate Statistical Methods: A primer*. Ed. Chappman & Hall, London. 215pp.

**Mantelatto, F. & Franzoso, A. 1999.** Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, Northern coast of Sao Paulo state, Brazil. *Re. Brasil. Biol.*, 59(1): 23-31.

**Mantelatto, F.; Franzoso, A. & Negreiros-Franzoso, M. L. 1995.** Population structure of *Hepatus podibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 43 (1-3): 265-270.

**Mañé-Garzón, F.; Dei-Cas, E.; Holcman-Spector, B. & Leymonie, J. 1974.** Estudio sobre la biología del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (I). Osmorregulación frente a cambios de salinidad. *Physis (Sección A)* 33:163-171.

**Martin, J. & Davis, G. 2001.** *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series N° 39. 132pp.

**Melo, G. A. 1996.** Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. San Pablo. 604pp.

**Menone, M.; Miglioranza, K.; Iribarne, O.; Aizpún de Moreno, J. & Moreno, V. 2004.** The role of burrowing beds and burrows of the SW Atlantic intertidal crab *Chasmagnathus granulata* in trapping organochlorine pesticides. Marine Pollution Bulletin, 48: 240-247.

**Negreiros-Franzoso, M.; Fransozo, A.; Pinheiro, M.; Mantelatto, F. & Santos, Sandro. 1991.** Caracterização física e química da Enseada da Fortaleza, Ubatuba, SP. Revista Brasileira de Geociências, 21(2): 114-120.

**Oliveira, C. & Leme, M. 2004.** Desenvolvimento embrionário e fecundidade do caranguejo *Armases rubripes* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) em uma região estuarina de Ubatuba-SP. Rev. Biocien., 10 (3): 129-137.

**Oosterbaan, R. J. 2005.** SegReg. Statistical program for segmented regressions.

**Pla, L. 1986.** Análisis Multivariado: Método de Componentes Principales. Ed. OEA, Washington DC. 94pp.

**PNUD. 2007.** Material Complementario del Informe Mundial sobre Desarrollo Humano. Uruguay: El Cambio climático aquí y ahora. PNUD Uruguay. 36 pp.

**Prieto, A.; Ruiz, L. & Montes, A. 2004.** Abundancia y morfometría de una población de *Uca rapax rapax* (Brachiura: Ocypodidae) en la Laguna de Bocaripo, Estado Sucre, Venezuela. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, 38: 81-93.

**Rathbun, M. J. 1918.** The Grapsoid crabs of América. Bulletin of the United States National Museum, Smithsonian, Nº 97. 818pp.

**Rufino, M.; Telles, M. & D`Incao, F. 1994.** Reproductive aspects of *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) in the Patos Lagoon Estuary. Brazil. Nauplius, 2:43-52.

**Sakai, K.; Turkay, M. & Yang, SL. 2006.** Revision of the Helice/Chasmagnathus complex (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 565: 1-76.

**Santana, W. & Benetti, A. 2012.** Molecular Phylogeny of Grapsoid and Allied Crabs (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea) Revisited using direct character optimization. Libro de resúmenes del XXIX Congresso Brasileiro de Zoologia. Salvador, Brasil.

**Scarabino, F. 2006.** Faunística y taxonomía de invertebrados bentónicos marinos y estuarinos de la costa Uruguaya. En: Bases para el estudio y el manejo de la costa uruguaya. Eds. Menafra R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F.; D Conde. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo. 668pp.

**Schubart, C.; Cuesta, J.; Diesel, R. & Felders, D. 2000.** Molecular Phylogeny, Taxonomy, and Evolution of Nonmarine lineales within the American Grapsoid Crabs (Ceustacea: Brachyura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(2): 179-190.

**Schubart, C.; Cannocini, S.; Vanini, M. & Fratini, S. 2006.** Molecular phylogeny of grapsoid crabs (Decapoda, Brachyura) and allies based on two mitochondrial genes and a proposal for refraining from current superfamily classification. *Journal compilation*, Blackwell Verlag, Berlin.

**Silva, S.; Hirose, G. & Negreiros-Franzoso, M. L. 2007.** Population dynamic of *Sesarma rectum* (Crustacea, Brachyura, Sesarmidae) from a muddy flat under human impact, Paraty, Rio de Janeiro, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 97(2): 207-214.

**Silva, P.; Luppi, T.; Spivak, E. & Anger, K. 2009.** Reproductive traits of an estuarine crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae), in two contrasting habitats. *Scientia Marina*, 73(1): 117-127.

**Sokal R. & Rohlf, R. 1979.** *Biometria: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid, H. Blume Ediciones. 832pp.

**Spivak, E. 1997.** Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Invest. Mar. Valparaíso*, 25: 105-120.

**Spivak, E.; Anger, K.; Luppi T.; Bas, C. & Ismael, D. 1994.** Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresunters*, 48: 59-78.

**Spivak, E.; Anger, K.; Bas, C.; Luppi, T. & Ismael, D. 1996.** Size structure, sex ratio, and breeding season in two intertidal Grapsid crab species from Mar Chiquita Lagoon, Argentina. *Nerítica*, 10: 7-26.

**Spivak, E.; Luppi T. & Bas, C. 2001.** Cangrejos y Camarones: las relaciones organismo-ambiente en las distintas fases del ciclo de vida. En: Iribarne, O. 2001. *Reserva de Biósfera mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina. 332pp.

**Stella, V.; López, L. & Rodríguez, E. 1996.** Fecundity and brood biomass investment in the estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). *Crustaceana* 69(3): 306-312.

**Wenner, A. 1972.** Sex ratio as function of size in marine Crustacea. *American Naturalist*, 106: 321-335.

**World Register of Marine Species (WoRMS) 2013.** Disponible en: <http://www.marinespecies.org/>. Acceso: 3/09/2013.

**Zar, J. H. 1996.** *Biostatistical analysis*. 3o ed. Prentice Hall Ed.

**Zolessi, L. & Philippi, M. 1995.** *Lista Sistemática de Decapoda del Uruguay* (Arthropoda: Crustacea). *Com. Zool. Mus. His. Nat. Montevideo*, 12 (183): 1-23.