

**LA COEXISTENCIA DE DOS ESPECIES DE
CANGREJOS EN EL ECOSISTEMA DEL CANGREJAL:
ESTUDIO COMPARATIVO DEL
ASENTAMIENTO Y EL RECLUTAMIENTO.**

Tesista: Lic. Tomás A. Luppi.

Director: Dr. Klaus Anger.

Codirector: Dr. Eduardo Spivak.

Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas.

Esta Tesis se realizó en el Laboratorio de Invertebrados,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad Nacional de Mar del Plata.

1999

Descripción de la Tesis.....	II
Resumen.....	III
1-Introducción.....	1
Marco conceptual.....	2
Los cangrejos estuariales. Un ciclo de vida complejo.....	7
Especies en estudio.....	9
Objetivos.....	11
2-Area de estudio y métodos.....	13
Area de estudio.....	14
Métodos de estudios.....	16
3- Crecimiento en el laboratorio.....	20
4- Crecimiento en el campo.....	33
5- Patrones de reclutamiento.....	48
6- Canibalismo y predación.....	66
7- Conclusiones.....	84
8- Bibliografía.....	88

Agradecimientos

Descripción de esta Tesis

Mediante esta descripción se explica como está organizada esta Tesis, cual es su lógica de lectura y que información teórica y empírica se incluye en cada capítulo.

El resumen presenta una breve síntesis del problema planteado, los objetivos y resultados y conclusiones más importantes.

El capítulo 1, denominado Introducción, consta de 3 partes. En la primera, "Marco conceptual" se presenta el problema teórico en que se enmarca la Tesis. En forma concisa se explica que es el reclutamiento y el estado actual del conocimiento y discusión sobre el mismo. En la segunda parte "Los cangrejos estuariales. Un ciclo de vida complejo.", se explica como es el ciclo de vida de los animales bentónicos marinos, se presentan las especies en estudio, su ubicación taxonómica, su distribución, su importancia en el hábitat estudiado y sus ciclos de vida, con mención de la información existente de cada parte del mismo. En la última parte de este capítulo se explicitan los objetivos generales y particulares de esta Tesis.

En el Capítulo 2 se hace una breve descripción del área de estudio, se explica que tipo de metodología se empleó en general y se menciona la específica de cada capítulo.

Los cuatro capítulos siguientes forman los resultados de la Tesis. Los mismos son unidades autónomas y están escritos con el formato de un trabajo científico. El capítulo 3 presenta los resultados sobre crecimiento en laboratorio, el 4 los resultados sobre crecimiento en el campo, el 5 los resultados sobre patrones de reclutamiento y el 6 los resultados sobre predación y canibalismo.

En el capítulo 7 se exponen las conclusiones de esta Tesis y se hace hincapié en los resultados más importantes. Además se expone cuales serían las investigaciones futuras necesarias para completar el conocimiento, de algunos aspectos de los ciclos de vida de estos cangrejos y para resolver algunas de las propuestas que surgen de esta Tesis.

Resumen

Chasmagnathus granulata y *Cyrtograpsus angulatus* son dos especies de cangrejos grápsidos que habitan la laguna Mar Chiquita (ubicada entre los 37° 32' S y los 57° 19' y 57° 26' O) y se las considera especies clave en este ambiente y en otros estuarios y lagunas costeras del Atlántico Sudoccidental. El conocimiento de su biología se concentra sobre los adultos, es menor sobre los estadios larvales y mínimo sobre los primeros estadios de cangrejo. Desde fines de 1993 y hasta 1998 se realizaron estudios para elucidar distintos aspectos de la ecología de ambas especies desde el asentamiento de las megalopas hasta los primeros estadios juveniles.

El objetivo principal fué conocer los patrones de reclutamiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en la laguna Mar Chiquita, e investigar las causas de dichos patrones.

Para poder desarrollar este objetivo, primero se debieron realizar algunos estudios de la biología básica de las dos especies, que hasta el momento eran desconocidos. Para la interpretación de los patrones de reclutamiento fué fundamental conocer cuánto crecen en tamaño y cuánto tiempo tardan en crecer los reclutas. Para esto se describió el crecimiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en laboratorio, bajo condiciones controladas de luz, temperatura, alimentación y calidad de agua, y se evaluaron las diferencias en el crecimiento relativo de los sexos entre estadios. Además se estimó el crecimiento en el campo mediante muestreos periódicos y experimentos de clausura, y se lo comparó con el crecimiento en condiciones de laboratorio.

Los resultados sobre crecimiento fueron fundamentales para interpretar los patrones de reclutamiento, ya que permitieron establecer límites y grupos de tallas, tiempos de desarrollo y variaciones de los mismos.

Los patrones de reclutamiento se interpretaron a través de muestreos periódicos de los primeros estadios juveniles en los microhábitat específicos, en base a antecedentes sobre la distribución, crecimiento y biología reproductiva de las especies y mediante distintos experimentos de laboratorio

sobre selección de sustratos por megalopas y cangrejos, comportamiento gregario de los reclutas y canibalismo entre reclutas y juveniles.

Por otra parte, se profundizaron los estudios de predación y canibalismo por parte de juveniles y adultos sobre reclutas. En particular se investigó, cuál es la intensidad del canibalismo intra e intercohorte y el efecto del refugio sobre la misma, cómo afectan el tamaño y sexo del predador las interacciones con los reclutas y cómo afecta el nivel de ayuno de los predadores y la presencia de alimentos alternativos la mortalidad de reclutas.

Los juveniles de las dos especies se diferencian desde el primer estadio de cangrejo; los de *Cyrtograpsus angulatus* son de mayor tamaño y crecen más rápido. De acuerdo a la medida corporal considerada, la diferenciación sexual externa comienza en distintos estadios de cangrejo.

Hubo diferencias en el crecimiento de reclutas y juveniles de cangrejos entre el laboratorio y el campo, que no fueron en igual sentido en las dos especies. Estas diferencias se pueden deber no solo a efectos de la cría en laboratorio, sino también a las condiciones ambientales muy dinámicas, tanto en sentido temporal como espacial, que tiene la laguna Mar Chiquita.

Los patrones de reclutamiento fueron similares en las dos especies y se repitieron anualmente. En *Chasmagnathus granulata* el reclutamiento fué más episódico y con picos de gran magnitud, en tanto que en *Cyrtograpsus angulatus* fué más continuo.. En las dos especies los factores post-asentamiento fueron los que tuvieron mayor peso en la determinación de los patrones de reclutamiento y por lo tanto ambas mostraron un reclutamiento regulado. La predación y el canibalismo intercohorte se proponen como los principales mecanismos reguladores que explican la mortalidad de reclutas posterior al asentamiento. Sin embargo, el grado de regulación fué más intenso en *C. angulatus* que en *Ch. granulata*.

Los juveniles y adultos de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* predaron intra e interespecificamente sobre reclutas, con una magnitud que dependió de la presencia de refugio y de otros alimentos, del tamaño y estado alimentario del predador y de la interacción con predadores de distinto tamaño.

Capítulo 1

Introducción

Marco conceptual.....	2
Los cangrejos estuariales. Un ciclo de vida complejo.....	7
Especies en estudio.....	9
Objetivos.....	11

Marco conceptual

Una de las cuestiones centrales que intenta responder la Ecología desde sus comienzos es que mecanismos físicos y biológicos regulan la distribución y abundancia de los organismos. Es decir: por qué unas especies son raras y otras frecuentes?, por qué una especie tiene poblaciones de bajas densidades en algunas localidades y poblaciones de altas densidades en otras? y cuáles son las causas de las fluctuaciones de abundancia de una especie? Para obtener respuestas completas a estas preguntas, aunque sea sólo para una sola especie en una sola localidad, necesitaríamos conocer las condiciones fisicoquímicas, el nivel de recursos disponibles, el ciclo vital del organismo, la influencia de los competidores, los predadores, los parásitos, etc., así como comprender el modo en que todos estos factores influyen sobre las tasas de natalidad, mortalidad y migración de la población (Begon et al. 1987).

Historicamente, la teoría ecológica de poblaciones y comunidades estuvo centrada en animales con ciclos de vida simples en donde los juveniles nacen y se desarrollan en el mismo hábitat que los adultos. Si bien esto es cierto para mamíferos, aves, muchos reptiles y también plantas, la mayoría de los animales, especialmente los marinos, poseen ciclos de vida complejos con dos o más fases (Roughgarden et al. 1988). Para este tipo de animales el conocimiento de los procesos bióticos y físicos que regulan su abundancia es alcanzado por la integración de la dinámica de las distintas fases del ciclo de vida (Gaines & Roughgarden, 1985; Underwood & Fairweather, 1989; Bertness et al. 1992). Esta integración se vuelve fundamental para el caso de las especies marinas bentónicas, muchas de las cuales han desarrollado estrategias reproductivas meroplanctónicas. Las larvas permanecen por semanas o meses en la columna de agua, muchas veces muy alejadas del habitat adulto original y del habitat de asentamiento futuro. La existencia de una fase larval de dispersión es característica de las poblaciones marinas abiertas, en las cuales existe un desacople evidente entre la reproducción local y el reclutamiento local (Caley et al. 1996).

Uno de los puntos cruciales en la dinámica de las poblaciones abiertas de especies marinas bentónicas es el reclutamiento. El reclutamiento, en su

sentido más amplio, se define como la adición de nuevos individuos a la población por reproducción o inmigración y se puede medir en cualquier momento del ciclo de vida, en general en un punto crítico tal como después del asentamiento larval, en el momento de la madurez o al alcanzar el tamaño cosechable. Si bien los estudios del reclutamiento en poblaciones marinas tienen larga data, a partir de los años '80 tienen un gran desarrollo empírico y teórico que condujo a reconocer el papel del reclutamiento en el control y manejo de poblaciones explotadas. Este desarrollo se debió, según Caley et al. (1996), a dos hechos:

- 1- la mayoría de las poblaciones marinas son abiertas, y
- 2- las especies marinas están frecuentemente organizadas en comunidades en no equilibrio, cuya estructura y dinámica dependen de la interacción de un conjunto de procesos bióticos y abióticos que afectan tanto el reclutamiento como la supervivencia posterior al reclutamiento.

El mismo autor propone una definición de reclutamiento más restrictiva para poblaciones marinas abiertas: el reclutamiento es la adición de individuos a una población local por asentamiento de la fase larval pelágica y su transformación a la fase de los primeros estadios juveniles bentónicos.

A pesar, o como consecuencia, de la aparición de las revisiones y trabajos mencionados anteriormente, falta un acuerdo o consenso sobre los factores y procesos que condicionan al reclutamiento. Un tema recurrente en este sentido es si el reclutamiento es limitado o regulado.

Si existe una relación significativa entre el asentamiento larval y el reclutamiento en algún estadio de vida subsecuente, se está en presencia de un reclutamiento limitado. Una de sus características principales es la independencia de la densidad en las relaciones intra e interespecíficas, especialmente en la mortalidad de larvas, postlarvas o juveniles (Doherty & Williams, 1988; Mapstone & Fowler, 1988; Doherty, 1994). Las variaciones en el reclutamiento no serán consecuencia de procesos intrínsecos al mismo, sino de procesos previos y propios del asentamiento como la provisión de larvas o postlarvas en la columna de agua y la selección activa de un hábitat de asentamiento por parte de las mismas.

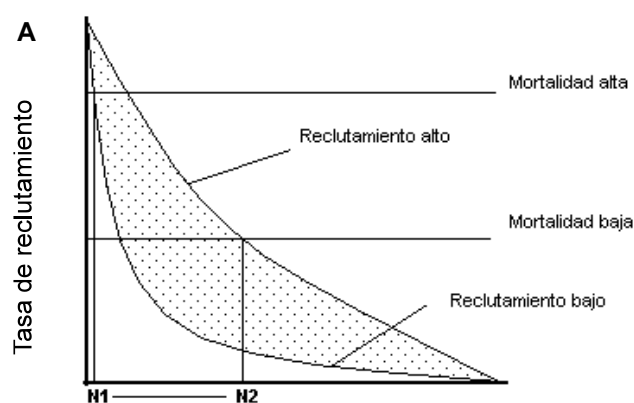
En contraste, el reclutamiento regulado se pone en evidencia por la falta de concordancia entre los niveles iniciales de asentamiento y la estructura de edades de los reclutas, y es resultado del efecto de interacciones posteriores al asentamiento, tales como competencia y predación intra e interespecífica denso-dependientes (Conell, 1985). Ambos tipos de procesos (pre y post-asentamiento) pueden estar involucrados en la explicación de las variaciones de reclutamiento y el consenso es que no es un único proceso el que opera en todas las situaciones de una especie (Bertness et al. 1992; Egglestone & Armstrong, 1995; Caley et al. 1996).

Otra fuente de desacuerdo o de dificultad en la comparación de trabajos y en la realización de síntesis es la falta de uniformidad sobre el momento en que se mide el reclutamiento. De hecho, la evaluación de la importancia de los factores pre y post-asentamiento, y de si estos actúan de forma dependiente o independiente de la densidad, variará dependiendo en que momento se mida el reclutamiento. Por ejemplo, si en una población con una mortalidad post-asentamiento muy alta, pero localizada inmediatamente después del mismo, se mide el reclutamiento con posterioridad habrá una subestimación de tal mortalidad. Por el contrario si sólo se lo mide en el momento del asentamiento, se tendrá una sobrestimación del efecto de la mortalidad.

Un problema intrínseco de prácticamente todos los trabajos empíricos es la imposibilidad de realizar registros continuos de asentamiento y reclutamiento. Éstos se estiman a partir de muestreos periódicos, muchos de ellos realizados tiempo después de producido el asentamiento (Keough & Downes, 1982; Bertness et al. 1992). Este problema metodológico agrega más confusión en la propia interpretación de los datos y en la comparación con otros trabajos.

Caley et al. (1996) representaron gráficamente las distintas situaciones planteadas anteriormente. La figura 1.1A representa una población con reclutamiento limitado, es decir con ausencia de mortalidad denso-dependiente. Cómo se trasladan los picos de reclutamiento a las fases juveniles y adultas será resultado de la magnitud de la mortalidad. Si la mortalidad es alta, las grandes fluctuaciones de reclutamiento se trasladarán como más pequeñas a las fases subsiguientes. En cambio si la mortalidad es baja las fluctuaciones en el reclutamiento se verán reflejadas sin atenuantes en las poblaciones juveniles

y adultas. Cuando la mortalidad denso-independiente es variable, la relación entre reclutamiento y numeros poblacionales subsiguientes se vuelve confusa y difícil de interpretar. La relación entre el reclutamiento y la estructura de tallas de la población desaparece cuando la mortalidad es denso-dependiente. Pero si la mortalidad es moderada pueden haber casos en los que la señal de reclutamiento persista a lo largo de la estructura de tallas (Fig. 1.1B). Por ejemplo, la mortalidad denso-dependiente puede ser suficiente para que, si la tasa de reclutamiento de una población aumenta al doble, resulte en un aumento de solo el 10 % en la población adulta. En consecuencia la población local es resultado tanto de reclutamiento limitado como regulado. Esta situación es probablemente la más común en invertebrados marinos. Cuando la mortalidad denso-dependiente es muy alta, llega a eliminarse cualquier efecto de pulsos de reclutamiento por sobre cierta densidad límite (Fig. 1.1C). Otra hipótesis surge en el caso de especies en que los reclutas y juveniles utilizan refugios. Butler et al. (1997) proponen que si la densidad de reclutas está por debajo o por sobre la capacidad de carga del refugio, el reclutamiento es limitado o regulado respectivamente.



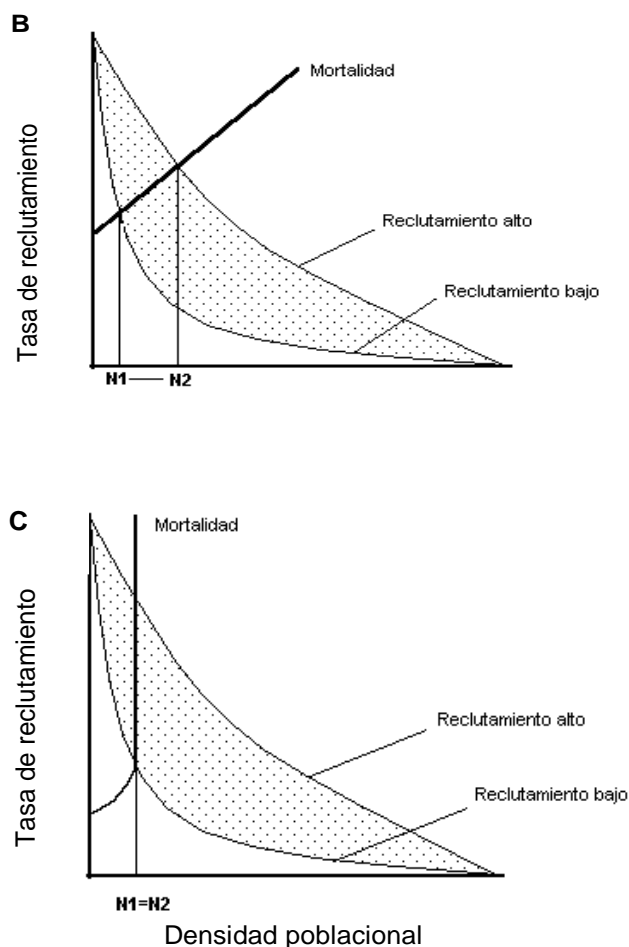


Fig. 1.1. Un modelo gráfico de la regulación de una población local en un sistema abierto. Se ilustran tres situaciones: En (A), la mortalidad es denso-independiente, y la población local esta regulada solamente por el reclutamiento. El tamaño poblacional fluctuará en respuesta a los cambios en la mortalidad o el reclutamiento, entre un mínimo, N_1 (bajo reclutamiento, alta mortalidad) y un máximo, N_2 (alto reclutamiento, baja mortalidad). En (B) la mortalidad es debilmente denso-dependiente, la cual puede reducir los picos de mortalidad importantes, pero el tamaño poblacional aún sigue reflejando las variaciones en el reclutamiento. Por último, en (C), la mortalidad es fuertemente denso-dependiente y es el único caso en donde el tamaño poblacional no reflejará las fluctuaciones en el reclutamiento.

Los cangrejos estuariales. Un ciclo de vida complejo

Los crustáceos decápodos bentónicos poseen ciclos de vida complejos que incluyen varios estadios y que se pueden dividir en varias fases ecológicas. Se debe distinguir entre fase y estadio ya que muchas transiciones ecológicas no se corresponden con cambios de estadio del ciclo de vida. El término estadio se reserva para cada una de las etapas ontogenéticas separadas por mudas (larvas, juveniles, adultos) (aunque la literatura inglesa diferencia entre *larval stages* y *crab instars*), pero también se utiliza para describir los cambios que

ocurren durante un ciclo de muda (estadios A, B, C, D₀₋₃ y ecdisis, Drach & Tchernigovtzeff, 1967). Existe una terminología variada para referirse a los estadios larvales de los crustáceos decápodo. En particular los cangrejos (Brachyura) poseen generalmente varias zoeas y una megalopa, la cual se considera el último estadio larval (Williamson, 1982) o un estadio postlarval (Felder et al. 1985).

La primer fase ecológica es la fase pelágica, incluye los estadios larvales y termina con el asentamiento, tiempo antes de la muda de metamorfosis a megalopa o al primer estadio juvenil. Una vez establecidos en el bentos comienza la fase bentónica inicial o temprana. Esta fase frecuentemente es crítica y con restricciones de hábitat muy marcadas. El límite entre esta fase y la siguiente, adolescente, es difuso y difícil de establecer, e incluso puede faltar. Se pueden utilizar tanto criterios morfológicos como comportamentales, tales como el comienzo de diferenciación sexual o el abandono de determinado hábitat específico de los primeros estadios bentónicos. La última fase, reproductiva, limita con la juvenil o adolescente cuando los individuos alcanzan la madurez sexual y se pone en evidencia por cambios comportamentales, ecológicos y de crecimiento alométrico (Fig. 1.2).

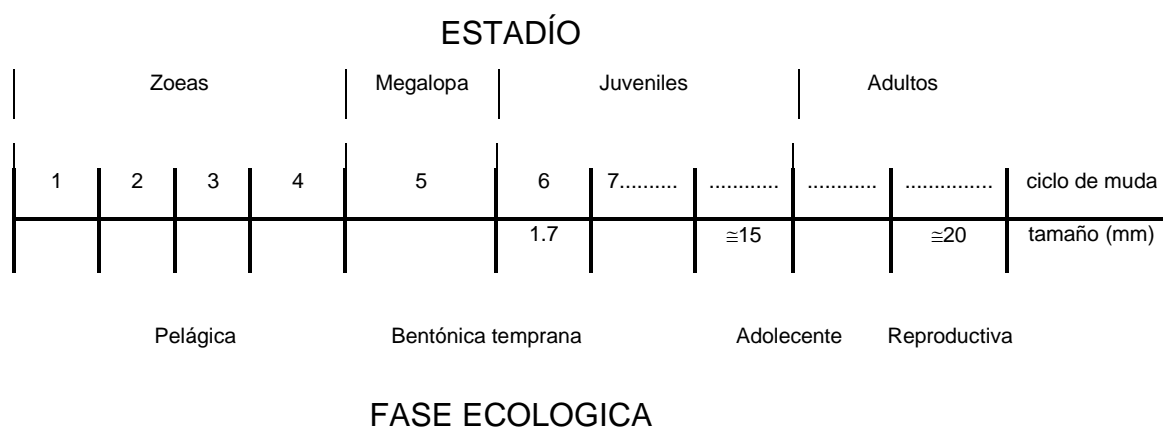


Fig. 1.2. Comparación entre estadíos, tallas y fases ecológicas de un crustáceo bentónico. Como ejemplo se representan datos del cangrejo estuarial *Chasmagnathus granulata* (modificado de Cobb & Whale, 1994).

Muchos cangrejos estuariales siguen aproximadamente este modelo de ciclo de vida, pero con algunas particularidades. La fase pelágica se inicia en el estuario con la eclosión del primer estadío larval (Zoea 1, 1 en Fig. 1.3). Posteriormente las zoeas 1 son exportadas fuera del estuario hacia el océano. Allí se desarrollan los distintos estadíos de zoea (2 y 3 en Fig. 1.3) hasta finalmente llegar a la megalopa (4 en Fig. 1.3). Este ingresa al estuario, y se asienta en el bentos (5 en Fig. 1.3). La megalopa se considera un estadío transicional y es crítico, ya que es el nexo entre la vida pelágica de las larvas y la vida bentónica de los adultos. Es entre esta última larva y el primer estadío de cangrejo que se produce la llamada muda de metamorfosis, con profundos cambios anatómicos de comportamiento y fisiológicos que lo habilitan para la vida bentónica. La fase bentónica temprana puede ocurrir en el mismo hábitat que el adulto o en uno distinto y el crecimiento de los individuos marcará el paso a las subsiguientes fases, adolescente y reproductiva (6 y 7 en Fig. 1.3).

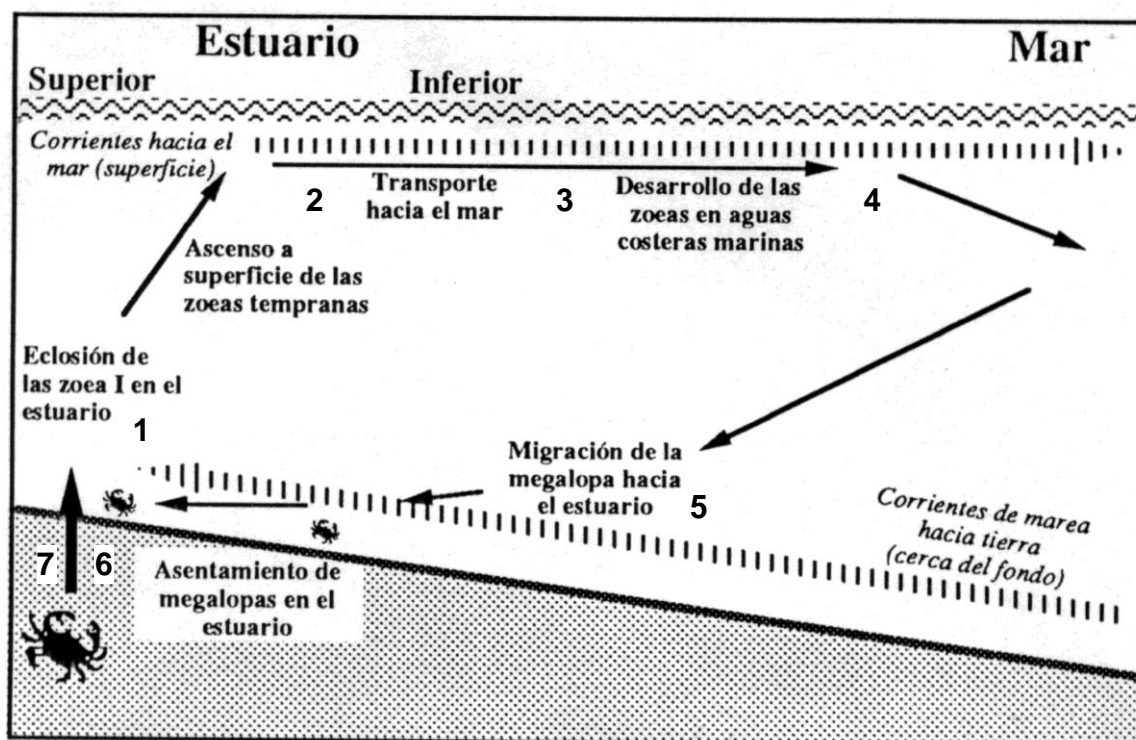


Fig. 1.3. Ciclo de las larvas de un cangrejo estuarial con estrategia de exportación de larvas (modificado de Spivak & Anger, 1995)

Especies en estudio

Cyrtograpsus angulatus (Dana 1851) y *Chasmagnathus granulata* (Dana 1851) son dos cangrejos pertenecientes al Infraorden Brachyura, Familia Grapsidae. La primera especie tiene una distribución que abarca desde Río de Janeiro (Brasil), al norte, hasta Santa Cruz (Argentina), al sur (Spivak, 1997). Su hábitat comprende no solo los ambientes estuariales, sino también los marinos, especialmente sobre sustratos duros. *Ch. granulata* se distribuye con el mismo límite al norte pero llega hasta Río Negro (Argentina), al sur (Spivak, 1997). Es una especie exclusivamente estuarial que construye cuevas. Las dos especies son macroinvertebrados bentónicos muy abundantes en estuarios y lagunas costeras (Boschi, 1964; D'Incao et al. 1990; Spivak et al. 1994). Ambas ocupan varios niveles en las cadenas alimentarias como consumidores y

presas (Olivier et al. 1972b; D'Incao et al. 1990; Iribarne et al. 1997). Su importancia numérica, como número de individuos y biomasa, su participación en distintos niveles comunitarios dada por su espectro trófico y su variación de tamaño (desde menos de un milímetro hasta más de 6 cm de ancho de caparazón) hacen suponer que son especies claves dentro de estos ambientes. Además, en el caso de *Ch. granulata*, se ha comenzado a reconocer su importancia en la dinámica sedimentaria y de detritos, dada su actividad excavadora (Iribarne et al. 1997).

En los últimos años se han realizado numerosos estudios sobre la historia de vida de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* en la laguna Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Ambas especies tienen actividades reproductoras estacionales. *C. angulatus* extiende su reproducción de septiembre a mayo y *Ch. granulata* de octubre a marzo, periodo en el que producen varias puestas sucesivas (Spivak et al., 1996). En las poblaciones marinas de *C. angulatus* se han encontrado hembras ovígeras a lo largo del año (Rognone, 1984). Las dos tienen un mecanismo de exportación de larvas hacia el mar, donde se desarrollan. Las larvas salen de la laguna como zoea I, e ingresan, previo al asentamiento, como megalopa (Anger et al. 1994). *C. angulatus* tiene 5 estadios de zoea y una megalopa (Rieger, 1997) y *Ch. granulata*, 4 zoeas y una megalopa (Boschi et al. 1967), aunque se ha reportado la existencia de un estadio zoea adicional en poblaciones del sur de Brasil (Pestana & Ostrensky, 1995). Cuando las megalopas ingresan a la laguna, se produce su asentamiento y su metamorfosis a cangrejo. Las megalopas de ambas especies pueden nadar activamente en velocidades de corriente usuales en el campo y tienen la capacidad de seleccionar sustratos (Valero et al. 1998, enviado). Los adultos de *C. angulatus* ocupan planicies de marea, avanzando y retrocediendo con la línea de marea, en tanto que los reclutas y juveniles ocupan arrecifes del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* (bochones) y estructuras tales como piedras y valvas (Spivak et al. 1994, Gutierrez, 1998). Dentro de los bochones los posibles predadores de los reclutas son los juveniles de la misma especie, los adultos de *C. altimanus*, aunque presentes en bajas densidades, y *Gobiosoma parri* (Pisces, Gobiidae) (Obenat & Pezzani, 1989; Lucífora, comunicación personal). *Ch. granulata*

construye cuevas semipermanentes en suelos barrosos (Boschi, 1964; Spivak et al. 1994, Iribarne et al., 1997). Los reclutas y juveniles conviven con los adultos y, en especial los primeros, se encuentran dentro de las cuevas de adultos (Spivak et al. 1994; Luppi et al. 1994). También se encuentran reclutas de *Ch. granulata* en los orificios de los sifones del bivalvo *Tagelus plebeius* (Gutierrez & Iribarne, 1998). Los estudios del espectro trófico de ambas especies han mostrado la presencia de conoespecíficos (Olivier et al. 1972; D'Incao et al. 1990). Juveniles de lenguados (Pleuronectiformes) y corvinas (Perciformes) son predadores de megalopas y reclutas de ambas especies (Rivera Prisco, 1998; Valero, comunicación personal). Además, varias especies de aves posiblemente sean predadores de reclutas.

Existe muy poca información sobre el crecimiento de las dos especies, restringiéndose la misma a individuos juveniles grandes y adultos (e. g. Spivak 1988), aunque Rieger & Nakagawa (1995) realizaron un trabajo de crecimiento en laboratorio de los primeros estadíos de cangrejo de *Ch. granulata*.

Objetivos

La información y antecedentes presentados en los puntos anteriores sirven de marco para plantear los objetivos de esta Tesis.

El objetivo principal y rector es:

Conocer los patrones de reclutamiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en la laguna Mar Chiquita, e investigar las causas de dichos patrones.

Para poder desarrollar este objetivo, primero se debieron realizar algunos estudios de la biología básica de las dos especies que hasta el momento eran desconocidos. Para la interpretación de los patrones de reclutamiento fué fundamental conocer cuanto crecen en tamaño y cuanto tiempo tardan en crecer los reclutas. Por esto los dos primeros capítulos de resultados tratan estos temas con los siguientes objetivos:

⊗ Describir el crecimiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en condiciones de laboratorio, y evaluar la diferencia en el crecimiento relativo de los sexos entre estadios (Capítulo 3).

⊗ Estimar el crecimiento en el campo de los juveniles de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en la laguna Mar Chiquita, y compararlo con el crecimiento en condiciones de laboratorio (Capítulo 4).

Los resultados descritos en estos dos capítulos son fundamentales para interpretar los capítulos 5 y 6, ya que permiten establecer límites y grupos de tallas, tiempos de desarrollo y variaciones de los mismos. Los objetivos de estos capítulos fueron:

⊗ Estudiar los patrones de reclutamiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* a través de muestreos periódicos de los primeros estadios juveniles en los microhábitat específicos en la laguna Mar Chiquita, e interpretar los patrones encontrados sobre la base de antecedentes sobre la distribución, crecimiento y biología reproductiva de las especies y mediante distintos experimentos de laboratorio sobre selección de hábitat, gregarismo y canibalismo (Capítulo 5)

⊗ Evaluar la predación y el canibalismo por parte de juveniles y adultos de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* sobre sus reclutas. En particular, cuál es la intensidad del canibalismo intra e intercohorte y el efecto del refugio sobre la misma, cómo afectan el tamaño y sexo del predador las interacciones con los reclutas y cómo afecta el nivel de ayuno de los predadores y la presencia de alimentos alternativos la mortalidad de reclutas (Capítulo 6).

Capítulo 2

Area de estudio y métodos.

Area de estudio	
Estuarios y lagunas costeras.....	14
La laguna Mar Chiquita.....	14
Métodos de estudio.....	18
Algunas estandarizaciones.....	19

Area de estudio

Estuarios y lagunas costeras:

Los estuarios son ecosistemas que constituyen una interfase entre ríos y océanos. Están caracterizados por masas de agua complejas y en movimiento, con una mezcla inestable de agua dulce y marina, por grandes cambios estacionales y por la influencia de las mareas. La salinidad y la temperatura varían marcadamente entre las estaciones y entre los ciclos de marea. Grandes cantidades de sedimentos en suspensión, de origen fluvial o provenientes de la descomposición de la vegetación costera, llegan a los estuarios; la mayor parte se deposita y origina extensas planicies de marea (Boschi, 1988; Hedgpeth, 1983). Las lagunas costeras comparten las características generales de los estuarios pero son típicas de regiones donde el flujo de agua dulce y la sedimentación son intermitentes y la acción de las olas genera barras de arena que aíslan sus aguas del océano. Asociadas con estuarios y lagunas costeras suelen encontrarse marismas pobladas por praderas de halófitas que son alternativamente inundadas y descubiertas por la acción de las mareas. La productividad de estas praderas figura entre las más altas del mundo, como consecuencia de la retención de nutrientes aportados por los ríos.

La laguna Mar Chiquita:

La Laguna Mar Chiquita es una laguna de escasa profundidad que está ubicada entre los 37° 32' y los 37° 45' S y los 57° 19' y 57° 26' O y tiene una superficie de 46 km². El agua dulce es aportada por pequeños ríos y por la capa freática. El agua de mar entra y sale periódicamente con las mareas altas semidiurnas. La intensidad del intercambio de agua depende de la amplitud de la marea, de la dirección e intensidad del viento y del tamaño y ubicación de la barra de arena en la boca de la laguna (Olivier et al. 1972a; Fasano et al. 1982; Reta et al. 1997). Debido a la escasa profundidad de la laguna (\cong 1.2 m), la temperatura del agua acompaña en general a las variaciones de la temperatura del aire (Martos & Reta, 1997; Marcovechio et al. 1997), aunque existen

variaciones diarias y espaciales (Anger et al. 1994). La figura 4.1

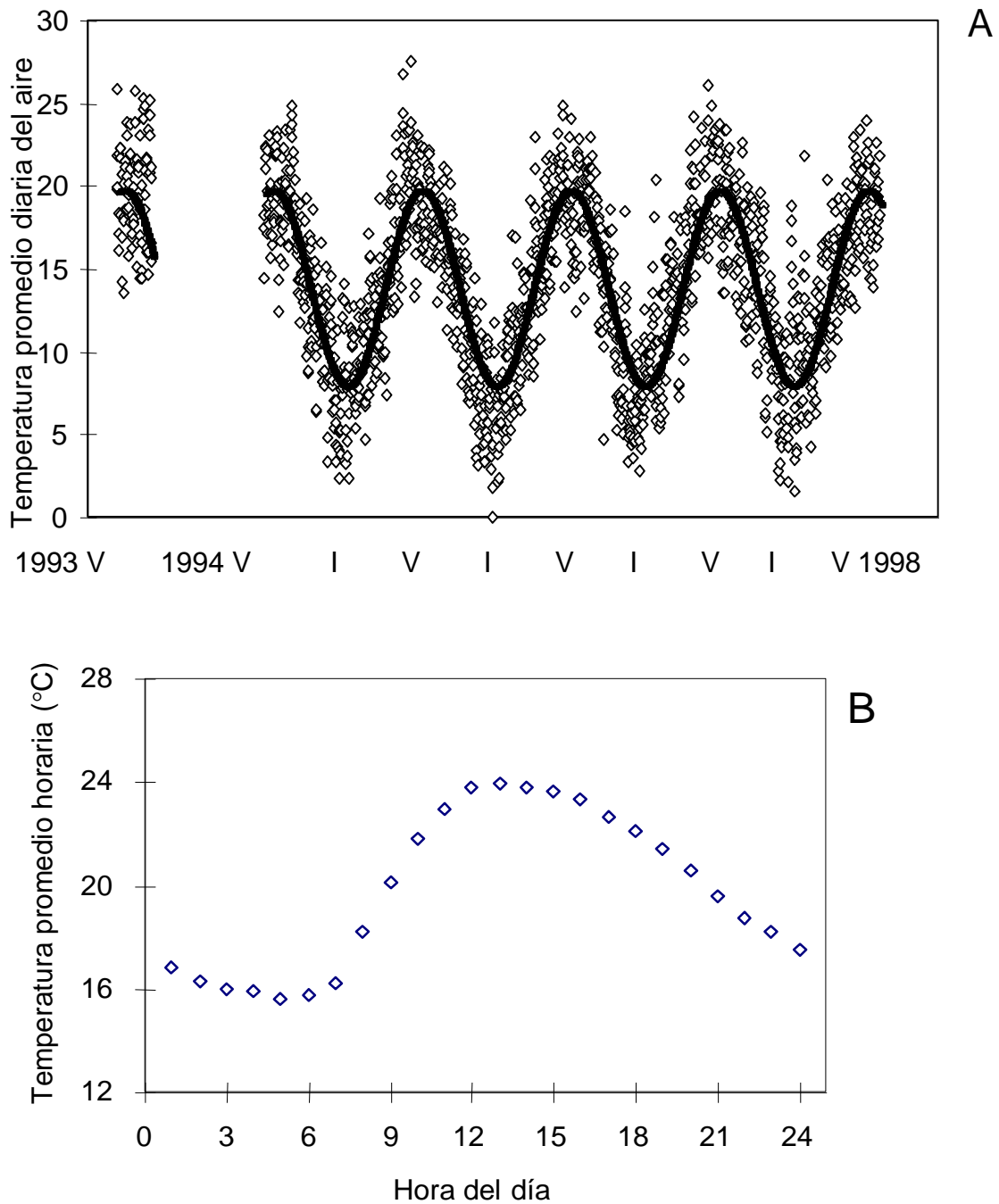


Fig. 4.1. A) Temperaturas promedio diarias del aire entre el inicio del año 1993 y el último experimento de campo (marzo 1998), la V y la I marcan el inicio del verano y del invierno respectivamente, B) Temperaturas horarias promedio del aire del mes de enero de 1993. Datos tomados de la estación meteorológica del Aeropuerto Camet, perteneciente al Servicio Meteorológico Nacional, situada a 30 Km al S de la laguna Mar Chiquita.

ilustra las variaciones de la temperatura del aire en la región: diaria promedio desde el 12/12/92 hasta el 17/3/98 (Fig. 4.1A) y promedio para cada hora del

día en enero de 1993 (Fig. 4.1B). Esta información se obtuvo de la base de datos del Servicio Meteorológico Nacional y corresponde a la estación Camet, situada 30 km al S de la laguna.

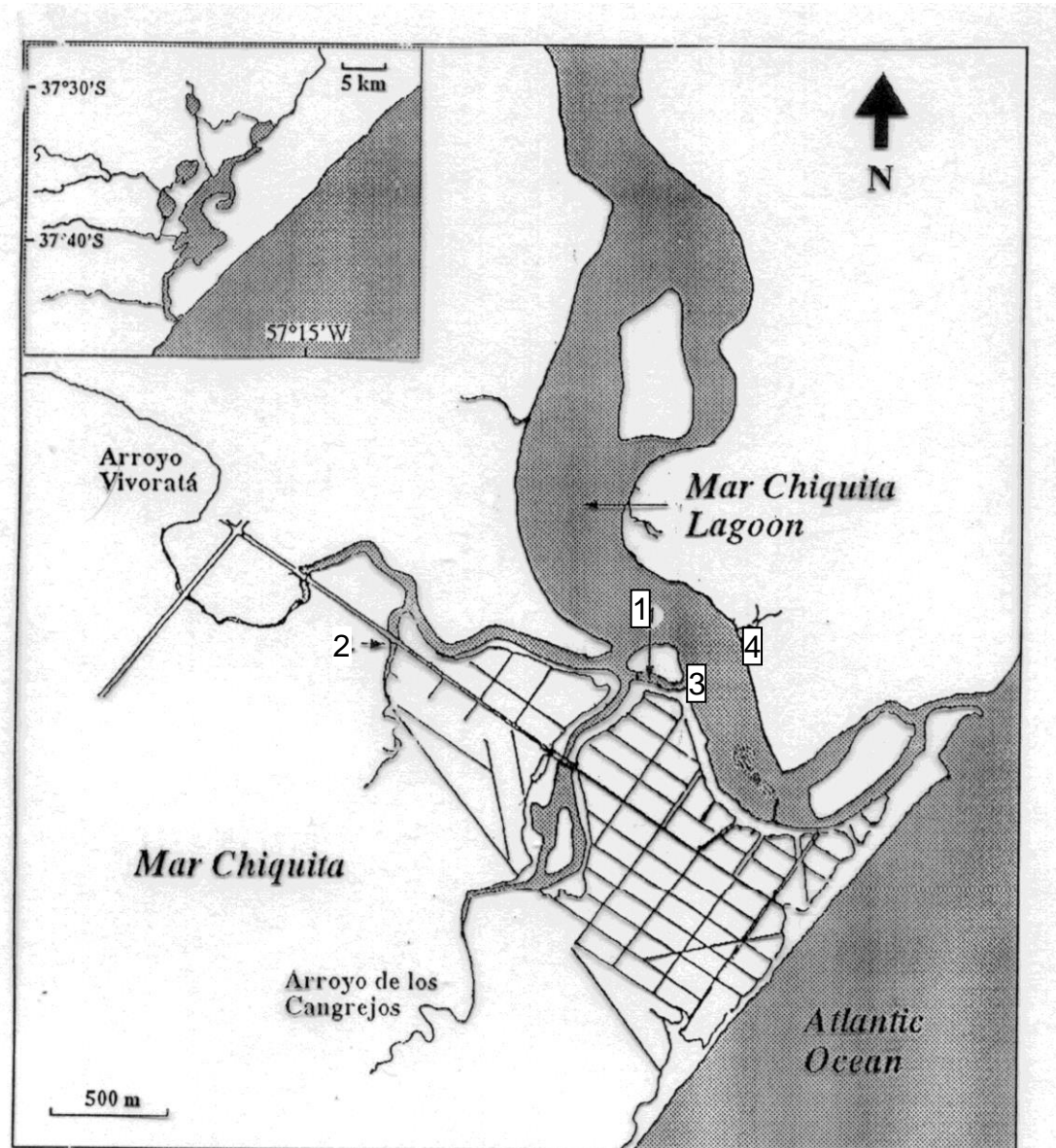


Fig. 2.2. Mapa de la zona de estudio en la laguna mar Chiquita, con marcas de los lugares donde se realizaron los muestreos y los experimentos de campo (modificado de Spivak et al. 1994).

La laguna puede ser dividida en una zona ancha, hacia el norte, y una zona angosta, hacia el sur, que es la que se comunica con el mar (Fig. 2.2) y donde se ubica la pequeña localidad de Mar Chiquita. En la zona sur es donde se realizaron la toma de muestras y la recolección de individuos para los

experimentos de laboratorio y campo. Sitio 1: zona de planicie de mareas barrosas con gran cantidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata*, de fácil acceso. Sitio 2: zona con gran cantidad de bochones de *Ficopomatus enigmaticus* ubicados en un canal de marea con periodos de emergencia casi total, también de fácil acceso. Sitio 3: zona de canal de marea de mayor profundidad con presencia de agua en todo momento, acceso más restringido. Sitio 4: zona de planicie de mareas barrosas con gran cantidad de cuevas de *Chasmagnathus granulata*, acceso limitado.

La laguna está rodeada por una delgada planicie de mareas sin vegetación, formada por arena fina, limo y arcilla aportados por arroyos y canales; ocasionalmente aparecen sedimentos consolidados del pleistoceno. Por fuera de las planicies de marea, se extienden praderas de *Spartina densiflora*. En las proximidades de la boca existen playas arenosas. En gran parte de la laguna se encuentran arrecifes formados por los tubos calcáreos del poliqueto serpúlido *Ficopomatus enigmaticus*. Esos arrecifes son conocidos localmente como "bochones" (Fasano *et al.*, 1982; Olivier *et al.*, 1972a y b; Spivak *et al.*, 1994). Es una especie cosmopolita que fué introducida al país a principios de la década del 70 (Orensanz & Estivariz, 1971) y, dado su desarrollo y expansión en la laguna se han iniciado estudios sobre su impacto en el bentos, la epifauna y la sedimentología (Schwindt, 1997). El interior y la superficie de los bochones soportan una importante fauna y flora que incluyen cangrejos, anfípodos, cirripedios, poliquetos, gasterópodos, briozoos, diatomeas y algas verdes incrustantes (Orensanz & Estivariz, 1971; Obenat & Pezzani, 1989; Schwindt, 1997). Otra estructura biogénica típica de la laguna son las "camas" de valvas de la almeja *Tagelus plebeius* que ocupan importantes extensiones del submareal. Junto a los bochones, sirven de refugio a juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y adultos de *C. altimanus* (Gutierrez, 1998).

Cuatro especies de cangrejos habitan esta laguna en forma permanente: *Uca uruguayensis* (Ocypodidae), *Chasmagnathus granulata*, *Cyrtograpsus angulatus* y *C. altimanus* (Grapsidae). Las dos primeras especies son semiterrestres, construyen cuevas y están restringidas al hábitat estuarial, mientras que *C. angulatus* también habita el ambiente marino. *C. altimanus* es una especie eurihalina marina cuya presencia en la laguna está restringida a la

zona cercana a la desembocadura. En esta misma zona aparecen ocasionalmente ejemplares de *Platyxanthus crenulatus* y *Panopeus* sp. (Xanthidae) (Boschi, 1988; Spivak et al. 1994). Los arroyos que desembocan en la laguna y las zonas menos saladas de la misma alojan poblaciones de *Palaemonetes argentinus* (Palaemonidae) cuyas larvas se encuentran en el cuerpo de la misma (Anger et al. 1994, Spivak 1998).

Métodos de estudio

A lo largo de esta Tesis se utilizaron tanto metodologías observacionales como experimentales. Ninguna de las dos es superior a la otra, sino que proveen información complementaria, tal como lo hacen notar Caley et al. (1996), específicamente para estudios de reclutamiento. Los métodos observacionales proveen información sobre los patrones de reclutamiento, aunque, para llegar a una interpretación adecuada, deben realizarse sobre una escala temporal lo suficientemente extensa para que dentro de ella ocurran varios procesos o ciclos de reclutamiento. Por otra parte los métodos experimentales permiten poner a prueba, tanto en el campo como en el laboratorio, hipótesis sobre mecanismos o procesos a los que pueden estar sometidos los individuos. Para ninguno de los dos tipos de metodología es indispensable realizar la otra, pero integrarlas trae importantes beneficios. Realizar experimentos sin tener datos observacionales previos puede conducir a un diseño y condiciones experimentales (e. g. densidades, tallas, refugios) demasiado alejadas de la realidad y por ende con resultados poco extrapolables. Por lo contrario los datos observacionales por sí solos no brindan una explicación completa, a lo sumo parcial, de los patrones encontrados, y los experimentos aportan conclusiones sobre los mecanismos que pueden regular dichos patrones.

En el Capítulo 3 se evaluó el crecimiento de reclutas y juveniles de las dos especies de cangrejo en laboratorio bajo condiciones controladas de luz, temperatura, alimentación y calidad de agua, en recipientes individuales. (experimental).

En el Capítulo 4 se estimó el crecimiento de reclutas y juveniles de las dos especies de cangrejos en el campo mediante muestreos periódicos (sitios 1 y 2, Fig. 2.1), experimentos en el laboratorio sobre el efecto de la temperatura sobre el crecimiento de juveniles y experimentos en el campo, en clausuras (sitios 3 y 4, Fig. 2.1) (observacional y experimental).

En el Capítulo 5 se describieron los patrones de reclutamiento mediante muestreos periódicos en el campo (sitios 1 y 2, Fig. 2.1) y se evaluó el canibalismo entre reclutas y juveniles, la selección de sustratos por megalopas y el gregarismo de reclutas y adultos como mecanismos que explican dichos patrones mediante experimentos de laboratorio (observacional y experimental).

En el Capítulo 6 se evaluó el canibalismo y la predación entre reclutas, juveniles y adultos de las dos especies en condiciones experimentales de laboratorio (experimental).

Algunas estandarizaciones:

* Las medidas corporales de los cangrejos se tomaron por medio de un estereomicroscopio equipado con un ocular micrométrico y de un calibre con una precisión de 0.01 y 0.1 mm respectivamente.

* En todos los casos la unidad de variación de los promedios es el desvío estandar.

* Los estadios de cangrejo se denominan con una c mayúscula y números romanos (CI...Cn).

* El agua utilizada en el mantenimiento y cria de cangrejos, y en los experimentos en el laboratorio tuvo una salinidad de 23 ‰ y se obtuvo de la mezcla de agua de mar de 33-34 ‰ de salinidad y agua dulce, previamente filtradas a través de una malla de 10 μ m. Las salinidades se midió por medio de un refractómetro.

Capítulo 3

Crecimiento en el laboratorio.

Introducción.....	21
Materiales y métodos.....	22
Resultados.....	23
Discusión.....	30

Introducción

El crecimiento externo de los cangrejos es discontinuo. El exoesqueleto duro es desechado periódicamente y reemplazado por uno nuevo en cada muda o ecdisis, luego de la cual se produce un aumento súbito de tamaño gracias a la absorción de agua. La rigidez del exoesqueleto impide que la talla aumente entre mudas (Passano, 1960; Hartnoll, 1982). La tasa de crecimiento es función de dos factores: el incremento de la talla durante cada muda (usualmente expresado como porcentaje) y el tiempo que transcurre entre una muda y otra o periodo de intermuda (Klein Breteler, 1975; Hartnoll, 1982; Restrepo, 1989; Tweedale, 1993). Usualmente, el primer factor permanece constante o disminuye, y el segundo aumenta, con la talla (Kurata, 1962; Hartnoll, 1982). Sin embargo, la tasa de crecimiento de distintas partes del cuerpo de los cangrejos no es la misma. Este crecimiento relativo, que se pone de manifiesto como una relación alométrica entre dos dimensiones corporales, ha sido objeto de numerosos estudios realizados, en su mayoría, a partir de muestras recolectadas en el campo (Kurata, 1962; Mauchline, 1977; Hartnoll, 1982).

Los estudios de laboratorio sobre el ciclo de vida de los cangrejos se han centrado más en las etapas larvarias que en las juveniles, y son escasos los trabajos sobre el crecimiento relativo estadio por estadio (Anderson & Ford, 1976; Yatsuzuka & Meruane, 1987; Tunberg & Creswell, 1991). Este hecho se atribuye a dificultades en la identificación de los estadios juveniles y en la cría de éstos en el laboratorio (Hebling et al., 1982; Negreiros-Franzoso & Franzoso, 1991), y ha sido un impedimento en las investigaciones ecológicas sobre la importancia funcional de los juveniles en los hábitats estuariales (O'Connor, 1990).

Los objetivos de este trabajo fueron describir el crecimiento de los primeros estadios juveniles de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en condiciones de laboratorio y evaluar las diferencias en el crecimiento relativo en los dos sexos entre estadios.

Materiales y métodos

Crecimiento en laboratorio: En marzo de 1996 se recolectaron megalopas de *Chasmagnathus granulata* y de *Cyrtograpsus angulatus* en los hábitats de asentamiento. Inmediatamente fueron transportadas al laboratorio en un recipiente de 5 l de capacidad con agua recogida de la laguna. En el laboratorio 30 ejemplares se colocaron individualmente en frascos de plástico de 100 ml de capacidad, dentro de una cámara de cultivo a 24 °C y con un régimen de 8 horas de oscuridad y 16 horas de luz. Se utilizó agua de 23 ‰ de salinidad. Las megalopas y los juveniles se alimentaron con *nauplii* de *Artemia* sp. La alimentación se realizó junto con el cambio de agua, cada dos días. Cuando los juveniles alcanzaron una talla de aproximadamente 5 mm se los transvasó a frascos de 250 ml. Diariamente se revisaron todos los individuos para detectar las mudas. Las exuvias y los individuos muertos se guardaron individualmente con formol al 4 %. Se tomaron las siguientes medidas a cada una de las exuvias: largo máximo del caparazón (LC), ancho máximo del caparazón (AC) incluyendo las espinas laterales en el caso de *C. angulatus*, alto (AQ) y largo (LQ) máximos del *propodus* de la quela y ancho máximo del 4 segmento del pleon (AP). Se determinó el sexo de los individuos por medio de la observación de la morfología del pleon y de los pleópodos.

Los estadios de cangrejo se identificaron como CI a Cn. Se calculó el periodo intermuda (PI) y el porcentaje de incremento de talla entre mudas (PIT). Se calcularon las ecuaciones de regresión entre los logaritmos de las medidas corporales y el estadio de muda mediante el método de los mínimos cuadrados. Las pendientes de las ecuaciones se compararon entre sexos mediante un análisis de la covarianza (Zar, 1984). Se calculó el cociente entre LC, AQ, LQ y AP y el AC para cada estadio de cangrejo, denominado índice de crecimiento relativo (ICR). Las diferencias de ICR entre los dos sexos, para cada estadio, se evaluaron por medio de un test de Mann-Whitney de comparación de medianas, dado que en varios casos los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad o de homoscedasticidad (Zar, 1984).

Datos de campo: Se tomaron muestras de campo de las dos especies. Los ejemplares se seleccionaron de modo que sus tallas (AC) estuvieran dentro de

los siguientes rangos: 10 ± 1 , 15 ± 1 , 20 ± 2 y 30 ± 2 mm para *Chasmagnathus granulata* y 15 ± 1.5 , 20 ± 2 , 30 ± 2 y 40 ± 3 mm para *Cyrtograpsus angulatus*. Se colectaron 20 individuos de cada sexo por clase de talla. A cada animal se le tomaron las mismas medidas que a los ejemplares de laboratorio y se calcularon los ICR de cada una de ellas.

Resultados

Observaciones de laboratorio: *Cyrtograpsus angulatus*. La supervivencia fué alta: 93.5 % de los individuos estaban vivos al final del experimento, después de 105 días (Tabla 3.1).

	Estadio								
	N	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>Cyrtograpsus</i>	30	30	30	30	28	28	28	28	28
<i>angulatus</i>	(%)	100	100	100	93	93	93	93	93
<i>Chasmagnathus</i>	30	29	28	28	26	26	25	25	
<i>granulata</i>	(%)	97	93	93	87	87	83	83	

Tabla 3.1. Número de individuos y porcentaje de supervivencia en cada estadio de cangrejo. N: número de cangrejos al inicio del experimento.

Los cangrejos alcanzaron en el CIX una talla (ancho de caparazón, AC), de 13 ± 0.6 mm después de 92 días (Fig. 3.1A). El periodo de intermuda (PI) aumentó desde 5.8 ± 1.4 días entre CI-CII hasta 34.3 ± 6.2 días entre CVIII-CIX (Fig. 3.1B). El porcentaje de incremento de talla (PIT) por muda no tuvo un patrón tan definido, ya que entre CI y CII fue de 24 %, luego se mantuvo constante en 28 - 29 %, aumentó a 37 % entre CVII-CVIII, y disminuyó a 23 % entre CVIII-CIX (Fig. 3.1C).

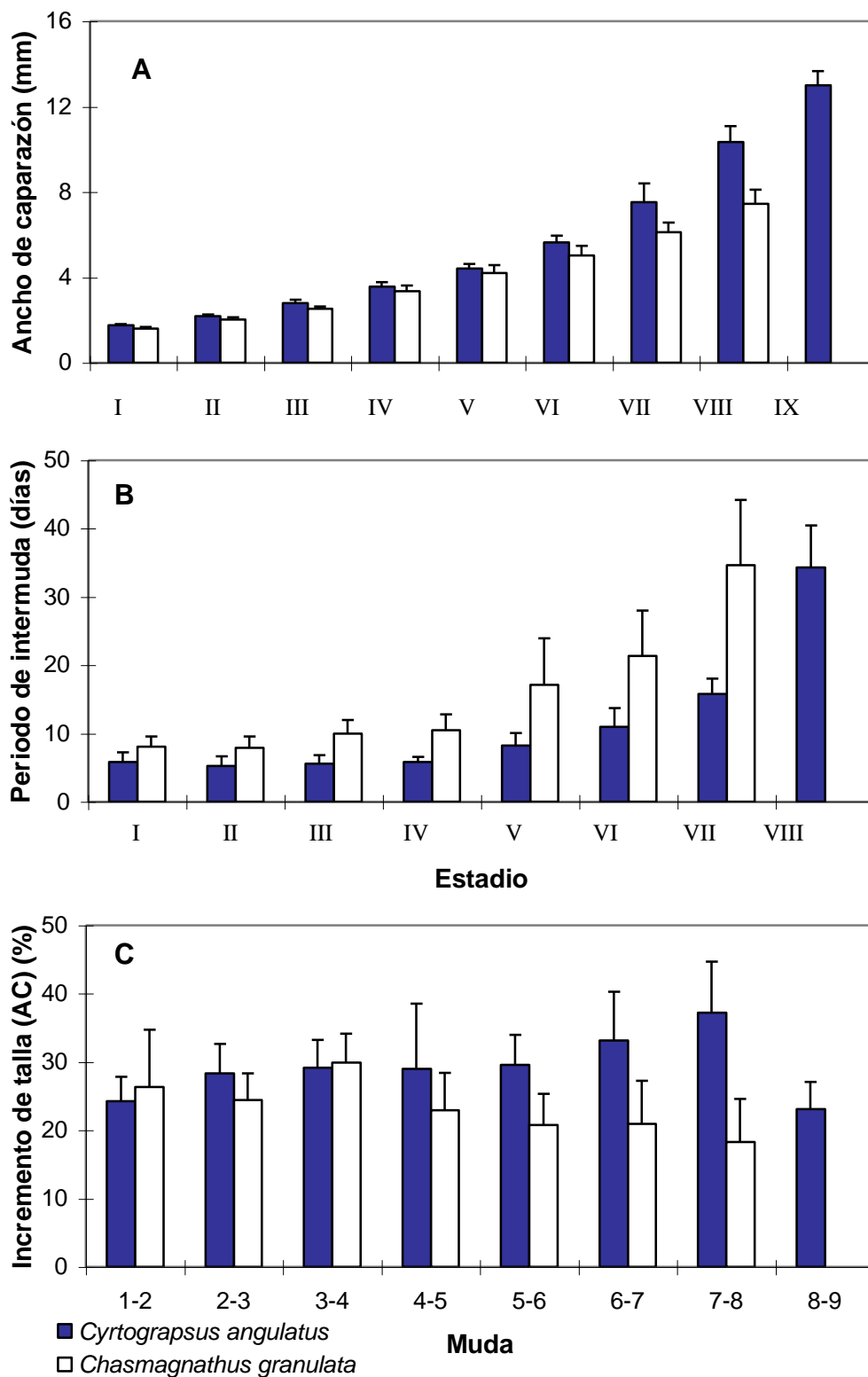


Fig. 3.1. *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*. Ancho promedio de caparazón (A) y duración promedio (B) de cada estadio de cangrejo e incremento de talla (C). Las líneas verticales representan el desvío estándar.

Las pendientes de las ecuaciones de regresión entre las medidas corporales y el estadio de muda fueron estadísticamente diferentes de 0. La comparación de pendientes entre sexos dió diferencias significativas para las medidas alto de quela (AQ), largo de quela (LQ) y ancho del pleon (AP) (Fig. 3.2 A-E). Los índices de crecimiento relativo (ICR) permitieron analizar los cambios morfométricos que tienen lugar durante el desarrollo juvenil y detectar el estadio en que aparecieron diferencias entre los sexos. La forma del caparazón varía entre estadios. El caparazón en CI es más largo que ancho; esa relación se invierte en CII, pero el ancho sigue aumentando más rápidamente que el largo durante el período estudiado. Por otro lado, el índice LC/AC no difirió de forma estadísticamente significativa entre sexos durante el desarrollo (Fig. 3.3A). El ancho de la quela de los machos fue significativamente mayor que el de las hembras a partir de CVI, aunque la tendencia se manifestó desde CIV. Las diferencias se hicieron mayores a lo largo del desarrollo, y en CIX parecen estabilizarse (Fig. 3.3B). El largo de la quela mostró un patrón más variable, pero con igual tendencia que el ancho: es significativamente mayor en los machos en CIV, aunque no en CV y CVI, y nuevamente a partir de CVII (Fig. 3.3C). El ICR del pleon es significativamente mayor en las hembras a partir de CV y la diferencia aumenta progresivamente hasta CX (Fig. 3.3D).

Chasmagnathus granulata: Al final del experimento, después de 120 días, 25 individuos estaban vivos (83 %); algunos cangrejos murieron en CI, CII, CIV y CVI (Tabla 3.1). Los cangrejos alcanzaron a CVIII con una talla (AC) de 7.4 ± 0.6 mm, después de 107 días (Fig. 3.1A). El PI aumentó progresivamente desde 8 ± 1.5 días entre los CI-CII hasta 34.6 ± 9.6 días entre CVII-CVIII (Fig. 3.1B). El PIT por muda disminuyó desde 26.3 % entre CI-CII a 18.2 % entre CVII-CVIII, excepto entre CIII-CVI donde hubo un pico de 29.9 % (Fig. 3.1C). Las pendientes de las ecuaciones de regresión entre las medidas corporales y el estadio de muda fueron estadísticamente diferentes de 0. La comparación de pendientes entre sexos dió diferencias significativas para las medidas AC, LC, AQ y LQ (Fig. 3.2F-J).

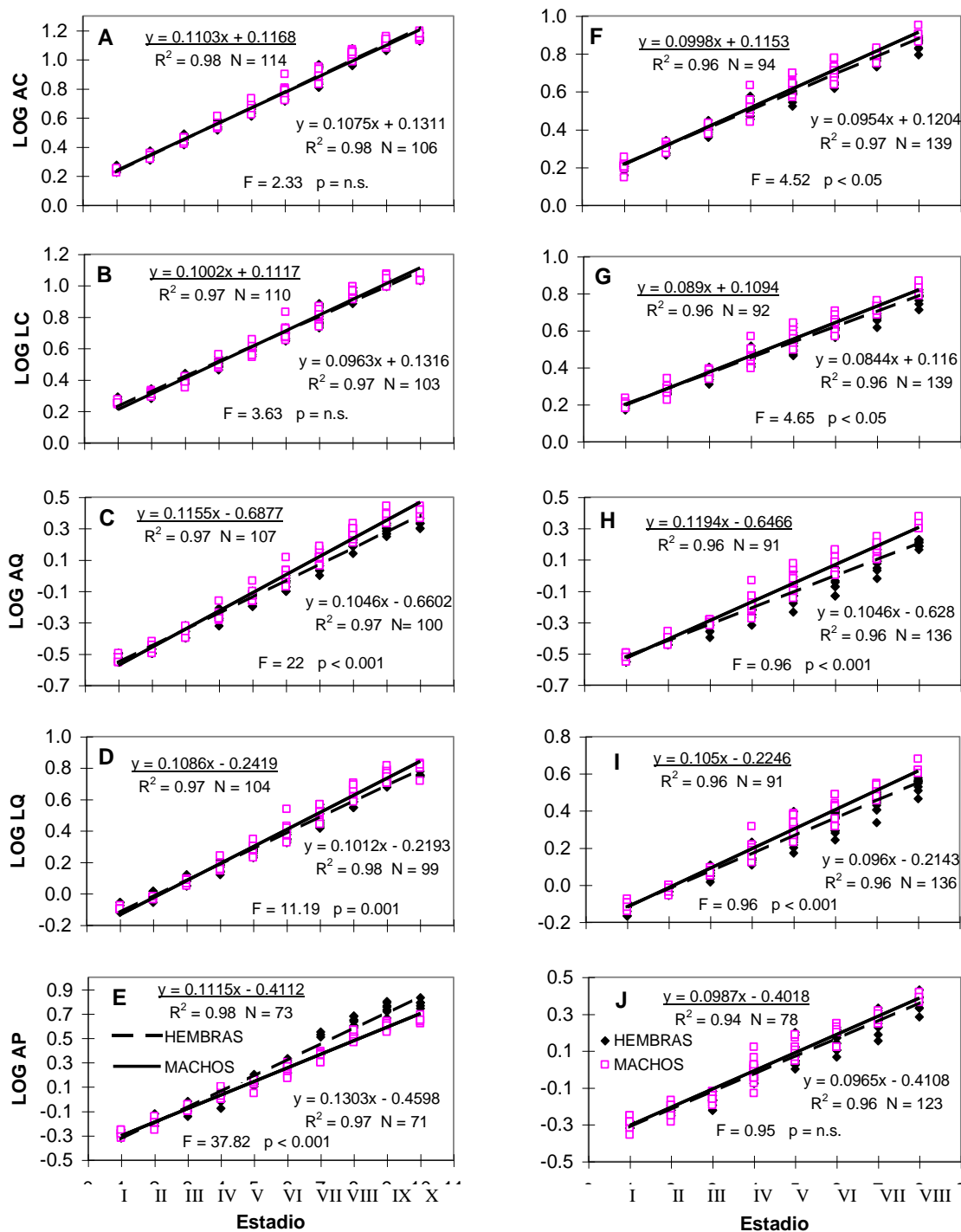


Fig. 3.2. Líneas y ecuaciones de regresión entre los logaritmos de las medidas corporales y el estadio de cangrejo en ambos sexos. A-E: *Cyrtograpsus angulatus* y F-J: *Chasmagnathus granulata*. AC: ancho de caparazón; LC: largo de caparazón; AQ: alto de la quela; LQ: largo de la quela; AP: ancho del pleon. La ecuación superior izquierda y subrayada corresponde a la de los machos. R^2 : coeficiente de determinación, N: número de individuos, F: estadístico del análisis de ANCOVA para comparar pendientes, p: probabilidad asociada a F.

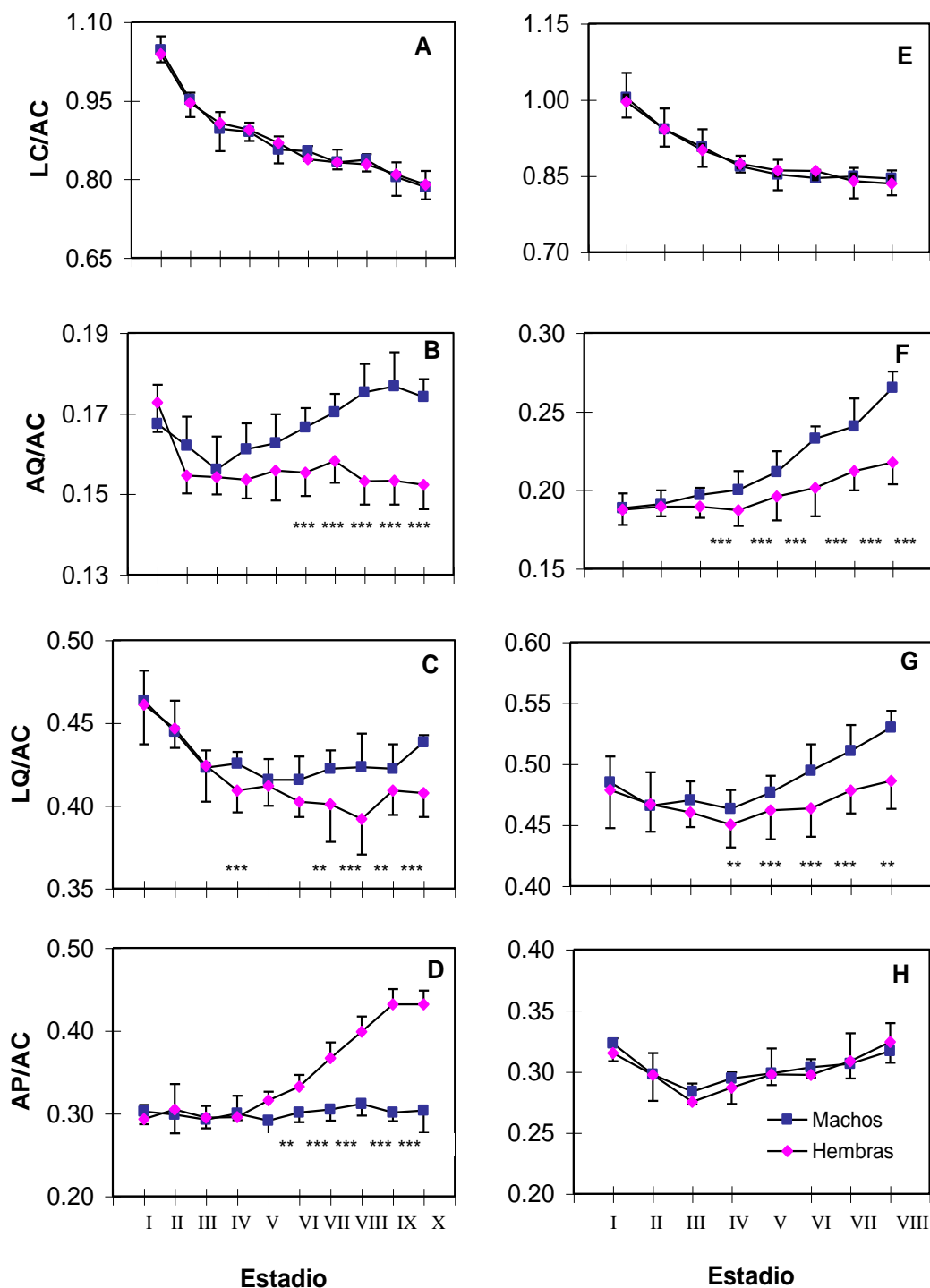


Fig. 3.3. Índice de crecimiento relativo (ICR = medida corporal/ancho de caparazón). Promedios para cada estadio de cangrejo y sexo. A-D: *Cyrtograpsus angulatus* y E-H: *Chasmagnathus granulata*. Las abreviaturas de las medidas corporales son iguales a las de la figura 2. Las líneas verticales representan el desvío estándar. Test de comparación de medianas de Mann-Witney. ***: $p < 0.01$, **: $p < 0.05$.

El caparazón de CI tuvo igual ancho que largo pero la primer variable creció más rápidamente durante los primeros estadios del desarrollo juvenil. El índice LC/AC se estabilizó a partir de CIV y no mostró diferencias estadísticamente significativas entre sexos a lo largo del desarrollo (Fig. 3.3E). La quela mostró diferencias entre los sexos para los dos ICR considerados. El ancho de la quela fue significativamente mayor en los machos a partir de CIII y las diferencias aumentaron a lo largo del desarrollo (Fig. 3.3F). El largo de la quela fue significativamente mayor en los machos a partir de CIV y luego aumentó de igual manera que el ancho (Fig. 3.3G). El ICR del pleon no mostró diferencias significativas entre sexos (Fig. 3.3H).

Comparación con datos de campo: La medición de cangrejos recolectados en el campo permitió verificar que los patrones de crecimiento observados en laboratorio persisten en tallas mayores. En *Cyrtograpsus angulatus*, el cociente LC/AC, que representa la forma del caparazón, tuvo un valor constante entre 15 y 40 mm de AC y su valor era un 7.7 % más alto que el calculado en CIX. Por el contrario, *Chasmagnathus granulata* logró, en CVIII, un ICR igual al valor observado en los adultos en el campo (Fig. 3.4A y E). Las quelas siguieron diferenciándose entre machos y hembras, tanto en el largo como en el alto, pero con diferencias entre las especies. En *C. angulatus* las hembras ya tenían una forma y tamaño relativo definitivo de la quela en CIX (el ICR permanece constante), en tanto que los machos el tamaño de la misma se hizo relativamente más grande a medida que el animal crecía (Fig. 3.4B y C). En *Ch. granulata*, la quela aumentó de tamaño a medida que el animal crecía en ambos sexos, pero este aumento fue mucho mayor en los machos. (Fig. 3.4F y G). En las dos especies el 4° segmento del pleon prácticamente no cambió de forma en los machos luego de CIX; en cambio las hembras aumentó su ancho hasta la clase de talla de 20 mm y luego permaneció constante en relación al AC (Fig. 3.4D y H).

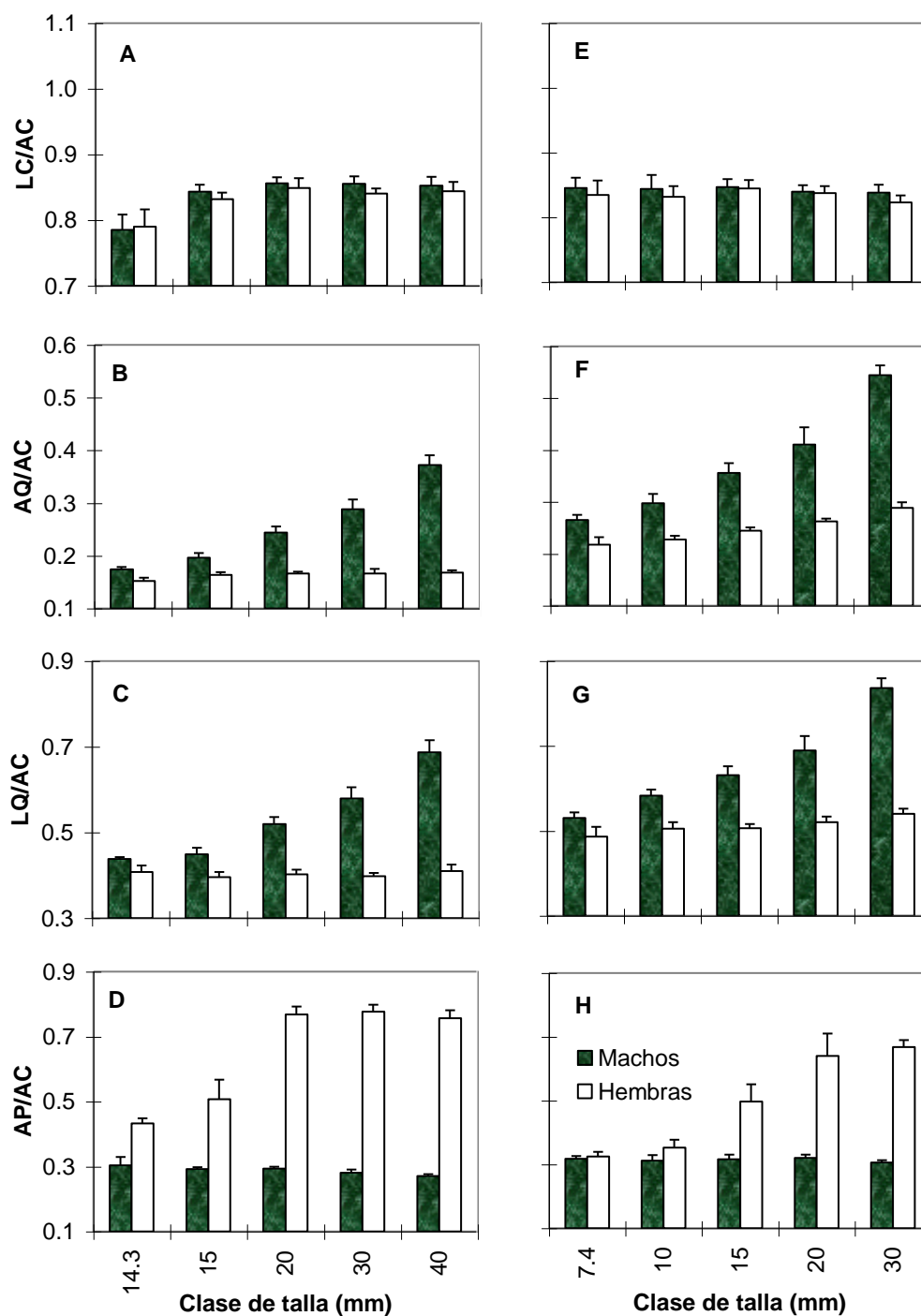


Fig. 3.4. Índice de crecimiento relativo (ICR = medida corporal/ ancho de caparazón). Promedios para distintas clases de talla (ancho de caparazón) de animales colectados en el campo, de ambos sexos. A-D: *Cyrtograpsus angulatus* y E-H: *Chasmagnathus granulata*. Las abreviaturas de las medidas corporales son iguales a las de la figura 2. El primer dato de la izquierda, corresponde al índice correspondiente al último estadio obtenido en el laboratorio y el número indica el promedio del ancho de caparazón. Las líneas verticales representan el desvío estándar.

Discusión

En *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* el periodo de intermuda (PI) aumenta a lo largo del desarrollo, especialmente luego del estadio IV. En cambio, el porcentaje de incremento de talla (PIT), si bien tiende a disminuir a medida que avanza el desarrollo, muestra variaciones. Esta variación de los factores de crecimiento con la talla es un hecho ampliamente mencionado (Mauchline, 1977; Hartnoll, 1982; Mohamedeen & Hartnoll, 1989; Tweedale et al., 1993). En *C. angulatus*, el PIT fue mayor, y el PI menor que los valores obtenidos por Spivak (1988) en una población marina pero cercana a Mar Chiquita (considerando ejemplares de una talla comparable de 5 mm): 27 % y 8 días contra 22.4 % y 17 días, respectivamente. Estas diferencias se pueden deber a las distintas condiciones de cultivo y alimentación, dado que en el último estudio la alimentación fue con trozos de *Artemesia longinaris* o *Sphaeroma serratum* y el mantenimiento de los individuos se realizó en un acuario compartimentalizado (la temperatura fue similar: 25 °C). El PI fue más prolongado, y el PIT menor, en *Ch. granulata* provenientes de la Lagoa dos Patos (Brasil) (Rieger & Nakagawa, 1995). La menor temperatura utilizada por dichos autores (20 °C) puede explicar esas variaciones, que conducen a una diferencia de tallas que alcanza, en el estadio 8, al 86 % (mayor en Mar Chiquita).

La forma del caparazón cambia durante los primeros estadios del desarrollo juvenil: es marcadamente más largo que ancho en las megalopas, especialmente en *Cyrtograpsus angulatus* y lo opuesto ocurre en los adultos de ambas especies. Rieger & Nakagawa (1995) reportan, para *Chasmagnathus granulata*, una relación entre el LC y AC similar a la hallada por nosotros.

La quela y el pleon son considerados caracteres sexuales secundarios en Brachyura (revisiones: Hartnoll, 1982; Yatsuzuka & Meruane, 1987; Abelló et al. 1990; Minagawa, 1993). En general las diferencias en el crecimiento relativo de estas dos partes del cuerpo están asociadas a las diferentes funciones que cumplen en la reproducción. En los machos el quelípodo, de mayor tamaño, cumple importantes funciones en el cortejo, combate y transporte de la hembra durante la cópula y por lo tanto manifiesta un mayor crecimiento diferencial con respecto a la talla que las hembras (Hartnoll, 1982; Minagawa, 1993). Para el

pleon la situación se invierte. En las hembras el pleon formará la cámara incubatriz donde permanecerán los huevos hasta finalizar su desarrollo, por lo contrario en los machos sirve de sosten y protección a los órganos intromitentes. Así, el pleon en las hembras muestra un mayor crecimiento relativo, en comparación con los machos (Hartnoll, 1982; Minagawa, 1993).

En las dos especies las quelas comienzan a diferenciarse entre los sexos tempranamente en el desarrollo. El proceso se inicia antes en *Chasmagnathus granulata* (CIII-CIV) y con una intensidad mayor que en *Cyrtograpsus angulatus*. En la primera especie la diferencia en el tamaño de las quelas entre los sexos es muy conspicua y ya en tallas pequeñas (~6 mm de AC) se pueden discernir los sexos por esta característica. En *C. angulatus* el tamaño de las quelas puede usarse como criterio de reconocimiento de sexos recién a partir de una talla que excede a las tallas alcanzadas en este estudio. El dimorfismo de las quelas en decápodos está relacionado con la selección sexual y el sistema de apareamiento (Orensanz & Gallucci, 1988). Observaciones preliminares sugieren que el sistema de apareamiento de *Ch. granulata* es de defensa del recurso (cuevas) y el de *C. angulatus* es de defensa de hembra o dominancia de macho (Gavio, comunicación personal; Gavio & Spivak, 1994). La adquisición temprana de dimorfismo en las quelas en *Ch. granulata* podría estar asociado con la construcción y la defensa de cuevas, donde el apareamiento ocurre habitualmente (Luppi, observación personal). Una menor diferenciación sexual en las quelas caracteriza al sistema de apareamiento sugerido para *C. angulatus* (Orensanz & Gallucci, 1988).

El pleon comienza a diferenciarse antes en las hembras de *Cyrtograpsus angulatus* (CV) que en las de *Chasmagnathus granulata*, donde no hubo diferencias hasta CVIII. En este caso, el 4° segmento del pleon se diferencia entre los sexos recién en los individuos pertenecientes a la clase de talla más pequeña recolectada en el campo. Dado que el crecimiento por muda (AC) de *Ch. granulata* es menor que en *C. angulatus* (Figs. 3.1 y 3.4) y que las hembras de ambas especies alcanzan la madurez sexual a tallas similares (Luppi, inédito), la diferencia en el momento en que se inicia la transformación del pleon podría relacionarse con diferencias en el número de mudas hasta alcanzar la madurez.

Generalmente, la madurez sexual de los cangrejos tiene lugar luego de una muda, denominada de pubertad, en la que se pueden observar cambios importantes, y por lo tanto fácilmente discernibles, en las pendientes de las rectas de regresión. La fase inmadura se puede dividir a su vez en "indiferenciada", caracterizada por la falta de diferencias entre los sexos en el crecimiento alométrico de aquellos órganos que les son comunes y "juvenil", caracterizada por diferencias en el crecimiento relativo de esos órganos comunes a los dos sexos, entre ambas fases existe una "muda de prepubertad" (Hartnoll, 1982). Sin embargo, el análisis de la evolución del índice de crecimiento relativo (Fig. 3.3) permitió comprobar que, en *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*, diferentes estructuras comunes a ambos sexos comienzan a diferenciarse en distintos estadíos. Esto hace imposible una separación nítida entre indiferenciados y juveniles basada en diferencias del crecimiento relativo de estructuras comunes.

Capítulo 4

Crecimiento en el campo.

Introducción.....	34
Materiales y métodos.....	34
Resultados.....	36
Discusión.....	42

Introducción:

Los cangrejos pertenecientes a las familias Grapsidae y Ocypodidae son habitantes típicos del inter y supramareal de estuarios y lagunas costeras (Willason, 1981; Pillay & Ono, 1978; Seiple, 1979; Seiple & Salmon, 1987; Jones & Simons, 1982; Spivak et al.; 1994); en estas últimas son componentes cuantitativamente importantes de la fauna en regiones tropicales y templadas (Barnes, 1980). En particular, se consideran especies clave en el ecosistema del cangrejal, característico de las planicies de marea de áreas estuariales de la región templado-cálida del Atlántico sudoccidental (Boschi, 1964, 1988).

La laguna Mar Chiquita, la más austral de una serie de lagunas costeras que se extienden a lo largo de la costa sudeste del océano Atlántico, se caracteriza por la existencia de extensos cangrejales y planicies de marea habitados por dos especies de cangrejos grápsidos, *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* (Olivier, 1972a; Spivak et al., 1994). La información existente sobre la historia de vida y ecología de estas especies corresponde casi en su totalidad a aspectos de la fase larval (Boschi et al., 1967; Anger et al., 1994; Gebauer et al. 1998; Valero et al., 1998) o adulta (Spivak, 1988; Spivak & Politis, 1989; Gavio et al., 1994a y b; Spivak et al. 1994; Luppi & Spivak, 1996; Spivak et al. 1996; Iribarne et al., 1997; Luppi et al., 1997), pero es escasa sobre la fase juvenil (Anger & Ismael, 1997).

En este trabajo se estima el crecimiento en el campo de los juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*, sobre la base a muestreos periódicos en el campo y a experimentos de campo y laboratorio y se lo compara con el crecimiento de ejemplares mantenidos en el laboratorio.

Materiales y métodos:

Crecimiento en el laboratorio a distintas temperaturas: En enero de 1996 se colectaron megalopas de ambas especies en Mar Chiquita y se transportaron inmediatamente al laboratorio. Allí se mantuvieron en recipientes de 3 l, a temperatura ambiente y con agua de 23 ‰. Inmediatamente después de la

muda se colocaron 15 cangrejos de cada especie en recipientes individuales de 100 ml en sendas incubadoras a 21 y 12 °C, con un fotoperiodo de 8-16 h (oscuridad - luz) y 23 ‰ de salinidad. Los juveniles se alimentaron con *nauplii* de *Artemia* sp. luego del cambio de agua, cada 48 h. Diariamente se registró la presencia de mudas. Luego de 30 días se midió el ancho máximo del caparazón de los cangrejos (AC). Las tallas promedio se compararon mediante un test de Mann-Whitney .

Muestreos de campo: Se seleccionaron dos zonas de muestreo: para *Cyrtograpsus angulatus* una zona con alta concentración de arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* (bochones)(sitio 2, Fig. 2.2) y para *Chasmagnathus granulata* una zona con gran cantidad de cuevas de adultos (sitio 1, Fig. 2.2). Las muestras se tomaron desde octubre de 1992 a diciembre de 1995, 2 o 3 veces al mes en verano y con menor frecuencia en invierno. Se extrajeron 54 muestras de *C. angulatus* y 49 de *Ch. granulata*. Se tomaron dos tipos de muestra: trozos de bochones extraídos con un sacabocados de 300 ml (*C. angulatus*, n = 10) y cuadrados de 0.25 cm² elegidos al azar a lo largo de una transecta (*Ch. granulata*, n = variable). En cada muestra se recolectaron todos los individuos y se midió su AC. En muy pocas de las muestras tomadas se encontraron megalopas, reclutas o adultos de la otra especie. Para cada muestreo se construyó una distribución de frecuencias relativas de talla con los siguientes intervalos: de 1-4 mm de AC, 0.25 mm de intervalo; de 4.01-8 mm, 0.5 mm de intervalo, y de 8.01-11 mm, 1 mm de intervalo. El crecimiento se estimó sobre la base a las distribuciones de tallas mediante el análisis del desplazamiento de modas. La detección de las modas y su desplazamiento se realizó por inspección visual. La regresión lineal de los valores de cada moda y el tiempo transcurrido desde la detección inicial de la cohorte correspondiente se calculó mediante el método de los mínimos cuadrados. Por otro lado, se calculó, a partir de datos de laboratorio (Capítulo 3), la recta de regresión entre la talla de los cangrejos y el tiempo que paso en que llegaron a esa talla desde la muda de metamorfosis. Las pendientes de esas rectas de regresión se compararon mediante el análisis de la covarianza (Zar, 1984).

Experimentos de campo.: Megalopas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* colectadas en el campo en febrero de 1997 y 1998,

respectivamente se transportaron al laboratorio y se mantuvieron hasta su muda de metamorfosis, en condiciones similares al experimento de crecimiento a distintas temperaturas. Grupos de 20 cangrejos en estadio CI de *C. angulatus* se colocaron en un recipiente de plástico de 3 l de capacidad, con sus paredes caladas y cubiertas de una malla de 500 μm de poro. Dentro del recipiente se colocó, como refugio, un trozo de bochón de aproximadamente 500 ml al que se extrajeron todos los cangrejos. Un total de cinco réplicas se colocaron a 30 cm del fondo de la laguna, colgadas de una pértiga mediante una cuerda. Luego de 30 días se las retiró, se contabilizaron los supervivientes y se midió su AC. Grupos de 20 cangrejos en estadio CI de *Ch. granulata* se colocaron en baldes ($n = 4$) de 10 l con el fondo recortado y paredes y tapa caladas y recubiertas con una malla de 500 μm de poro. Esos baldes se enterraron 15 cm en una zona de cuevas de adultos. Antes, se retiraron todos los cangrejos presentes de la zona que abarcaría el balde, incluso del interior de las cuevas. A los 21 días se contó el número de supervivientes y se midió su AC. Las diferencias en las tallas promedio alcanzadas entre las réplicas se evaluaron con un ANOVA de una vía. Las comparaciones a posteriori se realizaron mediante el test de Student-Neuman-Keuls. En los casos en que los supuestos de normalidad u homoscedasticidad no se cumplieron, se utilizó un test no paramétrico de Kruskal Wallis de comparación de medianas.

Resultados:

Crecimiento en el laboratorio a distintas temperaturas.

La duración de cada estadio de cangrejo difirió entre temperaturas en ambas especies. El periodo intermuda de CI de *Cyrtograpsus angulatus* fue cuatro veces menor a 21 °C que a 12 °C. Durante el transcurso del experimento, los cangrejos alcanzaron el estadio 4 a 21 °C, pero solo mudaron una vez a 12 °C. Los CI fueron más grandes cuando se desarrollaron a 12 °C y la diferencia fue estadísticamente significativa ($T = 210$, $p < 0.05$) (Tabla 4.1). El AC de los CI en el campo fue de 1.65 ± 0.08 mm, con un rango entre 1.43 y 1.78 mm (Luppi, datos no publicados). Ese valor difirió estadísticamente con respecto a

los individuos cultivados a 12 °C ($T = 4713$, $p < 0.0001$) pero no a 21 °C ($T = 4036$, $p > 0.05$). En *Chasmagnathus granulata* el crecimiento fue más lento que en *C. angulatus*. A 21 °C los cangrejos llegaron al tercer estadio, mientras que a 12 °C, no mudaron dentro de los treinta días de experimentación (Tabla 4.1).

	Estadio alcanzado	Duración del CI (días)	Talla del CI (mm)
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>			
21 °C	IV	7.1 ± 0.9	1.64 ± 0.05
12 °C	II	28 ± 4.4	1.71 ± 0.08
<i>Chasmagnathus granulata</i>			
21 °C	III	10.9 ± 2	1.51 ± 0.05
12 °C	I		

Tabla 4.1. Máximo estadio de cangrejo alcanzado, duración y talla promedio del CI de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* cultivados en el laboratorio a 21 °C y 12 °C.

Crecimiento en el campo.

Muestras. Las distribuciones de frecuencias de talla de *Cyrtograpsus angulatus* mostraron picos de mayor intensidad de reclutamiento (en general los más grandes al inicio del verano) pero también un ingreso continuo de CI a lo largo del verano e inicios de otoño (Fig. 4.1A). Hacia fines de otoño el ingreso de reclutas se detuvo. Las distribuciones de frecuencias de tallas permanecieron con pocos cambios hasta mediados de primavera, cuando se desplazaron hacia la derecha aunque con mínimos números poblacionales. El ciclo recomenzó al inicio del verano. No se encontraron juveniles con una talla superior a los 7 mm dentro de los bochones. En *C. angulatus* no fue posible identificar cohortes que permitieran estimar el crecimiento.

Fig 4.1A. Distribuciones de frecuencia de tallas de juveniles de *Cyrtograpsus angulatus*. Junto a la fecha de muestreo se consigna entre paréntesis el número de individuos muestreados.

Fig 4.1B. Distribuciones de frecuencia de tallas de juveniles de *Chasmagnathus granulata*. Los trazos entre distribuciones unen modas pertenecientes a una misma cohorte, que se numeran de 1 a 5 en orden cronológico según su fecha de su primera detección. Junto a la fecha de muestreo se consigna entre paréntesis el número de individuos muestreados.

Las distribuciones de frecuencias de tallas de los juveniles de *Chasmagnathus granulata* incluyeron individuos de todas las tallas hasta 11 mm. (Fig. 4.1A). Su análisis permitió identificar varios periodos de reclutamiento durante los 39 meses de muestreo: 2 en el verano de 1993, 4 en el verano de 1994 y 3 en el verano de 1995. En enero de este ultimo año, fue aparente la presencia de 2 periodos de reclutamiento muy próximos en el tiempo.

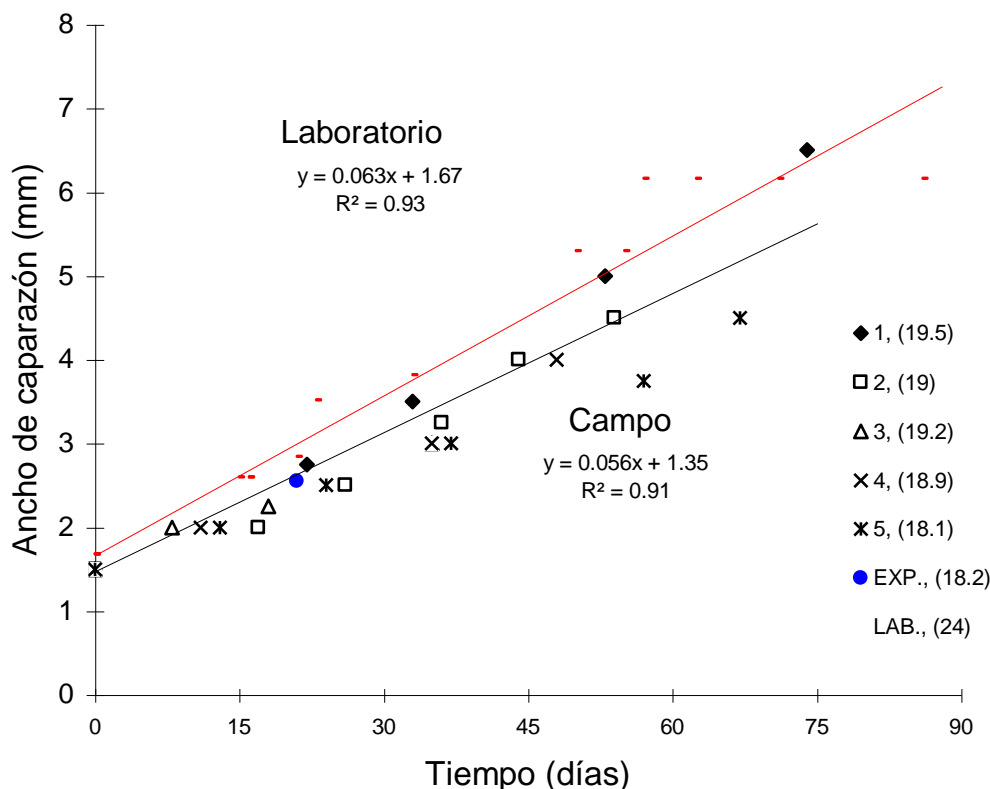


Fig. 4.2. Crecimiento de *Chasmagnathus granulata* a partir de datos de muestreos de campo (cohorte 1: se inicia el 29/12/92, 2: 28/12/93, 3: 2/02/94, 4: 4/01/95, 5: 15/01/95, corresponden a las cohortes delineadas en la Fig. 4.1B) y experimentos de campo (punto EXP, el dato se menciona en la pág. 4.41) y de laboratorio (LAB). En la leyenda se indica la temperatura promedio del aire del período en que se siguió cada cohorte y durante los experimentos. Las rectas corresponden a las regresiones lineales de la suma de los datos de las cohortes, y de los datos de crecimiento en laboratorio (datos de Capítulo 3).

El desplazamiento de las clases modales fue muy evidente en 5 cohortes (Fig. 4.2) lo cual permitió la estimación de tasas de crecimiento. Estas variaron entre 0.067 mm/día (cohorte del 29/12/92) y 0.043 mm/día (cohorte del 15/01/95). La tasa de crecimiento en el campo para los datos de todas las cohortes agrupados fue de 0.056 mm/día (pendiente de la regresión lineal, Fig. 4.2). La tasa de crecimiento de cangrejos cultivados en el laboratorio fue de 0.063 mm/día a 24 °C (Fig. 3.3). No hubo diferencias significativas entre las tasas de crecimiento en el campo y el laboratorio (ANCOVA, $F = 3.83$, $p > 0.05$).

Experimentos. La temperatura promedio del aire a lo largo del experimento con *Chasmagnathus granulata* fue de 18.2 °C. El AC de los CI fué de 1.5 mm. Al cabo de 21 días el número de sobrevivientes osciló entre 8 y 26. En ese momento los cangrejos alcanzaron tallas de entre 2.5 y 2.7 mm (Tabla 4.2). No se encontraron diferencias significativas entre las tallas alcanzadas por los juveniles de cada réplica ($H = 2.98$, $p > 0.1$) y el promedio general fué 2.58 ± 0.28 mm, lo cual indica una tasa de crecimiento de 0.051 mm/día. No hubo diferencias significativas entre las tallas alcanzadas en el campo y en el laboratorio ($T = 1469$, $p > 0.1$) En algunos casos se observó un número de juveniles superior al inicial por el ingreso de megalopas por la malla de contención; en la réplica 4 el número de reclutas fue muy bajo y se encontraron adultos y juveniles de mayor tamaño que habían ingresado excavando por debajo de la pared del recipiente (Tabla 4.2).

	Talla (mm) y número de sobrevivientes Réplica					Talla (mm) laboratorio
	1	2	3	4	5	
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	6.7±1 (12) a	6.7±1.2 (18) a	5.6±1.1 (7)* b	7.8 ±1 (15) c	8.2±1 (18) c	4.4±0.2
<i>Chasmagnathus granulata</i>	2.5±0.3 (26) a	2.5±0.1 (17) a	2.6±0.3 (26) a	2.7±0.3 (8)* a		2.5±0.1

Tabla 4.2. Ancho de caparazón (promedio \pm desvio estandar) y número de sobrevivientes (entre paréntesis) en el campo (4 o 5 réplicas) y el laboratorio al finalizar el experimento de "crecimiento en el campo" (30 días en *Cyrtograpsus angulatus* y 21 días en *Chasmagnathus granulata*). Las letras compartidas indican que no hay diferencias significativas (Test a posteriori).

* réplicas en las que aparecieron individuos adultos o juveniles grandes.

La temperatura promedio del aire a lo largo del experimento con *Cyrtograpsus angulatus* fue de 18.8 °C. El AC de los CI fué 1.63 mm. Al cabo de 30 días el número de sobrevivientes osciló entre 7 y 18 ejemplares. En ese momento los cangrejos alcanzaron de 5.6 a 8.2 mm de AC (Tabla 4.2), lo cual indica una tasa de crecimiento entre 0.13 y 0.22 mm/día. Se encontraron diferencias significativas entre las tallas alcanzadas por los juveniles en cada replica (ANOVA, $F = 10.5$, $p < 0.01$): la menor en la réplica 3, junto a la menor supervivencia y la presencia de un adulto de *C. altimanus*; la mayor talla y

supervivencia en la réplica 5. Las comparaciones a posteriori mostraron que las réplicas 4 y 5 difirieron significativamente en la talla alcanzada con las otras tres, pero no entre si, al igual que la 1 y 2 (Tabla 4.2). En todos los casos las tallas alcanzadas en el campo difirieron significativamente de las alcanzadas en el laboratorio ($p < 0.001$).

Discusión:

Efecto de la temperatura sobre el crecimiento.

La temperatura afecta el crecimiento de los reclutas en las dos especies. El periodo intermuda fue 4 veces mayor en los CI de *Cyrtograpsus angulatus* mantenidos a 12 °C con respecto a los mantenidos a 21 °C. Por otro lado, ninguno de los *Chasmagnathus granulata* mantenidos a 12 °C había mudado aún a cangrejo 2 al finalizar el experimento. Dado que los CI de *C. angulatus* fueron colocados a 12 y 21 °C inmediatamente después de la muda, las diferencias de tamaño observadas entre temperaturas podrían deberse a diferencias en la absorción de agua. Freeman et al. (1983) proponen que existe un factor en el pedúnculo ocular que restringe la absorción de agua durante la ecdisis y, consecuentemente, la expansión de la nueva cutícula; la baja temperatura disminuiría la acción de ese factor.

La temperatura afecta la duración del periodo de intermuda más que el incremento en talla en varias especies de cangrejos y langostas (Tagatz, 1968; Leffler, 1972; Chittleborough, 1975; Hartnoll, 1982; Cadman & Weinstein, 1988; Tunberg & Creswell, 1991). Sin embargo, se detectaron diferencias de talla entre cangrejos criados a distintas temperaturas: a menor temperatura, alcanzaron un mayor tamaño para un mismo estadio (Leffler, 1972; Chittleborough, 1975; Hartnoll, 1982).

La talla máxima de los CI recolectados en el campo difiere en 25 % con respecto a la mínima, en ambas especies. En condiciones constantes de laboratorio la diferencia entre la talla máxima y mínima de los CI es de 15 y 10 % para *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* respectivamente. La diferencia entre ambos porcentajes se puede explicar por el efecto de las

condiciones ambientales en la que tuvo lugar la muda de metamorfosis o el desarrollo larval. Por un lado, la temperatura tiene una amplitud de 19 °C en verano (15-34). Por otra parte, en *Ch. granulata* se ha detectado dos patrones de desarrollo larval. Bajo condiciones de stress (baja alimentación o salinidades extremas) puede agregarse un quinto estadio de zoea (Pestana & Ostrensky, 1995; Gimenez & Anger, datos no publicados). Los CI provenientes de estas zoeas son de mayor tamaño que los provenientes de zoeas 4 (Gimenez, datos no publicados).

Las distribuciones de frecuencias de tallas de juveniles de las dos especies muestran grandes desplazamientos de las modas desde octubre hasta mayo, en tanto que durante el resto del año permanecen prácticamente sin cambios. Esta estabilidad de las distribuciones de frecuencias de tallas puede deberse a una disminución o paralización del crecimiento por las bajas temperaturas en ese periodo (Fig. 2.1). Al menos, la actividad de los juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* se ve afectada de manera evidente por la temperatura baja, ya que en invierno permanecen inmóviles en sus cuevas o refugios hasta bien entrada la mañana, incluso en días soleados (Luppi, observación personal). Otros cangrejos muestran una respuesta similar: *Callinectes sapidus* y *Cancer magister* disminuyen o detienen su crecimiento por debajo de ciertas temperaturas y no crecen durante los meses de invierno (Tagatz, 1968; Leffler, 1972; Orensanz & Gallucci, 1988).

Crecimiento en el campo.

Muestreos. Los métodos gráficos y analíticos desarrollados para el análisis de las distribuciones de frecuencia de tallas sólo son útiles cuando se aplican a especies con un período breve de reclutamiento intenso, y con condiciones ambientales que permitan una tasa de crecimiento uniforme en todos los individuos de una cohorte (Hartnoll, 1978; 1982; 1983; Klein Breteler, 1975; Orensanz & Gallucci, 1988). En este trabajo, las distribuciones de frecuencias de tallas fueron analizadas visualmente dado que 1) el reclutamiento en ambas especies tiene lugar durante un largo período, en el cual existen varios pulsos y

2) la tasa de crecimiento es variable como consecuencia de la heterogeneidad temporal y espacial de las condiciones climáticas y bióticas del ambiente.

Las diferencias en el reclutamiento entre *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* se condicen con la biología reproductora de las especies. En efecto, en *Ch. granulata* la producción de las distintas puestas está sincronizada a lo largo de la estación reproductora (Spivak et al. 1996) lo que explica los pulsos de reclutamiento marcados. Por otra parte *C. angulatus* no sincroniza las distintas puestas dentro de la estación reproductora, excepto la primera (Spivak et al. 1996). Esta falta de sincronización daría como resultado un ingreso de megalopas a la laguna y un reclutamiento continuos.

La tasa de crecimiento de las cohortes de *Chasmagnathus granulata* estudiadas en el campo fue similar a la obtenida en el laboratorio, lo que no era esperado dadas las diferencias en la temperatura de desarrollo (entre 18.1 y 19.5 °C en el campo, 24 °C en el laboratorio). Es posible que el primer período intermuda y, por lo tanto, el tiempo de desarrollo en el campo se haya subestimado. En el laboratorio se conocía el tiempo 0 real y en consecuencia el intervalo real entre las dos primeras tallas; en el campo el momento de detección de la primer moda, pero no la fecha de metamorfosis, definió el tiempo 0.

La diferencia entre las tallas alcanzadas por las diferentes cohortes en un tiempo dado alcanzaron a 33 %. Si bien las tallas menores se detectaron en periodos de menor temperatura promedio, la diferencia de temperatura apenas alcanzó a 1.5 °C y posiblemente ese factor no sea suficiente para explicar las diferencias de tallas observadas. Otro factor que afecta la tasa de crecimiento en Grapsidae es la salinidad, que es altamente variable en el ambiente estudiado, alcanzando valores tan bajos como 2-3 ‰ de salinidad (Anger et al. 1994). Estudios de laboratorio mostraron que la baja salinidad disminuye la talla que puede alcanzar un juvenil de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus*, a un estadio determinado (Bas, datos no publicados; Spivak, 1999). Por otro lado, no deben descartarse los efectos sinérgicos de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento, tal como fue demostrado en los juveniles de *Menippe mercenaria* (Brown et al. 1992).

Experimentos. *Cyrtograpsus angulatus* crece más rápido en el campo que en laboratorio a temperaturas similares o menores, en tanto que *Chasmagnathus granulata* alcanza tallas menores o semejantes. Esta disparidad de respuestas de una especie y otra puede deberse a distintos factores. En *C. angulatus* puede haber un aumento en el incremento de talla por muda y una disminución del periodo de intermuda. El porcentaje de incremento por talla puede aumentar en el campo como consecuencia de una alimentación más completa, que daría como resultado una mayor talla a igual estadio de muda y tiempo de desarrollo. El período intermuda puede variar principalmente por la temperatura. Si bien la temperatura promedio durante el periodo de experimentación fue 6 °C menor que la de laboratorio, el agua pudo alcanzar durante los días de verano temperaturas mayores a 30 °C (Marcovecchio et al. 1997). Además, en el mes de enero, por ejemplo, las temperaturas alcanzan los 24 °C en promedio durante parte del día (Fig. 2.1B). No existen en la literatura datos sobre el efecto de ciclos diarios de temperaturas sobre el crecimiento de cangrejos. En otras especies como *Cancer magister*, también se observaron diferencias importantes entre el crecimiento en laboratorio y campo (Collier, 1983), debidas a un menor incremento de talla por muda en los animales criados en laboratorio. Tampoco se pueden descartar otros efectos del mantenimiento de los individuos en el laboratorio, tales como tamaño del recipiente, fotoperiodo y aislamiento, que pueden afectar el porcentaje de incremento y también el periodo de intermuda.

Por otro lado, las diferencias en el tiempo necesario para que *Chasmagnathus granulata* alcance una talla semejante en laboratorio y en los experimentos de campo (Fig. 4.2) pueden estar sobrestimadas. En el campo, al cabo de 21 días, los cangrejos tenían una talla equivalente al estadio 3 (según cálculos de laboratorio), pero es probable que la hubieran alcanzado varios días antes. En el laboratorio, ese estadio se alcanzó a los 14 días de desarrollo (Capítulo 3).

La diferencia entre las tallas promedio alcanzadas entre las réplicas de *Cyrtograpsus angulatus* (Tabla 4.2) podría deberse a una diferencia microespacial en la distribución de la temperatura. Este tipo de variaciones microespaciales fueron documentadas para Mar Chiquita, llegando a

diferencias de 4 °C (Anger et al. 1994). Es importante realizar nuevos experimentos para comprobar este hecho, ya que un mismo grupo de individuos que asienten separados por muy poca distancia pueden mostrar tallas, supervivencia y tiempo en alcanzar la madurez diferentes.

En ambas especies la alta mortalidad en una réplica coincidió con la presencia de adultos y juveniles de mayor tamaño en el recipiente de experimentación. Experimentos de laboratorio y observaciones de campo han demostrado que reclutas y juveniles de pequeño tamaño son susceptibles a la predación o canibalismo (Capítulos 5 y 6). Por otra parte, en *Cyrtograpsus angulatus* la alta mortalidad coincidió con una talla promedio menor. Reclutas de *Carcinus maenas* tienen un crecimiento menor, mudan más lentamente y tienen una tasa menor de consumo de alimento, si están acompañados de individuos conespecíficos de mayor tamaño (Adelung, 1971, en Klein Breteler, 1975). Un efecto similar podría tener un adulto de diferente especie (*Cyrtograpsus altimanus*) sobre los reclutas de *C. angulatus*. En *Chasmagnathus granulata* la presencia de adultos o juveniles de mayor tamaño no parece afectar el crecimiento. En esta especie, los reclutas conviven desde el estado de cangrejo 1 con individuos de mayor tamaño y la presión de canibalismo sobre reclutas es menor que en *C. angulatus* (Luppi, datos no publicados).

En este trabajo hemos mostrado que hay diferencias entre el crecimiento de juveniles de cangrejos en el laboratorio y el campo, y que estas diferencias no son en igual sentido en las dos especies. Estas diferencias se deberían no sólo a efectos de la cría en laboratorio, sino también a las condiciones ambientales muy dinámicas que tiene la laguna Mar Chiquita.

Capítulo 5

Patrones de reclutamiento.

Introducción.....	49
Materiales y métodos.....	50
Resultados.....	54
Discusión.....	59

Introducción:

Para poblaciones marinas abiertas de especies con ciclos de vida complejos, el reclutamiento es definido como la adición de individuos a una población local por asentamiento de la fase larval pelágica y su transformación a la fase de los primeros estadios juveniles bentónicos (Caley et al. 1996) y, esta influenciado por procesos físicos y biológicos tanto durante la vida larval pelágica como en las etapas subsecuentes (Connell, 1985; Gaines & Roughgarden, 1985; Mapstone & Fowler, 1988; Bertness et al. 1992; Egglestone & Armstrong, 1995; Butler et al. 1997).

Para organismos bentónicos con larvas o postlarvas con gran capacidad de natación, el reclutamiento tiene tres componentes: 1- la cantidad de postlarvas (megalopas, en el caso de los cangrejos) en la columna de agua, 2- la selección activa de un hábitat de asentamiento hecha por las postlarvas en el momento de asentarse y 3- la supervivencia de los individuos recién asentados y los primeros estadios juveniles (Egglestone & Armstrong, 1995; Moksnes, 1997). Las especies que tienen una significativa relación entre el asentamiento larval (directamente relacionado con la cantidad de larvas o postlarvas en la columna de agua) y el reclutamiento de un estadio de vida más adelantado se las considera típicamente limitadas por el asentamiento (Connell, 1985; Doherty & Williams, 1988). Si las densidades poblacionales están afectadas por factores post-asentamiento, tales como competencia o predación inter o intraespecífica, se considera que el reclutamiento es regulado (Hughes, 1990; Butler et al. 1997). Los patrones de reclutamiento van a ser consecuencia de como se combinen los distintos factores pre y post-asentamiento.

Para crustáceos móviles existen ejemplos de reclutamiento limitado (langostas en Australia, Pearse & Phillips, 1988; Caputi et al. 1995) y regulado (langostas en USA, Incze & Wahle, 1991; stomatópodos, Steger, 1987; cangrejos, Eggleston & Armstrong, 1995) aunque la mayor parte de los estudios reflejan este último mecanismo. Dentro de los procesos post-asentamiento la mortalidad densodependiente es la que tiene más influencia en el reclutamiento (Olmi et al. 1990; Wahle & Steneck, 1991; Eggleston & Armstrong, 1995; Palmer et al., 1996; Moksnes et al. 1997).

El objetivo de este trabajo fue estudiar a lo largo de tres años los patrones de reclutamiento de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* a través de muestreos periódicos de los primeros estadios juveniles en los microhábitat específicos en la laguna Mar Chiquita. Los patrones de reclutamiento encontrados y el uso de microhábitats distintos por reclutas y juveniles de las dos especies se interpretan sobre la base de antecedentes sobre la distribución, crecimiento y biología reproductiva de las especies y mediante distintos experimentos de laboratorio sobre selección de hábitat, gregarismo y canibalismo.

Materiales y métodos:

Patrones de reclutamiento. Los *Cyrtograpsus angulatus* se recolectaron en una zona con alta concentración de arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* (bochones) y los *Chasmagnathus granulata* en una zona con gran cantidad de cuevas de adultos. Los muestreos se efectuaron desde octubre de 1992 a diciembre de 1995, 2 o 3 veces al mes en verano y con menor frecuencia en invierno, totalizando 54 para *C. angulatus* y 49 para *Ch. granulata*. Cada unidad muestral consistió en una fracción cilíndrica de bochón, extraído con un sacabocados de 300 ml, (*C. angulatus*, n = 10 por muestreo) o un cuadrado de 0.25 cm² elegido al azar a lo largo de una transecta paralela a la costa (*Ch. granulata*, n variable, entre 3 y 12 unidades por muestreo). En cada unidad muestral se recolectaron todos los individuos y se midió su ancho de caparazón (AC). En muy pocas de las muestras tomadas se encontró algún individuo de la otra especie, tanto megalopa como recluta o adulto. Se definieron 2 grupos de tallas: "reclutas", aquellos individuos menores de 3.2 mm (*C. angulatus*) y de 2.9 mm (*Ch. granulata*), y "juveniles" aquellos mayores de ese límite. El límite entre los grupos corresponde al promedio de las tallas de los cangrejos en estadio III y IV cultivados en el laboratorio (Capítulo 3). Se calcularon las densidades promedio de la totalidad de los individuos, de los reclutas y de los juveniles de cada especie en cada muestreo.

Canibalismo y predación. Reclutas y juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y adultos de *C. altimanus* se recolectaron a partir de trozos de la parte superior externa de arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* que mostraran señales de crecimiento (Obenat & Pezzani, 1989). Cada trozo se llevó inmediatamente al laboratorio y se disgregó con sumo cuidado para retirar los reclutas y juveniles. Reclutas y juveniles de *Chasmagnathus granulata* se recolectaron del interior y los alrededores de las cuevas de la misma especie. Se midió el AC de los cangrejos y se asignaron a cada categoría de acuerdo a su talla (Tabla 5.1).

		Ancho de caparazón (mm)			
		<i>Cyrtograpsus angulatus</i>		<i>Chasmagnathus granulata</i>	
		rango	media \pm de	rango	media \pm de
presas	reclutas	< 2.4	1.9 \pm 0.3	< 2.2	1.8 \pm 0.2
predadores	juveniles	6-8	7.2 \pm 0.6	6-8	7.1 \pm 0.6
		<i>Cyrtograpsus altimanus</i>			
predadores	adultos	6-8	nd		

Tabla 6.1. Rango y promedio \pm desvio estandar (de) de los individuos presas y predadores de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* utilizados en los experimentos. nd: no determinado.

Como presas se seleccionaron reclutas menores de 2.4 mm o 2.2 mm de AC para *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* respectivamente. Este límite corresponde al punto medio entre los promedios de las tallas de cangrejo de estadio II y III obtenidos en el laboratorio (Capítulo 3). Como predadores, se eligieron juveniles de las dos especies y adultos de *C. altimanus* que midieran entre 6 y 8 mm de AC.

Los reclutas y juveniles se mantuvieron en recipientes plásticos de 5 l, con aireación constante. El agua de mantenimiento y experimentación fue de 23 ‰ de salinidad. Los reclutas se alimentaron con *nauplii* de *Artemia* sp., los juveniles con Tetra Bits™.

En todos los experimentos se utilizaron recipientes de plástico de 11.5 cm de diámetro por 13 cm de altura y 1l de capacidad con 600 ml de agua. Como refugio se utilizó una esponja plástica de 300 ml con un tamaño de poro de 4.6

± 0.37 mm y un diámetro de fibra de 0.63 ± 0.03 mm. Si bien el tamaño de poro es inferior a la talla de los juveniles, el material plástico de las esponjas es flexible y permite la entrada de los juveniles al interior de las mismas. Para crear condiciones de ayuno en los predadores se mantuvieron 48 hs sin alimento. En cada recipiente se usaron 6 reclutas como presas y un predador, juvenil o adulto. Este número de reclutas equivale a una densidad usualmente encontrada en el campo. Los predadores se colocaron en los recipientes 30' antes de iniciar los experimentos y posteriormente se agregaron los reclutas. Todos los individuos se utilizaron una sola vez. El tiempo de experimentación fue de 48 hs, al final del cual se extrajo el predador y se contaron los sobrevivientes.

Se realizaron tres tipos de experimentos. Para evaluar si los reclutas se comían entre sí, en presencia y ausencia de refugio, se realizaron 20 réplicas para cada combinación de especie y refugio. (total, 80 réplicas). Para evaluar el canibalismo de juveniles sobre reclutas, para las dos especies, se utilizaron juveniles ayunados, en presencia y ausencia de refugio. Se realizaron 20 réplicas para cada condición (total, 80 réplicas). Para evaluar la capacidad predatoria de los adultos de *Cyrtograpsus altimanus* sobre reclutas de *C. angulatus* se colocó en cada recipiente un adulto del predador, en condiciones de ayuno, con presencia y ausencia de refugio. Se realizaron 20 réplicas para cada condición (total, 40 réplicas). En todos los casos, los datos de las 20 réplicas de cada combinación se sumaron y los resultados se analizaron con un test de χ^2 con corrección de Yates.

Selección de sustrato por megalopas y CI. (solo para *Cyrtograpsus angulatus*). Se utilizaron recipientes de plástico de 5 l, 28 cm de diámetro y 16 cm de altura. Cada recipiente contuvo 1.5 l de agua de 23 ‰ de salinidad. Se ofrecieron dos sustratos, un trozo de “bochón” de aproximadamente 100 ml y el mismo volumen de barro distribuido en una superficie 33 cm². Previamente se extrajo toda la macrofauna de cada trozo de “bochón”. El barro fue colectado en zona de asentamiento de *Chasmagnathus granulata*. Los dos sustratos se colocaron sobre una línea media del recipiente y a 5 cm del borde del mismo. Para minimizar el efecto de la luz sobre la direccionalidad de las megalopas y

CI, los recipientes se colocaron de forma tal que la línea media que atravesaba los dos substratos formara un ángulo diferente en cada caso. Los ángulos se calcularon transformando números al azar. Cada recipiente era inmediatamente tapado una vez iniciado el experimento. Las megalopas utilizadas se obtuvieron en el campo mediante colectores colocados en la columna de agua. Para el experimento se seleccionaron aquellas que estaban en un estadio de muda correspondiente a intermuda (Luppi, datos no publicados). El resto de las megalopas se mantuvieron en laboratorio hasta su muda a CI y estos se utilizaron experimentalmente. Se realizaron igual número (10) de réplicas para megalopas que para CI, con 10 individuos en cada una. Los individuos se introdujeron al recipiente mediante una pipeta, en el centro del recipiente y sólo se utilizaron una vez. Luego de dos horas de iniciado el experimento se registró el número de megalopas o CI en cada sustrato o en el resto del recipiente. La suma de los datos de las 10 réplicas se analizó mediante test de χ^2 .

Comportamiento gregario. Se colectaron reclutas de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* en los microhábitats específicos de asentamiento, durante el mes de febrero y marzo de 1996. Los promedios de AC de los reclutas utilizados fueron: 1.8 ± 0.25 mm y 1.95 ± 0.3 mm para la primera y segunda especie respectivamente. Como adultos se utilizaron individuos mayores de 25 mm de ancho de caparazón, machos y hembras ovígeras. Los experimentos se llevaron a cabo en cajas rectangulares de 34 cm de largo, 27 cm de ancho y 17.5 cm de alto. En la línea media transversal de las cajas se colocó una malla tejida de alambre, de modo de dividirla en dos secciones iguales. La malla permitía la libre circulación de los reclutas, no así la de los adultos. A cada caja se le adicionó 1.5 l de agua de 23 ‰ de salinidad. Se realizaron 8 réplicas de cada combinación posible entre reclutas y adultos machos y hembras de las dos especies. Además se realizaron experimentos de control sin adultos. En cada caja se colocaron 5 reclutas en cada sección, en el centro de la superficie, y un adulto en una sección, distribuyéndolo al azar de un lado u otro de la malla. Las cajas se colocaron en una habitación en penumbra y se las tapó luego de colocar los individuos para disminuir cualquier efecto de fototaxismo. Se registró la ubicación de los individuos luego de 15

minutos de iniciada la experiencia. Los individuos que se encontraban adheridos al tejido de alambre se excluyeron del análisis. Los datos se analizaron mediante un test de bondad del ajuste (χ^2), contrastando la H_0 de igualdad de reclutas de cada lado.

Resultados:

Patrones de reclutamiento. La densidad total de cangrejos (reclutas + juveniles) mostró patrones similares en ambas especies, que no variaron a lo largo de los tres años (Fig. 5.1 A y B). Al inicio del verano hay un incremento importante en el número de individuos, que se mantiene con fluctuaciones más o menos grandes hasta el inicio de la primavera. En ese momento empieza a disminuir la densidad hasta llegar a un mínimo, la disminución es mucho más marcada en *Chasmagnathus granulata*. Al analizar los patrones de densidad de los reclutas y juveniles por separado aparecieron diferencias entre las especies. En *Cyrtograpsus angulatus* las variaciones de las densidades de los reclutas acompañaron regularmente a las variaciones del total de los individuos. Acorde a esto, las variaciones de los juveniles fueron mucho menores. De hecho, la única variación importante se produjo a finales de la primavera, cuando la densidad disminuyó notablemente. Por el contrario, en *Ch. granulata*, las oscilaciones en los valores de densidad de reclutas y juveniles no mostraron un patrón claro. Las variaciones de las densidades totales a veces coincidieron con las de los reclutas, otras con las de los juveniles y otras con ambas a la vez.

Fig. 5.1 A. Densidades promedio de cada muestreo de reclutas, juveniles y del total de individuos (reclutas + juveniles) de *Chasmagnathus granulata*. Las letras mayúsculas en el eje de las abscisas indican el inicio de cada estación (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno).

Fig. 5.1 B. Densidades promedio de cada muestreo de reclutas, juveniles y del total de individuos (reclutas + juveniles) de *Cyrtograpsus angulatus*. Las letras mayúsculas en el eje de las abscisas indican el inicio de cada estación (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno).

Canibalismo y predación. Para las dos especies la mortalidad proporcional intracohorte alcanzó valores muy bajos (Fig. 5.2) y no se vió influenciada por la presencia de refugios (χ^2 : 0 y 0.17; DF: 1; $p = 1$ y $p > 0.5$; *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* respectivamente).

Los juveniles de las dos especies predaron sobre reclutas conespecíficos (canibalismo intercohortes intraespecífico). Sin refugio, consumieron prácticamente la totalidad de los reclutas (mortalidad proporcional de 0.98 y 1, *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* respectivamente). Con refugio, *C. angulatus* comió un 56 % de los reclutas y *Ch. granulata* un 15 %.

Los números consumidos sin y con refugio fueron estadísticamente diferentes (χ^2 : 57.3; DF: 1; $p < 0.001$ y χ^2 : 173.9; DF: 1; $p < 0.001$, para las dos especies respectivamente) (Fig. 5.3).

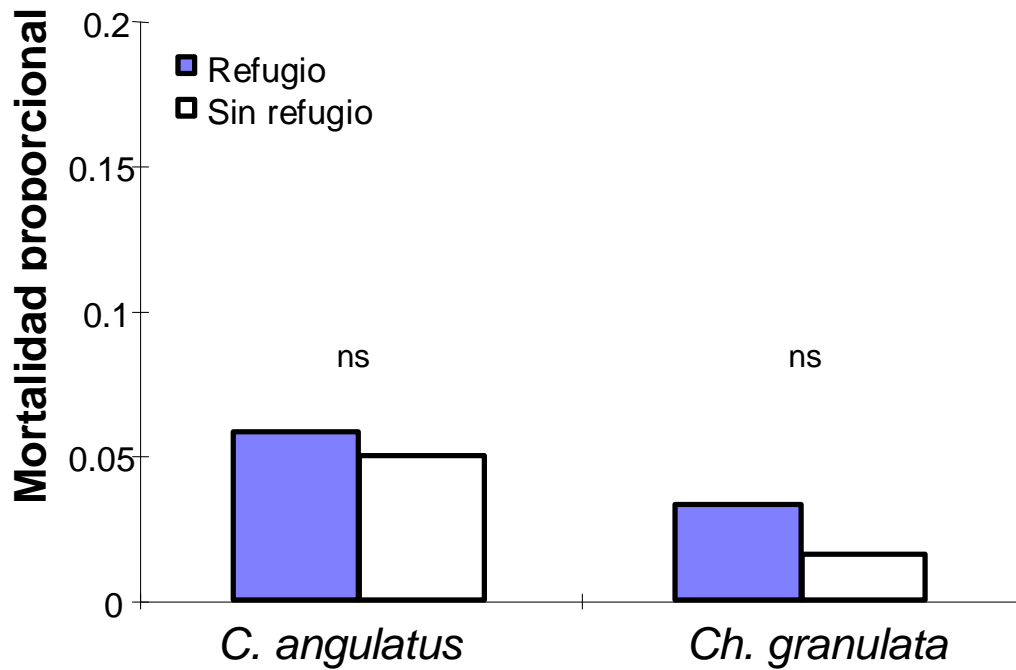


Fig. 5.2. Mortalidad proporcional intracohorte de reclutas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*, en presencia y ausencia de refugio (ns: diferencias estadísticamente no significativas).

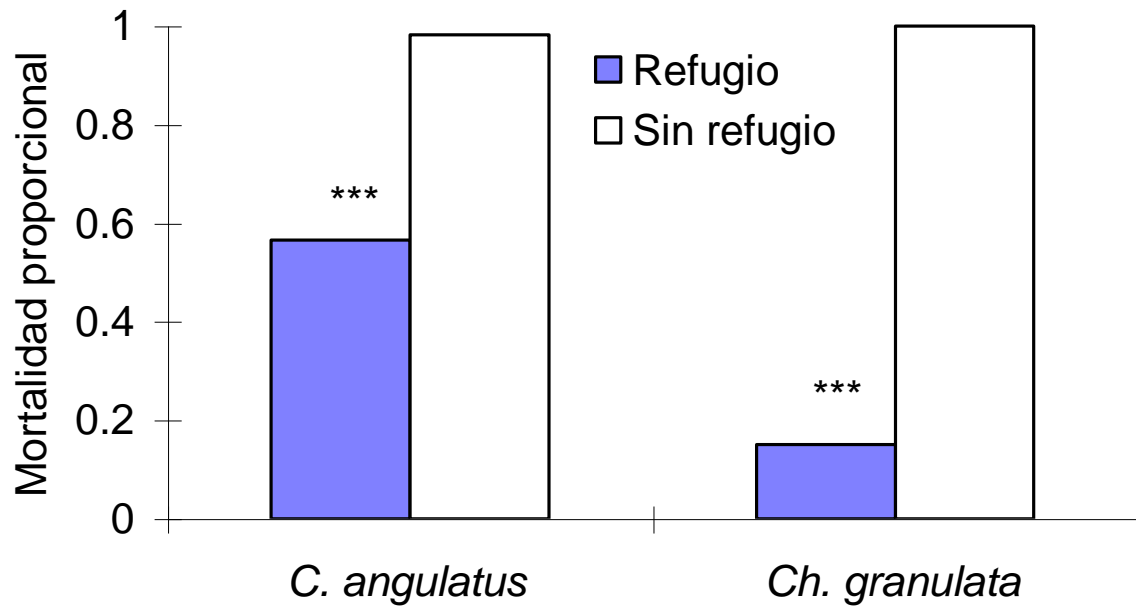


Fig. 5.3. Mortalidad proporcional intercohorte de reclutas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*, en presencia y ausencia de refugio (***: diferencias estadísticamente muy significativas, $p > 0.001$).

Los adultos de *Cyrtograpsus altimanus* tuvieron una importante actividad predatoria sobre reclutas de *C. angulatus*, especialmente en ausencia de refugio, donde la mortalidad proporcional fué significativamente mayor (0.97) que cuando el refugio estaba presente (0.18) (χ^2 : 147; DF: 1; $p < 0.0001$).

Selección de sustrato. *Cyrtograpsus angulatus*: De las 100 megalopas colocadas en el dispositivo experimental, 89 se encontraron en el "bochón", 1 en el barro y 10 estaban nadando o posados en el resto del recipiente. Las diferencias entre los sustratos fue estadísticamente significativa (χ^2 , 86, $p < 0.001$). Por otro lado los CI se distribuyeron en cantidades practicamente iguales entre los dos sustratos 45 en el "bochón" y 46 en el barro, y 9 en el resto del recipiente. La diferencia entre los sustratos fue no significativa (χ^2 , 0.01, $p > 0.1$).

Comportamiento gregario. En los controles, los reclutas no se agruparon y mantuvieron una distribución al azar entre las dos secciones de las cajas

(Tabla 5.2). En presencia de adultos sólo se registraron diferencias significativas en el número de reclutas en ambos sectores en la interacción de reclutas y adultos de *Cyrtograpsus angulatus*, de ambos sexos. Los reclutas, en ese caso, se ubican preferentemente en el sector sin adultos (Tabla 5.2).

Condición experimental		Situación de cada sección			
Reclutas	Adultos	Con adulto	Sin adulto	χ^2	Sig.
<i>Ch. granulata</i>	Macho <i>Ch. granulata</i>	36	46	0.39	ns
<i>Ch. granulata</i>	Hembra <i>Ch. granulata</i>	32	46	0.93	ns
<i>Ch. granulata</i>	Macho <i>C. angulatus</i>	33	46	0.77	ns
<i>Ch. granulata</i>	Hembra <i>C. angulatus</i>	43	37	0.1	ns
<i>C. angulatus</i>	Macho <i>Ch. granulata</i>	26	43	1.65	ns
<i>C. angulatus</i>	Hembra <i>Ch. granulata</i>	19	42	3.74	ns
<i>C. angulatus</i>	Macho <i>C. angulatus</i>	21	55	7.09	***
<i>C. angulatus</i>	Hembra <i>C. angulatus</i>	21	49	5.03	***
		Sin adulto	Sin adulto		
<i>Ch. granulata</i>	Control	42	36	0.1	ns
<i>C. angulatus</i>	Control	37	41	0.02	ns

Tabla 5.2. Número de reclutas en cada sección de las cajas (χ^2 : estadístico del test de bondad y ajuste, Sig.: significación ; ns: no significativo; ***: $p < 0.01$).

Discusión:

En la laguna Mar Chiquita *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* tienen patrones de reclutamiento que se repiten de año a año y, si bien son similares, muestran características propias de cada especie. Estos patrones son consistentes con información disponible sobre distribución, crecimiento y reproducción de los dos cangrejos y con la presencia de canibalismo. Además la fidelidad de reclutas y juveniles de cada especie a su microhabitat se mantuvo a lo largo de todo el periodo de muestreo, como consecuencia de comportamientos de selección de habitat y gregarismo.

Luego que las densidades de cangrejos alcanzaron un mínimo, hacia finales de primavera, se produjo un incremento súbito en los números poblacionales

en las dos especies, explicado casi en su totalidad por la aparición de cangrejos recién asentados. Este primer pico de alta densidad de los primeros estadios de cangrejo fué el mayor para *Cyrtograpsus angulatus* en los tres años, como consecuencia de la sincronización en el desarrollo embrionario y de la eclosión de larvas al comienzo de la estación reproductora (Anger *et al.* 1994; Spivak *et al.* 1996). El reclutamiento se inició antes en *C. angulatus* que en *Chasmagnathus granulata*, con una diferencia de aproximadamente un mes. La estación reproductora de ambas especies comienza entre fines de octubre y comienzos de noviembre, pero siempre antes en *C. angulatus* (Spivak *et al.* 1996). Además, el desarrollo embrionario de esta última especie es más rápido que el de *Ch. granulata* a una misma temperatura (Bas, datos no publicados).

Los reclutas, de ambas especies, están presentes desde noviembre o diciembre y hasta septiembre u octubre, a pesar que sólo existen hembras ovígeras hasta el mes de abril. Las larvas producidas por el último grupo de hembras ovígeras saldrían de la laguna bien avanzado el otoño y soportarían, durante su desarrollo en el mar, una temperatura del agua inferior a la de los meses de verano y como consecuencia el tiempo hasta llegar a megalopa será mayor. Se han encontrado megalopas de *Chasmagnathus granulata* en el mes de junio de 1994 que pueden ser en parte responsables de picos de reclutamiento observados en el inicio del invierno. Durante el invierno la densidad de reclutas y juveniles no disminuye, probablemente como consecuencia de la detención del crecimiento por las bajas temperaturas (Capítulo 4). Cuando las temperaturas se elevan con la llegada de la primavera, se reinicia el crecimiento, los cangrejos se incorporan a categorías de tallas más grandes y/o emigran.

La densidad de juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* en los bochones se mantuvo constante entre mediados del verano y fines de la primavera siguiente, a pesar de los ingresos de nuevos reclutas durante parte de ese período. Esa constancia puede explicarse por que los juveniles abandonan el bochón, como consecuencia del aumento de su tamaño y la imposibilidad de permanecer en los espacios entre los tubos de poliquetos, y son reemplazados por los reclutas que van creciendo. Pero el reemplazo de juveniles por crecimiento de reclutas no explica la disminución abrupta en los picos de

reclutamiento. Una de las causas más probables de dicha disminución es la predación y el canibalismo. El bochón no contiene otros potenciales predadores que no sean los juveniles de *C. angulatus* o adultos de *C. altimanus*, pero en muy bajas densidades. Nuestros experimentos indican que el canibalismo y la predación sobre reclutas, aún en presencia de refugio, pueden ser muy intensos en esta especie. Por lo tanto, es probable que este sea un factor importante en la regulación de las densidades poblacionales en el bochón (Fig. 5.4).

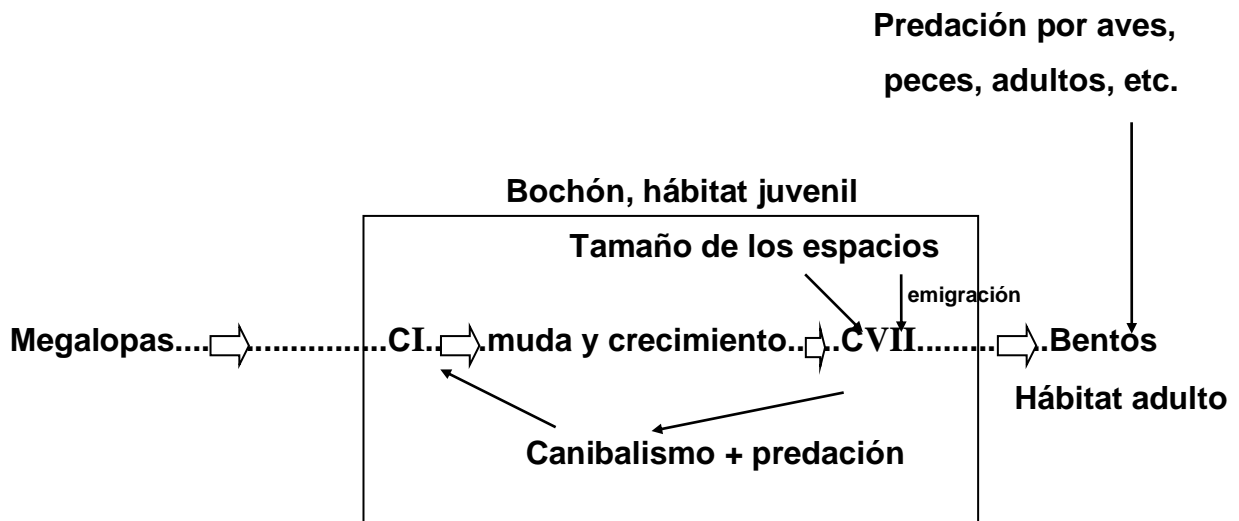


Fig 5.4. Resumen de las interacciones entre reclutas y juveniles de *Cyrtograpsus angulatus* y adultos de *C. altimanus* en el bochón. La línea punteada con flechas indica desarrollo en tanto que las flechas continuas indican interacciones.

En *Chasmagnathus granulata* las variaciones en las densidades de los juveniles fueron más marcadas que en *Cyrtograpsus angulatus*, pero menores que en el caso de los reclutas. También se observó una secuencia temporal clara, evidente por un desfase en las curvas de densidades de juveniles y reclutas. A la mayor parte de los picos de reclutamiento siguieron, tiempo después, picos de densidades de juveniles, que en 1993 y 1995 (pero no en 1994) fueron de menor altura (Fig. 5.1 B). La producción de larvas en *Ch. granulata* está más sincronizada que en *C. angulatus* (Spivak et al. 1997) y como resultado el asentamiento y el reclutamiento tendrían una ocurrencia más episódica, pero no necesariamente regular o con tiempos definidos entre una y otra. En esta especie también existe un importante canibalismo de los juveniles hacia los reclutas. Pero parte de la población juvenil está en un microhábitat diferente al de los reclutas. En efecto, los reclutas habitan principalmente los

interiores de las cuevas de los adultos, en tanto que los juveniles están presentes tanto en cuevas de los adultos como en cuevas propias. Sin embargo, al contrario que en los bochones donde los reclutas de *C. angulatus* están poco expuestos a la predación por otros animales, los juveniles y reclutas de *Ch. granulata* estarían también sujetos a una presión depredadora por parte de aves, otros cangrejos, y peces que pueden explicar los descensos marcados de su densidad (Fig. 5.5).

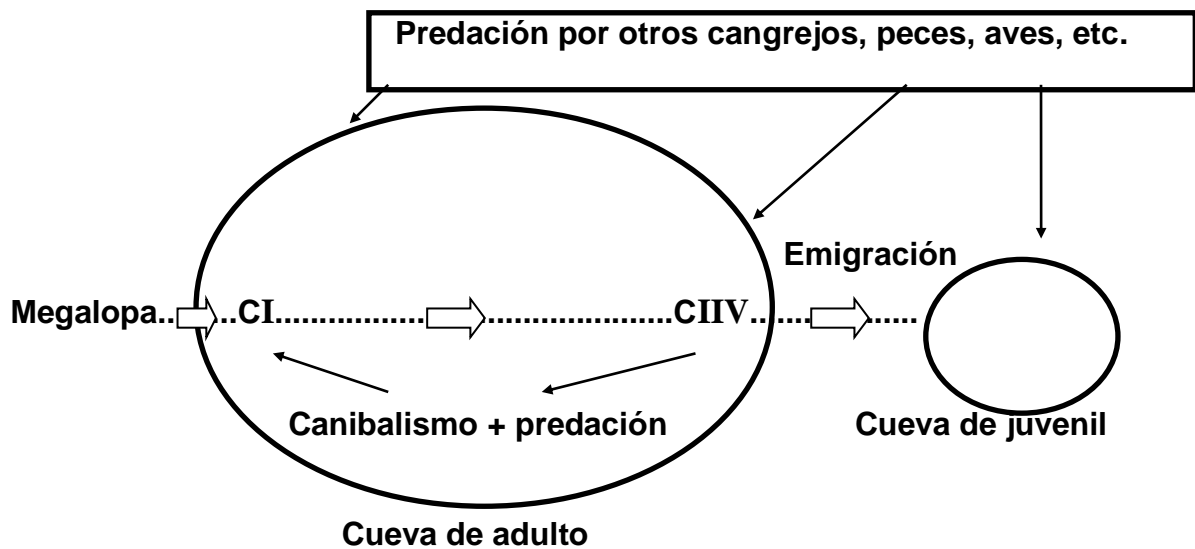


Fig. 5.5. Resumen de las interacciones entre reclutas y juveniles de *Chasmagnathus granulata*. La línea punteada con flechas indica desarrollo en tanto que las flechas continuas indican interacciones.

La aparición de megalopas y reclutas en un microhábitat determinado y no en todos los disponibles se puede explicar de dos maneras: la selección del hábitat o la mortalidad diferencial entre hábitats o, como en la mayoría de las situaciones naturales, una combinación de ambas. Históricamente se propuso la hipótesis que la predación diferencial era la causa proximal de la correlación entre la abundancia de la macrofauna y la complejidad del hábitat (Heck & Orth, 1980; Stoner, 1980). Pero, en los últimos años, la hipótesis de la selección del hábitat ha surgido con mayor fuerza, y si la supervivencia se incrementa en los hábitat complejos, entonces la preferencia por estos hábitats debe ser seleccionada positivamente (Bell & Westoby, 1986; Fernandez et al. 1993; Eggleston & Lipcius, 1992; Eggleston & Armstrong, 1995). Para que exista selección de hábitat los individuos deben poseer la capacidad de

movimiento para realizarla. Las megalopas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* pueden nadar y maniobrar en condiciones de velocidad de corriente similares a las encontrados en el campo (Valero et al. enviado). Otras especies de decápodos seleccionan activamente hábitats complejos, *Homarus americanus* (Botero & Atema, 1982), *Panulirus argus* (Herrnkind & Butler, 1986), *Nectocarcinus tuberculatus* (Bell & Westoby, 1986), *Cancer magister* (Fernandez et al. 1993); y en al menos dos especies de cangrejos se ha demostrado su capacidad de nadar y maniobrar bajo condiciones de velocidad de corriente similares a las de sus hábitats de asentamiento (*Callinectes sapidus*, Luckenbach & Orth, 1992; *C. magister*, Fernandez et al. 1994).

Las megalopas de *Cyrtograpsus angulatus* seleccionan activamente los tubos calcareos del poliqueto *Ficopomatus enigmaticus*, sin embargo solo la mitad de los CI seleccionan el 'bochón'. Las experiencias de laboratorio muestran que, sin refugio, la mortalidad de CI por predación es total. Es decir, la selección de un hábitat adecuado que realizan las megalopas es necesaria para el éxito del reclutamiento. Es interesante que los reclutas de esta especie rechazan o eviten la presencia de los adultos conespecíficos, ya que esto puede ser un mecanismo que refuerza la permanencia en el hábitat originalmente seleccionado por la megalopa. En *Cancer magister* ocurre una situación muy similar, en donde los hábitat de conchillas aumentan la densidad de cangrejos menores a un año de vida por una combinación de selección de hábitat e incremento de supervivencia en comparación con otros hábitats, aunque esto conlleve un aumento en el canibalismo entre cohortes (Fernandez et al. 1993).

Aunque no fue posible la realización de experimentos de selección de sustratos con megalopas de *Chasmagnathus granulata*, observaciones aisladas de campo hacen suponer que no serían tan selectivas como las de *Cyrtograpsus angulatus*. Efectivamente se han encontrado megalopas, y también reclutas, de *Ch. granulata* entre piedras y valvas, aunque en baja densidad (Luppi, observación personal), situación donde coexistirían con *C. angulatus*. Aún así, es interesante que en la zona de cuevas de adultos de la especie las megalopas se encuentren casi exclusivamente en el interior de

dichas cuevas. La selección de este microhábitat puede traer grandes beneficios: por un lado las megalopas asentarían en un hábitat apropiado para su posterior actividad cavadora, la cual muchas veces es inmediata ya que es usual encontrar megalopas en pequeños orificios en las paredes o techos de las cuevas. Por otra parte los adultos pueden ejercer una protección pasiva, es decir, alejar posibles predadores tales como otros cangrejos, incluso los juveniles de la misma especie, o aves. Además, señales químicas de adultos aceleran la muda de metamorfosis de las megalopas (Gebauer et al. 1997), lo cual aumenta las chances de que permanezca en la cueva, ya como CI. Si tenemos en cuenta que los reclutas de *Ch. granulata* se encuentran en su mayor proporción dentro o en los bordes de las cuevas de los adultos debería ser esperable que muestren comportamiento de atracción hacia los adultos conespecíficos, pero vemos que en nuestros experimentos los reclutas son indiferentes a la presencia de adultos. Una hipótesis que puede explicar esta contradicción es que los reclutas tengan distintos comportamientos de acuerdo a la distancia que lo separe del adulto. Es decir el recluta puede acercarse al adulto pero sólo hasta una distancia “de seguridad”, evitando así el riesgo de canibalismo.

Entonces, teniendo en cuenta los tres componentes principales del reclutamiento que mencionamos en la introducción.

1. La distribución diferencial de megalopas en la columna de agua. Es difícil que la aparición de megalopas en microhábitats diferentes separados por escasa distancia (hasta menos de un metro) pueda, al menos en parte, explicarse por este hecho.

2. La selección activa de un hábitat de asentamiento hecha por la megalopa en el momento de asentarse. Las megalopas de las dos especies tienen capacidad de nadar y maniobrar en condiciones de corriente similares a las encontradas en el campo (Valero et al. enviado). Además, las megalopas que entran a la laguna tienen varios días antes de que se produzca la muda de metamorfosis (Luppi & Spivak, 1999), es decir disponen de tiempo para buscar y seleccionar un sustrato. En el caso de *Cyrtograpsus angulatus* hemos demostrado que seleccionan sustratos en laboratorio.

3. La supervivencia de los individuos recién asentados y los primeros estadios juveniles. Indudablemente se produce una importante mortalidad de reclutas luego del asentamiento puesta de manifiesto por el brusco descenso de su densidad desde los picos mayores. En el Capítulo 4 se presentaron indicios de campo de que esta mortalidad no se producía intracohorte (entre los mismos reclutas) y en los experimentos de laboratorio de este Capítulo sucede lo mismo. En cambio la mortalidad producida por predación y especialmente por canibalismo de individuos juveniles más grandes es importante y puede explicar gran parte de la mortalidad de reclutas posterior al asentamiento. De esta manera, en las dos especies los factores postasentamiento son los que tendrían mayor ponderación en la determinación de los patrones de reclutamiento y por lo tanto ambas muestran un reclutamiento regulado. Pero otros resultados indican que el grado de esta regulación es distinto. En *C. angulatus* los picos de densidades de reclutas desaparecen rápidamente, en tanto que en *Chasmagnathus granulata* los grandes picos de reclutamiento son seguidos poco tiempo después por picos en las densidades de juveniles. Además la mortalidad por canibalismo es mayor en *C. angulatus*. Es decir, en esta última especie la regulación del reclutamiento es más intensa que la de *Ch. granulata*.

Capítulo 6

Canibalismo y predación.

Introducción.....	67
Materiales y métodos.....	68
Resultados.....	72
Discusión.....	79

Introducción

Las variaciones en los patrones de reclutamiento se consideran el resultado de una combinación de procesos previos y posteriores al asentamiento (Luckenbach, 1984; Connell, 1985; Gaines & Roughgarden, 1985; Bertness et al. 1992; Eggleston & Armstrong, 1995). Dentro de estos últimos, la predación es frecuentemente un factor determinante en la mortalidad denso-dependiente y es considerada como una de las causas más importantes que explican la mortalidad de los reclutas o primeros estadios juveniles (Thorson, 1966; Keough & Downes, 1982, Gosselin & Qian, 1997).

El canibalismo, considerado como un caso especial de predación, ha recibido en los últimos años la atención de los ecólogos como factor en la regulación y estructuración de poblaciones (revisiones de Fox, 1975; Polis 1981, 1988). El canibalismo puede ser la principal fuente de predación de juveniles en poblaciones estructuradas por tallas (Fox, 1975; Botsford & Wickham, 1978; Polis, 1981, 1988; Hines et al. 1990) y puede afectar los patrones de reclutamiento, el tamaño poblacional y la estructura de edades de crustáceos decápodos (Zeldis, 1985; Hines et al. 1987; Kurihara & Okamoto, 1987; Fernandez et al. 1993b; Ruiz et al. 1993; Botsford & Hobbs, 1995; Eggleston & Armstrong, 1995; Hines & Ruiz, 1995; Smith, 1995; Dutil et al. 1997; Lovrich & Sainte-Marie, 1997; Moksnes et al. 1997).

La intensidad de la predación y el canibalismo pueden ser afectados por varios factores. La disponibilidad de refugios para los reclutas y primeros estadios juveniles es un factor crucial para disminuir la mortalidad por predación y canibalismo en cangrejos (Heck & Wilson, 1987; Kurihara et al. 1987; Navarrete & Castilla, 1990; Olmi & Lipcius, 1991; Heck & Hambrook, 1991; Fernandez et al. 1993a). El nivel de ayuno, la disponibilidad de alimentos alternativos, la talla, el sexo y las combinaciones de predadores también pueden influir en la mortalidad por predación y canibalismo (Kurihara & Okamoto, 1987; Okamoto & Kurihara, 1989; Wilson et al. 1990; Cerdá & Wolff, 1993; Dutil et al. 1997; Lovrich & Sainte-Marie, 1997; Moksnes et al. 1997).

Los patrones de reclutamiento de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* muestran que las densidades de reclutas fluctúan en periodos muy cortos (Capítulo 5) y sugieren que procesos post-asentamiento como

canibalismo y la predación regulan el reclutamiento. En este estudio intentamos contestar varias preguntas referentes a la predación y el canibalismo por parte de juveniles y adultos de ambas especies sobre sus reclutas. En particular cuál es la intensidad del canibalismo intra e intercohorte y cuál es el efecto del refugio sobre la predación y el canibalismo y cómo afectan el tamaño y sexo del predador, su nivel de ayuno y la presencia de alimentos alternativos a la mortalidad de reclutas. Estas preguntas se evaluaron a través de una serie de experimentos de laboratorio y sus resultados se relacionaron con los patrones de reclutamiento y la distribución de las distintas clases de talla en el campo.

Materiales y métodos

Colecta de reclutas, juveniles y adultos en el campo: Los cangrejos menores de 2.4 (*Cyrtograpsus angulatus*) y 2.2 mm (*Chasmagnathus granulata*) de ancho del caparazón (AC) se consideraron reclutas. Este límite superior corresponde al punto medio entre las tallas promedio de los estadios de cangrejo II y III obtenidos en el laboratorio (Capítulo 3). Se consideraron juveniles a los cangrejos entre 6 y 8 mm (AC) y adultos entre 24 y 28 mm (Tabla 6.1). Los reclutas y juveniles de *C. angulatus* se colectaron de trozos de la parte superior externa de arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* que mostraran señales de crecimiento (Obenat & Pezzani, 1989). Cada trozo se llevó inmediatamente al laboratorio y se disgregó con sumo cuidado para extraer los cangrejos. Los adultos de *C. angulatus* se colectaron a mano directamente del intermareal. Los reclutas, juveniles y adultos de *Ch. granulata* se colectaron del interior y los alrededores de las cuevas de la misma especie. Se midió el ancho de caparazón y los cangrejos se asignaron a cada categoría de acuerdo a su talla (Tabla 6.1).

		Ancho de caparazón (mm)			
		<i>Cyrtograpsus angulatus</i>		<i>Chasmagnathus granulata</i>	
		rango	media \pm de	rango	media \pm de
presas	reclutas	< 2.4	1.9 \pm 0.3	< 2.2	1.8 \pm 0.2

predadores juveniles	6-8	7.2 ± 0.6	6-8	7.1 ± 0.6
predadores adultos	24-28	25.9 ± 1.6	24-28	25.7 ± 1.7

Tabla 6.1. Rango y promedio \pm desvío estandar (de) de las presas y predadores de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* utilizados en los experimentos.

Mantenimiento de los individuos en laboratorio: Los reclutas y juveniles se mantuvieron en recipientes plásticos de 5 l y los adultos en otros de 20 l, con aireación constante. El agua de mantenimiento y experimentación fue de 23 ‰ de salinidad. Los reclutas se alimentaron con *nauplii* de *Artemia* sp., los juveniles con Tetra Bits™ y los adultos con alimento balanceado para peces. La estadía de cualquier individuo en el laboratorio antes de utilizarlo en experimentación no excedió las 72 hs. A los reclutas se les cambió el agua y el alimento cada 24 hs.

Condiciones generales a todos los experimentos: Para todos los experimentos se utilizaron recipientes cilíndricos de plástico de 11.5 cm de diámetro por 13 cm de altura, con 600 ml de agua. Como refugio se utilizó una esponja plástica de 300 ml con un tamaño de poro de 4.6 ± 0.4 mm y un diámetro de fibra de 0.63 ± 0.03 mm. Si bien el tamaño de poro es inferior a la talla de los juveniles, el material plástico de las esponjas es flexible y permite la entrada de los juveniles a su interior de la esponja. Para crear las condiciones de ayuno en los predadores (juveniles o adultos) se los mantuvo 48 h sin alimento. En cada recipiente se usaron 6 reclutas como presas y un predador, juvenil o adulto. Este número de reclutas equivale a una densidad usualmente encontrada en el campo (Capítulo 5). Los predadores se colocaron en los recipientes 30 min antes de iniciar los experimentos y posteriormente se agregaron los reclutas. Todos los individuos, reclutas, juveniles y adultos, se utilizaron una sola vez. En el caso de que algún depredador mudara o muriera durante el tiempo de experimentación se desecharon esos datos y se repitió el experimento. Se utilizaron individuos sin autotomías. El tiempo de experimentación fue de 48 h, al final del cual se retiró el predador y se contabilizaron los individuos sobrevivientes. Se calculó la mortalidad relativa de reclutas (MRR).

Diseño experimental: En todos los experimentos que involucraban dos o más factores se realizó un diseño factorial. Dentro de cada experimento, todas las réplicas de cada tratamiento fueron distribuidas al azar (Hurlbert, 1984). En todos los casos ninguna transformación aplicada a la variable MRR sirvió para cumplir con las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas entre los grupos y por tal motivo se realizaron análisis de la varianza no paramétricos (Zar, 1984). Cuando se detectaron efectos o interacciones significativas, las diferencias entre combinaciones de tratamientos se detectaron mediante un test de múltiples comparaciones de Tukey (Zar, 1984). Los resultados del primer experimento (mortalidad de reclutas en ausencia de juveniles o adultos) se tomaron como control de los resultados de cada condición de los experimentos subsiguientes. Los resultados obtenidos en cada experimento se compararon con el control con una prueba de χ^2 con corrección de Yates. En todos los análisis estadísticos las diferencias se consideraron significativas cuando $p \leq 0.05$. Dado que los valores de rango de cada serie de datos son difíciles de interpretar, para confeccionar los gráficos se utilizaron los promedios \pm desvío estandar de los datos originales.

Experimento 1: Canibalismo intracohorte. Diseñado para evaluar la predación intraespecífica, en presencia y ausencia de refugio. Se realizaron 20 réplicas para cada combinación de especie y refugio. Total: 80 réplicas. Los datos de las 20 réplicas de cada combinación se sumaron y los resultados se analizaron con un test de χ^2 con corrección de Yates. Este experimento se corresponde con el primero de canibalismo del Capítulo 5.

Experimento 2: Canibalismo y predación de juveniles y adultos, alimentados y en ayuno, sobre reclutas. Se utilizaron juveniles y adultos de las dos especies, ayunados y alimentados, en presencia y ausencia de refugio. Para cada condición se realizaron 20 réplicas, excepto la combinación de: adultos de *Cyrtograpsus angulatus* y reclutas de *Chasmagnathus granulata*, con alimento, con y sin refugio ($n = 10$). El total de réplicas fue de 620. En el caso de los adultos se utilizaron ambos sexos al azar para aleatorizar las diferencias en la capacidad predatoria entre los sexos. Para analizar los resultados se utilizó un análisis de la varianza factorial no paramétrico de tres vías con la edad de los

predadores, su nivel de ayuno y la presencia de refugio como factores, y la MRR como variable.

Experimento 3: Canibalismo de adultos, machos y hembras, sobre reclutas.

Se utilizaron machos y hembras adultos para cada especie, alimentados y ayunados, con presencia y ausencia de refugio. Se realizaron 20 réplicas de cada condición. El total de réplicas fue de 160. Para analizar los resultados se utilizó un análisis de la varianza factorial no paramétrico de dos vías con el sexo y la presencia de refugio como factores, y la MRR como variable.

Experimento 4: Efecto de la presencia de un alimento alternativo en el canibalismo de juveniles sobre reclutas.

Los reclutas no son la única posible fuente de alimento, por lo cual la presencia de alimento alternativo puede tener un efecto importante sobre el canibalismo. Para evaluar esta posibilidad se realizó un experimento con juveniles (ayunados) como predadores, con y sin el agregado de *nauplii* de *Artemia* sp como alimento alternativo. Se realizaron 20 réplicas de cada condición, con un total de 80 réplicas. Los resultados se compararon con un análisis de la varianza factorial no paramétrico de dos vías con la presencia de alimento alternativo y la presencia de refugio como factores, y la MRR como variable.

Experimento 5: Efecto de la presencia de adultos de *Chasmagnathus granulata* en el canibalismo de juveniles sobre reclutas.

Los reclutas, juveniles y adultos de *Chasmagnathus granulata* conviven en el interior y los alrededores de las cuevas de los adultos. En consecuencia, se evaluó la capacidad predatoria de ambos predadores juntos sobre los reclutas. Para tal fin se colocó en cada recipiente un juvenil y un adulto (machos, hembras ovígeras o hembras no ovígeras), ambos ayunados. Se registró el número de reclutas y juveniles sobrevivientes. Se realizaron 10 réplicas de cada condición, con un total de 60 réplicas. Se compararon las diferencias en la supervivencia de reclutas entre cada combinación de adulto (macho, hembra no ovígera y hembra ovígera) y juvenil y con los resultados de los juveniles solos del experimento 2. Los resultados se compararon con un análisis de la varianza factorial no paramétrico de dos vías con sexo y edad de los predadores y presencia de refugio como factores, y la MRR como variable.

Resultados:

Experimento 1: Canibalismo intracohorte. Para las dos especies la MRR intracohorte alcanzó valores muy bajos (Fig. 6.1) y no se vió influenciada por la presencia de refugios (χ^2 : 0 y 0.17, DF: 1; $p = 1$ y $p > 0.5$; *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* respectivamente).

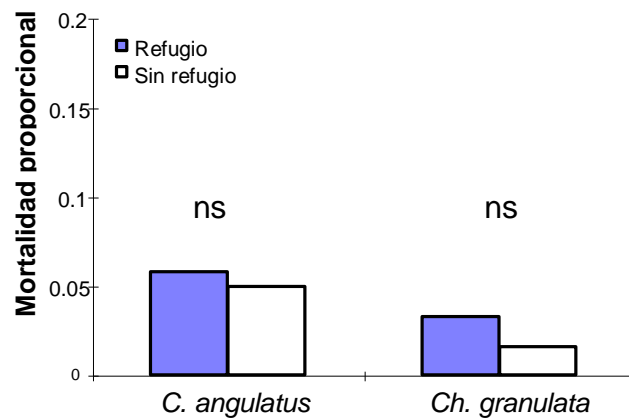


Fig. 6.1. Mortalidad proporcional intracohorte de reclutas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata*, en presencia y ausencia de refugio (ns: diferencias no significativas). Esta figura se corresponde con la 5.2.

Experimento 2: Canibalismo y predación de juveniles y adultos, alimentados y en ayuno, sobre reclutas. En las cuatro combinaciones posibles de predador y presa la MRR fué afectada significativamente por el tamaño del predador y la presencia de refugio. Solamente cuando los predadores y las presas fueron *Cyrtograpsus angulatus*, el ayuno tuvo un efecto significativo. Hubo interacción significativa entre el tamaño de los predadores y la presencia/ausencia de refugio cuando los reclutas eran *Chasmagnathus granulata*, como resultado de diferencias significativas en todas las combinaciones excepto dos (Tabla 6.2).

Recluta (presa)	<i>Ch. granulata</i>	<i>Ch. granulata</i>	<i>C. angulatus</i>	<i>C. angulatus</i>
Predador	<i>Ch. granulata</i>	<i>C. angulatus</i>	<i>C. angulatus</i>	<i>Ch. granulata</i>
<u>Factores</u>	H	H	H	H
Tamaño	18.5*	31.4*	20.06*	49.46*
Ayuno	2.6 ^{ns}	3.39 ^{ns}	9.65*	0.04 ^{ns}

Refugio	88.3*	44.7*	69.88*	55.27*
Tamaño x Ayuno	1.56 ^{ns}	2.99 ^{ns}	1.28 ^{ns}	0.00 ^{ns}
Tamaño x Refugio	6.56*	6.46*	2.39 ^{ns}	0.11 ^{ns}
Ayuno x Refugio	0.5 ^{ns}	1.58 ^{ns}	0.41 ^{ns}	0.34 ^{ns}
Tamaño x Ayuno x Refugio	1.13 ^{ns}	1.87 ^{ns}	0.22 ^{ns}	0.11 ^{ns}
<u>Comparaciones</u>				
juv.ref. x juv.sref.	*	*		
juv.ref. x ad.ref.	ns	*		
juv.ref. x ad.sref.	*	ns		
juv.sref. x ad.ref.	*	*		
juv.sref. x ad.sref.	*	*		
ad.ref. x ad.sref.	*	*		

Tabla 6.2a. Bloque superior. Estadísticos H del ANOVA no paramétrico correspondiente al experimento 2, con la edad de los predadores, el ayuno y el refugio como factores y la mortalidad proporcional como variable. 6.2b. Bloque inferior. Test de comparación múltiple de Tuckey aplicado a las interacciones significativas. ns: diferencias no significativas, *: diferencias significativas $p < 0.05$. ad. : adulto, juv.: juveniles, ref.: con refugio, sref.: sin refugio.

Predadores y reclutas de *Chasmagnathus granulata*. En ausencia de refugio el efecto de los juveniles como predadores fué mucho más marcado que el de los adultos. Los juveniles mataron la totalidad de los reclutas tanto en condiciones de ayuno como de alimentación. De todas maneras, en el caso de los adultos la MRR alcanzó 0.69 en condiciones de ayuno (Fig. 6.2 A). La presencia de refugios prácticamente anuló los efectos de los predadores y no hubo diferencias significativas con el control, salvo para juveniles ayunados (MRR = 0.15).

Predadores *Cyrtograpus angulatus* y reclutas *Chasmagnathus granulata*. Sin refugios, los juveniles consumieron todos los reclutas (MRR = 1) y los adultos sólo causaron efectos de importancia cuando estaban ayunados (MRR = 0.62) (Fig. 6.2 B). Al igual que el caso anterior, los refugios disminuyeron significativamente la MRR, pero la mortalidad causada por juveniles, ayunados o no, difirió significativamente del control (MRR = 0.28).

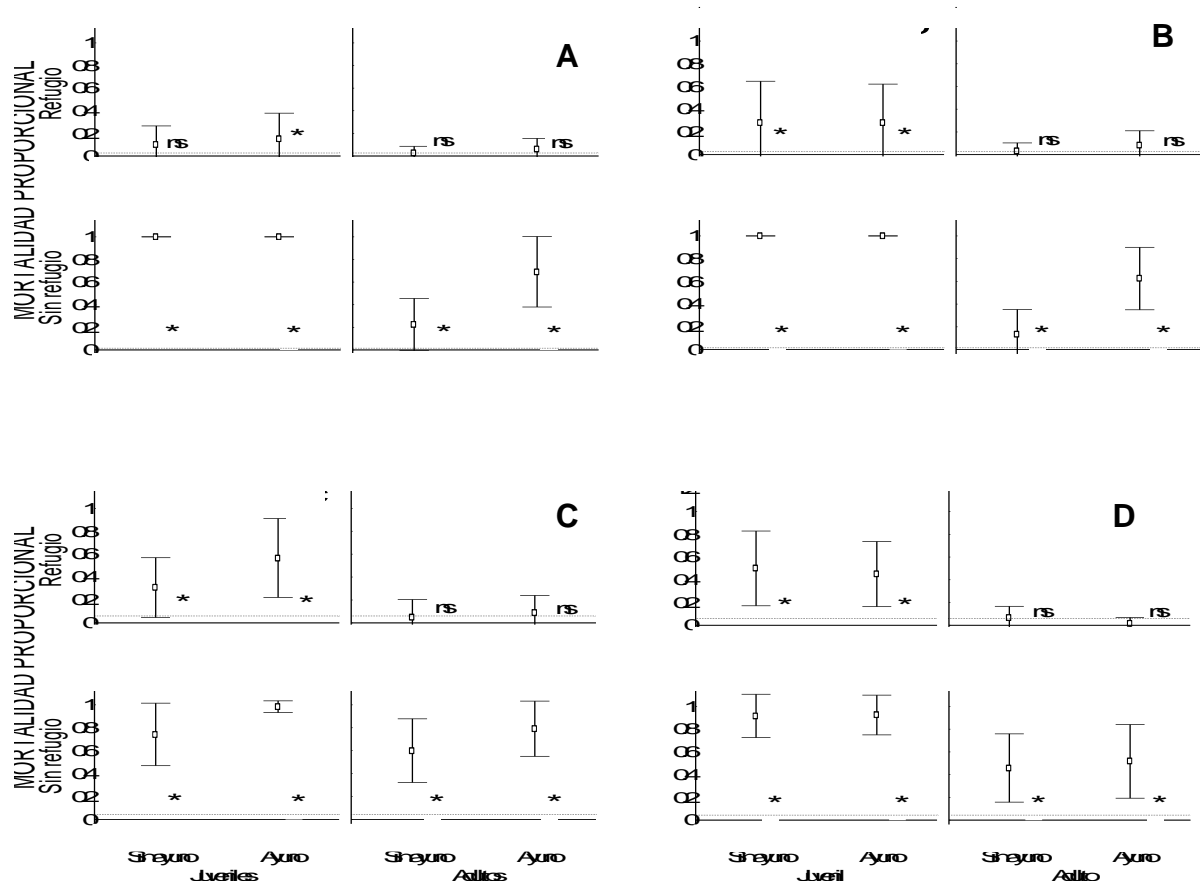


Fig. 6.2. Promedios \pm desvío estándar de la mortalidad proporcional de reclutas por predación y canibalismo por juveniles y adultos, ayunados y alimentados, con y sin refugio. La línea punteada en la base de cada gráfico corresponde a la mortalidad de los reclutas solos (control). A: reclutas y predadores *Chasmagnathus granulata*, B: reclutas *Ch. granulata*, predadores *Cyrtograpsus angulatus*; C: reclutas y predadores *C. angulatus*; D: reclutas *C. angulatus*, predadores *Ch. granulata*. Los resultados en cada caso se compararon con el control mediante test χ^2 . *: $p < 0.05$, ns: no significativo.

Predadores y reclutas *Cyrtograpsus angulatus*. Sin refugio la MRR causada por juveniles y adultos fué alta y siempre mayor en los individuos ayunados (Fig. 6.2C). El refugio disminuyó la MRR, especialmente en el caso de predación por adultos, donde los valores no difirieron significativamente del control (MRR < 0.1). Los valores de MMR producida por juveniles fueron altos: 0.31 y 0.56 para individuos alimentados y ayunados respectivamente.

Predadores *Chasmagnathus granulata* y reclutas *Cyrtograpsus angulatus*. Los resultados en este caso se correspondieron, en lo que respecta al tamaño y refugio, con los de predadores y reclutas *C. angulatus*. En cambio no se observaron diferencias entre el estado de alimentación de los predadores. Sin refugio, la MRR fue máxima cuando los juveniles fueron predadores (0.92). y

alcanzó 0.51 en el caso de los adultos. Con refugio la mortalidad producida por adultos no difirió del control (Fig. 6.2D).

Experimento 3: Canibalismo de adultos, machos y hembras, sobre reclutas.

La MRR fué afectada significativamente por el sexo de los adultos de *Chasmagnathus granulata* y por la presencia de refugio en las dos especies, pero ambas variables no interactuaron entre sí (Tabla 6.3).

	<i>C. angulatus</i>	<i>Ch. granulata</i>
<u>Factores</u>	H	H
Sexo	0.023 ^{ns}	6.68*
Refugio	39.76*	21.86*
Interacción	2.09 ^{ns}	1.75 ^{ns}

Tabla 6.3. Estadísticos H del ANOVA no paramétrico correspondiente al experimento 3, con el sexo de los adultos y el refugio como factores y la mortalidad proporcional como variable, en todos los casos gl = 1. ns: diferencias no significativas, *: diferencias significativas p < 0.05.

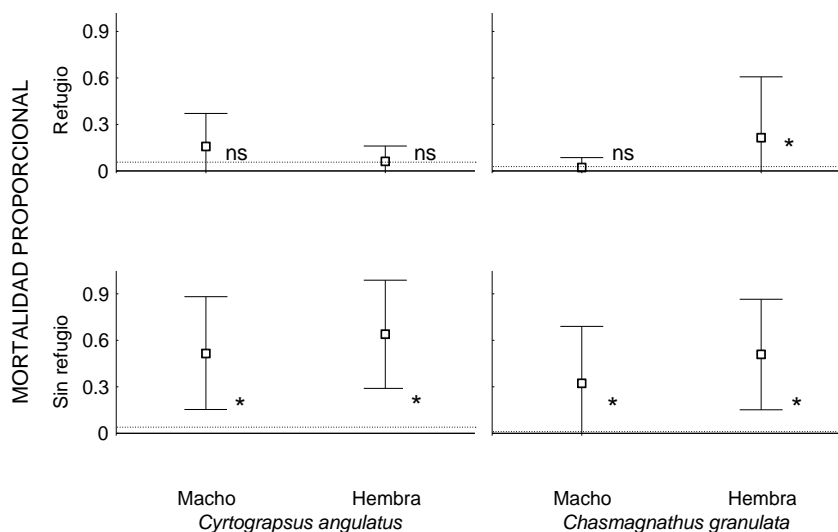


Fig. 6.3. Promedios \pm desvío estandar de la mortalidad proporcional de reclutas por canibalismo por adultos machos y hembras ayunados, con y sin refugio. Para más explicaciones ver epígrafe de la figura 6.2.

Los adultos de *Cyrtograpsus angulatus* no aumentaron la MRR con respecto al control en presencia de refugio, pero sí lo hicieron en su ausencia. La mortalidad alcanzó 0.51 y 0.63 (machos y hembras respectivamente, Fig. 6.3). Los machos de *Chasmagnathus granulata* no incrementaron significativamente la MRR en presencia de refugio pero sí en ausencia del mismo (0.21). Las

hembras de la misma especie aumentaron significativamente la mortalidad hasta 0.32 (con refugio) y 0.51 (sin refugio). La MRR fue significativamente más alta que en el caso de los machos.

Experimento 4: Efecto de la presencia de alimento alternativo sobre el canibalismo de juveniles sobre reclutas. La presencia de nauplii de *Artemia* sp. como alimento alternativo afectó significativamente la mortalidad de reclutas por parte de juveniles, al igual que el refugio, en las dos especies. Además existieron interacciones entre los dos factores en su efecto sobre la mortalidad (Tabla 6.4).

	<i>C. angulatus</i>	<i>Ch. granulata</i>
<u>Factores</u>	H	H
Alimento	15.31*	15.23*
Refugio	25.48*	31.29*
Interacción	5.18*	6.07*
<u>Comparaciones</u>		
r. a. x sr.a.	*	ns
r.a. x r.sa.	*	ns
r.a. x sr.sa.	*	*
sr.a. x r.sa.	ns	ns
sr.a. x sr.sa.	*	*
r.sa. x sr.sa.	*	*

Tabla 6.4a. Bloque superior. Estadísticos H del ANOVA no paramétrico correspondiente al experimento 4, con la presencia de alimento alternativo y el refugio como factores y la mortalidad proporcional como variable, en todos los casos $gl = 1$. 6.4b. Bloque inferior. Test de comparación múltiple de Tuckey aplicado a las interacciones significativas. ns: diferencias no significativas, *: diferencias significativas $p < 0.05$. r.: con refugio, sr.: sin refugio, a.: con alimento alternativo, sa.: sin alimento alternativo.

En presencia de alimento alternativo la MRR disminuyó, alcanzando valores bajos, que no difirieron significativamente del control, cuando había refugio (0.03 y 0.04 en *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* respectivamente), pero los valores fueron altos en ausencia de refugio (0.69 y 0.35 respectivamente; Fig. 6.4).

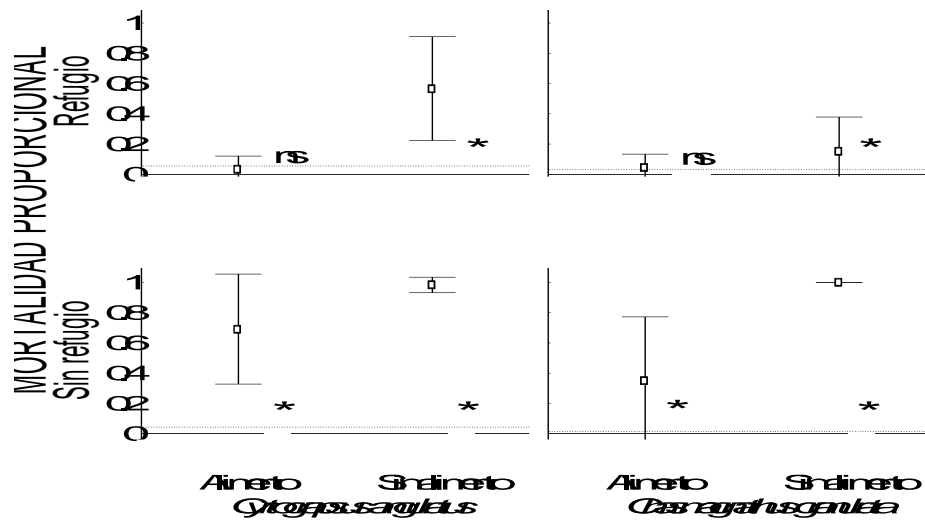


Fig. 6.4. Promedios \pm desvío estándar de la mortalidad proporcional de reclutas por canibalismo por juveniles ayunados, con y sin alimento alternativo, con y sin refugio. Para más explicaciones ver epígrafe de la figura 6.2.

Experimento 5: Efecto de la presencia de adultos de *Chasmagnathus granulata* en el canibalismo de juveniles sobre reclutas. El sexo y tipo de adulto de *Chasmagnathus granulata*, colocados junto a los juveniles de la misma especie, y la presencia de refugio, afectaron significativamente la MRR (Tabla 6.5). La presencia de adultos junto a los juveniles disminuyó la MRR en comparación a los juveniles solos en distintos grados de acuerdo al sexo y tipo de adulto. La MRR difirió significativamente cuando el adulto era macho, con respecto a las hembras no ovígeras y ovígeras y a los juveniles actuando solos como predadores. En todos los casos, la presencia de refugio disminuyó significativamente la mortalidad, y en el caso de los machos no hubo diferencias significativas con el control. La MRR de hembras no ovígeras, de hembras ovígeras o juveniles solos no difirió significativamente, en tanto que hubo diferencias significativas entre hembras ovígeras y juveniles solos (Tabla 6.5, Fig. 6.5).

<u>Factores</u>	H	gl
Predadores	8.15*	3
Refugio	28.56*	1

Interacción	5.46 ^{ns}	3
<u>Comparaciones</u>		
refugio	*	
m. x hno.	*	
m. x hov.	*	
m. x juv.	*	
hno. x hov.	ns	
hno. x juv.	ns	
hov. x juv.	*	

Tabla 6.5a. Bloque superior. Estadísticos H del ANOVA no paramétrico correspondiente al experimento 5, con la combinación de los predadores y el refugio como factores y la mortalidad proporcional como variable. 6.5b. Bloque inferior. Test de comparación múltiple de Tuckey aplicado a las interacciones significativas. ns: diferencias no significativas, *: diferencias significativas $p < 0.05$. m.: macho, hno.: hembras no ovígeras, hov.: hembras ovígeras, juv.: juveniles.

Por otro lado, los adultos afectaron a los juveniles. La mortalidad de juveniles fué máxima para las hembras no ovígeras (30 y 60 %, con y sin refugio) y mínima para las hembras ovígeras (20 y 40 %, con y sin refugio). Además los juveniles sufrieron autotomías de apéndices que fueron máximas cuando compartían el recipiente experimental con hembras no ovígeras, en presencia de refugio (30 %).

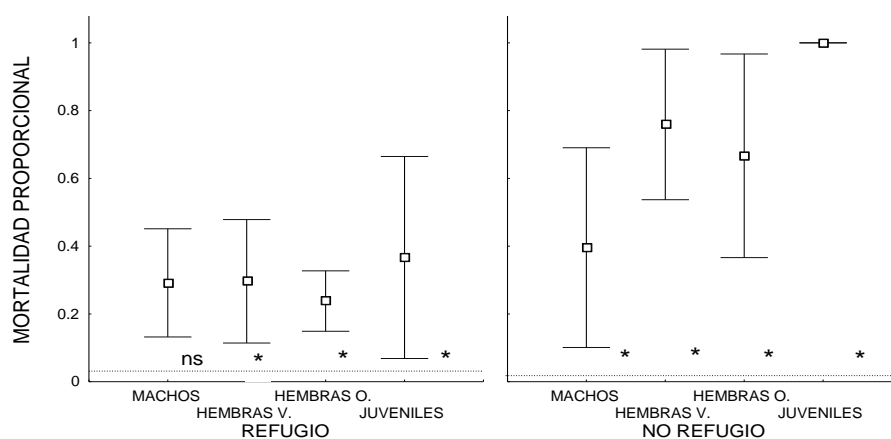


Fig. 6.5. Promedios \pm desvío estándar de la mortalidad proporcional de reclutas por canibalismo por juveniles solos o acompañados por adultos machos, hembras no ovígeras (no.), hembras ovígeras (o.) de *Chasmagnathus granulata* ayunados, con y sin refugio. Para más explicaciones ver epígrafe de la figura 6.2.

Discusión:

A través de este trabajo hemos mostrado que en el laboratorio los juveniles y adultos de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* tienen la capacidad de predaar intra e interespecificamente sobre reclutas de ambas especies. El nivel de predación depende de la presencia de refugio, del tamaño y estado alimentario del predador, de la presencia de otros alimentos y de la combinación de predadores de distintos tamaños.

La mortalidad de reclutas como consecuencia del canibalismo intracohorte es escasa, al igual que en otras especies de cangrejo (Kurihara & Okamoto, 1987; Lovrich & Sainte-Marie, 1997; Moksnes et al. 1997). Este resultado es esperable dada la similitud de tamaños entre los individuos de una misma cohorte; el aumento de la vulnerabilidad por haber mudado durante el experimento podría explicar la existencia de algunos casos observados de canibalismo.

El refugio permitió una defensa muy efectiva contra la predación y el canibalismo de reclutas de *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnathus granulata* por parte de juveniles y adultos de las mismas especies. Este efecto fué variable de acuerdo al tamaño y estado alimentario del predador. El refugio fue efectivo frente a los adultos y en menor grado con los juveniles. En efecto en presencia de refugio, los juveniles ayunados causaron una alta mortalidad (hasta 56 % en reclutas y juveniles de *C. angulatus*).

En la historia de vida de los cangrejos, y de los decápodos en general, los refugios se consideran esenciales para la supervivencia de megalopas o postlarvas, reclutas o juveniles inmaduros pues proveen un medio de escape a la predación y son un factor estabilizante en las interacciones predador presa (Kurihara & Okamoto, 1987; Kurihara et al. 1988; Hudon & Lamarche, 1989; Navarrete & Castilla, 1990; Wilson, et al. 1990; Heck & Hambrook, 1991; Olmi & Lipcius, 1991; Smith & Herrnkind, 1992; Fernandez et al. 1993a). Dittel et al. (1995) diferencian entre el concepto teórico de "refugios absolutos", donde la presa sería invulnerable, y la evidencia de campo que indica que la protección contra la predación es parcial. Nuestros resultados muestran que el efecto de

los refugios para la supervivencia de los reclutas varió de acuerdo al tipo de predador y su condición. Para predadores adultos el refugio se comportó como absoluto y para predadores juveniles el refugio proveyó una protección parcial.

En la laguna Mar Chiquita el refugio de los reclutas de ambas especies es diferente. Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* son el principal refugio para los reclutas de *Cyrtograpsus angulatus*. Aunque dentro de estos arrecifes viven también algunos predadores como juveniles conoespecíficos, adultos de *C. altimanus* y góbidos, el refugio brinda a los reclutas una mayor probabilidad de supervivencia que el ambiente circundante, donde se suman otros predadores, como los adultos de la misma especie, otros peces (hacen falta las citas de la introducción), y aves, cuyo efecto no se debe descartar dada la escasa profundidad de la laguna. Este cambio en el hábitat a lo largo de la ontogenia de *C. angulatus*, que consiste en el uso de refugios por reclutas y juveniles de pequeño tamaño, y en habitar fondos abiertos por las tallas mayores, se corresponde con el concepto de "nicho ontogenético" (Werner & Gilliam, 1984). Éste puede considerarse como una respuesta adaptativa a la evasión a los predadores (Williams et al. 1990; Richards, 1992). En el laboratorio, las megalopas seleccionan activamente el "bochón" por sobre el barro abierto y los reclutas evitaron la presencia de adultos de la misma especie (Capítulo 5), datos que refuerzan esta hipótesis.

El hábitat de reclutamiento de *Chasmagnathus granulata* es el interior y los alrededores de las cuevas de adultos de la misma especie (Spivak et al. 1994). Dentro de las cuevas pueden coexistir todas las clases de talla. La cueva puede funcionar como refugio de dos formas concurrentes: estructuralmente, contra peces, aves y otros cangrejos, y por la presencia del adulto en su interior. El adulto da a los reclutas una protección pasiva contra los mismos predadores y los juveniles de la misma especie. Otras especies de cangrejo terrestres o semiterrestres también exhiben el mismo tipo de sistema de refugio (Kurihara et al. 1988; Wolcott, 1988; Cabrera Peña et al. 1994). Evidencias adicionales refuerzan la idea de la función de la cueva como hábitat de reclutamiento y protección de reclutas: las megalopas de *Ch. granulata* adelantan su metamorfosis en respuesta a estímulos provenientes de adultos (Gebauer et al. 1998). Además, las cuevas pueden funcionar como trampas de

megalopas bajo las condiciones hidrodinámicas de la laguna Mar Chiquita (Iribarne et al. 1997). La presencia de adultos disminuyó la mortalidad de reclutas por juveniles; la disminución fué máxima si los adultos eran machos, menor si eran hembras ovígeras, y casi nula si eran hembras no ovígeras. La disminución fué resultado de dos factores: el adulto predó sobre el juvenil o deprimió su actividad depredadora. Las hembras no ovígeras causaron la mortalidad más alta de juveniles, pero la mortalidad de reclutas siguió siendo alta. Esto puede atribuirse a la relación entre estado reproductivo y actividad de forrajeo. Las hembras no ovígeras de *Cancer polyodon* y *C. magister* tienen una actividad de forrajeo mayor que las ovígeras y, en la primera especie, se observó un mayor canibalismo (Cerdá & Wolff, 1993; Schultz et al. 1996). Además, en observaciones directas del comportamiento, se constató que los juveniles tenían una actitud expectante con respecto al adulto y no atacaban a los reclutas durante 30 min, cosa que si hacían al estar solos (Luppi, observación personal).

Los juveniles fueron un factor de mortalidad de reclutas más importante que los adultos. Es probable que las diferencias en el tamaño de los predadores expliquen, en parte, este hecho, ya que el menor tamaño de los juveniles les permitiría acceder a mayores porciones del refugio. Por otra parte las quelas de los adultos son enormes comparadas con las presas, lo que puede afectar la captura de los reclutas. La apertura de las quelas determina el tamaño máximo de presa (Elnor & Hughes, 1978; Hughes & Elnor, 1979; ap Reinhallt & Hughes, 1985; ap Reinhallt, 1986; Behrens Yamada & Boulding, 1998) e, inversamente, un aparato de captura muy grande puede resultar ineficaz para una presa chica y móvil. Además era usual observar, en laboratorio y en el campo a los reclutas sobre los cuerpos de los adultos, lo que los ponía fuera de su alcance (Luppi, observación personal).

Las hembras adultas de *Chasmagnathus granulata* predaron más que los machos de igual tamaño sobre reclutas de la misma especie y la diferencia de tamaño en las quelas podría explicar esta diferencia. El cálculo del tamaño de las quelas para las tallas utilizadas, mediante ecuaciones de regresión (Spivak & Sanchez, 1989), mostró que las hembras de *Ch. granulata* tenían quelas un 46 % más chicas que los machos. En el caso de *Cyrtograpsus angulatus* la

diferencia entre los sexos fué menor: 32 %. El menor tamaño de quelas puede influir en la posibilidad de alcanzar más porciones del refugio y los reclutas que se encuentran en ellos. En *Hemigrapsus penicillatus* las hembras consumen una mayor proporción de presas conoespecíficas pequeñas que los machos, teniendo una diferencia en la apertura de las quelas de un 50 % (Kurihara & Okamoto, 1987).

El ayuno de los predadores aumentó, en general, el consumo de reclutas, en algunos casos significativamente (adultos de *Cyrtograpsus angulatus*). El estado nutricional de los individuos puede desencadenar o aumentar comportamientos predadores o caníbales, especialmente en condiciones de alta densidad (Fox, 1975, Polis, 1981; Wolcott, 1988). En las dos especies los refugios mantienen o atrapan abundante microfauna y detritos, pero a altas densidades de juveniles y reclutas el alimento puede resultar escaso. En el laboratorio, durante este estudio, con densidades de 6 ind./300 cm³ de refugio, equivalentes a una densidad moderada en el campo (Capítulo 5), la presencia de alimentos alternativos llevó la mortalidad por predación a valores muy bajos en presencia de refugios. Si la densidad de juveniles es alta, la cantidad de alimento alternativo puede ser escasa. Si al mismo tiempo, la densidad de reclutas es alta, éstos pueden pasar a ser una presa atractiva para los juveniles. Dado que el recurso alimentario es el mismo para ambas clases de tamaño, se puede desencadenar una competencia intraespecífica en la cual el individuo de mayor tamaño tendría ventajas (Botsford & Wickham, 1978) y podría eliminar competidores en etapas tempranas de su ciclo de vida.

Es esperable que en las densidades máximas halladas en los refugios (40-50 ind/300 cm³, Capítulo 5) el canibalismo aumente, tal como ocurre en *Callinectes sapidus* (Moksnes et al. 1997) y *Chionoecetes opilio* (Dutil et al. 1997). En el ambiente natural y a inicios del verano, la densidad de reclutas es casi nula y la de juveniles es mínima, cercana a 0. En este momento llega la primer cohorte de asentantes (Capítulo 5) que tendrá las máximas posibilidades de sobrevivir ante una baja presencia de potenciales caníbales. El rápido crecimiento de los primeros reclutas y su paso a estadios de cangrejo más grandes transforma a estos reclutas en caníbales de las cohortes subsiguientes y, de allí en más, los individuos que asienten verán disminuidas

sus posibilidades de sobrevivir. Otra fuente de disminución de la densidad de reclutas en los refugios podría ser la emigración hacia los ambientes circundantes, pero eso no se ha detectado (Spivak et al. 1994). Si ocurriera, propablemente los reclutas serían rápidamente consumidos por algún predador.

Chasmagnathus granulata y *Cyrtograpsus angulatus* mostraron una importante actividad depredadora y canibal intercohorte en el laboratorio, tal como ocurre en otras especies de cangrejos (Fox, 1975; Polis, 1981; Reise, 1985; Kurihara & Okamoto, 1987; Hines et al., 1990, Fernandez et al. 1993b, Moksnes et al. 1997). Nuestros resultados sugieren que esta actividad puede ser particularmente intensa en periodos de fuerte reclutamiento de las dos especies y tener un rol importante en la regulación del número de reclutas de las sucesivas cohortes que llegan a los refugios en una misma temporada reproductiva.

Capítulo 7

Conclusiones

Conclusiones generales.....	85
Tareas futuras.....	87

Conclusiones generales

El conocimiento sobre la historia de vida y ecología de los cangrejos (Brachyura) no está balanceado entre las distintas etapas de su ciclo de vida. Hay un gran volumen de información sobre las larvas y los adultos, pero es muy escasa sobre los reclutas y juveniles. En muy pocas especies se conocen en profundidad las características de asentamiento, reclutamiento y crecimiento de reclutas y juveniles. Dos de ellas, de gran importancia económica, *Cancer magister* (junto a otras especies congénéricas) y *Callinectes sapidus* en la costa oeste y este de los EEUU respectivamente, son las más conocidas. Pero también en Europa, y gracias a un extenso trabajo de Klein Breteler (1975), existe información detallada sobre una especie, *Carcinus maenas*. Además de estos estudios profundos existe información puntual sobre otras especies. En la familia Grapsidae en particular, la información existente es prácticamente nula sobre la historia de vida y el crecimiento de los reclutas y juveniles, a pesar de ser la familia con mayor número de especies, y la que más tipos ambientales ha ocupado. Las dos especies objeto de estudio en esta Tesis, *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus*, no escapan a esta realidad y esta Tesis cubre, o al menos comienza a hacerlo, ese extenso bache.

Resumamos los resultados y conclusiones más importantes:

⊗ Crecimiento en laboratorio: El estudio del crecimiento relativo en reclutas y juveniles a través de ecuaciones de regresión permitió establecer que había diferencias en el crecimiento relativo entre sexos pero no determinar a partir de qué estadio de cangrejo se produjo esta diferencia. Por lo contrario el índice de crecimiento relativo (ICR) aplicado a datos de crecimiento estadio por estadio, fue un método muy potente en la detección de diferencias en el crecimiento relativo entre sexos. Mediante el ICR se demostró que: 1- la separación de las distintas etapas de crecimiento de los primeros estadios de cangrejo en indiferenciados y juveniles en base a diferencias en estructuras externas comunes es prácticamente imposible, ya que el límite entre una etapa y la otra será diferente dependiendo de la estructura considerada. 2- es posible una relación entre el inicio temprano en la diferenciación, la velocidad de

crecimiento (como número de mudas necesarias para llegar a una talla determinada) y la talla de madurez sexual.

⊗ Crecimiento en el campo: Hemos mostrado que el crecimiento en el campo puede ser muy diferente en comparación con el crecimiento en el laboratorio y que también es muy variable, no sólo a lo largo del año sino también en una escala espacial muy pequeña. Se puso en evidencia que los trabajos de crecimiento en laboratorio pueden ser utilizados como referencia pero que no deberían ser extrapolados directamente a situaciones de campo. Por otra parte los estudios de crecimiento en el campo deben ser realizados con variados enfoques y metodologías con el fin de cruzar, comparar y confirmar resultados.

⊗ Patrones de reclutamiento, canibalismo y predación: La descripción, interpretación y comparación de los patrones de reclutamiento de *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* puso en evidencia que son un excelente modelo para el estudio del reclutamiento y de los factores que lo afectan, debido a los siguientes hechos: 1- que existe información sobre las condiciones ambientales, los ciclos de vida, la distribución, la biología reproductiva y la ecología de larvas y adultos. 2- que algunos de estos rasgos son compartidos por las dos especies, especialmente la estrategia de exportación larval. 3- que se tiene acceso a las dos especies en un mismo lugar y tiempo. 4- que las especies están emparentadas (misma familia: Grapsidae). 5- que el grado de regulación del reclutamiento entre las dos especies es diferente. Esto es lo más interesante, dado que en un mismo sistema permite evaluar que intensidad de un factor (e. g. canibalismo y predación) es el responsable de esa regulación.

Tareas futuras

A partir de los resultados y conclusiones obtenidos se plantean varias investigaciones a desarrollar:

- Profundizar el estudio del crecimiento en el campo, especialmente en las variaciones del crecimiento en escala microespacial y en el crecimiento estadio por estadio, o al menos en intervalos de tiempo cortos, mediante cría a partir de megalopa en clausuras individuales. Para realizar estas investigaciones sería necesario contar con un registro continuo de la temperatura del agua.
- Evaluar con mayor profundidad la selección de sustratos por megalopas y reclutas bajo diferentes condiciones (e. g. velocidad de corriente, presencia de individuos con-específicos e inter-específicos).
- Profundizar los estudios del canibalismo como factor regulador del reclutamiento en base a nuevos experimentos de laboratorio y campo, especialmente la existencia de denso-dependencia.
- Evaluar el efecto del tamaño del recluta (estadio por estadio) y las autotomías en la capacidad predatoria de los juveniles y los adultos.

Además es importante iniciar o proseguir estudios sobre:

La relación existente entre las características oceanográficas, la consecuente deriva larval y el ingreso de megalopas a la laguna.

Las implicancias del estadio de muda, reservas energéticas y retardo en la metamorfosis en la dinámica y el asentamiento de las megalopas.

Bibliografía

- Abelló, P.; Pertierra, J. P.; Reid, D., 1990: Sexual size dimorphism, relative growth and handedness in *Liocarcinus depurator* and *Macropipus tuberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Scient. Mar.* 54: 195-202.
- Adelung, D. 1971. Untersuchungen zur Hautungsphysiologie der Decapoden Krebse am Beispiel der Strankrabbe *Carcinus maenas*. *Helgolander Meeresunters.* 22: 66-119.
- Anderson, W.; Ford, R., 1976: Early development, growth and survival of the yellow crab *Cancer anthoyi* Rathbun (Decapoda, Brachyura) in the laboratory. *Aquaculture* 7: 267-279.
- 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 and Salt Marshes* 1: 219-227.
- Anger, K.; Bas, C.; Spivak, E.; Ismael D.; Luppi, T., 1994: Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgolander Meeresunters.* 48: 445-466.
- ap Rheinallt, T. & Hughes, R. N. 1985. Handling methods used by the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* when feeding on molluscs and shore crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 63-70.
- ap Rheinallt, T. 1986. Size selection by the crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and on shore crabs *Carcinus maenas*: the importance of mechanical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29: 45-53.
- Barnes, R. S. 1980. Coastal Lagoons. The natural history of a neglected habitat. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 106 p.
- Begon, M.; Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1988. *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 865 p.
- Behrens Yamada, S. & Boulding, E. G. 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220: 191-211.
- Bell, J. D. & Westoby, M. 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia* 68: 205-209.

- Bertness, M. D.; Gaines, S. D.; Stephens, E. G. & Yund, O. Y. 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle, *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 156: 199-215.
- Boschi, E. 1964. Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Bol. Inst. Biol. Mar. Mar del Plata* 6: 1-99.
- Boschi, E. E. 1988. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nac. Aut. Mexico* 15: 159-182.
- Boschi, E. E.; Scelzo, M. A. & Goldstein, B. 1967. Desarrollo larval de dos especies de Crustaceos Decapodos en el laboratorio. *Pachycheles haigae* Rodriguez Da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathus granulata* Dana (Grapsidae). *Bol. Inst. Biol. Mar. Mar del Plata.* 12: 46 p.
- Botero, L. & Atema, J. 1982. Behavior and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal Crustacean Biology* 2: 59-69.
- Botsford, L. W. & Hobbs, R. C. 1995. Recent advances in the understanding of cyclic behavior of Dungeness crab (*Cancer magister*) population. *ICES Mar. Sci. Symp.* 199: 157-166.
- Botsford, L. W. & Wickham, D. E. 1978. Behavior of age-specific density-dependent models and the northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) fishery. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 833-843.
- Brown, S. D.; Bert, T. M.; Tweedale, W. A.; Torres, J. J. & Lindberg, W. J. 1992. The effects of temperature and salinity on survival and development of early life stage Florida stone crabs *Menippe mercenaria* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157: 115-136.
- Butler, M. J. IV; Herrnkind, W. F. & Hunt, J. H. 1997. Factors affecting the recruitment of juvenile caribbean spiny lobsters dwelling in macroalgae. *Bull. Mar. Sci.* 61: 3-19.
- Cabrera Peña, J.; Vives Jiménez, F. & Solano López, Y. 1994. Tamaños y proporción sexual de *Ucides occidentalis* (Crustacea: Gecarcinidae) en un manglar de Costa Rica. *Uniciencia* 11: 97-99.
- Cadman, L. R. & Weinstein, M. P. 1988. Effects of temperature and salinity on the growth of laboratory-reared juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121: 193-207.

- Caley, M. J.; Carr, M. H.; Hixon, M. A.; Hughes, T. P.; Jones, G. P. & Menge, B. A. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 477-500.
- Caputi, N.; Chubb, C. F. & Brown, R. S. 1995. Relationship between spawning stock, environment, recruitment, and fishing effort for the western rock lobster, *Panulirus cygnus*, fishery in Western Australia. *Crustaceana* 68: 213-226.
- Cerdá, G. & Wolff, M. 1993. Feeding ecology of the crab *Cancer polyodon* in La Herradura Bay, northern Chile. II- Food spectrum and prey consumption. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100: 119-125.
- Cobb, J. S. & Wahle, R. A. 1994. Early life history and recruitment processes of clawed lobster. *Crustaceana* 67: 1-25.
- Collier, P. C. 1983. Movement and growth of post-larval dungeness crabs, *Cancer magister*, in the San Francisco area. *Fish. Bull. Calif. Dept. Fish. Game.* 172: 85-96.
- Connell, J. H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 93: 11-45.
- Chittleborough, R. G. 1975. Environmental factors affecting growth and survival of juvenile western rock lobsters *Panulirus longipes* (Milne-Edwards). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 26: 177-196.
- D'Incao, F.; Da Silva, K. G.; Ruffino, M. L. & Da Costa Braga, A. 1990. Habito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na barra do Rio Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). *Atlantica* 12: 85-93.
- Dittel, A. I.; Hines, A. H.; Ruiz, G. M. & Ruffin, K. K. 1995. Effects of shallow water refuge on behavior and density-dependent mortality of juvenile blue crabs in Chesapeake bay. *Bull. Mar. Sci.* 57: 902-916.
- Doherty, P. J. 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science* 263: 935-939.
- Doherty, P. J. & Williams, D. M. 1988. The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. rev.* 26: 487-551.

- Drach, P. & Tchernogovtzeff, C. 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Viu et Milieu* 18: 595-610.
- Dutil, J. D.; Munro, J. & Péloquin, M. 1997. Laboratory study of the influence of prey size on vulnerability to cannibalism in snow crab (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1780). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212: 81-94.
- Eggleston, D. B. & Lipcius R. N. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions, and shelter size. *Ecology* 73: 992-1011.
- Eggleston, D. B. & Armstrong, D. A. 1995. Pre- and post-settlement determinants of estuarine dungeness crab recruitment. *Ecol. Monogr.* 65: 193-216.
- Elner, R. W. & Hughes, R. N. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.* 47: 103-116.
- Fasano, J. L.; Hernández, M. A.; Islas, F. I. & Schnack, E. J. 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanol. Acta N° SP*: 285-292.
- Felder, D.; Martin, J. & Goy, J. 1985. Patterns in early postlarval development of decapods. In *Crustaceans Issues.2. Larval Growth*. A. M., Wenner. Ed. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Fernández, M.; Armstrong, D. & Iribarne, O. 1993. First cohort of young-of-the-year Dungeness crab, *Cancer magister*, reduces abundances of subsequent cohorts in intertidal shell habitat. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2100-2105.
- Fernández, M.; Iribarne, O & Armstrong, D. 1993. Habitat selection by young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 171-177.
- Fernández, M.; Iribarne, O & Armstrong, D. 1994. Swimming behavior of Dungeness crab, *Cancer magister* Dana megalopae in still and moving water. *Estuaries* 17: 282-286.
- Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 6: 87-106.
- Freeman, J. A.; West, T. L. & Costlow, J. D. 1983. Postlarval growth in juvenile *Rhithropanopeus harrisi*. *Biol. Bull.* 165: 409-415.

- Gaines, S. D. & Roughgarden, J. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA.* 82: 3701-3711.
- Gavio, A.; Spivak, E. 1994. Uso del hábitat, crecimiento relativo y dimorfismo sexual en dos especies simpátricas de *Cyrtograpsus*. Resumen. II Taller sobre cangrejos y cangrejales. 10.
- Gavio, M. A. & Spivak, E. 1994. Agregación de machos en el comportamiento reproductivo de *Cyrtograpsus angulatus* en la albufera de Mar Chiquita: inferencias sobre el sistema de apareamiento. II Taller sobre Cangrejos y Cangrejales, Mar del Plata. p. 8.
- 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.
- Gosselin, L. A. & Qian, P. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 265-282.
- Gutierrez, J. L. & Iribarne, O. en prensa. The occurrence of juvenile of the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* in siphon holes of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *J. Shell. Res.* 17.
- Gutierrez, J. L. 1998. Rol de los depositos holocenos de valvas en posicion de vida de la almeja navaja (*Tagelus plebeius*) en la estructuracion de comunidades bentonicas actuales. Seminario de Licenciatura. Fac. Cs. Exs. y Nat. Univ. Nac. mar del Plata. 61pp.
- Hartnoll, R. G. 1978. The effect of salinity and temperature on the post-larval growth of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. In: McLusky, D. S. & Berry, A. J. (eds.): *Physiology and behaviour of marine organisms*. Pergamon Press, Oxford. p. 349-358.
- Hartnoll, R. G. 1982. Growth. In: Abele, L. G. (Ed.): *Embriology, Morphology and Genetics. The Biology of Crustacea, Vol. 2*. New York: Academic Press. p. 111-196.
- Hartnoll, R. G. 1983. Strategies of crustacean growth. *Australian Museum Memoirs* 18: 121-131.
- Hebling, N. J.; Fransozo, A.; Negreiros-Fransozo, M. L., 1982: Desenvolvimento dos primeiros estágios juvenis de *Panopeus herbstii* H. Milne-Edwards, 1834

- (Crustacea, Decapoda, Xanthidae), criados em laboratório. *Naturalia*, Sao Paulo, 7: 177-188.
- Heck, K. L. & Orth, R. J. 1980. Seagrass habitats: the role of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: Kennedy V. S. (Ed.) *Estuarine perspectives*. Academic Press. New York. pp 449-464.
- Heck, K. L. & Hambrook, J. A. 1991. Intraspecific interactions and risk of predation for *Dyspanopeus sayi* (Decapoda: Xanthidae) living on Polychaete (*Filograna implexa*, Serpulidae) colonies. *Mar. Ecol.* 12: 243-250.
- Heck, K. L. & Wilson, K. A. 1987. Predation rates on decapod crustaceans in latitudinally separated seagrass communities: a study of spatial and temporal variation using tethering techniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 107: 87-100.
- Hedgpeth, J. W. 1983. Coastal ecosystems. Brackish waters, estuaries and lagoons. In: Kinne, O. *Marine Ecology*. Vol. 5. J. Wiley and Sons Ltd. pp. 739-757.
- Herrnkind, W. F. & Butler, M. J. IV. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile mecrohabitat use by spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34: 23-30.
- Hines, A. H. & Ruiz, G. M. 1995. Temporal variation in juvenile blue crab mortality: nearshore shallow and cannibalism in Chesapeake By. *Bull. Mar. Sci.* 57: 884-901.
- Hines, A. H.; Haddon, A. M. & Wiechert, L. A. 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs and epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 105-126.
- Hines, A. H.; Lipcius, R. N. & Haddon, A. M. 1987. Population dynamics and habitat partitioning by size, sex and molt stage of blue crab *Callinectes sapidus* in a subestuary of central Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 55-64.
- Hudon, C. & Lamarche, G. 1989. Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52: 155-168.
- Hughes, T. P. 1990. Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open system: a case study. *Ecology* 71: 12-20.

- Hughes, R. N. & Elner, R. W. 1979. Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *J. Anim. Ecol.* 48: 65-78.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiment. *Ecol. Monog.* 54: 187-211.
- Incze, L. S. & Wahle, R. A. 1991. Recruitment from pelagic to early benthic phase in lobsters *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 79: 77-87.
- 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.
- Jones, M. & Simons, M. 1982. Habitats preferences of two estuarine burrowing crabs *Helice crassa* Dana (Grapsidae) and *Macrophtalmus hirtipes* (Jaquinot) (Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 56: 49-62.
- Keough, M. J. & Downes, B. J. 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54: 348-352.
- Klein Breteler, W. C. 1975. Growth and moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in a natural population. *Neth. J. Sea Res.* 9: 86-99.
- Kurata, H. 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. lab.* 24: 1-115.
- Kurihara, R. A. & Okamoto, K. 1987. Cannibalism in a grapsid crab, *Hemigrapsus penicillatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 123-127.
- Kurihara, Y.; Sekimoto, K. & Miyata, M. 1988. Wandering behaviour of the mud-crab *Helice tridens* related to evasion of cannibalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: 41-50.
- Leffler, C. W. 1972. Some effects of temperature on the growth and metabolic rate of juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus*, in the laboratory. *Mar. Biol.* 14: 104-110.
- Lovrich, G. A. & Sainte-Marie, B. 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 211: 225-245.
- Luckenbach, M. W. 1984. Settlement and early post-settlement survival in recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 245-250.

- Luckenbach, M. W. & Orth, R. J. 1992. Swimming velocities and behavior of blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) megalopae in still and flowing water. *Estuaries* 15: 186-192.
- Luppi, T. A. & Spivak, E. D. 1996. Autotomía de apéndices en el cangrejo estuarial *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Brachyura: Grapsidae) en la Laguna Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. *Atlantica* 18: 55-68.
- 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.; Spivak, E.; Anger, K. 1994. La coexistencia de dos especies de cangrejo en el ecosistema del cangrejal: estudio comparativo del asentamiento y el reclutamiento. II Taller sobre cangrejos y cangrejales. p 5.
- Mapstone, B. D. & Fowler, A. J. 1988. Recruitment and the structure of assemblage of fish on coral reefs. *Trends Ecol. Evol.* 3: 72-77.
- Marcovecchio, J.; de Marco, S.; Pozzobon, V.; Gavio, A.; Asteasuain, R.; Rusansky, C.; Ferrer, L.; Andrade, S. & Freije, H. 1997. The role of estuaries as buffer zones to the littoral marine environment: the case of Mar Chiquita coastal lagoon, in Argentina. Resúmen. VII Congreso Latino-americano sobre Ciencias do Mar. 128-130.
- Martos, P. & Reta, R. 1997. Aspectos hidrográficos de la región estuarial de la laguna de Mar Chiquita, Pcia. de Buenos Aires. Resúmen. II Congreso Argentino de Limnología. 18-24.
- Mauchline, J., 1977: Growth of shrimps, crabs and lobster - an assessment. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 37: 162-169.
- Minagawa, M., 1993: Relative growth and sexual dimorphism in the red frog crab *Ranina ranina* (Decapoda: Raninidae). *Nipp. Suis. Gakk.* 59: 2025-2030.
- Mohamedeen, H.; Hartnoll, R. G., 1989: Larval and postlarval growth of individually reared specimens of the common shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 134: 1-24.
- Moksnes, P.; Lipcius, R.; Pihl, L. & van Montfrans, J. 1997. Cannibal-prey dynamics in young juveniles and postlarvae of the blue crab. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 215: 157-187.

- Navarrete, S. & Castilla, J. 1990. Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 143: 101-129.
- Negreiros-Fransozo, M. L.; Fransozo, A., 1991: Growth and age determination of three juvenile crab species (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Papéis Avulsos Zool.* 37: 277-283.
- O'Connor, N. J., 1990: Morphological differentiation and molting of juvenile fiddler crabs (*Uca pugilator* and *U. Pugnax*). *J. Crustacean Biol.* 10: 608-612.
- Obenat, S. & Pezzani, S. 1989. Ecological studies of *Ficopomatus (Mercierella) enigmaticus* (Annelidae: Polychaeta) in Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). In: Conservation and development: the sustainable use of wetland resources. Third International Wetlands Conference. Editions du Muséum d'Historie Naturelle, Paris. p. 165-166.
- Okamoto, K. & Kurihara, Y. 1989. Feeding habitat and food selection of the grapsid crab *Hemigrapsus penicillatus*. *Jpn. J. Ecol.* 39: 195-202.
- Olivier, S.; Escofet, A.; Penchaszadeh, P. & Orensanz, J. 1972a. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Bs. As., Argentina). I. Las comunidades bentónicas. *An. Soc. Cient. Arg.* 193: 237-262.
- Olivier, S.; Escofet, A.; Penchaszadeh, P. & Orensanz, J. 1972b. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Bs. As., Argentina). II. Relaciones tróficas interespecíficas. *An. Soc. Cient. Arg.* 194: 89-104.
- Olmi, E. J. & Lipcius, R. N. 1991. Predation on postlarvae of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun by sand shrimp *Crangon septemspinosa* Say and grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthius. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151: 169-183.
- Olmi, E. J., van Montfrans, J., Lipcius, R. N., Orth, R. J. & Sadler, P. W. 1990. Variation in planktonic availability and settlement of blue crab megalopae in the York River, Virginia. *Bull. Mar. Sci.* 46: 230-243.
- Orensanz, J. M. & Estivariz, M. C. 1971. Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de la Plata* XI: 95-112.

- Orensanz, J. M. & Gallucci, V. 1988. Comparative study of postlarval life-history schedules in four sympatric species of *Cancer* (Decapoda: Brachyura: Cancridae). *J. Crust. Biol.* 8: 187-220.
- Orth, R. J. & van Montfrans, J.. 1987. Utilization of seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs, *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variation in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 283-294.
- Palmer, M. A.; Allan, J. D. & Butman, C. A. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream invertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 11: 322-326.
- Passano, L. M., 1960: Molting and its control. in *Physiology of crustacea*, Vol. 1. Waterman Ed. Academic Press, Inc., New York. 473-536.
- Pearse, A. F. & Phillips, B. F. 1988. ENSO events, the Leeuwin Current, and larval recruitment of the western rock lobster. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 45: 13-21.
- 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.
- Pillay, K. & Ono, Y. 1978. The breeding cycles of two species of grapsid crabs (Crustacea Decapoda) from the north coast of Kyushu, Japan. *Mar. Biol.* 45: 237-248.
- Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 12: 225-251.
- Polis, G. A. 1988. Exploitation and the evolution of interference, cannibalism and intraguild predation in age/size structured populations. In; Ebenman, B. & Persson, L. (eds). *Size structured populations*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 183-202.
- Reise, K. 1985. Tidal flat ecology. In *Ecological studies*. Vol. 54. Springer-Verlag, Berlin. 76 p.
- Restrepo, V. R., 1989: Growth estimates for male stone crabs along the southwest coast of Florida: a synthesis of available data and methods. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 20-29.

- Reta, R.; Martos, P.; Piccolo, M. C.; Perillo, G. M. & Ferrante, A. 1997. Características de la marea en la laguna costera Mar Chiquita, Argentina. Resumen. VII Congreso Latino-americano sobre Ciencias do Mar. 330-332.
- Richards, A. R. 1992. Habitat selection and predator avoidance: ontogenetic shifts in habitat use by the Jonah crab *Cancer borealis* (Stimpson). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 156: 187-197.
- Rieger, P. J. & Nakagawa, C., 1995: Desenvolvimiento juvenil de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae), em laboratorio. Nauplius 3: 59-74.
- Rieger, P. J. & Vieira, R. R. 1997. Desenvolvimiento larval de *Cyrtograpsus angulatus* Dana (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) en laboratorio. Rvta. Bras. Zool. 14: 601-623.
- Rivera Prisco, M. A. 1998. Alimentacion de juveniles de lenguado (Pleuronectiformes) en la laguna costera Mar Chiquita (Pcia. de Buenos Aires). Seminario de Licenciatura. Fac. Cs. Exs. y Nat. Univ. Nac. Mar del Plata. 57 pp.
- Rognone, M. 1984. Estudio autoecológico de *Cyrtograpsus angulatus*, Dana 1851 (Crustacea, Decapoda, Brachyura) en el area de Cabo Corrientes, Mar del Plata, Argentina. Seminario de Licenciatura. Fac. Cs. Exs. y Nat. Univ. Nac. Mar del Plata. 53pp.
- Roughgarden, J.; Gaines, S. & Possingham, H. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. Science 241: 1460-1466.
- Ruiz, G. M.; Hines, A. H. & Posey, M. H. 1993. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 99: 1-16.
- Schultz, D. A.; Shirley, T. C.; O'Clair, C. E. & Taggart, S. J. 1996. Activity and feeding of ovigerous dungeness crabs in Glacier Bay, Alaska. In: High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Univ. Alaska Sea Grant Rpt. 96-02. 411-424.
- Schwindt, E. 1997. Efectos de los agregados del poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* sobre el bentos en la laguna costera Mar Chiquita. Seminario de Licenciatura. Fac. Cs. Exs. y Nat. Univ. Nac. Mar del Plata. 47pp.

- Seiple, W. & Salmon, M. 1987. Reproductive, growth and life history contrast between two species of grapsid crab *Sesarma cinereum* and *S. reticulatum*. Mar. Biol. 94: 1-6.
- Seiple, W. 1979. Distribution, habitat preference and breeding periods in the crustaceans *Sesarma cinereum* and *Sesarma reticulatum*. Mar. Biol. 52: 77-86.
- Smith, K. N. & Herrnkind, W. F. 1992. Predation on early juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* (Latreille): influence of size and shelter. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 157: 3-18.
- Smith, L. D. 1995. Effect of limb autotomy and tethering on juvenile blue crab survival from cannibalism. Mar. Ecol. Prog. Ser. 116: 65-74.
- 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. & Sanchez, N. 1992. Prey selection by *Larus belcheri atlanticus* in Mar Chiquita lagoon, Buenos Aires, Argentina: a possible explanation for its discontinuous distribution. Rev. Chil. Hist. Nat. 65: 209-220.
- Spivak, E. D. 1988. Molt and growth in *Cyrtograpsus angulatus* Dana (Decapoda, Brachyura). J. Nat. Hist. 22: 617-629.
- Spivak, E. D. 1999. (Aceptado). Effect of reduced salinity on juvenile growth of two co-occurring congeneric grapsid crab. Mar. Biol.
- Spivak, E. D. 1997. Los crustáceos decápodos del atlántico sudoccidental (25° 55° S): distribución y ciclos de vida. Invest. Mar. Valparaiso 25: 69-91.
- Spivak, E. D. & Anger, K. 1995. Cangrejos y camarones de Mar Chiquita. Nexos 5: 7-12.
- Spivak, E. D.; 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. D.; Anger, K.; Luppi, T. A.; 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.
- Steger, R. 1987. Effects of refuges and recruitment on gonodactylid stomatopods, a guild of mobile prey. Ecology 68: 1520-1533.

- Stoner, A. W. 1980. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 105-111.
- Tagatz, M. E. 1968. Growth of juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the St. Johns River, Florida. *Fish. Bull.* 67: 281-288.
- Thorson, G. 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res.* 3: 267-293.
- Tunberg, B. G. & Creswell, R. L. 1991. Development, growth, and survival in the juvenile caribbean king crab *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.* 11: 138-149.
- Tweedale, W. A.; Bert, T. M. and Brown, S. D., 1993: Growth of postsettlement juveniles of the Florida Stone Crab, *Menippe mercenaria* (Say) (Decapoda: Xanthidae), in the laboratory. *Bull. Mar. Sci.* 52: 873-885.
- Underwood, A. J. & Fairweather, P. G. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends Ecol. and Evol.* 4: 16-20.
- Valero, J.; Luppi, T. A. & Iribarne, O. (enviado). Size as indicator of swimming speed of crab megalopae. *J. Shell. Res.*
- Wahle, R. & Steneck, R. S. 1991. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? *Mar. Ecol. prog. Ser.* 69: 231-243.
- Werner, E. E. & Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393-425.
- Wilson, K. A.; Able, K. W. & Heck, K. L. 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58: 243-251.
- Willason, S. W. 1981. Factors influencing the distribution and coexistence of *Pachygrapsus crassipes* and *Hemigrapsus oregonensis* (Decapoda: Grapsidae) in a California Salt Marsh. *Mar. Biol.* 64: 125-133.
- Williams, A. H.; Coen, L. D. & Stoelting, M. S. 1990. Seasonal abundance, distribution, and habitat selection of juvenile *Callinectes sapidus* (Rathbun) in the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137: 165-183.
- Williamson, D. I. 1982. Larval morphology and diversity. In: L. G. Abele (ed.), *The Biology of Crustacea*. Vol 2. New York. Academic Press.

- Wolcott, T. G. 1988. Ecology. In "Biology of the land crabs" Burggren , W. W. & McMahon, B. R. ed. Cambridge University Press. Cambridge. 55-96.
- Yatsuzuka, K.; Meruane, J., 1987: Growth and development, especially on external sexual characters of *Portunus (Portunus) pelagicus* (Linné) (Crustacea, Brachyura). Rep. Usa. mar. biol. Inst. Kochi Univ. 9: 1-38.
- Zar, J. H., 1984. Bioestatistical analysis. Second Edition. Prentice Hall., Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.
- Zeldis, J. R. 1985. Ecology of *Munidia gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dynamics and fisheries. Mar. Ecol. Prog. Ser. 22: 77-99.