



ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DEL CANGREJO SIRÍ *Callinectes sapidus* RATHBUN, 1896 (DECAPODA, BRACHYURA, PORTUNIDAE), EN LA LAGUNA DE ROCHA, URUGUAY

Gabriela Uscudun¹ y Estela Delgado^{2*} 

¹ Este trabajo es una publicación póstuma de la tesis inédita de Maestría en Ciencias Biológicas de *Gabriela Uscudun*, una mujer excepcional en su humildad y su sonrisa luminosa que supo ser esposa, madre, amiga y además una investigadora tesonera y dedicada que amaba a los cangrejos y hacía su trabajo siempre con amor, empatía y respeto.

² Departamento Interdisciplinario de Sistemas Costeros y Marinos, Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República. CP 20000, Maldonado, Uruguay.

*Autor de correspondencia: edelgado@cure.edu.uy

Fecha de recepción: 28 de octubre de 2024

Fecha de aceptación: 15 de enero de 2024

RESUMEN

Callinectes sapidus Rathbun, 1896 se captura artesanalmente en el sistema de lagunas costeras desde Uruguay hasta Brasil. Para analizar su estrategia reproductiva se extrajeron 422 individuos de la Laguna de Rocha (34°33'S, 54°22'W), que fueron sexados, medidos y diseccionados. Las tallas medias (AC_m) difirieron significativamente entre las estaciones del año ($H= 66,37$; $p<<0,05$). Los cangrejos de mayor tamaño ocurrieron en invierno decreciendo su tamaño hacia la primavera. La proporción sexual (M:H) difirió significativamente de 1:1 y mostró una variabilidad significativa entre las estaciones del año ($F_{3,372}=1658,37$; $p<<0,01$). Se identificaron cuatro categorías de desarrollo ovárico: inmaduros, pre-vitelogénicos, maduros y en reabsorción. Las AC_m de hembras con ovarios inmaduros y maduros difirieron significativamente ($H= 41,17$; $p<0,05$). No se encontraron diferencias significativas entre las AC_m de hembras ovígeras con huevos en distintos estadios de desarrollo ($F_{2,60}=0,088$; $p=0,91$). Las tallas de primera madurez ($L_{50\%}$) fisiológica y morfológica no mostraron diferencias significativas dentro de un mismo sexo (hembras: K-S: $D=0,06$, $p=0,76$; machos: K-S: $D=0,04$, $p=0,99$). Pero, por el contrario, fueron significativamente diferentes entre sexos (morfológica K-S: $D=0,62$, $p<<0,05$ y gonadal K-S: $D=0,64$, $p<<0,05$). Por su importancia a nivel regional y local, como recurso pesquero y ecosistémico se sugiere intensificar estudios de la población de este crustáceo.

Palabras claves: *Callinectes*, Decapoda, reproducción, Laguna de Rocha.

ABSTRACT

Reproductive strategy of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in Rocha Lagoon, Uruguay. *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, is artisanal caught in the coastal lagoon system from Uruguay to Brazil. To analyze their reproductive strategy, 422 individuals were extracted from Laguna de Rocha (34°33'S, 54°22'W), which were sexed, measured and dissected. The mean size (CW_m) differed significantly between the seasons ($H= 66,37$; $p<<0,05$). The largest crabs occurred in winter, decreasing in size towards spring. The sex ratio (M:F) differed significantly from 1:1 and showed significant variability between seasons ($F_{3,372}=1658,37$; $p<<0,01$). Four categories of ovarian development were identified: immature, pre-vitellogenic, mature and in reabsorption. Mean size of females with immature and mature ovaries differed significantly ($H= 41,17$; $p<0,05$). No significant differences were found between CW_m of ovigerous females with eggs in different stages of development ($F_{2,60}=0,088$; $p=0,91$). The sizes at first maturity ($L_{50\%}$) physiological and morphological did not show significant differences within sex (females: K-S: $D=0,06$, $p=0,76$; males: K-S: $D=0,04$, $p= 0,99$). However, they were significantly different between sexes (morphological K-S: $D=0,62$, $p<<0,05$ and gonadal K-S: $D=0,64$, $p<<0,05$). Due to its importance at the regional and local level, as a fishing and ecosystem resource, it is suggested to intensify studies of the population of this crustacean.

Key words: *Callinectes*, Decapoda, reproduction, Rocha Lagoon.



INTRODUCCIÓN

En estudios de biología reproductiva se trata de identificar y describir las diferentes tácticas reproductivas (proporción sexual a lo largo del año, talla de primera madurez, periodo y área de desove, etc.) que utilizan los organismos, en respuesta a las características de su hábitat (Bernardo, 1993; Delgado & Defeo, 2004; Delgado & Defeo, 2008; Spivak, Arévalo, Cuesta & González-Gordillo, 2010; Becker, Brandis & Storch, 2011). En condiciones ambientales rigurosas los patrones de asignación energética pueden cambiar y generar variabilidad en las respuestas reproductivas (Gage, 1995; Hassall, Helden, Goldson & Grant, 2005). Estos estudios pueden generar información útil para la regulación de las capturas de crustáceos braquiuros de importancia comercial (Mantelatto & Fransozo, 1999; Delgado & Defeo, 2004; Gregati & Negreiros-Fransozo, 2009; Rasheed & Mustaqim, 2010; Verísimo et al., 2011).

La madurez sexual de los cangrejos braquiuros involucra la maduración de caracteres morfológicos, así como aspectos fisiológicos de la estructura gonadal (Hartoll, 1978; Oh & Hartnoll, 1999; Delgado, 2001; Overton & Macintosh, 2002; Leme, 2005; Litulo, 2005; Rasheed & Mustaqim, 2010). El cangrejo braquiuro adulto muestra una madurez morfológica y fisiológica, no necesariamente adquiridas sincrónicamente (Sastry, 1983; Delgado, 2001; Barreto, Batista-Leite & Aguiar, 2006). Durante la muda de pubertad los cangrejos braquiuros alcanzan la madurez morfológica al adquirir los caracteres sexuales secundarios. Estos, comprenden el crecimiento alométrico positivo de las quelas en los machos y el crecimiento alométrico positivo del abdomen en las hembras en relación al resto del cuerpo (Pinheiro & Fransozo, 1993; Delgado, 2001; Rasheed & Mustaqim, 2010). Asimismo, las hembras presentan cambios en la forma y estructura de sus pleópodos, los cuales aumentan su volumen haciéndose aptos para la retención e incubación de los huevos (Hartnoll, 1968a). A nivel fisiológico, en los machos ocurre una producción masiva de espermatozoides contenidos en sacos (espermatóforos), los cuales ocupan una gran proporción del vaso deferente. Mientras que, en hembras, ocurre la liberación de ovocitos del ovario inmediatamente luego de la muda de pubertad, por lo cuál la madurez fisiológica es más difícil de detectar que en los machos (Hartnoll, 1968a). Las hembras maduras al ser inseminadas, almacenan el esperma en órganos especializados denominados espermatecas (Johnson, 1980). Luego los oocitos pueden ser fecundados al pasar por la vagina, aún si ha transcurrido un periodo largo desde que fue inseminada (Hartnoll, 1968a).

Los cangrejos braquiuros muestran dos grandes tipos de sistemas de apareamiento: apareamiento con hembras de carapacho blando (Hartnoll, 1968a) o con hembras de carapacho endurecido (Diesel, 1991).

Particularmente, las hembras portúnidas se encuentran receptivas para la cópula en el período inmediato a su muda de pubertad (post-muda), cuando su exoesqueleto está blando (Hartnoll, 1968a, Pinheiro & Fransozo, 2002). Además, las hembras del género *Callinectes* presentan muda terminal, lo que implica que al alcanzar la muda de pubertad es muy poco probable que sufran una nueva ecdisis (Williams, 1974), aunque existen registros que al recibir estímulos externos podría desencadenarse una nueva muda (Havens & McConaughy, 1990).

El cangrejo braquiuro *Callinectes sapidus* Rathbun 1896, comúnmente denominado siri o cangrejo azul, pertenece a la familia *Portunidae* y se distribuye desde la costa Atlántica de Nueva Escocia, Canadá hasta el sur de Argentina (Williams, 1974). Así también ha sido introducido incidentalmente en la costa oeste de Europa y Mar Mediterráneo (Guerin & Stickle, 1997). Forma parte de los recursos pesqueros más importantes en México (Ramírez & Hernández, 1988), Cuba (Baisre, 2004), Turquía (Küçükgülmez & Çelik, 2008), Brasil (Mendonça, Verani & Nordi, 2010) y en la costa este y sur de Estados Unidos (Correa & Navarrete, 2008). Al igual que en otros crustáceos braquiuros de importancia comercial, es primordial la descripción de su ciclo reproductivo y la estimación de su talla de primera madurez, para la toma de decisiones en planes de manejo pesquero (Delgado & Defeo, 2004; Trisak, Soasung & Wongkaew, 2009).

El ciclo reproductivo de *Callinectes sapidus* ha sido estudiado exhaustivamente en la Bahía de Chesapeake (Carolina del Norte, Estados Unidos). Las hembras pre púberes se encuentran receptivas para la cópula durante un breve lapso de tiempo, y las reiteradas cópulas se realizan dentro del estuario durante primavera y verano. En consecuencia, ocurre una reducción en el volumen de esperma que es inseminado en las cópulas sucesivas (Wolcott, Hopkins & Wolcott, 2005). Luego de la cópula los machos continúan junto a las hembras durante horas o días. El esperma almacenado en la espermateca, puede ser utilizado en el periodo de uno o dos años, para fertilizar múltiples puestas (Hines et al., 2003). Las hembras ovígeras migran a zonas próximas al océano en la época de eclosión de las larvas zoeas, que requieren de salinidad alta para sobrevivir (Lipcius & Stockhausen, 2002). Por cada puesta pueden eclosionar de ochocientos mil a ocho millones de larvas (Heukelem, 1991). Una vez desovadas las hembras migran hacia el mar durante el otoño (Medici, 2004). Fuera de la costa la larva zoea planctónica pasa por 6 a 8 estadios hasta que metamorfosea a megalopa (Bookhout & Costlow, 1977; Millikin & Williams, 1984) y reingresa al estuario (Cházaro-Olvera, Roman-Contreras, Vázquez-López, Peterson & Rocha-Ramírez, 2007). Luego, a partir del cuarto estadio juvenil ocurre el dimorfismo sexual (Barutot, Vieira & Rieger, 2001).

En Uruguay el cangrejo azul *Callinectes sapidus*, es capturado artesanalmente en el sistema de lagunas costeras que se extiende desde Punta del Este hasta Río Grande do Sul en Brasil. Estas lagunas se comunican a través de canales con el Océano Atlántico, lo que permite el ingreso de esta especie principalmente para realizar su apareamiento en el sistema lacunar. La mayor abundancia de *C. sapidus* se ha registrado en la Barra del Arroyo Chuy y en el sistema Laguna Castillos - Arroyo Valizas (Verdi & Delgado, 2001). Así también, ha sido capturado por encima del máximo permisible en la Barra y en la zona norte de la Laguna de Rocha (Santana & Fabiano, 1999; Borthagaray, Clemente, Boccardi, Brugnoli & Muniz, 2006), que es considerada Reserva de la Biosfera (Saona, Forni, Vizziano & Norbis, 2003).

Si bien en otros países este cangrejo ha sido bien estudiado (Ortiz-León, Navarrete & Sosa, 2007), la interacción de factores físicos, químicos y biológicos en cada hábitat condicionan su distribución y abundancia, lo que hace relevante su estudio a nivel local. A pesar de ello son pocos los trabajos de investigación que se han focalizado en esta especie en Uruguay. En 1973, Juanicó y Mañé-Garzón así como Santana en 1987, realizaron estudios biométricos de este braquiuro en la costa uruguaya. Por su parte, Nión, Varela y Cataldo (1974), y Santana et al. (1989) registraron algunos datos de *Callinectes sapidus* en investigaciones de evaluación de recursos pesqueros. Varela & Fabiano (1983) realizaron estudios en laboratorio sobre eclosión larval y Santana y Fabiano (1999) y Fabiano y Santana (2006), publicaron medidas a tener en cuenta para el sustento de este recurso en las lagunas costeras. Sin embargo, se ha realizado un solo estudio sobre biología reproductiva de este crustáceo en nuestro país, en el sistema Laguna Castillos-Arroyo Valizas (Verdi & Delgado, 2001).

La importancia a nivel ecosistémico de *Callinectes sapidus* en las lagunas costeras (Aguilar et al., 2005), el incremento de sus capturas comerciales (Fabiano & Santana, 2006); y particularmente la falta de conocimientos acerca de aspectos reproductivos, hacen relevante el estudio de la estrategia reproductiva de esta especie en un ecosistema tan particular como la Laguna de Rocha cuya conexión con el mar está condicionada por la presencia de una barrera arenosa.

En este contexto, el objetivo general de este trabajo fue analizar y describir el ciclo reproductivo y aspectos de la estructura poblacional de *Callinectes sapidus* en el sistema de la Laguna de Rocha durante la temporada noviembre 2010 – enero 2012. Para lo cual, se estimaron las relaciones biométricas en ambos sexos (crecimiento quelar y abdominal con respecto al cefalotórax); la proporción sexual; la madurez morfológica y fisiológica y se describieron los estadios gonadales macroscópicos (forma tamaño y color), realizándose una validación histológica de los mismos.

MATERIALES Y MÉTODOS

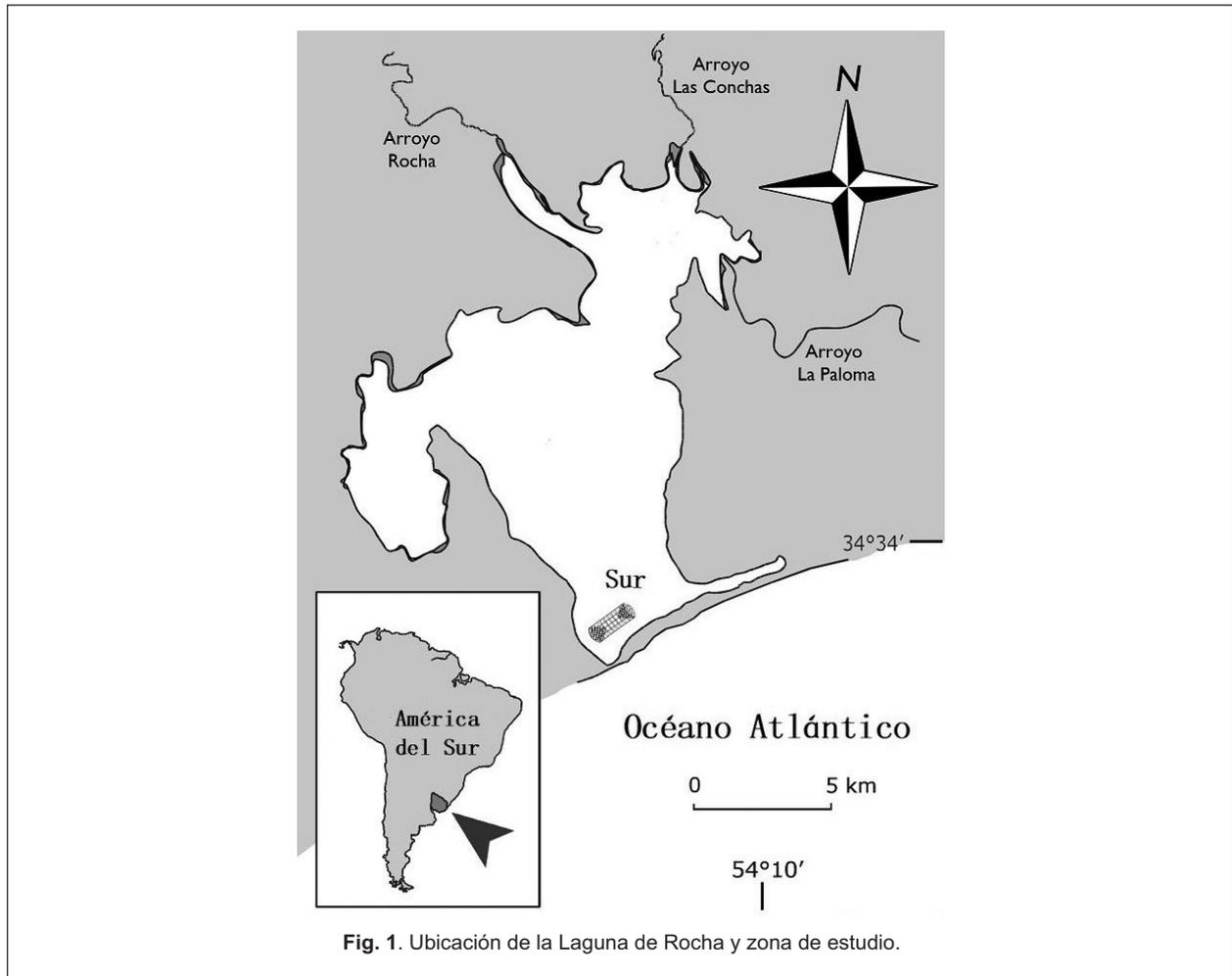
Área de estudio

La Laguna de Rocha (34°33'S, 54°22'W) forma parte del sistema de lagunas costeras atlánticas, que se extiende desde Punta del Este hasta Río Grande do Sul, en Brasil (Fig. 1). La superficie es de 72 km² y su cuenca abarca 1312 km². La profundidad máxima de la laguna es 1,4 m. Se separa del Océano Atlántico por barras arenosas que se abren y cierran naturalmente, aunque se ha registrado la apertura de forma artificial por el hombre. Se caracteriza por ser un sistema muy diverso y poco modificado por el hombre, fue considerada área protegida por normativas nacionales y forma parte de varios convenios de conservación internacional como son Ramsar y Reservas de la Biosfera de UNESCO-MAB (Defeo et al., 2009).

Muestreos y obtención de datos

Se realizaron muestreos mensuales en la Laguna de Rocha desde noviembre 2010 a enero del 2012. Las capturas fueron realizadas utilizando calderín en la zona Sur del estuario, que ha sido bien caracterizada biótica y abióticamente en estudios previos (Conde, Bonilla, Aubriot, de León & Pintos, 1999; Conde, Aubriot & Sommaruga, 2000) (Fig. 1). Esta zona, ubicada en la boca del estuario a 1 km del banco de arena (región Sur) es la más clara y salobre dada la influencia del mar y del sedimento más grueso con menos de 1% de materia orgánica (Conde et al., 1999).

Los individuos capturados fueron numerados y fotografiados. En el laboratorio del Instituto de Investigaciones Pesqueras fueron sacrificados mediante exceso de anestésico (Eugenol 10%). En cada individuo se midió el ancho del cefalotórax (AC: distancia desde la base de la espina mayor de cada margen), largo y ancho de la quela (LQ, AQ), largo abdominal (LA) y ancho abdominal (AA: medido a la altura del quinto esternito abdominal) con calibre digital de 0.01mm de precisión (Fig. 2). Además, se registró en una ficha individual: sexo (determinado por la forma del abdomen según Millikin & Williams, 1984), peso total (gr), estadio juvenil o adulto (determinado por el abdomen rígido y adherido a los esternitos torácicos en juveniles y flexible en los cangrejos adultos según Negreiros-Fransozo, Mantelatto & Fransozo, 1999); presencia de penes en machos o de pleópodos modificados para el transporte de huevos en hembras, grado de madurez de los pleópodos, presencia de huevos adheridos a los mismos y color de los huevos en hembras (Forward, Tankersley & Welch, 2003) y presencia de epibiontes. Mediante disección se extrajeron las gónadas las que fueron fotografiadas y fijadas en AFA (formol, alcohol y ácido acético) por 24 hs, y conservadas posteriormente en alcohol 70%. Se clasificó macroscópicamente las gónadas femeninas observando el grado de desarrollo, la coloración, la forma y



el tamaño respecto al hepatopáncreas y a la cavidad torácica y comparando con Verdi y Delgado (2001). Se consideraron hembras inmaduras aquellas con ovarios pequeños amarillos, y hembras maduras las que presentaron ovarios color naranja intenso, extendiéndose en el cefalotórax por encima del hepatopáncreas. También, se registró la morfología y contenido de la espermateca (Hartnoll, 1968b; Jivoff, 1997). El desarrollo reproductivo de los machos fue definido por la presencia de espermátóforos en el vaso deferente anterior, la separación del abdomen del esternum y la presencia del segundo par de pleópodos insertados en el primer par (Van Engel, 1990). Los estadios gonadales categorizados macroscópicamente como maduros fueron validados histológicamente (Johnson, 1980). Para ellos los fragmentos de tejido reproductivo fueron deshidratados en una serie de alcoholes de graduación creciente (70% a 100%), luego diafanizados en xilol e impregnados en parafina fundida a 60°C. Se realizaron cortes de 5 µm de espesor con micrótopo manual que fueron teñidos con hematoxilina y eosina. Para la identificación de los tejidos y el grado de madurez se utilizó el libro de Johnson (1980).

Para evaluar las diferencias significativas entre la

proporción de sexos en cada estación del año, se utilizó el test de Chi-cuadrado (χ^2) ($p=0,05$) (Zar, 1996). Para analizar si no existieron diferencias significativas entre las tallas medias discriminadas por estación, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para el total de individuos y discriminado por sexo (Gotelli & Ellison, 2004). Para ello se verificó el cumplimiento de los supuestos de independencia, homogeneidad de varianza y normalidad de los datos (Underwood, 1997).

Las diferencias del ancho y el largo de la quela en función de la talla para un mismo sexo, se determinaron aplicando el test de Student para muestras dependientes. Para estimar las relaciones alométricas entre el tamaño de las quelas y el abdomen con el ancho del cefalotórax se utilizó la ecuación linealizada: $\ln(y) = \ln(a) + b \ln(x)$, donde y corresponde a las medidas de las quelas o abdomen en ambos sexos y x corresponde al ancho del cefalotórax.

Para comparar las relaciones de la talla y el tamaño de las quelas o el tamaño del abdomen entre sexos se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA), siempre que se cumplan los supuestos de homocedasticidad,

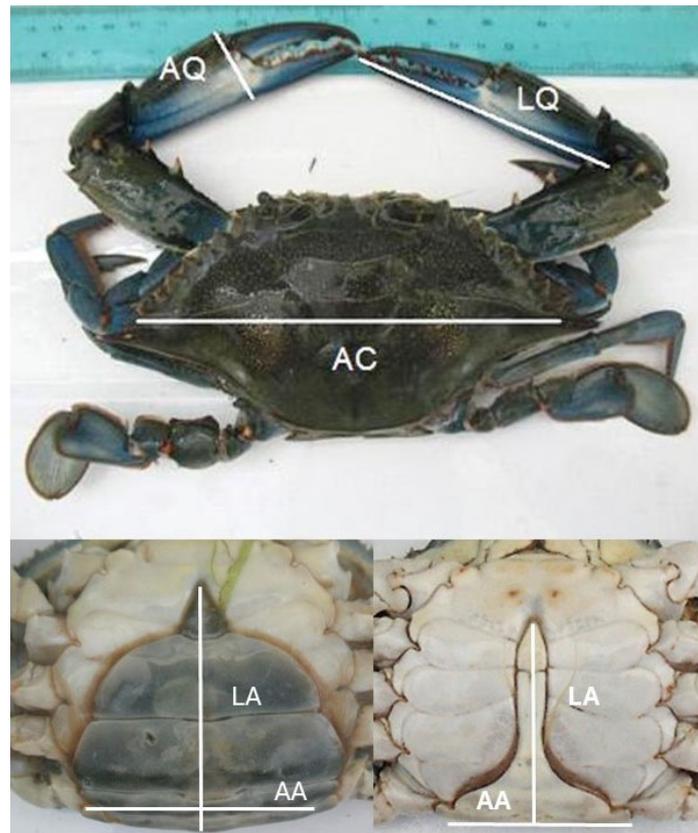


Fig. 2. Variables biométricas registradas en *Callinectes sapidus*. Arriba vista dorsal, AC: ancho del cefalotórax; LQ: largo quelar; AQ: ancho quelar. Abajo vista ventral de una hembra (izquierda) y un macho (derecha), A: ancho del 5° segmento abdominal; L: largo del abdomen.

paralelismo de las variables y normalidad, para ello se consideraron el $\ln(AC)$ como covariable, el sexo como factor principal y los \ln de las medidas tomadas de las quelas o del abdomen como variables dependientes. Para caracterizar el tipo de crecimiento de el abdomen y las quelas con respecto al resto del individuo, se realizó un análisis alométrico funcional, para cada variable, discriminando por sexo (Pauly, 1984).

El peso individual discriminado por sexo se analizó en base a la relación entre el ancho del cefalotórax (AC) y el peso (P) de los individuos, ajustándose a una relación potencial, $P = a AC^b$, donde P es el peso (gr), AC es el ancho del cefalotórax (mm), a y b son parámetros que deben ser estimados, siendo a la ordenada en el origen y b el coeficiente de alometría (Underwood, 1997). Las ecuaciones potenciales así obtenidas fueron linealizadas para su posterior comparación entre sexos mediante ANCOVA, utilizando como covariable el logaritmo de AC. Las variables cumplieron con los requerimientos de normalidad, homogeneidad de varianzas (homoscedasticidad) y paralelismo para la aplicación de los ANCOVAS (Zar, 1996). En todos los casos se admitió un error del 0,05.

La talla de madurez sexual fue estimada utilizando

la ecuación logística (Underwood, 1997), a partir de la proporción de hembras o machos maduros en cada clase de talla: $Y = B / (1 + e^{(a_1 - a_2 X)})$. La talla a la cual el 50% de los individuos están maduros ($L_{50\%}$) fue estimada como $L_{50\%} = -a_1 / a_2$. Para todas estas funciones se realizaron ajustes no lineales por mínimos cuadrados, utilizando el algoritmo quasi-Newton para estimar el error estándar de los parámetros (Underwood, 1997).

Para establecer si no existieron diferencias significativas en la distribución de tallas para un mismo sexo entre individuos con y sin epibiontes, se utilizó el test no paramétrico de Kolmogorov-Smirnov (KS) (Sokal & Rohlf, 1998).

Los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST versión 2.17 (Hammer, Harper & Ryan, 2001). En todos los casos se utilizó un $p = 0,05$ como nivel de significación estadística.

RESULTADOS

1. Análisis poblacional: distribución de tallas, peso individual y proporción sexual

Se recolectó un total de 422 individuos, 256

hembras y 166 machos de *Callinectes sapidus*. La distribución de frecuencias de tallas mostró en hembras, una moda entre los 90 y 110 (± 1) mm y en machos, entre los 100 y 130 (± 1) mm (Fig. 3A y B). Las tallas medias mostraron diferencias significativas entre las estaciones del año (Kruskal- Wallis: $H= 66,37$; $p < 0,05$). Las diferencias fueron significativas entre pares de estaciones (Mann-Whitney: $p < 0,05$). Los cangrejos de mayor tamaño ocurrieron en invierno (118,14 \pm 12,46 mm) decreciendo su tamaño hacia la primavera (112,70 \pm 11,61 mm), verano (103,55 \pm 13,86 mm) y otoño (94,65 \pm 23,99 mm) (Fig. 3C).

La proporción sexual difirió significativamente de la relación 1:1 y fue estimada en 1:3,6 ($\chi^2=208,62$; $p < 0,01$) en verano, 1:1,8 ($\chi^2=131,34$; $p < 0,01$) en otoño, 1:0,4 ($\chi^2=842,67$; $p < 0,01$) en primavera y 1:0,4 ($\chi^2=62,34$; $p < 0,01$) en invierno (Fig. 4). Asimismo, la proporción sexual mostró una variabilidad significativa entre las estaciones del año (ANOVA: $F_{3,372}=1658,37$; $p < 0,01$) (Fig. 4A).

La relación entre el peso y la talla fue descrita por una función potencial para ambos sexos, cuyos parámetros y estadísticos asociados fueron para hembras $A= 0,001$, $b= 2,464$, $R= 0,82$ y en machos $A=0,015$, $b=1,999$ y $R=0,73$. La mayoría de las hembras pesaron entre 100 y 220 (± 1) g mientras que los machos pesaron entre 160 y 320 (± 1) g (Fig. 4B). El peso de los machos fue significativamente mayor que el peso de las hembras para un mismo ancho de carapacho (ANCOVA: $F_{1,313}=10,53$; $p < 0,01$).

2. Dimorfismo sexual: relaciones biométricas y estadios gonadales

Las quelas mostraron diferencias significativas en el ancho dentro de un mismo sexo (Tabla 1 y 2) y entre sexos (Tabla 3); pero no a nivel del largo dentro de un mismo sexo, pero sí entre sexos (ANCOVA, $p < 0,01$; Tabla 3). A una misma talla, las quelas de los machos fueron significativamente de mayor tamaño que en las hembras tanto en ancho como en largo (ANCOVA, $p < 0,01$; Tabla 3) (Fig. 5A y B). Los machos presentaron alometría positiva de las quelas respecto al cuerpo, mientras que las hembras presentaron isometría quelar en el largo de las quelas y alometría en el ancho de las quelas (Tabla 4). Los machos presentaron crecimiento isométrico del abdomen con respecto al resto del cuerpo, mientras que las hembras mostraron alometría positiva (Tabla 5; Fig. 5C).

Al igual que en otros portúnidos, los ovarios de *Callinectes sapidus* son órganos dorsales al hepatopáncreas, con dos lóbulos alargados que se extienden a ambos lados a lo largo del margen anterior del cefalotórax, continúan en dirección posterior y media del estómago uniéndose entre sí por una comisura transversal debajo del corazón. Los lóbulos posteriores están ubicados lateral, posterior y dorsalmente, por encima de los receptáculos seminales o espermatecas. Se identificaron cuatro categorías macroscópicas de desarrollo ovárico según

su tamaño y coloración (Fig. 6): ovarios inmaduros (órganos pequeños, color naranja muy claro, de aspecto acordonado, Fig. 6A); ovarios en pre-vitelogénesis, órganos de mayor tamaño que los inmaduros y de color naranja intensa, (Fig. 6B); ovarios maduros, órganos de tamaño grande, color naranja brillante intenso, en los que se pueden apreciar a simple vista los ovocitos maduros, (Fig. 6C); ovarios desovados o en reabsorción, órganos de tamaño pequeño, de color naranja claros, con aspecto flácido, (Fig. 6D). Las cuatro categorías macroscópicas fueron bien identificadas sin necesidad de realizar la validación histológica. Sin embargo, se realizaron cortes histológicos a ovarios maduros para identificar la presencia de ovocitos, su contenido de vitelo, la cápsula de tejido conectivo fibroso y células asociadas que rodean al ovario (Fig. 6E y F). Ventralmente a los ovarios se identificaron las espermatecas (órganos almacenadores de esperma), las cuales se conectan dorsalmente con el oviducto y ventralmente con las vaginas, y comunican al exterior por los gonoporos en el sexto esternito torácico. Se registraron dos estados diferentes de estos receptáculos: espermateca llena, estructura rígida, tiesa de color rosa conteniendo fluido seminal, espermatozoides y agua; y espermateca vacía, órgano flácido, aplanado en el plano longitudinal del cangrejo, traslúcido y difícil de identificar.

La talla media de las hembras inmaduras fue de AC: 76,6 (± 1) mm; las hembras en pre-vitelogénesis presentaron una talla media de AC: 105,0 (± 1) mm; las hembras maduras de AC: 104,2 (± 1) mm; las hembras desovadas midieron AC: 105,1 (± 1) mm y las hembras con ovarios reestructurados presentaron una talla media de 102,3 (± 1) mm (Fig. 6G). Las tallas de las hembras con respecto al grado de madurez ovárica mostraron diferencias significativas entre hembras inmaduras y maduras (Kruskal-Wallis: $H= 41,17$; $p < 0,05$). No existieron diferencias significativas entre las hembras con los ovarios en pre-vitelogénesis, ovarios maduros, desovadas y en ovarios reestructurados (test de Mann-Whitney: $p > 0,05$).

Se capturaron 63 hembras ovígeras en los meses de verano y otoño, con una talla media (AC \pm d.e.) de 105,23 \pm 9,8 mm (máxima=121,8 \pm 1 mm y mínimo=55,5 \pm 1 mm). Los datos no presentaron distribución normal ($SW=0,841$; $p < 0,01$) y fueron homogéneos (Levene's test $F_{2,60}=0,034$; $p=0,97$). No se encontraron diferencias significativas entre las tallas de las hembras con huevos en distintos estadios (ANOVA: $F_{2,60}=0,088$; $p=0,91$). La examinación de las hembras ovígeras permitió identificar tres coloraciones diferentes de la masa de huevos incubadas: (i) naranja brillante durante los primeros estadios (Fig. 7A), (ii) naranja oscura cuando el embrión comienza a consumir el vitelo (Fig. 7B y (iii) parda, casi negra previamente a la eclosión de los huevos (Fig. 7C). Así mismo, se observó durante el verano un gran número de hembras ovígeras muertas en la barra arenosa de la desembocadura de la Laguna de Rocha, aunque dicha

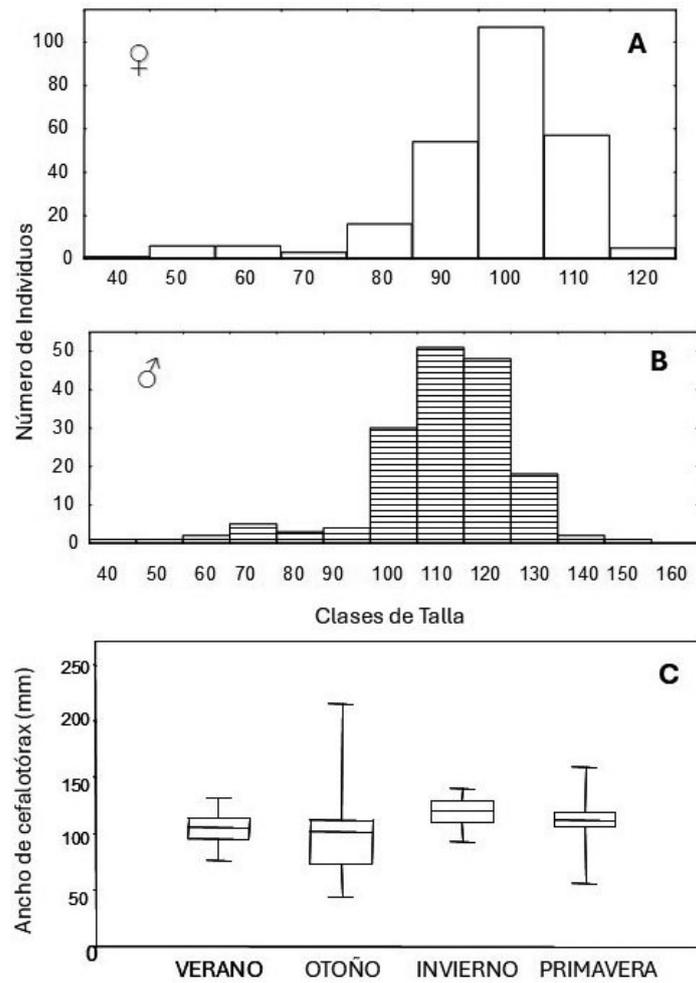


Fig. 3. Distribución de tallas para hembras (A) y machos (B) de *Callinectes sapidus*. (C) Tallas medias (ancho del cefalotórax) para las estaciones del año en Laguna de Rocha.

Tabla 1. Valores medios y estadísticos asociados (expresados en mm) para las variables quelares en machos y hembras de *Callinectes sapidus*. D.e., desvío estándar.

	N	Media	Mínimo	Máximo	D.e.
Hembras					
LQD (Largo quela derecha)	184	60,21	17,40	77,02	10,34
LQI (Largo quela izquierda)	189	60,14	24,08	76,34	9,87
AQD (Ancho quela derecha)	192	18,44	6,43	25,86	3,54
AQI (Ancho quela izquierda)	194	17,00	6,41	23,70	3,28
Machos					
LQD (Largo quela derecha)	130	83,07	26,85	107,50	14,00
LQI (Largo quela izquierda)	126	83,10	28,58	109,50	14,07
AQD (Ancho quela derecha)	136	22,73	7,17	30,36	4,08
AQI (Ancho quela izquierda)	132	20,97	8,60	29,39	3,57

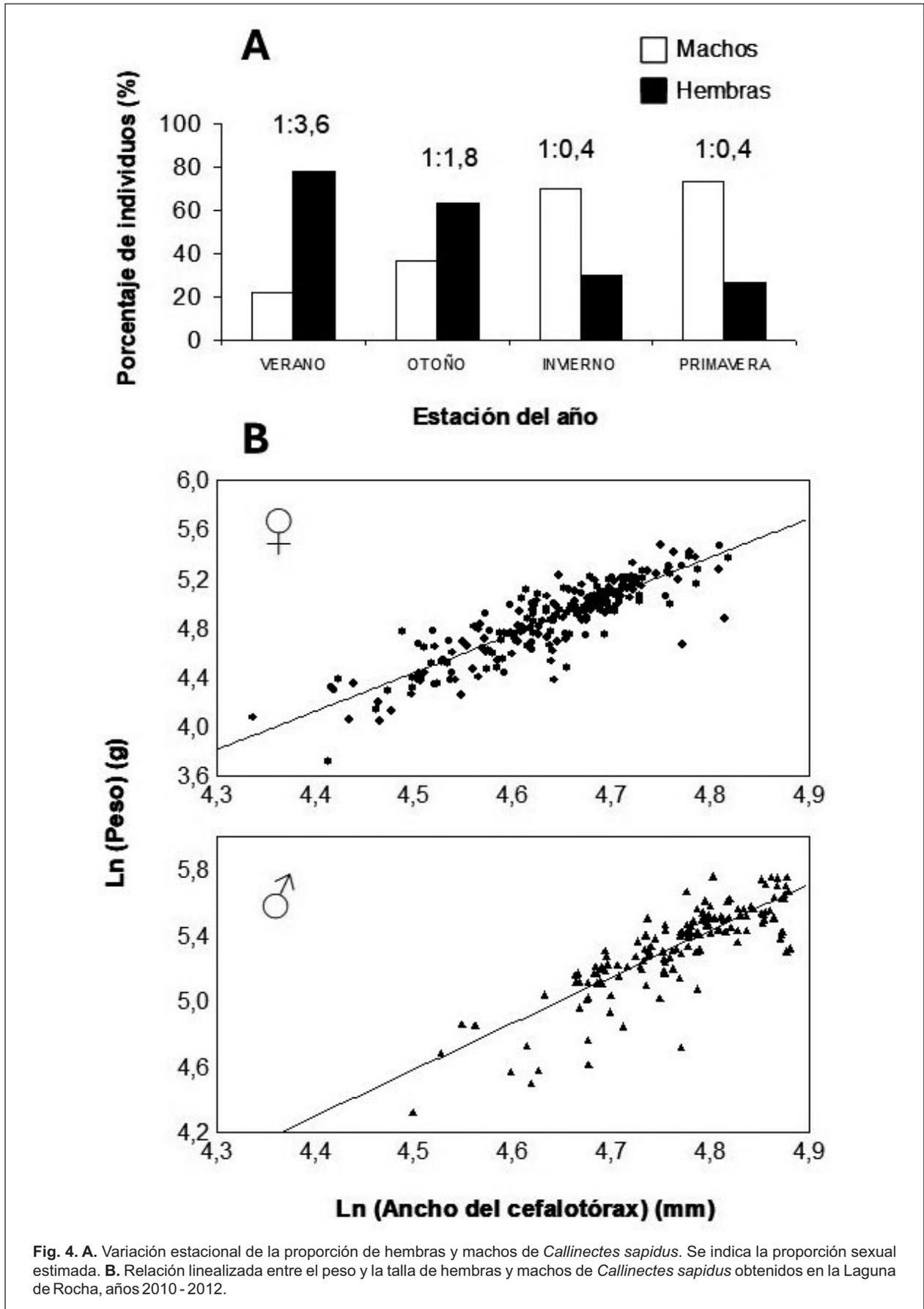


Fig. 4. A. Variación estacional de la proporción de hembras y machos de *Callinectes sapidus*. Se indica la proporción sexual estimada. B. Relación linealizada entre el peso y la talla de hembras y machos de *Callinectes sapidus* obtenidos en la Laguna de Rocha, años 2010 - 2012.

Tabla 2. Test de t para evaluar diferencias entre las quelas de un mismo individuo utilizando el largo y ancho. N, número de individuos de la muestra; t, parámetro del test de Student; g.l., grados de libertad; p, probabilidad; ns, diferencias no significativas.

Relación	N	t	g.l.	P
LQD/LQI ♂	254	0,07	252	>>0,01 ns
LQD/LQI ♀	371	-0,06	369	>>0,01 ns
AQD/AQI ♂	266	-3,15	264	<<0,01
AQD/AQI ♀	387	3,25	385	<<0,01

Tabla 3. Ecuaciones alométricas linealizadas para ambas quelas y sexos de *Callinectes sapidus*, con relación al ancho de cefalotórax (AC). parámetros: a y b; error estándar: e.s.; coeficiente de determinación: r²; p << 0,01. Se muestra los resultados del ANCOVA entre sexos.

Variable		a (e.s.)	b(e.s.)	r ²	ANCOVA
Log LQD	♂	1,16 (0,05)	-1,10 (0,24)	0,80	F _{1,309} =174,72;
	♀	1,09 (0,05)	-0,95 (0,23)	0,71	p << 0,01
Log LQI	♂	1,11 (0,60)	-0,88 (0,29)	0,73	F _{1,311} =284,69;
	♀	1,10 (0,02)	-0,98 (0,11)	0,91	p << 0,01
Log AQD	♂	1,02 (0,07)	-1,71 (0,33)	0,62	F _{1,324} =18,90;
	♀	1,09 (0,07)	-2,16 (0,31)	0,59	p << 0,01
Log AQI	♂	1,05 (0,06)	-1,95 (0,28)	0,71	F _{1,323} =15,50;
	♀	1,22 (0,05)	-2,83 (0,25)	0,73	p << 0,01

Tabla 4. Análisis de alometría funcional para cada variable quelar logaritimizada en función de la talla para ambos sexos. N, número de individuos; b, coeficiente de alometría; D.e., desvío estándar; bf, coeficiente de alometría funcional; t, test de Student; gl, grados de libertad; p, probabilidad; * crecimiento alométrico; ** crecimiento isométrico.

Variable	N	B	D.e.	bf	T	gl	p	
Log LQD	♂	129	-1,10 *	0,24	-1,16	16,44	127	p << 0,01
	♀	183	-0,95**	0,24	-1,03	-8,20	181	p << 0,01
Log LQI	♂	125	-0,88 *	0,29	-0,95	10,51	123	p << 0,01
	♀	188	-0,98 **	0,12	-1,00	-14,19	186	p << 0,01
Log AQD	♂	135	-1,71 *	0,33	-1,93	11,96	133	p << 0,01
	♀	192	-2,16 *	0,31	-2,47	36,41	190	p << 0,01
Log AQI	♂	131	-1,95 *	0,28	-2,13	16,77	129	p << 0,01
	♀	195	-2,83 *	0,25	-3,06	66,20	193	p << 0,01

mortalidad no fue cuantificada por no constituir parte de los objetivos de este trabajo (Fig. 7D).

Los testículos maduros se observaron blancos en forma de H y acordonados. Se encuentran en posición dorsal al hepatopáncreas, siguiendo la curva antero dorsal del carapacho y extendiéndose hasta la zona media y posterior del estómago, uniéndose en una comisura posterior al estómago (Fig. 8A). En este lugar, los testículos se conectan con los vasos

deferentes, los cuales muestran tres porciones bien diferenciadas: anterior, media y posterior (Fig. 8A). El vaso deferente anterior se observa formado por túbulos blancos muy enrollados a cada lado de la comisura y a veces parcialmente tapado por el vaso deferente medio, este contiene una secreción rosada que lo diferencia del resto. En machos maduros el vaso deferente posterior se extiende por detrás de forma ventral, ocupando el área debajo del corazón. Los

Tabla 5. Ecuaciones alométricas linealizadas (arriba) para el abdomen en ambos sexos de *Callinectes sapidus*, en relación al ancho de cefalotórax (AC). Y análisis alométrico funcional (abajo) para el mismo. N, número de individuos; b, coeficiente de alometría; D.e., desvío estándar; bf, coeficiente de alometría funcional; t, test de Student; gl, grados de libertad; p, probabilidad; * crecimiento alométrico; ** crecimiento isométrico.

Variable		a (e.s.)	b(e.s.)	r2	ANCOVA			
Log ABD	♂ 5to	-0,62 (0,11)	0,93 (0,02)	0,90	$F_{1,411}=631,75$; $p<<0,01$			
	♀ 3er	-4,34 (0,21)	1,74 (0,05)	0,90	$F_{1,155}=1386,6$; $p<<0,01$			
		N	B	D.e.	bf	T	Gl	p
Log ABD	♂	164	0,93**	0,11	0,95	1,27	162	<<0,01
	♀	206	1,71*	0,20	1,76	25,52	204	<<0,01

conductos eyaculadores constituyen la porción terminal del vaso deferente posterior, estos se conectan con la coxa del octavo segmento torácico a través de proyecciones musculares que terminan en un par de penes o gonopodos. El análisis histológico en machos morfológicamente maduros permitió validar la presencia de gametos maduros empaquetados en espermátóforos en desarrollo dentro de los vasos deferentes anteriores (Fig. 8B, C y D).

3. Talla de primera madurez

La talla a la cual el 50% de las hembras alcanzaron su madurez morfológica ($L_{50\%}$) fue estimada en $74,6\pm 1$ mm y $81,3\pm 1$ mm para su madurez gonadal. En los machos se estimó un $L_{50\%}$ de madurez morfológica de $84,70\pm 1$ mm, mientras que la madurez gonadal se estimó en $90,70\pm 1$ mm (Tabla 6; Fig. 9). No existieron diferencias significativas entre las tallas de individuos morfológicamente maduros y las tallas de individuos maduros fisiológicamente (K-S: $D=0,06$; $p=0,76$ para hembras y K-S: $D=0,04$; $p=0,99$ para machos). Las tallas de madurez fueron significativamente diferentes entre machos y hembras (madurez morfológica K-S: $D=0,62$, $p<<0,05$ y madurez gonadal K-S: $D=0,64$, $p<<0,05$).

4. Condición del Cefalotórax

La distribución de frecuencia de tallas de hembras con epibiontes (N= 122) y sin epibiontes (N=134) en su cefalotórax, mostró una misma moda en 105 mm. Las hembras con epibiontes mostraron una talla media (\pm D.E.) de $104,16 \pm 12,10$ mm; mientras que las sin epibiontes presentaron una talla media (\pm D.E.) de $98,77\pm 16,66$ mm. La distribución de frecuencias de tallas de machos con epibiontes (N=120) mostró una moda en los 115 mm de AC y una talla media (\pm D.E.) de $119,07\pm 12,32$ mm, mientras que para los machos sin epibiontes (N=46) la moda fue de 105 mm y el AC medio (\pm D.E.) de $106,35\pm 20,13$ mm (Fig. 10). El test de Kolmogorov Smirnov mostró diferencias significativas

entre tallas de individuos con y sin epibiontes para hembras (K-S: $D=0,28$, $p<0,05$) y machos (K-S: $D=0,39$, $p<0,05$).

5. Ciclo de Vida en la Laguna de Rocha

Se propone para el ciclo de vida de *Callinectes sapidus* según los datos obtenidos en la Laguna de Rocha (Fig. 11): a- el ingreso de los individuos adultos a la Laguna para copular durante la primavera, b- la migración de hembras ovíferas hacia el océano Atlántico para liberar sus larvas a fines del verano, c- el desarrollo de las larvas y metamorfosis en el Océano Atlántico, d- el reingreso de los adultos durante la siguiente primavera, e- la permanencia de machos adultos en la Laguna durante todo el año, debido a su capacidad de adaptación a un amplio rango de variaciones de temperatura y salinidad.

DISCUSIÓN

La estrategia reproductiva de la población de *Callinectes sapidus* en la Laguna de Rocha mostró un patrón de tácticas que incluye características reproductivas variables y otras predeterminadas, comunes a la mayoría de los decápodos braquiuros (Fischer & Wolff, 2006; Hartnoll, 2006; Rasheed & Mustaqim, 2010; Rodgers, Reaka & Hines, 2011; Souza, Ilarri, Campos, Marques & Martins, 2011). Dentro de esas tácticas se pueden considerar: el dimorfismo sexual, la proporción sexual, la talla de madurez sexual ($L_{50\%}$) y el ciclo gonadal.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual externo de los cangrejos braquiuros está dado por diferencias alométricas en el crecimiento del abdomen y de las quelas. Los machos presentan un mayor tamaño quelar que las hembras. Mientras que las hembras presentan un mayor desarrollo abdominal. *Callinectes sapidus* presentó

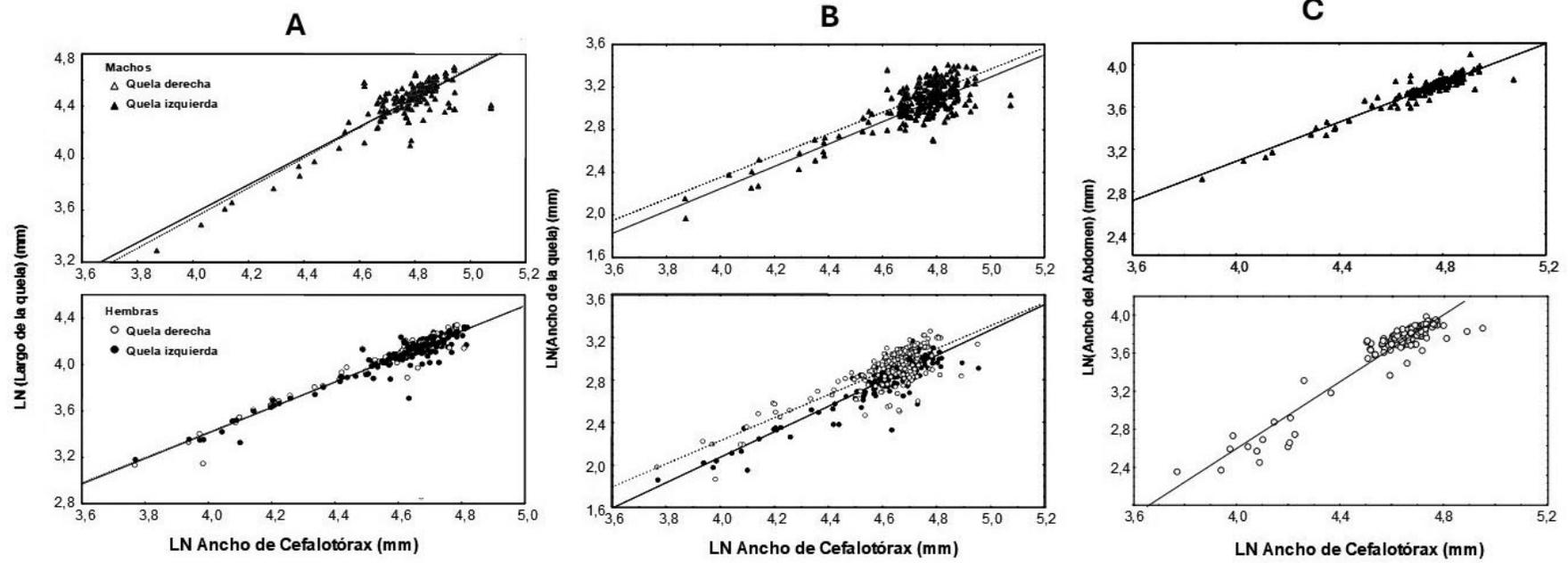


Fig. 5. Relaciones linealizadas entre la talla individual (Ancho del Cefalotórax) y el largo de ambas quelas (A); ancho de ambas quelas (B), y ancho abdominal (C), en machos (arriba, triángulos) y hembras (debajo, círculos) de *Callinectes sapidus*.

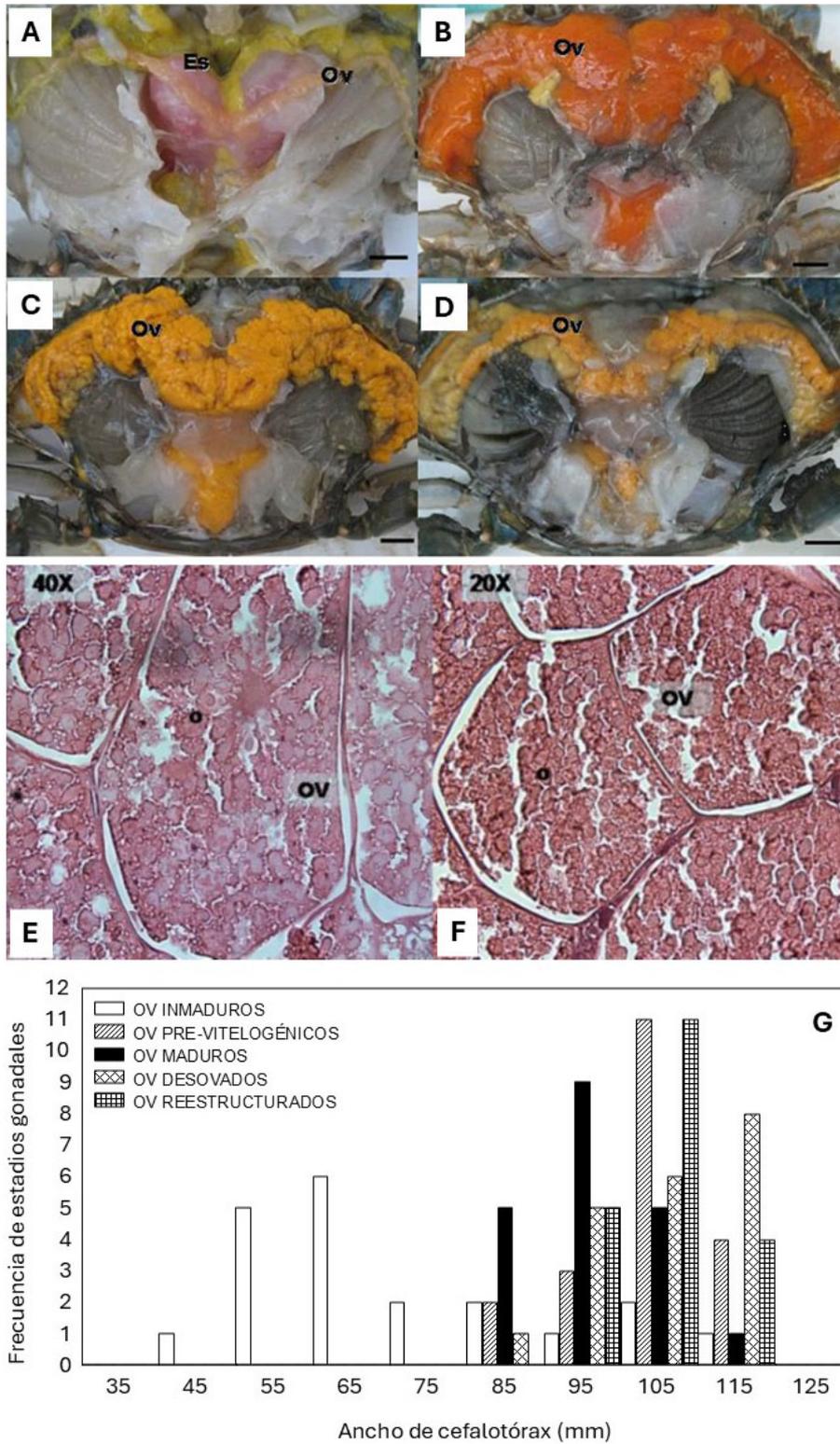
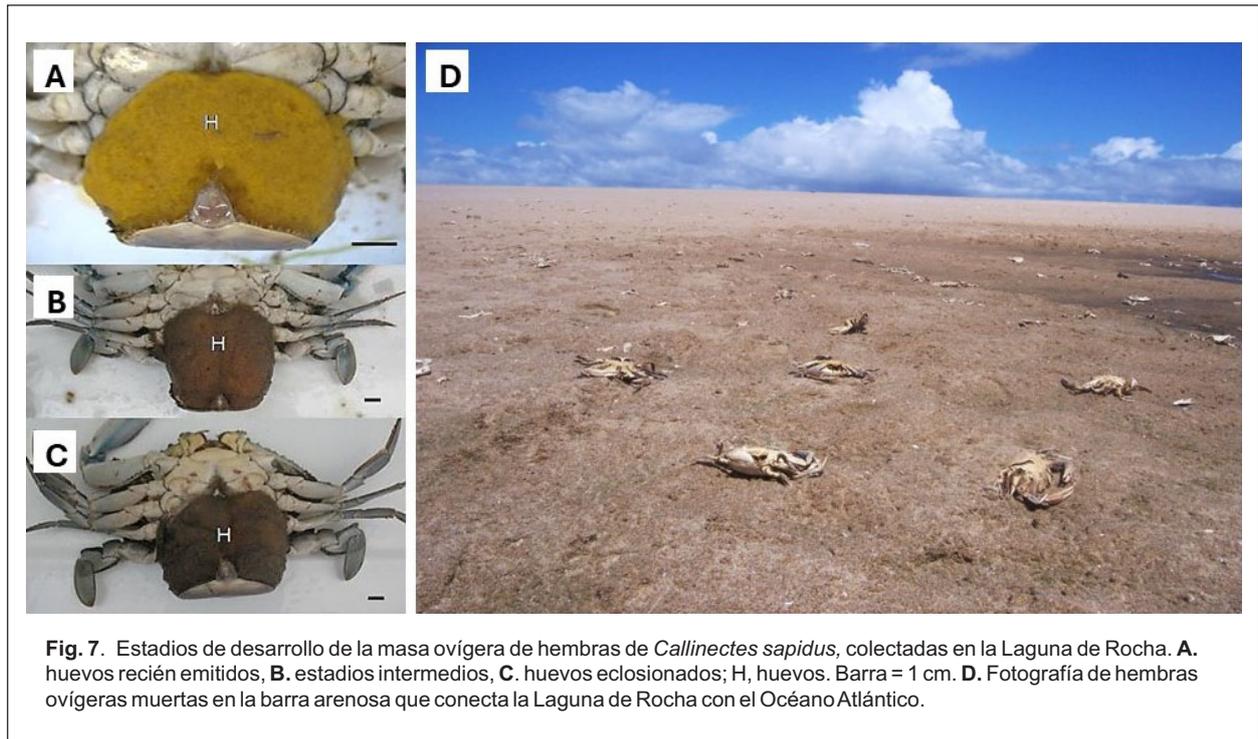


Fig. 6. Ovarios de *Callinectes sapidus* en diferentes estadios de desarrollo: inmaduro (A), pre-vitelogénico (B), maduro (C), desovado o en reabsorción (D). Cortes histológicos de ovario mostrando ovocitos maduros (E y F) de individuos colectados en diciembre del 2010 y marzo del 2011 en la Laguna de Rocha. OV, ovario; o, ovocito. Ov, ovario; Es, espermateca. Barra = 1cm. Distribución de frecuencia de tallas (mm) de hembras con ovarios en diferentes estadios de desarrollo: inmaduros (barra blanca), en vitelogenésis (barra rayas oblicuas), maduros (barra negra), desovados (barra rombos) y reestructurados (barra cuadrados).



dimorfismo sexual, que se manifestó en el crecimiento alométrico positivo del abdomen de las hembras y el crecimiento isométrico del abdomen de los machos. Esta táctica común en cangrejos braquiuros (Lovrich, 1997; Delgado, 2001; Ramírez-Félix et al., 2003; Delgado & Defeo, 2004; Barreto et al., 2006; Guerrero & Arana, 2009; Sant'Ana & Pezzuto, 2009; Rasheed & Mustaquim, 2010; Spivak et al., 2010; Souza et al., 2011) podría estar relacionada con una intensa selección sexual como ocurre en otros crustáceos (Correa & Thiel, 2003; Pezzuto & Sant'Ana, 2009; Spivak et al., 2010). Así mismo *Callinectes sapidus* exhibió un tamaño corporal mayor en los machos que en las hembras, lo que coincide con otros estudios de la misma especie (Verdi & Delgado, 2001; Rodrigues, 2006; Murphy et al., 2007). El tamaño corporal mayor de los machos y el crecimiento alométrico positivo de las quelas podría cumplir un rol en la protección de la hembra de los predadores, en la competencia con otros machos, en la manipulación de la hembra en el momento de la cópula y en la protección de la misma luego de la cópula (Attrill & Hartnoll, 1991; Rasheed & Mustaquim, 2010; Souza et al., 2011). Esto coincide con lo que sucede en otras especies de portúnidos, donde se ha constatado un mayor enfrentamiento entre machos en presencia de hembras receptoras. En consecuencia, el tamaño de las quelas podría estar implicado en la selección del macho para la cópula (Kendall & Wolcott, 1999; Souza et al., 2011).

El crecimiento alométrico, la forma redondeada del abdomen y los pleópodos setosos en las hembras de *Callinectes sapidus* coincide con las tácticas de la

mayoría de los braquiuros y tendría implicancia en la reproducción, al momento del cuidado de los huevos (Attrill & Hartnoll, 1991; Delgado & Defeo, 2004; Aguilar et al., 2005; Rasheed & Mustaquim, 2010; Souza et al., 2011). Las hembras ovígeras podrían estar varios días oxigenando y protegiendo sus huevos durante el verano, antes de la eclosión de las larvas zoeas durante el otoño (Aguilar et al., 2005; Souza et al., 2011).

Callinectes sapidus mostró diferencias entre sexos en la relación entre el aumento de la masa corporal y la talla. La relación funcional entre el peso y la talla permitiría describir el crecimiento, posibilitando inferir las inversiones energéticas que realiza en el crecimiento y / o la reproducción (Vazzoler, 1996). La alometría positiva de la función potencial del peso en relación a la talla podría estar indicando una inversión energética mayor en el peso en relación con la talla en cangrejos maduros (Severino-Rodrigues et al., 2012). La misma fue más marcada en hembras que en machos, lo cual podría traducirse en que las hembras habrían invertido más energía en el aumento de masa corporal que los machos a una misma talla. Este patrón coincide con el registrado en *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), en el cual los machos invierten energía en un crecimiento rápido y las hembras en la reproducción pasando por un largo periodo de intermuda y acumulación de minerales, como consecuencia el grosor del cefalotórax de las hembras es mayor que el de los machos y los machos alcanzan mayor talla que las hembras (Souza et al., 2011). Asimismo, las hembras deberían reservar más energía

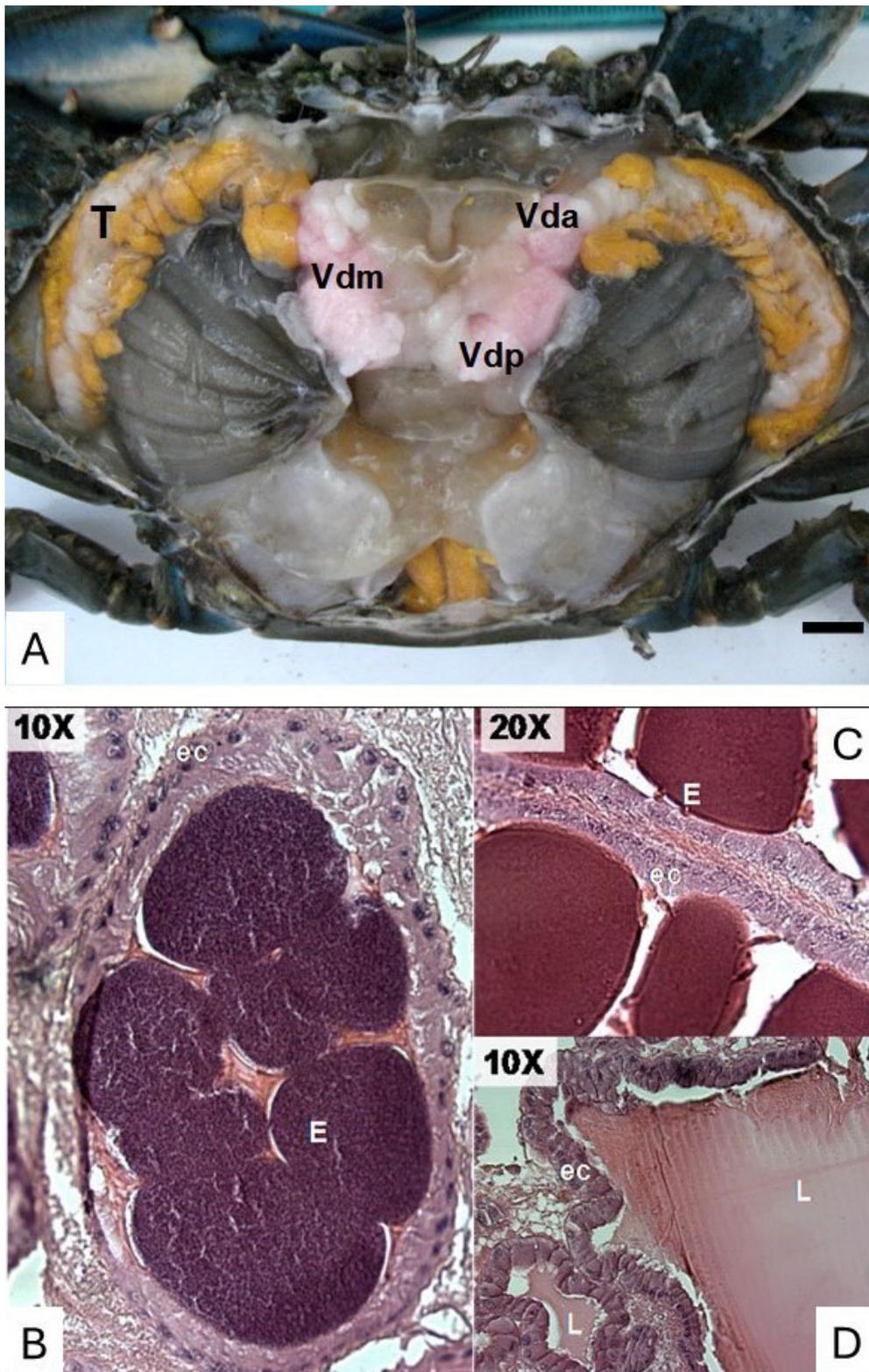


Fig. 8. Testículos en forma de H y vaso deferente de *Callinectes sapidus* (A). Vda, vaso deferente anterior, Vdm, vaso deferente medio, Vdp, vaso deferente posterior; T, testículo. Barra = 1cm. Corte transversal de la estructura histológica del vaso deferente (ejemplar de diciembre 2010): vaso deferente anterior (B y C); vaso deferente posterior (D). E, espermátforo; ec, epitelio columnar, L, luz del vaso deferente.

Tabla 6. Parámetros estimados para la función sigmoide de madurez -talla según la madurez gonadal y morfológica, de hembras y machos de *Callinectes sapidus* colectados en la Laguna de Rocha.

Parámetros	B	a ₁	a ₂
Madurez gonadal ♀	0,98	14,64	0,18
Error típico	0,09	1,92	0,02
T(17)	10,75	3,55	3,37
p	<<0,01	<<0,01	<<0,01
Madurez morfológica ♀	0,98	17,16	0,23
Error típico	0,11	2,27	0,03
T(17)	9,43	3,07	2,92
p	<<0,01	<<0,01	<<0,01
Madurez gonadal ♂	0,94	9,07	0,10
Error típico	0,01	0,41	0,01
t(987)	62,55	17,68	15,60
p	<<0,01	<<0,01	<<0,01
Madurez morfológica ♂	0,97	14,06	0,19
Error típico	1,02	9,14	0,10
T(17)	7,10	1,48	1,43
p	<<0,01	<<0,01	<<0,01

en la masa muscular que los machos debido a la migración pos-cópula que realizan las mismas, durante la cual ocurre la ovogénesis y el cuidado de los huevos hasta la eclosión de las larvas en un ambiente adecuado (Turner et al., 2003; Aguilar et al., 2005).

Proporción sexual

La Teoría de la proporción sexual de Fisher (1930), predice que la selección natural favorece una proporción 1:1 en los descendientes machos y hembras de una población, patrón común en especies gonocóricas (Correa & Thiel, 2003; Delgado, 2007; Gregati & Negreiros-Fransozo, 2009). En varios crustáceos ha sido documentada la desviación de esta relación como consecuencia de factores pesqueros, ambientales e inherentes a la especie que afectan de manera desigual a machos y hembras (Correa & Thiel, 2003; Delgado, 2007; Gregati & Negreiros-Fransozo, 2009). La población de *Callinectes sapidus* en la Laguna de Rocha mostró variabilidad estacional de la proporción sexual (M:H); estuvo sesgada hacia machos en invierno y primavera y hacia hembras en verano y otoño. Estas diferencias significativas a lo largo del año podrían deberse al ciclo de migración de individuos maduros entre la laguna en estudio y el mar. Lo cual es coincidente con el ciclo de otras poblaciones y otras especies del mismo género (Branco & Masunari, 2000; Aguilar et al., 2005; Correa & Navarrete, 2008). Además, el muestreo fue realizado en la zona sur de la Laguna de Rocha, lo cual incide en el sesgo hacia una gran proporción de hembras maduras que migran durante el desove hacia el

océano abierto donde la salinidad alta favorece la eclosión y protección de las larvas (Baptista-Metri, Pinheiro, Blankensteyn & Borzone, 2005; Murphy et al., 2007; Ripoli et al., 2007; Severino-Rodrigues et al., 2012). Esta desviación hacia las hembras se opone a los valores obtenidos por Correa y Navarrete (2008) para *Callinectes sapidus*, en la Bahía de Chetumal (México), donde los machos son dominantes sobre las hembras. Estudios en otros portúnidos han constatado una variación estacional en la proporción sexual que son atribuidas a la preferencia diferencial de hábitat entre sexos, dada por las diferencias en temperatura, salinidad (Jiménez-Rodríguez & Montemayor-López, 2002) y sedimento. En estas investigaciones el sedimento arenoso y aguas profundas son seleccionados por las hembras al momento de realizar la puesta de los huevos y la migración estacional puede ser percibida por las variaciones en la proporción sexual (Xiao & Kumar, 2004). Estudios de campo y de laboratorio han demostrado que las hembras maduras son menos eficientes en la osmorregulación y menos tolerantes a las bajas temperaturas y salinidades del agua que los machos y los juveniles (Rome et al., 2005, Ortiz et al., 2007). Estas variaciones en la proporción sexual debidas a la heterogeneidad ambiental podrían explicar lo que sucede en la Laguna de Rocha, sistema que presenta tres zonas bien caracterizadas físico-químicamente por Conde et al. (2000), clasificadas de acuerdo a la distancia al Océano Atlántico. Para evaluar esta hipótesis deberían realizarse estudios que incluyan ejemplares de las tres zonas del sistema. Así mismo el

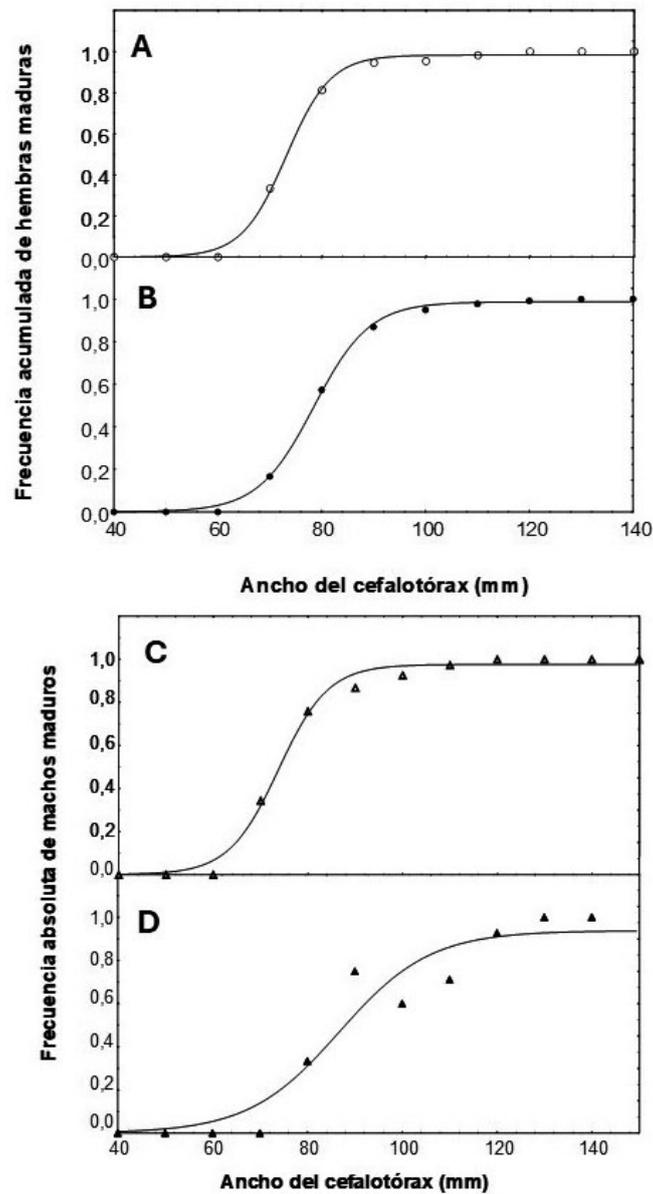


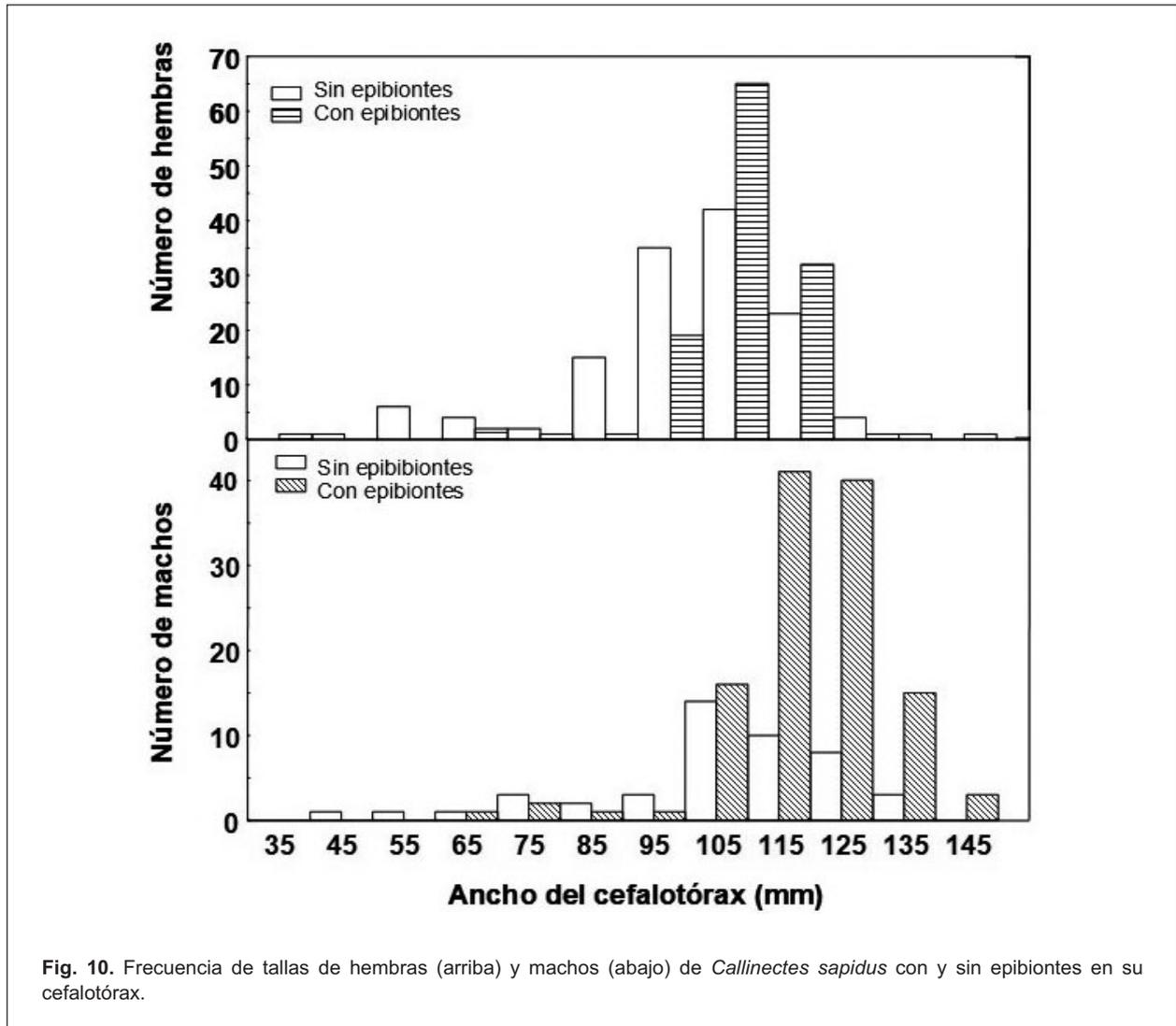
Fig. 9. Relación entre la talla (mm) y la madurez morfológica (A) y gonadal (B) de hembras y la madurez morfológica (C) y gonadal (D) de machos de *Callinectes sapids* colectadas en la Laguna de Rocha, Uruguay.

sesgo de la proporción sexual hacia los machos en invierno podría ser una característica distintiva en el ciclo de vida de esta especie o también podría deberse a la mortalidad diferencial de sexos como se ha documentado en varias especies de crustáceos (Koga et al. 2001; Defeo et al., 2001; Delgado, 2007), sin embargo, no se cuenta con información referida a la mortalidad natural.

Talla de madurez sexual ($L_{50\%}$)

Los individuos de *Callinectes sapidus* considerados en este estudio alcanzaron la madurez morfológica y fisiológica a tallas menores que en otras pobla-

ciones de la misma especie (Guillory & Hein, 1998; Verdi & Delgado, 2001; Kenney, 2002; Rodrigues, 2006; Murphy, et al., 2007; Correa & Navarrete, 2008); e incluso que otras especies de portúnidos (Branco & Masunari, 2000). Esto podría ser interpretado como una madurez sexual precoz debido a presiones ambientales y antropogénicas, lo cual permitiría la reproducción temprana del crustáceo para lograr la homeostasis de la población (Abbe, 2002). Los datos de talla máxima de la población inferiores a los obtenidos por Santana y Fabiano (2004) en la Laguna de Rocha podrían estar reflejando la madurez precoz mencionada a priori. Estudios en la pobla-



ción de *Callinectes arcuatus* Ordway, 1863, en Costa Rica mostraron un patrón de disminución de las tallas de primera madurez en el lapso de 15 años (Fischer & Wolff, 2006). Los autores asocian esta disminución con la pesca excesiva de machos lo cual podría también estar ocurriendo en la población de *Callinectes sapidus* que habita la Laguna de Rocha, aunque no existen estudios a largo plazo que lo sustenten. Las menores tallas de *Callinectes sapidus* podrían atribuirse a la falta de información para las restricciones de pesca eficaces, como definir la talla de primera madurez y la necesidad de un estudio continuo de la población del cangrejo para realizar las propuestas de veda en el año, como sucede en otras especies del mismo género (Abbe, 2002; Lipcius & Stockhausen, 2002; Wolcott et al., 2005; Helliwel, 2009). También podrían deberse a condiciones ambientales adversas, como variaciones de temperatura y salinidad en diferentes épocas, estaciones o en diferentes hábitats lo cual fue registrado para la misma especie

por otros autores (Murphy et al., 2007; Correa & Navarrete, 2008; Rasheed & Mustaqim, 2010). Según Fisher (1999), las hembras de *Callinectes sapidus* en Texas podrían madurar a menores tallas durante verano y el inicio del otoño y a tallas superiores en invierno y primavera, debido a los cambios de salinidad y temperatura. Se esperaría que durante épocas secas los individuos maduren a menores tallas que durante épocas lluviosas debido a que ocurre un aumento en la salinidad del agua que estaría favoreciendo la madurez precoz (Rasheed & Mustaqim, 2010). Este fenómeno podría estar actuando en la Laguna de Rocha ya que este estudio se realizó en un periodo de escasas precipitaciones, y donde se registró un evento de sequía extraordinario. En resumen, la madurez sexual precoz podría explicarse por diferentes factores o una combinación de ellos: i. características propias del sistema Laguna de Rocha, dada su alta variabilidad de condiciones ambientales (Conde et al., 2000), ii. estrés ambiental (Fisher,

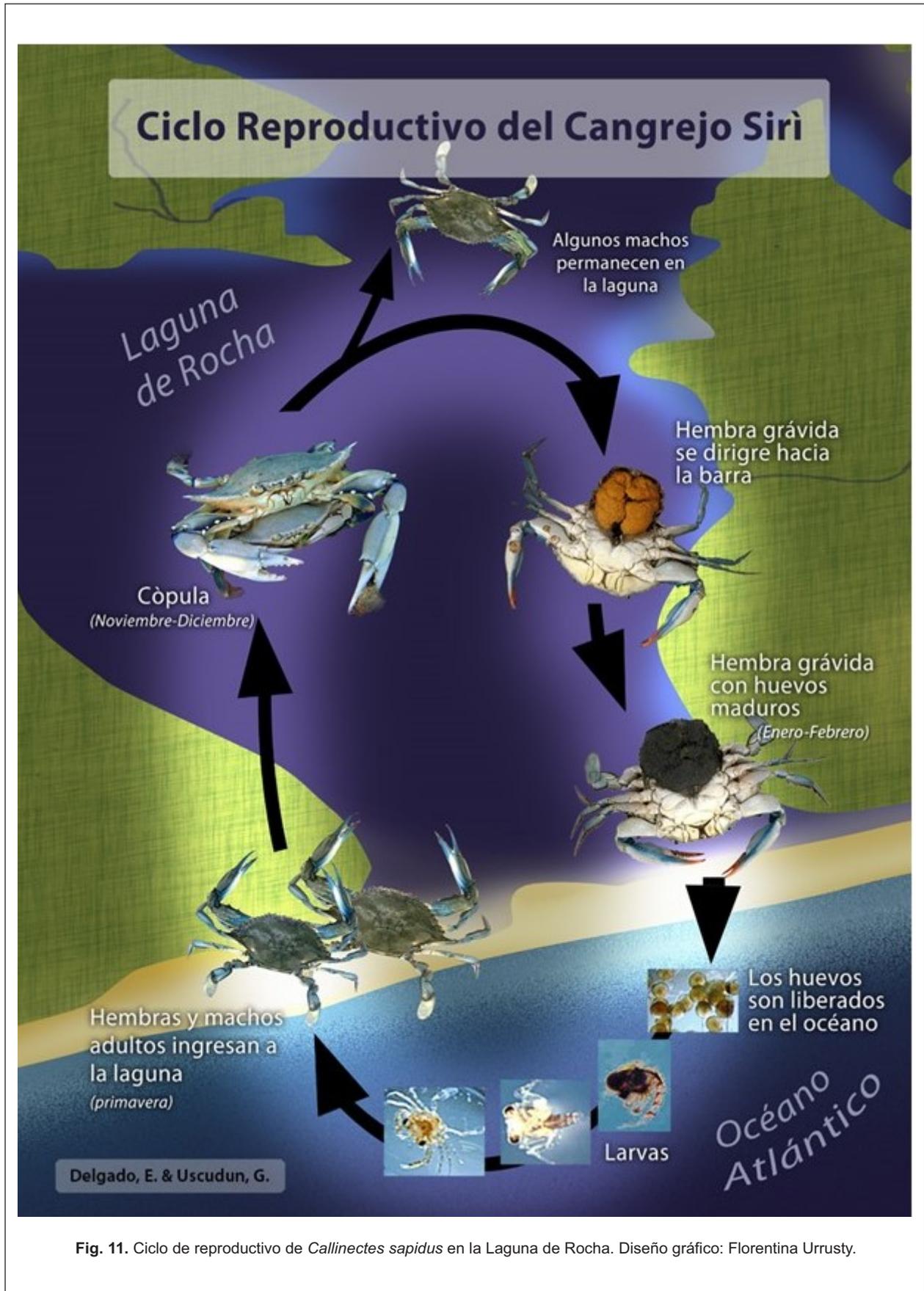


Fig. 11. Ciclo de reproductivo de *Callinectes sapidus* en la Laguna de Rocha. Diseño gráfico: Florentina Urrusty.

1999; Guillory et al., 2001, Rasheed & Mustaqim, 2010) y iii. factores antropogénicos (Trippel, 1995) como ser la pesca excesiva de juveniles.

No existieron diferencias significativas en la talla de madurez fisiológica y morfológica de *Callinectes sapidus* en este sistema, esto indicaría que los individuos de esta especie estarían morfológicamente aptos para realizar la cópula al mismo tiempo de que sus gónadas hayan alcanzado el máximo grado de madurez. Existen investigaciones que también han registrado sincronía al alcanzar la talla de primera madurez fisiológica y morfológica en ambos sexos (Rasheed & Mustaqim, 2010). Sin embargo, varios trabajos plantean que existe un desfase entre la talla de madurez morfológica y fisiológica en muchas especies de decápodos braquiuros (Mantellato & Fransozo, 1996; Delgado & Defeo, 2004; Xiao y Kumar, 2004; Barreto et al., 2006; Guerrero & Arana, 2009; Pezzuto & Sant'Ana, 2009; Sant'Ana & Pezzuto, 2009) e incluso en la misma especie (Verdi & Delgado, 2001). La asincronía es generalmente explicada por una mayor inversión energética en el crecimiento corporal antes de alcanzar la madurez fisiológica debido a la existencia de un ambiente más riguroso con escaso alimento o gran variación de condiciones ambientales mientras que la sincronía los autores la atribuyen a las poblaciones de crustáceos con alta fecundidad y rápido crecimiento corporal debido a la alta disponibilidad de alimento y las condiciones más estables que permiten alcanzar la madurez sexual con un menor número de mudas. Asimismo, los machos deberían invertir energía en el crecimiento para alcanzar un tamaño mínimo que les permita la manipulación de las hembras en el momento de la cópula, así como su correcta inseminación (Delgado, 2007). Estudios previos indican que las hembras de *Callinectes sapidus* copulan con uno o más machos únicamente cuando están receptivas e inmediatamente luego de su muda de pubertad dado que poseen un sistema de apareamiento con hembras "blandas" (Kenney, 2002; Turner et al., 2003; Aguilar et al., 2005; Wolcott et al., 2005; Medici et al., 2006; Rodgers et al., 2011). Los machos inseminan a las hembras y estas almacenan el esperma en la espermateca durante uno a dos años pudiendo fertilizar múltiples puestas (Hines et al., 2003; Wolcott et al., 2005).

Un fenómeno importante que ocurre en *Callinectes sapidus* y está muy bien documentado es la presencia de muda terminal en las hembras. Estudios de marcaje-captura-recaptura realizados en poblaciones de *Callinectes sapidus* en Carolina del Norte (Estados Unidos) indican que las hembras al llegar a la pubertad, sufren una única muda que se convertiría en el único evento en el cual podrían ser inseminadas ya que no vuelven a mudar durante su ciclo de vida (Aguilar et al., 2005; Medici et al., 2006). En cambio, los machos continuarían mudando luego de su madurez gonadal para aumentar su tamaño corporal (Van Engel, 1990; Branco & Masunari, 2000). Existen varias metodologías para determinar la presencia de muda

terminal; una de ella consiste en el análisis integrado de la presencia de organismos incrustantes en el exoesqueleto, la ausencia de ecdisis posteriores a la ecdisis de pubertad, la ausencia de apéndices regenerados y la talla (Lovrich, 1997; Fonseca et al., 2008; Armstrong et al., 2008; Costa et al., 2010). En las hembras de *Callinectes sapidus* de la laguna de Rocha, la presencia de epibiontes aumentó con la talla y esto podría estar indicando la ocurrencia de una muda terminal luego de la cópula, como han evidenciado varios autores para la misma especie (Kenney, 2002; Aguilar et al., 2005; Medici et al., 2006; Zmora et al., 2009). En cambio, la presencia y ausencia de epibiontes en todas las clases de tallas de los machos podría estar indicando que no alcanzan una muda terminal (Van Engel, 1990; Lovrich, 1997; Branco & Masunari, 2000; Kenney, 2002). Sin embargo, este estudio no es suficiente para establecer la ausencia o presencia de muda terminal en esta especie.

Ciclo gonadal

Las hembras de *Callinectes sapidus* presentaron un patrón de desarrollo gonadal estacional. El análisis macroscópico del ovario junto con su validación histológica evidenció una variación estacional en el desarrollo de la ovogénesis y por tanto en el grado de desarrollo ovocitario según la estación del año. El ciclo ovárico registrado en los individuos de *Callinectes sapidus* de la Laguna de Rocha estaría asociado a la migración estacional de los cangrejos a través de la zona sur del estuario, próxima a la barra arenosa y por tanto a la dinámica de apertura y cierre de la barra que conecta la laguna con el océano. En primavera las hembras maduras receptivas para la cópula presentaron mayoritariamente sus ovarios en previtelogénesis, mientras que en verano sus ovarios se encontraban mayoritariamente en vitelogénesis. En otoño la mayor proporción de hembras se encontraron desovadas, lo cual se continuó hacia el invierno. Este ciclo de desarrollo ovárico coincidió con el ciclo de *Callinectes danae* Smith, 1869 (Branco & Masunari, 2000) registrado en la laguna de Conceição en Santa Catarina, (Brasil) está desfasado temporalmente con el ciclo gonadal propuesto para la población de *Callinectes sapidus* en el Arroyo Valizas durante los años 1993 y 1994 (Verdi & Delgado, 2001). Este desfase temporal se pudo deber a las condiciones particulares del estuario durante el periodo 2010-2012 caracterizado por la escasez de precipitaciones y por la permanencia de la barra arenosa cerrada hasta principios del mes de mayo, lo cual habría impedido la eclosión de las larvas en el océano.

Los individuos maduros podrían haber ingresado a la laguna en setiembre con la apertura de la barra, luego permanecerían en el sistema cuando la barra se encuentra cerrada, ocurriendo el cortejo, la cópula y la madurez de los ovocitos. La presencia de ovarios pequeños y espermatecas grandes de paredes

gruesas durante primavera y verano, coincide con investigaciones previas (Verdi & Delgado, 2001). Algunos autores explican que las hembras luego de la cópula pasarían por un periodo de restauración ovárica, durante el cual el ovario muestra una drástica disminución de su tamaño. Más tarde los espermatóforos se rasgarían liberando el espermatozoide para la fertilización interna. Las espermatecas flácidas y pequeñas cuando los ovarios maduran permitirían obtener mayor espacio para la producción de huevos (Wolcott et al., 2005), asimismo plantean que la correlación entre el estado de la espermateca y el ovario permitiría inferir el tiempo transcurrido desde la cópula. Otros autores indican que el volumen del fluido seminal en la espermateca se relaciona con el estado de madurez de los machos, los machos que recién han madurado inseminarían un mayor volumen y con las sucesivas mudas el volumen iría disminuyendo (Kendall et al., 2001; Hines et al., 2003; Wolcott et al., 2005). Estos trabajos podrían reflejar las diferencias observadas en las espermatecas de las hembras capturadas en la Laguna de Rocha, aunque aún hace falta profundizar en varios aspectos de su biología reproductiva.

El ciclo de vida propuesto coincidió con estudios previos en varias regiones (Lipcius & Stockhausen, 2002; Hines et al., 2003; Forward & Cohen, 2004; Xiao y Kumar, 2004; Aguilar, et al., 2005, Rome et al., 2005; Cházaro-Olvera et al., 2007) y en Uruguay (Santana & Fabiano, 1999; Verdi & Delgado, 2001).

Según Begon, Townsed y Harper (2006), la historia de vida de un organismo es el resultado de la acción de fuerzas evolutivas y la respuesta del mismo al ambiente que habita. Estudios previos de artrópodos han documentado la flexibilidad de las tácticas reproductivas (Delgado, 2007). La época reproductiva de los crustáceos suele exhibir una gran diversificación interespecífica e intraespecífica (Murphy et al., 2007). En las regiones tropicales se reproducen durante todo el año debido a que las condiciones ambientales son más estables (Sumpton et al., 2003; Trisak, 2009; Johnston et al., 2011) mientras que en regiones templadas como es el caso de la Laguna de Rocha, la época reproductiva se reduce a unos pocos meses, frecuentemente en primavera y verano (Rasheed & Mustaqim, 2010; Johnston et al., 2011; Severino-Rodrigues et al., 2012). La permanencia de las hembras de *Callinectes sapidus* en la Laguna de Rocha durante el verano coincide con estudios realizados en otras poblaciones de la misma especie (Aguilar et al., 2005), los autores plantean que las hembras luego de la muda terminal, pasarían por un periodo de predación sobre el bentos para recuperar la energía perdida y obtener reservas energéticas antes de su migración y producción de huevos (Aguilar et al., 2005). Luego la disminución gradual de la temperatura hacia el otoño podría estar favoreciendo la puesta de huevos, dado que aumentaría la disponibilidad de oxígeno para las hembras y para los embriones

(Aguilar et al., 2005). Asimismo, las temperaturas muy bajas en invierno podrían ser la causa de las capturas mínimas en la Laguna de Rocha como se registró en estudios previos (Rome et al., 2005; Correa & Navarrete, 2008; Bauer & Miller, 2010; Johnston et al., 2011). Además, la predominancia de los machos durante el invierno podría explicarse porque poseen una tolerancia mayor a bajas temperaturas que las hembras, como ocurre en otros portúnidos (Xiao & Kumar, 2004; Rome et al., 2005).

La influencia de la salinidad en la migración de hembras ovígeras ha sido registrada en varios cangrejos portúnidos (Jiménez-Rodríguez & Montemayor-López, 2002) incluyendo a *Callinectes sapidus*, que deberían liberar las larvas en zonas oceánicas para asegurar su supervivencia donde las salinidades son mayores (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1999; Branco & Masunari, 2000; Turner et al., 2003, Fischer & Wolff, 2006; Correa & Navarrete, 2008; Bauer & Miller, 2010). La eclosión de las larvas debería ocurrir antes del invierno cuando la salinidad del agua aún no ha disminuido (Aguilar et al., 2005; Rome et al., 2005). En la Laguna de Rocha la conductividad mostró un pico en primavera con el ingreso de aguas oceánicas y disminuyó en el verano, aumentando nuevamente en otoño, esto podría haber permitido la eclosión de algunas larvas dentro del estuario en el sitio de estudio durante el otoño. Mientras que en invierno la baja salinidad habría impedido que las hembras permanezcan en el estuario. Por lo tanto, la migración de las hembras ovígeras se podría deber a una combinación del reloj interno que poseen los individuos con los cambios de temperatura y salinidad estacional (Ramírez-Félix et al., 2003; Turner et al., 2003; Aguilar et al., 2005; Rome et al., 2005; Lambert et al., 2006; Cházaro-Olvera et al., 2007; Correa & Navarrete, 2008). A su vez, los periodos prolongados de sequía, en los que la barra permaneció cerrada habrían impedido la eclosión de las larvas en el océano abierto durante el verano y principios de otoño, lo cual coincide con la presencia de algunos individuos juveniles que habrían cumplido todo su ciclo de mudas dentro del estuario. Esto podría ocasionar grandes pérdidas en la reproducción de la población debido a la mortalidad de hembras ovígeras que migran hacia el océano para liberar sus larvas (Turner et al., 2003; Fischer & Wolff, 2006) cuando la barra que conecta con el océano está completamente cerrada. El tiempo prolongado entre la cópula y la puesta debido a la permanencia de la barra cerrada podría estar ocasionando limitaciones en la viabilidad del espermatozoide, como indican algunos autores (Aguilar et al., 2005).

En virtud de los resultados obtenidos de biología reproductiva se proponen a continuación algunas recomendaciones de manejo para la pesquería artesanal de la especie en la Laguna de Rocha:

- 1.- Se recomienda la pesca de individuos por encima de la talla de madurez gonadal (Barreto et

al., 2006), siendo la talla mínima de captura recomendada para esta población 81,3 mm en hembras y 90,70 mm en machos, para no afectar el stock reproductivo.

2.- Se propone evaluar la influencia del cierre natural de la barra arenosa sobre la reproducción de *Callinectes sapidus* y así implementar medidas de manejo pesquero que eviten la muerte masiva de hembras ovígeras.

3.- Se propone proteger las hembras durante la migración, del mismo modo que en la bahía de Chesapeake (Aguilar et al., 2008), para que la eclosión de las larvas ocurra en un ambiente adecuado y se sustente la población en el tiempo.

4.- Se sugiere evitar la pesca excesiva de machos maduros para no afectar la disponibilidad de esperma en la población.

5.- Se recomienda estimar la captura máxima para no afectar el stock reproductivo durante varios años, debido a las grandes fluctuaciones del sistema y de la población.

6.- Se recomienda la preservación de la Laguna de Rocha porque es el hábitat donde ocurre una parte importante del ciclo reproductivo de la población, así como un monitoreo constante de *Callinectes sapidus* en la laguna, por ser un recurso pesquero de importancia económica a nivel mundial y por su rol ecosistémico.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una publicación póstuma de la tesis inédita de la Maestría en Ciencias Biológicas (Programa del Desarrollo de las Ciencias Básicas, PEDECIBA) de *Gabriela Uscudun Melnikov*, una mujer excepcional en su humildad y su sonrisa luminosa. Gabriela fue hija, esposa, madre, amiga y además una investigadora tesonera y dedicada que amaba a los cangrejos y realizaba siempre su trabajo con amor, empatía y respeto. Por esta razón se copia textualmente los agradecimientos que ella escribiera en su tesis.

"Gracias Mamá, Papá, Ceci, Pablo y Daniel. Por apoyarme en este emprendimiento con mucho amor. Gracias Tutora Estela Delgado por guiarme para crecer como profesional y ser un ejemplo como mujer científica emprendedora. Gracias Daniel Carnevia, Alejandro Perreta, Ximena Lagos, Walter Norbis, Cesar Rodríguez, Javier Sanchez, Daniela Olsson, por acompañarme, colaborar, hacerme más fácil el trabajo en esta tesis y formar el gran equipo sirilacha. Gracias a Poe por el diseño de las imágenes 1 y 21 y a la familia Urrusty por el apoyo constante y el aliento. Gracias a mis amigas Chechos, Sol, Sabri, Laurits, Serrana, Vicky B, Florencia (lien), porque son mis hermanas de la vida que siempre están ahí cuando las necesito. Gracias a las instituciones que me apoyaron, a Graciela Fabiano por darme un lugar en el Instituto

Pesquero de Facultad de Veterinaria, Daniel Carnevia nuevamente por el espacio en el laboratorio, ayuda incondicional y consejos, a Walter Norbis por el contacto con los pescadores y el apoyo con mis dudas estadísticas, a Ximena Lagos por enseñarme otra forma de ver las ciencias. A PEDECIBA, UDELAR y a la Comisión académica de Posgrado por financiar este emprendimiento. Gracias al tribunal de evaluación, Ana Verdi, Walter Norbis y Graciela Fabiano por sus sugerencias para seguir mejorando este trabajo científico."

REFERENCIAS

- Abbe, G. (2002). Decline in size of male blue crabs (*Callinectes sapidus*) from 1968 to 2000 near Calvert Cliffs, Maryland. *Estuaries*, 25(1), 105-114.
- Aguilar, R., Hines, A.H., Wolcott, T.G., Wolcott, D.G., Kramer, M.A., & Lipcius, R.N. (2005). The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, from the upper Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319, 117-128.
- Atrill, M.J., & Hartnoll, R.G. (1991). Aspects of biology of the deep-sea crab *Geryon trispinosus* from the Porcupine Sea Bight. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71, 311-328.
- Baisre, J.A. (2004). *La pesca marítima en Cuba*. Científico Técnica, Ciudad de la Habana, Cuba, pp. 1-372.
- Baptista-Metri, C., Pinheiro, M.A.A., Blankensteyn, A., & Borzone, C.A. (2005). Biología populacional e reproductiva de *Callinectes danae* Smith (Crustacea, Portunidae) no Balneário Shangrilá, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, 22(2), 446-453.
- Barreto, A.V., Batista-Leite, L.M.A., & Aguiar, M.C.A. (2006). Maturidade sexual das fêmeas de *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) nos estuários dos rios Botafogo e Carrapicho, Itamaracá, PE, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica, Porto Alegre*, 96(2), 141-146.
- Barutot, R.A., Vieira, R.R.R., & Rieger, P.J. (2001). Desenvolvimento juvenil de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Crustacea: Decapoda: Portunidae), em laboratório, a partir de megalopas coletadas no plâncton. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre*, 14(1), 23-42.
- Bauer, L.J., & Miller, T.J. (2010). Spatial and interannual variability in winter mortality of the blue crab (*Callinectes sapidus*) in the Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts*, 33, 678-687.

- Becker, C., Brandis, D., & Storch, V. (2011). Morphology of the Female Reproductive System of European Pea Crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Pinnotheridae). *Journal of Morphology*, 272, 12-26.
- Begon, M., Townsed, C.R., & Harper, J.L. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bernardo, J. (1993). Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 166-173.
- Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., & Pérez, M.C. (2005). Influence of Hidrology on Phytoplankton Species Composition and Life Strategies in a Subtropical Coastal Lagoon Periodically Connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries*, 28(6), 884-895.
- Bookhout, C.G., & Costlow, Jr. J.D. (1977). Larval development of *Callinectes similis* reared in the laboratory. *Bulletin of Marine Science*, 27, 704728.
- Borthagaray, A.I., Clemente, J.M., Boccardi, L., Brugnoli, E., & Muniz P. (2006). Impacto potencial de invasión de *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta: Serpulidae) en la Laguna de Rocha, Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 1(1), 57-65.
- Branco, J.O., & Masunari, S. (2000). Reproductive ecology of the blue crab, *Callinectes danae* smith, 1869 in the Conceição lagoon system, Santa Catarina isle, Brazil. *Revista Brasileira de Biología*, 60(1), 17-27.
- Cházaro-Olvera, S., Roman-Contreras, H. Vazquez-Lopez, Peterson M.S., & Rocha-Ramirez, A. (2007). Salinity tolerance and oxygen uptake in initial developmental stages of *Callinectes ratbunae* contreras and *Callinectes sapidus* Rathbunae (Decapoda: Portunidae). *International Journal of Zoological Research*, 3, 14-23.
- Conde, D., Aubriot, L., & Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 19-31.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., de León, R., & Pintos, W. (1999). Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hidrobiología*, 408,409, 285-291.
- Correa, R.C.O., & Navarrete, J.A. (2008). Parámetros poblacionales de la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886) en la bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(2), 247-253.
- Correa, C., & Thiel, M. (2003). Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology*, 23, 849-861.
- Costa, T.M., Christofolletti, R.A., & Pinheiro, M.A.A. (2010). Epibionts on *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) from Brazil. *Zoología*, 27(3), 387-394.
- Defeo, O., Gómez, J., & Lercari, D. (2001). Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 159-170.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J... & Celentano, E. (2009). *Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Áreas Marinas Protegidas en Uruguay*. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, pp. 122.
- Delgado, E. (2001). *Biología reproductiva en hembras del cangrejo rojo Chaceon notialis Manning y Holthuis, 1989 (Decapoda, Brachyura) del Atlántico sudoccidental*. Tesis de Maestría en Biología, opción Zoología. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias - PEDECIBA, pp. 88-95.
- Delgado, E. (2007). *Estrategias reproductivas en invertebrados de playas arenosas con morfodinámica contrastante*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, opción Zoología. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias - PEDECIBA, pp. 1-105.
- Delgado, E., & Defeo, O. (2004). Sexual maturity in females of deep-sea red crab *Chaceon notialis* (Brachyura, Geryonidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Invertebrate Reproduction and Development*, 46(1), 55-62.
- Delgado, E., & Defeo, O. (2008). Reproductive plasticity in mole crabs, *Emerita brasiliensis*, in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Biology*, (6), 1065-1074.
- Diesel, R. (1991). Sperm competition and the evolution of mating behavior in brachyuran with special reference to spider crabs (Decapoda, Majidae). *Crustacean Sexual Biology*. Eds. R.T. Bauer y J.W. Martin Columbia University Press, New York, pp. 145-163.
- Fabiano, G., & Santana, O. (2006). Las pesquerías en las lagunas costeras salobres de Uruguay. En Menafrá, R.; Rodríguez-Gallego, L.; Scarabino, F.; Conde, D. (eds), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, pp. 557-565.
- Fisher, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection*, New York.
- Fisher, M.R. (1999). Effect of temperature and salinity on size at maturity of female blue crabs. *Transactions of the American Fisheries Society, Washington*, 128(3), 499-506.
- Fischer, S., & Wolff, M. (2006). Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fisheries*

- Research*, 77, 301-311.
- Fonseca, D.B., Sainte-Marie, B., & Hazel, F. (2008). Longevity and change in shell condition of adult male snow crab *Chionocetes opilio* inferred from dactyl wear and mark-recapture data. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(4), 1029-1043.
- Forward Jr., R.B., & Cohen, J.H. (2004). Factors affecting the circadian rhythm in vertical swimming of ovigerous blue crabs, *Callinectes sapidus*, involved in the spawning migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299, 255-266.
- Forward, R.B., Tankersley, Jr. R.A., & Welch, J.M. (2003). Selective tidal-stream transport of the blue crab *Callinectes sapidus*: an overview. *Bulletin of Marine Science*, 72(2), 347-365.
- Gage, M.J. (1995). Continuous variation in reproductive strategy as an adaptive response to population density in the moth *Plodia interpunctella*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 261(1360), 25-30.
- Gotelli, N.J., & Ellison, A.M. (2004). *A primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 1-510.
- Gregati, R.A., & Negreiros-Fransozo M.L. (2009). Population biology of the burrowing crab *Neohelice granulata*, (Crustacea: Decapoda: Varunidae) from a tropical mangrove in Brazil. *Zoologia*, 26(1), 32-37.
- Guerin, J.L., & Stickle, W.B. (1997). A comparative study of two sympatric species within the genus *Callinectes*: osmoregulation, long – term acclimation to salinity and the effects of salinity on growth and molting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 218, 165-186.
- Guerrero, A., & Arana, P. (2009). Size structure and sexual maturity of the golden crab (*Chaceon chilensis*) exploited off Robinson Crusoe Island, Chile. *Latin American Journal Aquatic Research*, 37(3), 347-360.
- Guillory, V., & Hein, S. (1998). An evaluation of square and hexagonal mesh blue crab traps with and without escape vent. *Journal Shellfish Research*, 17(2): 561-562.
- Guillory, V., Perry, H., & Vanderkooy, S. (2001). The blue crab fishery of the Gulf of Mexico, United States. A regional Management Plan. Marine Fisheries Commission, pp. 1-300.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Educational Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4(1), 1-9.
- Hartnoll, R.G. (1968a). Mating in the Brachyura. Marine Biological Station, Port Erin, Isle of Man, Great Britain. *Crustaceana*, 16, 161-181.
- Hartnoll, R.G. (1968b). Morphology of the genital ducts in female crabs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 47, 270-300.
- Hartnoll, R.G. (1978). The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 34(3), 281-293.
- Hartnoll, R.G. (2006). Reproductive investment in Brachyura. *Hidrobiologia*, 557, 31-40.
- Hassall, M., Helden, A., Goldson, A., & Grant, A. (2005). Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, 143, 51-60.
- Havens, K.J., & Mcconaugha, J.R. (1990). Molting in the mature female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Bulletin of Marine Science*, 46(1), 37-47.
- Helliwel, V. (2009). Fisheries management for California Dungeness crab-adapting to change. *Coastal Management*, 37, 491-500.
- Heukelem, W.F. (1991). Blue crab *Callinectes sapidus*. In: Habitat requirements for Chesapeake Bay living resources. Ed. S.L. Funderburk, J.A. Mihursky, S.J. Jordan y D. Riley. Cheseapeak Research Consortium, Inc. Maryland, pp. 1-24.
- Hines, A.H., Jivoff, P.R., Bushmann, P.J., van Montfrans, J., Reed, S.A., Wolcott, D.L., & Wolcott, T.G. (2003). Evidence for sperm limitation in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Bulletin of Marine Science*, 72, 287-320.
- Jivoff, P. (1997). Sexual competition among male blue crab, *Callinectes sapidus*. *Biology Bulletin*, 193, 368-380.
- Jiménez-Rodríguez, J.G., & Montemayor-López, G. (2002). Reporte preliminar del proceso de copula y agregación de sexos para reproducción en jaiba *Callinectes bellicosus* en Sonora. Documento interno del Programa Pesca Ribereña. INP, CRIP-Guaymas, pp. 1-3.
- Johnson, P.T. (1980). Histology of the Blue Crab *Callinectes sapidus*. A model for the Decapoda. Praeger, New York pp. 1-440.
- Johnston, D., Harris, D., Caputi, N., & Thomson, A. (2011). Decline of a blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) fishery in Western Australia-History, contributing factors and future management strategy. *Fisheries Research*, 109, 119-130.
- Juanicó, M., & Mañé Garzón, F. (1973). Estudio biométrico sobre poblaciones de *Callinectes sapidus acutidens* Rathbun, de la costa uruguaya. *Trab. V. Cong. Latinoam. Zool. Montevideo*, 1, 104-110.
- Kendall, M.S., & Wolcott, T.G. (1999). The influence of mating history on male-male competition and female choice in mating associations in the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239, 23-32.
- Kendall, M.S., Wolcott, D.L., Wolcott, T.G., & Hines, A.H. (2001). The influence of male size and

- mating history on sperm content of ejaculates of the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun). *Marine Ecology Progress Series*, 230, 235-240.
- Kenney, G. (2002). Annual Report on the Commercial Monitoring of the Hudson River Blue Crab Fishery. New England Interstate Water Pollution Control Commission. Lowell, MA. In association with New York State Department of Environmental Conservation. Bureau of Marine Resources, Hudson River Fisheries Unit, New Paltz, NY, pp. 1-27.
- Koga, T., Backwell, P., Christy, J.H., Murai, M., & Kasuya, E. (2001). Male-biased predation of a fiddler crab. *Animal Behavior*, 62, 201-207.
- Küçükgülmez, A., & Çelik, M. (2008). Amino Acid Composition of Blue Crab (*Callinectes sapidus*) from the North Eastern Mediterranean Sea. *Journal of Applied Biology Science*, 2(1), 39-42.
- Lambert, D.M., Lipcius, R. N., & Hoenig, J. M. (2006). Effectiveness of the Blue Crab Spawning Sanctuary in Chesapeake Bay. Special Report in Applied Marine Science and Ocean Engineering. *Virginia Institute of Marine Science*, 391, 1-24.
- Leme, M.H.A. (2005). Size at sexual maturity of female crabs *Sesarma rectum* Randall (Crustacea, Brachyura) and ontogenetic variations in the abdomen relative growth. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 433-437.
- Lipcius, R.N., & Stockhausen, W.T. (2002). Concurrent Decline of the Spawning Stock, Recruitment, Larval Abundance, and Size of the Blue Crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay. *Marine Ecology-Progress Series*, 226, 45-61.
- Litulo, C. (2005). Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Braquiura: Ocypodidae) in a tropical East African mangrove (Mozambique). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62, 283-290.
- Lovrich, G.A. (1997). La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 25, 41-57.
- Mantellato, F.L.M., & Fransozo, A. (1996). Size at maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba Region (SP), Brazil. *Nauplius*, 4, 29-38.
- Mantellato, F.L.M., & Fransozo, A. (1999). Reproductive biology and molting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba Region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana, Leiden*, 72(1), 64-75.
- Medici, D.A. (2004). *Scale dependent movements and protection of the female blue crab, Callinectes sapidus*. Master's thesis. N.C. State Univ., Raleigh, pp. 1-167.
- Medici, D.A., Wolcott, T.G., & Wolcott, D. (2006). Scale-dependent movements and protection of female blue crabs (*Callinectes sapidus*). *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science*, 63, 858-871.
- Mendonça, J.T., Verani, J.R., & Nordi, N. (2010). Evaluation and management of blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) (Decapoda - Portunidae) fishery in the Estuary of Cananéia, Iguape and Ilha Comprida, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70(1), 37-45.
- Millikin, M.R., & Williams, A.B. (1984). Synopsis of biological data on the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, NOAA Technical Report NMFS 1, *FAO Fisheries Synopsis*, 138, 1-39.
- Murphy, M.D., McMillen-Jackson, A.L., & Mahmoudi, B. (2007). A stock assessment for blue crab, *Callinectes sapidus*, in Florida waters. Florida Fish and Wildlife Commission, Florida, pp. 1-90.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Mantelatto, F.L.M., & Fransozo, A. (1999). Population biology of *Callinectes ornatus* Ordway 1863 (Decapoda, Portunidae) from Ubatuba (SP), Brazil. *Scientia Marina*, 63(2), 157-163.
- Niön, H., Varela, Z., & Cataldo, H. (1974). *Evaluación de los recursos pesqueros en el Sistema Laguna de Castillo-Arroyo Valizas (Uruguay)*. *CARPAS/6/74/TEC*, 5, 1-19.
- Oh, C.W., & Hartnoll, R.G. (1999). Size at sexual maturity, reproductive output, and seasonal reproduction of *Philocheas trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology*, 19(2), 252-259.
- Ortiz-León, H.J., Navarrete, A., & Sosa, E. (2007). Distribución espacial y temporal del cangrejo *Callinectes sapidus* (Decapoda: Portunidae) en la Bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 55, 235-245.
- Overton, J.L., & Macintosh, D.J. (2002). Estimated size at sexual maturity for female mud crabs (genus *Scylla*) from two sympatric species within Ban Don Bay, Thailand. *Journal of Crustacean Biology*, 22(4), 790-797.
- Pauly, D. (1984). Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculator. *ICLARM Studies and Reviews*, 8, 1-325.
- Pezzuto, P.R., & Sant'Ana, R. (2009). Sexual maturity of the deep-sea royal crab *Chaceon ramosae* Manning, Tavares y Albuquerque, 1989 (Brachyura: Geryonidae) in southern Brazil. *Latine American Journal Aquatic Research*, 37(3), 297-312.
- Pinheiro, M.A.A., & Fransozo, A. (1993). Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae), near Ubatuba, state of São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 65, 377-389.
- Ramírez, M.S., & Hernández, I. (1988). Investigación biológico-pesquera para obtención de jaiba

- suave *Callinectes* spp. en la Laguna de Alvarado, Veracruz. ENEP Iztacala, Ph. D. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 1-97.
- Ramírez-Félix, E., Singh-Cabanillas, J., Gil-López, H.A., Sarmiento-Náfate, S., Salazar, I., Montemayor, ... & Castañeda, N. (2003). La pesquería de jaiba (*Callinectes* spp.) en el Pacífico mexicano: diagnóstico y propuesta de regulación. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA), Instituto Nacional de la Pesca, México, pp. 1-48.
- Rasheed, S., & Mustaqim, J., 2010. Size at sexual maturity, breeding season and fecundity of three-spot simming crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) occurring in the coastal waters of Karachi, Pakistan. *Fisheries Research*, 103, 56-62.
- Ripoli, L.V., Fernandez J.M., Rosa, D.M., & Araujo, C.C.V. (2007). Dinâmica populacional de *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Portunidae) em um trecho litorâneo da Ilha do Frade, Vitória-ES. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 33(2), 205-212.
- Rodgers, P.J., Reaka, M.L., & Hines, A.H. (2011). A comparative analysis of sperm storage and mating strategies in five species of brachyuran crabs. *Marine Biology*, 158, 1733-1742.
- Rodrigues, M.A. (2006). Crecimiento e ciclo de mudas de *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) no estuário da Lagoa dos Patos. Pós-Graduação em Oceanografia Biológica. Fundação Universidade Federal do Rio Grande, pp. 1-83.
- Rome, M.S., Young-Williams, A.C., Davis, G.R., & Hines, A.H. (2005). Linking temperature and salinity tolerance to winter mortality of Chesapeake Bay blue crabs (*Callinectes sapidus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319, 129-145.
- Santana, O. (1987). Análisis biométrico de *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886) y *Callinectes danae* (Smith, 1869). Tesis para optar a la Licenciatura en Oceanografía Biológica, Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo, pp. 1-98.
- Santana, O., Fabiano, G., Ferreira, A., Latchinian, A., Alvarez, P., & Farina, B. (1989). Nuevos aportes al conocimiento del ciclo biológico y a la pesquería del cangrejo azul *Callinectes sapidus*. Jornadas de la Comisión Técnico Mixta del Frente Marítimo, pp. 1-58.
- Santana, O., & Fabiano, G. (1999). Medidas y mecanismos de administración de los recursos de las lagunas costeras del litoral Atlántico del Uruguay (Lagunas José Ignacio, Garzón, de Rocha y de Castillos). En Rey, M.; Amestoy, F.; Arena, G. (eds) Plan de Investigación Pesquera INAPE-PNUD URU/92/003, pp. 1-165.
- Santana, O., & Fabiano, G. (2004). Sobre la abundancia y las pesquerías de camarón (*Farfantepenaeus paulensis*) y cangrejo azul (*Callinectes sapidus*) en la Laguna de Rocha: periodo 1991-2004. Avances científico técnicos para el manejo del Área protegida Laguna de Rocha. Facultad de Ciencias UdelaR, pp. 1-11.
- Sant'Ana, R. & Pezzuto, P.R. (2009). Sexual maturity of the deep-sea red crab *Chaceon notialis* Manning y Holthuis, 1989 (Brachyura: Geryonidae) in southern Brazil. *Latin America Journal Aquatic Research*, 37(3). 429-442.
- Saona, G., Forni, F., Vizziano, D., & Norbis, W. (2003). Estructura por tallas, sexo y estadios de madurez de la corvina blanca (*Micropogonias furnieri*, Desmarest, 1823; Teleostei: Scianidae), captura incidental en la pesquería artesanal en Laguna de Rocha, Uruguay. *Ciencias Marinas*, 29(3), 315-324.
- Sastry, A.N. (1983). Ecological aspects of reproduction. En: Vernberg, W. B. The biology of Crustacea: environment adaptations. *New York, Academic*, 8, 179- 270.
- Severino-Rodrigues, E., Musiello-Fernandes, J., Moura, A.A.S, Branco, G.M.P., & Canéo, V.O.C. (2012). Biología reproductiva de fêmeas de *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) no complejo estuarino-lagunar de Iguape e Cananéia (SP). *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 38(1), 31-41.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1998). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, W.H. Freeman y Company, New York, 850 pp.
- Souza, A.T., Ilarri, M.I., Campos, J., Marques, J.C., & Martins, I. (2011). Differences in the neighborhood: Structural variations in the carapace of crabs *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95, 424-430.
- Spivak, E. D., Arévalo, E., Cuesta, J. A., & González-Gordillo, J. I. (2010). Population structure and reproductive biology of the stone crab *Xantho poressa* (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) in the 'Corrales de Rota' (southwestern Spain), a human-modified intertidal fishing area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(2), 323-334.
- Sumpton, W., Gaddes, S., Mclennan, M., Campbell, M., Tonks, M., Good, N., ... & Skilleter G. (2003). Fisheries biology and assessment of the blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) in Queensland. Project No. 98/117, Department of Primary Industries, Queensland Government, pp. 1-156.
- Trippel, E.A. (1995). Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience, California*, 45(11), 759-771.

- Trisak, J., Soasung, H., & Wongkaew, P. (2009). Seasonal variations in catches and effort of a small-scale swimming crab trap fishery in the Eastern Gulf of Thailand. *Songklanakarin Journal of Science Technology*, 31(4), 373-380.
- Turner, H.V., Wolcott, D.L., Thomas, W.G., & Hines, A.H. (2003). Post-mating behavior, intramolt growth, and onset of migration to Chesapeake Bay spawning grounds by adult female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 295, 107-130.
- Underwood, A.J. (1997). Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 1-503.
- Van Engel, W.A. (1990). Development of the reproductively functional form in the male blue crab, *Callinectes sapidus*. *Bulletin of Marine Science*, 46(1):13-22.
- Varela, Z., & Fabiano, G. (1983). Observaciones sobre la eclosión en cautividad del cangrejo sirí (*Callinectes sapidus* Rathbun, 1896). Montevideo, Resumen, Comunicación, Jornadas de Ciencias Naturales, pp. 95-97.
- Vazzoler, A. E. A. de M. (1996). *Biología da reprodução de peixes Teleósteos: Teoría e prática*. Ed. Eduem, Maringá, pp 1-169.
- Verdi, A., & Delgado, E. (2001). Aspectos de la biología de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) en el Arroyo Valizas, Uruguay. *Revista da Universidade de Guarulhos*, V. VI 5, 150-157.
- Verísimo, P., Bernárdez, C., González-Gurriarán, E., Freire, J., Muiño, R., & Fernández, L. (2011). Changes between consecutive broods in the fecundity of the spider crab, *Maja brachydactyla*. *Journal of Marine Science*, 68(3), 472-478.
- Williams, A. B. (1974). The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). *Fishery Bulletin, Washington*, 72(3), 685-798.
- Wolcott, D. L., Hopkins, C. W. B., & Wolcott, T. G. (2005). Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun: effects of male mating history, male size, and season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319, 43-55.
- Xiao, Y., & Kumar, M. (2004). Sex ratio, and probability of sexual maturity of females at size, of the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* Linnaeus, off southern Australia. *Fisheries Research*, 68, 271-282.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, pp. 1-918.
- Zmora, N., Trant, J., Zohar, Y., & Chung, J. S. (2009). Molt-inhibiting hormone stimulates vitellogenesis at advanced ovarian developmental stages in the female blue crab, *Callinectes sapidus* I: an ovarian stage dependent involvement. *Saline Systems*, 5, 1-7.

Editoras de Sección:

Anita Aisenberg, Macarena González,
Carolina Rojas-Buffer