

## Revisión

# Los crustáceos decápodos dulciacuícolas en Argentina

RECIBIDO: 05/07/2009

ACEPTADO: 01/10/2009

Williner, V.<sup>1,4</sup> • Giri, F.<sup>1,4</sup> • Collins, P. A.<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL). Ciudad Universitaria, CP 3000, Santa Fe, Argentina. pcollins@arnet.com.ar

<sup>2</sup> Escuela de Sanidad, Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral. Ciudad Universitaria, 3000 Santa Fe, Argentina

<sup>3</sup> Universidad Autónoma de Entre Ríos (UADER), Paraná, Entre ríos, Argentina

<sup>4</sup> Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral. Ciudad Universitaria. 3000 Santa Fe, Argentina.

**RESUMEN:** Los crustáceos decápodos dulciacuícolas de Argentina se agrupan en 4 familias: Sergestidae, Palaemonidae, Parastacidae, Aeglidae, Trichodactylidae. La diversidad y distribución de estas familias es resultado de millones de años de evolución junto a una intensa relación de los diferentes eventos geológicos e hidrológicos ocurridos en América del Sur. En este trabajo se presenta una síntesis sobre filogenia, aspectos biológicos, fisiológicos y ecológicos de estos grupos, como así también se establecen relaciones de estos aspectos con factores ambientales y con el ciclo hidrosedimentológico como macrofactor regulador. La información aquí revisada muestra que el nivel de agua y la conectividad de las lagunas influye sobre

la disponibilidad de refugios y alimento, modificando las relaciones intra e interespecíficas.

**PALABRAS CLAVE:** macrocrustáceos, biología, ecología

**SUMMARY:** *Freshwater Decapod Crustaceans in Argentina*

In Argentina freshwater crustaceans decapods are grouped into 4 families: Sergestidae, Palaemonidae, Parastacidae, Aeglidae, Trichodactylidae. The diversity and distribution of these families is the result of evolution with an intense relationship of the different geological and hydrological events that occurred in South America. This paper presents a synthesis of phylogenetic, biological, physiological

and ecological aspects of these groups, as well as establishing relationships of these aspects and environmental factors such as flood pulse.

The information reviewed here shows

that the water level and connectivity of the lagoons change the availability of shelter and food, and altering intra and interspecific relationships.

**KEYWORDS:** macrocrustaceans, biology, ecology.

### **Biodiversidad de los crustáceos decápodos dulciacuícolas en Argentina**

La biodiversidad de crustáceos decápodos en los ambientes continentales de América del Sur está caracterizada por 7 familias (1-9). En el extremo sur de esta región están representadas 4 familias encontrándose en el territorio argentino cerca de 60 especies (Apéndice). En esta región algunas son endémicas a nivel de especie, de género y hasta de familia (10). Estas se agrupan en 4 grupos morfológicos conocidos como camarones (Sergestidae y Palaemonidae), langostas (Parastacidae), cangrejos verdaderos (Trichodactylidae) y "pseudo" cangrejos (Aeglidae) (Fig. 1).

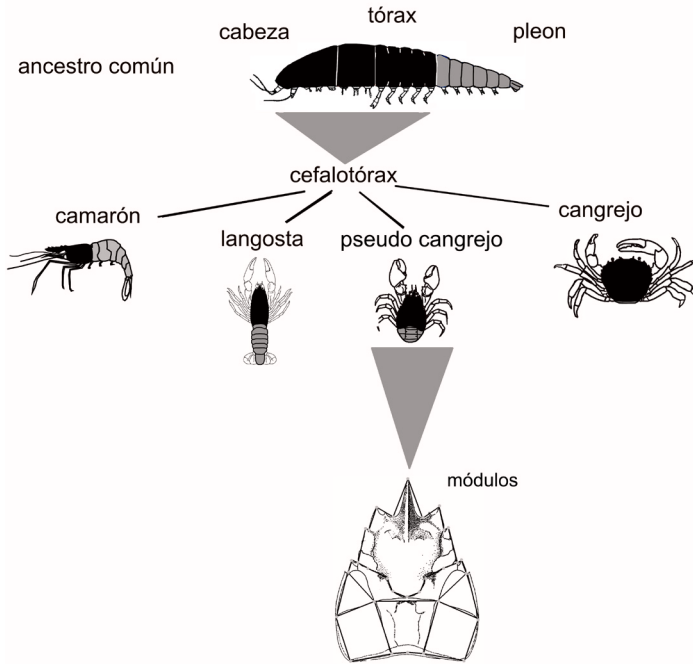
La historia de los decápodos en América del Sur, con antepasados marinos, se remonta a distintos procesos ocurridos desde la existencia del supercontinente Pangea hasta el presente. Existieron diferentes eventos que provocaron la conquista progresiva de un medio hiposmótico, modelando ajustes biológicos como la disminución o la eliminación de las etapas larvales (11).

Por ello es necesario reconocer que la diversidad actual junto a su distribución corresponde a la acción histórica y ecológica como resultado de millones de años de evolución junto a una intensa relación de los diferentes eventos geológicos e hidrológicos ocurridos en América del Sur. Cada familia tiene un camino evolutivo distinto, temporal y espacialmente, que la llevó a conquistar los ambientes continentales (12) (Fig.2).

### **Filogenia-Evolución del grupo**

Como se mencionó anteriormente en América del Sur se observan endemismos en distintas categorías taxonómicas y su historia podría haber comenzado con Pangea, en donde los ambientes acuáticos continentales recibieron, en diferentes oportunidades, oleadas migratorias de decápodos de origen marino (13). Los registros fósiles de crustáceos decápodos dulciacuícolas son escasos e incompletos en las series temporales, aunque con estos pocos datos se han descrito algunas historias evolutivas (12, 14-16, 17-19).

Entre el morfotipo "camarón", diferentes momentos temporales se asocian a la conquista de los ambientes continentales. El abanico de posibilidades es amplio correspondiendo desde la especie *Acetes paraguayensis* como una invasora reciente y única de un orden típicamente marino (Dendrobranchiata) hasta *Macrobrachium borellii* con una independencia absoluta del mar. Mientras que *Palaemonetes argentinus* sin necesidad biológica de migrar a ambientes salobres tiene un desarrollo completamente abreviado, eclosionando como postlarva. En estas tres especies se observa, haciendo referencia a los mecanismos adaptativos a medios hiposmóticos, el espectro posible de las diferentes etapas que les permitió a este grupo conquistar los ríos y lagunas. Es decir una primera etapa de incursión sin independencia marina, luego profundizando la especialización de la reproducción y finalmente la independencia completa de este ecosistema. A estos pasos

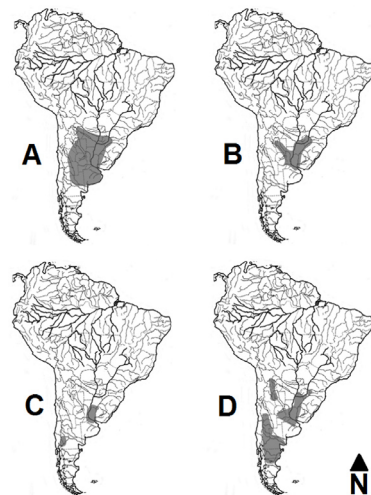


**Figura 1.** Ancestro común de los crustáceos decápodos indicando en negro las fusiones de partes del cuerpo en los morfotipo actuales. Se da un ejemplo de módulos los que corresponden a pseudo tagmas del grupo, permitiendo actualmente indicar cual segmento tiene más fuerza en la definición de las especies.

relacionados con la reproducción hay que agregar otros procesos fisiológicos que debieron ir acompañando a los mismos (20).

El género *Macrobrachium* es el más abundante en número de especies teniendo a su vez una distribución pantropical-subtropical (21). *Macrobrachium* comenzaría una importante diversificación durante el Oligoceno tardío y Mioceno temprano a partir de una fauna ancestral Tetiánica. Esta habría ocurrido con una dispersión efectiva a través de barreras marinas, teniendo en cuenta que hoy existe una mezcla de especies estuariales obligadas (22). Entre estas especies algunas han realizado migraciones recientes desde el Caribe hacia la región sur (16), mientras que existen evidencias de la ocurrencia de múltiples invasiones durante parte del terciario y cuaternario (23).

**Figura 2.** Distribución de A- camarones; B- cangrejos; C- langostas y D- pseudo-cangrejos en ambientes continentales de la Argentina.



Entre los cangrejos verdaderos en Argentina solo se hallan aquellos que caracterizan los ríos de llanura, familia Trichodactylidae, estos tendrían un origen Cretácico posiblemente en el sur del mar de Tethys estando en conflicto el reconocimiento de las familias hermanas (24, 25). La dispersión inicial contrasta con la sucedida en la familia Pseudothelphusidae, la otra familia de cangrejos dulciacuícolas de América del Sur. Entre algunas de las posibilidades se indica que estos cangrejos considerados Gondwánicos podrían tener un ancestro común al grupo formado por las familias Potamoidea + Trichodactylidae, los que tendrían una distribución litoral amplia dando lugar a la formación de los cangrejos verdaderos de la región Neotropical, la familia Trichodactylidae (19). Sin embargo, existen varias controversias y diferentes puntos de vista de los orígenes de esta familia endémica (25, 26), llegando hasta tal punto de pensar de que podrían ser polifiléticos.

Las langostas de agua dulce están agrupadas en la familia Parastacidae, éstas serían un grupo originado en Australia probablemente durante el Mesozoico temprano (27). Scholtz (28) propone que este grupo invadió los ambientes continentales durante el Triásico y que la diversificación ocurriría debido a diversos eventos vicariantes originando las familias Astacoidea y Parastacoidea (18, 29).

Una familia interesante es la de los aeglidos, la primera especie considerada dentro de este grupo se encontró en sedimentos marinos de México (*Protaegla minuscula* del Cretácico medio, aproximadamente 110 m.y.a.) (30), mientras que en Nueva Zelanda fue hallada con datación más moderna otra especie (*Haumuriaegla glaessneri* Feldmann 1984, del Cretácico superior, aproximadamente 70 m.y.a.). El género *Aegla* Leach, 1820, solo hallado en

regiones meridionales de América del Sur provendría de un grupo marino con un centro de radiación en la región Indo-Pacífica. Este género tendría una efectiva dispersión en América del sur durante el Oligoceno tardío asociado a procesos de deriva continental. En el Pleistoceno, los aeglidos habrían habitado las regiones meridionales de América del Sur, existiendo algunas diferencias de opinión sobre la dirección de ingresión (14, 31-34).

### **Biología, síntesis de una vida de ajustes al ambiente**

Ambientes hiposalinos como son los que caracterizan a los ambientes continentales asociados a los grandes ríos de llanura, como es el río Paraná, determinaron la aparición de mecanismos que limitan la permeabilidad y la pérdida de sales con un efectivo y seguro intercambio de gases. Durante la intermuda, el tegumento actúa como una efectiva barrera impermeable, siendo en general este estado más largo que en crustáceos marinos. Branquias, branquioestegitos, cámara branquial, entre otras partes del cuerpo, contribuyen directamente con la respiración, osmosis, excreción y homeostasis ácido-base (vía transportadores de membranas tales como Na/NH<sub>4</sub> or Cl-/HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) (35). La cámara branquial puede independizarse del medio acuático por un cierto tiempo permitiéndole a los cangrejos por ejemplo moverse por grandes distancias a través de tierra firme funcionando como un pseudopulmón (36).

La excreción es principalmente realizada a través de una glándula con un poro excretor en la base de la antena. La función primaria de este órgano es regular el volumen de fluidos y concentración de sales. Esta glándula tiene un canal nefridial largo, probablemente como un mecanismo de

ajuste a la vida dulciacuícola, en este ocurriría la reabsorción de sales, produciendo excreciones hipoosmóticas comparadas con la hemolinfa (37).

La reproducción es otro aspecto que los decápodos debieron ajustar tanto a los ambientes inestables como hipoosmóticos. Esto ocurre a través de espermatozoides no flagelados incluidos en espermátóforos. Estos son eliminados por un gonópodo localizado en la base de la coxa del quinto par de pereópodos. Los espermátóforos son transferidos a la hembra por los dos primeros pares de pleópodos. La mayor especialización ocurre en cangrejos y aeglas, los primeros transforman el primero como un estuche mientras que los segundos pleópodos se introducen en este como si fuesen un pistón. En los aeglidos la transformación ocurre en el quinto par de pereópodo fundamentalmente en la coxa. Estos crustáceos muestran una fertilización externa y la formación del huevo ocurre previamente a la presencia de este ya con el embrión debajo del abdomen (38).

El estómago está compuesto de las cámaras cardíaca y pilórica. La primera puede tener elementos esclerotizados (osículos) en distintos grados en su pared, mientras que la cámara pilórica en la superficie ventral presenta bordes duros cubiertos por sedas de diferentes longitudes. Las sedas permiten el transporte y la filtración de las partículas ingeridas permitiendo pasar solo aquellas que tienen determinado tamaño (40, 41). La variación en el número, forma, tamaño, grado de sutura y calcificación de los osículos son diferentes entre las especies y entre las familias y órdenes. En el grupo Dendrobranchiata, representado por el género *Acetes*, cierta escasez y uniformidad es observado en el estómago. Dos ajustes y respuestas antagónicas son observadas en estos decápodos,

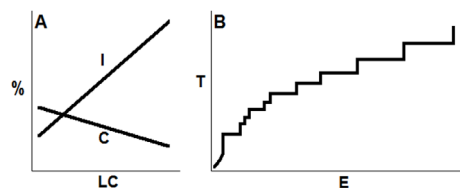
por un lado la disminución y reducción de las estructuras esclerotizadas como ocurre en los Carideos sin observar molinillo gástrico. Mientras que la otra opción es el incremento en tamaño y número de estructuras esclerotizadas (Aeglidae y Trichodactylidae), dentro de estos decápodos los cangrejos muestran el mayor desarrollo en tamaño y arquitectura orgánica (41).

### Crecimiento

El crecimiento es discontinuo debido a la exocutícula rígida. Por eso el crecimiento debe ser definido por dos parámetros, tiempo de intermuda e incremento por muda. Estos parámetros varían de acuerdo a la edad, sexo, temperatura, estructura poblacional, tipo de alimento y calidad ambiental (41-49).

Por otra parte, el crecimiento relativo de las distintas partes del cuerpo tiene modelos de desarrollo entre los grupos, además de estar influenciados por factores endógenos y exógenos (50). Esto define fases diferenciadas de crecimiento isométrico correspondiendo a juveniles y otras fases diferenciadas correspondientes a los adul-

**Figura 3:** A- Relación entre los períodos de intermuda y el crecimiento en cuanto a su incidencia con el largo del caparazón (LC) y el porcentaje de crecimiento (%). B- Aumento de la talla (T) en relación a la edad (E) donde se visualizan los períodos de muda y de intermuda (Modificado de 105).



tos con distinto tipo de crecimiento alométrico. La transición entre las fases ocurre a través de mudas críticas, indicando el inicio de la maduración gonadal (43, 49-51). Variaciones en crecimiento, como también en la forma geométrica del exoesqueleto puede ocurrir entre las poblaciones (52). Es más, partes del cuerpo pueden crecer con cierta independencia durante el desarrollo ontogénico del individuo como bloques o módulos conformando la forma final. Esto permite direccionar el estudio de algunos momentos evolutivos de cada grupo (53) (Fig.3).

## Ecología

### *Distribución espacial*

La dinámica poblacional permite entender como un individuo se relaciona con otro de su especie así como la posible capacidad de interferir en las tramas tróficas y los flujos de energía. En las poblaciones naturales se registra una mayor proporción del tipo de arreglo espacial contagioso. Este arreglo ejerce fuertes presiones sobre competidores, presas y depredadores, debido a que una mayor carga biológica va a estar utilizando recursos en un espacio limitado. Esto se ha observado en camarones (*M. borellii* y *Acetes paraguayensis*) y cangrejos (*T. borellianus*) (46, 54). A su vez, este tipo de distribución espacial puede hacerse más evidente en algún momento del ciclo de vida (juveniles, adultos reproductivos, entre otros), como mecanismos efectivos para aumentar la supervivencia de la población y/o asegurarse los encuentros entre macho y hembras durante la reproducción. Una excepción a esto es el caso del camarón *P. argentinus*, en donde la presencia de un individuo no afecta la del otro (46). Esta distribución o arreglo espacial está condicionado al tipo de ambiente, a la presencia de especies competidoras y depredadores.

Los arreglos espaciales también pueden estar moldeados por aspectos comportamentales. Las especies que no tienen, dentro de su población, un morfo dominante presentan un tipo de agregación al azar (*P. argentinus*), mientras que el camarón *M. borellii* cambia su tasa de crecimiento junto con el incremento en agresividad de algunos especímenes indicando comportamiento agonístico (46). La determinación de un morfo dominante puede demostrarse con cambios en el tamaño de la quela y/o cuerpo, como también en modificaciones del comportamiento (46, 55). Estas interacciones definen las respuestas comportamentales, dinámica poblacional y respuesta evolutiva a las condiciones del ambiente (40, 55-57). Entre los cangrejos estos supuestos están siendo evaluados actualmente observándose una importante complejidad en el abanico de tipo de comportamiento (Negro, Senkman, Carvalho, com. Pers.)

### *Microdistribución en el valle de inundación*

Además de cómo se relacionan entre sí los individuos, las poblaciones de macrocrustáceos presentan un ordenamiento y distribución espacial mostrando preferencias de hábitat. Estas están determinadas o inducidas por factores físicos-químicos y biológicos que marcan la heterogeneidad dentro del sistema (58, 59). Estas especies están ajustadas a la dinámica establecida en el río Paraná desde su formación, características del hábitat y grado de estabilidad siendo el producto de la evolución orgánica conjunta (8).

Las interacciones intra-interespecíficas en camarones y cangrejos pueden modificar algunos parámetros poblacionales, como supervivencia, fecundidad y o migraciones locales. Temporalmente, las poblaciones sufren disturbios, como los marcados por sequías o inundaciones extremas, que estable-

cen presiones que se reflejan en cambios de densidades a lo largo del año, de la misma manera que ocurre en otros crustáceos (60). La ausencia frecuente o escasa de individuos de un área depende del tipo de ambiente, estas ausencias pueden ser por un tiempo prolongado o corto. Luego, dependiendo de la intensidad del disturbio (por ejemplo inundación, sequía, extremos térmicos, pérdida de refugio, competencia, depredación), los ambientes son recolonizados (54).

Por otra parte la presencia de camarones y cangrejos en un ambiente depende de la relación hábitat-vegetación (presencia o ausencia de determinadas especies y edad o crecimiento de las plantas) – sedimento (cantidad de materia orgánica, tipo de sedimento y granulometría), también las propiedades físico-químicas, abundancia de alimento, presencia de depredadores entre otros, juegan un papel importante (61-63). En el valle de inundación la mayoría de los ambientes leníticos están temporalmente afectados por el ingreso y la renovación del agua del río. Esto determina que la fauna se encuentre regularmente ante situaciones conflictivas, la permanencia en un ambiente que tiende a desaparecer (temporalmente) con la posibilidad de morir por desecación, depredación, condiciones químicas extremas, etc.; o migrar buscando un lugar con condiciones mejores de supervivencia. Cuando el nivel hidrométrico baja los refugios son perdidos y las poblaciones de cada especie se concentran incrementando las relaciones conflictivas entre los individuos (40). Como consecuencia de esto se observan movimientos de camarones y cangrejos entre áreas vegetadas y no-vegetadas, entre sedimento del fondo y la columna de agua, ajustando sus actividades a un ritmo de actividad diaria regulada, entre otros, por factores lumínicos y hormonales (59, 65).

#### *Movimientos versus migraciones*

El grado de adaptación que los decápodos han tenido sobre los ambientes continentales ha permitido la independencia total del medio marino. Esto determina que las especies y sus poblaciones no realicen migraciones masivas (excepto *A. paraguayensis*) (66) hacia el mar y viceversa con el objeto de reproducirse o crecer (21). Sin embargo ocurren algunos movimientos entre los ambientes lóticos y leníticos asociados posiblemente al ciclo hídrico (altura del río) y a las estaciones (temperatura). Entonces podemos reconocer cuatro momentos diferentes en las densidades de palemónidos y trichodactílicos en el río Paraná coincidente con el ciclo hidrosedimentológico - termal. Los extremos en un mismo ambiente pueden ocurrir alcanzando densidades altas de más de 500 camarones por metro cuadrado (*P. argentinus* and *M. borellii*) o 150 cangrejos en similar superficie (*T. borellianus*) hasta no encontrar a ninguno (8).

En verano puede observarse un descenso en la densidad junto al incremento en el nivel hídrico y una mayor superficie del área litoral. Este proceso diluye las poblaciones junto con posibles eventos migratorios entre las áreas nuevas inundadas y/o otros canales o riachos. Algunos movimientos pueden observarse asociados a condiciones extremas de sequía por ejemplo en los cangrejos *D. pagei* que pueden caminar varios kilómetros por tierra firme (36). En el río Amazonas el decrecimiento numérico de las poblaciones del camarón *M. amazonicum* está asociado a migraciones durante la inundación (67). En otros ambientes los factores que han sido descritos como disparadores de movimientos son las precipitaciones, temperatura, salinidad y requerimientos nutricionales (68-70). Sin embargo en el río Paraná no hay suficiente información sobre este aspecto tanto en camarones como cangrejos.

En otoño el número de individuos se incrementa debido al ingreso de nuevas cohortes y la concentración de especímenes, la bajante del río, y el decrecimiento del área litoral se mencionan como factores determinantes. Mientras que en invierno, las densidades disminuyen posiblemente debido a diversos factores como pueden ser muerte de ejemplares viejos, incremento de depredación coincidentemente con pérdida de refugios (71, 72). Las condiciones en esta estación favorecen las interacciones agresivas ocurriendo fuertes presiones competitivas (40), similarmente a lo que ocurre en los ambientes con langostas de agua dulce (*Procambarus* sp.) (73).

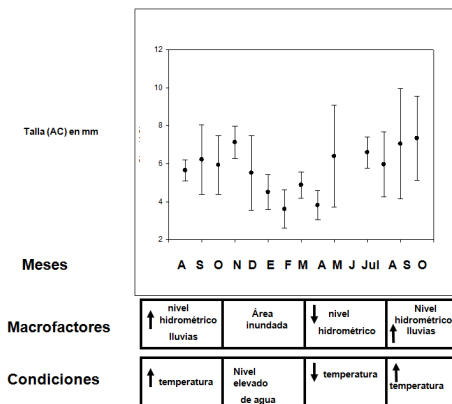
Cerrando el ciclo anual, en primavera ocurre un incremento en la población debido al ingreso de nuevas cohortes y migraciones de ejemplares de otras subpoblaciones. En esta etapa del año, los organismos se agregan con fines reproductivos, disminuye la presión de depredación por el incremento de otras ofertas tróficas, se incrementan los refugios entre la vegetación nueva, además se produce un aumento de la diversidad permitiendo la presencia de presas alternativas para camarones y cangrejos (8).

Entre los cangrejos de la especie *T. borellianus*, se establece una estrecha relación con la vegetación acuática, observada principalmente sobre *Eichhornia crassipes* variando la densidad de cangrejos a lo largo del año con una frecuencia bimodal. La coexistencia de juveniles y adultos se encuentra acoplada al ciclo hidrosedimentológico (54) (Fig.4). Esto es reflejado en una tasa de mortalidad determinada en machos y hembras, pulsos de reclutamiento y movimientos diferenciales de acuerdo al sexo y a la preferencia de hábitat de cada sexo (74). En cangrejos tropicales y subtropicales ocurren distribuciones diferenciales de acuerdo al tamaño, reflejando diferencias con poblaciones de regiones templadas (75).

### Distribución geográfica en Argentina

En otro contexto, la manera en que las poblaciones se encuentran en el espacio y la densidad de las mismas determinan el uso que determinada especie realiza del espacio. Especies que coexisten y tienen similares requerimientos pueden mostrar algún desplazamiento de caracteres en algunos de los parámetros poblacionales. Esto ocurre en aquella especie más elástica debido a que tiene la capacidad de variar sus necesidades evitando el riesgo de sufrir lesiones o morir en la relación con una especie más dominante. Este cambio puede manifestarse en los ritmos endógenos o, como se observó en palemónidos, a variaciones en la distribución microespacial. Esto se evidenció en la especie que mostró un desplazamiento del uso del espacio entre la costa y el centro de los ambientes acuáticos.

**Figura 4:** Distribución de tallas registrando el ancho de caparazón (AC) del cangrejo *Trichodactylus borellianus* en 3 sitios del Paraná Medio durante 14 meses. Estos datos muestran como las etapas reproductivas junto a la eclosión de juveniles (meses con las menos tallas registradas) se acoplan al ciclo hidrosedimentológico y térmico.





cos (40). Los palemónidos más abundantes en el río Paraná (*M. borellii* y *P. argentinus*) tienen una similar distribución geográfica, pero distancias temporales y evolutivas importantes en la conquista de los medios dulciacuícolas (39, 40). Sin embargo ellos muestran una gran similitud en los requerimientos ecológicos (76-79). Por tal motivo, la microdistribución espacial, cuando las densidades son altas muestran variaciones, las cuales están reflejadas en cambios de la misma entre la costa y el centro de los ambientes acuáticos. En general cuando la especie más agresiva es más abundante (*M. borellii*), *P. argentinus* es hallada en densidades bajas. Este ajuste representa una respuesta a la presión competitiva (80) evitando riesgos por ataques debido a la mayor vulnerabilidad durante la ecdisis (81). En zonas donde no hay vegetación acuática existe una determinada diferenciación entre las especies. En esta, *P. argentinus* tiene desplazamientos hacia áreas más internas de los ambientes, forzada por la presencia nuevamente de la especie más agresiva (*M. borellii*). Sin embargo, cuando la densidad no es alta y existen suficientes recursos, estos desplazamientos podrían ser erráticos.

En invierno, también existe una selección espacial debido a la fuerza ejercida por la especie más agresiva y ajustada a la tolerancia termal de cada una. En áreas con fuerzas competitivas altas *M. borellii* es más frecuente cerca de la costa donde la temperatura puede reflejar momentáneamente lugares con mayores temperaturas, mientras que *P. argentinus* muestra una mayor tolerancia a temperaturas bajas. Cambios en esta distribución podría ocurrir durante diferentes momentos del día. Recordemos que esta especie es hallada en ambientes acuáticos de latitudes más australes que *M. borellii* (40, 72).

En primavera, las modificaciones son dinámicas con cambios activos causados quizás por movimientos reproductivos de los ejemplares sexualmente activos, post-larva, juveniles y/o diferentes grupos etarios. El incremento de la vegetación acuática favorece una mayor cantidad de áreas posibles de refugio y la obtención de alimentos (40).

En verano, cuando el río alcanza los máximos niveles hídricos, los límites de los cuerpos de agua no están definidos o limitados, la formación de nuevos hábitat debido

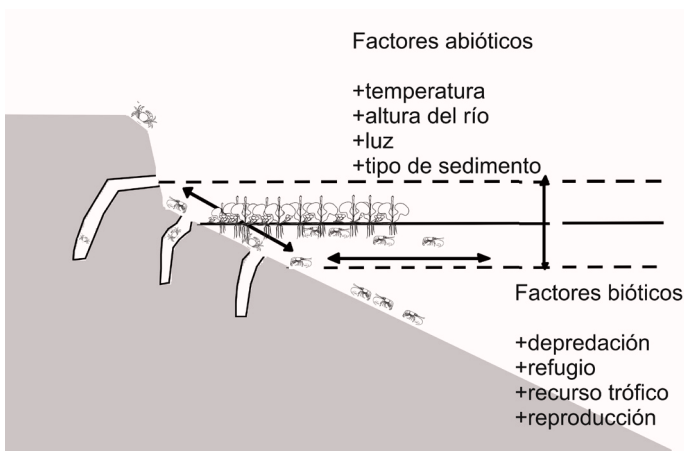


Figura 5. Factores que inducen a la microdistribución de los crustáceos decápodos en Argentina y a dinámicos movimientos en los ambientes acuáticos.

al aumento de la zona de transición tierra-agua resulta importante (83). Esto permite la incorporación de nuevos parches y refugios inusuales, provocando ruptura en la distribución microespacial establecida previamente (40) (Fig.5).

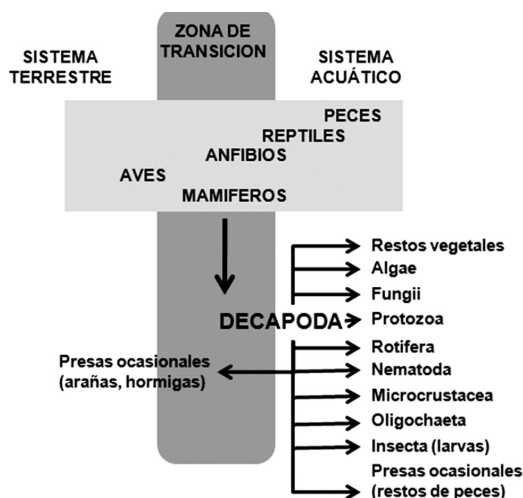
### Aspectos tróficos

Las relaciones tróficas están fuertemente influenciadas por las interacciones de los factores abióticos y bióticos (disponibilidad de alimento, competencia, riesgo a ser depredados, ciclos anuales, diarios, pulsos de crecida, temperatura, reproducción, desarrollo, entre otros). Este grupo no integra el último eslabón de las cadenas tróficas por lo que hay que pensar no solo son depredadores sino también presas (8).

La importancia de los decápodos en las tramas tróficas del río Paraná medio radica en su alta densidad y en la calidad nutricional permitiendo transferir nutrientes y energía hacia los diferentes niveles tróficos (Fig.6). Primero debemos mencionar

que en algunas especies de decápodos mencionados en este trabajo la ocurrencia del canibalismo es frecuente sobre organismos recién mudados o ejemplares de pequeña talla. Por otra parte, varios autores consideran a los decápodos como importantes componentes del espectro trófico que intervienen en las redes acuáticas y terrestres. Esto permitiría ligar fuertemente este último ecosistema a los hidrosistemas circundantes. Por ejemplo podemos mencionar peces (84, 85), anfibios, reptiles, aves y mamíferos como consumidores de decápodos (86-90).

Además, las presas potenciales de los decápodos, no solo aportan macrocomponentes a la dieta natural sino también microcomponentes. Muchas presas son obtenidas activamente, perseguidas y capturadas, mientras que otras no. La captura pasiva, algunas veces consideradas ocasionales, junto a las consumidas de modo activo permiten observar una diversidad trófica natural que satisface los macronutrientes



**Figura 6:** Relaciones tróficas de los decápodos en ambientes dulciacuícolas de Argentina. En general se considera que los integrantes de este grupo son especies omnívoras que contribuyen a aumentar el flujo de energía entre el sistema acuático y terrestre.

(proteínas, lípidos, y hidratos de carbono) y suplementa con micronutrientes, tales como vitaminas, colesterol, fosfolípidos y minerales obtenidos del ambiente donde algunos no están cuantitativamente disponibles (91). Presas comunes de gran tamaño (ej., larvas de insecto y oligoquetos) proveen una alta proporción de proteínas. Mientras que elementos planctónicos, fitoplancton (ej. algas verdes y diatomeas) y zooplancton (ej. rotíferos cladóceros, copépodos), tienen un rol importante en algunos momentos de la ontogenia y en el ciclo estacional, proveyendo micronutrientes, esenciales por ejemplo para las etapas reproductivas.

El hábito trófico de algunos decápodos muestra cambios en relación al desarrollo larval – post eclosión. Sin embargo, camarones y cangrejos en el río Paraná tienen un largo periodo dentro de los huevos eclosionando ya como un adulto en miniatura o en algún estado previo. A su vez el hábitat más frecuente para este grupo es la zona litoral-bentónica, solo dos especies presentan mayor actividad planctónica (39, 78, 92, 93).

El recurso consumido más comúnmente son los oligoquetos y las larvas de insecto, excepto en *D. pagei* y *A. uruguayana* (8, 41, 57). Los ordenes Diptera, Tricoptera y Ephemeroptera son los más comunes en las observaciones de contenidos estomacales, y entre estos los más abundantes son aquellos pertenecientes a la familia Chironomidae (*Chironomus* sp. y *Parachironomus* sp.). Entre los oligoquetos, *Dero* sp. y *Prístina* sp. son los géneros más frecuentes permitiendo estos datos enmarcar las interpretaciones dentro de la teoría del óptimo forrajeo, estas especies representan un valor favorable de ganancia en la ecuación energética. Es decir la relación obtención, manipulación y digestión del alimento es menor (77, 94, 95).

Los microcrustáceos son frecuentes en los estómagos de los camarones y menos en la de los cangrejos, incluyen ostrácodos (*Cypridopsis* sp.), cladóceros (*Macrotrix* sp., *Chydorus* sp., *Bosmina* sp., *Bosminopsis* sp.) y copépodos calanoideos y cyclopoideos (*Notodiaptomus* sp., *Diaptomus* sp., *Macrocyclops* sp., *Eucyclops* sp). Protozoos (*Difflugia* sp., *Chlamidaster* sp.) y rotíferos (e.g., *Brachionus* sp., *Keratella* sp., *Lecane* sp.) también son incluidos. Estos grupos representan a las comunidades planctónica, bentónica y pleustónica. Además, las algas filamentosas (*Basiscladia* sp., *Oedogonium* sp., *Zignema* sp) y unicelulares (*Coelastrum* sp., *Ankistrodemus* sp., *Euastrum* sp) son muy comunes. Una peculiaridad es la abundancia también de diatomeas (*Gomphonema* sp., *Navicula* sp., *Bacillaria* sp.) en estómagos de aéglicos (95). Mientras que la presencia de restos vegetales determinan que este grupo usa este recurso abundante en el valle de inundación del río Paraná. Algunas especies pueden consumir trozos vegetales directamente de la planta (96) mientras que otras consumirían restos procesados anteriormente por bacterias y hongos. La actividad trófica sobre los vegetales ayudaría al sistema a transformar celulosa en proteínas, mediado quizás por algún sistema endosimbiótico ya que se considera que en general los decápodos no tienen enzimas que puedan degradar este recurso.

En general se ha observado que la selección de las presas se hace en función del tamaño y del movimiento de estas, desalentando el uso de presas pequeñas y evasivas, esto corroboraría o podría ser explicado por la teoría de óptimo forrajeo. La selección del alimento fluctúa según los ciclos y movimientos propios de las presas (movimientos verticales y horizontales, disponibilidad de recurso, ciclos circadianos y estacionales) (65, 77, 92).

La actividad trófica ocurre durante todo el día en los macrocrustáceos pero puede variar su intensidad a lo largo de él. La edad, desarrollo, competencia, disponibilidad de oferta, ciclos internos son también variables que determinan el ciclo trófico, aunque en los juveniles este ritmo es algo más irregular que en los adultos (56, 98). Los ciclos pueden ser modificados y va a depender de la elasticidad de cada especie el tipo de respuesta a las presiones externas y las necesidades metabólicas (99, 100).

Entre algunos ejemplos podemos mencionar que el cangrejo *D. pagei* usualmente se alimenta de animales en la noche incorporando junto arena y sedimentos del bentos, mientras que la ingestión durante el día la realiza entre la vegetación acuática. Lo interesante de esto es que según los depredadores presentes las especies ajustarían su ritmo a esta presión provocando movimientos relacionados a la alimentación y a la búsqueda de refugios (59, 101). Posiblemente si en un ambiente no ocurre esta presión, el ritmo de esta pueda tener alguna otra variante.

Los cambios estacionales en la actividad trófica están asociados a la presencia y abundancia de presas potenciales y la influencia del ciclo termal acoplado a la necesidad de esos macrocrustáceos (8).

En el río Paraná medio, el mayor consumo de alimento ocurre al inicio de la primavera hasta el otoño, cuando los macrofactores (ciclo hídrico y térmico) muestran sus máximos valores. En este período, crecimiento, reproducción y desarrollo son eventos activos requiriendo que la actividad trófica incorpore los nutrientes suficientes cuali-cuantitativamente para que acompañe satisfactoriamente a estos.

En invierno, la cobertura vegetal acuática decrece debido al frío y a los bajos niveles del río, así microcrustáceos y otros grupos

planctónicos son usados como un recurso alternativo ante la ausencia de presas positivamente seleccionadas como las que habitan entre las macrófitas (64).

### Otros factores que influyen sobre la biología y ecología a los decápodos

Diversos factores abióticos condicionan la existencia de la fauna de macrocrustáceos tanto en relación a su densidad como diversidad. Primero debemos referirnos a la estacionalidad del ambiente, es decir estos presentan amplitudes térmicas importantes (temperaturas de 40 °C a por debajo de 10 °C). También existen grandes amplitudes de las concentraciones salinas en los diversos ambientes. Es decir ambientes con conductividades (medida de cantidad de iones disueltos) de 60–7,000 uS cm<sup>-1</sup>. También puede observarse tolerancia a la desecación mediante mecanismos comportamentales de migraciones por tierra firme a otros ambientes o formación de cuevas y enterramientos (36, 100, Collins inédito).

La temperatura y nivel hídrico varían a lo largo del año. Por ejemplo los extremos en los niveles de agua se acoplan a los de temperatura, y en algunas circunstancias resulta complejo definir cual factor puede ser determinante. En otros decápodos, la supervivencia es afectada por la temperatura (102-105), pero existe también especies que muestran cierta tolerancia a valores extremos. El crecimiento es afectado por la temperatura, tanto en el incremento por muda como también frecuencia de la muda (106, 107). Como ejemplo, en el cangrejo *T. borellianus* el período de intermuda es afectado por las variaciones en la temperatura sin modificar el incremento por muda (45). En *P. varians*, existe una reducción en el período de intermuda cuando la temperatura se incrementa (107), sin embargo en *P. argentinus* (108) el incremento de la temperatura no

modificaría la frecuencia de muda debiendo tener mayor influencia la maduración ovárica.

Durante aguas bajas, los refugios se pierden y las poblaciones se concentran. Si el volumen del agua decrece drásticamente, las condiciones químicas y espaciales en las lagunas, bañados y arroyos puede resultar una condición limitante a la existencia de los decápodos (Decrecimiento extremo de oxígeno disuelto, incremento en la cantidad de material orgánico por senescencia de la vegetación acuática, aumento de las concentraciones iónicas, cambios en pH, entre otros). La existencia de decápodos y su permanencia en estos ambientes inestables sugieren el uso de diversas estrategias como ajuste a esos ambientes.

Como primera estrategia, los decápodos dulciacuícolas responden al decrecimiento de oxígeno disuelto en el agua incrementando la tasa de ventilación (35, 109). Esta respuesta ventilatoria es necesaria pero puede ser insuficiente en ciertos momentos extremos en el cual necesitan otros mecanismos compensatorios, como el incremento en la concentración de hemocianina, uso de vías anaeróbicas, decrecimiento de la tasa metabólica (35).

### Bibliografía:

1. Manning, R., Hobbs, H., .1977. Decapoda. En: "Biota Acuática de Sudamérica Austral". Hurlbert SH (ed), San Diego State University, (San Diego). 157-162.
2. Rodríguez, G., 1992. The freshwater crabs of America. Family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. *Fauna Trop* **31**:1-189
3. Magalhães, C., Türkay, M., 1996a. Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. I. The generic system with description of some new genera. *Senckenbergiana bio.* **75**: 63-95.
4. Magalhães, C., Türkay, M., 1996b. Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae III. The genera *Fredilocarcinus* and *Goyazana* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana biol.* **75**: 131-142.
5. Magalhães, C., Türkay, M., 1996c. Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae II. The genera *Forsteria*, *Melocarcinus*, *Sylviocarcinus*, and *Zilchiopsis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana biol.* **75**: 97-130.
6. Morrone, J. J., Lopretto, E. C., 2001. Trichodactylid biogeographic patterns (Crustacea: Decapoda) and the Neotropical region. *Neotrópica* **47**:49-55
7. Martin, J. W., Davis, G. E., 2001. An update classification of the recent Crustacea. *Nat Hist. Mus. Los Angeles County Contrib. Sci* **39**:1-124
8. Collins, P.; Williner, V., Giri, F., 2007. Littoral communities. Macrocrustaceans. "The middle Parana river, limnology of a subtropical wetland". Iriondo M. H., Paggi J. C. & M. J. Parma (Eds.). Springer-Verlag, (Berlin). 277-302.
9. Magalhaes, C., Türkay, M., 2009. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae, IV. The genera *Dilocarcinus* and *Poppiana* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae). *Senckenbergiana biol.* **88**: 185–215.
10. Morrone, J. J., Lopretto, E. C., 1995. Parsimony analysis of endemism of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) from southern South America. *Neotropica* **41**: 3-8.
11. Jalihal, D. R., Sankolli, K. N., Shenoy, S., 1993. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* **65**: 365-376.
12. Feldmann, R. M., Schweitzer, C. E., 2006. Paleobiogeography of southern hemisphere Decapod Crustacea. *J. Paleontol.* **80**: 83–103.
13. Schram, F.R., Koenemann, S., 2004. "Are the Crustaceans Monophyletic? Assembling the Tree of Life" (ed. by Cracraft, J. & M. J. Donoghue), Oxford University Press. 319-329.

14. Ortmann, A. E., 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Pro. Am. Phil. Soc.* **41**: 267-400.
15. Ringuélet, R. A., 1949. Consideraciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Aegla* Leach (Decápodos Anomuros). *Notas del Museo de La Plata* **14**: 111-118.
16. Villalobos Figueroa, A., 1969. Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del género *Macrobrachium*. *FAO Fish. Rep.* **57**: 1055-1066.
17. Bond-Buckup, G., Jara, C. G., Pérez-Losada, M., Buckup, L., Crandall K. A., 2008. Global diversity of crabs (Aegliidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 267-273.
18. Crandall, K.A., Buhay, J. E., 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae-Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 295-301.
19. Yeo, D. C. J., Ng, P. K. L., Cumberlidge, N., Magalhães, C., Daniels, S. R., Campos M. R., 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 275-286.
20. Ituarte, R. B., Spivak, E. D., Anger, K., 2005. Effects of salinity on embryonic development of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) cultured in vitro. *Invertebr. Reprod. Dev.* **47**: 213-223.
21. Jayachandra, K. V., 2001. "Palaemonid prawns. Biodiversity, Taxonomy, Biology and Management". Science Publishers, Enfield (New Hampshire). 624p.
22. Murphy, N. P., Austin, C. M. 2005. Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zool Scr.* **34**: 187-197.
23. De Grave, S., Cai, Y., Anker, A., 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**: 287-293.
24. Sternberg, R. v., Cumberlidge, N., Rodríguez, G., 1999. On the marine sister groups of the freshwater crabs (Crustacea: Decapoda). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **37**: 19-38.
25. Cumberlidge, N., Ng, P. K. L., 2009. Systematics, evolution, and biogeography of freshwater crabs. En: Martin, J.W., K.A. Crandall, and D.L. Felder (eds.) "Decapod Crustacean Phylogenetics". *Crustacean Issues*. Koenemann, S. (series ed.) Vol. 18. (London) CRC Press, Taylor & Francis Group. 491-508.
26. Schubart, C. D., Reuschel, S., 2009. A proposal for a new classification of Portunoidea and Cancroidea (Brachyura: Heterotremata) based on two independent molecular phylogenies. In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (eds.), *Crustacean Issues 18: "Decapod Crustacean Phylogenetics"*, (Florida). Taylor & Francis/CRC Press. 533-549.
27. Hobbs, H. H. Jr., 1988. Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. En: Holdich DM, Lowery RS eds. *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. (London) Chapman and Hall, 52-82.
28. Scholtz, G., 2002. Evolution and biogeography of freshwater crayfish. En: "The Biology of Freshwater Crayfish". Holdich DM ed. (Oxford). Blackwell Scientific Publications, 30-52.
29. Rode, A. L., Babcock, L. E., 2003. Phylogeny of fossil and extant freshwater crayfish and some closely related nephropid lobsters. *J. Crustacean Biol.* **23**: 418-435.
30. Feldmann, R. D., Vega, F. J., Applegate, S. P., Bishop, G. A., 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *J. Paleontol.* **72**: 79-90.
31. Schmitt, W. L., 1942. The species of *Aegla*, endemic South American fresh-water crustaceans. *Proc. U. S. nat. mus.* **91**: 431-520.
32. Ringuélet, R. A., 1949. Consideraciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Aegla* Leach (Decápodos Anomuros). *Notas del Museo de La Plata* **14**: 111-118.

33. Feldmann, R. M., 1986. Paleobiogeography of two decapod crustacean taxa in the Southern Hemisphere: Global conclusions with sparse data. En: "Crustacean biogeography". Gore RH, Heck KL eds. (London). Chapman and Hall. 5-19.
34. Pérez-Losada, M., Bond-Buckup, G., Jara, C. G., Crandall, K. A., 2004. Molecular systematics and biogeography of the Southern South American Freshwater crabs *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aegliidae) using multiple heuristic tree search approaches. *Syst. Biol.* **53**: 1-14.
35. Schmidt-Nielsen, K., 1997. "Animal physiology: Adaptation and environment". Cambridge University Press. (Cambridge) 607p.
36. Fernández, D., Collins, P. A., 2002. Estrategia de supervivencia de cangrejos en ambientes dulciacuícolas inestables. *Nat. Neotrop.* **33**: 81-84.
37. Fingerman, M., 1992. Glands and Secretion. En: "Microscopic anatomy of Invertebrates", Decapoda Crustacea. Harrison FW, Humes AG (eds). Wiley-Liss Publication, (New York), X. 345-394.
38. Bauer, R. T., Martin, J. W., 1991. "Crustacean Sexual Biology". Columbia University Press. (New York). 355p
39. Boschi, E. E., 1981. Decapoda Natantia. Fauna de agua dulce de la República. *FECIC* **26**: 1-61.
40. Collins, P. A. 2000. Mecanismos de coexistencia en poblaciones de Palaemónidos dulciacuícolas (Crustacea, Decapoda, Caridea). Tesis Doctoral Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
41. Williner, V., 2009. Foregut ossicles morphology and feeding of the freshwater anomuran crab *Aegla uruguayana* (Decapoda, Aegliidae). *Acta Zool-Stockholm* (en prensa).
42. Icely, J. D., Nott J. A., 1992. Digestion and absorption: digestive system and associated organs. En: "Microscopic anatomy of invertebrates: Decapod, Crustacea". F.W. Harrison and A.G. Humes, (Eds), Wily-Liss Inc., ( Nueva York), X. 147-201.
43. Collins, P. A., 1997a. Cultivo del camarón *Macrobrachium borellii* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), con dietas artificiales. *Nat. Neotrop.* **28**: 39-45.
44. Collins PA, Petriella A (1999) Growth Pattern of isolated prawns of *Macrobrachium borellii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Invertebrat Reprod Dev* **36**:1-3.
45. Renzulli, P., Collins, P. A., 2000. Influencia de la temperatura en el crecimiento del cangrejo *Trichodactylus borellianus*. *FABICIB* **4**:129-136.
46. Williner, V., Collins, P. A., 2000a. ¿Existe jerarquización en las poblaciones de Palaemónidos del valle aluvial del Río Paraná?. *Nat. Neotrop.* **31**: 53-60.
47. Williner, V., Collins, P. A. 2003. Effects of cypermethrin upon the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea: Decapoda: Braquiura). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **71**:106-113.
48. Montagna, M., Collins, P.A. 2004. Efecto de un formulado comercial del herbicida glifosato sobre el cangrejo *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda: Braquiura). *FABICIB* **8**:227-234.
49. Collins, P. A., Cappello, S., 2006. Cypermethrin toxicity to aquatic life: bioassays for the freshwater prawn *Palaemonetes argentinus*. *Ach. Environ. Contam. Toxicol.* **51**:79-85.
50. Collins, P. A., 2001. Relative growth of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Decapoda: Palaemonidae). *Nauplius* **9**: 53-60.
51. König, N., Williner, V., 2006. Crecimiento relativo de *Trichodactylus borellianus* (Crustacea: Decapoda: Trichodactylidae) en un sector del tramo medio del Río Paraná. Reunión Argentina de Ciencias Naturales y IX Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral, Paraná (Entre Ríos). 53-54.
52. Giri, F., Collins, P. A., 2004. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of Family Aegliidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Italian J. Zool.* **71**:85-88.
53. Giri, F., 2009. Revisión de la variabilidad morfológica intrapoblacional e interpoblacional mediante métodos de análisis cuantitativos de la forma. Especies del Género *Aegla* Leach (Crustacea, Decapoda, Anomura) de la Argentina. Tesis para obtener el título de doctor en Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 186 p.



54. Collins, P. A., Giri, F., Williner, V., 2006a. Population dynamics of *Trichodactylus borellianus* (Crustacea Decapoda Brachyura) and interactions with the aquatic vegetation of the Paraná River (South America, Argentina). *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **42**: 19-25.
55. Karplus, I., Barki, A., Israel, Y., Cohen, S., 1991. Social control of growth in *Macrobrachium rosebergii* II The "leapfrog" growth pattern. *Aquaculture* **96**: 325-365.
56. Collins, P. A., 1995. Variaciones diarias de la actividad trófica en una población de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Decapoda). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* **26**: 57-66.
57. Williner, V., Collins, P. A., 2002a. Daily rhythm of feeding activity of a freshwater crab *Dilocarcinus pagei pagei* in National Park Río Pilcomayo, Formosa, Argentina. En: "Modern approaches to the study of Crustacea". Escobar-Briones, Alvarez (eds) Kluwer Academic and Plenum Publishers, (Nueva York). 171-178.
58. Walker, I., 1994. The benthic litter-dwelling macrofauna of the Amazonian forest stream Taruma-rim: patterns of colonization and their implications for community stability. *Hydrobiologia* **291**:75-92.
59. Carter, J. L., End, S. V., Kenelly, S. S., 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structures. *Freshwater Biol.* **35**:109-124.
60. Palmer, M., Arensburger, P., Martín, A., Denman, W., 1996. Disturbance, and path-specific responses: the interactive effects of woody debris and floods on lotic invertebrates. *Oecologia* **105**:247-257.
61. Poi de Neiff, A. G., Carignan, R. 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná river floodplain. *Hydrobiologia* **345**:185-196.
62. Lercari, D., Defeo, O., 1999. Effects of freshwater discharge in Sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine Coastal Mar. Sci.* **49**:457-468.
63. Pothoven, S., Fahnenstiel, G. L., Vanderploeg, H. A., 2004. Spatial distribution, biomass and population dynamics of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *Hydrobiologia* **522**:291-299.
64. Collins, P. A., Williner, V., Giri, F., 2006b. Trophic relationships in crustacean decapods of a river with a floodplain. En: "Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon". Elewa A. M.T ed. New York: Springer-Verlag. 59-86.
65. Renzulli, P., Collins, P. A., 2001. Ritmo nictimeral de la actividad locomotora de los cangrejos dulciacuícolas *Dilocarcinus pagei pagei* y *Trichodactylus borellianus*. *FABICIB* **5**:145-153.
66. Collins, P. A., Williner, V., 2003. Feeding of *Acetes paraguayensis* (Nobili) (Decapoda: Sergestidae) in flood valley of river Paraná Argentina. *Hydrobiologia* **493**:1-6.
67. Walker, I., Ferreira, M. J. N., 1985. On the populations dynamics and ecology of the shrimp species (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Central Amazonian river Taruma-Mirim. *Oecologia* **66**:264-270.
68. Bamber, R., Henderson, P. 1994. Seasonality of caridean decapod and mysid distribution and movements within the Seven estuary and Bristol Channel. *Bio. J. Linn. Soc.* **51**:83-91.
69. Cartaxana, A., 1994. Distribution and migrations of the prawn *Palaemon longirostris* in the Mira river estuary (Southwest Portugal). *Estuaries* **17**:685-694.
70. Sogard, S., Able, K., 1994. Diel Variation in immigration of fishes and decapod crustaceans to artificial seagrass habitat. *Estuaries* **17**:622-630.
71. Rodrigues Capitulo, A., Freyre, L., 1989. Demografía de *Palaemonetes* (*Palaemonetes*) *argentinus* Nobili (Decapoda Natantia). I Crecimiento. *Limnobiós* **2**:744-756.
72. Spivak, E. D., 1997. Life history of a brackish-water population of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda: Caridea) in Argentina. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **33**:179-190.



73. Blank, G. S., Fingler, M. H. 1996. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). *J. Crustac. Biol.* **16**: 300-309.
74. Díaz, H., Conde, J. E. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bull. Mar. Sci.* **45**:48-163.
75. Alarcón, D. A., Arruda Leme, M. H., Cobo, V. J., 2002. Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, northern coast of São Paulo State, Brazil. En: "Modern Approaches to the Study of Crustacea". Escobar-Briones E, Alvarez F (eds) Kluwer, New York. 179-182.
76. Lopretto, E. C., 1995. Crustacea Eumalacostraca. En: Ecosistemas de Aguas continentales, Lopretto EC, Tell G (eds), Ediciones Sur, La Plata, III. 1001-1039.
77. Collins, P. A., Paggi, J. C., 1998. Feeding ecology of *Macrobrachium borellii* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná, Argentina. *Hydrobiologia* **362**: 21-30.
78. Collins, P. A., 1999a. Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in flood valley of river Parana Argentina. *J. Crustac. Biol.* **19**:485-492.
79. Collins, P. A., 2005. A coexistence mechanism for two freshwater prawns in the Paraná river floodplain. *J. Crustac. Biol.* **25**:219-225.
80. Durrett, R., Levin, S., 1998. Spatial aspects of interspecific competition. *Theoretical Pop. Biol.* **53**: 30-43.
81. Kneib, R. T., 1987. Seasonal abundance, distribution and growth of postlarval and juvenile grass shrimp (*Palaemonetes pugio*) in a Georgia, USA, salt marsh. *Mar. Biol.* **96**: 215-223.
82. Junk, W. J., Bailey, P. B., Sparks, R. E., 1989. The Flood Pulse concept in river-floodplain systems. En: Proceeding of the International Larger River Symposiums, Dodge D (ed). *Can. Spec. Fish. Aquat. Sci.* 106p.
83. Bonetto, A. A., Pignalberi, C., Cordiviola, E., 1963. Ecología alimentaria del amarillo y moncholo, *Pimelodus clarias* (Bloch) y *Pimelodus albicans* (Valenciennes) (Pisces, Pimelodidae). *Physis* **24**: 87-94.
84. Oliva, A., Ubeda, C., Vignes, E. I., Iriondo, A., 1981. Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (*Pimelodus maculatus* Lacépède 1803) del río de la Plata (Pisces, Pimelodidae). *Comun. Mus. Argent. Cienc. Nat. 'Bernardino Rivadavia'* *Ecol* **1**:31-50.
85. Beltzer, A. H., 1983a. Alimentación de la garcita azulada (*Butorides striatus*) en el valle aluvial del río Paraná medio (Ciconiiformes: Ardeidae). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **16**: 203-206.
86. Beltzer, A. H., 1983b. Nota sobre fidelidad y participación trófica del "Bigua común" (*Phalacrocorax olivaceus*) en ambientes del río Paraná medio (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* **14**: 111-114.
87. Williams, J. D., Scrochi, G., 1994. "Ofidios de agua dulce de la República Argentina". Fauna de agua dulce de la República Argentina. Reptilia, fascículo 3, Oficia Lepidosauria. Centro Editor de América Latina, Buenos Aires.
88. Gori, M., Carpaneto, G. M., Ottino, P., 2003. Spatial distribution and diet of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* in the Ibera Lake (northern Argentina). *Acta Theriol.* **48**: 495-504.
89. López, J. A., Arias, M. M., Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., 2006. Dieta y variación morfológica de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en tres localidades del valle de inundación del río Paraná (Argentina). *Rev. Esp. Herpetol.* **16**: 32-39.
90. Collins, P. A., 2004. Cultivo alternativo en el valle aluvial del río Paraná: camarones dulciacuícolas en jaulas flotantes. *CIVA 2003* :427-433.
91. Collins, P. A., 1999b. Role of natural productivity and artificial feed in enclosures with the freshwater prawn, *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896). *J. Aqua. Trop.* **14**: 47-56.

92. Collins, P. A., Williner, V., 2003. Feeding of *Acetes paraguayensis* (Nobili) (Decapoda: Sergestidae) in flood valley of river Paraná Argentina. *Hydrobiologia* **493**:1-6.
93. Popchenko, V. I., 1971. Consumption of Oligochaeta by fishes and invertebrates. *J. Ichthyol.* **11**:75-80.
94. Bouguenec, V., Giani, N., 1989. Les Oligochètes aquatiques en tant que proies des invertébrés et des vertébrés: une revue. *Acta Oecol. Appl.* **10**:177-196.
95. Devercelli, M., Williner, V., 2006. Diatom grazing by *Aegla uruguayana* (Decapod: Anomura: Aegliidae): digestibility and cell viability after gut passage. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **42**: 73-77.
96. Williner, V., Collins, P. A., 2000b. Observaciones en laboratorio de la actividad diaria de *Dilocarcinus pagei pagei*. Resúmenes VII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral". Santa Fe. 173.
97. Collins, P. A., 1997b. Ritmo diario de alimentación en el camarón *Macrobrachium borellii* (Decapoda, Palaemonidae). *Iheringia Sér. Zool.* **82**:19-24.
98. Giri, F., Williner, V., Collins, P. A., 2002. Tiempo de evacuación del camarón dulciacuícola *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) alimentado con larvas de mosquito *Culex pipens* s.l. *FABICIB* **6**: 37-41.
99. Collins, P. A., 2005. A coexistence mechanism for two freshwater prawns in the Paraná river floodplain. *J. Crustac. Biol* **25**: 219-225.
100. Williner, V., Collins, P. A., 2002b. Variación espacio-temporal de la actividad del camarón *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877). *Ecol. Austral* **12**: 3-10.
101. Chul-Woong, O., Hartnoll, R., 2000. Effects of food supply on the growth and survival of the common shrimp, *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* **73**: 83-99.
102. Carmona-Osalde, C., Rodríguez-Serna, M., Olvera-Novoa, M., Gutiérrez-Yurrita, P., 2004. Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamasii* at three different water temperatures. *Aquaculture* **232**: 305-316.
103. Paglianti A, Gherardi F (2004) Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: a comparison between indigenous and invasive species. *J Crustac Biol* **24**(1):140-148.
104. Díaz, F., Sierra, E., Re, A. D., Rodríguez, L., 2002. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *J. Therm. Biol.* **27**: 423- 428.
105. Hartnoll, R. G., 1982. Growth. En: "The biology of Crustacea". Bliss DE (ed) Academic press. (New York), II. 11-196.
106. Wu, L., Dong, S., 2002. Compensatory growth responses in juvenile chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*, at different temperatures. *J. Crustac. Biol.* **22**: 511-520.
107. Jefferies, D. J., 1964. The moulting behaviour of *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Palaemonidae). *Hydrobiologica* **24**:457-488.
108. Felix, M. M. L., Petriella, A. M., 2003. Molt cycle of the natural population of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) from Los Padres lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Iheringia Ser. Zool.* **93**: 399-411.
109. Taylor, H. H., Taylor, E. W., 1992. Gills and lungs: the exchange of gases and ions. En: "Microscopic anatomy of Invertebrates", Harrison FW, Humes AG (eds). Decapoda Crustacea. Wiley-Liss Publication. (New York), X. 203-294.

**Apéndice:** Lista de taxones hallados en Argentina ordenadas sistemáticamente (7). Se suprimieron algunas subdivisiones del Infraorden Brachyura.

Orden	Suborden	Infraorden	Superfamilia	Familia	Especie	
Decapoda	Dendrobranchiata		Sergestoidea	Sergestidae	<i>Acetes paraguayensis</i>	
	Pleocyemata	Caridea	Palaemonoidea	Palaemonidae	<i>Palaemonetes argentinus</i>	
					<i>Macrobrachium amazonicum</i>	
					<i>M. borellii</i>	
						<i>M. jelskii</i>
						<i>Pseudopalaemon bouvieri</i>
		Astacidae	Parastacoidea	Parastacidae	<i>Parastacus pilimanus</i>	
					<i>P. defosus</i>	
					<i>Samastacus spinifrons</i>	
		Anomura	Galattheoidea	Aeglidae	<i>A. affinis</i>	
				<i>A. humahuaca</i>		
				<i>A. intercalata</i>		
				<i>A. jujuyana</i>		
				<i>A. neuquensis</i>		
				<i>A. parana</i>		
				<i>A. platensis</i>		
				<i>A. singularis</i>		
				<i>A. ringueleti</i>		
				<i>A. riolimayana</i>		
				<i>A. sanlorenzo</i>		
				<i>A. scamosa</i>		
				<i>A. septentrionalis</i>		
				<i>A. uruguayana</i>		
	Brachyura	Portunoidea	Trichodactylidae	<i>Dilocarcinus pagei</i>		
				<i>D. septemdentatus</i>		
				<i>Poppiana argentiniana</i>		
				<i>Sylviocarcinus australis</i>		
				<i>S. pictus</i>		
				<i>Trichodactylus borellianus</i>		
				<i>T. kensleyi</i>		
				<i>T. panoplus</i>		
				<i>Valdivia camerami</i>		
				<i>Zilchiopsis collastinensis</i>		
				<i>Z. oronensis</i>		