

Estimación de la producción secundaria de *Uca uruguayensis* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) en Bahía Samborombón, Argentina

Estimating secondary production of *Uca uruguayensis* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) from Samborombón Bay, Argentina

LC Armendáriz^{1*}, II César^{1,2}

¹ División Zoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque S/N, La Plata, 1900, Argentina. * E-mail: lauraarm@netverk.com.ar.

² Investigador CIC. Calle 526 s/n, e/10 y 11, La Plata, 1900 Argentina.

Resumen

Se recolectaron individuos de *Uca uruguayensis* ($n = 1200$, 216 megalopas, 984 indiferenciados y adultos), se contaron y clasificaron en indiferenciados, machos o hembras. Cada uno se midió (ancho del caparazón, AC) y pesó (peso seco, PS). Los cangrejos fueron analizados y separados en cohortes mediante la conversión de la distribución polimodal de frecuencias de tallas en curvas normales. Se registraron seis cohortes durante el periodo de estudio, coexistiendo dos cohortes en septiembre y diciembre de 2001, abril y octubre de 2002, y tres en marzo y junio de 2001, diciembre de 2002 y febrero de 2003. Se capturaron hembras ovígeras en diciembre de 2001 y 2002, y febrero de 2003, esta última fecha en que se registró el establecimiento de las megalopas en todas las estaciones de muestreo. Se obtuvo la correlación entre AC y PS, y se analizó el patrón de crecimiento aplicando la función potencial ($PS = a AC^b$). Machos, hembras e individuos indiferenciados fueron analizados, independientemente o en conjunto, evidenciándose una alometría positiva para el PS y presentando los machos los valores mayores de alometría. Para estimar la producción anual se utilizó el método de frecuencias de tallas, donde la mayor contribución a la producción estuvo dada por los individuos maduros, en particular por los incluidos en el intervalo de tallas de 10 a 11.99 mm. Por otra parte, se registró un número bajo de individuos en las tallas previas a la pubertad. La biomasa total (expresada en PS) varió entre 20 y 611 mg m⁻² y los valores más altos se registraron durante el verano.

Palabras clave: producción secundaria, cangrejo violinista, *Uca uruguayensis*, Argentina.

Abstract

Specimens of *Uca uruguayensis* were collected ($n = 1200$, 216 megalopae, 984 undifferentiated and adults), counted and classified as males, females or undifferentiated individuals. Each was measured (total carapace width, CW) and weighed (dry weight, DW). The crabs were analyzed and separated into cohorts by the conversion of polymodal width-frequency distributions into normal curves. Six cohorts were recruited during the study period. Two cohorts coexisted in September and December 2001, and April and October 2002, and three in March and June 2001, December 2002, and February 2003. Oviparous females were captured in December 2001 and 2002, and February 2003; on this last date, megalopal settlement was registered at all the sampling sites. The correlation between CW and DW was analyzed and the growth pattern was modelled by applying the power function ($DW = a CW^b$). Males, females and undifferentiated individuals were examined separately and all together as a group. The data were fitted, indicating a positive allometry for DW, males showing the highest allometric values. To estimate the annual production we used a size-frequency method. Mature individuals, in particular those included in the 10–11.99 mm size class, contributed most to production. On the other hand, few individuals belonged to the size class prior to puberty. Total biomass (expressed in DW) varied between 20 and 611 mg m⁻² and the highest values were recorded during summer.

Key words: secondary production, fiddler crab, *Uca uruguayensis*, Argentina.

Introducción

Uca uruguayensis (Nobili 1901) (Ocypodidae) es un cangrejo estuarial endémico de la región Neotropical y su área de distribución abarca desde Río de Janeiro (Brasil) hasta el Río Quequén (Buenos Aires, Argentina); habita substratos limosos o limoarenosos de los niveles más altos de la intermareal (Spivak *et al.* 1991; Spivak 1997a, 1997b). En los humedales de la Bahía Samborombón se halla la población permanente más austral de la especie, que junto a *Chasmagnathus*

Introduction

Uca uruguayensis (Nobili 1901) (Ocypodidae) is an estuarine crab endemic to the Neotropical region. It is distributed from Rio de Janeiro (Brazil) to the Quequén River (Buenos Aires, Argentina), occupying the higher levels of silty or silt-sandy intertidal substrates (Spivak *et al.* 1991; Spivak 1997a, 1997b). The southernmost permanent population inhabits Samborombón Bay, one of the most attractive and special wetlands in the Province of Buenos Aires, Argentina (declared

granulatus Dana 1851, configuran extensos cangrejales. Éstos constituyen amplias áreas de alimentación para aves migratorias tales como el chorlo dorado *Pluvialis dominica* (Müller) y la becasa de mar *Limosa haemastica* (Linnaeus), la cuál se alimenta de *U. uruguayensis* (Leno 2000), así como también para peces de importancia económica y deportiva como la corvina rubia *Micropogonias furnieri* (Demarest 1823) y la corvina negra *Pogonias cromis* (Linnaeus 1766). La Bahía Samborombón representa uno de los humedales más atractivos y especiales de la Provincia de Buenos Aires, declarada Sitio Ramsar en 1997.

Las referencias acerca de la producción secundaria en Crustacea incluyen varios trabajos (Martien y Benke 1977, Dehdashti y Blinn 1991, Calcagno *et al.* 1997, Cartes y Sorbe 1999); así como existen otras para Decapoda (Fogarty y Idoine 1986, Ferreira-Fontoura y Buckup 1991, Hanekom y Baird 1992, Anastácio y Marques 1995, Whitmore y Huryrn 1999) y para Brachyura (Waters 1977, Fredette *et al.* 1990, Heck *et al.* 1995), aunque no se han reportado estimaciones de la producción secundaria para *U. uruguayensis*.

El objetivo de esta contribución fue brindar información acerca de la producción secundaria de *U. uruguayensis* en Bahía Samborombón, con la finalidad de que ésta pueda ser utilizada por las autoridades correspondientes en programas de manejo de este ecosistema de humedales.

Área de estudio

La Bahía Samborombón es un depocentro que se extiende desde Punta Piedras (35°30' S, 56°45' W) hasta Cabo San Antonio (36°22' S, 57°23' W). Está formada por sedimentos marinos y provenientes de los ríos Uruguay y Paraná, generando extensas llanuras costeras y marismas (Violante *et al.* 2001). Sus costas son bañadas por aguas salobres y corresponden al área estuarial del Río de la Plata (Boschi 1988).

La vegetación en la llanura aluvial es principalmente herbácea y está representada por espartillo *Spartina alterniflora* Loisel y *S. densiflora* (Brong.), pasto salado *Distichlis scoparia* (Kth.) Arech. y *D. spicata* (L.) Greene, y cortadera *Cortaderia selloana* (Schult.) Asch. et Graebn. En los suelos arcillosos inundables se encuentran praderas de jume *Salicornia ambigua* Michx., expuestas a las mareas, la erosión y depositación de sedimentos (Vervoorst 1967).

Materiales y métodos

Se realizaron nueve muestreos desde marzo de 2001 hasta febrero de 2003 en la desembocadura del Canal 1 en el Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón. Se seleccionaron cinco estaciones de muestreo en 36°16' S, 57°06' W, una de ellas localizada en el terraplén norte del Canal, otra en el terraplén sur, otras dos en la pradera de *S. ambigua* y la última en la desembocadura del canal, caracterizada por una gran exposición a las mareas. Las fuertes lluvias e inundaciones ocurridas en la región durante 2001 afectaron las campañas, dificultando el

a Ramsar Site in 1997), giving the landscape, together with the crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851, a special physiognomy called *cangrejales* (a swampy ground infested with crabs). These habitats constitute extensive feeding areas for migratory shorebirds, such as *Pluvialis dominica* (Müller) and *Limosa haemastica* (Linnaeus), which prey on *U. uruguayensis* (Leno 2000). They are also breeding areas for fishes of commercial and sport interest, such as *Micropogonias furnieri* (Demarest 1823) and *Pogonias cromis* (Linnaeus 1766).

Several studies have been conducted on secondary production of Crustacea (Martien and Benke 1977, Dehdashti and Blinn 1991, Calcagno *et al.* 1997, Cartes and Sorbe 1999), Decapoda (Fogarty and Idoine 1986, Ferreira-Fontoura and Buckup 1991, Hanekom and Baird 1992, Anastácio and Marques 1995, Whitmore and Huryrn 1999), and Brachyura (Waters 1977, Fredette *et al.* 1990, Heck *et al.* 1995); however, no secondary production estimates have been reported for *U. uruguayensis*.

This research therefore aimed to estimate the secondary production of *U. uruguayensis* in Samborombón Bay, in order to obtain basic information that could be of use for the appropriate management of this wetland ecosystem.

Study area

Samborombón Bay is a depocentre that extends from Punta Piedras (35°30' S, 56°45' W) to Cabo San Antonio (36°22' S, 57°23' W). It is formed by sediments from the sea and from the Uruguay and Paraná Rivers, generating coastal plains with large marshes (Violante *et al.* 2001). The coast is bathed by waters of variable salinity corresponding to the estuarine area of Río de la Plata River (Boschi 1988).

The vegetation in the alluvial plain is predominantly herbaceous and consists primarily of cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel and *S. densiflora* (Brong.), salt grass *Distichlis scoparia* (Kth.) Arech. and *D. spicata* (L.) Greene, and Pampas grass *Cortaderia selloana* (Schult.) Asch. et Graebn. Meadows of *Salicornia ambigua* Michx. cover the floodable and very clayish soils of the area, exposed to tides, salinity, erosion and sediment deposition (Vervoorst 1967).

Material and methods

Nine surveys were conducted between March 2001 and February 2003 at the mouth of Channel 1 in the Samborombón Bay Wildlife Refuge. Five sampling sites were selected at 36°16' S, 57° 06' W: one located on the northern embankment of the channel, one on the southern embankment, two in a *S. ambigua* meadow and one at the mouth of the channel, characterized by considerable exposure to the tides. Owing to the heavy rains and floods during 2001 and difficult access to the sampling area, the surveys could only be conducted every three months.

Crabs were collected by hand, from the surface or their burrows (to a depth of 50 cm), using a square of 5 × 5 m, with

acceso al área de muestreo, por lo que éstas sólo pudieron realizarse cada tres meses.

Los cangrejos se recogieron a mano, tanto los hallados en superficie como los ocultos en las cuevas (hasta 50 cm de profundidad), utilizando una cuadrícula de 5 × 5 m con subunidades de 0.5 × 0.5 m. Se realizó un muestreo preliminar a fin de determinar el número mínimo de muestras a tomar, con 35 subunidades tomadas al azar. De acuerdo a los resultados obtenidos, según Elliott (1983) el número mínimo de subunidades a muestrear fue diez. Los cangrejos fueron envasados en bolsas plásticas y congelados. Se tomaron muestras del sedimento, una por estación de muestreo, con corers (Ø: 6.5 cm; h: 8 cm) para el análisis granulométrico y la determinación de materia orgánica según el método de Walkley-Black (Allison 1965). Las variables fisicoquímicas medidas fueron temperatura (°C), pH y conductividad. En el laboratorio los cangrejos se descongelaron a temperatura ambiente y se fijaron en formol al 10%, luego se contaron y clasificaron en: indiferenciados (los que no presentaban caracteres sexuales secundarios), machos o hembras. Fueron medidos (ancho total del caparazón, AC), pesados (peso seco, PS, a 60°C durante 48 h) y se realizó un análisis de correlación entre AC y PS. Se separaron las cohortes mediante la conversión de la distribución polimodal de frecuencias de tallas en curvas normales.

El método utilizado para estimar la producción anual de *U. uruguayensis* fue el de frecuencia de tallas según Runck y Blinn (1990, 1993), entre otros. Se siguieron los procedimientos de Menzie (1980) y Krueger y Martin (1980) para establecer los intervalos de confianza de la producción:

$$P = \sum_{j=1}^c (N_j - N_{j+1}) (W_j \times W_{j+1})^{1/2}$$

donde P es la producción anual, N_j es el número de individuos que alcanzan la talla j durante el año, c es el número de clases de tallas y W_j es el peso medio de la clase de talla j .

Como sugirió Waters (1977) para especies que tienen un ciclo de vida mayor a un año, la estimación de la producción anual debe ser dividida por el número de años del ciclo de vida. En *U. uruguayensis* el ciclo de vida, incluyendo los estadios larvales, comprende dos años (Spivak *et al.* 1991), y por lo tanto, el cálculo de la producción anual se realizó dividiendo entre dos.

Resultados

Las variables fisicoquímicas registradas son las típicas de un ecosistema estuarial: la temperatura del agua varió entre 10°C (julio de 2002) y 30.7°C (diciembre de 2002), el pH entre 7.82 (diciembre de 2002) y 8.97 (julio de 2002), y la salinidad, obtenida al multiplicar la conductividad medida por 0.9, varió entre 607.5 (julio de 2002) y 6741 mg L⁻¹ (febrero de 2003). El contenido de materia orgánica y carbono orgánico de los sedimentos presentó valores bajos a medios (1.29–2.52% y

0.5 × 0.5 m subunits. A preliminary sampling was carried out and 35 subunits were randomly taken. Based on these data, the minimum number of samples to be taken was calculated ($n = 10$) (Elliott 1983). Crabs were kept in plastic bags and frozen. Surface sediment samples were taken for granulometric analysis and the determination of organic matter content, using corers (Ø: 6.5 cm; height 8 cm) and following the Walkley-Black method (Allison 1965). The following physicochemical variables were measured: temperature (°C), pH and conductivity. In the laboratory, crabs were thawed at room temperature and fixed in 10% formalin. Crabs were counted and classified as males, females or undifferentiated individuals (those not showing distinct secondary sexual characters). Each was measured (total carapace width, CW) and weighed (dry weight, DW, at 60°C for 48 h), and a correlation analysis between CW and DW was made. The individuals captured were analyzed and separated into cohorts by the polymodal width-frequency distribution converted into normal curves.

To estimate the annual production of *U. uruguayensis*, we applied the size-frequency method used by Runck and Blinn (1990, 1993), among others. The procedures described by Menzie (1980) and Krueger and Martin (1980) were followed to establish confidence intervals of production:

$$P = \sum_{j=1}^c (N_j - N_{j+1}) (W_j \times W_{j+1})^{1/2}$$

where P is the annual production, N_j is the number of individuals that attained size class j during the year, c is the number of size classes and W_j is the mean weight of size class j .

As suggested by Waters (1977) for those species with life spans of more than one year, the annual production estimate should be divided by the numbers of years in the life span. In the case of *U. uruguayensis*, the life span, including the larval stages, lasts two years (Spivak *et al.* 1991), so the annual production was calculated by dividing by two.

Results

The physical and chemical variations recorded are typical of an estuarine ecosystem: water temperature ranged from 10°C (July 2002) to 30.7°C (December 2002), pH from 7.82 (December 2002) to 8.97 (July 2002), and salinity, obtained by multiplying the conductivity by 0.9, from 607.5 (July 2002) to 6741 mg L⁻¹ (February 2003). The sediments had low to medium organic matter and organic carbon contents with reference to soils, 1.29–2.52% and 0.75–1.46%, respectively, and in terms of grain size, they were clayish.

Individuals of *U. uruguayensis* were collected in all the surveys ($n = 1200$, 216 megalopae, 984 undifferentiated and adults), except in July 2002 when no crabs were found either on the surface or in their burrows to a depth of 50 cm.

Six cohorts (fig. 1) were recruited throughout the study period. Two cohorts coexisted in September and December

0.75–1.46%, respectivamente) con referencia a suelos, y de acuerdo a la granulometría, los sedimentos son arcillosos.

Se recolectaron 1200 ejemplares de *U. uruguayensis* (216 megalopas y 984 indiferenciados y adultos) durante todo el período de muestreo, excepto en julio de 2002, fecha en que no se hallaron cangrejos en la superficie ni en sus cuevas hasta una profundidad de 50 cm.

Se reclutaron seis cohortes durante el periodo estudiado (fig. 1), dos de ellas coexistiendo en septiembre y diciembre de 2001 (n4 y n5), y dos en abril y octubre de 2002 (n3 y n4), mientras en las otras fechas de muestreo coexistieron tres: marzo y junio de 2001 (n4, n5 y n6), diciembre de 2002 (n2, n3 y n4) y febrero de 2003 (n1, n2 y n3). La cohorte n4 se halló durante casi todo el periodo de muestreo, desde marzo de 2001 hasta diciembre de 2002. Se capturaron hembras ovígeras en diciembre de 2001 y 2002 y en febrero de 2003; en esta última fecha se detectó un incremento notorio en la salinidad del agua, que coincidió con el asentamiento de las megalopas en todas las estaciones de muestreo.

Se estableció el patrón de crecimiento de *U. uruguayensis* mediante una función potencial ($y = a x^b$), donde el ancho del caparazón (AC) fue la variable independiente (fig. 2). Machos, hembras y ejemplares indiferenciados se analizaron separadamente y en conjunto, demostrando una alometría positiva en el peso corporal (constante alométrica $b > 3$), excepto los individuos indiferenciados. Los machos presentaron el mayor incremento alométrico en el peso. Las ecuaciones de correlación obtenidas fueron: para los machos, $PS = 1.6529 \cdot 10^{-5} AC^{3.8753}$ ($n = 396$, $r^2 = 0.83$, $P < 0.01$); en hembras, $PS = 3.6959 \cdot 10^{-5} AC^{3.3515}$ ($n = 358$, $r^2 = 0.85$, $P < 0.01$); en indiferenciados, $PS = 7.2861 \cdot 10^{-5} AC^{2.8734}$ ($n = 126$, $r^2 = 0.69$, $P < 0.01$); y en conjunto, $PS = 3.008 \cdot 10^{-5} AC^{3.5228}$ ($n = 880$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$).

Los cálculos realizados para obtener la producción anual en *U. uruguayensis* se presentan en la tabla 1. Según López-Greco y Rodríguez (1999), la talla mínima de madurez funcional en las hembras puede determinarse por la hembra ovígera más pequeña recolectada. Considerando que la menor hembra ovígera capturada midió 9.1 mm, la contribución mayor a la producción estuvo dada por individuos maduros, en particular por los incluidos en el intervalo de tallas de 10 a 11.99 mm. Por otro lado, se registró un escaso número de individuos dentro del intervalo de clase de 6 a 7.99 mm. Considerando a los machos, hembras y cangrejos indiferenciados en forma independiente, la producción anual fue de 1.4641, 0.9295 y 0.0302 $g m^{-2} a^{-1}$, respectivamente.

Durante el periodo estudiado la biomasa (expresada como PS total) varió entre 20 y 611 $mg m^{-2} y$, como puede apreciarse en la tabla 2, los mayores valores se registraron en el verano.

Discusión

Los cangrejos violinistas se distribuyen por las regiones tropicales y templadas del planeta, viven principalmente en los

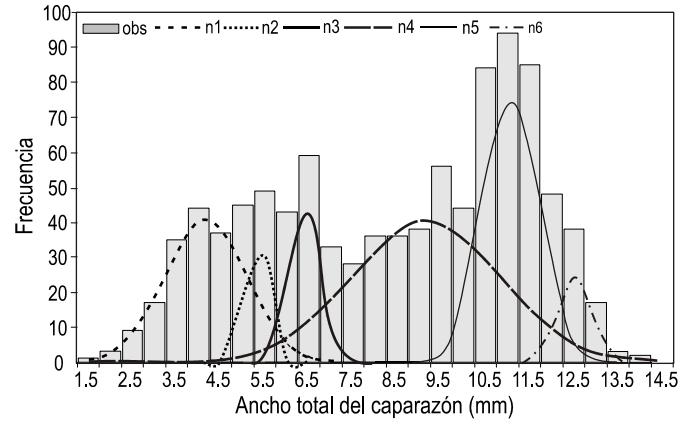


Figura 1. Distribución de frecuencias de tallas de *Uca uruguayensis* en Bahía Samborombón durante el periodo estudiado. Las curvas normales para cada cohorte (n1 a n6) se obtuvieron mediante un análisis de descomposición multimodal.

Figura 1. Size-frequency distribution of *Uca uruguayensis* in Samborombón Bay during the study period. The normal curves for each cohort (n1 to n6) were obtained by polymodal analysis.

2001 (n4 and n5), and in April and October 2002 (n3 and n4), while three cohorts were found in the surveys of March and June 2001 (n4, n5 and n6), December 2002 (n2, n3 and n4), and February 2003 (n1, n2 and n3). Cohort n4 was found in almost all the sampling period, from March 2001 to December 2002. Oviparous females were caught in December 2001 and 2002 and in February 2003; on this last date there was an increase in water salinity, which coincided with the settlement of megalopae at all the sampling sites.

The growth pattern of *U. uruguayensis* was determined by applying the power function ($y = a x^b$), where CW was used as an independent variable (fig. 2). Males, females and undifferentiated individuals were analyzed separately and all together as a group. The data were fitted, indicating a positive allometric change in body weight (allometry constant $b > 3$), except for the undifferentiated individuals. Males showed the greatest allometric increase in body weight. The following correlation equations were obtained: for males, $DW = 1.6529 \cdot 10^{-5} CW^{3.8753}$ ($n = 396$, $r^2 = 0.83$, $P < 0.01$); for females, $DW = 3.6959 \cdot 10^{-5} CW^{3.3515}$ ($n = 358$, $r^2 = 0.85$, $P < 0.01$); for undifferentiated individuals, $DW = 7.2861 \cdot 10^{-5} CW^{2.8734}$ ($n = 126$, $r^2 = 0.69$, $P < 0.01$); and for the group, $DW = 3.008 \cdot 10^{-5} CW^{3.5228}$ ($n = 880$, $r^2 = 0.96$, $P < 0.01$).

The calculations made to obtain the annual production of *U. uruguayensis* are shown in table 1. According to López-Greco and Rodríguez (1999), the minimum size of functional maturity for females can be determined by the minimum size of oviparous females in field samples. Taking into account that the smallest oviparous female captured measured 9.1 mm, we found that mature individuals were responsible for most contribution to the production, in particular those included in the 10–11.99 mm size class, while few individuals belonged to the 6–7.99 mm size class. Considering males, females and

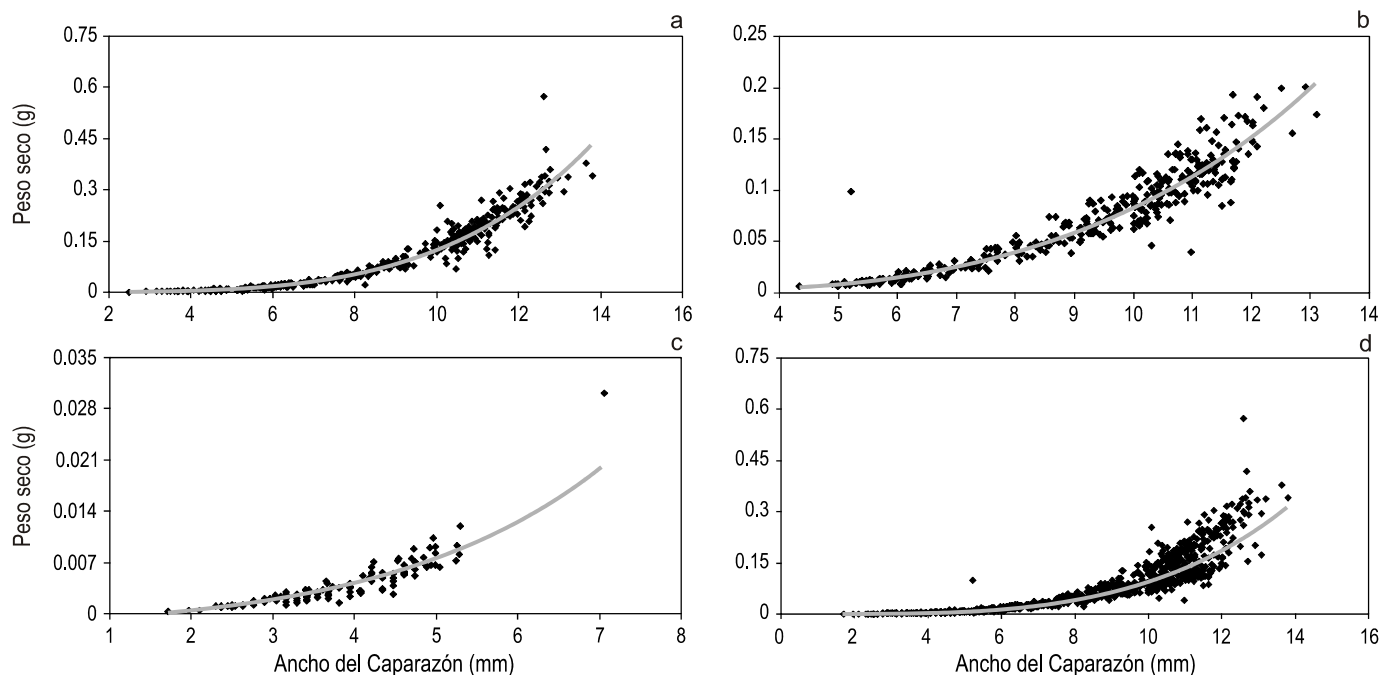


Figura 2. Análisis de correlación entre el ancho del caparazón y el peso seco en *Uca uruguayensis* capturados en Bahía Samborombón: (a) machos, (b) hembras, (c) individuos indiferenciados y (d) todos los ejemplares en conjunto.

Figure 2. Correlation between carapace width and dry weight of *Uca uruguayensis* crabs collected from Samborombón Bay: (a) males, (b) females, (c) undifferentiated individuals, and (d) all specimens grouped together.

estuarios y bahías protegidas donde construyen cuevas y se alimentan de organismos y materia orgánica asociados a los sedimentos. En Argentina la población más numerosa y estable de *U. uruguayensis* habita en Bahía Samborombón, donde alcanza densidades de 42 ind m⁻² (César *et al.* 2005).

undifferentiated crabs separately, their annual production was 1.4641, 0.9295 and 0.0302 g m⁻² yr⁻¹, respectively.

The biomass (expressed as total DW) varied between 20 and 611 mg m⁻² during the sampling period (table 2), and the highest values were recorded during the summer.

Tabla 1. Producción estimada (g m⁻² año⁻¹) de *Uca uruguayensis* por el método de frecuencias de tallas de 2001 a 2003 en el Canal 1, Bahía Samborombón: N_j es el número de individuos en la clase de talla j , W_j es el peso medio de la clase de talla j , PT es la producción total, PA es la producción anual y $v(P)$ es la varianza de la producción estimada.

Table 1. Production (g m⁻² yr⁻¹) of *Uca uruguayensis*, estimated by the size-frequency method, during 2001–2003 in Channel 1 of Samborombón Bay: N_j is the number of individuals in size class j , W_j is the mean weight of size class j , PT denotes total production, PA denotes annual production, and $v(P)$ is the variance of the production estimate.

Clases de tallas (mm)	N (ind m ⁻²)	$N_j - N_{j+1}$	W_j (g)	$(W_j \times W_{j+1})^{1/2}$	$(N_j - N_{j+1}) \times (W_j \times W_{j+1})^{1/2}$	Producción
0.0–1.99	0.047	-1.493	0.00026409	0.0007668	-0.00114483	-0.00801382
2.0–3.99	1.54	-0.397	0.00222646	0.00461311	-0.00183141	-0.01281984
4.0–5.99	1.937	0.107	0.00955814	0.01634414	0.00174882	0.01224176
6.0–7.99	1.83	-0.591	0.027948	0.04441155	-0.02624722	-0.18373057
8.0–9.99	2.421	-2.989	0.0705734	0.09798414	-0.2928746	-2.0501222
10.0–11.99	5.41	4.273	0.13604122	0.17187786	0.73443411	5.14103878
12.0–13.99	1.137	1.137	0.21715477	0.21715477	0.24690498	1.72833484
					PT	4.6269
					PA (PT/2)	2.3135
					$v(P) = 0.0598$	
					$1.8243 \leq P \leq 2.8026$	

Los sedimentos de esta llanura costera han sido descritos por Violante *et al.* (2001). En nuestras estaciones de muestreo predominaron las arcillas y los valores de materia orgánica hallados fueron similares a los citados para esa fracción por Ieno (2000), más al sur de la Bahía Samborombón. Aún queda por dilucidar que papel juegan los sedimentos y la estructura comunitaria de su fauna en la producción secundaria de *U. uruguayensis*.

En las especies de *Uca* de la zona tropical, donde su reproducción es casi continua a lo largo del año, los cangrejos violinistas presentan una distribución unimodal de tallas. Por el contrario, las especies de distribución templada, tienden a concentrar su reproducción en los meses cálidos del año con una progresión hacia una distribución polimodal de frecuencias de tallas (Thurman 1985). En la población estudiada en el Canal 1, encontramos dos o tres cohortes simultáneas, con el periodo de reproducción extendiéndose desde fines de primavera hasta fines de verano. Como se señalara anteriormente, los cangrejos se recolectaron durante todo el periodo de muestreo, excepto en el invierno de 2002. Esta ausencia de ejemplares en la superficie pudo deberse a mortalidad o al ocultamiento en las cuevas e inactividad, producto de las bajas temperaturas registradas durante esos días en la región. En consecuencia, los valores de biomasa registrados en la primavera siguiente fueron los menores de todo el periodo estudiado. Al respecto puede mencionarse que la población de *U. uruguayensis* estudiada por Spivak *et al.* (1991) en la Laguna Mar Chiquita, también presentó una distribución bimodal de frecuencias de tallas durante la mayor parte del año, inactividad de los organismos en el invierno y un descenso importante en las tasas de crecimiento de ambos sexos en otoño e invierno. En relación a ello parecería que esta especie presenta una dinámica poblacional semejante a lo largo de su distribución en Argentina.

En la bibliografía consultada (ver Introducción), los cálculos de la producción se basan en estimaciones no uniformes del peso corporal, algunos utilizan el peso húmedo (Ferreira-Fontoura y Buckup 1991, Anastácio y Marques 1995), el peso seco a 95°C (Hanekom y Baird 1992) o el PS libre de cenizas (Heck *et al.* 1995). De aquí que sólo encontramos valores de producción anual comparables en peso seco a los registrados en *U. uruguayensis* (e.g., 23 kg ha⁻¹) en *Orconectes virilis* (Hagen) del Lago Michigan (Waters 1977), pero son menores que los calculados para el cangrejo de interés económico *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Fredette *et al.* 1990). Sin embargo, es de destacar la talla mucho mayor de este último cangrejo respecto a la especie estudiada.

Aquellos individuos que alcanzaron la madurez reproductiva fueron los que contribuyeron en mayor medida a la producción secundaria. En particular, los machos de *Uca* presentan un quelípodo hipertrofiado, que a menudo representa la mitad del peso total del animal (Kaestner 1970). Por otro lado, hubo una ausencia considerable de individuos prepúberes, la cual pudo deberse a un incremento en la mortalidad en esas tallas. Esto podría explicarse por una depredación diferencial: la becasa de mar y el chorlo dorado (ver Introducción)

Discussion

Fiddler crabs are distributed from tropical to temperate regions of the world, mainly in estuaries and protected bays, where they dig burrows and feed on organic matter and organisms associated with the sediment. In Argentina, the most stable and numerous population of *U. uruguayensis* inhabits Samborombón Bay, where it reaches densities of 42 ind m⁻² (César *et al.* 2005).

Sediments from this coastal plain have been described by Violante *et al.* (2001). Clays predominated at our sampling sites and the values for organic matter were similar to those reported by Ieno (2000) for that fraction further to the south of Samborombón Bay. The role of sediments and of their faunal community structure in the secondary production of *U. uruguayensis* has yet to be elucidated.

In tropical *Uca* species, reproduction is more or less continuous throughout the year, and fiddler crabs show a unimodal distribution by size class. In contrast, those that have a temperate distribution tend to reproduce during the warm months of the year and show a progression in modal size-frequency distribution (Thurman 1985). In the Channel 1 population sampled, we found two or three simultaneous cohorts, their reproduction period extending from the end of spring to the end of summer. As mentioned before, crabs were collected in all the surveys except in winter 2002. The lack of crabs on the surface could be due to mortality or burrowing and inactivity because of the low temperatures and frosts registered during those days in the region. Consequently, the biomass values recorded the following spring were the lowest of all the study. These results concur with those obtained by Spivak *et al.* (1991) for a *U. uruguayensis* population from Mar Chiquita Lagoon, where they also registered a bimodal size-frequency distribution during most of the year, inactivity of the organisms

Table 2. Biomasa (en peso seco total) de *Uca uruguayensis* durante el período estudiado en el Canal 1 de Bahía Samborombón, Argentina. N: individuos recolectados en cada fecha de muestreo.

Table 2. Biomass (total dry weight) of *Uca uruguayensis* during the study period in Channel 1 of Samborombón Bay, Argentina. N: number of individuals collected on each sampling date.

Fecha de muestreo	N	Biomasa (mg m ⁻²)
Marzo de 2001	138	611.2
Junio de 2001	33	31.6
Septiembre de 2001	93	93
Diciembre de 2001	110	204
Abril de 2002	71	77
Octubre de 2002	33	20
Diciembre de 2002	253	143
Febrero de 2003	253	145

depredan sobre *U. uruguayensis* en diferente medida. La primera se alimenta principalmente de poliquetos como *Laeonereis acuta* Treadwell, 1923, y del cangrejo aquí estudiado, especialmente de individuos de tallas pequeñas a medianas. La otra especie depreda principalmente a *U. uruguayensis* mediante una táctica particular: observa con atención a la presa y luego de una rápida carrera extrae al cangrejo de su cueva (Ieno 2000).

El uso sustentable de los recursos naturales con propósitos de conservación es esencial para el manejo de las áreas naturales protegidas, por ello el conocimiento básico de la biología y ecología de las especies que las habitan es fundamental para lograr este objetivo (Shafer 1990). La contribución de *U. uruguayensis* al ecosistema del cangrejal, medida en valores de biomasa, fue variable a lo largo del periodo de muestreo, correspondiendo los valores máximos a los meses de marzo y diciembre de 2001 (611.2 y 204 mg m⁻², respectivamente), diciembre de 2002 (143 mg m⁻²) y febrero de 2003 (145 mg m⁻²), lo que coincide con el periodo de mayor actividad de la especie, con temperaturas por encima de 23°C y con el desarrollo de la conducta de cortejo de los machos. Por el contrario, en junio de 2001 la biomasa desciende a 31.6 mg m⁻² y comienza a aumentar en septiembre (93 mg m⁻²), registrando un aumento en abril de 2002 (77 mg m⁻²). Como se mencionara anteriormente, en julio de 2002, debido a los fenómenos climáticos acaecidos, no se registraron cangrejos en superficie y en octubre comenzó a crecer la biomasa, aunque en el verano de 2002 ésta no alcanza los valores registrados en el primer muestreo.

Finalmente, los resultados del presente trabajo brindan información básica acerca de la producción secundaria y biomasa de *U. uruguayensis*, con la finalidad de que pueda ser utilizada por la autoridad local en programas de manejo ambiental.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a JE Giménez, del Instituto de Geomorfología y Suelos (IGS), por la determinación de la granulometría y materia orgánica del sedimento; y a los Guardaparques del Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Daniel McLean y Pablo Rojas, por su apoyo en los muestreos efectuados.

Referencias

- Allison LE. 1965. Organic carbon. In: Black CA (ed.), *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, pp. 1367–1378.
- Anastácio PM, Marques JC. 1995. Population biology and production of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) in the lower Mondego River Valley, Portugal. *J. Crust. Biol.* 15(1): 156–168.
- Boschi EE. 1988. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.* 15(2): 159–182.

during the winter, and a considerable decrease in the growth rates of both sexes in autumn and winter. Hence, it would seem that the population dynamics of this species is similar throughout its area of distribution in Argentina.

In the literature consulted (see Introduction), the calculation of production is based on body-weight estimates that are not uniform, using either wet weight (Ferreira-Fontoura and Buckup 1991, Anastácio and Marques 1995), dry weight at 95°C (Hanekom and Baird 1992) or ash-free dry weight (Heck *et al.* 1995). Therefore, the annual production estimate of *U. uruguayensis* (i.e., 23 kg ha⁻¹) is comparable to that of *Orconectes virilis* (Hagen) from Lake Michigan (Waters 1977), but lower than the one reported for the economically important crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Fredette *et al.* 1990); however, it is important to mention the much larger size of this last species relative to *U. uruguayensis*.

The individuals that attained reproductive maturity were those that made the largest contribution to secondary production. In particular, *Uca* males have one very large cheliped, often accounting for half of the animal's total weight (Kaestner 1970). On the other hand, there was a significant lack of pre-puberty individuals, which could be due to increased mortality in those sizes. This fact could be explained by differential predation. For example, the shorebirds *Limosa haemastica* and *Pluvialis dominica* prey on *U. uruguayensis* to a different degree. The former feeds primarily on polychaetes such as *Laeonereis acuta* Treadwell, 1923, and then on the fiddler crab, especially on individuals of small to medium sizes. The latter preys mainly on *U. uruguayensis* using a characteristic foraging tactic: first it observes the prey with caution and then it makes a quick dash and extracts the crab from the burrow aperture (Ieno 2000).

The sustainable use of natural resources for conservation purposes is essential for the management of natural protected areas, and basic knowledge of the biology and ecology of the species is fundamental to achieve this goal (Shafer 1990). The contribution of *U. uruguayensis* to the *cangrejal* ecosystem (measured in biomass values) varied throughout the sampling period. The highest biomass values were recorded in March 2001 (611.2 mg m⁻²), December 2001 (204 mg m⁻²), December 2002 (143 mg m⁻²) and February 2003 (145 mg m⁻²), and coincided with the period of greatest activity of the species, with temperatures over 23°C and with the development of the male courtship behaviour. Conversely, biomass decreased to 31.6 mg m⁻² in June 2001 and started to increase in September (93 mg m⁻²), and an increase was recorded in April 2002 (77 mg m⁻²). As mentioned above, in July 2002, no crabs were found on the surface due to climate phenomena and in October biomass started to increase, though in summer 2002 it did not reach the values recorded in the first survey.

Finally, the results obtained in this study provide basic information on the secondary production and biomass of *U. uruguayensis* that should be of use to local authorities in the implementation of environmental management programs.

- Calcagno JA, López-Gappa J, Tablado A. 1997. Growth and production of the barnacle *Balanus amphitrite* in an intertidal area affected by sewage pollution. *J. Crust. Biol.* 17(3): 417–423.
- Cartes JE, Sorbe JC. 1999. Estimating secondary production in bathyal suprabenthic peracarid crustaceans from the Catalan Sea slope (western Mediterranean; 391–1255 m). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 239: 195–210.
- César II, Armendáriz LC, Becerra RV. 2005. Bioecology of the fiddler crab *Uca uruguayensis* and the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) in the Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Hydrobiología* 545(1): 237–248.
- Dehdashti B, Blinn DW. 1991. Population dynamics and production of the pelagic amphipod *Hyaella montezuma* in a thermally constant system. *Freshwat. Biol.* 25: 131–141.
- Elliott JM. 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 25, 156 pp.
- Ferreira-Fontoura N, Buckup L. 1991. Biomassa e produtividade de uma população natural de *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Parastacidae). *Rev. Bras. Biol.* 51(2): 289–293.
- Fogarty MJ, Idoine JS. 1986. Recruitment dynamics in an American lobster (*Homarus americanus*) population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2368–2376.
- Fredette TJ, Diaz RJ, van Montfrans J, Orth RJ. 1990. Secondary production within a seagrass bed (*Zostera marina* and *Ruppia maritima*) in Lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 13(4): 431–440.
- Hanekom N, Baird D. 1992. Growth, production and consumption of the thalassinid prawn *Upogebia africana* (Ortmann) in the Swartkops estuary. *S. Afr. Tydskr. Dierk.* 27(3): 130–139.
- Heck KL, Able KW, Roman CT, Fahay MP. 1995. Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England Estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries* 18(2): 379–389.
- Ieno EN. 2000. Las comunidades bentónicas de fondos blandos del norte de la Provincia de Buenos Aires: Su rol ecológico en el ecosistema costero. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- Kaestner A, Levi HW, Levi LR. 1970. Invertebrate Zoology. Crustacea. Vol. III. Interscience Publishers, New York, 523 pp.
- Krueger CC, Martin FB. 1980. Computation of confidence intervals for the size-frequency (Hynes) method of estimating secondary production. *Limnol. Oceanogr.* 25(4): 773–777.
- López-Greco LS, Rodríguez EM. 1999. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Grapsidae, Sesarminae): A critical overall view about the usual criteria for its determination. *Proc. Fourth International Crustacean Congress, Leiden*, pp. 675–689.
- Martien RF, Benke AC. 1977. Distribution and production of two crustaceans in a wetland pond. *Am. Midl. Nat.* 98(1): 162–175.

Acknowledgements

We are grateful to JE Giménez (Instituto de Geomorfología y Suelos (IGS), Argentina) for his help with the granulometric analysis of the sediments, and to the Samborombón Bay Wildlife Refuge rangers, Daniel McLean and Pablo Rojas, for their assistance during the surveys.

-
- Menzie CA. 1980. A note on the Hynes method of estimating secondary production. *Limnol. Oceanogr.* 25: 770–773.
- Runck C, Blinn DW. 1990. Population dynamics and secondary production by *Ranatra montezuma* (Heteroptera: Nepidae). *J. N. Am. Benthol. Soc.* 9(3): 262–270.
- Runck C, Blinn DW. 1993. Secondary production by *Telebasis salva* (Odonata) in a thermally constant aquatic ecosystem. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 12(2): 136–147.
- Shafer CL. 1990. Nature Reserves Island. Theory and Conservation Practice. Smithsonian Institution Press, Washington, 189 pp.
- Spivak ED. 1997a. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°–55°S): Distribución y ciclos de vida. *Invest. Mar.* 25: 69–91.
- Spivak ED. 1997b. Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°–41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Invest. Mar.* 25: 105–120.
- Spivak ED, Gavio MA, Navarro CE. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita Lagoon (Argentina). *Bull. Mar. Sci.* 48(3): 679–688.
- Thurman C. 1985. Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). *Biol. Bull.* 169: 215–229.
- Vervoorst FB. 1967. La vegetación de la República Argentina. VII. Las comunidades vegetales de la depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Serie Fitogeográfica No. 7, 259 pp.
- Violante RA, Parker G, Cavallotto JL. 2001. Evolución de las llanuras costeras del este bonaerense entre la bahía Samborombón y la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 56(1): 51–66.
- Waters TF. 1977. Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res.* 10: 91–164.
- Whitemore N, Huryn AD. 1999. Life history and production of *Paranephrops zealandicus* in a forest stream, with comments about the sustainable harvest of a freshwater crayfish. *Freshwat. Biol.* 42: 467–478.

Recibido en septiembre de 2005;
aceptado en mayo de 2006.