

**CANGREJO VERDE EUROPEO *Carcinus maenas* LINNEAUS, 1758
(DECAPODA: BRACHYURA: PORTUNIDAE): ESTRUCTURA
POBLACIONAL Y SU INTERACCIÓN TRÓFICA CON ESPECIES
FORMADORAS DE HÁBITAT EN UN INTERMAREAL ROCOSO
NORPATAGÓNICO.**

Autora: Müller Baigorria, Wayca Agustina Micaela

Directora: Dra. Narvarte, Maite

Co-Director: Dr. Hünicken, Leandro

**Licenciatura en Biología Marina
Escuela Superior de Ciencias Marinas
Universidad Nacional del Comahue**

2024

ÍNDICE

RESUMEN.....	4
ABSTRACT.....	5
1. INTRODUCCIÓN.....	6
2. METODOLOGÍA.....	13
2.1. Área de estudio.....	13
2.2. Muestreos de abundancia y características poblacionales de <i>Carcinus maenas</i>	15
2.3. Muestreos de estructura de tallas de <i>B. rodriguezii</i> y <i>P. purpuratus</i>	19
2.4. Evaluación del contenido estomacal de <i>Carcinus maenas</i>	20
2.5. Experimento de preferencia de presas.....	22
3. RESULTADOS.....	28
3.1. Descripción poblacional de <i>Carcinus maenas</i>	28
3.1.1. Abundancia y estructura de tallas.....	28
3.1.2. Proporción de sexos y de hembras ovígeras.....	32
3.1.3. Proporción de individuos en postmuda.....	34
3.2. Estructura de tallas de <i>B. rodriguezii</i> y <i>P. purpuratus</i>	34
3.3. Descripción del contenido estomacal de <i>Carcinus maenas</i>	38
3.4. Experimento de preferencia de presas.....	42
4. DISCUSIÓN.....	48
4.1. Descripción poblacional de <i>Carcinus maenas</i>	49
4.1.1. Abundancia y estructura de tallas	49
4.1.2. Proporción de sexos y de hembras ovígeras.....	50
4.1.3. Proporción de individuos en postmuda.....	52

4.2. Estructura de tallas de <i>Brachidontes rodriguezii</i> y <i>Perumytilus purpuratus</i>	53
4.3. Descripción del contenido estomacal de <i>Carcinus maenas</i>	53
4.4. Experimento de preferencia de presas.....	55
5. CONCLUSIONES.....	56
6. BIBLIOGRAFÍA.....	57

AGRADECIMIENTOS

A la educación pública y gratuita que me formó en todos los niveles académicos, lugar donde tuve la suerte de compartir espacio con maravillosos profesores que me brindaron todos sus conocimientos y enseñanzas. Mis mayores agradecimientos.

A mis directores Maite y Leandro que me acompañaron desde el principio hasta el final, gracias por formar este hermoso equipo de trabajo, por la confianza y la buena onda.

A mis papás y familia que, gracias a ellos y a su apoyo incondicional, soy lo que soy en la actualidad. Hoy todos mis logros los comparto con ellos.

A Jair por ser un gran compañero de vida, por acompañarnos mutuamente en el camino y no perderte ni un muestreo haga frío o calor.

A mis compañeros Dani, Sami, Camilo, Agus, Mili, Juli, Vanne y Ale, que juntos nos hicimos el aguante durante toda la carrera, sin duda no hubiera sido lo mismo sin ustedes.

A Víctor y los chicos de Acuaponia, por brindar un espacio seguro, de alto aprendizaje y convertirse en mi segunda familia. Espero sigamos compartiendo muchos almuerzos más.

Al personal del CRIAR Miriam, Juan, Sabrina, Claudio y Luis por darme un lugar para realizar los experimentos, y por cuidar los cangrejos cuando yo no estaba.

Gracias al Consejo Interuniversitario Nacional (CIN) por otorgarme la Beca EVC-CIN que permitió costear parte de la realización de esta tesina.

Gracias a los comentarios y sugerencias aportadas por los jurados que contribuyeron significativamente a la mejora del escrito.

RESUMEN

La introducción de *Carcinus maenas* en la Patagonia es reciente, más aún en el Golfo San Matías. Es un predador oportunista, cuya dieta varía con la estacionalidad y composición de la comunidad. El objetivo de esta tesina fue caracterizar la población del cangrejo verde en el noroeste del Golfo San Matías, describir sus principales presas, y evaluar su interacción trófica con especies conspicuas. Durante un año se determinó abundancia, estructura de tallas, proporción de sexos, de hembras ovígeras e individuos en postmuda en el mesolitoral superior e inferior. Empleando modelos lineales generalizados se comparó el número medio de cangrejos entre meses y niveles del mesolitoral y mediante test no paramétricos se compararon proporciones de sexo, hembras ovígeras e individuos en postmuda. Por observación directa de los contenidos estomacales se evaluó, bimensualmente, el grado de repleción, se identificaron las presas y se calcularon peso relativo y frecuencia de ocurrencia de las mismas. Mediante experimentos se evaluó el éxito de consumo sobre diferentes grupos de tallas de mejillines y las actividades realizadas por cangrejos de dos tallas diferentes en relación con grupos de mejillines. *Carcinus maenas* se registraron durante todo el año; con mayores densidades en los meses cálidos del año en el mesolitoral alto. Se registró un rango de tallas de 4,5 mm a 72,1 mm de ancho de caparazón, y la presencia de hembras ovígeras e individuos en postmuda durante todo el año. Se logró identificar una dieta basada en una amplia variedad de presas principalmente de moluscos. Individuos grandes y pequeños son capaces de abrir y consumir todas las tallas disponibles de mejillines. El presente trabajo es un punto de partida para futuros estudios sobre el avance y las potenciales interacciones del cangrejo verde en nuevos frentes de invasión de la costa argentina.

Palabras claves: Invasiones marinas, descripción poblacional, dieta.

ABSTRACT

In Patagonia, the introduction of the green crab *Carcinus maenas* is recent, particularly in the San Matías Gulf. *Carcinus maenas* is an opportunistic predator whose diet changes with seasonality and community composition. The main aim is to characterize its population, to describe its main preys, and to assess its trophic interactions with conspicuous species. Abundance, size structure, sex ratio, presence of ovigerous females and post-molt crabs were determined using quadrants in the upper and lower intertidal zones monthly during a year. Generalized lineal models were applied to compare the mean number of crabs between months and intertidal levels, while non-parametric tests were used to compare sex ratios, ovigerous females, and post-molt crabs. Stomach fullness and prey items were classified and weighed to determine relative weight and occurrence frequency. Consumption success on different size of mussels was evaluated and short-term experiments were conducted to assess different activities performed by crabs. *Carcinus maenas* was recorded throughout the year with increased densities during the warmer months in the upper intertidal zone. Carapace width ranges from 4,5 mm to 72,1 mm. Ovigerous females, and post-molt crabs were observed during all year. *Carcinus maenas* feeds on a great variety of prey, mainly on molluscs. Both big and small crabs can consume all available sizes of mussels. This study contributes to future research on the potential inter-specific interaction of the green crab in recently invaded areas in Argentina.

Key words: Marine invasions, population characterization, diet

1. INTRODUCCIÓN

Existen especies que, debido a ciertos rasgos biológicos y a su amplia tolerancia ambiental, son comúnmente halladas en regiones fuera de su rango histórico, por lo que reciben el nombre de “no nativas”, “invasoras” o “colonizadoras” (Colautti & MacIsaac 2004). Las introducciones de especies pueden deberse a sucesos naturales, o pueden ser mediadas por actividades humanas, siendo esta última más frecuente a partir del siglo XX. Esto se debe, en parte, al proceso de globalización que ha reducido las barreras geográficas, resultando en un aumento sustancial de casos de introducciones biológicas (Hulme 2009).

El establecimiento de una especie invasora depende inicialmente de su adaptación al nuevo ambiente, del establecimiento de relaciones interespecíficas y del éxito reproductivo (Blackburn et al. 2011). Así la población invasora logra crecer, dispersando y colonizando áreas adicionales a su nuevo hábitat (Hellmann et al. 2008). Si bien sus efectos sobre la comunidad receptora pueden ser tanto positivos como negativos o neutros (Boltovskoy et al. 2018), la potencial pérdida de la biodiversidad nativa (Wilcove & Chen 1998), sus consecuencias sobre los servicios ecosistémicos (Hernández-Zanuy et al. 2018), y la posible transferencia de patógenos (Gutierrez Bonilla 2006), centran su atención sobre los impactos negativos.

La presencia de especies invasoras se ha registrado en casi todos los ambientes marinos costeros del mundo, y el Golfo San Matías no es la excepción. Ubicado al norte de la Patagonia, el Golfo San Matías alberga un gran número de especies invasoras establecidas, entre ellas, el alga parda *Undaria pinnatifida* (Pereyra et al. 2014), la ascidia *Styela clava* (Arcángel et al. 2022), más

recientemente, el cangrejo verde *Carcinus maenas* (Müller Baigorria et al. 2022). Esta especie es nativa del Atlántico nororiental, resulta fácilmente identificable debido a que posee un caparazón más ancho que largo, con cinco dientes en la zona anterolateral, una zona rostral ligeramente alargada y redondeada con tres dientes (Leignel et al. 2014). Las pinzas son diferentes entre sí, el segundo, tercer y cuarto par de patas están adaptadas para caminar, y el quinto par de patas se encuentra comprimido con una zona dactilar ancha, muy similar al del resto de los portúnidos, pero con la diferencia de que este par no está adaptado para nadar (Klassen & Locke 2007). La mayoría de los adultos de *C. maenas* poseen coloraciones verdes, grises, marrones y rojizas, mientras que los juveniles presentan patrones con numerosas manchas con coloraciones llamativas (Todd et al. 2006). Es considerado un cangrejo de hábitos costeros, aunque es posible hallar individuos adultos en profundidades de hasta 6 metros (Cosham et al. 2016). Se caracterizan por ocupar una gran variedad de hábitats del intermareal, desde marismas hasta zonas rocosas, evitando las playas de arena abiertas donde son expuestos a predadores. Los juveniles de *C. maenas*, por su parte, también prefieren hábitats más complejos con abundante refugio, donde obtienen protección frente a los predadores escondiéndose bajo macroalgas, enterrándose en el sustrato o entre los individuos de densos bancos de mitílidos (Moksnes 2004, Thiel & Darnedde 1994). *Carcinus maenas* es considerada una especie eurihalina y euriterma, pudiendo sobrevivir a amplios rangos de temperaturas, entre 0°C a 35°C, siendo la temperatura mínima de crecimiento de 10°C (Berrill 1982, Cuculescu et al. 1998), lo que les permite desarrollarse en ambientes que para otras especies costeras sería inviable.

Los primeros ejemplares de *Carcinus maenas* en la Patagonia Argentina se hallaron en 2001 en Bahía Camarones (44°79' S), Comodoro Rivadavia (45°52' S) y Rada Tilly (45°95' S) en la

provincia de Chubut (Vinuesa 2005). Con el paso del tiempo, la especie comenzó a dispersarse hacia el norte, llegando catorce años después a las costas de Puerto Madryn (Torres & González-Pisani 2016). Su área de distribución continuó extendiéndose rápidamente en dirección norte, y en el año 2021, se documentó su presencia en el Golfo San Matías (Müller Baigorria et al. 2022). Aunque su presencia no ha sido registrada hasta el momento, algunos autores esperan que la distribución de la especie llegue a países vecinos, como a las costas de Chile y Uruguay (Vera-Escalona et al. 2023).

La magnitud de los efectos de las invasiones biológicas sobre las comunidades nativas depende, en gran medida, de las abundancias alcanzadas por las especies invasoras (Bradley et al. 2019). Para el caso particular de *C. maenas*, numerosos trabajos abordan aspectos poblacionales como densidades y tallas promedio durante las etapas de introducción y establecimiento de la especie en ambientes intermareales (Vinuesa 2007, Almeida et al. 2011). Al ser organismos poiquiloterms, el metabolismo de los cangrejos depende en gran medida de la temperatura del agua (Leignel et al. 2014), por tal motivo, y debido al régimen de temperaturas anuales, se ha identificado una migración estacional de la población (Naylor 1962): en invierno hacia el submareal, donde la temperatura del agua es más cálida, por tanto, la densidad poblacional en la zona intermareal disminuye, mientras que durante los meses de verano ocurre lo contrario, se observan individuos altamente móviles que migran hacia la zona intermareal, aumentando allí su densidad (Aagaard et al. 1995, Cosham et al. 2016, Himes et al. 2017). En la zona mesolitoral, la temperatura del agua varía de acuerdo al tiempo de exposición al aire y, por lo tanto, a la distancia vertical con respecto al nivel de marea baja (Lobban & Harrison 1994). Es por este motivo que, al estimar la abundancia

de la especie, principalmente en la zona intermareal, resulta necesario considerar la heterogeneidad ambiental dada principalmente por la temperatura y la distancia a la línea de marea baja.

Las expansiones de rango generalmente son impulsadas por pocos individuos que se benefician de un mayor espacio y una baja densidad de conespecíficos (Sakai et al. 2001). Las bajas densidades afectan rasgos de historia de vida que reducen los tiempos generacionales, promoviendo un rápido aumento de la población, incluyendo una mayor asignación de energía a la reproducción, una edad de madurez reducida y mayores tasas de crecimiento (Hünicken et al. 2019). En los crustáceos, el crecimiento y la reproducción son procesos interrelacionados e influenciados por factores ambientales y la dinámica poblacional (Styrishave et al. 2004). En las poblaciones de *C. maenas*, las interacciones entre el crecimiento y la reproducción se manifiestan claramente durante la temporada de apareamiento. Para lograr el acceso a las hembras receptivas, los machos participan en conflictos entre ellos, donde el factor decisivo es el tamaño (Berrill y Arsenault 1982). En general los machos son de mayor tamaño que las hembras (Behrens Yamada et al. 2005, Gillespie et al. 2015), aunque los machos alcanzan la edad adulta cuando su ancho de caparazón es de aproximadamente 30 a 35 mm, la probabilidad de acceder a hembras receptivas es muy baja para cangrejos con un ancho de caparazón menor a 60 mm (Reid et al. 1994). Por el contrario, los cangrejos machos con un ancho de caparazón superior a los 60 mm son capaces de aparearse sin mayor crecimiento, y la mayor inversión energética suele destinarse a la reproducción (Styrishave et al. 2004). En las poblaciones del frente de invasión, cuyas densidades están por debajo de la capacidad de carga y con una competencia intraespecífica débil, los machos podrían acceder a hembras receptivas de manera más temprana, así se esperan cambios no sólo en el tamaño máximo alcanzado por los machos adultos, sino también en la frecuencia de muda, la estacionalidad en la

presencia de hembras ovígeras, que para Argentina se concentra de mayo a septiembre (Vinuesa 2007), y en el tamaño mínimo de madurez sexual. Una caracterización completa de la composición poblacional, con muestreos periódicos a lo largo de un ciclo anual, es necesaria para obtener un mayor conocimiento de cómo se desenvuelve esta especie en un nuevo frente de invasión.

Con respecto a su alimentación, *C. maenas* se posiciona como un depredador voraz, esto principalmente debido a su amplia dieta omnívora con una gran variedad de ítems presa. Se ha registrado que se alimenta de 14 phyla de animales, 5 de plantas y un phylum de protozoarios, que comprenden 104 familias y 158 géneros (Lovell et al. 2007). Además, es considerado oportunista en cuanto a su dieta, ya que ésta varía con la época del año y la composición de la comunidad, así como con la disponibilidad y el tamaño de las presas (Baeta et al. 2006), y un predador altamente móvil, especialmente durante la noche (Silva et al. 2010). Comprender las interacciones entre las especies invasoras y nativas puede ayudar a entender los efectos que tienen las invasoras sobre las comunidades, siendo la depredación posiblemente el efecto más directo sobre la comunidad (Campbell et al. 2019).

En sitios costeros del Golfo Nuevo, a 120 km al sur del área de estudio del presente trabajo, y con una gran similitud de especies que conforman las comunidades intermareales, Cordone et al. (2022) hallaron que *C. maenas* se alimenta de una gran variedad de moluscos, algas, artrópodos, anélidos, peces y equinodermos. Entre estas presas, los moluscos, principalmente mitílidos y gasterópodos fueron los más abundantes dentro del contenido estomacal. Otros estudios destacan que *C. maenas* se alimenta en gran medida de bivalvos (Mascaro & Seed 2001), y por tal motivo, es responsable

de importantes pérdidas económicas (Lovell et al. 2007), al ser un voraz depredador de especies cultivadas (Walton et al. 2002), principalmente del mejillón común *Mytilus edulis* (Murray et al. 2007). Además, es conocido por depredar fuertemente otras múltiples poblaciones de bivalvos de importancia comercial, tales como *Katelysia scalarina* (Walton et al. 2002), *Magallana gigas* (Joyce et al. 2019), *Crassostrea virginica* (Pickering et al. 2017) y *Mya arenaria*; ésta última es la base de una de las pesquerías de almejas más importante en Estados Unidos (Tan & Beal 2015).

En el mesolitoral rocoso de la costa norpatagónica dominan dos especies de mitílidos de pequeño tamaño: *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*. Ambas especies han sido identificadas como formadoras de hábitats, o ingenieros ecosistémicos (Commito et al. 2008, Palomo et al. 2019), además sus efectos sobre el ambiente y los organismos presentes, tienen un impacto neto positivo en la biodiversidad (Jones et al. 1997). En el caso particular del norte del Golfo San Matías, se ha registrado que al aumentar la densidad de mejillines, mayor es la abundancia de organismos asociados (Salas 2018), esto se debe parcialmente a que constituyen la dieta principal de numerosas especies del ensamble bentónico tales como gasterópodos, cefalópodos, asteroideos (Storero et al. 2020), cangrejos (Hidalgo et al. 2005) y aves marinas (Yorio & Bertellotti 2002). Además, el hecho de formar aglomeraciones entre individuos, modifica las condiciones físico-químicas del entorno, por ejemplo, existe una reducción de la intensidad lumínica, la temperatura y la acción del oleaje, así como un aumento en la retención de sedimentos y la humedad relativa (Adami et al. 2004, Salas 2018).

Como se mencionó anteriormente *C. maenas* es un predador oportunista, que se alimenta de las presas más conspicuas (Wong y Barneau 2005). Por tal motivo, dada la gran abundancia de

mejillines en el sector norte del Golfo San Matías podrían éstos constituir su presa más consumida. *Carcinus maenas* selecciona activamente sus presas por tamaño (Elnor y Hughes 1978), lo que sugiere que, al momento de la alimentación, estaría operando una estrategia de forrajeo óptimo. Este concepto de forrajeo óptimo se basa en decisiones tomadas por los depredadores para maximizar el consumo energético al momento de seleccionar sus presas (Pyke 2019). Según esta teoría, los cangrejos seleccionan a los individuos más grandes de una población presa, lo que les otorgaría un rendimiento energético superior; sin embargo, en el caso de moluscos con conchas calcáreas (e.g. mitílidos), existiría un balance óptimo entre el rendimiento energético obtenido de la presa y el tiempo de manipulación o, incluso, el aumento del riesgo de dañar sus quelas (Hughes y Seed 1995, Smallegange et al. 2008). Esta preferencia de presas no solo está influenciada por el tamaño del bivalvo, sino también por la forma y la dureza de la concha calcárea (Campbell et al. 2019). Hasta el momento, en trabajos previos sobre preferencia de presas por parte de *Carcinus maenas*, se evaluó su alimentación en base a bivalvos de gran tamaño, por ejemplo, *Crassostrea virginica* y *Katelysia scalarina*, y se determinaron, mediante un abordaje experimental, los rangos de tamaños más vulnerables de estas presas (Walton et al. 2002, Poirier et al. 2017). Con la presencia del cangrejo verde en las costas patagónicas, particularmente en los mesolitorales rocosos dominados por mejillinares, es importante conocer las posibles interacciones tróficas entre dos especies con nula coevolución interespecífica. Además, comprender cómo es el comportamiento de preferencia de presas por tamaño de esas especies conspicuas de las comunidades intermareales, cobra un gran interés en el contexto de la ecología de las invasiones biológicas. Así, el objetivo general es estudiar la estructura poblacional de *Carcinus maenas* y evaluar las interacciones tróficas con especies conspicuas y formadoras de hábitat, en un mesolitoral rocoso ubicado en el sector norte del Golfo San Matías. Del objetivo principal se desprenden los siguientes objetivos

particulares: (1) Estimar mensualmente la abundancia relativa (densidad) de *C. maenas* en dos niveles del mesolitoral (superior e inferior) durante marea baja, (2) caracterizar la población de *C. maenas* en relación a su estructura de tallas, proporción de sexos, proporción de hembras ovígeras e individuos en muda, (3) determinar la estructura de tallas de las especies de mejillines presentes en la zona (*Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*) y (4) evaluar experimentalmente el comportamiento de preferencia de tamaños de presas (mejillín) y si este comportamiento varía entre cangrejos de distintas tallas. A partir de los objetivos planteados se propone que (1) la densidad media de *C. maenas* es diferente según la estación del año y la distancia a la línea del submareal, se espera que esta sea mayor en el mesolitoral alto que en el mesolitoral bajo durante los meses cálidos, (2) se observa una marcada estacionalidad en la presencia de hembras ovígeras, se registrará su presencia entre mayo y agosto. Además, (3) con el fin de maximizar el rendimiento energético, los cangrejos seleccionan mejillines de determinado tamaño de acuerdo al tiempo de manipulación, se espera que, a tiempo de manipulación similares, los cangrejos seleccionen mejillines de mayor tamaño.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

Los muestreos se realizaron en un intermareal rocoso al sur de Las Grutas, sector norte del Golfo San Matías (40°49.876'S, 65°6.463'W). Este ambiente está sometido a un régimen mareal semidiurno, con amplitudes máximas de sicigias de hasta 9 m (Aliotta et al. 2000) y mínimas de 7 m. Al bajar la marea, el mesolitoral rocoso queda expuesto, siendo éste un periodo de estrés térmico

y de desecación para los organismos que lo habitan (Gastaldi et al. 2017). Dentro de la franja del mesolitoral se observan dos zonas disímiles: mesolitoral alto y bajo. Ambas zonas se delimitaron por la presencia o ausencia de mejillinares, considerando una descripción previa realizada por Salas (2018). El mesolitoral alto, más alejado de la línea media de marea baja, se caracteriza por exhibir una plataforma de abrasión con numerosos piletones y canaletas, dominados principalmente por macroalgas. Estos piletones (o pozas de marea) son cuerpos de agua que se mantienen por desniveles del suelo tras el retiro del mar durante marea baja, están rodeados por parches de sustrato de un amplio rango de tamaño de grano (desde grava gruesa hasta arena), además de restos de valvas de moluscos (Archuby & Roche 2020). Las pozas de marea están sometidas a fuertes fluctuaciones diarias debido al régimen macromareal, tales como un fuerte incremento en la salinidad del agua por evaporación, así como amplias fluctuaciones en la temperatura y cambios en los niveles de oxígeno por actividad fotosintética (Fueyo-Sánchez, 2018). Las plataformas rocosas del mesolitoral bajo, sometidas a un menor tiempo de exposición, ofrecen soporte a organismos bentónicos, entre los que predominan densos mejillinares junto a grupos de cirripedios (Cuevas et al. 2006).



Figura 1. Diferentes estratos identificados dentro del mesolitoral rocoso al sur de Las Grutas, sector noroeste del Golfo San Matías. A. Mesolitoral alto con abundantes pozas de marea. B. Mesolitoral bajo que presenta plataformas rocosas dominadas por densos mejillinares.

2.2 Muestreos de abundancia y características poblacionales de *Carcinus maenas*

Durante un periodo anual desde agosto 2022 hasta julio 2023, se llevaron a cabo muestreos mensuales con el objetivo de estimar la abundancia relativa (densidad), determinar la estructura de tallas, la proporción de sexos, de hembras ovígeras y de individuos en muda de *C. maenas*. En cada muestreo se distribuyeron 8 parcelas de 25 m² (5 m de lado) de manera aleatoria en ambos sectores del mesolitoral (4 por sector). Debido a la alta movilidad y gran capacidad de esconderse, principalmente de los individuos pequeños de la población (Behrens Yamada 2001), existen ciertas

dificultades a la hora de determinar cuál es el método más efectivo para reflejar las densidades medias (Young & Elliott 2019). Una posibilidad es el uso de trampas con cebo tanto en la zona del intermareal, como del submareal. Sin embargo, este método se restringe solamente a individuos que se alimentan, siendo pocas las probabilidades de que cangrejos en proceso de muda o postmuda y hembras ovígeras ingresen a la trampa, principalmente debido a que no se alimentan durante estos procesos biológicos (Young et al. 2017). Por otro lado, si bien la metodología abordada en el presente estudio está acotada a una cierta ventana espacio-temporal, tal como es la zona intermareal durante marea baja, la búsqueda y recolección de individuos dentro de las parcelas se realizó de manera exhaustiva, levantando rocas de diferentes tamaños, buscando bajo algas, y empleando ganchos metálicos para buscar dentro de cuevas y aleros profundos. De los individuos recolectados, empleando calibres con una precisión de 0,1mm se midió el ancho de caparazón, que es la distancia entre los quintos dientes anterodorsales del caparazón (Yamada & Hauck, 2000), se registró el sexo de los individuos, mediante inspección del abdomen y apéndices sexuales, el estado de acuerdo con el proceso de muda en el que se diferenciaron individuos en muda y post muda (este registro resulta necesario ya que se relaciona con el crecimiento somático y la reproducción de decápodos según Díaz et al. 2003), y la presencia de huevos en hembras. Posteriormente, con excepción de los individuos recolectados para los análisis de contenido estomacal (Sección 2.3), los cangrejos fueron liberados en el lugar.

Con el fin de evaluar posibles diferencias en el número medio de cangrejos por parcela se empleó un modelo lineal generalizado (GLM) utilizando el paquete MASS en R (Venables & Ripley 2002, Bolker et al. 2009, R Team Core 2020), siendo la variable respuesta el número medio de cangrejos y las variables explicativas el estrato de marea (efecto fijo, dos niveles: alto y bajo) y el mes (efecto

aleatorio, de agosto a julio). Se compararon diferentes distribuciones de probabilidad empleadas en datos de conteos: Poisson, Quasipoisson y Binomial Negativa. Para evaluar en qué medida se ajusta el modelo a los datos, a cada distribución de probabilidad por separado se comparó, buscando posibles diferencias en los valores de desviación entre un modelo nulo y el modelo de distribución seleccionado. Además, se realizó un análisis de los residuos comparando gráficamente los residuos de desviación de Pearson *versus* los residuos predichos por el modelo, evaluando así la bondad de ajuste del modelo. Por último, se comparó la dispersión observada en los datos *versus* la esperada por los modelos. Tanto las distribuciones de Poisson y de Quasipoisson se descartaron debido a que se detectó sobre dispersión en la distribución de los datos (aquellos valores de dispersión mayores a 2) (Zuur et al. 2009). Es así cómo se consideró el modelo Binomial Negativo como el que mejor se ajustó a los datos.

Empleando como medida de tamaño el ancho de caparazón se construyeron histogramas de frecuencias de tallas utilizando la frecuencia absoluta de cada intervalo de clase. Se obtuvieron los componentes modales de cada una de las distribuciones siguiendo el método de Bhattacharya empleando la aplicación NORMSTEP del programa FISAT II (Pauly & Caddy 1985, Gayanilo et al. 2002). Para cada mes se obtuvo el número de modas, así como el tamaño medio, desvío, número de individuos que la componen e índice de separación que cuantifica el grado de solapamiento entre modas adyacentes. Además, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis con el fin de evaluar posibles diferencias en las tallas medias entre machos y hembras. Se calculó la relación de sexos entre machos y hembras como el número de machos/número de hembras. Se evaluaron diferencias en la proporción de sexos, individuos en postmuda y de hembras ovígeras entre distintos meses mediante pruebas de χ^2 .



Figura 2. Detalle de una parcela de 25 m², dentro de la cual se realizó una búsqueda minuciosa y una recolección manual de todos los cangrejos verdes.

2.3 Muestreos de estructura de tallas de *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*

Para conocer qué especies de mitílidos están presentes en el área y cuáles son las tallas más frecuentes en la población, de forma bimensual se distribuyeron aleatoriamente diez cuadrantes de 225 cm² (15 cm x 15 cm) en el sector bajo del mesolitoral. Seguidamente se recolectó, dentro de cada cuadrante, la porción superficial de sustrato y, de hallarse mejillines, éstos se extrajeron cuidadosamente. En el laboratorio se determinó el número de mejillines por unidad de área, se identificó la especie y se midió su largo total. Se obtuvieron los componentes modales de cada mes a partir del método Bhattacharya, así como el tamaño medio, desvío, número de individuos que la componen e índice de separación de cada componente modal.



Figura 3. Detalle de un cuadrante de 225 cm², utilizado para el muestreo de mejillines en los sectores alto y bajo del mesolitoral.

2.4 Evaluación del contenido estomacal de *Carcinus maenas*

Se emplearon métodos observacionales del contenido estomacal en laboratorio con el propósito de determinar la dieta de *C. maenas*. Al inspeccionar de manera visual el contenido estomacal es posible identificar los ítems presa más abundantes en los estómagos de los cangrejos inspeccionados (Gómez Luna et al. 2009, Mamián López & Zamora González 2016, Gil Fernández 2018). Sin embargo, un aspecto negativo de la observación directa es que se haya un gran porcentaje de los estómagos se encuentren vacíos, y otro gran porcentaje tenga material que, debido a su alto grado de digestión, sea imposible identificar. Con el fin de reducir este problema, se colectaron los individuos de *C. maenas* durante las primeras horas de la mañana, ya que éstos se alimentan principalmente durante la noche (Woods 1993) y se trasladaron inmediatamente al laboratorio en conservadoras con hielo para ralentizar el proceso de digestión.

De manera bimensual, a partir de las muestras obtenidas durante los muestreos de abundancia, 25 individuos de cada altura del mesolitoral se guardaron en bolsas rotuladas y fueron transportados en conservadora con hielo hasta el laboratorio. Al llegar al laboratorio, éstos fueron sacrificados mediante congelación, método que sigue los lineamientos éticos de transporte y sacrificio sugeridos para crustáceos (Rotllant et al. 2023), y además permite conservar intactos los contenidos estomacales. Previo a la disección se registró el ancho de caparazón y se diferenció la presencia de individuos en post muda y hembras ovígeras. La disección de los estómagos se realizó removiendo el caparazón dorsal y extrayendo el estómago cardíaco. De acuerdo a técnicas estándar de Williams (1981), sugerida para el análisis de la dieta de cangrejos de la familia Portunoidea y

ya empleadas con anterioridad en estudios del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* (de la Barra 2018), se clasificó el estado de repleción de los estómagos cardíacos de manera visual en base al volumen del mismo (Fig. 13).

Categorías de estado de repleción:

- Estómago vacío o casi vacío (0-10%).
- Estómago medio lleno (hasta 50% de repleción).
- Estómago lleno (con más de 50% de repleción).

Los estómagos cardíacos completos se pesaron empleando una balanza de precisión marca Ohaus Adventurer AR3130, posteriormente el contenido de cada estómago se volcó en una caja de Petri, y se observó minuciosamente usando una lupa marca Nikon modelo SMZ800. Se clasificó y separó cada ítem de los grupos presentes en los estómagos, siendo las categorías: algas, artrópodos, anélidos, moluscos, poliquetos, ascidias y sedimentos. Posteriormente se pesó cada uno de los ítems diferenciados y se los reservó en tubos Eppendorf en alcohol al 70%.

Los meses se agruparon en dos estaciones, a partir de la temperatura media de las pozas de marea: cálida (diciembre, febrero y abril), y fría (agosto, octubre y junio). El contenido estomacal se analizó en base a índices de frecuencia. A partir de los pesos obtenidos en los estómagos se calculó el peso relativo (%P) (Ecuación 1) para cada ítem por estación y por estrato, donde P_{ie} es el peso de la categoría i en el estómago e , P es el peso de la suma de todos los estómagos completos. Además, se calculó el índice de ocurrencia relativa (%O) (Ecuación 2), donde $e_i=1$ si la categoría

está presente en el estómago y $e_i=0$ si no está presente, y E , el número total de estómagos no vacíos.

$$\%P_i = \frac{\sum_{e=1}^E p_{ie}}{P} 100$$

Ecuación 1. Peso relativo.

$$\%O_i = \frac{\sum_{e=1}^E e_i}{E} 100$$

Ecuación 2. Índice de ocurrencia relativa.

Los intervalos de confianza de peso relativo y frecuencia de ocurrencia, se obtuvieron a partir de una aproximación no-paramétrica (bootstrap), empleando el programa RStudio, en el que se simularon 1000 matrices a partir de un muestreo con reemplazo de la matriz original de cada ítem presa (Tibshirani & Efron 1993). Los intervalos de confianza se calcularon a partir de los 1000 pseudovalores hallados por remuestreo, éste es un método ampliamente usado en análisis dietarios de numerosos taxones (Baltanás & Rincón 1992, Main et al. 2009, Cordone et al. 2021).

2.5. Experimento de preferencia de presas

Se realizaron experimentos de corta duración durante los meses de junio y septiembre de 2023 para evaluar la selectividad de forrajeo de dos tamaños contrastantes de *C. maenas* sobre diferentes

tamaños de mejillines. Los cangrejos son considerados un modelo de estudio óptimo ya que pueden mantenerse fácilmente en condiciones de laboratorio y su comportamiento puede observarse claramente usando acuarios (Hughes 1988, Salierno et al. 2003). Para estandarizar las condiciones experimentales, se recolectaron de la zona mesolitoral 15 individuos machos activos de *C. maenas*, debido a que son más móviles que las hembras (Silva et al. 2010), en etapa de intermuda, ya que los individuos durante la muda no se alimentan, y con todas las extremidades (buscando eliminar sesgos en la capacidad de movimiento y forrajeo). A partir de las tallas más frecuentes halladas en los muestreos de *Carcinus maenas* (Sección 3), se seleccionaron dos clases de tamaño de individuos: grandes (43-63 mm de ancho de caparazón) y pequeños (32-42 mm de ancho de caparazón). Durante el experimento llevado a cabo en el mes de junio, se emplearon únicamente cangrejos de tamaño grande, y en septiembre se repitió el experimento evaluando el comportamiento solamente de individuos pequeños. Por consiguiente, la metodología que se describe a continuación se siguió de igual manera para ambos grupos de tallas de *C. maenas*.

Se colocaron 12 peceras plásticas de treinta y cuatro litros de capacidad, llenas de agua mar hasta los quince litros, previamente filtrada a 1 μm con una salinidad de 33 ppm y a temperatura ambiente, usando fotoperiodo natural. A cada pecera se agregaron 500 cm^3 de sedimento natural extraído del área de estudio, lavado con agua corriente y previamente tamizado a 5 mm, evitando retener la fracción más fina, para lograr una mayor transparencia del agua y favorecer las observaciones directas.

Para estandarizar los niveles de hambruna, previo al experimento, los cangrejos se mantuvieron durante 56 horas en un periodo de aclimatación sin alimento (Cohen et al. 1995). Por otra parte, un

día previo al comienzo del experimento se recolectaron y se midieron las presas a utilizar, individuos de *B. rodriguezii*, de la misma zona del mesolitoral donde se realizaron los muestreos poblacionales. Se optó por emplear individuos de *B. rodriguezii* ya que fueron los más abundantes en la zona (ver Sección 4.2). A partir de las tallas previamente registradas, se seleccionaron tres mejillines de cada grupo de tamaño (pequeño: 6-12 mm, mediano: 12-18 mm y grande 18-25 mm) y se los colocó en un soporte plástico circular de 110 mm de diámetro por 15 mm de alto con rejillas plásticas en su base (N=12 soportes), durante 24 horas, para dejarlos que se adhirieran por sus bisos (N_{total} = 9 por soporte). Estos soportes plásticos se colocaron en acuarios de 15 l con agua de mar filtrada, a 33 ppm de salinidad y a temperatura ambiente.

Los experimentos comenzaron al momento en el que se colocó cada soporte plástico en un acuario diferente junto con su respectivo cangrejo (Fig. 4). Durante un periodo de dos horas se observó de manera directa el comportamiento de los individuos de *C. maenas*. Se registraron y clasificaron, en categorías excluyentes, las diferentes actividades realizadas por los cangrejos, así como el tamaño de las presas elegidas, y si fue posible para el cangrejo abrir el mejillín, o si éste fue descartado. Los comportamientos observados se clasificaron entonces en cuatro categorías:

- Ingesta de mejillín grande: tiempo en minutos en el cual el cangrejo manipuló a una presa grande, y en caso de lograr abrirlo, se incluyó el tiempo transcurrido alimentándose hasta que abandona los restos.
- Ingesta de mejillín mediano: tiempo en minutos en el cual un cangrejo manipuló a una presa mediana, así como el tiempo transcurrido alimentándose de la misma.

- Ingesta de mejillín pequeño: tiempo en minutos en el cual un cangrejo manipuló a una presa pequeña, así como el tiempo transcurrido alimentándose de la misma.
- No ingesta: todas aquellas actividades que realiza el cangrejo que no están incluidas dentro del proceso de alimentación (exploración, tiempo que pasa quieto ya sea escondido o limpiándose sus piezas bucales).



Figura 4. Unidad experimental (acuario) utilizada en el experimento de preferencia de presas. Se observa en el centro el soporte plástico con los mejillines fijados luego de 24 h.

Se evaluó la preferencia de presas de *C. maenas* de tamaños contrastantes (grandes y pequeños) mediante la determinación del éxito de consumo de diferentes tamaños de mejillín. Para ello se calculó, discriminando entre tamaño de presa, el número de mejillines consumido por los cangrejos sobre el número total de mejillines manipulados. Mediante test de Kruskal-Wallis se comparó el éxito de consumo entre categorías de tamaños de *C. maenas* y entre tamaños de mejillines.

Para el análisis de los datos comportamentales se emplearon cadenas de Markov (Lusseau 2003, Arias 2019). Esta metodología, ampliamente usada en estudios comportamentales, permite analizar el comportamiento de procesos estocásticos, que evolucionan de manera no determinística a lo largo del tiempo (Fonollosa et al. 2002). Utilizando los datos de los tiempos de actividades de forrajeo y de no alimentación obtenidos, se construyeron dos tablas de contingencia, o matrices, para cada tamaño de cangrejo, mediante el paquete “Markov Chains” de RStudio (Spedicato et al. 2023). Cada matriz simétrica (cuatro filas y cuatro columnas) se conformó con las categorías comportamentales previamente descritas: ingesta mejillín grande, ingesta mejillín mediano, ingesta mejillín pequeño y no ingesta. La confección de las tablas de contingencia se realizó considerando los estados comportamentales anteriores i versus posteriores j (16 combinaciones en total), y se contabilizó el número de intervalos (minutos) en el que el comportamiento i es precedido por el comportamiento j . A partir de los valores registrados en las tablas de contingencias, se calcularon probabilidades de transición (Ecuación 3):

$$p_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^4 a_{ij}}, \sum_{j=1}^4 p_{ij} = 1$$

Ecuación 3.

Donde i es el comportamiento anterior, j es el comportamiento posterior, p_{ij} es la probabilidad de pasar de la actividad i a la j , a_{ij} es el número de intervalos en donde la actividad i estuvo precedida por la actividad j . Así se obtiene como resultado dos matrices de probabilidades de transiciones de 4 filas y 4 columnas. A partir de estas matrices de probabilidades de transiciones se construyeron diagramas de transición, uno para cada tamaño de cangrejo, con el fin ofrecer una representación visual de los datos.

Se calcularon las diferencias en las probabilidades de transición (p_{ij}) entre los tamaños de cangrejos como la resta entre las p_{ij} de cangrejos grandes menos las p_{ij} de cangrejos pequeños. Así, valores positivos indican que cierta probabilidad de transición es mayor en cangrejos grandes que en pequeños, y valores negativos indican que existe una mayor probabilidad de transición en cangrejos pequeños versus grandes. Los valores de probabilidad de transición, entre tamaños de cangrejos, se compararon mediante un test Z para proporciones

Además, se buscó conocer cuál es la probabilidad de hallar el sistema en un determinado estado en un tiempo indefinidamente largo. Esta nueva matriz se conoce como matriz de probabilidades estacionarias o estados estacionarios (Fonollosa 2002), que permite saber cuál es la probabilidad de hallar a un cangrejo realizando una determinada acción.

Para evaluar el contenido energético promedio de cada clase de tamaño de mejillín, se recolectaron individuos, de manera aleatoria, del mesolitoral durante los meses que se realizaron ambos experimentos (junio y septiembre). Se los clasificó en diferentes categorías (grandes, medianos y

pequeños), según los tamaños descritos y usados para el experimento. Se registró el largo total de valva empleando un calibre, y el peso total de cada individuo en una balanza de precisión. Cuidadosamente se diseccionaron separando el tejido de la valva, y se pesaron por separado para obtener los pesos húmedos de tejido y valvas (PH). A continuación, ambas partes, se dejaron secar durante 72 h a 60°C en una estufa. Se registró el peso seco de valvas y tejidos (PS) de cada uno de los individuos.

Se calculó para cada individuo perteneciente a cada clase de tamaño, la densidad energética (DE; kJ/g peso húmedo) como:

$$\log_{10}DE = 1,23*\log_{10}(PS)-1,08$$

Esta ecuación extraída de Weil et al. (2019), es exclusiva para invertebrados acuáticos, y relaciona la densidad energética con el peso seco (PS). El contenido energético total (CE) de cada mejillín se determinó multiplicando este valor por el peso húmedo (PH). El contenido energético total (CE) de cada grupo de tamaño de mejillín se comparó estadísticamente con un test de Kruskal-Wallis. Se ajustó un modelo de regresión polinómica de segundo grado entre la variable independiente (Largo de valva) y la variable dependiente (Contenido energético).

3. RESULTADOS

3.1. Descripción poblacional de *Carcinus maenas*

3.1.1. Abundancia y estructura de tallas

Se hallaron en total mil trescientos individuos de *Carcinus maenas* durante el año de muestreos. El número medio de cangrejos verdes por parcela fue de 13,25, equivalente a una densidad de 0,53 cangrejos/m². Asumiendo una distribución binomial negativa, se evidencia una interacción significativa (LRT=21,66; p<0,05) entre los meses y el estrato de marea. En el mesolitoral alto (línea roja), el número medio de individuos de *C. maenas* fue mayor que en el mesolitoral bajo (línea azul), esta diferencia se acentúa durante la temporada cálida, durante los meses de noviembre a marzo, y en el mes de julio (Fig. 5). En la zona del intermareal bajo las mayores densidades se registraron en el mes de septiembre, durante el resto del año el número medio de cangrejos se mantuvo constante.

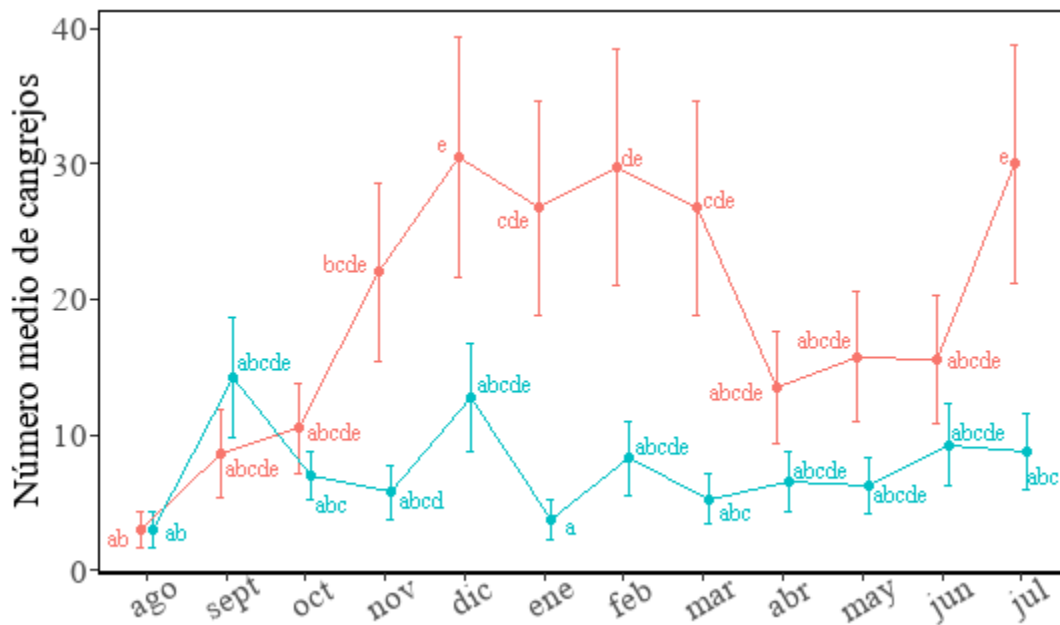


Figura 5. Número medio de individuos de *C. maenas* por parcela por mes (las barras representan el error estándar). Línea roja: mesolitoral alto. Línea azul: mesolitoral bajo. Las letras denotan diferencias significativas entre meses y nivel de mesolitoral.

Se registró un amplio rango de tallas que abarcó desde un individuo hallado en el mes de febrero en el mesolitoral alto de 4,5 mm de ancho de caparazón, hasta un macho de 72,1 mm durante el mes de septiembre en la porción baja del mesolitoral. Los machos (promedio \pm EE: $40,85 \pm 0,92$ mm) fueron significativamente más grandes que las hembras (promedio \pm EE: $37,56 \pm 0,43$ mm) (K-W=22,4, $p < 0,001$). Se identificaron dos modas en la mayoría de los meses (Figura 6).

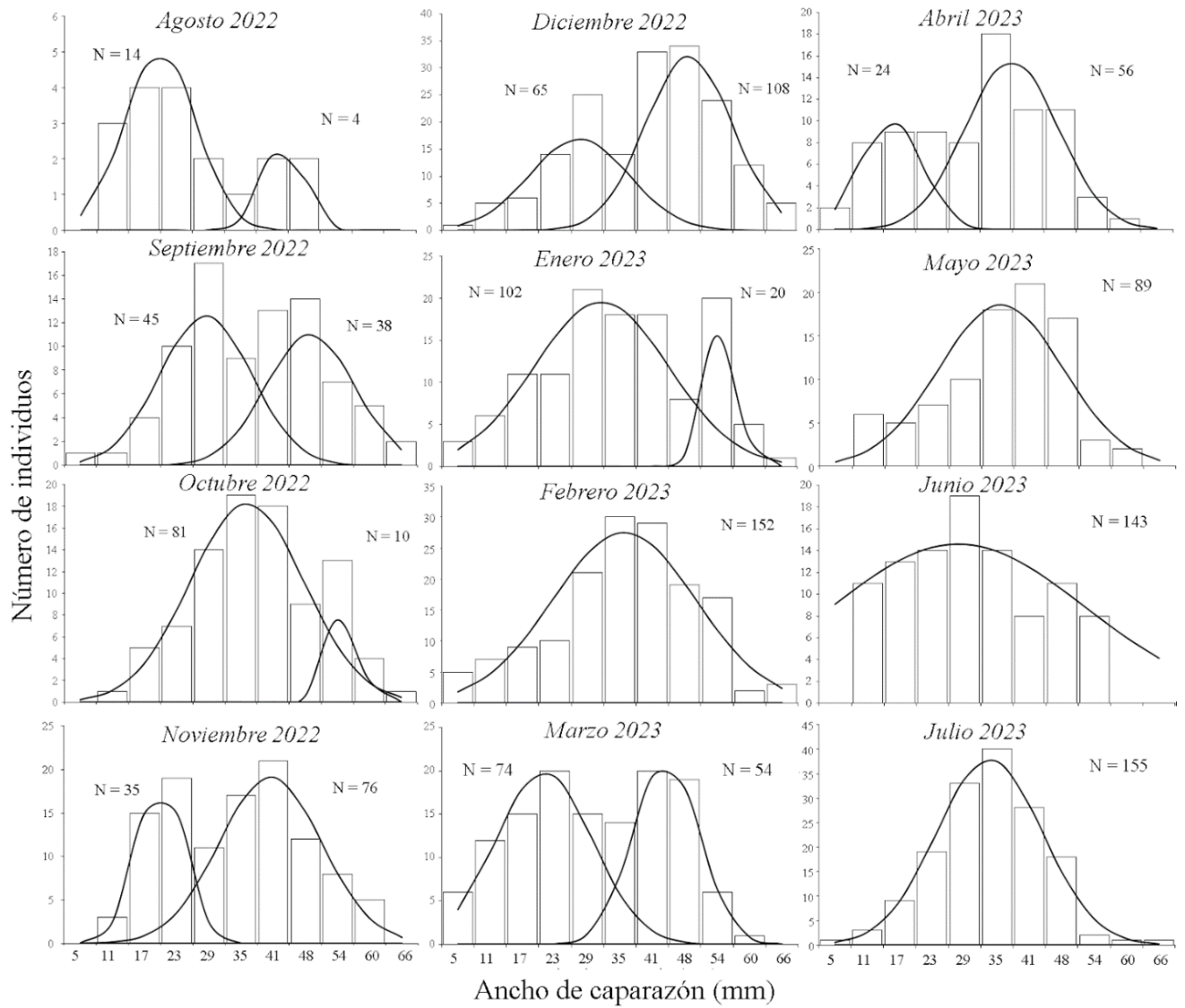


Figura 6. Histograma de frecuencia de tallas de *C. maenas*. Las líneas sólidas corresponden a distribuciones modales.

Tabla 1. Grupos de tallas identificados de *C. maenas* por el método de Bhattacharya. DE: Desvío estándar. N: Número de individuos. IS: Índice de separación.

<i>Carcinus maenas</i>				
Mes	Media	DE	N	IS
Agosto	19,81	6,86	14	n.a.
	43,44	4,12	4	4,3
Septiembre	28,53	8,77	45	n.a.
	48,54	8,44	38	2,33
Octubre	36,45	10,89	81	n.a.
	54,7	3,07	10	2,61
Noviembre	19,87	4,59	35	n.a.
	40,84	9,73	76	2,96
Diciembre	27,54	9,41	65	n.a.
	48,38	8,22	108	2,36
Enero	31,78	12,78	102	n.a.
	54,39	3,07	20	2,85
Febrero	36,04	13,57	152	n.a.
Marzo	20,84	9,16	74	n.a.
	43,98	6,28	54	3
Abril	15,29	5,9	24	n.a.
	38,23	8,86	56	3,11
Mayo	35,85	11,76	89	n.a.
Junio	27,88	24,02	143	n.a.
Julio	33,8	10,04	155	n.a.

3.1.2. Proporción de sexos y de hembras ovígeras

La relación de sexos fue de 1,49 M:H. Cabe mencionar que no se incluyeron individuos menores a 15 mm de ancho de caparazón, ya que debido a su escaso tamaño no se los pudo clasificar a partir de su morfología externa en el campo (Crothers 1967, Crothers 1968). El número de hembras superó al de los machos en el mes de julio (X -cuadrado= 28,63, $p < 0,05$) (Fig. 7). La presencia de hembras ovígeras se registró durante todo el año, con excepción del mes de marzo. Esta diferencia en la proporción también varió significativamente entre meses (X -cuadrado= 30,78, $p < 0,05$):

durante los meses de mayo a julio se evidenció una gran proporción de hembras ovígeras (Fig. 8). A su vez, no hubo diferencias significativas en la proporción de hembras ovígeras entre estratos del mesolitoral ($T=2,49$; $p>0,05$). La hembra ovígera más pequeña tuvo un ancho de caparazón de 26mm.

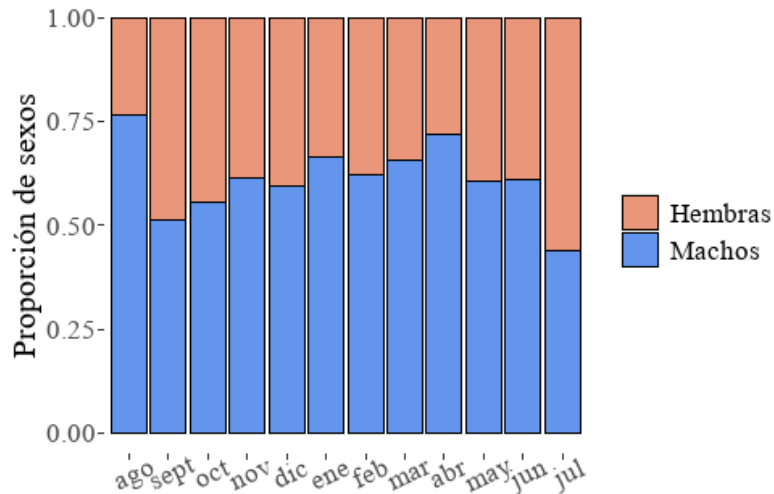


Figura 7. Proporción de machos y hembras de *C. maenas* por mes.

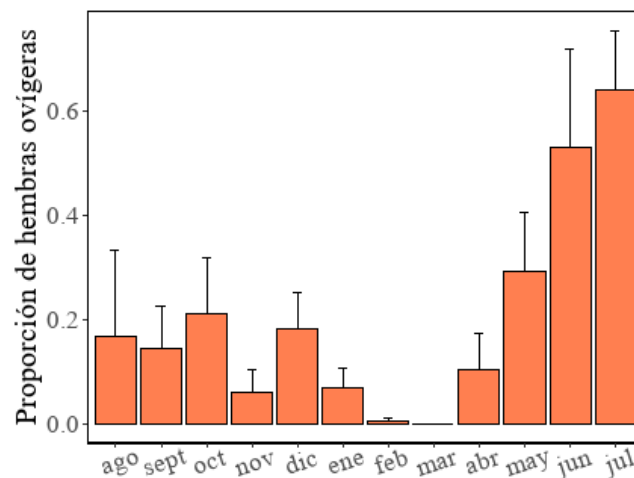


Figura 8. Proporción de hembras ovígeras por mes (las barras de error representan el error estándar).

3.1.3 Proporción de individuos en postmuda

Se registraron, a lo largo de todos los meses del año, 60 individuos en postmuda sobre un total de 1300 cangrejos. La mayor proporción de individuos en postmuda se registró durante el mes de septiembre (0,169 número de cangrejos mudados/ número de cangrejos totales) ($X^2=48,77$; $p<0,001$).

3.2. Estructura de tallas de *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*

Se halló un total de 12087 mejillines de los cuales 10074 pertenecieron a la especie de *B. rodriguezii*, y sólo 2013 se identificaron como *P. purpuratus*. Del total de mejillines del género *Brachidontes*, en la mayoría de los meses se lograron identificar tres grupos de tallas. La comparación visual a lo largo del tiempo permitió detectar que, durante los meses de febrero, abril y junio de 2023, hubo una reducción en la frecuencia de mejillines de tallas más grandes, quedando sólo las modas representativas de los individuos de tallas menores (Fig. 9). Con respecto a los individuos menos representados en los muestreos, *P. purpuratus*, se distribuyen de manera bimodal y unimodal (Fig. 10).

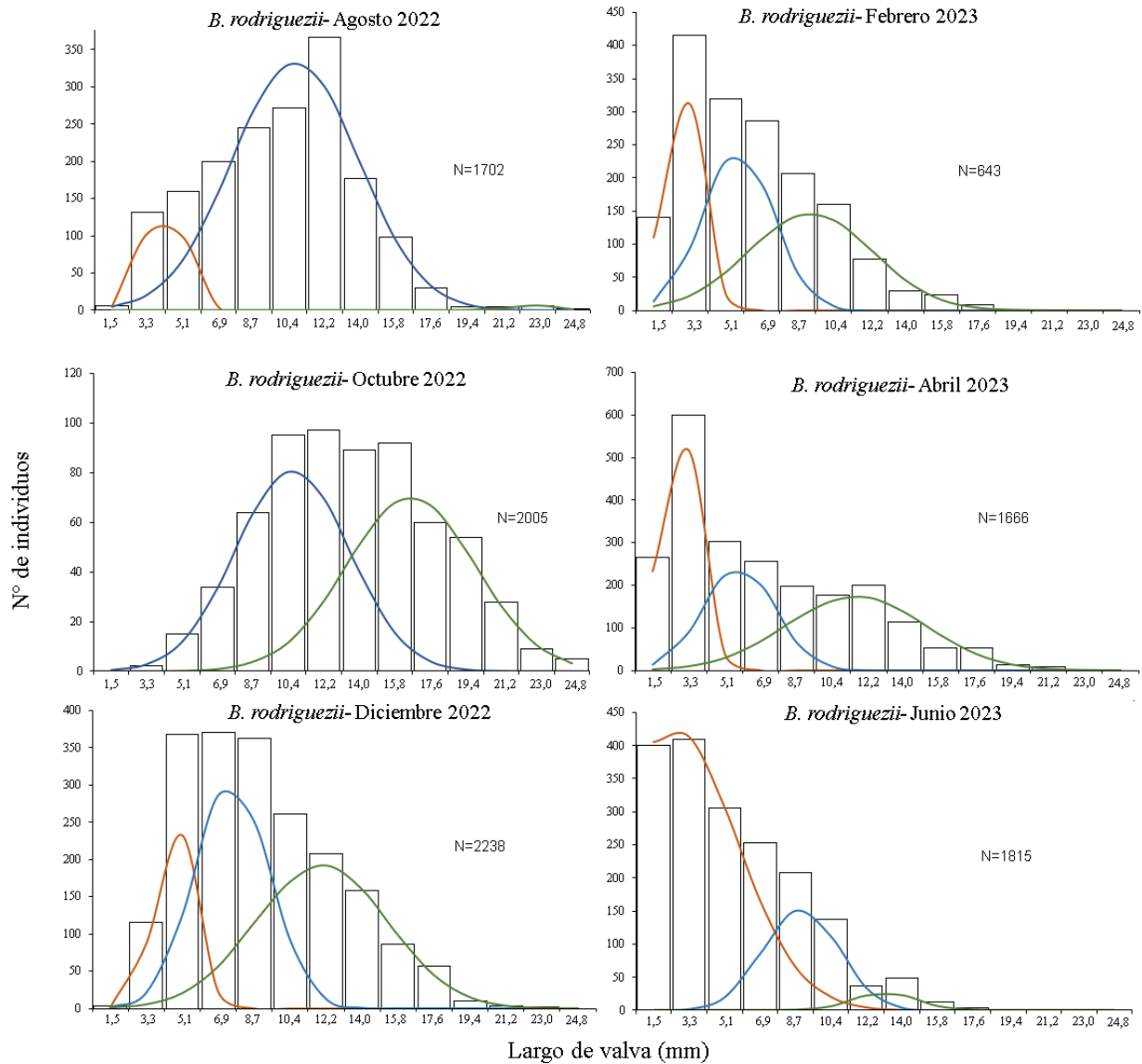


Figura 9. Histograma de frecuencias de tallas (largo de valva) de *Brachidontes rodriguezii*. Las líneas sólidas representan las modas identificadas por el método de Bhattacharya (línea roja: mejillines pequeños; línea azul: mejillines medianos; línea verde: mejillines grandes).

Tabla 2. Grupos de tallas de *B. rodriguezii* identificados por el método de Bhattacharya. DE:

Desvío estándar. N: Número de individuos. IS: Índice de separación.

<i>Brachidontes rodriguezii</i>				
Mes	Media	DE	N	IS
Agosto	4,17	1,04	214	n.a
	10,76	3,17	1047	3,76
	22,68	1,08	19	4,13
Octubre	10,66	2,83	320	n.a
	16,62	3,28	322	2,26
Diciembre	4,74	0,99	344	n.a
	7,56	1,84	784	2,08
	12,02	3,26	877	2,06
Febrero	2,93	0,96	451	n.a
	5,72	1,76	589	2,6
	9,30	3,08	624	3,32
Abril	2,83	0,98	799	n.a
	5,82	1,79	601	3,99
	11,61	3,44	837	2,48
Junio	2,51	3,20	1910	2,46
	8,93	1,89	401	2,15
	13,14	1,56	58	n.a

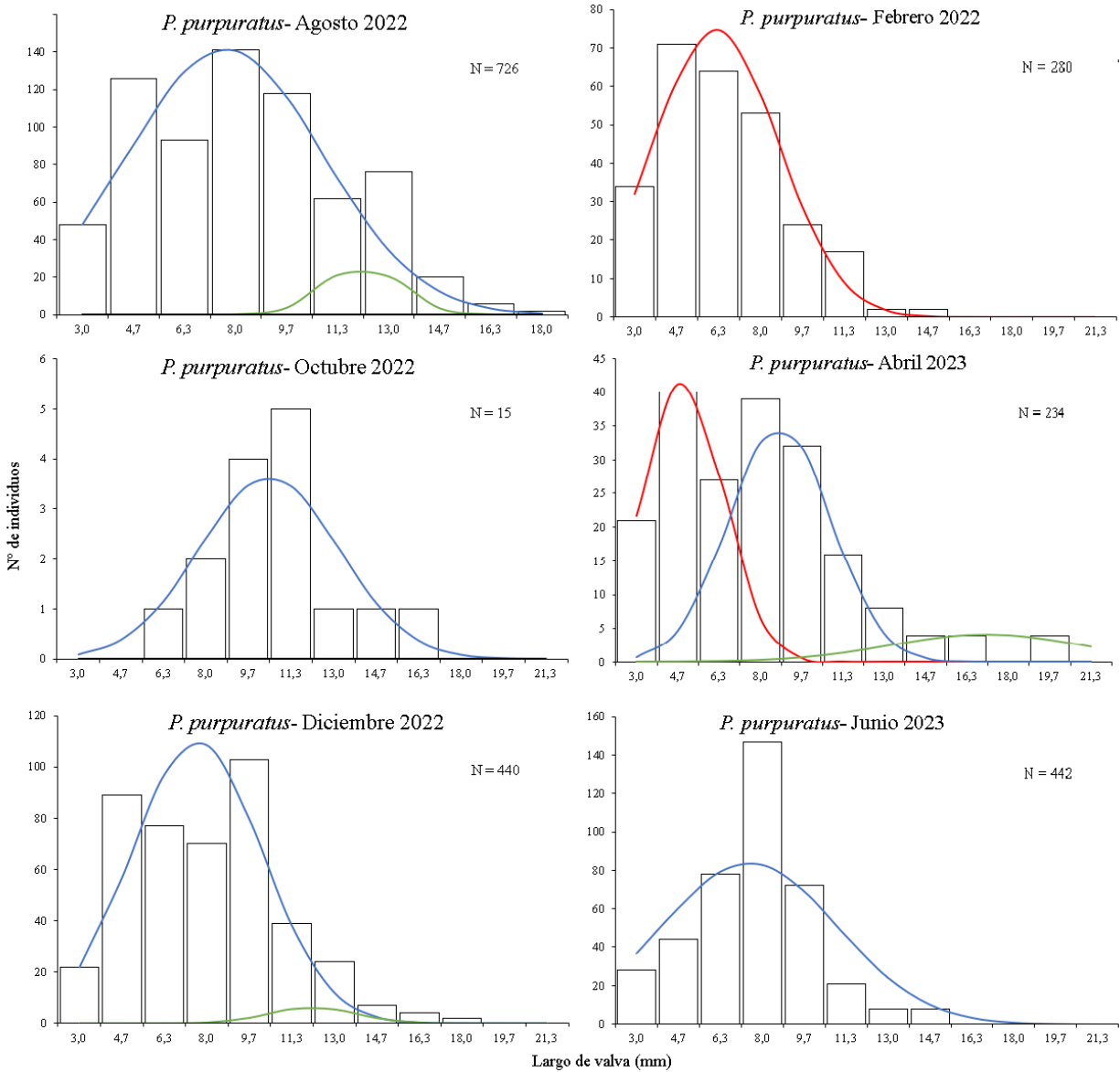


Figura 10. Histograma de frecuencias de tallas (largo de valva) de *Perumytilus purpuratus*. Las líneas sólidas representan las modas identificadas por el método de Bhattacharya (línea roja: mejillines pequeños; línea azul: mejillines medianos; línea verde: mejillines grandes).

Tabla 3. Grupos de tallas de *P. purpuratus* identificados por el método de Bhattacharya. DE:

Desvío estándar. N: Número de individuos. IS: Índice de separación.

<i>Perumytilus purpuratus</i>				
Mes	Media	DE	N	IS
Agosto	7,66	3,17	677	n.a.
	12,13	1,24	49	2,03
Octubre	10,47	2,73	15	n.a.
Diciembre	7,60	2,56	424	n.a.
	12,13	1,68	16	2,14
Febrero	6,23	2,48	280	n.a.
Abril	4,68	1,63	102	n.a.
	8,78	2,05	108	2,13
	17,11	3,87	24	2,81
Junio	7,49	3,50	442	n.a.

3.3. Descripción del contenido estomacal de *Carcinus maenas*

Se evaluó el contenido de 355 estómagos de cangrejos, de los cuales el 62 % se encontró en estado de evacuación total (vacíos). De los estómagos que sí estaban repletos, en el 49 % se halló sedimento o material altamente digerido (MAD), por lo que no fue posible su identificación. Durante los meses cálidos (diciembre, febrero y abril) se registró MAD en el 23,8 % de los estómagos en el sector del intermareal alto y en el 40 % en el sector bajo. Durante la época fría (agosto, octubre y junio) se registró MAD en el 54,16 % de los estómagos en el sector alto del intermareal y 22,2 % en el sector bajo. Ningún individuo en postmuda o hembra ovígera presentó contenido estomacal.

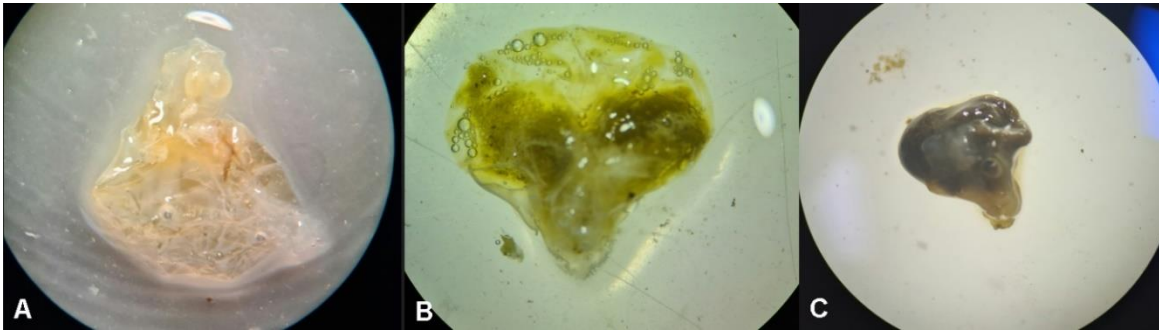


Figura 11. Estómagos cardíacos de *C. maenas* con diferentes estados de repleción. A. Estómago vacío o casi vacío (0-10%). B. Estómago medio lleno (hasta 50% de repleción), se observa algo de material en su interior. C. Estómago lleno (más de 50% de repleción).

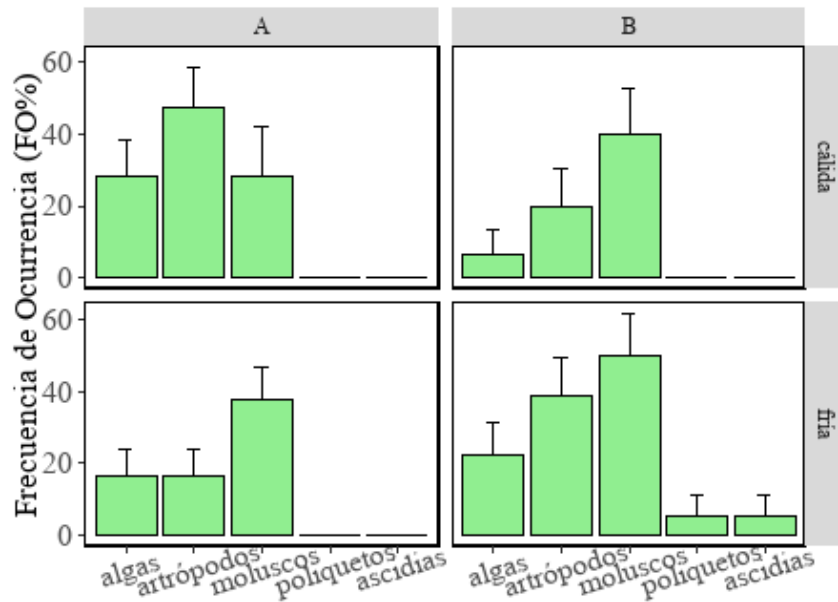


Figura 12. Frecuencia de ocurrencia de diferentes ítems presa dentro de los estómagos con contenido de *C. maenas* (las barras de error representan el error estándar) agrupadas por temporada cálida (diciembre, febrero y abril) y fría (agosto, octubre y junio), y nivel del mesolitoral. A: mesolitoral alto. B: mesolitoral bajo.

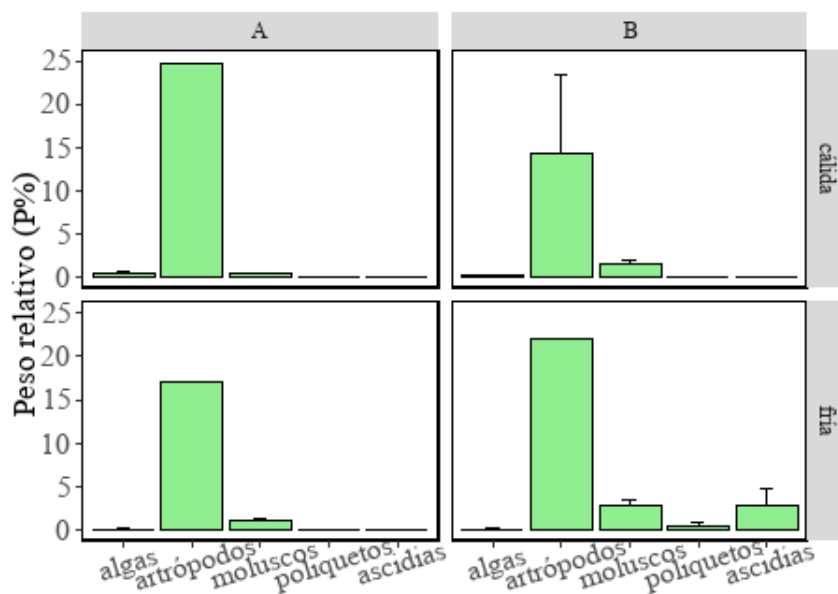


Figura 13. Peso relativo de diferentes ítems presa dentro del contenido estomacal de *C. maenas* (las barras de error representan el error estándar) agrupadas por temporada cálida (diciembre, febrero y abril) y fría (agosto, octubre y junio), y nivel del mesolitoral. A: mesolitoral alto. B: mesolitoral bajo.

Carcinus maenas se alimenta, tanto en la época cálida como en la fría, de algas, moluscos y artrópodos (Fig. 12), siendo los artrópodos los más representativos en peso (Fig. 13). Se halló en el contenido de los estómagos restos de conespecíficos e incluso huevos de cangrejo, posiblemente por su aspecto y color, de *Carcinus maenas*. Con respecto a las algas se identificaron clorófitas y rodofitas, así como algas pardas, que, si bien se hallaron presentes en un gran porcentaje de estómagos, fueron poco representativas en peso. También se registró, durante los meses fríos en el sector del mesolitoral bajo, el consumo de poliquetos, de los cuales se identificaron mandíbulas y quetas, y ascidias coloniales (Fig. 14) Dentro de los moluscos, los más frecuentes fueron los

mitílidos. En los estómagos de cangrejos recolectados en el intermareal bajo un gran porcentaje (81%) de los moluscos fueron mejillines (Fig. 15). La presencia de restos de mitílidos se encontró mayormente en cangrejos grandes (36,1 %) que en individuos pequeños (20,9 %).

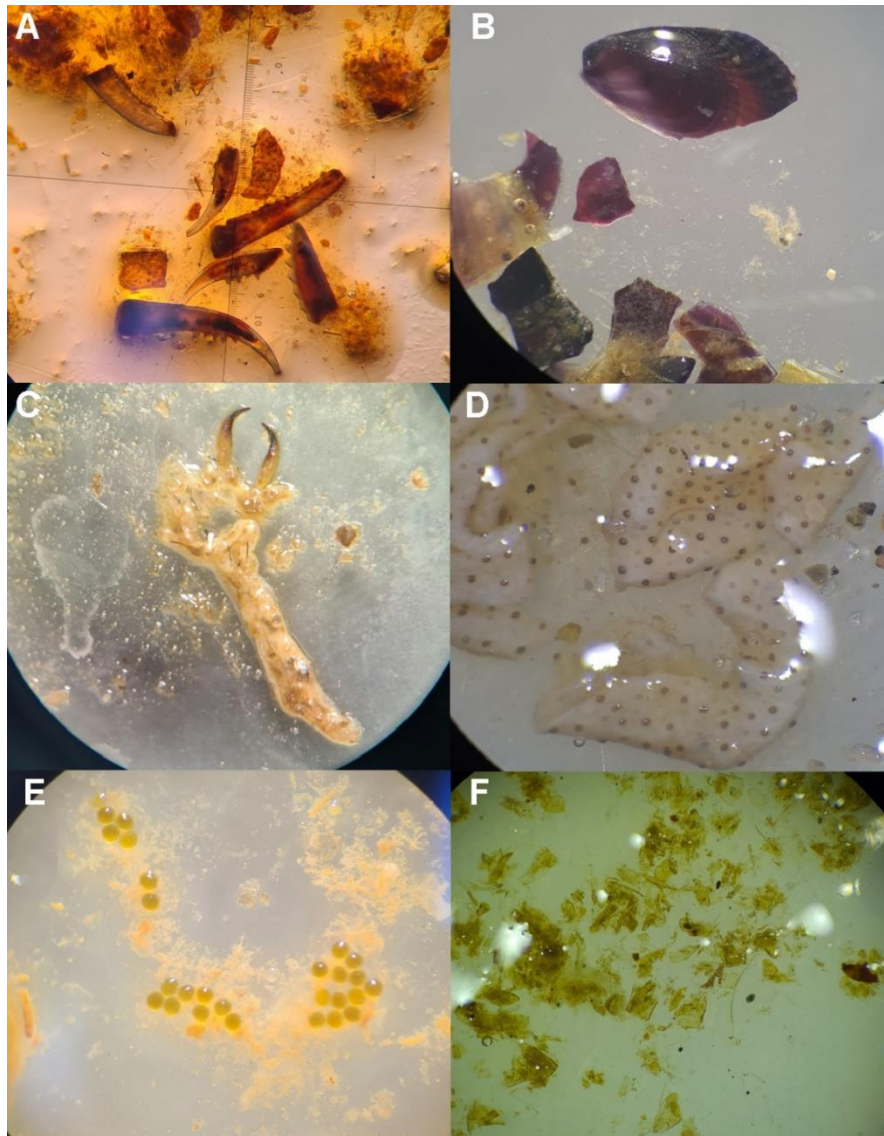


Figura 16. Diferentes ítems presa hallados dentro de los estómagos de *C. maenas*. A. Restos de pinzas de cangrejos. B. Valvas de mitílidos fraccionadas. C. Mandíbulas de poliqueto junto con

tejido, además se observan algunas quetas. D. Fragmentos de una ascidia colonial. E. Huevos de cangrejo, posiblemente *C. maenas*. F. Material inidentificable debido a su alto grado de digestión.

Porcentaje de moluscos mitílicos y no mitílicos

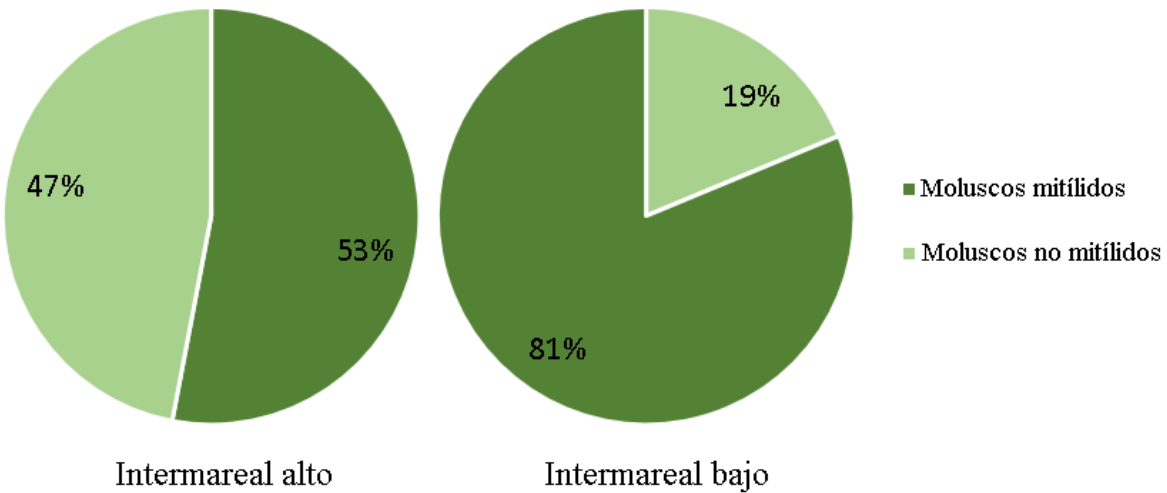


Figura 15. Representación gráfica de los porcentajes de moluscos mitílicos y no mitílicos en los contenidos estomacales de *C. maenas* colectados en los sectores alto y bajo del mesolitoral.

3.4 Experimento de preferencia de presas

En dos de las doce peceras del experimento realizado en junio los individuos de *C. maenas* permanecieron totalmente inmóviles y no se alimentaron durante todo el experimento; en otras tres peceras los cangrejos recorrieron la pecera, pero no manipularon las presas disponibles.

Durante los experimentos realizados en septiembre, en tres peceras los individuos se mantuvieron inmóviles, y en dos se registró movimiento, pero no se observó que manipularan las presas.

Los individuos de *Carcinus maenas* de 43 a 63 mm (grandes) tuvieron un mayor éxito que los individuos de 32 a 42 mm (pequeños) manipulando y abriendo mejillines de todos los tamaños (K-W= 14,11; $p < 0,001$). No se registraron diferencias en la tasa de consumo dentro de las diferentes categorías de tamaño de presas (K-W= 0,83; $p > 0,05$) (Fig. 16).

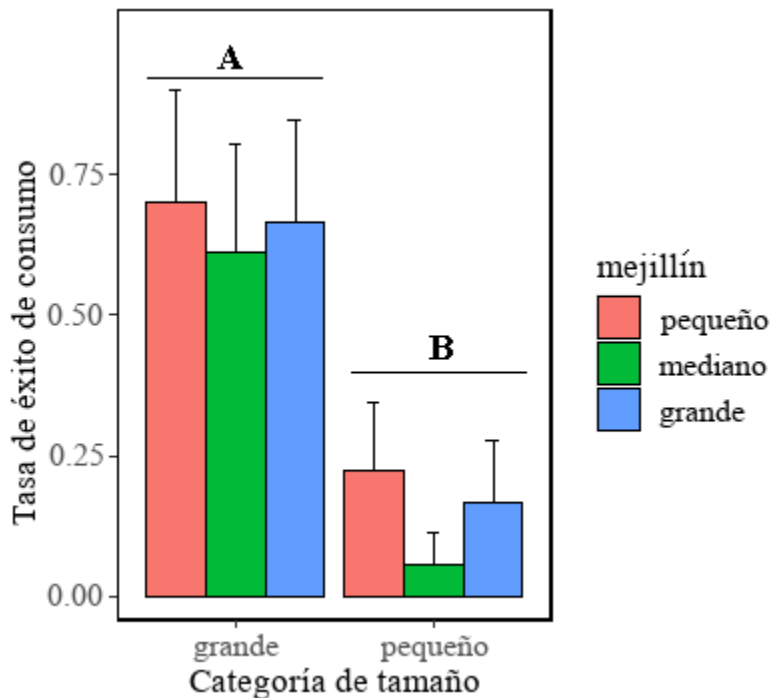


Figura 16. Proporción de éxito de mejillines consumidos durante el experimento de selección.

Los individuos de *C. maenas* con un ancho de caparazón entre 32 a 42 mm corresponden a cangrejos grandes, los individuos de 43 a 63 mm de ancho de caparazón corresponden a cangrejos pequeños. Las letras en mayúscula denotan diferencias significativas.

Para cada uno de los experimentos realizados se registró un total de 1440 transiciones de un minuto. Observando las matrices de probabilidad de transición (Fig. 17), tanto individuos de *C. maenas*

grandes (0,985) como pequeños (0,949) mostraron una gran probabilidad de hallarse en un estado no relacionado exclusivamente con la alimentación, ya sea escondidos, explorando el acuario o quietos realizando limpieza de sus piezas bucales. De acuerdo con la gráfica de diferencias en las probabilidades de transición (Fig. 18), se observa una diferencia significativa ($p < 0,05$) en dicho comportamiento, siendo mayor la probabilidad de hallar un individuo grande sin alimentarse. Además, los individuos de ambos tamaños tienen una alta probabilidad de mantenerse en el tiempo manipulando y/o consumiendo mejillines de diferentes tallas (Fig. 17). Son los individuos pequeños los que tienen una mayor probabilidad de reincidir sobre presas pequeñas (Fig. 18).

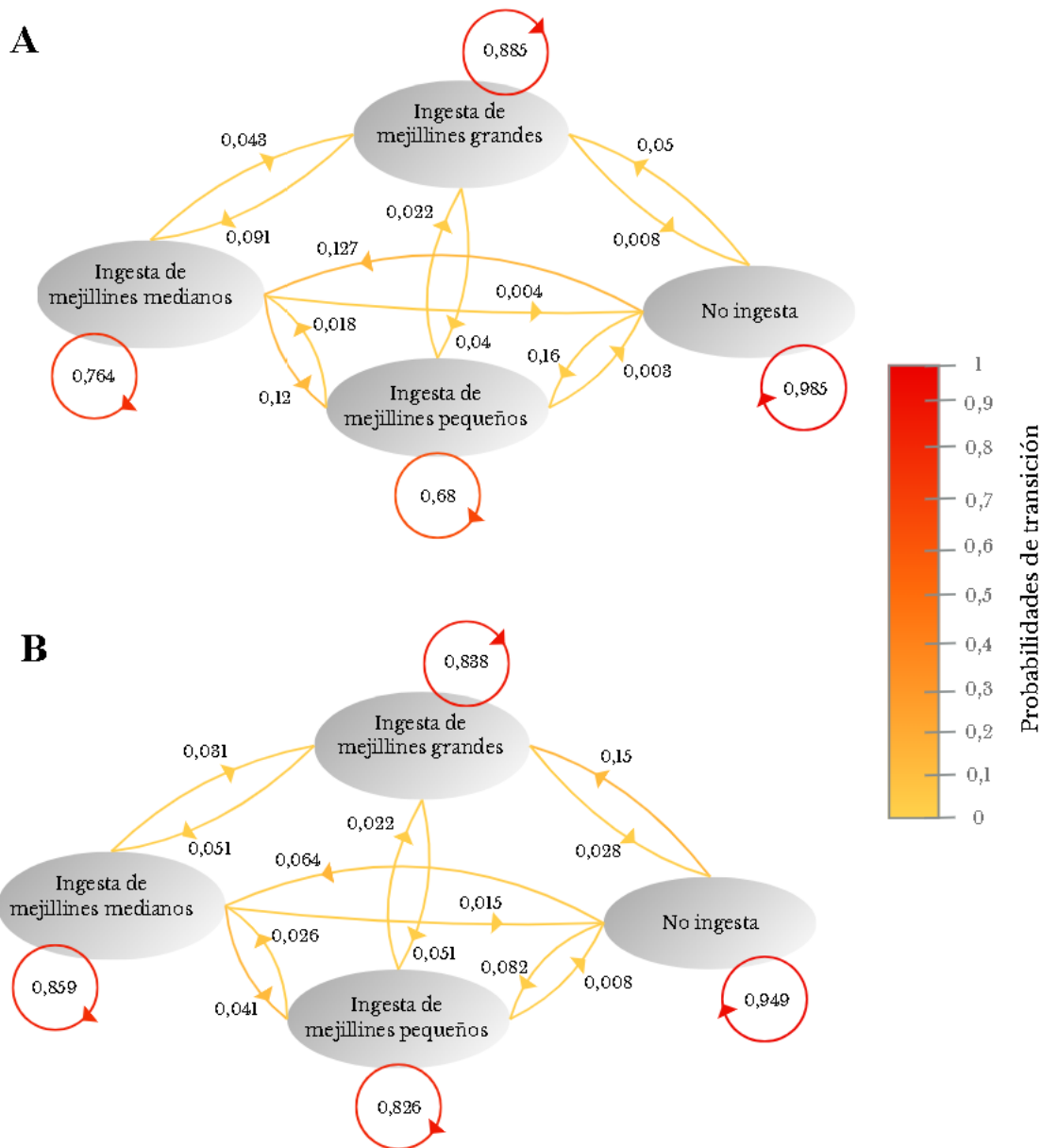


Figura 17. Cadena de Markov de probabilidades de transición de individuos de *C. maenas*. Los nodos corresponden a categorías de comportamiento. Las líneas indican las probabilidades de transición entre comportamientos. A: cangrejos grandes (43-63 mm de ancho de caparazón). B: cangrejos pequeños (32-42 mm de ancho de caparazón).

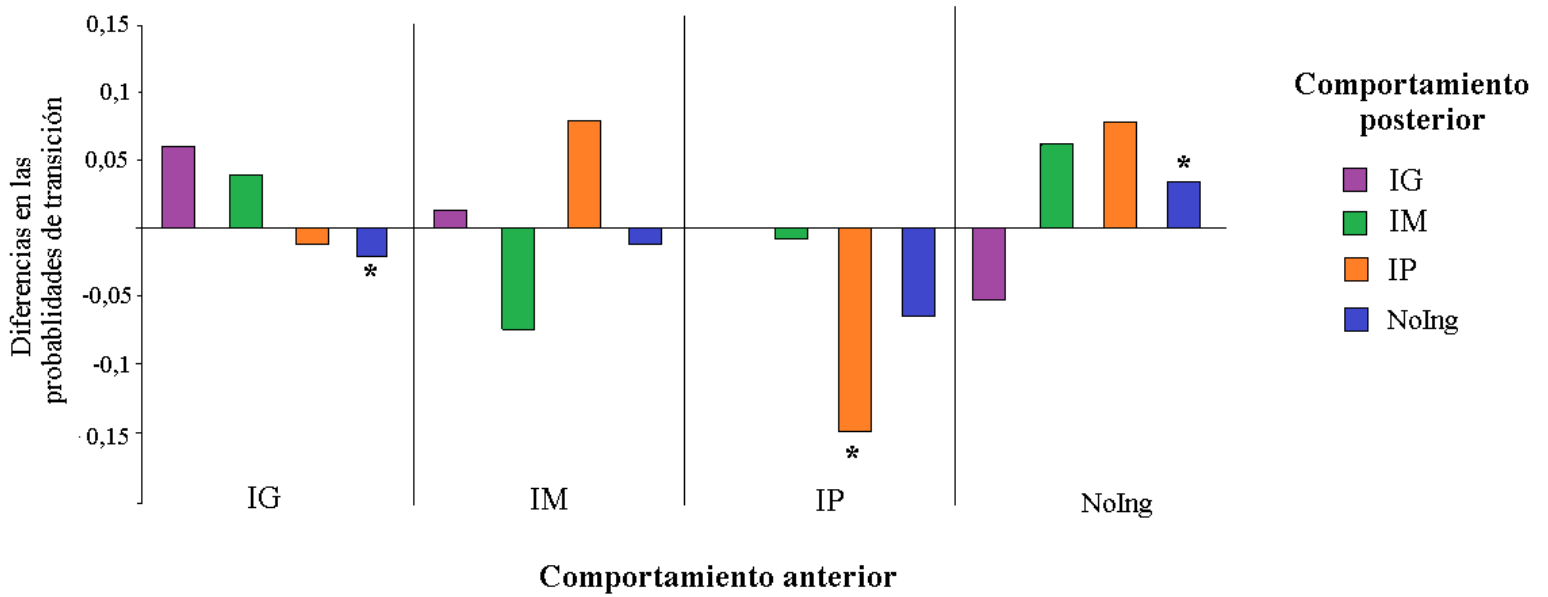


Figura 18. Diferencias en las probabilidades de transición de comportamientos entre dos tamaños de cangrejos: grandes y pequeños. Valores positivos y negativos indican una mayor probabilidad de transición para cangrejos grandes y pequeños, respectivamente. IG: Ingesta de mejillines grandes; IM: Ingesta de mejillines medianos; IP: Ingesta de mejillines pequeños, NoIng: Comportamiento no relacionado con la alimentación. Diferencias significativas ($\alpha < 0,05$) se indican con asterisco.

Al observar los estados estacionarios (Tabla 4), en general tanto individuos de *C. maenas* grandes como pequeños tienden a invertir más tiempo alimentándose a medida que aumenta el tamaño de la presa. Por ejemplo, individuos grandes invirtieron un mayor tiempo en alimentarse de presas

grandes (0,0967), y menor de presas medianas (0,0405) y pequeñas (0,0168), una tendencia similar se observa en el comportamiento de individuos pequeños.

Tabla 4. Estados estacionarios. Indican la proporción de tiempo promedio dedicada a cada actividad.

Estado comportamental	Cangrejos grandes	Cangrejos pequeños
Ingesta de mejillín grande	0,0967	0,171
Ingesta de mejillín mediano	0,0405	0,125
Ingesta de mejillín pequeño	0,0168	0,07
No ingesta	0,845	0,634

Los mejillines de las distintas clases de tamaño presentaron diferencias significativas en el contenido energético promedio (K-W= 86,19; $p < 0,001$). Los individuos más grandes tuvieron un contenido energético mayor (promedio \pm EE: 1616 \pm 13,3 kJ) que los mejillines medianos (promedio \pm EE: 511 \pm 31,6 kJ) y pequeños (promedio \pm EE: 172 \pm 13,3 kJ) (Fig. 19).

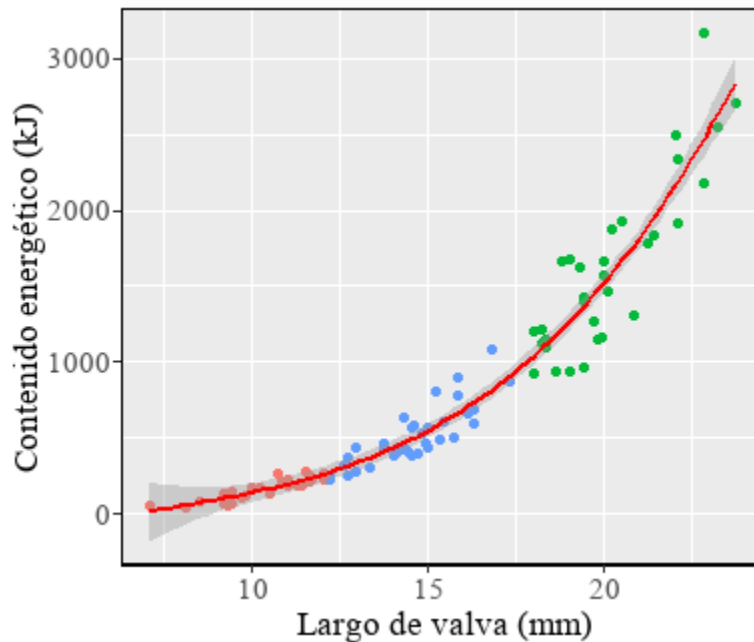


Figura 19. Relación entre el tamaño y el contenido energético (kJ), junto con la curva polinómica ajustada y los intervalos de confianza del 95%. Los puntos rojos, azules y verdes, corresponden a las categorías de tamaños de mejillines utilizados en el experimento.

4. DISCUSIÓN

El estudio de la estructura poblacional de *Carcinus maenas* en el sector norte del Golfo San Matías mostró un marcado aumento en la densidad media de individuos durante los meses cálidos, un amplio rango de tallas, y la presencia de hembras ovígeras durante la gran mayoría del año, algunas de estas hembras de escaso tamaño. Asimismo, se constató que *C. maenas* posee una dieta omnívora, y presenta canibalismo. También se evidenció que los individuos se alimentan de un

amplio rango de tallas de mejillines, con un aumento en los tiempos de manipulación, y de rinde energético, cuanto más grande sea la presa.

4.1. Descripción poblacional de *Carcinus maenas*

4.1.1 Abundancia y estructura de tallas

Las densidades halladas durante los meses del año, en ambos estratos del intermareal, sugieren un comportamiento de migración estacional. Un mayor número de individuos durante los meses más cálidos del año, principalmente en el sector del mesolitoral alto, se debe posiblemente a cambios en la temperatura del agua y del aire circundante durante la marea baja. En invierno, los cangrejos realizan migraciones hacia la porción baja del mesolitoral y el submareal, donde la temperatura del agua se mantiene templada, a su vez que se alejan de pozas de marea en el mesolitoral alto que suelen tener una temperatura del agua menor (Fueyo-Sánchez & Momo 2008). Esto se vio reflejado en una disminución del número de individuos en la zona del intermareal alto. Varios trabajos registran estos cambios estacionales en las densidades medias de *C. maenas*, como el caso de las costas de Estados Unidos (Maine), donde las densidades en invierno rondaron los 0,2 ind/m², aumentando en los meses más cálidos, a 3,8 ind/m² (Himes 2017). Tendencias similares registró Naylor (1962) en Reino Unido, los individuos se movilizan durante los meses de invierno hacia el submeareal. Así, los resultados obtenidos apoyan la hipótesis planteada de que la densidad media de *C. maenas* varía según la estación del año y la distancia a la línea del submareal.

Se observó que los machos son más grandes que las hembras, de manera similar a lo hallado en estudios realizados en ambientes costeros de Argentina (Vinuesa 2007, Müller Baigorria et al. 2022) y en otras regiones del mundo (Van Der Meeën 1994, Kelley et al. 2015).

Las tallas máximas alcanzadas tanto en zonas donde *C. maenas* es nativo, como así también en regiones donde es introducido, los machos en su mayoría alcanzan tallas mayores a los 80 mm de ancho de caparazón (Pedersen et al. 1994, Sneddon et al. 1997, Abelló et al. 1997, Audet et al. 2008, Best et al. 2017) llegando en ocasiones a registrarse machos adultos de más de 100 mm (Kelley et al. 2015, Gillespie et al. 2015). Para Argentina también se registraron tallas máximas mayores a las expuestas en el presente estudio (Hidalgo et al. 2005, Vinuesa et al. 2007), hallándose en Puerto Madryn cangrejos de hasta 89,5 mm de ancho de caparazón (Torres & González-Pisani 2016). Es así como el escaso tamaño máximo alcanzado por adultos de *C. maenas* en las costas del Golfo San Matías (72,1 mm), en comparación con otras zonas, podría estar relacionado a que los individuos destinan una mayor energía a la reproducción más que al crecimiento, proceso característico de una población recientemente introducida con baja competencia intraespecífica (Jaspers et al. 2018).

4.1.2 Proporción de sexos y de hembras ovígeras

Se hallaron más machos que hembras en general, concurrentemente a lo registrado en otros ambientes costeros (Hunter & Naylor 1993, Abelló et al. 1997, Lyons et al. 2012, Fulton et al. 2013). En el Golfo San Jorge y en estudios previos realizados en el Golfo San Matías, se observan tendencias similares (Vinuesa 2007, Müller Baigorria et al. 2021). Sin embargo, existen

excepciones, por ejemplo, en la Bahía de Fundy en Canadá donde las hembras fueron más abundantes (Quinn 2018).

La presencia de hembras ovígeras se registró durante todo el año con excepción del mes de marzo. Además, se observó un aumento en la proporción durante los meses de mayo a octubre. Existen diferentes períodos del año cuando la proporción de hembras ovígeras es mayor, éstos varían principalmente debido a la temperatura del agua, siguiendo así un patrón latitudinal (Baeta et al. 2006). Al sur de Canadá la presencia de hembras ovígeras no se registra todo el año, sólo durante los meses de julio y agosto, que se corresponden con periodos cálidos (Best et al. 2017). Otros autores aseguran que, en las costas al oeste del noratlántico, la abundancia de hembras ovígeras sigue un patrón similar, estando presentes en su mayoría durante los meses más cálidos: de junio a octubre (Sharp et al. 2003, Quinn 2018). En Argentina, se tiene un único registro sobre la presencia de hembras ovígeras, principalmente durante los meses más fríos, de mayo a septiembre (Vinuesa 2007). Al no observarse una marcada estacionalidad de hembras ovígeras (ya que se encuentran durante todo el año, a excepción de un mes), los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten rechazar la hipótesis planteada.

El tamaño mínimo registrado para una hembra ovígera es empleado como un indicador indirecto de la llegada a la madurez sexual (Rodríguez & Luppi 2020). En las costas de Maine, la hembra ovígera más pequeña registrada de cangrejo verde fue de 34 mm (Berrill 1982), en Bahía Camarones de 39,9 mm (Hidalgo et al. 2005) y en el Golfo San Jorge de 48,9 mm (Vinuesa 2007). En el presente trabajo se registró la hembra ovígera más pequeña hasta el momento en el Golfo San Matías, de tan sólo 26 mm de ancho de caparazón. Así, la presencia de hembras ovígeras

durante la gran mayoría de los meses del año, más el escaso tamaño de las hembras reproductivamente viables, podría sugerir una mayor inversión de energía para la reproducción más que para el crecimiento somático (Rodríguez & Luppi 2020).

4.1.3 Proporción de individuos en postmuda

Carcinus maenas mediante sucesivas mudas aumenta su tamaño (Styrishave et al. 2014). La reproducción y el crecimiento son dos procesos que compiten entre sí debido a sus altos requisitos energéticos. Por lo tanto, la inversión energética de los cangrejos se divide en dos grandes grupos: aquellos individuos que cesan de mudar (anecdisis), y toda su energía se emplea en la reproducción, y aquéllos que continúan con su crecimiento y además gastan energía en reproducirse (McLay 2015). El hallazgo de cangrejos en postmuda durante todo el año sugiere que están en continuo crecimiento. En numerosos trabajos se registraron periodos del año donde la proporción de individuos en muda o postmuda es mayor (Young & Elliot 2019). Así, se espera que el mayor número de individuos se encuentren durante los meses más cálidos, ya que se relaciona a una mayor actividad metabólica (Klassen & Locke 2007). Para el Golfo San Matías se registró una mayor proporción durante el mes de septiembre. Además, la presencia de individuos en postmuda, principalmente de hembras, indica que es posible el apareamiento de cangrejos durante todo el año. Los cangrejos machos buscan y defienden agresivamente a las hembras durante varios días, luego de que ésta muda, y es cuando la hembra se halla en postmuda, el momento en que ocurre el apareamiento (Christy 1987).

4.2 Estructura de tallas de *Brachidontes rodriguezii* y *Perumytilus purpuratus*

De las dos especies de mitílidos que dominan el intermareal rocoso del sector norte del Golfo San Matías, *Brachidontes rodriguezii* representa más del 83%. Las tallas fueron diversas, y similares entre ambas especies, y en ambos casos las tallas mostraron variaciones entre meses. Durante el muestreo realizado para esta tesina pudo registrarse un cambio notable en la distribución de tallas en el sector donde se realizaron los muestreos, las tallas entre 17 mm y 25 mm estuvieron ausentes desde el mes de febrero en adelante, probablemente debido a una alta mortalidad por la ola de calor registrada durante el mes de enero de 2023 (Salas y Sánchez, comunicación personal). De hecho, para la realización del experimento realizado en junio de 2023, para representar las tres clases de tallas identificadas por las modas durante la mayor parte del estudio, los mejillines de *B. rodriguezii* fueron colectados del sector más bajo del mesolitoral bajo.

4.3 Descripción del contenido estomacal de *Carcinus maenas*

Al seleccionar el método de observación directa del contenido estomacal para evaluar la dieta de *C. maenas*, en la gran mayoría de los casos no fue posible identificar las presas hasta nivel de especie. Debido a que los individuos de *C. maenas* completan el proceso de digestión en tan solo 12 horas (Bélair & Miron, 2009), se recolectaron los individuos para su posterior identificación y clasificación de los contenidos estomacales durante las primeras horas de la mañana. Aun así, un gran porcentaje de los estómagos se hallaron vacíos, es posible que la digestión sea un proceso mucho más rápido en el Golfo San Matías en comparación con otros sitios. En todos los individuos

en muda y postmuda, así como en hembras ovígeras no se registró contenido estomacal, debido a que no se alimentan durante dichos procesos biológicos (Young & Elliott 2019).

A partir de la gran variedad de ítems presa identificados en el contenido estomacal de los cangrejos verdes colectados en el intermareal en la zona de estudio al norte del Golfo San Matías, se sugiere que *C. maenas* es un predador generalista (Miron et al. 2005, Lovell et al. 2007). Estas características en la alimentación de los cangrejos tienen una influencia directa sobre las poblaciones presas, donde inevitablemente, se generan nuevas relaciones tróficas entre la especie introducida y las especies nativas (Bruno 2005, David et al. 2017). Es conocido que los cangrejos pueden tener un efecto significativo sobre las comunidades bentónicas, especialmente sobre los bivalvos (Miron et al. 2005). Los moluscos bivalvos estuvieron presentes en una gran proporción de los estómagos. Estos resultados se asemejan a los ítems hallados en los estómagos de cangrejos verdes del Golfo Nuevo (Cordone 2022), siendo además los moluscos muy representativos en la dieta en ambos ambientes costeros. La ausencia de moluscos mitílidos en el mesolitoral alto, contrasta con su presencia en los contenidos estomacales de los cangrejos recolectados en ese nivel del mesolitoral. Esto apoya la idea de una migración vertical diaria a lo largo del mesolitoral.

La potencial presencia de restos de conespecíficos en los contenidos estomacales es indicativa de la existencia de una presión de canibalismo en la población cuya magnitud dependerá de la presencia de presas alternativas (Crowley & Hopper 1994) y de la estructura poblacional del cangrejo (Hopper et al. 1996). La existencia de canibalismo podría deberse a un aumento en la densidad de conespecíficos, principalmente reclutas y juveniles. Así, el proceso de canibalismo

podría jugar un importante papel como mecanismo compensatorio denso-dependiente de la población de *C. maenas* (Moksnes 1997).

4.4 Experimento de preferencia de presas

Los individuos grandes de *C. maenas*, pero no así los pequeños, fueron capaces de abrir con gran éxito mejillines de todos los tamaños. La presencia de una quela de mayor tamaño relativo en los cangrejos grandes les permite ejercer una fuerza suficientemente grande como para abrir o romper las valvas de los ejemplares de mayor tamaño (Seed & Hughes 1995). Aunque la manipulación de una presa grande representa un tiempo mayor de manipulación e ingesta, el esfuerzo se ve compensado por un beneficio mayor, en términos del contenido energético. Esta idea es apoyada por las altas tasas de consumo (éxito de consumo) de los cangrejos más grandes, y en una mayor frecuencia de restos de valvas de mitílidos en los contenidos estomacales, a comparación de cangrejos pequeños. Por otro lado, los individuos de *C. maenas* pequeños no fueron capaces de abrir los mejillines con éxito, independientemente del tamaño de la presa. Asimismo, se observó que, a mayor tamaño de presa, mayor el tiempo de manipulación.

En trabajos previos, que realizan experimentos de depredación con mitílidos de gran tamaño, fue posible estimar una talla de presa sobre la cual los cangrejos fueron incapaces de abrirla y alimentarse. Por ejemplo, Ameyaw-Akumfi & Hughes (1987) registraron que un individuo *C. maenas* de 70 mm de ancho de caparazón puede abrir un mejillón (*Mytilus edulis*) de hasta 50 mm, y según Mascaro & Seed (2001) hasta 40 mm. Cangrejos de menor tamaño (65 mm) fueron capaces de abrir mejillones de hasta 30 mm de largo de valva (Elner 1980). En el presente estudio, tanto

cangrejos grandes como pequeños, fueron capaces de consumir todas las tallas de mejillines, no se observaron preferencias de alguna talla sobre otra. Esto indicaría que todo el rango de tallas de *B. rodriguezii* y *P. purpuratus*, al ser mitflidos de pequeño tamaño, están comprendidos dentro de la dieta de *C. maenas*.

5. CONCLUSIONES

Del presente trabajo fue posible extraer las siguientes conclusiones:

- Se evidenció un incremento en las densidades medias de *Carcinus maenas* en el mesolitoral rocoso del norte del Golfo San Matías durante los meses de noviembre a abril, que coincide con la temporada más cálida, principalmente en el mesolitoral alto.
- Los tamaños máximos alcanzados por los cangrejos adultos fueron inferiores a las tallas máximas registradas en otros entornos intermareales.
- La presencia de hembras ovígeras se registró durante prácticamente todo el año, y el tamaño mínimo para una hembra ovígera fue menor en comparación a otros sitios costeros.
- El análisis visual de los contenidos estomacales de los cangrejos reveló una amplia variedad de presas con un predominio de moluscos bivalvos. Tanto cangrejos grandes como pequeños, en mayor o menor medida, demostraron ser capaces de abrir y alimentarse de diferentes tamaños de mejillines.

6. BIBLIOGRAFÍA

Aagard A, Warman CG, Depledge MH (1995) Tidal and seasonal changes in the temporal and spatial distribution of foraging *Carcinus maenas* in the weakly tidal littoral zone of Kerteminde Fjord, Denmark. Ecology Progress Series 122(1): 165-172.

Abelló P, Aagaard A, Warman CG, Depledge MH (1997) Spatial variability in the population structure of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura) in a shallow-water, weakly tidal fjord. Marine Ecology Progress Series 147(1): 97-103.

Adami ML, Tablado A, López Gappa J (2004) Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). Hydrobiologia 520(1): 49-59.

Aliotta S, Schnack EJ, Isla FI, Lizasoain GO (2000) Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen macromareal. Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología 7(1-2).

Arias M (2019) Distribución, comportamiento y evaluación del impacto de las embarcaciones turísticas sobre la ballena franca austral *Eubalaena australis* en el Golfo San Matías. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, pp 179.

Almeida MJ, González Gordillo JI, Flores AV, Queiroga H (2011) Cannibalism, post-settlement growth rate and size refuge in a recruitment-limited population of the shore crab *Carcinus maenas*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 410(1):72-79.

Ameyaw-Akumfi C, Hughes RN (1987) Behaviour of *Carcinus maenas* feeding on large *Mytilus edulis*. How do they assess the optimal diet? Marine Ecology Progress Series 38(3):213-216.

- Arcángel AE, Rodríguez EA, de la Barra P, Pereyra PJ, Narvarte M (2022)** Seasonal changes in facilitation between an ascidian and a kelp in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series* 693: 95-106.
- Archuby FM, Roche A (2020)** Intertidal death assemblages as proxies of marine biodiversity. An example from Northern Patagonia, Argentina. *Actualistic Taphonomy in South America* 48(1): 35-60.
- Audet D, Miron G, Moriyasu M (2008)** Biological Characteristics of a Newly Established Green Crab (*Carcinus maenas*) Population in the Southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Shellfish Research* 27(2): 427-441.
- Baeta A, Cabral H, Marques J, Pardal M (2006)** Feeding ecology of the green crab, *Carcinus maenas* (L., 1758) in a temperate estuary, Portugal. *Crustaceana* 79(10): 1181-1193.
- Baltanás A, Rincón PA (1992)** Application of a cluster-bootstrapping method for identifying the dietary patterns of fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 1(2): 130-138.
- Behrens Yamada S (2001)** Global invader: The European Green Crab. Oregon State University: Corvallis, OR, USA, pp 123.
- Behrens Yamada S, Dumbauld BR, Kalin A, Hunt CE, Figlar-Barnes R, et al. (2005)** Growth and persistence of a recent invader *Carcinus maenas* in estuaries of the northeastern Pacific. *Biological Invasions* 7(1): 309-321.
- Bélaïr MC, Miron G (2009)** Predation behaviour of *Cancer irroratus* and *Carcinus maenas* during conspecific and heterospecific challenges. *Aquatic Biology* 6(1): 41-49.
- Berrill M (1982)** The Life Cycle of the Green Crab *Carcinus maenas* at the Northern End of Its Range. *Journal of Crustacean Biology* 2(1): 31-39.

Berrill M, Arsenault M (1982) Mating behaviour of the green shore crab *Carcinus maenas*. Bulletin of Marine Sciences 32(2): 632-638.

Best K, McKenzie CH, Couturier C (2017) Reproductive biology of an invasive population of European green crab, *Carcinus maenas*, in Placentia Bay, Newfoundland. Management Biological Invasions 8(1): 247-255.

Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, et al. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution 26(7): 333-339.

Bradley BA, Laginhas BB, Whitlock (2019) Disentangling the abundance-impact relationship for invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences 119(20):9919-9924.

Bruno JF (2005) Insights into biotic interactions from studies of species invasions. Species Invasions Insights. Ecology, Evolution and Biogeography, pp 13-40.

Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, et al. (2009) Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution 24(3): 127-135.

Boltovskoy D, Sylvester F, Paolucci EM (2018) Invasive species denialism: Sorting out facts, beliefs and definitions. Ecology and evolution 8(22): 11190:11198.

Campbell RT, Baring RJ, Dittmann S (2019) Cracking the cuisine: Invasive European shore crabs (*Carcinus maenas*) select a menu of soft-shelled mussels over cockles. Journal of experimental marine biology and ecology 517(1): 25-32.

Cayuela L (2010) Modelos lineales: Regresión, ANOVA y ANCOVA. Eco Lab, Centro Andaluz de Medio Ambiente, Universidad de Granada, pp 57.

Christy JH (1987) Female choice and the breeding behaviour of the fiddler crab *Uca beebei*. Journal of Crustacean Biology 7(4): 624-635.

Crothers JH (1967) The biology of the shore crabs *Carcinus maenas* (L.) The background — Anatomy, growth and life history. *Field Studies* 1: 407-434.

Crothers JH (1968) The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) The life of the adult crab. *Field Studies* 2(1): 579-614.

Crowlers PH, Hopper KR (1994) How to behave around cannibals: a density-dependent dynamics game. *American Naturalist* 143(1): 347-361.

Cohen AN, Carlton J, Fountain MC (1995) Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology* 122: 225-237.

Colautti RI, MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and distributions* 10 (2): 135-141.

Commito JA, Como S, Grupe BM, Dow WE (2008) Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366(1-2): 70-81.

Cosham J, Beazley KF, McCarthy C (2016) Environmental factors influencing local distributions of European green crab (*Carcinus maenas*) for modeling and management applications. *Environmental Reviews* 24(3): 244-252.

Cordone G, Lozada M, Vilacoba E, Thalinger B, Bigatti G, et al. (2022) Metabarcoding, direct stomach observation and stable isotope analysis reveal a highly diverse diet for the invasive green crab in Atlantic Patagonia. *Biological Invasions* 24(2): 505-526.

Cuculescu M, Hyde D, Bowler K (1995) Temperature acclimation of marine crabs: Changes in plasma membrane fluidity and lipid composition. *20(1-2): 207-222.*

Cuevas JM, Martin JP, Bastida R. (2006) Benthic community changes in a Patagonian intertidal: A forty years later comparison. *Thalassas* 22(1): 29-37.

David P, Thebault E, Anneville O, Duyck PF, Chapuis E (2017) Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. *Advances in Ecological Research* 56(1): 1-60.

de la Barra P (2018) Ecología trófica y análisis de la pesquería del cangrejo nadador *Ovalipes trimaculatus* en el norte del Golfo San Matías. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, pp 116.

Díaz AC, Petriella AM, Fenucci J (2003) Ciclo de muda y reproducción de la población del langostino *Pleoticus muelleri* (Crustacea, Penaeoidea) de Mar del Plata. *Ciencias Marinas* 29(3): 343-355.

Elnor RW, Hughes R (1978) Energy Maximization in the Diet of the Shore Crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* 47(1): 103-116.

Elnor (1980) The influence of temperature, sex and chela size in the foraging strategy of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 7(1):15-24.

Fonollosa JB, Sallán Leyes JM, Sunyer A (2002) Métodos cuantitativos de organización industrial II. Ediciones UPC, pp 144.

Fueyo Sánchez L, Momo FR (2008) Redes tróficas y flujos de energía en comunidades de pozas de marea de Mar del Plata. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Luján, pp 95.

Fulton BA, Fairchild EA, Warner R (2013) The green crab *Carcinus maenas* in two New Hampshire estuaries. Part 1: Spatial and temporal distribution, sex ratio, average size and mass. *Journal of Crustacean Biology* 33(1): 25-35.

Gastaldi M, Firstater FN, Narvarte MA, Daleo P (2017) Context-dependent interaction between an intertidal sponge and a green macroalga in a variable temperate Patagonia bay. *Marine Ecology Progress Series*, 581, 21-32.

Gayanilo FC, Sparre P, Pauly D (2002) FiSAT II User's guide. FAO, Roma. pp 168.

Gil Fernández A (2018). Análisis de la dieta de *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) en ambientes recientemente invadidos del Golfo de Valencia, Máster en Evaluación Ambiental en Ecosistemas marinos y Costeros, Universidad Politécnica de Valencia. pp 36.

Gillespie GE, Norgard TC, Anderson ED, Haggarty DR, Philips AC (2015) Distribution and biological characteristics of European green crab, *Carcinus maenas*, in British Columbia. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science, Nanaimo, Canada, pp 88.

Gómez Luna L, Sosa Montano A, Moreno Castillo I, Jover Capote A (2009) Biodiversidad, morfometría y alimentación de los cangrejos del género *Callinectes* (Decapoda: Portunidae) en Santiago de Cuba. Revista de Biología Tropical 57(3): 671-686.

Gutiérrez Bonilla F (2006) Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuestas de lineamiento para el control de los impactos. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt, Bogotá, Colombia, pp 156.

Himes AR, Balschi WS, Pelletier G, Friedrich M (2017) Color phase— Specific ion regulation of the European green crab *Carcinus maenas* in an oscillating salinity environment. Journal of Shellfish Research 36(1): 465-479.

Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. Journal of Applied Ecology 46(1): 10-18.

Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. Conservation Biology 22(3): 535-543.

Hernández Zanuy AC, Nuñez J, Alcolado P, Carmenate M (2018) Adaptación basada en Ecosistemas: alternativa para la gestión de los recursos marinos y costeros del Caribe. RedCYTED. Editorial Instituto de Oceanografía, La Habana, pp 177.

- Hidalgo FJ, Barón PJ, Orensanz JM (2005)** A prediction come true: The green crab invades the Patagonian coast. *Biological Invasions* 7(3): 547-552.
- Hopper KR, Crowley PH, Kielman D (1996)** Density dependence, hatching synchrony, and within-cohort cannibalism in young dragonfly larvae. *Ecology* 77(1): 191-200,
- Hughes RN (1988)** Optimal Foraging in the Intertidal Environment: Evidence and Constraints. *Behavioural Adaptation to Intertidal Life*, pp 265-282.
- Hughes RN, Seed R (1995)** Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193(1-2): 225-238.
- Hünicken LA, Abrameto M, Bonel N (2019)** *Corbicula* at its southernmost invasion front in Patagonia: unusual low density and asymmetric trait responses to varying environmental conditions. *Journal of Molluscan Studies* 85(1): 143-153.
- Hunter E, Naylor E (1993)** Intertidal migration by the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 101: 131-141.
- Jaspers C, Marty L, Kiørboe T (2018)** Selection for life-history traits to maximize population growth in an invasive marine species. *Global Change Biology* 24(3): 1164-1174.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997)** Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7): 1946-1957.
- Joyce PW, Dickey JW, Cuthbert R, Dick J, Kregting L (2019)** Using functional responses and prey switching to quantify invasion success of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Marine Environmental Research* 145(1): 66-72.
- Kelley AL, de Rivera CE, Grosholz ED, Ruiz GM, Behrens Yamada S, et al. (2015)** Thermogeographic variation in body size of *Carcinus maenas*, the European green crab. *Marine Biology* 162(1): 1625-1635.

Klassen G, Locke A (2007) A Biological Synopsis of the European Green Crab, *Carcinus maenas*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2818: 1-75.

Leignel V, Stillman JH, Baringou S, Thabet R, Metais I (2014) Overview of the European Green Crab *Carcinus* spp. (Portunodea, Decapoda); one of the most famous marine invaders and ecotoxicological models. Environmental Science and Pollution Research 21(1): 1929-1944.

Lobban CS, Harrison PJ (1994) Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, pp 254.

Lovell S, Besedin E, Grosholz E (2007) Modeling Economic Impacts of the European Green Crab. Research in Agricultural & Applied Economics, pp 41.

Lusseau D (2003) The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the Cetartiodactyla clade. Journal of Evolutionary Biology 16(3): 531-535.

Lyons JL, O’Riordan MR, Cross FT, Culloty CS (2012) Reproductive biology of the shore crab *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae): A macroscopic and histological view. Invertebrate Reproductiva Dev 56: 144-156.

Main CE, Collins MA, Mitchell R, Belchier M (2009) Identifying patterns in the diet of mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) at South Georgia using bootstrapped confidence intervals of a dietary index. Polar Biology 32(1): 569-581.

Mamián Lopez L, Zamora González H (2016) Estudio ecológico del cangrejo de río, *Hypolobocera* sp. (Crustacea, decapoda) en la Quebrada Mano de Oso, Jardín Botánico de Popayán, municipio de Timbío, Cauca – Colombia. Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA 8(2): 142-150.

Mascaro M, Seed R (2001) Foraging behaviour of juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* L. Marine Biology 139(1): 1135-1145.

McLay CL, Becker C (2015) Reproduction in Brachyura. *Zoology, Taxonomy, Biology. The Crustacea* 9(2): 185-243.

Miron G, Audet D, Landry T, Moriyasu M (2005) Predation potential of the invasive green crab (*Carcinus maenas*) and other common predators on commercial bivalve species found on Prince Edward Island. *Journal of Shellfish Research* 24(2): 579-586.

Moksnes PO, Lipcius RN, Pihl L, van Montfrans J (1997) Cannibal-prey dynamics in young juveniles and postlarvae of the blue crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215(1): 157-187.

Moksnes PO (2004) Self-regulating mechanisms in cannibalistic population of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Ecology* 85: 1343-1354.

Müller Baigorria M, Aguilar A, Cabrera Galeano D, Fraire S, Patocchi A, et al. (2022) Caracterización demográfica del cangrejo verde *Carcinus maenas* en dos sectores costeros de Las Grutas, Río Negro, Argentina. Informe Técnico N°01/2022. Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Nacional del Comahue. pp 24.

Murray LG, Seed R, Jones T (2007) Predicting the impacts of *Carcinus maenas* predation on cultivated *Mytilus edulis* beds. *Journal of Shellfish Research* 26(4): 1089-1098.

Naylor E (1962). Seasonal Changes in a Population of *Carcinus maenas* (L.) in the Littoral Zone. *Journal of Animal Ecology* 31(3): 601-609.

Pauly D, Caddy JF (1985) A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions (Vol. 781). FAO.

Pereyra P, Arias M, González R, Narvarte M (2014) Moving forward: The Japanese kelp *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873 expands in northern Patagonia, Argentina. *BioInvasions Records* 3(2): 65-70.

Palomo MG, Bagur M, Calla S, Dalton MC, Soria SA, et al. (2019) Biodiversity and Interactions on the Intertidal Rocky Shores of Argentina (South-West Atlantic). En S. J. Hawkins, K. Bohn, L. B. Firth, & G. A. Williams (Eds.), *Interactions in the Marine Benthos*, pp 164-189. Cambridge University Press.

Pedersen KL, Pedersen SN, Hojrup P, Andersen JS, Roepstorff P, et al. (1994) Purification and characterization of a cadmium-induced metallothionein from the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Biochemistry Journal* 297(1): 609-614.

Pickering TR, Poirier LA, Barrett TJ, McKenna S, Davidson J, et al. (2017) Non-indigenous predators threaten ecosystem engineers: interactive effects of the green crab and oyster size on American oyster mortality. *Marine Environmental Research* 127(1): 24-31.

Pyke GH (2019). Optimal Foraging Theory: An Introduction. En *Encyclopedia of Animal Behavior*, Elsevier, pp 111-117.

Poirier LA, Symington LA, Davidson J, St-Hilaire S, Quijón PA (2017) Exploring the decline of oyster beds in Atlantic Canada shorelines: Potential effects of crab predation on American oysters (*Crassostrea virginica*). *Helgoland Marine Research* 71(1), 13.

R Core Team (2020) R: The R Project for Statistical Computing. pp 3.

Reid DG, Abelló P, Warman CG, Naylor E (1994) Size-related mating success in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). *Journal of Zoology* 232(2): 397-407.

Rodríguez EM, Luppi TA (2020) *Neohelice granulata*, a Model Species for Studies on Crustaceans, Volume I: Life History and Ecology. Cambridge Scholars Publishing, pp 159-181.

Rodríguez EM, Luppi TA (2020) *Neohelice granulata*, a Model Species for Studies on Crustaceans, Volume II: Anatomy and Physiology. Cambridge Scholars Publishing, pp 181-196.

Rotllant G, Llonch P, García del Argo JA, Chic O, Flecknell P, Sneddon LU (2023) Methods to induce analgesia and anesthesia in crustaceans: A supportive decision tool. *Biology* 12(3): 387.

Salas MC (2018) Evaluación del mejillín *Brachidontes rodriguezii* como modificador del hábitat en ambientes intermareales de sustrato móvil y efectos sobre la estructura comunitaria asociada. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba. pp 166.

Salierno J, Rebach S, Christman M (2003) The effects of interspecific competition and prey odor on foraging behavior in the rock crab, *Cancer irroratus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 287: 249-260.

Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, et al. (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 32(1): 305-332.

Seed R, Hughes RN (1995) Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193(1-2): 177-195.

Sharp G, Semple R, Connolly K, Blok R, Audet D, et al. (2003) Ecological assessment of the Basin Head Lagoon: A proposed Marine Protected Area. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 76(1).

Smallegange IM, Hidding B, Eppenga JMA, van der Meer J (2008) Optimal foraging and risk of claw damage: How flexible are shore crabs in their prey size selectivity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367(2): 157-163.

Silva IC, Alves MJ, Paula J, Hawkins SJ (2010) Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Scientia Marina* 74(3): 435-444.

Sneddon LU, Huntingford FA, Taylor AC (1997) Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). Behavioural Ecology and Sociobiology 41(1): 237-242.

Spedicato GA (2023) Package ‘markovchain’. V 0.9.5. pp 2.

Storero LP, Ocampo Reinaldo M, Narvarte M, Iribarne O, Botto F (2020) Trophic interactions and isotopic niche of octopuses and sea stars in North Patagonia. Marine Biology 167(3): 35.

Styrishave B, Rewitz K, Andersen O (2004) Frequency of moulting by shore crabs *Carcinus maenas* (L.) changes their colour and their success in mating and physiological performance. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 313(2): 317-336.

Tan EB, Beal B (2015) Interactions between the invasive European green crab, *Carcinus maenas* (L.), and juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in eastern Maine, USA. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 462: 62-73.

Thiel M, Dernelde T (1994) Recruitment of shore crabs *Carcinus maenas* on tidal flats: Mussel clumps as an important refuge for juveniles. Helgoländer Meeresuntersuchungen 48: 321-332.

Tibshirani RJ, Efron B (1993) An introduction to the bootstrap. Monographs on statistics and applied probability 57(1): 1-436.

Todd PA, Briers RA, Ladle EJ, Middleton F (2006) Phenotype-environment matching in the shore crab (*Carcinus maenas*). Marine Biology 148(1):1357-1367.

Torres PJ, González-Pisani X (2016) Primer registro del cangrejo verde, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), en Golfo Nuevo, Argentina: Un nuevo límite norte de distribución en costas patagónicas. Ecología Austral 26(2): 134-137.

Van Der Meeren GI (1994) Sex and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas*. Journal of Animal Ecology 63(2):307-314.

Venables WN, Ripley BD (2002) Random and Mixed Effects. En W. N. Venables & B. D. Ripley (Eds.), *Modern Applied Statistics*, Springer, pp 271-300.

Vera Escalona I, Gimenez LH, Brante A (2023) Short-Term and Long-Term Predictions: Is the Green Crab *Carcinus maenas* a Threat to Antarctica and Southern South America under a Climate-Change Scenario? *Diversity* 15(5): 632.

Vinuesa JH (2005) Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40(1): 7-21.

Vinuesa JH (2007) Molt and reproduction of the European green crab *Carcinus maenas* (Decapoda:Portunidae) in Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 55(S1): 49-54.

Quinn BK (2018) Dramatic decline and limited recovery of a green crab (*Carcinus maenas*) population in the Minas Basin, Canada after the summer of 2013. *PeerJ* 6(1).

Walton WC, MacKinnon C, Rodriguez LF, Proctor C, Ruiz G (2002) Effect of an invasive crab upon a marine fishery: green crab, *Carcinus maenas*, predation upon a venerid clam, *Katelysia scalarina*, in Tasmania (Australia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272(1): 171-189.

Wilcove DS, Chen LY (1998) Management Costs for Endangered Species. *Conservation Biology* 12(6): 1405-1407.

Williams MJ (1981) Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea:Decapoda:Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 52(1): 103-113.

Wong M, Barbeau M, Hennigar A, Robinson S (2005) Protective refuges for seeded juvenile scallops (*Placopecten magellanicus*) from sea star (*Asterias spp.*) and crab (*Cancer irroratus* and *Carcinus maenas*) predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1766-1781.

Woods CMC (1993) Natural diet of the crab *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae) at Oaro, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27(3): 309-315.

Yamada SB, Hauck L (2000) Field identification of the European Green crab species: *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) and *C. aestuarii* Nardo, 1847. Revised for *Journal of Shellfish Research*.

Yorio P, Bertellotti M (2002) Espectro trófico de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en tres áreas protegidas de Chubut, Argentina. *El Hornero* 17(2): 91-95.

Young A., Elliott JA, Incatasciato JM, Taylor ML (2017) Seasonal catch, size, color, and assessment of trapping variables for the European green crab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Portunoidea: Carcinidae), a nonindigenous species in Massachusetts, USA. *Journal of Crustacean Biology* 37(5): 556-570.

Young A, Elliott JA (2019) Life history and population dynamics of green crabs (*Carcinus maenas*). *Fishes* 5(1): 1-4.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, pp 209-243.