

EL CANGREJO *Neohelice granulata* Y LOS CANGREJALES (DECAPODA: BRACHYURA)

por

EDUARDO D. SPIVAK

RESUMEN

En el presente capítulo se describen la historia del descubrimiento del cangrejo excavador y estuarino endémico del Atlántico Sudoccidental *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* (Brachyura, Varunidae) y los cambios que ha experimentado su denominación, se discute su posición sistemática y filogenia y se detalla el uso que de él se hace como modelo experimental, especialmente en fisiología y neurobiología.

ABSTRACT

The crab *Neohelice granulata* and swamplands (Decapoda: Brachyura). In this chapter the history of the discovery of the Southwest Atlantic burrowing and endemic estuarine crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* (Brachyura, Varunidae) and the changes the name underwent are described, its systematic position and phylogeny are discussed and the use of it made as an experimental model, mainly in physiology and neurobiology are detailed.

Palabras clave: Cangrejos. Brachyura. Varunidae. *Chasmagnathus*. *Neohelice*. Organismos modelo.
Key words: Crabs. Brachyura. Varunidae. *Chasmagnathus*. *Neohelice*. Model organisms.

INTRODUCCIÓN

El naturalista francés Alcide d'Orbigny, quien participó de una expedición a Sudamérica entre 1826 y 1834, describió las costas del estuario de Bahía Blanca, una de las planicies de marea más grandes del Atlántico Sudoccidental. En el "*Voyage dans l'Amérique Méridionale*", D'Orbigny (1835-1847) escribió:

"Tous les terrains des environs sont vaseux, et, sur les bords même, ne présentent qu'une vase plus molle et pleine de trous de crabes, ce qui leur a fait donner, par les habitants, le nom de cangrejales; car, à peine les chevaux y posent-ils les pieds de devant, qu'ils y tombent et s'y enfoncent jusqu'au ventre; quelquefois même il devient impossible de les en retirer, et ils y périssent."

La imagen de los caballos hundidos en el fango de los cangrejales fue retomada por Ricardo Güiraldes en la novela "Don Segundo Sombra" (Güiraldes, 1926), pero esta vez ambientada en la desembocadura del Río de la Plata:

"El barro negro que rodeaba el agua, parecía como picado de viruelas. Miles de agujeritos se apretaban en manada unos contra otros. Unos pocos cangrejos paseaban de perfil, como huyendo de un peligro. Me pareció que el suelo debía de sufrir como animal embichado.

—Ahá —dije— un cangrejal —y me pregunté por qué me había dado ese día por hablar en voz alta.

Como si mi palabra hubiese sido voz de mando, voló de un solo vuelo la sabandija. Garúa y Comadreja, castigadas por repentino terror, corrieron hacia nosotros.

Dudé de mis ojos. Garúa había perdido sus cuatro patas y avanzaba apenas arrastrándose sobre el vientre. Y el barro se abría como un surco de agua. «Murió la yegua», me dije. Pero Garúa, tirada sobre el costillar, remaba con las cuatro patas, avanzando como si nadara, con tanta rapidez, que no daba tiempo a que la tierra, desmoronada en sinuosa herida, se juntara tras ella. Aquello hizo un ruido sordo y lúgubre, hasta que la yegua pisó firme. «Linda madrinita baquiana», murmuré con emoción...”

Los cangrejales son planicies de mareas y marismas de estuarios y costas marinas caracterizadas por la presencia de poblaciones de *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (= *Chasmagnathus granulata*, = *Chasmagnathus granulatus*, ver más abajo) que se encuentran a lo largo de las costas templadas de la Argentina, hasta el norte de la Provincia del Chubut, pero también en Uruguay y el sur de Brasil.

N. granulata es un cangrejo varunido semiterrestre y excavador de fondos blandos, con una amplia tolerancia a condiciones ambientales extremas (por ejemplo alta temperatura y baja salinidad). Es el principal componente de la macrofauna de los cangrejales y se la considera la especie clave en esas comunidades fangosas del inter y supralitoral, dado que afecta a sedimentos, plantas, invertebrados bentónicos, peces y aves costeras migratorias (Alberti *et al.*, 2014; Fanjul *et al.*, 2015, y las referencias allí citadas). Eso es consecuencia de la alta densidad de cangrejos y de la intensa actividad que desarrollan en la

construcción de cuevas y en su alimentación. La caracterización de los cangrejales que hizo originalmente d'Orbigny hace referencia a la que quizás sea la mayor población de *N. granulata*: la que habita en la ría de Bahía Blanca, una gran proporción de la cual está ocupada por las cuevas de esta especie (Iribarne *et al.*, 2005).

En la parte central del rango de la distribución geográfica de *N. granulata* y de los cangrejales, en especial en la costa norte de la Provincia de Buenos Aires, esta especie está acompañada por otras dos: *Uca uruguayensis* y *Cyrtograpsus angulatus*. La interesante asociación de las tres especies fue descrita e ilustrada por Boschi (1964) (Fig. 1). En sus palabras:

“en la desembocadura del Río Salado esos cangrejos se distribuyen de la siguiente manera: *U. uruguayensis* sobre sustrato de limo más duro, *C. granulata* en sustrato húmedo y blando, incursionando el agua, y *C. angulatus* en el agua.”

HISTORIA DEL DESCUBRIMIENTO DE *NEOHELICE* (*CHASMAGNATHUS*) *GRANULATA*

La primera cita científica de *N. granulata* es, probablemente, una nota manuscrita d'Orbigny en el catálogo de sus colecciones efectuadas entre 1826 y 1834 relativa a un “*Ocypode à grosses pattes*” (Guinot y Cleve, 2002):

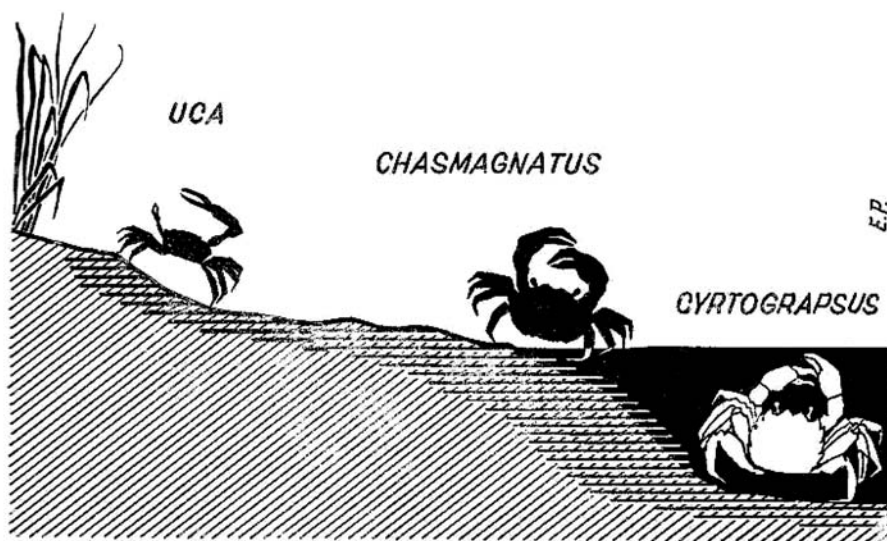


Figura 1. Zonación o distribución vertical de los cangrejos en la desembocadura del Río Salado. Tomado de Boschi (1964).

“Forme quadrangulaire, de très grosses pattes, gris bleu en dessus, rose violet en dessous. Habite depuis le 34° de latitude sud jusqu’au Rio Negro, 41° de latitude. Dans tous les lieux vaseux et tranquilles, tels qu’entrée des rivières, de ruisseaux salés, ou dans les herbes maritimes des côtes, dans les lieux où la mer bat peu. Ils se creusent des trous dans la vase mole, au niveau des hautes marées de vives eaux; c’est surtout le soir qu’ils sortent et qu’ils parcourent en tous sens la superficie de la vase; rarement ils entrent dans l’eau et ils abandonnent leur trous dès que l’eau le gagne. Ils sont très communs, surtout dans le fond de la baie de St Blas.”

Guinot y Cleva (2002) incluyeron en su artículo la traducción al inglés, así como una foto del texto original. En el margen izquierdo de la misma hay una lista de localidades: Montevideo, “Plata”, Bahía Blanca, Bahía San Blas y Río Negro; el segundo nombre probablemente corresponda a la Bahía Samborombón.

N. granulata fue descrito formalmente por primera vez, ilustrado (Fig. 2) y denominado, por Dana (1851, 1852) a partir de especímenes recolectados en “Marshes of Lake Peteninga, near Rio Janeiro, Brazil” por la United States Exploring Expedition (1838-1842) bajo el comando de Charles Wilkes:

“Carapax valde convexus, sat areolatus, fronte sinuato, medio depresso et juxta marginem minute apiculato, margine antero-laterali yenui, 2-inciso,

dentibus triangulatis, acutis. Margo epistomatis inferior fronte prominentior. Pedes natici maris crassi, subaequi, granulati. carpo intus acuto, manu supra tenui et paulo obtusa. Pedes postici valde compressi, articulis 4to 5toque dorso paulo tomentosis, 5to pedis 2 di infra non tomentoso, tarso tenui, tenuiter sulcato et sulcis hirsuto. Abdomen maris laterinus fere rectum.”

El espécimen tipo se perdió (Rathbun, 1918). La descripción de *N. granulata* fue luego reproducida por Milne Edwards (1853) en la “Mémoire sur la famille des Ocypodiens”; posteriormente se registraron las siguientes colecciones:

- Río de Janeiro (Brasil): un macho, recolectado en 1857 por el “Novara”, en una expedición del imperio Austro-Húngaro alrededor del mundo y descrito por Heller (1865), con el nombre *Helice cranulata* (sic).
- Río Grande (Brasil): el material recolectado por el capitán Harrington en 1859, y depositado en la Peabody Academy of Sciences (hoy Yale Peabody Museum), fue identificado por Smith (1869) como *Helice granulata* (*Chasmagnathus granulatus*). Cuatro muestras (13 individuos) de Río Grande y otro cangrejo recolectado por F. Müller en “Florianopolis (Desterro)” (Brasil) en el mismo año, están depositados en el Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ).



Figura 2. Ilustración de *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. Tomada de Dana (1851).

- Aguas salobres en Río Grande do Sul (Brasil): cuatro individuos recolectados por Reinhold Friedrich Hensel, comisionado por la Berliner Akademie para realizar estudios zoológicos en el sud de Brasil, de 1863 a 1866, fueron descritos por von Martens (1869) como *Helice granulata*.
- Río de Janeiro (Brasil): un espécimen recolectado durante la expedición Thayer al Brasil (1865-1866), organizada por Louis Agassiz, y depositada en el MCZ. Los siete especímenes recolectados en Maldonado (Uruguay) por Thomas G. Cary (el cuñado de Agassiz), también depositados en el MCZ, deben haberse encontrado en la misma expedición.
- Puerto San Antonio y Bahía San Matías (primera cita formal para la Argentina): cinco especímenes recolectados durante la expedición Hassler, la segunda de Louis Agassiz a América del Sur, en 1872, depositados en el MCZ.
- Río de Janeiro y Río Grande (Brasil): los cangrejos recolectados por la expedición Wilkes y el capitán Harrington, fueron mencionados y brevemente descritos por Kingsley (1880).
- Montevideo (Uruguay): tres machos *in somewhat mutilated condition*, recolectados en "Rat Island, Monte Video (sic)", hoy Isla Libertad, en 1878, en la campaña hidrográfica al estrecho de Magallanes del H.M.S. "Alert", comandado por el capitán George S. Nares e identificados más tarde como *Chasmagnathus granulatus* (sic) por Miers (1881).
- Montevideo (Uruguay): el material recolectado en 1885/7 durante la expedición del "U.S. Fish Commission Steamer Albatross" alrededor de América fue estudiado por Rathbun (1899). En este artículo, ella denomina a este cangrejo como *Chasmagnathus granulatus*.
- Río Grande (Brasil): un macho y una hembra recolectados por G. Schneider en 1888, estudiados por Ortmann (1894) e identificados como *Chasmagnathus granulatus*.
- Río de Janeiro (Brasil): la primera observación científica y formal de cangrejos vivos, en Mauá y Lagoa Maricá, fue publicada por Moreira (1901).

Rathbun (1918) efectuó una detallada redescrición de la especie sobre la base de individuos de Brasil y Uruguay, con el nombre de *C. granulata*. A pesar de la discordancia en el género de los nombres genérico y específico introducida por Rathbun (1918), la especie continuó siendo denominada *C. granulata* (e.g., Boschi, 1964) durante la mayor parte del siglo XX aunque

C. granulatus ha sido usado por algunos autores (e.g.: Lozada *et al.*, 1988). En su estudio monográfico de los cangrejos grapsóideos de América, Rathbun (1918) estableció, además, que la distribución geográfica de la especie alcanzaba "San Matías Bay, Patagonia", teniendo en cuenta el material depositado en el MCZ; sin embargo, ella no examinó los ejemplares de San Matías (Rathbun, 1918: 330).

SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE *NEOHELICE GRANULATA*

El Género *Chasmagnathus* fue creado por de Haan (1833), a partir de la especie tipo *C. convexus* de Haan (1833) que vive en Japón y China. Luego se adicionaron dos especies más: *C. granulatus* Dana, 1851 de América del Sur y *C. georgei* Clark, 1987, de Borneo y las Islas Fidji. El género fue incluido originalmente en la Subfamilia Sesarminae Dana, 1851 de la Familia Grapsidae MacLeay, 1838 (Dana, 1851). Los Grapsidae se subdividían en cuatro subfamilias: Grapsinae Macleay, 1838; Plagusinae Dana, 1851; Sesarminae Dana, 1851; y Varuninae H. Milne Edwards, 1853. Esta clasificación fue adoptada en las posteriores revisiones sistemáticas y monografías de la familia; y la ubicación de los géneros en ellas ha permanecido sin cambios, y raramente cuestionada, hasta finales del siglo XX (Schubart *et al.*, 2000).

Los caracteres usados para distinguir las 4 subfamilias de grápsidos se basaban en la morfología de los adultos, algunos "definidos ambiguamente o basados en caracteres posiblemente plesiomórficos o convergentes" (Schubart *et al.*, 2000). Estudios recientes comparados de morfología larval mostraron caracteres diagnósticos para los Grapsinae pero patrones variables de setación dentro de las otras tres subfamilias. Los caracteres larvales diagnósticos de los Sesarminae, Varuninae y Plagusinae pudieron definirse sólo después de reclasificar varios géneros (Cuesta y Schubart, 1997; Schubart y Cuesta, 1998; Cuesta *et al.*, 2001). Posteriormente, se establecieron las relaciones filogenéticas de todos los géneros de cangrejos gecarcínidos y grápsidos de la América continental en base a secuencias de DNA del gen que codifica el RNA de la subunidad mayor de los ribosomas de las mitocondrias o 16S rRNA (Schubart *et al.*, 2000).

Finalmente, se propuso una nueva clasificación de los cangrejos grapsóideos (Superfamilia Grapsóidea) a partir de los estudios comparativos de la morfología de

adultos y larvas y de la filogenia molecular (Schubart *et al.*, 2002) que consta de seis familias (Gecarcinidae, Glyptograpsidae, Grapsidae, Plagusidae, Sesarminidae, Varunidae) y que ya fue incluida en la clasificación de Martin y Davis (2001). Las filogenias moleculares mostraron que *Chasmagnathus*, *Tetragrapsus*, *Gaetiche*, *Hemigrapsus*, *Cyclograpsus*, *Cyrtograpsus* y *Eriocher* formaban un grupo consistente (Schubart *et al.*, 2000) y que *N. granulata* podía agruparse con *Eriocher sinensis*, *Varuna litterata*, *Metaplax elegans* (ex Sesarminae), *Cyclograpsus integer* (ex Sesarminae), *Helograpsus haswellianus* (ex Sesarminae), *Cyrtograpsus affinis*, *Helice crassa* (ex Sesarminae), *Paragrapsus laevis* (ex Sesarminae), *Hemigrapsus oregonensis* y *Brachynotus atlanticus* (Schubart *et al.*, 2002). Teniendo en cuenta también la morfología larval, todas estas especies pasaron a integrar la familia Varunidae (Cuesta *et al.*, 2001, 2002).

Recientemente, Sakai *et al.* (2006) revisaron todas las especies anteriormente atribuidas a *Helice* y *Chasmagnathus* (“*Helice/Chasmagnathus* complex”), redefinieron ambos géneros, que restringieron a las especies de los mares del este de Asia, y crearon nuevos géneros para las especies de América del sur (*Neohelice*), Nueva Zelanda (*Austrohelice*) y el Indo-Pacífico subtropical y tropical (*Pseudohelice*). De acuerdo con sus resultados, *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 y *C. georgei* Clark, 1987 deberán ser llamados *Neohelice granulata* (Dana, 1851), que es la especie tipo del género *Neohelice* Sakai, Türkay y Yang, 2001 y *Pseudohelice georgei* (Clark, 1987). Este criterio fue aceptado en las revisiones sistemáticas de los cangrejos de Ng *et al.* (2008), De Grave *et al.* (2009) y Ahyong *et al.* (2011).

NEOHELICE GRANULATA: UN MODELO EXPERIMENTAL

N. granulata ha sido y es el objeto de numerosas investigaciones biológicas, tanto en Brasil como en Uruguay y en la Argentina. Un análisis bibliométrico reveló que en el período 1986-2009 se publicaron 309 artículos en revistas internacionales en los que esta especie figura en el título, en el resumen o en las palabras clave, ya sea con los nombres *Chasmagnathus granulata*, *Chasmagnathus granulatus* y *Neohelice granulata* (Spivak, 2010). Este número se incrementó hasta llegar a 358 artículos en 2014. Esos trabajos abarcan desde su estructura y dinámica poblacional, su

fisiología y su comportamiento hasta su rol ecológico y lo convierten en la una de las seis especies de cangrejos más estudiadas, si se tiene en cuenta el número de publicaciones registradas, con un promedio de 22,6 entre 2005 y 2009 (Spivak, 2010). Debido a la tolerancia de los adultos de *N. granulata* a un amplio rango de salinidades que van desde el agua dulce hasta condiciones hipersalinas, y también a condiciones hipóxicas, la especie se convirtió en un modelo estándar para estudios de adaptaciones fisiológicas y bioquímicas a ambientes de transición entre el mar, el agua dulce y la tierra (por ejemplo, Bianchini *et al.*, 2008; Pinoni *et al.*, 2013; Geihs *et al.*, 2014). Un simple acceso a las poblaciones, un tamaño corporal apropiado y la gran tolerancia al estrés lo convirtieron también en un invertebrado modelo para estudios experimentales de fisiología metabólica (por ejemplo, Pellegrino *et al.*, 2013; Maciel *et al.*, 2014; López Mañanes *et al.*, 2015), de los efectos de la contaminación (por ejemplo, Lauer *et al.*, 2012; Boyle *et al.*, 2013; Simonetti *et al.*, 2013; Avigliano *et al.*, 2014), y sobre todo de las bases neurológicas y moleculares del comportamiento, aprendizaje y memoria (por ejemplo, Maldonado, 2002, 2008; Tomsic y Romano, 2013; Tomsic y Maldonado, 2014). La magnitud de la investigación efectuada en esta especie se refleja en el comentario de Sakai *et al.* (2006) quienes, en una revisión taxonómica de las especies del “complejo” formado por *Helice* y *Chasmagnathus* (ver más abajo), decidieron mencionar solo los trabajos morfológicos, taxonómicos, de distribución y ecológicos de la especie porque:

“...in the South American *Chasmagnathus granulata* auct. there has been so much physiological and biochemical work that even mere citation would have inflated the paper to an unacceptable extent.”

AGRADECIMIENTOS

La primera versión de este trabajo fue realizada durante parte de una “licencia especial por año sabático” otorgada por la Universidad Nacional de Mar del Plata. El autor agradece a Richard Greene (Smithsonian Institution, Natural History Library) por su cooperación en la obtención de material bibliográfico antiguo y el continuo apoyo a los proyectos de investigación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y de la Universidad Nacional de Mar del Plata.

BIBLIOGRAFÍA

- AHYONG, S.T., LOWRY, J.K., ALONSO, M., BAMBER, R.N., BOXSHALL G.A., CASTRO, P., GERKEN, S., KARAMAN G.S., GOY, J.W., JONES D.S., MELAND, K., ROGERS, D.C. & SVAVARSSON, J. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. En: ZHANG, Z.-Q. (Ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148: 165-191.
- ALBERTI, J., DALEO, P., FANJUL, E., ESCAPA, M., BOTTO, F. & IRIBARNE, O. 2014. Can a single species challenge paradigms of salt marsh functioning? *Estuaries Coasts*, 38: 1178-1188. doi:10.1007/s12237-014-9836-z
- AVIGLIANO, L., ALVAREZ, N., LOUGHLIN, C.M. & RODRÍGUEZ, E.M. 2014. Effects of glyphosate on egg incubation, larvae hatching, and ovarian rematuration in the estuarine crab *Neohelice granulata*. *Environ. Toxicol. Chem.*, 33 (8): 1879-1884.
- BIANCHINI, A., LAUER, M.M., NERY, L.E.M., COLARES, E.P., MONSERRAT, J.M. & DOS SANTOS, E.A. 2008. Biochemical and physiological adaptations in the estuarine crab *Neohelice granulata* during salinity acclimation. *Comp. Biochem. Physiol.*, A, 151: 423-436.
- BOSCHI, E.E. 1964. Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín Instituto Biología Marina (Mar del Plata)*, N° 6: 1-99.
- BOYLE, R.T., OLIVEIRA, L.F., BIANCHINI, A. & SOUZA, M.M. 2013. The effects of copper on Na⁺/K⁺-ATPase and aquaporin expression in two euryhaline invertebrates. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 90 (3): 387-390.
- CLARK, P. 1987. A new species of *Chasmagnathus* (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) from the Bodgaya Island Group (Semporna), Sabah, Borneo. *Malay. Nat. J.*, 41: 45-53.
- CUESTA, J.A. & SCHUBART, C.D. 1997. The first zoeal stage of *Glyptograpsus impressus*, with comments on the subfamilial arrangement of Grapsidae. *Cah. Biol. Mar.*, 38: 291-299.
- CUESTA, J.A., DIESEL, R. & SCHUBART, C.D. 2001. Re-examination of the zoeal morphology of *Chasmagnathus granulatus*, *Cyclograpsus lavauxi*, *Hemigrapsus sexdentatus*, and *H. crenulatus* confirms consistent chaetotaxy in the Varunidae (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 74 (9): 895-912.
- CUESTA, J.A., LUPPI, T.A., RODRÍGUEZ, A. & SPIVAK, E.D. 2002. Morphology of the megalopal stage of *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Varunidae), with comments on morphological anomalies. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 115 (2): 391-402.
- D'ORBIGNY, A. 1835-1847. Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République Orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. 9 tomes, 11 vols, Pitois-Levrault, Paris.
- DANA, J.D. 1851. Crustacea Grapsoidea, (Cyclometopa, Edwardsii): Conspectus Crustacearum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descriptis J.D. Dana. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 5: 247-254.
- DANA, J.D. 1852. Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the command of Charles Wilkes, U.S.N., Vol. 13. C. Sherman, Philadelphia, 1618 pp.
- DE GRAVE, S., PENTCHEFF, N.D., AHYONG, S.T., CHAN, T.-Y., CRANDALL, K.A., DWORSCHAK, P.C., FELDER, D.L., FELDMANN, R.M., FRANSEN, C.H.J.M., GOULDING, L.Y.D., LEMAITRE, R., LOW, M.E.Y., MARTIN, J.W., NG, P.K.L., SCHWEITZER, C.E., TAN, S.H., TSHUDY, D. & WETZER, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod Crustaceans. *Raffles Bull. Zool.*, 21: 1-109.
- FANJUL, E., ESCAPA, M., MONTEMAYOR, D., ADDINO, M., ALVAREZ, M.F., GRELA, M.A. & IRIBARNE, O. 2015. Effect of crab bioturbation on organic matter processing in South West Atlantic intertidal sediments. *J. Sea Res.*, 95: 206-216.
- GEIHS, M.A., VARGAS, M.A. & NERY, L.E.M. 2014. Damage caused during hypoxia and reoxygenation in the locomotor muscle of the crab *Neohelice granulata* (Decapoda: Varunidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, A, 172: 1-9.
- GUINOT, D. & CLEVA, R. 2002. Les Crustacés récoltés par d'Orbigny en Amérique du Sud et déposés au Muséum national d'histoire naturelle, Paris. *C. R. Palevol*, 1 (7): 499-515.
- GÜIRALDES, R. 1926. Don Segundo Sombra. Editorial Proa, Buenos Aires, 362 pp.
- HAAN, W. DE. 1833. Crustacea. En: SIEBOLD, P.F. VON (Ed.). Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summun in India Batava Impe-

- rium Tenent, Suscepto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus e Adumbrationibus Illustravit. Lugduni-Batavorum, Leiden, fasc. 1-8, xvii + xxxi + 243 p.
- HELLER, C. 1865. Crustaceen. En: Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Zweiter Band. III Abteilung. Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien, 280 pp.
- IRIBARNE, O., BRUSCHETTI, M., ESCAPA, M., BAVA, J., BOTTO, F., GUTIERREZ, J., PALOMO, G., DELHEY, K., PETRACCI, P. & GAGLIARDINI, A. 2005. Small- and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 315 (1): 87-101.
- KINGSLEY, J.S. 1880. Carcinological Notes no 4. Synopsis of the Grapsidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 32: 187-224.
- LAUER, M.M., DE OLIVEIRA, C.B., YANO, N.L.I. & BIANCHINI, A. 2012. Copper effects on key metabolic enzymes and mitochondrial membrane potential in gills of the estuarine crab *Neohelice granulata* at different salinities. *Comp. Biochem. Physiol.*, C, 156 (3-4): 140-147.
- LÓPEZ MAÑANES, A.A., DEL VALLE, J.C. & MICHIELS, M.S. 2015. Lipase activity sensitive to dopamine, glucagon and cyclic AMP in the hepatopancreas of the euryhaline burrowing crab *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Decapoda, Grapsidae). *Crustaceana*, 88 (1): 51-65.
- LOZADA, M., ROMANO, A. & MALDONADO, H. 1988. Effect of morphine and naloxone on a defensive response of the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 30 (3): 635-640.
- MACIEL, F.E., GEIHS, M.A., CRUZ, B.P., VARGAS, M.A., ALLODI S., MARINS, L.F. & NERY, L.E.M. 2014. Melatonin as a signaling molecule for metabolism regulation in response to hypoxia in the crab *Neohelice granulata*. *Int. J. Mol. Sci.*, 15 (12): 22405-22420.
- MALDONADO, H. 2002. Crustaceans as models to investigate memory illustrated by extensive behavioral and physiological studies in *Chasmagnathus*. En: WIESE, K. (Ed.). *The Crustacean Nervous System*. Springer, Berlin: 314-317.
- MALDONADO, H. 2008. La memoria animal. Adquisición, persistencia y olvido. Eudeba, Buenos Aires, 112 pp.
- MARTENS, E. VON. 1869. Südbrasilianische Süss- und Brackwasser-Crustaceen nach den Sammlungen des Dr. Reinh. Hensel. *Archiv für Naturgesellschaft*, 35 (1): 1-37.
- MARTIN, J.W. & DAVIS, G.E. 2001. Updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 39, 124 pp.
- MIERS, E.J. 1881. An account of the zoological collections made during the survey of H.M.S. "Alert" in the Straits of Magellan and on the coasts of Patagonia. 6. Crustacea. *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 61-79.
- MILNE EDWARDS, M. 1853. Mémoire sur la famille des Ocypodiens. En: MILNE EDWARDS, M. (Ed.). *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*, 20: 163-228.
- MOREIRA, C. 1901. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. Crustáceos do Brazil. *Archivos do Museu Nacional de Rio de Janeiro*, 11: 1-151.
- NG, P.K.L., GUINOT, D. & DAVIE, P.J.F. 2008. Systema Brachyurorum. Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles Bull. Zool.*, 17: 1-286.
- ORTMANN, A.E. 1894. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. Doderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. VIII. Theil. *Zoologische Jahrbücher, Systematische, Ökologie und Geographie der Tiere*, 7: 683-772.
- PELLEGRINO, R., MARTINS, T.L., PINTO, C.B., SCHEIN, V., KUCHARSKI, L.C. & DA SILVA, R.S.M. 2013. Effect of starvation and refeeding on amino acid metabolism in muscle of crab *Neohelice granulata* previously fed protein- or carbohydrate-rich diets. *Comp. Biochem. Physiol.*, A, 164 (1): 29-35.
- PINONI, S.A., MICHIELS, M.S. & LÓPEZ MAÑANES, A.A. 2013. Phenotypic flexibility in response to environmental salinity in the euryhaline crab *Neohelice granulata* from the mudflat and the saltmarsh of a SW coastal lagoon. *Mar. Biol.*, 160 (10): 2647-2661.
- RATHBUN, M.J. 1899. The Brachyura collected by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross" on the voyage from Norfolk, Virginia to San Francisco, California, 1877-1888. *Proceedings of the United States National Museum*, 21: 567-616.
- RATHBUN, M.J. 1918. The Grapsoid Crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum*, 97: 1-461.

- SAKAI, K., TÜRKAY, M. & YANG, S.L. 2006. Revision of the *Helice/Chasmagnathus* complex (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 565: 1-76.
- SCHUBART, C.D. & CUESTA, J.A. 1998. The first zoeal stages of four *Sesarma* species from Panama, with identification keys and remarks on the American Sesarminae (Crustacea: Brachyura: Grapsidae). *J. Plankton Res.*, 20: 61-84.
- SCHUBART, C.D., CUESTA, J.A. & FELDER, D.L. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *J. Crustac. Biol.*, 22 (1): 28-44.
- SCHUBART, C.D., CUESTA, J.A., DIESEL, R. & FELDER, D.L. 2000. Molecular Phylogeny, Taxonomy, and Evolution of Nonmarine Lineages within the American Grapsoid Crabs (Crustacea: Brachyura). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 15 (2): 179-190.
- SIMONETTI, P., BOTTÉ, S.E., FIORI, S.M. & MARCOVECHIO, J.E. 2013. Burrowing crab (*Neohelice granulata*) as a potential bioindicator of heavy metals in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 64 (1): 110-118.
- SMITH, S.I. 1869. Notice of the Crustacea collected by Prof. C. F. Hartt on the coast of Brazil in 1867. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.*, 2: 1-42.
- SPIVAK, E.D. 2010. The crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*: an emergent animal model from emergent countries. *Helgol. Mar. Res.*, 64: 149-154.
- TOMSIC, D. & MALDONADO, H. 2014. Neurobiology of Learning and Memory of Crustaceans. En: DERBY, C. & THIEL, M. (Eds.). *Crustacean Nervous Systems and their Control of Behavior. The Natural History of Crustacea*, Vol. 3. Oxford University Press, Nueva York: 509-534.
- TOMSIC, D. & ROMANO, A. 2013. A Multidisciplinary Approach to Learning and Memory in the Crab *Neohelice* (*Chasmagnathus*) *granulata*. En: MENZEL, R. & BENJAMIN, P.R. (Eds.). *Invertebrate Learning and Memory. Handbook of Behavioral Neuroscience*, 22: 337-355.