

BRACHYURA

Sven Thatje
y Javier A. Calcagno



INTRODUCCIÓN

Los cangrejos braquiuros (Infraorden Brachyura), también conocidos como cangrejos verdaderos, comprenden aproximadamente 6700 especies. La mayoría de los braquiuros son marinos, alrededor de 1200 especies viven en agua dulce. Menos de 100 especies son terrestres o semiterrestres, la mayoría de ellos habitan en regiones tropicales o subtropicales y mantienen alguna parte de su ciclo de vida dependiente de los sistemas acuáticos. Los cangrejos braquiuros están ausentes en las aguas que rodean la Antártida, así como también en la mayor parte del Océano Ártico.

Los braquiuros generalmente poseen un grueso exoesqueleto constituido por carbonato de calcio y un par de quelas (pinzas).

Típicamente los cangrejos verdaderos poseen un abdomen pequeño y corto, que se pliega bajo el gran cefalotórax. El pleon es simétrico, pequeño y triangular en los machos y ancho y redondeado

en las hembras, lo que les facilita la portación de la masa de huevos. El dimorfismo sexual es común en el grupo, con machos que en la mayoría de los casos presentan quelas más grandes que las hembras.

El registro fósil indica que los braquiuros comenzaron a diversificarse en el Jurásico, pero sus orígenes pueden datar del fin del Devónico. Durante el Cretácico, los cangrejos braquiuros se hicieron comunes en todo el mundo y su diversificación parece relacionarse con el calentamiento global del clima y la ausencia de bajas temperaturas polares.

ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA

Los Brachyura constituyen el grupo de decápodos más diverso (Martin y Davis, 2001). Su morfología se presenta altamente especializada, con un abdomen muy reducido, que se ajusta apretadamente debajo del cefalotórax (Figura 1).

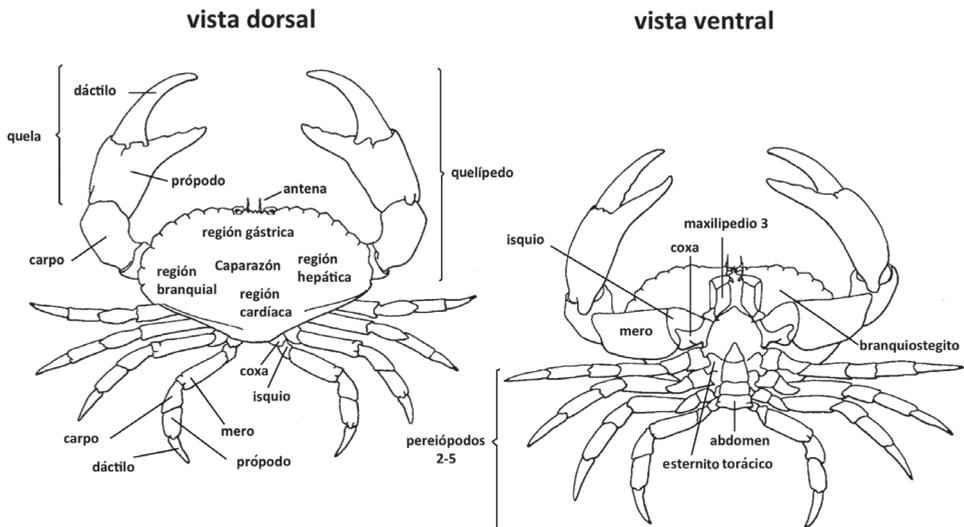


Figura 1. Características morfológicas básicas de un braquiuro (Tomado de Hayward y Ryland, 1995).

El caparazón es comúnmente más ancho que largo y generalmente presentan una forma del cuerpo más bien aplanada. Los sexos muestran dimorfismo sexual y los machos pueden ser más grandes o más chicos que las hembras, o poseer estructuras especiales o ampliadas.

Por lo general, los machos presentan quelas proporcionalmente mucho mayores que las hembras. En algunos cangrejos heteroquelados, los machos tienen uno de sus quelípedos muy agrandado y cumple funciones durante el cortejo.

Sin embargo, la característica más importante para discriminar los sexos, es la diferencia en la forma del abdomen, que en los machos es generalmente estrecho y puntiagudo, mientras que las hembras presentan un abdomen amplio, similar a una copa, lo que les permite llevar gran cantidad de huevos (Figura 2).

Además, las hembras poseen pleópodos bien desarrollados y ramificados en la parte ventral del abdomen, mientras que los machos por lo general sólo poseen dos pares de pleópodos, muy reducidos (Hayward y Ryland, 1995). Cabe señalar sin embargo, que la forma del abdomen de los ma-

chos puede variar en gran medida, por ejemplo, ser marcadamente triangular o estrecho y puntiagudo.

Los braquiuros se encuentran en todo tipo de hábitat y esto ha llevado a que su morfología presente mucha variación

Los cangrejos se mueven generalmente hacia los costados y más lentamente hacia atrás. Sus patas son aplanadas lateralmente y varían mucho en largo y forma dependiendo del hábitat. Por ejemplo, aunque la mayoría de las especies no pueden nadar, los cangrejos nadadores (Familia Portunidae) poseen remos terminales bien desarrollados en su último par de patas (pereiópodos 5) (Figura 1).

Los braquiuros que habitan en aguas profundas tienden a tener patas caminadoras más delgadas y largas que las especies que habitan por ejemplo, las costas rocosas o el disco de fijación de las algas en aguas poco profundas, lo que se refleja en diferentes niveles de movilidad.

Las quelas, o primer par de pereiópodos, se utilizan en la defensa, pero también durante el apareamiento, cuando el macho por lo general ligeramente más grande toma las quelas de la hembra en el abrazo precopulatorio. Este comportamiento tiene la función de proteger a la hembra recién mudado de la depredación y asegurar el éxito de la fertilización.

Los braquiuros poseen una amplia gama de hábitos de alimentación y dietas, y muchas especies son carnívoras u omnívoras. La herbivoría es más común en decápodos terrestres y de agua dulce. Los braquiuros poseen un *aparato bucal* modificado para la *masticación*, cuyas piezas se encuentran uno encima del otro. El aparato masticatorio consta de tres pares de maxilipedios, siendo el tercer par el más desarrollado y exterior, dos pares de maxilas y las mandíbulas, que procesan el alimento antes de pasar a la boca.

Poseen dos cámaras branquiales (Figura 3) y, en general, nueve pares de branquias en cangrejos marinos, pero este número puede aparecer reducido, en general en las especies más pequeñas. La sangre de los cangrejos (hemolinfa) contiene hemocianina, que es la sustancia responsable del transporte de oxígeno. A fin de permitir el intercambio de gases, cangrejos tienden a ventilar sus cámaras branquiales por agitación utilizando un apéndice de sus terceras maxilas (el escafnognatio, Figura 3).

El corazón está situado el centro del caparazón y la región cardiovascular a menudo puede ser

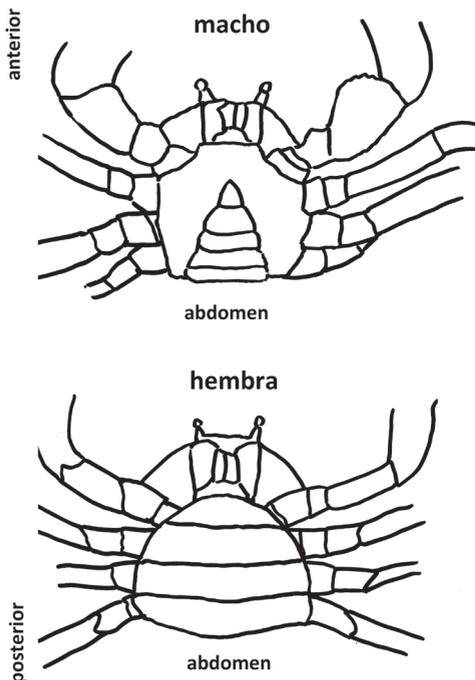


Figura 2. Diferencias en la forma del abdomen en braquiuros macho y hembra típicos.

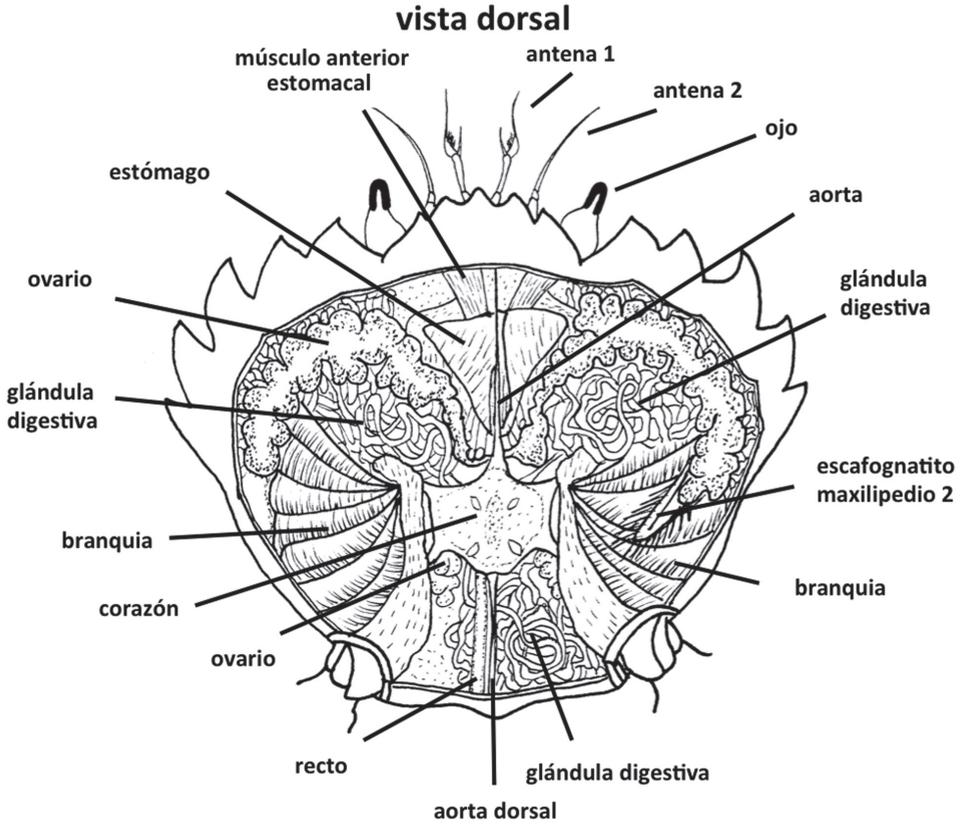


Figura 3. Anatomía típica de un cangrejo braquiuro (basado en *Carcinus maenas*).

identificada externamente, por una elevación en forma de caja, en cuya parte inferior se insertan los músculos adherentes. La anatomía de braquiuros está dominada a simple vista por los órganos reproductivos, y sobre todo el de ovario en las hembras maduras. La segunda característica más conspicua es la glándula digestiva, que en tamaño, varía de una especie a otra y dependiendo de los hábitos tróficos (Figura 3).

Los braquiuros poseen dos pares de antenas, que llevan los órganos olfativos y quimiosensoriales. Las glándulas antenales son también de gran importancia en los procesos de osmoregulación y excreción por medio de los que el cangrejo regula el contenido de iones, tales como magnesio (Mg^{2+}) frente al agua de mar o excreta productos de desecho, tales como los desechos nitrogenados (NH_3).

Como sucede en todos los decápodos, los braquiuros poseen un sistema nervioso simple, que permite la recepción de las señales ambientales, tanto químicas como físicas. Las capacidades de

este sistema nervioso son fuente de controversia, especialmente si los decápodos, en general, son capaces de sentir dolor.

Los miembros marinos de los Brachyura probablemente son los Decapoda más exitosos en términos de diversidad de especies y adaptaciones ecológicas. Su diversidad en morfología y tamaño es incomparable e incluye el artrópodo más grande de la Tierra, el cangrejo araña japonés, *Macrocheira kaempferi*, que alcanza hasta 2 m de envergadura entre las patas.

SISTEMÁTICA

Los Brachyura han sido históricamente un grupo que ha planteado dificultades a los taxónomos. La clasificación sistemática de los decápodos, incluyendo los Brachyura, ha cambiado con el tiempo y es probable que lo siga haciendo, ya que se continúan descubriendo más especies. Algunas estimaciones sugieren que existen alrededor de 10.000 especies de cangrejos braquiuros.

En comparación, hasta el momento cerca de 1.600 taxones de braquiuros han sido reconocidos en el registro fósil. Un problema en el inventario de los Brachyura es el alto nivel de sinónimos utilizados en la literatura, lo que tradicionalmente condujo a una exageración de la diversidad de braquiuros conocidos. Por otro lado, en la década de 1991 y 2000 solamente, se han descrito alrededor de 810 especies nuevas de braquiuros.

Con el incremento de las especies conocidas por la ciencia, la construcción de nuevos géneros y familias, así como las reclasificaciones ha sido un desafío continuo en la sistemática de los Brachyura, y de los decápodos en general. Por otro lado, se encuentra disponible una lista detallada de la mayoría de las especies de braquiuros descritas hasta la fecha, y las discusiones exhaustivas acerca de su clasificación sistemática (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009).

Los Brachyura son considerados un grupo monofilético, aunque se discute acerca de si algunos de los grupos más primitivos, como los pequeños cangrejos esponja (familia Dromiidae), deberían ubicarse dentro de los anomuros. A medida que el uso de tecnologías moleculares facilite el avance de los estudios acerca de la filogenia, los cambios en la sistemática de los braquiuros serán inevitables.

Phylum Arthropoda
Subphylum Crustacea
Clase Malacostraca
Orden Decapoda
Suborden Pleocyemata

Infraorden Brachyura Linnaeus, 1758

Los Brachyura existentes se agrupan actualmente en 1.271 géneros y subgéneros, 93 familias y 38 superfamilias. Se prevé que la mayor tasa de descubrimiento de nuevas especies, se registrará en la fauna de agua dulce de Indochina, así como también en los sistemas de manglares mundiales, que actualmente están escasamente estudiados y pueden incluir en su mayoría a miembros de las diversas familias Grapsoidea y Ocypodoidae. Muchos ambientes marinos, debido a su inaccesibilidad, y en particular el mar profundo, todavía pueden albergar numerosas especies desconocidas para la ciencia.

ECOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA

Los cangrejos braquiuros poseen un ciclo de vida complejo, con larvas que sufren una serie de mudas antes de la metamorfosis al estadio juvenil bentónico. Generalmente, el desarrollo larval comprende 2 a 5 estadios zoea y una megalopa bentónica, antes de alcanzar el estadio juvenil (Figura 4).

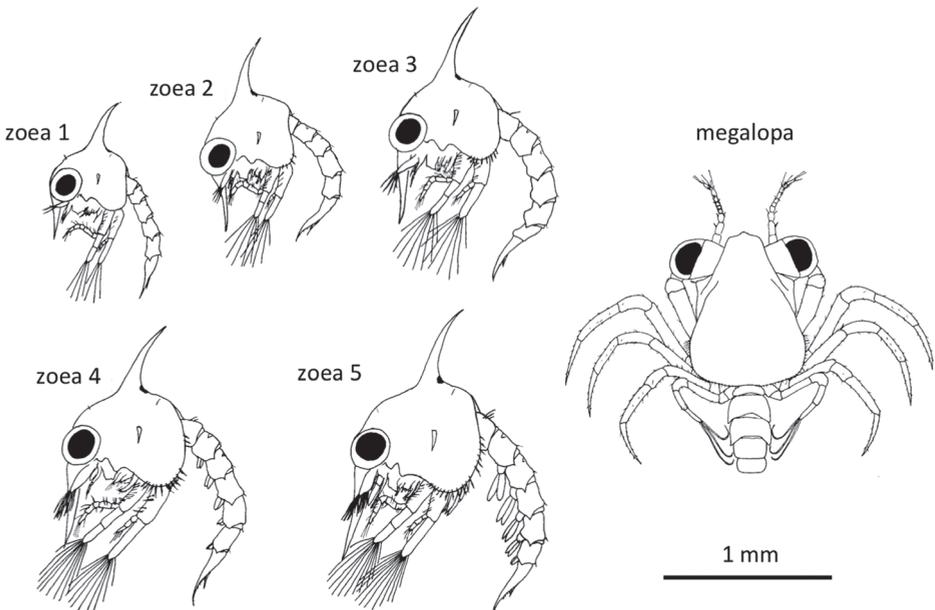


Figura 4. Desarrollo larval y crecimiento en un cangrejo braquiuro (*Uca* sp.), incluyendo cinco estadios zoea pelágicos y la megalopa bentónica (Tomado de Rodríguez y Jones, 1993).

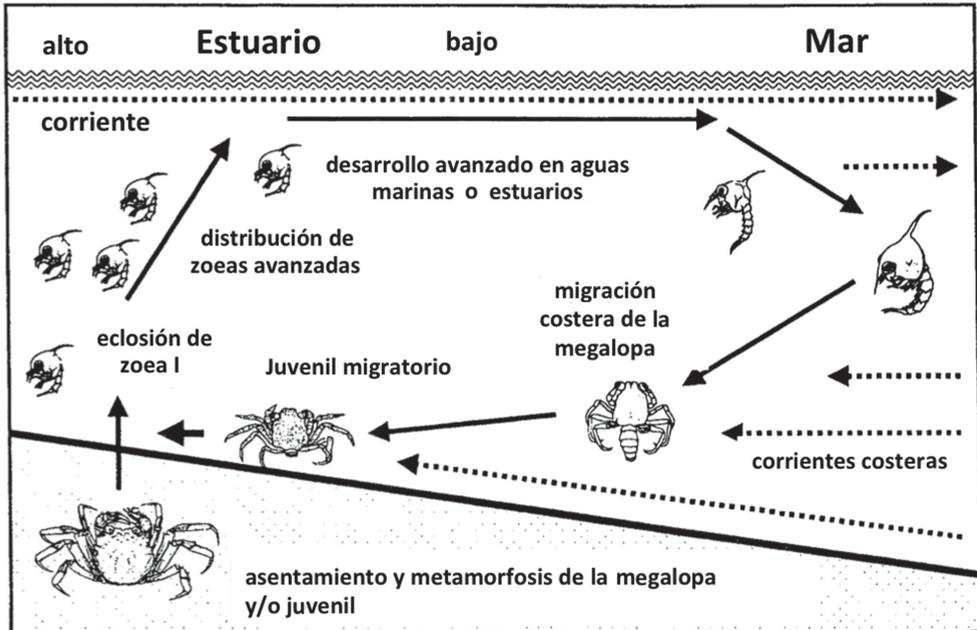


Figura 5. Ciclo de vida temprano y transporte de larvas en el cangrejo de estuario *Chasmagnathus (Neohelice) granulata* (Tomado de Anger, 1991).

Las larvas de la mayoría de las especies son planctotróficas y necesitan alimentarse. La liberación de las larvas en el plancton está generalmente relacionada con factores externos, como por ejemplo los ritmos de las mareas. Esto es particularmente frecuente en especies costeras y estuarinas, tales como el cangrejo *Chasmagnathus (Neohelice) granulata* que habita las costas atlánticas desde Buenos Aires hasta la Patagonia (Anger, 2001; Figura 5).

En algunas especies de agua dulce se verifican migraciones de los adultos hacia el mar para liberar las larvas (*e.g.* cangrejo basurero chino, *Eriocheir chinensis*) y este comportamiento se observa especialmente en los cangrejos terrestres, y así se verifican migraciones de estadios larvales avanzados y juveniles de regreso al hábitat de los adultos (Figura 5).

La edad de madurez varía mucho entre las especies y las tasas de crecimiento dependen fuertemente de la temperatura ambiental. En general, los braquiuros tienden a tener un ciclo reproductivo anual, aunque se han reportados oviposiciones múltiples, por ejemplo en cangrejos cáncridos (familia Cancridae) de regiones subtropicales.

Los braquiuros se encuentran en ambientes marinos y de agua dulce de todo el mundo, des-

de aguas superficiales costeras hasta el océano profundo. De las 6700 especies conocidas, más de 1300 han adoptado un modo de vida dulceacuícola, terrestre o semiterrestre. Estas especies se caracterizan por su capacidad de completar su ciclo de vida independientemente del ambiente marino (Yeo *et al.*, 2008). Estos cangrejos son asignados actualmente a ocho familias exclusivamente dulceacuícolas y aproximadamente 238 géneros: Pseudothelphusidae y Trichodactylidae de Méjico, América del Sur y América Central; Potamonautidae de África y Madagascar; Deceniidae y Platythelphusidae de África oriental; Potamidae de África del norte, sur de Europa y Asia; Gecarcinucidae de Islas Seychelles y Asia y Parathelphusidae de Asia y Australasia (Martin y Davis, 2001). Los taxones, total o primariamente dulceacuícolas exhiben un desarrollo directo en el que los grandes huevos con vitelo producen cangrejos juveniles morfológicamente parecidos a los adultos. Los cangrejos que habitan en agua dulce también incluyen algunas especies eurialinas o secundariamente dulceacuícolas, pertenecientes a familias de braquiuros primariamente marinas (*e.g.* Sesarmidae, Varunidae y Hymenosomatidae).

Aunque esas especies están completamente

adaptadas al agua dulce o al modo de vida terrestre, la mayoría no presenta desarrollo directo, y normalmente poseen uno o más estadios larvales. Sin embargo, en algunas especies se verifican desarrollos larvales muy abreviados.

El análisis de las provincias zoogeográficas indica que la distribución de cangrejos dulceacuñícolas parece estar fuertemente relacionada con la distribución de los continentes a través de las zonas climáticas, implicando la posibilidad de una relación estrecha entre la diversificación y la radiación de los cangrejos dulceacuñícolas y la deriva continental en escala de tiempos geológicos (Cox, 2001).

Boschi (2000) en su análisis de de distribución de crustáceos decápodos en las provincias biogeográficas de América, reconoció cerca de 200 especies de cangrejos braquiuros para la provincia argentina, que se extiende desde los 23 hasta los 43 grados de latitud sur, y alrededor de 35 especies para la región sub-antártica de Magallanes. En general, la diversidad de los braquiuros marinos parece ser mayor en aguas tropicales y, a lo largo de las costas del continente americano muestra una curva con forma de campana, con un decrecimiento hacia altas latitudes (Boschi, 2000). De hecho, hay una ausencia llamativa de braquiuros en los mares polares, donde las temperaturas se encuentran por debajo de 0 °C.

Este patrón es menos obvio en el Ártico donde algunos cangrejos, como por ejemplo el cangrejo de las nieves *Chionoecetes opilio*, que habita en grandes números en las costas de Alaska, donde se registran temperaturas polares. Sin embargo, las aguas oceánicas más australes están totalmente libres de cangrejos verdaderos, y esta ausencia a menudo ha sido relacionada con las frías temperaturas polares, pero también con la falta de periodos prolongados de producción primaria para sostener desarrollos larvales planctotróficos, debido a los veranos demasiado cortos.

El registro fósil indica que los cangrejos braquiuros se diversificaron y radiaron durante el Cretácico, una era caracterizada por temperaturas cálidas a nivel global y ausencia de bajas temperaturas polares, como las que se verifican actualmente. La carencia de adaptaciones al frío podría ser la razón de la incapacidad de los braquiuros a sobrevivir sometidos a temperaturas polares. Mas específicamente, se ha sugerido que la incapacidad de los cangrejos verdaderos para regular la concentración del ion magnesio en su hemolinfa,

por debajo de la concentración de magnesio del agua de mar, afectaría su supervivencia en aguas polares.

Se sabe que las altas concentraciones de magnesio tienen un efecto narcótico y anestésico sobre los braquiuros cuando se someten a las bajas temperaturas polares. A diferencia de los camarones carídeos (Infraorden Caridea), que son capaces de regular el magnesio manteniendo su concentración lo suficientemente baja para mantenerse activos, la capacidad de regular el magnesio por debajo de la concentración en el agua de mar, está desarrollada insuficientemente en la mayoría de los braquiuros (Frederich, 1999).

Por otro lado, existen registros esporádicos en la Antártida del cangrejo de aguas poco profundas *Halicarcinus planatus* (Familia Hymenosomatidae), común de las aguas subantárticas de América del Sur, lo que frecuentemente plantea la cuestión de si al menos algunos braquiuros son capaces de extender su alcance geográfico a la Antártida, y particularmente, bajo las condiciones que se cree se generarían de continuar el calentamiento climático (Arntz y Thatje 2004).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Los cangrejos son cultivados y capturados en todo el mundo y representan mas del 20% de toda la captura de crustáceos marinos de importancia comercial. Sin embargo, sólo unas pocas especies aportan la mayor proporción de la captura mundial, como los portúnidos (*Portunus* sp.), el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*), varias especies de *Chionoecetes* (cangrejos de las nieves) y el cangrejo Dungeness (*Metacarcinus magister*).

En América del Sur, los cáncrios tienen importancia económica en las pesquerías artesanales, especialmente a lo largo de la costa del Pacífico. Las pesquerías artesanales de mariscos en la zona de costera de Chile y Perú representan desembarcos inferiores a los obtenidos por las pesquerías industriales que operan en aguas pelágicas de la corriente de Humboldt (e.g. anchoas, jibia gigante y langostinos). Sin embargo, entre las más de 60 especies de invertebrados bentónicos capturados (e.g. los bivalvos, gasterópodos, erizos de mar, tunicados, cirripedios y cangrejos), muchos de ellos son de alto valor económico en los mercados nacional y de exportación (Bustamente y Castilla, 1987). No obstante, la existencia de un gran número de pescadores artesanales, aprox. 70 000

en Chile (Sernapesca 2008) y 38 000 en Perú (IMARPE 2005), combinado con el acceso abierto a la pesca han ocasionado el colapso de algunos de los recursos más valiosos, como el gasterópodo murícido *Concholepas concholepas* (loco) (Castilla y Fernández, 1998). Por consiguiente, los cangrejo *Cancer setosus* (jaiba peluda) y *Homalaspis plana* (jaiba mora), considerados valiosos “recursos secundarios”, en los últimos años, han complementado cada vez más la pesca local.

Los desembarques de cangrejos braquiuros se han incrementado mucho en las últimas dos décadas en Chile y Perú. Los desembarques chilenos de 6.500 T en 2008 estuvieron compuestos fundamentalmente por los cáncridos *Cancer edwardsii* (jaiba marmolada) y *C. setosus* y *Homalaspis plana* (Familia Xanthidae) (SERNAPESCA, 2008), mientras que en Perú, las aproximadamente 1.600 toneladas capturadas en 2007 estuvieron representadas por *C. setosus*, *C. porteri* (jaiba limón) y el xántido *Platyxanthus orbigny* (jaiba violácea).

Pero, a pesar de la larga tradición pesquera, la utilización del conocimiento científico para elaborar políticas de gestión, no ha seguido el ritmo de las tasas de explotación (Fernández y Castilla, 2005). En Perú, bajo las condiciones del fenómeno de El Niño, que se verifica en promedio cada 4 años, el límite máximo de temperatura soportado por esas especies de climas templados se puede exceder, ocasionando mortalidad masiva de cangrejos adultos y provocando la quiebra de la pesca

artesanal de cangrejos.

En la costa atlántica de América del sur, son varias las especies de braquiuros sujetas a explotación. En Argentina, el cangrejo nadador (*Ovalipes trimaculatus*) es capturado en volúmenes relativamente bajos (en promedio 14 toneladas por año) pero aun así su pesca se considera rentable, debido al valor del recurso (Boschi, 1997).

La pesca del cangrejo nadador se realiza en forma artesanal o como fauna acompañante de las capturas de langostinos, camarones y peces de fondo y la producción se destina exclusivamente al mercado local (Boschi, 1997).

Los cangrejos braquiuros se encuentran entre los más exitosos invasores marinos, con 73 especies registrados entre los invasores a nivel mundial (Ruiz *et al.*, 2000). A lo largo de las costas patagónicas de Argentina, recientemente se ha registrado la invasión del cangrejo costero europeo *Carcinus maenas*, lo que constituye un motivo de preocupación (Compton *et al.*, 2010). Las pérdidas económicas causadas por las especies invasoras exceden los 120.000 millones de dólares por año solamente en los Estados Unidos, depredando sobre o compitiendo con las especies autóctonas y disminuyendo los ingresos de las pesquerías (Pimentel *et al.*, 2005). El conocimiento de las consecuencias ecológicas y evolutivas de las invasiones marinas y su impacto sobre la biodiversidad nativa y los ecosistemas, es todavía, muy limitado (Grosholz, 2002).

AGRADECIMIENTOS

Sven Thatje agradece a la Universidad de Southampton por el apoyo económico brindado durante la realización de este trabajo. Javier Calcagno agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas Instituto Superior de Investigaciones (ISI) y a la Universidad Maimónides por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Anger K. 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series* 72: 103-110.
- Boschi E. 1997. Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. *Investigaciones Marinas Valparaíso* (25): 19-40.
- Boschi E. 2000. Biodiversity of marine decapod brachyurans of the Americas. *Journal of Crustacean Biology* 20: 357-342.
- Bustamente R.H. y J.C. Castilla. 1987. The shellfishery in Chile: an analysis of 26 years of landings (1960-1985). *Biología Pesquera* 16: 79-97.
- Castilla J.C. y M. Fernández. 1998. Small-scale benthic fisheries in Chile: on co-management and sustainable use of benthic invertebrates. *Ecological Application* 8: 124-132.
- Compton T.J., Leathwick J.R. y G.J. Inglis. 2010. Thermogeography predicts the potential global range of the invasive European green crab (*Carcinus maenas*). *Diversity and Distributions* 16:243-255.
- Cox C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28: 511-523.
- 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. y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology* 21: 1-109.
- Frederich M. 1999. Ecophysiological limits to the geographical distribution of reptant decapod crustaceans in the Antarctic. *Reports on Polar and Marine Research* 335: 1-133.
- Grosholz E.D. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 22-27.
- Hayward P.J. y J.S. Ryland. 1995. *Handbook of the marine fauna of north-west Europe*. Oxford University Press. pp 800.
- Martin J.W. y G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 39, pp 124
- Ng P.K.L., Guinot, D. y P.J.F. Davie. 2008. *Systema brachyurorum: part I. an annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world*. *Raffles Bulletin of Zoology* 17: 1-286.
- Pimentel D., Zuniga R. y D. Morrison. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 5: 273-288.
- Rodriguez A. y D.A. Jones. 1993. Larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 13: 309-321.
- Ruiz G.M., Fofonoff P. y J.T. Carlton. 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 481-531.
- SERNAPESCA. 2008. *Estadísticas anuales de desembarques*. Servicio Nacional de Pesca de Chile, Gobierno de Chile.
- Thatje S. y W.E. Arntz. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? *Polar Biology* 27: 195-201.
- Yeo D.C.J., Ng P.K.L., Cumberlidge N., Magalhaes C, Daniels S.R. y M.R. Campos. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275-286.