

DECAPODA

Gilberto Rodríguez*

Introduction

The freshwater decapods of tropical South America belong to the following families: (a) Sergestidae, a family of pelagic shrimp mostly of marine and estuarine habitats and represented in freshwaters by the genus *Acetes*; (b) Atyidae and Palaemonidae, two families of benthic shrimp; the first, almost completely restricted to the fresh surface and subterranean waters of the tropics, is represented in our region by the genera *Atya* (pantropical) and *Potimirin* (endemic to the neotropics); the second, of equally wide distribution in the world, includes river shrimp of the genus *Macrobrachium* (pantropical), and other freshwater and marine genera; (c) Trichodactylidae and Pseudothelphusidae, two families of freshwater crabs endemic to the New World, the first restricted to South America (except for three species in Mexico and one in Nicaragua), the second distributed throughout the neotropics; (d) Grapsidae, a family of marine crabs, mostly of the intertidal zone, but with a few genera in freshwater habitats.

To the above list may be added two elements typical of southern South America: (e) Parastacidae, a family of crayfish, represented in Chile, Argentina and Uruguay by eight species and penetrating into southern Brazil with three species; (f) Aeglidae, a family of freshwater anomurans endemic to South America, distributed much as the preceding family, with 19 species in Chile, Argentina, and Uruguay and seven in southern Brazil.

From a zoogeographic point of view, the freshwater decapod fauna of tropical South America can be divided into two elements: (A) the lowland fauna, which rarely occurs above 300m and is characterized principally by the river shrimp (*Macrobrachium*) and the trichodactylid crabs, and (B) the montane fauna, which inhabits streams at elevations of 300m to 3000m and consists entirely of pseudothelphusid crabs.

(A) The lowland fauna is presumably of marine origin. It includes species which exhibit various degrees of penetration of the continent, in a gradient that passes from the sea, through estuaries, into freshwaters. Many estuarine species complete a part of their life cycle in coastal marine waters. In the case of the commercial shrimp (*Penaeus* spp.), the immature forms occur in the estuaries, and the adults live and deposit their eggs in the sea. On the other hand the blue crabs (*Callinectes* spp.) and several species of semi-terrestrial crabs in the genera *Uca*, *Ocypode*, *Cardisoma*, and *Gecarcinus* enter the sea only to lay their eggs. For the most part these species have been omitted from Table 1. Their identification may be carried out with the available monographs for the neotropical marine fauna (Rathbun 1918, Williams 1965, Rodriguez 1980b).

In many cases it is not easy to make a sharp distinction between estuarine species and freshwater ones. Alves Coêlho (1966) has established that the two species of *Palaemon* of the Brazilian coast, *P. northropi* and *P. pandaliformis*, succeed one another in very regular fashion: the first penetrates up to where the seawater is diluted by the rains, while the second is abundant in waters which become completely fresh by the end of the rainy season. Of the species of *Acetes*, one is found in the estuarine portions of rivers, while the other lives permanently in the more inland portions of the great rivers (Amazon, Orinoco, Paraguay). Probably the Atyidae

were the first strictly freshwater decapods, though they stay near the mouths of rivers.

The species of *Macrobrachium* fall into two categories with respect to the dependence they have on estuaries. In one category are species which require a certain chloride concentration (approximately 1/3 seawater) for their larval development (Choudhury 1970, 1971; Dugger and Dobkin 1975). These species live in coastal streams and rivers at distances generally not greater than 50-100km from the sea, and the larvae of some of them, such as *M. carcinus*, *M. olfersi* and *M. acanthurus*, are captured in the mixohaline portions of estuaries (Gamba 1977). In Table 1 we refer to these species as 'littoral' to indicate that they are found near the continental margin. A second group of species appears to have been capable of penetrating to the interiors of the continents by way of the large rivers and becoming independent of the estuaries. An extra-American example is *M. niloticus*, which inhabits isolated lakes in Africa (Williamson 1971). Tropical American examples would appear to include species which occur far inland in the large rivers, such as *M. amazonicum*, *M. jelskii* and *M. nattereri*, which have been captured at Pará in the Amazon (Holthuis 1966). Recently, Guest (1979) has raised *M. amazonicum* in water with a salinity of 10‰, but this does not exclude the possibility that the species can develop equally well in freshwater. These species we term 'continental' in Table 1.

All trichodactylids are strictly freshwater. The distributions of most of them cover almost completely the drainage basins of large rivers, effectively eliminating the possibility of breeding migrations to the sea. On the other hand, larval development is direct, that is the mother retains the eggs under her abdomen; and, on hatching, the tiny crabs remain for several more days under the abdomen. This is an adaptation to life in rivers also shown by the Pseudothelphusidae as well as by several families of freshwater crabs in the Palaeotropics.

(B) The 'montane' decapod fauna consists exclusively of species in the family Pseudothelphusidae, all strictly freshwater forms. These crabs exhibit direct development and are capable of aerial respiration by means of a false lung situated in the branchial chamber (Díaz and Rodríguez 1977). In South America, eight pseudothelphusid species are found at elevations lower than 100m (seven of them in the Guianas and one along the lower portion of the coast range of Venezuela). The other South American species live at elevations of 300m to 3000m and almost always have very restricted distributions, giving evidence of an extensive speciation, which is manifest only in the morphology of the male genitalia.

A well-known aspect of the distribution of marine neotropical decapods is that the species of the Atlantic coast are not found on the Pacific coast, and vice versa, but in many instances there are pairs of so-called 'twin' species. This phenomenon is generally attributed to the species having descended from common ancestors, populations of which became isolated from each other with the emergence of the isthmus of Panama as a barrier. A similar separation of species in the eastern and western portions of the continent is observed in the atyid and palaemonid shrimp, but the cause may be different.

Villalobos (1967) has noted the existence of a complex of six species of *Macrobrachium*, closely related to *M. olfersi*, which occur in separate sections of the Atlantic and Pacific coasts. He suggests the existence of a pass in the isthmus of Tehuantepec where the freshwaters of the two slopes are in close proximity to each other. An unusual distribution is shown by *Potimirim glabra*, which occurs on the Pacific side of Central America and the Atlantic side of South America.

The freshwater crabs do not have a distribution pattern like that described above. The origin of the Trichodactylidae certainly must be sought in the Amazon basin, and they possibly may be distantly related to the African Potamidae. From such an Amazonian center of dispersal they moved into the adjacent basins of the Orinoco, Maracaibo and Magdalena in the north and of La Plata in the south, but they did not succeed in crossing the Andes to occupy the Pacific slope. Some form from the Rio Magdalena, however, was able to cross Central America and give rise to three species in southern Mexico.

The family Pseudothelphusidae possibly has a West Indian origin and a secondary center of dispersal in the Cordillera central of Colombia from which it later spread in three directions, (1) toward Peru, (2) through Central America to Mexico, and (3) toward Venezuela and the Guianas. This interpretation is supported by much morphological data (Rodríguez 1980a).

Owing to their relatively large size, to the abundance of most species, and to their wide geographic distributions, the decapod crustaceans are perhaps one of the best known elements of the South American freshwater fauna. For most families, it is unlikely that new species will be discovered. An exception would be the Pseudothelphusidae, which have restricted distributions and inhabit inaccessible places. The identification of species does not present great difficulties if one uses the literature judiciously.

For a general orientation one will find useful the works of Holthuis (1959) on the decapods of Surinam, of Rodríguez (1980b) on those of Venezuela, and of Chace and Hobbs (1969) on the freshwater species of the West Indies. Identification of larvae and juveniles is always difficult. All stages of the life cycle have been described for five species of *Macrobrachium* (*carcinus*, Choudhury 1971; *acanthurus*, Choudhury 1970; Dobkin 1971; *olfersi*, Dugger and Dobkin 1975; *tenellum*, Sánchez 1976; *amazonicum*, Guest 1979).

The two South American species of *Acetes* have been described in detail by Holthuis (1959) and further distributional data on them is provided by Aldrich (1962). Species of Atyidae from the Atlantic slope can be identified using Chace and Hobbs (1969), but one should also consult the article by Villalobos (1960). There is no general treatment of the freshwater shrimp of the Pacific side of South America; the illustrated list of Guerra and Guerra (1976) is useful, at least for the Peruvian coastal region.

The American species of Palaemonidae were revised by Holthuis (1952, 1953) and since then there have been described from South American freshwaters only one new species of *Macrobrachium* (Genofre and Lobão 1968) and another of *Cryptiops* (Gomes-Corrêa 1973), both from Brazil. Records additional to those of Holthuis (1952, 1953) are given in Holthuis (1966) and Gomes-Corrêa (1977). Recently, Hanson and Goodwin (1977) have reviewed the biology of *Macrobrachium* with a view towards its culture on 'farms.'

Manning and Hobbs (1977) have given an up-to-date list and bibliography of the Parastacidae and Aeglidae of South America. The three species of *Parastacus* from Brazil can be identified with Riek (1971). The species of *Aegla* were the subject of a review by Schmitt (1942). Since then, Turkay (1972) has described two new species from Brazil.

To identify species of freshwater crabs one must study the

morphology of the male's first pair of pleopods (gonopods), which function as copulatory organs. To this end, one of the gonopods is removed with fine tweezers and placed or attached along a thin needle, which can be rotated under a dissecting microscope allowing examination of the gonopod in various positions. The family Pseudothelphusidae has been treated in two recent monographs by Pretzman (1972) and Rodríguez (1980a), who use different taxonomic criteria. These crabs also have been of interest to parasitologists as they serve as intermediate hosts for the human lung fluke, *Paragonimus* (e.g., see Ibañez et al. 1974).

The family Trichodactylidae is the only one which presents serious difficulties for the non-specialist. These are due not to the complexity of the group but rather to the inadequate descriptions, without illustrations of the gonopods, which have been published even in recent years. For identification of the species, one should consult the revision of Rathbun (1906) and all the descriptions and redescriptions of species published since that date (Holthuis 1959, Pretzman 1968, Schmitt 1969, Smalley and Rodríguez 1972). However, most of the Brazilian species can be identified with Bott (1969); all the Venezuelan and Colombian ones, and almost all those of Ecuador, can be identified with Smalley and Rodríguez (1972). Lopretto (1976) provides excellent illustrations of the gonopods of species from the Paraguay-Paraná river system.

The list of Trichodactylidae given in Table 1 includes all the South American species which appear to be valid. Pretzmann (1967, 1968, 1978) has described 10 species and 18 subspecies. Four of these species (*torresi*, *piriformis*, *ecuadorensis* and *niceforei*) are, without doubt, valid (Smalley and Rodríguez 1972); one (*ornatifrons*) is a synonym of *venezuelensis*; of three (*meeki*, *chacei* and *bachmayeri*), the gonopods have not been illustrated and the validity of the species is questionable; of two (*maytai* and *raddai*), the gonopods have been illustrated schematically, but the type locality of the second species is unknown. In Table 1 I have omitted the subspecies of Pretzmann, as well as those of Bott, because in the majority of cases they are based on single specimens and on characteristics of the carapace. For the higher taxa I have followed the system of Bott (1969) because it presents fewer nomenclatorial difficulties than does the system of Pretzman.

The identification of the species of *Sesarma* (family Grapsidae) confronts certain difficulties. The only general treatment of the Neotropical species is that of Rathbun (1918), which contains some errors. Of the species on the Pacific coast, *Sesarma ophioderma*, *S. aequatorialis*, and *S. barbimanus* are known only from the original descriptions; *S. rhizophorae* and *S. sulcatum* have been mentioned again, by von Hagen (1978). The species of the Atlantic side have received greater attention, and gonopod morphology has been taken into account in the works of Abele (1972a, b, 1973) and Chace and Hobbs (1969). In Table 1 is presented a list which modifies that of Rathbun (1918), taking into account the opinions of the authors mentioned above. Data are also given on the habitats of the Atlantic species.



Os Decapoda de água doce da América do Sul tropical pertencem às seguintes famílias: (a) Sergestidae, uma família de camarões pelágicos que frequentam habitats marinhos e estuários, representados nas águas doces pelo gênero *Acetes*; (b) Atyidae e Palaemonidae, duas famílias de camarões bentônicos; a primeira, quase confinada completamente às águas doces e aos habitats subterrâneos dos trópicos, está representada nesta área pelos gêneros *Atya*, pantropical e *Potimirim*, endêmico na região neotropical; a segunda, igualmente de ampla distribuição no mundo, inclui os camarões de rio do gênero *Macrobrachium*, pantropicais, assim como outros gêneros de água doce e marinhos;

(c) Trichodactylidae e Pseudothelphusidae, duas famílias de caranguejos de água doce, endêmicas no Novo Mundo, a primeira restrita à América do Sul (exceto três espécies do México e uma da Nicarágua), a segunda distribuída regularmente em toda a região neotropical; (d) Grapsidae, uma família de caranguejos marinhos, principalmente intertidais, com alguns gêneros em habitats tipicamente dulcícolas.

A lista anterior deve-se acrescentar elementos faunísticos típicos da América do Sul austral: (e) Parastacidae, uma família de lagostins representada no Chile, Argentina e Uruguai por oito espécies, penetra ao sul do Brasil com três espécies; (f) Aeglidae, uma família de anomuros de água doce, endêmica na América do Sul, apresenta o mesmo padrão de distribuição da família anterior, com dezenove espécies do Chile, Argentina e Uruguai e sete no sul do Brasil.

Do ponto de vista zoogeográfico a fauna de decápodos dulcícolas da América do Sul tropical pode dividir-se em dois conjuntos diferentes: (A) A fauna de terras baixas que raramente ultrapassa trezentos metros de altitude, caracterizada principalmente pelos camarões de rios (pitús: *Macrobrachium*) e pelos caranguejos Trichodactylidae, e (B) a fauna de montanha que habita riachos em altitudes de trezentos a três mil metros, caracterizada exclusivamente pelos caranguejos da família Pseudothelphusidae.

(A) A fauna de terras baixas é presumivelmente de origem marinha. Compreende espécies que exibem diversos graus de penetração no continente em um gradiente que vai desde o mar através dos estuários até as águas doces. Muitas espécies estuarinas realizam parte de seu ciclo de vida nas águas marinhas costeiras. No caso do camarão de pesca comercial (*Penaeus*), as formas imaturas localizam-se nos estuários e os adultos vivem e desovam no mar. De outro lado, as espécies de caranguejo azul (*Callinectes*) e várias espécies de caranguejos semi-terrestres dos gêneros *Uca*, *Ocypode*, *Cardisoma* e *Gecarcinus* só entram no mar para desovar. Em geral estas espécies foram omitidas na Table 1. Sua identificação pode ser feita com as monografias disponíveis para a fauna marinha neotropical (Rahtbun 1918; Williams 1965; Rodriguez 1980 b).

Em muitos casos não é possível separar-se claramente as espécies estuarinas das dulcícolas. Alves Coelho (1966) estabeleceu que as duas espécies de *Palaemon* do litoral brasileiro, *P. northropi* e *P. pandaliformis* sucedem-se nos estuários de maneira característica e regular: a primeira penetra até onde a água do mar é diluída pelas chuvas e a segunda é abundante nas águas que se tornam completamente doces depois da estação chuvosa. Das duas espécies de *Acetes*, uma se localiza na porção estuarina dos rios enquanto a outra habita permanentemente os grandes rios do continente (Amazonas, Orinoco, Paraguai). Provavelmente os Atyidae são os primeiros decápodos estritamente de água doce ainda que se mantenham nas proximidades da foz dos rios.

As espécies de *Macrobrachium* podem separar-se em duas categorias de acordo com a dependência que tenham dos estuários. O primeiro grupo de espécies requer uma certa concentração de cloretos (aproximadamente 1/3 de água do mar) para efetuar seu desenvolvimento larvário (Choudhury 1970, 1971; Dugger e Dobkin 1975). Estas espécies vivem em rios e riachos costeiros até distâncias geralmente não maiores de 50-100km do mar e as larvas de algumas delas como *M. carcinus*, *M. olfersi* e *M. acanthurus* são capturadas nas porções mixohialinas dos estuários (Gamba 1977). Na Table 1 anotamos estas espécies como "litorais" para indicar que se mantêm próximas da margem do continente. O segundo grupo de espécies parece ter sido capaz de penetrar no interior dos continentes, através dos grandes rios e tornar-se independente dos estuários.

Um exemplo extra americano é *M. niloticus* que habita lagos isolados da África (Williamson 1971). Este parece ser o caso no trópico americano, de espécies que se localizam nos grandes rios, a

considerável distância das costas, tal como *M. amazonicum*, *M. jelskii* e *M. nattereri*, capturados na altura do Pará, no rio Amazonas (Holthuis 1966). Recentemente Guest (1979) conseguiu o desenvolvimento de *M. amazonicum* usando água com 10% de salinidade, porém estes experimentos não excluem a possibilidade desta espécie desenvolver-se em água doce. Designamos estas espécies como "continentais" na Table I.

Todas as espécies de Trichodactylidae são estritamente dulcícolas. As áreas de distribuição da maioria das espécies desta família cobrem quase completamente as bacias dos grandes rios, excluindo a possibilidade de uma migração reprodutiva até o mar. Por outro lado, o desenvolvimento larvário é direto, isto é, o organismo materno mantém os ovos sob o abdômen; pela eclosão libertam-se pequenos caranguejos e todavia permanecem por vários dias sob o abdômen. Esta é uma adaptação à vida dos rios que também ocorre nos Pseudothelphusidae assim como em várias famílias de caranguejos dulcícolas da região Paleotropical.

(B) A fauna de montanha de decápodos é constituída exclusivamente por espécies da família Pseudothelphusidae, todas estritamente dulcícolas. Estes caranguejos possuem desenvolvimento direto e são capazes de respirar o ar através de um pseudo pulmão situado na câmara branquial (Diaz e Rodriguez 1977). Na América do Sul, oito espécies desta família encontram-se a altitudes abaixo de 100m (7 nas Guianas e 1 na fralda inferior da Cordilheira da Costa na Venezuela). As Espécies sul-americanas restantes vivem de trezentos a três mil metros de altitude e quase sempre em áreas de distribuição muito pequenas exibindo um intenso processo de especiação que só se manifesta na morfologia dos órgãos genitais masculinos.

É um fato bem conhecido na distribuição dos decápodos marinhos neotropicais que as espécies da costa Atlântica não se encontram nas do Pacífico e vice-versa, porém em muitos casos, encontram-se lado a lado pares de espécies denominadas gêmeas. Este tipo de distribuição geralmente se explica, supondo que as espécies em questão procedem de um ancestral comum anterior, cujas populações ficaram isoladas em ambos os lados do continente quando o istmo de Panamá emergiu como uma barreira intransponível. Uma separação semelhante das espécies dos lados este e oeste do continente observa-se nos camarões Atyidae e Palaemonidae, porém a causa pode ser diferente, Villalobos (1967) assinalou a existência de um complexo de seis espécies de *Macrobrachium* estreitamente relacionadas a *M. olfersi*, separadas em diferentes segmentos dos litorais Atlântico e Pacífico, e supõe uma passagem através do istmo de Tehuantepec onde as águas doces de ambas vertentes se aproximam. Uma distribuição singular verifica-se em *Potimirim glabra* que habita a América Central do lado do Pacífico e a América do Sul do lado do Atlântico.

Os caranguejos de água doce não seguem o esquema de distribuição anterior. A origem dos Trichodactylidae deve ser procurada com toda a segurança na bacia amazônica e uma relação mais distante pode ser relegada possivelmente aos Potamidae africanos. Deste centro de irradiação amazônico estenderam-se pelas bacias adjacentes do Orinoco, Maracaibo e Madelena ao norte e o sistema do rio da Prata ao sul não logrando, porém, transpor a Cordilheira dos Andes para ocupar a vertente do Pacífico. Alguma forma do rio Madelena, todavia, foi capaz de cruzar a América Central e dar origem a três espécies no sul do México.

A família Pseudothelphusidae tem possivelmente uma origem antilhana e um centro de distribuição secundário na Cordilheira central da Colômbia de onde posteriormente irradiou-se em três direções, (um) até o Peru, (dois) através da América Central até o México e (três) para a Venezuela e as Guianas. Existem dados morfológicos abundantes para apoiar esta interpretação. (Rodriguez 1980 a).

Devido a seu tamanho relativamente grande, a abundância da maioria das espécies e a suas amplas áreas de distribuição, os crustáceos decápodos são, sem dúvida, um dos grupos melhor conhecidos da fauna dulcíccola da América do Sul. É pouco provável que na maioria das famílias se encontrem espécies novas, exceto nos Pseudothelphusidae que têm áreas de distribuição pequenas e habitam lugares inacessíveis. A identificação das espécies não apresenta dificuldades insuperáveis se se usa a literatura criteriosamente.

Para orientar-se em geral sobre o grupo, são úteis os trabalhos de Holthuis (1959) sobre os decápodos do Surinam, de Rodríguez (1980b) sobre os decápodos da Venezuela e os de Chace e Hobbs (1969) sobre as espécies dulcícolas das Antilhas. A identificação das larvas e jovens é sempre difícil. Dos camarões de rios (*pitus*) descreveram-se os ciclos de vida de cinco espécies de *Macrobrachium* (*carcinus*, Choudhoury 1971; *acanthurus*, Choudhoury 1970; Dobkin 1971; *olfersi*, Dugger e Dodgin 1975; *tenellum*, Sanchez 1976; *amazonicum*, Guest 1970).

As duas espécies de *Acetes* da América do Sul encontram-se detalhadamente descritas em Holthuis (1959) e detalhes adicionais sobre sua distribuição encontram-se em Aldrich (1962). As espécies de Atyidae da vertente atlântica podem identificar-se com o trabalho de Chace e Hobbs (1969) sendo conveniente também usar o artigo de Villalobos (1960). Não existe um tratamento geral sobre os camarões de água doce da costa do Pacífico da América do Sul; a lista ilustrada de Guerra e Guerra (1976) é útil ao menos para a costa peruana.

As espécies americanas de Palaemonidae foram objeto de uma revisão por Holthuis (1952, 1953) e desde então somente se descreveu das águas doces da América do Sul uma espécie nova de *Macrobrachium* (Genofre e Lobão 1968) e outra de *Cryphiops* (Gomes - Corrêa 1963), ambas do Brasil. Registros adicionais aos de Holthuis (1952, 1953) se encontram em Holthuis (1966) e em Gomes-Corrêa (1977). Recentemente Hanson e Goodwin (1977) publicaram uma revisão da biologia de *Macrobrachium* com vistas à sua criação em granjas.

Manning e Hobbs (1977) publicaram uma lista de bibliografia atualizada dos Parastacidae e Aeglidae da América do Sul. As três espécies de *Parastacus* do Brasil podem ser identificadas com o trabalho de Riek (1971). As espécies de *Aegla* foram objeto de uma revisão por Schmitt (1942). Desde então Türkay (1972) descreveu duas espécies novas do Brasil.

Para identificação das espécies de caranguejos de água doce é indispensável o estudo da morfologia do primeiro par de pleópodos do macho (gonópodos) que atuam como órgãos copuladores. Para este fim retira-se com pinças finas um dos gonópodos, enfia-se um alfinete delgado ao longo do eixo principal e gira-se sob um microscópio binocular para estudá-lo em várias posições. A família Pseudothelphusidae foi tratada em duas monografias recentes por Pretzmann (1972) e Rodriguez (1980a) usando critérios taxonômicos diferentes. Estes caranguejos também têm atraído o interesse dos parasitólogos por serem hospedeiros intermediários do trematódeo do pulmão humano (*Paragonimus*) (ver por exemplo, Ibanez et al. 1974).

A família Trichodactylidae é a única que apresenta dificuldades sérias para o taxonomista não especializado, não devidas à complexidade do grupo, porém a descrições deficientes, sem ilustrações dos gonópodos, que têm sido feitas mesmo nos últimos anos. Para a identificação das espécies deve-se consultar a revisão de Rathbun (1906) e todas as descrições e redescrições de espécies feitas depois desta data (Holthuis 1959; Pretzmann 1967, 1968, 1978; Bott 1969; Schmitt e Pretzmann 1968; Schmitt 1969; Smalley e Rodriguez 1972). Todavia, a maior parte das espécies do Brasil podem ser identificadas com Bott (1969); todas as espécies da Venezuela e da Colômbia e quase todas as do Equador podem ser

identificadas com Smalley e Rodriguez 1972). Lopretto (1976) apresenta excelentes ilustrações dos gonópodos das espécies do sistema Paraguai-Paraná.

A lista de Trichodactylidae que se apresenta na Table 1 compreende todas as espécies sul-americanas que parecem válidas. Pretzmann (1967, 1968, 1978) descreveu dez espécies e dezoito subespécies. Quatro destas espécies (*torresi*, *piriformis*, *ecuadorensis*, e *niceforei*) são, sem dúvida, válidas (Smalley e Rodríguez 1972); uma (*ornatifrons*) é sinônima de *venezuelensis*; de três (*meeki*, *chacei* e *bachmayeri*) não foram ilustrados os gonópodos e sua validade é questionável; de duas (*maytai* e *raddai*) foram ilustrados esquematicamente os gonópodos, porém não se conhece a localidade tipo da segunda. Na Table 1 foram omitidas as subespécies de Pretzmann e também as de Bott porque, na maioria dos casos, baseiam-se em exemplares únicos e em caracteres da carapaça. Para os taxa superiores foi seguido o sistema de Bott (1969) porque apresenta menos dificuldade de nomenclatura do que o de Pretzmann. A identificação das espécies de *Sesarma* (família Grapsidae) apresenta certas dificuldades. O único tratamento geral das espécies neotropicais é o de Rathbun (1918), que contém alguns erros. Das espécies do Pacífico, *Sesarma ophioderma*, *S. aequatorialis* e *S. barbimanus* só se conhecem as descrições originais; *S. rhizophorae* e *S. sulcatum* foram mencionadas novamente por von Hagen (1978). As espécies do Atlântico têm recebido maior atenção; a morfologia dos gonópodos foi considerada nos trabalhos de Abele (1972a, b, 1973), e Chace e Hobbs (1969). Na Table 1 encontra-se uma lista que modifica a de Rathbun (1918), levando-se em consideração as opiniões dos autores mencionados anteriormente e apresentam-se dados conhecidos sobre o habitat das espécies do Atlântico.



Los Decapoda de agua dulce de Sur América tropical pertenecen a las siguientes familias: (a) Sergestidae, una familia de camarones pelágicos que frecuentan hábitats marinos y estuarinos, representada en las aguas dulces por el género *Acetes*; (b) Atyidae y Palaemonidae, dos familias de camarones bentónicos; la primera, casi completamente confinada a las aguas dulces y a los hábitats subterráneos de los trópicos, está representada en esta área por los géneros *Atya*, pantropical, y *Potimirim*, endémico del Neotrópico; la segunda, igualmente de amplia distribución en el mundo, incluye los camarones de río del género *Macrobrachium*, patrópicales, así como otros géneros de agua dulce y marinos; (c) Trichodactylidae y Pseudothelphusidae, dos familias de cangrejos de agua dulce, endémicas del Nuevo Mundo, la primera restringida a Sur América (excepto por 3 especies en México y 1 en Nicaragua), la segunda distribuida regularmente en todo el Neotrópico; (d) Grapsidae, una familia de cangrejos marinos, principalmente intercotidiales, con algunos géneros en hábitats tipicamente dulceacuícolas.

A la lista anterior cabe añadir dos elementos faunísticos típicos de Sur América austral: (e) Parastacidae, una familia de langostinos o acociles, representada en Chile, Argentina y Uruguay por 8 especies, penetra al sur de Brasil con 3 especies; (f) Aeglidae, una familia de anomuros de agua dulce endémica de Sur América, presenta el mismo patrón de distribución de la familia anterior, con 19 especies en Chile, Argentina y Uruguay, y 7 en el sur de Brasil.

Desde un punto de vista zoogeográfico, la fauna de decápodos dulceacuícola de Sur América tropical puede dividirse en dos conjuntos diferentes: (A) La fauna de tierras bajas que raramente sobrepasa 300 metros de altitud, caracterizada principalmente por los camarones de río (*Macrobrachium*) y los cangrejos Trichodactylidae, y (B) la fauna montaña, que habita arroyos en altitudes de 300 a 3.000 metros, caracterizada exclusivamente por los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae.

(A) La fauna de tierras bajas presumiblemente es de origen marino. Comprende especies que muestran diversos grados de penetración en el continente, en un gradiente que va desde el mar, a través de los estuarios, hasta las aguas dulces. Muchas especies estuarinas cumplen una parte de sus ciclos de vida en las aguas marinas costeras. En el caso del camarón de la pesca comercial (*Penaeus*), las formas inmaduras se localizan en los estuarios y los adultos viven y desovan en el mar. Por otra parte, las especies de cangrejo azul (*Callinectes*) y varias especies de cangrejos semiterrestres de los géneros *Uca*, *Ocypode*, *Cardisoma* y *Gecarcinus* solo entran al mar para desovar. En general estas especies han sido omitidas de la Table 1. Su identificación puede hacerse con las monografías disponibles para la fauna marina neotropical (Rathbun 1918; Williams 1965; Rodríguez 1980b).

En muchos casos no es posible separar por una linea definida las especies estuarinas de las dulceacuícolas. Alves Coêlho (1966) ha establecido que las dos especies de *Palaemon* del litoral brasileño, *P. northropi* y *P. pandaliformis*, se suceden en los estuarios en forma característica y regular: la primera penetra hasta donde el agua de mar es diluida por las lluvias, la segunda es abundante en aguas que se vuelven completamente dulces después de la estación lluviosa. De las dos especies de *Acetes*, una se localiza en la porción estuarina de los ríos, mientras que la otra habita permanentemente el continente en los grandes ríos (Amazonas, Orinoco, Paraguay). Probablemente son los Atyidae los primeros decápodos estrictamente de agua dulce, aunque se mantienen cerca de la boca de los ríos.

Las especies de *Macrobrachium* pueden separarse en dos categorías, de acuerdo a la dependencia que tengan de los estuarios. Un primer grupo de especies requiere una cierta concentración de cloruros (aproximadamente 1/3 de agua de mar) para efectuar su desarrollo larval (Choudhury 1970, 1971; Dugger y Dobkin 1975). Estas especies viven en los ríos y arroyos costaneros, hasta distancias generalmente no mayores de 50-100 km del mar, y las larvas de algunas de ellas, como *M. carcinus*, *M. olfersi* y *M. acanthurus*, se capturan en las porciones mixohalinas de los estuarios (Gamba 1977). En la Table 1 anotamos estas especies como "litorales" para indicar que se mantienen cerca del margen de los continentes. Un segundo grupo de especies parece haber sido capaz de penetrar al interior de los continentes, a través de los grandes ríos, e independizarse de los estuarios. Un ejemplo extra-americano es *M. niloticus*, que habita lagos aislados de África (Williamson 1971). Este parece ser el caso en el trópico americano de especies que se localizan en los grandes ríos, a considerable distancia de la costa, tales como *M. amazonicum*, *M. jelskii* y *M. nattereri*, capturados a la altura de Pará, en el Amazonas (Holthuis 1966). Recientemente Guest (1979) ha efectuado el desarrollo de *M. amazonicum* usando agua con 10% de salinidad, pero estos experimentos no excluyen la posibilidad de que esta especie pueda desarrollarse igualmente en agua dulce. Estas especies las calificamos como "continentales" en la Table 1.

Todas las especies de Trichodactylidae son estrictamente dulceacuícolas. Las áreas de distribución de la mayoría de las especies de esta familia cubren casi completamente las cuencas de grandes ríos, excluyendo de una migración reproductiva hacia el mar. Por otra parte, el desarrollo larval es directo, es decir, que la madre mantiene los huevos bajo el abdómen; en la eclosión se producen pequeños cangrejos que todavía permanecen por varios días bajo el abdómen. Esta es una adaptación a la vida en los ríos que muestran también los Pseudothelphusidae, así como varias familias de cangrejos de agua dulce del Paleotrópico.

(B) La fauna montaña de decápodos está constituida exclusivamente por especies de la familia Pseudothelphusidae, todas ellas estrictamente dulceacuícolas. Estos cangrejos poseen desarrollo directo y son capaces de respiración aérea a través de un

seudopulmón situado en la cámara branquial (Díaz y Rodríguez 1977). En Sur América, 8 especies de esta familia se encuentran por debajo de 100m de altitud (7 de ellas en las Guayanas y 1 en la franja inferior de la Cordillera de la Costa en Venezuela). Las restantes especies suramericanas habitan de 300 a 3000m de altitud y casi siempre tienen áreas de distribución muy pequeñas, mostrando un intenso proceso de especiación que solo se manifiesta en la morfología de los genitales masculinos.

Es un rasgo bien conocido de la distribución de los decápodos marinos neotropicales que las especies de la costa atlántica no se encuentran en la costa del Pacífico, y viceversa, pero en muchas ocasiones a cada lado se encuentran pares de especies denominadas geminadas o gemelas. Este tipo de distribución se atribuye generalmente a que las especies en cuestión proceden de un ancestro común anterior cuyas poblaciones quedaron aisladas a ambos lados del continente cuando el istmo de Panamá emergió como una barrera infranqueable. Una separación similar de las especies en los lados este y oeste del continente se observa en los camarones Atyidae y Palaemonidae, pero la causa puede ser diferente. Villalobos (1967) ha señalado la existencia de un complejo de seis especies de *Macrobrachium*, estrechamente relacionadas a *M. olfersi*, separadas en diferentes segmentos de los litorales Atlántico y Pacífico, y supone un paso a través del istmo de Tehuantepec, donde las aguas dulces de ambas vertientes se acercan. Una distribución singular la muestra *Potimirim glabra*, la cual habita en América Central del lado del Pacífico y en Sur América del lado del Atlántico.

Los cangrejos de agua dulce no siguen el esquema de distribución anterior. El origen de los Trichodactylidae debe ser buscado con toda seguridad en la cuenca amazónica, y una relación más distante puede ser trazada posiblemente a los Potamidae africanos. Desde ese centro de irradiación amazónico se extendieron por las cuencas adyacentes del Orinoco, Maracaibo y Magdalena al norte, y el sistema del Paraná-Río de la Plata al sur, pero no lograron trasponer la Cordillera de los Andes para ocupar la vertiente del Pacífico. Alguna forma del Río Magdalena, sin embargo, fué capaz de cruzar América Central para dar origen a tres especies en el sur de México.

La familia Pseudothelphusidae posiblemente tiene un origen antillano y un centro de distribución secundario en la Cordillera Central de Colombia, desde donde posteriormente irradiaron en tres direcciones, (1) hacia Perú, (2) a través de América Central, hasta México, y (3) hacia Venezuela y las Guayanas. Existen datos morfológicos abundantes para apoyar esta interpretación (Rodríguez 1980a).

Debido a su tamaño relativamente grande, a la abundancia de la mayoría de las especies y a sus áreas de distribución amplias, los crustáceos decápodos son quizás uno de los grupos mejor conocidos de la fauna dulceacuícola de Sur América. Es poco probable que en la mayoría de las familias se encuentren especies nuevas, excepto en los Pseudothelphusidae que tienen áreas de distribución pequeñas y habitan lugares inaccesibles. La identificación de las especies no presenta dificultades insuperables, si se usa la literatura juiciosamente.

Para orientarse en general sobre el grupo son útiles los trabajos de Holthuis (1959) sobre los decápodos de Surinam, de Rodríguez (1980b) sobre los decápodos de Venezuela, y de Chace y Hobbs (1969) sobre las especies de agua dulce de la Antillas. La identificación de las larvas y juveniles siempre es difícil. De los camarones de río se han descrito los ciclos de vida de 5 especies de *Macrobrachium* (*carcinus*, Choudhury 1971; *acanthurus*, Choudhury 1970, Dobkin 1971; *olfersi*, Dugger y Dobkin 1975; *tenellum*, Sánchez 1976; *amazonicum*, Guest 1979).

Las dos especies de *Acetes* de Sur América se encuentran detalladamente descritas en Holthuis (1959) y detalles adicionales

sobre su distribución se dan en Aldrich (1962). Las especies de Atyidae de la vertiente atlántica pueden identificarse con el trabajo de Chace y Hobbs (1969), pero es conveniente considerar también el artículo de Villalobos (1960). No existe un tratamiento general sobre los camarones de agua dulce de la costa del Pacífico de Sur América; la lista ilustrada de Guerra y Guerra (1976) es útil al menos para la costa peruana.

Las especies americanas de Palaemonidae fueron objeto de una revisión por Holthuis (1952, 1953) y desde entonces solamente se han descrito de las aguas dulces de Sur América una nueva especie de *Macrobrachium* (Genofre y Lobão 1968) y otra de *Cryphiops* (Gomes-Corrêa 1973), ambas de Brasil. Registros adicionales a los de Holthuis (1952, 1953) se dan en Holthuis (1966) y Gomes-Corrêa (1977). Recientemente Hanson y Goodwin (1977) han publicado una revisión de la biología de *Macrobrachium* con miras a su cría en las granjas.

Manning y Hobbs (1977) han dado una lista y bibliografía actualizada de los Parastacidae y Aeglidae de Sur América. Las 3 especies de *Parastacus* de Brasil pueden ser identificadas con el trabajo de Riek (1971). Las especies de *Aegla* fueron objeto de una revisión por Schmitt (1942). Desde entonces Türkay (1972) ha descrito dos especies nuevas de Brasil.

Para la identificación de las especies de cangrejos de agua dulce es indispensable el estudio de la morfología del primer par de pleópodos del macho (gonópodos), que actúan como órganos copuladores. A este fin, uno de los gonópodos es separado con pinzas finas, sujeto con un alfiler delgado a lo largo del eje principal y rotado bajo un microscopio binocular para estudiarlo en varias posiciones. La familia Pseudothelphusidae ha sido tratada en dos monografías recientes por Pretzmann (1972) y Rodríguez (1980a), con criterios taxonómicos diferentes. Estos cangrejos también han sido objeto de interés por parte de parasitólogos por ser huéspedes intermedios de la duela del pulmón de los humanos (*Paragonimus*) (véase por ejemplo, Ibañez et al. 1974).

La familia Trichodactylidae es la única que presenta dificultades serias para el taxónomo no especializado, no debidas a la complejidad del grupo, sino a las descripciones deficientes, sin ilustraciones de los gonópodos, que se han hecho aún en años

recientes. Para la identificación de las especies debe consultarse la revisión de Rathbun (1906) y todas las descripciones y redescripciones de especies hechas después de esa fecha (Holthuis 1959; Pretzmann 1967, 1968, 1978; Bott 1969; Schmitt y Pretzmann 1968; Schmitt 1969; Smalley y Rodríguez 1972). Sin embargo, la mayor parte de las especies de Brasil pueden ser identificadas con Bott (1969); todas las especies de Venezuela y Colombia, y casi todas las de Ecuador, pueden ser identificadas con Smalley y Rodríguez (1972). Lopretto (1976) presenta excelentes ilustraciones de los gonópodos de las especies del sistema Paraguay-Paraná.

La lista de Trichodactylidae que se presenta en la Table 1 comprende todas las especies suramericanas que al parecer son válidas. Pretzmann (1967, 1968, 1978) ha descrito 10 especies y 18 subespecies. Cuatro de estas especies (*torresi*, *piriformis*, *ecuadorensis* y *niceforei*) son sin duda válidas (Smalley y Rodríguez 1972); una (*ornatifrons*) es sinónimo de *venezuelensis*; de tres (*meekei*, *chacei* y *bachmayeri*) no se han ilustrado los gonópodos y su validez es cuestionable; de dos (*maytai* y *raddai*) se han ilustrado esquemáticamente los gonópodos, pero de la segunda se desconoce la localidad tipo. En la Table 1 he omitido las subespecies de Pretzmann, al igual que las de Bott, porque en la mayoría de los casos se basan en ejemplares únicos y en caracteres del caparazón. Para los taxa superiores he seguido el sistema de Bott (1969) porque presenta menos dificultades de nomenclatura que el sistema de Pretzmann.

La identificación de las especies de *Sesarma* (familia Grapsidae) presenta ciertas dificultades. El único tratamiento general de las especies del Neotrópico es el de Rathbun (1918), el cual contiene algunos errores. De las especies del Pacífico, *Sesarma ophioderma*, *S. aequatorialis* y *S. barbimanus* solo se conocen de las descripciones originales; *S. rhizophorae* y *S. sulcatum* han sido mencionadas nuevamente por von Hagen (1978). Las especies del Atlántico han recibido mayor atención; la morfología de los gonópodos ha sido tomada en cuenta en los trabajos de Abele (1972a, b, 1973) y Chace y Hobbs (1969). En la Table 1 se presenta una lista que modifica la de Rathbun (1918), tomando en cuenta las opiniones de los autores mencionados anteriormente, y se dan los datos conocidos sobre el hábitat de las especies del Atlántico.

Table 1. List of freshwater decapod crustaceans of tropical South America, with indication of their geographic distributions, including altitudinal range (l = littoral, c = continental, m = montane).

*Class Crustacea
Order Decapoda*

*Infraorder Penaeidea
Family Sergestidae*

References: Holthuis (1959), Aldrich (1962).

Acetes americanus Ortmann.- North Carolina to Brazil; Atlantic drainages (1).

A. paraguayensis Hansen.- Orinoco, Amazonas and Paraná-Paraguay rivers (c).

*Infraorder Caridea
Family Atyidae*

References: Chace and Hobbs (1969), Villalobos (1960)

Atya scabra (Leach).- México to Venezuela and Brazil; Antilles; Atlantic drainages (1).

A. rivalis Smith.- Nicaragua to Perú; Pacific drainages (1).

Potimirim potimirim (Müller).- Pernambuco and Santa Catarina, Brazil; Atlantic drainages (1).

P. glabra (Kingsley).- El Salvador to Panamá; Pacific drainages (1); Venezuela to Brazil, Dominica; Atlantic drainages (1).

Family Palaemonidae

References: Holthuis (1951, 1952, 1966), Gomes-Corrêa (1973, 1977), Genofre and Labão (1978).

Euryrhynchus wrzesniowskii Miers.- Guyana, Surinam, French Guiana (c).

E. burchelli Calman.- Amazon affluents, from Manaos to Pará (c).

Macrobrachium acanthurus (Wiegmann).- Georgia to southern Brazil, Antilles; Atlantic drainages (1).

M. carcinus (L.).- Florida to southern Brazil, Antilles; Atlantic drainages (1).

M. heterochirus (Weigmann).- México to southern Brazil, Antilles; Atlantic drainages (1).

M. olfersi (Weigmann).- México to southern Brazil; Atlantic drainages (1).

M. surinamicum Holthuis.- Venezuela to Surinam; Atlantic drainages (1).

M. potiuna (Müller).- Rio de Janeiro to Rio Grande do Sul, Brazil; Atlantic drainages (1).

M. holthuisi Genofre and Labão.- Rio de Janeiro, Brazil; Atlantic drainages (1).

M. digueti (Bouvier).- California to central Perú; Pacific drainages (1).

M. tenellum (Smith).- Lower California to northern Perú; Pacific drainages (1).

M. americanum Bate.- México to northern Perú; Pacific drainages (1).

M. panamense Rathbun.- Honduras to northern Perú; Pacific drainages (1).

M. hancocki Holthuis.- Costa Rica to northern Perú; Pacific drainages (1).

M. rathbunae Holthuis.- Panamá to Ecuador; Pacific drainages (1).

M. trasandicum Holthuis.- Colombia to northern Perú; Pacific drainages (1).

M. gallus Holthuis.- Ecuador and Perú; Pacific drainages (1).

M. inca Holthuis.- Ecuador and Perú; Pacific drainages (1).

M. amazonicum (Heller).- Maracaibo, Orinoco, Amazonas and Paraguay basins (c).

M. jelskii (Miers).- Venezuela to French Guiana; Manaos, Brazil (c).

M. brasiliense (Heller).- Orinoco and Amazonas basins (c).

M. nattereri (Heller).- Northern Amazon basin; French Guiana (c).

M. praecox (Roux).- Maracaibo basin (c).

M. iheringi (Ortmann).- São Paulo and Rio de Janeiro States (c).

M. quelchi (de Man).- Upper Mazaruni River, Guyana (c).

Cryphiops caementarius (Molina).- Perú and Chile.

C. brasiliensis Gomes-Corrêa.- Central Brazil.

Palaemon pandaliformis (Stimpson).- Guatemala to southern Brazil; Atlantic drainages (1).

P. gracilis (Smith).- Nicaragua to Panamá; Pacific drainages (1).

P. hancocki (Holthuis).- Colombia to Peru; Pacific drainages (1).

Palaemonetes carteri (Gordon).- Venezuela to French Guiana; Manaos to Santarem, Brazil (c).

P. ivonicus Holthuis.- Amazon basin at Manaus and Bolivia (c).

Infraorder Astacidea Family Parastacidae

References: Riek (1971).

Parastacus defossus Faxon.- Rio Grande do Sul, Brasil; Montevideo, Uruguay.

P. pilimanus (von Martens).- Rio Grande do Sul, Brazil.

P. varicosus Faxon.- Rio Grande do Sul, Brazil; eastern Uruguay.

Infraorder Anomura Family Aeglidae

References: Schmitt (1942), Türkay (1972).

Aegla castro Schmitt.- Paraná, Brazil.

A. carvernicola Türkay.- São Paulo, Brazil.

A. franca Schmitt.- São Paulo State, Brazil; Catamarca and Tucuman provinces, Argentina.

A. odebrechtii *odebrechtii* Müller.- Santa Catarina, Brazil.

A. odebrechtii paulensis Schmitt.- Serra do Cubatao, between Santos and São Paulo, Brazil.

A. parana Schmitt.- Parana, Brazil.

A. platensis Schmitt.- Rio Grande do Sul, Brazil; Uruguay; Argentina.

A. strinatii Türkay.- São Paulo, Brazil.

Infraorder Brachyura Family Grapsidae

References: Rathbun (1918), Abele (1972a, b, 1973), Chace and Hobbs (1969).

Sesarma curacaoense de Man.- Florida to Bahia State, Brazil; seashore, mangroves and estuaries, Atlantic drainages.

S. roberti Milne Edwards.- Mexico to Nicaragua, Venezuela and West Indies; Semi-terrestrial, near streams up to 300m elevation, Atlantic drainages.

S. rectum Randall.- Trinidad; Guyana to São Paulo, Brazil; estuaries, Atlantic drainages.

S. ricordi Milne Edwards.- Florida to Surinam; seashore, mangroves and estuaries. Atlantic drainages.

S. benedicti Rathbun.- Florida to Rio de Janeiro, Brazil; banks of brackish or almost freshwater rivers, Atlantic drainages.

S. angustipes Dana.- Trinidad; Paraíba State to Rio Grande do Sul State, Brazil; in the water of the basal leaves of bromeliads, Atlantic drainages.

S. sulcatum Smith.- Lower California to Colombia; Pacific drainages.

S. ophioderma Nobili.- Ecuador; Pacific drainages.

S. aequatorialis Ortmann.- Ecuador; Pacific drainages.

S. barbimanum Cano.-Perú; Pacific drainages.

S. rhizophorae Rathbun.- Costa Rica to Perú; Pacific drainages.

S. festae Nobili.- Colombia and Ecuador; Pacific drainages.

Infraorder Brachyura Family Trichodactylidae

References: Rathbun (1906), Holthuis (1959), Pretzmann (1967, 1968, 1978), Bott (1969), Schmitt and Pretzmann (1968), Schmitt (1969), Smalley and Rodríguez (1972), Lopretto (1976).

Trichodactylus quinquedentatus Rathbun.- Magdalena River

- basin, Colombia (c).
- T. fluviatilis** Latreille.- Bahia to Santa Catarina, Brazil (c).
- T. petropolitanus** (Göldi).- Rio de Janeiro to Santa Catarina, Brazil (c).
- T. parvus** Moreira.-Paraguay River basin, at Matto Grosso (c).
- T. faxoni** Rathbun.- Upper basin of the Amazon (Tabatinga) (c).
- T. panoplus** (von Martens).- Rio Grande do Sul, Brazil; Uruguay (c).
- T. borellianus** (Nobili).- Basins of the Tapajós, Paraguay and Paraná rivers (c).
- T. camerani** (Nobili).- Basins of the Paraguay and Paraná rivers.
- T. maytai** Pretzmann.- Rio Huallaga (Marañon River basin, Perú) (c).
- Valdivia serrata** White.- Amazon basin; Guianas; Trinidad (c).
- V. venezuelensis** Rathbun.- Orinoco basin (c).
- V. hartii** Rathbun.- Middle basin of the Amazon, between Tabatinga and Santarem, Brazil (c).
- Sylviocarcinus devillei** Milne Edwards. - Amazon basin, Brazil (c).
- S. pictus** (Milne Edwards).- Amazon basin in Colombia and Perú; Paraguay River (c).
- S. gigas** Smalley and Rodríguez.- Amazon basin in Colombia (c).
- S. torresi** (Pretzmann).- Magdalena River basin, Colombia (c).
- S. piriformis** (Pretzmann).-Maracaibo basin, in Venezuela and Colombia (c).
- S. pardalinus** (Gerstaeker).- Amazon lower basin, in Brazil (c).
- Dilocarcinus septemdentatus** Nobili.- Lower basin of the Amazon, near Santarem, Brazil (c).
- D. niceforei** (Schmitt and Pretzmann).- Maracaibo basin, in Colombia and Venezuela (c).
- D. spinifer** Milner Edwards.- Guianas (c).
- D. pagei** Stimpson.- Paraguay River basin, in Paraguay and Argentina (c).
- D. medemi** Smalley and Rodríguez.- Sinú River basin, Colombia (c).
- D. castelanaui** Milne Edwards.- Paraná River basin, in Brazil (c).
- D. dentatus** (Randall).- Orinoco basin; Guianas (c).
- Zilchiopsis sattleri** Bott.- Mamore (Bolivia) and Paraguay river basins (c).
- Z. cryptodus** (Ortmann).- Ucayali River basin (Amazonas basin in Perú)(c).
- Z. ecuadorensis** (Pretzmann).- Napo River basin, Ecuador (c).
- Z. emarginatus** (Milne Edwards). - Amazon basin, in Colombia (c).
- Poppiana argentinianus** (Rathbun).- Beni (Bolivia) and Paraguay river basins (c).
- P. laevifrons** (Moreira).- Rivers of the Atlantic drainage, Pernambuco State, Brazil (c).
- Central Cordillera, Colombia (m).
- S. foresti** Rodríguez.- Department of Caldas, Central Cordillera, Colombia (m).
- S. restrepoi** Rodríguez.- Department of Caldas, Central Cordillera, Colombia (m).
- Chaceus pearsei** (Rathbun).- Santa Marta Range, Colombia (m).
- C. motiloni** Rodríguez.- Perijá Range, Venezuela (m).
- C. nasutus** Rodríguez.-Santa Marta Range, Colombia (m).
- Martiana clausa** (Rathbun).- Santa Marta Range, Colombia (m).
- Phallangothelphusa dispar** (Zimmer).- Departments of Cundinamarca and Tolima, Eastern Cordillera, Colombia (m).
- Hypolobocera beieri** Pretzmann.- Valle del Cauca Department, Colombia (m).
- H. riveti** Rodríguez.- Ecuador (m).
- H. orientalis** Pretzmann.- Eastern Cordillera, Ecuador (m).
- H. gracilignatha** Pretzmann.- Eastern Perú (m).
- H. latipenis** Pretzmann.-Ecuador (m).
- H. bouvieri bouvieri** (Rathbun).- Eastern Cordillera, between Melgar and Bucaramanga, upper Magdalena basin, Colombia (m).
- H. bouvieri monticola** (Zimmer).- Caldas and Antioquia Departments, Colombia (m).
- H. bouvieri angulata** (Rathbun).- Santa Marta Range, Colombia; Perijá and Mérida Ranges, Venezuela (m).
- H. bouvieri stenolobata** Rodríguez.- Huila Department, Colombia (m).
- H. gibberimana** Pretzmann.- Distribution indeterminate, since the type locality and only record ("Rogue") cannot be located.
- H. steindachneri** Pretzmann.- Valle del Cauca Department, Colombia (m).
- H. chocoensis** Rodríguez.- Chocó Department, Colombia (m).
- H. chilensis** Milne Edwards and Lucas.- Northern Perú to Lima (m).
- H. aequatorialis** (Ortmann.-Ecuador (m).
- H. conradi** (Nobili).- Amazon drainage, Ecuador (m).
- H. rathbuni** Pretzmann.- Pacific drainage, Ecuador (m).
- H. guayaquilensis** Bott..- Pacific drainage, Ecuador (m).
- H. peruviana** (Rathbun). - Amazon drainage, northern Perú (m).
- H. henrici** (Nobili).- Amazon drainage, Ecuador (m).
- H. andagoensis** (Pretzmann).-Chocó Department, Colombia (m).
- Moritschus ecuadorensis** (Rathbun).Quito, Ecuador (m).
- Neostrengeria macropa** (Milne Edwards).- Sabana de Bogotá, Colombia (m).
- N. niceforoi** (Schmitt).- Bucaramanga, Colombia (m).
- N. botti** Rodríguez and Türkay.- Bogotá, Colombia (m).
- N. guenteri** (Pretzmann).- Meta Department, Colombia (m).
- N. lasallei** Rodríguez.- Cundinamarca Department, Colombia (m).
- N. boyacensis** Rodríguez.- Boyacá Department, Colombia (m).
- N. lindigiana** (Rathbun).-Cundinamarca Department, Colombia (m).
- N. monterrodendoensis** Bott.- Colombia (m).
- N. libradensis** Rodríguez.- Boyacá Department, Colombia (m).
- Eudaniela pestai** (Pretzmann).- Falcón State, Venezuela (m).

Family Pseudothelphusidae

References: Rodríguez (1980a, c), Rodríguez and Türkay (1978), Rodríguez and Díaz (1980), Pretzmann (1972, 1978).

Strengeriana fuhrmanni (Zimmer).- Department of Caldas,

E. trujillensis (Rodríguez).- Trujillo, Portuguesa and Barinas States, Venezuela (m).

E. ranchograndensis (Rodríguez).- Western Coastal Range, Venezuela (m).

E. iturbei (Rathbun).- Central Coastal Range, Venezuela (m).

E. garmani (Rathbun).- Eastern Coastal Range and Margarita Island, Venezuela; Trinidad (m).

Microthelphusa forcarti (Pretzmann).- Mérida State, Venezuela (m).

M. barinensis Rodríguez.- Barinas State, Venezuela (m).

M. bolivari Rodríguez.- Bolívar State, Venezuela (m).

M. somanni (Bott).- Upper Rio Negro, Brazil (m).

M. wymani (Rathbun).- Suriname (m).

M. rodriguezi Pretzmann.-Guyana (m).

M. racenisi (Rodríguez).- Aragua State, Venezuela (m).

M. ginesi Rodríguez.- Aragua State, Venezuela (m).

M. turumikiri Rodríguez.- Sucre State, Venezuela (m).

M. odelkae (Bott).- Trinidad (m).

Neopseudothelphusa simoni (Rathbun).- Central Coastal Range, Venezuela (m).

N. fossor (Rathbun).- Central Coastal Range, Venezuela (c).

Kingsleya sioli Bott.Brazilian Guiana (c).

K. latifrons (Randall).- Guyana, Surinam, French Guiana, Brazilian Guiana (c).

Orthothelphusa holthuisi (Rodríguez). - Táchira State, Venezuela (m).

O. venezuelensis (Rathbun).- Central Coastal Range, Venezuela (m).

O. roberti (Bott). - Aragua State, Venezuela (m).

Oedothelphusa orientalis Rodríguez.- Monagas State, Venezuela (m).

Prionothelphusa eliasi Rodríguez.-Rio Negro, Amazon drainage, Venezuela (c).

Fredius estevisi (Rodríguez).- Bolívar State, Venezuela (c).

F. chaffanjoni (Rathbun).- Upper Orinoco basin, Venezuela (c).

F. reflexifrons (Ortmann).- Rio Negro, Amazon drainage, Venezuela; Guyana; Suriname; French Guiana; Brazilian Guiana (c).

F. beccarii (Coifman).- Cuyuni and Essequibo basins in Venezuela and Guyana (c).

F. denticulatus (Milne Edwards).- Surinam; French Guiana; Brazilian Guiana (c).

References

- Abele, L.G.** 1972a. The status of *Sesarma angustipes* Dana, 1852, *S. trapezium* Dana, 1852 and *S. miersii* Rathbun, 1897 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) in the western Atlantic. Caribbean J. Sci. 12:165-170. *Sesarma miersii*, from North American and the Caribbean, and *S. angustipes* from South America are valid species, and *S. miersii iheringi* is a junior synonym of the latter. The gonopod of *S. angustipes* is illustrated.
- Abele, L.G.** 1972b. A note on the Brazilian bromeliad crabs (Crustacea, Grapsidae). Arquivos de Ciencia do Mar (Fortaleza, Brazil) 12:123-126. Redescription and illustration of the gonopod of *Sesarma angustipes*, previously confused with *S. miersii*.
- Abele, L.G.** 1973. Taxonomy, distribution and ecology of the genus *Sesarma* (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) in eastern North America, with special reference to Florida. Amer. Midland Nat. 90:375-386. Key to species and illustrations of their gonopods, including *Sesarma benedicti*, *S. ricordi* and *S. curacaoense* from South America.
- Aldrich, F.A.** 1962. Results of the Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition: The distribution of *Acetes paraguayensis* Hansen (Crustacea, Decapoda). Notulae Naturae, Acad. Nat. Sci. Philadelphia 351:1-7. Illustration of the petasma, extension of the species range to the Amazon, and ecological observations.
- Alves Coêlho, P.** 1963. Observações preliminares sobre a biologia e a pesca dos camarões do gênero *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae) no estado de Pernambuco, Brasil. Trab. Inst. Oceanogr. Univ. Recife 3:75-81. Key to species, with general notes on locomotion, reproduction, feeding and fishing.
- Alves Coêlho, P.** 1966. Algumas observações sobre a biologia e a ecologia dos camarões *Palaemon northropi* e *P. pandaliformis* no estado de Pernambuco (Decapoda, Palaemonidae). Trab. Inst. Oceanogr. Univ. Recife 5/6:69-72.
- Bott, R.** 1969. Die Süßwasserkrabben Süd-Amerikas und ihre Stammesgeschichte. Eine Revision der Trichodactylidae und der Pseudothelphusidae östlich der Anden (Crustacea, Decapoda). Abh. Senkenb. Naturf. Ges. (Frankfurt am Main) 517:1-94. The only revision of the Trichodactylidae since Rathbun (1906), with keys to genera and species. All taxa described by Pretzmann are considered as non-valid by this author.
- Chace, F.A., and H.H. Hobbs, Jr.** 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies, with special reference to Dominica. Bull. U.S. Natl. Mus. 292:1-258. A complete list, with keys, references and illustrations to all species in the Antilles, also useful for many South American species.
- Choudhoury, P.C.** 1970. Complete larval development of the palaemonid shrimp, *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann 1836), reared in the laboratory. Crustaceana 18:113-132.
- Choudhoury, P.C.** 1971. Complete larval development of the palaemonid shrimp, *Macrobrachium carcinus* (L.), reared in the laboratory (Crustacea, Palaemonidae). Crustaceana 20:51-59.
- Díaz, H., and G. Rodríguez.** 1977. The branchial chamber in terrestrial crabs: A comparative study. Biol. Bull. 153:485-504.
- Dobkin, S.** 1971. A contribution to knowledge of the larval development of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann 1836) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 21: 294-297.
- Dugger, D.M., and S. Dobkin.** 1975. A contribution to a knowledge of the larval development of *Macrobrachium olfersi* (Wiegmann 1836) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 29: 1-30.
- García, J.E.** 1973. *Trichodactylus (Trichodactylus) panoplus* (Martens 1869) (Decapoda Brachyura) nueva especie para la fauna uruguaya. Trabajos del Quinto Congreso Latinoamericano de Zoológia (Montevideo) 1:97-103.

- Gamba, A.L.** 1977. Papel de la reotaxis en el comportamiento migratorio de camarones del género *Macrobrachium*. M. Sc. Tesis, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 225 pp.
- Genofre, G.C., and V.L. Lobão.** 1978. *Macrobrachium holthuisi* sp. n., a new species of shrimp (Decapoda, Macrura). Crustaceana 35:273-276. A new species from São Paulo, Brazil, allied to *M. olfersi*.
- Gomes-Corrêa, M.M.** 1973. Descrição de uma espécie nova do gênero *Cryphiops* (Decapoda: Natantia, Palaemonidae). Rev. Brasil. Biol. 33:169-173. From central Brazil.
- Gomes-Corrêa, M.M.** 1977. Palaemonidos do Brasil (Crustacea, Decapoda, Natantia). Dissertação de Maestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 191 pp. Keys and illustrations for all marine and freshwater species from Brazil.
- Guerra, J.A. de, and A. Guerra.** 1976. Especies de camarones de los ríos norteños del Perú y su distribución. Ministerio de Pesquería, División de Investigaciones Hidrobiológicas (Lima), Publicación No.24, 58 pp. A checklist of Peruvian species of Atyidae (1) and Palaemonidae (10) of the Pacific slope, with illustrations.
- Guest, W.C.** 1979. Laboratory life history of the palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana 37:141-152.
- Hagen, H.-O. von** 1978. The systematic position of *Sesarma* (*Sesarma*) *rectum* Randall and a new definition of the subgenus *Sesarma* (Brachyura, Grapsidae). Crustaceana 34:45-54.
- Hanson, J.A., and H.L. Goodwin.** 1977. Shrimp and prawn farming in the Western Hemisphere: State-of-the-arts reviews and status assessment. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania. 439 pp.
- Holthuis, L.B.** 1951. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. I. The subfamilies Euryrhynchinae and Pontoniinae. Occas. Pap. Allan Hancock Foundation 11:1-396. The first part includes *Euryrhynchus wrzesniowskii* and *E. burchelli*; description of this latter species is expanded in Holthuis (1966).
- Holthuis, L.B.** 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. Occas. Pap. Allan Hancock Foundation 12:1-396. An exhaustive revision of *Macrobrachium*, with keys, drawings and references.
- Holthuis, L.B.** 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). Zool. Verhandl. (Leiden) 44:1-296. Deals with marine and freshwater species, but without keys to the taxa.
- Holthuis, L.B.** 1966. A collection of freshwater prawns (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from Amazonia, Brazil, collected by Dr. G. Marlier. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique 42:1-11. A useful addition to Holthuis' (1951, 1952) revision.
- Ibáñez, H.N., C.H. Miranda, V.E. Fernández and C. Cuba.** 1974. *Paragonimus* y paragonimiasis en el Norte peruano. Proceso del desarrollo de *Paragonimus peruvianus* en *Felis cati*. Rev. Peruana Biol. (Lima) 1:31-56.
- Lopretto, E.C.** 1976. Morfología comparada de los pleópodos sexuales masculinos de los Trichodactylidae de la Argentina (Decapoda, Brachyura). Limnobiós (Buenos Aires) 1:67-94. Illustrations of *Trichodactylus borellianus*, *T. camerani*, *T. panoplus*, *Sylviocarcinus pictus*, *Dilocarcinus pagei*, *Poppiana argentiniana*.
- Manning, R.G., and H.H. Hobbs, Jr.** 1977. Decapoda, pp. 157-162. In: S.H. Hurlbert (ed.), Biota Acuática de Sudamérica Austral. San Diego State Univ., San Diego, California.
- Moreira, C.** 1913. Crustacés du Brésil. Mem. Soc. Zool. France 25:145-155. Original description of *Trichodactylus parvus*.
- Pretzmann, G.** 1967. Die Familie Trichodactylidae (Milne-Edwards 1835) Smith (Vorläufige Mitteilung). Entomologische Nachrbl. (Vienna) 15:70-76. The first attempt to rearrange the genera since Rathbun (1906). Original descriptions of *Sylviocarcinus torresi* and *S. pyriformis*, and 10 subspecies.
- Pretzmann, G.** 1968. Weitere neue sudamerikanische Süßwasserkrabben. Entomologische Nachrbl. (Vienna) 15:1-6. Names of new species of Trichodactylidae described are *meeki*, *ecuadorensis*, *ornatifrons*, *chacei*, *bachmayeri*; also 4 ssp.
- Pretzmann, G.** 1972. Die Pseudothelphusidae (Crustacea, Brachyura). Zoologica (Stuttgart) 120:1-182. A revision of the family with keys to genera and species.
- Pretzmann, G.** 1978. Neue Süßwasserkrabben aus den Anden. Sitz. Ber. Mat. Naturw. Kl. Osterr. Akad. Wiss. (Vienna) (I) 187:1-8. Names of new Trichodactylidae species are *maytai* (Ecuador) and *raddai* (no locality); also 3 ssp.
- Rathbun M.J.** 1906. Les crabes d'eau douce (Potamonidae). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris (4) 8:33-122. A facsimile edition was published in 1965 by A. Asher & Co., Amsterdam. A revision of all species, usually without illustrations of the gonopods, but still useful for the Trichodactylidae.
- Rathbun, M.J.** 1918. The grapsoid crabs of America. Bull. U.S. Natl. Mus. 97:1-461. A facsimile edition has been published by A Asher & Co., Amsterdam.
- Riek, E.F.** 1971. The freshwater crayfishes of South America. Proc. Biol. Soc. Washington 84:129-136. Keys to the species.
- Rodríguez, G.** 1980a. Les crabes d'eau douce de la famille Pseudothelphusidae. Faune Tropicale (Paris) (in press). Keys and illustrations to all species of this family in the Americas; the criteria in this revision widely differ from those used in Pretzmann's (1972) revision.
- Rodríguez, G.** 1980b. Los crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 450 pp. A treatment of the marine and freshwater species with keys to all taxa and illustrations of the majority of them.
- Rodríguez, G.** 1980c. Descriptions préliminaires de quelques genres et espèces nouveaux de crabes d'eaux douce de l'Amérique tropicale. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris) (in press). New genera and species included in Rodríguez (1980a).
- Rodríguez, G., and Türkay, M.** 1978. Der generische Status einiger kolumbianischer Süßwasserkrabben mit Beschreibung einer neuen Art, *Neostrengeria botti* n. sp. (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae). Senckenbergiana Biol. 59:297-306. From the Central Cordillera of Colombia; not included in Rodríguez (1980a).
- Rodríguez, G., and H. Díaz.** 1980. New species of freshwater crabs from the Andes (Decapoda, Pseudothelphusidae). Senckenbergiana Biol. (in press). Four species from Colombia and Ecuador not included in Rodríguez (1980a).
- Schmitt, W.L.** 1942. The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. Proc. U.S. Natl. Mus. 91(3132):421-520. All the known species from Brazil and Bolivia are included, except the two new ones described by Türkay (1972) from São Paulo.
- Schmitt, W.L.** 1969. Colombian freshwater crabs notes. Proc. Biol. Soc. Washington 82:93-112.
- Schmitt, W.L., and G. Pretzmann.** 1968. Eine neue *Trichodactylus* Art aus Kolumbien (Vorläufige Mitteilung). Entomologische Nachrbl. (Vienna) 15(2):6. Original description of *Dilocarcinus niceforei*.

Smalley, A.E., and G. Rodríguez. 1972. Trichodactylidae from Venezuela, Colombia and Ecuador (Crustacea, Brachyura). *Tulane Stud. Zool. and Bot.* 17:41-55. Deals with all the species known from these countries, including two new species from Colombia.

Türkay, M. 1972. Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea). *Rev. Suisse Zool.* 79:415-418. *Aegla cavernicola* and *A. strinatii*.

Villalobos, A. 1960. Contribución al conocimiento de los Atyidae de México (Crustacea, Decapoda). II. Estudio de algunas especies de *Potimirim* (= *Ortmannia*) con descripción de una nueva especie de Brasil. *An. Inst. Biol. Univ. México* 30:269-330. Detailed descriptions and illustrations of *Potimirim glabra*, *P. mexicana*, *P. potimirim* and *P. brasiliiana* (new), this last considered by Chace and Hobbs (1969) as a junior synonym of *P. glabra*.

Villalobos, A. 1967. Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del género *Macrobrachium*. Conferencia Mundial de la FAO sobre biología y cultivo de camarones y gambas. FAO Document FR:BCSP/67/E/62. 11 pp.

Williams, A.B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. U.S. Fish Wildlife Serv., Fish. Bull. 65(1):1-298. A general treatment of the marine and estuarine species of that area, but many keys and descriptions are useful for South American fauna.

Williamson, D.I. 1971. Larval development of a marine and a fresh water species of *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 23:282-298. A marine species from Australia, a limnetic one from Lake Chad, Africa.