

El Mar Argentino y sus recursos pesqueros

TOMO 6

**Los crustáceos de interés pesquero y otras especies
relevantes en los ecosistemas marinos**

Enrique E. Boschi

Editor Tomo 6

Editor general de la obra

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero
Ministerio de Agroindustria
Mar del Plata, República Argentina
Septiembre 2016

Queda hecho el depósito que ordena la Ley 11.723 para la protección de esta obra. Es propiedad del INIDEP.
© 2016 INIDEP

Permitida la reproducción total o parcial mencionando la fuente.
ISBN 987-96244-0-8 (Obra completa)
ISBN 978-987-1443-11-6 (Tomo 6)

Primera edición: septiembre 2016
Primera impresión: 500 ejemplares
Impreso en la Argentina

Diagramación y diseño: Paula E. Israilson
Impresión: Carlos Guerrero
INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata

Se terminó de imprimir en septiembre de 2016 en el INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata.

Esta publicación debe ser citada: Boschi, E.E., ed. 2016. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP. 271 p. (Boschi, E.E. ed., El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros; 6)

Tapa: Ilustración de Fernando C. Ramírez.

Resumida/Indizada en: Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA).

Boschi, Enrique E.

El Mar Argentino y sus recursos pesqueros : tomo 6, los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos / Enrique E. Boschi. - 1a ed. - Mar del Plata : INIDEP, 2016.
v. 6, 271 p. ; 27 x 22 cm.

ISBN 978-987-1443-11-6

1. Biología. I. Título.
CDD 570.1

BIOLOGÍA DE LAS CENTOLLAS (ANOMURA: LITHODIDAE)

por

GUSTAVO A. LOVRICH Y JULIO H. VINUESA

RESUMEN

En el presente capítulo se recopila información sobre la biología de las centollas en el Atlántico Sudoccidental. El conocimiento de que se dispone corresponde, mayormente, a las especies que se explotan comercialmente tales como *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* y relacionadas. Los estudios provienen, esencialmente, del Canal Beagle, la costa atlántica de las provincias de Tierra del Fuego y Santa Cruz y el Golfo San Jorge. Se proporciona información sobre los estadios larvales endotróficos y bentónicos, el hábitat de los primeros estadios juveniles que prefieren los sustratos complejos, el crecimiento relativamente lento y la madurez sexual que se alcanza a partir de los 5 años, el ciclo reproductivo anual o bienal, según la especie, y la gametogénesis y fecundidad potencial comparativa. Se recopilan, además, datos sobre la dieta y condición omnívora, migraciones y movimientos, mortalidad natural causada por depredadores y parásitos y mortalidad por pesca. Finalmente, se brinda información sobre la distribución de las centollas en la Antártida que incluye la adaptación ecofisiológica de las especies a las bajas temperaturas.

ABSTRACT

Biology of southern king crabs (Anomura: Lithodidae). In this chapter, information on the biology of southern king crabs in the Southwest Atlantic is compiled. The available knowledge corresponds, mainly, to species commercially exploited such as *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* and relatives. Studies derive, mainly, from the Beagle Channel, the Atlantic coast of the Tierra del Fuego and Santa Cruz provinces and the San Jorge Gulf. The provided information refers to the endotrophic and benthic larval stages, the habitat of the first juvenile stages that prefer complex substrates, the relatively slow growth and the sexual maturity attained as of 5 years, the annual or biennial reproductive cycle, depending on the species, and the gametogenesis and comparative potential fecundity. Data on diet and omnivorous condition, migrations and movements, natural mortality caused by predators and parasites and fishing mortality are compiled. Finally, information on the distribution of southern king crabs in the Antarctica that includes the eco-physiological adaptation of the species to low temperatures is provided.

Palabras clave: *Lithodes santolla*. *Paralomis granulosa*. *Paralomis spinosissima*. *Paralomis formosa*. *Lithodes confundens*. *Paralomis birsteini*. *Neolithodes diomedae*. Centolla. Ecología. Atlántico Sudoccidental.

Key words: *Lithodes santolla*. *Paralomis granulosa*. *Paralomis spinosissima*. *Paralomis formosa*. *Lithodes confundens*. *Paralomis birsteini*. *Neolithodes diomedae*. Southern king crab. Ecology. Southwest Atlantic.

INTRODUCCIÓN

Los cangrejos litódidos están entre los artrópodos de mayor tamaño, que sumado a su frecuente ocurrencia en altas concentraciones, le confieren un particular interés comercial. El término *Lithodes* proviene del griego *lithos* = piedra y *eidōs* = forma. Así, el nombre del género –y de la familia– significa “parecido a una piedra” o “de naturaleza o estructura de piedra”. A los integrantes de la familia se los denomina genéricamente centollas o en inglés *king crabs* o *stone-crabs*. Morfológicamente son parecidos a los verdaderos cangrejos (*Brachyura*), con el cuerpo dividido en cefalotórax y abdomen. Los litódidos son típicos de altas latitudes. Este grupo se ha originado en el Pacífico Norte hace unos 25-30 millones de años, desde donde colonizaron gradualmente otros océanos (Zaklan, 2002). El 68% de las especies y el 100% de los géneros se distribuyen en el Océano Pacífico, comparados con sólo el 28% de las especies y 19% de los géneros que están presentes en el Océano Atlántico. En los últimos años se ha registrado su presencia al sur del Frente Polar Antártico (Arana y Retamal, 1999; Thatje y Arntz, 2004; García Raso *et al.*, 2005; Thatje *et al.*, 2008).

El origen evolutivo de los litódidos es materia de debate permanente desde mediados del siglo XIX (McLaughlin *et al.*, 2007). Existen dos posiciones antagónicas sobre la evolución de los litódidos respecto de los cangrejos ermitaños pagúridos, que informalmente se han denominado “de ermitaño a rey” o “de rey a ermitaño”, respectivamente. La primera hipótesis “de ermitaño a rey” propone que las centollas han evolucionado a partir de los cangrejos ermitaño, y se postuló a partir de las evidencias morfológicas. Tradicionalmente se aceptaba que los ermitaños desarrollaron más el lado izquierdo de su abdomen por alojarse en conchas de caracoles que son dextrógiras. Por tanto, la asimetría abdominal de los litódidos hembras sería un carácter heredado de sus antecesores ermitaños, que tomaron la forma de cangrejo y abandonaron sus conchas (McLaughlin y Lemaitre, 1997). Estudios con técnicas más modernas (moleculares y cladísticas) han tratado de sostener la hipótesis “de ermitaño a rey” (*e.g.*, Cunningham *et al.*, 1992 y ver revisión de McLaughlin *et al.*, 2007), que ha sido contrastada con evidencia morfológica tanto de larvas como de adultos (McLaughlin y Lemaitre, 1997; McLaughlin *et al.*, 2004, 2007) que sostuvieron la hipótesis de que los litódidos eran los ancestros de los cangrejos ermitaños (“de rey a ermitaño”). Estudios cladísticos a partir de 79 caracteres mor-

fológicos externos revelaron que los litódidos tienen un origen parafilético (McLaughlin *et al.*, 2007), *i.e.*, poseen un antecesor común con los pagúridos, sin que estos últimos sean necesariamente los antecesores de las centollas. Sin embargo, el debate continúa y se siguen aportando evidencias moleculares a favor del carácter ancestral de los pagúridos respecto a los litódidos (*c.f.* Zaklan, 2002; Bracken-Grissom *et al.*, 2013).

Las centollas son típicas de aguas templado-frías. En aguas costeras o de plataforma del extremo austral de América del Sur, *i.e.*, al sur del paralelo 40°S, se distribuyen 11 especies de centollas: *Neolithodes diomedae*, *Paralomis tuberipes*, *P. granulosa*, *P. spinosissima*, *P. anamerae*, *Lithodes santolla*, *L. turkayi* y *L. confundens*. Alrededor de las Islas Malvinas aparecen *P. granulosa*, *L. confundens*, *L. santolla* y *P. birsteini*. Costa afuera de las Islas Georgias del Sur las especies blanco de pesca experimental-comercial han sido *P. spinosissima* y *P. formosa*, pero también se han capturado *P. anamerae*, *N. diomedae* y *L. murrayi* (Purves *et al.*, 2003; Thatje *et al.*, 2005). Los litódidos tienen una distribución vertical muy amplia: desde el intermareal hasta profundidades de los márgenes continentales (Tabla 1).

Históricamente *L. santolla* y *P. granulosa* han sustentado pesquerías en el Estrecho de Magallanes y canales asociados, en el Canal Beagle y Golfo San Jorge. En el Estrecho de Magallanes y Canal Beagle ambas especies son frecuentemente capturadas simultáneamente en las trampas utilizadas en su pesca, constituyendo en estos lugares una pesquería mixta. Durante la década de los noventa, se han explorado las posibilidades de explotación de *L. confundens* en la costa atlántica del sur de Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego, de *P. granulosa* en las Islas Malvinas, y de *P. spinosissima* y *P. formosa* en las Islas Georgias del Sur. Debido a que las diferencias morfológicas de *L. santolla* y *L. confundens* no se corresponden con sus similitudes genéticas para dos genes mitocondriales (Pérez-Barros *et al.*, 2015), es posible que estas dos especies sean sinonimizadas en breve. No obstante, en este apartado se tratan como dos especies diferentes.

En este capítulo se presentan una integración de los aspectos biológicos de las centollas del Mar Argentino, principalmente a partir de los estudios realizados en el Canal Beagle, costa atlántica de Tierra del Fuego y Santa Cruz, y Golfo San Jorge. Se presentan además los datos disponibles sobre otras especies del Atlántico Sur, especialmente las que se distribuyen en la plataforma de las Islas Georgias del Sur.

Tabla 1. Especies de litódidos presentes en el Atlántico Sudoccidental y en el sector antártico atlántico. ¹Vinuesa (1991), ²Macpherson (1988 a), ³Arana y Retamal (1999), ⁴Macpherson (2004), ⁵Miquel *et al.* (1985), ⁶Klages *et al.* (1995), ⁷Lovrich *et al.* (2002 a), ⁸Romero *et al.* (2003), ⁹Brito (2002), ¹⁰Purves *et al.* (2003), ¹¹Takeda y Hatanaka (1984), ¹²Lovrich (1997 a), ¹³Otto y MacIntosh (1996), ¹⁴Lopez-Abellan y Balguerías (1994), ¹⁵Thatje *et al.* (2008), ¹⁶García Raso *et al.* (2005), ¹⁷Macpherson (1988 b), ¹⁸Arntz *et al.* (1999).

Especie	Rango de profundidad (m)	Profundidad de la pesquería (m)	Presencia en la Antártida	Rango de distribución
<i>Lithodes santolla</i>	0-700 ¹	10-80 (Canal Beagle); 100 (Golfo San Jorge)	No	Atlántico: 34°-55°S; Pacífico: 36°-55°S
<i>Lithodes turkayi</i>	70-1.696 ²	No	Mar de Bellinghausen ³	Atlántico: Islas Malvinas, Estrecho de Magallanes, Canal Beagle; Pacífico: hasta 31°S
<i>Lithodes murrayi</i>	80-1.015 ⁴	35-187 ⁵	Periantártica sobre convergencia ⁴ ; Isla Pedro I ⁶	No en Sudamérica ⁴ , se confunde con <i>L. turkayi</i> ²
<i>Lithodes confundens</i>	0-283 ^{7, 8}	6-50 ⁷	No	Atlántico: 49°-54°30'S, Banco Burwood ⁸ , Estrecho de Magallanes ²
<i>Neolithodes diomedea</i>	200-2.454 ^{4, 9}	200-500 (frente a Quintero, Chile)	Mar de Bellinghausen ^{3, 10}	Atlántico: Mar de Scotia; Pacífico: Sur del Golfo de California ⁴
<i>Paralomis granulosa</i>	5-100 ^{11, 12}	10-50	No	Atlántico: 47°-55°S Malvinas, Estrecho de Magallanes; Pacífico: 40°-55°S
<i>Paralomis spinosissima</i>	132-700 ^{4, 10}	200-700 ^{10, 13}	Mar de Scotia-sobre convergencia	55°S, Sur Canal Beagle ¹⁸ , Islas Georgias del Sur
<i>Paralomis formosa</i>	300-1.599 ^{4, 10}	700-1.100 ¹⁰	Mar de Scotia-sobre convergencia	37°-60°S ^{2, 14} , Islas Georgias del Sur
<i>Paralomis birsteini</i>	500-1.876 ^{2, 4}	No	Mar de Bellinghausen ¹⁵ - Periantártica Mar de Scotia ⁽⁴⁾	67-69°54'S ^{2, 16, 17}
<i>Paralomis anamerae</i>	132-395 ^{2, 4}	No	No	Islas Malvinas, 46°-52°45'S ^{2, 4}

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Exoesqueleto calcificado con aspecto de cangrejo (Fig. 1). Cuerpo dividido en cefalotórax y abdomen. Tienen cuatro pares de apéndices –pereiópodos–, el primer par está transformado en pinzas, generalmente la derecha es más robusta. Del segundo al cuarto par, los pereiópodos son patas caminadoras. El quinto par está reducido y plegado debajo del caparazón, y sirve principalmente para la limpieza de branquias y masas ovígeras. El dorso del caparazón tiene regiones bien definidas por surcos que recuerdan una letra “H”, está recubierto de espinas o gránulos en número y tamaño variado. En muchos casos el número de espinas es diagnóstico para cada especie. El abdomen está replegado debajo del cefalotórax. Las hembras tienen el abdomen con placas que son más grandes del lado izquierdo y tienen pleópodos (Fig. 1 C). En los machos el abdomen es simétrico y carecen de pleópodos (Fig. 1 D). Pueden existir variaciones regionales en el aspecto general de los animales, como la coloración, forma de las espinas, entre otros caracteres. Por ejemplo, los ejemplares de centolla *L. santolla* provenientes del Canal Beagle y Golfo San Jorge son perfectamente distinguibles. Las centollas del Canal Beagle se caracterizan por ser color rojo escarlata, tener espinas largas, regiones del caparazón bien definidas, mientras que las del Golfo San Jorge son de color rosa pálido o anaranjado, con espinas romas y regiones del caparazón achatadas (Vinuesa, 1985) (Fig. 1 E). La descripción morfológica detallada de las especies que aquí se mencionan pueden ser encontradas en los trabajos de Macpherson (1988 a, b).

ESTADIOS LARVALES

Las hembras son las portadoras de los huevos, que eclosionan en invierno y principios de la primavera, dependiendo de la especie. En la centolla *L. santolla*, la eclosión ocurre principalmente en septiembre-octubre tanto en el Golfo San Jorge como en el Canal Beagle (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Balzi, 2002; Balzi, 2006). En el centollón *P. granulosa* la eclosión es principalmente durante el invierno entre junio y agosto en el Canal Beagle (Lovrich y Vinuesa, 1993), aunque podría extenderse hasta octubre (Iorio *et al.*, 2008). Igualmente, aunque la información no es precisa, en las Islas Malvinas las larvas nacerían antes de agosto (Hoggarth, 1993). En las Islas Georgias del Sur las lar-

vas de *P. pinosissima* también eclosionan durante el invierno (Reid *et al.*, 2007). Sin embargo, la información sobre esta especie es fragmentaria, y también se propuso que existe una considerable variación en el inicio de ciclo reproductivo –y por ende en la eclosión larval– que estaría extendido a lo largo de todo el año (Otto y MacIntosh, 1996).

El nacimiento de larvas o eclosión de los huevos se puede prolongar en el tiempo: una misma masa ovígera puede tardar entre 20-30 días hasta 9 semanas en eclosionar completamente, como ocurre en *P. granulosa*, *L. santolla* (Thatje *et al.*, 2003) o *P. spinosissima* (Reid *et al.*, 2007), respectivamente. Algunas especies de centollas del hemisferio norte, *e.g.*, *Paralithodes platypus*, también exhiben un período de eclosión extendido en el tiempo (Stevens, 2006). Esta extensión de la eclosión es interpretada como una adaptación a la poco previsible ocurrencia de alimento de origen planctónico en altas latitudes (Thatje *et al.*, 2005). Las estrategias reproductivas de los cangrejos litódidos frente a la estacionalidad alimentaria pueden ser: (i) producir larvas endotróficas que no dependan del alimento externo (como en el hemisferio sur, ver más adelante), o (ii) extender la eclosión larval durante una ventana de tiempo tal que asegure a algunas larvas –en este caso planctotróficas– la supervivencia, por coincidir su nacimiento con la ocurrencia de alimento (Stevens, 2006).

El desarrollo larval comprende dos estadios zoea en *P. granulosa* y *P. spinosissima*, y tres en *L. santolla*, una megalopa (Fig. 2) (Campodonico, 1971; McLaughlin *et al.*, 2001; Watts *et al.*, 2006). Salvo raras excepciones, las larvas no aparecen en el plancton (Lovrich, 1999). En condiciones experimentales de laboratorio todos los estadios larvales tienen geotaxis positiva (Paschke *et al.*, 2006), que explica su asociación al fondo (*e.g.*, Vinuesa *et al.*, 1985; Calcagno *et al.*, 2004). Estas observaciones hacen suponer que las larvas tienen hábitos bentónico-demersales y habitan la columna de agua cercana (< 1 m) al fondo marino (Boschi *et al.*, 1984; Vinuesa *et al.*, 1985; Lovrich, 1999; Paschke *et al.*, 2006). Este sería también el caso de otras especies de centollas del hemisferio norte, como *L. maja* (Anger, 1996) y *L. aequispinus* (Shirley y Zhou, 1997). Sólo el estadio megalopa tiene fototaxis positiva y la luz es el principal estímulo para la natación (Paschke *et al.*, 2006) y raramente se las encuentra en la columna de agua (Lovrich, 1999).

En *L. santolla*, *P. granulosa* y *P. spinosissima*, todos los estadios larvales son endotróficos, *i.e.*, independientes de la ingestión de alimento externo, y con-

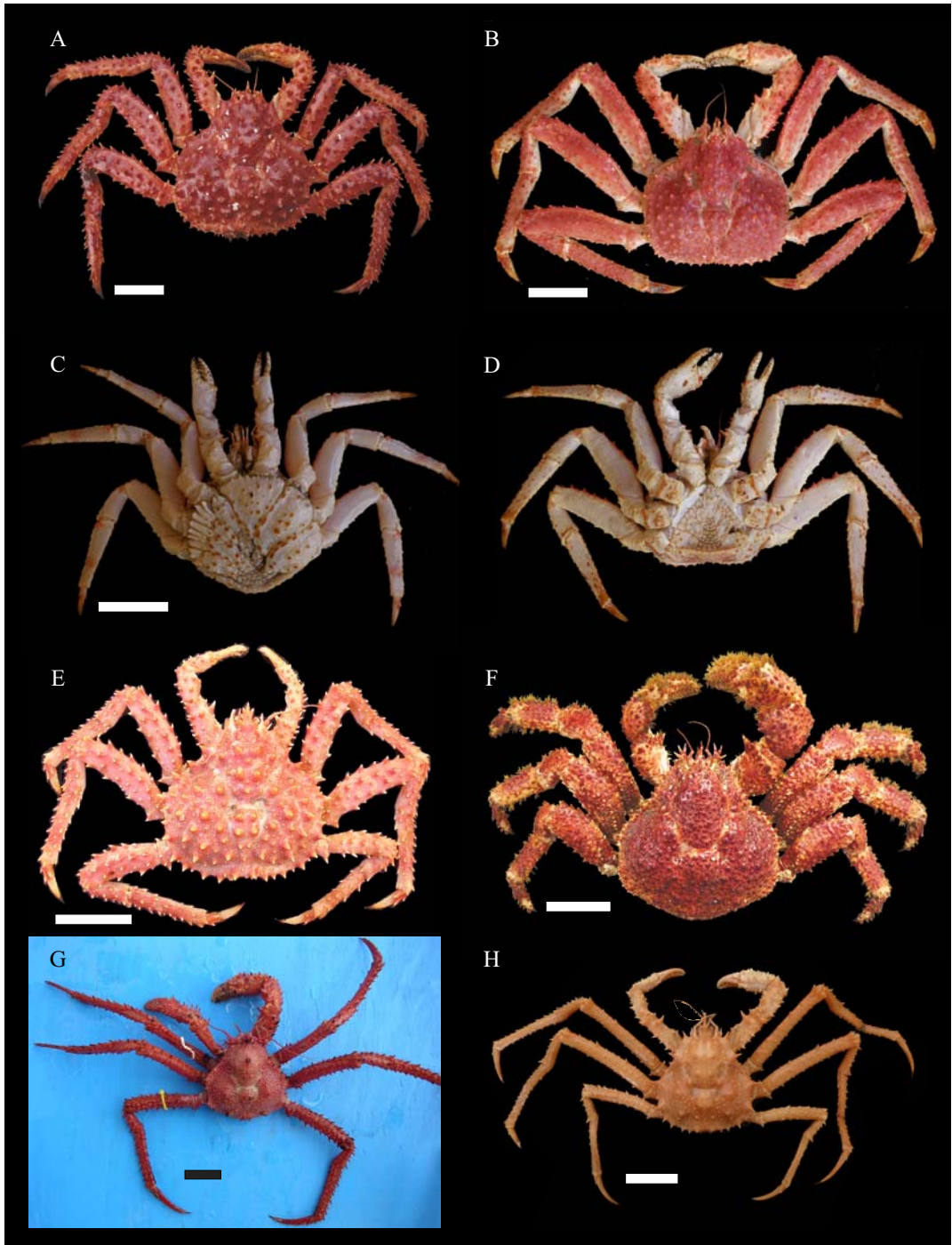


Figura 1. Especies de litódidos más comunes del Mar Argentino. Las barras de escala representan 5 cm. *Lithodes confundens* es muy posible que sea sinonimizado con *L. santolla* próximamente. A) *L. santolla* (ejemplar macho del Canal Beagle). B) *L. confundens* (ejemplar macho de la costa atlántica fueguina). C) *L. confundens* hembra –vista ventral. D) *L. confundens* macho –vista ventral. E) *L. santolla* (ejemplar hembra del Golfo San Jorge). F) *Paralomis granulosa* macho del Canal Beagle. G) *P. formosa* de las Islas Georgias del Sur (foto S. Thatje, National Oceanographic Centre, Reino Unido). H) *L. turkayi* macho del Canal Beagle.

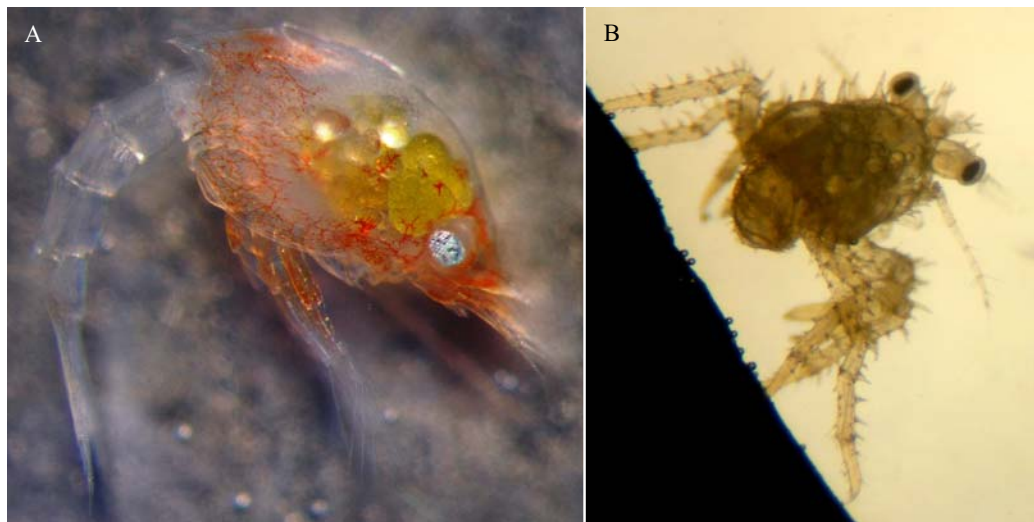


Figura 2. Estadios larvales de centolla *Lithodes santolla* (fotos F. Tapella). A) Zoea I. B) Megalopa.

sumen las reservas energéticas –vitelo- que originalmente provee la madre a los oocitos (Calcagno *et al.*, 2003; Lovrich *et al.*, 2003 b). Durante el desarrollo larval se utilizan las altas cantidades de lípidos con los que está provisto el huevo (Kattner *et al.*, 2003). Al momento de la metamorfosis, las reservas lipídicas en las larvas de *P. granulosa* se agotan, mientras que *L. santolla* se consumen aproximadamente en un 60%. La utilización de proteínas como fuente energética es más alta en *L. santolla* que en *P. granulosa*. Comparativamente, *L. santolla* tiene reservas en forma de lípidos y proteínas en cantidades más elevadas que *P. granulosa*, y las utiliza más económicamente que su congénere (Kattner *et al.*, 2003) probablemente para hacer frente a un periodo larval más prolongado. Durante la etapa larval de *L. santolla*, la actividad enzimática de las exopeptidasas, fosfatasas y estearasas/lipasas es muy alta, que facilitan la utilización intracelular de las reservas de vitelo con la que nacen las larvas (Sabrowski *et al.*, 2006). En contraposición, la actividad de las endopeptidasas que contribuyen a la digestión extracelular, aumentan en el primer estadio juvenil, que es el primero en obtener alimento de origen externo.

La duración del período larval depende de la temperatura. Por ejemplo, a 6°C *L. santolla* alcanza el estadio cangrejo I en aproximadamente 62 días (6 días como zoea I, 8 días como zoea II, 11 días como zoea III, y 37 días como megalopa), y a 15°C el desarrollo larval se reduce a 19 días (Anger *et al.*, 2004). A 6°C *P. granulosa* llega a la metamorfosis a cangrejo I en 54

días (5, 11 y 38 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente) y a 15°C alcanza el estadio cangrejo I en 24 días. En general, se puede describir la duración del desarrollo larval hasta el estadio cangrejo I con las siguientes ecuaciones (Anger *et al.*, 2004):

- *L. santolla*:

$$\text{tiempo de desarrollo} = 430,6 \text{ temperatura}^{-1,061}$$

- *P. granulosa*:

$$\text{tiempo de desarrollo} = 316,5 \text{ temperatura}^{-0,95}$$

A una temperatura de 5°C, *P. spinosissima* requiere 46 días para completar su etapa larval (12, 24 y 108 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente (Thatje y Mestre, 2010). El rango de tolerancia térmica para *L. santolla* y *P. granulosa* es entre 3 y 15°C, que explicaría su rango de distribución en la plataforma continental argentina y talud, desde Tierra del Fuego hasta los 35°S. En sitios donde la temperatura del agua de mar varíe entre 5 y 10°C, *e.g.* en la “Provincia Zoogeográfica Magallánica”, podrían producirse larvas en forma masiva en cultivos donde se utilice agua de mar fluyente, sin necesidad de mantenimiento intensivo. La tolerancia de las especies subantárticas de *Paralomis* a las bajas temperaturas es una de las causas que permiten que algunas especies de litódidos también se distribuyan al sur del Frente Polar, en aguas antárticas (Tabla 1) (Thatje *et al.*, 2005).

Los contaminantes afectan particularmente a los estadios tempranos. Los embriones de *L. santolla* expuestos a metales pesados tales como cadmio o plomo producen larvas de tamaño más pequeño que el normal, y la atrofia de espinas y sedas. El tiempo promedio de eclosión se relaciona inversamente con la incidencia de anomalías estructurales. Ambos metales causan eclosión temprana de larvas “prematu-ras”. Particularmente el cadmio incrementa la tasa de eclosión y el plomo disminuye la proporción de larvas eclosionadas (Amin *et al.*, 1998). El gasoil (petróleo diesel) afecta más la supervivencia de las larvas de *L. santolla* que las de *P. granulosa*, y disminuye la proporción de muda a zoea II (Amin y Comoglio, 2002). Los plaguicidas, dependiendo de su concentración, pueden producir disminución de la natación, cambios fisiológicos reflejados por cambios morfológicos, retrasos de la muda y mortalidad de las larvas (Lombardo *et al.*, 1982, 1991).

HÁBITAT DE LOS PRIMEROS ESTADIOS BENTÓNICOS

La mayor parte de la información disponible proviene del Canal Beagle y Estrecho de Magallanes. Los primeros estadios bentónicos (2-10 mm de LC) de *L. santolla* se asientan y sobreviven en estructuras tridimensionales a profundidades < 40 m (Tapella y Lovrich, 2006). En el Canal Beagle, el único ambiente donde se encontraron ejemplares del primer año de vida fue en grampones de fijación del alga parda *Macrocystis pyrifera*, aunque en baja densidad de un máximo de 0,6 y 4 individuos de *L. santolla* y *P. granulosa* por kg de grampón, respectivamente (Brusca *et al.*, 2000). Asimismo, cangrejos de los primeros estadios se encontraron en colectores artificiales pasivos en densidades comparables a las encontradas en *M. pyrifera*, *i.e.*, en promedio 1 individuo por colector (Tapella y Lovrich, 2006). Los juveniles de centollón *P. granulosa* aparentemente son más fieles a estas estructuras tridimensionales, ya que animales entre 5-50 mm de LC viven asociados a los grampones de *M. pyrifera* (Castilla, 1985), en grietas de afloramientos rocosos submarinos o asociados a otras estructuras que ofrezcan refugio, como por ejemplo entre los zoarios del briozoo *Alcyonidium gelatinosum*. A medida que aumentan de talla los animales abandonan sus refugios hacia aguas abiertas y más profundas (Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1995). Se han detectado agrupacio-

nes discretas de juveniles de *L. santolla* (< 75 mm de LC) junto a hembras probablemente adultas pero sin portar huevos (> 75 mm de LC) y machos (75-95 mm de LC) en densidades relativamente altas, de 2,8 ind. m⁻², cerca de bosques de *M. pyrifera* (Lovrich, 1997 a). En el Estrecho de Magallanes, se encontraron también juveniles de *L. santolla* entre 34 y 75 mm de LC alrededor de los grampones de fijación y trepados a los estipes de *M. pyrifera*, en una densidad entre 2 y 58 centollas m⁻² (Cárdenas *et al.*, 2007). La causa de estos tipos de agrupamiento es todavía poco conocida, aunque a partir de experimentos de laboratorio el comportamiento críptico podría ser una estrategia para evitar la depredación (Tapella *et al.*, 2012). En el Golfo San Jorge, los juveniles se encuentran en las áreas de restingas, de bajas profundidades y recién los > 40 mm de LC se internan en aguas más profundas, costa afuera (Vinuesa, 2000, 2001). En centollas *Paralithodes camtschasticus* del hemisferio norte, las agregaciones de juveniles pequeños se formarían como respuesta a la falta de refugio adecuados a medida que los individuos crecen, y además como forma de protección a la depredación diurna (Dew, 1990). Las razones de las agregaciones de hembras ovígeras de esta misma especie son desconocidas (Stone *et al.*, 1993). En otras especies del hemisferio sur que se distribuyen en aguas más profundas, la información es aún más escasa. En *P. formosa* alrededor de las Islas Georgias del Sur, a partir de la reducción de la talla con el incremento de la profundidad se postuló que el reclutamiento ocurriría en aguas profundas (Purves *et al.*, 2003).

CRECIMIENTO

Los crustáceos aumentan de tamaño sólo al momento de la muda: consiste en el reemplazo completo del exoesqueleto rígido por uno nuevo, flexible durante un breve lapso, que permite el crecimiento. En todos los crustáceos, la pérdida del exoesqueleto y de cualquier otra parte dura permanente que pueda registrar el paso del tiempo hace difícil asignar una edad a un determinado tamaño, como podría hacerse con la lectura de los otolitos en peces. Por ello, el tamaño es comúnmente utilizado como una aproximación de la edad. La tasa de crecimiento está determinada por el incremento por muda y la duración del período intermuda. En *L. santolla* y *P. granulosa* la frecuencia de muda disminuye con el tamaño (edad). Durante el primer año de vida, luego de la metamorfosis al estadio juvenil bentónico, a 6°C

tanto *L. santolla* como *P. granulosa* mudan seis veces (Fig. 3). La frecuencia de muda disminuye con el aumento de tamaño (edad), hasta mudar anual o bienalmente, dependiendo de la especie, el sexo y el tamaño. Por ejemplo, durante el primer año de vida de *L. santolla*, en condiciones experimentales, a 9°C, la duración del período de intermuda del estadio cangrejo VI duplica la del cangrejo I, y es de 62 y 30 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2004).

L. santolla muda varias veces –al menos 20– durante los primeros 3 años de vida (Vinuesa *et al.*, 1990; Anger *et al.*, 2004; Calcagno *et al.*, 2005). A partir de los 55 mm de LC –durante el cuarto o quinto año de vida–, las hembras mudan anualmente porque comienzan a derivar energía en el desarrollo gonadal (Vinuesa *et al.*, 1991). La madurez gonadal se alcanza entre los 65 y 75 mm de LC (Vinuesa, 1984), a los aproximadamente 5-6 años de edad. Las hembras mudan anualmente luego de alcanzada la madurez gonadal y son reproductivamente activas. La portación de huevos durante 10 meses restringe a que la muda de las hembras adultas sea anual. Los machos alcanzan la madurez gonadal a los 70 mm de LC (Vinuesa, 1984), probablemente durante su cuarto año de vida. La madurez morfométrica se alcanza en el siguiente estadio de muda, a los 75,4 mm de LC (Lovrich *et al.*, 2002 b). Luego de la madurez gonadal los machos probablemente continúen mudando dos veces al año –en mayo y octubre/noviembre– hasta llegar a los aproximadamente 100 mm de LC (Lovrich *et al.*, 2002 b). A partir de esta talla los machos mudan en forma anual –principalmente en mayo–, y a partir de los 130 mm de LC los machos podrían omitir esta muda anual y mudar en forma bienal (Geaghan, 1973; Boschi *et al.*, 1984; Lovrich *et al.*, 2002 b). Los machos ingresan a la fracción de la población susceptible a la pesca a los 110 mm de LC, a una edad aproximada de 8 años.

Durante el primer año, *P. granulosa* crece a un ritmo similar al de *L. santolla*, con 6 mudas y alcanzando aproximadamente 6 mm de LC (Anger *et al.*, 2004; Calcagno *et al.*, 2005). Al igual que en *L. santolla* el crecimiento en tallas subsiguientes, hasta los 12 mm de LC, es incierto. Entre los 12 y 60 mm de LC el incremento por muda es independiente de la talla, del 13% de la talla previa a la muda. Entre estas tallas, suceden 14 mudas que abarcan 8 años de vida (Lovrich y Vinuesa, 1995). Los individuos de < 40 mm de LC mudan dos veces al año, a fines de la primavera-principios del verano y en el invierno, mientras que los individuos entre 40 y 57 mm de LC mudan anualmen-

te. Las hembras omiten la muda invernal al menos 3 años antes de su madurez gonadal, que se alcanza –en promedio– a los 60,6 mm de LC. Los machos llegan a la madurez gonadal al alcanzar los 50,5 mm de LC, y mudando una vez más, a los 57 mm de LC, alcanzan la madurez morfométrica (Lovrich y Vinuesa, 1993; 1995). La madurez gonadal de las hembras y la madurez morfométrica de los machos probablemente se alcancen a los 10 años de edad (Fig. 3). Las hembras adultas (> 60,6 mm de LC) mudan en forma bienal, y los machos adultos (> 50,5) mudan en forma anual (Lovrich y Vinuesa, 1993, 1995). A partir de los 80 mm de LC, una fracción de los machos de la población –al menos el 20%– puede omitir la muda anual y mudan en forma bienal (Lovrich *et al.*, 2003 a). Los animales que omiten la muda anual y están en su segundo año de intermuda pueden ser reconocidos por la presencia de un cirripedio epibionte, *Notobalanus flosculus*. Los cirripedios se asientan principalmente durante noviembre y diciembre, antes de la época de muda de los machos adultos –diciembre–. Si los animales machos adultos no mudan, entonces retendrán cirripedios sobre su exoesqueleto hasta la siguiente muda, *i.e.*, durante 13 meses (Calcagno y Lovrich, 2000; Lovrich *et al.*, 2003 a; Venerus *et al.*, 2005). Sin embargo esta omisión de la muda anual de diciembre podría ser variable de acuerdo con el contexto demográfico de la población. Podría ocurrir un cambio de patrón de muda bienal a anual por causas denso-dependientes: en el Canal Beagle la extracción pesquera de *P. granulosa* y *L. santolla* podría promover el alivio de competencia intra e interespecífica y la liberación de recursos alimentarios para el resto de las poblaciones. Los machos adultos de *P. granulosa* podrían tener entonces más acceso a los recursos energéticos que podrían ser destinados a su crecimiento y mudar anualmente. En 2007 en el Canal Beagle la prevalencia de cirripedios epibiontes fue del 3% en machos (Iorio *et al.*, 2008), indicando que una proporción limitada de los machos pudo haber omitido la muda anual.

En crustáceos la estimación de edad es difícil y en particular en la centolla y el centollón susceptible de fuentes de variabilidad importantes. Por ejemplo, durante el primer año en ejemplares mantenidos en laboratorio se encontró que los individuos que mudan primero tienen un incremento de muda mayor que los que mudan más tarde, a tal punto que estos últimos pueden alcanzar tallas similares a las del estadio anterior (*c.f.* Figura 1 de Calcagno *et al.*, 2005). A 15°C el estadio cangrejo VI de *L. santolla* se puede alcanzar a los

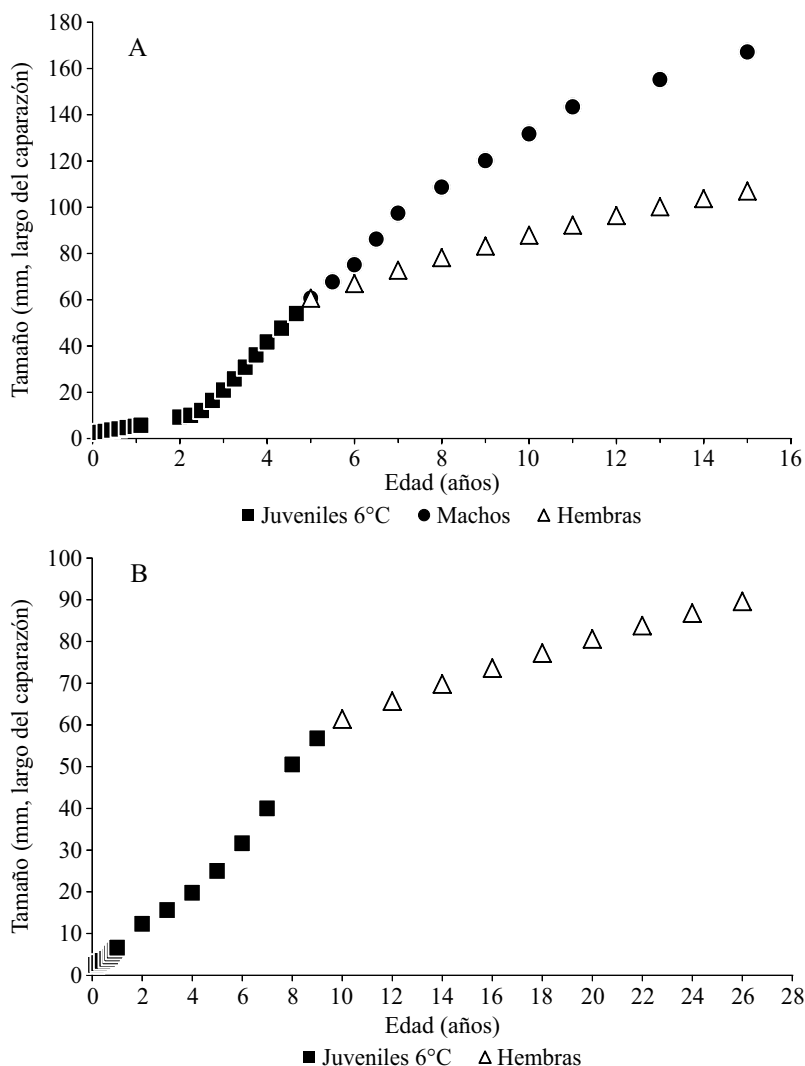


Figura 3. Modelo de crecimiento para las centollas del Canal Beagle. A) *Lithodes santolla*. Para el primer año se calculó la duración del período intermuda y tamaño de los estadios de muda a partir del estudio de crecimiento a 6°C (Calcagno *et al.*, 2005); temperatura promedio del Canal Beagle 6,6°C. La talla de cada estadio de muda se calculó: juveniles (12,1-75 mm de LC) $LC_{n+1} = 1,057 LC_n + 3,59$ (Vinuesa *et al.*, 1990), machos adultos (> 75 mm de LC) $LC_{n+1} = 1,009 LC_n + 10,471$ (Lovrich *et al.*, 2002 b) y hembras adultas (> 67 mm de LC) $LC_{n+1} = 0,93 LC_n + 10,52$ (Vinuesa y Lombardo, 1982). B) *Paralomis granulosa*. Para el primer año se calculó la duración del período intermuda y tamaño de los estadios de muda a partir del estudio de crecimiento a 6°C (Calcagno *et al.*, 2005). Se supuso que durante el segundo año de vida los animales mudan cinco veces y que los 12,3 mm de LC equivalen a dos años. A partir de esta talla, los estadios de muda son los calculados por Lovrich y Vinuesa (1995). El incremento por muda para hembras $> 56,8$ mm de LC se calculó a partir de $LC_{n+1} = 0,94 LC_n + 8,0$ (Lovrich, 1991).

122 días con 5,8 mm de LC o a los 198 días con 4,8 mm de LC, tamaño similar al del estadio cangrejo V, que mide en promedio $4,7 (\pm 1,7)$ mm de LC. Consecuentemente, pasadas varias mudas estas variaciones en tamaño pueden ser acumuladas y una determinada clase de talla estar constituida por animales de diferente edad.

La temperatura es el principal factor que afecta el crecimiento: un aumento térmico acorta el período intermuda (Stevens, 1990; Anger *et al.*, 2003, 2004; Calcagno *et al.*, 2005). En crustáceos en general y en *L. santolla* y *P. granulosa* en particular, el incremento en tamaño por muda no es afectado por la temperatura

(Hartnoll, 1982; Calcagno *et al.*, 2005). Durante el primer año de vida, en condiciones experimentales, a 6°C alcanza el estadio cangrejo VI (LC = 5,2 mm) en 357 ± 11 días luego de la eclosión, mientras que a 15°C *L. santolla* alcanza el estadio cangrejo VII (LC = 5,7 ± 0,18 mm) a los 187 ± 22 días. A temperaturas de 6 y 15°C, *P. granulosa* alcanza el estadio cangrejo V (LC = 4,8 mm) en 266 ± 13 días y el estadio cangrejo VII (LC = 5,8 ± 0,1 mm) en 241 ± 20 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2003, 2004; Calcagno *et al.*, 2005). Asimismo, temperaturas más altas inducen mortalidades más elevadas (Calcagno *et al.*, 2005). La muda es el período en el cual los animales son más vulnerables y, consecuentemente, un factor importante de mortalidad. Por ende, un aumento de la temperatura producirá una mayor cantidad de mudas en un determinado lapso, incrementando así la mortalidad (Fig. 4)

MADUREZ SEXUAL

Las pesquerías de cangrejos normalmente están basadas en la extracción de machos por encima de un determinado tamaño, generalmente denominado talla legal. Ésta está definida de manera que los machos por debajo de este tamaño que queden en la población sean maduros sexualmente, puedan acoplarse, dejen descendencia y así se asegure la reposición de individuos. Asimismo, en las hembras la talla de madurez sexual es un parámetro importante a conocer en una población para delimitar la fracción de la población sexualmente activa y tomar decisiones sobre el estado poblacional (*e.g.* proporción de sexos operacional, proporción de hembras ovígeras).

El término “madurez sexual” en los braquiuros y litódidos es confuso, en la literatura ha sido interpretado en forma ambigua, pero ha sido definido claramente por Sainte-Marie *et al.* (1995) y Sampredo *et al.* (1999). Esta terminología tiende a uniformizarse en la bibliografía de la última década. En la literatura se han presentado diferentes términos para describir las diferentes etapas de madurez por las que pasa un individuo (ver revisión de Sampredo *et al.*, 1999). Se considera que un individuo adquiere la madurez gonadal cuando posee gametas en su aparato reproductor: en las hembras de los litódidos es evidente externamente, cuando portan huevos, porque extruyen los oocitos al momento del abrazo copulatorio y fecundación. En los machos la madurez gonadal está definida por la portación de espermatóforos con espermatozoides en sus

conductos deferentes. Sin embargo, los machos, a pesar de tener las gametas podrían ser incapaces de acoplarse efectivamente. En los machos, se denomina madurez funcional o comportamental a la capacidad de poder acoplarse (Conan y Comeau, 1986). La adquisición de ciertos caracteres secundarios, como el crecimiento desproporcionado del quelípodo o pinza, era considerado como indispensable para el acoplamiento (Conan *et al.*, 1990; Comeau y Conan, 1992). Pero investigaciones en cangrejos verdaderos –braquiuros– demostraron que machos con gametas y sin caracteres secundarios son capaces de acoplarse (Sainte-Marie *et al.*, 1997, 1999; Rondeau y Sainte-Maire, 2001). Estos machos se denominan adolescentes. Al igual que en los braquiuros, en los litódidos al tamaño al cual se evidencia un cambio del ritmo de crecimiento del quelípodo derecho respecto del tamaño del animal, se lo debe denominar madurez morfométrica. El final de la etapa juvenil, no reproductiva, está determinado por la adquisición de la capacidad de reproducción. En este capítulo se utiliza la nomenclatura “juvenil” para los animales con gónadas inmaduras y “adultos” para aquellos con gametas en sus aparatos reproductores, independientemente de cuando ocurra la madurez funcional.

La madurez fisiológica y la madurez morfométrica están probablemente determinadas genéticamente y se alcanzan a un estadio de muda definido, aunque pueden estar influidas por factores ambientales. En cambio, la madurez funcional depende del contexto socio-sexual de la población. El tamaño de madurez sexual depende de la especie y ha sido determinado para la mayoría de las especies que revisten interés comercial (Tabla 2). La madurez sexual –cualquiera de sus acepciones– puede variar por razones geográficas, demográficas, y por cuestiones metodológicas en el cálculo de la estimación. En especies de centollas de Alaska se ha postulado una variación latitudinal de la talla de madurez sexual: a latitudes más altas, la madurez se alcanza a tamaños más pequeños (Otto y Cumiskey, 1985). Sin embargo, tales tendencias no son tan claras en las especies del hemisferio norte (Pengilly *et al.*, 2001) ni en las del hemisferio sur (Tabla 2). En las especies australes no existen estudios sistemáticos sobre variaciones geográficas en la madurez sexual, y no hay una tendencia clara. Por ejemplo, en *L. santolla* la madurez gonadal de las hembras en el Canal Beagle es alrededor de los 70-72 mm de LC mientras que en el Golfo San Jorge de 68,5 mm de LC. Una situación similar se registró en la pesquería chilena entre los 50°S y 55°S, donde no se

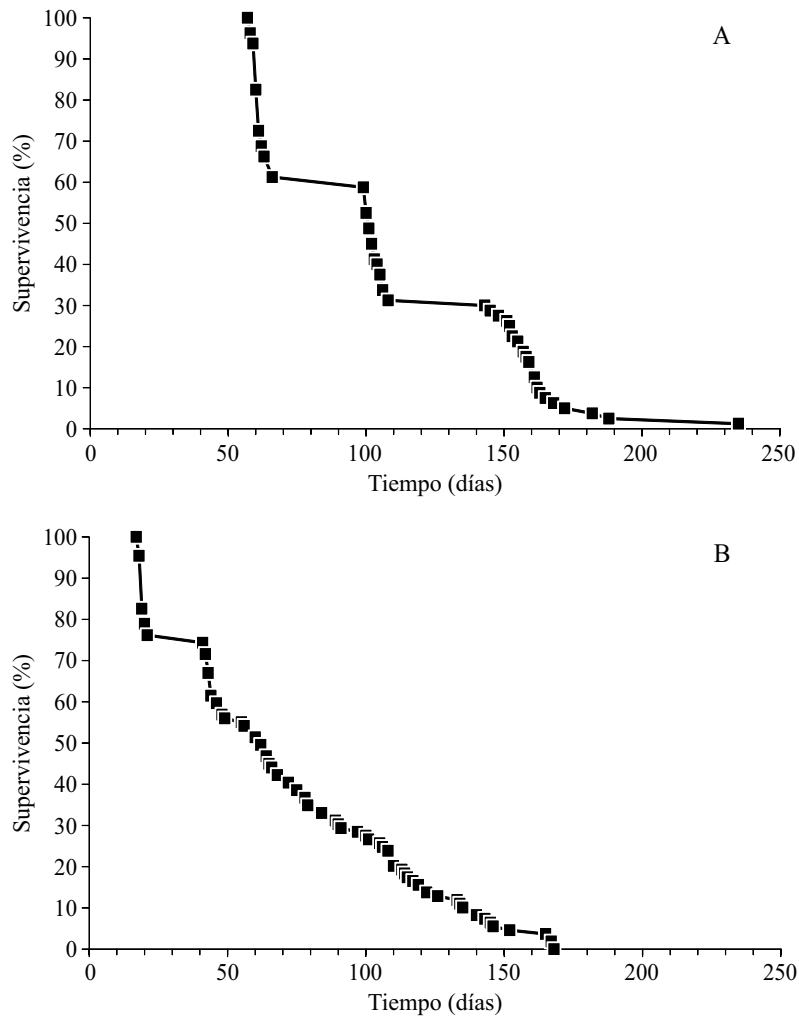


Figura 4. Supervivencia de los primeros estadios juveniles de centolla *Lithodes santolla* a dos temperaturas: 6°C (A) y 15°C (B). A 6°C la muda ocurre a los aproximadamente 50, 100 y 150 días, momento de mayor mortalidad. A 15°C las mudas se suceden en el tiempo produciendo mortalidad prácticamente continua. El tiempo = 0 representa el momento de la metamorfosis de megalopa al estadio cangrejo I. Tomado de Calcagno *et al.* (2005).

encontró variación latitudinal de la madurez gonadal de *L. santolla* (Guzmán y Ríos, 1986). En los machos la madurez gonadal se alcanza a los 70 mm de LC y 58 mm de LC en el Canal Beagle y Golfo San Jorge, respectivamente. En el centollón *P. granulosa* la talla de madurez gonadal en hembras se alcanza a una talla menor en Islas Malvinas que en el Canal Beagle, mientras que en los machos la talla de madurez gonadal es similar (Tabla 2).

En cangrejos litódidos, las hembras apenas tienen sus ovarios maduros son capaces de acoplarse y portar embriones inmediatamente después del apareamiento, y por tanto la portación de huevos coincide con la

adquisición de la madurez gonadal. Esta característica es ventajosa para el manejo de las pesquerías, porque cualquier falla en la reproducción puede ser detectada luego de la época de cópula. Este hecho contrasta con los cangrejos braquiuros, cuyas hembras, al poseer espermatecas que pueden almacenar material espermático durante varios años, pueden prescindir de la presencia de machos para oviposiciones posteriores, como en el caso de los cangrejos *Chionoecetes* spp. (*e.g.*, Orensanz *et al.*, 1998; Sainte-Marie *et al.*, 2002; Sainte-Marie, 2007). En los cangrejos litódidos las fallas en la reproducción pueden estar asociadas al contexto demográfico y verse reflejadas en la estima-

Tabla 2. Tallas de madurez gonadal para machos y hembras y talla de madurez morfométrica y funcional para machos de las especies de litódidos explotados comercialmente en el Atlántico Sudoccidental. LC: largo del caparazón, AC: ancho del caparazón. ¹Vinuesa (1984), ²Boschi *et al.* (1984), ³Lovrich *et al.* (2002 b), ⁴Balzi (2006), ⁵Lovrich *et al.* (2002 a), ⁶Lovrich y Vinuesa (1993), ⁷Hoggarth (1993), ⁸Watters y Hobday (1998), ⁹Otto y MacIntosh (1996), ¹⁰Wyngaard y Iorio (1996), ^{*}Lovrich (datos no publicados), calculado con el método “spline” (Watters y Hobday, 1998); [†]Lovrich (datos no publicados), ¹¹Ley Provincial Tierra del Fuego N° 941, ¹²Agnew (2004), ¹³Purves *et al.* (2003).

Especie	Localidad	Madurez gonadal (hembras)	Madurez gonadal (machos)	Madurez morfométrica (machos)	Madurez funcional (machos)	Talla legal (mm)
<i>Lithodes santolla</i>	Canal Beagle	70,0 (65-75) ¹ 71,1 (1981) ⁵ 73,9 (1989) ¹⁰ 102,6 (1994) ¹⁰	70,0 ¹	92,6 ² 75,4 ³ 73 [*]	90 ³	110 (LC) ¹¹
	Golfo San Jorge	68,5 ⁴	58,0 ⁴	70,2 ⁴		110 (LC)
<i>Lithodes confundens</i>	N Estrecho de Magallanes	68,3 ⁵		87,3-89,8 ⁵	85 ⁵	100 (LC) ⁵
<i>Paralomis granulosa</i>	Canal Beagle	60,6 ⁶	50,2 ⁶	57,0 ⁶	80 [†]	82 (LC) ¹¹
	Islas Malvinas	46,0 ⁷	50,0 ⁷	52,0 ⁷		
<i>Paralomis spinosissima</i>	Islas Georgias del Sur	61,7 ⁹ 61,2 ¹³		73,0 ⁸ 74,8 ⁹		90 (AC) ¹²
	Rocas Cormorán			66,4 ⁹ 67,3 ¹³		
	Islas Georgias del Sur	55,1 ¹³		80,0 ⁸		102 (AC) ¹²
<i>Paralomis formosa</i>	Rocas Cormorán			64,0 ¹³		

ción de la talla de madurez gonadal. Por ejemplo una deficiencia en el número de machos reproductores –por efectos de sobrepesca– podría resultar tanto en una baja proporción de hembras ovígeras como que sólo una fracción de la población tenga acceso a la reproducción y resultar ovígeras. En la centolla *L. santolla* del Canal Beagle, en 1994, se calculó una talla de madurez gonadal extremadamente elevada, de 103 mm de LC (Tabla 2) junto a una distribución de frecuencia de tallas en donde las hembras < 92,5 mm de LC estaban prácticamente ausentes de la población (Wyngaard y Iorio, 1996). Evidentemente, este cálculo de la madurez gonadal estuvo influido por la falta de hembras más pequeñas de la población, cualquiera hubiese sido su causa.

La talla de madurez morfométrica (TMM) puede ser susceptible de variaciones, que en general han sido atribuidas a diferencias geográficas. Sin embargo, creemos que estas variaciones son metodológicas y atri-

buidas a la forma de cálculo de la TMM. En general se ha utilizado la técnica de ajuste de mínimos cuadrados a sendas rectas de regresión entre una dimensión de la pinza y el tamaño del cuerpo, para juveniles y adultos. La intersección de ambas rectas indica la TMM (Somerton, 1980). Esta estimación es afectada cuando animales muy pequeños o muy grandes son incluidos en el análisis. Por ejemplo, Guzmán y Ríos (1986) calcularon la TMM para los machos de *L. santolla* en 19 localidades de la XII Región de Chile, entre 1979 y 1983, y varió entre 80,6 y 114,1 mm de LC. Estos cálculos estuvieron sesgados, y las TMMs más pequeñas se obtuvieron cuando se incluyeron individuos pequeños en el cálculo. Igualmente Boschi *et al.* (1984) estimaron TMMs de 91 y 99 mm de LC, incluyendo o excluyendo respectivamente individuos de 55 mm de LC en el cálculo. Lovrich *et al.* (2002 b) demostraron que la inclusión de individuos pequeños en el cálculo cambia el valor de TMM estimado. Los

valores extremos afectan las pendientes de las rectas estimadas, tanto para las fases juveniles como adultos, y por tanto influyen en el punto de intersección de las dos rectas que estiman la TMM (Watters y Hobday, 1998). El método *smooth spline* es insesgado y no se ve influido por los valores de tamaños extremos (Watters y Hobday, 1998). No obstante, los métodos de mínimos cuadrados (Somerton, 1980) han servido para el cálculo de las TMMs para la mayoría de las especies de centollas y para establecer el tamaño legal de los machos. Sin embargo, se debe ser consciente de las limitaciones del método e incluir en la información brindada los rangos de tallas utilizados en la estimación. Los valores de TMMs para *L. santolla* del Canal Beagle fueron de 75,4 y 73 mm de LC calculados por el método de mínimos cuadrados (Somerton, 1980) y el *smoothspline* (Watters y Hobday, 1998), respectivamente (Tabla 2), utilizando el ancho de la pinza como dimensión elegida. Los valores calculados por estos dos métodos diferentes son similares y por tanto confiamos que el valor de TMM de *L. santolla* de 75 mm de LC es producto de un cálculo robusto.

La talla de madurez funcional es la más afectada por el contexto socio-sexual de la población. El apareamiento muy probablemente sea un proceso competitivo, que además implica el desarrollo de comportamientos asociados, como el de búsqueda, atracción, defensa de la pareja y cópula. En la época reproductiva la composición de las parejas dependerá de la proporción de sexos y de la distribución de frecuencia de tamaños de los machos en la población. En el Golfo San Jorge, durante la época de apareamiento de *L. santolla* la relación sexual es de entre 1,4 a 3,5:1 respecto de las hembras (Vinuesa y Balzi, 2002). En una población virgen –no explotada comercialmente–, en general los machos más grandes son los triunfadores en la competencia sexual, monopolizan las hembras y excluyen del apareamiento a machos más pequeños. Así, la talla de madurez funcional calculada será relativamente alta. La pesca produce cambios en la estructura poblacional. Las pesquerías de grandes crustáceos decápodos seleccionan los machos más grandes (e.g. Ennis *et al.*, 1990; Smith y Jamieson, 1991; Sato *et al.*, 2005 b), que en la población hace disminuir el tamaño promedio de los machos y además cambia la relación de sexos a favor de las hembras (e.g. Paul y Adams, 1984; Ennis *et al.*, 1988; Sato *et al.*, 2005 b). Una disminución en la densidad de los machos reduce la competencia entre ellos por las hembras receptivas, y por tanto el acceso al acoplamiento de machos más

pequeños (Sainte-Marie, 1993; Sato y Goshima, 2006). En este contexto, la talla de madurez funcional calculada será más pequeña que la de una población virgen. Este último parece ser el caso de la madurez funcional de 90 mm de LC calculada en 1996-1997 para *L. santolla* del Canal Beagle, donde los machos más grandes, *i.e.*, > 110 mm de LC eran escasos en la población (Lovrich *et al.*, 2002 b). Esta falta de machos fue resultado del colapso de la pesquería producido por sobrepesca –especialmente por la extracción de animales no permitidos–, que indujo a su cierre a partir de 1994. La ventaja de calcular la talla de madurez funcional en este contexto poblacional con escasez de machos más grandes es que permite conocer una talla “mínima” de madurez funcional a partir de la cual los machos son capaces de acoplarse en condiciones naturales no experimentales. La presencia de machos más grandes en la población podrá elevar la talla de madurez funcional. Por tanto, la talla de madurez funcional –variable dependiendo del contexto poblacional– debería considerarse más una medida instantánea que permanente en la población, como podrían ser la talla de madurez gonadal o la talla de madurez morfométrica.

CICLO REPRODUCTIVO

Los litódidos del extremo austral de América y Atlántico Sur tienen ciclos reproductivos anuales, bienales o asincrónicos, y, en general, relativamente largos. El ciclo reproductivo se inicia con el apareamiento, que ocurre a fin de la primavera y principios del verano (Fig. 5). En el Canal Beagle se encuentran parejas de *P. granulosa* en abrazo precopulatorio durante noviembre y de *L. santolla* durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002 b). En la costa atlántica de Tierra del Fuego, las parejas de *L. confundens* aparecen en el intermareal también durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002 a), y en las Islas Georgias del Sur se encontraron parejas entre julio y octubre (Otto y MacIntosh, 1996). Las parejas están formadas por un macho en estadio intermuda y una hembra en premuda. Observaciones en cautividad indican que el abrazo precopulatorio en *L. santolla* puede durar típicamente entre 1 y 10 días. Durante este período el macho con sus pinzas sostiene a la hembra por las pinzas y primeros pares de pereiópodos. Antes de la fecundación la hembra muda su exoesqueleto y seguidamente ocurre el apareamiento. En *L. santolla*, *L. confundens* y *P. granulosa* los machos son generalmente

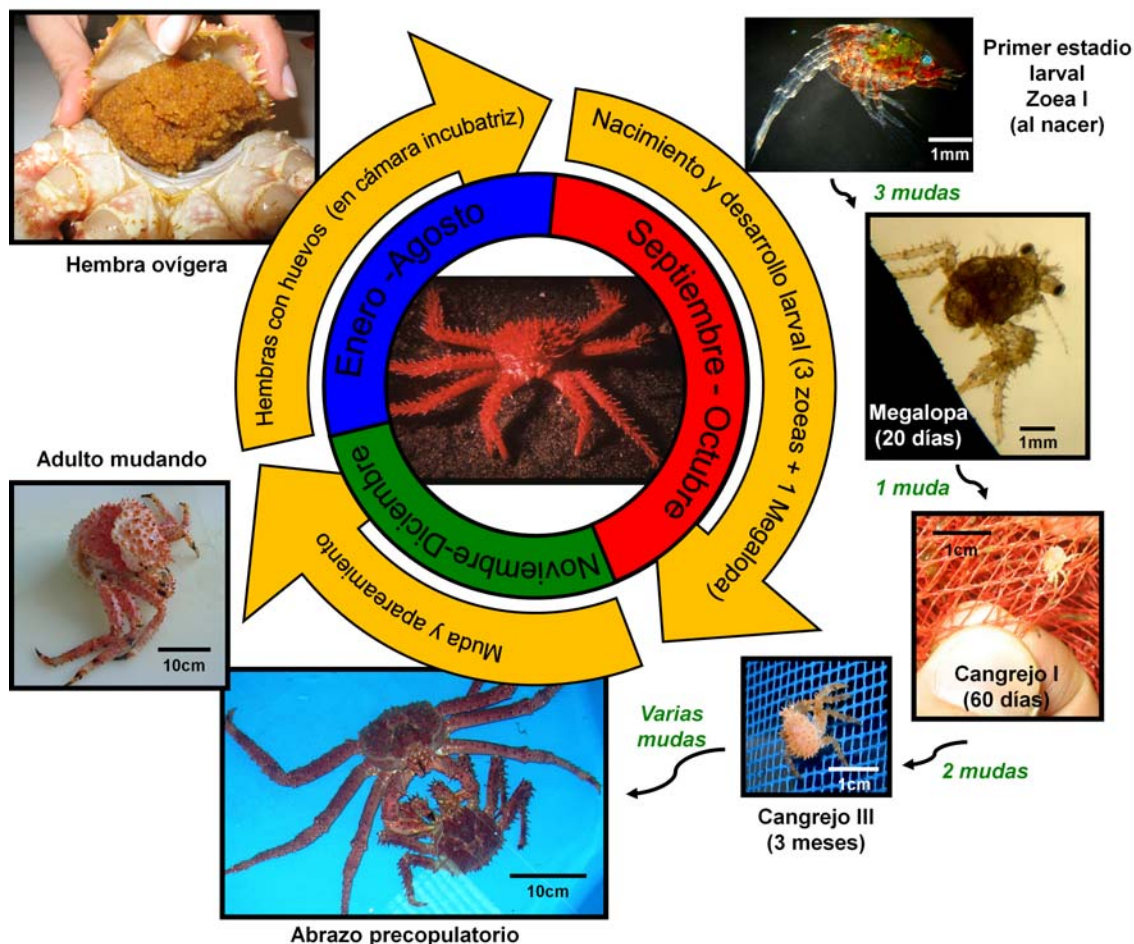


Figura 5. Esquema del ciclo reproductivo de la centolla *Lithodes santolla* en aguas del Canal Beagle (55°S). Diseño F. Tapella sobre una figura de Boschi *et al.* (1984).

más grandes que las hembras y en las primeras dos especies los tamaños de los componentes de la pareja son proporcionales (Lovrich *et al.*, 2002 a, b). El amplexo copulatorio se realiza cuando el macho coloca a la hembra de tal manera que sus orificios genitales están en contacto ventralmente, y al abrir los abdómenes el macho libera los hilos espermáticos –conteniendo los espermatóforos con espermatozoides aflagelados– que se adhieren al exoesqueleto de la hembra cerca del gonoporo. La hembra libera los oocitos y la fecundación es externa, en la cámara incubatriz formada por el abdomen replegado debajo del cefalotórax, y los huevos fecundados se adhieren a los pleópodos de las hembras, mediante sustancias cementicias producidas por glándulas de los pleópodos.

Los machos son polígamos pero en los litódidos australes se desconoce la tasa de apareamiento por

macho. La efectividad del apareamiento, medida como la proporción de embriones producidos por la hembra también puede variar de acuerdo al tamaño del macho y a su condición de madurez morfométrica. Por tanto, la pregunta que subyace en toda pesquería que sea regulada por el tamaño legal de los machos es si los individuos menores a la talla legal que quedan en la población son capaces de aparearse efectivamente. En los otros litódidos las tasas de apareamiento y fertilización por macho es variable según la especie: en *Paralithodes camtschaticus* los machos > 138 mm de LC pueden aparearse con hasta 7 hembras (Powell *et al.*, 1974). Las masas ovígeras provenientes de apareamientos con machos sublegales, 80-139 mm de LC, son parcialmente fertilizadas en un 68-86% (Paul y Paul, 1990). En *P. brevipes* el desove exitoso y la tasa de fertilización de las hembras disminuye con la fre-

cuencia de apareamiento del macho (Sato *et al.*, 2005 b). Los machos < 100 mm de LC pueden acoplarse exitosamente hasta dos veces y luego comienzan a haber fallas en la reproducción, como fertilización parcial o falla en la fertilización (Sato *et al.*, 2005 b).

La embriogénesis –el período de portación de huevos– es variable según la especie. Puede durar 10 meses en *L. santolla*, entre 18 y 22 meses en *P. granulosa*, y más de un año, con una estimación incierta de 14 y 18 meses, en *P. spinosissima* (Vinuesa, 1984; Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1993; Reid *et al.*, 2007). Al finalizar la embriogénesis eclosionan las larvas, las hembras evidencian restos de los huevos eclosionados hasta la siguiente muda, momento en que se reinicia el ciclo reproductivo. Cada hembra adulta de *L. santolla* reinicia su ciclo reproductivo todos los años y produce huevos en forma anual, mientras que *P. granulosa* produce huevos cada dos años. Los datos en *P. spinosissima* son fragmentarios y se ha postulado que el ciclo reproductivo es asincrónico, con considerable variación en el momento de extrusión de oocitos, eclosión de las larvas y en el estadio de muda de las hembras, todos indicadores del inicio o finalización del ciclo reproductivo (Otto y MacIntosh, 1996; Reid *et al.*, 2007).

Aparentemente existe una migración reproductiva hacia aguas someras hacia el principio de la temporada de apareamiento. Estos movimientos no han sido comprobados formalmente, pero son evidentes en aguas costeras y en cuerpos semicerrados, como el Canal Beagle o fiordos y canales chilenos. Las parejas de *L. confundens* aparecen en las playas al norte y sur del Estrecho de Magallanes durante las bajamareas de sicigias (Lovrich *et al.*, 2002 a). En el Canal Beagle, tanto *L. santolla* como *P. granulosa* utilizan las inmediaciones del bosque de cachiyuyo *M. pyrifera*, a < 10 m de profundidad, como refugio para la muda de las hembras y apareamiento (Lovrich *et al.*, 2002 b). Durante el verano, la pesca está orientada a bajas profundidades por la alta concentración de animales asociada a la cópula.

GAMETOGÉNESIS

Estudios citológicos e histológicos efectuados en la centolla *L. santolla* del Canal Beagle han demostrado la evolución de las células sexuales en machos y hembras (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998). La oogénesis en las hembras tiene una duración

de 20-23 meses, pero comienza en forma anual, por lo que se pueden observar dos ciclos gametogénicos paralelos en los ovarios (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998). Como consecuencia, también madurarán anualmente los oocitos previamente a la oviposición. La fase de multiplicación de las oogonias es la de mayor duración, comenzando a fines de la primavera, en forma aproximadamente simultánea con la oviposición y extendiéndose hasta abril y mayo. Entre febrero y marzo se inicia la diferenciación y crecimiento de las oogonias terminales. En julio o agosto, se comienza la formación de vitelo primario y, en los ovarios de las hembras adultas, se pueden observar oocitos en las tres etapas de su desarrollo (oocitos previtelogénicos, en vitelogénesis primaria o proteica y en vitelogénesis secundaria). Entre febrero y marzo comienza la vitelogénesis secundaria, que se extiende hasta alcanzar la madurez, entre fines de noviembre y diciembre (Vinuesa, 1984).

El desarrollo de la espermatogénesis no aparece tan bien demarcado temporalmente, ya que es posible observar siempre en los testículos las cuatro generaciones de células: espermatogonias, espermatocitos I y II, espermatidas y espermatozoides. En los testículos las células sexuales se disponen en cohortes, por lo cual pueden diferenciarse perfectamente en los cortes histológicos las distintas camadas. Cada nuevo ciclo espermatogénico comienza a fines de la primavera, como en las hembras. A medida que transcurren los meses la cantidad de espermatogonias aumenta hasta un máximo de expansión en octubre y noviembre. Comienza también aquí una diferenciación en espermatocitos I, con imágenes de división frecuentes y un predominio de espermatocitos I y II durante el verano y otoño subsiguientes. Abundantes espermatidas aparecen en julio y agosto y entrarán en espermiogénesis poco después. El ciclo espermatogénico se puede apreciar en la Figura 6, donde queda reflejada la continua presencia de espermatocitos en los túbulos del testículo y espermatozoides en los conductos seminíferos (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998).

Los espermátóforos son producidos en el sector proximal del conducto deferente y se hallan permanentemente en el conducto deferente almacenador, aunque con diferentes concentraciones. Como es esperable, la mayor concentración de espermátóforos se produce al comienzo de la época reproductiva, aunque finalizada ésta también se hallan cantidades importantes de espermátóforos almacenados (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998).

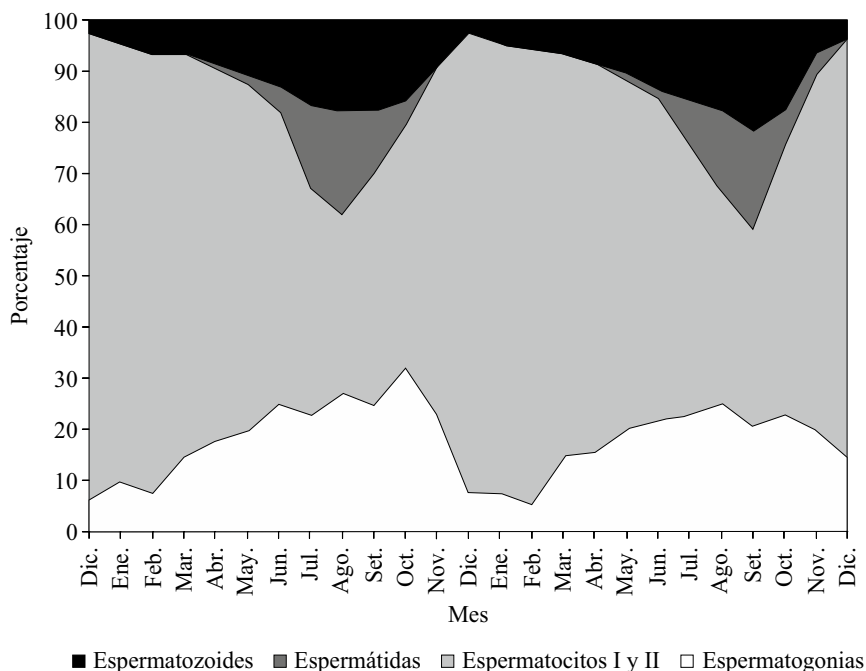


Figura 6. *Lithodes santolla*. Esquema temporal de la espermatogénesis en machos.

FECUNDIDAD Y POTENCIAL REPRODUCTIVO

La fecundidad es el número de huevos portados por una hembra y es un parámetro importante para predecir el estado de una población sujeta a la pesca. El potencial reproductivo se cuantifica a partir de la fecundidad, edad de madurez sexual, mortalidad por pesca, proporción de hembras ovígeras según su tamaño y crecimiento de las hembras (Campbell y Robinson, 1983). Ambos parámetros permiten conocer la dinámica de la reposición potencial de individuos en la población. En los cangrejos litódidos la fecundidad varía acorde al tamaño de las hembras. Las limitaciones en la fecundidad están dadas por el tamaño de las hembras y de los huevos. El tamaño corporal de las hembras limita el tamaño del cefalotórax —y por ende el desarrollo en volumen del ovario y número de oocitos—, y de la cámara incubatriz que puede alojar una cantidad limitada de huevos (Hines, 1982; Jensen y Armstrong, 1989). Como en muchas especies animales, en los litódidos el tamaño de los huevos es inversamente proporcional a la fecundidad (*e.g.*, Hines, 1982) y responde a diferentes estrategias de vida (*c.f.* Stearns, 1977, 1989). La fecundidad aumenta con la talla de las hembras y se ha representado con varios

modelos: lineares, potenciales y doble exponencial (Tabla 3). Sin embargo y como estándar deseable y factible de comparación a través de la bibliografía, la función entre la fecundidad y el tamaño debería ajustarse a una función potencial o en su defecto la función linearizada por medio de logaritmo.

La fecundidad en los litódidos puede variar por diversas causas. Puede ocurrir pérdida de huevos a lo largo de la embriogénesis, por mortalidad natural. Esto es más evidente en especies con desarrollos embrionarios prolongados como el de *P. granulosa*, en donde se comprobó diferencias en la fecundidad entre hembras con embriones en diferente grado de desarrollo (Tabla 3) (Lovrich y Vinuesa, 1993). Una de las causas de mortalidad embrionaria en decápodos es la pérdida mecánica de los huevos (ver revisión de Kuris, 1991). Esto es particularmente importante en poblaciones afectadas por pesquerías, donde las hembras son consideradas captura incidental y deben devolverse al mar. Tanto en las pesquerías donde la especie blanco son los litódidos como en otras pesquerías —por ejemplo, la del langostino o merluza en el Golfo San Jorge— el procedimiento de devolución puede ser suficientemente agresivo para ser causa de pérdidas de huevos. Otra causa de fecundidad disminuida puede ser el apareamiento con machos inadecuados. Los machos de tama-

Tabla 3. Fecundidad (F) de los litódidos del Atlántico Sudoccidental. LC: largo del caparazón. ¹Lovrich (1997) a partir de datos de Vinuesa (1982), ²Lovrich y Vinuesa (1993), ³Morley *et al.* (2006), ⁴Balzi (2006), ⁵Otto y MacIntosh (2006).

Especie	Función		Localidad	Rango de talla (mm, LC)
<i>Lithodes santolla</i>	Log F = 2,79 Log LC -1,42	1	Canal Beagle	69-127
	Log F = 3,16 Log LC - 2,2	4	Golfo San Jorge	68-120
<i>Paralomis granulosa</i>	Log F = 2,61 Log LC -1,21	2	Canal Beagle –desarrollo embrionario temprano	60-88
	Log F = 2,48 Log LC -1,03	2	Canal Beagle –desarrollo embrionario avanzado	59-84
<i>Neolithodes diomedae</i>	F = 209,84 LC - 11620	3	Islas Georgias del Sur	73-140
<i>Paralomis formosa</i>	F = 55,3 LC - 1388	3	Islas Georgias del Sur	48-86
<i>Paralomis spinosissima</i>	F = 56,54 LC - 880	3	Islas Georgias del Sur	64-110
	F = 0,13 LC ^{2.445}	5	Islas Georgias del Sur y Rocas Cormorán	60-117

ño más pequeño pueden acoplarse con menos hembras que los machos más grandes y frecuentemente en los últimos acoplamientos no disponen de esperma suficiente para fertilizar a todos los oocitos que produce la hembra (Paul y Paul, 1990; Sato *et al.*, 2005 b). Las hembras son capaces de acoplarse y desovar durante un lapso postmuda breve, de hasta 20 días y que varía según la especie. Sin embargo, la tasa de fertilización de huevos decrece con el aumento del tiempo transcurrido luego de la muda en las hembras de *P. brevipes* (Sato *et al.*, 2005 a). Evidentemente, el cálculo de la fecundidad en litódidos debería ser complementado con el de la fecundidad realizada –número de larvas eclosionadas por hembra– para conocer el aporte efectivo de las hembras a la población.

El potencial reproductivo puede estimarse a partir de la combinación de la fecundidad por talla de la hembra y el crecimiento, y es posible hacerlo para las especies en las que se conoce la tasa de crecimiento de las hembras adultas, como en *L. santolla* y *P. granulosa* (Vinuesa y Lombardo, 1982; Lovrich, 1991 y ver Figura 3). La edad máxima fue inferida a partir del tamaño máximo encontrado históricamente en el Canal Beagle y el modelo de crecimiento presentado en la Figura 3.

A lo largo de su vida reproductiva, una hembra de *L. santolla* puede producir seis veces más huevos que una hembra de *P. granulosa* (Fig. 7). Desde el punto de vista individual, esta productividad más alta está determinada por dos factores conjuntos. Primero, *L. santolla* alcanza un mayor tamaño corporal y por tanto,

puede portar más cantidad de huevos. Segundo, el ciclo reproductivo es de un año, que permite a cada hembra aumentar de tamaño al mudar todos los años y así aumentar su productividad total. En cambio, el ciclo reproductivo bienal de las hembras de *P. granulosa*, las obliga a mudar cada dos años, limitando su aumento de tamaño corporal y por tanto la posibilidad de aumentar su productividad. Desde el punto de vista poblacional, la tasa de reposición de individuos también es más alta en *L. santolla*. El tiempo generacional –entendido como el tiempo que transcurre entre dos generaciones sucesivas, *i.e.*, que un huevo genere otro huevo–, es de aproximadamente 12 años en *P. granulosa* (10 años para alcanzar la madurez gonadal de una hembra y 2 años más para que los embriones de esa misma hembra nazcan) y de 6 años en *L. santolla* (5 + 1 años). Dicho de otro modo, mientras una hembra de *P. granulosa* cumple su tiempo generacional, dos generaciones completas de hembras de *L. santolla* habrán pasado por la población.

El potencial reproductivo de *P. granulosa* está también limitado porque entre las hembras más grandes de la población puede existir una proporción importante –entre el 15 y 70% de las hembras adultas en las clases de talla de 80-85 y > 90 mm de LC, respectivamente– que no porta embriones, o que el tamaño de la puesta es notablemente más pequeño (Campodonico *et al.*, 1983; Lovrich, 1997 a), aunque sus ovarios estén desarrollados normalmente, *i.e.*, produzcan oocitos aparentemente viables (Lovrich, 1991). Estas observaciones

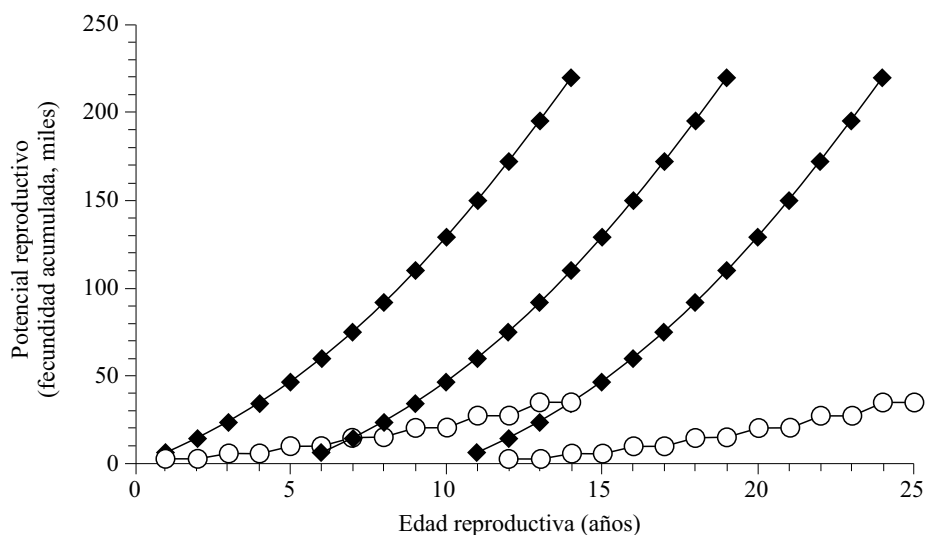


Figura 7. Potencial reproductivo calculado como la fecundidad acumulada a lo largo de la vida de una hembra adulta de *Lithodes santolla* (◆) y *Paralomis granulosa* (○). Se calculó la fecundidad para cada clase de talla que representa un estadio de muda con las regresiones lineales de la Tabla 3. El incremento por muda para hembras de *L. santolla* fue calculado a partir de la ecuación $LC_{n+1} = 10,5 + 0,93 LC_n$ (Vinuesa y Lombardo, 1982) y para hembras de *P. granulosa* como un incremento constante de 5 mm de LC (Lovrich, 1991). Las edades máximas fueron calculadas a partir del tamaño máximo de hembras capturadas históricamente en el Canal Beagle (reproducido de Lovrich y Vinuesa (1999)). Se consideraron tiempos generacionales de 6 y 12 años respectivamente.

se repiten en poblaciones con diferentes grados de explotación pesquera, como por ejemplo en las Islas Malvinas (tasa de extracción baja), en el Estrecho de Magallanes (alta) y en el Canal Beagle (intermedia), que hace suponer que sea un fenómeno natural (*c.f.* Campodonico *et al.*, 1983; Lovrich, 1991; Hoggarth, 1993; Lovrich, 1997 b; Lovrich *et al.*, 1998, 1999). Sin embargo, observaciones recientes en la pesquería del Canal Beagle indican que > 80% de las hembras > 63 mm de LC eran ovígeras (Iorio *et al.*, 2008). Esta causa de la infertilidad de las hembras más grandes de *P. granulosa* está sin resolver. Este fenómeno debe diferenciarse del producido por la escasez de machos ≥ 80 mm de LC en la población debido a la mortalidad por la pesca. En este caso, los efectos de la falta de acoplamiento se extenderán también sobre todas las hembras de la población, con las consecuencias negativas en la reposición de nuevos individuos en la población.

Las hembras de *L. santolla* no evidencian signos de infertilidad al aumentar la talla (Lovrich, 1997 a). Aunque no existen estudios detallados de fecundidad específica por talla, la remoción de machos por pesca ha reducido la proporción global de hembras ovígeras de todas las tallas o disminuido la fecundidad individual, evidenciado por una alta prevalencia de puestas incompletas. El caso paradigmático ha sido

el del Canal Beagle, donde una proporción de hembras ovígeras del 38% promovió el cierre del área de la pesquería que había sufrido mayor esfuerzo de pesca, y se ha mantenido durante 19 años, hasta 2014.

Los cangrejos litódidos invierten en reproducción menos que los cangrejos braquiuros. Como regla general, en cada puesta las hembras de Brachyura destinan aproximadamente el 10% de su peso en la producción de huevos (Hines, 1982). Los escasos estudios en litódidos del hemisferio sur muestran que las hembras destinan entre el 4 y 7% de su peso en cada masa ovígera (Lovrich, 1991; Morley *et al.*, 2006).

DIETA

Los litódidos tienen una estrategia de alimentación oportunista-generalista: son depredadores que se alimentan de las presas que estén en mayor abundancia en el ambiente. En el Canal Beagle *L. santolla* se alimenta principalmente de moluscos gastrópodos, crustáceos, briozoos y algas, aunque se encontraron 20 ítems dietarios diferentes (Comoglio y Amin, 1996). Esta variedad de presas contrasta con las encontradas en la centolla del Golfo San Jorge, donde se alimenta sólo de *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*), peces

óseos, equinodermos y moluscos bivalvos (Balzi, 2006). Coincidentemente, en el Golfo San Jorge la langostilla *M. gregaria* es el crustáceo más abundante (Roux y Piñero, 2006). La presencia de *Munida* spp. como presa de la centolla *L. santolla* es una característica común en el Canal Beagle y Golfo San Jorge, probablemente debida a la gran abundancia de las langostillas (c.f. Gutt *et al.*, 1999; Tapella, 2002; Tapella *et al.*, 2002). En el Canal Beagle, la dieta del centollón *P. granulosa* es variable de acuerdo con los diferentes sitios: se alimenta principalmente de algas, moluscos bivalvos y crustáceos, o de hidrozooos, equinodermos y moluscos (Comoglio y Amin, 1999).

Los cangrejos litódidos pueden ser también carroñeros, aunque no sería este su hábito alimentario natural. La atracción de los animales por la carnada usada en la pesca –pescado, restos de carne ovina, vacuna o equina– probablemente ha dado origen a esta creencia. En áreas con alta captura incidental y consecuente descarte, como por ejemplo la pesquería del langostino en el Golfo de San Jorge, en la que se descarta principalmente merluza juvenil, son comunes las capturas de centolla *L. santolla* (Roux, 2000; Villarino *et al.*, 2002). Desde el punto de vista energético, en estos sitios para las centollas probablemente sea más conveniente alimentarse del descarte de la pesca que dedicar tiempo a la búsqueda de presas.

Tanto *L. santolla* como *P. granulosa* son capaces de soportar ayunos relativamente prolongados y recuperarse de este estrés nutricional. Sin embargo, cada especie pareciera tener estrategias diferentes frente al ayuno: *L. santolla* priorizaría la utilización de proteínas almacenadas en el hepatopáncreas (glándula digestiva) como fuentes de energía, mientras que *P. granulosa* catabolizaría proteínas y lípidos (Comoglio *et al.*, 2005; Comoglio, 2008). Sin embargo, entre los decápodos la reacción frente al ayuno prolongado parece ser específica para cada especie. Por ejemplo los machos adultos del cangrejo *Chionoecetes opilio* un ayuno de 154 días produce primariamente la utilización de lípidos del hepatopáncreas (Mayrand *et al.*, 2000; Hardy *et al.*, 2002).

MIGRACIONES Y MOVIMIENTOS

Son limitados los estudios sobre los desplazamientos de litódidos del hemisferio sur. En el Canal Beagle, a partir de las costumbres y hábitos de pesca se sabe que en verano los adultos de *L. santolla* y *P.*

granulosa están en aguas someras y en invierno a profundidades mayores. Igualmente en el Golfo San Jorge, durante noviembre y diciembre la captura incidental de *L. santolla* proveniente de la flota merlucera disminuye a profundidades > 60-70 m y aumenta en aguas someras (Vinuesa y Balzi, 2002). En el Canal Beagle, durante noviembre y diciembre ambas especies utilizan el bosque del cachiyuyo *M. pyrifera* para el acoplamiento (Lovrich *et al.*, 2002 b). *L. santolla* realiza desplazamientos cortos, e.g., 14 km en 70 días y aparentemente no tendría una orientación fija (Boschi *et al.*, 1984). *P. granulosa* utiliza diferencialmente los fondos, con desplazamientos ontogenéticos. Los machos adultos están segregados conforme a su condición reproductiva: durante el verano los machos que se reproducen se encuentran en aguas someras, mientras que los que mudan están en aguas más profundas (Hoggarth, 1993). *L. confundens* probablemente realice migraciones hacia aguas someras para mudar y reproducirse: se encuentran juveniles y sus exuvias a partir de septiembre, y hembras adultas y parejas en diciembre (Lovrich *et al.*, 2002 a). En la plataforma de las Islas Georgias del Sur, la velocidad de desplazamiento promedio de *P. formosa* es de 32 mm s⁻¹ (Collins *et al.*, 2002).

En litódidos boreales, las variaciones temporales de salinidad, temperatura y fotoperíodo desencadenan los movimientos verticales (e.g., Dew, 1990; Stone *et al.*, 1992). Sin embargo, las centollas del hemisferio norte migran hacia aguas poco profundas durante el invierno. Si bien las variaciones ambientales que desencadenan los movimientos verticales son similares en ambos hemisferios, se desconoce la causa de migraciones en estaciones contrarias: verano en el hemisferio sur e invierno en el hemisferio norte.

MORTALIDAD ASOCIADA AL DESCARTE DE LA PESCA

En las pesquerías de cangrejos litódidos con trampas los individuos machos por debajo de la talla legal y las hembras deberían ser considerados como pesca incidental (*bycatch*). Éstos no son autorizados a ser retenidos en la pesquería, en el caso de *Paralomis* spp. son no deseados (por su tamaño pequeño), y deben ser devueltos al mar. Entre el proceso de llegada a la cubierta de la embarcación pesquera y la devolución al mar hay varios factores que pueden afectar la supervivencia: la exposición aérea, la temperatura de la expo-

sición, el cuidado en el manipuleo a bordo y la devolución al mar. La probabilidad de supervivencia estará disminuida con el aumento del tiempo de exposición al aire. Durante las primeras 6 horas de exposición, la batería antioxidante a nivel celular alcanza su máximo de actividad, con un máximo de oxidación de proteínas a nivel de las branquias, y aumento de peroxidación de lípidos en el hepatopáncreas y músculo (e.g., en *P. granulosa*, Romero *et al.*, 2007). La temperatura de exposición seguramente es un factor adicional de mortalidad, pero solo se han encontrado diferencias mínimas en la eclosión de huevos expuestos al aire frío, pero que también puede afectar negativamente la extrusión de oocitos (Carls y O'Clair, 1990). Hasta el momento el factor de mortalidad más importante parece ser el manipuleo en cubierta (Zhou y Shirley, 1995) y el cuidado con el que se descarguen las trampas. Si los individuos pescados son descargados directamente en la bodega y luego seleccionados, la mortalidad será más alta que si son descargados en una cinta transportadora en cubierta. Por ejemplo, *P. formosa* sería más resistente a este proceso que *P. spinosissima* y que *P. anamerae* (Purves *et al.*, 2003). En condiciones experimentales *L. santolla* y *P. granulosa* pueden perder hasta el 25 y el 3% de su masa ovígera en la devolución al agua por simple caída libre (Gowland-Sainz *et al.*, 2015).

Mención aparte merecen los individuos capturados incidentalmente por redes de arrastre, como en la pesca del langostino y merluza del Golfo San Jorge. No existen estudios formales sobre la supervivencia de los cangrejos litódidos devueltos al mar a partir de estas capturas, pero se supone que será mucho menor al 85% reportado en promedio para *Paralomis* spp. capturados con trampas (c.f. Purves *et al.*, 2003). En este caso, la supervivencia de los litódidos seguramente disminuirá con el aumento del tiempo de arrastre y la carga de la red.

La muda es crucial desde el punto de vista pesquero por dos razones: la mortalidad asociada a la pesca de animales recién mudados y el bajo rendimiento en carne. Luego de haber mudado, los animales capturados en las trampas sufren mayor mortalidad cuando se los devuelve al agua, porque sus exoesqueletos no están endurecidos y son susceptibles de daños físicos (e.g., pérdida de miembros) o desbalances osmóticos debidos a la emersión. Antes de la muda los animales absorben gran cantidad de agua, que luego del cambio de exoesqueleto es paulatinamente reemplazada por la materia orgánica que constituye el tejido. Los músculos de los pereiópodos o patas caminadoras son el insu-

mo comercial principal y son afectados por la muda: el contenido de carne es mínimo al momento de la muda y por ello los animales en condición postmuda son rechazados por los pescadores o las plantas procesadoras. Por ejemplo, en los machos legales de *P. granulosa* del Canal Beagle el contenido de agua en los pereiópodos aumenta del 57% a casi el 83% al momento de la muda, en diciembre, y va disminuyendo gradualmente hasta abril, cuando se restituye el valor promedio anual (Lovrich *et al.*, 2003 a).

DEPREDADORES Y PARASITISMO

Los registros de depredadores de los cangrejos litódidos adultos son escasos. El gran tamaño, la dureza del exoesqueleto y la presencia de espinas probablemente les confieran protección a los depredadores. Los juveniles pueden ser presas de la estrella *Comasterias lurida*, el pato vapor *Tachyeres pteneres*, la gaviota *Larus dominicanus* (Campodonico *et al.*, 1983), pulpos y abadejos (Vinuesa, obs. pers.) y de la nutria *Lutra felina* (Sielfeld, 1990). Al momento de la muda, posiblemente los adultos sean más vulnerables y sean presas de mamíferos, e.g., lobo marino *Arctocephalus australis* o aves *Larus* spp. (obs. pers.; Lovrich *et al.*, 2002 a).

Sin embargo, aparentemente la principal causa de mortalidad podría suceder durante los primeros estadios y por parasitismo. En *P. granulosa* y *L. santolla* se conocen dos crustáceos parásitos que aparecen en diferentes momentos de la vida, y especialmente afectan a individuos juveniles. El isópodo bopírido (*Pseudione tuberculata*) vive en la cámara branquial izquierda (raramente en la derecha) y produce un abultamiento notable (Fig. 8 A-C). En las tallas mayores (en *P. granulosa* > 40 mm de LC) este abultamiento puede no contener al parásito, y es evidencia de que el cangrejo sobrevivió al parásito. En *P. granulosa* la prevalencia máxima se registró entre 10 y 20 mm de LC y se presume que podría producir mortalidad hasta los 40 mm de LC. La presencia de este parásito en individuos más grandes impide la producción de huevos sin producir castración (Roccatagliata y Lovrich, 1999). *P. tuberculata* invade al hospedador en un estadio muy temprano y permanece infestando hasta la muerte del parásito (Miranda-Vargas, 2001; Miranda-Vargas y Roccatagliata, 2004).

La forma detectable del cirripedio rizocéfalo *Briarosaccus callosus* es una externa que es una "bolsa" situada en la parte ventral del abdomen, donde se ubi-

caría la masa ovígera (Fig. 8 C). Este parásito es cosmopolita y afecta varias especies de litódidos. Produce la castración en hembras y feminización del abdomen en machos, y la desaparición de la externa deja una cicatriz de tejido necrosado aproximadamente circular. En *P. granulosa* la prevalencia máxima del 10% es entre 20 y 40 mm de LC, y disminuye hacia tallas más grandes siendo < 2% en individuos > 60 mm de LC (Hoggarth, 1990; Lovrich *et al.*, 2004). Cuando se evalúa la prevalencia a partir de muestreos con trampas comerciales, éstas son también bajas y depende de la región geográfica. (*c.f.* Campodonico *et al.*, 1983; Vinuesa, 1989). Sin embargo, ocurre un caso particular

en aguas oceánicas abiertas con poblaciones de *P. spinosissima*: en las Islas Georgias del Sur la prevalencia máxima de ~ 80% fue registrada en individuos de ambos sexos entre 60 y 65 mm de LC. En las Rocas Cormorán, la prevalencia máxima de *Briarosaccus callosus* fue de 40% en machos entre 55 y 60 mm de LC (Otto y MacIntosh, 1996). En todos los casos la presencia del parásito disminuye el desarrollo y crecimiento (Hoggarth, 1990; Otto y MacIntosh, 1996).

El isópodo criptoniscido *Liriopsis pygmaea* es un hiperparásito que parasita al cirripedio *B. callosus*. Pueden encontrarse sus larvas o externas adosadas a la externa del cirripedio (Fig. 8 D). Se lo encuentra en

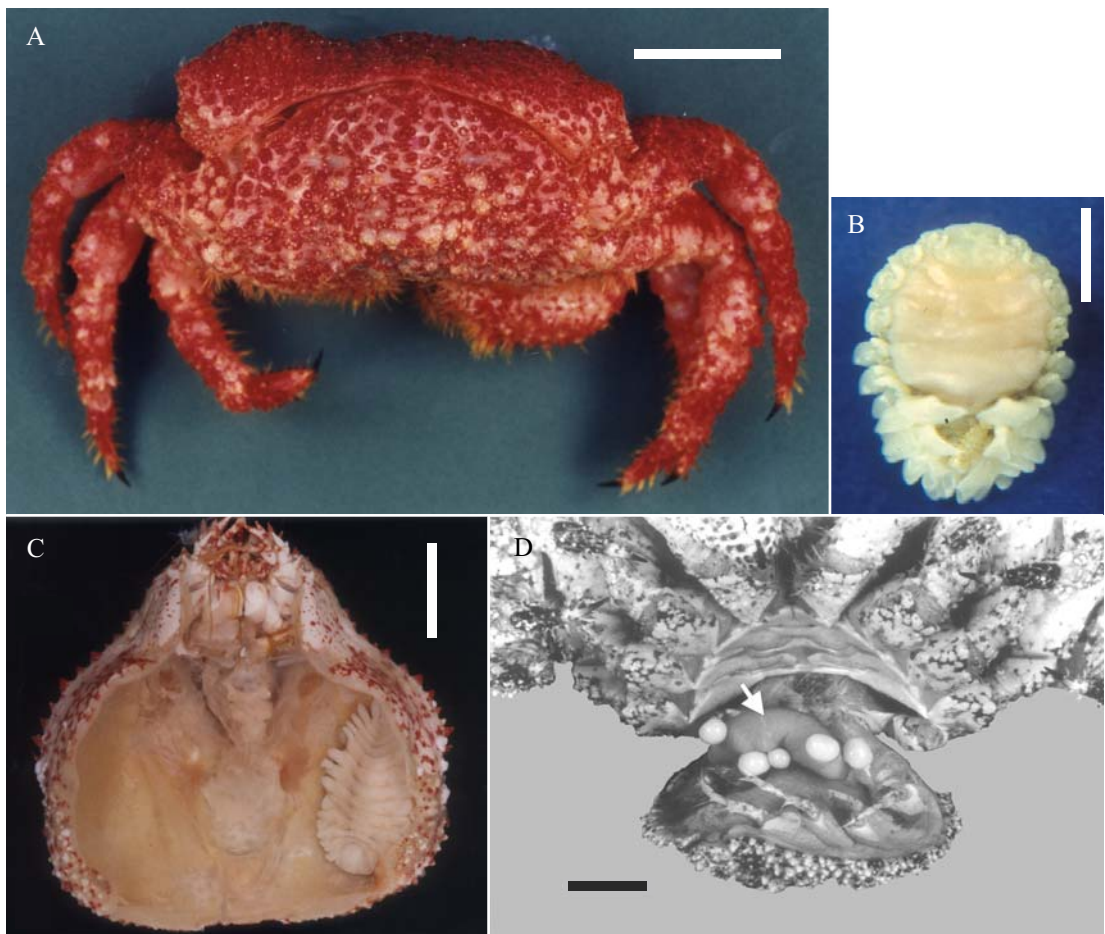


Figura 8. Parásitos e hiperparásitos de *Paralomis granulosa* y *Lithodes santolla*. A) Vista posterior de un juvenil de *P. granulosa* con el abultamiento producido por el isópodo bopírido *Pseudione tuberculata*. Escala 20 mm. B) Vista dorsal de una hembra adulta de *P. tuberculata* (que se aloja en la cámara branquial izquierda). Se aprecia el ejemplar macho de *P. tuberculata* entre los pleópodos de la hembra. Escala 10 mm. C) Vista ventral de un caparazón de *P. granulosa* alojando una hembra de *P. tuberculata* (vista ventral). Escala 10 mm. D) Vista ventral de una hembra adulta de centollón *P. granulosa* parasitada por una externa del cirripedio rizocéfalo *Briarosaccus callosus* (señalada con una flecha), a su vez parasitada por cinco externas del isópodo criptoniscido *Liriopsis pygmaea*. Escala 20 mm.

externas de *B. callosus* que parasitan *P. granulosa* > 37 mm de LC y afecta negativamente a la producción de huevos del parásito *B. callosus* (Lovrich *et al.*, 2004). Las prevalencias de este hiperparásito son relativamente altas, 26 y 37% en las Islas Georgias del Sur y Canal Beagle, respectivamente.

Se han registrado casos de comensalismo por las masas ovígeras de un pez scorpaeniforme *Careproctus* ssp., que se encuentran en la cámara branquial de *L. santolla*, *P. granulosa* (Balbontin *et al.*, 1979) y *P. formosa* (Yau *et al.*, 2000). Sin embargo, hasta ahora estos registros son meramente anecdóticos, y se desconoce la prevalencia y afección producida.

PRESENCIA DE CENTOLLAS EN ANTÁRTIDA

El paradigma de la ausencia de crustáceos decápodos “reptantes” (Anomura, Palinura y Brachyura) al sur de la Convergencia Antártica ha sido derrumbado en la última década con el hallazgo de varias especies de litódidos (Thatje y Arntz, 2004). Las bajas temperaturas producen el mayor impacto fisiológico en las áreas polares, que resultan en bajas actividades metabólicas de los animales ectotérmicos. Estas bajas temperaturas combinadas con altas concentraciones del ion magnesio Mg^{2+} en la hemolinfa de los crustáceos tienen un efecto relajante (Frederich *et al.*, 2001). Los Caridea (camarones) son capaces de regular los niveles de Mg^{2+} en la hemolinfa y mantenerlos bajos, mientras que los “reptantia” son incapaces de realizar tal regulación (Frederich *et al.*, 2001). Esta combinación entre bajas temperaturas e imposibilidad de osmorregular el ion Mg^{2+} explica los límites de tolerancia en decápodos y por ende la ausencia del grupo “reptantia” de las regiones polares.

Los “reptantia”, principalmente representado por Brachyura y Palinura, estuvieron presentes en aguas antárticas hasta el Eoceno/Oligoceno (aproximadamente unos 35 millones de años antes del presente), momento en que se produjo una extinción masiva debida al rápido enfriamiento del agua de mar (Feldmann *et al.*, 1997; Crame, 1999). Esta extinción está asociada a la apertura del Pasaje de Drake y el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica, que aisló oceanográficamente a la Antártida de los continentes circundantes. Este enfriamiento repentino de las aguas actuó como factor de selección en contra de aquellos organismos incapaces de resistir bajas temperaturas, en este caso los que no podían osmorregular el Mg^{2+} (Thatje *et al.*, 2005).

Las centollas son incapaces de mantener bajas concentraciones de Mg^{2+} en la hemolinfa, por lo cual deberían desarrollar estrategias que les permitan la subsistencia en aguas frías. Estudios en centollas subantárticas permiten inferir que algunos aspectos de su historia de vida le permitirían hacer frente a bajas temperaturas (Thatje *et al.*, 2005):

- Eclósión prolongada: evitaría que las madres tengan que realizar activos movimientos del abdomen para que nazcan las larvas, compensando así el efecto relajante del frío y el Mg^{2+} .
- Larvas endotróficas: permiten el desarrollo temprano sin alimento externo, en un ambiente –el antártico– donde la disponibilidad de alimento es marcadamente estacional y acotado en el año.
- Desarrollo larval abreviado: permite el desarrollo en lecitotrofia.
- Desarrollo larval a bajas temperaturas (1°C). Las larvas de litódidos toleran aguas frías.
- Amplia distribución batimétrica: una de las características de las masas de agua profundas es que las condiciones ambientales tales como temperatura y salinidad son más o menos constantes en todas las latitudes, y las características de los ciclos vitales son similares a las de las centollas subantárticas.

Hasta el momento, las centollas sólo se han encontrado hasta el talud de la plataforma continental antártica o en aguas profundas (1-2°C), y están excluidas de la plataforma probablemente debido a las bajas temperaturas (entre -1,8 y 0°C) (Thatje *et al.*, 2008). Sin embargo, un ascenso de la temperatura podría producir nichos vacantes para estos depredadores terminales, que serían responsables de un cambio significativo en las comunidades bentónicas antárticas (Aronson *et al.*, 2007). Si bien no se conoce el momento exacto de la invasión de las centollas a aguas al sur de la Convergencia Polar, se supone que la colonización ha sido en tiempos geológicos recientes y que se ha realizado (o realiza) a partir del desplazamiento de los adultos (Lovrich *et al.*, 2007).

BIBLIOGRAFÍA

- AGNEW, D.J. 2004. Fishing South. The history and management of South Georgia Fisheries. The Penna Press, St. Albans, 128 pp.
- AMIN, O.A. & COMOGLIO, L.I. 2002. Toxicidad del

- petróleo diesel en el primer estadio larval de la centolla (*Lithodes santolla*) y del centollón (*Paralomis granulosa*). Rev. Biol. Mar. Oceanog., 37: 139-144.
- AMIN, O.A., RODRIGUEZ, E.M., HERNANDO, M., COMOLIO, L.I., LOPEZ, L.S. & MEDESANI, D.A. 1998. Effects of lead and cadmium on hatching of the southern king crab *Lithodes santolla* (Decapoda, Anomura). Invertebr. Reprod. Dev., 33: 81-85.
- ANGER, K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). Mar. Biol., 126: 283-296.
- ANGER, K., LOVRICH, G.A., THATJE, S. & CALCAGNO, J.A. 2004. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 306: 217-230.
- ANGER, K., THATJE, S., LOVRICH, G.A. & CALCAGNO, J.A. 2003. Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 253: 243-251.
- ARANA, P.M. & RETAMAL, M.A. 1999. Nueva distribución de *Paralomis birsteini* Macpherson, 1988 en aguas antárticas (Anomura, Lithodidae, Lithodinae). Inv. Mar., 27: 101-110.
- ARNTZ, W.E., GORNY, M., R. SOTO, LARDIES, M.A., RETAMAL, M.A. & WEHRTMANN, I.S. 1999. Species composition and distribution of decapod crustaceans in the waters off Patagonia and Tierra del Fuego, South America. Sci. Mar., 63 (1): 303-314.
- ARONSON, R.B., THATJE, S., CLARKE, A., PECK, L.S., BLAKE, D.B., WILGA, C.D. & SEIBEL, B.A. 2007. Climate Change and Invasibility of the Antarctic Benthos. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 38: 129-154.
- BALBONTIN, C.F., CAMPODONICO, G.I. & GUZMAN, M.L. 1979. Description of the Eggs and Larvae of Species of Careproctus (Pisces: Liparidae) Commensals of *Paralomis granulosa* and *Lithodes antarctica* (Crustacea: Lithodidae.). An. Inst. Patagonia, 10: 235-243.
- BALZI, P. 2006. Ecología y biología de la reproducción de la centolla *Lithodes santolla* del golfo San Jorge, Tesis de Doctorado, Departamento de Biología General, Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco", Comodoro Rivadavia, 150 pp.
- BOSCHI, E.E., BERTUCHE, D.A. & WYNGAARD, J.G. 1984. Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata), N° 441: 1-72.
- BRACKEN-GRISSOM, H.D., CANNON, M.E., CABEZAS, P., FELDMANN, R.M., SCHWEITZER, C.E., AHYONG, S.T., FELDER, D.L., LEMAITRE, R. & CRANDALL, K.A. 2013. A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). BMC Evol. Biol., 13: 128.
- BRITO, J.L. 2002. Lithodidae registrados frente a San Antonio, Chile central (Crustacea, Anomura). Inv. Mar., 30: 57-62.
- BRUSCA, M., LOVRICH, G.A., ROMERO, M.C., CALCAGNO, J.A. & TAPPELLA, F. 2000. Efectos del corte del dosel de *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sobre la fauna asociada a su grampón de fijación. En: IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, Resúmenes: 44.
- CALCAGNO, J.A. & LOVRICH, G.A. 2000. First record of *Notobalanus flosculus* (Darwin, 1854) (Cirripedia, Archaeobalanidae) from the South Atlantic coast of South America. Crustaceana, 73: 365-368.
- CALCAGNO, J.A., ANGER, K., LOVRICH, G.A., THATJE, S. & KAFFENBERGER, A. 2004. Larval development of the subantarctic king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared in the laboratory. Helgoland Mar. Res., 58: 11-14.
- CALCAGNO, J.A., LOVRICH, G.A., THATJE, S., NETTELMANN, U. & ANGER, K. 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. J. Sea Res., 54: 221-230.
- CALCAGNO, J.A., THATJE, S., ANGER, K., LOVRICH, G.A. & KAFFENBERGER, A. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 257: 189-196.
- CAMPBELL, A. & ROBINSON, D.G. 1983. Reproductive potential of three American lobster (*Homarus americanus*) stocks in the Canadian maritimes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1958-1967.
- CAMPODONICO, I. 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot en condiciones de laboratorio (Crustacea Decapoda, Anomura: Lithodidae). An. Inst. Patagonia, 2: 181-190.
- CAMPODONICO, I., HERNÁNDEZ, M.B. & RIVEROS, E.

1983. Investigación, manejo y control de las pesquerías de Centolla y Centollón de la XII Región. Informe consolidado: recurso centollón. Inf. Inst. Patagonia, 25: 1-97.
- CÁRDENAS, C.A., CAÑETE, J.I., OYARZÚN, S. & MANSILLA, A. 2007. Podding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1980. Inv. Mar., 35: 105-110.
- CARLS, M.G. & O'CLAIR, C.E. 1990. Influence of cold air exposures on ovigerous red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) and tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) and their offspring. Proceedings of the International Symposium on King and Tanner crabs. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, Alaska: 329-343.
- CASTILLA, J.C. 1985. Food Webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. En: SIEGFRIED, W.R., CONDY, P.R. & LAWS, R.M. (Eds.). Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer-Verlag, Berlin: 407-414.
- COLLINS, M.A., YAU, C., GUILLFOYLE, F., BAGLEY, P., EVERSON, I., PIREDE, I.G. & AGNEW, D. 2002. Assessment of Stone Crab (Lithodidae) density on the South Georgia slope using baited video cameras. ICES J. Mar. Sci., 59: 1-9.
- COMEAU, M. & CONAN, G.Y. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 2460-2468.
- COMOGLIO, L. 2008. Starvation effects on physiological parameters and biochemical composition of the hepatopancreas of the southern king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782). Rev. Biol. Mar. Oceanog., 43: 345-353.
- COMOGLIO, L.I. & AMIN, O.A. 1996. Dieta natural de la centolla patagónica *Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Biol. Pesq., 25: 51-57.
- COMOGLIO, L.I. & AMIN, O.A. 1999. Feeding habits of the false southern king crab *Paralomis granulosa* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Sci. Mar., 63: 361-366.
- COMOGLIO, L., SMOLKO, L. & AMIN, O. 2005. Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). Comp. Biochem. Physiol., B, 140: 411-416.
- CONAN, G.Y. & COMEAU, M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1710-1719.
- CONAN, G.Y., ELNER, R.W. & MORIYASU, M. 1990. Review of literature on life histories in the genus *Chionoecetes* in light of the recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in Eastern Canada. Proceedings of International Symposium of King and Tanner crabs Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, Alaska: 163-179.
- CRAME, A. 1999. An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica. Sci. Mar., 63 (1): 1-14.
- CUNNINGHAM, C.W., BLACKSTONE, N.W. & BUSS, L.W. 1992. Evolution of King Crabs from Hermit Crab ancestors. Nature, 355: 539-542.
- DEW, C. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschaticus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47: 1944-1958.
- ENNIS, G.P., HOOPER, R.G. & TAYLOR, D.M. 1988. Functional maturity in smale male snow crabs (*Chionoecetes opilio*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 2106-2109.
- ENNIS, G.P., HOOPER, R.G. & TAYLOR, D.M. 1990. Changes in the participation of Snow Crab (*Chionoecetes opilio*) participating in the annual breeding migration in Bonne Bay, Newfoundland. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47: 2242-2249.
- FELDMANN, R.M., AGUIRRE-URETA, M., CHIRINO-GALVEZ, L. & CASADÍO, S. 1997. Paleobiogeography of Cretaceous and Tertiary Decapod crustaceans from Southern South America: The link with Antarctica. En: RICCI, C.A. (Ed.). The Antarctic Region: Geological Evolution and Processes. Terra Antarctica, Siena: 1007-1016.
- FREDERICH, M., SANTORIS, F.J. & PORTNER, H.O. 2001. Distribution patterns of decapod crustaceans in polar areas: a result of magnesium regulation? Polar Biol., 24: 719-723.
- GARCÍA RASO, J.E., MANJÓN-CABEZA, M.E., RAMOS, A. & OLASO, I. 2005. New record of Lithodidae (Crustacea Decapoda, Anomura) from the Antarctic (Bellingshausen Sea). Polar Biol., 28: 642-646.
- GEAGHAN, J. 1973. Resultados de las investigaciones sobre centolla, *Lithodes antarcticus* (Jacquinot) realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en

- la Provincia de Magallanes. Inst. Fom. Pesq., 52: 1-71.
- GOWLAND-SAINZ, M., TAPPELLA, F. & LOVRICH, G.A. 2015. Egg loss in females of two lithodid species following different return-to-the-water protocols. *Fish. Res.*, 161: 77-85.
- GUTT, J., HELSEN, E., ARNTZ, W.E. & BUSCHMANN, A. 1999. Biodiversity and community structure of the mega-epibenthos in the Magellan region (South America). *Sci. Mar.*, 63 (1): 155-170.
- GUZMÁN, L. & RÍOS, C. 1986. Talla de madurez sexual en centolla (*Lithodes antarcticus* Jacquinot): Hacia la elaboración de un modelo específico En: ARANA, P. (Ed.). La pesca en Chile. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso: 89-101.
- HARDY, D., DUTIL, J.D., GODBOUT, G. & MUNRO, J. 2002. Survival and condition of hard shell male adult snow crabs (*Chionoecetes opilio*) during fasting at different temperatures. *Aquaculture*, 189: 259-275.
- HARTNOLL, R.G. 1982. Growth. En: ABELE, L.G. (Ed.). The biology of Crustacea: Embryology, morphology and genetics. Academic Press, Nueva York: 111-196.
- HINES, A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Mar. Biol.*, 69: 309-320.
- HOGGARTH, D.D. 1990. The effects of parasitism by the rhizocephalan, *Briarosaccus callosus* Boschma on the lithodid crab, *Paralomis granulosa* (Jacquinot) in the Falkland Islands. *Crustaceana*, 59: 156-170.
- HOGGARTH, D.D. 1993. The life history of the lithodid crab, *Paralomis granulosa*, in the Falkland Islands. *ICES J. Mar. Sci.*, 50: 405-424.
- IORIO, M.I., FIRPO, C., WYNGAARD, J.G. & ISLA, M.S. 2008. Condición del recurso centollón (*Paralomis granulosa*) en el área actual de pesca del Canal Beagle. Resultados de la prospección realizada entre octubre y noviembre de 2007. *INIDEP Inf. Téc.*, 21: 1-19.
- JENSEN, G.C. & ARMSTRONG, D.A. 1989. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a congener, *P. camtschaticus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 932-940.
- KATTNER, G., GRAEVE, M., CALCAGNO, J.A., LOVRICH, G.A., THATJE, S. & ANGER, K. 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 292: 61-74.
- KLAGES, M., GUTT, J., STARMANS, A. & BRUNS, T. 1995. Stone Crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murrayi* Henderson 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68° 51' S; 90° 51' W). *Polar Biol.*, 15: 73-75.
- KURIS, A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. En: WENNER, A. & KURIS, A.M. (Eds.). Crustacean egg production. A. A. Balkema, Rotterdam: 117-141.
- LOMBARDO, R.J., FERRARI, L. & VINUESA, J.H. 1982. Efectos del etil parathion y DDVP sobre larvas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot. *Ecosur*, 18: 141-151.
- LOMBARDO, R.J., FERRARI, L. & VINUESA, J.H. 1991. Effects of lindane and acetone on the development of larvae of the southern king crab *Lithodes antarcticus* (Jacquinot). *B. Environ. Contam. Tox.*, 46: 185-192.
- LOPEZ-ABELLAN, L.J. & BALGUERIAS, E. 1994. On the presence of *Paralomis spinosissima* and *Paralomis formosa* in catches taken during the spanish survey Antartida 8611. *CCAMLR Sci.*, 1: 165-173.
- LOVRICH, G.A. 1991. Reproducción y crecimiento del centollón *Paralomis granulosa* (Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 160 pp.
- LOVRICH, G.A. 1997 a. La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Inv. Mar.*, 25: 41-57.
- LOVRICH, G.A. 1997 b. Estado de la pesquería mixta de centolla *Lithodes santolla* y centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Informe 1995- 1996. *Contrib. Cient. CADIC*, 25: 1-34.
- LOVRICH, G.A. 1999. Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Sci. Mar.*, 63: 347-354.
- LOVRICH, G.A. & VINUESA, J.H. 1993. Reproductive biology of the False Southern King Crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in The Beagle Channel, Argentina. *Fish. Bull., U.S.*, 91: 664-675.
- LOVRICH, G.A. & VINUESA, J.H. 1995. Growth of juvenile false southern king crab *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Sci. Mar.*, 59: 87-94.
- LOVRICH, G.A. & VINUESA, J.H. 1999. Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and

- Paralomis granulosa* in the Beagle Channel, Argentina. *Sci. Mar.*, 63 (1): 355-360.
- LOVRICH, G.A., CALCAGNO, J.A. & SMITH, B.D. 2003 a. The barnacle *Notobalanus flosculus* as an indicator of the intermolt period of the male lithodid crab *Paralomis granulosa*. *Mar. Biol.*, 143: 143-156.
- LOVRICH, G.A., ROCCATAGLIATA, D. & PERESAN, L. 2004. Hyperparasitism of the cryptoniscid isopod *Liriopsis pygmaea* on the lithodid *Paralomis granulosa* from the Beagle Channel, Argentina. *Dis. Aquat. Org.*, 58: 71-77.
- LOVRICH, G.A., ROMERO, M.C. & OROZCO, E. 1998. Estado de la pesquería mixta de centollón *Paralomis granulosa* y de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle, Argentina. Informe 1997. *Contrib. Cient. CADIC*, 31: 1-25.
- LOVRICH, G.A., TAPPELLA, F. & ROMERO, M.C. 1999. Estado de la pesquería mixta de centollón *Paralomis granulosa* y de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle, Argentina. Informe 1998. *Contrib. Cient. CADIC*, 33: 1-25.
- LOVRICH, G.A., VINUESA, J.H. & SMITH, B.D. 2002 b. Male growth, maturity and mating of *Lithodes santolla* in the Beagle Channel, Argentina. En: PAUL, A.J., DAWE, E.G., ELNER, R., JAMIESON, G.S., KRUSE, G.H., OTTO, R.S., SAINTE-MARIE, B., SHIRLEY, T.C. & WOODBY, D. (Eds.). *Crabs in cold water regions: Biology, management and economics*. Sea Grant, University of Alaska, Fairbanks, Alaska: 147-168.
- LOVRICH, G.A., THATJE, S., CALCAGNO, J.A. & ANGER, K. 2007. Las centollas colonizan la Antártida. *Ciencia Hoy*, 17: 22-33.
- LOVRICH, G.A., THATJE, S., CALCAGNO, J.A., ANGER, K. & KAFFENBERGER, A. 2003 b. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 288: 65-79.
- LOVRICH, G.A., PERRONI, M., VINUESA, J.H., TAPPELLA, F., CHIZZINI, A.C. & ROMERO, M.C. 2002 a. Occurrence of *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura) in the intertidal of the Southwestern Atlantic. *J. Crustacean Biol.*, 22: 894-902.
- MACPHERSON, E. 1988 a. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. *Monografías Zool. Mar.*, 2: 9-153.
- MACPHERSON, E. 1988 b. Three new species of *Paralomis* (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae) from the Pacific and Antarctic Oceans. *Zool. Scr.*, 17: 69-75.
- MACPHERSON, E. 2004. A new species and new records of lithodid crabs (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) from the Crozet and Kerguelen Islands area (Subantarctica). *Polar Biol.*, 27: 418-422.
- MAYRAND, E., DUTIL, J.D. & GUDERLEY, H. 2000. Changes in muscle of postmolt snow crabs *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) fed different rations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 243: 95-113.
- MCLAUGHLIN, P.A. & LEMAITRE, R. 1997. Carcinization in the Anomura - fact or fiction? I. Evidence from adult morphology. *Contrib. Zool.*, 67: 79-123.
- MCLAUGHLIN, P.A., LEMAITRE, R. & SORHANNUS, U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its "fall-out". *J. Crustacean Biol.*, 27: 97-115.
- MCLAUGHLIN, P.A., LEMAITRE, R. & TUDGE, C.C. 2004. Carcinization in the Anomura - fact or fiction? II. Evidence from larval, megalopal and early juvenile morphology. *Contrib. Zool.*, 73: 165-205.
- MCLAUGHLIN, P.A., ANGER, K., KAFFENBERGER, A. & LOVRICH, G.A. 2001. Postlarval development in *Lithodes santolla* (Molina) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with notes on zoeal variations. *Invertebr. Reprod. Dev.*, 40: 53-67.
- MIQUEL, J.C., ARNAUD, P.M. & DO-CHI, T. 1985. Population structure and migration of the stone crab *Lithodes murrayi* in the Crozet Islands, Subantarctic Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 89: 263-269.
- MIRANDA-VARGAS, P. 2001. Re-descripción de *Pseudione tuberculata* (Isopoda, Bopyridae) como parásito del centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Seminario de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 99 pp.
- MIRANDA-VARGAS, P. & ROCCATAGLIATA, D.C. 2004. A redescription and new host record for the parasitic isopod *Pseudione tuberculata* (Epicaridea: Bopyridae) from the Beagle Channel, Argentina. *Cah. Biol. Mar.*, 45: 157-166.
- MORLEY, S.A., BELCHIER, M., DICKSON, J. & MULVEY, T. 2006. Reproductive strategies of sub-Antarctic lithodid crabs vary with habitat depth. *Polar Biol.*, 29: 581-584.
- ORENSANZ, J.M.L., ARMSTRONG, J., ARMSTRONG, D. & HILBORN, R. 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion - the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 8: 117-176.
- OTTO, R.S. & CUMMISKEY, P.A. 1985. Observations on

- the reproductive biology of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the Bering Sea and Aleutian Islands. En: MELTEFF, B. (Ed.). Proceedings of the International King Crab Symposium. Alaska Sea Grant Report 85-12, Anchorage, Alaska: 123-135.
- OTTO, R.S. & MACINTOSH, R.A. 1996. Observations on the biology of the Lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean near South Georgia. High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program Report 96-02, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: 627-647.
- OTTO, R.S. & MACINTOSH, R.A. 2006. Biology of the deep-water crab *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) near South Georgia Island, south Atlantic. En: ASAKURA, A. (Ed.). Biology of Anomura II, Crustacean Research, Special Number 6. Carcinological Society of Japan: 187-197.
- PASCHKE, K., GEBAUER, P. & HAUSEN, T. 2006. Cultivation of *Lithodes santolla* in Chile: Advances in the last six years using multiple approaches in Puerto Montt, Chile. En: STEVENS, B.G. (Ed.). Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proceedings. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-06-04, Kodiak, Alaska: 65-69.
- PAUL, A. & ADAMS, A. 1984. Breeding and fertile period for female *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae). J. Crustacean Biol., 4: 589-594.
- PAUL, J.M. & PAUL, A.J. 1990. Reproductive success of sublegal size male Red King Crab, Proceedings International Symposium of King and Tanner crabs. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, Alaska: 37-50.
- PENGILLY, D., FORREST BLAU, S. & BLACKBURN, J.E. 2001. Size At Maturity Of Kodiak Area Female Red King Crab. En: PAUL, A.J., DAWE, G., ELNER, R.W., JAMIESON, G., KRUSE, G.H., OTTO, R.S., SAINTE-MARIE, B., SHIRLEY, T.C. & WOODBY, D. (Eds.). Crabs in cold water regions: biology management and economics. University of Alaska Sea Grant College Program: 213-224.
- PÉREZ-BARROS, P., CONFALONIERI, V.A., PASCHKE, K. & LOVRICH, G.A. 2015. Incongruence between molecular and morphological characters in the southern king crabs *Lithodes santolla* and *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura). Polar Biol., 38: 2097-2107.
- POWELL, G.C., JAMES, K.E. & HURD, C.L. 1974. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica* to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973. Fish. Bull., U.S., 72: 171-179.
- PURVES, M.G., AGNEW, D.J., MORENO, G., DAW, T., YAU, C. & PILLING, G. 2003. Distribution, demography, and discard mortality of crabs caught as bycatch in an experimental pot fishery for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South Atlantic. Fish. Bull., U.S., 101: 874-888.
- REID, W.D.K., WATTS, J., CLARKE, S., BELCHIER, M. & THATJE, S. 2007. Egg release, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). Polar Biol., 30: 1213-1218.
- ROCCATAGLIATA, D. & LOVRICH, G.A. 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Channel. J. Crustacean Biol., 19: 720-729.
- ROMERO, M.C., ANSALDO, M. & LOVRICH, G.A. 2007. Effect of aerial exposure on the antioxidant status in the subantarctic stone crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Anomura). Comp. Biochem. Physiol., C, 146: 54-59.
- ROMERO, M.C., TAPPELLA, F., LOVRICH, G.A. & THATJE, S. 2003. Decapod Reproduction and Distribution. En: ARNTZ, W.E. & BREY, T. (Eds.). The expedition ANTARKTIS XIX/5 (LAMPOS) of RV "Polarstern" in 2002. Ber. Polarforsch., 462: 67-72.
- RONDEAU, A. & SAINTE-MAIRE, B. 2001. Variable mate-guarding time and sperm allocation by male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in response to sexual competition, and their impact on the mating success of females. Biol. Bull., U.S., 201: 204-217.
- ROUX, A. 2000. Captura incidental de invertebrados bentónicos en la pesquería de langostino patagónico del Golfo San Jorge. Año 1999. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 52/2000: 1-13.
- ROUX, A. & PIÑERO, R. 2006. Crustáceos decápodos y estomatópodos asociados a la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) en el Golfo San Jorge, Argentina. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 18: 33-43.
- SABOROWSKI, R., THATJE, S., CALCAGNO, J., LOVRICH, G. & ANGER, K. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. Mar. Biol., 149: 865-873.
- SAINTE-MARIE, B. 1993. Reproductive cycle and

- fecundity of primiparous and multiparous female Snow Crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2147-2156.
- SAINTE-MARIE, B. 2007. Sperm demand and allocation in decapod crustaceans. En: DUFFY, J.E. & THIEL, M. (Eds.). *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems. Crustaceans as model organisms.* Oxford University Press, Oxford: 191-210.
- SAINTE-MARIE, B., RAYMOND, S. & BRÉTHES, J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 903-924.
- SAINTE-MARIE, B., SÉVIGNY, J.-M. & CARPENTIER, M. 2002. Interannual variability of sperm reserves and fecundity of primiparous females of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in relation to sex ratio. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 1932-1940.
- SAINTE-MARIE, B., SÉVIGNY, J.M. & GAUTHIER, Y. 1997. Laboratory behavior of adolescent and adult males of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) mated noncompetitively and competitively with primiparous females. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 239-248.
- SAINTE-MARIE, B., URBANI, N., SÉVIGNY, J.-M., HAZEL, F. & KUHNLEIN, U. 1999. Multiple choice criteria and the dynamics of assortative mating during the first breeding season of female snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 181: 181-153.
- SAMPEDRO, M.P., GONZÁLEZ-GURRIARÁN, E., FREIRE, J. & MUIÑO, R. 1999. Morphometry and Sexual Maturity in the Spider Crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *J. Crustacean Biol.*, 19: 578-592.
- SATO, T. & GOSHIMA, S. 2006. Impacts of male-only fishing and sperm limitation in manipulated populations of an unfished crab, *Hapalogaster dentata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 313: 193-204.
- SATO, T., ASHIDATE, M. & GOSHIMA, S. 2005 a. Negative effects of delayed mating on the reproductive success of female Spiny King Crab, *Paralithodes brevipes*. *J. Crustacean Biol.*, 25: 105-109.
- SATO, T., ASHIDATE, M., WADA, S. & GOSHIMA, S. 2005 b. Effects of male mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crabs *Paralithodes brevipes*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 296: 251-262.
- SHIRLEY, T.C. & ZHOU, S. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). *J. Crustacean Biol.*, 17: 207-216.
- SIELFELD, W. 1990. Dieta del chungungo *Lutra felina* (Molina, 1782) (Mustelidae, Carnívora) en Chile Austral. *Investigaciones en Ciencia y Tecnología, Serie Ciencias del Mar*, 1: 23-29.
- SMITH, B.D. & JAMIESON, G.S. 1991. Possible consequences of intensive fishing for males on the mating opportunities of Dungeness Crabs. *Trans. Am. Fisher. Soc.*, 120: 650-653.
- SOMERTON, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1488-1494.
- STEARNS, S. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.
- STEARNS, S. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.*, 3: 259-268.
- STEVENS, B.G. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the Eastern Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1307-1317.
- STEVENS, B.G. 2006. Timing and duration of larval hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 held in the laboratory. *J. Crustacean Biol.*, 26: 495-502.
- STONE, R.P., O'CLAIR, C.E. & SHIRLEY, T.C. 1992. Seasonal migration and distribution of female red king crabs in a southeast Alaskan estuary. *J. Crustacean Biol.*, 12: 546-560.
- STONE, R.P., O'CLAIR, C.E. & SHIRLEY, T.C. 1993. Aggregating behavior of ovigerous female Red King crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Auke Bay, Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 750-758.
- TAKEDA, M. & HATANAKA, H. 1984. Records of Decapod Crustaceans from the Southwestern Atlantic Collected by the Japanese Fisheries Research Trawlers. *Bull. Natl. Sci. Mus. (Tokyo)*, 10: 8-24.
- TAPELLA, F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura, Galatheididae) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 154 pp.
- TAPELLA, F. & LOVRICH, G.A. 2006. Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. *Inv. Mar.*, 34: 47-55.

- TAPPELLA, F., ROMERO, M.C., LOVRICH, G.A. & CHIZZINI, A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En: PAUL, A.J., DAWE, E.G., ELNER, R., JAMIESON, G.S., KRUSE, G.H., OTTO, R.S., SAINTE-MARIE, B., SHIRLEY, T.C. & WODBY, D. (Eds.). Crabs in cold water regions: Biology, management and economics. University of Alaska Sea Grant, Fairbanks: 115-134.
- TAPPELLA, F., SOTELANO, M.P., ROMERO, M.C. & LOVRICH, G.A. 2012. Natural substrate preference of southern king crab *Lithodes santolla* larvae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 411: 70-77.
- THATJE, S. & ARNTZ, W.E. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? Polar Biol., 27: 195-201.
- THATJE, S. & MESTRE, N.C. 2010. Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deep-sea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 386: 119-124.
- THATJE, S., CALCAGNO, J., LOVRICH, G., SARTORIS, F. & ANGER, K. 2003. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). Helgoland Mar. Res., 57: 110-113.
- THATJE, S., HALL, S., HAUTON, C., HELD, C. & TYLER, P. 2008. Encounter of lithodid crab *Paralomis birs-teini* on the continental slope off Antarctica, sampled by ROV. Polar Biol., 31: 1143-1148.
- THATJE, S., ANGER, K., CALCAGNO, J.A., LOVRICH, G.A., PÖRTNER, H.O. & ARNTZ, W.E. 2005. Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. Ecology, 86: 619-625.
- VENERUS, L.A., CALCAGNO, J.A., LOVRICH, G.A. & NAHABEDIAN, D.E. 2005. Differential growth of the barnacle *Notobalanus flosculus* (Archaeobalanidae) onto artificial and live substrates in the Beagle Channel, Argentina. Helgoland Mar. Res., 59: 196-205.
- VILLARINO, M.F., SIMONAZZI, M.A., RENZI, M.A. & CAÑETE, G.R. 2002. Estimación de la captura de merluza (*Merluccius hubbsi*) y de la fauna acompañante obtenida como bycatch en la pesquería del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) durante el año 2000. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP, N° 62/2002, 14 pp.
- VINUESA, J.H. 1982. Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 155 pp.
- VINUESA, J.H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata), N° 441: 75-95.
- VINUESA, J.H. 1985. Differential aspects of the southern king crab (*Lithodes antarcticus*) in two latitudinally separated locations. En: MELTEFF, B. (Ed.). Proceedings of the International King Crab Symposium. University of Alaska. Alaska Sea Grant Report, 85-12: 267-279.
- VINUESA, J.H. 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del Canal Beagle. Physis (A), 47: 45-51.
- VINUESA, J.H. 1991. Biología y Pesquería de la centolla (*Lithodes santolla*). Atlantica, 13: 233-244.
- VINUESA, J.H. 2000. Estado de la Población de Centolla, *Lithodes santolla* en el Área Costera del Golfo San Jorge, durante 1999. Contrib. Cient. CADIC, 34: 1-16.
- VINUESA, J.H. 2001. Algunos aspectos biológicos de la centolla *Lithodes santolla* y su captura en el Golfo San Jorge, en 2000. Contrib. Cient. CADIC, 36: 1-34.
- VINUESA, J.H. & BALZI, P. 2002. Reproductive Biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. En: PAUL, A.J., DAWE, E.G., ELNER, R., JAMIESON, G.S., KRUSE, G.H., OTTO, R.S., SAINTE-MARIE, B., SHIRLEY, T.C. & WOODBY, D. (Eds.). Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. University of Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks: 283-304.
- VINUESA, J.H. & LABAL DE VINUESA, M.L. 1998. La gametogénesis de la centolla, *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea, Decapoda, Lithodidae). Naturalia Patagonica Cienc. Biol., 6: 35-49.
- VINUESA, J.H. & LOMBARDO, R. 1982. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Physis (A), 40: 69-74.
- VINUESA, J.H., COMOGLIO, L.I. & LOVRICH, G.A. 1990. Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel, Proceedings of International Symposium of King and Tanner crabs Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, Anchorage, Alaska: 259-271.
- VINUESA, J.H., FERRARI, L. & LOMBARDO, R.J. 1985.

- Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Mar. Biol.*, 85: 83-88.
- VINUESA, J.H., LOVRICH, G.A. & COMOGLIO, L.I. 1991. Maduración sexual y crecimiento de las hembras de centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el Canal Beagle. *Biota, Osorno*, 7: 7-13.
- WATTERS, G. & HOBDDAY, A. 1998. A new method for estimating the morphometric size at maturity of crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 704-714.
- WATTS, J., THATJE, S., CLARKE, S. & BELCHIER, M. 2006. A description of larval and early juvenile development in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). *Polar Biol.*, 29: 1028-1038.
- WYNGAARD, J.G. & IORIO, M.I. 1996. Status of the Southern King Crab (*Lithodes santolla*) fishery of the Beagle Channel, Argentina, High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program Report 96-02, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks: 25-39.
- YAU, C., COLLINS, M.A. & EVERSON, I. 2000. Commensalism between a liparid fish (*Careproctus* sp.) and stone crabs (Lithodidae) photographed in situ using a baited camera. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 80: 379-380.
- ZAKLAN, S.D. 2002. Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, Biology, and Fisheries. En: PAUL, A.J., DAWE, G., ELNER, R.W., JAMIESON, G., KRUSE, G.H., OTTO, R.S., SAINTE-MARIE, B., SHIRLEY, T.C. & WOODBY, D. (Eds.). Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks: 751-845.
- ZHOU, S.J. & SHIRLEY, T.C. 1995. Effects of handling on feeding, activity and survival of red king crabs, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). *J. Shellfish Res.*, 14: 173-177.

EL MAR ARGENTINO Y SUS RECURSOS PESQUEROS
Tomo 6. Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes
en los ecosistemas marinos

CONTENIDO

	Pág.
E. E. Boschi. La clasificación de los crustáceos.....	11
F. C. Ramírez. Eufáusidos	15
M. D. Viñas, G. Álvarez Colombo y L. Padovani. Anfípodos hiperideos.....	29
M. D. Viñas y M. Hoffmayer. Misidáceos.....	41
M. A. Gavio y E. E. Boschi. Historia de vida del camarón de Mar del Plata <i>Artemesia longinaris</i> (Decapoda, Penaeoidea, Penaeidae).....	51
M. H. Soutric, A. E. Ruiz y M. E. Góngora. Biología y pesquería del camarón en aguas de Bahía Engaño, Chubut, Argentina	59
M. A. Scelzo. Biología reproductiva del langostino y del camarón de las aguas marinas argentinas.....	71
A. D. Petovello. La fauna acompañante del langostino patagónico (<i>Pleoticus muelleri</i>) en el Golfo San Jorge y adyacencias: análisis de alternativas de manejo.....	89
P. Moriondo Danovaro, M. Fernández, C. Fischbach, J. de la Garza y D. Bertuche. Síntesis de los aspectos biológico-pesqueros del langostino (<i>Pleoticus muelleri</i> , Decapoda, Solenoceridae).....	95
E. D. Spivak. Los cangrejos marinos y estuarinos de la Argentina (Decapoda: Brachyura).....	111
E. D. Spivak. El cangrejo <i>Neohelice granulata</i> y los cangrejales (Decapoda: Brachyura)	127
E. D. Spivak. Los cangrejos Brachyura: morfología y anatomía funcional.....	135
E. D. Spivak, T. A. Luppi y C. C. Bas. Los cangrejos (Decapoda: Brachyura): ecofisiología y ontogenia de los cangrejos de marismas y estuarios	161
G. A. Lovrich y J. H. Vinuesa. Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae)	183
M. J. Diez, F. Tapella, M. C. Romero, A. Madirolas y G. A. Lovrich. La langostilla <i>Munida gregaria</i> en el Mar Argentino: biología e interés económico	213
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. La pesquería de centolla (<i>Lithodes santolla</i>) en la Argentina.....	229
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. La pesquería del centollón (<i>Paralomis granulosa</i>)	251
J. Wyngaard, C. Firpo y M. I. Iorio. Otras especies de crustáceos con potencialidad pesquera	259

THE ARGENTINE SEA AND ITS FISHERIES RESOURCES
Vol. 6. Crustaceans of fishing interest and other relevant species in
marine ecosystems

CONTENTS

	Page
E. E. Boschi. Classification of crustaceans.....	11
F. C. Ramírez. Euphausiids	15
M. D. Viñas, G. Álvarez Colombo y L. Padovani. Hyperiid amphipods	29
M. D. Viñas y M. Hoffmayer. Mysids.....	41
M. A. Gavio y E. E. Boschi. Life history of Argentine stiletto shrimp of Mar del Plata <i>Artemesia longinaris</i> (Decapoda, Penaeoidea, Penaeidae)	51

M. H. Soutric, A. E. Ruiz y M. E. Góngora. Argentine stiletto shrimp biology and fishery in waters of Bahía Engaño, Chubut, Argentina	59
M. A. Scelzo. Reproductive biology of the Argentine red shrimp and Argentine stiletto shrimp of Argentine marine waters	71
A. D. Petovello. Bycatch of Patagonian red shrimp (<i>Pleoticus muelleri</i>) in the San Jorge Gulf and adjacencies: analysis of management alternatives.....	89
P. Moriondo Danovaro, M. Fernández, C. Fischbach, J. de la Garza y D. Bertuche. Synthesis of the biological-fishery aspects of Argentine red shrimp (<i>Pleoticus muelleri</i> , Decapoda, Solenoceridae).....	95
E. D. Spivak. Argentine marine and estuarine crabs (Decapoda: Brachyura).....	111
E. D. Spivak. The crab <i>Neohelice granulata</i> and swamplands (Decapoda: Brachyura).....	127
E. D. Spivak. Brachyura crabs: morphology and functional anatomy	135
E. D. Spivak, T. A. Luppi y C. C. Bas. Crabs (Decapoda: Brachyura): ecophysiology and ontogeny of estuary and salt marsh crabs.....	161
G. A. Lovrich y J. H. Vinuesa. Biology of southern king crabs (Anomura: Lithodidae).....	183
M. J. Diez, F. Tapella, M. C. Romero, A. Madirolas y G. A. Lovrich. Squat lobster <i>Munida gregaria</i> in the Argentine Sea: biology and economic interest	213
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. Southern king crab (<i>Lithodes santolla</i>) fishery in Argentina.....	229
J. Wyngaard, M. I. Iorio y C. Firpo. False southern king crab (<i>Paralomis granulosa</i>) fishery	251
J. Wyngaard, C. Firpo y M. I. Iorio. Other crustacean species with fishery potential	259