

## Tesis de Posgrado

# Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego

Vinuesa, Julio Héctor

1982

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Vinuesa, Julio Héctor. (1982). Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_1765\\_Vinuesa.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1765_Vinuesa.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Vinuesa, Julio Héctor. "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 Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1982.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_1765\\_Vinuesa.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1765_Vinuesa.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION Y EL DESARROLLO EMBRIONARIO Y  
LARVAL DE LA CENTOLLA, *Lithodes antarcticus* Jacquinet, EN  
EL CANAL BEAGLE, TIERRA DEL FUEGO

**Julio Héctor Vinuesa**

Padrino de Tesis

Dr. Enrique E. Boschi

Buenos Aires

1982

1765  
EJ.2

*A Mabel, Martín e Isidoro*

Quiero dejar aquí expresado mi reconocimiento a las Instituciones y personas que, de distinta manera, colaboraron desde mis comienzos en la investigación y durante el desarrollo del presente trabajo:

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), quien me concedió sus dos becas internas y el ingreso a la Carrera del Investigador Científico, a portando así, una estabilidad muy importante para el desarrollo de mi actividad científica.

Al Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA), dirigido siempre por el Dr. Oscar Kuhnemann, donde me inicié en esta actividad y siempre encontré apoyo para el desarrollo de todos mis trabajos.

A la ex-Secretaría de Ciencia y Técnica (SECYT) y al Territorio Nacional de la Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur, por los subsidios recibidos para el desarrollo de los trabajos sobre maricultura.

También al Centro Argentino Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), que apoyó mis tareas en Ushuaia durante los dos últimos años.

Un particular agradecimiento para el Dr. Enrique E. Boschi, como Padrino de Tesis, Director de Estudios en la Carrera del Investigador y por su incondicional ayuda y crítica a mis trabajos.

A los dos profesores que más injerencia tuvieron durante mis estudios y luego de ellos, por su favor permanente:  
Dres. Axel Bachmann y Jorge M. De Carlo.

A Marcelo A. Scelzo y Haraldo E. Christiansen, de quienes mucho aprendí durante mis breves estancias en el ex-Instituto de Biología Marina de Mar del Plata.

A la Dra. Graciela Esnal, como Consejera de Estudios en la Carrera del Doctorado, por su calidez y disposición permanentes.

A todos mis compañeros y colaboradores del CIBIMA, cuyo apoyo fue muy importante para todos mis estudios y en especial a:

Pedro V. Medina, por su trabajo constante e incondicional ayuda en todo momento,

Lucrecia Ferrari, Silvia Pietrocowski y María del C. Tortorelli por su cooperación en las tareas de laboratorio,

Rubén J. Lombardo, por su inestimable ayuda en los análisis estadísticos,

Rosa E. Pallares, por su confianza y ayuda.

Por último, a mis padres, por su sostén y aliento durante y después de mis estudios universitarios.

A todos, muchas gracias

1. INTRODUCCION	
1.1. Características generales	
1.1.1. Ubicación sistemática y caracteres específicos .....	1
1.1.2. Diferencias con otros <i>Lithodidae</i> .....	2
1.1.3. Distribución geográfica y abundancia relativa .....	3
1.2. Características de la reproducción	
1.2.1. Generalidades .....	6
1.2.2. Maduración gonadal .....	9
1.2.3. Primera madurez sexual .....	11
1.2.4. Fecundidad y fertilidad .....	14
1.3. Características del desarrollo	
1.3.1. Desarrollo embrionario .....	14
1.3.2. Desarrollo larval .....	16
2. MATERIAL Y METODOS	
2.1. Breve descripción del área estudiada .....	19
2.2. Origen de las muestras .....	21
2.3. Mediciones efectuadas .....	22
2.4. Ciclo de maduración gonadal .....	24
2.5. Fertilidad .....	26
2.6. Madurez sexual.....	26
2.7. Parasitosis de <i>Briarosaccus callosus</i> Boschma .....	27
2.8. Desarrollo embrionario .....	28
2.9. Desarrollo larval .....	30
3. RESULTADOS	
3.1. Sexualidad y reproducción .....	35
3.1.1. Dimorfismo sexual .....	35
3.1.2. Proporción sexual .....	39
3.1.3. Morfología del aparato reproductor .....	41
3.1.3.1. Masculino .....	41
3.1.3.2. Femenino .....	47
3.1.4. Citología de la gametogénesis .....	51
3.1.4.1. Espermatogénesis .....	51
3.1.4.2. Oogénesis .....	58

3.1.5. Ciclo reproductivo y escala de madurez sexual .....	64
3.1.6. Primera madurez gonadal .....	72
3.1.6.1. Hembras .....	72
3.1.6.2. Machos .....	75
3.1.7. Fertilidad .....	80
3.1.8. Efectos del parasitismo e incidencia en la población .....	86
3.2. Desarrollo embrionario .....	89
3.2.1. Período de incubación .....	89
3.2.2. Estadios arbitrarios del desarrollo .....	94
3.2.3. Crecimiento del embrión .....	98
3.2.4. Variación del contenido de agua .....	103
3.2.5. Epibiosis y mortalidad .....	104
3.3. Desarrollo larval .....	109
3.3.1. Características generales .....	109
3.3.2. Influencia de la temperatura .....	114
3.3.3. Influencia de la salinidad .....	117
4. DISCUSION Y CONCLUSIONES .....	122
5. BIBLIOGRAFIA	

## 1. INTRODUCCION



## 1.1. CARACTERISTICAS GENERALES

### 1.1.1. Ubicación sistemática y caracteres específicos

La centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot, 1842, es un animal perteneciente al phylum *Arthropoda*, cuya ubicación sistemática es la siguiente:

Subphylum	: MANDIBULATA
Clase	: CRUSTACEA
Subclase	: MALACOSTRACA
Superorden	: EUCARIDA
Orden	: DECAPODA
Suborden	: REPTANTIA
Sección	: ANOMURA
Superfamilia	: PAGUROIDEA
Familia	: LITHODIDAE

La característica más sobresaliente de la familia es poseer la misma morfología aparente que los cangrejos comunes (BRACHYURA), pero con el último par de pereiópodos reducido y alojado en el pleon o en la cámara branquial. De esta manera, sólo son visibles cuatro pares de apéndices: un par de quelípedos y tres pares de patas caminadoras.

Otra característica importante de estos organismos es el tamaño relativamente grande de las especies, varias de las cuales llegan a superar los 5Kg de peso; por esta causa, aquellas áreas con abundancia de litódidos, constituyen normalmente zonas de pesca intensivas. En el vulgarmente denominado "king crab", del Océano Pa

cífico Norte, hubo ejemplares que alcanzaron 27cm de diámetro de caparazón y pesaron unos 10kg de peso (Wallace y col., 1949). Ejemplares de *Lithodes antarcticus*, capturados en el Canal Moat, en profundidades superiores a 100m, oscilaron entre 160 y 185 mm de longitud del caparazón y según los pescadores, con pesos entre 4 y 7kg.

#### 1.1.2. Diferencias con otros *Lithodidae*

También se encuentran junto con *Lithodes antarcticus*, otros litódidos, según el área de distribución.

*Paralomis granulosa* (Jacquinot) es también llamada "centolla peluda", centolla "kegani" o "centollón" y cohabita normalmente con *Lithodes antarcticus*; su tamaño es un poco inferior a ésta, diferenciándose fácilmente por la presencia de numerosos tubérculos romos con apariencia de verrugas, que le cubren por completo el caparazón y por las numerosas "cerdas" que poseen en los quelípedos y pereiópodos; sus patas son también más cortas, motivo que le ha restado importancia comercial, aunque es capturada y procesada en forma similar a la centolla, tanto en nuestro país como en la vecina República de Chile.

*Lithodes murrayi* Herderson es una especie de distribución circumpolar, diferenciable de *Lithodes antarcticus* fácilmente, ya que posee pereiópodos más largos y delgados y las espinas, tanto del caparazón como de los pereiópodos, son menos numerosas, siendo las laterales del caparazón muy prominentes y más agudas que

las dorsales.

### 1.1.3. Distribución geográfica y abundancia relativa

Todos los representantes de la familia son típicos habitantes de aguas frías y templado-frías de ambos hemisferios y muchos de ellos también de grandes profundidades. En aguas de la Subregión templado-fría o Notal, llamada también Provincia Magallánica, se mencionan varias especies de *Lithodidae*: en el Océano Pacífico Sud se han señalado a *Lithodes antarcticus*, *Paralomis granulosa* y *Neolithodes diomedae* (Haig, 1955); más tarde, también a *Rhinolithodes cristatipes* y especies de *Paralomis* y *Leptolithodes* halladas en el contenido estomacal de un cachalote (Bahamonde, 1967). A estas se debe agregar *Lithodes murrayi*, hallada en el Estrecho de Magallanes (Campodónico y Guzmán, 1972) y también más al norte, a los 31°56' de L.S. (Revuelta y Andrade, 1978).

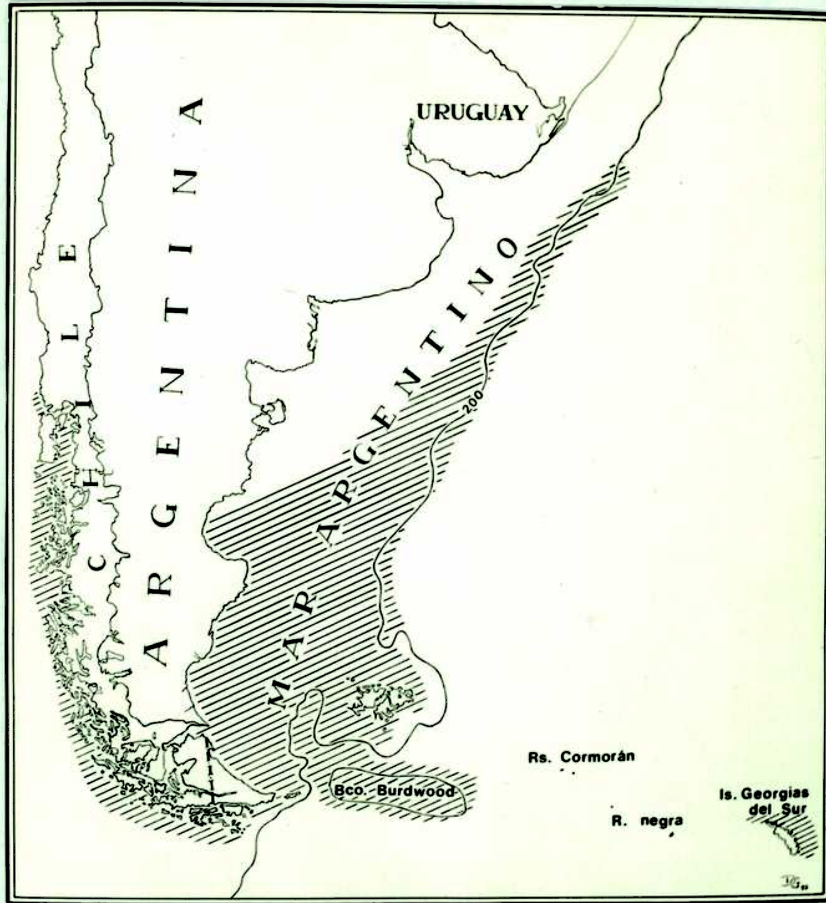
En el Océano Atlántico Sur se han señalado: *Paralomis spectabilis*, *Paralomis spinosissimus* y *Paralomis longidactylus*, *Pseudolithodes zenkevitchi*, *Pseudolithodes pyriformis* y *Neolithodes martii* (Birshtein y Vinogradov, 1972) la mayoría de estas halladas a más de 200m de profundidad. También se señalaron otras, *Paralomis granulosa*, *Paralomis formosa*, *Paralomis sp.* y *Lithodes antarcticus* (Scelzo, 1973; Scelzo y Boschi, 1973). *Paralomis spectabilis* es aparentemente una especie circumpolar distribuída en aguas antárticas por la corriente de la deriva del Este (East Wind Drift) y hallada en aguas cercanas a las Islas Georgias del Sud. Fue hallada anteriormente a 67°23'S y 179°53'E y conocida también en Islandia y Groenlandia (Birshtein y Vinogradov, 1967):

*Lithodes antarcticus* se distribuye en aguas subantárticas, templado frías, desde Chiloé hacia el sur por las costas chilenas, archipiélago fueguino, Isla de Los Estados, costa atlántica de Tierra del Fuego, Banco Burdwood, Islas Malvinas, costas de la Provincia de Santa Cruz y Golfo San Jorge; luego, se aleja de las áreas costeras, hallándose hasta la altura de Buenos Aires y Uruguay, pero en aguas profundas influenciadas por la Corriente de Malvinas (Figura 1). Ya Doello Jurado (1938) y Carcelles (1946, 1947) mencionan la amplia distribución geográfica de esta especie en el Mar Argentino y su presencia en los fondos de pesca invernales de merluza en el sector bonaerense. También se ha señalado su presencia en aguas frías cercanas a las Islas Georgias del Sur (Boschma, 1962), área que constituye una provincia de la Región Antártica (Knox, 1960), o un distrito de la misma (Hedgpeth, 1969).

Las aguas que habita la especie tienen temperaturas entre 3° y 15°C, considerando su presencia en las Islas Georgias y en aguas invernales al sur de la Isla Grande y el rango batimétrico es extremadamente amplio: desde infralitorales hasta 728m, profundidad en que fue hallada por la expedición del "Discovery", al oeste de la Isla San Pedro (Boschma, 1962).

En esta amplia área de distribución, se presentan zonas con mayores densidades de población; las principales se hallan en el Estrecho de Magallanes y en el Canal Beagle, que sostienen pesquerías bastante intensivas. Otras áreas de concentraciones importantes se hallan en el Golfo San Jorge y en Bahía Grande, Provincia de San Cruz; en este último caso, la abundancia es estacional, cuando la centolla migra a aguas someras, en los meses de noviembre y diciembre de cada año (Scelzo y col., 1974b).

Figura 1:



En el Golfo San Jorge es frecuente durante todo el año, su captura, pero ésta disminuye a fines de la primavera; como se aprecia en esta zona, el fenómeno de migración estacional posiblemente sea el responsable de la disminución de las capturas, a la inversa de lo que sucede en el sur de la provincia de Santa Cruz.

Otra área de ocurrencia de la especie son los fondos de pesca de merluza, durante los meses de invierno (Scelzo y col., 1974b). También se producen capturas, aunque modestas, en aguas profundas frente a la costa uruguaya, según el Anuario Estadístico de Pesca (FAO, 1980).

En el Océano Pacífico, también es capturada al norte del Estrecho de Magallanes, con pequeños desembarcos en Aysen, Castro y Calbuco (Servicio Nacional de Pesca, Chile 1981).

## 1.2. CARACTERISTICAS DE LA REPRODUCCION

### 1.2.1. Generalidades

La reproducción es un proceso que implica la aparición de nuevos individuos en una población y es una producción de ella misma.

La reproducción en crustáceos superiores es uno de los más importantes acontecimientos fisiológicos y por tal causa, se halla generalmente muy ligado a la ecdisis; ambos fenómenos se hallan regulados por hormonas, principalmente las del pedúnculo ocular, que en Brachyura y Anomura estudiados controlan muda, oogénesis, vitelogénesis y la secreción de hormonas sexuales (Adiyodi

y Adiyodi, 1970). En general, en aguas con estaciones marcadas, es un proceso discontinuo y concentrado en las estaciones de primavera y/o verano.

El comportamiento reproductivo de *Lithodes antarcticus* es muy similar al del cangrejo real de Alaska, *Paralithodes camtschatica*. La mayoría de los autores coinciden que el cangrejo real migra a aguas someras durante la primavera para reproducirse (Marukawa, 1933; Vinogradov, 1945; Wallace y col., 1949) y también se ha reconocido que la centolla chilena migra a aguas bajas a fines de la primavera y hacia aguas profundas desde mediados de verano (Stuardo y Solís, 1963). También se han vuelto a mencionar estos desplazamientos en el Estrecho de Magallanes, donde a medida que avanza la Temporada, se tiende a pescar en aguas menos profundas (Geaghan, 1973). En el Océano Atlántico, Angelescu (1960) observa en Bahía Grande, a comienzos del verano, una gran proporción de machos (86%) en profundidades de 20 a 60 m y para las hembras, observó una variación, ya en pleno verano, entre el 56 y 80% a su favor en esas profundidades. También Scelzo y colaboradores (1974b) hablan de desplazamientos estacionales, aparentemente regidos por el ciclo reproductivo, tanto en Santa Cruz, como en la región del Canal Beagle, hecho también mencionado más tarde para esta última región, donde al final de la temporada la captura se realiza a profundidades menores (Vinuesa, 1980). Esto sucedería también en la costa Atlántica de Tierra del Fuego, donde habitantes de la zona dicen capturar "a mano" centolla durante bajamares de sicigia.

Stuardo y Solís ( 1963 ) observaron que en *Lithodes antarcticus*, la fecundación parece realizarse inmediatamente des

pués de la muda de las hembras, entre mediados y fines de diciembre y la primera quincena de enero aproximadamente, hecho muy similar al que ocurre en *Paralithodes camtschatica* (Wallace y col., 1949 ; Powell y Nickerson, 1965). Geaghan (1973) destaca la estrecha relación entre la muda de la hembra y la cópula, observando estados de "premuda" en hembras a partir de la segunda quincena de noviembre y supone que la extrusión de los huevos ocurre muy poco tiempo después de la muda debido al elevado porcentaje de hembras recién mudadas que portan huevos. Más tarde, Sanhueza (1976) en su estudio de la centolla del norte del Estrecho de Magallanes y Boschi y colaboradores (1976a) en el Canal Beagle, dejan aclarada la anualidad del proceso reproductivo, aunque en forma indirecta.

Estudios realizados en el cangrejo real, han demostrado que en esa especie, luego de aproximadamente 15 días de mudadas, la probabilidad de fecundación es casi nula, pues comienza una histólisis y reabsorción de la masa ovárica (Mc Mullen, 1969). Vinuesa y Lombardo (1982) observan que el orificio genital en intermuda se ocluye con un tapón quitinoide, quedando de esta manera, abierto un determinado período de post-muda, no delimitado por ellos. La formación de este cierre marcaría, quizás, el límite para la extrusión de los huevos; durante la experiencia realizada por estos autores, que involucró el cultivo en piletones, se comprobaron desoves y oviposición en hembras no fecundadas, hecho también visto en *P. camtschatica* (Sakuda, 1959).

El "abrazo precopulatorio" es una característica de las centollas y también de muchos Brachyura, como *Cancer magister* y *Chionoectes bairdii* (Powell y Nickerson, 1965 ). Según estos autores, las hembras adultas antes de mudar (en premuda) atraen a los machos por emisión probable de un estimulante químico; este abrazo es utilizado



por el macho para ayudar a la hembra de *P. camtschatica* a desembrazarse de su viejo exoesqueleto, protegerla durante la ecdisis y hasta la cópula (Powell y Nickerson, 1965 ).

Geaghan (1973) sugiere que el proceso es semejante en *L. antarcticus* y cumple los mismos objetivos. Este abrazo es observado a veces en los ejemplares capturados durante la época de fecundación; el macho, generalmente de mayor tamaño, toma a la hembra con sus quelípedos por la parte ventral de los meropoditos de las pinzas, quedando con su pleon enfrentado al de la hembra; ésta frecuentemente queda vuelta con su abdomen hacia arriba, obligada por el macho. En esta posición y luego de mudar, el macho debe extender el 5° par de pereiópodos, dado que en su coxa se halla el orificio genital y recién luego emitir los cordones o bandas de espermátóforos; en *P. camtschatica* pudo comprobarse que el abdomen de la hembra se halla abierto y que el macho deposita las bandas de espermátóforos entre los pleópodos, comenzando la hembra al desove u ovulación durante este procedimiento (Powell y Nickerson, 1965). Si bien no se ha observado en *Lithodes antarcticus*, es muy posible que la copulación sea muy similar, dado que ésta también carece de receptáculo seminal y requiere la presencia del macho durante la puesta.

#### 1.2.1. Maduración gonadal

Es un concepto muy difundido que el estudio de la glándula sexual femenina se presta mucho mejor para establecer una escala de madurez sexual, pues los cambios aquí observados, son más evidentes y graduales que en los machos.

Giese (1959) propone una serie de niveles de madurez de testículos y ovarios, basados en observaciones citológicas de otros autores, explicando las cinco etapas comunes, a saber:

- Comienzo de la gametogénesis
- Gametogénesis avanzada
- Gonadas con gametas maduras y gametas libres en ductos
- Desove
- Gonadas en estado intermedio o neutral

Angelescu y Boschi (1959) observan siete estadios madurativos en el ovario del langostino y cinco en el testículo de la misma especie, *Pleoticus muelleri*, teniendo en cuenta color, tamaño, peso, ubicación y relaciones morfogravimétricas y cortes histológicos.

Fielder (1964) reconoce siete estadios reproductivos, comprendiendo Inmaduros y seis etapas de maduración gonadal en la langosta *Jasus lalandei* (actualmente *J. novaeollandiae*). Kon y Honma (1970), si bien no realizan una división estricta, mencionan cuatro etapas diferentes durante la maduración en *Chionoecetes opilio* y Christiansen y Scelzo (1971), siguiendo parcialmente a Giese, describen cinco etapas en su estudio del camarón *Artemesia longinaris*, no diferenciando los tipos de desove ni una etapa de reposo o recuperación gonadal, que consideran incluida dentro de la categoría de "Desovadas".

Silberbauer (1971) estudia la reproducción en *Jasus lalandi* de Sudáfrica, describiendo cinco estadios madurativos, excluyendo los inmaduros, y Figueiredo (1972) menciona cuatro etapas de ma-

duración en su trabajo realizado en *Nephrops norvegicus*, agregando una fase de reposo en el camarón *Penaeus kerathurus*. Más recientemente, en un estudio sobre la reproducción de *Geryon longipes*, se reconocen cuatro etapas de maduración del ovario, incluyendo los inmaduros como otro tipo (Relini Orsi y Mori, 1979).

Si bien la nomenclatura de las categorías es muy variable según los autores, la gametogénesis presenta imágenes citológicas muy similares en los respectivos sexos, correspondientes a los sucesivos cambios madurativos de las gonias. Las principales diferencias que se observan en la oogénesis se hallan relacionadas con la cantidad y tipo de vitelo almacenado por los distintos organismos, el tamaño de los oocitos y las características del tejido extragerminal.

#### 1.2.2. Primera madurez sexual

Son varias las metodologías usadas en crustáceos superiores bentónicos para establecer la madurez sexual y tamaño al cual se alcanza por primera vez en hembras; la observación más común ha sido el utilizar los tamaños mínimos en que se hallan portando los embriones en sus pleópodos, pero este dato aislado no aporta conocimiento alguno sobre las hembras no ovíferas de la población y sólo queda un registro aproximado del fenómeno de primera madurez sexual.

Es sabido también que ciertos cambios morfométricos se

presentan acompañando la muda de pubertad y madurez; en hembras de *Brachyura*, por ejemplo, existen cambios en el abdomen, pleópodos y esternitos torácicos que permiten su determinación (Watson, 1970); este autor trabajando con *Chionoecetes opilio*, consideró hembras maduras a las ovígeras, que poseían su abdomen ensanchado y sus pleópodos modificados o, si no eran ovígeras, las que poseían el resto de los caracteres y sus ovarios de color rojo brillante, que indica una madurez de la masa oocitaria.

Trabajando con *Lithodes antarcticus*, Stuardo y Solís (1963) registraron la presencia o ausencia de huevos en las hembras y su relación con el tamaño, señalando que en el lugar de estudio (Estrecho de Magallanes) aparecían hembras ovígeras a partir de los 75mm de longitud de caparazón (L.C.). Otro estudio realizado en localidades próximas a la anterior, señala que la madurez sexual promedio se alcanza a los 80mm de L.C., reportando hembras ovígeras a partir de los 66mm de L.C. (Geaghan, 1973).

En un estudio morfométrico efectuado en localidades muy cercanas a las anteriores, se analizaron 644 hembras y no se observaron inflexiones indicadoras de cambios en el ritmo de crecimiento en las estructuras controladas, que permitieran determinar la primera madurez sexual (Campodónico y col., 1974), tal como se halló en las hembras del *P. camtschatica* (Wallace y col., 1949).

En el Mar Argentino, las tallas menores de hembras ovígeras han sido de 60mm de L.C. (Scelzo y col., 1974), mientras que en la Isla Navarino se señala un tamaño promedio de madurez entre 100 y 110mm (Geaghan, 1973 ).

Con respecto a los machos, los estudios en general, han sido más intensivos, sobre todo en especies sometidas a una importante mortalidad por pesca. El criterio más utilizado por los investigadores ha sido el de tomar mediciones de varios aspectos morfológicos en un buen número de ejemplares y determinar los cambios en el crecimiento relativo y el tamaño en que se producen (Wallace y col., 1949; Watson, 1970; Campodónico y col., 1974). Brown y Powell (1972) junto con la alometría de los quelípedos, tuvieron en cuenta el peso del tracto reproductivo y el tamaño de los machos en etapa precopulatoria y también, Watson (1970) complementó su estudio con un análisis del conducto deferente (peso y apariencia).

En el cangrejo real del Pacífico Norte (*P. camtschatica*) se realizaron cortes del conducto deferente en machos de tamaño variado y procedentes de distintas localidades, utilizándose como criterio de madurez, la presencia de células secretoras del conducto deferente hipertrofiadas por su actividad (Wallace y col., 1949).

En un estudio de la centolla en el Estrecho de Magallanes, se comprobó la existencia de alometrías en la longitud y en el alto de la quela derecha, estimándose que la talla promedio de madurez se alcanza alrededor de los 90mm de longitud de caparazón (Campodónico y col., 1974).

Recientemente, se realiza una corta revisión de estos métodos, presentando un programa de computación que estima tamaños de madurez a partir de datos morfométricos, aplicándolo en el cangrejo real (Somerton, 1980) y en *Lithodes couesi* (Somerton, 1981).

### 1.2.3. Fecundidad y Fertilidad

El primer estudio de la natalidad potencial de la especie fue realizada en el Estrecho de Magallanes (Guzmán y Campodónico, 1972) con muestreos realizados entre 1970 y 1972 y con valores que oscilaron entre 4.111 y 39.303 huevos.

La numerosidad de huevos hallada en *Lithodes antarcticus* es notoriamente inferior a la estudiada en *Paralithodes camtschatica* en distintas áreas, donde una hembra adulta puede portar hasta 300.000 embriones y aún más. La baja fecundidad relativa de la centolla puede explicarse en parte por el gran tamaño de sus huevos y la menor talla promedio que alcanza la especie, si es comparada con las de *P. camtschatica* (Guzmán y Campodónico, 1972), existiendo también algunos datos de la especie en el Mar Argentino (Scelzo y col. 1974b). Estudios similares han sido realizados en *Lithodes murrayi* (Arnaud y Do-Chi, 1977) y en *Lithodes couesi* (Somerton, 1981).

El objetivo perseguido aquí es obtener la estimación del número de huevos de la especie en el área de estudio relacionándola con la realizada en el Estrecho de Magallanes y también para predecir en forma aproximada el número de larvas que serán liberadas y realizar cálculos de mortalidad en las primeras fases del ciclo de vida.

## 1.3. CARACTERISTICAS DEL DESARROLLO

### 1.3.1. Desarrollo Embrionario

El desarrollo embrionario de los artrópodos ha sido acom

pañado por transformaciones profundas en la ontogénesis original del grupo de los anélidos, produciéndose principalmente una transición de huevos telolecíticos a centrolecíticos y de una segmentación holoblástica a una superficial, incluyendo la pérdida del estadio trocófora. Mientras que en la mayoría de los artrópodos estos cambios han sido relativamente rápidos y sencillos, en los crustáceos se observa un complejo número de transformaciones antes de adquirir una segmentación meroblástica (Ivanova Kazas, 1977).

El desarrollo embrionario de *Lithodes antarcticus* es muy similar al que se presenta en los decápodos que han sido objeto de estudio (Dawydoff, 1928; Korscheldt, 1944; Shiino, 1950; Wear, 1967; Silberbauer, 1971). Como ellos, los estadios naupliares (nauplius y metanauplius) se hallan relegados al desarrollo ontogénico, típico de todos los decápodos que eclosionan en estado de zoea (Lebour, 1942).

En su estudio sobre el ciclo reproductivo de "cangrejos" costeros, Boolotian y colaboradores (1959) dividieron el desarrollo de *Emerita analoga* y cuatro especies de Brachyura en 10 estadios embriológicos, dando características muy resumidas, fáciles de confundir. Figueiredo y Barraca (1963) describieron 9 estadios en su estudio sobre *Nephrops norvegicus* y fueron luego ampliamente usados en especies afines. Silberbauer (1971) en su estudio del desarrollo de *Jasus lalandii*, divide la embriogénesis en cinco estadios, distinguibles todos ellos, a simple vista y semejante, en grandes rasgos, a la de *Lithodes antarcticus*. Estudios similares se realizaron también en *Nephrops andamanicus* (Berry, 1969) y en *Panulirus homarus* (Berry, 1971).

Los estudios sobre distintos aspectos de la embriogénisis en crustáceos superiores son frecuentes; aspectos ecofisiológicos del embrión, relacionados con la utilización de materia y energía, fueron efectuados en *Crangon crangon* (Pandian, 1967), *Eupagurus bernhardus* (Pandian y Schumann, 1967) y *Homarus gammarus* (Pandian, 1970).

Efectos de la temperatura sobre el desarrollo embrionario de 21 especies de decápodos, incluyendo estudios de crecimiento y éxito de la eclosión, fueron realizados con ejemplares de la costa británica (Wear, 1974).

También se hallan en la literatura, estudios sobre epibiosis y mortalidad en crustáceos decápodos, inicialmente efectuados en individuos cultivados (Fisher y col., 1975; Nilson y col., 1975) y también en poblaciones silvestres (Fisher y Wickham, 1976 y 1977). Estos últimos trabajos son importantes, ya que permiten obtener cifras concretas sobre la descendencia viva de la especie.

### 1.3.2. Desarrollo larval

El desarrollo larvario de *Lithodes antarcticus* ha sido ya morfológicamente estudiado en condiciones de cultivo, con ejemplares del Estrecho de Magallanes (Campodónico, 1971); los tres estadios larvales de zoea y la postlarva o "glaucothoe" fueron cultivados a una temperatura constante de 10°C, describiéndose las distintas etapas y comentándose la duración de cada uno de ellos y su mortalidad.



Sólo en otra especie del género (*Lithodes maia*) ha sido descrito el desarrollo, presentando solamente dos estadios de zoea previos a la glaucothoe (Mac Donald y col., 1957). En el género *Paralithodes*, en cambio, se presentan entre tres y cuatro zoea; *Paralithodes brevipes* presenta sólo tres (Kurata, 1956) y *Paralithodes camtschatica* (Marukawa, 1933) y *Paralithodes platypus* (Hoffman, 1968) poseen cuatro zoeas.

Recientemente, se realizó el desarrollo larval en laboratorio del otro litódido de la zona, *Paralomis granulosa*, el cual posee sólo dos estadios de zoea previos a la glaucothoe (Campodónico y Guzmán, 1981). Las características larvales de la familia se pueden apreciar en ambas especies estudiadas, con la excepción que los rudimientos de los pleópodos aparecen ya en la primera zoea en *Lithodes antarcticus* y en la de *P. granulosa* y también rudimientos de los pereiópodos que en la última especie mencionada aparecen bien desarrollados y segmentados. Esto indica que, en comparación con otras especies de la familia, las larvas de centolla y del centollón nacen en un avanzado estado de desarrollo (Campodónico, 1981).

Los estudios sobre las respuestas de las larvas de crustáceos superiores a las variaciones de las condiciones ambientales comienzan a estudiarse a partir de 1960, siendo luego muy numerosos los trabajos sobre requerimientos larvales, principalmente los referidos a temperatura y salinidad (Kurata, 1960b; Costlow y col., 1962 y 1966; Costlow y Bookhout, 1964 y 1965; Bookhout, 1964, etc.).

También se realizaron estudios relativos a los efectos de la alimentación correspondiendo los primeros aportes a trabajos efectuados con *P. camtschatica* (Kurata, 1959 y 1960a). De los factores estudiados, la temperatura parece ser el parámetro más importante y determinante de la duración del desarrollo y de las principales mortalidades observadas en los cultivos.

En *Lithodidae*, la única especie en la cual se analizan los efectos de temperatura y salinidad ha sido la centolla de Alaska, *P. camtschatica* (Kurata, 1960b). El objetivo del estudio ha sido conocer, fundamentalmente, los efectos de la temperatura y salinidad sobre la sobrevivencia larval, hasta llegar al estadio de post-larva, en el cual las condiciones óptimas para un cultivo deben ser cambiadas.

## 2. MATERIAL Y METODOS

## 2.1. BREVE DESCRIPCION DEL AREA ESTUDIADA

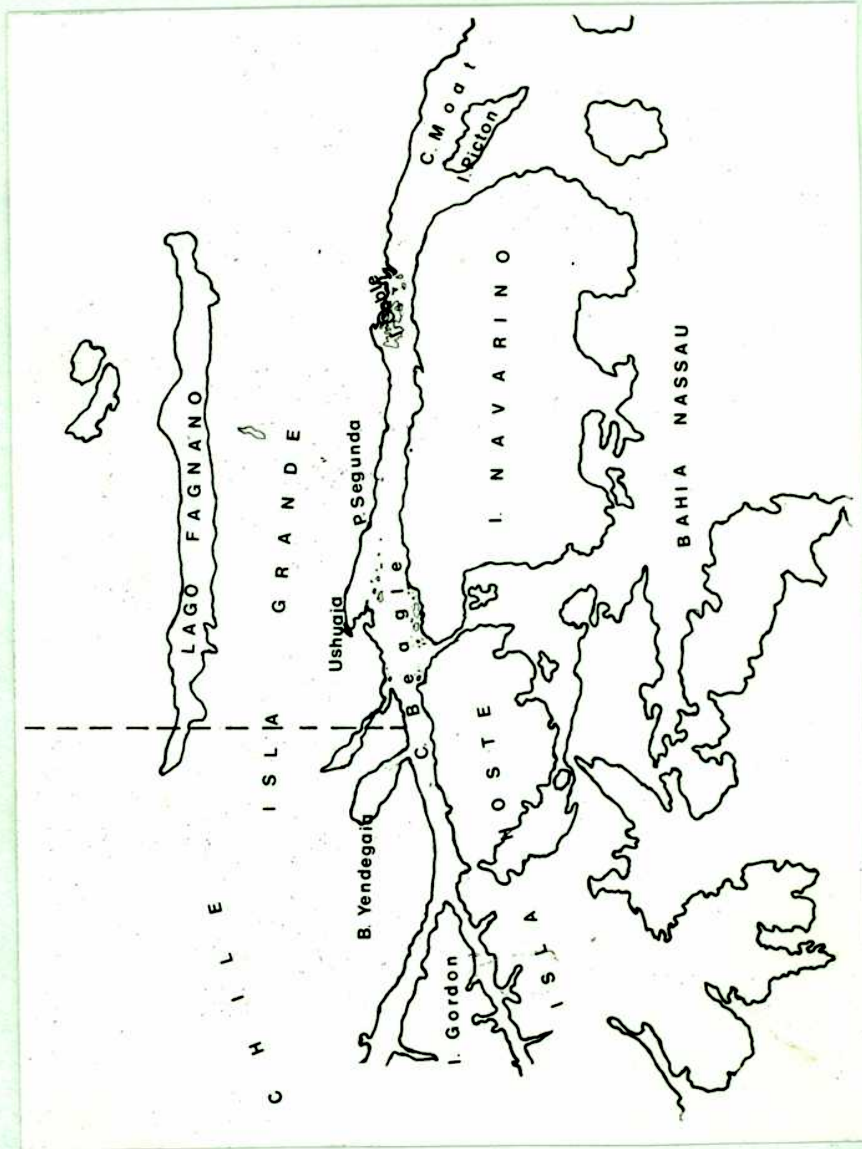
El área investigada comprende parte del Canal Beagle, que corre entre la Isla Grande de Tierra del Fuego y las Islas Navarino y Hoste (Figura 2), su recorrido es este-oeste y su extensión es de aproximadamente 212 Kms, con un ancho promedio de algo más de 4Kms. En su recorrido se presentan dos angosturas importantes: una constituida por la Isla Gable que señala el Paso Mackinley, de solo un poco más de 1Km de ancho y otro en la altura de la I. Gordon, más estrecho aún, en el sector occidental, territorio ya chileno.

A partir de Punta Segunda, la costa de la Isla Grande se extiende hacia el Noroeste, formando una entrada amplia, en cuya parte septentrional se encuentra la Bahía de Ushuaia; correlativamente, el Canal Beagle se ensancha hasta aproximadamente 9Kms. A esta altura se presentan una serie de islotes y bajofondos hasta el Canal Murray en la costa sur y hasta la Bahía Lapataia en la costa norte. Luego, el canal va reduciendo su ancho progresivamente y unos 30Kms luego de superar la Bahía Yendegaia, ya en Chile, el canal se bifurca por la interposición de la isla Gordon, formándose el brazo Noroeste y el Sudoeste, ambos de unos 50Kms de extensión.

El aspecto general de esta región es muy diferente del que se observa en el Canal Beagle Oriental, las costas están formadas por escarpadas montañas, que caen casi verticalmente sobre el agua y la profundidad aumenta notablemente.

La zona en que se efectuaron los muestreos se extiende

Figura 2:



entre la Bahía Almirante Sáenz Valiente, al sudoeste de la Bahía Lapataia y las Islas Becasses, al este de la Isla Gable.

En el Canal Beagle, las áreas de pesca están constituidas por zonas areno-fangosas con mucho depósito de conchillas, pero mezcladas con zonas rocosas, a juzgar por las algas y animales hallados, existiendo otro litódido, *Paralomis granulosa* con una distribución y hábitos muy semejantes a la centolla y capturados también comercialmente en la zona; los caladeros de ambas especies son a veces coincidentes, aunque en general las concentraciones densas de ejemplares se hallan separadas en dichos fondos en una disposición espacial aparente de tipo contagiosa o agregada.

El área de estudio comprende fondos típicos de erosión glacial, muy irregulares y las zonas bajas y planas se hallan pobladas por bosques ralos de "cachiyuyo" (*Macrocystis pyrifera*).

## 2.2. ORIGEN DE LAS MUESTRAS

Una gran proporción de los muestreos analizados fueron cedidos por las compañías pesqueras instaladas en Ushuaia, que también permitieron el embarque en reiteradas oportunidades, el uso de sus viveros y la extracción de muestras de los mismos. En general, la cantidad de ejemplares pequeños es poco representativa, ya que el arte de captura utilizado, que es la nasa o trampa, es selectiva para ejemplares de tamaño grande.

Otros muestreos fueron obtenidos por el personal estable de la Estación de Biología Marina Austral, durante las épocas de veda, en los años 1978, 1979 y 1980, entre los meses de enero

y mayo con nasas cedidas por una de las empresas pesqueras.

Por último, una importante cantidad fue obtenida entre setiembre de 1980 y fines de 1981 por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), que se hallaba realizando estudios biológico-pesqueros de *Lithodes antarcticus* mediante un convenio celebrado con las compañías pesqueras de la zona.

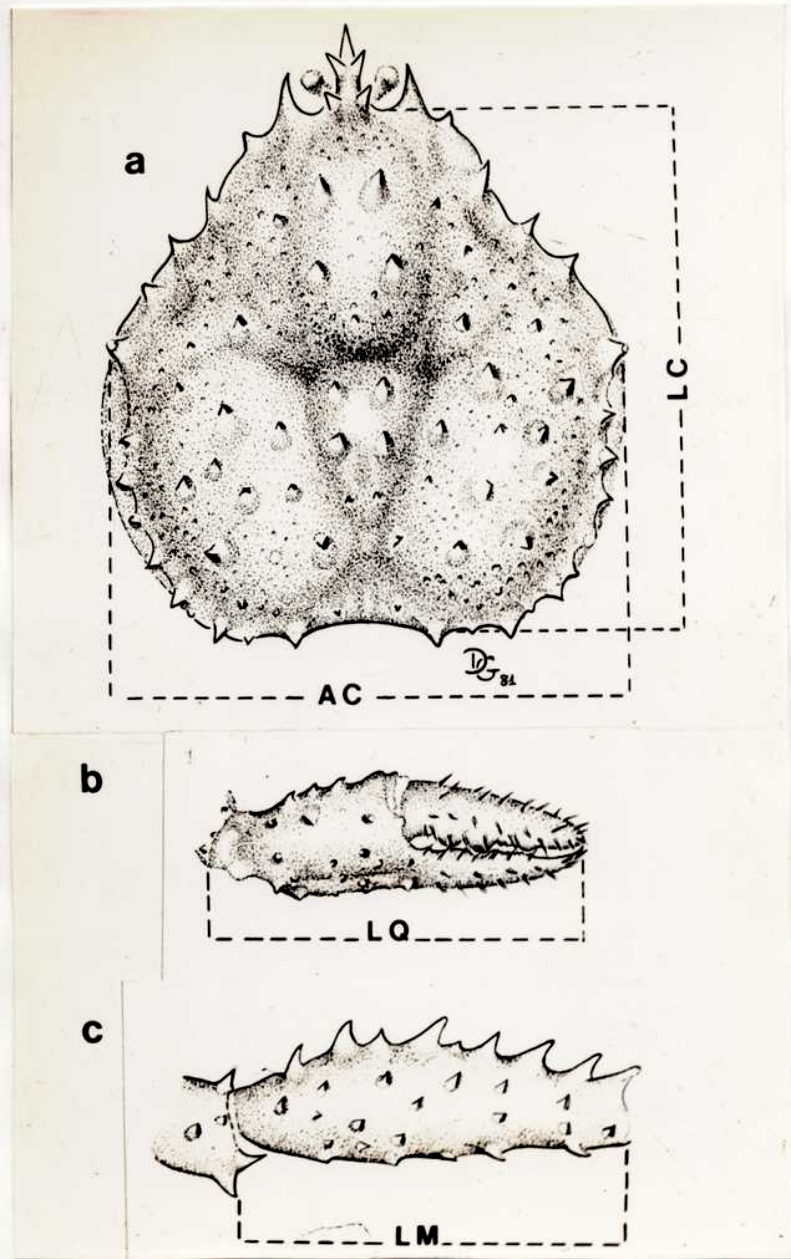
Buena parte del material muestreado, principalmente el constituido por hembras de la especie, ha sido utilizado con distintos fines, que corresponden a los temas de reproducción, madurez sexual, embriología, etc.

### 2.3. MEDICIONES EFECTUADAS

El material de *Lithodes antarcticus* estudiado proviene de los fondos comunes de pesca del Canal Beagle, siendo sus medidas realizadas con calibre y con una precisión de 0,1mm. Las medidas tomadas fueron las siguientes:

1. Longitud del cefalotórax o caparazón (L.C.): medida desde el margen orbital posterior sin incluir la espina rostral, hasta el extremo posterior mediano (Figura 3 a).
2. Ancho del cefalotórax o caparazón (A.C.): este se ha medido en la parte más ancha del mismo, localizada en el tercio posterior, siguiendo la línea que separa las regiones gástrica y cardíaca y excluyendo las porciones membranosas, que se proyectan más y se hunden fácilmente al presionar con el calibre (Figura 3 a).

Figura 3:





3. Longitud del quelípedo derecho (L.Q.D.): tomado desde su articulación y el extremo de los dedos ya sea el móvil (dactilopo dito) o el fijo (extremo del propodito) (Figura 3 b).
4. Altura del quelípedo derecho (A.Q.D.): medida en la altura del margen anterior dorsal del propodito (Figura 3 b).
5. Longitud del meropodito (L.M.): tomada en el segundo par de pereiópodos caminadores, entre los extremos del artejo (Figura 3 c).

Otra de las mediciones tomadas en algunos muestreos ha sido el peso, tanto en ejemplares enteros como en ovarios, huevos, etc. que se expresa en gramos y ha sido efectuado en balanzas analíticas, con precisión de 0,1mg.

#### 2.4. CICLO DE MADURACION GONADAL

En los estudios de los ciclos reproductivos en crustáceos han sido los principales métodos de estudio utilizados:

- a. mediante el análisis histológico de gónadas
- b. mediante el análisis del "índice gonadal"

Ambos métodos han sido ampliamente utilizados también en otros organismos marinos (Giese, 1959).

El desarrollo gonadal se efectuó con submuestreos de hembras de *Lithodes antarcticus* maduras, realizados por biólogos del

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero y por el autor entre agosto de 1980 y 1981. Se estudiaron mensualmente entre 15 y 51 ejemplares adultos, a los que se les extrajeron ovarios y huevos, que fueron fijados en solución de formol salino al 10% y luego, sometidos a los procesos comunes de deshidratación e inclusión en parafina para obtención de cortes histológicos. Estos se efectuaron de 7-8  $\mu$  de espesor y fueron coloreados con hematoxilina-eosina. El abundante vitelo presente dificultó en algunos casos, la confección de buenos preparados, pero siempre pudo determinarse sin inconvenientes la etapa del ciclo en que se hallaba.

Entre 1977 y principios de 1979 también se obtuvieron pequeñas muestras de ejemplares de la especie que fueron fijados en líquido de Bouin, líquido de Clarke y formol-calcio en los cuales se obtuvo alguna información histoquímica de las células sexuales, mediante la realización de las siguientes tinciones:

- a. Reacción de Feulgen-Rosenbeck, para determinación de ADN
- b. PAS antes y después de la acción de diastasa de malta para determinación de glicógeno
- c. PAS y Alcian blue para diferenciar mucopolisacáridos ácidos y neutros
- d. Negro Sudán 'B' para determinar lípidos.

También se efectuaron mediciones de oocitos mensuales en muestras fijadas en formol salino mediante el uso del ocular micrométrico y bajo microscopio estereoscópico.

En los meses de enero, marzo, junio, setiembre y diciembre, entre 1978 y 1979, se efectuó un análisis del índice de condiciones o porcentaje en peso del ovario respecto al peso total en hembras ovígeras extraídas de la pesca comercial. Las muestras consistieron solamente de 4 a 6 ejemplares cada una.

## 2.5. FERTILIDAD

Para el análisis de la fertilidad, las hembras ovígeras fueron fijadas en formol salino al 10% ó formol salino-acetato de calcio al 10%; la masa de huevos de cada hembra fue extraída cortando los pleópodos por su base y separando luego los huevos de las sedas ovígeras a los que se encuentran adheridas; estos fueron luego colocados espaciadamente en papel absorbente para eliminar el exceso de agua, pesándose luego toda la masa ovígera (H) y una submuestra de 100 a 200 huevos (h); así, el número total de huevos (N) es:

$$N = \frac{H \cdot n}{h}$$

Se estimaron también en este estudio, las regresiones para cada año de muestreo y una comparación de estas mediante un análisis de covarianza.

## 2.6. MADUREZ SEXUAL

Para este estudio, se utilizaron machos y hembras no para

sitados con *Briarosacus callosus*. Se analizaron 1304 hembras capturadas entre junio y diciembre desde 1977 hasta 1980 en ejemplares que midieron entre 47 y 131mm de L.C. En cada una de ellas, se observó:

- a. Presencia o ausencia de embriones en los pleópodos
- b. Presencia de sedas ovíferas con restos de funículos y cápsulas embrionarias, indicadoras de una eclosión previa
- c. Estado de desarrollo y madurez del ovario
- d. Grado de expansión del abdomen

Con respecto a los machos, el objetivo del estudio fue el de determinar mediante el análisis macro y microscópico del conducto deferente, el tamaño al cual se alcanza la madurez sexual, indicada por la presencia de espermátóforos y espermatozoides en el mencionado conducto. Para esto, se analizaron a partir del mes de setiembre y entre 1979 y 1981 un total de 194 ejemplares machos, cuya longitud de caparazón osciló entre 65,4 y 134,7mm.

## 2.7. PARASITOSIS DE *Briarosaccus callosus* BOSCHMA

Se estudiaron aquí los efectos de *Briarosaccus callosus* en las hembras y machos de *Lithodes antarcticus*. A partir de 1977, se analizó cada ejemplar parasitado, totalizando 29 ejemplares con parásito estudiados y 10 casos más en los cuales no se hallaba la "externa" de este animal, sino una cicatriz que señalaba su condi ción de post-parasitados.

Se efectuó también análisis de incidencia en la población en muestreos numerosos.

## 2.8. DESARROLLO EMBRIONARIO

El período de incubación se analizó mediante la determinación de una fecha media de fecundación a fines de primavera en 1980 y una fecha media de eclosión larval, a principios de la primavera de 1981, mediante muestreos consecutivos dentro de cada época.

Se analizaron las muestras mensuales de huevos a simple vista y bajo lupa, para verificar los cambios sufridos por el embrión durante la incubación y poder así establecer una escala arbitraria de desarrollo. El análisis de crecimiento en tamaño y volumen se ha realizado con huevos fijados en formol salino-acetato de calcio.

Inicialmente, a cada hembra se le extraían varios huevos de cada uno de los pleópodos para observar la posible existencia de variaciones en el desarrollo de los embriones de una misma masa ovígera, analizándose siempre morfología del huevo, estado de desarrollo del embrión, coloración, presencia de eritróforos, variaciones del pigmento en los ojos y desarrollo de esbozos y apéndices, bajo lupa. Asimismo, se midió con ocular micrométrico el diámetro medio de unos 80 huevos al azar y se efectuó también el estudio de la variación de volumen que experimenta el huevo, calculado según la siguiente expresión:

$$V = \frac{4}{3} abc, \text{ donde:}$$

a, b y c representan los radios medidos en los tres ejes perpendiculares y siendo sus medidas el promedio de 10 huevos analizados por ejemplar.

Se efectuó también, un análisis de la epibiosis de los huevos agrupándola en cinco categorías, según una escala ya utilizada en *Cancer magister* (Fisher y Wickham, 1976); para el estudio de la mortalidad, también se siguió el criterio de estos autores, determinándose como tal el número de cápsulas embrionarias vacías y descartándose en el análisis ejemplares cercanos a la eclosión. Para este estudio se revisaron muestras de 42 hembras ovígeras durante 1979 y 1980 y se analizaron los huevos remanentes en 103 hembras post-ovígeras, para determinar sus causas de mortalidad en muestreos efectuados durante el mes de noviembre de ambos años mencionados. A cada ejemplar se le extraía un pleópodo completo con sus huevos, separándose luego una fracción de los mismos, que incluyó entre 154 y 236 embriones; luego de fijados, se enjuagaron con agua destilada y se observaron bajo microscopio con luz transmitida, identificándose también el estadio de desarrollo en que se hallaban.

Para determinar el contenido de agua, se extrajeron entre 80 y 100 huevos de distintos estadios, se enjuagaron rápidamente con agua destilada para erradicar adherencias extrañas y

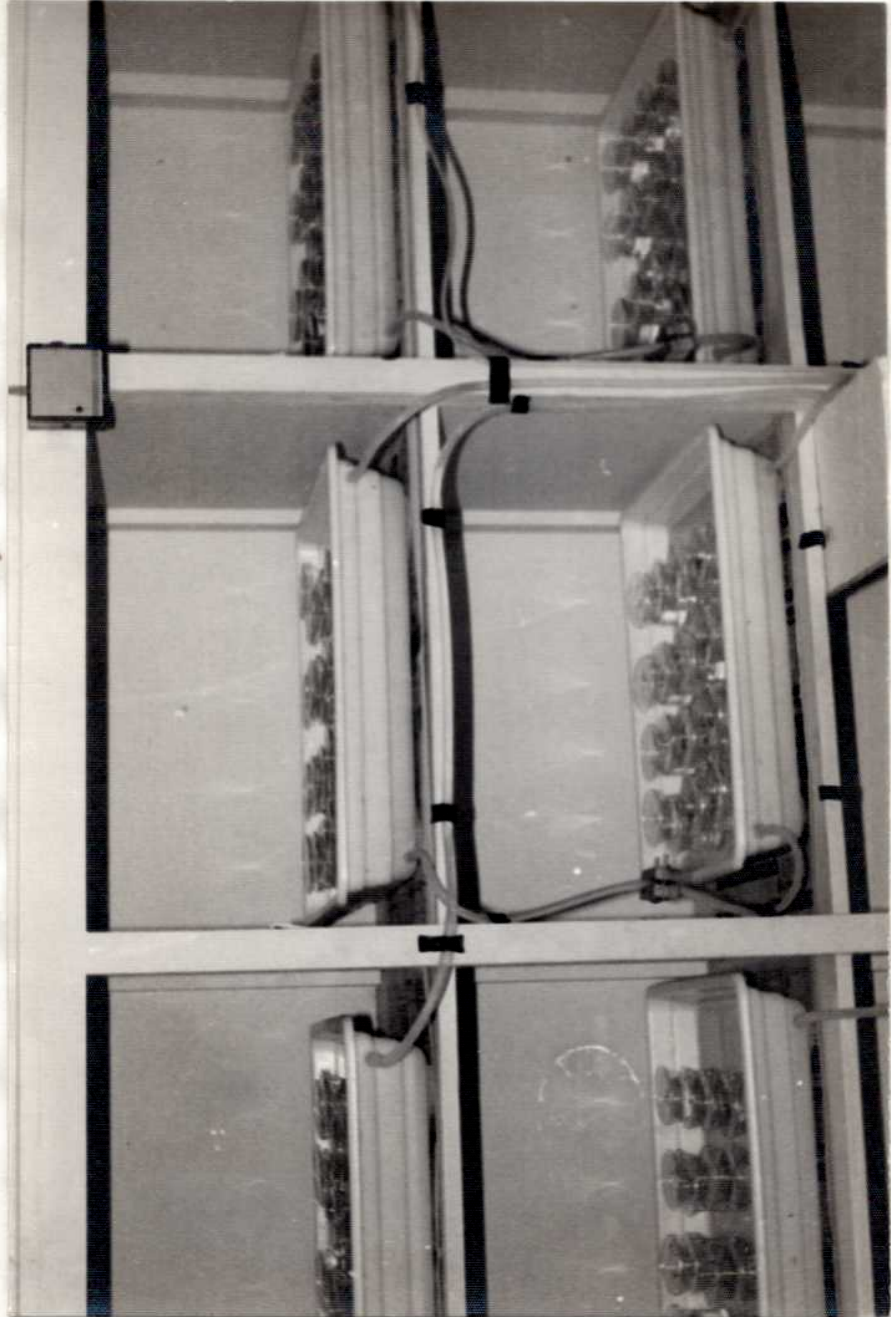
fueron expuestos luego en forma separada para eliminar el exceso de agua y la que queda adsorbida entre los huevos. El contenido de agua se determinó pesando en balanza analítica el material antes y después del secado en estufa a 80-90°C hasta peso constante, logrado luego de 5 a 6 horas.

## 2.9. DESARROLLO LARVAL

El estudio del desarrollo larval ha sido realizado con anterioridad en laboratorio (Campodónico, 1971). El presente trabajo ha consistido en comparar los efectos de diferentes temperaturas y salinidades, para conocer la mortalidad en ellas y para averiguar también la duración total del desarrollo y de cada estadio larval de la especie hasta llegar a post-larva o glaucothoe. El método de cultivo es el mismo que han seguido Costlow y colaboradores (1960, 1962). Básicamente consiste en el cultivo de larvas en recipientes separados y sometidos a distintas temperaturas y salinidades, a los cuales se le cambia diariamente el agua y el alimento. Las variaciones de temperatura se lograron instalando un laboratorio con 14°C constantes y mediante un baño flúido a baja temperatura, a partir del cual se hace circular el mismo mediante bombas acopladas con distintos flujos, hacia bandejas en las cuales se hallan los recipientes de cultivo (Figura 4); de esta manera, se obtuvieron cuatro bandejas con distintas temperaturas:

- |    |      |   |       |
|----|------|---|-------|
| 1- | 5,5  | ± | 0,5°C |
| 2- | 7,5  | ± | 0,5°C |
| 3- | 9,5  | ± | 0,5°C |
| 4- | 13,5 | ± | 0,5°C |

Figura 4:





Con respecto a la salinidad, se programaron cuatro niveles distintos y con diferencia de 3‰ entre ellos, partiendo del 32‰ que fue la salinidad hallada en el agua superficial costera. Así las cuatro salinidades fueron:

- 26 ‰
- 29 ‰
- 32 ‰
- 35 ‰

La temperatura superficial del agua de mar a fines de septiembre de 1981 era de aproximadamente 5°C y a fines de octubre de unos 6,5°C; por esta causa, se programaron temperaturas a partir de los 5°C, tratando de hallar una que, aparte de disminuir la duración del período, no produzca mortalidades elevadas.

En cuanto a la salinidad, se realizaron inicialmente análisis en varias localidades costeras, variando estas entre 31 y 33‰ y disminuyendo en forma paulatina diariamente, debido al efecto del deshielo. No se efectuaron variaciones bruscas, como se observa en casi toda la bibliografía consultada, programándose menores diferencias y menor amplitud en la experiencia ya que, invariablemente, en organismos no estuariales, la mortalidad entre 10‰ y 20‰ es total y en los primeros estadios.

Para esta experiencia se utilizaron dos hembras ovígeras capturadas en las Islas Willie, al sur de la Bahía de Ushuaia, en profundidades que oscilaron entre 25 y 40m. Se trataba de dos ejemplares cuyos embriones ya habían comenzado a eclosionar. Una

de ellas fue colocada en acuario previa limpieza de epibiosis y a la restante se le extrajeron los pleópodos con sus embriones, los que fueron colocados en otro acuario suspendidos en el agua, la que se hallaba a 5°C, aproximadamente. Ese mismo día, cerca de medianoche, se eliminaron las nacidas y se limpiaron perfectamente los acuarios.

Al comenzar la experiencia al día siguiente, se juntaron las larvas procedentes de ambos ejemplares en un recipiente único, realizándose un breve examen morfológico previo, para evitar colocar deformes y/o dañadas y se separaron al azar en los recipientes definitivos. Las larvas que iban a ser transferidas a salinidades de 29 y 26‰, pasaron por un período de adaptación de 3 y 6 horas, respectivamente, en el cual se iba disminuyendo paulatinamente, mediante un goteo lento de agua destilada. Las larvas fueron recibidas en agua a 5°C y recién durante ese día se comenzó a elevar la temperatura hasta sus condiciones definitivas.

El agua en que se recibieron las hembras ovíferas, como así también toda la utilizada en la experiencia, fue filtrada con membranas de 0,22µm, para obtener el agua con salinidad de 35‰. Se debió evaporar agua de mar y para los niveles inferiores deseados se agregó agua destilada también filtrada.

Durante el primer día, las larvas fueron alimentadas con nauplius y metanauplius de cirripedios obtenidos del plancton y luego, con nauplii de *Artemia salina* cultivadas en laboratorio.

Todos los baños de temperatura constante llevaban la misma distribución de los recipientes, organizada mediante tablas de números al azar, a fin de aleatorizar la posible influencia del flujo de refrigerante en las bandejas, pese a no haberse notado diferencias entre ellas. La experiencia se diseñó con cuatro réplicas de siete ejemplares cada una y para cada combinación de temperatura y salinidad.

Los recipientes utilizados fueron de 150ml, lo que ha arrojado una densidad aproximada de una larva cada 20ml; esta baja densidad se ha programado por dos razones: la primera de ellas es el gran tamaño de las larvas y también para reducir la probabilidad de encuentro y el posible canibalismo observado en otras especies cultivadas.

Para analizar las diferencias entre los porcentajes de individuos que alcanzaron el estadio glaucothoe en las distintas condiciones, se usó un análisis de varianza factorial 4 x 4 (temperatura y salinidad en cuatro niveles cada uno) con cuatro réplicas: esto permite analizar la interacción entre estos dos factores, indicando si actúan en forma independiente (Bliss, 1967).

Se utilizó el método de comparaciones múltiples de Duncan para comparar de a pares todos los niveles de cada uno de los factores; esta es una prueba de mínimo riesgo promedio que reduce en proporción a los grados de libertad la probabilidad de no rechazar la hipótesis conjunta relativa a las medias de los grupos (Duncan, 1961).

### 3. RESULTADOS

## Abreviaturas utilizadas en microfotografía

CF	células foliculares
CS	conducto seminífero
ES	epitelio secretor
GV	glóbulos vitelinos
N	núcleo
n	nucleolo
OG	oogonias
PV	oocitos previtelogénicos
SC	espermatoцитos
SC I	espermatoцитos I
SC II	espermatoцитos II
SD	espermátidas
SF	espermatóforos
SG	espermatogonias
SZ	espermatozoides
T	túbulo testicular
TC	tejido conjuntivo
VP	oocito en vitelogénesis proteica
VS	oocito en vitelogénesis secundaria

### 3.1. SEXUALIDAD Y REPRODUCCION

#### 3.1.1. Dimorfismo sexual

La centolla, al igual que el resto de los litóidos y braquiuros estudiados, muestra varios rasgos de diferenciación sexual secundarios, que a continuación se mencionan:

- a. Tamaño general: es un hecho bien conocido que el macho alcanza tallas bastante más grandes que las hembras y por lo tanto, pesos superiores también. En el Canal Moat, al sur de la Isla Grande (55°03' LS y 66°37' W) se capturaron ejemplares con longitudes de caparazón de hasta 186mm, en profundidades cercanas a 100-150m.

El 27 de Octubre de 1979 se capturó en la zona un ejemplar macho con las siguientes características (Figura 5):

LC : 182,1mm  
AC : 216,1mm  
L.Q.D.: 153,3mm  
A.Q.D.: 70,0mm  
L.M. (pata 1): 168,7mm  
L.M. (pata 2): 174,9mm  
L.M. (pata 3): 167,1mm

Peso corporal (muerto hacía varias horas): 4,200 Kg

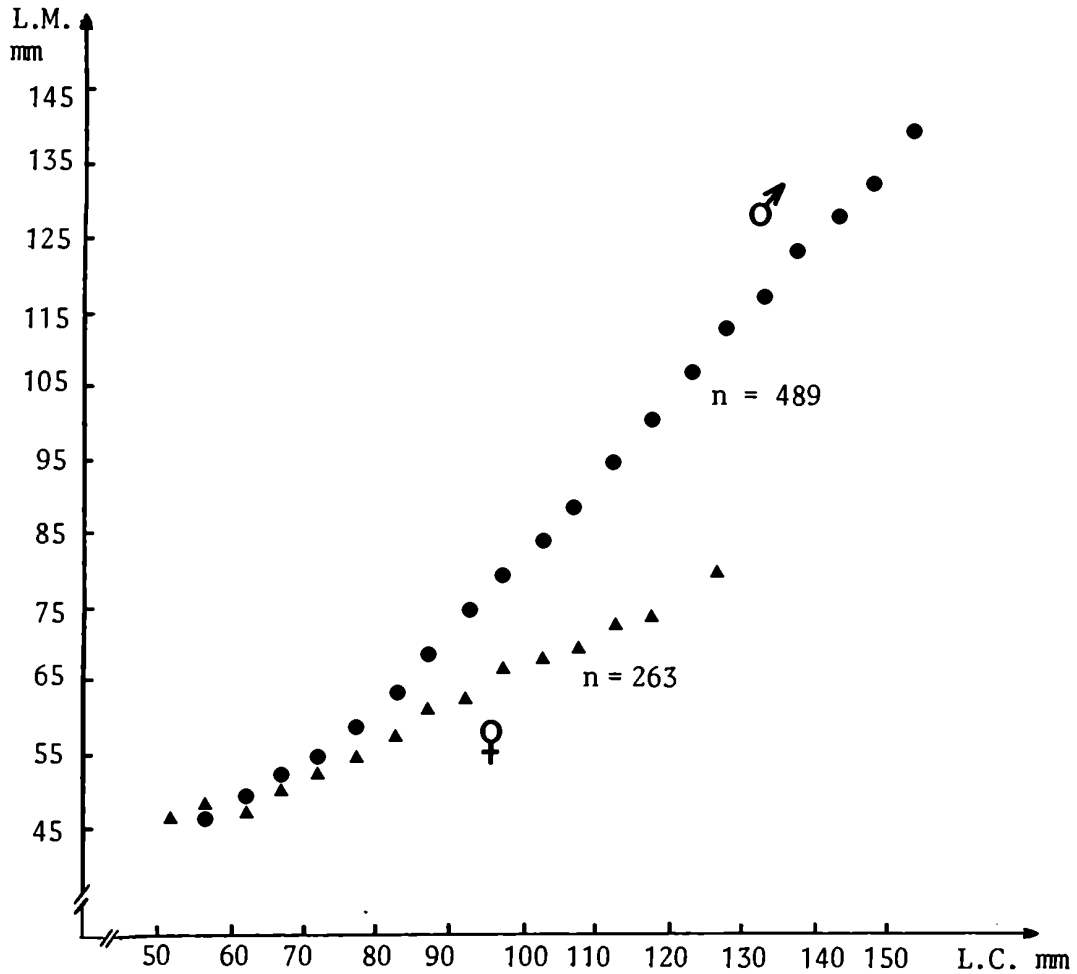
El récord de tamaño observado (L.C.: 186mm) pesaba según los pescadores, algo más de 7Kg; las hembras de la especie pueden alcanzar como máximo, unos 140mm de L.C. y su peso no supera los 1,5Kg.

Figura 5:



- b. Tamaño de las patas caminadoras: la longitud de los apéndices es otra característica bien notable a simple vista, pues dorsalmente se pueden reconocer los machos a partir de los 80-90 mm de L.C. La longitud del meropodito (L.M.) del segundo par de patas caminadoras ilustra perfectamente este hecho (Figura 6).

Figura 6:



c. Tamaño del quelípedo derecho: es un hecho muy difundido los crecimientos diferenciales de distintas partes del cuerpo en estos crustáceos, donde se producen principalmente en los apéndices variaciones importantes en la velocidad de crecimiento. En los machos se ha visto y explicado que el quelípedo derecho presenta este fenómeno de alometría positivo;

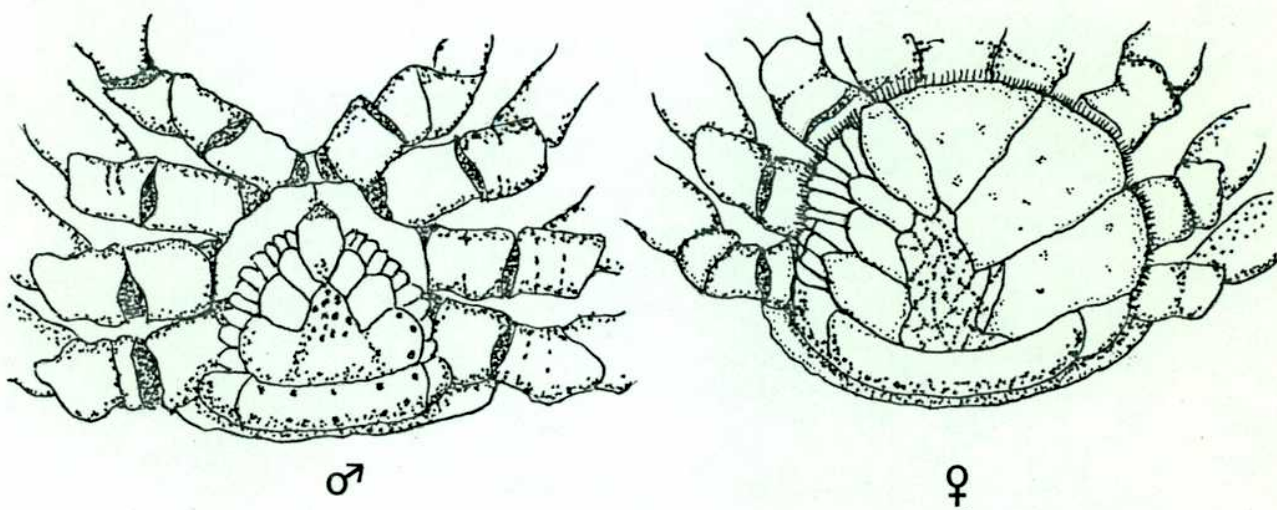


tanto la longitud, como la altura y el grosor, se hallan incluidos en estos cambios (Stuardo y Solís, 1963; Campodónico y col., 1974; Scelzo y col., 1974b).

En *Paralithodes camtschatica* se encontró que en las relaciones de las partes corporales estudiadas, se presentaba una "ruptura" de la línea que simbolizaba los crecimientos relativos y la misma se producía al alcanzar la madurez sexual (Wallace y col., 1949).

- d. Presencia de pleópodos: al igual que el resto de las especies de Paguroidea, los machos de *Lithodes antarcticus* carecen de apéndices abdominales, mientras que la hembra posee tres pares, uno de ellos, de menor tamaño que el resto.
- e. Morfología del abdomen: este es el rasgo más notable y el que permite diferenciar bien los sexos, aún en ejemplares muy jóvenes.

Figura 7:



Si bien la diferencia no es tan abrupta como en *Brachyura*, el abdomen en los machos tiene forma de V y es perfectamente simétrico; en las hembras, en cambio, este tiene un contorno semicircular y es muy asimétrico como se evidencia por el gran desarrollo de las placas izquierdas del pleon (Figura 7).

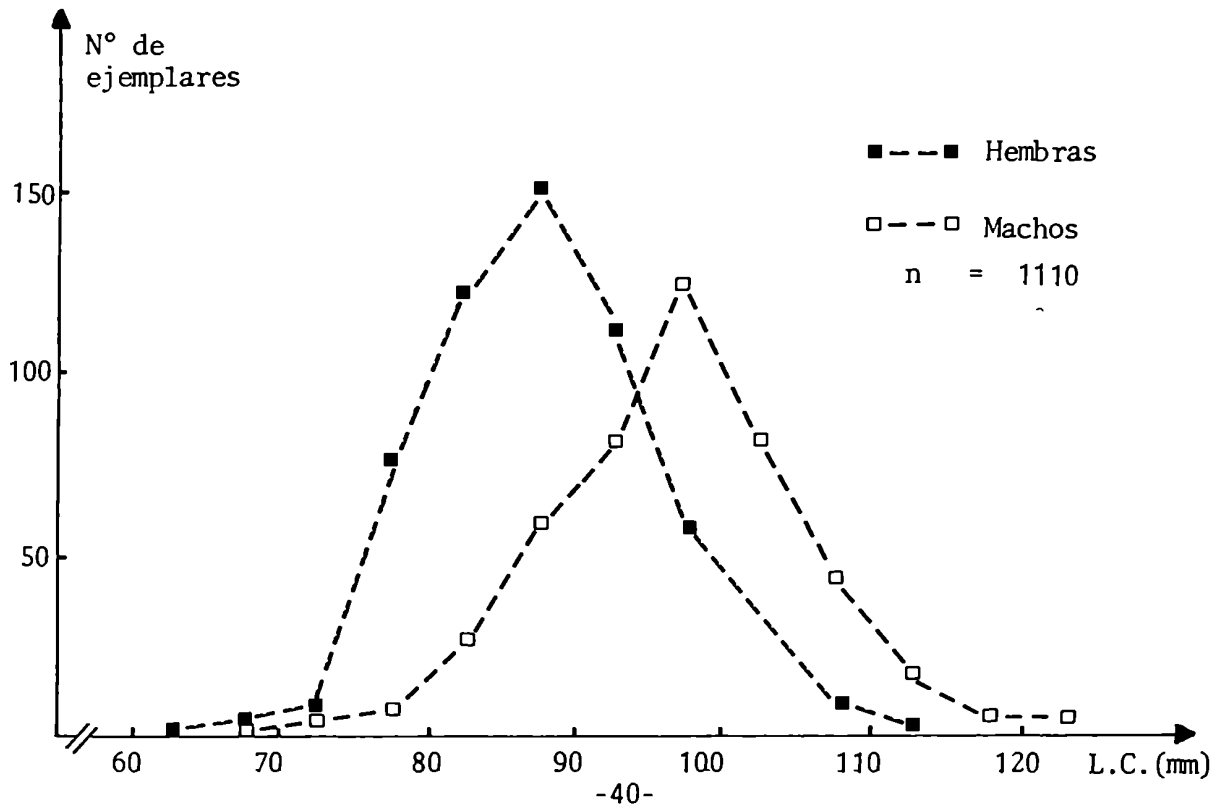
### 3.1.2. Proporción sexual

Las capturas obtenidas con las trampas o nasas comerciales en el Canal Beagle, exhiben proporciones sexuales variadas con predominio, a veces, netos de machos, a veces, de hembras y aún con relaciones cercanas al 1:1.

Las capturas con red de enmalle arrojan generalmente mayores proporciones de machos que de hembras, existiendo varias hipótesis para explicar este hecho; según Geaghan (1973) existirían diferencias en el comportamiento de ambos sexos, moviéndose las hembras menos que los machos; otra explicación posible dada por este autor es la selectividad en cuanto a talla que tendrían las redes, siendo más selectivas para los machos por su mayor tamaño. Las proporciones obtenidas utilizando trampas varían bastante aunque existe una tendencia general a capturar mayor cantidad de machos que hembras; son frecuentes porcentajes superiores al 75% y hasta un 90% en "patrones" de embarcación con mucha experiencia pesquera en el Canal Beagle. Sin embargo, se ven a veces también casos inversos, con porcentajes de hembras superiores al 80%.

En junio de 1978, se realizó una salida de pesca, en la cual se capturaron 1.110 ejemplares: 480 machos y 630 hembras (Figura 8) como resultado del izamiento de 60 trampas entre Punta Segunda y Puerto Remolino, varias millas al este del primer accidente mencionado. En el área de Punta Segunda, se levantaron 20 trampas obteniéndose un total de 295 ejemplares, 233 machos (79%) y 62 hembras (21%), mientras que en Puerto Remolino se recolectaron 533 animales en 20 trampas de los cuales 458 (86%) fueron hembras.

Figura 8:



Estos hechos podrían indicar que los sexos tienen una disposición de tipo contagiosa y no al azar, aunque los datos son poco representativos y en algunos casos, contradictorios.

Según se vio en Santa Cruz (Angelescu, 1960) y en el Estrecho de Magallanes (Stuardo y Solís, 1963) a medida que se aproxima la época de reproducción, primero los machos y más tarde las hembras emigran a aguas someras; este hecho apoya la hipótesis de una distribución no al azar de los sexos, por lo menos en determinadas épocas del año.

También los pescadores aseguran la existencia de agregaciones de machos y hembras separados entre sí, aunque siempre aparece en las "líneas" o grupos de trampas una pequeña proporción del sexo contrario. De esta manera, las hembras mostrarían tendencia a ser capturadas con otras hembras y los machos a ser capturados con otros machos.

### 3.1.3. Morfología del aparato reproductor

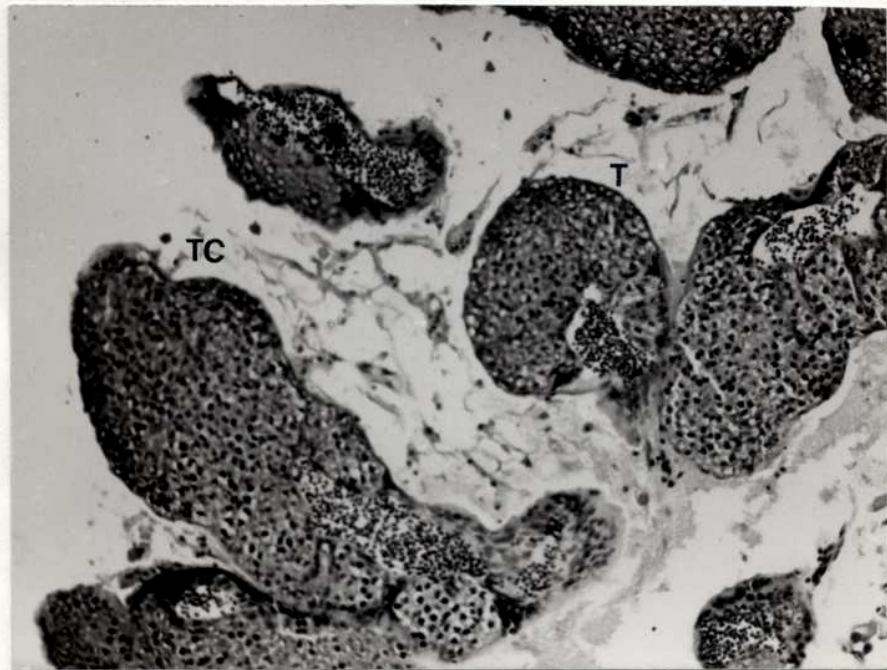
#### 3.1.3.1. Masculino

El aparato reproductor masculino comprende un par de testículos, los conductos seminíferos y los conductos deferentes, que desembocan en el orificio genital ubicado en el coxopodito del quinto par de pereópodos.

Los testículos se encuentran formados por un único tubo o sáculo blanquecino, delgado y muy enrollado, ubicado dorsal y posteriormente en el cefalotórax y parcialmente inmerso en

la masa del hepatopáncreas. No se observa en la especie unión de ambos testículos, como sucede comúnmente en Brachyura, pero los túbulos de cada uno se hallan unidos débilmente por tejido conectivo laxo (Figura 9).

Figura 9:



Ambos testículos se ubican preferentemente en la mitad correspondiente del animal, pero se han presentado casos en los cuales el testículo derecho se hallaba en el costado izquierdo del animal.

El tamaño del testículo varía aparentemente de acuerdo a

la talla de los individuos y al grado de maduración del mismo; En *Paralithodes camtschatica* su longitud oscila entre 1,5 y 5 metros y en los ejemplares adultos no depende de la edad (Sapelkin y Fedoseev, 1978). El diámetro es invariable en un mismo animal oscilando entre 0,4 y 1mm entre distintos individuos. La pared o cubierta testicular tiene la misma composición básica en toda su longitud; desde afuera hacia dentro se aprecia una membrana serosa muy delgada, luego una capa de tejido conjuntivo y el epitelio germinativo.

Las células sexuales se disponen dentro del túbulo en forma concéntrica, aunque siempre se observan los mismos tipos de espermatoцитos en un corte de testículo. A lo largo del túbulo se aparecía en toda su longitud el conducto seminífero (Figura 10) que va aumentando paulatinamente su tamaño a medida que se acerca al final del testículo; este conducto se halla separado del testículo propiamente dicho por un delgado epitelio y se halla ocupado exclusivamente por espermatozoides. Se ha elegido aquí el término de conducto seminífero en lugar del antiguamente denominado "vasa efferentia" ya que esta terminología implica la presencia de varios ductos.

La conexión entre conducto seminífero y deferente se realiza por un corto ducto intercalar, comúnmente colmado de espermatozoides y con un lumen interno variable (Figura 11).

A continuación se presenta el canal deferente, enrollado y de escaso diámetro inicial, pero bien engrosado en su parte media y posterior, con un diámetro que oscila entre 1 y 4 mm, aproximadamente.



Figura 10:

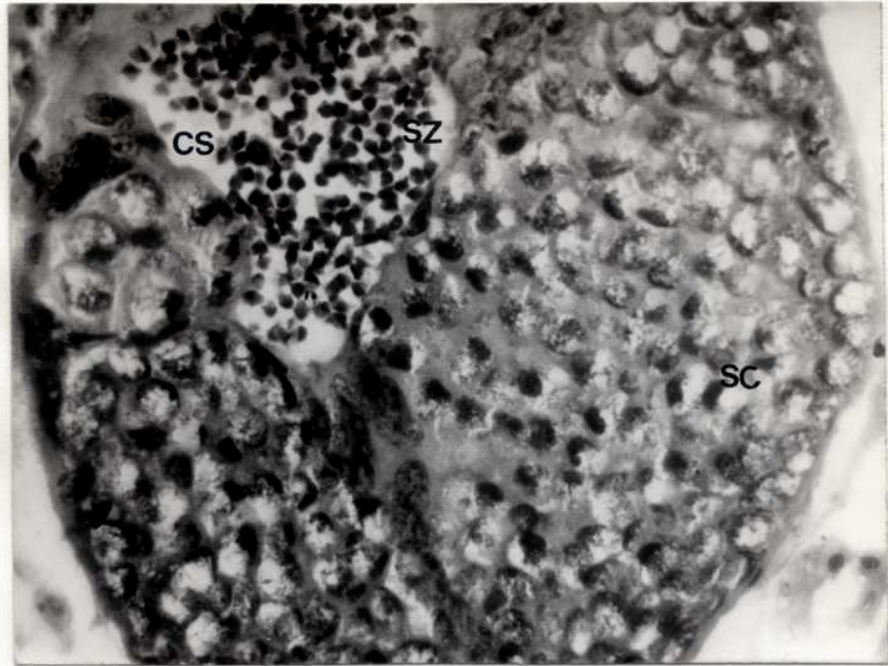
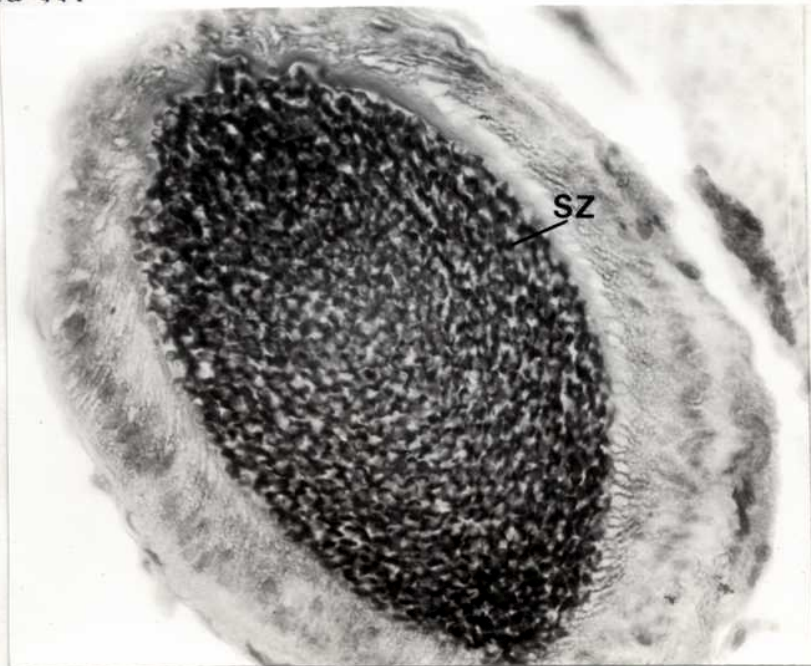


Figura 11:







El conducto deferente varía en estructura durante su recorrido, reconociéndose generalmente en crustáceos decápodos tres partes principales (Vasisht y Relan, 1971; Silberbauer, 1971; Farmer, 1974): una región anterior, una intermedia y una distal eyaculatoria.

La pared del conducto deferente es similar en su constitución al testículo, pero la capa de tejido conjuntivo se halla más desarrollada y bajo ésta aparece una capa muscular de distinto desarrollo según las regiones definidas.

El conducto deferente anterior o proximal presenta un diámetro relativamente pequeño y un lumen interno minúsculo, debido al gran desarrollo de la capa de tejido epitelial, constituida por células cilíndricas de gran actividad secretoria (Figura 12). En este sector los espermatozoides son rodeados por una cubierta acelular secretada, que representa la primera envoltura espermatofórica; la luz del conducto se agranda luego paulatinamente, segregándose en esta zona una cubierta secundaria, más engrosada que la anterior que representa el "hilo" espermatofórico o espermatóforo propiamente dicho (Figura 13).

El conducto deferente intermedio y distal tienen una sección más engrosada que el resto, excepto la zona terminal eyaculatoria, cuyo diámetro es menor. La región intermedia es principalmente almacenadora, careciendo del epitelio secretor tan desarrollado y presentando en cambio, fibras musculares circulares y regiones con paquetes musculares longitudinales (Figura 14).

Figura 12:



Figura 13:

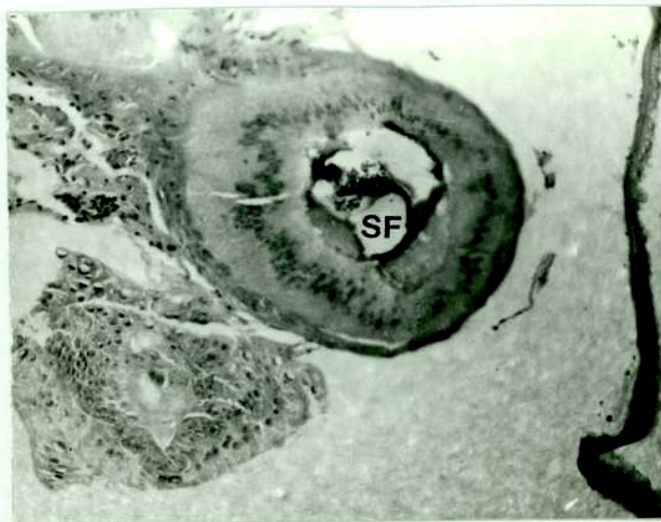
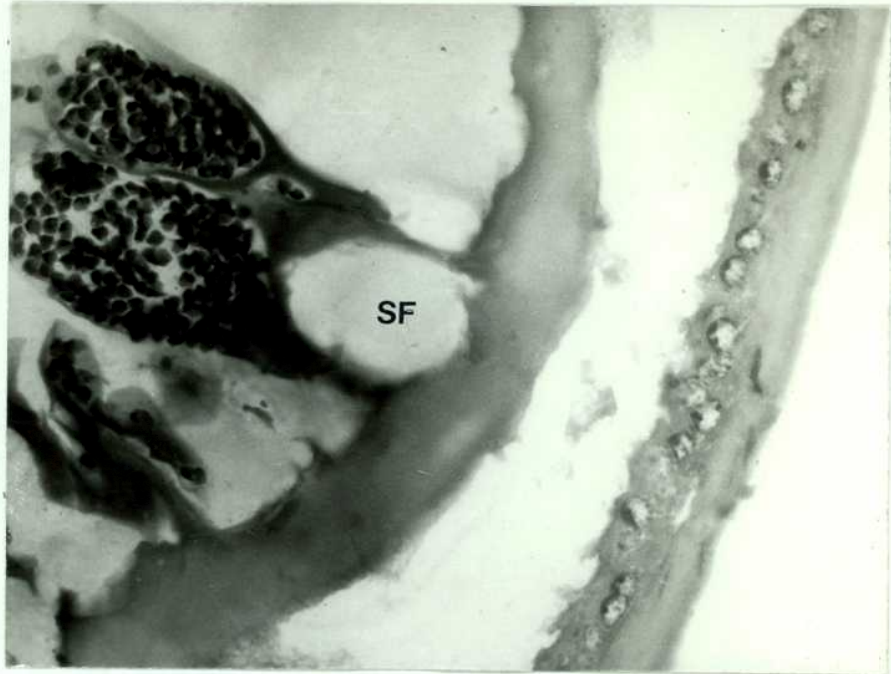


Figura 14:



La región distal es muy semejante a ésta, con musculatura circular y longitudinal y desemboca en el orificio genital, que se halla ubicado en la zona distal del coxopodito del quinto par de pereiópodos rodeado casi por completo de una abundante pilosidad.

#### 3.1.3.2. Femenino

El aparato reproductor de la hembra de *Lithodes antarcticus* está constituido por un par de ovarios y los oviductos que

lo comunican con el orificio genital, ubicado en el coxopodito del tercer par de pereiópodos.

Los ovarios se encuentran ubicados dorsalmente, sobre el hepatopáncreas e intestino y bajo el amplio pericardio, extendiéndose desde la zona posterior al estómago hacia atrás, hasta el abdomen. En individuos inmaduros los ovarios son delgados y largos, de color crema o beige (Figura 15a), pero al comenzar la madurez y entrar los oocitos en vitelogénesis, el volumen aumenta y el color se torna paulatinamente naranja rojizo, luego rojo ocre y finalmente, adquieren un tono borravino claro o marrón rojizo oscuro en los maduros, representando una importante proporción de la masa visceral (Figura 15b).

El desarrollo de los ovarios es semejante al principio, pero luego el derecho queda más corto, introduciéndose muy poco en el abdomen; el ovario izquierdo, en cambio, llega generalmente a sobrepasar la mitad de la longitud del pleon, finalizando digitiformemente. Esta diferencia en el desarrollo es debida a la asimetría del abdomen, más expandido en la mitad izquierda del animal.

En ejemplares jóvenes e inmaduros, los ovarios son independientes y carecen de la conexión que se aprecia en las hembras adultas en la zona anterior, tras el estómago. En *Paralithodes camtschatica*, los ovarios se unen tras el estómago y pierden el septo tisular que los separa, de esta manera, los oocitos del ovario derecho pueden salir por el oviducto izquierdo o viceversa (Powell y Nickerson, 1965). En la centolla adulta no se han



Figura 15a:

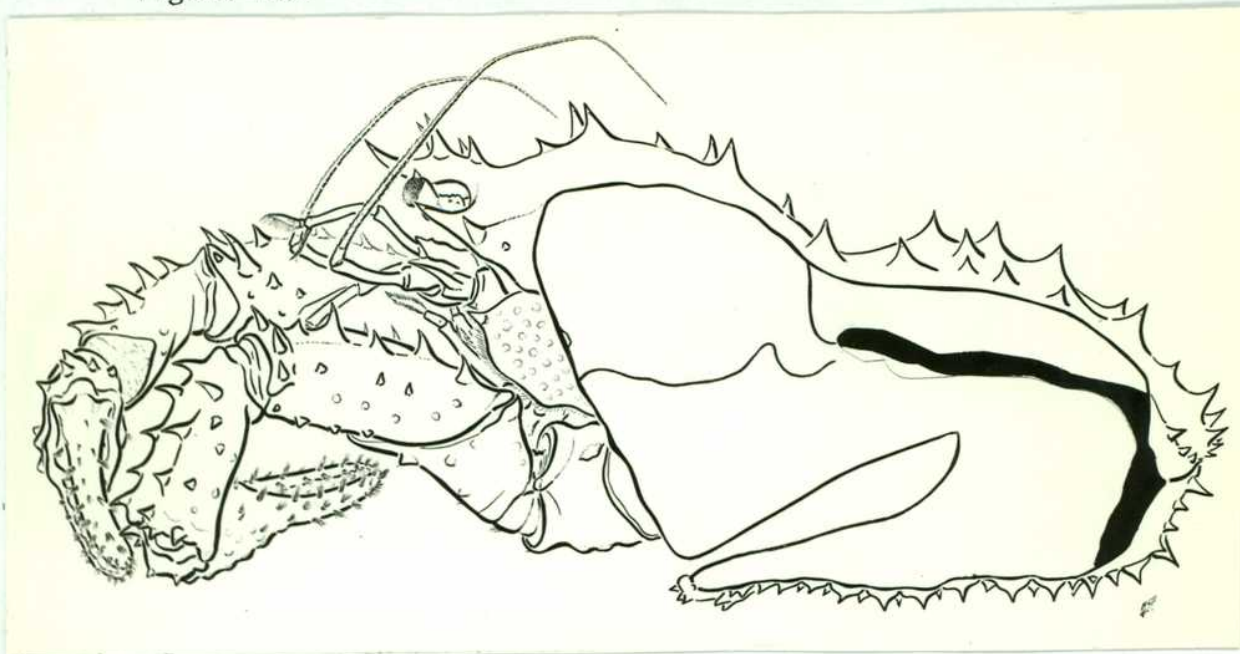
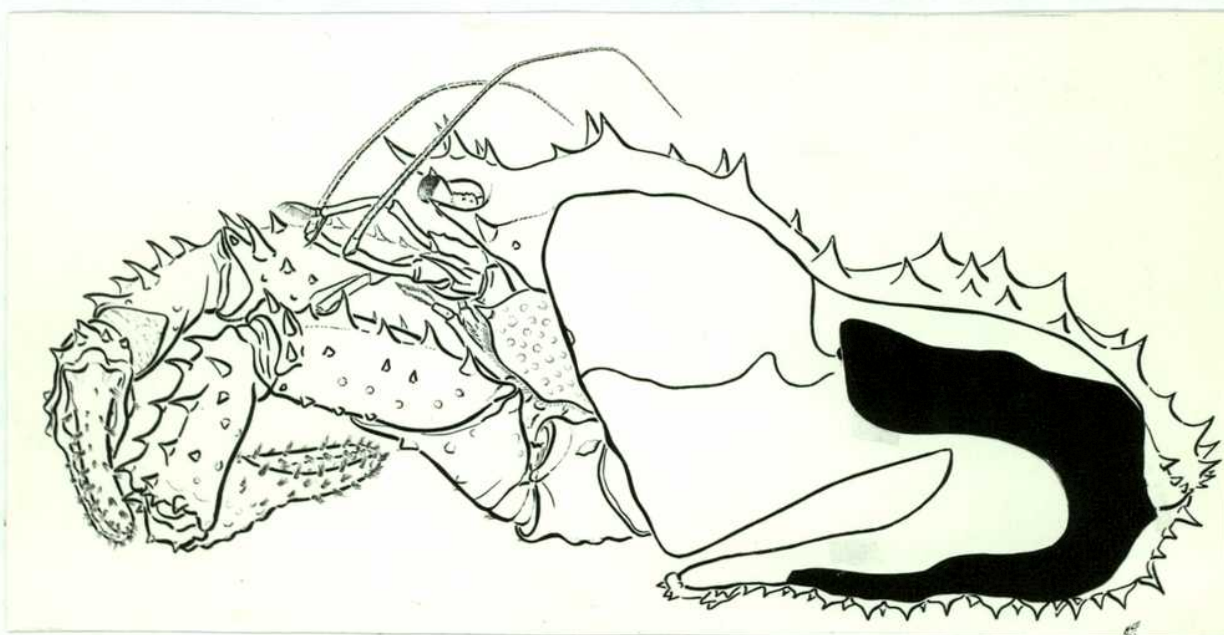


Figura 15b:

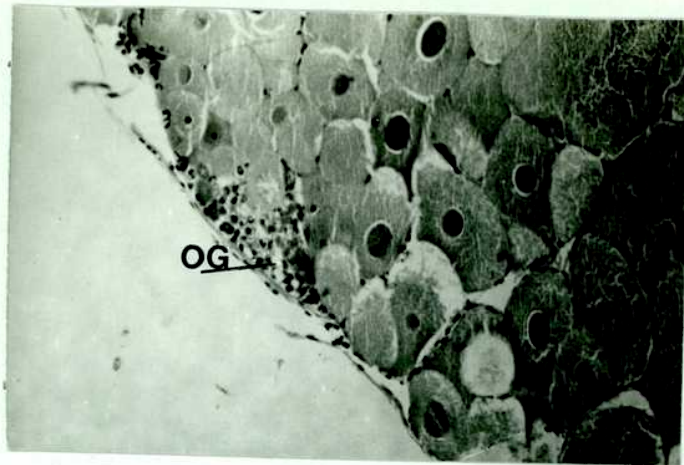


efectuado cortes a este nivel del ovario, aunque es posible que también exista una desaparición del septo separatorio de ambos ovarios.

El parénquima ovárico se encuentra recubierto por una capa de tejido conjuntivo con células alargadas y núcleos aplanados; el tejido sufre un crecimiento paulatino a medida que madura el ovario y una drástica remodelación luego del vaciamiento que se presenta en el desove. El oviducto es muy corto y con paredes musculares, sufriendo una gran dilatación en la madurez, previa al desove y durante el mismo; este conducto nace en la región anteroventral del ovario y desemboca en el coxopodito del tercer par de apéndices donde se abre el orificio genital, que se halla ubicado ventralmente, rodeado en forma parcial por una densa pilosidad y cubierto durante la intermuda por una placa calcificada oval, de aproximadamente 1 x 2mm. En el ovario se encuentran tres tipos celulares bien diferenciados:

- a. células germinales, constituidas por oogonias y oocitos en distintos grados de maduración; estos elementos se ubican en lóbulos transversales agregados entre sí, bien visibles en ejemplares inmaduros y conformando capas germinativas longitudinales, separadas por oocitos en maduración y/o maduros en adultos. La zona germinativa se ubica ventralmente respecto al resto del ovario (Figura 16).
- b. células foliculares: se observan varias formas y tamaños siendo abundantes en los espacios intercelulares; los oocitos previtelogénicos carecen de una cubierta de células foliculares, siendo rodeadas en conjunto por células de este tipo. Es en los oocitos en vitologénesis donde son rodeados por una capa de células foliculares aplanadas.

Figura 16:



c. células hemolinfáticas: aparecen en algunas zonas del ovario y en espacios interocitos; son células ameboides de contornos circulares u ovoidales.

Por último, una característica importante del aparato reproductor es la ausencia de espermatecas o receptáculos seminales, también observado en el cangrejo real (Powell y Nickerson, 1965).

#### 3.1.4. Citología de la gametogénesis

##### 3.1.4.1. Espermatogénesis

En el transcurso de la génesis de espermatozoides de los

crustáceos decápodos, se presentan varios fenómenos únicos en el reino animal, que afectan los constituyentes morfológicos y químicos del núcleo y citoplasma de las células germinales (Chevallier, 1969) y que tiene su culminación en la formación de un espermatozoide aberrante, tanto en su morfología como en la distribución de sus constituyentes químicos.

No se observa en los túbulos espermáticos de *Lithodes antarcticus* la secuencia completa de la gametogénesis, sino la existencia de capas de células germinales y la casi permanente presencia de espermatozoides en el conducto seminífero. El tubo testicular posee un "epitelio" germinal basal y hacia el centro del mismo se pueden apreciar los espermátocitos y espermátidas.

Espermatogonias: son células relativamente pequeñas redondeadas u ovaladas, ubicadas en la periferia de algunos túbulos y generalmente en contacto con la membrana basal; su diámetro varía entre 14 y 18 $\mu$ m. Posee un gran núcleo de aproximadamente 12 $\mu$ m de diámetro y el material cromosómico se encuentra muy disperso y formando gránulos irregulares; es visible en estas células un nucleolo pequeño de unos 2 $\mu$ m que se colorea uniformemente (Figura 17).

Espermátocitos I: células de contornos muy poco claros con citoplasmas aparentemente continuos entre ellos; son ovaladas o redondeadas, con un diámetro aproximado que oscila entre 14 y 16 $\mu$ m (Figura 18). Su núcleo es de tamaño similar al de las gonias, pero los



Figura 17:

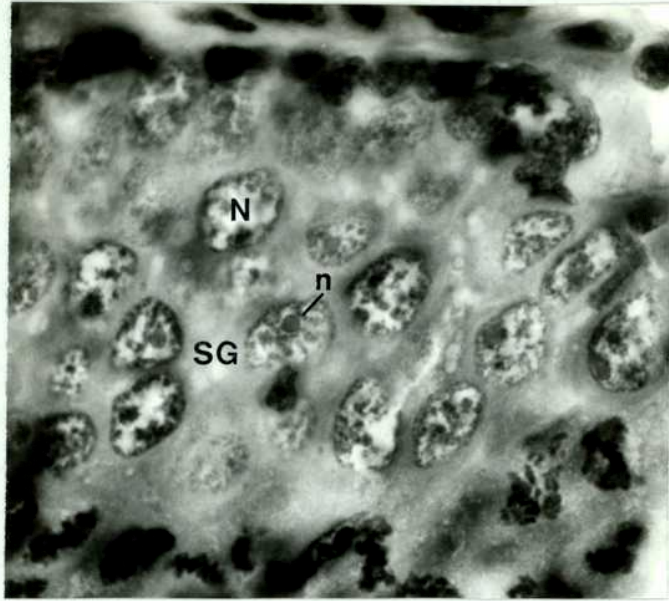
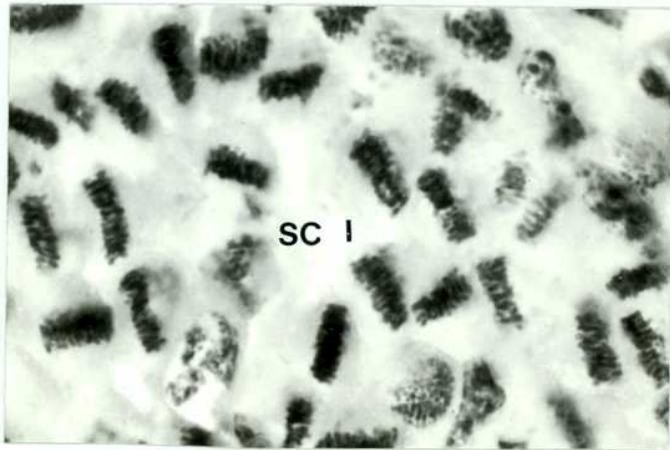


Figura 18:



cromosomas son discernibles, hallándose más concentrados en áreas adyacentes a la membrana nuclear; en algunos casos, es visualizable un pequeño nucleolo cuyo diámetro no supera 1,5µm. Estas células se visualizan a veces a continuación de las espermatogonias, siendo características algunas por sus imágenes típicas de la profase I. Conteos cromosómicos efectuados en estas células permitieron estimar una cantidad cercana a 70 ( $2n = \pm 140$ ).

Espermatocitos II: células bien diferenciables de las anteriores, principalmente por el menor tamaño de su núcleo, con los límites citoplasmáticos muy difíciles de ver (Figura 19); el diámetro del núcleo oscila entre 6 y 8µm. Los cromosomas se encuentran formando gruesas masas, viéndose también aquí, imágenes de división; no se hallaron nucleolos en estas células.

Espermátidas : células pequeñas y ovales, de unos 5-7 µm de diámetro con núcleo reducido y sustancia nuclear bien condensada (Figura 20). Es en estas células donde se presenta la serie de fenómenos químicos y morfológicos únicos. El aparato de Golgi, el condrioma y el complejo centriolar se reducen y hasta desaparecen (Chevaillier, 1969) en esta espermatogénesis aberrante.

Figura 19:

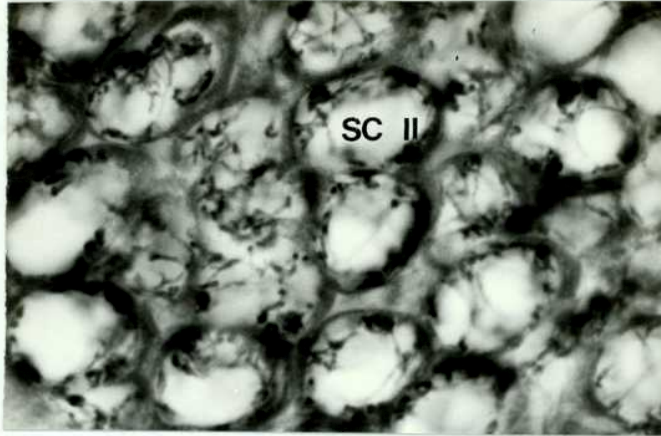
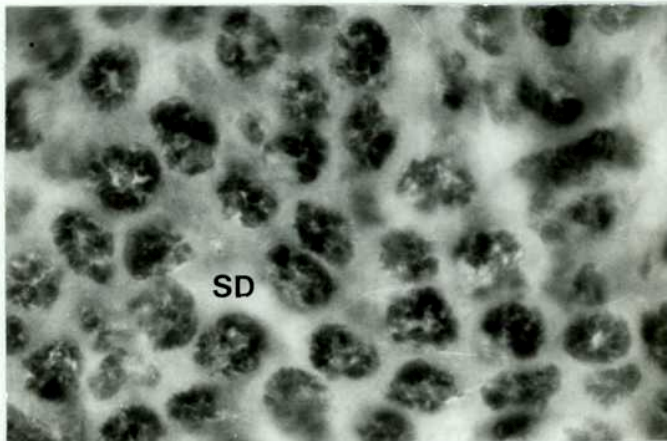


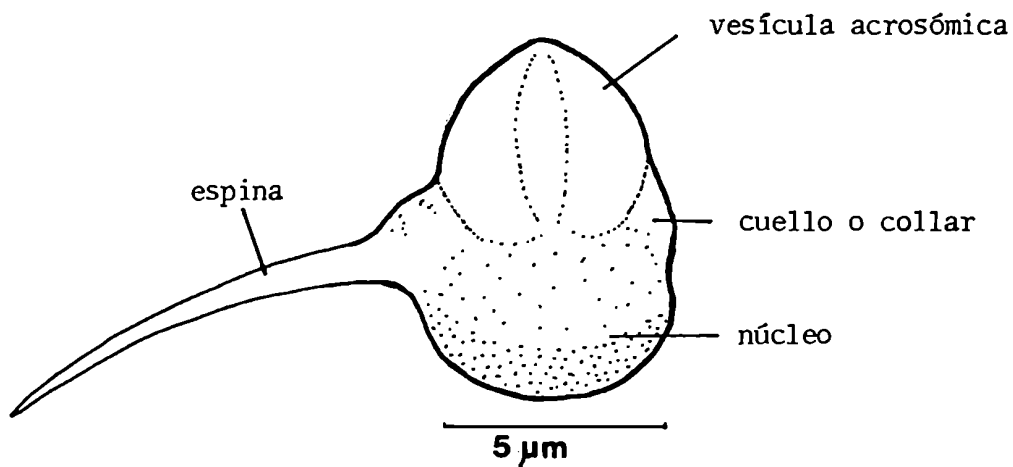
Figura 20:



Espermatozoides: el espermatozoide de *Lithodes antarcticus* sigue la norma general de los crustáceos decápodos, en los cuales las gametas son aflageladas y espinosas, pudiéndose hallarlos en la especie durante casi todo el año, tanto en los conductos seminíferos como en los espermatóforos del conducto deferente.

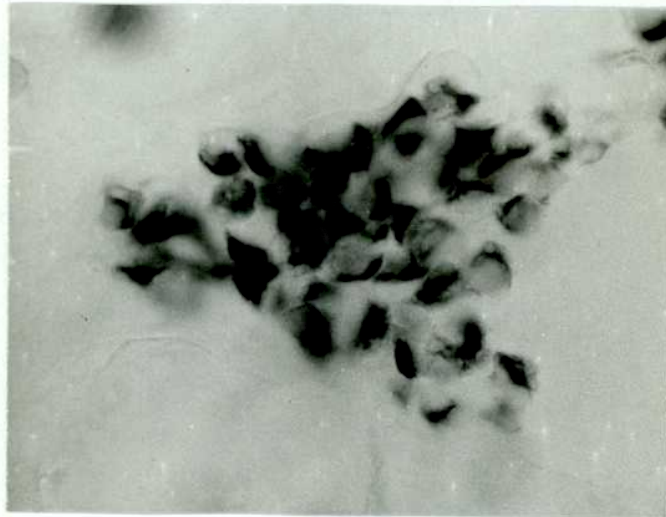
Se presentan en el espermatozoide cuatro regiones o procesos diferenciables (Figura 21): vesícula acrosómica, cuello, núcleo y espinas (Pochon-Masson, 1965).

Figura 21:



La vesícula acrosómica, acrosoma o "cápsula" es bien voluminosa, de forma tronco-cónica, PAS positiva y su función es análoga al acrosoma de los espermatozoides flagelados; es visible en ella un canal central, formado por invaginación de la misma en la zona aledaña al núcleo. Bajo esta cápsula se encuentra el núcleo, de forma algo variable y Feulgen positivo, donde el ADN se dispone periféricamente formando un "casquete" (Figura 22).

Figura 22:



Las prolongaciones laterales o espinas son aparentemente tres y dispuestas con un ángulo de  $120^\circ$  entre las mismas, igual que lo observado en *Paralithodes camtschatica* (Sapelkin y Fedoseev, 1978). El collar o cuello es la zona que rodea la base de la cápsula o vesícula acrosómica y a partir de la cual emergen los procesos espinosos; en esta zona se ubicarían las mitocondrias, que en algunas especies se hallan desprovistas de sus crestas (Pochon-Masson, 1978), y en otras, directamente desaparecen (Chevaillier, 1969; Langreth, 1969). El tamaño del espermatozoide es de unos  $6-7\mu\text{m}$  de alto por aproximadamente  $4-5\mu\text{m}$  de ancho. Tanto la estructura como el tamaño de la gameta de esta especie es muy similar a la descrita para el cangrejo real (Sapelkin y Fedoseev, 1978).

#### 3.1.4.2. Oogénesis

La formación de oocitos en la centolla es un proceso lento, cuya duración oscila aproximadamente en 12-13 meses. Las oogonias terminales, de unos  $15\mu\text{m}$  pasan a tener un diámetro de aproximadamente  $1700\mu\text{m}$ , incrementando así más de 100 veces su tamaño.

En el oocito se presentan típicamente tres ciclos de crecimiento (Raven, 1961): el primero es poco notable y muy temprano; el segundo ciclo es el de mayor interés biológico, donde el núcleo comienza con un repentino crecimiento y formará la denominada "vesí-

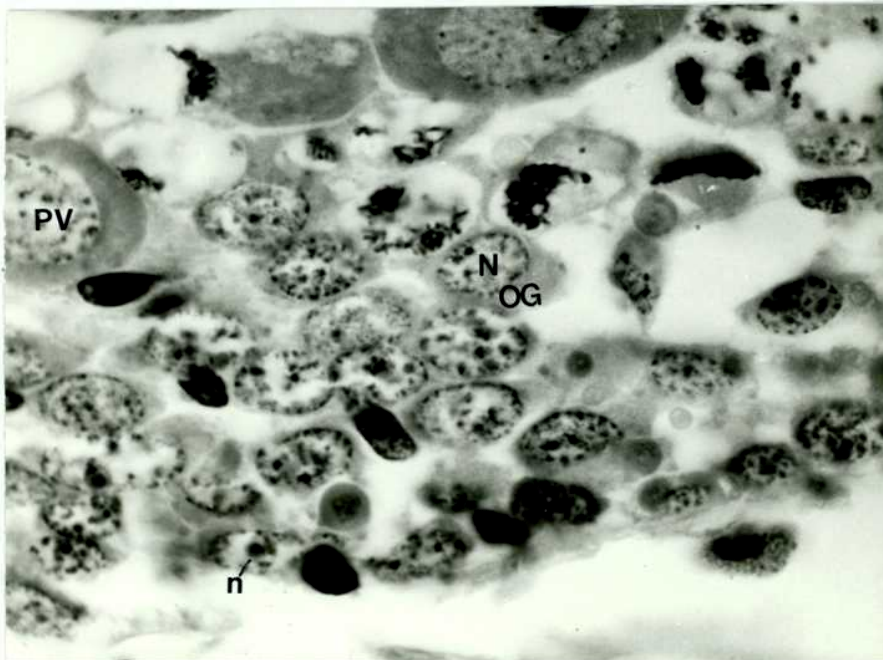
•



cula germinal", que controla la subsecuente síntesis en el citoplasma. El tercer ciclo está constituido por la acumulación de vitelo, generalmente de origen exógeno y no hay un crecimiento significativo de la vesícula germinal. Se describen a continuación, los principales tipos celulares hallados en este proceso:

Oogonias: son células pequeñas (10-15 $\mu$ m) y con núcleos prominentes, muy semejantes a las espermatogonias; su forma es redondeada u ovalada con escaso citoplasma. La cromatina se dispone en gránulos, en forma bastante homogénea y se observa, a veces, un nucleolo de pequeño tamaño (Figura 23).

Figura 23:



### Oocitos

: las células sexuales presentes en el ovario son oocitos I y sufren en su proceso madurativo cambios importantes en su tamaño y contenido, pudiendo verse distintas imágenes microscópicas. Se aprecian aquí los dos ciclos de crecimiento importantes, denominados en crustáceos vitelogénesis primaria y secundaria (Charniaux-Cotton, 1978; Zerbib, 1979).

Oocitos previtelogénicos: células halladas adyacentes siempre con las oogonias, de formas redondeadas o poligonales con diámetros entre 25 y 40  $\mu\text{m}$ , aproximadamente. Los núcleos son grandes, con los cromosomas condensados y distribuidos irregularmente y pueden observarse 1 ó 2 nucleolos cuyos diámetros varían entre 2 y 3  $\mu\text{m}$ . Se observa en estas células una mayor cantidad de citoplasma que en las oogonias y es muy basófilo (Figura 24).

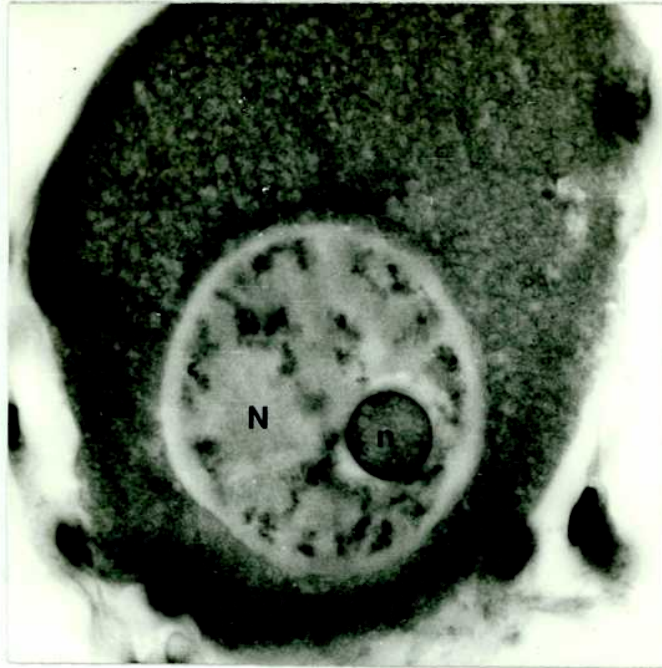
### Oocitos en vitelogénesis

#### inicial o proteica

: células cuyos tamaños oscilan entre 50 y 150  $\mu\text{m}$  aproximadamente, con un importante tamaño nuclear (30-60  $\mu\text{m}$ ); correspondería al segundo ciclo de crecimiento de Raven (1961) o vitelogénesis primaria de Charniaux-Cotton (1978) y estadio I de Varadajan y Subramonian (1980). El oocito se colorea preferentemente con los colorantes básicos y en forma homogénea.

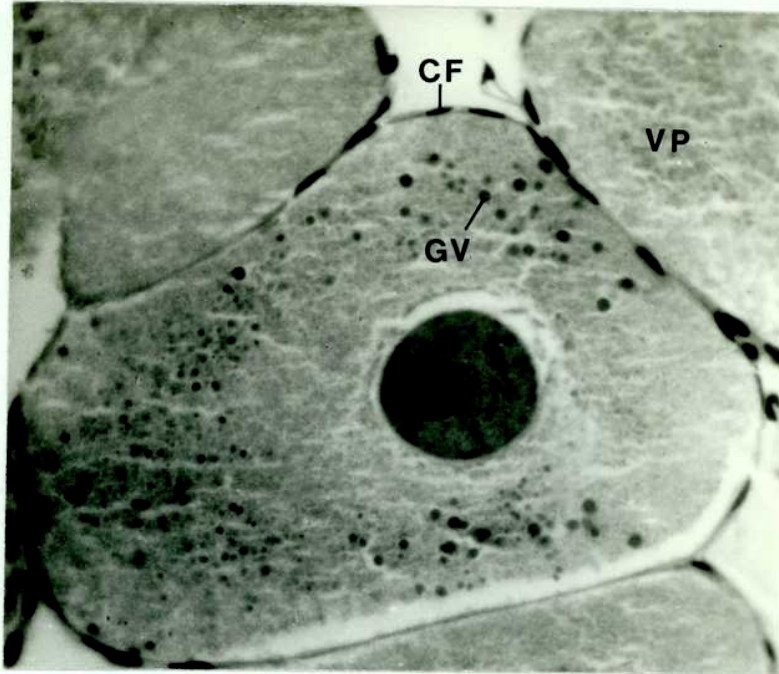


Figura 24:



El núcleo se tiñe uniformemente debido a la reversión de la profase incipiente (Figura 25). A medida que aumenta su tamaño, la reacción basófila se atenúa cada vez más y el ooplasma parece formado por pequeñas granulaciones de  $\pm 1 \mu\text{m}$  de diámetro. Sustancias PAS positivas se localizan en el ooplasma, pero con tinciones poco intensas. Distintos autores admiten que esta fase corresponde a una formación endógena del vitelo proteico.

Figura 25:

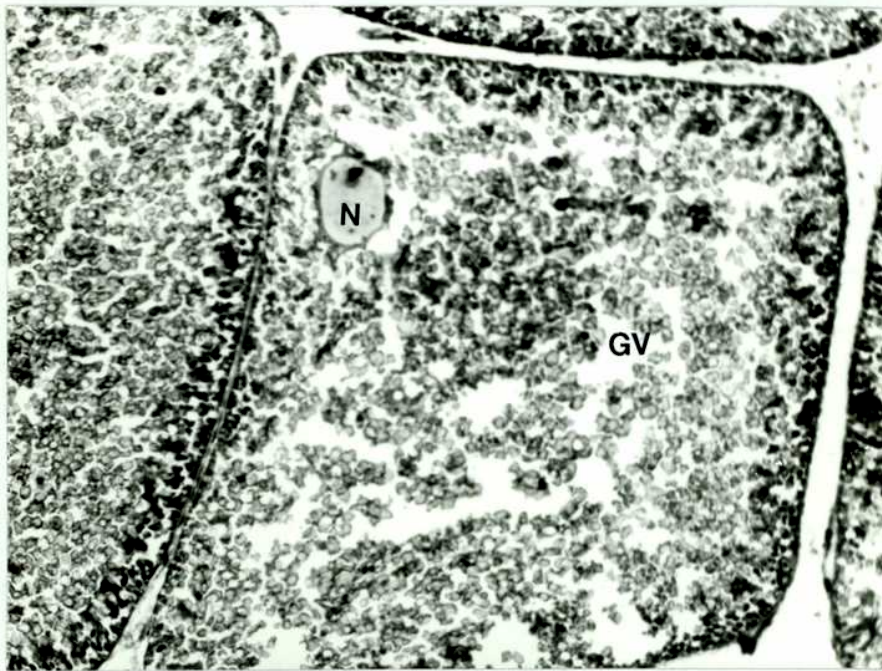


Oocitos en vitelogenesis  
avanzada

: células correspondientes al estadio 2 y 3 de Varadarajan y Subramoniam (1980) o vitelogenesis secundaria (Charniaux-Cotton, 1978; Zerbib, 1979). Aproximadamente a partir de 140-150 $\mu$ m, comienzan a formarse en el ooplasma glóbulos de vitelo de tamaño uniforme (entre 4 y 6 $\mu$ m), conformando un anillo circumnuclear cuya reacción es muy acidófila; por esta causa, la basofilia del ooplasma disminuye rápidamente y desaparece la región circumnuclear

más clara mencionada. A medida que au  
menta su tamaño, los contornos se tor-  
nan bien poligonales, debido a la com-  
presión de los oocitos vecinos (Figura  
26).

Figura 26:



Los glóbulos vitelinos aumentan de ta-  
maño paulatinamente hasta alcanzar unos  
10-15 $\mu$ m; todos son PAS positivos y re-  
sisten el ataque de la diastasa, lo que  
implicaría la formación de complejos  
con proteínas. Tinciones con negro Su

dán B mostraron también la presencia de lípidos en glóbulos de distinto tamaño, unos con mayor reacción al colorante; es to mismo se demostró en los oocitos de *Clibanarius clibanarius*, donde en algunos casos, los lípidos parecen acomplejarse con proteínas y en otros casos, permanecen puros (Varadarajan y Subramoniam, (1980).

Es indudable, debido a la gran acumulación de proteínas, carotenoides y otras sustancias complejas, la existencia de un origen exógeno o extra oocítico para estas sustancias, como sucede en prácticamente todos los crustáceos superiores estudiados (Hinsch y Cone, 1969; Eurhenius, 1973; Wolin y col., 1973; Zerbib, 1979; Varadarajan y Subramoniam, 1980). En esta etapa, los oocitos se encuentran rodeados por una cubierta de células foliculares muy numerosas.

#### 3.1.5. Ciclo reproductivo y escala de madurez sexual

El estudio de las variaciones morfológicas y microscópicas ha sido analizado en el ovario, ya que permite establecer con precisión una escala debido a las transiciones evidentes entre etapas de maduración.



En los machos, la presencia casi continua de gametas aparentemente maduras y estadios gametogénicos tempranos cerca de la época reproductiva, no indican claramente la presencia de un evento anual.

En el siguiente cuadro, se pueden distinguir las distintas escalas o terminologías empleadas en crustáceos decápodos para describir los ciclos reproductivos y sus equivalencias respecto a la propuesta por Giese (1959) (Tabla I). Para ubicar a los ejemplares estudiados histológicamente se ha adoptado aquí la escala propuesta por Christiansen y Scelzo (1971) para explicar el ciclo del camarón *Artemesia longinaris*, con las modificaciones lógicas de cada estadio debido a las características específicas de la especie aquí estudiada.

Según los datos existentes en la bibliografía, la muda y fecundación de las hembras de esta especie es aparentemente anual y se produce a fines de la primavera y principios del verano, incluyendo datos del Canal Beagle y del Estrecho de Magallanes.

Se definen a continuación los distintos estadios observados en las hembras:

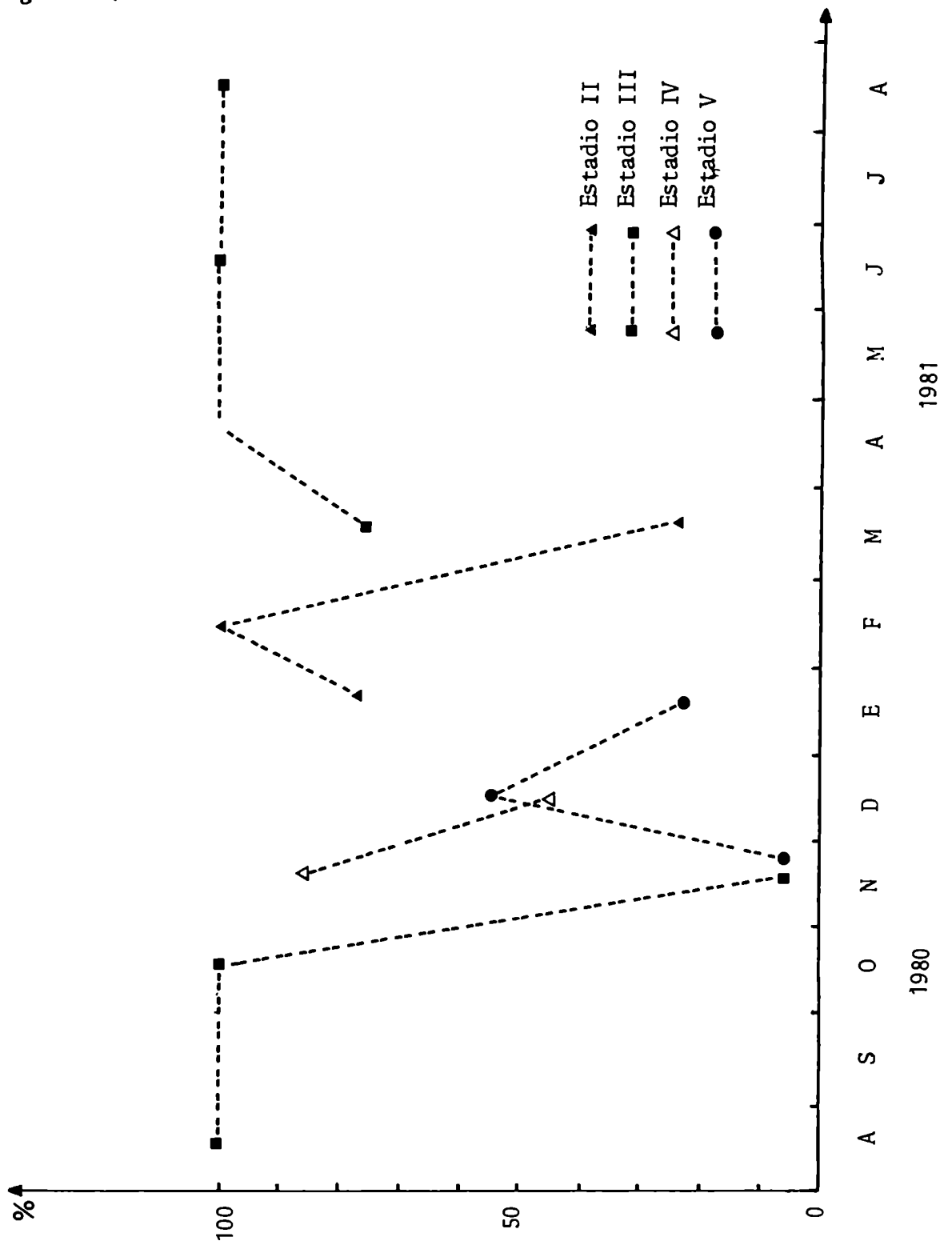
1. Inmaduras: ovarios pequeños y delgados, de color blanquecino a crema con zona proliferativa ubicada ventralmente, separada en lóbulos perfectamente ordenados y hallándose en el mismo oogonias, oocitos previtelogénicos e incluso, oocitos en vitelogénesis proteica, con citoplasma basófilo homogéneo o finalmente granuloso (Figura 16). Se trata siempre de hembras pequeñas generalmente menores de 80mm de L.C.

Tabla I

Giese (1959)	Angelescu y Boschi (1959)	Fielder (1964)	Christiansen y Scelzo (1971)	R.Orsi y Mori (1979)
Comienzo de gametogénesis	Estadios I y II	Estadios 2 y 3	Maduración Incipiente	Tipo 2
Gametogénesis avanzada	Estadios III, IV y V	Estadio 4 y estadio 5 (parte)	Maduración Avanzada	Tipo 3
Gonadas con gametas ma- duras. Gametas libres en ductos	Estadio VI	Estadio 5 (parte) y estadio 6	Maduración Total	Tipo 4
Desove Gonadas en estado in- termedio o neutral	Estadio VII	Estadio 7	Desovadas	Tipo 5
		Inmaduro	Inmaduro	Tipo I
Varias es- pecies	<i>Pleoticus muelleri</i>	<i>Jasus novae hollandiae</i>	<i>Artemesia longinaria</i>	<i>Geryon longipes</i>

2. Maduración incipiente: ovarios con zona de proliferación activa notándose un crecimiento de los oocitos, que sufren un desplazamiento hacia la parte dorsal principalmente; así, los oocitos previtelogénicos van abandonando la zona proliferativa, viéndose la adquisición progresiva del citoplasma con granulaciones fuertemente acidófilas en el citoplasma. Los oocitos obtienen un color anaranjado claro, que será el del ovario al finalizar el estadio. Sin embargo, el desarrollo del ovario es aún reducido y existe un neto predominio numérico de oocitos previtelogénicos y en vitelogénesis inicial.
- Esta fase es bien diferenciable de las hembras inmaduras debido a la abundancia de tejido conjuntivo en remodelación y a la irregularidad de disposición de las áreas proliferativas. Este estadio fue observado en el Canal Beagle entre enero y marzo (Figura 27).
- El índice gonadal o de condición varía aproximadamente entre 0,8 y 3,5 durante esta etapa.
3. Maduración avanzada: ovarios con un buen desarrollo, de color naranja intenso o marrón rojizo. Esta es típicamente la etapa de vitelogénesis ac

Figura 27:





tiva del ovario, que entra en una fase de gran crecimiento. Histológicamente, se halla caracterizada por el predominio de oocitos en vitelogénesis avanzada con tamaños medios superiores a 600 $\mu$ m; este incremento produce presiones recíprocas entre los oocitos que adquieren contornos bien poligonales (Figura 26).

En el ooplasma, las granulaciones deutoplásmicas aumentan de tamaño a medida que se alejan del núcleo; la zona proliferativa queda subdividida por el crecimiento y estas áreas muy comprimidas entre las células vitelogénicas de la mitad ventral de ovario.

Este es el período de mayor duración de los descriptos ya que se ha presentado entre agosto y noviembre de 1980 y entre febrero y agosto de 1981, siendo éste el último mes de muestreo; según los datos, esta etapa se extendería entre febrero y noviembre siendo la única representada entre abril y setiembre (Figura 27).

Al finalizar el estadio, los oocitos en maduración alcanzan un tamaño medio que oscila entre 1400 y 1600 $\mu$ m, aproximadamente. El índice gonadal varía en esta extensa fase entre 3,5 y 8,1, aproximadamente.

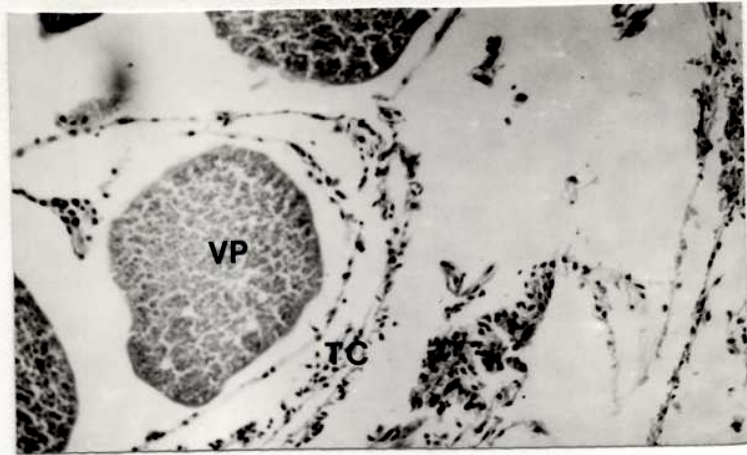
4. Maduración total: corresponde a la fase en la cual el ovario se encuentra formado casi exclusivamente por oocitos maduros; el color del mismo cambia a tonalidades más oscuras, marrón rojizas o púrpuras, llegando a su tamaño máximo. Histológicamente, se caracteriza por las grandes dimensiones de los oocitos, entre 1500 y 2800 $\mu$ m, con promedios superiores a 1700 $\mu$ m; la distribución del vitelo en el ooplasma es bien homogénea y la consistencia se hace "flúida" debido probablemente a un mayor contenido de agua y que dificulta la obtención de buenos preparados histológicos. Esta fase fue observada en noviembre y diciembre de 1980 pero, probablemente, haya comenzado en octubre de ese mismo año (Figura 27).

El índice gonadal es aquí superior a 7,5 alcanzando valores de hasta 9,4 en los pocos ejemplares estudiados.

5. Desovadas: esta fase comprendería desde el vaciamiento del ovario hasta el recomienzo de la actividad gametogénica; sin embargo, existe desde antes del desove una lenta maduración de oocitos los que pueden observarse en vitelogénesis primaria durante esta etapa. En esta fase se presentan imágenes histológicas distintas debido principalmente a la reorganización del tejido conjuntivo y de las á-

reas germinativas que se acercarán nuevamente, tras haber sido separadas por los oocitos en crecimiento (Figura 28).

Figura 28:



El desove en la especie es total y ocurre luego de la muda de las hembras, durando aproximadamente 20 días en el área estudiada; sin embargo, debido a las fluctuaciones anuales de esta época reproductiva, sus límites se pueden establecer entre fines de noviembre y principios de enero. En general, luego del desove y oviposición, quedan oocitos remanentes, principalmente en la región distal del ovario, ya en

zona abdominal y que serán reabsorbidos, hecho similar al descrito en *Paralithodes camtschatica* (Matsuura y col., 1971).

Al finalizar esta etapa, el tejido conjuntivo sigue su remodelación y pueden existir aún oocitos en necrosis y reabsorción. Esta fase se diferencia de la correspondiente al comienzo de la gametogénesis por la relativa flaccidez del ovario y su desorganización, incluyendo el tamaño relativamente pequeño de los oocitos, con diámetros medios inferiores a 400µm.

Esta fase se extiende en el Canal Beagle entre fines de noviembre y enero, en los muestreos de 1980-81 (Figura 27) aunque es muy probable que también se halle presente en febrero.

### 3.1.6. Primera madurez gonadal

#### 3.1.6.1. Hembras

La centolla hembra adulta muda y es fecundada anualmente a fines de la primavera luego de la oviposición; los embriones son portados por la hembra durante 9 a 10 meses (principios de la siguiente primavera) en que se produce la eclosión de las larvas. Durante todo este período, el ovario va madurando lentamente, comendo

zando la vitelogénesis entre febrero y marzo y alcanzando los oocitos su madurez total entre noviembre y diciembre.

De acuerdo a ésto y a las características registradas, ha sido posible identificar tres tipos de hembras:

1. Inmaduras:

Hembras que carecen de huevos y de restos de funículos y cápsulas embrionarias que indiquen una portación previa. Ovario de tamaño reducido, no vitelogénico; el abdomen nunca cubre las coxas de los pereiópodos. Sedas ovíferas no desarrolladas.

2. En probable primera madurez sexual:

Hembras que carecen de huevos y de restos de eclosión, pero con ovarios en desarrollo y vitelogénesis, cercanos a la madurez o maduros; el abdomen no cubre las coxas de los pereiópodos. Pleópodos con sedas ovíferas.

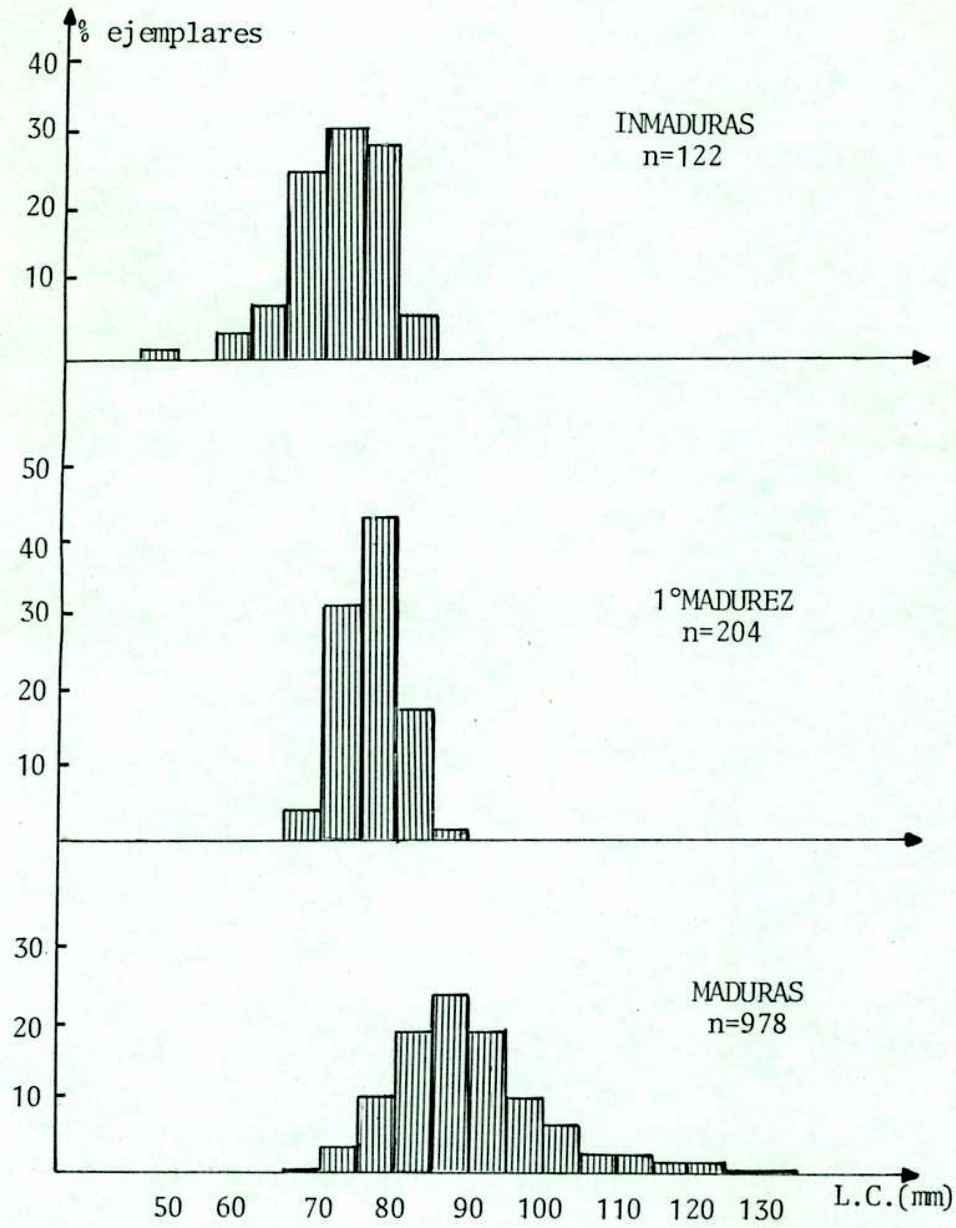
3. Maduras:

Hembras portadoras de huevos o con restos que indican una eclosión previa. Ovarios siempre vitelogénicos; abdomen cubriendo generalmente la base de los pereiópodos, excepto en ejemplares pequeños. Con sedas ovíferas.

Cabe aclarar aquí, que en hembras adultas y en probable primera madurez, menores de aproximadamente 90mm de longitud de caparazón, el abdomen no cubre totalmente las coxas, hallándose en una condición intermedia entre inmaduras y maduras de tamaño grande.

En la figura 29, se puede apreciar la frecuencia de los

Figura 29:



ejemplares estudiados, separados según su condición sexual, de acuerdo a los caracteres ya mencionados y agrupados en intervalos de tamaño de 5mm: se identificaron 122 hembras inmaduras (Figura 29a), cuyas medidas oscilaron entre 47 y 84mm de longitud de caparazón (L.C.) y 978 adultas con medidas que variaron entre 68 y 131mm de L.C. (Figura 29c). Obviamente, el tamaño de las inmaduras se halla seleccionado por el arte de captura utilizado.

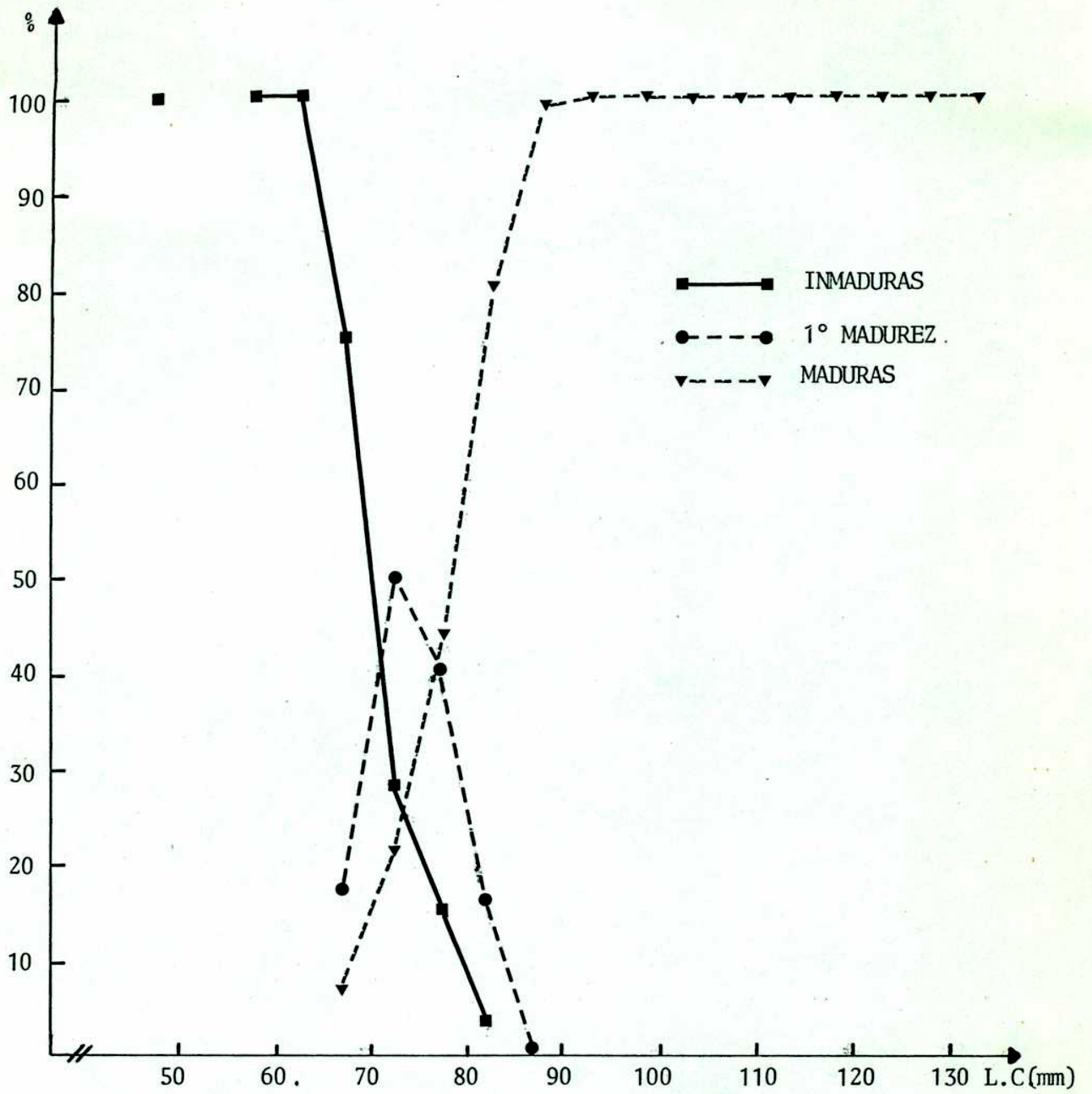
El grupo restante está constituido por hembras que se hallan madurando sexualmente por primera vez y donde se deben incluir también hembras probablemente maduras y pequeñas que no han sido fecundadas en la época reproductiva pasada; el número de hembras halladas en esta condición fue de 204 y sus medidas variaron entre 66 y 87mm (Figura 29b).

Observando las hembras según su condición sexual e intervalo de tamaño (Figura 30), se aprecia que el porcentaje de inmaduras decrece paulatinamente hasta desaparecer luego de los 85mm de L.C.; a su vez, aparecen hembras maduras a partir del intervalo de 65,0-69,9 mm alcanzando el 100% en el intervalo de 90,0-94,9mm de L.C. Entre los porcentajes máximos de inmaduras y maduras existe un rango real de aproximadamente 25mm de L.C. en el cual se produce la primera madurez sexual. Durante los estudios hechos por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero se han hallado hembras ovíferas a partir de 59mm de L.C. en el Canal Beagle (Boschi, comunicación personal); esto permite incrementar el período de primera madurez entre el intervalo de 55-59mm y el de 85-90mm.

#### 3.1.6.2. Machos

Los estudios sobre el tamaño al cual se alcanza la madurez

Figura 30:





sexual en una especie explotada comercialmente resultan importantes pues sirven como base para la determinación del tamaño mínimo a partir del cual pueden capturarse, asegurándose de esta manera, que los ejemplares con posibilidades de ser pescados hayan pasado por lo menos un período de reproducción funcional.

Las regulaciones impuestas en la pesquería de centolla, prohíben la captura de hembras durante todo el año, sean ovígeras o no. Es en los machos donde se ha regulado un tamaño mínimo, establecido en la actualidad en 12cm de diámetro de caparazón.

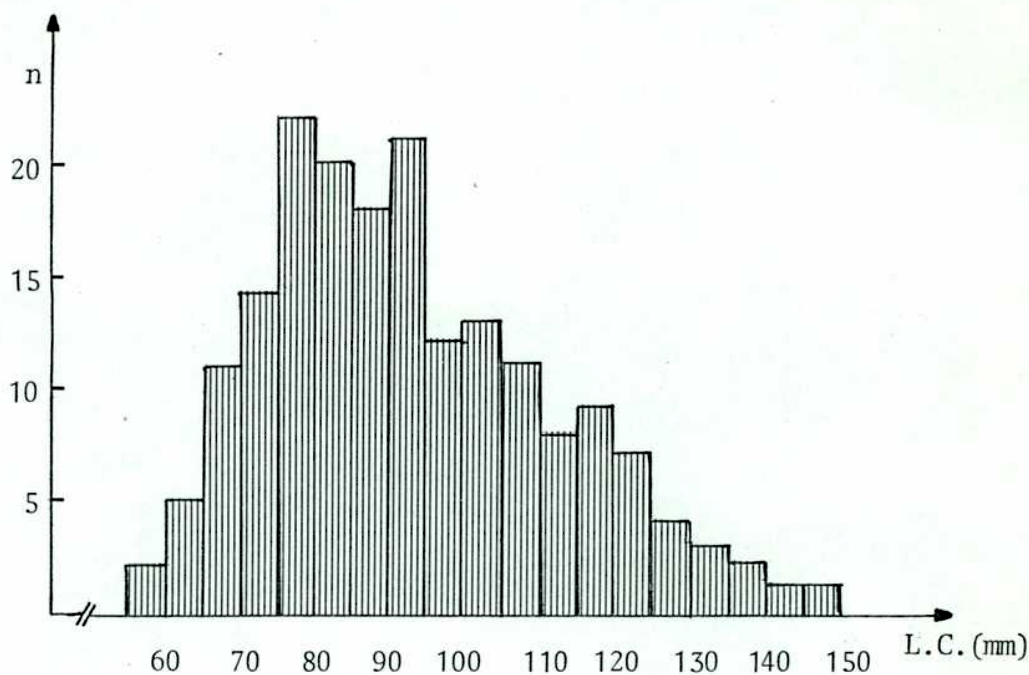
El análisis del tamaño al cual comienzan a madurar se realizó aquí mediante la observación de cortes histológicos del conducto deferente, cuyo grosor fue de 6-7 $\mu$ m y utilizando la coloración de Hematoxilina férrica-eosina. A fines de 1981, se incluyeron machos de tamaño grande en los cuales se realizaron observaciones del conducto deferente mediante el "aplastado" de secciones del mismo y posterior observación microscópica.

El estudio se efectuó en un total de 194 machos, capturados en distintas áreas del Canal Beagle, que midieron entre 58 y 145mm de longitud de caparazón y pescados en noviembre de 1980 y entre fines de octubre y noviembre de 1981.

En la figura 31 se observa el histograma que representa la frecuencia de ejemplares en los intervalos de tamaño analizados.

El criterio utilizado para diferenciar inmaduros de adultos ha sido la abundancia de espermátóforos en el conducto deferente

Figura 31:



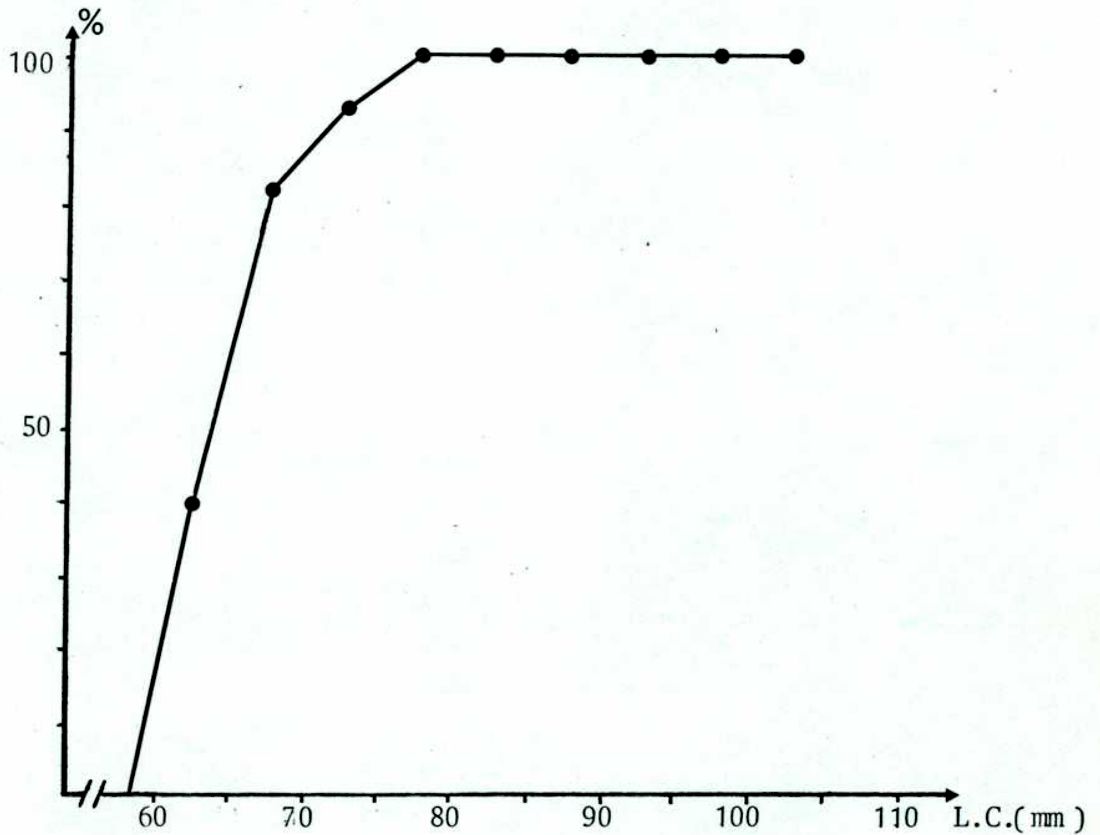
te almacenando espermatozoides y, en los casos que el corte resultó en el conducto deferente proximal, se utilizó el criterio seguido en el cangrejo real (Wallace y col., 1949) donde se ve una hipertrofia del epitelio cilíndrico de esta zona y una secreción en el lumen indicadora de actividad; a menudo, se observó también abundantes espermatozoides en proceso de recubrimiento con las envolturas espermatofóricas.

Los ejemplares juveniles se identificaron por el escaso diámetro del conducto y la ausencia de espermátóforos con esperma-

tozoides en él.

El resultado de este análisis se puede visualizar en la figura 32. Si bien es muy baja la representatividad de las tallas inferiores, resulta indudable que la primera madurez gonadal se alcanza entre los 60 y 74mm de longitud de caparazón aproximadamente, pues a partir de los 75mm ya no se hallan ejemplares con sus conductos deferentes inmaduros en la muestra estudiada.

Figura 32:



En el intervalo de 55-59mm de L.C. se han muestreado dos ejemplares y un total de 5 en el de 60-64mm; estas reducidas cantidades se deben a que las trampas tienen una apertura de red de aproximadamente 80mm, lo que hace muy infrecuente la captura de individuos menores de 75-80mm. De los 14 ejemplares entre 70-74mm de L.C., sólo uno tenía un conducto deferente juvenil y en los 162 machos mayores de 75mm analizados, el mencionado conducto se hallaba con numerosos espermátóforos almacenados.

### 3.1.7. Fertilidad

El número de larvas anuales de la centolla depende de tres hechos principales: del número de gametas fecundables producidas por la hembra (fecundidad), de la fecundación exitosa de estas células y de la mortalidad embrionaria, pues la especie se reproduce y sus larvas nacen sólo una vez en el año. Según Hanson (1962), fertilidad es la capacidad para producir descendencia viva; el conteo exclusivo de huevos portados por las hembras, donde se desconoce la cantidad de oocitos desovados y no fecundados y la mortalidad durante el desarrollo no es, en realidad, un estudio de la fecundidad ni de la fertilidad, aunque frecuentemente se ha usado el primer término de los mencionados.

De acuerdo con los antecedentes de estudios biológicos publicados, en la centolla sólo ha sido estudiado este aspecto en el Estrecho de Magallanes, con muestras de varias localidades y en distintos años (Guzmán y Campodónico, 1972) y algunos pocos datos sobre el tema con ejemplares de nuestro país, fueron publicados por Scelzo

y colaboradores (1974b).

El número de oocitos expulsables se incrementa con el tamaño del individuo y también la fertilidad, existiendo una relación directa con la longitud del caparazón; sin embargo, se presenta una gran variabilidad en el número de huevos portados por hembras de talla similar, hecho observado en el cangrejo real (Haynes, 1968) y también en *Lithodes antarcticus* (Guzmán y Campodónico, 1972).

Para este análisis se han utilizado 50 hembras ovígeras, capturadas en el Canal Beagle entre Bahía Lapataia y alrededores de Isla Gable entre junio de 1977 y mayo de 1979, utilizando trampas comerciales como arte de pesca. Al comienzo del estudio se extrajo de una misma masa ovígera, 5 muestras de número fijo (100 huevos) y 5 de número variable (entre 80 y 253 huevos) para comparar el número estimado con uno y otro tipo de muestra; mediante un test de Student se estableció la inexistencia de diferencias significativas entre las medias del número de embriones calculadas con ambas muestras. La mortalidad, estudiada más adelante y medida como proporción de cápsulas vacías, es reducida durante la incubación, por lo que el número de huevos no sufre cambios importantes durante la embriogénesis.

En la Tabla II figuran las fertilidades de los ejemplares estudiados, donde el número de huevos ha variado entre 5.154 (hembra con L.C.=78,3mm) hasta 31.256 (hembra con L.C.=126,8mm) resultando una fertilidad media muestral de 17.147 huevos (L.C. = 104,3mm).

La fertilidad (F) y el tamaño siguen en la centolla una relación lineal (Guzmán y Campodónico, 1972):

Tabla II:

L.caparazón Fecundidad		L.caparazón Fecundidad	
103,4	15.349	112,9	27.354
102,6	15.512	101,9	14.380
115,7	15.027	96,4	15.259
114,5	15.773	91,3	12.365
92,7	12.627	122,5	29.674
107,3	14.376	98,4	13.087
121,7	22.600	126,8	31.256
116,4	23.680	117,1	16.153
118,2	17.237	86,6	10.132
107,9	15.273	109,8	19.320
112,7	21.628	119,9	29.653
117,4	18.623	112,2	16.228
110,4	27.109	109,0	16.884
112,1	24.261	94,2	13.079
95,7	10.774	89,4	10.365
113,0	23.688	99,4	11.157
84,4	5.431	69,7	5.630
102,7	13.464	104,0	23.615
105,6	19.906	80,5	9.587
105,3	17.731	100,9	16.819
102,9	14.980	98,1	16.690
116,5	16.683	102,1	24.579
78,3	5.154	87,2	12.813
101,0	10.327	116,5	28.456
119,1	25.235	86,2	10.345

$$F = a + b T$$

donde b = incremento de fecundidad o fertilidad por tamaño (T). Se ha sugerido que en el Estrecho de Magallanes este parámetro puede variar de un año a otro y en una misma región, tanto respecto al número de huevos portados por hembra de igual tamaño como al incremento de fertilidad según la talla (Guzmán y Campodónico, 1972). Se estimaron así los parámetros de regresión (a,b) para tres rectas correspondientes a los tres años de muestreos; se realizó una comparación de estas regresiones por análisis de covarianza, buscando una regresión común como estimación de la relación entre F y T con la siguiente metodología:

- a) estimación minicuadrática de los parámetros de las ecuaciones de regresión lineal,
- b) prueba de Student de nulidad del coeficiente b(b=0), para probar la existencia de correlación entre cada par de variables (Tabla III).

Tabla III:

Año muestreo	N	Ecuaciones de regresión	Coefficiente correlación	Hipótesis r=Q
1977	29	$F = -27.660 + 420,1 T$	r=0,778	p < 0,0001
1978	13	$F = -28.119 + 435,6 T$	r=0,888	p < 0,0001
1979	8	$F = -27.158 + 567,6 T$	r=0,947	p < 0,0005
1977+1978	42	$F = -28.148 + 428,1 T$	r=0,831	p < 0,0001

c) análisis de covarianza global comparando elevación y pendiente de las tres regresiones (Tabla IV) y comparaciones individuales de a pares (Tabla V) (Bliss, 1976b).

Tabla IV:

	1977 - 1978 - 1979			1977 - 1978			1978 - 1979			1977 - 1979		
	F	GL	NS	F	GL	NS	F	GL	NS	F	GL	NS
E*	5,80	2,46	0,05	<1	1,39	NS	5,99	1,18	<0,05	11,84	1,34	<0,01
P**	1	2,44	NS	<1	1,38	NS	1,06	1,17	NS	1,31	1,31	NS

\* : elevación.  
 \*\* : pendiente.

Tabla V:

Comparaciones de elevación	F	GL	NS
1977 vs 1978	<1	1,46	NS
1978 vs 1979	5,46	1,46	<0,05
1977 vs 1979	11,59	1,46	<0,01



De acuerdo con estos análisis, no existen diferencias significativas entre los tres coeficientes de regresión lo que implica que no hubo variación en el incremento de la fertilidad por talla. Tampoco se comprobaron diferencias de elevación significativas entre las muestras de 1977 y 1978 pero sí, entre 1979 y las anteriores. Por lo tanto, no es posible estimar una recta de regresión común para las tres muestras, pero sí para las de 1977 y 1978. Considerando ahora las localidades de origen de las muestras (Tabla VI) se ve que la de 1979 proviene de una diferente a las otras muestras; la diferencia entre fertilidades medias (Tabla VII) se podría atribuir a variaciones temporales, si se considera que estas localidades son parte de un área homogénea.

Tabla VI:

Año	Localidad	N	Z
1977	Puerto Almanza	28	28
1978	Puerto Almanza	3	13
	Bahía Lapataia	1	
	Puerto Remolino	8	
	Bahía Golondrina	1	
1979	Bahía Golondriana	8	8

Tabla VII:

Año	F. mín.	F. máx.	F. media	L.C. mín.	L.C. máx.	L.C.medio
1977	5.124	27.354	16.958	78,3	121,7	106,2
1978	5.630	31.256	17.124	69,7	126,8	103,8
1979	9.587	28.456	17.863	80,5	116,5	96,9

### 3.1.8. Efectos del parasitismo e incidencia en la población

La centolla se halla parasitada por un cirripedio perteneciente al orden *Rhizocephala* familia *Peltogastridae* que se diferencia de los otros géneros que comprenden la familia, por la complicada estructura de las glándulas coletéricas (Boschma, 1962). La fijación del parásito se produce ventralmente, en la membrana que une pereion y pleon.

El animal tiene una apariencia externa sacciforme y arriñonada, lisa, de color rojizo oscuro a beige amarillento, con la región ventral regularmente convexa y la dorsal cóncava y con el pedúnculo de fijación emergiendo en el medio de esta concavidad. Los ejemplares hallados en *Lithodes antarcticus* y *Paralomis granulosa* son más alargados y esbeltos que los descritos en *Lithodes agassizii* (Boschma, 1930), pero no se hallaron otras diferencias en las distintas es

pecies de *Lithodidae* parasitadas que justifiquen el establecimiento de dos o más especies (Boschma, 1962).

El efecto más notable de este parásito se presenta sobre los órganos reproductores; testículos y ovarios y sus conductos, regresionan y desaparecen, por lo que el hospedador muere sin producir descendencia. De los 24 casos estudiados en machos y hembras, en una única oportunidad se observó una hembra con ovario, aunque con extensas zonas necrosadas. Debido al efecto probable de eliminación de la glándula andrógena, en algunos machos infectados se aprecia una disminución de los caracteres sexuales secundarios, principalmente en el abdomen, que aparece más ensanchado.

Se ha visto que algunos rizocéfalos producen una aneudisis del hospedador, como en el caso de *Sacculina carcini* y otros; en este caso, se ha encontrado una hembra parasitada con caparazón nuevo y aún no totalmente calcificado, indicando una muda reciente.

Se han hallado también varios casos de ejemplares con cicatrices esféricas en la zona de implantación que indicaría una duración no muy larga del ciclo de vida de este parásito; cabe mencionar que en todos estos casos (n=10), los hospedadores también se hallaban castrados.

Durante varios de los muestreos relacionados con otros estudios de la biología de la centolla y centollón, se efectuaron análisis de la incidencia de infestación en la población del Canal Beagle, cuyos datos figuran en la Tabla VIII.

Tabla VIII:

Fecha	N° ejemplares observados	N° ejemplares parasitados			%
		Machos	Hembras	Total	
14/06/78	1120	5	6	11	0,98
5/12/78	84		1	1	1,19
19/09/79	653	1	3	4	0,61
23/11/79	338	1	1	2	0,59
27/11/80	308	2	1	3	0,97
08/12/80	293	1	3	4	1,36

Como se aprecia en esta, el porcentaje de incidencia en la población es bastante bajo, oscilando cerca del 1%.

*Briarosaccus callosus* parasita también a otras especies de *Lithodidae*: *Lithodes agassizii*, *Lithodes aequispina*, *Lithodes couesi*, *Lithodes murrayi*, *Paralithodes camtschatica* y *Paralomis granulosa* se encuentran entre las hasta ahora mencionadas, pudiendo verse en la Tabla IX las incidencias registradas en las especies que han sido objeto de esta evaluación a la que se agrega un dato de *Lithodes antarcticus* del Estrecho de Magallanes.

Tabla IX:

Espece	N	n	Infestación %	Autores
<i>L. antarcticus</i>	1497	5	0,33	Stuardo y Solís 1963
<i>L. aequispina</i>	21	14	66,67	McMullen, Yoshihara 1970
<i>L. murrayi</i>	44	2	4,86	Arnaud y Do Chi, 1977
	201	7	3,48	Arnaud y Do Chi, 1977
<i>P. camtschatica</i>	99	2	2,02	Boschma y Haynes 1968
<i>P. granulosa</i>	216	4	1,85	Vinuesa (no publicado)

### 3.2. DESARROLLO EMBRIONARIO

#### 3.2.1. Período de incubación

En todos los Decápodos, excepto *Penaeidae* y algunos *Sergestidae*, los huevos son incubados por las hembras y se portan acoplados a sedas especializadas de los apéndices del pleon o abdomen, no existiendo conexión fisiológica alguna entre madre y embrión. La función materna durante ese período es principalmente la de protección contra factores que pueden interferir en el normal desarrollo del embrión; con este fin, la hembra ocupa una buena parte del tiempo limpiando las masas de huevos y periódicamente agita sus pleópodos para reemplazar con agua fresca y oxigenada la que rodeaba los embriones.

El período de embriogénesis de *Lithodes antarcticus* se ex-

tiende desde la época de fecundación, que se presenta entre fines de noviembre y diciembre hasta el nacimiento o eclosión de las larvas, observado en el Canal Beagle principalmente, entre mediados de setiembre y octubre. Así, desde el inicio de la oviposición hasta el nacimiento de las últimas larvas, se observan hembras ovígeras durante un período de aproximadamente 330 días.

Estudios efectuados en el Estrecho de Magallanes mencionan una duración de la embriogénesis de unos 1.1 meses, período en el cual es posible observar hembras con huevos en sus pleópodos (Geaghan, 1973).

Para establecer con mayor exactitud la duración de esta fase se procedió a estimar una "fecha media de fecundación", determinando cuando las hembras fecundadas representan el 50% del total de la captura.

De la misma manera, al comienzo de la siguiente primavera, se determinó la "fecha media de eclosión o nacimiento" cuando el 50% había liberado sus huevos; ambas series de muestreos sucesivos se realizaron entre las Islas Willie y Bahía Golondrina, localidades muy cercanas entre sí.

A fines de la primavera de 1980, se efectuaron cinco muestreos entre el 27 de noviembre y el 12 de diciembre (Tabla X) obteniéndose por interpolación simple como fecha media de fecundación el 10 de diciembre

Tabla X:

Fecha	Nºtotal de hembras	Sin fecundar %	Ovígeras %
27/11/80	178	96,6	3,4
29/11/80	132	91,7	8,3
05/12/80	65	69,2	30,8
08/12/80	96	57,3	42,7
12/12/80	289	38,0	62,0

A fines de invierno y principios de la primavera de 1981, se realizaron también cuatro muestreos, entre el 18 de setiembre y el 5 de octubre (Tabla XI) obteniéndose como fecha media de nacimiento el 21 de setiembre. De esta manera, la duración media de la embriogénesis en *Lithodes antarcticus* del Canal Beagle ha sido de 285 días, unos 9 meses y medio de incubación. Se incluyen en esta tabla como no ovígeras las hembras inmaduras, en maduración y aquellas adultas probablemente no fecundadas en la pasada época de reproducción.

Los huevos se hallan dispuestos en forma de racimo y cada uno de ellos, se halla adherido a una simple seda ovígera mediante el funículo ('egg-stalk'); desde el lugar de adhesión, éste se enrolla espiralmente con otros, pero en el extremo quedan libres, de manera que cada huevo se halla bien separado del resto (Figura 33).

Tabla XI:

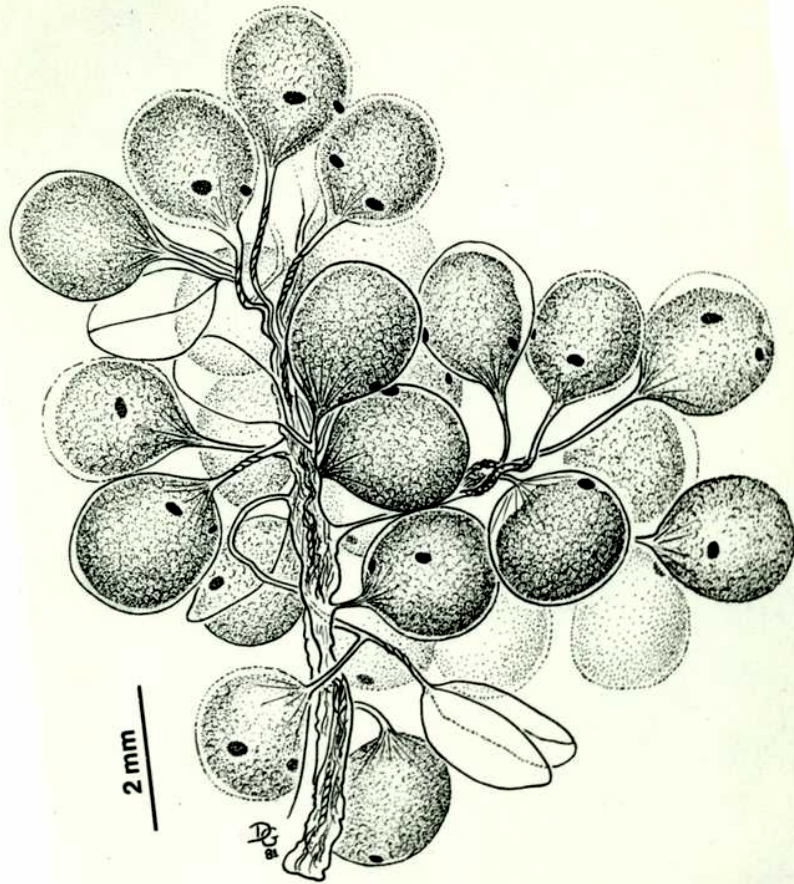
Fecha	N° total de hembras	Ovígeras %	Post-ovígeras %	No ovígeras %
18/09/81	61	85,2	19,8	4,9
20/09/81	107	54,2	34,6	11,2
29/09/81	300	26,7	83,7	9,6
05/10/81	85	2,4	97,6	0

Las sedas ovígeras son simples, no plumosas, desarrollándose en zonas especialmente adaptadas a los pleópodos. En las hembras pre-ovígeras y adultas son alargadas y blanco amarillentas y en las post-ovígeras se conservan junto con los funículos y cápsulas vacías, que le dan un tono marrón parduzco y que permite determinar fácilmente la existencia de eclosión hasta la muda.

Los huevos recién fijados a los pleópodos y antes de comenzar su clivaje, se hallan recubiertos por una membrana externa inicialmente blanda y delicada, que se continúa en un extremo formando el funículo; su diámetro medio oscila entre 1,5 y 1,8 mm. Cada huevo se halla rodeado de una membrana vitelina que aloja en su interior densos gránulos de vitelo de color púrpura claro, membrana externa y membrana vitelina corresponderían a láminas I y III de la membrana tricromática, según Cheung (1966).



Figura 33:



### 3.2.2. Estadios arbitrarios del desarrollo

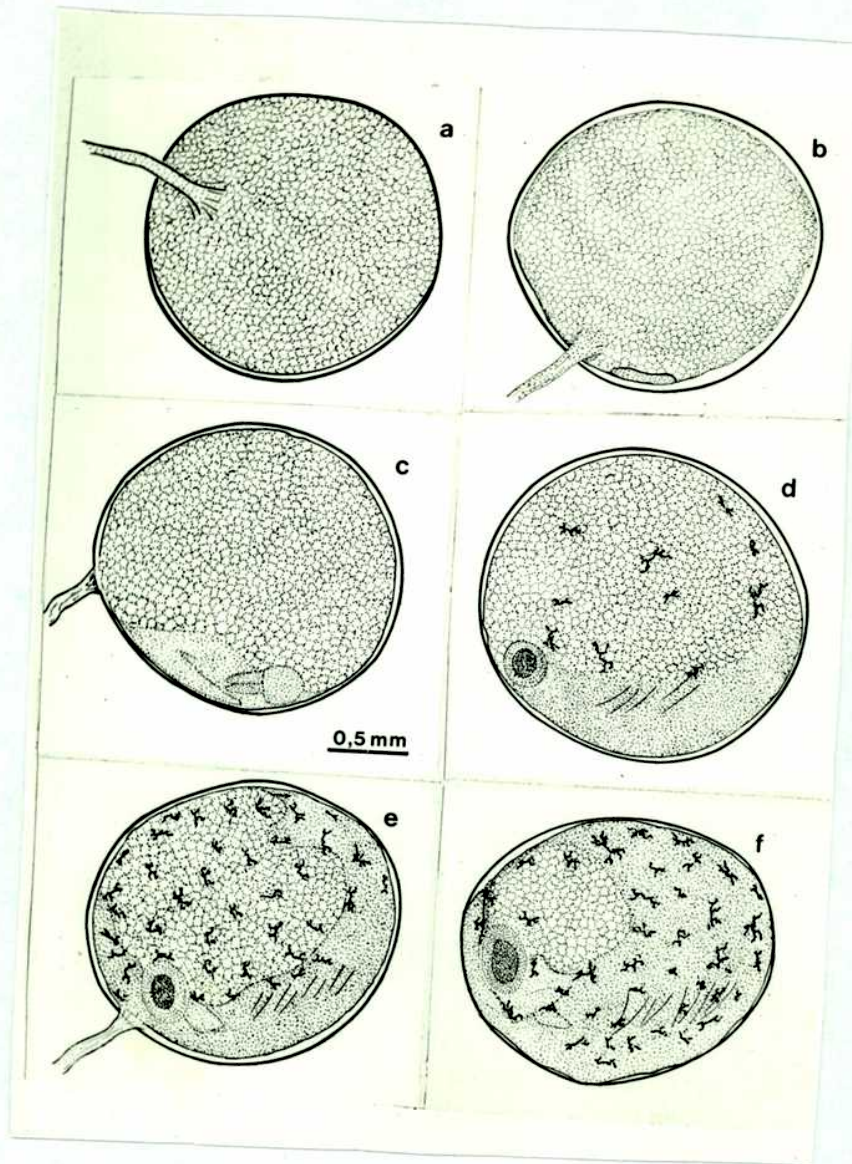
Se presenta aquí y dividido arbitrariamente, seis etapas del desarrollo de *Lithodes antarcticus*, identificables fácilmente bajo microscopio estereoscópico o mediante una lupa común.

Estadio I: El huevo es aproximadamente esférico o ligeramente elipsoidal y su color varía desde el púrpura claro, recientemente implantado, hasta el anaranjado, debido a la pigmentación que adquiere luego el vitelo; su diámetro medio es de 1,76mm. No hay esbozo alguno de desarrollo visible, pudiéndose visualizar o no una separación entre la membrana externa y la masa vitelina (Figura 34a), a menudo denominada espacio perivitelino. En esta etapa comienza la segmentación y es observable en el Canal Beagle entre fines de noviembre y febrero (Figura 35).

Estadio II: Corresponde a la etapa naupliar de la embriogénesis en aquellos decápodos que portan sus embriones. El huevo tiene un tamaño medio de 1,82mm y es de color anaranjado; se puede ver aquí la agrupación de células blastodérmicas que forman el esbozo embrionario, como una masa blanquecina en la superficie del huevo y que marca la zona ventral del futuro individuo (Figura 34b). Esta fase se presenta en la centolla entre febrero y abril (Figura 35).

Estadio III: El huevo mantiene su color anaranjado y el embrión es bien visible, blanquecino y sin pigmentación, ocupando de un 10 a un 20% del volumen del huevo. En esta etapa es obser-

Figura 34:

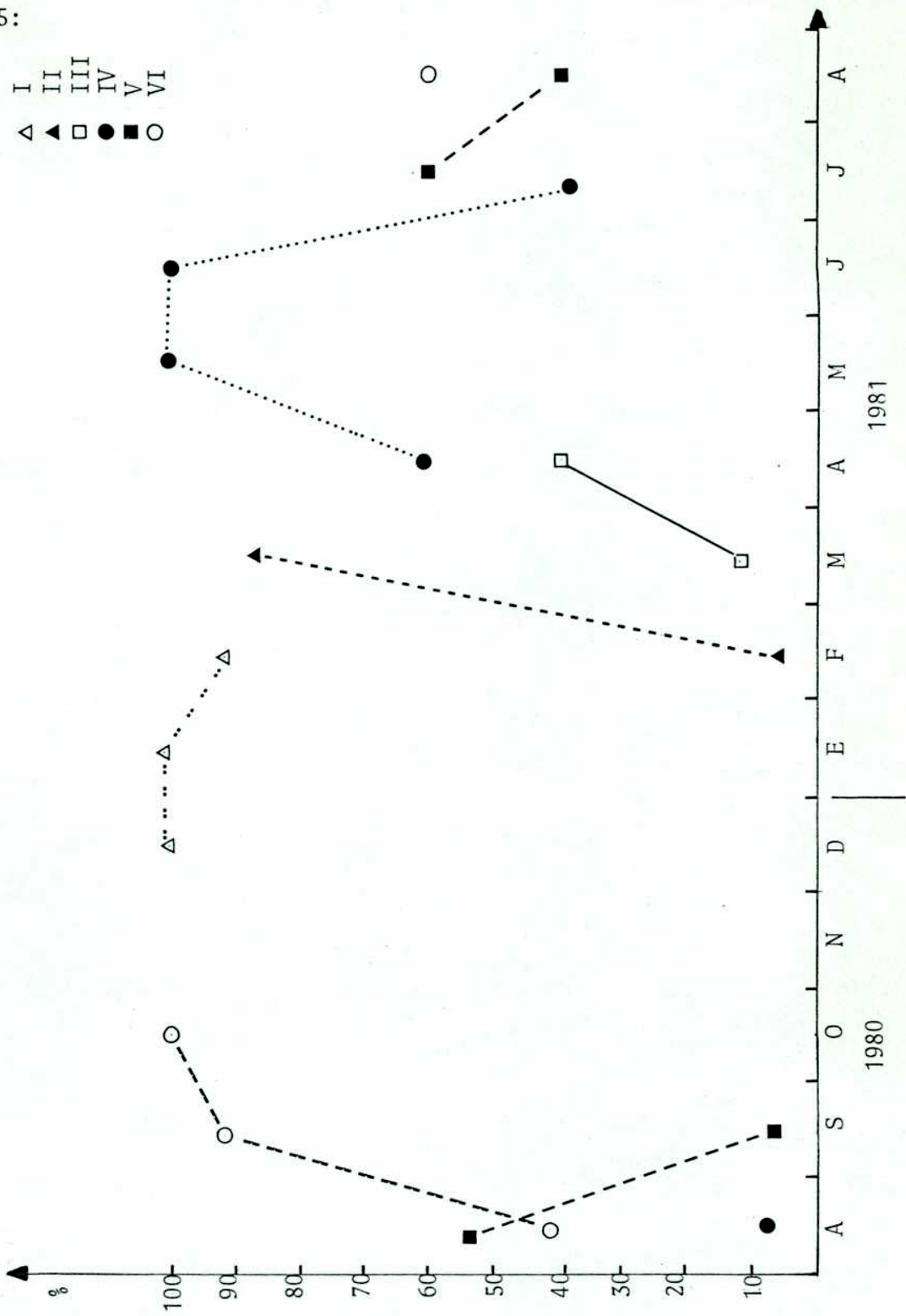


vable el esbozo de los pedúnculos oculares más o menos prominentes, anténulas, antenas y mandíbulas; el pleon comienza su desarrollo y aunque pequeño, se halla separado del resto del cuerpo, curvado hacia la parte anterior, en cuyo extremo también se visualiza el telson (Figura 34c). El diámetro medio del huevo es de 1,90mm. Esta etapa se extiende entre marzo y mayo en el Canal Beagle (Figura 35).

Estadio IV: El huevo cambia su forma, comprimiéndose y alargándose debido al desarrollo del embrión. Los esbozos oculares se agrandan, diferenciándose la córnea que comienza a pigmentarse, inicialmente en forma de "media luna" hasta completarse y quedar oscuras y bien visibles, de contorno aproximadamente circular; su diámetro medio es de 0,2mm. Se hallan bien desarrolladas anténulas y antenas, pudiendo verse el esbozo de los pereiópodos, cortos y aparentemente no articulados. Comienzan a aparecer eritróforos, aunque en poca cantidad inicialmente; el pleon se alarga y el telson se extiende hasta la altura de los pedúnculos oculares o los sobrepasa levemente (Figura 34d). El diámetro medio del huevo es de 1,90mm. Esta etapa se observa entre abril y julio (Figura 35).

Estadio V: Las córneas se hallan bien pigmentadas y su contorno se hace ovalado debido al crecimiento del embrión y a la compresión contra la membrana externa, siendo su diámetro medio de 0,28mm. Los eritróforos se hallan en gran cantidad sobre el embrión y el vitelo ( $n > 40$ ). El pleon se alarga y el telson sobrepasa los pedúnculos oculares hacia la zona dorsal del huevo (Figura 34e). El tamaño medio del huevo es de 1,92mm. Esta etapa se ex-

Figura 35:



tiende en el Canal Beagle entre junio y principios de septiembre (Figura 35).

Estadio VI: El huevo se ve ahora de color naranja pálido y la zoea es reconocible dentro de él; su tamaño medio es ahora de 2,04mm. Se aprecia en esta fase la formación del caparazón, que va encubriendo parcialmente el vitelo, quedando este al final reducido a dos zonas separadas ubicadas dorsalmente a los pedúnculos oculares. Las córneas son de contorno decididamente ovales con una zona central de color negro y una periférica, de un tono rojizo o rosado, cuyo diámetro medio oscila entre 0,28 y 0,32mm (Figura 34f). Este estadio es observable entre agosto y octubre y es previo a la eclosión (Figura 35).

### 3.2.3. Crecimiento del embrión

El estudio del crecimiento del huevo durante la ontogénesis se ha realizado analizando las variaciones de tamaño y volumen. Las mediciones se efectuaron luego de la fijación en formol-acetato de calcio, exclusivamente en embriones que poseían la membrana externa intacta; debido a la forma esférica o ligeramente elipsoidal de los huevos, se han tomado las medidas de longitud al azar en aproximadamente 80 huevos por ejemplar.

El tamaño de los huevos de esta especie ha sido suscitadamente estudiado, variando entre 1,40 y 2,47mm, que de acuerdo con las etapas caracterizadas corresponden: Estadio I (sin mancha ocular visible) entre 1,40 y 2,28mm y Estadio II (con mancha ocular)



entre 1,70 y 2,47mm (Guzmán y Campodónico, 1972).

Durante el presente estudio, la longitud del huevo ha oscilado entre 1,51 y 2,36mm, habiendo variado la media entre 1,67mm en un ejemplar con oviposición reciente y 2,14mm en un ejemplar en que había comenzado la eclosión de las larvas.

El huevo de la centolla, al igual que el del centollón (*Paralomis granulosa*, posee un gran tamaño medio, que según varios autores, es un índice de duración del período larval (Gurney, 1942; Wear, 1967), rigiéndose por proporción inversa; así ha resultado en la centolla que comprende sólo tres estadios de zoea previos a la post-larva o glaucothoe (Campodónico, 1971).

En la Figura 36 se ha graficado el largo medio en función del tiempo y según el estadio de desarrollo de los huevos; como se aprecia, no existe aparentemente un crecimiento continuo del embrión durante la incubación, observándose variaciones importantes de tamaño en los estadios I y VI y muy reducidos en el resto.

La variación de volumen fue estudiada en los huevos de 75 hembras ovígeras, habiendo variado entre 2,04 y 4,21mm<sup>3</sup>. En la Figura 37 se halla graficado el volumen en función de la época y según el estadio de desarrollo en que se hallaban los embriones; sobresale inmediatamente una variabilidad de tamaño (y volumen) importante, tanto en los huevos de un mismo ejemplar como en individuos distintos con embriones en la misma fase.

Comparando el volumen de los huevos de *Lithodes antarcticus*

Figura 36:

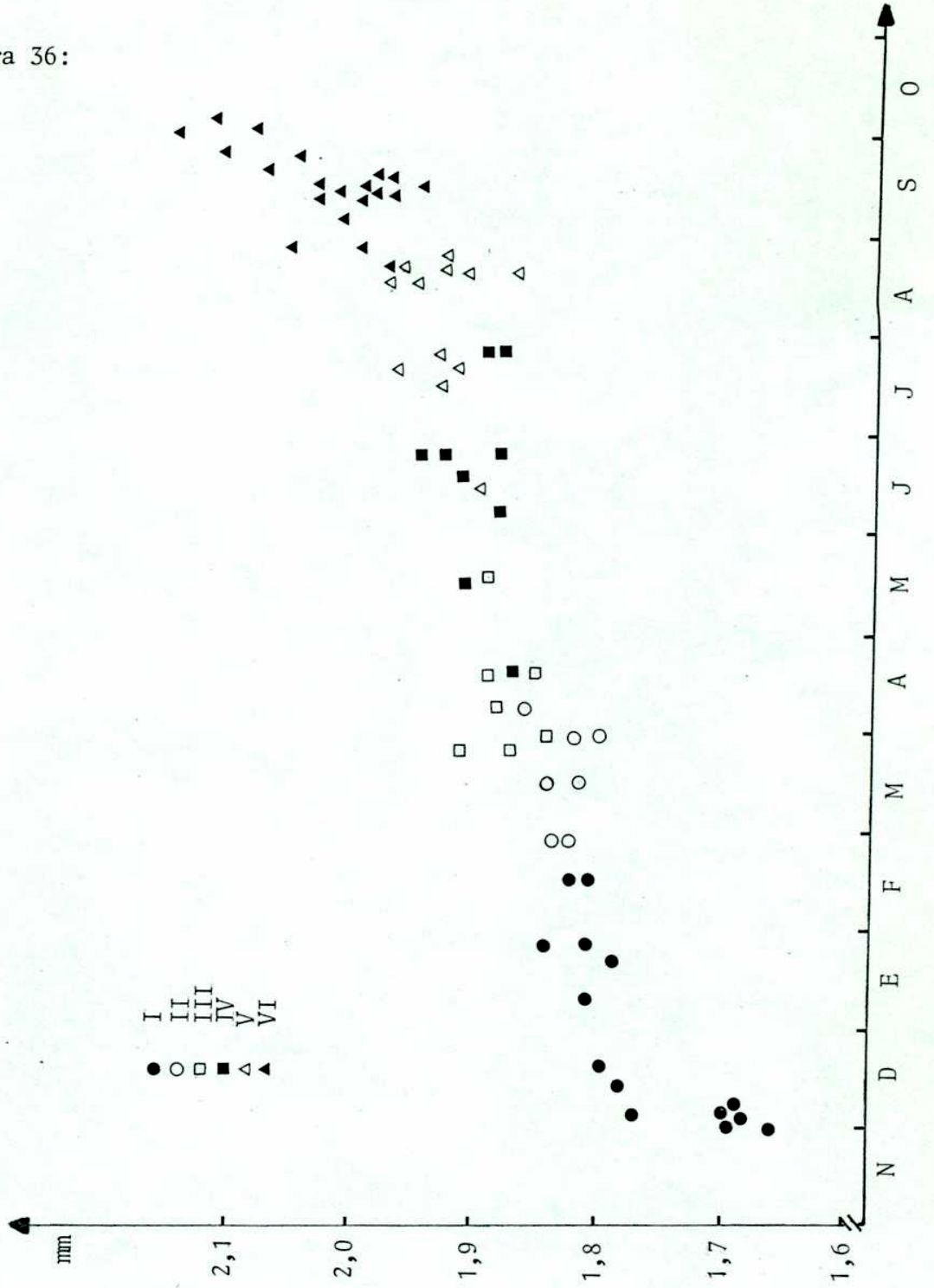
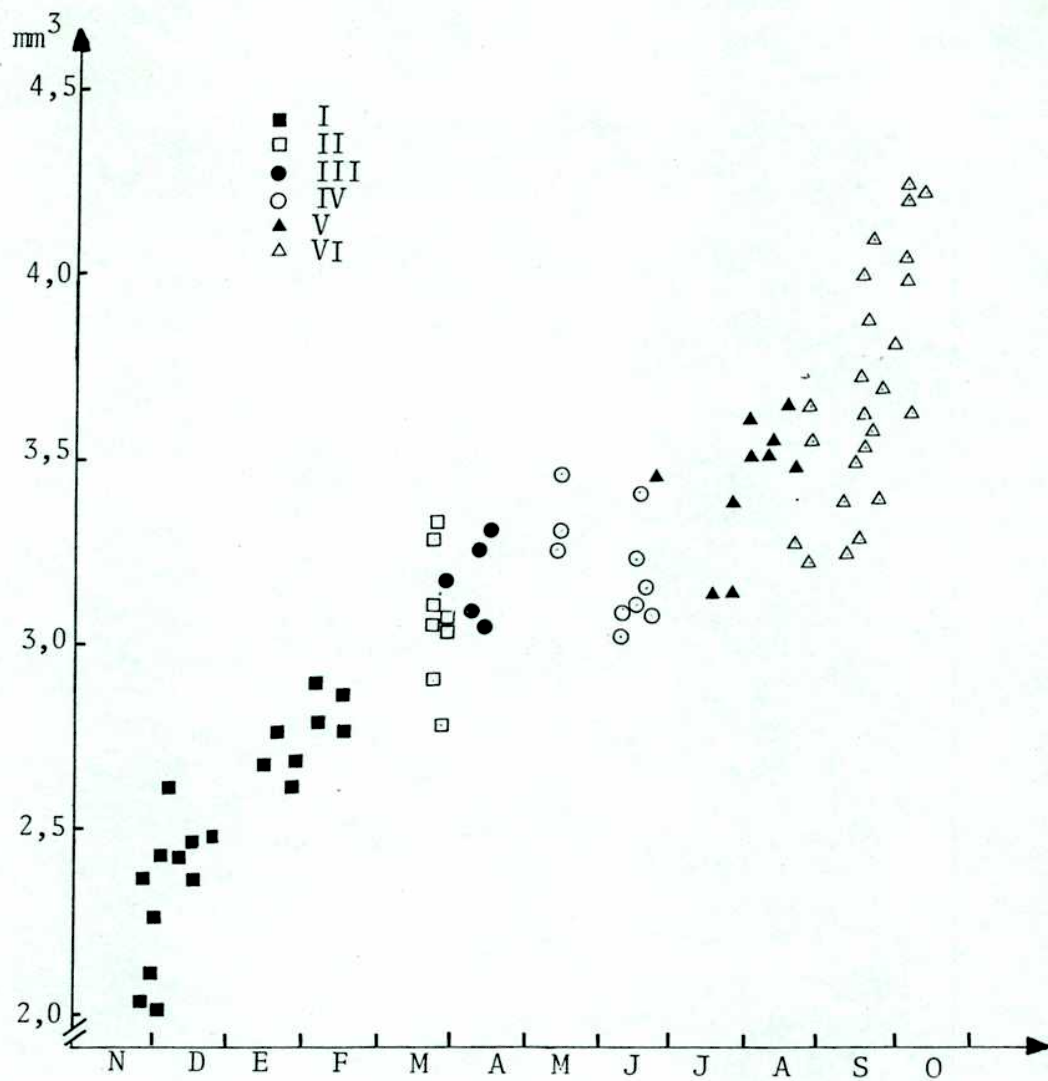




Figura 37:



con las 21 especies de decápodos estudiados en Inglaterra (Wear, 1974), se ve que en este estudio el mayor volumen hallado y previo a la eclósión correspondió a *Pagurus prideauxi*, con  $0,429\text{mm}^3$ . Asumiendo que el largo medio de los huevos de *Paralithodes camtschatica* antes de la eclósión es de aproximadamente  $1\text{mm}$  y suponiéndolo esférico, su volumen sería de aproximadamente  $0,5\text{mm}^3$ .

En la Tabla XII se destacan los volúmenes mínimos y máximos observados en cada estadio.

Tabla XII:

Estadio	Volumen mínimo $\text{mm}^3$	Volumen máximo $\text{mm}^3$	Diferencia $\text{mm}^3$
I	2,04	2,76	0,72
II	2,75	3,17	0,33
III	3,02	3,33	0,31
IV	3,03	3,46	0,43
V	3,14	3,59	0,45
VI	3,30	4,21	0,91

Como se aprecia, existen pronunciadas diferencias de volumen dentro de algunos estadios, que indicarían un crecimiento del huevo más acelerado en los estadios I y VI, correspondientes al período de segmentación y antes de la eclósión.

### 3.2.4. Variación del contenido de agua

El contenido de agua en los embriones de *Lithodes antarcticus* estudiados ha variado entre el 54,8% y el 78,6%. Estos datos permiten ver a grandes rasgos, que un huevo de centolla recientemente depositado (Estadio I) posee un peso húmedo aproximadamente de 2,65mg conteniendo 1,5mg de agua y un huevo en estadio VI, pesa 3,47mg y contiene 2,45mg de agua.

En la Tabla XIII se presentan los cambios observados en el contenido de agua de los huevos en las distintas etapas definidas precedentemente.

Tabla XIII:

Estadio	Número de estimaciones	Promedio contenido agua (%)	Desviación standard
I	6	56,8	3,15
II	3	61,9	2,15
III	4	64,5	2,45
IV	5	66,43	1,84
V	5	70,7	2,59
VI	9	75,84	2,84

En el estadio I ha variado su porcentaje entre el 54,8 y el 62,8%, correspondiendo el primero, a un ejemplar con huevos re-

cién fijados a los pleópodos. Esto indicaría una absorción inicial de agua muy importante, probablemente un aumento de permeabilidad de la membrana externa a sales y agua. En los estadios intermedios (II, III y IV), los valores oscilan entre 57,6% y 68,8% mientras que entre las etapas V y VI el contenido de agua ha variado entre el 67,3% y el 78,6%.

Si bien no se han podido seguir los cambios en ejemplares en cautiverio, puede verse una estrecha similitud con las observaciones realizadas en *Homarus gammarus* (Pandian, 1970) donde existen dos etapas principales de cambio en la permeabilidad de la membrana, una entre fertilización y gastrulación (Estadio I) y otra, en la etapa final del desarrollo y en la primera larva. Según este mismo autor, los huevos demersales de crustáceos y cefalópodos incrementan su contenido de agua desde el 50-60% hasta el 70-80% durante la embriogénesis; de acuerdo con esto, la acumulación de sales y agua durante el último período representaría una importante ayuda en la eclosión de las larvas, elevando la presión osmótica interna, que a un nivel determinado y sincronizado con la finalización del desarrollo, produciría la ruptura de la cápsula. En la especie aquí tratada, esta "eclosión osmótica" es ayudada por los movimientos rítmicos del embrión, que producirían una fuerza mecánica de ayuda, tal como se ha observado en otros crustáceos.

### 3.2.5. Epibiosis y mortalidad

Se han observado mortalidades de huevos en varios crustáceos decápodos en cultivo atribuibles a fenómenos de epibiosis (Fi-

sher y col., 1975) y también se ha mencionado su injerencia en poblaciones naturales de *Cancer magister* (Fisher y Wickham, 1976 y 1977). Los distintos estudios sugieren que la causa de mortalidad puede ser la interferencia mecánica en la muda larval o en el caso de los huevos, la disminución del intercambio gaseoso en la membrana.

El grado de epibiosis fue determinado, según la escala utilizada en *Cancer magister* (Fisher y Wickham, 1976), como se describe a continuación:

- E<sub>1</sub>: ausencia de epibiontes a 50X
- E<sub>2</sub>: epibiosis leve, ocasionalmente algunos filamentos cortos
- E<sub>3</sub>: moderada, la mayoría de la superficie se halla cubierta con filamentos cortos y ocasionalmente algunos largos
- E<sub>4</sub>: intensa, superficie del huevo extensamente cubierta por filamentos cortos y largos
- E<sub>5</sub>: muy intensa, superficie muy cubierta por filamentos cortos, largos y con detritos acumulados

Se ha visto así que, regularmente, la epibiosis es mayor en los huevos ubicados externamente, hecho que no altera las cifras extraídas, pues los muestreos poseen huevos externos en porcentajes similares. También se ha comprobado que aún en ejemplares con epibiosis moderada, han existido algunos huevos que podían identificarse como E<sub>4</sub>; debido a estos casos, se contabilizaron las etapas de acuerdo al estado de la mayoría de los huevos.

Como estimación de mortalidad, se usó exclusivamente el número de cápsulas vacías, descartándose los casos posibles de huevos muy

cercanos a la eclosión. Así, se estimaron según las categorías propuestas por Fisher y Wickham (1976):

M <sub>1</sub> :	0 - 10%
M <sub>2</sub> :	10 - 25%
M <sub>3</sub> :	26 - 50%
M <sub>4</sub> :	51 - 75%
M <sub>5</sub> :	76 - 100%

En la Tabla XIV figura la incidencia de epibiosis y la mortalidad en los huevos analizados, de acuerdo al estadio de desarrollo; como se desprende de esta, se han encontrado ejemplares sin epibiosis desde el estadio I al VI y en general, ha sido muy escasa en la centolla si la comparamos con la única especie estudiada, *Cancer magister*.

Tabla XIV:

Estadio	Nº ejemplares	Epibiosis	Mortalidad
I	6	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>
II	5	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>
III	4	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>
III	1	E <sub>2</sub>	M <sub>1</sub>
IV	5	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>
IV	2	E <sub>2</sub>	M <sub>1</sub>
IV	1	E <sub>2</sub>	M <sub>2</sub>
V	3	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>
V	2	E <sub>2</sub>	M <sub>1</sub>
VI	6	E <sub>2</sub>	M <sub>1</sub>
VI	4	E <sub>3</sub>	M <sub>1</sub>
VI	2	E <sub>3</sub>	M <sub>2</sub>
VI	1	E <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>

Se ha observado también un aumento paulatino de la epibiosis a medida que transcurre el tiempo de incubación, siendo el caso extremo el representado por el estadio VI, donde 6 ejemplares se hallaban en E<sub>2</sub> y 6 en E<sub>3</sub>.

En general, también es posible apreciar en la especie una baja mortalidad de huevos en condiciones naturales; sólo en 3 casos se ha visto que supere el 10% y en ninguno de ellos se ha alcanzado un 15%, resultando llamativo el hecho que los 3 ejemplares con M<sub>2</sub>, provengan de la Bahía Ushuaia, que recibe un gran aporte de nutrientes.

No se realizó determinación específica alguna de los filamentos epibióticos, pero se trata aparentemente de algas verde-azules *Oscillatoriaceae*, hongos y bacterias; también se halló en un par de ocasiones y sobre un único huevo *Alcyonidium* sp., briozoo comúnmente epibionte sobre el caparazón de *Lithodes antarcticus*.

Debido al hallazgo de embriones remanentes no eclosionados en noviembre de 1978 y en unos pocos individuos analizados, se repitió la observación en los dos años siguientes, aumentando el número de muestras. Hay que destacar que una ausencia de huevos remanentes no sería indicación absoluta de eclosión total, pues se ha visto hembras en cautividad que se desprenden, parcialmente de funículos y cápsulas vacías o no mediante sus quelípedos. Este comportamiento parece ser poco común en hembras silvestres, ya que no se ha descartado ningún ejemplar en el cual se haya podido observar pérdidas de restos embrionarios.

En la Tabla XV figuran los ejemplares analizados, las cantidades halladas en 1978 representan aproximadamente una mortalidad que varía entre el 0,2 y 0,4%, considerando una fertilidad media de 16.000 huevos, reduciéndose notablemente en los años subsiguientes donde se hallaron promedios de 0,7 y 1,2 huevos remanentes por ejemplar.

Tabla XV:

Año	Mes	Nº ejemplares	Nº huevos remanentes
1978	Noviembre	1	34
1978	Noviembre	1	57
1978	Noviembre	1	45
1978	Noviembre	1	19
1978	Noviembre	1	71
1979	Noviembre	36	0
1979	Noviembre	1	1
1979	Noviembre	2	3
1979	Noviembre	1	5
1979	Noviembre	1	6
1979	Noviembre	1	16
1980	Noviembre	48	0
1980	Noviembre	1	1
1980	Noviembre	2	2
1980	Noviembre	1	10
1980	Noviembre	1	17
1980	Noviembre	1	35



El patrón común observado en los huevos remanentes es su despigmentación, siendo la gran mayoría huevos no fecundados o muertos en las primeras etapas del desarrollo y casi todos con una elevada epibiosis. Estos datos permiten asegurar que en los recuentos de huevos portados por las hembras, los datos obtenidos representarían la fertilidad de la especie y que un estudio de la mortalidad embrionaria en la especie, es suficiente mediante el conteo de cápsulas vacías.

### 3.4. DESARROLLO LARVAL

#### 3.4.1. Características generales

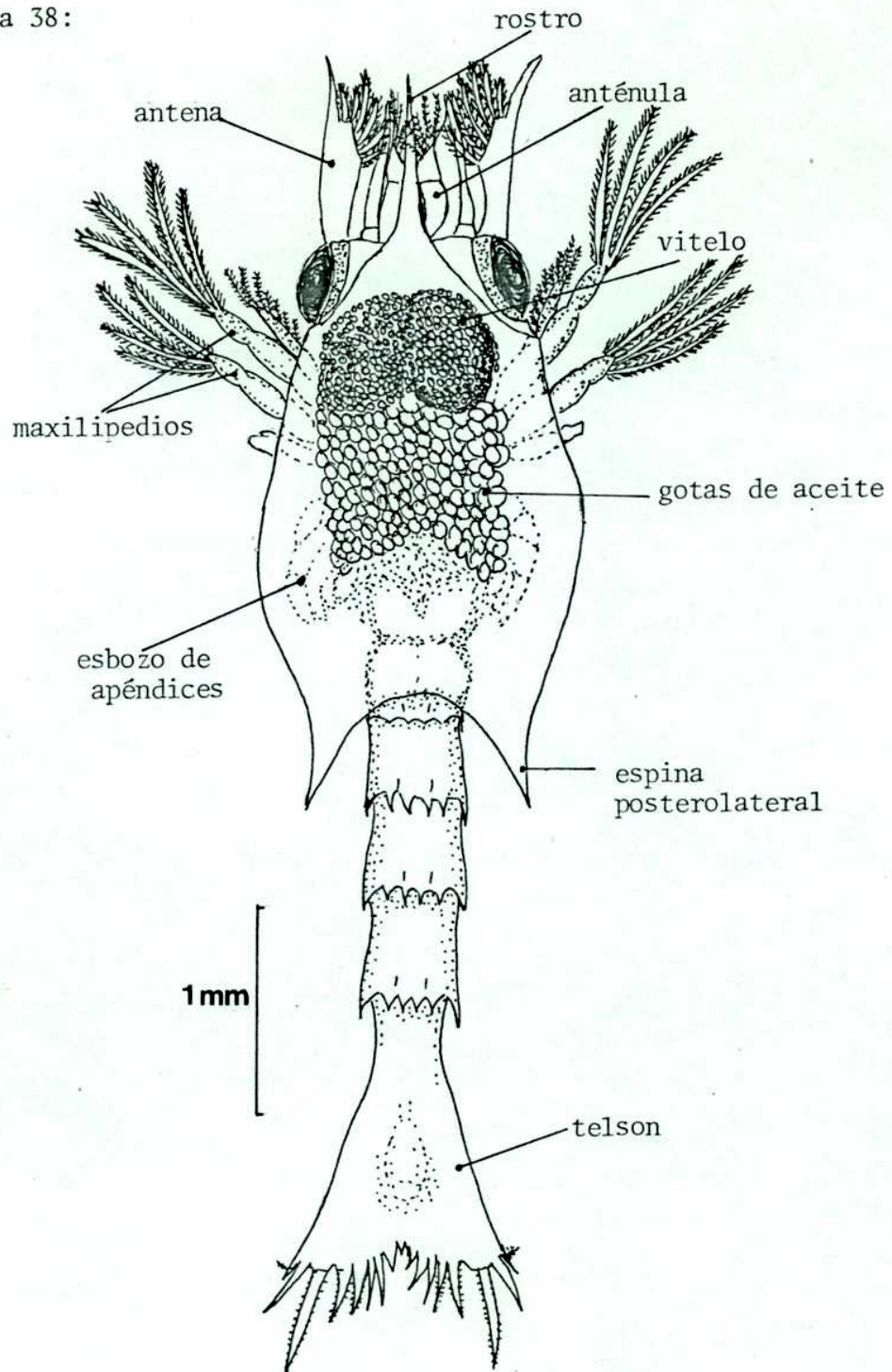
El desarrollo completo de *Lithodes antarcticus* comprende de tres estadios de zoea y uno de post-larva o glaucothoe (Campo dónico, 1971).

, El caparazón posee una larga espina rostral y dos espinas postero-laterales apareciendo desde la primera zoea rudimientos de pleópodos y de los cinco pares de pereiópodos (Figura 38).

Los distintos estadios de zoea sólo son individualizables mediante microscopio estereoscópico, aunque la ecdisis en las larvas es bien identificable por la presencia del pelecho, semi-transparente, pero visible en los cultivos. La zoea I se caracteriza por poseer ojos sésiles, el abdomen de 5 segmentos, pedúnculo antenular sin sedas y pleon con esbozo de pleópodos. La longitud del caparazón (L.C.) de la zoea oscila entre 3,5 y 3,9mm aprox.

Luego de la ecdisis, se alcanza la etapa de zoea II cu

Figura 38:



yas características son: poseer ojos ya pedunculados, pedúnculo antenular con una larga seda plumosa y 3 cortos pelos distalmente; exopodito de anténula monosegmentado y de pleópodos visibles en el abdomen aunque pequeños. L.C. = 3,5 - 4,1mm

La tercera zoea tiene abdomen de seis segmentos, pedúnculo antenular con una seda plumosa y 4 pelos cortos distalmente y exopodito de anténula trisegmentado; el principal rasgo que diferencia esta zoea y el más visible son los pleópodos, bisegmentados y muy movibles. También el caparazón aparece un poco rugoso en esta etapa diferenciándose de las dos primeras zoeas. L.C.=3,7 - 4,3mm

Las larvas de la especie presentan el conjunto de características de los Anomura, según Pike y Williamson (1960), con la excepción de que los rudimientos de pleópodos aparecen en la primera zoea y no en el último estadio larval (Campodónico, 1971) y totalmente concordantes con las dadas por Scelzo (1976).

En las Tablas XVI y XVII se hacen constar los resultados de la experiencia efectuada, indicándose en cada estadio el porcentaje de sobrevivencia, duración media y el rango de días en que se produjeron las mudas a la siguiente etapa, según la temperatura y salinidad en que fueron cultivadas las larvas.

Tabla XVI:

Sub Estadio	Resultados	± 5,5°C				± 7,5°C			
		26°%	29°%	32°%	35°%	26°%	29°%	32°%	35°%
ZOE A I	Sobrevivencia (%)	93	100	82	89	71	96	82	93
	Duración media (días)	6	6	6	6	8	6	6	6
	Rango (días)	5-7	5-7	5-7	5-8	5-12	5-9	5-9	6-9
ZOE A II	Sobrevivencia (%)	68	79	79	86	29	96	39	86
	Duración media (días)	13	13	13	13	13	13	12	13
	Rango (días)	10-16	11-16	10-14	10-14	10-16	10-15	10-14	10-16
ZOE A III	Sobrevivencia (%)		11	18	25		14	28	29
	Duración media (días)		25	25	29		22	21	21
	Rango (días)		24-26	23-26	25-31		22-24	20-22	18-24

Tabla XVII:

Sub Estadio	Resultados	± 9,5°C				± 13,5°C			
		26°%	29°%	32°%	35°%	26°%	29°%	32°%	35°%
ZOE A I	Sobrevivencia (%)	61	82	71	64	7	18	32	21
	Duración media (días)	7	6	6	6	4	4	3	3
	Rango (días)	5-11	5-8	4-9	5-8	4	3-5	3-5	3-4
ZOE A II	Sobrevivencia (%)	35	64	57	53			21	7
	Duración media (días)	13	11	12	12			6	6
	Rango (días)	10-15	10-13	10-16	10-16			5-7	5-7
ZOE A III	Sobrevivencia (%)		18	7	14			11	4
	Duración media (días)		18	17	20			8	7
	Rango (días)		14-20	16-18	18-21			7-10	7

### 3.4.2. Influencia de la temperatura

En todas las temperaturas testeadas, las larvas de *Lithodes antarcticus* llegaron a glaucothoe. Se hallaron, sin embargo, diferencias muy pronunciadas en la duración del desarrollo y en las tasas de mortalidad; éstas últimas se incrementan a partir de los 5,5°C y hasta los 13,5°C, mientras que la duración del desarrollo es mayor a bajas temperaturas (Tabla XVI).

Otro efecto resaltable es el gran acortamiento de los períodos de intermuda a temperaturas altas: a 5,5°C se obtuvieron glaucothoe a partir del día 21 del cultivo, mientras que a 13,5°C aparecieron en el día 7.

En el cultivo realizado a 5,5°C, la mortalidad es reducida, acentuándose recién luego de los 25 días de cultivo: aquí se obtuvo una gran sobrevida de Zoeas III, pero un número relativamente bajo de post-larvas, muriendo un elevado porcentaje durante la muda. Es posible que la baja temperatura y una alimentación algo deficiente hayan contribuido a esto. Las post-larvas obtenidas en estas condiciones, carecían aparentemente de vitalidad, debido a su poco movimiento.

A 7,5°C hay un leve incremento en el número de glaucothoe obtenidas y las condiciones de éstas parecían ser mejores a las cultivadas a 5,5°C, aunque aquí también la gran mortalidad se produjo en Zoea III y durante la muda de éstas al estadio glaucothoe (Tabla XVI).

A 9,5°C aumenta la mortalidad en los primeros estadios, aunque el porcentaje relativo de Zoeas III que alcanza el estadio glaucothoe es mayor que en las temperaturas inferiores y su estado general es aparentemente bueno, siendo bastante activas.

En el cultivo realizado a temperatura ambiente (13,5°C), las mortalidades fueron muy grandes, principalmente en la etapa de zoea I y el número de glaucothoe obtenidas relativamente bajo (Tabla XVII). A esta temperatura ninguna larva sobrevivió 11 días de cultivo.

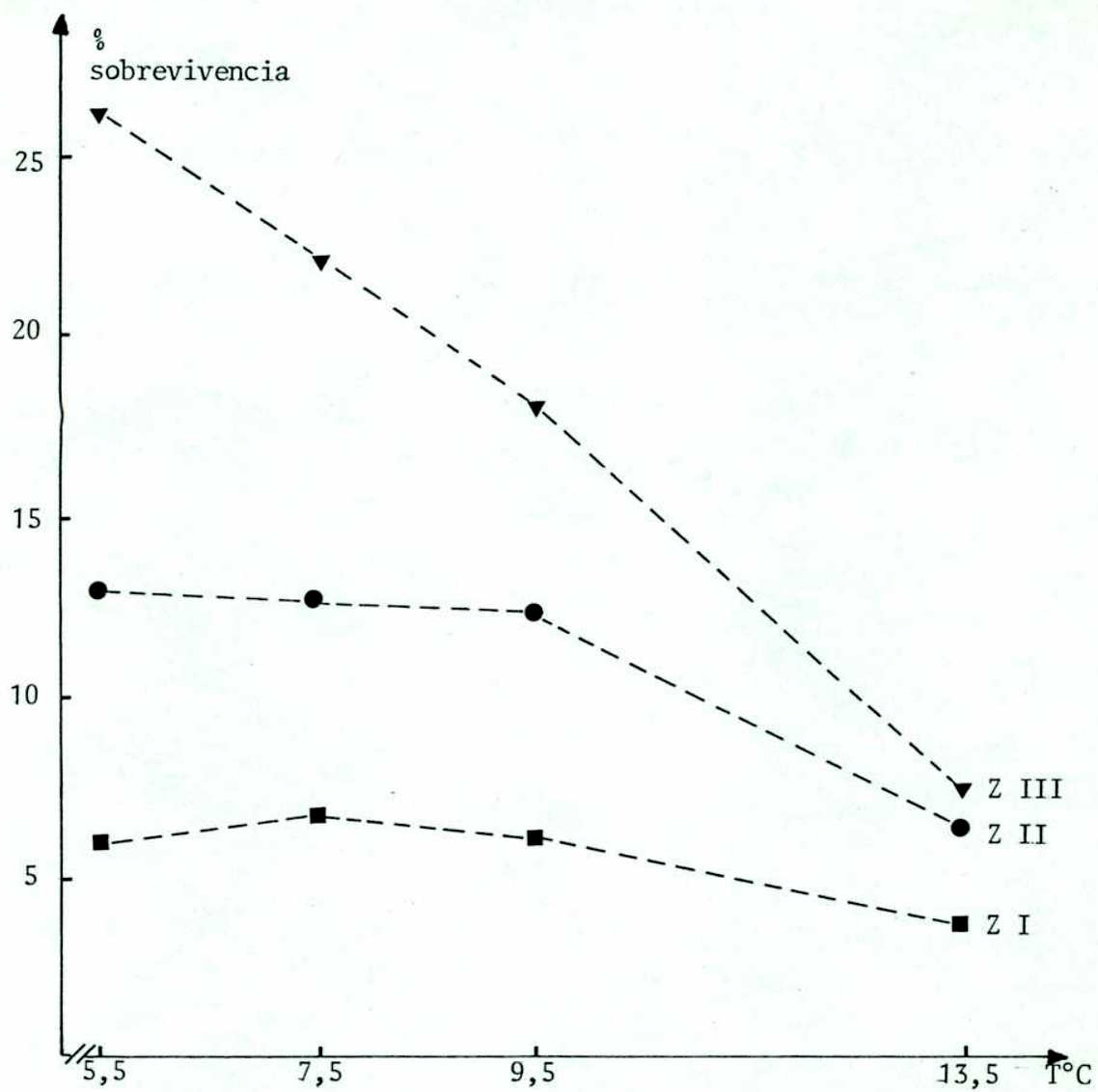
Las larvas de la especie estudiada son en general poco nadadoras, ubicándose durante los cultivos en el fondo de los recipientes y nadando esporádicamente intervalos cortos de tiempo; a medida que la temperatura aumenta, se observa un aumento de la actividad general y de la natación en las zoeas y también en las post-larvas.

En la Figura 39 se puede observar la relación existente entre la temperatura y el período en que se producen las mudas.

Se aprecia inmediatamente la poca influencia de la temperatura entre 5,5 y 9,5°C en las mudas de zoea I a II y de zoea II a III, con períodos de intermuda medios que oscilan entre 6 y 7 días; a la mayor temperatura utilizada, se ve un pronunciado acortamiento del período de intermuda.

Con respecto al ciclo completo, cultivando a 5,5°C se pudo obtener "glaucothoe" entre los días 23 y 31, mientras que a 13,5°C se consiguieron entre el sexto y séptimo día. La Figura 39

Figura 39:





permite apreciar también la duración media del desarrollo larval y su relación con la temperatura.

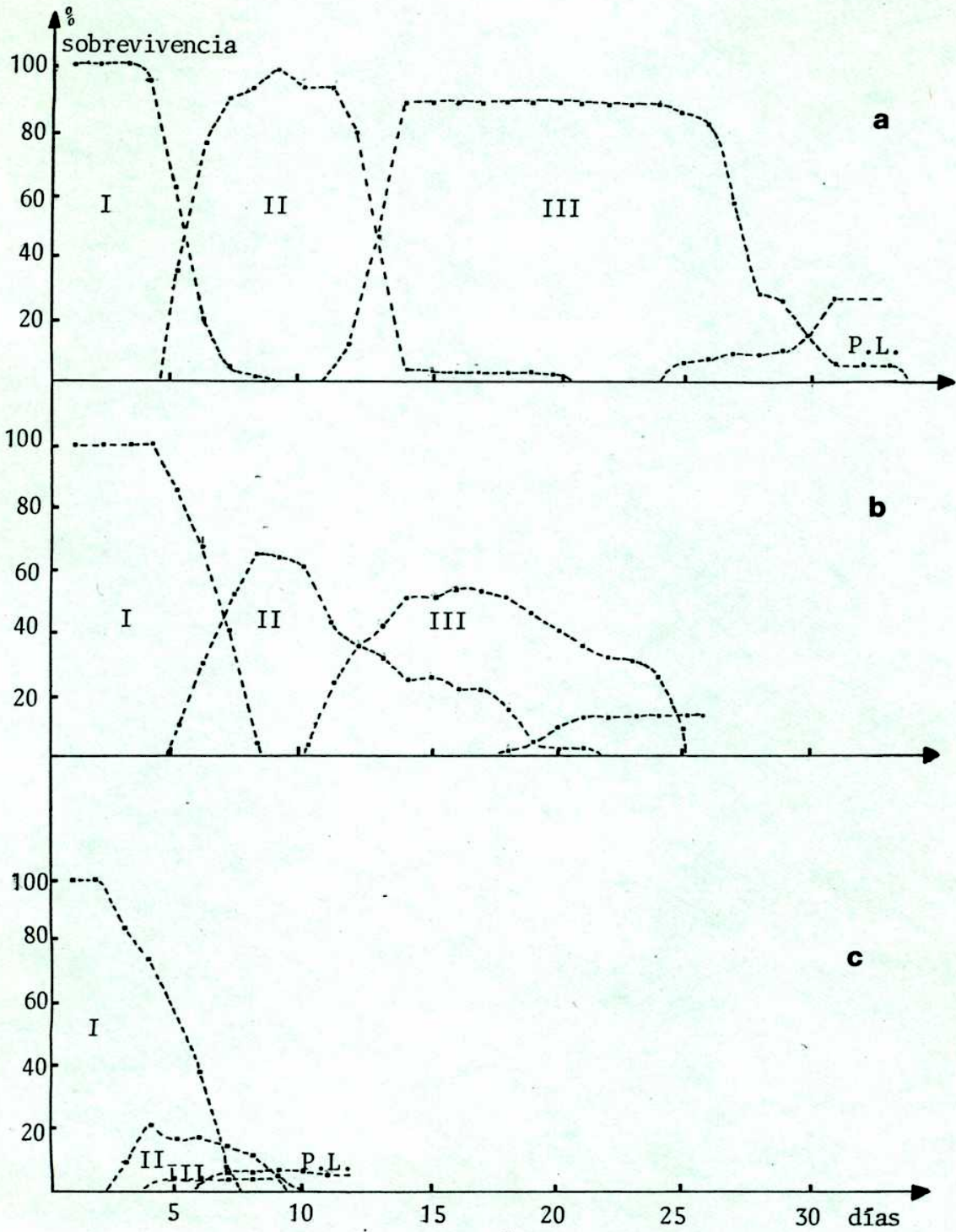
En la Figura 40 se analiza la sobrevivencia durante el cultivo a 35 ‰ de salinidad a 5,5°C (Figura 40a), a 9,5°C (Figura 40b) y a 13,4°C (Figura 40c) con diferencia de 4°C entre cada cultivo.

En estos gráficos, las buenas condiciones de las larvas se reflejan en las pendientes ascendentes abruptas que indicarían mudas concentradas en 3 ó 4 días consecutivos. También puede observarse la mayor duración de la zoea III a temperaturas menores de 9,5°C y la brusca reducción de la vida larval a 13,5°C.

#### 3.4.3. Influencia de la salinidad

En las Tablas XVI y XVII también se pueden apreciar las variaciones registradas durante el cultivo en las distintas salinidades testeadas. Considerando aisladamente la influencia de las concentraciones en las distintas temperaturas, se observa en general, una relación directa entre el aumento de la salinidad y el número de post-larvas obtenidas; a temperaturas altas no se cumple exactamente la relación mencionada, pues se obtuvieron datos que indicarían mayores sobrevivencias en salinidades intermedias. En el cultivo de menor temperatura (5,5°C), el 50% de mortalidad se presentó dependiente de la salinidad: a los 19 días en el cultivo a 26 ‰, a los 23 días en el segundo nivel (29 ‰), a los 27 días cultivando a 32 ‰ y a los 23 días en la mayor de las salinidades,

Figura 40:



hecho observado también a temperaturas mayores.

Cultivando a 26 ‰ de salinidad (S), ninguna de las larvas alcanzó el estadio glaucothoe, aunque en algunos casos sobrevivieron más de 25 días.

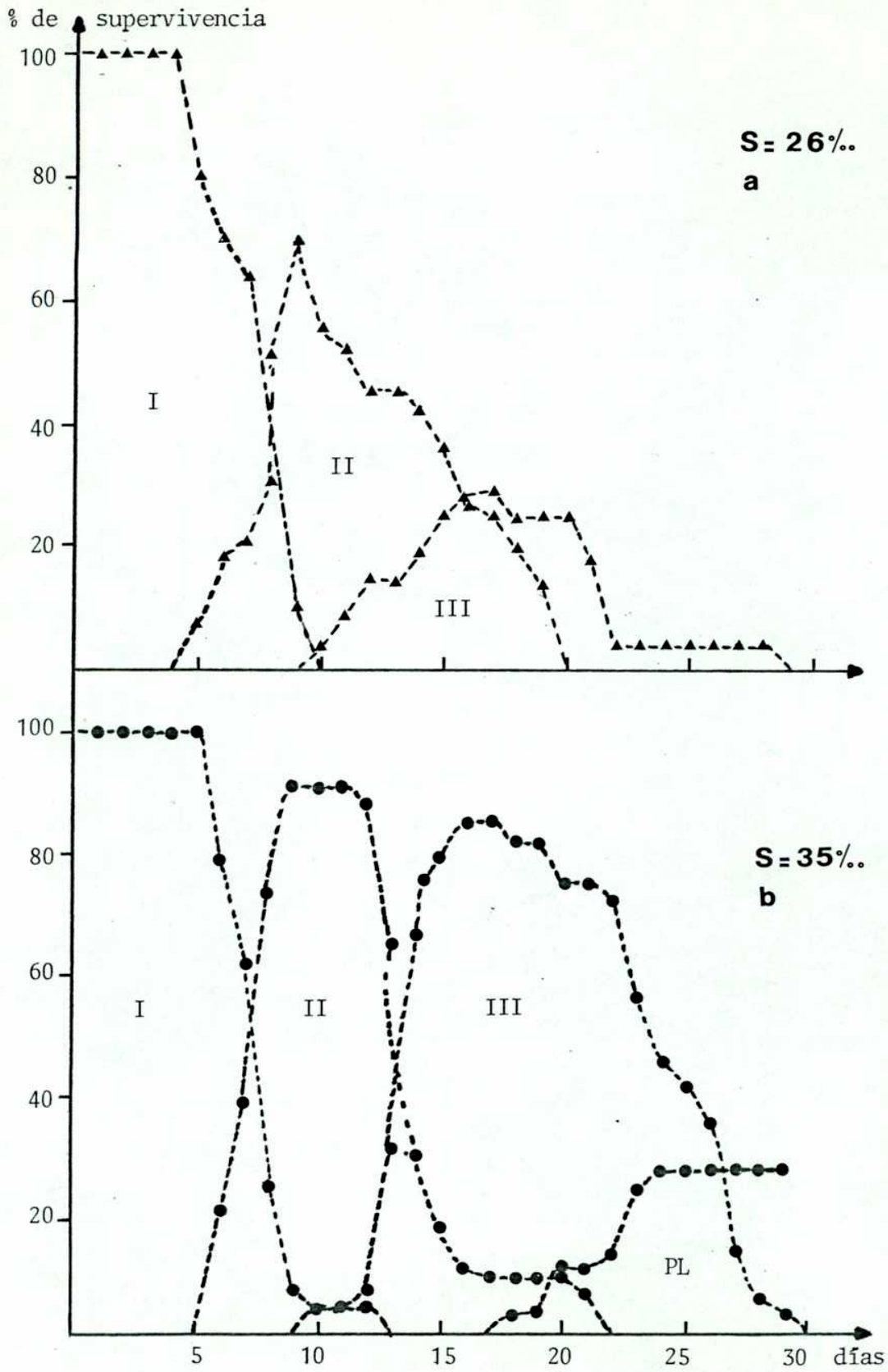
En los cultivos efectuados a 29 ‰ en todas las temperaturas testeadas se obtuvo post-larvas, excepto en el efectuado a 13,5°C donde ni siquiera se alcanzó el estadio de zoea III. A 32 ‰ las tasas de sobrevivencia son muy similares a las obtenidas a 29 ‰ excepto en temperaturas altas, donde los datos son algo confusos.

Es a 35 ‰ de S donde se ha obtenido el mayor número de post-larvas y donde la mortalidad en los distintos estadios ha sido menor.

En la Figura 41, se aprecian los porcentajes de sobrevivencia, en los distintos estadios, cultivando a los extremos de salinidad testeados y a una temperatura de 7,5°C, cultivando a los extremos de salinidad testeados y a una temperatura de 7,5°C. Mientras a 26 ‰ no se obtuvieron post-larvas (Figura 41a), a 35 ‰ el 29 ‰ de las larvas iniciales llegaron a este estadio (Figura 41b).

La mortalidad es menor a la mayor salinidad ensayada, donde se destaca un 93% de sobrevivencia de zoeas II y un 86% que llega a zoea III, contrastando con el 71% que alcanza el estadio II y sólo un 29% el estadio III a 26 ‰.

Figura 41:



Un efecto aparente de la salinidad ha sido su influencia en la pigmentación de las larvas: a niveles reducidos se ha observado una mayor concentración de los eritróforos, siendo estas más "pálidas" que las cultivadas a 35‰. Este efecto se hallaría también influenciado por las temperaturas bajas, según observaciones realizadas durante la experiencia.

#### 4. D I S C U S I O N   Y   C O N C L U S I O N E S

Luego de comentarse los distintos aspectos estudiados en el presente trabajo y de la lectura bibliográfica sobre el tema, hay un hecho que se repite muy frecuentemente y es la gran semejanza existente entre *Lithodes antarcticus* y *Paralithodes camtschatica*, principalmente respecto a su funcionamiento reproductivo. Ambas especies tienen comportamientos similares, como la migración de reproducción, el ciclo anual ovárico de las hembras, el abrazo precopulatorio de los machos, etc.; estas características van acompañadas también por semejanzas anatómicas, como la ausencia de receptáculo seminal y otras características de las gonadas.

Un hecho llamativo ha sido la anatomía e histología de la gónada masculina, muy diferente del resto de decápodos, pero exactamente igual a la descrita en el cangrejo real (Sapelkin y Fedoseev, 1978). Observaciones hechas en testículo de *Paralomis granulosa* con características muy semejantes a la centolla, permiten pensar que esta constitución del aparato reproductor es típica de la familia Lithodidae. Los mencionados autores definen una nueva sección del tubo genital de *P. camtschatica* describiendo el "canal secretor", que equivaldría al conducto deferente proximal de otros autores; el ducto intercalar mencionado en este trabajo representa la pequeña fracción en la cual se produce el cambio de epitelio entre testículo y canal secretor o conducto deferente proximal.

La observación histológica de testículo en varias épocas del año ha permitido ver la presencia continua de espermatozoides y de generaciones de células sexuales. Sapelkin y Fedoseev

(1980), estudiando la espermatogénesis del cangrejo real en la Bahía de Pedro el Grande (URSS), vieron que las células sexuales en desarrollo se presentaban en generaciones separadas y que siempre el cuadro histológico se hallaba caracterizado por poseer espermatogenias, espermatocitos y espermatozoides. Luego de un detallado análisis sobre áreas del testículo y camadas de células en crecimiento, llegan a la conclusión que el desarrollo completo en *P. camtschatica* dura dos años, pero aclaran sobre la existencia de dos ciclos de espermatogénesis, desplazados con diferencia de un año y que asegura una acumulación de productos sexuales cerca de cada temporada de reproducción.

Si bien no se ha estudiado a fondo este aspecto, las observaciones iniciales permiten pensar en un fenómeno similar en *L. antarcticus*, que explicaría la presencia de espermatocitos I, II y espermatozoides durante todo el año en el testículo. Estudios más analíticos sobre el tema son necesarios para dilucidar este fenómeno.

El ciclo reproductivo de la especie es anual, observándose histológicamente en la hembra, un lento desarrollo de la masa de oocitos hasta llegar a la madurez que, según se vio, se alcanza entre noviembre y diciembre. Este fenómeno debe ser muy similar al que presenta el cangrejo real de Alaska, pero difiere del que se observa en *Lithodes couesi*; aquí se comprueba una gran heterogeneidad en las condiciones reproductivas, pues es posible observar en un único muestreo hembras ovígeras con sus embriones recién depositados, como huevos en avanzado estado de desarrollo y aún hembras post-ovígeras (Somerton, 1981). Este desove asincrónico y aparentemente contínuo se hallaría relacionado con la gran profundidad que habita



esta especie.

En *Paralomis granulosa* del Canal Beagle se observa también una heterogeneidad en el estado sexual de las hembras, pero aquí se debería posiblemente a la presencia de dos picos de fecundación anuales.

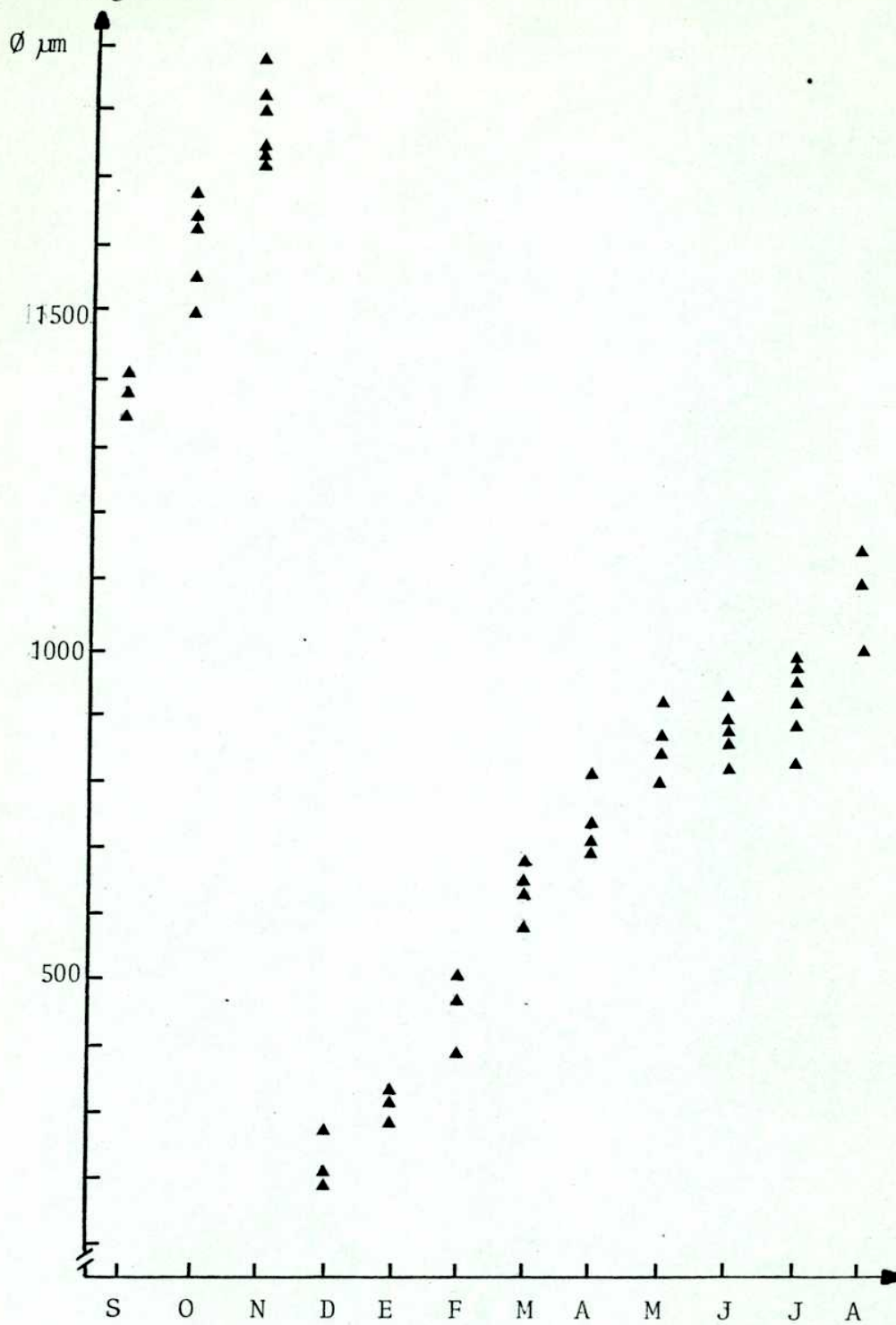
En la centolla, la diferenciación del oocito I a partir de las oogonias comienza antes de la época de reproducción, de manera tal que luego del desove, es posible observar una importante cantidad de oocitos que miden entre 100 y 500  $\mu\text{m}$  aproximadamente, en vitelogénesis primaria y que no son expulsados.

En el parénquima ovárico existen siempre dos grupos principales de tamaño de oocitos, ya que existe una zona germinativa ventral en actividad contínua o casi contínua.

Durante el estudio histológico se vio que, aparentemente, el crecimiento del oocito se detenía entre mayo y agosto; para corroborar este hecho se midieron oocitos enteros de los ovarios conservados en formol salino con microscopio estereoscópico. Se midieron de 50 a 80 oocitos por animal y entre 3 y 7 hembras adultas por mes; en la figura 42, se pueden ver los resultados de estas mediciones, entre septiembre de 1980 y agosto de 1981 en la que sólo se tuvieron en cuenta oocitos en vitelogénesis.

Se ve en el mismo, una pequeña diferencia de tamaño entre los medidos en mayo, junio y julio, indicando una reducción en el ritmo de crecimiento del oocito entre fines de otoño y mediados del

Figura 42:



invierno, coincidiendo con las bajas temperaturas del agua en esta época.

Llama enseguida la atención esta forma de la curva de incremento del oocito, muy similar a la observada durante el crecimiento en longitud y volumen del huevo durante la embriogénesis (Figuras 36 y 37). Es perfectamente posible que en esta época se presente una disminución del metabolismo general del animal, traduciéndose en el ovario en una reducción de la tasa de crecimiento de los oocitos, todos en maduración avanzada (estadio III).

Con respecto a la primera madurez sexual en hembras, se han descrito las variaciones de caracteres entre hembras inmaduras, en maduración y maduras. Sugerencias dadas por Boschi y colaboradores permitieron comprobar cambios en las sedas de los pleópodos: así se vio que en las pocas hembras inmaduras analizadas, estas poseían sedas del tipo ovígero, pero muy cortas, por lo que no fueron consideradas como tales. De esta manera, se podrían diferenciar hembras inmaduras de las que se hallan madurando por primera vez y de las maduras de pequeño tamaño por la longitud de estas sedas y, en el caso de observarse luego del mes de febrero o marzo, también el ovario vitelogénico permite su identificación.

No se han analizado diferencias entre sedas de hembras en pubertad y maduras, en algunos crustáceos la diferencia neta entre sedas se observa justamente en la muda de reproducción (Boschi, comunicación personal).

Esto no fue visualizado en el "king crab", donde se asegura que sólo mediante la disección se puede efectuar esta determi

nación (Powell y col., 1973).

Si se reconstruyen los sucesos y cambios observados en las hembras, se deduce que las inmaduras arriban a una última muda, luego de la cual se produciría por primera vez la maduración del ovario. Estas hembras púberes o en pubertad mudan nuevamente y recién estarían en condición de ser fecundadas por primera vez.

INMADURA    muda    PUBER    muda    MADURA

Comparando con otras especies, se aprecia que en *P. camtschatica* se hallan hembras pubescentes con tamaños que oscilan entre 81 y 122mm de longitud de caparazón (Powell y col., 1973), mientras que en *Lithodes couesi* aparecen entre los 70 y 90mm de L.C. (Somerton, 1981), tamaño muy similar al de *Lithodes antarcticus* (Figura 29).

Estudios realizados en *P. camtschatica* han indicado que el tamaño al cual se alcanza la madurez sexual puede variar significativamente en distintas zonas de su distribución geográfica; en la especie mencionada, se ha ejemplificado por lo observado entre la Península de Kamtchatka y el Mar de Nemuro (Marukawa, 1933) y entre el Océano Pacífico y el Mar de Behring (Wallace y col., 1949).

Trabajos efectuados con *Lithodes antarcticus*, principalmente en el Estrecho de Magallanes y en aguas cercanas a Puerto Natales (Chile) confirmarían también la mencionada variación en la especie aquí tratada. Según Stuardo y Solís (1963), teniendo en cuenta sólo hembras con huevos y sin huevos, como maduras y juveniles respectivamente, la

madurez en las hembras de Porvenir y Bahía Inútil (Estrecho de Magallanes) parece alcanzarse a los 75-80mm de longitud de caparazón.

Geaghan (1973), con muestreos obtenidos en Bahía Santa María (entre Porvenir y Bahía Inútil), concluye que en esta zona se alcanzaría la madurez promedio a los 80mm de L.C. tamaño al cual el 50% de las hembras son ovígeras, pero hay que tener en cuenta que en la época en que realizó sus muestreos no había finalizado aún la temporada de reproducción, pues señala hembras recién mudadas y no ovígeras, probablemente aún no fecundadas.

Este mismo autor, agrega muestreos de áreas más al sur, Bahía Lomas (Isla Dawson), Seno Almirantazgo e Isla Navarino, en el cual no se señala localidad, pero se supone cercano a las localidades de muestreo del presente trabajo, indicando un tamaño promedio de madurez entre 100 y 110mm de L.C.

Sanhueza (1976) llega a la conclusión, de acuerdo también a presencia o ausencia de huevos como índice de madurez, que la centolla del Golfo Almirante Montt alcanza su madurez mucho antes que en el Estrecho de Magallanes, observando hembras ovígeras a partir de 61mm de L.C. señalando asimismo, diferencias en los tamaños de madurez en Seno Unión y Canal Smyth. También Scelzo y colaboradores (1974a), sin mencionar procedencia indican el hallazgo de hembras ovígeras a partir de 60mm de L.C. en el Mar Argentino.

De acuerdo con los datos existentes en la bibliografía, se aprecia una gran disparidad en lo referente a tamaño de madurez sexual y se piensa que ello puede deberse a dos factores principales:

a) una insuficiente cantidad de ejemplares muestreados y b) una imperfecta determinación del estado sexual de las hembras ya que no existe un patrón común de aumento de tamaño de madurez con la latitud y se presentan variaciones importantes en localidades muy cercanas. Una excepción puede estar constituida por la centolla del Golfo Almirante Montt, donde las características poblacionales de tamaño son diferentes y otra, quizás, por la centolla del Mar Argentino, bien separada geográficamente de la de este estudio.

Con respecto a los trabajos realizados para averiguar el tamaño de madurez sexual en machos, Wallace y col. (1949) son los primeros en efectuar estudios histológicos, centrando su atención en el epitelio del conducto deferente; según ellos, estas células secretan una sustancia gelatinosa que es extruída con las bandas espermatofóricas en la cópula. Así, consideraron especímenes maduros a aquellos individuos que en la época de cópula poseían estas células activas e hipertrofiadas al examinarlos histológicamente; de esta manera, los machos del sudeste del Mar de Behring, parecen madurar a un largo mínimo de 85-90mm.

Los autores mencionados no aclaran el por qué no utilizaron los espermatozoides o espermátóforos, pero posiblemente se ha debido a la presencia continua de estos elementos en el conducto deferente, como sucede en el Pacífico Noroeste, también habitado por el cangrejo real (Sapelkin y Fedoseev, 1980).

Según se mencionó precedentemente, las gametas en Decápo

dos carecen de mitocondrias o éstas carecen de crestas, motivo que permite suponer en ellas, un metabolismo muy bajo y un posible prongado período de vida almacenado en espermátóforos, hasta ser expulsadas y fecundar eventualmente un oocito; también resulta imposible determinar su madurez como en otros invertebrados, mediante movilidad en el agua de mar.

Los estudios sobre reproducción del cangrejo real (Powell y Nickerson, 1965; Powell y col., 1973) permiten ver que no existe un método fácil para determinar la madurez en los machos; ensayos efectuados analizando histológicamente el tracto reproductivo de machos entre 71-160mm de L.C., revelaron la ausencia de diferencias importantes, excepto el tamaño del conducto deferente (Powell y col., 1973). Iguales resultados se obtuvieron en *L. antarcticus*, en el cual son todos sexualmente maduros luego de los 75mm de L.C. (Figura 32). Si los machos de 70-75mm de L.C. y aún menores son maduros sexualmente, existe la posibilidad que no puedan fecundar con éxito si deben cumplir con el proceso del abrazo precopulatorio y de obligar a la hembra a una determinada posición en el apareamiento; esto sería factible si lo hicieran solamente con hembras pequeñas o quizás también pueda ser posible aprovechando la debilidad propia de la época de muda. Sin embargo, todas estas posibilidades requieren estudios de campo: observación de parejas en cópula y ensayos de apareamiento de machos pequeños con hembras de mayor tamaño. Según Powell y colaboradores (1973), esta última metodología ha probado ser un método bien directo, práctico y aproximativo para determinar la madurez sexual en machos; de acuerdo con él, los machos de *P. camtschatica* alcanzan la madurez sexual uno o dos años antes que las hembras y a un tamaño menor.

Campodónico y colaboradores (1974) postulan en crustáceos que la talla promedio de madurez para una misma especie está en relación con el tamaño absoluto que ella alcance. Esta hipótesis tendría validez si se utilizara con el estricto criterio seguido por los autores, al comparar distintas áreas y tamaños diferentes que se alcanzan en ellas o incluyendo la posibilidad de una relación inversa, como sucede entre los sexos en *P. camtschatica*.

El estudio de la cantidad de huevos llevados por las hembras ha dado resultados muy similares a los aportados por Guzmán y Campodónico (1972) en el Estrecho de Magallanes, donde el tamaño de los huevos no está en relación con la longitud del caparazón, pero sí la cantidad y la existencia de diferencias en la numerosidad de embriones aunque en este caso fue imposible atribuir las diferencias a variaciones temporales o de localidad. Sólo se han incluido en los datos del Canal de Beagle aquellas hembras con abdomen bien abultado y pleno de huevos; sin embargo, existen hembras con desoves aparentemente parciales y con pleópodos llevando un reducido número de huevos, que no fueron utilizados en el análisis.

En *Lithodes couesi* la descripción de la relación número de huevos-tamaño fue lograda mediante una ecuación polinomial (Somerton, 1981); esto es así, pues la especie incrementa el número de huevos hasta aproximadamente 95mm de L.C., luego de lo cual permanece más o menos constante. En el resto de los litódidos estudiados, esta relación es lineal, como en *P. camtschatica* (Haynes, 1968; Matsuura y col., 1971, 1972), *P. platypus* (Sasakawa, 1975); *Lithodes aequispina* (Miyamoto y Sato, 1970), *L. murrayi* (Arnadu y Do-Chi, 1977) y *L. antarcticus* (Guzmán y Campodónico, 1972).



El número de huevos es radicalmente distinto en ambos géneros, como se ve en la Tabla XVIII. El tamaño del huevo que allí figura, es aquel que se presenta cerca de la eclosión larval.

Tabla XVIII:

Especie	Mínimo	Máximo	Tamaño huevo (mm)
<i>L. camtschatica</i>	12600	350000	1,0
<i>P. platypus</i>	30000	160000	1,2
<i>L. aequispina</i>	9500	30100	2,1
<i>L. couesi</i>	2600	5500	2,3
<i>L. murrayi</i>	388	3582	2,45
<i>L. antarcticus</i>	2930	39303	2,2
<i>P. granulosa</i>	1540	8220	1,9

Consecuentemente, el tamaño de los huevos de las especies de *Lithodes* y el de *P. granulosa* es mayor que en *Paralithodes*, como se observa también en Tabla XVIII. Esta diferencia confirma una vez más lo postulado por Gurney (1942) en huevos de crustáceos; este autor expone que mientras mayor sea el tamaño de los huevos, menor será el período de vida larval libre, criterio sustentado luego por otros investigadores (Wear, 1967; Campodónico, 1971).

Un hecho importante para destacar se ha presentado en mues-

treos efectuados por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, a partir de mayo de 1981; frente a la Bahía de Ushuaia, comienzan a aparecer porcentajes elevados de hembras aparentemente maduras y sin huevos, representando casi un 30% en el mes de junio y un 50% en el mes de agosto (Boschi y col., comunicación personal). Si bien no se han efectuado análisis de pleópodos y posibles remanentes de huevos, es probable que una proporción de éstas hayan sido hembras no fecundadas en la pasada época reproductiva en diciembre de 1980; esta aseveración no es aislada, ya que también en el Estrecho de Magallanes se ha mencionado el posible efecto de la pesquería, que capturando principalmente machos maduros, disminuye las probabilidades de fecundación exitosas de las hembras (Guzmán y Campodónico, 1972). Sin embargo, el aumento del porcentaje de hembras no ovígeras observado en julio y agosto, no sería explicable satisfactoriamente, pues si así fuera sería aproximadamente constante.

Otra posible causa podría ser el desove sin cópula; en cultivos de *L. antarcticus* se comprobó que algunas hembras desovaron luego de mudar y sin haber estado en contacto con macho alguno (Vinuesa y Lombardo, 1982); este hecho también fue observado en el cangrejo real (Sakuda, 1958; Mc Mullen y Yoshihara, 1969). Es factible que estos huevos no fecundados duren un tiempo y luego se desprendan.

La embriofagia ocurre en otros crustáceos y puede también influir en estos hallazgos (Boschi, comunicación personal), ya que la mayoría de los datos provienen del invierno, época de menor abundancia de alimento.

La prolongada incubación de los huevos podría también lle-

gar a determinar una disminución paulatina de la fecundidad en la centolla (Guzmán y Campodónico, 1972) hecho indicado también por Haynes (1968) en *P. camtschatica*. Sin embargo, en los estudios sobre mortalidad embrionaria efectuados, si bien esta aumenta a medida que transcurre el tiempo, las cifras son muy reducidas en la mayoría de los casos (Tabla XIV), lo que daría poca importancia a este factor.

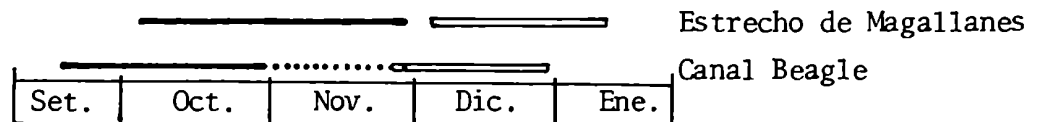
El desarrollo embrionario de algunas especies de crustáceos decápodos es interrumpido por una diapausa o período de descanso, durante el cual la temperatura no influencia la duración del período de incubación (Wear, 1974). Los huevos de estas especies cesan su desarrollo luego del estado de gástrula, alcanzado 3 ó 4 días luego del desove y se ha visto que dura entre 6 y 16 semanas según las especies.

En *Lithodes antarcticus* no ha sido estudiado este aspecto en profundidad; en el caso de existir, se extendería desde luego de 10 a 15 días de la fecundación, fecha aproximada en que se produciría la gastrulación, hasta el mes de febrero, de acuerdo al período de duración del estadio I de la embriogénesis (Figura 35). En cambio, se presenta en esta especie una prolongada duración del estadio IV, entre abril y julio principalmente, que también correspondería al período de menor crecimiento del embrión.

La centolla en el Canal Beagle exhibe un prolongado período de incubación y tendría una disminución en la actividad metabólica del huevo en los meses invernales, que se traduce en un desarrollo más

lento con una reducción de la tasa de crecimiento y una extensión del estado IV.

Si se comparan los acontecimientos reproductivos de la centolla del Estrecho de Magallanes, se ve que existen algunas diferencias temporales entre estas y las del Canal Beagle: el desove comienza en la hembra durante la cópula y luego de la muda de éstas; en Chile, perdura entre 25 y 30 días y se extiende entre principios de diciembre y mediados de enero (Sanhueza, 1979). En el Canal Beagle dura aproximadamente 20 días y se produce entre fines de noviembre y fines de diciembre, comenzando aproximadamente 10-20 días antes.



El período de incubación debe ser similar en ambos casos; en el Estrecho de Magallanes termina entre octubre y fines de noviembre (Geaghan, 1973; Sanhueza, 1979). Se ha demostrado también aquí que existe alguna variabilidad entre áreas (Sanhueza, 1976 y 1979) y también ligeras variaciones entre año y año en una misma área (Campo dónico, 1979).

En el Canal Beagle esta época de nacimiento de larvas ocurre a partir de septiembre y hasta fines de octubre (Boschi y col., 1976a), generalmente luego de mediados de septiembre, unos 15 días antes que en el Estrecho de Magallanes. Estudios efectuados por el INIDEP mencionan hembras liberando larvas en noviembre y aún diciembre (Boschi

y col., comunicación personal).

Las larvas libres de los crustáceos superiores bentónicos, constituyen uno de los mecanismos de dispersión de la especie y tienen un importante rol en las cadenas tróficas neríticas y pelágicas. Como eslabón vulnerable del ciclo de vida, su sobrevivencia es muy importante para el futuro reclutamiento de jóvenes, principalmente en una especie como la aquí estudiada, sometida a una pesca intensiva.

Durante la vida planctónica, las larvas se hallan expuestas a variaciones de temperatura, salinidad, luz, alimento, etc., siendo el primero de estos, el parámetro más importante en la duración y sobrevivencia del período.

Los únicos datos sobre el cultivo de larvas de *Lithodes antarcticus* son los aportados por Campodónico y Guzmán (1971) en su estudio morfológico del desarrollo. Estos autores realizaron un cultivo a una temperatura constante de 10°C, registrando los siguientes resultados (Tabla XIX).

Tabla XIX:

Estadio	Duración Promedio (días)	Mortalidad Acumulada (%)
Zoea I	4,0	85,6
Zoea II	4,0	97,6
Zoea III	7,8	98,0

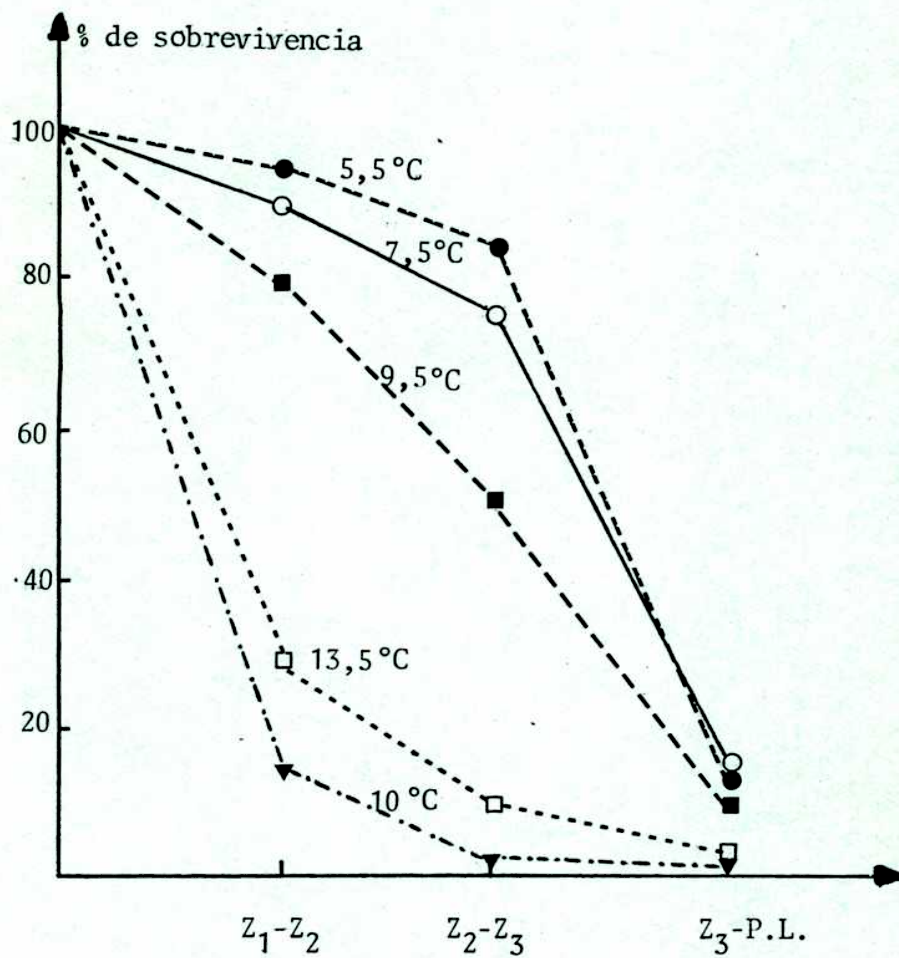
Como se ve, la máxima mortalidad larvaria se registró en los primeros días y durante el estadio de zoea I; en este trabajo, el desarrollo hasta glaucothoe resultó muy rápido, por cuanto se obtuvieron a los 16 días promedio de cultivo.

La curva de sobrevivencia obtenida por estos autores difiere radicalmente de las obtenidas en la presente experiencia; en la Figura 43 se pueden visualizar las curvas de los autores chilenos y las halladas a 5,5; 7,5; 9,5 y 13,5°C. Indudablemente, la forma de las curvas obtenidas varía de acuerdo a la temperatura; a baja temperatura se obtiene gran sobrevivencia de los primeros estadios larvales, presentándose mayores mortalidades durante la muda a post-larva, mientras a temperaturas elevadas la mortalidad es inicial y en el estadio de zoea I.

La mayor mortalidad observada en el cultivo efectuado en Chile con respecto al realizado a 13,5°C, hace suponer que se ha debido a las condiciones artificiales del cultivo, probablemente a cambios pronunciados en las condiciones del agua, principalmente temperatura o salinidad. Sin embargo, las características del agua son distintas en el Estrecho de Magallanes (Vinuesa, 1977) y muy probablemente se trate de una entidad con parámetros poblacionales distintos a la del Canal Beagle. Vernberg y Costlow (1966) mostraron que poblaciones de una misma especie, exhiben diferencias en la sobrevivencia y respuesta fisiológica relativa de las larvas a cambios ambientales, que evita otros comentarios al respecto.

Kurata (1960b) estudió la influencia de la temperatura y salinidad de *P. camtschatica* en Japón, cultivando entre 0,8 y 20°C y

Figura 43:



entre 15,4 y 39,6‰ de salinidad (8,5g/l Cl y 21,9g/l Cl respectivamente); según sus resultados, las zoeas del cangrejo real pueden ser criadas a temperaturas entre 2° y 15°C. El porcentaje de sobrevivencia más elevado se presentó entre 5° y 10°C como en la centolla. Coincidiendo con lo observado aquí también, a temperaturas bajas la actividad se halla disminuída y la mortalidad se eleva notablemente durante la muda; este estado de debilitamiento continuo es posible sea el causante de las muertes durante la muda a glaucothoe de centolla, aunque según Kurata (1960b), el hecho que las muertes ocurrieran todas durante la ecdisis a Zoea II, haría pensar en la existencia de otras causas además de la temperatura. Una de ellas, podría ser la naturaleza del fondo: utilizando una red de 0,9 x 0,9mm formando jaulas, Nakanishi (1976) obtuvo buenos resultados en la cría masiva de zoeas de *P. camtschatica*; es probable que el tejido, utilizado como punto de apoyo, favorezca la acción mecánica de desprendimiento del viejo caparazón.

Otra causa posible podría ser la mala alimentación de las larvas, aunque esto se hallaría relacionado también con la disminución de la actividad observada a bajas temperaturas.

Omi y Misushima (1972), según Nakanishi (1976), estudiando también la influencia de la temperatura en el desarrollo de las larvas del cangrejo real, encontraron que la temperatura óptima para el cultivo era de 8°C. Estos resultados son muy coincidentes con los hallados en *L. antarcticus* en la experiencia aquí realizada, donde a  $\pm$  7,5°C se obtiene la mayor cantidad de post-larvas.

Según algunos autores, en condiciones naturales las larvas se hallan expuestas a cambios de temperatura como contraste con los



estudios de laboratorio, generalmente con condiciones constantes. Costlow y Bookhout (1969, 1971) mencionan que las larvas de *Rithropanopeus harrisi* sobreviven mejor con temperaturas cíclicas de 30-35°C que con aquellas constantes de 30°6 35°C; estos resultados se han dado en especies generalmente sometidas a variaciones nictemerales de temperatura y la duración del desarrollo en ellas no presenta diferencias significativas.

Con respecto a la salinidad, en *P. camtschatica* se comprobó en cultivo que salinidades menores de aproximadamente 22 ‰ son desfavorables para las larvas y las mejores sobrevivencias se obtienen sobre los 16g/l de Clorinidad ( $\pm 29$  ‰), tal como lo observado en la centolla.

Es evidente que la duración de los estadios se halla afectada por las bajas salinidades, que alargan el promedio de duración del primer estadio larval en temperaturas intermedias (Tablas XVI y XVII); hecho similar fue observado en *Pagurus bernhardus* (Bookhout, 1964) y en *P. alatus* (Bookhout, 1972), que también sucede en altas concentraciones salinas, no ensayadas en la experiencia con *L. antarcticus*.

A esto se suma el aumento de mortalidad observado a 26‰ de salinidad también señalado en otras especies, en cultivos de baja concentración salina.

Mediante el análisis de varianza con dos factores y cuatro réplicas realizado, se concluye que no existe interacción significativa entre temperatura y salinidad, por lo que estos factores actua-

rían en forma independiente en cuanto al porcentaje de larvas que alcanzaron el estadio glaucothoe.

Existen diferencias altamente significativas ( $p < 0,0001$ ) en los niveles de temperatura, donde el cultivo con mejores resultados fue realizado a  $7,5^{\circ}\text{C}$ . Con respecto a la salinidad, se hallaron diferencias significativas entre ellas ( $p < 0,05$ ), resultando como más satisfactorio el del 35%.

Se ha inferido que la eclosión primaveral de larvas es ayudada por la baja temperatura del agua, prolongando el desarrollo hasta condiciones del ambiente más favorables para las post-larvas (Costlow y Bookhout, 1964).

La época de nacimiento de larvas se extiende aproximadamente entre el 15 de setiembre y fines de octubre de cada año; teniendo en cuenta que la duración de la fase larval no difiere en forma notable con diferencias de temperatura pequeñas y según la duración obtenida en condiciones experimentales con temperaturas similares a las del Canal Beagle ( $5,0-7,5^{\circ}\text{C}$ ) es posible encontrar larvas de centolla en el plancton de la región hasta fines de noviembre.

Muestreos con red de plancton apropiada efectuados durante esta época dieron escasos resultados en la captura de larvas, hecho probablemente debido al hábito demersal de éstas, como se ha descrito precedentemente.

Considerando los resultados obtenidos sobre los distintos aspectos de la reproducción y el desarrollo inicial de *Lithodes antarcticus* en el Canal Beagle, se resumen a continuación las principales conclusiones obtenidas en este trabajo:

- Existe dimorfismo sexual en el tamaño de los pereiópodos.
- El testículo tiene una constitución unitubular, semejante al observado en *P. camtschatica* y *P. granulosa*. Sería una característica de la familia Lithodidae.
- La espermatogénesis no es un fenómeno anual.
- El desove es anual y la oogénesis, tarda entre 15 y 16 meses durando la vitelogénesis secundaria unos 8 meses.
- Las hembras sólo pueden ser fecundadas luego de la muda; el proceso de fertilización requiere un desove y deposición de espermátóforos simultáneos o casi simultáneos.
- La época de muda de hembras y reproducción se extiende entre fines de noviembre y diciembre, con muy pequeñas fluctuaciones anuales.
- El nacimiento de las larvas se produce principalmente entre mediados de setiembre y octubre, con pequeñas variaciones anuales; la embriogénesis dura aproximadamente 285 días.

- El crecimiento del oocito y del embrión disminuyen entre abril y julio.

- Las hembras inmaduras son diferenciables de las púberes y de las maduras; llegarían a una muda terminal, luego de la cual se produce la primera maduración ovárica, convirtiéndose en púberes y recién al siguiente año mudarán a la madurez.

- La madurez gonadal en los machos se presenta muy temprano; luego de alcanzar los 75mm de L.C. todos poseen espermátóforos con espermatozoides aparentemente funcionales en el conducto deferente.

- Existe un crecimiento acelerado de los huevos al principio y al final de la embriogénesis, atribuido a la incorporación de agua.

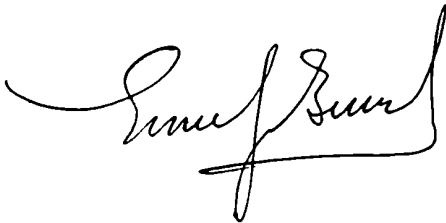
- La mortalidad embrionaria en condiciones naturales es muy reducida, no alcanzando nunca un 15% y los huevos muertos remanentes no superan un 0,5% de mortalidad.

- El desarrollo larval completo de la especie varía en su duración según la temperatura, lo mismo que cada estadio y la forma de la curva de sobrevivencia también depende de ella.

- No existe interacción significativa entre temperatura y salinidad en condiciones experimentales, actuando los factores en forma independiente.

- Las temperaturas más favorables para el desarrollo de las larvas oscilan entre 5 y 10°C y las mejores salinidades son las superiores a 29‰ .

- La duración del período larval en condiciones naturales oscilaría entre 21 y 29 días; encontrando así la mayor proporción de larvas en el plancton entre fines de setiembre y fines de noviembre.



## 5. BIBLIOGRAFIA

- ADIYODI, K.G.; ADIYODI, R.G. Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. *Biol. Rev.* 45: 121-165, 1970.
- ANDERSON, D.T. Embriology and phylogeny in Annelids and Arthropods. Oxford Univ. Press, pp. 495, 1973.
- ANGELESCU, V. Operación centolla en el Atlántico Sur. *Publ. Serv. Hidrog. Nav.* H 1013, pp 71, 1960.
- ANGELESCU, V.; BOSCHI, E.E. Estudio biológico pesquero del langostino de Mar del Plata, en conexión con la Operación Nivel Medio. *Serv. Hidrogr. Naval*, H 1017, pp 135, 1959.
- ARNAUD, P.M.; DO CHI, T. Données biologiques et biométriques sur les lithodés *Lithodes murrayi* (Crustacea, Decapoda, Anomura) des îles Crozet. *Mar Biol.* 39: 147-159, 1977.
- ATEMA, J.; ENGSTROM, D.G. Sex pheromone in the lobster *Homarus americanus*. *Nature*, London, 232: 261-263, 1971.
- BAHAMONDE, N. *Rhinolithodes (Glyptolithodes) cristatipes* Faxon, frente a la costa chilena. *Not. Mensual Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 136: 3-7, 1967.
- BERRY, P.F. The biology of *Nephrops andamanicus* Wood-Mason (Decapoda Reptantia). *Invest. Rep. Ocean. Res. Inst.* 22: 55, 1969.
- BERRY, P.F. The biology of the spiny lobster *Panulirus hommarus* (Linnaeus) of the East coast of Southern Africa. *Invest. Rep. Ocean. Res. Inst.* 28: 1-75, 1971.
- BIRSHTEIN, Ya. A.; VINOGRADOV, L.G. Occurrence of *Paralomis spectabilis* Hansen (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Antarctic. *Rez. Biol. Issl. Sov. Ant. Expsed.*, Vol. 3: 381-388, 1967.
- BIRSHTEIN, Ya. A., VINOGRADOV, L.G. Crustacea (Decapoda, Anomura Lithodidae) of the Atlantic Sector of the Antarctic, South America and South Africa. *Zool. Zh.* 51(3): 351-363, 1972.
- BLISS, C.I. *Statistics in Biology*. MacGraw-Hill Book Comp., New York, Vol. I, pp 558, 1967a.
- BLISS, C.I. *Statistics in Biology*. MacGraw-Hill Book Comp., New York, Vol. II, pp 639, 1967b.

- BOOKHOUT, C.G. Salinity effects on the larval development of *Pagurus bernhardus* (L.) reared in the laboratory. *Ophelia*, 1 (2): 275-294, 1964.
- BOOKHOUT, C.G. The effect of salinity on molting and larval development of *Pagurus alatus* Fabricius, reared in the laboratory. Rep. 5th. Europ. Mar. Biol. Symp., 15: 173-187, 1972.
- BOULOTIAN, R.A.; GIESE, A.C.; FARMANFARMAIAN, A.; TUCKER, J. Reproductive cycles of five west coast crabs. *Physiol. Zool.*, 32(4): 213-220, 1959.
- BOSCHI, E.E. Geographic distribution of Argentinian marine decapod crustaceans. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 3: 134-143, 1979.
- BOSCHI, E.E. Estado actual del conocimiento de los recursos en crustáceos de interés comercial y sus posibilidades de cultivo: 9-13: Reunión Nacional sobre recursos marinos costeros en la Argentina, Puerto Madryn, Chubut 23 al 28 de Septiembre 1978. Programa Nacional de Recursos Naturales renovables SECYT, Ministerio de Cultura y Educación, pp 148, 1980.
- BOSCHI, E.E.; SCELZO, M.A.; PEREZ HABIAGA, R. Parte I: Investigaciones biológicas: 2-7, 3 figs. En: Tercer Informe de Trabajo sobre el Convenio entre el Proyecto de Desarrollo Pesquero (FAO), el Territorio nacional de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sud y el Instituto de Biología Marina de Mar del Plata relativo al estudio biológico pesquero de la centolla, correspondiente al período octubre-diciembre de 1975. Mar del Plata, abril 1976 (no publicado), 1976a.
- BOSCHI, E.E.; SCELZO, M.A.; PEREZ HABIAGA, R. Parte I: Investigaciones biológicas: 2-6. En: Cuarto Informe de Trabajo sobre el Convenio entre el Proyecto de Desarrollo Pesquero (FAO), el Territorio Nacional de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sud y el Instituto Nacional de Biología Marina de Mar del Plata relativo al estudio biológico pesquero de la centolla, correspondiente al período enero-abril de 1976, Mar del Plata, julio 1976 (no publicado), 1976b.
- BOSCHI, E.E.; IORIO, M.I.; FISCHBACH, K. Distribución y abundancia de los crustáceos decápodos capturados en las campañas de los B/I "Walther Herwig" y "Shinkai Maru" en el Mar Argentino, 1978-1979. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq.*, 383: 233-253, 1981.



- BOSCHMA, H. *Briarossacus callosus*, a new genus and new species of a rhizocephalan parasite of *Lithodes agassizii* Smith. Proc. U.S. Nat. Mus., 76, 1930.
- BOSCHMA, H. Rhizocephala. Disc. Rep., 33: 55-92, 1962.
- BOSCHMA, H.; HAYNES, E. Occurrence of the rhizocephalan *Briarossacus callosus* Boschma on the king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the northeast Pacific Ocean. Crustaceana, 16: 97-98, 1969.
- BROWN, R.B.; POWELL, G.C. Size at maturity in the male Alaskan Tanner crab, *Chionoecetes bairdi*, as determined by chela allometry, reproductive tract weights and size of precopulatory males. J. Fish. Res. Bd. Can., 29: 423-427, 1972.
- CAMPODONICO, I. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot en condiciones de laboratorio (Crustacea, Decapoda Anomura, Lithodidae). Ans. Inst. Pat., Punta Arenas, Chile, 2 (102): 181-190, 1971.
- CAMPODONICO, I. La veda de la centolla (*Lithodes antarctica* Jacquinot) en la región de Magallanes. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas, Chile, 10: 229-234, 1979.
- CAMPODONICO, I.; GUZMAN, L. *Lithodes murrayi* Henderson 1888 nuevo litódido para la Patagonia Austral de Chile. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas, Chile, 3(1-2): 211-222, 1972.
- CAMPODONICO, I.; GUZMAN, L. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae). Crustaceana, 40(3): 272-285, 1981.
- CAMPODONICO, I.; GUZMAN, L.; SANHUEZA, A.S. Madurez sexual en los machos de centolla, *Lithodes antarctica* Jacquinot del área de Punta Arenas-Porvenir, Estrecho de Magallanes. Ans. Inst. Pat. Punta Arenas, Chile, 5(1-2): 215-222, 1974.
- CARCELLES, A. Mariscos de las costas argentinas. Rev. Argentina Austral Bs. As. 18: 186-187, 1946-1947.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G. An approach to the ecology of marine invertebrate larvae. Proc. Symp. Exp. Ecol., Graduate School of Oceanography, Univ. of Rhode Island, Kingston, Occasional Publ., 2: 69-75, 1964.

- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G. The effects of environmental factors on larval development of crabs. En: Biological Problems in Water Pollution (Ed. C.M. Tarzwell). Publ. Hlth. Serv. Publs. Wash., 999-wP-25: 77-86, 1965.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G. Temperature and Meroplankton. Chesapeake Sci., 10(3 y 4): 252-257, 1969.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G. The effect of cyclic temperatures on larval development in the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*. En: Fourth European Symposium on Marine Biology: 211-220. Cambridge, Univ. Press, 1971.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G.; MONROE, R. The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. Biol. Bull., 118: 183-202, 1960.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G.; MONROE, R. Salinity and temperature effects on the larval development of the crab *Panopeus herbstii* (Milne Edwards) reared in the laboratory., Physiol. Zool. 35: 79-93, 1962.
- COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G.; MONROE, R. Studies on the larval development of the crab, *Rithropanopeus harrisi* (Gould) the effect of salinity and temperature on larval development. Physiol. Zool., 39: 81-100, 1966.
- CHARNIAUX COTTON, H. L'ovogénèse, la vitellogenine et leur contrôle chez le crustacé amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). Comparaison avec d'autres Malacrostacés. Arch. Zool. Exp. Gen., 119: 365-397, 1978.
- CHEUNG, T.S. Development of egg membranes and egg attachment in the shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapods. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46: 372-400, 1966.
- CHEVAILLIER, M. Ph. Evolution des constituants nucléaires et cytoplasmiques au cours de la spermatogénèse chez les crustacés décapodes. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. 'D' 269: 2251-2253, 1969.
- CHRISTIANSEN, H.E.; SCELZO, M.A. Ciclo de maduración sexual y observaciones sobre la morfología del aparato genital del camarón *Artemesia longinaris*. D. Téc. C.A.R.P.A.S., 5: 16-22, 1971.

- DAWYDOFF, P. Traite d'embryologie comparée des invertébrés-Chap  
itre XIII:Arthropodes.Masson et Cie. Ed.,Paris: 930, 1928.
- DOELLO JURADO, M. Nuevos datos sobre fauna marina de la meseta  
continental de la Argentina y del Uruguay. *Physis*, Bs.As.,12:  
279-292, 1938.
- DUNCAN, D.B. Bayes rules for a common multiple comparisons pro-  
blem and related Student-t problems. *Ann. Math. Statist.*,32:  
1013-1033, 1961.
- EURHENIUS,L. An electron microscope study on the developing oo-  
cytes of the crab, *Cancer pagurus* L. with special reference to  
yolk formation. *Z. Morphol.,Tiere* 75: 243-254, 1973.
- FARMER, A.S.D. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (Decapode  
Nephropidae). *J. Zoology*,174: 161-183, 1974.
- FIELDER, D.R. The spiny lobster *Jasus lalandei* (H. Milne Edwards)  
in South Australia. II Reproduction. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*,  
15: 133-144, 1964.
- FIGUEIREDO, M.J. de. Algunos aspectos da histologia do ovario do  
lagostim (*Nephrops norvegicus*) é do camarão (*Penaeus kerathurus*)  
durante o seu ciclo madurativo. *Bol. Inf. Inst. Biol. Marit.*,7:  
9, 1972.
- FIGUEIREDO, M.J.; BARRACA, I.F. Contribuição para o conhecimento  
da pesca e da biologia do lagostim (*Nephrops norvegicus* L.) na  
costa portuguesa. *Not. Est. Inst. Biol. Marit.*, Lisboa, 28: 45,  
1963.
- FISHER, W.S.; WICKHAM, D.E. Mortalities and epibiotic fouling of  
eggs from wild populations of the Dungeness crab, *Cancer magister*.  
*Fish. Bull.*, U.S.,74: 201-207, 1976.
- FISHER, W.S.; WICKHAM, D.E. Egg mortalities in wild populations  
of the Dungeness crab in central and northern California. *Fish.*  
*Bull.*, U.S.,75(1): 235-237, 1977.
- FISHER, W.S.; NILSON, E.H.; SCHLESER, R.A. Diagnostic procedures  
for diseases found in egg, larval and juvenile cultured american  
lobster (*Homarus americanus*). *Proc. 6th. Ann. Workshop World Ma*  
*ricult. Soc.*, Seattle, 1975.

- GEAGHAN, J. Resultados de las investigaciones sobre centolla *Lithodes antarctica* (Jacquinot), realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la provincia de Magallanes. Publ. Inst. Form. Pesq., Santiago, 52: 70, 1973.
- GIESE, A.C. Comparative Physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. Ann. Rev. Physiol., 21: 545-575, 1959.
- GONZALEZ, O.; PERUGI, M. Pesca exploratoria para detectar la presencia de la centolla entre el Estrecho de Magallanes y Puerto Natales (setiembre a diciembre de 1972). Publ. Inst. Form. Pesq., Santiago, 55: 47, 1974.
- GURNEY, R. Larvae of Decapod crustacea. Ray Society (Publ.), London : 306, 1942.
- GUZMAN, L.; CAMPODONICO, I. Fecundidad de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae). Ans. Inst. Pat. Punta Arenas, Chile, 3(1-2): 249-258, 1972.
- HAIG, J. The Crustacea Anomura of Chile. Rep. Lund. Univ. Chile Exped., 1948-1949. Lunds. Univ. Arsskr. n.f., Avd. 2, 51(12): 1-68, 1955.
- HANSON, J. Dictionary of ecology. Philosoph. Libr., N.Y., 1962.
- HAYNES, E.B. Relation of fecundity and egg length to carapace length in the king crab, *Paralithodes camtschatica*. Proc. Nat. Shellfish Ass., 58: 60-62, 1968.
- HEDGPETH, J. Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 35°5 latitude, Antarctic Map. Folio Ser. Amer. Geol. Soc., folio 11: 1-8, 1969.
- HINSCH, G.W.; CONE, M.V. Ultrastructural observations of vitello genesis in the spider crab, *Libinia emarginata* L. J. Cell. Biol., 40: 336-342, 1969.
- HIRAMOTO, K.; SATO, Sh. Biological and Fisheries Survey on an anomuran crab, *Lithodes aequispina* Benedict, off Boso Peninsula and Sagami Bay, Central Japan. Jap. J. Ecol., 20(5): 165-170, 1970.

- HOFFMAN, E.G. Description of laboratory reared larvae of *Paralithodes platypus* (Decapoda, Anomura, Lithodidae). J. Fish. Res. Bd. Can., 25(3): 439-455, 1968.
- IVANOVA-KAZAS, O.M. Analysis of the early development of crustaceans. I Principal variants of early development. Biologiya Morya, 3(1): 3-18, 1977.
- KESSEL, R.G. Mechanisms of protein yolk synthesis and deposition in crustacean oocytes. Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat., 89: 17, 1968.
- KNOX, G.A. Littoral ecology and biogeography of the southern Oceans. Proc. Roy. Soc. London, B, 152: 577-624, 1960.
- KON, T.; HONMA, Y. Studies on the maturity of the gonad in some marine invertebrates. III Seasonal changes in the ovary of the Tanner crab. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 36(10): 1021-1027, 1970.
- KORSCHIEDT, E. Ontogenie der Decapoden. Dr. H.G. Bronns: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5(1): 671-861, 1944.
- KURATA, H. Studies on the larva and post larva of *Paralithodes camtschatica* 1. Rearing of the larvae, with special reference to the food of the zoea. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 20: 76-83, 1959.
- KURATA, H. Studies on the larva and post larva of *Paralithodes camtschatica* 2 Feeding habits of the zoea. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 21: 1-8, 1960a.
- KURATA, H. Studies on the larva and post-larva of *Paralithodes camtschatica* 3. The influence of temperature and salinity on the survival and growth of the larva. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 21: 9-14, 1960b.
- LANGRETH, S. Spermiogenesis in Cancer crabs. J. Cell. Biol., 43: 586-602, 1969.
- LEBOUR, M.V. The larval stages of the Plymouth Brachyura. Proc. Zool. Soc., London, 2: 473-560, 1928.

- MAC DONALD, J.D.; PIKE, R.B.; WILLIAMSON, D.I. Larvae of the British species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea, Decapoda). Proc. Zool. Soc., London, 128(2): 209-257, 1957.
- MAC MULLEN, J.C. Breeding King crabs *Paralithodes camtschatica* located in Ocean environment. J. Fish. Res. Bd. Can., 24(12): 2627-2628, 1967.
- MAC MULLEN, J.C. Effects of delayed mating on the reproduction of King crab *Paralithodes camtschatica*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26: 2737-2740, 1969.
- MAC MULLEN, J.C.; YOSHIHARA, H. Fate of unfertilized eggs in King crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). Inf. Leaflet, Alaska Dept. Fish Game, 127: 14, 1969.
- MAC MULLEN, J.C.; YOSHIHARA, H. An incidence of parasitism of deep water King crab *Lithodes aequispina* by the barnacle *Briarosaccus callosus*. J. Fish. Res. Bd. Can., 27(4): 812-821, 1970.
- MARUKAWA, H. Biological and fishery research on Japanese King crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). J. Imp. Exptl. Sta. Tokyo, 4(37): 24-31, 1933.
- MATSUURA, S.; TAKESHITA, K.; FUJITA, H.; KAWASAKI, S. Reproduction and fecundity of the female King crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the waters off western Kamchatka. I. Observations of the ovarian eggs and of the spawned eggs attached to pleopods. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 5: 147-159, 1971.
- MATSUURA, S.; TAKESHITA, K.; FUJITA, H.; KAWASAKI, S. Reproduction and fecundity of the female King crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the waters off western Kamchatka. II. Determination of the fecundity based on the counts of the ovarian eggs and of the spawned eggs attached to pleopods. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 6: 169-190, 1972a.
- MATSUURA, S.; TAKESHITA, K.; FUJITA, H.; KAWASAKI, S. Reproduction and fecundity of the female King crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the waters off Western Kamchatka. III. Evaluation of the population fecundity. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 7: 113-134, 1972b.

- NAKANISHI, T. Rearing larvae and post-larvae of the King crab (*Paralithodes camtschatica*). FAO Tech. Conf. Aquaculture, Kyoto, Japan, FIR: AQ./Conf./76/E.,44: 3, 1976.
- NILSON, E.H.; FISHER, W.S.; SCHLESER, R.A. Filamentous infestations observed on eggs and larvae of cultured crustaceans. Proc. Ann. Workshop World Maricult. Soc., Seattle, 1975.
- PANDIAN, T.J. Changes in chemical composition and caloric content of developing eggs of the shrimp *Crangon crangon*. Helgol. wiss. Meeresunters., 16: 216-224, 1967.
- PANDIAN, T.J. Ecophysiological studies on the developing eggs and embryos of the European lobster *Homarus gammarus*. Mar. Biol. 5(2): 154-167, 1970.
- PANDIAN, T.J.; SCHUMANN, K.H. Chemical composition and caloric content of eggs and zoea of the hermit crab *Eupagurus berhardus*. Helg. wiss. Meeresunters.,16: 225-230, 1967.
- PIKE, R.B.; WILLIAMSON, D.I. Larvae of Decapod Crustacea of the families Diogenidae and Paguridae from Bay of Naples. Publ. Staz. Zool. Napoli,31(3): 493-552, 1960.
- PILLAY, K.K.; NAIR, N.B. The annual reproductive cycles of *Uca annulipes*, *Portunus pelagicus* and *Metapenaeus affinis* (Decapoda Crustacea) from the South West coast of India. Mar. Biol.,11: 152-166, 1971.
- POCHON - MASSON, J. Schema général du spermatozoide vesiculaire des Decapodes. C.R. Acad. Sci. Paris, 260: 5093-5095, 1965.
- POWELL, G.C.; NICKERSON, R.B. Reproduction of King crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). J. Fish. Res. Bd. Can.,22(1): 101-111, 1965.
- POWELL, G.C.; SHAFFORD, B.; JONES, M. Reproductive biology of young adult King crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) at Kodiak, Alaska. Proc. Nat. Shellfish. Ass.,63: 77-87, 1973.
- RAHAMAN, A.A. Reproductive and nutritional cycles of the crab *Portunus pelagicus* (Linnaeus) (Decapoda: Brachyura) of the Madras coast. Proc. Indian. Acad. Sci.,(B),65: 76-82, 1967.

- RAVEN, C.P. Oogenesis: The storage of developmental information. Pergamon Press New York: 274, 1961.
- RELINI ORSI, L.; MORI, M. Biología reproductiva della femmina del granchio edule batiale *Geryon longipes*. A.Milne Edwards. Quad. Civ. Sta. Idrobiol. Milano, 7: 9-38, 1979.
- REVUELTA, G.; ANDRADE, H. Nueva localidad para *Lithodes murrayi* Henderson en el Pacífico Sur Oriental. Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat., 261: 3-4, 1978.
- SAKUDA, H. Observations of molting female king crabs (*Paralithodes camtschatica*). Spec. Sci. Rep. Fish., Fish Wildl. Serv. Wash., D.C., 274: 5, 1958.
- SANHUEZA, A.S. Aspectos biológico-pesqueros del recurso centolla (*Lithodes antarctica* Jacquinot). Inf. Pesq. Inst. Fom. Pesq. San tiago, 61: 24, 1976.
- SANHUEZA, A.S. Centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot, Crustacea Decapoda, Anomura, Lithodidae. En: Estado actual de las principales pesquerías nacionales. Bases para un desarrollo pesquero. COR FO-IFOP, Chile, 37, 1979.
- SAPELKIN, A.A.; FEDOSEEV, V.Ya. Constitución anatómica e histológica del sistema genital del cangrejo de Kamchatka macho. Biologiya Morya, 6: 47-53, 1978.
- SAPELKIN, A.A.; FEDOSEEV, V.Ya. Espermatogénesis en el cangrejo de Kamchatka. Biologiya Morya, 2: 57-61, 1980.
- SASAKAWA, Y. Studies on blue king crab resources in the western Bering Sea. III. Ovarian weight, carried egg number and diameter. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 41(9): 941-944, 1975.
- SCELZO, M.A. Lista de los crustáceos decápodos Anomura obtenidos en 1966 por la expedición "Walther Herwig" en el Atlántico Sur y depositados en las colecciones del Instituto de Biología Marina. Physis, sec. "A", 32(84): 161-174, 1973.
- SCELZO, M.A. Larvas de los crustáceos decápodos Anomura identificados en las aguas marinas Argentinas. Physis, sec. "A", 35(90): 37-47, 1976.



- SCELZO, M.A.; BOSCHI, E.E. Aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los Crustáceos Decápodos Anomura del Atlántico Sudoccidental, frente a las costas argentinas. Trab. V Congr. Latinoamer. Zool., Montevideo, 1: 204-216, 1973.
- SCELZO, M.A.; FENUCCI, J.L.; BOSCHI, E.E. Resultados preliminares sobre la biología pesquera de la centolla *Lithodes antarcticus* en el Mar Argentino (Crustacea, Anomura, Lithodidae). D. Téc. C.A.R.P.A.S., 6: 30, fig. 15, 1974a.
- SCELZO, M.A.; FENUCCI, J.L.; BOSCHI, E.E. Resultados preliminares sobre la biología pesquera de la centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot en el litoral de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Crustacea, Anomura, Lithodidae). II Reunión del Grupo Internacional de Coordinación de los Océanos Australes. CONICET, Bs.As., 18-28, 1974b.
- SERVICIO NACIONAL DE PESCA. Anuario Estadístico de Pesca, 1980. Ministerio de Economía y Fomento y Reconstrucción. Chile: 91, 1981.
- SHIINO, S.M. Studies on the embryonic development of *Panulirus japonicus* (von Siebold). J. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie-Tsu, 1: 1-168, 1950.
- SILBERBAUER, B.I. The biology of the South African rock lobster *Ja-sus lalandii* (H. Milne Edwards). 2 The reproductive organs maturity and fertilization. Inv. Rep. Div. Sea. Fish., S. Africa, 93: 46, 1971.
- SOMERTON, D.A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 1488-1494, 1980.
- SOMERTON, D.A. Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the Gulf of Alaska. Fish. Bull., U.S., 79(2): 259-269, 1981.
- STUARDO, J.; SOLIS, J. Biometría y Observaciones generales sobre la biología de *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Gayana, Zool., Concepción, Chile, 11: 49, 1963.

- VARADARAJAN, S.; SUBRAMONIAN, T. Histochemical investigations on vitelogenesis of an anomuran crab, *Clibanarius clibanarius*. Int. J. Invert. Reprod., 2: 47-58, 1980.
- VASISHT, H.S.; RELAN, V. Anatomy of *Paratelphusa (Barytelphusa) masoniana*. V Reproductive Systems Res. Bull. Panjab Univ., 22(I-II): 13-18, 1971.
- VERNBERG, F.J.; COSTLOW, J.D. Studies on physiological variation between tropical and temperature zone fiddler crabs of the genus *Uca*. IV. Oxygen consumption of larvae and young crabs reared in the laboratory. Physiol. Zool., 39: 36-52, 1966.
- VINOGRADOV, L.G. El ciclo de vida anual y migraciones del cangrejo en el sector norte de la costa oeste de Kamchatka. Izvestia Tikhookeanskogo N-I Inst. Rybnoga Khoziastra I Okean., 19: 3-53 (en ruso), 1945.
- VINUESA, J.H. Aportes al conocimiento de la distribución de los crustáceos decápodos de Tierra del Fuego; con algunas observaciones zoogeográficas. Physis, sec. "A" 36(92): 9-19, 1977.
- VINUESA, J.H. La biología pesquera de la centolla en el Canal de Beagle: 15-19. En: Reunión Nacional sobre recursos marinos costeros en la Argentina, Puerto Madryn, Chubut, 25 al 28 de Setiembre 1978, SECYT Ministerio de Cultura y Educación, 148 pág., 1980.
- VINUESA, J.H.; LOMBARDO, R. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Physis, Bs.As., Sec. "A", 40(99): 69-74, 1982.
- WALLACE, W.; PERTUIT, C.; HVATUM, A. Contribution to the biology of the King crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). Fish. Leaflet. U.S. Fish. Wildl. Serv., Washington D.C., 340: 50, 1949.
- WATSON, J. Maturity, mating and egg laying in the spider crab *Chionoecetes opilio*. J. Fish. Res. Bd. Can., 27: 1607-1616, 1970.
- WEAR, R.G. Life history studies on New Zealand Brachyura. 1 Embryonic and post-embryonic development of *Pilumnus novaezelandiae* Filhol, 1886 and of *Pilumnus lumnipinus* Bennet 1964 (Xanthidae, Pilumninae), N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 1: 482-535, 1967.

- WEAR, R.G. Incubation in British Decapod crustacea and the effect of temperature on the rate and success of embryonic development. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 54(3): 745-762, 1974.
- WOLIN, W.M.; LAUFER, H.; ALBERTINI, D.F. Uptake of yolk protein lipovitellin by developing crustaceans cocytes. Dev. Biol., 35: 150-170, 1973.
- ZERBIB, Ch. Etude ultrastructurale de l'ovocyte en vitellogénèse chez les écrevisses *Astacus astacus* et *Astacus leptodactylus*. Int. J. Invert. Reprod., 1: 289-295, 1979.