

Tesis de Posgrado

Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa* (Crustácea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle

Lovrich, Gustavo Alejandro

1991

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. 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. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Lovrich, Gustavo Alejandro. (1991). Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa* (Crustácea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2435_Lovrich.pdf

Cita tipo Chicago:

Lovrich, Gustavo Alejandro. "Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa* (Crustácea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1991.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2435_Lovrich.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

Registro N° 2435

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

TEMA DE TESIS

Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa*
(Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle.

AUTOR

Gustavo Alejandro Lovrich

DIRECTOR DE TESIS

Dr. Julio H. Vinuesa

LUGAR DE TRABAJO

CENTRO AUSTRAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS (CADIC)
(CONICET)
Ushuaia, Tierra del Fuego

Tesis presentada para optar al
título de Doctor en Ciencias Biológicas

1991

Tesis.
2435.
y.2.

A mis padres.
A Mirta y Sofía.

(...) Pero toda esa vida animal, toda la que bulle en las aguas del Canal del Beagle, no logra desvanecer la profunda impresión de soledad que producen aquellos sitios, impresión que ha comenzado en el Atlántico Sur, donde raras veces se ve una vela, y que se hace más intensa allí. El canal tiene todo el aspecto del desierto, o una extraña autosugestión lo hace creer. El hecho es que aquellas peñas, aquella nieve, parecen no holladas nunca por el pie humano...

Roberto J. Payró (1898)

INDICE

Agradecimientos.....	3
1.- INTRODUCCION.....	5
2.- MATERIALES Y METODOS.....	19
2.1. El ambiente del Canal Beagle.....	19
2.2. Obtención de las muestras.....	23
2.3. Reproducción.....	26
2.3.1. Madurez sexual.....	26
2.3.2. Desarrollo embrionario.....	27
2.3.2.1. Contenido de agua.....	27
2.3.3. Ciclo de madurez gonadal.....	28
2.3.4. Fertilidad.....	29
2.4. Crecimiento.....	30
2.5. Análisis estadístico.....	32
2.5.1. Regresión.....	32
2.5.1.1 Análisis de residuales y DFT.....	33
2.5.2. Análisis discriminante.....	33
2.5.3. Otros análisis estadísticos.....	34
3. RESULTADOS Y DISCUSION.....	35
3.1. Generalidades.....	35
3.2. Reproducción.....	40
3.2.1. Morfología del aparato reproductor masculino.....	40
3.2.2. Morfología del aparato reproductor femenino.....	40
3.2.3. Madurez sexual.....	42
3.2.4. Desarrollo embrionario.....	54
3.2.4.1. Estadios arbitrarios de desarrollo.....	54
3.2.4.2. Duración de la embriogénesis.....	60
3.2.4.2.1. Masas Ovigeras heterogéneas.....	68
3.2.4.3. Epibiosis y mortalidad de los embriones.....	72
3.2.4.4. Poliembrionía.....	72
3.2.4.5. Crecimiento de los embriones.....	72
3.2.4.6. Contenido de agua.....	73

3.2.5.	Ciclo de madurez gonadal.....	75
3.2.5.1.	Crecimiento del ovario.....	75
3.2.5.2.	Oogénesis.....	88
3.2.5.3.	Escala de madurez sexual.....	90
3.2.5.4.	Duración de la oogénesis.....	95
3.2.5.5.	Espermatogénesis.....	98
3.2.6	Fertilidad.....	99
3.3.	Crecimiento.....	107
3.3.1.	Crecimiento de juveniles.....	107
3.3.1.1.	Incremento por muda.....	112
3.3.1.2.	Frecuencia de mudas.....	118
3.3.1.3.	Crecimiento en animales parasitados y/o con apéndices faltantes.....	121
3.3.1.4.	Evolución del peso de los animales en cautiverio.....	127
3.3.2.	Crecimiento de adultos.....	127
3.3.3.	Relaciones longitud - peso.....	133
3.4.	Esfuerzo reproductivo.....	135
3.5.	Estrategia reproductiva.....	138
3.6.	Conclusiones.....	146
BIBLIOGRAFIA CONSULTADA.....		149

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a todos los que colaboraron en mi formación profesional, en facilitar los medios para realizar las investigaciones y en particular en el desarrollo de este trabajo, confiando en recordar a todos:

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), que me concedió las becas internas de Iniciación y Perfeccionamiento y financió los trabajos mediante los Proyectos de Investigación y Desarrollo (PID) N° 3099000/85 y 1547/88.

A los directores del Centro Austral de Investigaciones Científicas, quienes autorizaron a que desarrollara mis tareas de investigación, Dr. Jorge O. Rabassa, Lic. Raúl Oyola y Dr. Osvaldo Caso.

Al Dr. Julio Vinuesa, mi Director, quien casi sin conocerme depositó su confianza en mí y permitió que desarrollara todo mi ímpetu en la investigación. Valga mi agradecimiento también por su cálida acogida, su amistad y confianza.

Al Dr. Demetrio Boltovskoy, mi Consejero de Estudios en la Carrera del Doctorado, por su calidez y apoyo permanente.

Al Lic. Enrique Marschoff del Departamento de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA por su constante asistencia y disposición a solucionar algunos de los problemas planteados, en especial los de programación y de estadística.

A la Lic. Beatriz González de la Cátedra de Biometría del Depto. de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, por su permanente asesoramiento en el uso correcto de las herramientas estadísticas que se aplican en este trabajo.

Las compañías pesqueras de Ushuaia, Pesquera Mar Frio S.A. y Pesquera del Beagle S.A., permitieron embarcarme en sus lanchas de pesca, facilitando de esta manera la realización del muestreo. Mi reconocimiento, entonces a Federico Cordero Rojas y Ernesto Flores de la Pesquera Mar Frio S.A. y a Justo J. Zaxs de la Pesquera del Beagle S.A.; también a Ernesto Arena, José T. García, Mariano Moreno, Héctor Monsalve, Julio Medina, Mario Cardozo, pescadores de la zona y a las tripulaciones de las L/P "Siempre Republicano", "Remolino", "Wapisa" y "Catamarca".

Un agradecimiento especial a Rafael Pastorino que realizó el trabajo de buceo en el vivero sumergido llevando a cabo una labor indispensable en el estudio de crecimiento. También Héctor Monsalve y Carlos Cantú colaboraron en la tarea de buceo, especialmente en la obtención de las muestras.

Claudio Mattenet colaboró permanentemente en el desarrollo de este trabajo desde sus principios: participó en algunos muestreos, realizó el seguimiento de animales en laboratorio y vivero, se responsabilizó de la navegación, llevó adelante parte del trabajo de histología y aportó permanentemente ideas novedosas.

A Manuel V. García, Alejandra Monsalve, Mabel Labal y Carlos Cantú, quienes de una forma u otra asistieron en el trabajo en el campo, en el laboratorio y en el seguimiento de animales en estudio.

Mi gratitud a Don Pedro Medina, un continuo colaborador, de quien aprendí a conocer, a amar y a respetar el Mar.

A Miguel Casalnuovo por su ayuda en la búsqueda bibliográfica desde Buenos Aires.

A todos aquellos que hicieron comentarios sobre el manuscrito o el desarrollo del trabajo: Demetrio Boltovskoy, Juan J. López Gappa, Javier Calcagno, Beatriz González, Enrique Marschoff, Rubén Dezi, cuya aceptación queda bajo mi entera responsabilidad.

A Alberto Villarreal y a Miguel Barbagallo, del CADIC, por la realización de algunas de las ilustraciones incluidas en esta Tesis.

A todo el personal de apoyo del CADIC, quienes en diferente forma facilitaron mi trabajo.

A 3M Argentina S.A., que aportó desinteresadamente parte del material fotográfico utilizado.

A Javier Calcagno, José Luis Agraz, Carlos Bertrán, Guedi Farji Brener, Andrea Prémoli y Thomas Kitzberger por su amistad, que es tan necesaria a tanta distancia.

A Carlos Cantú, que gracias a su amistad pude superar los momentos más difíciles.

A Rodolfo, Alicia y Patricia Elizarraga, por su paciencia durante tantos años.

A Mirta, por acompañarme siempre, incluso hasta el "fin del mundo" sin condiciones.

1. INTRODUCCION

Los animales de la familia Lithodidae son morfológicamente semejantes a los cangrejos comunes Brachyura, pero con el último par de pereiópodos reducido y alojado en el pleon o en la cámara branquial; por lo tanto se visualizan sólo cuatro pares de apéndices: un par de quelípedos y tres pares de pereiópodos. En general estos animales son relativamente grandes y alcanzan en algunos casos a superar los 5 kg de peso. Por esta razón las áreas con abundancia de litódidos constituyen habitualmente importantes zonas de pesca.

La ubicación taxonómica del centollón, *Paralomis granulosa* es la siguiente (según Bowman y Abele, 1982 y Macpherson, 1988):

Phylum,	
Subphylum o Superclase:	CRUSTACEA Pennant 1777
Clase	: MALACOSTRACA Latreille 1806
Subclase	: EUMALACOSTRACA Grobben 1892
Superorden	: EUCARIDA Calman 1904
Orden	: DECAPODA Latreille 1803
Suborden	: PLEOCYEMATA Burkenroad 1963
Infraorden	: ANOMURA H.Milne Edwards 1832
Superfamilia	: PAGUROIDEA Latreille 1803
Familia	: LITHODIDAE Samouelle, 1819
Subfamilia	: LITHODINAE Samouelle, 1819
Género	: PARALOMIS White, 1856
Especie	: <i>Paralomis granulosa</i> (Jacquinot, 1847)

El género *Paralomis* comprende actualmente 44 especies, ampliamente distribuidas, de las cuales 16 se las encuentra en el Océano Atlántico, 24 en el Pacífico y 4 en el Indico, incluyendo las aguas antárticas. *Paralomis granulosa* (Jacquinot) (Figura 1) se distribuye desde el Paso Tenaún (Chile), sobre el Océano Pacífico hasta la latitud 24° 21' S, sobre el Atlántico (Scelzo y Boschi, 1973) incluyendo las Islas Malvinas; según Macpherson (1988) esta especie llega hasta la altura del Golfo San Jorge, (incluyendo las islas Malvinas) y hacia el norte se distribuyen *P.anamerae*, *P.formosa*, *P.longidactyla* y *P.shinkaimaruae* (Figura 2).

Figura 1: Aspecto general de un ejemplar de Paralomis granulosa macho adulto.

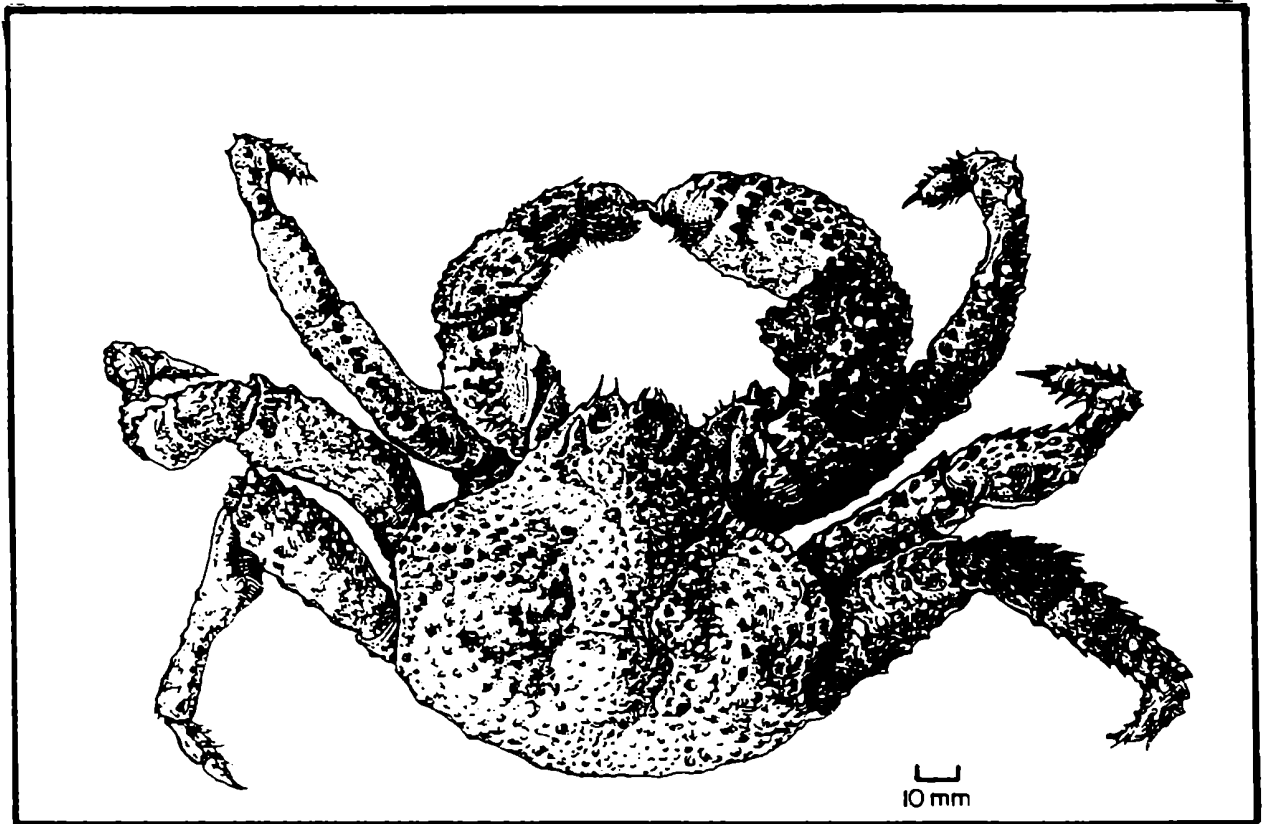
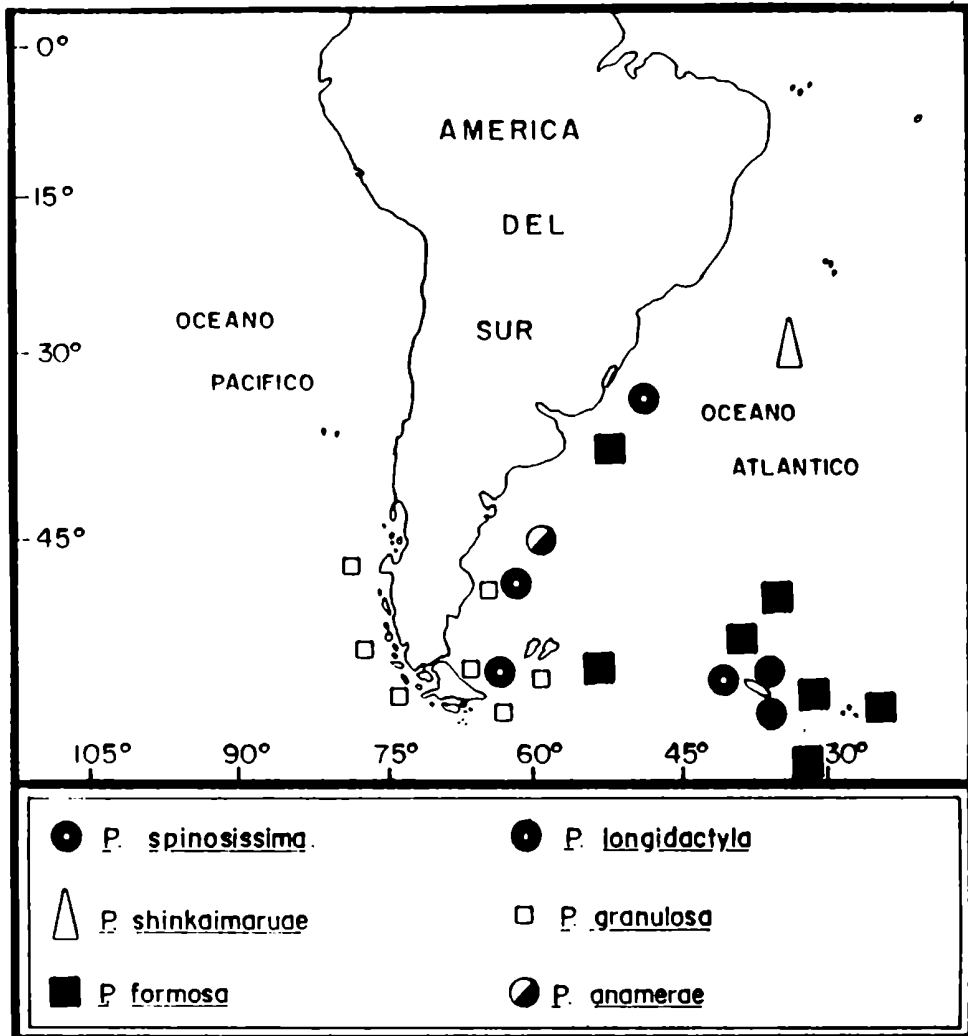


Figura 2: Distribución de las especies del género *Paralomis* en el Atlántico y Pacífico Sur (De Macpherson, 1988)



La reproducción de los crustáceos decápodos es uno de los eventos fisiológicos más importantes en su ciclo vital y se halla ligado tanto morfológica como funcionalmente al proceso de ecdisis. Ambos procesos se hallan regulados por hormonas que intervienen en la muda, gametogénesis, secreción de hormonas sexuales (Adiyodi, 1985) y pueden ser considerados como sucesos antagónicos en la historia vital del animal.

La estrategia de vida de una especie está constituida por la frecuencia de los eventos reproductivos, la energía invertida en cada uno de ellos, el cuidado parental -de los huevos o de los juveniles-, la cantidad, tamaño y probabilidad de supervivencia de los nuevos individuos aportados a la población en cada temporada reproductiva y los eventos fisiológicos asociados a esta etapa; el análisis de la estrategia de vida está incluido dentro de la teoría ecológica.

El estudio de la historia vital de los invertebrados marinos se ha tratado desde dos puntos de vista. El primero se originó en la clasificación de los patrones reproductivos realizada por Thorson (1950) y otros investigadores posteriores en: alimentación larval, desarrollo directo y viviparidad. Estas ideas fueron ampliadas y redefinidas posteriormente distinguiendo modos de dispersión (planctónico vs. no planctónico), tipos de alimentación (lecitotrófico vs. planctotrófico) y cuidado parental (huevos portados vs. liberación de crías al medio) (Mileikovsky, 1971; Vance, 1973). El costo energético parental invertido en una larva lecitotrófica es mayor que el de las planctotróficas: estas últimas son producidas en grandes cantidades permitiendo ser dispersadas, pero sufren una gran mortalidad por efectos de la depredación intensa, la dilución de sus fuentes de alimentación y factores ambientales adversos. En tanto, en las larvas lecitotróficas, se presume su independencia de las fluctuaciones alimentarias del plancton. Desde este punto de vista, el tamaño y número de los huevos por puesta y el desarrollo larval en general están sujetos a presiones evolutivas distintas de las que actúan sobre los otros estadios del ciclo de vida.

La otra perspectiva está basada sobre consideraciones demográficas, que se relacionan con los caracteres de la historia vital; ambas forman un conjunto de características co-adaptadas que abarcan todo el ciclo de vida, desde el huevo hasta los estadios longevos. En este caso no se considera a la fase larval evolucionando separadamente del resto de las etapas del desarrollo.

Existen al menos tres hipótesis sobre la evolución de las estrategias de historia de vida en el marco de esta segunda perspectiva (Hines, 1986). La selección según las estrategias r y K (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970) es un modelo determinístico que relaciona las historias de vida a la estabilidad ambiental. Si bien es factible evaluar los parámetros que llevan a asignar a las poblaciones a una u otra estrategia en forma cualitativa -o al menos situarlas en un gradiente establecido entre ellas- resulta difícil medir en muchos casos la capacidad de carga del ambiente (K) y relacionarla, junto a la estructura etaria de la población, en un modelo cuantitativo. Como resultado de ello se desarrollaron modelos cuantitativos que enfatizan los aspectos estocásticos de la supervivencia y la fecundidad. Stearns (1976; 1977) presentó la hipótesis de la apuesta prudente (en inglés, *bet-hedging*), que involucra las relaciones entre la mortalidad juvenil y adulta en ambientes fluctuantes y poco predecibles. Esta hipótesis se toma entonces como una explicación alternativa a la dicotomía de los caracteres involucrados en las estrategias r y K (tamaño corporal grande vs. pequeño; reproducción temprana vs. tardía; iteroparidad vs. semelparidad; etc). Además, las predicciones realizadas bajo la hipótesis de apuesta prudente son contradictorias con las efectuadas bajo el modelo r - K , que pueden conducir a conclusiones erróneas. Sin embargo, esta hipótesis resulta también incompleta, especialmente para los invertebrados marinos, ya que es difícil cuantificar la mortalidad larval con exactitud (Hines, op. cit.).

La tercera hipótesis dentro de este marco, involucra los trueques o intercambios (en inglés, *trade off*) que ocurren en un organismo, a partir de la energía que ingresa y se distribuye entre los procesos de crecimiento, reproducción y mantenimiento (Pianka y Parker, 1975; Stearns 1989). Estos intercambios representan los costos pagados en la eficacia biológica actual (*fitness*), cuando ocurre un cambio beneficioso en un carácter y está ligado a otro cambio en detrimento de otro carácter. El "trade off" principal en la historia vital de los organismos involucra el costo de la reproducción.

Aquí radica la importancia de los estudios de los ciclos reproductivos, máxime cuando los organismos en cuestión pueden ser sometidos a la extracción con fines comerciales, donde el hombre altera el sistema de relaciones inter e intraespecíficas naturales.

En los crustáceos anomuros los aspectos de la biología reproductiva mejor estudiados son en su mayoría en las especies de la familia Lithodidae sujetas a explotación comercial o de potencial importancia como lo son *Paralithodes camtschatica*, *P. platypus*, *P. brevipes*, *Lithodes aequispina*, *L. couesi*, en el Pacífico Norte, *L. santolla*, *Paralomis granulosa* en el Atlántico sudoccidental y Pacífico sudoriental y *L. murrayi* en el Indico austral.

Existe una gran semejanza entre las características reproductivas de la centolla, *L. santolla*, y la centolla de Alaska o "red king crab", *P. camtschatica*, especialmente en la migración asociada a la reproducción, la gametogénesis biennial, el abrazo precopulatorio de los machos y el ciclo reproductivo anual, acompañadas también por similitudes anatómicas. La mayoría de los autores coinciden que existe una migración de los animales a aguas poco profundas, donde se lleva a cabo el apareamiento y fecundación (*P. camtschatica*: Marukawa, 1933; Vinogradov, 1945; Wallace *et al.*, 1949; Powell y Nickerson, 1965; Rodin, 1990; *Lithodes santolla*: Angelescu, 1960; Geaghan, 1973). Recientemente se han encontrado diferencias en algunos rasgos reproductivos entre las hembras de *P. camtschatica* que por primera vez son fecundadas y portan huevos -las primíparas- y las que ya lo han sido previamente (multíparas). Entre estas características pueden citarse: migraciones diferenciales, cortejo y cópula temprana, desove adelantado, larvas de nacimiento anticipado (Stone y O'Clair, 1990) y fecundidad diferencial (Otto *et al.*, 1990).

Ambas especies se reproducen anualmente; *L. santolla* lo hace entre fines de octubre y principios de enero, con variaciones temporales en su rango de distribución geográfica. En las localidades septentrionales -Golfo Almirante Montt en el Pacífico y Golfo San Jorge en el Atlántico- el período reproductivo se observa principalmente durante noviembre; mientras que en el Canal Beagle y Estrecho de Magallanes ocurre durante el mes de diciembre (Vinuesa, 1985).

El proceso de fecundación en estas dos especies comienza con la migración de los animales a aguas someras al principio de la primavera y se observa un abrazo precopulatorio del macho, ayudando en el desprendimiento del viejo exoesqueleto. Luego, con la hembra vuelta hacia arriba, el macho deposita los espermátóforos sobre el abdomen abierto de la misma. La fecundación es externa, los óvulos son fecundados y los embriones retenidos en los pleópodos de las hembras por un período aproximado de diez meses en *L. santolla* (Vinuesa, 1987) y once meses en *P. camtschatica* (Marukawa, 1933); durante el desarrollo embrionario se pueden visualizar los

cambios graduales ocurridos en los embriones en incubación (Nakanishi, 1987; Vinuesa, 1987).

En *L.santolla* la fecundidad (expresada como la cantidad de embriones portados por una hembra) depende de la talla y ha sido descrita por una función exponencial doble (Guzmán y Ríos, 1986) que puede variar entre 2.000 huevos -en las hembras más pequeñas, de 63 mm de largo cefalotorácico (LC)- y 59.000 -en hembras de 158 mm LC- dependiendo del área geográfica estudiada, siendo la fecundidad media encontrada en el Canal Beagle de alrededor de 17.000 huevos (Vinuesa, 1982). En *P.camtschatica* la fecundidad es más alta, dado que se observan hembras de alrededor de 80 mm LC que portan unos 40.000 huevos y las más grandes -140 mm LC- cerca de 180.000 (Matsuura, et al., 1972). Esta diferencia es explicada por el tamaño y hábitos de las larvas como así también por la duración del desarrollo larval.

De los huevos de *P.camtschatica* emerge una larva tipo zoea. Esta es planctónica, planctotrófica y al cabo de unos 3 a 4 meses la cuarta zoea muda al estadio glaucothoe o post-larva, con aspecto de cangrejo pero aún con capacidad para la natación (Armstrong et al., 1983). La centolla, *L.santolla*, tiene un desarrollo larval avanzado, que incluye tres estadios zoea y uno glaucothoe (Campodónico, 1971); luego de 21 a 26 días la tercera zoea muda al estadio glaucothoe en condiciones ambientales similares a las del Canal Beagle (Vinuesa et al., 1985). Se cree que estas larvas tienen un marcado hábito demersal; el tipo de alimentación está actualmente en estudio, aunque pueden completar su desarrollo sin alimentarse (Vinuesa, comunicación personal).

La talla de primera madurez sexual (TMS) en estas especies ha sido un elemento utilizado para la determinación de una talla mínima de captura comercial, para las distintas áreas de capturas dentro de su distribución. Los machos de *P.camtschatica* alcanzan la TMS (talla a la cual existe un 50% de probabilidad de atrapar un individuo y que sea maduro sexualmente) a los 102,8 mm LC y las hembras a los 101,9 mm LC en el Mar de Behring (Somerton, 1980); estos tamaños varían de acuerdo a la distribución geográfica de la especie. En *L.santolla* la TMS se alcanza a los 75-78 mm LC en las hembras en el Canal Beagle (Vinuesa, 1982; Vinuesa et al., 1990) mientras que no se encuentran machos sexualmente inmaduros menores de 75 mm LC cuando se estudia microscópicamente los conductos deferentes (Vinuesa, 1982; 1984). Boschi y col. (1984) al estudiar la relación de alometría de la quela derecha consignan que la TMS para el Canal Beagle oscila alrededor de 90 mm LC. Existen variaciones de acuerdo a la localidad estudiada que pueden ir desde los 67,5 a los 112,6

mm LC para los machos y desde 68 hasta 108,8 mm LC para las hembras (Ver referencias en Vinuesa, 1991).

Habitualmente, para determinar la TMS en los machos se ha empleado el método morfométrico, que supone que el crecimiento alométrico de uno de los quelípedos cambia al alcanzarse la madurez sexual (Hartnoll, 1978). Para las hembras se ha utilizado la observación de la presencia de huevos en los pleópodos; no obstante ello, el primer método también ha sido aplicado en el estudio de la TMS en hembras de centolla, obteniendo relaciones isométricas (Campodónico *et al.*, 1974) y de otras especies de litódidos (Somerton, 1980; 1981; Somerton y MacIntosh, 1983; Somerton y Otto, 1986) o de otros crustáceos decápodos (Lovett y Felder, 1989).

A partir de las abruptas declinaciones en las capturas registradas en la pesquería de *P.camtschatica* en el Pacífico Norte al principio de la década de 1980, las capturas comenzaron a diversificarse, comercializándose otras especies como *P.platypus* o cangrejo real azul y *L.aequispina* o centolla dorada y los cangrejos braquiuros *Chionoecetes bairdi* o cangrejo curtidor y *Chionoecetes opilio* o cangrejo de las nieves. Los disminuciones en la abundancia de todos estos animales precipitó la suspensión de la extracción comercial de *P. camtschatica* en 1983, *Chionoecetes bairdi* en 1986 y 1987 y *P.platypus* en 1988. Estas pérdidas fueron compensadas con el desarrollo de la pesquería de *L.aequispina* en las Islas Aleutianas y de *Chionoecetes opilio*. Esta última especie constituía una pequeña pesquería a principio de la década de 1970 con una contribución muy pequeña a las capturas globales, pero actualmente es la más importante de la pesquería de cangrejos de América del Norte (Otto, 1990). Estos hechos trajeron aparejado el estudio de la biología de estas especies con el objeto de establecer normas para la explotación comercial de las mismas.

Jensen y Armstrong (1989) estudian el ciclo reproductivo de *P.platypus* en el sector sudoriental del Mar de Behring en Alaska y detectan que las hembras de mayor tamaño presentan un ciclo reproductivo bienal, mientras que las más pequeñas -primíparas- son capaces de desovar, aparearse y los huevos eclosionar en dos años consecutivos. La TMS en los machos es alcanzada a los 77-108 mm LC y en las hembras a los 80-96,3 mm LC, dependiendo de la localización geográfica. La fecundidad de la población del Golfo de Alaska puede variar entre 50.000 y 210.000 embriones portados por hembra Somerton y MacIntosh (1985)

Lithodes couesi es un cangrejo anomuro que habita las aguas profundas del Golfo de Alaska (a más de 600 m de profundidad) y presenta algunas adaptaciones anatómicas y fisiológicas a la vida en este medio. Esta especie exhibe una eclosión asincrónica de los huevos, evidenciada por haber encontrado embriones en diferente estadio de desarrollo en una determinada época del año. La TMS en los machos se alcanza a los 91,4 mm LC y en las hembras a los 80,2 mm LC. La cantidad de huevos portados en los pleópodos de las hembras puede ir desde 2.500 a 5.000 huevos dependiendo del tamaño del animal (Somerton, 1981)

La centolla dorada (*Lithodes aequispina*) también exhibe un ciclo reproductivo asincrónico, encontrándose una gran variación en el desarrollo embrionario de la población en una época determinada, con períodos "prominentes" de apareamiento, incubación y eclosión (Hiramoto, 1985). Otto y Cummiskey (1985) proponen que el desove de esta especie podría ocurrir cada dos años y que existen diferentes picos de desove dependiendo de la localidad. La TMS se alcanza a los 98-110 mm LC en las hembras mientras que en los machos es a los 90-129 mm LC, dependiendo también de la localidad estudiada. (Somerton y Otto, 1986).

En el Atlántico y Pacífico Sur, ocurrió un hecho similar al del Pacífico Norte: la disminución de las capturas de centolla obligó a comenzar a atrapar otra especie, en este caso el centollón (*Paralomis granulosa*), de menor valor en el mercado y que hasta ese entonces (1977) era utilizado comercialmente sólo en forma ocasional, aunque era vendido como centolla en los mercados de Buenos Aires.

Los primeros estudios en esta especie consistieron en la descripción de su desarrollo larval, que comprende dos estadios zoea y uno glaucothoe (Campodónico y Guzmán, 1981). Al cabo de 19 a 21 días, las segundas zoeas pueden mudar al estadio glaucothoe en condiciones ambientales similares a las del Canal Beagle (Vinuesa *et al.*, 1989).

Campodónico y *col.* (1983) llevan a cabo un estudio de parámetros biológicos orientados al manejo de la pesquería de *Paralomis granulosa* en el área del Estrecho de Magallanes, Canal Beagle y Cabo de Hornos. En el mismo se presentan las diferentes TMS para las localidades relevadas, que pueden variar entre 64 y 75 mm LC en los machos y entre 52 y 62 mm LC en las hembras. También expresan que la relación talla-fecundidad resulta en una función de tipo potencial que varía entre 854 huevos (en hembras de 44 mm LC aproximadamente) y 10.319 huevos en aquellas de 95 mm LC, en el área que abarca la costa Pacífica, al sur del paralelo de 50°, incluyendo el

Estrecho de Magallanes y Canal Beagle. También se plantea que los eventos de apareamiento-desove son de característica sincrónica y anual, teniendo lugar desde octubre a diciembre de cada año. Estas conclusiones fueron realizadas observando la presencia de huevos en los pleópodos de las hembras.

En el Canal Beagle se efectuó un estudio sobre el ciclo reproductivo de esta especie entre 1981 y 1982, el cual sólo estudiaba la histología de los ovarios y debido a la gran frecuencia de éstos en vitelogénesis avanzada no se arribó a una conclusión definitiva sobre este aspecto (Vinuesa, com. pers.)

El crecimiento de los crustáceos, como el de todos los artrópodos, es, en apariencia externa, un proceso discontinuo. Sin embargo, el crecimiento representado por la división celular, es probablemente continuo como en otros grupos animales. En general, el incremento en la dimensión lineal está limitado al período de postmuda; en cada evento de muda se desprende el viejo exoesqueleto por acción de la absorción de agua y se verifica un incremento repentino que es seguido por un período de endurecimiento del exoesqueleto en el cual las medidas lineales permanecen constantes hasta la próxima muda.

La tasa de crecimiento en los crustáceos resulta de la combinación de dos componentes del proceso de crecimiento: la frecuencia de muda y el incremento en cada una. De acuerdo a ello, existen dos estrategias de crecimiento en los crustáceos. Algunas especies presentan un crecimiento indeterminado, mudando indefinidamente; en éstas el porcentaje de incremento por muda decrece y el período de intermuda se incrementa con el tamaño de los animales. Otras especies exhiben un crecimiento determinado y dejan de mudar, generalmente al alcanzar la madurez sexual: esto detiene el crecimiento y en estas especies el porcentaje de crecimiento por muda no decrece significativamente con el tamaño (Kurata, 1962; Mauchline, 1977; Hartnoll 1983; Botsford, 1985; entre otros).

El crecimiento en *P.camtschatica* ha sido ampliamente estudiado en su fase juvenil (Weber, 1967; Rice *et al.*, 1985; Rounds *et al.*, 1990; Stevens y Munk, 1990) pero aún más se estudió en los individuos adultos (Sakuda, 1958; Weber y Miyahara, 1961; Kurata, 1962; Gray 1963; Powell, 1967; Hoopes y Greenough, 1968; Hoopes y Karinen, 1972; Matsuura y Takeshita, 1979; 1990). McCaughran y Powell (1977) desarrollaron un modelo estocástico del crecimiento de esta especie que abarca todas las edades. En el mismo se expresa el incremento y la frecuencia de muda como función del largo premuda,

historia de muda y edad. *P.camtschatica*, ya en la forma de cangrejo, muda 8 veces durante su primer año de vida y la frecuencia de muda va decreciendo conforme al aumento de la edad hasta llegar a la madurez sexual. Luego mudan una vez al año hasta que, a determinado tamaño, pueden comenzar a mudar una vez cada dos años. Más recientemente se ha estudiado el crecimiento de los adultos de las especies que comenzaron a ser explotadas hace pocos años como, *Lithodes aequispina* (Koeneman y Buchanan, 1985) y *Paralithodes platypus* (Otto y Cummiskey, 1990).

En Sudamérica, Geaghan (1973) ha planteado la forma de crecimiento de los individuos machos adultos de *Lithodes santolla* en la región magallánica chilena, aportando los primeros resultados en esta especie. Estos revisten particular interés porque figuran datos de crecimiento de centollas marcadas y recapturadas hasta tres años después.

En el Canal Beagle las primeras experiencias en marcación de adultos fueron realizadas por Fenucci y col. (1974) en la cual sólo dos machos fueron recuperados. Boschi y col. (1975 y 1976) y Vinuesa y Lombardo (1982) llevaron a cabo el control de mudas de individuos hembra adultos mediante su observación en viveros; estos últimos autores encontraron una disminución en el factor de crecimiento en las hembras adultas. Finalmente Boschi y col. (1984) y Bertuche y col. (1985) presentaron un modelo de crecimiento para los machos y consignan que a los diez años de edad un macho alcanzaría unos 143 mm de largo de caparazón; por su parte Vinuesa y col., (MS) señalan que una hembra de 135 mm de largo de caparazón podría aproximarse a los 23 años de vida, alcanzando su madurez sexual en el Canal Beagle a los cinco años aproximadamente y con unos 18 años de vida sexual útil.

El crecimiento de los juveniles de *L.santolla* fue estudiado tanto en la área magallánica (Campodónico y López, 1988) como en el Canal Beagle (Vinuesa et al., 1990). En ambos se concluye que existe una gran variabilidad en el factor de crecimiento para estos estadios que pueden ir desde el 10 al 30 % para una misma clase de tamaño. Además Vinuesa y col. (op. cit.; MS) determinaron que ocurren varias mudas en el año en los individuos menores de 60 mm LC y que la cercanía de la madurez sexual restringiría las mudas a un sólo evento anual, por lo menos en las hembras.

En *Paralomis granulosa*, existen unos pocos datos acerca del crecimiento de hembras adultas (Campodónico et al., 1983); aquí el factor de crecimiento decrece conforme a un incremento en el tamaño de los animales. Díaz (1987) presenta datos de crecimiento de machos mayores de 45 mm LC obtenidos

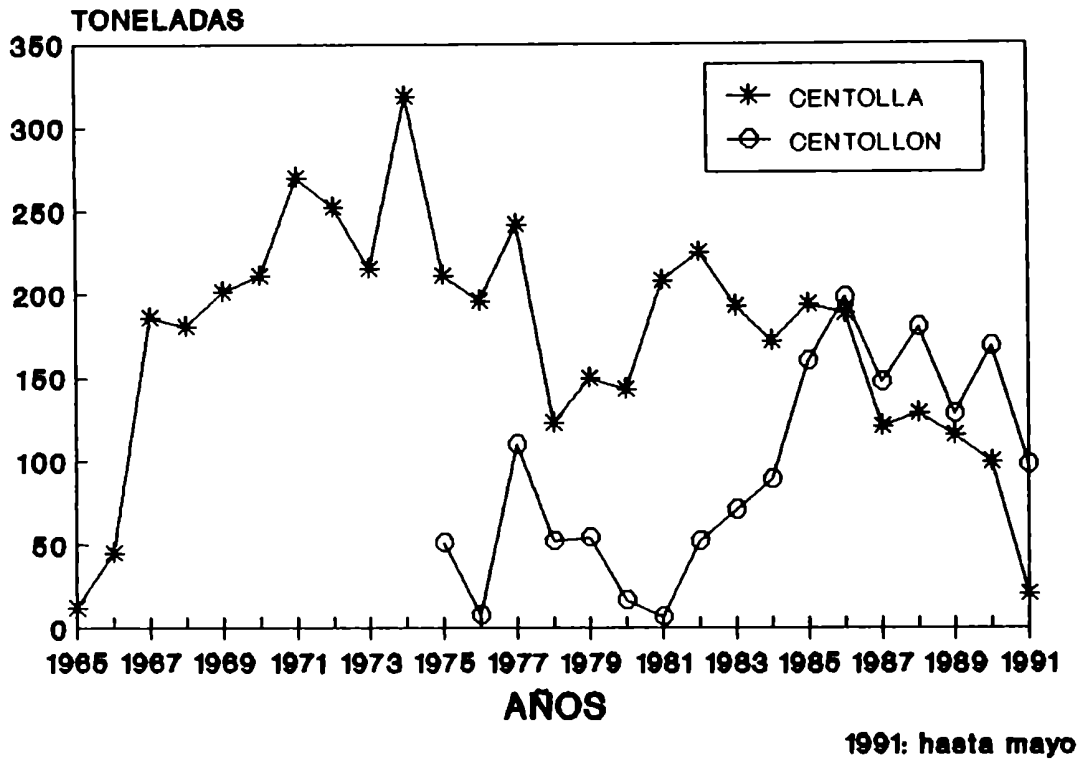
por el análisis modal cuyos resultados se orientan al manejo de la pesquería.

La utilización de la centolla y el centollón como recursos alimentarios humanos se remontan a las culturas aborígenes fueguinas. Se han encontrado unos pocos restos del exoesqueleto de ambas especies en yacimientos arqueológicos en la costa argentina del Canal Beagle que demuestran su consumo por los grupos humanos como los yámana o yaganes, cazadores recolectores marinos del archipiélago fueguino (Piana, com. pers.).

Es importante consignar aquí la importancia comercial que revisten estas especies en Tierra del Fuego. La centolla, ha comenzado a ser explotada en forma comercial a fines de la década de 1920 (Hernández, 1986) en el Estrecho de Magallanes y durante la década de 1960 en el Canal Beagle. Aquí las capturas oscilaron alrededor de 200/250 Tn anuales desde 1970 a 1982 (llegando a más de 300 Tn en 1974) cuando comenzaron a declinar ininterrumpidamente; mientras el centollón *Paralomis granulosa* era pescado ocasionalmente en el área, hasta que a principio de la década de 1980 las capturas comenzaron a ser más altas (Figura 3). En la actualidad esta última especie es la más capturada de las dos, constituyendo a nivel mundial la única especie del género sujeta a una pesquería. En este sentido, Hiramoto (1985) señala a *Paralomis multispina* como una especie con potencial interés comercial en la costa Pacífica del Japón.

Si bien la explotación, tanto en Argentina como en Chile comenzó hace más de una década, son escasos los estudios realizados hasta la fecha sobre el centollón. Tanto el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) como el Instituto de la Patagonia, en Chile, centraron sus esfuerzos en el manejo y control de las pesquerías (Campodónico, 1977; 1979; 1980; Campodónico y Hernández, 1981; Campodónico et al., 1983; Díaz, 1987) resultando en reglamentaciones para la pesca de este litódido en el sector austral chileno.

Figura 3: Capturas declaradas por las compañías pesqueras en el Puerto de Ushuaia. Fuente: Anuarios Estadísticos de Tierra del Fuego y Producción Pesquera Argentina.



En nuestro medio se han realizado algunos estudios relacionados con la ecofisiología larval (Vinuesa, *et al.*, 1990) complementando el trabajo de morfología y alimentación en esta etapa realizado por Campodónico y Guzmán (1981) y otro trabajo relacionado con la alimentación natural de la especie (Comoglio *et al.*, 1990). También se ha presentado un trabajo acerca de los cambios en la ornamentación del caparazón a lo largo de la vida de estos animales en las Islas Malvinas (Ingle y Garrod, 1985).

En el trabajo aquí expuesto se presenta el ciclo gonadal y reproductivo del centollón, la embriogénesis, el crecimiento de los juveniles y una estimación del crecimiento de las hembras adultas que permiten relacionarlos entre sí y delinear la estrategia de vida de esta especie en el Canal Beagle, Tierra del Fuego.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1. EL AMBIENTE EN EL CANAL BEAGLE

El área estudiada abarca un sector del Canal Beagle que está delimitado por la Isla Grande de Tierra del Fuego, Isla Navarino y otras islas circundantes del archipiélago fueguino. Este canal es un antiguo valle glacial elongado en sentido Este-Oeste de una extensión aproximada de 210 km y 4 km de ancho promedio (Figura 4).

Al este de la Isla Gable el fondo del Canal (de acuerdo con las cartas de la Armada Argentina) se hunde levemente hacia el este, sugiriendo la presencia de una planicie glaciofluvial sumergida. Al oeste de la isla mencionada los datos de ecosondeo muestran una topografía escarpada con numerosas crestas y más al Oeste aún, el fondo del canal incrementa su profundidad rápidamente alcanzando los 82 m a 12 km de la costa occidental de la Isla Gable. Esta geoforma sugiere una serie de morenas retrocedentes sumergidas, confirmando la hipótesis del origen glacial del canal. (Rabassa *et al.*, 1986). Hacia el Oeste y en el centro del canal las profundidades rondan los 150 metros.

A partir de Punta Segunda, la costa norte del canal se extiende hacia el noroeste formando una entrada amplia, en cuya parte septentrional se encuentra la Bahía Ushuaia, delimitada al Oeste por la península Ushuaia. Al Oeste de ésta se encuentra la Bahía Golondrina. A esta altura se observan una serie de islotes (Islas Bridges) y bajofondos hasta llegar a Bahía Lapataia.

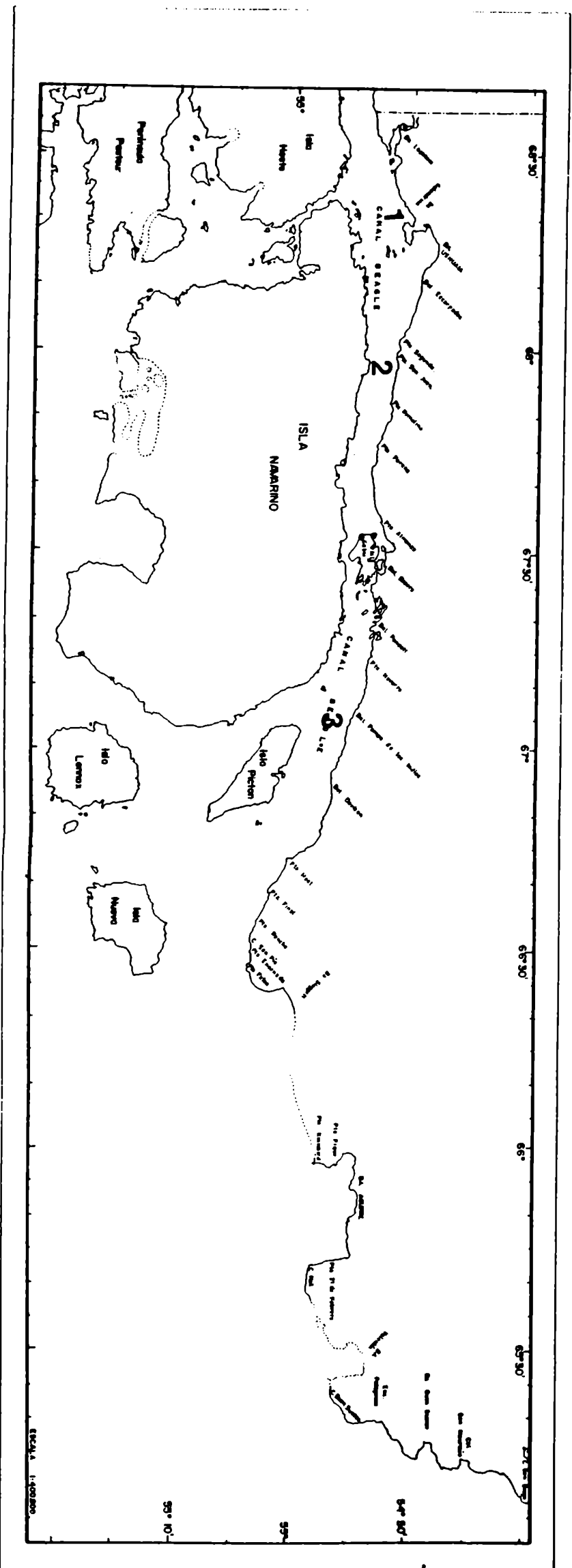
Es posible que el actual Canal Beagle hubiera estado ocupado por un lago glacial 9400 años antes del presente. Este lago habría sido reemplazado por agua de mar, a continuación de la apertura del canal, hace unos 8200 años atrás. El ambiente marino habría sido establecido totalmente a lo largo del canal y quizás alrededor de la Isla Grande de Tierra del Fuego aproximadamente 7900 años antes del presente. (Rabassa *et al.*, *op. cit.*)

Los fondos en el área de Bahía Ushuaia, Bahía Golondrina e Islas Bridges son, en general, de tipo arenosos o arenofangosos, siempre con presencia importante de restos de conchillas y otros elementos calcáreos. Las zonas bajas y planas se encuentran pobladas por bosques de "cachiyuyo", *Macrocystis pyrifera*.

Figura 4: Ubicación geográfica del área de muestreo y detalle del Canal Beagle en las cercanías de Ushuaia.



Figura 4: (continuación) Ubicación geográfica del área de muestreo en el Canal Beagle. Los números señalan las distintas áreas consideradas: 1: Área Uhuataia; 2: Área Punta Segunda; 3: Área Islas Bécasses.



Las condiciones ambientales marinas juegan un papel preponderante en el desarrollo de los organismos que habitan el mar. En el Canal Beagle se ha observado que las temperaturas medias más bajas son de alrededor de 4,2°C (serie 1963-1979) y 4,3°C (serie 1984-1988), registradas durante el mes de agosto. Mientras que la temperatura media más alta se registra en enero y oscila entre 8,9°C (serie 1984-1988) y 9,8°C (serie 1963-1979); la temperatura media anual del agua de mar es de 6,5-6,8°C. Esta supera en 1°C a la temperatura ambiente media anual, por lo cual se puede consignar que existe un flujo positivo de calor desde el mar al aire, especialmente en el invierno donde la temperatura media mensual del agua de mar supera a la del ambiente en 3°C. (Iturraspe *et al.*, 1989).

La salinidad del agua de mar en el Canal Beagle es muy variable; la salinidad media más alta es de alrededor de 31,27 partes por mil (ppm) durante los meses invernales (junio, julio y agosto). La salinidad media más baja se registra durante fin de la primavera y principios del verano (noviembre y diciembre) y oscila alrededor de 26,72 ppm, acompañado por una alta variabilidad. La disminución de la concentración de sales estaría motivada, en parte, por el incremento del aporte de agua de deshielo de los ríos y arroyos de la región, que en el verano presentan las mayores crecidas anuales; este hecho también explicaría la variabilidad observada en esta época del año. (Iturraspe *et al.*, *op. cit.*)

En los alrededores de la Península Ushuaia (Bahías Ushuaia y Golondrina) existe una corriente marina permanente en sentido general oeste-este, que puede alcanzar valores de hasta 15,6 cm/s (Islas Bridges), 16,3 cm/s (Bahía Ushuaia) y 13,7 cm/s (en la medición más cercana efectuada cerca del centro del canal). Esta corriente no debe ser asumida como constante o persistente en el tiempo ya que puede estar influenciada por factores variables como la distribución termohalina y/o el efecto del viento. A pesar de ello sus parámetros pueden ser considerados como los de la circulación debida a causas ajenas a la marea. (Ballestrini *et al.*, 1990).

2.2. OBTENCION DE LAS MUESTRAS

Se realizaron muestreos en forma mensual desde enero de 1989 hasta diciembre de 1990 en Bahía Ushuaia, Bahía Golondrina e Islas Bridges (a partir de aquí se denominará Area Ushuaia); Punta Segunda, Punta San Juan y Punta Remolino (Area Punta Segunda); Islas Bécasses e Islotes Hakenyeshka (Area Islas Bécasses) (Figura 4). En la mayoría de los casos estos muestreos se realizaron a partir de las capturas comerciales realizadas por las lanchas de pesca de las empresas radicadas en Ushuaia y que operan en el Canal Beagle.

La pesca del centollón se realiza en forma similar a la de la centolla, mediante el uso de trampas troncocónicas que se sirven de diferentes tipos de cebo (carne vacuna, ovina, equina, pescados, pollos o carne de mamíferos y aves marinas) como elemento de atracción (Boschi *et al.*, 1984; Bertuche *et al.*, 1985). Estas se calan en lugares especialmente elegidos por el patrón de la lancha de pesca y luego de un período de dos o tres días, se levantan nuevamente, se extrae la captura, se vuelve a colocar el cebo y -si la captura es buena- se las cala allí mismo. Los muestreos se realizaron a bordo de las embarcaciones citadas y estuvieron supeditadas a la zona de pesca y a las obligaciones de los pescadores para con las compañías que procesan y comercializan la captura de centolla y centollón.

Todos los individuos muestreados fueron elegidos al azar y en lo posible de una misma área y de una misma línea de trampas para así evitar las posibles variaciones espaciales. A todos los individuos integrantes de la muestra se les tomó las siguientes medidas (Figura 5), con un calibre de 0,1 mm de precisión:

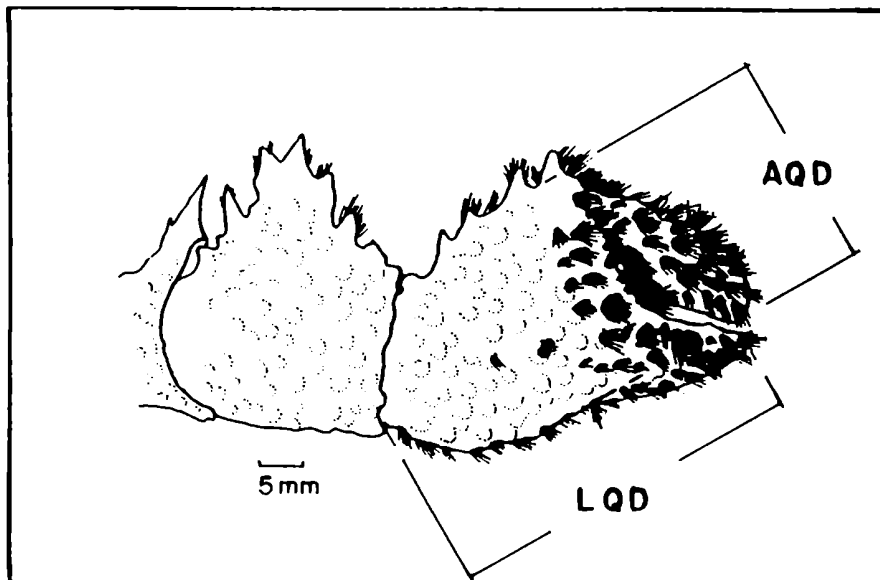
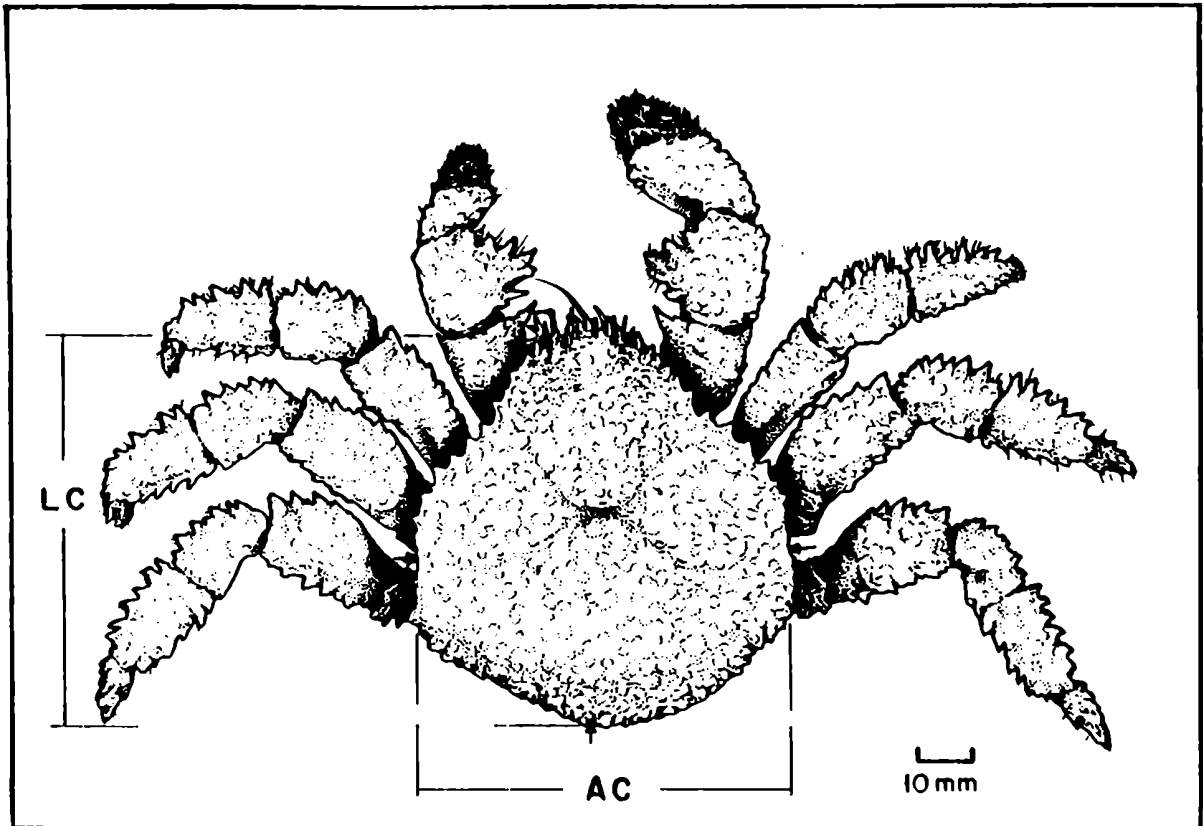
* **Longitud Cefalotorácica (LC):** desde el margen orbital posterior, sin incluir la espina rostral, hasta el extremo posterior mediano.

* **Ancho Cefalotorácico (AC):** entre las escotaduras ubicadas en el tercio posterior del caparazón, a la altura del 3er y 4to par de pereopodos, evitando de esta manera el error introducido por el crecimiento de epibiontes entre las espinas.

* **Longitud del quelípodo derecho (LQD):** desde su articulación hasta el extremo del propodito (dedo fijo).

* **Altura del quelípodo derecho (AQD):** medida en la altura del margen anterior dorsal del propodito.

Figura 5: Aspecto general y detalle del quelípodo derecho de una hembra de centollón donde se indica como fueron efectuadas las mediciones.



Además se tomó el peso fresco o peso vivo con una balanza granataria electrónica con una precisión de 0,01 g; se evaluó la presencia y tipo de epibiontes en el caparazón y su porcentaje de cobertura, como así también la existencia de parásitos. Se estimó la edad del caparazón, tomando como punto de partida la última muda acontecida, según la siguiente escala:

Postmuda (POM): Caparazón blando de color rojo brillante, y sin epibiontes, de aspecto membranoso, es decir, sin calcificar aún.

Intermuda temprana (IMT): Caparazón rígido de color rojo brillante también, ya calcificado pero quebradizo, con muy pocos o sin epibiontes (si existieran, son muy jóvenes) y mediante disección no se observan signos internos de formación de un nuevo caparazón.

Intermuda media (IMM): Caparazón rígido de color castaño rojizo a rojo, la epibiosis consiste principalmente en poliquetos serpúlidos en variado porcentaje de cobertura del caparazón.

Intermuda avanzada (IMA): Caparazón rígido de color rojo oscuro e intenso, con epibiontes de diferente tipo: cirripe-dios (diámetro \approx 6-8 mm), bivalvos (cholgas y/o mejillones; largo \approx 4-6 mm), poliquetos calcáreos con el tubo bien desarrollado (largo $>$ 20 mm), algas pardas y colonias de briozoos laminares (de diámetro variable), cubriendo el caparazón en porcentaje variable.

Premuda (PRM): Caparazón con características similares al IMA pero con el nuevo caparazón bien formado y parcialmente visible debajo del viejo.

2.3. REPRODUCCION

2.3.1. Madurez sexual

En las poblaciones que son objeto de explotación comercial es importante el conocimiento de la talla a la cual los individuos alcanzan la madurez sexual, para implementar su manejo en forma correcta. Además la talla de madurez es un parámetro importante desde el punto de vista demográfico y del estudio de la historia vital ya que al relacionarla con otras características, permite delinear la historia de vida de la especie.

El tamaño de madurez sexual fue estudiado por dos métodos:

a) **Crecimiento alométrico de la quela derecha aplicado para machos y para hembras:** este método está basado en el cambio evidenciado en el crecimiento relativo de varias partes del exoesqueleto a la madurez sexual (Hartnoll, 1978); es decir, que la función que describe el crecimiento en la etapa juvenil tiene parámetros diferentes de aquella que describe el crecimiento adulto. Se trata de detectar entonces el punto de intersección de dos rectas, determinadas en una escala logarítmica, que describen el crecimiento alométrico de la quela derecha respecto del largo del caparazón. Este punto es sugerido como el LC medio al que se alcanza la madurez sexual (Somerton, 1980; Somerton y MacIntosh, 1983).

Para estimar este tamaño se utilizó el método descrito por Somerton (op. cit.) y el programa MATURE (Somerton, 1979). Uno de los requisitos de este programa es brindarle la información de dos puntos sobre el eje de LC denominados aquí LJ (límite juvenil) y LA (límite adulto). El primero, LJ, es el límite por debajo del cual todos los animales son juveniles y LA delimita una región tal que todos los animales de LC mayor que el valor de LA son adultos. En el sector central se ubican tanto animales juveniles como adultos y es donde se encuentra la talla media de madurez sexual. La determinación de estos límites para las hembras fue realizado buscando la talla del animal más pequeño que portara huevos (LJ), restándole 1 mm y la talla del animal más grande que no los portara y sin evidencias de desoves previos (LA) sumándole 1 mm. De la misma manera estos puntos fueron determinados para los machos sobre la base de presencia de espermátóforos en los conductos deferentes analizados microscópicamente.

b) **Análisis de caracteres reproductivos en machos y hembras:** se evaluó la proporción de hembras maduras sobre la base de la presencia de huevos o cápsulas vacías en cada una de las clases de tallas de 5 mm. Paralelamente se evaluó la proporción de machos maduros sobre la base de presencia de espermátóforos en los conductos deferentes en cada una de las clases de tallas. Se ajustaron luego a una función de tipo sigmoidea por medio de un ajuste iterativo que minimiza la suma de cuadrados de los datos observados con respecto a la función estimada (SYSTAT, Systat Inc.).

2.3.2. Desarrollo embrionario

Se analizaron las muestras mensuales de embriones bajo microscopio estereoscópico para verificar los cambios sufridos y establecer una escala de desarrollo. En todos los casos se analizó exhaustivamente toda la masa de embriones a fin de observar la posible existencia de variaciones en el desarrollo de los mismos portados por un mismo individuo. Se analizó la morfología del huevo, estado de desarrollo del embrión, coloración, presencia de eritróforos y desarrollo de apéndices mediante la disección del huevo.

El análisis de crecimiento en tamaño se realizó midiendo el diámetro de los huevos de una submuestra de 25-35 huevos con ocular micrométrico ($\pm 0,01$ mm) de cada una de las masas de huevos. Este número permitió realizar la estimación del diámetro medio en cada caso con un desvío estándar $< 5\%$ de la media estimada.

Paralelamente y con el fin de determinar exactamente la duración de la embriogénesis se mantuvieron 15 hembras en un acuario de 600 l situado en un laboratorio climatizado con fotoperíodo, temperatura y salinidad ajustados al ambiente natural. Estas hembras fueron observadas desde abril de 1990 hasta mayo de 1991 y regularmente se les extrajeron unos 15 huevos para medirlos y observar los cambios sufridos por el embrión.

2.3.2.1. Contenido de agua

Para determinar el contenido de agua en los embriones, se extrajeron alrededor de 150 de estos en diferentes estadios de cada masa ovígera de hembras vivas, se los separó de los pleópodos y sedas ovígeras inmediatamente y fueron secados con papel absorbente para eliminar el agua adsorbida. Luego se los secó a peso constante en una estufa a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$. El conte-

nido de agua se determinó pesando el material en una balanza analítica de 0,0001 g de precisión, antes y después del secado en estufa.

2.3.3. Ciclo de maduración gonadal

Son dos los métodos habitualmente usados para el estudio en los ciclos reproductivos de crustáceos: mediante el análisis histológico de las gónadas y mediante el análisis del índice gonadosomático.

Para ello se extrajeron los ovarios de las hembras de *P. granulosa*, se pesaron y se anotó el color de los mismos. Una porción fue fijada y conservada en una solución de formol salino al 10 % y otra fue fijada en solución de Bouin y conservada en alcohol 70 por ciento. De la primera se extrajeron entre 25 y 35 oocitos en vitelogénesis avanzada al azar para medir su diámetro con microscopio estereoscópico ($\pm 0,01$ mm). El número de oocitos medidos surge de requerir que el desvío estándar de la estimación del diámetro debe ser menor al 10% de la media estimada. Con el fin de reconocer perfectamente la progresión de la madurez gonadal, a la segunda porción de ovario extraída se la sometió a los procesos normales de deshidratación para finalmente incluirlos en parafina. Se realizaron cortes histológicos de un espesor aproximado de 8 μ m y se los coloreó con tricrómico de un tiempo (Gabe, 1958). La gran cantidad de vitelo presente en los ovocitos dificultó en muchos casos la confección de buenos preparados.

El índice gonadosomático fue calculado como:

$$\text{IGS} = \frac{\text{Peso del ovario}}{\text{Peso vivo}} * 100$$

Las primeras estimaciones se realizaron llevando a peso seco en estufa a 60 °C tanto el ovario como el cuerpo de los ejemplares hembra en estudio (junio 1989 a marzo de 1990). Luego, en vista a la alta variabilidad presentada, se optó por realizar el cálculo en vivo.

En este caso sólo se tomaron en cuenta los animales vivos, dado que el ovario, junto con el hepatopáncreas, se descomponen rápidamente luego de la muerte del animal. Asimismo, no se tuvieron en cuenta los casos en que el muestreo se conser-

vó en formol salino al 10% por errores que pudieran haber ocurrido en la fijación. Por esta razón se trató de mantener vivos a los animales que componían la muestra mensual, y se los dispuso en un acuario de 600 l de capacidad por unas horas, hasta sacrificarlos.

Con el fin de analizar la presencia de espermatozoides y espermatóforos tanto a lo largo del año como por tallas, se extrajeron los conductos deferentes de los machos y se los fijó en formol salino 10 por ciento. Luego se realizaron las observaciones de este material mediante el "aplastado" del mismo y posterior observación microscópica.

2.3.4. Fertilidad

Para el análisis de la fertilidad se extrajo la masa de embriones de cada hembra cortando los pleópodos por su base y se la fijó en formol salino 10 por ciento. Luego los huevos se separaron de los pleópodos y sedas ovígeras a las que se encuentran adheridas y fueron colocados en papel secante a fin de eliminar el exceso de líquido adsorbido. Se pesó entonces toda la masa ovígera (PMH) y tres submuestras (p_i) de 100 a 200 huevos (h_i). La estimación de la fertilidad fue calculada utilizando el método del submuestreo; este método consiste en un estimador aleatorio sobre la base del conteo de huevos (h_i) en i submuestras de peso conocido (p_i) y relacionarlas con el peso de la masa ovígera (PMH). El número total de huevos (NH) se calculó como:

$$NH = \sum_{i=1}^3 \left(\frac{PMH * h_i}{p_i} \right) / 3$$

Al calcular el intervalo del 95 % de confianza para la fertilidad (NH), el desvío estándar de la estimación es generalmente < al 5 % de la fertilidad observada.

2.4. CRECIMIENTO

Se atraparon individuos juveniles de *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle (Bahía Ushuaia e Islas Bridges) en general a 8-10 m de profundidad, mediante buceo autónomo. Aquellos de mayor tamaño (mayores de 40 mm LC) provinieron de la captura comercial realizada con las trampas usualmente empleadas para tal fin.

Todos los individuos mayores de 20 mm LC fueron individualizados utilizando una marca de tipo "spaggetti" modificada. Habitualmente este tipo de marca se la utiliza insertandola -por medio de una aguja hipodérmica- a traves de los músculos que conectan la porción mediana posterior del cefalotorax con el primer segmento del pleon y luego se anuda. En este caso se extrajo la porción numerada de la marca (que permite individualizar a cada ejemplar en estudio) -un tubo vinílico de aproximadamente 2 cm de largo y 0,15 cm de diámetro exterior- y se le insertó un monofilamento de nylon de 0,10 mm de diámetro. Luego se anudó este tipo de marca alrededor de la articulación entre el cefalopereion y el pleon (cintura). Las razones que llevaron a utilizar este tipo de modificación de la marca original fueron varias, a saber: 1) estas marcas eran el único tipo disponible; 2) la marca es muy gruesa para ser insertada por los músculos de animales tan pequeños y 3) la marca original anudada alrededor del pleon no permite mudar comodamente a los animales, independientemente de la talla de los mismos. Se ha observado que muchos animales que habían sido individualizados con la marca spaggetti original, atada alrededor de la cintura, presentaban dificultades durante el proceso de ecdisis; generalmente no se desprendía con facilidad el exoesqueleto del pleon, hecho que les ocasionaba la muerte.

En los animales menores de 20 mm LC no se utilizó ningún tipo de marca y se los mantuvo en acuarios en compartimentos separados y perfectamente individualizados, al menos durante la época de muda.

Todos los ejemplares menores de 40 mm LC se mantuvieron en acuarios de 200 y 150 l de capacidad, con rocas y conchilla como fondo, que estaban subdivididos por una malla plástica (10 mm de abertura de malla) con el fin de aumentar la superficie habitable y disminuir la densidad relativa de animales, evitando así la interacción entre ellos. Los acuarios se situaron en un laboratorio climatizado donde la temperatura, salinidad y fotoperíodo fueron ajustados a la variación estacional del ambiente natural. La aireación fue realizada

por un sistema de recirculación y filtrado del agua. Los animales fueron controlados todos los días, -dos o tres veces al día durante el periodo de mayor frecuencia de muda- observando si ocurrían muertes o mudas. Se les suministró lapas, mejillones y peces del Canal Beagle, cada 3-4 días, *ad libitum*, retirando los restos no consumidos al día siguiente.

La mayoría de los animales mayores de 40 mm LC se dispusieron en un vivero sumergido en aguas del Canal Beagle. Este vivero consiste en una adaptación al utilizado para el estudio del crecimiento de los juveniles de *Lithodes santolla* (Vinuesa *et al.*, 1990). El utilizado en el estudio del crecimiento de juveniles de centollón es algo más pequeño y se le colocó un piso del mismo material que las paredes laterales (malla plástica; 20 mm de abertura) que evitó el escape de los animales. Además se lo montó sobre cuatro tanques de chapa de 200 l, con el fin de evitar el contacto con el fondo marino, ya que el lugar donde fue ubicado presenta una capa de fango de unos 30 cm de espesor.

Este vivero fue ubicado en la Caleta Aspirante, una pequeña bahía de 5 m de profundidad de fácil acceso en toda época del año, aún en condiciones climáticas muy adversas. En este lugar se encontraron previamente, aunque en forma ocasional, algunos individuos de centolla y de centollón.

Los ejemplares en estudio del vivero fueron controlados cada 20 días aproximadamente, por un buzo autónomo. En cada ocasión se les suministró mejillones, lapas y pescados del lugar como alimento. Se controló el número de animales presentes en el vivero, los animales muertos y si había ocurrido alguna muda. Durante la época de muda se los retiró del vivero regularmente y se registró el LC, AQD y condición del caparazón de todos los animales presentes.

En todos los casos se tomaron las medidas más arriba mencionadas (LC, AC, LQD, AQD, peso -cuando fuera posible- y se determinó edad del caparazón, presencia de parásitos, etc). En todos los casos en los que ocurriera una muda las medidas postmuda se realizaron en la etapa de intermuda temprana (IMT), cuando el caparazón comienza a ser más rígido por efecto de la calcificación.

2.5. ANALISIS ESTADISTICO

2.5.1. Regresión

Existen basicamente dos modelos de regresión: aquel donde la variable "x" es medida sin error y es fijada por el investigador, mientras la variable "y" es una variable aleatoria (modelo I). En el segundo modelo tanto la variable "x" como la "y" están sujetas a variación natural y/o a mediciones con error y la variable "x" no está bajo el control del investigador (modelo II). Más aún, en el modelo I de regresión la manipulación de la variable independiente causa cambios en la variable dependiente mientras en el modelo II las dos variables co-varían en respuesta a un factor común que afecta a ambas y por ello tampoco se las considera verdaderamente independientes entre sí (Sokal y Rohlf, 1981).

En el caso de los datos analizados que no cumplieran con los supuestos del modelo I de regresión (cuadrados mínimos) se utilizó el modelo II. En general -y en particular en este trabajo- el propósito del estudio de dos variables sujetas a variación natural es describir la relación funcional entre éstas, más que predecir el valor de una de ellas. Existen varias técnicas de resolución de este modelo de regresión, y también un debate importante en la literatura sobre la elección de la más apropiada. La elección de una u otra es particular a cada caso y habitualmente a juicio personal del investigador. La técnica de la media geométrica (Ricker, 1973) o del eje principal reducido (Kermack y Haldane, 1950) es generalmente la aceptada para resolver los problemas del modelo II en los cuales la variabilidad es natural mas que un error de medición. Esta técnica es aplicable en un gran número de casos (Ver Lovett y Feder, 1989 para una discusión más extensa) y es la que se la eligió en este trabajo. La evaluación de los parámetros del eje principal reducido fue realizada siguiendo la técnica descrita por Ricker (op. cit.) y Sokal y Rohlf (op.cit.).

En aquellos casos en que los parámetros de las rectas calculadas debían ser comparados, se verificó la homogeneidad de las varianzas con el estadístico de Bartlett (Sokal y Rohlf, op. cit.). En los casos en que este supuesto no fue probado o cumplido, se encuentra señalado en el texto. Se utilizaron además el coeficiente de determinación (R^2) y el coeficiente producto - momento de Pearson (r) como medida de la proporción de la variación total explicada por la regresión y la asociación entre las dos variables, respectivamente. El cálculo fue realizado utilizando el paquete estadístico BIOM (Rohlf, 1982) y planillas de cálculo

(Quattro Pro, Borland International Inc.).

2.5.1.1. Análisis de los residuales y de datos fuera de tendencia.

En aquellos casos donde se creyó necesario, se realizó junto con el análisis de la regresión, un análisis de la aleatoriedad de los residuales. Esta técnica consiste en evaluar el grado al que se ajustan los datos a un patrón observado, respecto de la línea de regresión obtenida. Esta evaluación puede ser realizada graficando los residuales versus los correspondientes valores de la variable "x". Pero como la selección de un patrón aleatorio a partir de un gráfico puede llevar a conclusiones incorrectas, se realizó una prueba de rachas (Draper y Smith, 1981) para estimar la probabilidad exacta de que un grupo dado de residuales se aproximen a una distribución al azar.

También se realizó un análisis de los datos fuera de tendencia ("outliers" estadísticos) comparando los valores de los residuos estandarizados con los valores tabulados en la tabla "t-Student". (Sokal y Rohlf, op.cit.)

2.5.2. Análisis discriminante

El término análisis discriminante se refiere a una variedad de técnicas que tienen en común la partición de la matriz de datos $i \times j$ en grupo de especímenes (filas) por medio de una clasificación *a priori*. El objetivo principal del análisis es encontrar una función lineal de las variables sobre la base de una muestra original dividida en grupos conocidos. A partir de la función encontrada se pueden asignar nuevos individuos a estos grupos *a priori* (usando los valores de las mismas variables) con un error mínimo o bien reclasificar los individuos analizados y generar nuevos grupos *a posteriori*. Esta técnica es similar estructural y matemáticamente al análisis de varianza multivariado (MANOVA) (donde se prueba la igualdad de los centroides entre grupos *a priori*) y al análisis de variables canónicas (que se realiza con el objeto de reducir dimensiones de las variables). El análisis se realizó mediante el paquete estadístico SYSTAT.

2.5.3 Otros análisis estadísticos

En el caso de otros análisis estadísticos efectuados se aclara en cada caso y generalmente se siguió la técnica de resolución propuesta por Sokal y Rohlf (op.cit.) utilizando el paquete estadístico BIOM (Rohlf, 1982) y/o SYSTAT, complementado por planillas de cálculo.

3. RESULTADOS Y DISCUSION

3.1. GENERALIDADES

El centollón *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1847) habita las aguas costeras del Canal Beagle desde el submareal hasta los 60-70 m de profundidad. Se ha observado que, al igual que la centolla, realiza una migración vertical estacional; se lo encuentra en aguas someras (10-15 m de profundidad) durante el verano y rara vez por encima de los 40 m de profundidad durante el invierno.

La pesquería de crustáceos en el Canal Beagle está constituida exclusivamente por la centolla y el centollón y se desarrolla en forma semi-artesanal. Si bien su incidencia en la economía global del país no es importante, sí lo es a nivel regional. Desde 1985 hasta 1990 las dos compañías pesqueras de la ciudad de Ushuaia, por medio de 4 embarcaciones de no más de 15 m de eslora, eran las responsables de la casi totalidad de las capturas de este recurso (Figura 3). A partir de 1991 sólo una compañía es la que prosigue con esta actividad casi exclusivamente. Ocasionalmente pescadores artesanales pueden desarrollar la pesca (i.e. por buceo o con pequeños botes durante el verano), pero en forma discontinua. El volumen de capturas del centollón (*Paralomis granulosa*) habitualmente está relacionada con la demanda comercial -en general a nivel internacional- del producto de su faenamiento, lo que hace que las empresas pesqueras dediquen mayor o menor atención a la pesca de este recurso, hecho que no ocurre con la centolla. Alrededor de esta especie se centra la actividad pesquera durante todo el año, a excepción del último trimestre del año que habitualmente se veda su extracción.

El producto industrial del centollón proveniente de la pesquería argentina del Canal Beagle es un congelado de la masa muscular de los pereiópodos y quelípedos, libres de exoesqueleto. Durante el procesamiento de los animales se trata de rescatar la mayor cantidad de masa muscular intacta, de manera que mantenga su forma, logrado generalmente a partir de los meropoditos de las patas caminadoras. Se lo presenta en un bloque congelado compuesto por la masa muscular desmenuzada, y un agregado de la musculatura intacta. El valor comercial del producto aumenta en el mercado cuando mayor es la proporción de musculatura entera de meropoditos

presente en el bloque congelado. En general, el rendimiento del faenado del centollón en las plantas de Ushuaia oscila entre el 15 y 20 % del peso vivo, con importantes variaciones estacionales (sobre todo en las épocas cercanas a la muda).

En Chile la explotación comercial del centollón se remonta a 1977 y sus capturas se desarrollaron en la XIIª región, desde el Canal Trinidad (49° 55' LS) sobre el Pacífico y hasta el Cabo de Hornos (55° 50' LS), incluyendo el Estrecho de Magallanes y el Canal Beagle. Los desembarques variaron entre casi 300 y 1056 Tn (en el período 1977-1986) y corresponden al área del Canal Beagle e islas adyacentes entre 40 (1986) y 66 Tn (1984) (Campodónico *et al.*, 1983; Díaz, 1987). El desarrollo de la actividad pesquera de la centolla y el centollón en ese país es más pronunciada por cuanto el número de embarcaciones en el Canal Beagle oscila entre 10 y 37 (en el período 1983-1987; Díaz, *op. cit.*) y el número de plantas procesadoras en toda la región de extracción es de entre 8 y 19 (Campodónico *et al.*, *op.cit*) sólo por citar algunos ejemplos. El producto industrial de la explotación de ambos crustáceos puede ser congelado o en conserva en lata y depende del mercado al cual se exporten estos productos.

Una apreciación general de la estructura poblacional del centollón en el Canal Beagle permite evidenciar que la población tiene una disposición de tipo contagiosa, formando manchones y generalmente se los encuentra discriminados por tallas y sexos. En general, cuando las líneas de pesca son ubicadas cerca de un "banco" (o manchón) de centollón, la captura es muy alta, del orden de varios centenares de animales por trampa por lo cual no es posible evaluar la proporción de sexos y/o tallas en un lugar de captura determinado sin interferir con las actividades de los pescadores. Campodónico *y col.* (1983) encontraron que las proporciones sexuales difieren significativamente para el área del Canal Beagle y que además, el análisis de la proporción sexual enmascara la relación entre las tallas, ya que estas son función del sexo de los individuos; por lo tanto, es importante tomar en cuenta las tallas de los individuos que componen un manchón.

Para la elaboración de este trabajo se analizaron un total de 665 hembras (rango 16,9-88,8 mm LC) (Tabla I; Figura 6a) y 533 machos (22,2-115,1 mm LC) (Figura 6b); de estos últimos se extrajeron unos 8 - 10 machos cada mes a fin de observar la presencia de espermátóforos en los conductos deferentes.

TABLA I: Composición de los muestreos mensuales de individuos hembra de *Paralomis granulosa* (1) Se calaron unas pocas (5) trampas con bote neumático pero no se obtuvieron muestras. (2) Muestras obtenidas con bote neumático y trampas propias. En los meses consignados como "sin muestreo" no se pudo realizar el mismo por razones de malas condiciones climáticas.

MES	RANGO LC (mm) MUESTREADO	N	MUESTREO EMBARCADO	LOCALIDAD
ENE 1989	36,2 - 88,0	55	SI	USHUAIA
FEB	66,5 - 84,4	18	NO	"
MAR	45,0 - 82,1	24	NO	"
ABR	S I N M U E S T R E O			"
MAY	71,3 - 82,4	13	NO	"
JUN	70,0 - 84,9	22	NO	PUNTA SEGUNDA
JUL	16,9 - 81,4	41	NO	USHUAIA
AGO	63,0 - 83,2	29	SI	PUNTA SEGUNDA
SEP	60,7 - 82,0	40	SI	USHUAIA
OCT	62,7 - 81,5	39	SI	"
NOV	67,1 - 84,4	11	NO	"
DIC	S I N M U E S T R E O (V E D A) (1)			"
ENE 1990	50,7 - 77,8	31	NO	"
FEB	S I N M U E S T R E O			"
MAR	59,2 - 73,7	37	NO	"
ABR	48,6 - 76,1	35	SI	"
MAY	60,0 - 86,3	38	SI	"
JUN	56,9 - 88,2	42	SI	"
JUL	58,1 - 87,4	32	SI	"
AGO	59,7 - 79,1	45	SI	IS. BECASSES
SEP	65,1 - 88,8	40	SI	PUNTA SEGUNDA
OCT	57,9 - 78,4	61	SI	IS. BECASSES
NOV	S I N M U E S T R E O (1)			USHUAIA
DIC	59,0 - 67,0	9	(2)	"

Figura 6: Histograma de frecuencias de individuos muestreados, discriminados por rangos de tamaño de 1 mm de longitud cefalotorácica. a: hembras.

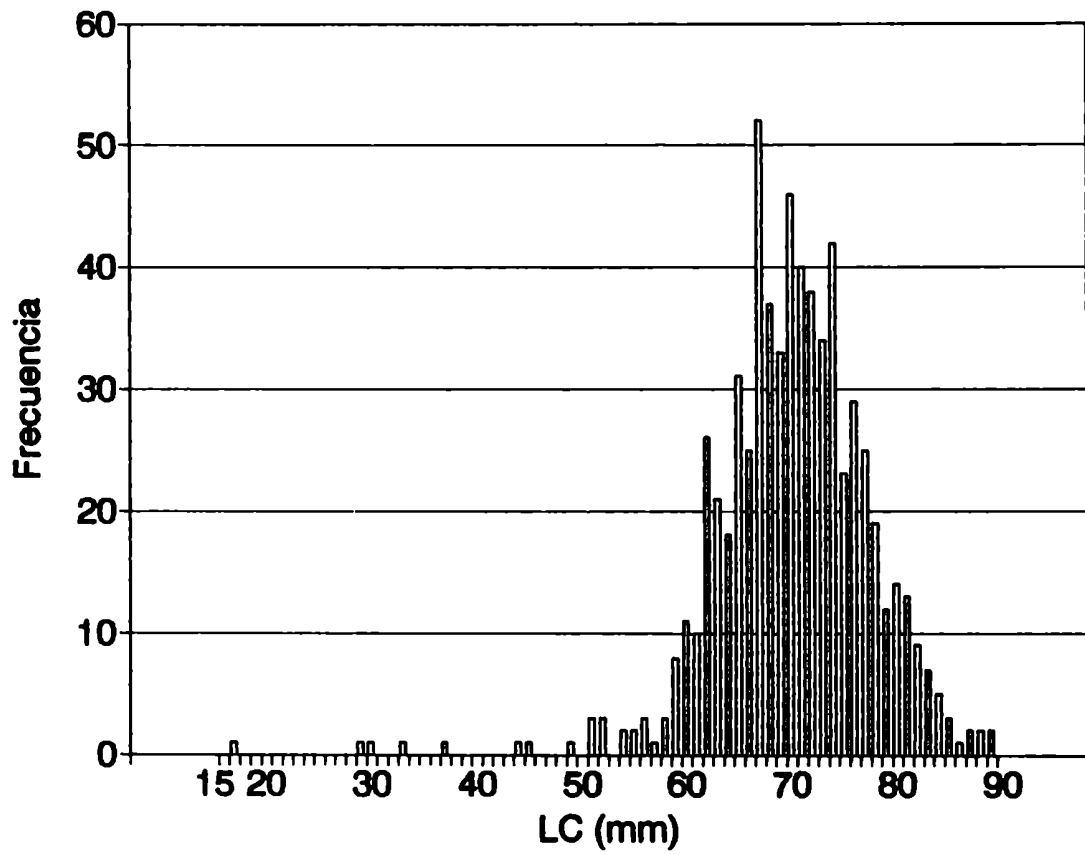
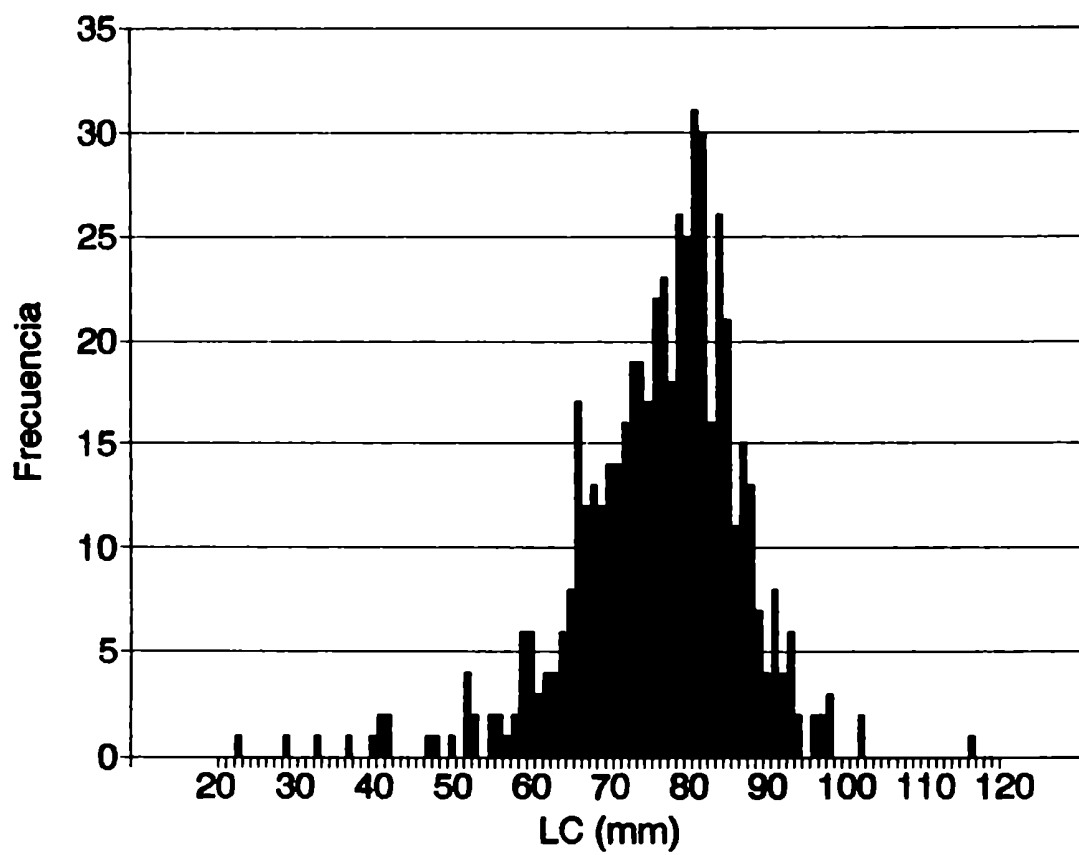


Figura 6: (continuación) b: machos



3.2. REPRODUCCION

3.2.1. MORFOLOGIA DEL APARATO REPRODUCTOR MASCULINO

El aparato reproductor masculino de *Paralomis granulosa* es similar al de *Lithodes santolla* (Vinuesa, 1982; 1984); 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 pereiópodos. Los testículos se encuentran formados por un único túbulo o sáculo blanquecino, delgado y muy enrollado, ubicado dorsal y posteriormente en el cefalotórax y en general, casi totalmente inmerso en la masa del hepatopáncreas. No se observa en la especie la unión de ambos testículos, como sucede en *Brachyura*. Los mismos se ubican en la mitad correspondiente del animal y su tamaño varía de acuerdo a la talla de los individuos y al grado de maduración del mismo; durante la etapa juvenil el conducto deferente es un tubo traslúcido que se confunde fácilmente con la masa del hepatopáncreas mientras en individuos adultos toma un color blanco, a veces con tonalidades rosadas o rojizas, producto de la acumulación de hilos espermatofóricos (cubierta secundaria que envuelve y brinda sostén mecánico a los espermatóforos).

3.2.2. MORFOLOGIA DEL APARATO REPRODUCTOR FEMENINO

El aparato reproductor de la hembra de centollón 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 están ubicados dorsalmente, sobre el hepatopáncreas y tubo digestivo y bajo el pericardio, extendiéndose desde la zona posterior al estómago hacia atrás, hasta el pleon. En los individuos inmaduros los ovarios son delgados y largos, traslúcido o de color blanco, pero al comenzar la madurez y entrar los oocitos en vitelogénesis, el volumen aumenta, el color se torna crema - amarillento y luego anaranjado brillante o castaño, representando una importante proporción de la masa visceral.

El desarrollo de ambos ovarios es semejante durante toda la vida del animal, se introduce y ocupa el volumen del pleon conforme el avance de la madurez. Ya en ejemplares jóvenes e inmaduros, se observa que los ovarios tienen una conexión en la parte anterior y con forma de "H" pero también se unen por la parte posterior; en la parte anterior estos se unen tras

el estómago y se supone que pierden el septo tisular que los separa, de esta manera, los oocitos del ovario derecho podrían salir por el oviducto izquierdo o viceversa. Este hecho fue notado por Powell y Nickerson (1965) en *Paralithodes camtschatica* pero no en *Lithodes santolla* (Vinuesa, 1984).

En el ovario de las hembras de centollón (*Paralomis granulosa*), al igual que en la centolla (*Lithodes santolla*), se encuentran tres tipos de células bien distintas entre sí:

Células germinales: son las oogonias y los oocitos en diferentes etapas de madurez. Estas células se disponen en capas germinativas longitudinales: las oogonias en la zona germinativa -que se ubica ventralmente respecto al resto del ovario- y hacia la periferia se disponen los oocitos en diferentes grados de maduración, siendo los más maduros los que se hallan en la periferia del ovario.

Células foliculares: son de forma y tamaño variado y están presentes en los espacios intercelulares. Los oocitos en su etapa de maduración temprana (previtelogénicos) carecen de una cubierta de este tipo de células, que sí los cubren en su conjunto. En cambio los oocitos en vitelogénesis primaria y secundaria son rodeados por una capa de células foliculares aplanadas.

Células hemolinfáticas: Se las encuentra en algunas zonas del ovario y en el espacio interoocitario; son células de contornos aproximadamente circulares u ovoidales.

3.2.3. MADUREZ SEXUAL

Se analizaron un total de 864 individuos hembra (11-88,8 mm LC) y 779 machos (6,5-115,1 mm LC) para realizar el cálculo de la talla de primera madurez sexual en *P. granulosa*; las medidas necesarias de los individuos menores de 55 mm LC fueron obtenidas en animales en cultivo para evaluar su crecimiento (Ver 3.3.), mientras que el resto surgieron de los muestreos mensuales, por ello su número puede diferir con el presentado antes. En este análisis se descartaron 21 datos de los machos y 13 de las hembras que evidenciaban claramente regeneración del quelípodo derecho (Tabla II).

Los individuos de *P. granulosa* de ambos sexos analizados exhiben un cambio en el crecimiento relativo de la quela derecha (Figuras 7a, machos y 7b, hembras). En los machos la recta que describe el crecimiento en la etapa juvenil tiene una pendiente menor que la de la etapa adulta, mientras que en las hembras la pendiente de la etapa juvenil es mayor a la de la etapa adulta (Tabla II). Por lo tanto es posible determinar la talla en que el 50 % de los individuos de ambos sexos están maduros sexualmente (TMS) por este método.

Se separó cada muestra (de machos y de hembras) en tres submuestras, eligiendo los datos para cada uno de estos en forma secuencial a partir del ordenamiento de los valores de las variables en forma ascendente con respecto a la talla. De esta manera se obtuvo en cada submuestra una buena representación de todas las tallas.

Utilizando el programa MATURE (Somerton, 1979) se evaluó estadísticamente si las rectas que describen la relación entre el AQD y el LC para juveniles y adultos por separado ajustan mejor a los datos que una sólo recta para todo el rango de tallas. En ambos casos la prueba determinó que las dos rectas describen mejor esta relación de alometría, que una sola que abarque todo el rango de tallas [F machos (ponderado)=385,68; g.l. 4;775; F hembras (ponderado)=222,96; g.l. 4;847]

TABLA II: Resumen de los resultados del análisis de las tallas de primera madurez sexual en el centollón, obtenidas por el método morfométrico.

	MACHOS	HEMBRAS
TOTAL DE ANIMALES ANALIZADOS	758	851
N° DE ANIMALES DESCARTADOS	21	13
N° DE SUBMUESTRAS	3	3
PENDIENTE (PONDERADA) [LC vs AQD]		
JUVENILES	1,012	0,96
ADULTOS	1,473	0,84
LIMITE JUVENIL (LJ) (en mm LC)	49,1	59,7
LIMITE ADULTO (LA) (en mm LC)	70,2	75,1
TALLA MADUREZ SEXUAL (TMS) (en mm LC)	57,7	67,4
DESVIO ESTANDAR DE LA TMS	1,523	1,067
INTERVALO CONFIANZA (95%) TMS	54,7-60,7	65,3-69,5
ERROR DE CLASIFICACION	1,14	0,25
PORCENTAJE DE LA VARIANZA TOTAL	50	21

Figura 7: Crecimiento relativo de la quela derecha con respecto a la longitud del caparazón. a: machos.

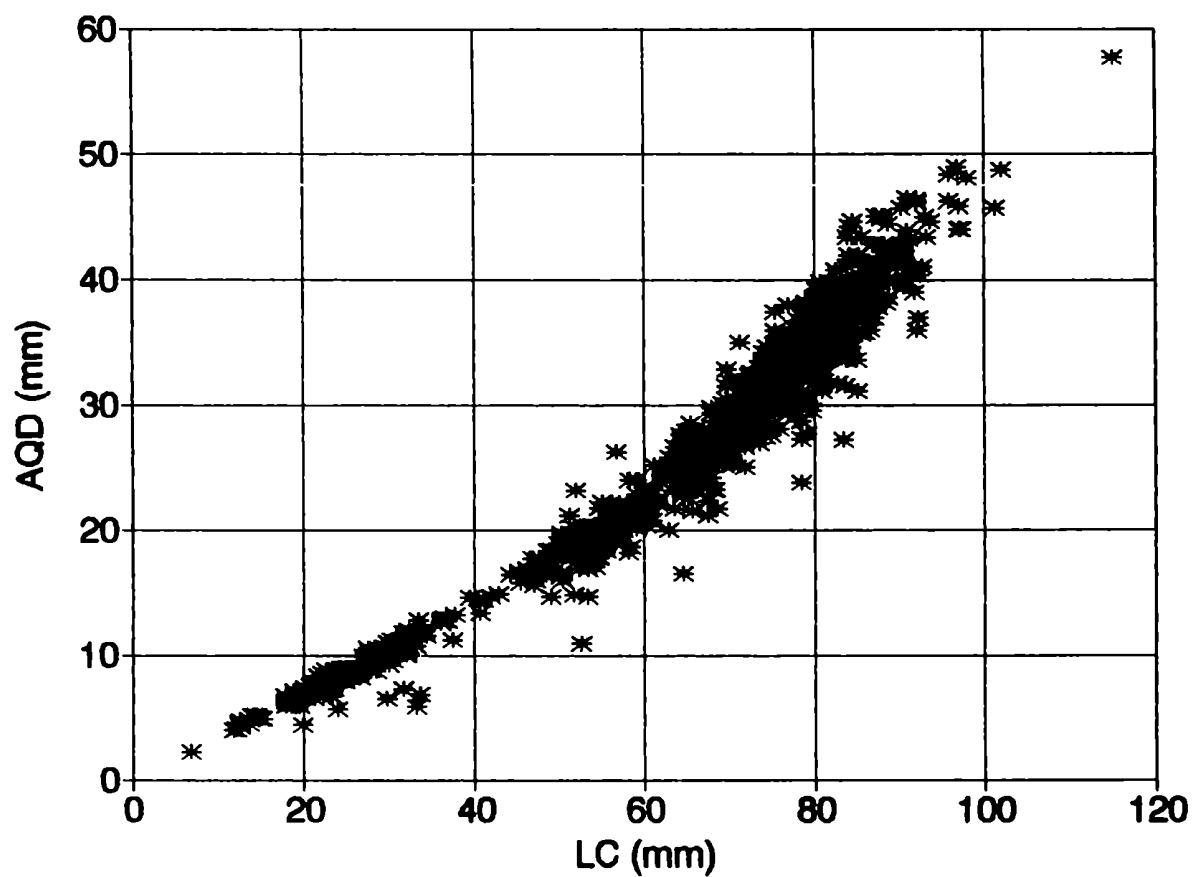
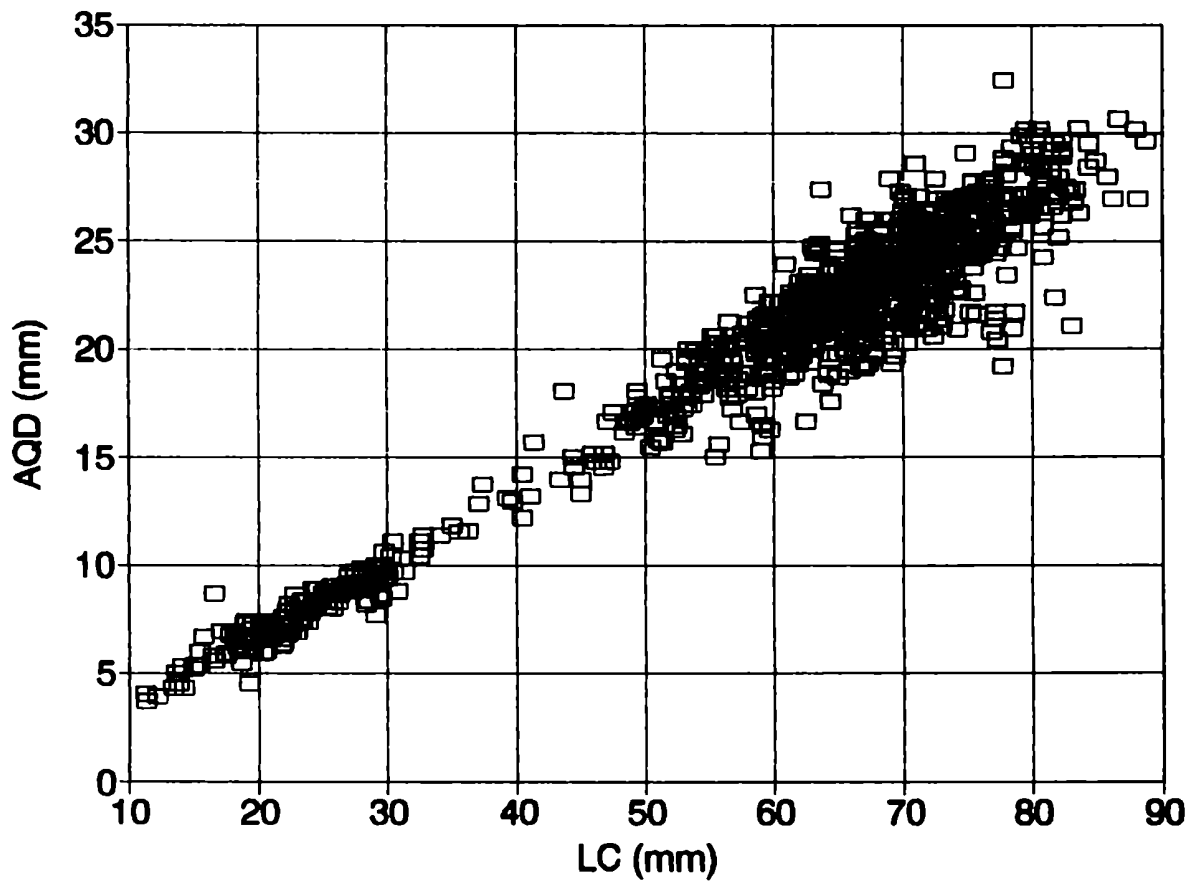


Figura 7: (continuación) b: hembras.

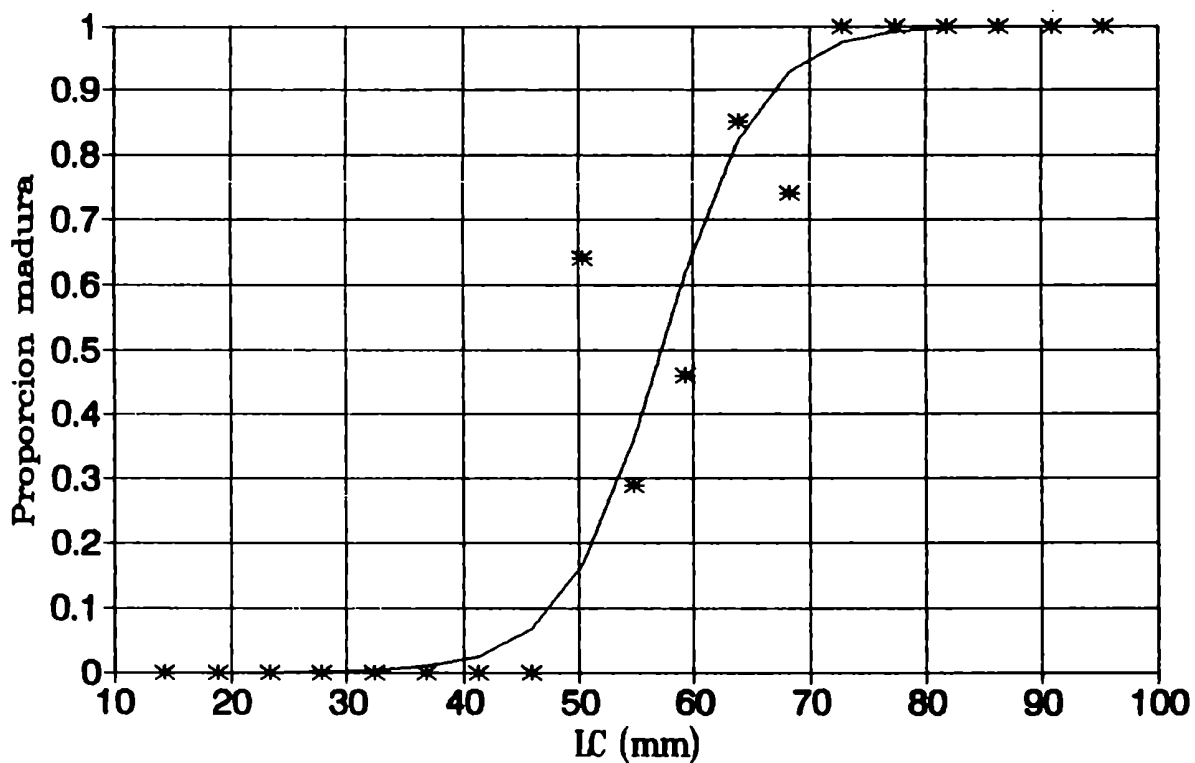


Una vez definidas ambas rectas se clasifican a los individuos dentro del rango comprendido entre el límite juvenil (LJ) y el límite adulto (LA) en maduros e inmaduros, asignándolos a la línea de regresión más cercana. Luego se combina esta clasificación con los datos de los individuos de madurez conocida (aquellos de tallas menores al LJ y los de tallas mayores al LA), se recalculan ambas rectas nuevamente y los puntos son nuevamente reasignados a la línea de regresión más próxima. Este proceso se repite iterativamente hasta que ningún punto cambia de una línea de regresión a otra en dos iteraciones sucesivas. Este punto en donde se separan dos fases en el crecimiento de los crustáceos, evidenciado por un cambio en el nivel de alometría está relacionado con la talla de madurez sexual (Hartnoll, 1978).

Para estimar el tamaño en el que el 50 % de los individuos están maduros sexualmente (TMS) se evalúa el valor 0,5 en una curva logística que ajusta los individuos maduros clasificados por talla. De ésta surge que los machos de *Paralomis granulosa* alcanzan la TMS a los 57,5 mm LC (Figura 8a) y las hembras a los 67,4 mm LC (Figura 8b) (Tabla II) .

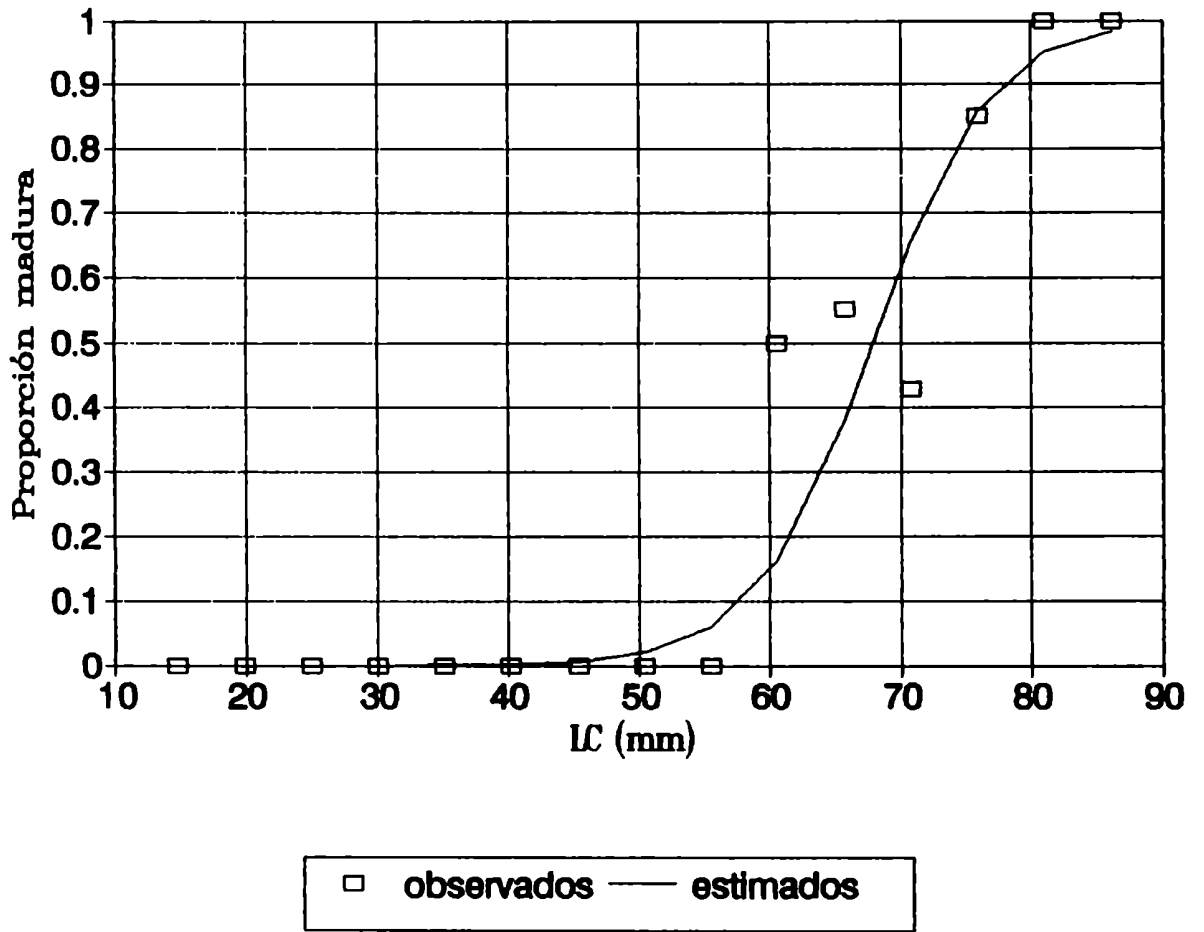
Se calculó además el error total de la estimación, que involucra al error debido al ajuste a la curva logística y al error de clasificación errónea (animales inmaduros clasificados como maduros y viceversa) (Tabla II). El error de clasificación de los machos abarca un 50% de la varianza total de la estimación de la TMS mientras que el de las hembras es sólo del 21 por ciento. Este resultado probablemente se deba a que existan datos de los machos -en el rango de tallas comprendido entre el LJ y el LA- que correspondían a individuos con el quelípodo en regeneración y no fueron descartados, asumiendo que eran individuos inmaduros y que en realidad estaban ya maduros sexualmente.

Figura 8: Curva logística ajustada a la proporción de individuos maduros clasificados por talla (intervalos de 5 mm LC). El tamaño de madurez se estima evaluando la curva logística en el valor 0,5. a: machos



* observados — estimados

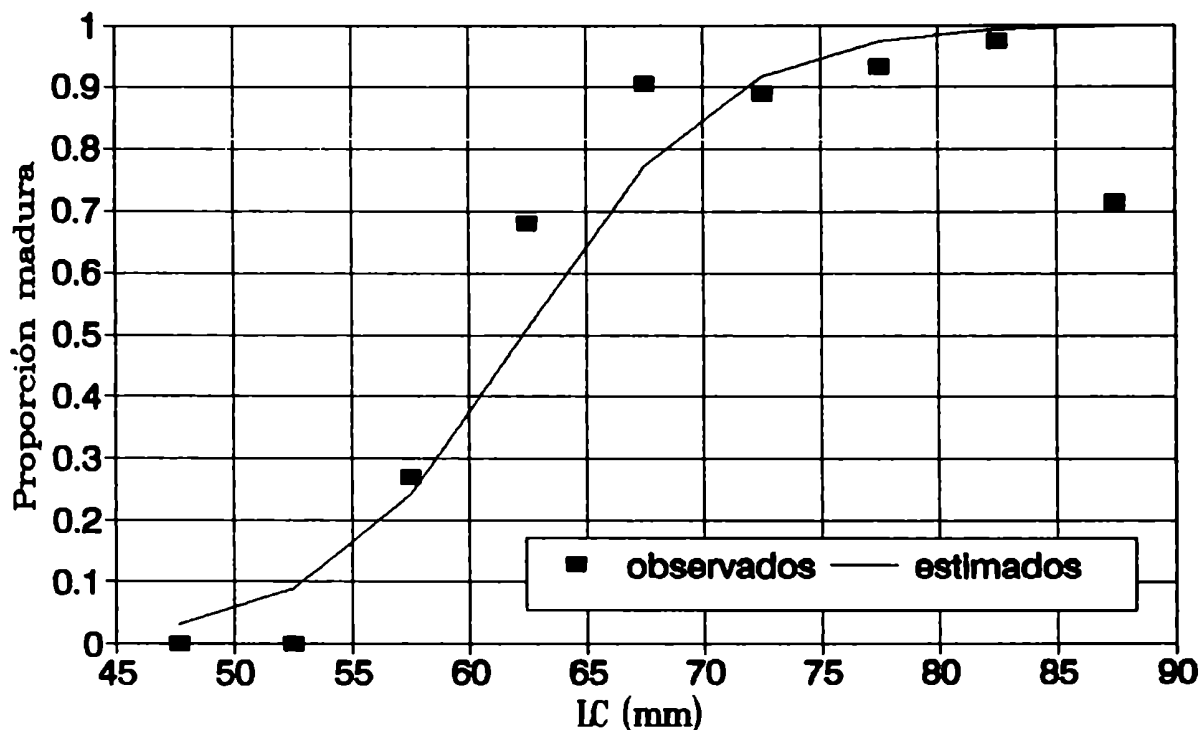
Figura 8: (continuación) b: hembras



Un método habitualmente utilizado para estimar la madurez sexual de poblaciones sujetas a explotación comercial es mediante la evaluación de la presencia de huevos embrionados o indicios que en algún momento han sido portados por las hembras (restos de cápsulas, tipos de sedas de los pleópodos, etc), discriminandolas por tallas.

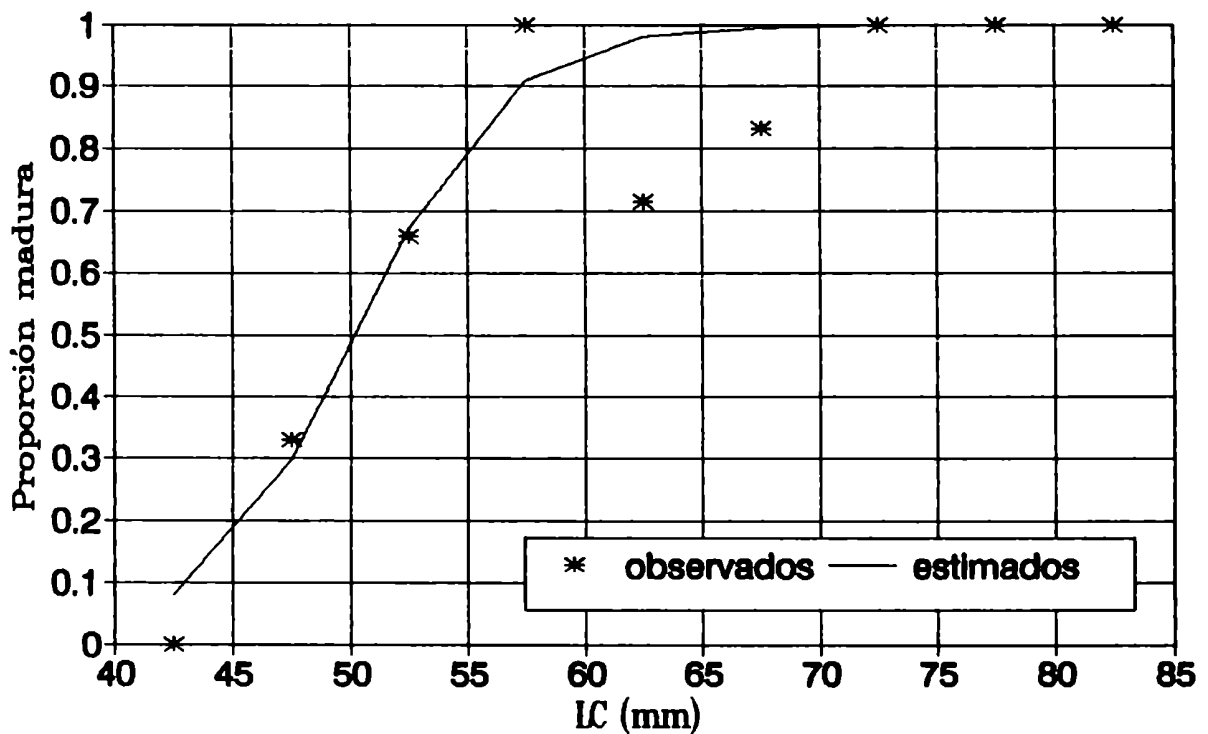
En la figura 9a se representa la proporción de hembras maduras clasificandolas en intervalos de tallas de 5 mm de LC, discriminando como maduras a aquellas que portaran huevos, cápsulas vacías, sedas ovíferas y como inmaduras a aquellas que no. En todos los casos se descartaron los animales que presentaban signos de parásitos que afectan a los órganos reproductivos, como es el caso de *Briarosaccus sp.* Al ajustar una curva logística a los datos observados y al evaluar la misma en el punto 0,5 se obtiene la TMS de las hembras de *P. granulosa* a los 62,3 mm LC. Este valor es significativamente más bajo que el calculado por el método del crecimiento alométrico.

Figura 9a: Curva logística ajustada a la proporción de individuos maduros clasificados por talla (intervalos 5 mm LC) a partir de la observación de embriones o cápsulas vacías en los pleópodos de las hembras.



Paralelamente, se representa en la figura 9b la proporción de machos maduros clasificados por tallas sobre la base de la presencia de espermatóforos en el conducto deferente. El valor obtenido es de 50,2 mm LC, menor al calculado por el método del crecimiento alométrico. Esta subestimación puede estar dada por el peso relativo que tiene la proporción madura en LC = 57,5 mm. Este intervalo de talla está poco representado en la muestra y seguramente un análisis mas detallado de una mayor cantidad de animales de este tamaño conduzcan a que la nueva TMS calculada no sea tan diferente de aquella obtenida por el método alométrico.

Figura 9b: Curva logística ajustada a la proporción de individuos maduros clasificados por talla sobre la base de la presencia de espermatóforos en los conductos deferentes en los machos.



Es un hecho probado que la TMS varía significativamente en diferentes áreas de la distribución geográfica de los litódidos e incluso a diferentes profundidades (Marukawa, 1933; Wallace et al, 1949; Weber, 1967; Somerton, 1981; Somerton y MacIntosh, 1983; 1985; Somerton y Otto, 1986; Geaghan, 1973; Sanhueza, 1976; Vinuesa, 1985). Campodónico y col. (1983) calcularon una TMS para los machos de *Paralomis granulosa* del Canal Beagle en 76-79 mm LC, siendo ésta la mayor de las TMS halladas para la zona austral chilena (Seno Otway TMS = 64 mm LC; boca oriental del Estrecho de Magallanes TMS = 67-68 mm LC).

En este trabajo se presenta una medida de la TMS de los machos (calculada por dos métodos diferentes) que es significativamente menor a las presentadas por los estudios chilenos con una diferencia de alrededor de 20 mm con respecto a la TMS hallada en el Canal Beagle. En cambio la TMS calculada por el método morfométrico de las hembras del Canal Beagle no es significativamente diferente a la estimada a partir de la observación de embriones portados por Campodónico y col. (op. cit.) (66 mm LC). Estos mismos autores encontraron una TMS de 57 mm LC en el área de Cabo de Hornos, contigua a la del Canal Beagle.

La talla media de los machos y de las hembras de centollón en el Canal Beagle tiende a disminuir conforme al avance de los años. Se calculó la talla media de los animales muestreados hace varios años (Vinuesa, datos sin publicar) y los propios, a lo largo de 13 años de estudio (Tabla III). Campodónico y col. (op.cit), por su parte, encontraron abruptas declinaciones en la talla media de captura de los machos en el Canal Beagle: de 85 a 81 mm LC en dos años consecutivos. Estos autores también registraron una declinación importante en la talla de los machos del sector de Cabo de Hornos, donde de 87 mm LC (1979) descendió a 79 mm LC (1983).

Cabe entonces preguntarse si la actividad pesquera fue la responsable de disminuir la talla media de la fracción de machos en la población del Canal Beagle -tal como fuera observado en la centolla *Lithodes santolla* durante el período 1975-1989 (Bertuche et al., 1990)- y esto fue acompañado por una variación en la proporción madura de machos en la población resultando en una disminución en la TMS. Campodónico y col. (op.cit.) adjudican los drásticos cambios de la composición a la relación entre el tamaño del stock y un esfuerzo de pesca relativamente alto aplicado a un sector de poca extensión, como lo es el Canal Beagle.

TABLA III: Tallas medias de machos y de hembras de *P. granulosa* en el Canal Beagle. (1): Datos de Vinuesa, sin publicar. Los datos correspondientes a Chile se tomaron de Campodónico y col., 1983; (*): 1981 y 1982 respectivamente.

Año	LC medio	LC medio	LC medio	LC medio
	hembras	machos	hembras	machos
	Argentina		Chile	
1977-79 (1)	73,7			
1980-81 (1)	73,0	83,6	69	85 (*)
1982-83 (1)	75,3		71	81 (*)
1984-85 (1)	71,9			
1987 (1)	72,1			
1989-90	69,6	75,9		

Probablemente los machos de centollón alcancen la madurez gonadal en el Canal Beagle coincidentemente con un cambio en el crecimiento relativo del quelípedo (madurez morfométrica *sensu* Conan y Comeau, 1986) pero el tamaño al que se alcance la madurez funcional -capacidad para aparearse y fecundar exitosamente- posiblemente sea mayor al aquí calculado. Desde el punto de vista demográfico es importante conocer la evolución temporal de la madurez funcional y las consecuencias que esto ocasiona en el apareamiento, fertilidad y reclutamiento. Además, en cualquier reglamentación (i.e. el establecimiento de una talla mínima de captura) que se imponga a la captura del centollón en el Canal Beagle, se debe considerar la madurez funcional de los machos y no la gonadal y/o la morfométrica.

Vinuesa (1984) consigna que la TMS en los machos de centolla se alcanza alrededor de los 75 mm LC, hallada mediante el análisis histológico del conducto deferente. Por su parte, Boschi y col. (1984) señalan que la TMS calculada por el método morfométrico es de alrededor de 90 mm LC. Estas observaciones confirman que la madurez gonadal de los machos de *Lithodes santolla* se presenta antes que la madurez morfométrica y que esta última posiblemente coincida con la madurez funcional, aunque poco se conoce en este aspecto.

En este sentido, las diferencias halladas en la TMS de las hembras de *P. granulosa*, calculadas por los dos métodos utilizados (crecimiento alométrico y presencia de embriones) probablemente sea debida a que la madurez gonadal anteceda a la madurez morfométrica. Para comprobar esta hipótesis es necesario el seguimiento de la evolución de la TMS calculada por varios métodos, a lo largo de varias temporadas de muestreo y relacionarlas entre sí.

3.2.4. DESARROLLO EMBRIONARIO

Los embriones en incubación de *Paralomis granulosa* al igual que en *Lithodes santolla* se hallan dispuestos en forma de racimos y cada uno de aquellos está adherido a una seda ovígera mediante el funículo; desde el lugar de adhesión, este se enrolla en forma de espiral con otros quedando libre en los extremos, de manera que cada huevo se halla separado del resto.

Las sedas ovígeras son simples y se desarrollan en áreas de los pleópodos especialmente adaptadas para tal función. En las hembras pre-ovígeras y adultas son alargadas y de un tono blanco amarillentas, mientras que en las post-ovígeras se conservan junto con los funículos y cápsulas vacías, tomando un tono castaño parduzco característico, permitiendo determinar fácilmente la existencia de una eclosión los embriones.

Algunas hembras provenientes del área de Islas Bécasses presentaban sedas de un color muy similar a las de los ejemplares post-ovígeros, pero a diferencia de éstos, no se observaban restos de cápsulas o huevos. Además, el tamaño de estas hembras era muy cercano a la TMS, exhibían ovarios muy desarrollados -tanto en peso como en el tamaño de los oocitos- y presentan una curvatura del abdomen característica, fácilmente confundible con la forma que toma éste en las hembras ovígeras. Es de presumir que estas hembras alcancen su primera madurez sexual luego de la próxima muda.

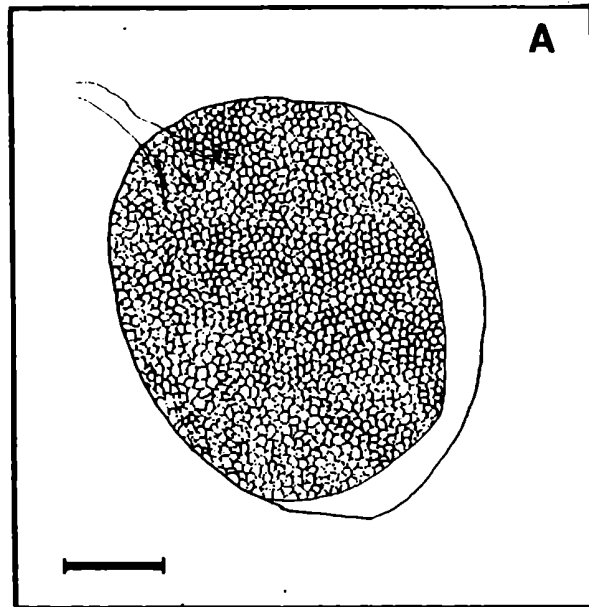
3.2.4.1. Estadios arbitrarios de desarrollo.

El desarrollo embrionario en los crustáceos puede ser separado en diferentes estadios sobre la base de los cambios evidentes durante esta etapa o por el porcentaje del volumen vitelino utilizado. Pero éste se trata de un proceso continuo, que requiere de materias primas y energía provistas por las reservas nutritivas que fueron acumuladas por los oocitos durante la oogénesis (Sastry, 1983).

Luego de un detallado análisis de 193 muestras de huevos en incubación provenientes de hembras del estado natural y de 98 muestras periódicas obtenidas de 15 ejemplares perfectamente individualizados, mantenidos en cautiverio, se presentan cinco etapas arbitrarias del desarrollo de *Paralomis granulosa*, identificables bajo un microscopio estereoscópico.

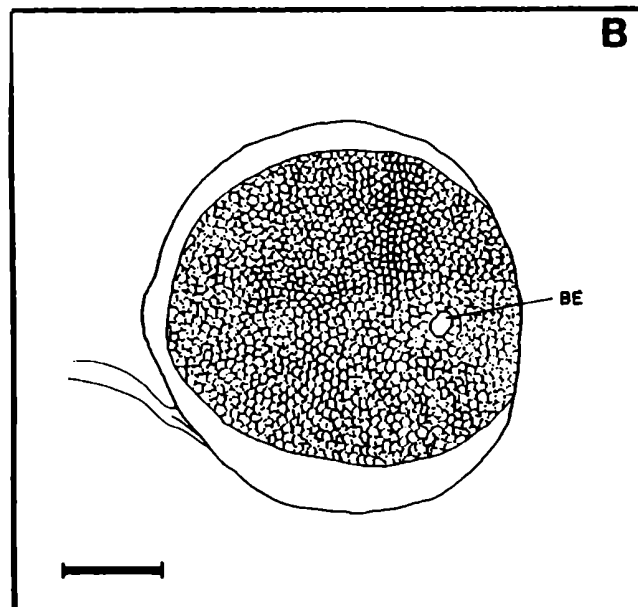
ESTADIO I: El huevo es aproximadamente esférico o ligeramente elipsoidal y su color varía desde el amarillo intenso al anaranjado. Su diámetro medio es de 1,86 mm (Desvío Estándar=0.08). No se observa esbozo alguno de desarrollo, y generalmente se visualiza el espacio perivitelino (espacio comprendido entre la membrana exterior y la masa vitelina) (Figura 10a). Este estadio es equivalente al estadio I de la centolla (Vinuesa, 1982; 1987).

Figura 10: Aspecto general de un huevo embrionado de *Paralomis granulosa*. La barra de escala representa 0,5 mm. a: Estadio I.



ESTADIO II: Los huevos son de similares características a los incluidos en el estadio anterior, con un diámetro medio de 1,87 mm (DE=0,08); se puede ver aquí un agrupamiento de células que forman una masa blanquecina bien determinada, de forma aproximadamente circular que se denomina "botón embrionario". Estas son células blastodérmicas que forman el esbozo embrionario y que marca la zona ventral del futuro individuo. Habitualmente se observa un ligero hundimiento en la masa vitelina cercano al agrupamiento de estas células. (Figura 10b). Este estadio equivale al estadio II de desarrollo embrionario de la centolla (Vinuesa op. cit.).

Figura 10: (continuación) Aspecto general de un huevo embrionado de *P. granulosa*. b: Estadio II, vista ventral; Referencias: BE: botón embrionario.



ESTADIO III: El huevo mantiene su color anaranjado y el embrión es ahora bien visible; el diámetro es de 1,85 mm (DE=0.10). Este estadio abarca a embriones que no presentan pigmentación en la córnea ni cromatóforos (Figura 10c) ocupando alrededor de un 20 % del volumen del huevo.

En éstos es posible observar -mediante disección del huevo- apéndices como: anténula, antena (ambas con proyecciones similares a las sedas observadas en la larva) y tres pares de apéndices birramosos (estos serían mandíbulas, maxilas I y maxilas II), los dos primeros con pequeños procesos. El pleon está segmentado (5 segmentos + telson) y se observan procesos del telson en número variable (5+5 - 7+7). En esta etapa del desarrollo es posible apreciar un órgano dorsal, similar al botón embrionario descrito para el estadio II, situado dorsalmente al embrión. Este órgano ha sido hallado en muchos malacostracos durante su desarrollo embrionario avanzado y está formado como un engrosamiento del ectodermo extraembrionario dorsal que luego se hunde en la masa vitelina para ser reabsorbido (Anderson, 1982). Este estadio corresponde al estadio III de Vinuesa (op. cit.).

ESTADIO IV: El huevo mantiene su color anaranjado y es ligeramente elipsoidal, alargado en sentido anteroposterior del embrión. Su diámetro es de 1,92 mm (DE=0,08). La córnea se presenta bien pigmentada y se pueden apreciar cromatóforos en un número variable, que puede llegar a los 200. El volumen ocupado por el embrión es de hasta el 50 % del volumen del huevo (Figura 10d). En este estadio no se aprecia ya el órgano dorsal. Este estadio equivale al estadio IV de la centolla, descrito por Vinuesa (op.cit.).

Analizando integralmente la masa de huevos se encuentra frecuentemente juntos a los estadios III y IV. Estas observaciones sugieren cierta rapidez en el desarrollo embrionario en esta etapa.

ESTADIO V: El huevo es ligeramente elipsoidal y tiene un color castaño pálido a anaranjado pálido y la zoea es bien reconocible en su interior; su diámetro es de 1,94 mm (DE=0.08). El vitelo está reducido a dos zonas dorsales bien separadas, cercanas a los pedúnculos oculares y en estado vivo se pueden apreciar movimientos cardíacos. Mediante disección es posible observar las anténulas, las antenas, los tres pares de maxilipedios, cuatro pares de pereopodos segmentados dispuestos debajo del caparazón ya bien formado y el quinto par de pereiópodos reducido. En el telson es posible observar los procesos en un número de 9+9 (Figura 10e). Este estadio equivale al estadio V y VI de *Lithodes santolla* (Vinuesa op.cit.).

Figura 10: (continuación). Aspecto general de un huevo embrionado. c (arriba): Estadio III, vista lateral; d (abajo): Estadio IV, vista lateral; Referencias: CO: córnea; T: telson; OD: órgano dorsal. CR: cromatóforo.

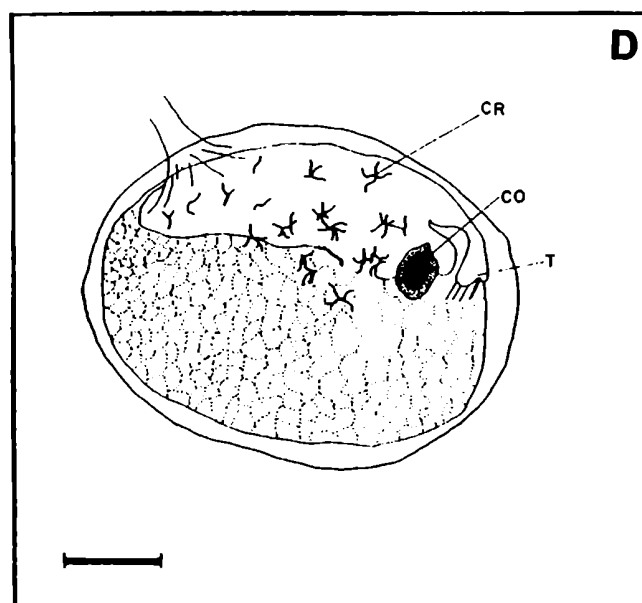
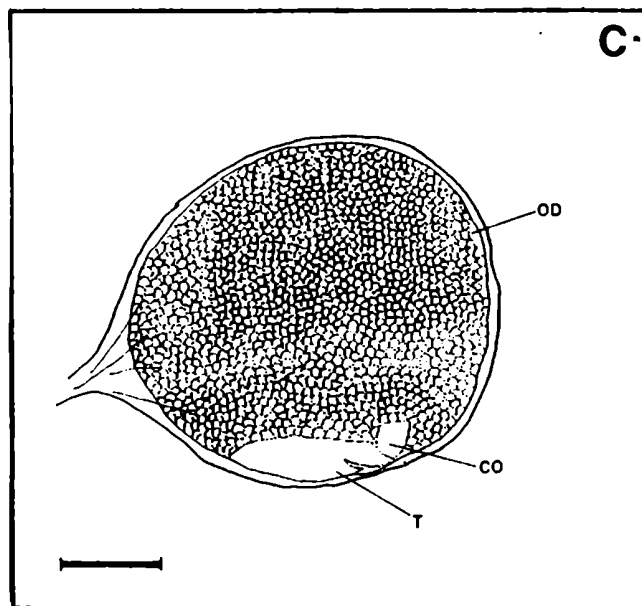
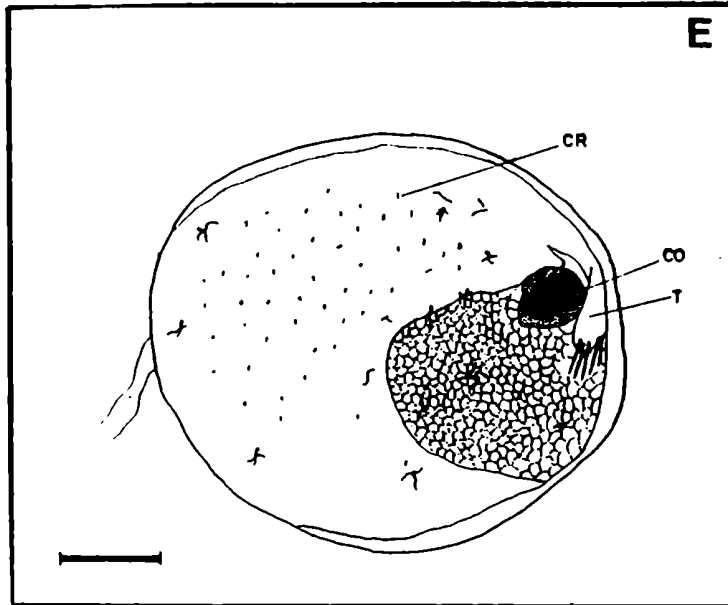


Figura 10: (continuación). Aspecto general del desarrollo embrionario. e: Estadio V, vista lateral.: CO: córnea; T: telson; CR: cromatóforo.



3.2.4.2. Duración de la embriogénesis

Se mantuvieron en acuarios 15 hembras adultas que portaban huevos embrionados con el objeto de determinar exactamente la duración de la embriogénesis. Los primeros 6 ejemplares se los comenzó a observar a mediados del mes de abril del 1990 y luego se fueron incorporando más individuos a este estudio (Tabla IV).

Los primeros ejemplares estudiados (N° 1 al 6) exhibieron un desarrollo embrionario diferencial al comienzo de las observaciones: algunos de ellos (2, 4, 5 y 6) estaban en un estado temprano en el desarrollo embrionario (II) y los otros (1 y 3) en estado avanzado (IV). Si a los animales que se incorporaron luego, en mayo y julio, se los compara con los primeros, también se observa que existen animales con embriones en distintas etapas del desarrollo embrionario, pero en general se pueden definir dos grupos, siendo consistente dentro de cada uno de estos la evolución temporal de los rasgos morfológicos de los embriones.

En los ejemplares con estadios avanzados (IV o V) al principio de este estudio, que sobrevivieron hasta el mes de octubre de 1990, se observó que sus huevos comenzaron a eclosionar hacia fines de septiembre y principios de octubre. Por razones de espacio los animales cuyos huevos eclosionaban se los devolvió al mar, menos un ejemplar (N° 11) que se lo mantuvo por más tiempo; el 23 de noviembre mudó y también se verificó el desove 10 días más tarde, presentando huevos adheridos en sus pleópodos. En este caso, los huevos no habían sido fecundados ya que a este animal se lo ubicó en un acuario aislado del resto de individuos. A estos huevos no fecundados se los siguió durante varios días y se verificó la pérdida de los mismos a los 15 días de haber desovado. A principios de noviembre se incorporaron a los acuarios 5 hembras adultas post-ovígeras, con la edad del caparazón estimada en IMA que mudaron durante este mes; sólo dos de ellas desovaron dentro de los 12 días siguientes a la muda y mantuvieron los huevos no fecundados durante un lapso similar al ejemplar anterior.

TABLA IV: Evolución morfológica de los embriones de 15 hembras mantenidas en acuarios climatizados. Los números romanos representan el estadio observado. Referencias: *: Animal muerto; M!: Se verificó la muda. E!: Eclosión de los huevos.

EJEMPLAR	1990										1991			
	17/4	24/4	8/5	22/5	5/6	19/7	30/8	1/10	1/11	4/12	2/1	25/2	2/4	21/5
1	IV	IV	IV	*										
2	II	II	II	II	II	II	II	II	II	III	III	IV	IV	IV
3	IIyIV	IV	IV	IV	IV	V	V	E!						
4	II	II	II	II	II	II	III	III	IIIyIV	IV	*			
5	II	II	*											
6	II	II	II	II	II	II	II	II	II	IIyIII	II	III	IV	IV
7				IV	IV	V	V	E!						
8				IV	IV	*								
9				V	V	V	V	E!						
10						V	V	E!						
11						V	V	E!		M!				
12						V	V	V*						
13						II	II	II	II	III	III	III	IV	IV
14						II	II	III	III	IIIyIV	IV	IV	M*	
15						II	II	II	II	III	III	IV	IV	IV

Aquellos individuos hembra que comenzaron la experiencia con embriones poco desarrollados, tanto en abril como en julio (N° 2, 4, 5, 6, 13, 14 y 15), se presume que mantuvieron detenido el desarrollo embrionario dado que no se observaron cambios morfológicos importantes durante por lo menos 3 meses. Esto ocurrió hasta que a fines del mes de agosto, en uno de los ejemplares (N° 4) se comenzaron a visualizar cambios en la forma del embrión. Sucesivamente, el resto de los ejemplares manifestaron cambios en el aspecto del embrión hasta que en diciembre casi todos los animales en estudio presentaron embriones en estadio III. Se observaron más tarde cambios graduales conforme avanza el tiempo, hasta llegar al mes de mayo, cuando todos los ejemplares presentaron embriones en estadio IV. Entre los animales estudiados, el estadio III apareció en septiembre y el último animal que presentó toda su masa ovígera en este estadio se lo registró en febrero. La duración de este estadio en animales mantenidos en cautiverio es muy variable, ya que puede permanecer así de 1 a 3 meses.

Se registró una hembra (N° 14) que portaba huevos en estadio IV que mudó sin que el desarrollo embrionario se completara; probablemente este hecho se debiera a alguna situación de stress surgida en cautividad y por efectos del cultivo.

Analizando las muestras obtenidas mensualmente de los fondos de pesca se advierte que los estadios poco avanzados en el desarrollo embrionario (I y II) se los encuentra en una frecuencia relativa mayor al 50 % durante los dos años a excepción de los meses de agosto 1989, julio, agosto y octubre 1990 (Figura 11).

La frecuencia de aparición del estadio III en el lapso estudiado, en general es muy baja, sobrepasando rara vez el 5% del total de la muestra. Este estadio se lo encuentra en febrero y agosto 1989, abril, julio y octubre 1990.

La frecuencia de aparición de los estadios IV y V es destacada a partir de fines del otoño (mayo) y hasta la primavera (septiembre-octubre). Las hembras post-ovígeras aparecen principalmente durante el invierno, alcanzando aproximadamente la misma frecuencia todos los meses, creciendo hacia agosto - octubre de cada año.

Comparando estos resultados con los obtenidos de los animales en cautividad, se deduce que:

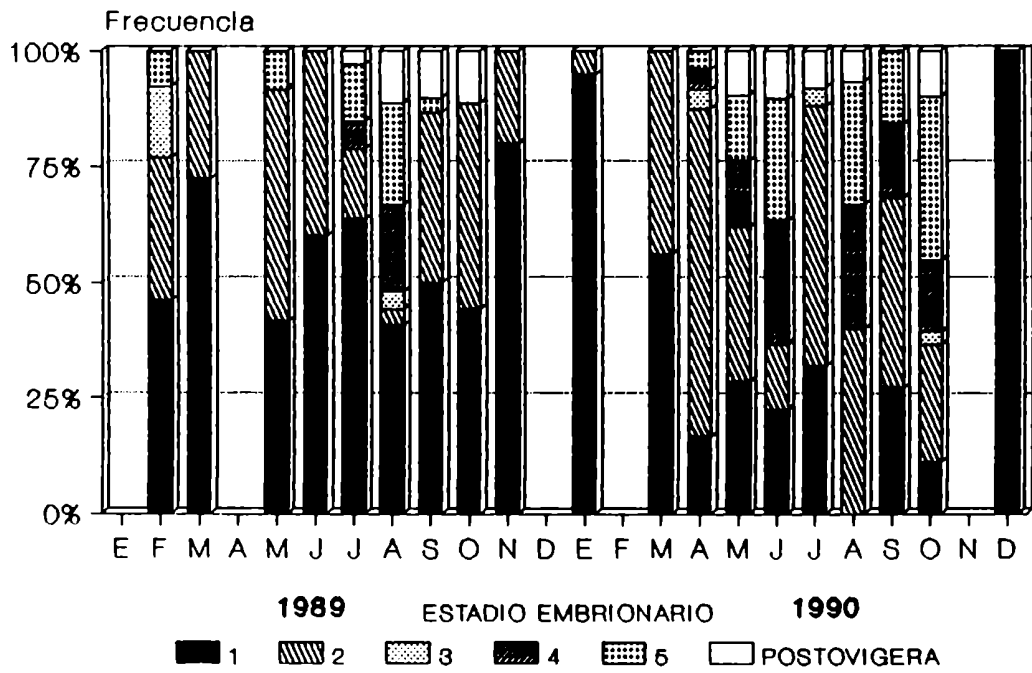
-los estadios I y II son los de mayor duración dentro de la embriogénesis del centollón (10-12 meses) por ello apare-

cen en todos los meses muestreados.

-el estadio IV aparece durante el otoño-invierno.

-el estadio V y las hembras post-ovigeras durante el invierno.

Figura 11: Desarrollo embrionario del centollón durante el periodo de muestreo, representado como la frecuencia de ocurrencia de los estadios de desarrollo en la población.



Al existir dos estadios (I y II) cuyo desarrollo abarca de 10 a 12 meses no existe posibilidad de completar el resto del desarrollo, eclosionar los huevos y que las hembras estén listas para mudar y sean fecundadas nuevamente en el lapso de un año a contar desde la última fecundación. Al extraer una muestra de la población del Canal Beagle en una determinada época del año se encontrarán embriones en estado poco avanzado de su desarrollo (I y II) y huevos cuyos embriones que, dependiendo de la época del año, estarán en estadio III, IV o V. En los meses de noviembre, diciembre y enero los muestreos presentaron embriones en estadio I o II exclusivamente (existe cierto sesgo en el muestreo de diciembre del 1990, donde se extrajeron muestras de animales recién mudados en cautiverio).

Si paralelamente al desarrollo embrionario se analiza la edad del caparazón, se puede detectar la época de muda de las hembras adultas y punto de partida del ciclo reproductivo, pues luego de la ecdisis son fecundadas. La aparición de hembras con caparazón en PRM y en POM en octubre y noviembre confirma que éstas sufren una muda durante estos meses (Figura 12). Probablemente la frecuencia de captura de animales durante el período de muda este subestimado, ya que durante este proceso los animales tienden a no alimentarse y no son atraídos por el cebo de las trampas. La distribución de frecuencias de aparición de los individuos en IMA es similar a la de los huevos con embriones en estadio IV y V junto a las hembras post-ovígeras, mientras que las frecuencias de ocurrencia de individuos en IMT se corresponde a grandes rasgos con la aparición de embriones en estadio I (Figuras 11 y 12). La variación observada en los animales en IMT puede deberse a una colonización diferencial de los organismos epibiontes, dependiendo de las condiciones ambientales en el momento y lugar del asentamiento de sus larvas.

Durante el mes de junio de 1990 se pudo llevar a cabo el mismo día un muestreo en dos bancos de centollón, uno en las Islas Bridges (en cercanías de la Isla Lucas) y otro en la Bahía Golondrina, distantes entre sí aproximadamente 7 km. En ambos casos se estudió la composición de la masa ovígera y se estimó la edad del caparazón de la totalidad de las hembras capturadas. En Bahía Golondrina se capturaron 593 ejemplares que portaban huevos embrionados. Casi el 60 % de las hembras incubaban huevos con embriones en estadio I, II y III y el restante 40 % de ellas los portaban en estadios IV y V o eran hembras post-ovígeras (Figura 13). En las Islas Bridges la situación se invierte: se encontró en mayor proporción hembras con estadio IV y V y post-ovígeras (N observado = 84) siendo significativamente diferentes las frecuencias de ocurrencia de los distintos tipos de embriones en ambos

sitios de muestreo ($G_{(Williams)} = 12,66$; 2 g.l. $P < 0,005$).

Figura 12: Frecuencia de ocurrencia de los diferentes tipos de caparazón durante el periodo de muestreo. POM: postmuda; IMT: intermuda temprana; IMM: intermuda media; IMA intermuda avanzada; PRM: premuda.

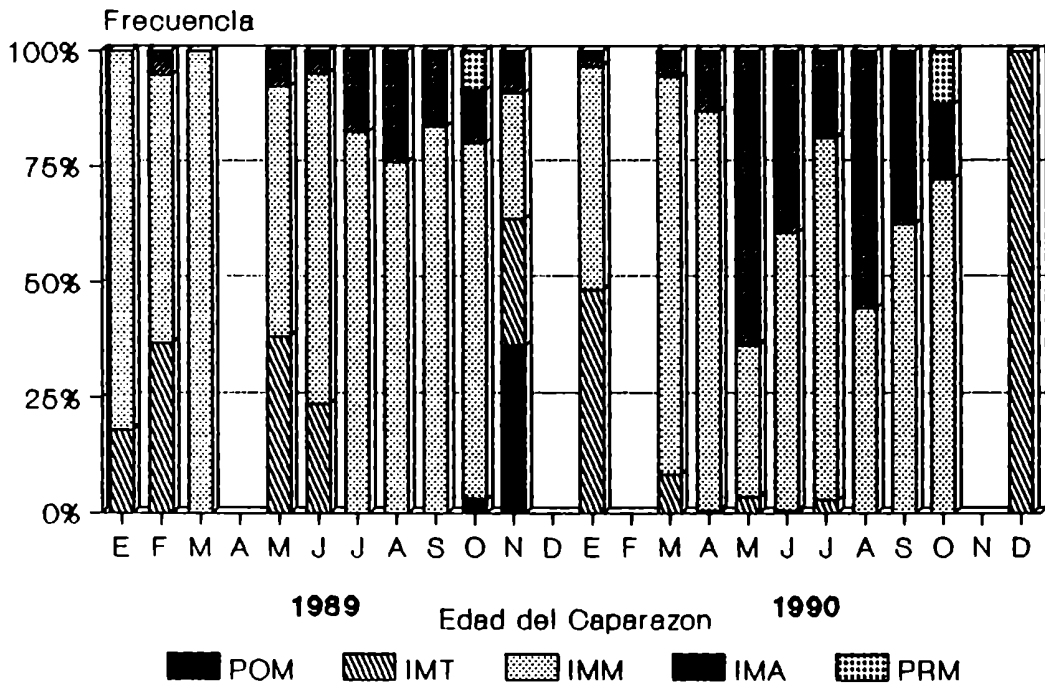
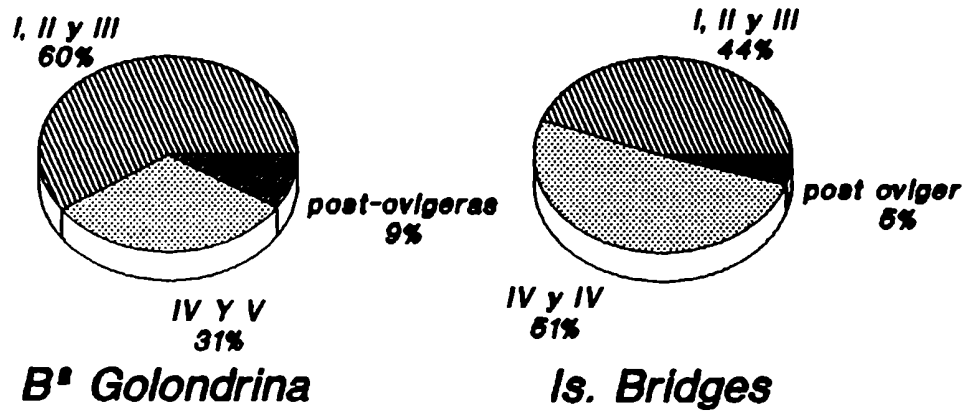
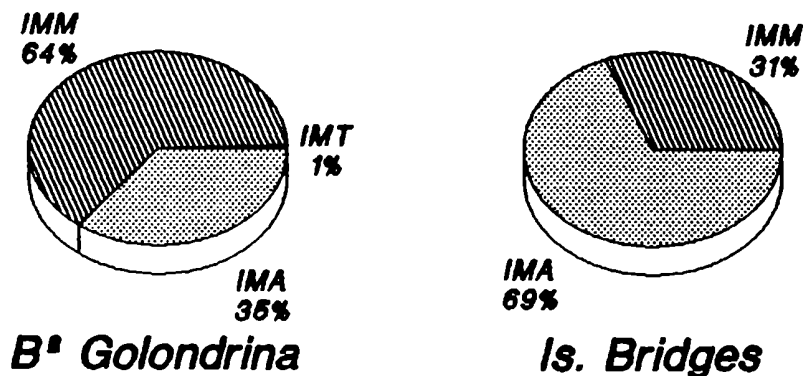


Figura 13: Frecuencia de ocurrencia de los distintos tipos de embriones en un muestreo durante el mismo día del mes de junio en dos localidades distantes 7 kilómetros.



Al analizar la edad del caparazón de los individuos hembra, se observa que la situación es similar a la presentada por los embriones. En Bahía Golondrina se encuentran en alta proporción individuos en IMM mientras que esta proporción se invierte en el caso de las muestras analizadas en las Islas Bridges (Figura 14) siendo estas proporciones significativamente diferentes entre sí ($G_{(Williams)} = 12,71$; 2 g.l. $P < 0,005$). Como en el análisis temporal de los estadios embrionarios - edad del caparazón, aquí se puede visualizar la existencia de dos bancos con composición significativamente diferente entre sí, tanto para el desarrollo embrionario como en la edad del caparazón. Sobre la base de estos resultados se deduce que dentro de la población del Canal Beagle conviven fracciones en diferentes etapas del ciclo reproductivo, caracterizados por los estadios de los embriones portados y por la edad del caparazón.

Figura 14: Frecuencia de ocurrencia de los diferentes tipos de caparazón durante un muestreo del mes de junio de 1990 en dos localidades diferentes. Referencias idem a las figuras anteriores.



3.2.4.2.1. Masas ovígeras heterogéneas

Se observó que existen hembras que presentan un desarrollo dispar de los huevos en incubación, a tal punto de encontrar embriones en estadios diferentes en el mismo individuo.

La frecuencia de aparición de estas masas ovígeras es variable; en los muestreos provenientes de Ushuaia constituyen sólo el 1 % de las hembras que portan huevos (N=310), en Punta Segunda el 5 % (N=85) y en Islas Bécasses el 21 % (N=100). La mayoría de las hembras con masas ovígeras con desarrollo desparejo aparecen en agosto y octubre, durante los dos años muestreados; unas pocas en mayo y en febrero (Tabla V).

En las masas ovígeras de cada una de las hembras está presente el estadio embrionario II, en general en proporción de aproximadamente el 50% o más, y otros más avanzados, en proporciones variables. Este hecho hace suponer que los embriones en estadios avanzados (III, IV y V) se han diferenciado recientemente; la aparición del estadio III en frecuencia reducida indicaría la rapidez con que ocurre el desarrollo embrionario en esta etapa, al menos en el estado natural. A partir de estos resultados y de lo observado en acuarios puede postularse que a partir del mes de octubre la mayoría de los embriones en estadio II comenzarían a diferenciarse, con una gran variación en el tiempo en iniciar esta etapa.

El tamaño de las hembras que portan masas ovígeras con desarrollo heterogéneo está por debajo del límite juvenil (75,5 mm LC) hallado para el cálculo de la TMS. Este hecho sugiere que las mismas se hallan, probablemente, en su primera madurez sexual (hembras primíparas). Como se señaló antes, las hembras que probablemente entren en la primera madurez sexual luego de la siguiente muda, exhiben sedas de color castaño parduzco, de apariencia similar a las postovígeras, pero sin restos de cápsulas y funículos. Se encontraron 24 hembras en los muestreos de Islas Bécasses con estas características cuyos tamaños oscilan entre 57,9 y 73,1 mm LC (LC medio = 66,2 mm; DE = 3,52).

Durante agosto de 1990 la totalidad de las masas heterogéneas presentan embriones en estadio II y IV, mientras que la mayoría de las de octubre se las encuentra con embriones en estadio II y V (sólo dos masas exhiben estadios II y IV). Las proporciones de embriones en estadio II se mantiene más o menos invariable durante agosto y octubre; mientras que los embriones en estadio IV han avanzado en su desarrollo en

este lapso.

TABLA V: Composición porcentual de las masas ovíferas con desarrollo heterogéneo y su fecha de captura. El asterisco indica las tallas menores a 75,5 mm LC.

IDENTIFICACION DEL EJEMPLAR	LC (mm)	ESTADIOS EMBRIONARIOS					FECHA DE CAPTURA
		I	II	III	IV	V	
2029	73.9 †		57	41	1		feb '89
2033	76.7		74	26			"
2055	71.4 †	7	80	13			may '89
2122	66.9 †	41	11	48			ago '89
2126	68.9 †	14	37	2	47		"
2132	82.4	70	3	18	9		"
2188	75.5		79	1	20		oct '89
2401	73.1 †		43		57		ago '90
2414	73.2 †		74		26		"
2418	72.4 †		46		54		"
2421	78.1		52		48		"
2428	66.4 †		52		48		"
2430	70.5 †		45		55		"
2445	73.3 †		73		27		"
2482	67.9 †		45			55	oct '90
2484	73.5 †		79	3	18		"
2485	62.5 †		77			23	"
2486	76.4		61			39	"
2489	78.4		51			49	"
2498	66.4 †		46			54	"
2507	68.6 †		48			52	"
2513	66.7 †		84	4		12	"
2514	63.1 †		52		48		"
2524	69.3 †		48			52	"
2525	73.2 †		48			52	"
2527	73.6 †		73			27	"
2531	64.3 †		48			52	"
2534	65.1 †		50			50	"

De estos muestreos sucesivos en la misma localidad se desprende que una parte de los embriones de las hembras, probablemente primíparas, se han desarrollado a tal punto que sus larvas eclosionen durante los meses de noviembre o diciembre siguientes, mientras que el resto de los embriones seguirían su desarrollo hasta la próxima temporada de eclosión (mayo-septiembre).

Por otra parte, el desarrollo del ovario de estos animales, estimado a partir del diámetro de los oocitos (DO) y del índice gonadosomático (IGS), no parece haber llegado a su máximo: el DO medio de las hembras probablemente primíparas en agosto es de 1,24 mm y en octubre 1,36 mm, cuando el máximo al final del ciclo reproductivo, desde septiembre a octubre, es de aproximadamente 1,7 - 1,8 mm (Ver más adelante). Estas observaciones denotan que el tamaño de los oocitos de las hembras que presentan masas embrionarias con desarrollo heterogéneo son de entre el 70 y 80 % del tamaño máximo. El IGS medio de estas hembras en agosto es de 2,78 y en octubre 3,38, mientras que el máximo alcanzable es alrededor de 6, siendo éste entre el 45 y 55 % aproximadamente del tamaño máximo.

Sobre la base de estos resultados se estima que en algunas de las hembras primíparas de *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, una parte de los embriones se desarrolla más rápido que otra, siendo probable que las larvas nazcan a los 12 o 13 meses de la fecundación. El resto de los embriones seguiría su desarrollo hasta completarlo entre los 18 y 22 meses, eclosionando a partir de junio del segundo año del ciclo reproductivo.

En el caso que la totalidad de los embriones se desarrollara en doce meses, la hembra portadora no estaría lista para un nuevo desove, ya que su ovario se encuentra inmaduro aún, tal como sucede en *Paralithodes platypus* (Jensen y Armstrong, 1989).

Se postularon varias hipótesis para explicar las causas del desarrollo heterogéneo dentro de una misma masa ovígera, a saber:

- 1) Fecundación a diferentes tiempos: ello implica que una misma hembra sea fecundada por diferentes machos, separada cada fecundación por varios meses. Esto podría ocurrir si se comprobara que estas hembras pueden desovar en períodos separados en el tiempo y la fecundación ocurrir exitosamente. Ello es dudoso ya que las hembras, al igual que las de *Lithodes santolla* presentan un tapón quitinoide en la salida

del oviducto durante la intermuda que lo obtura. Se observó que el orificio queda libre por lo menos 20 días después de la ecdisis de la hembra, permitiendo durante este lapso la salida de oocitos y fecundación.

2) Que la duración diferencial de la embriogénesis sea exclusivamente debida a causas genéticas (i.e. los embriones de uno u otro sexo se desarrollan más rápido). Pero también es poco probable que suceda ya que no se observó este tipo de desarrollo en los animales más grandes, multíparos y en las áreas de Ushuaia y Punta Segunda no es frecuente encontrar hembras con este tipo de masas ovígeras.

3) Que algunos embriones no presenten diapausia durante su desarrollo, es decir que la embriogénesis en las algunas hembras primíparas sea diferencial: algunos embriones se desarrollen en 12-13 meses y el resto en 18-22 meses. Pero ¿por qué no ocurre esto mismo con mayor frecuencia al oeste de la Isla Gable (Punta Segunda y Ushuaia)? ¿Cuál sería la causa del desarrollo diferencial? ¿Cuál sería la causa del detenimiento del desarrollo en sólo algunos embriones?

Sobre la base de los resultados hasta aquí presentados se concluye que la duración del desarrollo embrionario en las masas ovígeras portadas por la mayoría de los integrantes de la población de *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle es de aproximadamente 18 a 22 meses. Las hembras son fecundadas durante el mes de noviembre y los huevos comienzan el desarrollo hasta llegar a un estadio en el cual no se visualizan signos de división (I) o apenas un botón embrionario (II); a esta altura se produciría un detenimiento en el mismo o diapausia que duraría de 10 a 12 meses. Alternativamente se podría postular que el desarrollo hasta llegar al estadio II es lento y llevaría entre 10 y 12 meses. Alrededor de los meses de septiembre a noviembre comienzan a hacerse evidentes los cambios morfológicos del embrión encontrando estadios II o IV y cuyos huevos eclosionarán durante a partir del invierno hasta principios de la primavera. Las hembras portan cápsulas vacías y restos de huevos no eclosionados hasta octubre o noviembre del segundo año del ciclo reproductivo cuando mudan y son fecundadas nuevamente, iniciando el ciclo. En las masas ovígeras de algunas hembras probablemente primíparas ocurre el desarrollo embrionario heterogéneo.

Wear (1974) notó que la presencia de un período de reposo o forma de diapausia era la principal causa de variación en la duración del período de incubación de huevos en cangrejos *Brachyura*. Observó que este período se podía extender de 6 a 16 semanas -sobre 10 meses que dura la incubación- en cuatro especies diferentes a temperaturas que oscilan entre 11 y

15°C. La interrupción del desarrollo ocurre temprano, en el estadio gástrula, y este período de reposo no puede ser acortado mediante un incremento de temperatura. Este período de diapausia fue atribuido a la necesidad de asegurar la supervivencia de las larvas, ya que alargando el período de incubación el nacimiento de las larvas coincidiría con la época de mayor disponibilidad de alimentos.

3.2.4.3. Epibiosis y mortalidad de los embriones

Se ha observado en muy pocos casos la presencia de epibiontes y no se han registrado signos de mortalidad embrionaria que permitieran confeccionar una escala arbitraria para evaluar epibiosis y mortalidad. Entre los organismos epibiontes encontrados dentro de la masa de huevos se pueden mencionar: moluscos bivalvos (cholgas, *Aulacomya ater*; mejillones, *Mytilus chilensis*), poliquetos y oligoquetos de vida libre y anfípodos gamarídeos; se observan también algunos briozoos y serpúlidos creciendo sobre los huevos.

3.2.4.4. Poliembrionía

En la totalidad de las masas ovíferas analizadas se han encontrado sólo dos huevos -uno de ellos proveniente de los animales en cultivo- que presentaban 2 embriones cada uno. Estos se disponen dentro del huevo de manera tal que quedan en contacto por su parte ventral (por el pleon) y los caparazones en contacto con la membrana capsular del huevo.

3.2.4.5. Crecimiento de los embriones

El estudio del crecimiento del huevo durante la ontogénesis ha sido realizado analizando las variaciones de su diámetro. Las mediciones se llevaron a cabo luego de la fijación en formol salino al 4 %, exclusivamente en embriones que poseyeran la membrana capsular intacta.

Si se compara el diámetro medio de los huevos entre los estadios establecidos para describir el desarrollo embrionario, no se observan diferencias significativas entre su tamaño y entonces se concluiría que el tamaño permanece sin cambios durante la incubación.

Los huevos embrionados pueden experimentar un aumento de tamaño de entre 0,5 y 1,5 mm de diámetro entre los estadios II y IV o V entre los portados por una misma hembra. Con el

objeto de probar estadísticamente la existencia de un incremento de tamaño en los huevos incubados se realizó el análisis de muestras de distinto origen. En el primero de ellos se compararon diámetros de los huevos provenientes de masas ovígeras con desarrollo dispar, contrastando mediante una prueba de medidas repetidas el tamaño de los huevos en estadio II y el del estadio más avanzado encontrado en la misma masa de huevos. Se halló que el tamaño de los huevos con embriones en estadio II son significativamente menores que los de estadios más desarrollados ($F = 22,5; 1;12$ g.l. $P < 0,001$). Se obtuvo también una información adicional: la existencia de una diferencia significativa entre los tamaños de los huevos entre los diferentes individuos ($F = 13,28; 12;12$ g.l. $P < 0,0001$), que demuestra que no tiene validez la comparación global realizada entre huevos con embriones en distintos estadios del desarrollo dentro de una misma población.

Paralelamente se evaluó la diferencia en el tamaño de los huevos, comparando los provenientes de las muestras periódicas tomadas a las hembras mantenidas en acuarios. En este caso se compararon los tamaños de los huevos de la primera observación realizada en estadio II y de la última (en estadio IV) de los ejemplares que llegaron vivos a mayo de 1991. El resultado obtenido es coincidente con el ya presentado; existen diferencias significativas entre los tamaños de los huevos muestreados en un mismo individuo con una diferencia de aproximadamente un año en la toma de las muestras ($T = 4,604; 3$ g.l. $P < 0,05$). Estos resultados permiten concluir que los embriones experimentan un aumento de tamaño en el proceso de embriogénesis.

3.2.4.6. Contenido de agua

El contenido de agua en los embriones de *P.granulosa* analizados varió entre el 40,4 y el 73,6 % (Tabla VI). El estadio I varía su porcentaje entre el 40,4 y 55,0 %, el rango más alto encontrado entre las muestras estudiadas. Probablemente esta diferencia se trate de la existente entre huevos recién fijados a los pleópodos y un etapa más tardía (que en el caso del centollón podría tratarse de varios meses después de la fijación), indicando una absorción inicial de agua importante y un aumento en la permeabilidad de membrana a sales y agua. Luego se observa un ligero aumento entre los estadios intermedios (II, III, IV) y un aumento importante en los embriones más desarrollados (V).

TABLA VI: Contenido de agua (expresado en porcentaje) en los huevos de *Paralomis granulosa* según el estadio de desarrollo embrionario. Referencias: DE: desvío estándar. N: número de muestras analizadas.

	CONTENIDO MEDIO (%)	DE	N	RANGO (MAX-MIN)
I	50,45	3,87	20	40,4 - 55,0
II	50,24	2,04	6	48,7 - 53,2
III	50,57	3,97	8	45,7 - 58,2
IV	55,71	7,04	5	44,2 - 62,8
V	70,17	5,38	5	60,7 - 73,6

Resultó imposible seguir los cambios en el contenido de agua de los embriones de los ejemplares en cautiverio, pero existe una similitud de estos resultados con los obtenidos por Vinuesa (1987) en *Lithodes santolla* del Canal Beagle y en general con los de Pandian (1970). Este último postuló la existencia de cambios a nivel de la membrana: uno entre la fertilización y gastrulación (estadio I en este caso) y la otra en la etapa final del desarrollo y en la primera larva. La acumulación de sales y agua en la etapa final del desarrollo representaría una ayuda considerable para la eclosión de las larvas, elevando la presión osmótica, causando la ruptura de la cápsula; este proceso sería complementado con movimientos rítmicos del embrión.

3.2.5. CICLO DE MADUREZ GONADAL

La madurez de las gónadas de las hembras de *Paralomis granulosa* se evaluó mediante tres análisis comunmente usados en los estudios reproductivos: el índice gonadosomático (IGS), el tamaño de los oocitos estimado a partir su diámetro (DO) y el análisis histológico del ovario.

3.2.5.1. Crecimiento del ovario

En las figuras 15 y 16 se representa la evolución del DO y del IGS durante el período de muestreo. En ambos casos se observa que los datos exhiben una distribución aproximadamente bimodal, definiendo para cada mes relevado dos grupos de medidas. El DO se presenta en grupos bien separados (al menos graficamente) durante el lapso muestreado de 1989 y la mayoría de los meses de 1990. Con respecto al IGS se debe hacer aquí una salvedad: los datos presentados de 1989 y de marzo de 1990 corresponden al cálculo realizado a partir de los pesos secos del ovario y el cuerpo, por ello pueden exhibir cierta diferencia en sus valores con respecto al resto de los datos. No obstante ello, en general los datos del IGS presentan también dos grupos, a veces claramente definidos (abril, mayo, junio, julio, septiembre y octubre de 1990).

Normalmente la frecuencia con que aparecen los datos de DO e IGS en un grupo u otro depende del área muestreada y de la composición del banco con respecto a otras características como la edad del caparazón y estadio de desarrollo del embrión y que están relacionadas con las primeras. Se observó también que debido a la baja frecuencia de ocurrencia de los datos en un grupo u otro, dependiendo de la muestra, no pudo probarse que la distribución de frecuencias ajustara durante todos los meses muestreados a una distribución conocida, aún mediante la transformación de los datos. De esta manera, podría haberse comparado, mes a mes, el valor que tomaran los parámetros de la distribución y así definir los datos que hubieran correspondido a cada grupo.

Los valores mínimos del DO observados oscilan alrededor de los 0,5 mm y aparecen en el mes de noviembre 1989 y diciembre de 1990. Cuando aparecen en otras épocas del año se tratan de animales cuya talla corresponde a inmaduros (julio 1989: LC = 58,9 mm; marzo y abril 1990: LC = 60,4; 48,6 y 52,0 mm) que presentaban ovarios de color blanco a amarillo pálido indicando que los oocitos se encontraban aún en vitelogénesis primaria.

Figura 15: Diametro de los oocitos de las hembras de centollón observado durante el periodo de muestreo.

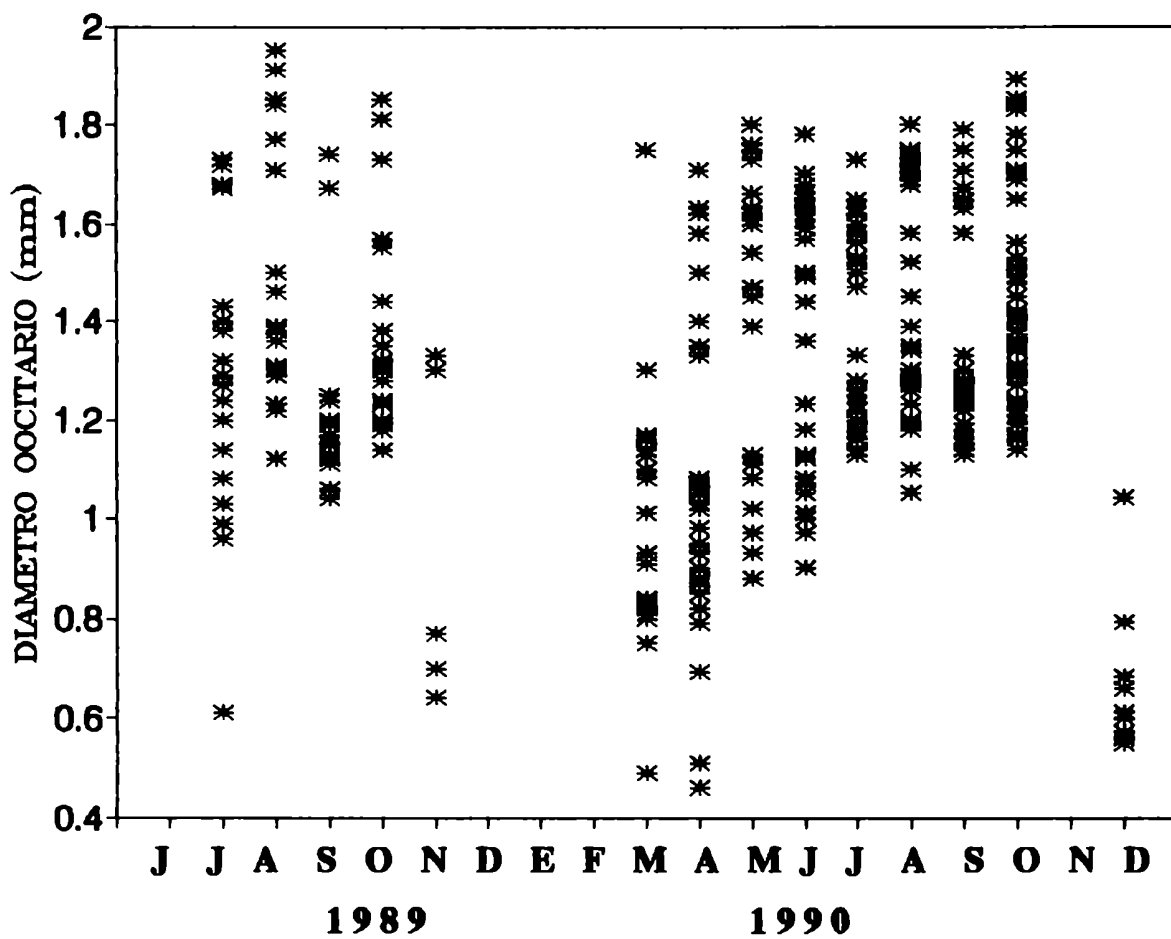
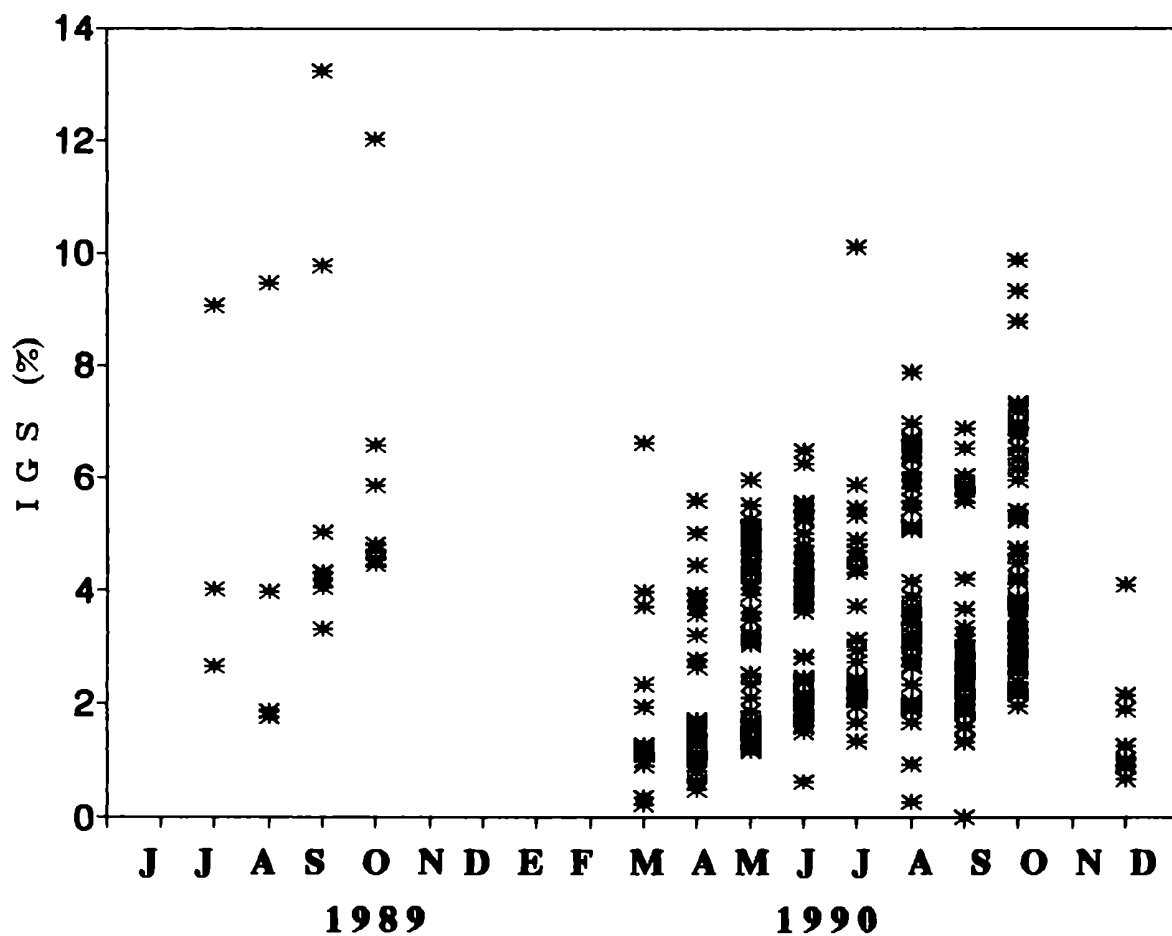


Figura 16: Índice gonadosomático de las hembras de centollón registrado durante el período de muestreo.



Al graficar 210 datos del IGS en función del DO se aprecia claramente que mantienen una relación potencial (Figura 17). Se aplicó entonces, la transformación logarítmica y se obtuvo la siguiente recta de regresión:

$$\log \text{IGS} = 0,17 + 2,43 \log \text{DO}$$

desvío estándar (DE) de la pendiente = 0,07

$$R^2 = 0,8350$$

y re-transformando la ecuación:

$$\text{IGS} = 1,5 \text{ DO}^{2,43}$$

Paralelamente, si se obtiene la relación funcional entre IGS y volumen del oocito (VO) (aproximando el oocito a una esfera y obtenido como $\frac{4}{3} * \pi * \text{radio}^3$), se puede escribir como:

$$\log \text{IGS} = 0,54 + 0,81 \log \text{VO}$$

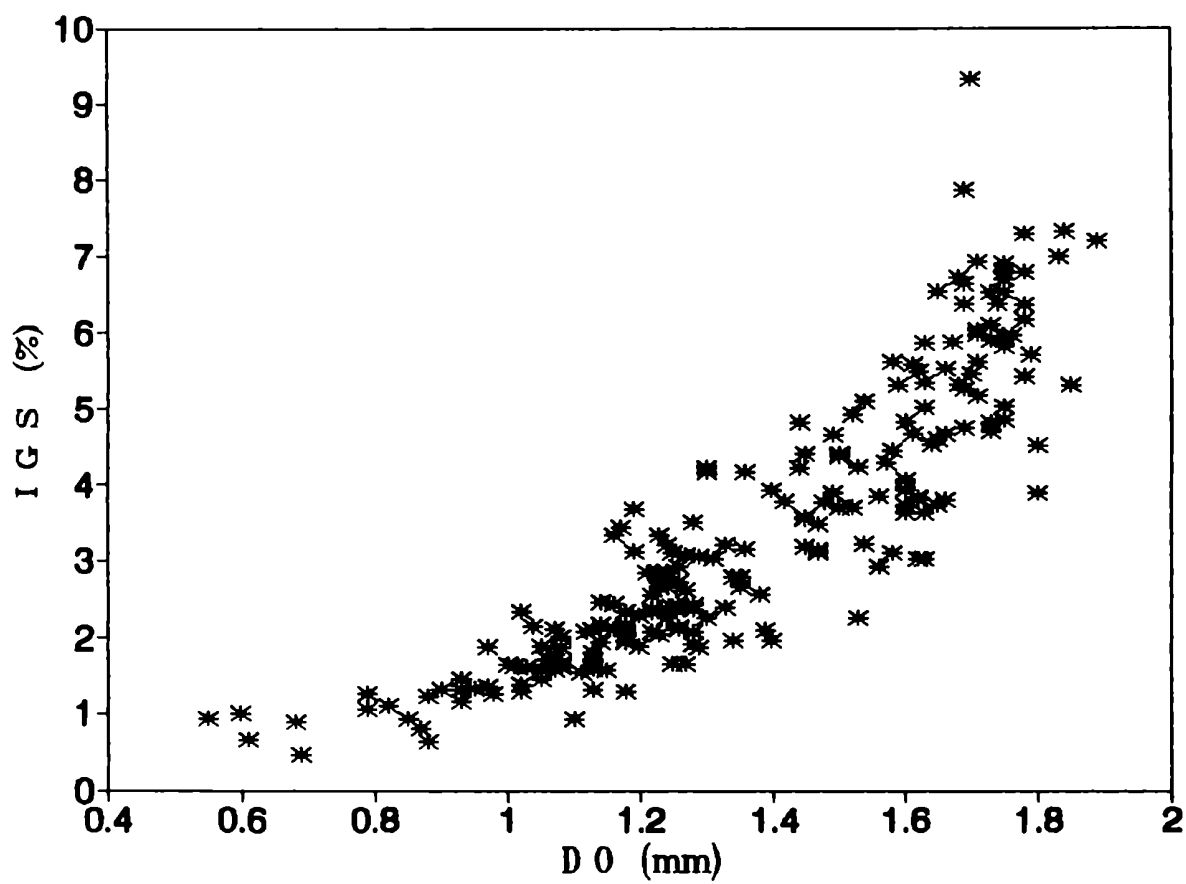
DE de la pendiente = 0,04

6

$$\text{IGS} = 1,4 \text{ VO}^{0,81}$$

El exponente calculado en la primera ecuación es cercano pero no significativamente igual a 3. De la misma manera sucede con el exponente de la ecuación que describe la relación entre IGS y VO con respecto del valor 1. La primera regresión obtenida indicaría que una medida del peso, como lo es el IGS, con una medida lineal, el DO, mantienen una relación del tipo volumétrica por encontrarse el exponente cercano al valor 3; esto se corrobora cuando se calcula la relación entre una medida del peso con una del volumen (VO) donde se obtiene una relación lineal de pendiente cercana a 1. La relación de tipo potencial que exhiben el IGS versus el DO estaría sugiriendo una limitación de tipo volumétrica en el crecimiento de los oocitos, pero no en relación al peso de los mismos.

Figura 17: Datos puntuales del Índice gonadosomático versus el diámetro de los oocitos.



Con el objeto de clasificar los datos en los dos grupos observados y encontrar si estos grupos son estadísticamente distintos, se realizó un análisis estadístico multivariado: el análisis discriminante. Como resultado del mismo se obtiene una regla de decisión tal que permite clasificar objetivamente los datos registrados a partir de una función simple del vector de observaciones.

A partir de una matriz donde las filas están determinadas por los ejemplares hembra estudiados y las columnas por las variables observadas: largo cefalotorácico (LC), alto del quelípodo derecho (AQD), diámetro de los oocitos (DO) e índice gonadosomático (IGS) se realizó *a priori* una clasificación en dos grupos de acuerdo a los valores de DO, IGS y a otras variables cualitativas estrechamente relacionadas con el desarrollo ovárico, el estadio de los embriones y la edad del caparazón. El primer grupo involucra a animales con ovario y embriones poco desarrollados (estadios I y II), cuya edad del caparazón fue estimada en intermuda media (IMM o más recientes como IMT o POM); el segundo abarca ejemplares con ovario bien desarrollado, embriones en estadio III, IV o V y el edad del caparazón estimada en IMA o PRM. El problema que surge inmediatamente al realizar la clasificación es la ubicación de aquellos animales que presentan ambigüedad en los rasgos analizados y la decisión está sujeta a la subjetividad del investigador y por ello es recomendable el uso de una herramienta estadística objetiva.

Se demostró que las matrices de varianzas-covarianzas no son iguales (que es un supuesto que se debe verificar para que el análisis discriminante tenga validez estadística) ($X^2=103,84$; $P < 0,00001$) debido a la variación natural intrínseca de cada uno de estos grupos (i.e. la variación en el crecimiento del ovario es menor en los ovarios más pequeños y mayor en los más grandes). Entonces, se consideró a la función obtenida del análisis discriminante como una transformación lineal de los datos, para luego llevar a cabo una prueba estadística que demuestre la existencia de dos grupos.

Se llevó a cabo, en primer lugar, una serie de análisis de la varianza univariados y multivariados donde la hipótesis a docimar, en ambos casos, es la igualdad de las medias de las variables o del vector de medias entre los dos grupos definidos, respectivamente. En ambos casos resultaron ser altamente significativas, lo que indica la existencia de dos grupos significativamente diferentes y puede seguirse con el análisis posterior. (Tabla VII).

Tabla VII: Resumen de los resultados del análisis discriminante realizado a partir de una matriz de 210 filas (ejemplares hembra de centollón) y de 4 columnas (variables: LC, AQD, DO e IGS)

Pruebas F univariadas

VARIABLE	SC	GL	CM	F	P
LC	377,013	1	377,013	10,535	0,001
ERROR	7443,650	208	35,787		
AQD	52,791	1	52,791	8,804	0,003
ERROR	1247,7179	208	5,996		
DO	11,063	1	11,063	331,846	0,000
ERROR	6,934	208	0,033		
IGS	382,843	1	382,843	273,023	0,000
ERROR	291,665	208	1,402		

Pruebas multivariadas

LAMBDA DE WILKS	= 0,364			
ESTADISTICO F	= 89,732	GL= 4;205		P=0,000
TRAZA PILLAI	= 0,636			
ESTADISTICO F	= 89,732	GL= 4;205		P=0,000
TRAZA HOTELLING-LAWLEY	= 1,751			
ESTADISTICO F	= 89,732	GL= 4;205		P=0,000

COEFICIENTES DE LAS VARIABLES CANONICAS ESTANDARIZADAS POR LOS DESVIOS ESTANDAR CONDICIONALES (DENTRO DE CADA GRUPO)

LC	0,083
AQD	0,080
DO	-0,727
IGS	-0,323

TABLA VII: (continuación)

PESOS CANONICOS (correlaciones entre las variables dependientes condicionales y los factores canónicos dependientes)

LC	0,170
AQD	0,155
DO	-0,955
IGS	-0,866

Luego se calcularon los coeficientes canónicos de las variables dependientes y los pesos canónicos (entre las variables y los factores canónicos dependientes). Los coeficientes canónicos se utilizaron para producir los parámetros de la función discriminante, que se puede escribir como:

$$y = 0,083 LC + 0,08 AQD - 0,727 DO - 0,323 IGS$$

Estos coeficientes están estandarizados con los desvíos estándar dentro de cada grupo y de esta manera se puede comparar su magnitud entre variables con diferentes escalas. Como no son coeficientes "en bruto" no es necesaria una constante en esta función. Estos parámetros tienen una media general igual a cero y un desvío estándar igual a uno dentro de cada grupo. Los pesos canónicos que tienen un valor absoluto más alto son los correspondientes al IGS y al DO, de lo cual se infiere que son los que mayor peso tienen en la función discriminante hallada (Tabla VII).

A partir de la función discriminante calculada se generó una nueva clasificación de los ejemplares, a partir de la cual se pudieron detectar los individuos mal clasificados cuando se lo hizo en dos grupos *a priori* (Tabla VIII). El 8,2% de los individuos asignados en un principio al primer grupo (de menor desarrollo gonadal) y el 13 % de los del segundo grupo (mayor desarrollo ovárico) fueron mal clasificados. Este hecho puede ser debido a que se le dió una mayor importancia relativa al estadio de los huevos al clasificar los ejemplares, lo cual no implica que el ovario este desarrollado suficientemente y estar preparado para desovar y viceversa; esto ocurrió especialmente cuando se presentaba desarrollo heterogéneo dentro de una misma masa ovigera. Por otra parte, resulta importante mencionar que la sólo observación del tipo de epibiontes y la edad del caparazón,

es el mejor carácter para determinar rápidamente, sin necesidad de disección e inspección detallada de los embriones, en que etapa del ciclo reproductivo está el individuo analizado, ya que el error al clasificarlos mediante este rasgo resulta muy bajo.

Tabla VIII: Clasificación realizada antes y después del análisis discriminante. Grupo 1: menor desarrollo ovárico y embrionario; Grupo 2: mayor desarrollo ovárico y embrionario.

		GRUPO A POSTERIORI		TOTAL
		1	2	
GRUPO A PRIORI	1	101	9	110
	2	13	87	100
TOTAL		114	96	

Como se señaló antes, el resultado del análisis discriminante se tomó como una transformación lineal de los datos. Entonces, cada uno de los ejemplares tuvo asignado un valor sobre la función discriminante calculada (score). Con estos se realizó una prueba de Games y Howell para cuando las varianzas de los parámetros calculados no son iguales (Sokal y Rohlf, 1981). Esta prueba demostró que los "scores" medios obtenidos para cada uno de los grupos son significativamente diferentes entre sí ($t'_g = 2,49$; $P < 0,01$) por lo cual, se puede concluir la existencia de dos grupos de animales, a lo largo del año, que difieren en el estadio de desarrollo del ovario.

El hallazgo de dos grupos, ahora diferenciados estadísticamente, hace suponer que dentro de la población de *Paralomis granulosa* existe un desfase en el ciclo gonadal de las hembras. Es decir, los animales encontrados que fueron asignados al grupo de menor desarrollo ovárico corresponden a una etapa más temprana del ciclo y los del otro grupo, de mayor desarrollo, a una etapa avanzada en el mismo. Este patrón sugiere claramente que la oogenesis de *Paralomis granulosa* no es un fenómeno anual.

A partir de los grupos generados por el análisis discriminante se asumió que el menos avanzado corresponde al primer año del ciclo reproductivo de las hembras y el más avanzado al siguiente. Se graficó entonces la evolución de una cohorte teórica de hembras que estuvieran en fase en el ciclo reproductivo, con respecto al IGS y al DO (Figuras 18 y 19). Ambas medidas del desarrollo ovárico crecen conforme al avance en el tiempo en el ciclo, pero el DO exhibe un rápido incremento en las etapas tempranas y un retardo sobre el final del ciclo.

Figura 18: Crecimiento teórico del ovario, expresado como el índice gonadosomático, de una cohorte de hembras que se hallan en fase en el ciclo reproductivo. Se asume como mes de comienzo (mes = 0) a noviembre.

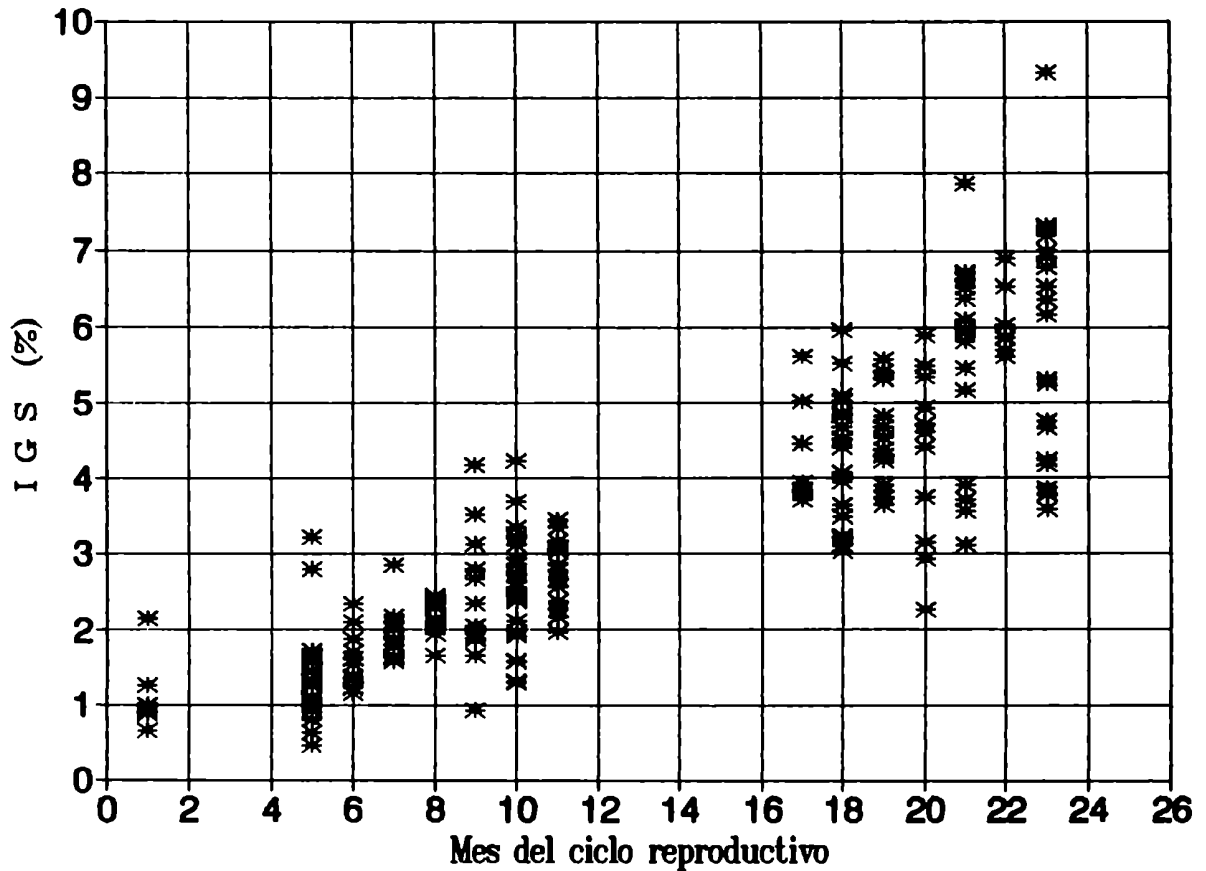
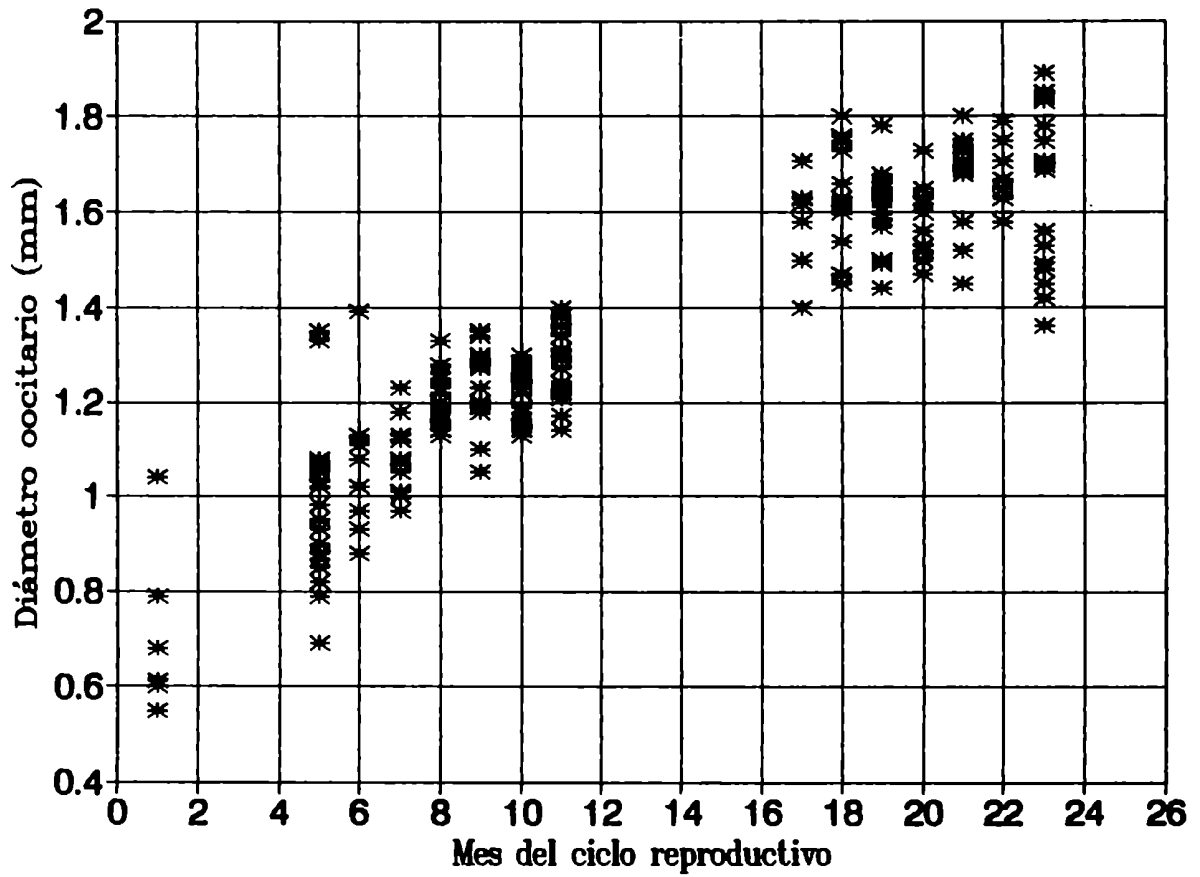


Figura 19: Crecimiento teórico del ovario, expresado como diámetro de los oocitos, de una cohorte de hembras que se hallan en fase en el ciclo reproductivo. Se asume como mes de comienzo a noviembre.



Se probó entonces el ajuste a dos modelos diferentes para cada una de estas variables: una recta y una función de crecimiento de Von Bertalanffy (FCVB). La elección de ambos modelos se motiva en describir el crecimiento del ovario; en el caso de la FCVB, se eligió frente a otros modelos para hallar el valor teórico máximo asintótico (L infinito) como máximo teórico posible que pueden alcanzar los oocitos. La elección del modelo que mejor describiera los datos observados se realizó mediante el análisis de los residuales y el índice de determinación (R^2).

Para el IGS, la probabilidad de aleatoriedad de los residuales es mayor en el modelo de regresión lineal (0,5080) frente a la FCVB (0,027), de lo que se deduce que una recta describe mejor estos datos. En el caso del DO, ambos modelos presentan la misma probabilidad; en este caso se comparó el valor del índice de determinación y el valor absoluto de los pares de residuales de cada modelo y se optó por elegir aquel modelo con mayor R^2 y en el que ocurrieran la mayor cantidad de residuales "menores" al del otro modelo (Tabla IX).

El valor de L infinito estimado para el DO es de 2,12; esto significa que los oocitos tienen un valor límite superior teórico el cual no podrían sobrepasar. Esto es consistente con la limitación volumétrica planteada anteriormente para el crecimiento de los oocitos. Además, al calcular el DO en el mes 24 del ciclo mediante la función hallada, resulta en un valor cercano al diámetro de los huevos en incubación.

TABLA IX: Parámetros de los modelos ajustados a la evolución temporal de una cohorte teórica de hembras en estado reproductivo. T: tiempo expresado en meses. P: Probabilidad; R²: Coeficiente de determinación.

	REGRESION LINEAL (MODELO I)	FUNCION DE CRECIMIENTO VON BERTALANFFY
<u>INDICE GONADOSOMATICO</u>		
PARAMETROS CALCULADOS	IGS = 0,27 + 0,23 T	IGS(T) = 85,0(1-e ^{-0,0028(t+1,4)})
ESTADISTICO F	406,6	500,8
P(aleatoridad residuales)	0,5080	0,0274
R ²	0,9221	0,9222
<u>DIAMETRO OOCITARIO</u>		
PARAMETROS CALCULADOS	DO = 0,8 + 0,041 T	DO(T) = 2,12(1-e ^{-0,055(t+6,3)})
ESTADISTICO F	356,7	11.400
P(aleatoridad residuales)	0,8577	0,8577
N°Residuales mayores	10	5
R ²	0,9286	0,9993

3.2.5.2. Oogénesis

El proceso de oogénesis en el centollón involucra la multiplicación y el crecimiento celular de las oogonias desde unos 10-15 μm de diámetro hasta aproximadamente 1700-1800 μm en los oocitos a punto de ser desovados, incrementando casi 200 veces su tamaño.

Se han postulado tres etapas en el crecimiento de las células germinales femeninas (Raven, 1961): la primera se realiza en etapas tempranas del desarrollo y es poco apreciable; en la segunda etapa el núcleo crece de manera repentina y forma la llamada "vesícula germinal" que controla la síntesis citoplasmática. La tercera etapa está caracterizada por la acumulación de vitelo, en general de origen exógeno, y no se observa un crecimiento muy importante de la vesícula germinal.

Durante el estudio del proceso de la gametogénesis en *Paralomis granulosa* se encontraron los siguientes tipos celulares, que son muy similares a los descritos en la otra especie Lithodidae que habita el Canal Beagle, *Lithodes santolla* (Vinuesa, 1984):

Oogonias: son células pequeñas de alrededor de 10-15 μm , con núcleos bien visibles. Su citoplasma es escaso y son de forma oblonga, algo aplanadas. La cromatina se dispone en gránulos en forma homogénea y en algunos casos se puede observar un nucleolo de tamaño pequeño (Figura 20).

Oocitos: Las células sexuales presentes en el ovario son oocitos I y durante el proceso madurativo sufren cambios importantes en su tamaño, evidenciado en las distintas imágenes microscópicas observadas. En *Paralomis granulosa* se pueden apreciar las dos etapas de crecimiento de los oocitos, que en crustáceos fueron denominados vitelogénesis primaria y secundaria (Charniaux Cotton, 1978).

Los oocitos previtelogénicos son células que se encuentran adyacentes a las oogonias, de formas redondeadas y cuyo diámetro varía entre 15 y 50 μm aproximadamente. Es característico su núcleo grande con uno o dos nucleolos y la cantidad de citoplasma es mayor, comparado con el de las oogonias y muy basófilo (Figura 20)

Figura 20: Fotografía de un corte transversal del ovario de un individuo juvenil de centollón (Tinción: tricrómico de un tiempo). En la imagen superior se presenta un detalle de la cresta germinativa (barra de escala = 10 μ m; imagen inferior, barra de escala 50 μ m) Referencias OG: oogonia; PR: oocito previtelogénico; V1: oocito en vitelogénesis primaria; CF: células foliculares; N: núcleo; U: nucleolo.



Los oocitos en vitelogénesis inicial, proteica o primaria son células que se encuentran cercanas a la cresta germinativa y cuyos tamaños oscilan entre 50 y 180 μm de diámetro, con un núcleo importante (5 - 12 μm de diámetro). El citoplasma se colorea homogéneamente con los componentes básicos del colorante. El núcleo se tiñe en forma uniforme a raíz de la reversión de la profase incipiente y se aprecia un anillo más claro que rodea al núcleo. A medida que aumenta su tamaño aparecen en la periferia del ooplasma pequeñas granulaciones acidófilas que corresponden a glóbulos de vitelo. En esta etapa cada uno de los oocitos ya se encuentra rodeado por una capa de células foliculares (Figura 20)

Los oocitos en vitelogénesis avanzada o secundaria son células poligonales de bordes redondeados que se caracterizan por exhibir en el ooplasma glóbulos de vitelo de tamaño bastante uniforme. En los estadios más tempranos se puede apreciar que estos glóbulos son más grandes en la periferia del citoplasma que los situados cerca del núcleo, evidenciando la síntesis exógena del vitelo. En esta etapa del crecimiento celular desaparece la región circumnuclear más clara observada en los oocitos en vitelogénesis primaria. A medida que la célula aumenta su tamaño se torna aproximadamente poligonal y los núcleos de las células foliculares fusiformes como consecuencia de la compresión de los oocitos vecinos (Figura 21).

3.2.5.2. Escala de madurez sexual

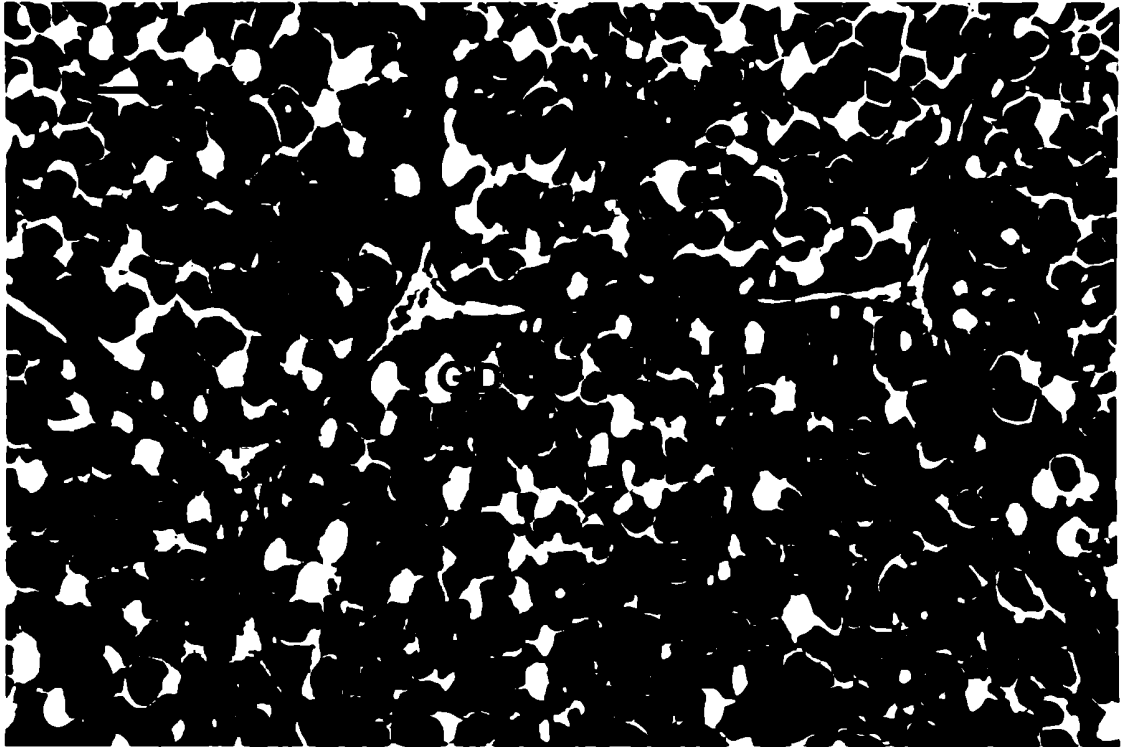
El estudio de las variaciones del ovario, tanto macro como microscópicas, ha sido frecuentemente utilizada para establecer con precisión una escala de madurez sexual secuenciada en forma temporal, debido a los cambios evidenciados entre las diferentes etapas por las que atraviesa.

El caso del centollón, *Paralomis granulosa*, es ligeramente diferente a la situación general de los crustáceos, dado que no se observa una sucesión clara de imágenes histológicas a lo largo de un año. Por el contrario, una apreciación general de los ovarios refleja que la mayoría de ellos presentan oocitos en vitelogénesis secundaria durante casi todo el año.

Si se tiene en cuenta que la embriogénesis dura entre 18 y 22 meses, que consecuentemente las hembras mudan cada dos años y que dentro de la misma población se encuentran animales en uno u otro año del desarrollo embrionario y gonadal,

las imágenes histológicas obtenidas se deberán presentar en un patrón acorde con estas otras características observadas.

Figura 21: Fotografía de corte histológico donde se observa, parcialmente, oocitos en vitelogénesis secundaria (S2). Referencias: GD: gránulos de vitelo; CF: células foliculares; (barra de escala = 50 μ m)



Tomando como punto de partida del ciclo reproductivo el mes de noviembre es posible definir los siguientes estadios de maduración de las hembras:

Desovadas: Esta etapa comprende el vaciamiento parcial del ovario pudiendo quedar, en ciertos casos, algunos oocitos maduros remanentes, principalmente en la región mas lejana al oviducto, en la zona del pleon. Este hecho es similar al descrito para *Paralithodes camtschatica* (Matsuura et al., 1971) y *Lithodes santolla* (Vinuesa, 1984); luego del desove el ovario es de color blanquecino y el IGS oscila alrededor de 1. Las imágenes histológicas reflejan la existencia de la reorganización del tejido conjuntivo y de las áreas germinativas. También se observa la presencia de oocitos previtelogénicos en la zona germinativa y oocitos en vitelogénesis primaria, que no son expulsados. A estos últimos, se los encuentra inmersos en el tejido conjuntivo de recomposición, pero siempre cerca del área de proliferación (Figura 22). Frecuentemente estos oocitos presentan unos pocos gránulos de vitelo en su periferia, que denota el estado avanzado de su desarrollo e indica que el crecimiento de las células sexuales comienza mucho antes del desove. Esta etapa es corta y se la encuentra en el Canal Beagle desde noviembre hasta enero .

Maduración Incipiente: Los ovarios en esta etapa son de color amarillentos a castaño claro y el IGS varía entre 1 y 2,5. Se nota un crecimiento de los oocitos que sufren un desplazamiento hacia la parte dorsal. Los oocitos adquieren un color amarillento como consecuencia de la presencia de granulaciones vitelinas en el ooplasma, hecho que denota el comienzo de la vitelogénesis secundaria; en este estadio se observa todavía tejido conjuntivo en remodelación. Esta etapa fue observada en el Canal Beagle entre enero y abril/mayo; al finalizar esta etapa se aprecia que todos los oocitos han entrado en la fase de vitelogénesis secundaria, caracterizada por la presencia de granulaciones anaranjadas dispuestas uniformemente en el ooplasma. (Figura 23)

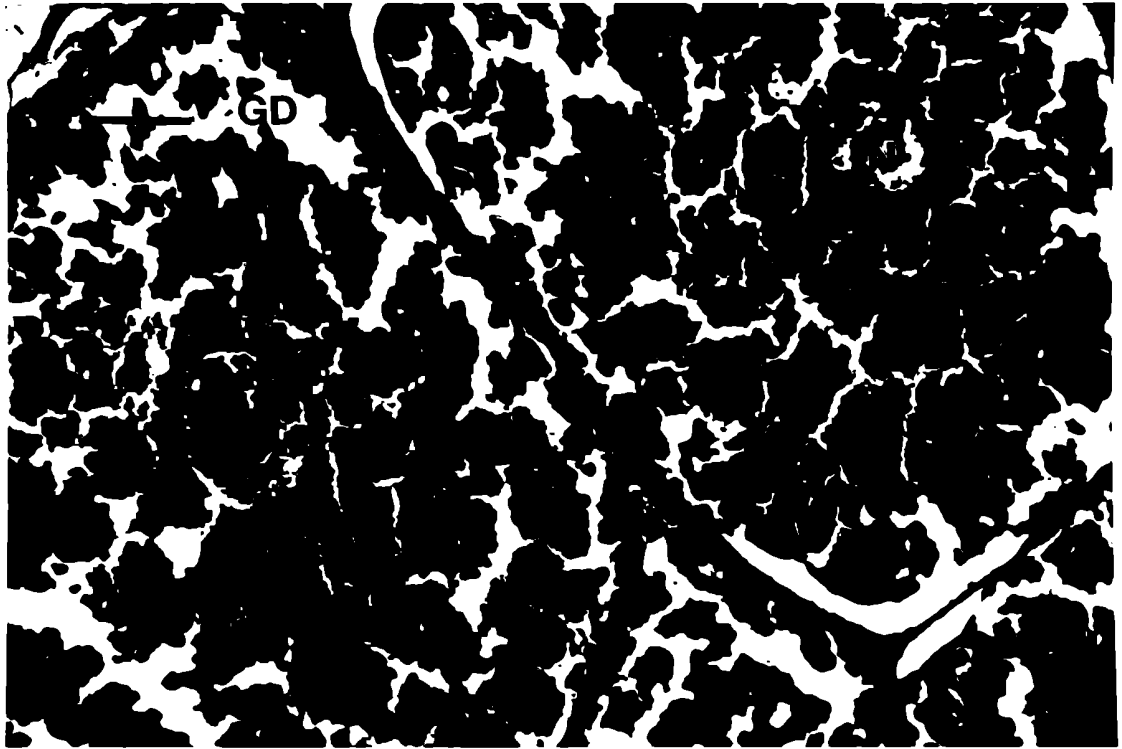
Maduración avanzada: abarca ovarios con buen desarrollo, de color naranja brillante. Este período es el de vitelogénesis activa del ovario y se observa en él un crecimiento importante; se caracteriza por el predominio de oocitos en vitelogénesis secundaria cuyos tamaños son mayores de 500 μm . Este crecimiento produce la compresión de las células entre sí, resultando en el aspecto poligonal que toman los oocitos en las imágenes histológicas. Las granulaciones ooplasmáticas aumentan progresivamente de tamaño y son mayores a medida que se alejan del núcleo. Este período abarca desde abril o mayo hasta julio o agosto del año siguiente, siendo el de mayor duración, de aproximadamente 14 o 15

meses. (Figura 21)

Figura 22: Fotografía de corte histológico del ovario de una hembra de *Paralomis granulosa* que ha desovado recientemente. Referencias: V1: oocito en vitelogénesis primaria; GD: gránulos de vitelo; N: núcleo; CF: células foliculares; TC: tejido conjuntivo.



Figura 23: Fotografía de un corte histológico del ovario de centollón donde se observan oocitos al principio de la vitelogénesis secundaria (S2). Referencias: N: núcleo; U: nucleolo; GD: gránulos de vitelo.



Maduración total: El ovario es de color naranja intenso también y abarca gran parte de la cavidad del cuerpo y la casi totalidad del pleon. Los oocitos en vitelogenénesis secundaria llegan a su tamaño máximo de aproximadamente 1800 μm . La distribución del vitelo en el ooplasma es bien homogénea y la consistencia del ovario -que aparentemente aumenta su contenido de agua- dificulta la obtención de buenos preparados histológicos. Esta etapa se caracteriza por la presencia de oocitos en vitelogenénesis primaria cercanos al área de proliferación y fue detectada en el área de estudio a partir de julio o agosto (Figura 24).

Inmaduras: Estas hembras exhiben ovarios pequeños y delgados que dorsalmente se observan en forma de "H" y de color blanquecino. El área germinativa se presenta ventralmente separada en dos lóbulos. En el ovario se encuentran en perfecto orden oogonias, oocitos previtelogénicos y en algunos casos oocitos en vitelogenénesis primaria con citoplasma basófilo (Figura 20)

3.2.5.4. Duración de la oogenénesis

La presencia de oocitos en vitelogenénesis primaria en las hembras que han desovado resulta una evidencia clave para determinar la duración de la oogenénesis. Estos oocitos comienzan a aparecer durante los meses de julio y agosto en las hembras cuyos ovarios están en maduración avanzada y a punto de desovar en los meses siguientes.

De acuerdo a las observaciones hasta aquí presentadas la vitelogenénesis secundaria en el centollón duraría aproximadamente 18 meses: desde abril o mayo hasta el mes de octubre o noviembre del año siguiente, cuando se produce el desove. Coincidentemente con este suceso, se observan oocitos en vitelogenénesis primaria en pleno desarrollo y que comenzaron a diferenciarse durante los meses de julio o agosto anteriores al desove. Estos oocitos en vitelogenénesis primaria entrarían en vitelogenénesis secundaria alrededor de los meses de abril o mayo siguientes al desove. De esta manera la vitelogenénesis primaria o proteica duraría aproximadamente nueve meses (Figura 24).

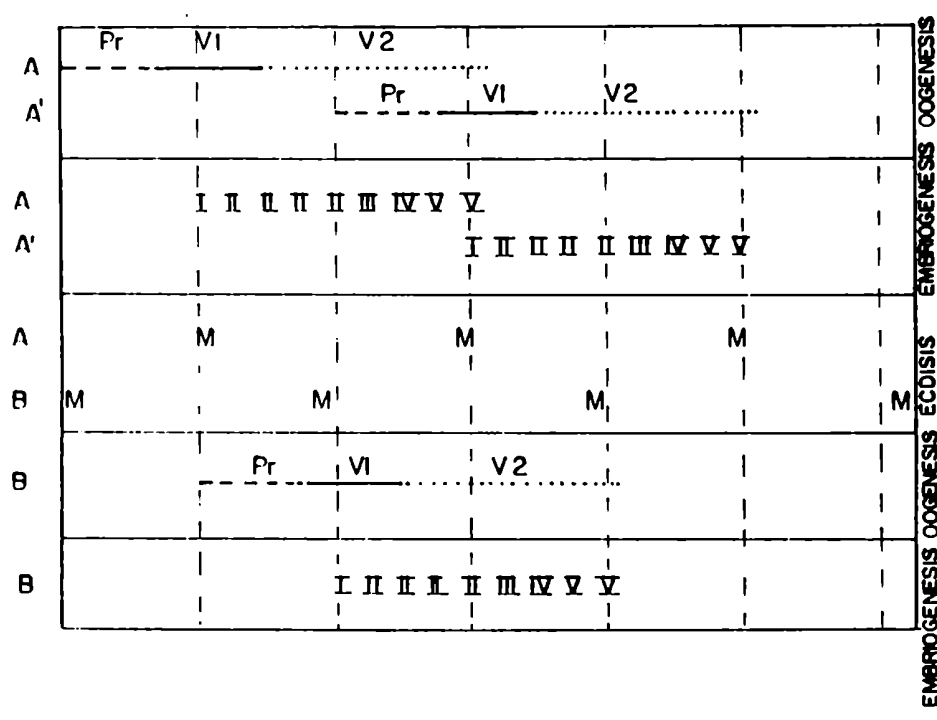
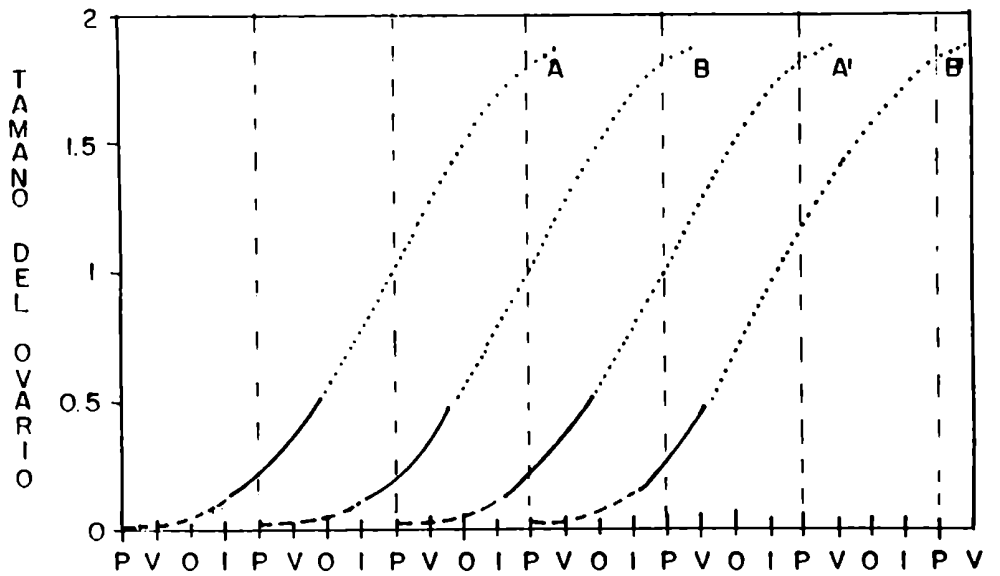
La duración de la etapa de proliferación o multiplicación de las oogonias es más difícil de determinar, aún con el estudio histológico, ya que la actividad de la cresta germinativa en la cual siempre se hallan oogonias y oocitos previtelogénicos no permite definir con claridad el comienzo

y fin de la etapa. El comienzo del ciclo gametogénico se da, en todos los crustáceos superiores estudiados, inmediatamente luego del desove, como en muchas otras especies animales. Los análisis realizados en la especie parecerían indicar que la etapa podría comenzar en los meses de octubre o noviembre y continuaría hasta que se inicia la vitelogénesis primaria, en los meses de julio o agosto, aproximadamente nueve meses más tarde. De ésto se desprende que la duración de la oogenesis en *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle es de aproximadamente 36 meses, comenzando con el proceso de proliferación en un mismo individuo cada dos años (Figura 24).

Si se realiza un análisis "vertical" del crecimiento del ovario dentro de la población del centollón en el área de estudio se notará que en un determinado momento (por ejemplo, el invierno del año 3 en la figura 24) se encontrará una fracción de las hembras de la población con ovarios bien desarrollados, cuyo oocitos tienen un diámetro de aproximadamente 1,6-1,7 mm, de IGS cercano a 6, embriones en estadio V y los organismos epibiontes que cubren su caparazón son principalmente cirripedios, poliquetos calcáreos con tubos bien desarrollados (generalmente de más de 20 mm de longitud), algas y/o bivalvos que denotan la proximidad de la ecdisis. Las imágenes histológicas que se observan en los ovarios provenientes de estos ejemplares son oocitos en vitelogénesis secundaria, de contornos poligonales con gránulos de vitelo distribuidos uniformemente en el ooplasma y oocitos que están entrando en vitelogénesis primaria (curvas A y A' respectivamente de la figura 24).

La otra fracción de la población (curva B; Figura 24) está conformada por hembras con ovario en desarrollo, con oocitos de aproximadamente 1,0 -1,2 mm de diámetro de IGS oscilando alrededor de 3, embriones en estadios I o II y en los caparazones de estos individuos los epibiontes se hallan representados casi exclusivamente por poliquetos serpúlidos. En las imágenes histológicas se observa el área germinativa compuesta principalmente por oogonias y oocitos en vitelogénesis secundaria hacia la periferia del ovario.

Figura 24: Resumen de los principales sucesos del ciclo de vida de *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle. Referencias: P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno; Pr: proliferación de los oocitos; V1: vitelogénesis primaria; V2: vitelogénesis secundaria; M: muda; En números romanos se representan los estadios embrionarios. El tamaño del ovario está expresado como el DO en mm. A y A' y B y B', respectivamente corresponden una misma fracción de la población.



El proceso de oogénesis en *Paralomis granulosa* es bastante similar al de *Lithodes santolla*, en el Canal Beagle, tanto en el desarrollo morfológico celular como en el patrón de duración. En la centolla la oogenesis dura un año más que el ciclo reproductivo, que es de doce meses (Vinuesa, MS) y esto es lo que sucede también en el centollón, pues posee un período reproductivo cada 24 meses y la oogénesis dura 36 meses. La etapa más larga en el desarrollo ovárico de ambas especies es la de vitelogénesis secundaria, que en la centolla dura 9 meses y en el centollón 18.

3.2.5.5. Espermatogénesis

Se analizaron alrededor de 120 individuos machos de *Paralomis granulosa* durante el período de muestreo con el fin de verificar la presencia de epermatóforos en sus conductos deferentes. Los machos maduros sexualmente (madurez fisiológica) exhiben gametas, aparentemente maduras, durante todo el año, que indica que la maduración gonadal de los machos no responde a un patrón anual, al igual que la centolla. De los estudios efectuados no se puede comprobar la duración de esta etapa, pero es razonable pensar que la misma tiene similar duración a la oogénesis, como sucede en *Paralithodes camtschatica* (Sapelkin y Fedoseev, 1980) y en *Lithodes santolla* (Vinuesa, MS).

3.2.6. FERTILIDAD

El número de huevos y la tasa de producción de los mismos por las hembras pueden ser característicos de cada especie y tener importancia en la estrategia de vida y ecología de la especie, máxime cuando ésta es explotada con fines comerciales. El conocimiento del número de huevos producidos es importante en la dinámica poblacional; muchos estudios presentan el número de huevos portados por las hembras como la fecundidad, a pesar que estos datos representan realmente el número de huevos puestos en un lapso determinado.

Si se asume como fertilidad la capacidad para producir descendencia viva y la fecundidad como el número de gametas fecundables (Hanson, 1962), el conteo de los huevos portados por una hembra no es estrictamente un estudio de fecundidad ni fertilidad y no brinda la información de oocitos desovados y no fecundados y de la mortalidad durante el desarrollo, aunque se ha usado habitualmente el primer término para definir el conteo de huevos portados. En este trabajo se prefirió denominar fertilidad al número de huevos portados por hembra.

Se analizó la variación del número de huevos con respecto a la talla del animal, expresada como el largo cefalotorácico (LC), en las tres áreas de estudio: Ushuaia, Punta Segunda e Islas Bécasses. Para ello se estimó el número de huevos embrionados presentes en todas las masas ovígeras muestreadas y se utilizaron en este análisis sólo las que presentaban embriones en estadio I y II. Como con este criterio el tamaño de la muestra en Islas Bécasses era muy pequeño, se optó por descartar sólo aquellas masas ovígeras que tuvieran la mayoría de los embriones en estadio V. Esta selección se efectuó para evitar posibles subestimaciones de la fertilidad por eclosiones parciales, pérdida de huevos, desprendimiento de los pleópodos de las hembras o mortalidad de los embriones.

Generalmente, el número de huevos producido por una hembra está relacionado con el cubo del largo del cuerpo y éste varía de una especie a otra. Sin embargo, para algunas especies esta relación es lineal y en otras no existe relación alguna entre el largo corporal y la cantidad de huevos portados. Examinando el gráfico del número de huevos en función de la talla se puede observar que un modelo de tipo potencial ($y = a + x^b$) podría ser el que mejor ajuste a los datos (Figura 25 a, b, c).

Un análisis preliminar de la fertilidad de *Paralomis granulosa* permite destacar dos rasgos sobresalientes: primero, un claro incremento del número de huevos conforme a un incremento de tamaño de los ejemplares y, por otro lado, una amplia dispersión en el número de huevos que llevan las hembras de un mismo tamaño.

Figura 25: Fertilidad del centollón expresada como el número de huevos incubados por hembra según su tamaño expresado como el LC. a: Area Ushuaia. Los datos encerrados en una elipse son los datos fuera de tendencia o "outliers" estadísticos.

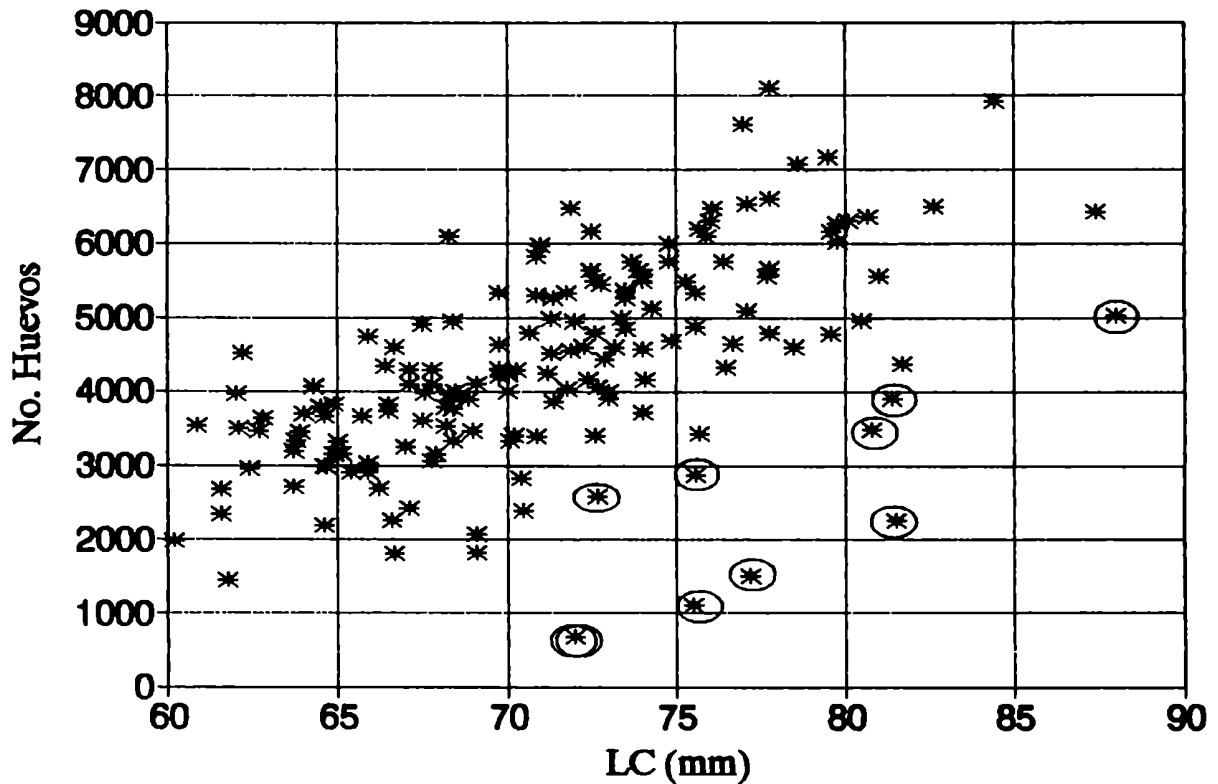
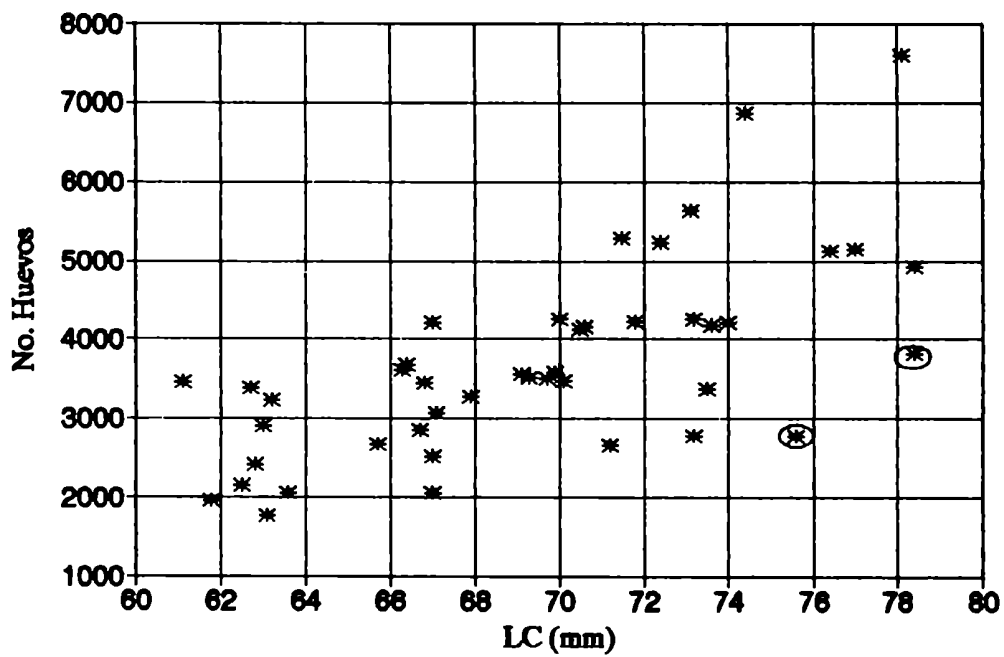
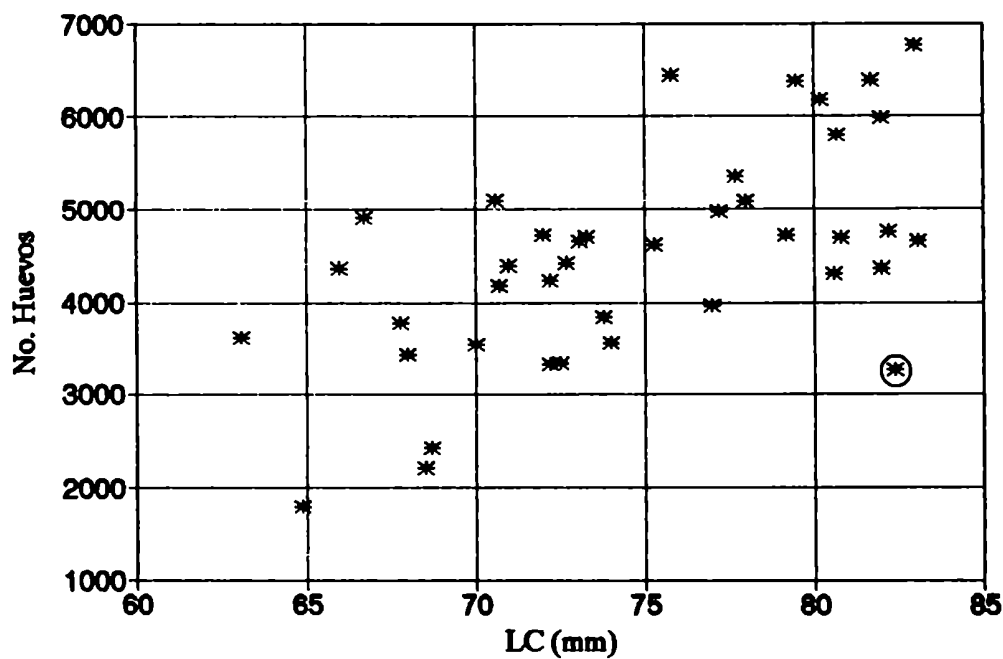


Figura 25 (continuación), b (arriba): Area Punta Segunda y
 c (abajo): Area Islas Bécasses



Para estimar los parámetros de la ecuación de alometría se aplicó la transformación logarítmica a ambas variables y la relación entre el logaritmo de la fertilidad y el logaritmo del LC quedó expresada de la siguiente forma:

$$\log F = \log a + b \log LC$$

Los coeficientes de correlación (r) resultaron ser significativamente distintos de cero para las tres áreas de muestreo (Tabla X), indicando una relación de interdependencia entre la fertilidad y el tamaño del animal.

En primera instancia, se realizó un análisis de los datos fuera de tendencia (DFT, "outliers" estadísticos) para cada una de las áreas muestreadas y se encontró la mayor cantidad en el área de Ushuaia (Figura 25 a,b,c). Luego de descartar estos datos, se volvió a ajustar los datos a un modelo de regresión lineal y se resolvió mediante la técnica de la media geométrica (MG) (Ricker, 1973) y también por el método de cuadrados mínimos (CM) (aplicable al modelo I de regresión). Esto último se realizó con el fin de comparar los resultados aquí obtenidos con los de otros estudios, tal como lo sugieren Lovett y Feder (1989).

Se utilizaron intervalos de confianza del 95 % para los coeficientes de regresión y las ordenadas al origen, para docimar la hipótesis de igualdad de estos parámetros de las tres áreas.

El coeficiente de regresión más bajo resultó ser el de Punta Segunda, seguido por el de Ushuaia y luego por el de Islas Bécasses. No se encontraron diferencias significativas entre los coeficientes de Punta Segunda y Ushuaia y entre los de Ushuaia e Islas Bécasses, pero sí las hay entre Punta Segunda e Islas Bécasses (Tabla X). Al comparar entonces las ordenadas al origen resulta que no hay diferencias significativas entre Punta Segunda y Ushuaia, pero sí entre Ushuaia y Bécasses, indicando que Ushuaia y Punta Segunda tienen una relación funcional similar que describe la fertilidad con respecto a la talla del animal. Esto es consistente con la cercanía entre ambos sitios de muestreo (30 km) lo que hace pensar que se trata de una misma población que es afectada por igual por los factores ambientales.

La ordenada al origen de Islas Bécasses es significativamente menor a la de Ushuaia; ello indica que animales de igual talla provenientes de aquel sitio de muestreo tendrán

menor cantidad de huevos que los de Ushuaia. Esto podría deberse a que el cálculo de la fertilidad en los animales provenientes de Bécasses está algo subestimada porque realmente existe pérdida de huevos embrionados en las masas ovígeras analizadas.

En todos los casos de ajuste por MG, los coeficientes de regresión son significativamente mayores que 3 (exceptuando el de Punta Segunda, cuyo límite inferior del intervalo es igual a 3), de lo que se deduce que el número de huevos crece a una tasa mayor al cubo del largo del animal (relación volumétrica). Sin embargo al realizar este análisis con el modelo de cuadrados mínimos (Tabla X) se observa que ninguno de los coeficientes es significativamente distinto de 3. Se puede apreciar claramente las diferencias en la aplicación de un modelo u otro de regresión y que llevan a conclusiones diferentes.

Se compararon también los resultados obtenidos de la regresión resuelta por CM para las 3 áreas con la función obtenida para describir la fertilidad de *Paralomis granulosa* por Campodónico y col. (1983) para el área VIII (Canal Beagle). La función obtenida por estos autores es:

$$F = 3,0036 \times 10^{-3} * LC^{3,3086}$$

$$\text{ó } \log F = -2,52 + 3,3086 \log LC$$

El coeficiente de regresión de Punta Segunda resultó ser significativamente menor al observado por estos autores, mientras que los de las otras dos áreas no son significativamente diferentes. Al comparar las ordenadas al origen de Ushuaia e Islas Bécasses con las de Campodónico y col. (op.cit.) se observa que las encontradas aquí son significativamente menores a los de estos autores, de lo que se deduce que animales de la misma talla muestreados durante 4 temporadas de pesca a principios de la década del '80 portan mayor cantidad de huevos que los muestreados en 1989-1990. La actividad pesquera sostenida durante casi 10 años ¿podría haber provocado la disminución de la cantidad de embriones portados y por ende la cantidad de larvas y de nuevos individuos reclutados anualmente a la población o bien las diferencias encontradas podrían ser debidas meramente al error de cálculo?

TABLA X: Resumen de los resultados de las regresiones calculadas para describir la fertilidad en función de la talla, resueltas por el método de la media geométrica y de cuadrados mínimos. r: coeficiente de correlación; R²: coeficiente de determinación. DFT: datos fuera de tendencia o "outliers" estadísticos.

	USHUAIA	PUNTA SEGUNDA	IS.BECASES
1. Media Geométrica			
log F = a + b log LC	-4,04 + 4,15 log LC	-3,34 + 3,73 log LC	-5,32 + 4,82 log LC
Int. Confianza 95% Pendiente	3,78 - 4,50	3,00 - 4,46	3,98 - 5,66
Int. Confianza 95% ordenada origen	-4,69; -3,39	-4,71; -1,96	-6,88; -3,98
r	0,7206	0,6519	0,7026
R ²	0,8488	0,8074	0,8382
N	151	39	42
DFT	9	1	2
2. Cuadrados mínimos			
log F = a + b log LC	-4,37 + 2,99 log LC	-2,1 + 2,43 log LC	-7,28 + 3,65 log LC
Int. Confianza 95% Pendiente	2,60 - 3,38	1,64 - 3,22	2,78 - 4,71
Int. Confianza 95% ordenada origen	-4,83; -3,91	-3,04; -1,16	-8,31; - 6,25

La aparición de valores bajos de fertilidad y menores que la mayoría de los encontrados en una determinada talla no es novedoso desde el punto de vista de la biología de los litódidos; un animal podría presentar una cantidad menor de huevos que otros de talla semejante, por diferentes motivos. En *Paralithodes camtschatica* se encontraron puestas parciales por retrasos en el proceso de fecundación, entre el período que va desde la muda de la hembra y la ocurrencia del abrazo copulatorio y fecundación (Mc Mullen, 1969) o bien por falta de capacidad de fecundación de un macho determinado, que ha fecundado ya a varias hembras (Powell *et al.*, 1973a) o por apareamientos en los que intervienen machos maduros de tamaño pequeño (Paul y Paul, 1990).

Sobre la base de los resultados obtenidos por otros autores en integrantes de la misma familia que el centollón se analizaron estadísticamente aquellos datos que se apartaran de la nube de puntos (Figuras 25 a, b y c). Se detectaron 1 DFT en Punta Segunda, 2 DFT en Islas Bécasses y 9 DFT en Ushuaia. El análisis siguiente se hizo sobre estos últimos.

Analizando estos 9 datos se puede observar la existencia de dos grupos de DFT: el primero cuyos valores de fertilidad son más bajos y claramente más apartados de la nube de puntos, cuyos valores absolutos de residuos estandarizados son altos (>3) y el otro grupo cuyos puntos están más cerca del cúmulo de datos y sus valores de residuos estandarizados son semejantes, aunque significativamente mayores, frente al valor crítico con el cual se los compara (t -Student = 1,645). Al ajustar una recta de regresión para el conjunto de datos se observa que sus parámetros son significativamente diferentes a los calculados para Ushuaia. La pendiente es mayor y la ordenada al origen menor (Tabla XI). Esto indicaría que el número de huevos en estos animales crece más rápidamente con la talla, es decir que si estos datos estuvieran respondiendo a una falla en la reproducción, ésta estaría afectando más a los más pequeños.

TABLA XI: Resumen de los parámetros de la regresión (modelo II) calculados a partir de los datos fuera de tendencia (DFT). R² coeficiente de determinación.

	$\log F = a + b \log LC$	N	R ²
Totalidad DFT	$-13,43 + 8,87 \log LC$	9	0,855
Grupo 1	$-4,48 + 4,21 \log LC$	5	0,997
Grupo 2	$-15,57 + 9,91 \log LC$	4	0,997

Si se ajustan sendas rectas a cada uno de los dos grupos, se observa que aquella proveniente de los animales con datos más cercanos a la nube de puntos, describe una función que no difiere significativamente con la encontrada para Ushuaia, mientras que la otra sí es significativamente diferente a la función general. Nuevamente aquí los animales pequeños serían los más afectados a una falla en la reproducción, siempre que esta ocurriera.

3.3. CRECIMIENTO

3.3.1. CRECIMIENTO DE JUVENILES

Se mantuvieron en cautiverio alrededor de 550 ejemplares cuyas tallas iban desde 11,8 a 66,5 mm LC, en acuarios y viveros sumergidos, para estudiar el crecimiento de los juveniles del centollón *Paralomis granulosa*. La experiencia comenzó en 1988 y finalizó en marzo de 1991 y se observó en este período un total de 206 animales que sufrieron el proceso de ecdisis.

Se estableció los 56 mm LC (medida durante el período de intermuda, inmediatamente anterior a la ecdisis registrada en este trabajo) como la talla límite de la etapa juvenil. Esta medida resulta prudente en la clasificación de los animales en juveniles y adultos, especialmente en las hembras. A pesar de que se observó que el límite juvenil (LJ) para el cálculo de la talla de madurez sexual de éstas (TMS) es de alrededor de 60 mm LC, se registraron hembras de 56-57 mm LC que luego de sufrir la ecdisis pueden desovar y portar huevos, siendo ésta la muda de madurez sexual. Por otra parte, no se consideró necesario la variación de este límite (56 mm LC) para los machos, ya que éste está cercano a la TMS. La probable existencia de una muda de madurez funcional -o una talla a partir de la cual los machos son capaces de fecundar exitosamente a las hembras- hace que resulte necesario que los animales entre 55 y 65 mm LC sean objeto de un estudio especial, ya que se trata de una etapa crítica en el ciclo de vida de esta especie.

De las 206 mudas observadas 185 correspondieron a juveniles, 15 a adultos (clasificados sobre la base del límite de 56 mm LC y en las hembras también por la presencia de huevos en sus pleópodos) y 6 no pudieron ser identificados en forma confiable. De las primeras, 125 correspondieron a animales con todos los apéndices y sin signos de parasitosis; en 99 se pudieron cuantificar LC premuda, LC postmuda y fecha de muda, mientras que las 26 restantes faltaba alguna medida (en general LC postmuda porque los animales morían durante o inmediatamente luego de la muda), aunque en todos los casos se registró la fecha de muda. Las 60 mudas restantes correspondieron a animales a los que le faltaba algún o algunos apéndices o se hallaban parásitados (por isópodos *Epicaridea* o por el rizocéfalo *Briarosaccus callosus*); de ellas, 46 fueron cuantificables, (LC premuda, LC postmuda, fecha de muda) y las 14 restantes sólo se registró la fecha de muda y

alguna de las medidas mencionadas. De los 15 adultos, diez ejemplares eran hembras y 5 machos.

Los animales de los acuarios (11-40 mm LC) fueron incorporados, en general, durante los meses de julio y agosto de cada año (1988-1989). Esto debió ser realizado así porque durante estos meses se los encuentra en número importante en un sólo sitio en las cercanías de Ushuaia (Roca Mora). Este accidente geográfico es una elevación rocosa que durante la bajamar queda expuesta una pequeña saliente de aproximadamente 1 a 2 m². Ya bajo la superficie se observa sus paredes abruptas con numerosas grietas, llegando a 8 m de profundidad. La topografía circundante es muy irregular y no existe sedimento suelto en el fondo como consecuencia de las fuertes corrientes; éste se encuentra cubierto por algas, esponjas, y colonias de hidrozooos entre los organismos más conspicuos. A su alrededor se extiende un bosque de cachiyuyo, *Macrocystis pyrifera* de una extensión aproximada de 0,5 ha. Este ambiente permite el albergue de algunas especies de crustáceos decápodos, como por ejemplo, cangrejos ermitaños (*Pagurus comptus*), cangrejos tractor, (*Peltarion spinosulum*) y juveniles de centollón. A estos particularmente se los encuentra en altas densidades durante el invierno y por ello los animales juveniles capturados provienen casi exclusivamente de este sitio y durante esta época del año. El ejemplar más pequeño encontrado en Roca Mora era macho y tenía las siguientes dimensiones: LC: 6,9 mm; AC: 6,5 mm; LQD: 3,5 mm; AQD: 2,3 mm.

Los 160 animales estudiados en vivero sumergido (40-60 mm LC) comenzaron a ser observados a partir del mes de agosto de 1990. Este rango de tallas también resulta difícil de conseguir, dado que no se los encuentra en Roca Mora y las trampas comerciales con las que se realiza el muestreo son selectivas y excluyen a estas tallas. Cuando se está en presencia de un banco de centollón de alta densidad y las trampas han permanecido durante un lapso prolongado, como el caso de los alrededores de las Islas Bécasses, la cantidad de animales capturados suele ser importante, del orden de 200 por trampa, y generalmente se pueden conseguir animales de tamaño pequeño que no han escapado de la trampa. De hecho, se utilizó el muestreo realizado en agosto de 1990 en esa localidad para obtener la mayoría de los animales que luego se mantuvieron en el vivero sumergido.

Cabe consignar aquí que no se ha encontrado aún otro sitio del Canal Beagle, en el sector argentino, donde se encuentren juveniles de *Paralomis granulosa* en densidades importantes. En estudios realizados en la costa de la Isla Navarino (Chile) se han encontrado de 15 a 17 individuos/m² de tamaño

de 25 a 30 mm LC (Castilla *et al.*, 1981 en Campodónico *et al.*, 1983). Se hallaron también numerosos juveniles (20-30 mm LC) en el interior de los grampones de fijación de *Macrocystis pyrifera* aunque en densidades muy bajas (Campodónico *et al.*, op. cit.). La especie es una típica habitante de los grampones de este alga, ya que también se encuentran juveniles en ese ambiente, en las costas de Santa Cruz (Vinuesa, 1974).

Un método muy utilizado en el estudio del crecimiento de crustáceos ha sido analizar la estructura de tallas de la población y las modas presentes en esta distribución. Se asume entonces que determinadas frecuencias de algunos intervalos de clase se mantienen constantes y significativamente diferentes entre sí en todo el rango de tallas de una población analizada, en forma secuencial en el tiempo. Este método -análisis de progresión modal- no ha podido ser aplicado dadas las dificultades de encontrar todo el rango de tallas de los individuos juveniles durante todo el año.

Previamente al análisis del crecimiento, se evaluó la influencia de las marcas utilizadas y del ambiente en el cual se llevó a cabo la experiencia. Se calcularon y compararon las funciones de Gray-Newcombe o Hiatt que describen el crecimiento en los animales que fueron marcados, con los que no lo fueron, discriminados por sexos, y en los animales que fueron mantenidos en acuarios y en vivero.

En la tabla XIIa se presentan las funciones calculadas para los individuos juveniles machos y hembras con y sin marca. Como las varianzas de los parámetros estimados de las rectas no resultaron ser homogéneas entre sí, se los comparó mediante la prueba de Games y Howell (Sokal y Rohlf, 1981). Tanto los coeficientes de las regresiones (pendientes) como las ordenadas al origen no resultaron ser significativamente diferentes entre sí (Tabla XIIb). Esto indica que las marcas utilizadas no influyen en el crecimiento en cautividad de los juveniles de *Paralomis granulosa*.

TABLA XIIa: Funciones de Gray Newcombe o Hiatt para los centollones juveniles marcados y los que no lo fueron, discriminados por sexos. DE: desvío estándar; R²: coeficiente de determinación; N: número de animales analizados.

	Machos		Hembras	
	Con marca	Sin marca	Con Marca	Sin marca
Función	-0,91 + 1,14 LCpre	1,08 + 1,09 LCpre	-0,05 + 1,12 LCpre	0,13 + 1,14 LCpre
DE pendiente	0,0160	0,0711	0,0308	0,0598
DE ordenada	0,6676	1,7641	1,3492	1,1027
R ²	0,9965	0,9851	0,9878	0,9793
N	39	9	34	17

TABLA XIIb: Estadísticos t'g calculados mediante la prueba de Games y Howell para comparar los parámetros de las funciones de Gray Newcombe o Hiatt entre los animales marcados y sin marcar. En primer término se presenta el t'g para las pendientes y luego el de las ordenadas al origen. En ninguno de los casos resultó ser estadísticamente significativo. Entre paréntesis se indican los grados de libertad para cada una de las pruebas.

	machos con marca	machos sin marca	hembras con marca	hembras sin marca
machos con marca	-.-	0,64; 1,004 (7,66; 8,88)	0,70; 0,57 (48,04; 46,7)	0,02; 0,59 (17,1; 25,9)
machos sin marca		-.-	0,30; 0,49 (9,64; 15,6)	0,52; 0,55 (16,23; 12,33)
hembras con marca			-.-	0,38; 0,05 (23,15; 45,41)

Con el fin de comparar la influencia del ambiente de crianza en los animales estudiados, se calcularon las funciones que describen el crecimiento de los que fueron mantenidos en vivero y en acuarios (Tabla XIII). En este caso tampoco las varianzas de los parámetros de las funciones calculadas resultaron ser homogéneas y también se utilizó la prueba de Games y Howell. Si bien se aprecian diferencias entre estas funciones, éstas pueden deberse a que se están comparando animales cuyas tallas son diferentes entre sí y sólo existe un rango de tallas (30-45 mm LC) en el que ambas funciones pueden superponerse parcialmente. Las pendientes y las ordenadas al origen no resultaron ser significativamente diferentes entre sí (t_s pendientes = 0,67 y t_s ordenadas = 1,03), de lo que se deduce que no existen diferencias en el crecimiento de los animales de acuario y vivero; por lo tanto, ambos lotes en cautividad son afectados de igual manera en su crecimiento.

TABLA XIII: Funciones de Gray Newcombe o Hiatt para los animales que fueron criados en acuarios situados en un laboratorio climatizado y los que se mantuvieron en un vivero sumergido en aguas del Canal Beagle. Referencias: LCpre: LC premuda; LCpost: LC postmuda. R^2 : coeficiente de determinación; N: tamaño muestral.

	VIVERO	ACUARIOS
Función	4,03 + 1,05 LCpre	0,48 + 1,09 LCpre
DE pendiente	0,0760	0,0136
DE ordenada	3,8290	0,4142
R^2	0,8421	0,9900
N	32	67

3.3.1.1. Incremento por muda

El proceso de muda en *Paralomis granulosa* continúa luego de alcanzar la madurez sexual y hasta alcanzar la muerte sin evidencias de la existencia de una muda terminal, consistentemente a lo observado en otros Lithodidae.

Algunos autores (Templeman, 1948; Takeuchi, 1960; Kurata, 1962) han señalado que los crustáceos mantenidos en cultivo por un período mayor a una semana, presentan cambios en el incremento por muda. No ha sido posible evaluar el efecto de confinamiento en este estudio, debido a las características de la distribución temporal de los juveniles, encontrándolos en sólo una época del año en un sólo sitio de muestreo.

El diagrama de Gray-Newcombe o Hiatt de 99 juveniles sin parásitos evidentes ni apéndices faltantes, se presenta en la figura 26. No se encontraron diferencias significativas en las relaciones funcionales entre el LC premuda y LC postmuda tanto para hembras como para machos, por lo cual los datos de ambos sexos y ambas funciones fueron combinadas (Tabla XIV).

El incremento en tamaño por muda aumenta conforme a un incremento en la talla del animal (Figura 27). El coeficiente de correlación (r) calculado es significativamente diferente de cero, lo que indica la dependencia entre el crecimiento absoluto por muda y el tamaño del animal. El pequeño valor del coeficiente de determinación (R^2) denota una gran variabilidad de los datos. El incremento absoluto puede variar entre alrededor de 1 mm hasta 5 mm en animales de 20-25 mm LC y de aproximadamente 4 a casi 9 mm en animales de más de 50 mm LC. Una gran variabilidad en los datos también ha sido observada en el crecimiento de los juveniles de *Lithodes santolla* en cautividad provenientes tanto del Estrecho de Magallanes (Campodónico y López, 1988) y como del Canal Beagle (Vinuesa et al., 1990).

TABLA XIV: Resumen de los resultados del análisis del crecimiento de juveniles de centollón. Referencias: LCpre: LC premuda; LCpost: LC postmuda. R²: coeficiente de determinación; N: tamaño muestral. IB: incremento bruto

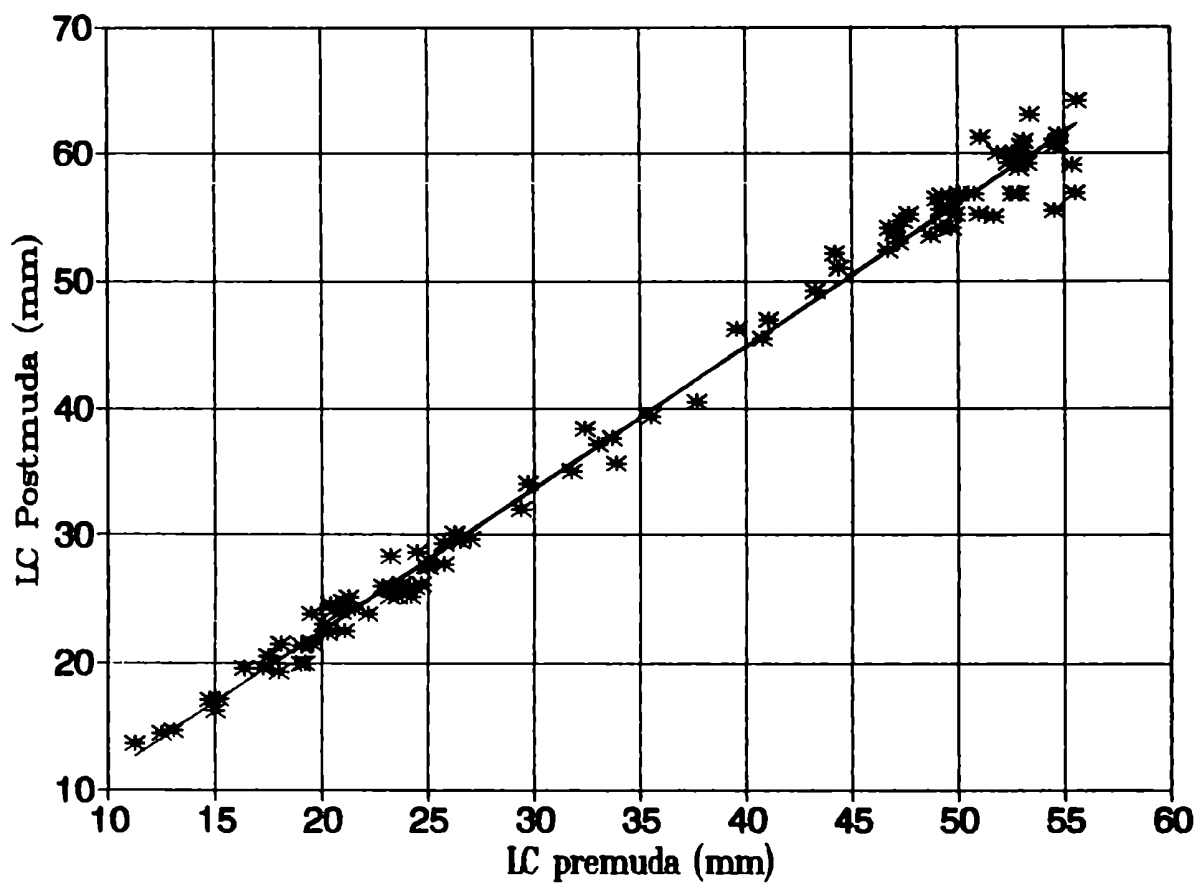
1. FUNCIONES GRAY-NEWCOMBE o HIATT

	MACHOS	HEMBRAS	COMUN
$LC_{post} = a + b LC_{pre}$	-0,31 + 1,13 LC	0,33 + 1,11 LC	0,05 + 1,12 LC
Intervalo de conf. del 95 % PENDIENTE	1,10 - 1,16	1,18 - 1,14	1,10 - 1,14
Intervalo de conf. del 95 % ORD. ORIGEN	-1,43 - 0,81	-0,83 - 1,50	-0,75 - 0,86
R ²	0,9929	0,9902	0,9914
N	47	52	99

2. Relación entre el incremento absoluto y el incremento porcentual con el LC premuda.

	INC. BRUTO	INC. PORCENTUAL
RELACION FUNCIONAL	$IB = - 3,42 + 0,23 LC_{pre}$	-
Intervalo de conf. del 95 % PENDIENTE	0,19 - 0,27	-
Intervalo de conf. del 95 % ORD. ORIGEN	-5,04 - -1,39	-
r	0,368	0,087
R ²	0,1354	-
N	99	99

Figura 26: Diagrama de Gray Newcombe o Hiatt para 99 individuos juveniles, sin parásitos y que presentan todos los apéndices, sin discriminar su sexo.



El incremento porcentual o factor de crecimiento resultó no estar relacionado con el LC premuda, puesto que el coeficiente de correlación no demostró ser significativamente distinto de cero (Tabla XIV) y entonces, no tiene sentido hallar la relación funcional entre estas dos variables. El factor de crecimiento medio para el rango de tallas analizado -para machos y hembras en conjunto- es de 12,3 % (DE = 4,3). En este caso también se observa una gran variabilidad; en general y en todo el rango de tamaños analizados, el porcentaje de incremento puede variar entre el 5 y el 20 % (Figura 28).

En ejemplares de menos de 35 mm LC se registraron muertes por canibalismo, especialmente durante el proceso de muda o en el período inmediatamente posterior (postmuda) cuando el caparazón es de aspecto membranoso y no calcificado aún. Se observó que en el 20 % de las mudas observadas, la mortalidad ocurrió casi exclusivamente por estas causas. Hechos similares a éste fueron observados en los juveniles de *Paralithodes camtschatica* mantenidos en laboratorio y fueron objeto de estudios particulares. Brodersen y col. (1990) concluyen que el canibalismo en animales de uno o dos años de edad de esta especie en cautiverio es inducido por la calidad de la dieta suministrada y que la falta de alimento es suplementada mediante el canibalismo. Este hecho podría ser también una de las causas de la alta variabilidad observada tanto en el incremento bruto como en el factor de crecimiento de los juveniles *Paralomis granulosa*.

Figura 27: Incremento absoluto, en mm, de 99 individuos juveniles, sin parásitos y con todos los apéndices.

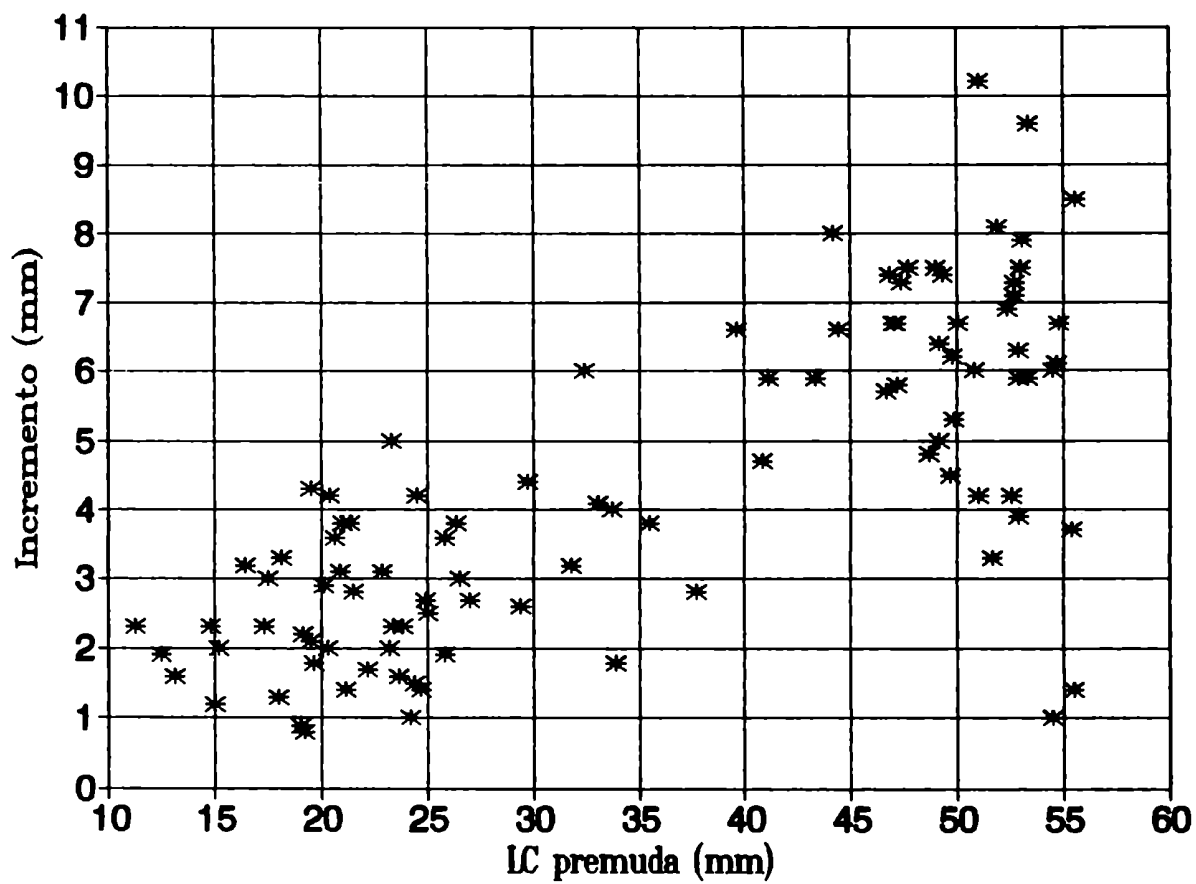
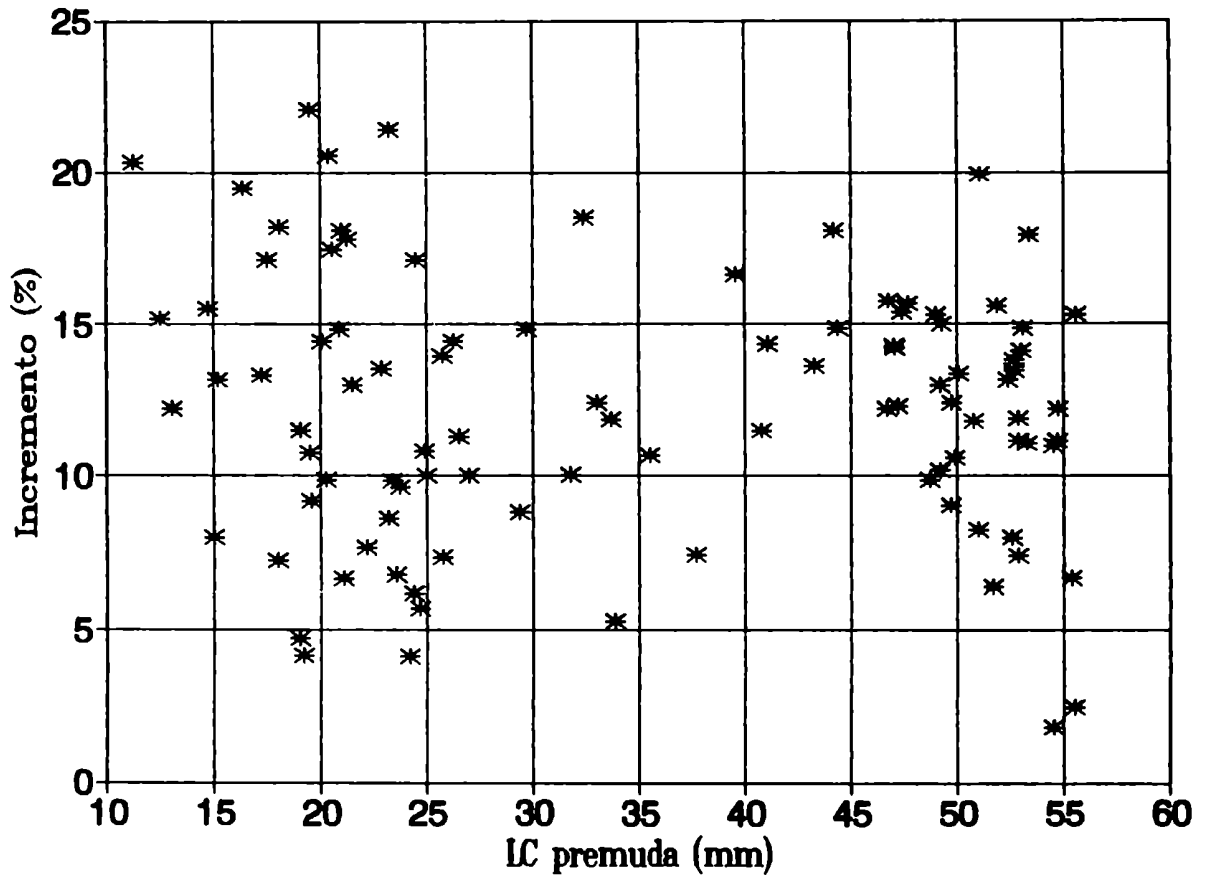


Figura 2B: Factor de crecimiento (porcentaje de incremento por muda) en función del tamaño premuda de 99 individuos juveniles que no presentan parásitos ni apéndices faltantes.



3.3.1.2. Frecuencia de mudas

En los centollones juveniles en cultivo, la ecdisis ocurre principalmente en los meses de noviembre, diciembre y enero abarcando más del 75 % de las mudas observadas (Figura 29), mientras que en el período comprendido entre febrero y octubre ocurren pocas mudas, marcando el período de más baja actividad. Se llevó a cabo una prueba de bondad de ajuste donde la distribución de las frecuencias de mudas se contrastó con una distribución teórica del tipo: 75:8:8:8; esto significa que el 75% de las mudas corresponden al trimestre noviembre - enero y el resto de las mudas se distribuye uniformemente en el resto del año. El estadístico G (Williams) resultó tomar el valor 0,813 con 3 grados de libertad ($P < 0,0001$) señalando el buen ajuste a la distribución teórica y por ende una clara estacionalidad en la muda. No se encontraron diferencias significativas en la estacionalidad de la ecdisis entre machos y hembras juveniles de *Paralomis granulosa* (Prueba de Independencia, $G(\text{Williams}) = 0,446$; 11 g.l.; $P < 0,0001$).

Los ejemplares de más de 50 mm LC presentan una clara estacionalidad en el proceso de muda (Figura 30); se observa que todos los animales de estas tallas mudan durante el período noviembre - enero. Aquellos individuos menores de 40 mm LC también presentan mayor incidencia de muda durante este período, pero una proporción importante muda a partir de los meses invernales (julio-agosto). El rango de tallas 40,1 - 50 mm LC estuvo algo sesgado en el muestreo por la dificultad de obtener estas tallas, pero es posible apreciar un patrón intermedio entre los animales más pequeños y los más grandes.

Se capturó un lote de 61 animales durante enero de 1988 (18-38 mm LC) de los cuales 12 medían menos de 20 mm LC y los 39 restantes fueron individualizados mediante marcación y pudieron ser controlados durante ese año. De los individuos marcados 7 mudaron antes del mes de abril; durante los meses de julio y agosto lo hicieron 5 ejemplares (21-27 mm LC premuda: LCmedio 22,5), otros 5 (21,1-31,6 mm LC; LCmedio: 24,5) no mudaron en el lapso enero-agosto y los 10 restantes permanecieron sin mudar. Durante el período noviembre 1988 - enero 1989, 8 ejemplares (22-32 mm LC; LCmedio = 25,6) que no habían mudado hasta entonces, lo hicieron en esta época, mientras que 2 de ellos murieron sin haber mudado; uno de estos últimos había mudado en marzo de 1988.

De acuerdo con los resultados hasta aquí presentados es probable que los juveniles de *Paralomis granulosa* mayores de 20 mm LC muden una vez al año, durante el período noviembre -

enero. No obstante ello, algunos individuos juveniles, especialmente los de tallas mas pequeñas, podrían mudar dos veces al año resultando en un proceso de crecimiento lento. Esto constituye una diferencia muy marcada con los juveniles de *Lithodes santolla* que mudan varias veces al año durante los primeros años de vida (Vinuesa et al.,1990; MS) y que alcanzarían la madurez sexual luego de 5 años de vida.

Figura 29: Incidencia de mudas en individuos juveniles sin parásitos y con todos los apéndices, discriminados por sexo.

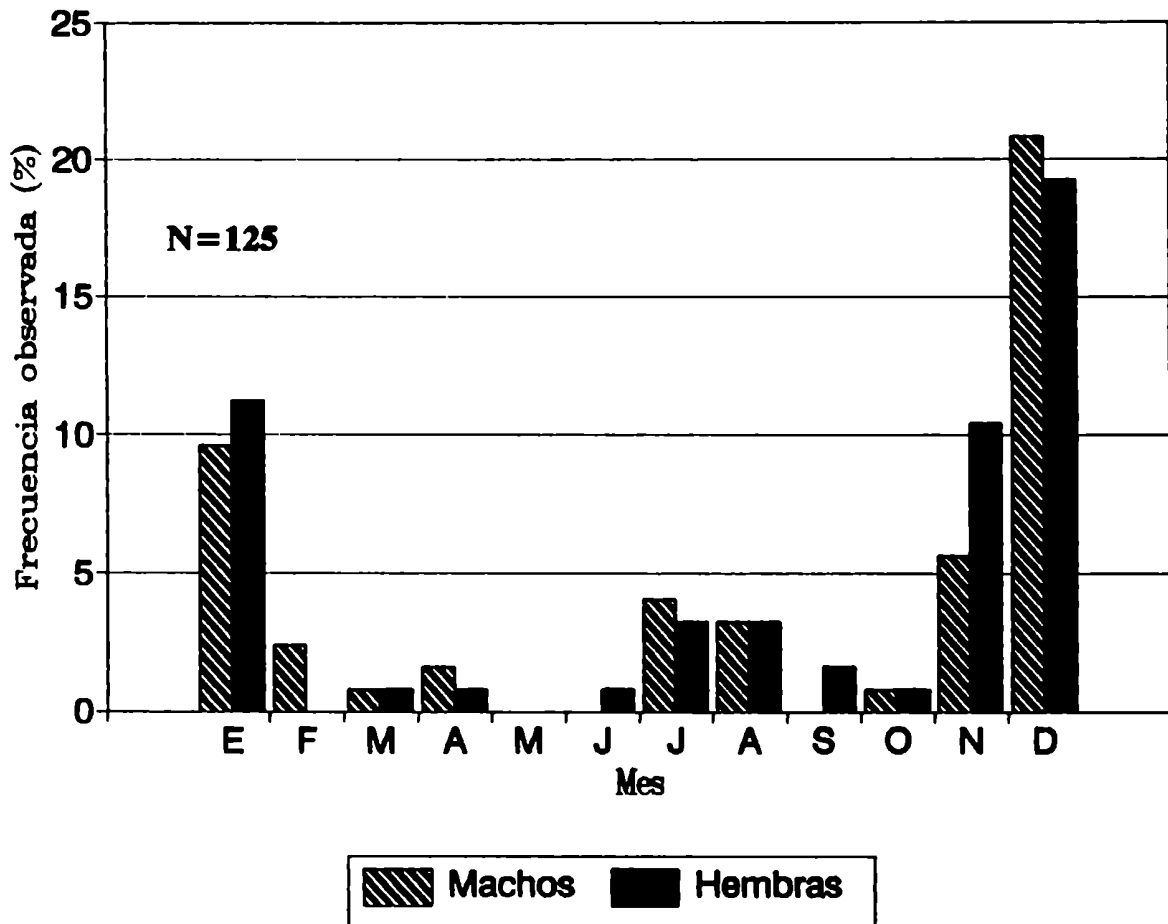
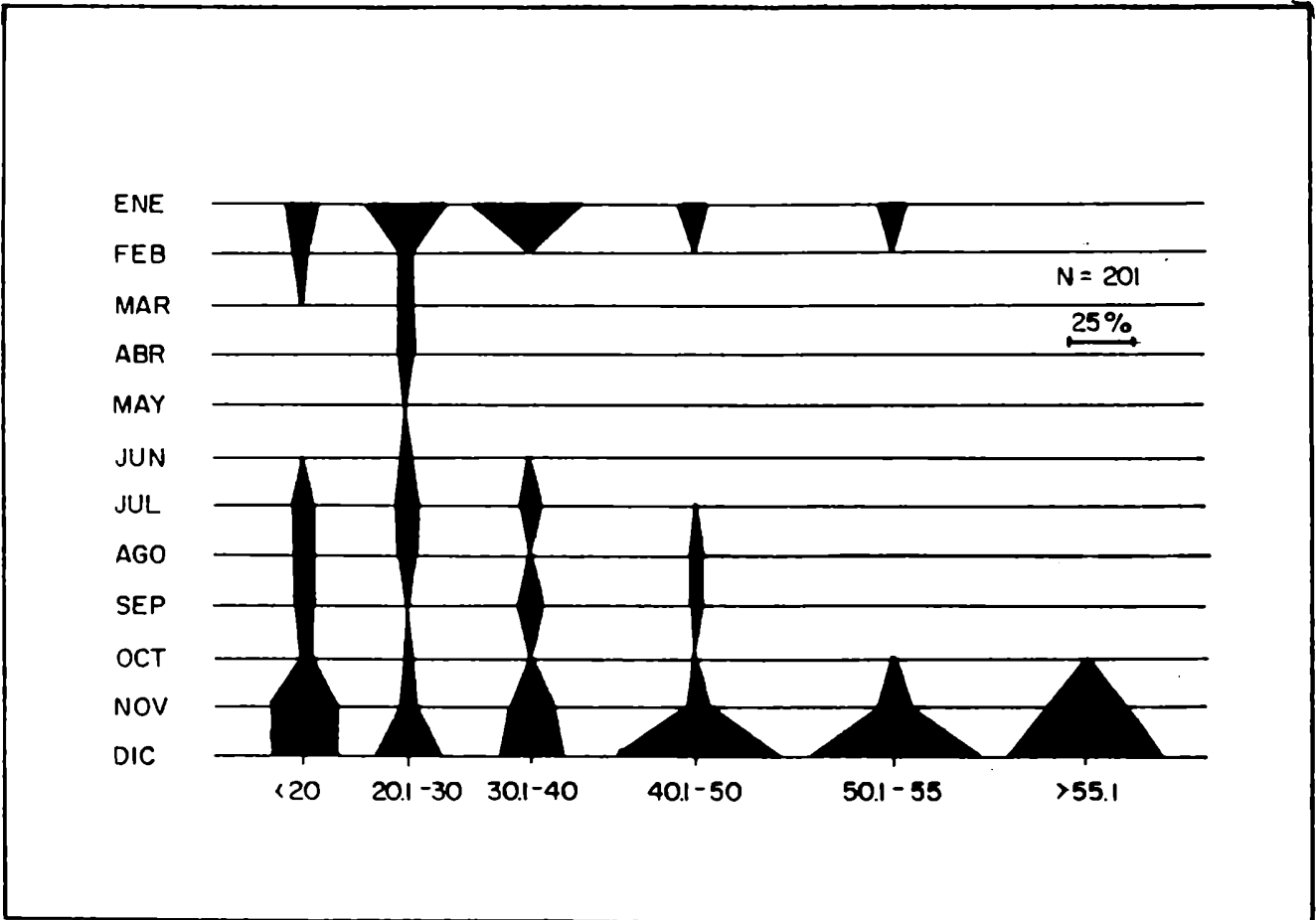


Figura 30: Frecuencias de mudas en los juveniles de centollón discriminados por tallas. La frecuencia en cada mes de cada una de las clases de tamaño está referida al total de mudas observadas en la clase de tamaño respectiva.



3.3.1.3. Crecimiento en animales parasitados y/o con apéndices faltantes.

Entre los 206 ejemplares juveniles de *Paralomis granulosa* que mudaron en cautiverio, el 6 % presentaba isópodos Epicaridea parásitos en la cámara branquial; el 1,5 % exhibían externas de *Briarosaccus callosus* y el 18,5 % uno o varios apéndices que faltaban o estaban en regeneración. Se notó que al manipular los animales en cautiverio -en especial los menores de 30 mm LC-, algunos de ellos autotomizaban uno o varios apéndices, es por ello que la proporción de estos animales en estudio resultó ser elevada.

De los 38 animales con apéndices dañados que sufrieron ecdisis, 24 (63 %) exhibían falta de uno o más apéndices en el período premuda. De éstos, 21 regeneraron nuevos apéndices y 3 no lo hicieron. Cinco ejemplares (13 %) perdieron algún/os apéndices en el momento de la muda, seis (16 %) poseían apéndices en regeneración durante la premuda y luego de la muda siguieron el proceso de regeneración y dos (5 %) ejemplares no pudieron ser seguidos durante la postmuda. Tanto las causas, como la explicación de los efectos de los apéndices faltantes en el proceso de ecdisis, deben ser objeto de estudios dirigidos a tales fines. Se observaron además 6 ejemplares que presentaban isópodos Epicaridea y algún apéndice faltante que se los excluyó al realizar el cálculo de las funciones de crecimiento, pero no del análisis de la frecuencia de muda.

Los parámetros de la función de Gray-Newcombe o Hiatt de los animales con isópodos y con apéndices faltantes no difieren significativamente entre sí y a su vez con la función obtenida para los juveniles en conjunto, aunque los coeficientes de la regresión de los primeros sea menor. En el caso de los animales con *B. callosus* se presenta la ecuación de la relación funcional hallada, pero por su bajo número en el total de animales estudiados (3) no es conveniente realizar comparaciones (Tabla XV).

Los parámetros de las funciones precedentes no difieren entre sí, ni tampoco con los parámetros de la función que describe el crecimiento de los animales que presentan todos los apéndices y sin parásitos (t_s normales-isópodos = 1,79 (pendiente); 0,25 (ordenada al origen) y t_s normales-sin apéndices = 0,45 (pendiente) y 0,59 (ordenada al origen). Se encontró que el coeficiente de la regresión entre el incremento absoluto y el LC premuda es menor en los casos de parasitosis y falta de apéndices (Tabla XV).

TABLA XV: Resumen de los resultados del análisis del crecimiento de juveniles parasitados o con falta de apéndices de centollón. Referencias: LC pre: LC premuda; LCpost: LC postmuda; IB: incremento bruto.

	ISOPODOS	APENDICES	BOPIRIDOS
$LC_{post} = a + b LC_{pre}$	$-0,24 + 1,08 LC$	$-0,47 + 1,11 LC$	$-1,35 + 1,12 LC$
Intervalo de conf. del 95 % PENDIENTE	1,03 - 1,13	1,06 - 1,15	-
Intervalo de conf. del 95 % ORD. ORIGEN	-1,39 - 1,88	-2,08 - 1,14	-
R ²	0,9958	0,9890	-
N	12	31	3
	$IB = -0,52 + 0,10 LC_{pre}$		$IB = -2,02 + 0,15 LC_{pre}$
R ²	0,5473	0,4350	

La alta variabilidad reflejada en el factor de crecimiento en aquellos animales sin parásitos y con todos los apéndices también se observa en los parasitados (Figura 31) y en los que falta algún apéndice (Figura 32). Los coeficientes de correlación (r) en estos casos resultaron ser bajos, sin diferir significativamente de cero. El incremento porcentual medio de los animales con apéndices faltantes resultó ser menor que el de los que no presentan signos de alteración, 9,1 % (DE = 4,38) y en el caso de presentar isópodos Epicaridea parásitos es de 8,7 % (DE = 2,99).

Figura 31: Factor de crecimiento de 12 individuos juveniles de centollón que presentan isópodos Epicaridea epibiontes en la cámara branquial; r: coeficiente de correlación.

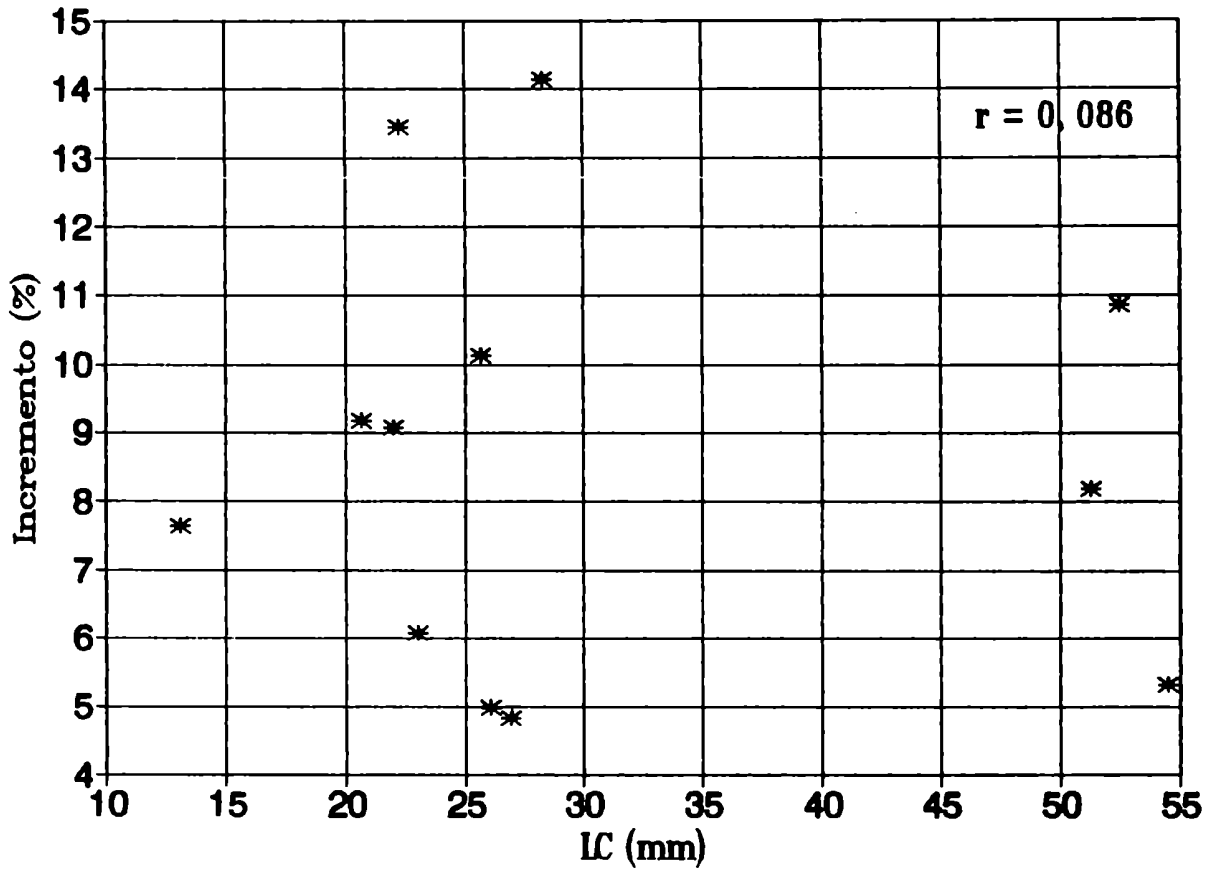
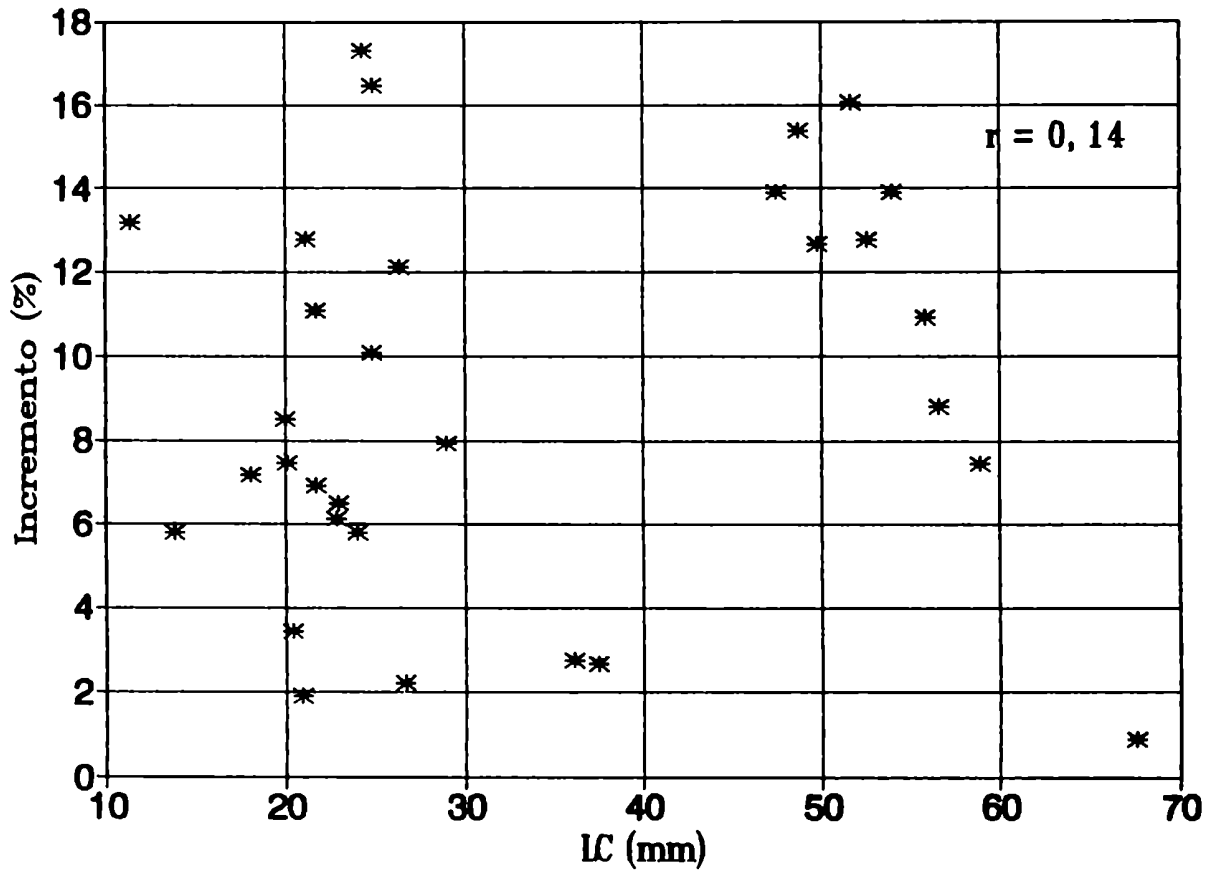


Figura 32: Factor de crecimiento de 31 individuos juveniles que presentan apéndices faltantes o en regeneración; r: coeficiente de correlación.



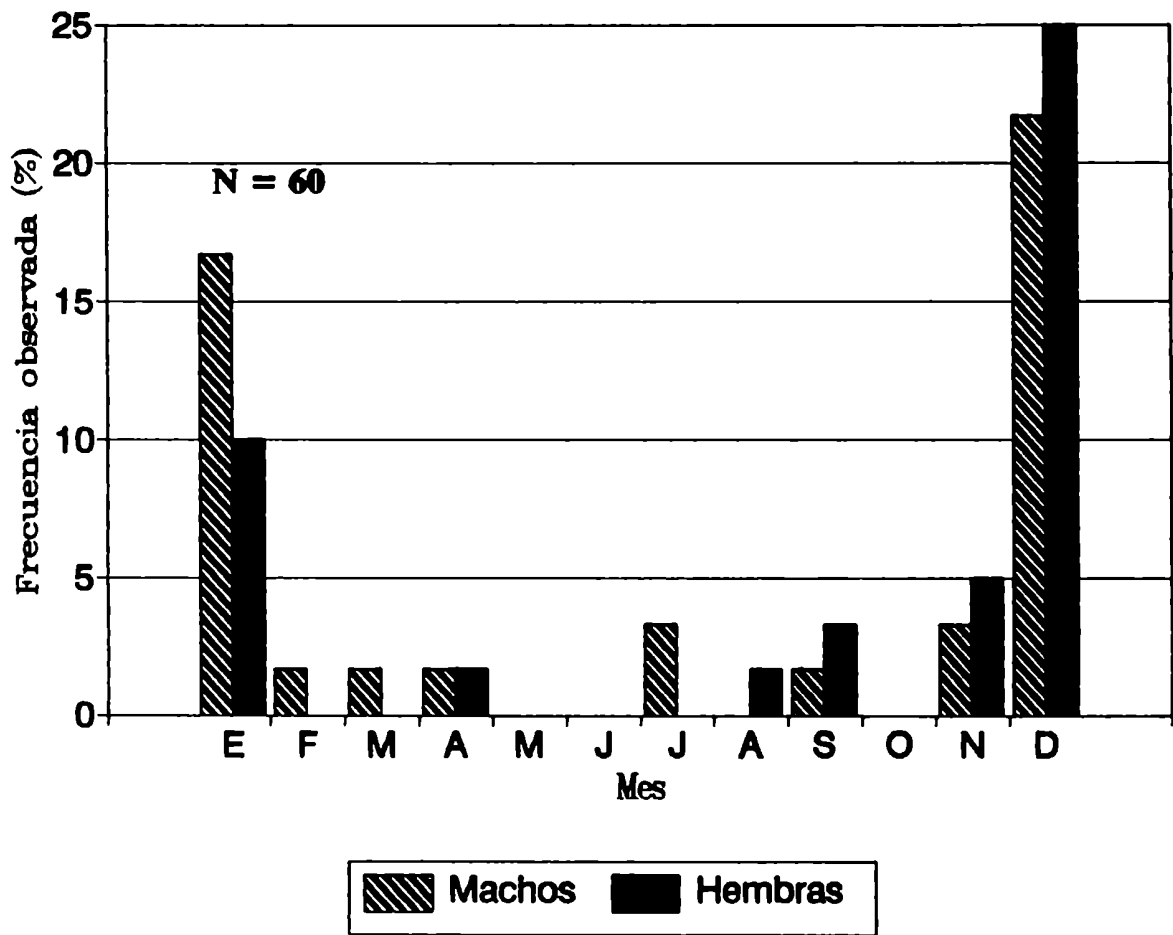
Briarosaccus callosus infesta a machos y hembras de *Paralithodes camtschatica*, *P. platypus*, *Lithodes aequispina*, *L. santolla* y *Paralomis granulosa* causando la esterilización y la reducción en el crecimiento de sus hospedadores (Hawkes, et al., 1986; 1987). La presencia de la externa de *B. callosus* no parece producir la interrupción de la ecdisis en los juveniles del centollón, coherentemente con otros estudios realizados en otras especies de litódidos (Hawkes et al., 1987; Sloan, 1984; Vinuesa, 1989).

Seis ejemplares juveniles de *Paralomis granulosa* en cultivo pasaron por la época de muda (noviembre-febrero) sin sufrir ecdisis. De ellos, cinco presentaban isópodo Epicaridea parásito en la cámara branquial y el restante exhibía la falta de su quelípedo izquierdo. Estas observaciones sugieren que estos isópodos sí influirían, parcialmente, sobre la frecuencia de muda de estos litódidos.

Estos resultados deben ser tomados como indicadores de tendencias, ya que el número de observaciones resulta escaso, pues el estudio de los animales parasitados y/o con apéndices faltantes no fueron un objetivo primario del estudio. Se necesitan análisis especialmente orientados a tal fin para arribar a conclusiones válidas.

La frecuencia de muda de los juveniles de *P. granulosa* parasitados y/o con apéndices faltantes sigue aproximadamente el mismo patrón estacional que aquellos animales sin signos de alteraciones (Figura 33). No se encontraron diferencias significativas para la frecuencia de muda entre sexos dentro de los parasitados/sin apéndices (Prueba de independencia, $G_{(Williams)} = 0,102$; 11 g.l.; $P < 0,001$) y de éstos con los primeros ($G_{(Williams)} = 2,71$; 11 g.l.; $P < 0,001$).

Figura 33: Incidencia de mudas en individuos juveniles con parásitos o con apéndices faltantes, discriminado por sexos.



3.3.1.4. Evolución del peso de los ejemplares en cautiverio

Resultó dificultoso el seguimiento del peso durante la intermuda de los animales estudiados. No se considera válido el estudio del aumento de peso de los animales en cautiverio, ya que se les suministra una dieta que es aproximada a la real, a un tiempo preestablecido por el investigador, ya que no se conoce aún la periodicidad de ingesta, rendimiento energético de los componentes de la dieta, etcétera. Entonces, el registro de peso en los animales en cautiverio se transforma exclusivamente en un control dirigido hacia que los animales no disminuyan su peso.

Tanto en los animales mantenidos en el vivero -donde la dieta puede ser más cercana a la natural- como en los criados en acuario, se observó, en general, un incremento en el peso durante la intermuda. El porcentaje medio de incremento mensual varió entre el 0,82 y el 1,88 por ciento. Individualmente el porcentaje de incremento mensual varió entre el -6,17 y el 16,7 por ciento. En todos los casos las mediciones se efectuaron por lo menos dos meses antes de la ocurrencia de la muda.

3.3.2. CRECIMIENTO DE ADULTOS

Se estudió someramente el crecimiento de las hembras adultas a partir de 10 datos de muda propios y de 9 datos presentados por Campodónico y col. (1983). Si bien esta parte del estudio no fue planeada como un objetivo en sí, su análisis permitirá comparar, a grandes rasgos, las etapas de crecimiento juvenil y adulta de la especie, relacionarlas entre sí y con el proceso reproductivo. Por tal motivo se mantuvieron unas pocas hembras (N=13) de tamaño pequeño (LC medio = 60,0 mm) que tuvieran embriones a punto de nacer, para observar si mudaban luego de la eclosión de las larvas.

Del total de ejemplares hembra estudiados 6 de ellas mudaron durante el mes de noviembre y el resto durante los primeros diez días de diciembre; por su parte, los autores chilenos consignan sólo que 14 ejemplares mudaron "a fines de 1982" de un total de 45 mantenidos en jaula. Esta baja incidencia de mudas en los animales estudiados por estos autores, probablemente se deba a que mantuvieron en cultivo individuos hembra que, por estar en el primer año de su ciclo reproduc-

tivo, no mudaron. Lamentablemente, la información presentada por ellos no es muy explícita sobre este tema.

El diagrama de Gray-Newcombe o Hiatt para 19 hembras adultas se presenta en la figura 34. La pendiente de la función que relaciona el LC premuda y el LC postmuda es menor a la calculada para los juveniles (Tabla XVI). En el caso del coeficiente de correlación entre incremento bruto y el LC premuda no es significativamente diferente de cero, indicando que para las variables analizadas no existe relación de dependencia, por lo cual no se calculó función alguna. Se encontró que el incremento absoluto medio es de 3,77 mm (DE = 1,85).

Tabla XVI: Resumen del análisis del crecimiento de 19 hembras adultas (a partir de datos propios y de Campodónico y col., 1983)

Ecuación	Intervalo 95% PENDIENTE	Intervalo 95% ORD. ORIGEN	r	R ²	N
HIATT $LC_{post} = 8 + 0,94 LC_{pre}$	0,84-1,04	-1,36-14,64	0,9781	0,9568	19
Incremento Bruto	-		0,3978	-	19
Incremento porcentual $I(\%) = 31,5 - 0,39 LC_{pre}$	0,22-0,55	20,55-42,37	0,5596	0,3131	19

El coeficiente de correlación (r) entre el factor de crecimiento y el LC premuda resultó ser significativamente distinto de cero al 95 % de confianza (Tabla XVI) y se calculó entonces la función que describe la evolución de estas variables; y se encontró que el porcentaje de incremento de las hembras adultas disminuye conforme al aumento en la talla (Figura 35), hecho coincidente con los resultados observados en otros litódidos y en contraposición a los hallados por Diaz (1987) para los machos de esta especie, cuyos datos demuestran que el factor de crecimiento aumenta conforme con

la talla. En este caso no se observa una variabilidad tan alta como la registrada para los juveniles.

Figura 34: Diagrama de Hiatt para 19 hembras adultas (Datos de Campodónico y col. (1983) y del autor).

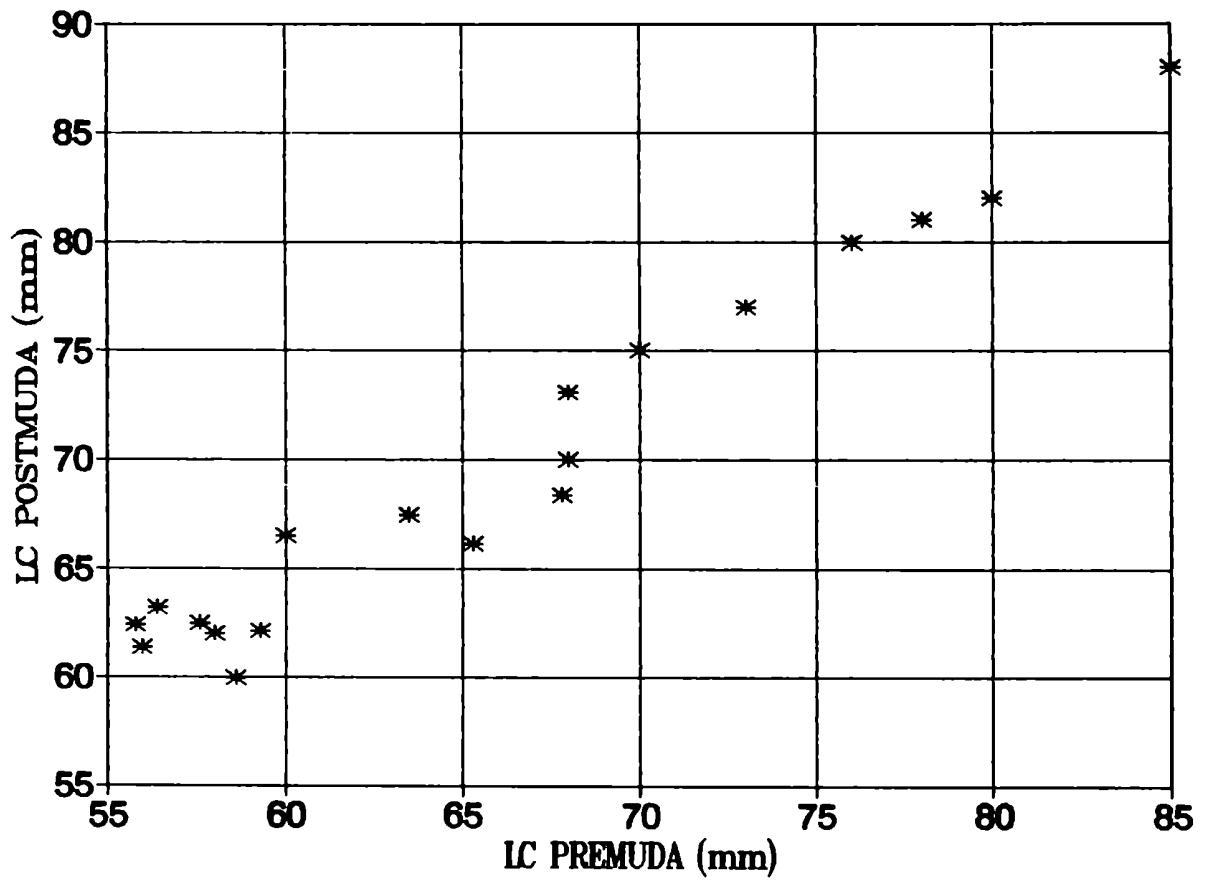
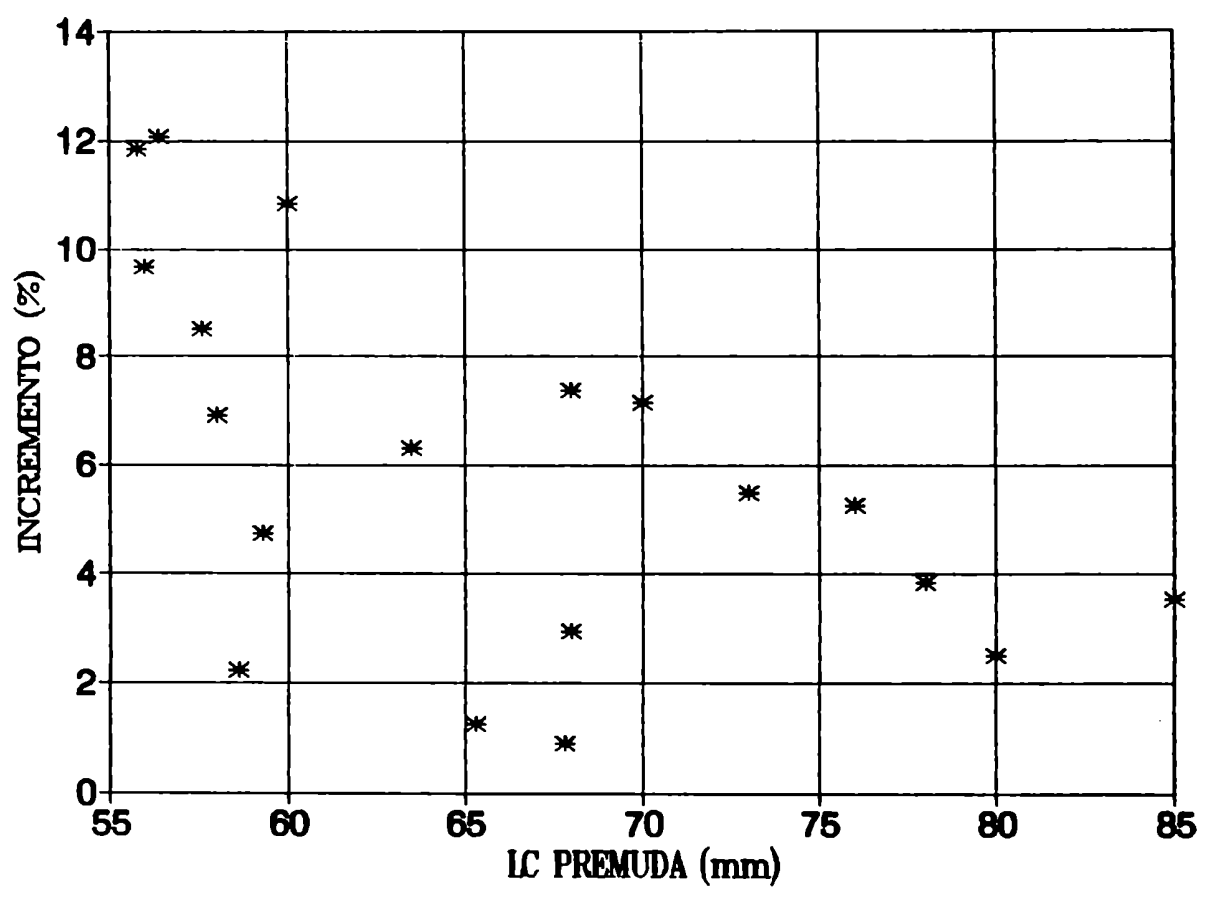


Figura 35: Factor de crecimiento en función del largo cefalotoraxico premuda en 19 hembras adultas (A partir de datos del autor y de Campodónico y col. (1983).



Como se señaló antes, estos datos son muy escasos para poder hacer una evaluación acabada de este proceso y obviamente, estudios que tengan como objetivo el crecimiento de esta fracción de la población redundarán en conclusiones más valederas.

Se observó el crecimiento de cinco machos que fueron considerados como adultos (mayores de 56 mm LC) cuyos valores de LC premuda y LC postmuda (en mm) se presentan a continuación:

LC premuda	LC postmuda
56,6	64,3
56,6	64,5
57,0	63,2
58,3	65,0
57,7	65,3

El porcentaje medio de incremento es 12,68 % (DE 1,39), valor muy similar al calculado para los juveniles de 11-56 mm LC, sugiriendo que podrían tratarse de individuos aún juveniles.

El único trabajo concerniente al crecimiento de *Paralomis granulosa* es el que realizó Díaz (1987) sobre los machos mayores de 48 mm LC desarrollado mediante la aplicación de la técnica del análisis de progresión modal. Díaz (op. cit.) señala: "El patrón de crecimiento estimado se ajusta al descrito por Kurata (1962) como 'geométrico progresivo' ($r^2 = 0,99$; $b = 1,09$), en que los incrementos por muda aumentan en función del tamaño pre-exuvial" y que, además, estos resultados son similares a los obtenidos para la centolla, mediante marcación, en el estudio realizado por Geaghan (1973).

El autor no reconoce una etapa juvenil y otra adulta en el rango de tallas analizado, por lo que el patrón de crecimiento analizado resulta simplista.

Este autor asume que entre 67,68 y 71 mm LC se alcanza la TMS en el área de estudio (boca oriental del Estrecho de Magallanes). Si se realiza la separación de las fases juvenil y adulta a los 65,1 mm LC -uno de los grupos modales calculados en ese trabajo- se obtiene que los coeficientes de la función de Gray Newcombe o Hiatt es de 0,97 para los juveniles y de 1,08 para los adultos. El factor de crecimiento (porcentaje de incremento por muda) calculado para todo el rango de tallas aumenta conforme a un incremento en la talla de los ejemplares. Según estos resultados los machos juveniles del centollón crecerían a una tasa menor que los adul-

tos y el factor de crecimiento aumentaría con la edad. Estas observaciones no coinciden con los resultados presentados en este trabajo para los juveniles de *Paralomis granulosa*, ni con el patrón general de crecimiento de los crustáceos. Kurata (1962) describió tres etapas en el crecimiento de treinta especies de crustáceos analizadas (incluyendo a los litódidos *Paralithodes camtschatica* y *P. brevipes*) cuyas tasas de crecimiento son decrecientes: larval, juvenil y adulta. Hartnoll (1983) señaló que en las especies con crecimiento indefinido el porcentaje de incremento por muda decrece mientras que en las especies con crecimiento definido (con muda terminal asociada, generalmente, a la madurez sexual) el factor de crecimiento no decrece apreciablemente con el tamaño, sino que se mantiene más o menos constante. Sólo en el caso de las hembras de *Callinectes sapidus* el factor de crecimiento puede aumentar levemente con el incremento de su talla, antes de alcanzar el tamaño máximo.

El método gráfico utilizado por Díaz (op. cit.) para detectar grupos modales de crecimiento ha sido ampliamente objetado en la literatura, especialmente por la dificultad de reproducir los resultados y por la alta probabilidad de llegar a resultados muy diferentes a partir del mismo grupo de datos. Las modas no resultan reales cuando existe una importante superposición entre los componentes de la distribución (MacDonald y Pitcher, 1979); en términos biológicos esto se entiende como una alta variabilidad en la historia de muda de los animales adultos analizados, ya que el tamaño entre ellos puede diferir significativamente luego de igual tiempo transcurrido y ser entonces incluidos en una u otra clase modal. Resultan estadísticamente más eficientes los métodos tales como los de máxima verosimilitud, que están basados sobre la comparación del área bajo las distribuciones ajustadas y el área bajo el histograma de frecuencias observadas (muestrales) (MacDonald, 1987; MacDonald y Pitcher, op. cit.).

Los resultados obtenidos por el autor chileno pueden deberse a dos circunstancias, a saber:

- 1) Que sean la consecuencia de una aplicación deficiente del análisis de progresión modal por la utilización de métodos subjetivos, resultando en una forma de crecimiento anómala para la generalidad de los crustáceos o que,

- 2) efectivamente los machos adultos de *Paralomis granulosa* crezcan a una más tasa alta en la etapa adulta que en la juvenil y que el factor de crecimiento se incremente conforme a un aumento en el tamaño del animal, constituyendo esto una excepción en el crecimiento de los crustáceos. En el resto de los litódidos estudiados, el factor de crecimiento de los

adultos disminuye conforme al aumento de la talla (*Lithodes aequispina*: Koenemann y Buchanam, 1985; *Paralithodes camtschatica*: McCoughran y Powell, 1977; *Lithodes santolla*: Geaghan, 1973; Vinuesa y Lombardo, 1982).

Evidentemente, resulta necesario, no sólo desde el punto de vista del manejo de la pesquería, sino desde la perspectiva de la historia vital del centollón, emprender estudios que abarquen el crecimiento de la fracción adulta de la población del Canal Beagle.

3.3.3. Relaciones longitud - peso

La relación entre la longitud cefalotorácica y el peso vivo sigue una relación potencial del tipo $P = a * LC^b$ que mediante la transformación logarítmica se lineariza y puede re-escribirse como $\log P = \log a + b \log LC$. En la tabla XVII se presentan las ecuaciones lineales que describen el cambio del logaritmo del peso en función del logaritmo del LC.

TABLA XVII: Parámetros de las relaciones largo - peso de machos y hembras de centollón. N: tamaño muestral; R²: coeficiente de determinación.

	N	ECUACION $\log P = \log a + b \log LC$	INTERVALO DE CONFIANZA 95 %		R ²
			PENDIENTE	ORDENADA ORIGEN	
MACHOS	348	-3,37 + 3,11 log LC	3,06 - 3,17	-3,46 - -3,28	0,9722
HEMRAS	684	-3,15 + 2,96 log LC	2,95 - 2,98	-3,18 - -3,12	0,9948
CON HUEVOS	358	-2,94 + 2,96 log LC	2,72 - 2,98	-3,18 - -2,70	0,8105
SIN HUEVOS (>60 mm LC)	68	-2,98 + 2,87 log LC	2,57 - 3,16	-3,51 - -2,45	0,8278

Existen diferencias significativas en la relación que describe la variación del logaritmo del peso en función del logaritmo del LC para machos y hembras, indicando que para un mismo tamaño, los machos son más pesados que las hembras; individuos de diferente sexo de la misma talla, difieren en alrededor de un 15 a un 20 % en peso. Estas diferencias pueden deberse al gran desarrollo de la quela derecha en los machos, especialmente en su fase adulta.

Se encontró que las hembras con huevos son más livianas que las que no los portan, pero las funciones que describen la relación largo-peso, no difieren estadísticamente entre sí. La incubación de una masa de huevos supone la pérdida de peso corporal para transformarlo en huevos y, como resultado de ello se nota que los pesos entre animales de la misma talla que portan o no huevos, son semejantes. Campodónico y col. (1983) evaluaron además de las diferencias de peso entre las hembras, la relación de peso de los cuatro primeros pares de pereiópodos en ejemplares ovados y sin huevos. Un análisis estadístico de ambas curvas demostró que eran significativamente diferentes, siendo las patas de las hembras con huevos más livianas que aquellas sin huevos. La incubación de una masa de huevos sugiere un gasto de energía tal que redundaría en una pérdida de peso corporal más que en una acumulación en tejidos de reserva más livianos que los de las hembras ovígeras.

El factor de ganancia en peso (la pendiente de la función calculada anteriormente) es significativamente menor al calculado por Campodónico y col. (op. cit.) para el área del archipiélago del Cabo de Hornos (área más cercana al Canal Beagle estudiada por estos autores para la relación LC-Peso) y, en general, para la población de *Paralomis granulosa* del sur de Chile.

ESFUERZO REPRODUCTIVO

El esfuerzo reproductivo ha sido definido como la inversión que dedica un organismo a cualquiera de sus actos de reproducción y reconocido por Fisher (1930) como un rasgo adaptativo:

"Sería instructivo conocer no sólo mediante qué mecanismo fisiológico se establece la distribución justa de alimento dedicado a las gónadas y de alimento dedicado al resto del organismo progenitor, sino también qué circunstancias de la historia biológica y del ambiente harían provechosa la asignación de una cantidad más grande o más pequeña del presupuesto a la reproducción."

El esfuerzo reproductivo se ha transformado en un tema central de la teoría ecológica, relacionando procesos fisiológicos (o mecanismos inmediatos) con las circunstancias de la historia de vida (mecanismos a largo plazo) (Stearns, 1976; 1977). El esfuerzo reproductivo representa los costos que la reproducción acarrea al organismo. Esta noción de costo descansa sobre la premisa que para cualquier ser vivo el reparto de los recursos (limitados) en el crecimiento y mantenimiento por un lado y hacia la reproducción por el otro, resultará en una consecuente disminución en la expectativa de vida y/o tamaño del cuerpo y por ende, en el valor reproductivo residual (Fisher, op. cit.; Williams, 1966).

En un intento de evaluar la proporción energética utilizada en la reproducción se examinaron algunos componentes del esfuerzo reproductivo, además de la fertilidad: tamaño de la puesta expresado en volumen o peso, tamaño del huevo y proporción de materia invertida en cada uno, como variables clave en la determinación del esfuerzo reproductivo de la especie.

En el caso particular de las estimaciones presentadas aquí, deben ser tomadas como una aproximación indirecta, ya que el esfuerzo reproductivo debería ser calculado como la energía -expresada por ejemplo en calorías- derivadas a la reproducción por unidad de tiempo, como proporción del total de energía que pasa a través del organismo.

En la tabla XVIII se presentan las relaciones funcionales entre las variables mencionadas. En todos los casos analizados, el coeficiente de correlación es significativamente distinto de cero ($P < 0,01$), indicando la existencia de

interdependencia entre las dos variables tratadas en cada situación.

TABLA XVIII: Relaciones funcionales entre algunos parámetros del esfuerzo reproductivo. N: tamaño muestral, r: coeficiente de correlación y R²: coeficiente de determinación, (*): significativo (P < 0,01)

RELACION FUNCIONAL	N	r	R ²
(1) Vol Puesta = -5591 + 0,054 * LC ³	158	0,50 (*)	0,25
(2) Peso Masa Huevos = -0,486 + 0,07 * Peso Vivo	133	0,5879 (*)	0,3456
(3) IH = 14,01 - 0,028 * Peso Vivo	133	-0,445 (*)	0,1981
(4) N'Huevos = 33514 - 15675 * Diámetro Huevos	157	-0,2538(*)	0,0644

Se calculó el volumen de la puesta a partir del tamaño de la masa ovígera y el volumen del huevo aproximado a una esfera según:

$$\text{Vol Puesta} = N * \frac{4}{3} \pi r^3$$

donde N es el número de huevos de la masa ovígera y r el radio medio de los huevos medido dentro de la misma masa ovígera. Esto fue relacionado con el cubo del largo cefalotóraxico como una estimación del volumen corporal de las hembras. El volumen de la masa ovígera varió entre 1447 y 24786 mm³ mientras que el tamaño máximo de los individuos hembra muestreados durante este trabajo fue de 88,8 mm LC. Este último valor resulta similar al encontrado por Campodónico y col. (1983) durante 1981 y 1982 para el área del Canal Beagle.

El volumen de la masa ovígera está limitada a ser no mayor del 6% del volumen corporal de las hembras de *Paralomis granulosa* (Tabla XVIII; ecuación 1). El volumen de la puesta representaría un 5 % del volumen del cuerpo cuando un individuo mida aproximadamente 112 mm LC, tamaño al que no alcanzan

las hembras de esta especie, al menos en las áreas relevadas hasta el momento.

El peso de la masa de huevos portados por una hembra varió entre 3,67 y 30,39 gramos. Si el tamaño de la masa de huevos se expresa en peso y se la relaciona al tamaño del cuerpo, también expresado en peso, aquella representa un valor constante del 7 % del tamaño corporal de las hembras (Tabla XVIII; ec. 2). Si paralelamente se advierte el valor que toma el IGS, que alcanza su máximo en el mes 23 del ciclo reproductivo (entre 6 y 7 %; Figura 18) se deduce que el número de huevos resulta ser una buena estimación de la fecundidad, asumiendo que todos los oocitos producidos son fecundables, ya que tanto el peso de una masa de huevos como el peso del ovario al finalizar su desarrollo, representan un porcentaje similar con respecto al peso del cuerpo.

Del análisis de estas mediciones, se infiere que las estructuras involucradas en la reproducción de las hembras de *Paralomis granulosa* (ovario o masa ovígera) están limitadas a ser no mayores del 6-7% del tamaño de su cuerpo.

El índice de huevos (IH) fue calculado como:

$$IH = \frac{PMH}{PV - PMH} * 100$$

donde PMH es el peso de la masa ovígera y PV es el peso vivo del ejemplar; este índice representa la correspondencia entre el gramo de huevo producido por gramo de peso corporal (con el ovario incluido).

El IH varió entre 3,68 y 12,51 en las hembras más pequeñas que portaran huevos y las más grandes, respectivamente. El coeficiente de correlación negativo entre el IH y el peso vivo (Tabla XVIII; ecuación 3) indica que los animales más grandes en tamaño invierten, proporcionalmente, menos materia en cada gramo de huevo, que los más pequeños.

Usualmente se propuso que las especies animales aumentan el esfuerzo reproductivo con la edad (Pianka y Parker, 1975) y particularmente en los crustáceos decápodos, la validación de esta hipótesis se basó sobre la evaluación del número de huevos portados por las hembras de acuerdo a su tamaño (que es función de la edad). Generalmente, al observar que la fertilidad aumenta con la talla, se concluye que existe un aumento del esfuerzo reproductivo a edades avanzadas; pero esta no es una buena estimación, ya que el número de huevos en función del tamaño no resulta ser una medida adecuada al

emplearla aisladamente de otras variables reproductivas, pues no relaciona medidas de iguales unidades.

El esfuerzo reproductivo en *Paralithodes platypus* declina en los animales más grandes. Sasakawa (1975) y Somerton y MacIntosh (1985) encontraron que la fecundidad se mantiene aproximadamente constante a partir de una determinada talla. Por su parte, Jensen y Armstrong (1989) sugieren que la producción de huevos por unidad de tamaño desciende con la edad ya que el peso del ovario exhibe una alta variabilidad, especialmente a las tallas más grandes y el IH decrece conforme con el aumento en tamaño.

El número de huevos disminuye ligeramente conforme a un aumento en el diámetro del huevo (Tabla XVIII; ecuación 4). A pesar de la significación estadística del coeficiente de correlación, la variación explicada entre la relación funcional entre ambas variables es muy baja (6%), debido a la gran dispersión de los datos. Estas observaciones confirman una limitación de tipo volumétrico en la cual existe una relación de compromiso entre el número de huevos y el tamaño de los mismos. En este sentido, también se notó en el centollón una limitación de tipo volumétrica para el crecimiento del ovario en esta dimensión.

3.5. ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

El análisis de las estrategias vitales, como se ha dicho, puede ser realizado desde dos perspectivas: la "Thorsoniana" que considera casi exclusivamente el modo de desarrollo de las etapas tempranas y la que integra caracteres de la historia vital con parámetros demográficos. Esta última abarca tres hipótesis: estrategias r y K, apuesta prudente (bet hedging) e intercambios energéticos (trade off).

El siguiente análisis se realizará con los datos disponibles en forma cualitativa y se obtendrá una clasificación de la estrategia y no una explicación o predicción desde el punto de vista evolutivo acerca de la misma. Para ello deben disponerse de más datos que los aquí presentados (i.e. experiencias de selección en laboratorio, parámetros poblacionales, como por ejemplo tasas de mortalidad y natalidad discriminadas por edades, medidas energéticas, etc.) usual y técnicamente difíciles de obtener en la mayoría de los animales (Stearns, 1977).

Desde el punto de vista Thorsoniano (Thorson, 1950; Mileikovsky, 1971; Vance, 1973, entre otros) los patrones de reproducción de los invertebrados marinos pueden ser clasificados en general, en cuatro tipos de desarrollo: plancototrófico, lecitotrófico, desarrollo directo y viviparidad, y existe una correlación directa entre el tamaño del huevo, la condición de lecitotrofia y la duración del desarrollo larval, que causa una mayor inversión energética por unidad reproductiva y un concomitante descenso en la fecundidad.

La prevalencia de huevos relativamente grandes, con una gran cantidad de vitelo y la incubación de los mismos, es visto como una adaptación a la estación reproductiva corta cerca de los polos (Thorson, op. cit.). Luego, el tamaño de los huevos como una medida de la inversión energética en la reproducción está considerada como un parámetro primario que predice categorías discretas del desarrollo larval, fecundidad, dispersión de las larvas y ecología general de las mismas (Vance, op. cit.).

Sin embargo, Underwood (1974) sostiene que no existe una relación que pueda ser generalizada para todos los invertebrados marinos, pero se ha demostrado que el tamaño del huevo se correlaciona con el tiempo de desarrollo larval en muchos grupos de crustáceos (cirripedios, copépodos, anfípodos, decápodos, isópodos, misidáceos y cumáceos [Ver referencias en Hines, 1986]). Recientemente el modelo de Vance fue ponderado por su simplicidad y realismo cuando es aplicado en animales estrechamente relacionados (Grant, 1989). En los braquiuros se ha visto que los efectos del incremento en el tamaño de los huevos varía de una familia a otra (Hines, 1982). En este grupo el número de huevos por masa ovígera (o puesta) tiende a incrementarse cuando el tamaño de los huevos disminuye y esto se relaciona con un incremento en el número de estadios larvales en las familias analizadas.

En los crustáceos un tamaño mayor en el momento del asentamiento a la vida bentónica puede proveer la habilidad de obtener mayor cantidad y mejor calidad de alimento y así reducir la competencia y evitar los depredadores (Mauchline, 1973; Belk, 1977; Reaka, 1979).

Dentro de la familia Lithodidae, el tamaño de los huevos varía de acuerdo a los géneros: *Lithodes spp.* y *Paralomis granulosa* presentan huevos de un tamaño cercano a los 2 mm de diámetro mientras que los huevos de *Paralithodes camtschatica* y de *P. platypus* miden aproximadamente 1 mm (Tabla XIX), representando aproximadamente la mitad en tamaño de los primeros. La fecundidad de estas últimas especies es alta comparativamente a las otras especies de la familia, al menos en

un orden de magnitud de diferencia.

Tabla XIX: Principales caracteres reproductivos de las especies de litódidos estudiados. Referencias: TMS: talla de madurez sexual, a: datos de Campodónico y col., 1983; b: datos propios; ?: desconocido o dudoso

Especie	TMS		DESOVE (duración embriogenesis)	TAMAÑO HUEVO (diámetro en mm)	FECUNDIDAD	PROFUNDIDAD QUE HABITA	DURACION PERIODO LARVAL (Nº zoeas)	DURACION OOGENESIS (meses)
	machos	hembras						
<i>L. aequispina</i>	90-129	98-130	asincrónica (?)	2,3-2,4	9500-30100	200-800	?	?
<i>L. coeusi</i>	91,4	80,2	asincrónica (?)	2,3	2500-5000	>600	?	?
<i>L. nurrayi</i>	69,5-71	64-66	? (?)	2,45	388-3582	80-1015	?	?
<i>L. santella</i>	68-113	68-109	anual (10)	2,1-2,2	2000-59000	5-200	17-26 (3)	24
<i>L. waja</i>	?	59(?)	?	2,0	?	4-790	? (2)	?
<i>P. caucschatica</i>	103	68-106	anual (10-11)	1,2	12600-350000	10-200	90-120 (4)	24
<i>P. platypus</i>	77-108	81-96	anual-bienal (12)	1,1	30000-160000	45-75	90-120 (4)	?
<i>P. granulosa</i>	64-79 57,7	52-66 ^a 67,4 ^b	bienal (18-22)	1,9	800-8100	< 50	19-21 (2)	36

El desarrollo larval de *Paralithodes* spp. abarca cuatro estadios de zoea que son planctotróficas, planctónicas y su duración oscila entre 3 y 4 meses. Se conoce el desarrollo larval en *Paralomis granulosa* (2 estadios zoea) y *Lithodes santolla* (3 estadios zoea) que no es mayor de 26 días en las condiciones ambientales del Canal Beagle (Vinuesa et al., 1985; 1989) y es desconocida la duración del desarrollo en las otras especies. *L. maja* se caracteriza por presentar un desarrollo larval con dos zoeas (MacDonald, et al., 1957) que, junto con *P. granulosa* constituyen los litódidos conocidos con el menor número de zoeas en su etapa larval. Si bien no se conoce perfectamente el tipo de alimentación de las larvas de *L. santolla* y *P. granulosa*, se presume que serían lecitotróficas, pero con capacidad de capturar alimento en algún momento del desarrollo (Vinuesa, com.pers.)

Las larvas de estas especies y de *Lithodes aequispina* parecen estar estrechamente ligadas al fondo al menos en cultivos de laboratorio (Vinuesa et al., 1985; 1989 y Jewett, et.al, 1985) . Este hecho puede verse reflejado en la ausencia de zoeas de estas especies en muestreos de plancton realizados (Lovrich, MS y Somerton y Otto, 1986) y en la aparición de ejemplares de glaucothoe de centollón en muestreos realizados a menos de 0,20 m del fondo marino. Estas observaciones sugerirían además un hábito diferente (del tipo demersal) de las larvas de *Lithodes* spp. y *P. granulosa* a las de *Paralithodes* spp.

Todos estos caracteres observados dentro de la familia Lithodidae coinciden con el modelo presentado por Vance (1973) que predice una correlación positiva entre el tamaño del huevo, el acortamiento del desarrollo larval hasta la metamorfosis y del período planctónico. Además, en los litódidos un aumento en la magnitud del huevo trae aparejado una disminución en el número de huevos portados (Tabla XIX). Este hecho fue observado también por Hines (1982) en diferentes familias de Brachyura.

Thorson (1950) planteó que a mayores latitudes y a mayores profundidades el tamaño del huevo tiende a incrementarse. En el caso de los Lithodidae esta afirmación no parece ser totalmente validada ya que existen especies que habitan aguas someras, a latitudes semejantes, cuyos huevos difieren significativamente en tamaño y en número de estadios zoea (*Lithodes santolla*, *Paralomis granulosa* vs. *Paralithodes* spp.). Por otra parte especies simpátricas (*P. camtschatica*, *P. platypus*, *L. couesi* y *L. aequispina*) exhiben las mismas diferencias que las anteriores en el tamaño embrionario, siendo, aquí sí, los huevos de mayor tamaño que las que habitan a mayor profundidad (Tabla XIX).

Asumiendo una de las predicciones del modelo de Vance "la planctotrofia es más eficiente que la lecitotrofia cuando el alimento en el plancton es abundante y la depredación baja y la lecitotrofia más eficiente cuando estas dos condiciones se revierten" podría postularse que el desarrollo evolutivo del tamaño de los huevos y tipo de desarrollo larval dentro de los Lithodidae conocidos ha sido diseñado más de acuerdo a la disponibilidad de alimento y a la presión de los depredadores que a la profundidad y/o latitud en su distribución.

Del presente análisis no puede ser descartada la comparación de la frecuencia de desove, la duración del desarrollo embrionario y la gametogénesis. En este sentido se conoce que el desarrollo embrionario de *Lithodes santolla* y *Paralithodes camtschatica* dura 10 y entre 10-11 meses respectivamente y el de *P. platypus* 12 meses. El desove de las dos primeras especies y de las hembras primíparas de la última especie se da una vez al año, mientras que las hembras múltiparas de *P. platypus* lo hacen cada dos años (Powell, et al., 1973b; Vinuesa, 1984 y 1987; Jensen y Armstrong, 1989). Se conoce la duración de la gametogénesis de sólo tres de las especies de litódidos conocidas: tanto en *P. camtschatica* como en *L. santolla* es de 24 meses y en *Paralomis granulosa* dura 36 (Tabla XIX).

El desove en *L. couesi* y en *L. aequispina* sería asincrónico, es decir que puede ser efectuado durante todo el año dentro de la población (Somerton, 1981; Somerton y Otto, 1986) mientras que no se conoce la duración del desarrollo embrionario. Otto y Cumiskey (1985) especulan a partir de las diferencias observadas en el volumen embrionario de *L. aequispina* al final del desarrollo y el tamaño de los oocitos a punto de ser extruidos y proponen que si el desarrollo embrionario durara un año como en las otras especies del Pacífico Norte, el desove sería un acontecimiento bienal. En general para ambas especies el hecho de encontrar embriones en diferentes estadios de desarrollo -clasificados sobre la base de pigmentación ocular- en la misma época del año lleva a concluir que la eclosión de las larvas y el desove en estas especies es asincrónico y sin periodicidad estacional. Esto fue explicado relacionandolo con las altas profundidades que habitan estos animales y su independencia a las fluctuaciones ambientales (luz, alimento, temperatura, etc); como sus larvas no migran hacia la zona eufótica en busca de alimento, no es necesario una sincronización del período reproductivo con las condiciones ambientales (Somerton, op. cit.; Somerton y Otto, op. cit.).

Si se realiza un análisis simplista de la periodicidad del desove y eclosión de las larvas atendiendo sólo al tipo de embriones portados por las hembras de *Paralomis granulosa* (Figura 11), probablemente se hubiera arribado a conclusiones semejantes a las delineadas para *L. couesi* y *L. aequispina* del Pacífico Norte. El análisis de otros caracteres del ciclo reproductivo del centollón nos permite concluir que el desarrollo embrionario dura entre 18 y 22 meses y que el desove y fecundación de los oocitos se da en un mismo individuo cada dos años, aunque estos procesos tengan una periodicidad anual dentro de la misma población: en un momento determinado, una fracción de la población de hembras se encuentra en uno u otro año del ciclo reproductivo. Hasta el momento se conocen tres tipos de ciclos reproductivos en los litódidos: anual, bienal y asincrónico. Dentro de la primera categoría podría situarse a *Paralithodes camtschatica*, *Lithodes santolla* y las hembras primíparas de *Paralithodes platypus*; en la segunda a *Paralomis granulosa* y las hembras múltiparas de *P. platypus* y en la última a *L. aequispina* y *L. couesi*.

Otto y Cummiskey (op. cit.) plantearon la hipótesis que las especies de "cangrejos reales" que habitan las aguas someras (*L. santolla*, *P. camtschatica* y *P. platypus*) desovan en forma sincrónica durante la primavera y aquellas de aguas profundas tienen períodos de desove alargados o prolongados en el tiempo. Este patrón estaría relacionado a la dependencia de las larvas de las especies de aguas someras a los incrementos repentinos de fito y zooplancton en la primavera, como fuente alimentaria. Esta hipótesis parte de una premisa no comprobada aún, que es la posibilidad de alimentación de las larvas y, como ya se señaló, ésta no dependería de la profundidad a la que se encuentren los adultos.

Wear (1974) postuló que la presencia de un período de diapausia en el desarrollo embrionario permite hacer coincidir el nacimiento de las larvas con el período de mayor cantidad de alimento presente en el ambiente. Las larvas de centollón pueden nacer durante el invierno, época que no abunda el alimento y, si éstas fueran lecitotróficas con capacidad de ingerir alimento en algún momento de su vida, la existencia de la diapausia no sería la causa directa de la concordancia del nacimiento y la cantidad de alimento.

Los individuos juveniles de *Paralomis granulosa* crecen alrededor de un 12 % a lo largo de esta etapa. Al llegar a la madurez sexual existen indicios que la energía se redistribuye tanto en machos como en hembras, indicado por el crecimiento alométrico diferencial del quelípodo derecho. También existen pruebas más o menos concretas de la existencia de esta partición energética.

Las hembras están limitadas a invertir en las estructuras relacionadas con la reproducción no más del 7 % de su peso en cada etapa reproductiva. Por otra parte, el crecimiento de las hembras de talla similar a la TMS no es mayor al 5 % de su tamaño (estimada a partir del factor de crecimiento calculado para las hembras adultas a la TMS). Es decir que, al menos en el tamaño de la madurez sexual, la suma de la proporción crecimiento somático y de la proporción del crecimiento de tejido reproductivo es aproximadamente igual a la proporción de crecimiento durante la etapa juvenil. Si se supone que a lo largo de esta etapa y hasta la TMS la energía requerida para el mantenimiento es constante, dentro de ciertos límites, se podría concluir entonces que la reproducción disminuye la proporción de crecimiento somático en las hembras de esta especie, confirmando de esta manera la hipótesis de los intercambios o "trade off" que ocurren en los organismos vivos.

El centollón habita un ambiente con fluctuaciones cíclicas anuales en sus variables (temperatura, salinidad, iluminación y otras asociadas a ellas). Ello sumado a que el tiempo generacional del centollón es mayor al de los ciclos ambientales, hace que el ambiente sea predecible -dentro de ciertos límites- a la percepción de la población. Se ha observado que *Paralomis granulosa* es una especie de desarrollo lento, con una madurez sexual retrasada en su ciclo de vida, iteroparidad, fecundidad relativamente baja, tiempo de vida largo, características éstas propias de poblaciones que exhiben una estrategia del tipo K.

Paralomis granulosa en el Canal Beagle puede ser considerada como una especie iteropara y de baja frecuencia de reproducción (BFR) en el sentido utilizado por Bull y Shine (1979). Estos autores señalan que el término "baja frecuencia" se refiere a las oportunidades de reproducción pasadas por alto, sin referirlas a una escala temporal. Jensen y Armstrong (1989) caracterizaron a *Paralithodes platypus* como una especie BFR por el desove bienal exhibido por las hembras multíparas y lo atribuyeron, en parte, a que esta especie ocupa ambiente más pobres (más fríos) donde la acumulación de recursos energéticos es más dificultosa y el gasto energético en actividades accesorias o de mantenimiento es mayor, comparada con *P. camtschatica*. De esta manera, las hembras multíparas no pueden completar el desarrollo del ovario en sólo un año de manera de permitirle así desovar anualmente ya que existe una limitación energética.

El caso de *Paralomis granulosa* es ligeramente distinto ya que por la duración de la embriogénesis (18 a 22 meses), las

hembras están imposibilitadas para desovar y portar huevos todos los años. Con los datos disponibles hasta el momento no es posible determinar si la duración de la embriogénesis -la más larga entre los Lithodidae conocidos- es causa o consecuencia de una limitación de tipo energético que no permite el desarrollo completo del ovario en sólo un año.

Las relaciones entre las variables del esfuerzo reproductivo delineadas en este trabajo, parecen ser contrarias a las suposiciones teóricas usuales, basadas en que los rasgos de la historia de vida son libres de evolucionar sólo bajo fuerzas demográficas (Stearns, 1980). Las limitaciones en la capacidad reproductiva pueden ser asignadas, en general, a dos categorías (Hines, 1982). La primera incluye limitaciones de tipo energético que pueden acotar el potencial reproductivo; por ejemplo, la superficie del tracto digestivo puede reducir el tamaño de la puesta en los peces teleósteos (Hubbs *et al.*, 1968). La segunda incluye límites del tipo físico o mecánico como por ejemplo, las dimensiones de la cabeza del neonato de los primates está relacionada con el tamaño del canal pelviano de las hembras (Leutenegger, 1979). O también en los cangrejos braquiuros, la cavidad del cuerpo aparece como limitante del tamaño de la puesta (Hines, *op. cit.*).

En el centollón las limitaciones de tipo volumétrico en el crecimiento del ovario, en la cantidad de embriones portados y en su tamaño denotan la existencia de límites de tipo físico o mecánico. La inversión diferencial de materia en la producción de huevos y en general, un alargamiento del ciclo reproductivo de la especie, sugieren la existencia de una limitación de tipo energética en el desarrollo de la reproducción.

Este alargamiento en el ciclo reproductivo hace que, comparada con otras especies de anomuros, *Paralomis granulosa* tenga una producción más baja de nuevos individuos que se incorporan anualmente a la población. Esto necesariamente debería ser compensado con una mayor supervivencia -comparada con las otras especies de la familia- para mantener estable la densidad poblacional. De hecho algunas características como la presencia de larvas muy cerca del fondo, de juveniles en grietas y de los adultos en grupos de alta densidad, sugerirían la existencia de una estrategia de protección a lo largo de todo el ciclo de vida.

3.6. CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados presentados sobre la reproducción y el crecimiento de *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, se resumen a continuación las principales conclusiones obtenidas en este trabajo:

- El ciclo reproductivo (el período entre dos apareamientos, desove y fecundación sucesivos) del centollón en el Canal Beagle es de dos años.

- La ecdisis en una hembra y la reproducción tiene lugar durante octubre y/o noviembre, cada dos años; aunque dentro de la población se trate de fenómenos anuales.

- La embriogénesis dura entre 18 y 22 meses con la probable existencia de un importante período de diapausia de alrededor de 10 meses; las larvas pueden nacer a partir del invierno hasta principios de la primavera.

- La oogénesis abarca un período de 36 meses.

- En la población de *Paralomis granulosa* del Canal Beagle conviven dos fracciones de individuos hembra: unas que portan embriones en estadio poco avanzado en su desarrollo, presentan un ovario en desarrollo y su caparazón no muestra signos de vejez; las otras, presentan embriones que están cercanos al nacimiento, el ovario bien desarrollado y el caparazón con epibiontes conspicuos.

- La talla de madurez sexual, durante los años 1989-1990, es de 57,7 mm LC en los machos y de 67,4 mm LC en las hembras. En las éstas la talla de madurez morfométrica resultó ser ligeramente mayor que la gonadal, mientras que en los machos se presume que la talla de madurez fisiológica es mayor a la gonadal y morfométrica, que se alcanzarían a la misma talla.

- Tanto la talla media de los machos como la de las hembras tienden a disminuir durante el período 1977-1990 en el Canal Beagle.

- Se encontraron algunas hembras, probablemente primíparas, que portan masas ovígeras con desarrollo heterogéneo. Se detectaron casos de poliembrionía.

- Las hembras del centollón pueden desovar sin haber sido fecundadas, pero pierden los huevos anembrionados poco tiempo después.

- La fertilidad crece conforme con la talla según una función potencial; existen diferencias entre las localidades de muestreo distantes aproximadamente 90 km probablemente debidas a la pérdida de los huevos.

- La existencia de masas ovígeras parciales indicarían la posible existencia de fallas en la reproducción en la población del centollón en el Canal Beagle

- Existe un incremento acelerado en los embriones al principio y al final de la embriogénesis, atribuido a la incorporación de agua.

- El crecimiento en los juveniles de *Paralomis granulosa* es similar en ambos sexos: el porcentaje de incremento por muda o factor de crecimiento es constante para animales mayores de 10 mm LC, del 12 por ciento. El factor de crecimiento es menor (aunque no estadísticamente significativo) si se trata de animales parasitados o con apéndices faltantes.

- Los juveniles del centollón mudan, principalmente durante los meses de noviembre, diciembre y enero.

- La frecuencia de muda disminuye a lo largo de la vida; es de una o dos veces al año en los animales menores de 40 mm LC; los mayores a esta talla mudan una sola vez al año y las hembras adultas mudan una vez cada dos años.

- La presencia de isópodos Epicaridea parásitos podría afectar la frecuencia de muda.

- *Paralomis granulosa* es la especie de Lithodidae conocida cuya embriogénesis es la más larga y el período larval más corto, abarcando dos zoeas que se desarrollan en no más de 22 días.

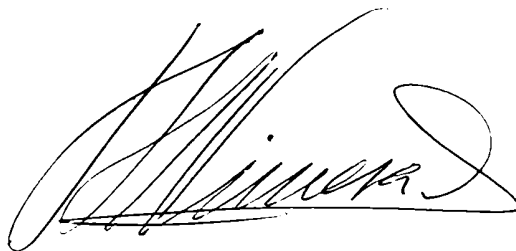
- En el continuo de estrategias r-K, la población del centollón del Canal Beagle puede ser considerada estratega K.

- El centollón es una especie con baja frecuencia de reproducción con trueques energéticos evidentes (al menos a la talla de madurez sexual).

- La especie presenta limitaciones en su capacidad reproductiva y hacen que la fecundidad no sea mayor del 7 % del peso o volúmen de su cuerpo. Otro 5 % sería destinado al crecimiento somático.



GUSTAVO A. LOVRIC



DR. JULIO H. VINUESA

CADIC

BIBLIOGRAFIA CITADA EN EL TEXTO

- ADIYODI, R.G., 1985. Reproduction and his control. En: **The biology of Crustacea** (Ed. D. Bliss) Vol 9. **Integument, pigment and hormonal processes** (Bliss y Mantel, Ed.). Academic Press, New York: 147- 216.
- ANDERSON, D.T., 1982. Embryology. En: **The biology of Crustacea** (D.E.Bliss, Ed.), Vol 2: **Embryology, Morphology and Genetics** (LG Abele, Ed.): 1-41 Academic Press, New York.
- ANGELESCU, V., 1960. Operación centolla en el Atlántico Sur. **Publ. Serv. Hidrog. Naval H 1013: 71 pp.**
- ARMSTRONG, D.A.; L.S.INCZE; D.L. WENCKER y J.L.ARMSTRONG, 1983. Distribution and abundance of decapod crustacean larvae in the southeastern Bering Sea with emphasis on commerical species. **OCSEAP RKP. NAB1-RAC-00059: 388pp.**
- BALESTRINI, C.; J.H.VINUESA; G.A.LOVRICH; C.E.MATTENET; P.V.MEDINA; C.SPERONI, 1990. Estudio de las corrientes marinas en los alrededores de la Península Ushuaia. **Contribución Científica N° 10 CADIC. 34 pp.**
- BELK, D., 1977. Evolution of egg size strategies in fairy shrimps. **S. West. Nat. 22: 99-105.**
- BERTUCHE, DA, WYNGAARD, JG, BOSCHI, EE., 1985. The fishery biology of Beagle Channel king crab (*Lithodes antarcticus*). **Proc. Int. king crab Symp, ANCHORAGE, ALASKA, USA, JAN 22-24 AK-SG 85-12.:249-266**
- BERTUCHE, D.A., J.G.WYNGAARD, C.E.FISCHBACH y E.E. BOSCHI. 1990. Population structural variation of the southern king crab, *Lithodes santolla* of the Beagle Channel, Argentina, from 1975 to 1989. **Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program, AK-SG-90-04: 411-426**
- BOSCHI, E.E., M.A. SCELZO y R. PEREZ HABIAGA, 1975, 1976. Informes de trabajo sobre el convenio entre el Proyecto de Desarrollo Pesquero (FAO), el Territorio Nacional de la Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur y el Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, relativo al estudio biológico pesquero de la centolla. **Mar del Plata, Inst. Biol. Marina I: 15 pp; II: 11 pp.; III: 7 pp y IV: 6pp.**
- BOSCHI, E.E.; BERTUCHE, D.A.; WYNGAARD, J.G., 1984. Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. **Contribución N°441 INIDEP Mar del Plata. Republica Argentina.**

- BOTSFORD, L., 1985. Models of growth. En: **Factors in adult growth**. A.M.Wenner (Ed.), **Crustacean Issues N°3**, F.R. Schram (Ed.), A.A. Bakelma, Rotterdam/Boston, 362pp.
- BOWMAN, T.E. y L.G.ABELE, 1982. Clasificación de the recent Crustacea. En: **The Biology of the Crustacea (D.Bliss, Ed.) Vol 1. Systematics, the Fossil Record and Biogeography (L.G. Abele, Ed.)**. Academic Press, N.Y., 319 pp.
- BRODERSEN, C.C.; P.M. ROUNDS y M.M. BABCOCK, 1990. Diet influences cannibalism in laboratory-held juvenile Red King Crabs (*Paralithodes camtschatica*). **Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program, AK-SG-90-04: 377-382**
- BULL, J.J. y R.SHINE, 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. **Amer. Nat.** 114: 296-316
- CAMPDONICO, I., 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot, en condiciones de laboratorio. (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae). **ANS. INST. PAT., Punta Arenas (Chile)**, 2:181-190.
- CAMPDONICO, I., 1977. Algunos aspectos biológico-pesqueros del recurso centollón, *Paralomis granulosa*, (Jacquinot) (Decapoda, Anomura, Lithodidae) en el Estrecho de Magallanes. **Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile)**, 8: 363-373.
- CAMPDONICO, I., 1979. Centollón. *Paralomis granulosa* (Jacquinot). Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae. En: **Estado actual de las principales Pesquerías Nacionales. Bases para un Desarrollo pesquero. CORFO - IFOP, Chile (Crustáceos): 1-11**
- CAMPDONICO, I., 1980. Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XII Region. (Año 1979). **Inf. Inst. Pat.**, 1, 39p.
- CAMPDONICO, I., L. GUZMAN y A. SANHUEZA. 1974. Madurez sexual en los machos de la centolla, *Lithodes antarcticus* del Area Punta Arenas-Porvenir, Estrecho de Magallanes. **An. Inst. Pat.** 5(1-2): 215-222.
- CAMPDONICO, I. y L. GUZMAN, 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions. (Decapoda, Anomura, Lithodidae). **Crustaceana** 40 (3): 272-285.
- CAMPDONICO, I. y M.B. HERNANDEZ, 1981. Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XIIª Región. (Temporada 1980 -81) **Inf. Inst. Pat.**, 4: 76 pp.

- CAMPODONICO, I.; M.B. HERNANDEZ y E. RIVEROS, 1983. Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XIIIª Región. Informe consolidado: Recurso Centollón. *Inf. Inst. Pat.*, 25: 97 pp.
- CAMPODONICO, I. y J. LOPEZ, 1988. Crecimiento de juveniles en cautividad. Diagnostico Bio-Pesquero de la centolla, XII Region. *Inf. Inst. Pat.* 43:22 pp.
- COMOGLIO, L.I.; J.H. VINUESA; G.A. LOVRICH, 1990. Feeding Habits of southern king crab *Lithodes santolla* and false southern king crab *Paralomis granulosa* in the Beagle Channel. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04: 315-325*
- CONAN, G.Y. y M. COMEAU. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1710-1719.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1978. L'ovogénese, la vitellogénine et leur contrôle chez le crustacé amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas). Comparaison avec d'autres Malacrostacés. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 119: 365-397.
- DIAZ, P., 1987. Diagnostico Bio-Pesquero del recurso centollón. *Inf. IFOP s/n, 46 pp.*
- DRAPER, N.R. y H. SMITH, 1981. *Applied regression analysis*. J. Wiley Y Sons Inc. Nueva York, 709 pp.
- FENUCCI, J.L.; C. VIRASORO; M.B. COUSSEAU y E.E. BOSCHI, 1974. Campaña Tierra del Fuego 74. Informe preliminar. Barco de Investigaciones "Cruz del Sur" 23 febrero-30 de marzo de 1974. *Contrib. Inst. Biol. Mar. Mar del Plata* 261: 37 pp.
- FISHER, R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford. 272 pp.
- GABE, M. 1968. *Techniques histologiques*. Masson et Cie., Paris. 1113 pp.
- GEAGHAN, J., 1973. Resultados de las investigaciones sobre la centolla *Lithodes antarctica* (Jacquinot) realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes. *Publs. Inst. Fom. Pesq., Santiago*, 52:70 p.
- GRANT, A., 1989. Marine invertebrate life histories - is there any value in mathematical modelling? En: Ryland, J.S. y P.A. Tyler (Eds.) *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms. Proceedings of the 23rd. European Marine Biology Symp. Olsen & Olson, Fredensborg, Denmark: 91-94*

- GRAY, G.W., 1963. Growth of mature female king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). Inf. Leaflet. N°26, Alaska Dept. of Fish and Game 4pp.
- GUZMAN, L. y C. RIOS, 1986. La doble exponencial potencial, una nueva función para describir la relación talla/fecundidad en la centolla (*Lithodes antarcticus* Jacquinet). En: La pesca en Chile, P.Arana (Ed.). Escuela de Cs. del Mar, UCV,:103-112.
- HANSON, J., 1962. Dictionary of ecology. Philosoph. Libr., N.Y.
- HARTNOLL, R.G., 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34: 281-293.
- HARTNOLL, R.G., 1983. Strategies of Crustacean Growth. Papers from the Conference on the Biology and Evolution of Crustacea, Aust. Mus. Sydney, J. Lowry (Ed.): 121-131.
- HAWKES, C.R.; T.R.MEYERS; T.C.SHIRLEY y T.M.KOENEMAN. 1986. The prevalence of the rhizocephalan *Briarosaccus callosus* Boschma, a parasite of king crabs (*Paralithodes camtschatica*, *P. platypus*, and *Lithodes aequispina*) of southeastern Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society* 115 (2): 252-257
- HAWKES, C.R.; T.MEYERS y T.C.SHIRLEY. 1987. Growth of Alaskan king crabs, *Paralithodes platypus* (Brandt) parasitized by the rhizocephalan *Briarosaccus callous* Boschma. *Crustaceana* 52 (1): 78-84.
- HERNANDEZ, M.B., 1986. Situación y perspectivas de explotación del recurso. La pesquería de la centolla, XII Región, Seminario Corfo-Ifop s/n, 8pp.
- HINES, A.H., 1982. Allometric constraints and variables of Reproductive effort in Brachyuran Crabs. *Mar. Biol.* 69: 309-320.
- HINES, A.H., 1986. Larval problems and perspectives in life histories of marine invertebrates. *Bull. Mar. Sci.* 39(2): 506-525
- HIRAMOTO, K. 1985. Overview of the golden king crab *Lithodes aequispina* fishery and its fishery biology in the Pacific waters of Central Japan. Proc. Int. King Crab Symp. Anchorage, AK, University of Alaska, Alaska Sea Grant Rpt. 85-12:297-315.
- HOOPES, D.T. y J.W.GREENOUGH, 1968. King Crab Research. Annual Rpt. 1968 - North Pacific Commission: 116-124.
- HOOPES, D.T. y J.F.KARINEN, 1972. Longevity and growth of tagged king crabs in the eastern Bering Sea. U.S. Fish. and Wildl. Serv., Fish. Bull. 70:225-226.

- HUBBS, C., M.S.STEVENSON y A.E.PEDEN. Fecundity and egg size in two central darter populations. **West. Nat.** 13:301-324
- INGLE, RW y C. GARROD, 1985. Ornamentations changes associated with growth of Falkland Island populations of *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1842-1847). **Crustaceana** 52: 220-224.
- ITURRASPE, R.; R.SOTTINI; C.SCHROEDER y J.ESCOBAR. 1989. Hidrología y variables climáticas del Territorio de Tierra del Fuego. Información básica. **Contribución Científica N° 7 CADIC: 196 pp.**
- JENSEN, G.C. y D.A. ARMSTRONG, 1989. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a cogener, *P.camtschatica*. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, 46 (6): 932-940.
- JEWETT S.C.; N.A. SLOAN y D.A. SOMERTON, 1985. Egg number and adult size in *Lithodes aequispina* from northern British Columbia. **Proc. Int. king crab Symp, ANCHORAGE, ALASKA, USA, JAN 22-24, AK-SG 85-12:137-143.**
- KERMACK, K.A. y J.B.S. HALDANE. 1950. Organic correlation and allometry. **Biometrika** 37:30-41.
- KOENEMAN, T.M. y D.V. BUCHANAN, 1985. Growth of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in southeast Alaskan waters. **Proc. Int. king crab Symp, ANCHORAGE, ALASKA, USA, JAN 22-24 AK-SG 85-12.:281-295.**
- KURATA, H., 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. **Bull. Hokkaido Reg. Fish. Lab.**, 24: 1-115.
- LEUTENEGER, W. 1979. Evolution of litter size in primates. **Am. Nat.** 114: 525-531
- LOVETT, D.L. y D.L. FELDER, 1989. Application of regression techniques to studies of relative growth in crustaceans. **J. Crust. Biol.** 9(4): 529-539.
- LOVRICH, G.A., MS. Ciclo anual de las larvas de braquiuros y anomuros en el Canal Beagle, Argentina.
- MACARTHUR, R.H. y E.O. WILSON, 1967. The theory of Island Biogeography. **Princeton Univ. Press. Princeton, N.J. 203 pp.**
- MACDONALD J.D.; R.B. PIKE y D.I. WILLIAMSON, 1957. Larvae of the British species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus*, *Lithodes* (Crustacea, Decapoda). **Proc. Zool. Soc. London** 128: 209-257

- MACDONALD, P.D.M., 1987. Analysis of length-frequency distributions. **En: The age and growth of fish.** RC Summerfelt y GE Hall (Eds.) The Iowa State University Press: 371-384.
- MACDONALD, P.D.M. y T.J. PITCHER, 1979. Age groups from size frequency data: a versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. **Fish. Res. Board Can.** 36:987-1001.
- MACPHERSON, E., 1988. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. **Monogr. Zool. Mar.**, 2: 9-153.
- MATSUURA, S. y K. TAKESHITA, 1979. Further observations on molting and growth of the laboratory reared King Crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). **Rep. Fish Res. Lab. Kyushu Univ.** N°4:115- 118.
- MATSUURA, S. y K. TAKESHITA, 1990. Longevity of Red King Crab, *Paralithodes camtschatica*, revealed by long-term rearing study. **Proc. Int. Symp. King & Tanner Crabs.** AK-SG 09-04: 181-188.
- MATSUURA, S.; K. TAKESHITA; H. FUJITA y S.KAWASAKI, 1971. Reproduction and fecundity of the female King crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the waters off western Kamchatka. I. Observations of the ovarian eggs and the spawned eggs attached to pleopods. **Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.** 5: 147-159
- MATSUURA, S.; K. TAKESHITA; H. FUJITA y S.KAWASAKI, 1972. 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.** 8: 169-190.
- MARUKAWA H., 1933. Biological and fishery research on Japanese King crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). **J. Imp. Exptl. Sta. Tokyo**, 4(37): 24-31.
- MAUCLINE, J., 1973. The broods of British Mysidacea (Crustacea). **J. Mar. Biol. Ass U.K.** 53: 801-817.
- MAUCLINE, J., 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters - an assessment. **J.Cons. Int. Explor. Mer.** 37:162-169.
- MCCAUGHRAN, D.A. y G.C.POWELL, 1977. Growth model for Alaska king crab *Paralithodes camtschatica*. **J. Fish. Res. Board Can.** 34: 984- 995.
- MC MULLEN, J. 1969. Effects of delayed mating on the reproduction of King Crab *Paralithodes camtschatica*. **J.Fish.Res.Bd.Can.** 26 (10): 2337-2740.

- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation. *Mar. Biol.* 41: 49-52.
- NAKANISHI, T., 1987. Rearing condition of eggs, larvae and post-larvae of king crab. *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 37: 57-161.
- OTTO, R.S., 1990. An overview of Eastern Bering Sea King and Tanner Crab Fisheries. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04: 9-26.*
- OTTO, R.S. y P.A. CUMMISKEY, 1985. Observations on the reproductive biology of golden king crab (*Lithodes aequispina*) in the Bering Sea and Aleutian Islands. *Proc. Int. king crab Symp, ANCHORAGE, ALASKA, USA, JAN 22-24 AK-SG 85-12.:123-135.*
- OTTO, R.S. y P.A. CUMMISKEY, 1990. Growth of adult male blue crab (*Paralithodes platypus*). *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Alaska. AK-SG 90-04:245-257.*
- OTTO, R.S.; R.A. MACINTOSH y P.A. CUMMISKEY, 1990. Fecundity and other Reproductive parameters of female red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay and Norton Sound, Alaska. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04: 65-90*
- PANDIAN, T.J., 1970. Ecophysiological studies on the developing eggs and embryos of the European lobster *Homarus gammarus*. *Mar. Biol.* 5(2): 154-167.
- PAUL, J.M. y A.J. PAUL 1990. Reproductive success of sublegal size male red king crab with access to multiple mates. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04:37-50.*
- PAYRO, R.J., 1898. *La Australia Argentina. Excursión periodística a las costas patagónicas, Tierra del Fuego e Isla de los Estados.* Centro Editor de América Latina, 1982, Vol 1 y 2: 498 pp.
- PIANKA, E., 1970. On r and K selection. *Amer. Nat.* 104:592-597.
- PIANKA, E. y W.S. PARKER, 1975. Age-specific reproductive tactics. *Amer. Nat.* 109: 453-564.
- POWELL, G., 1967. Growth of king crabs in the vicinity of Kodiak Island, Alaska. *Inf. Leaflet. Dept. Fish Game, Alaska, 92: 106 pp.*

- POWELL, G.C. y R.B. NICKERSON, 1965. Reproduction of King Crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22 (1):101-111.
- POWELL, G.C.; K.E. JAMES y C.L. HURD, 1973a. Ability of male king crab *Paralithodes camtschatica* to mate repeatedly. *Fish Bull* 72(1): 171-179.
- POWELL, G.C.; B. SHAFFORD y M. JONES, 1973b. Reproductive biology of young adult king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) at Kodiak, Alaska. *Proc. Nat. Shellfish Ass.*, 63: 77-87.
- RABASSA, J.O.; C. HEUSSER y R. STUCKENRATH. 1986. New data on Holocene sea transgression in the Beagle Channel: Tierra del Fuego, Argentina. *Quat. South America and Antarctic Peninsula* 4:291-309.
- RAVEN, C.P., 1961. *Oogenesis: The storage of developmental information*. Pergamon Press, N.Y.: 274 pp.
- REAKA, M.L., 1979. The evolutionary ecology of life history patterns in stomatopod Crustacea. Pags. 235-260 en S.E. Stancyk Ed. *Reproductive ecology of marine invertebrates*. Contrib. Belle W. Baruch Libr. Mar Sci. N° 9. Univ. South Carolina Press.
- RICE, S.D.; C. BRODERSEN y P. J. ARASMITH, 1985. Feeding rates, molting success and survival of juvenile red king crabs at different temperatures. *Proc. Int. Symp. King Crab, Alaska Sea Grant Rpt N° 85-12:187-191*.
- RICKER, W.E. 1973. Linear regression in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 409-434.
- RODIN, V.E., 1990. Population biology of the king crab *Paralithodes camtschatica* Tilesius in the North Pacific Ocean. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04: 133-144*.
- ROHLF, F.J., 1982. BIOM, a package of statistical programs to accompany the text BIOMETRY. MS.
- ROUNDS, P.M.; C. BRODERSEN y M.M. BABCOCK, 1990. Effects of cohort density and habitat on survival and growth of juvenile red king crab *Paralithodes camtschatica*. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Alaska. AK-SG 90-04:209-217*
- SAKUDA, H.M., 1958. Observations of molting female king crabs (*Paralithodes camtschatica*). *Special Sci. Rpt. Fish. N° 274, U.S. Dept Interior, Fish Wild. Serv.* 4pp.

- SANHUEZA, A.S., 1976. Aspectos biológico-pesqueros del recurso centolla (*Lithodes antarctica* Jacquinot). *Inf. Pesq. IFOP, Santiago*, 61: 24pp.
- SAPELKIN, A.A. y V.Y. FEDOSEEV, 1980. Espermatogénesis en el cangrejo de Kamchatka. *Biologiya Morya* 2: 57-61 (en ruso).
- SASAKAWA, Y., 1975. Studies on blue king crab resources in the western Bering Sea. III. Ovarian weight, carried egg number and diameter. *Bull J. Jap. Soc. Sci. Fish.* 41: 941-944.
- SASTRY, A.N. 1983. Pelagic larval ecology and development. En: *The biology of the Crustacea* (D.K.Bliss Ed.) Vol 7: *Behavior and Ecology* (Vernverg y Vernverg Eds.): 214-282.
- SCELZO, M y E.E. BOSCHI, 1973. Aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los crustáceos decápodos anomura del Atlántico sudoccidental frente a las costas argentinas. *Trab. V Congr. Latinoam. Zool.* 1: 204-216.
- SLOAN, J. 1984. Incidence and effects of parasitism by the rhyzocephalan barnacle *Briarosaccus callosus* Boschma in the golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from deep fjords in northern British Columbia, Canada. *J.Exp.Mar.Biol. Ecol.*, 84: 111-131
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF, 1981. *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman y Cia., N.Y., New York, 859 pp.
- SOMERTON, D.A., 1979. MATURE: A program for estimating the size of sexual maturity from Crab morphometric data. *Norfish - NC15*.
- SOMERTON, D.A., 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*:37:1488-1494.
- SOMERTON, D.A., 1981. Contribution to the life history of the deep-sea king crab, *Lithodes couesi*, in the Gulf of Alaska. *Fish. Bull.US* 79:259-269
- SOMERTON, D.A. y R.A. MACINTOSH, 1983. The size at sexual maturity of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in Alaska. *Fish.Bull.,US* 81:621-628.
- SOMERTON, D.A. y R.A. MACINTOSH, 1985. Reproductive biology of the female blue king crab *Paralithodes platypus* near the Pribilof Islands, Alaska. *J.Crust.Biol.* 5 :365-376.
- SOMERTON, D.A. y R.S. OTTO, 1986. Distribution and reproductive biology of the golden King Crab, *Lithodes aequispina*, in the Eastern Bering Sea. *Fish. Bull.*,84:571-584.

- STEARNS, S.C., 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- STEARNS, S.C., 1977. The evolution of life history traits. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171
- STEARNS, S.C., 1980. A new view of life history evolution. *Oikos* 35: 266-281
- STEARNS, S.C., 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3: 259-268.
- STEVENS, B.G. y J.E.MUNK, 1990. A temperature dependent growth model for juvenile red king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Kodiak, Alaska. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Alaska. AK-SG 90-04:293-304.*
- STONE, R.P. y C.E.O'CLAIR, 1990. Seasonal migration of primiparous and multiparous female red king crabs (*Paralithodes camtschatica*). *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program AK-SG 90-04: 189-191.*
- TAKEUCHI, I., 1960. On the rearing experiment of young king crabs *Paralithodes camtschatica* in the eastern Bering Sea. Observations on molting and growth. *Hokk. Pref. Fish. Exp. St. Mo. Rpt.* 17(2):453-60
- TEMPLEMAN, W., 1948. The life history of the lobster (*Homarus americanus*). *Newfoundland Gov. Dept. Nat. Res. Fish. Svc. Bull.*, 15: 1-42.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1-45
- UNDERWOOD, A.J., 1974. On models for reproductive strategy in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.* 108: 874-878.
- VANCE, R.R., 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.* 107: 353-361.
- VINOGRADOV, L.G. 1945. El ciclo de vida anual y migraciones del cangrejo en el sector norte de la costa oeste de Kamtchatka. *Okean.*, 19: 3-53 (en ruso).
- VINUESA, J.H., 1974. Observaciones sobre la distribución de crustáceos decápodos reptantes en la ría de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina) I. El litoral Rocoso. *Physis Secc. A.* 33(87): 433-441.
- VINUESA, J.H., 1982. Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis doctoral Inedita. FCEyN UBA. 144pp.

- VINUESA, J.H., 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Cont No 441 INIDEP 75-95.
- VINUESA, J.H., 1985. Differential aspects of the southern king crab (*Lithodes antarcticus*) in two latitudinally separated locations. Proc. Int. King Crab Symp., Alaska Sea Grant Program, Anchorage, Alaska, USA, Jan. 22-24:267-279.
- VINUESA, J.H., 1987. Embryonary development of *Lithodes antarcticus* Jacquinot (Crustacea, Decapoda, Lithodidae) developmental stages, growth and mortality. *Physis* Secc. A, 45 (108):21-29.
- VINUESA, J.H., 1989. Incidencia y efectos del parasitismo en dos especies de litódidos, *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle. *Physis* (Secc. A) 111(47): en prensa
- VINUESA, J.H. 1991. Biología y pesquería de la centolla (*Lithodes santolla*). *Atlántica, Rio Grande*, 13(1):233-244
- VINUESA, J.H., MS. Gemetogenesis in the southern king crab *Lithodes santolla* (Molina).
- VINUESA, J.H. y R. LOMBARDO, 1982. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot. *Physis*, sec "A", 40(99):59-74.
- VINUESA, J.H.; L.FERRARI; R.J.LOMBARDO. 1985. Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Marine Biology*, 85(1):83-88 .
- VINUESA, J.H. ; G.A. LOVRICH; L.I. COMOGLIO, 1989. Temperature - Salinity effects on the development of false southern King Crab (*Paralomis granulosa*) *Thalassas* 7: 51-56
- VINUESA, JH; G.A. LOVRICH y L.I. COMOGLIO, 1990. Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Program: AK-SG-90-04: 259-271*
- VINUESA, J.H.; G.A. LOVRICH y L.I. COMOGLIO, MS. Maduración sexual y crecimiento en las hembras de centolla, *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el Canal Beagle.
- WALLACE, W.; C. PERTUIT y A. HVATUM, 1949. Contribution to the biology of the King Crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Fish. Leafl. U.S. Fish Wildl. Serv. Washington D.C.*, 340: 50 pp.

- WEAR, R.G. 1974. Incubation in british Decapod Crustacea and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 54: 745-762
- WEBER, D.D., 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Bureau Comm. Fish. US Fish Wild. Serv. Washington DC*, 860:21-53.
- WEBER, D.D. y T. MIYAHARA, 1962. Growth of the adult male king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *U.S. Fish and Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 62: 53-75.
- WILLIAMS, G.C., 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 307 pp.