

LITHODIDAE

Gustavo A. Lovrich



INTRODUCCIÓN

Las centollas están entre los artrópodos más grandes del mundo, con ejemplares de tamaño extremo de más de 1,5 m de apertura entre patas y más de 10 kg de peso. Su gran tamaño les valió, entre varios apelativos, el nombre vulgar de *King Crab* en inglés, o *crabe royal* en francés, por ejemplo. Sin embargo el significado del género *Lithodes* (del griego *lithos*=roca, y *eidōs*=forma) que le da nombre a la familia significa “parecido a una roca” o “de naturaleza o estructura rocosa”. Como son especies de interés comercial nombres vernáculos idénticos fueron usados frecuentemente para denominar diferentes especies. Varias de éstas se encuentran en aguas de plataformas continentales en altas concentraciones que han sustentado pesquerías importantes y muy rentables. Constituyen un producto muy apreciado en la gastronomía mundial por su alto rendimiento en carne, delicado sabor y textura. Quizás el programa televisivo “Pesca Mortal” haya coronado su popularidad a nivel masivo, sobre todo por las condiciones meteorológicas extremas en el que se desarrolla su pesca.

La mayor parte de la información científica sobre litódidos ha sido generada a partir de la necesidad del conocimiento biológico para el manejo de sus pesquerías, en el Pacífico Norte desde el Mar de Japón hasta Alaska, en el sur de Sudamérica y más recientemente en el mar de Barents (Zaklan, 2002; Jørgensen *et al.*, 2005; Stevens, 2014b). La reciente aparición de centollas en la Antártida ha motivado estudios ecológicos y biogeográficos que han cambiado el paradigma aceptado hasta finales de la década de 1990 sobre la inexistencia de cangrejos en aguas polares australes (Arntz *et al.*, 1994; Thatje y Arntz, 2004; Hall y Thatje, 2011). En este trabajo se reseña la información de los litódidos del sur de América del Sur y la información más detallada y específica sobre

otras especies y pesquerías puede ser encontrada en Stevens (2014b)

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La familia Lithodidae se originó en el Pacífico Norte, donde se encuentra la diversidad más alta y habita el 70% de las hasta ahora 121 especies conocidas (Zaklan, 2002; Stevens y Lovrich, 2014). El origen evolutivo del grupo es relativamente reciente y está en el orden de los 15-30 millones de años. Los integrantes de esta familia se diversificaron, conquistaron las aguas profundas del océano Pacífico y atravesaron las aguas subtropicales durante su radiación adaptativa hacia el hemisferio sur, a lo largo de la costa pacífica de América (Bouvier, 1896; Hall y Thatje, 2009). Los litódidos tienen una amplia distribución vertical: desde el intermareal hasta unos 3.500 m de profundidad (Hall y Thatje, 2011). Su distribución en aguas someras está restringida por su tolerancia térmica hasta los 13°C y las especies de aguas profundas y frías, están excluidas de las aguas de las plataformas continentales templadas (Hall y Thatje, 2009; Hall y Thatje, 2011).

En América del Sur se distribuyen 34 especies de centollas pertenecientes a 4 géneros (23 *Paralomis* spp., 7 *Lithodes* spp., 3 *Neolithodes* spp., y 1 *Glyptolithodes* sp., (Stevens y Lovrich, 2014). Todos estos géneros se habrían originado en aguas profundas, conquistado aguas someras en tiempos geológicos recientes (Hall y Thatje, 2009). Varias de las especies de litódidos sudamericanos se las conoce por el registro de unos pocos ejemplares (*e.g.* *Lithodes galapagensis*, *P. tuberipes*). No obstante, la exploración en búsqueda de nuevas pesquerías de crustáceos en general, aumenta el conocimiento sobre la diversidad de este grupo.

En el extremo austral de Sudamérica, *i.e.* al sur de los 35°S de latitud y que correspondería a la provincia zoogeográfica Magallánica *sensu* Bos-



Lithodidae

chi (2000), se distribuyen 10 especies de litódidos (Figura 1). Dos de estas especies, *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, son muy abundantes y están presentes en ambos márgenes del continente en particular alrededor de Tierra del Fuego, a tal punto de haber sostenido varias pesquerías desde la década de 1930. Existen especies que sólo se distribuyen en uno de los lados, atlántico o pacífico, como *P. otsuae* y *P. tuberipes* sobre la costa pacífica, *P. longidactylus*, o *L. ferox* sobre el margen continental atlántico. Las islas Georgias del Sur constituyen un claro ejemplo de transición para la fauna subantártica y antártica, en donde

aparecen especies de litódidos comunes al extremo sur americano y que también se encuentran en la Antártida. Un caso notable es el de *Neolithodes diomedea* que es una de las especies con el rango de distribución latitudinal más amplio, distribuyéndose en ambos hemisferios, desde México hasta las Islas Georgias del Sur (Stevens y Lovrich, 2014). En Antártida el primer registro de litódidos es relativamente reciente y corresponde al de *L. turkayi* (Klages *et al.*, 1995). En la actualidad se conocen otras 4 especies para el sector Atlántico que incluye a la Península Antártica (Figura 1).

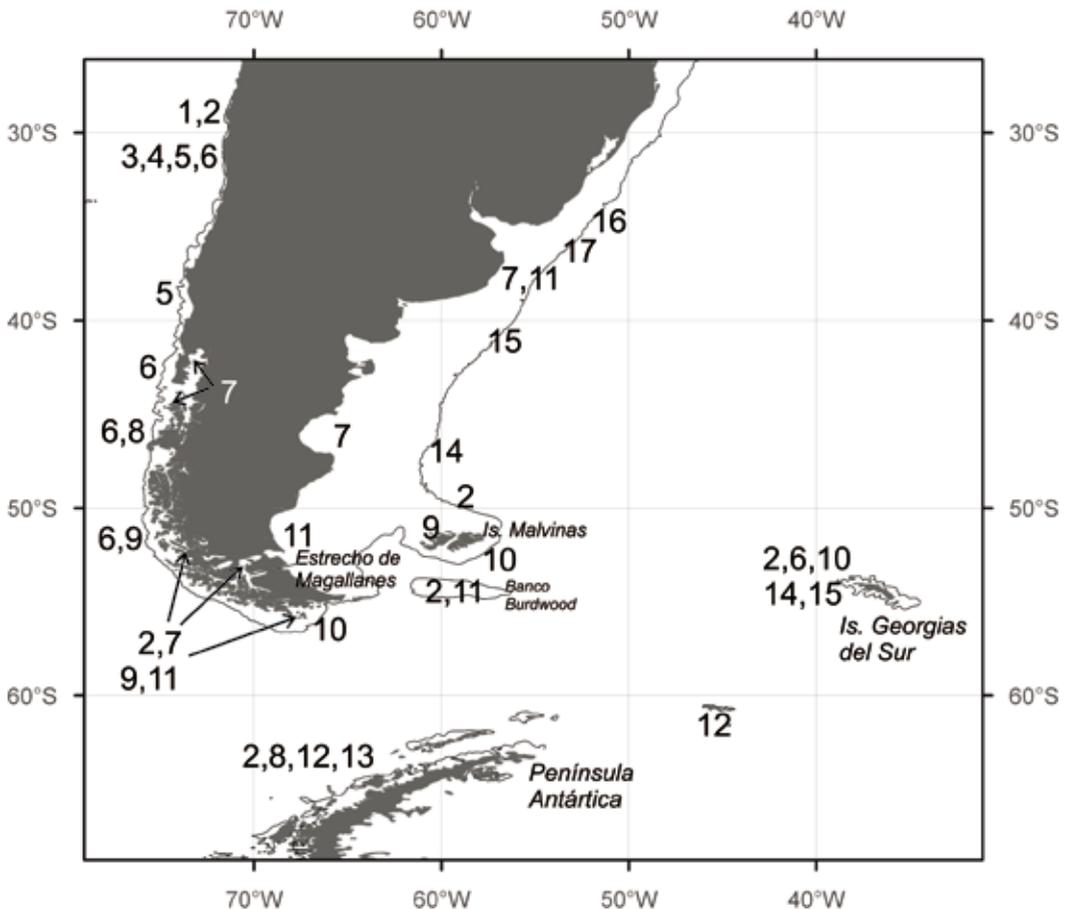


Figura 1: Distribución geográfica de litódidos en el extremo austral de América. Referencias: 1 *Paralomis chilensis* Andrade, 1980; 2 *Lithodes turkayi* Macpherson, 1988; 3 *Glyptolithodes cristatipes* (Faxon, 1893); 4 *Lithodes panamensis* Faxon, 1893; 5 *Paralomis otsuae* Wilson, 1990; 6 *Neolithodes diomedea* (J. E. Benedict, 1895); 7 *Lithodes santolla* (Mollina, 1782); 8 *Paralomis tuberipes* Macpherson, 1988; 9 *Paralomis granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846); 10 *Paralomis spinosissima* Birstein & Vinogradov, 1972; 11 *Lithodes confundens* Macpherson, 1988; 12 *Paralomis birsteini* Macpherson 1988; 13 *Neolithodes yaldwini* Ahyong & Dawson, 2006; 14 *Paralomis anamerae* Macpherson, 1988; 15 *Paralomis formosa* Henderson, 1888; 16 *Paralomis longidactylus* Birstein & Vinogradov, 1972; 17 *Lithodes ferox* Filhol, 1885. Readaptado de (Stevens y Lovrich, 2014).



SISTEMÁTICA

A nivel específico la taxonomía de la familia Lithodidae es bastante estable, con dos subfamilias Hapalogatrinae y Lithodinae, y con descripción de nuevas especies recientes principalmente provenientes de ambientes extremos (e.g. mar profundo, Antártida). Sin embargo, las clasificaciones jerárquicas superiores y sus implicancias evolutivas han sido objeto de intenso debate. Los litódidos se originaron en el intermareal del Pacífico nororiental y la aparición de la familia aparentemente data de unos 13-15 Ma, evidenciado estudios moleculares (Cunningham *et al.*, 1992) y el registro fósil (Feldmann, 1998).

Existen dos posiciones antagónicas sobre la evolución de los litódidos respecto de los cangrejos ermitaños pagúridos, que informalmente se han denominado “de ermitaño a Rey” o “de Rey a ermitaño”, respectivamente. Una dicotomía fortuita que impulsó una falsa rivalidad científica, aunque igualmente interesante. La primera hipótesis “de ermitaño a Rey” propone que las centollas han evolucionado a partir de los pagúridos, y el término fue acuñado a partir de evidencias moleculares aplicadas a la filogenia de pagúridos y litódidos (Cunningham *et al.*, 1992). Sin embargo, la idea surgió en el siglo XIX, cuando se postuló que los ermitaños desarrollaron más el lado izquierdo de su abdomen por alojarse en conchas de caracoles que son dextrógiras. Por tanto, la asimetría abdominal de los litódidos hembras sería un carácter heredado de sus antecesores ermitaños, que tomaron la forma de cangrejo y abandonaron sus conchas (ver revisión de McLaughlin, 2014). Análisis moleculares más recientes demuestran el origen polifilético de los paguroideos “asimétricos”, que complica la interpretación del origen de ambos grupos (McLaughlin, 2014). La hipótesis “de Rey a ermitaño” ha sido sostenida con cambios morfológicos especialmente en larvas y primeros juveniles, y secundariamente en adultos. En particular la principal evidencia de un ancestro “centolla” que precedió a los cangrejos ermitaños es la de decalcificación del pleon (McLaughlin *et al.*, 2004, 2007; McLaughlin, 2014). Estudios cládicos a partir de 79 caracteres morfológicos externos revelaron que los litódidos tienen un origen parafilético (McLaughlin *et al.*, 2007), *i.e.*, poseen un antecesor común con los pagúridos, sin que éstos últimos sean necesariamente los antecesores de las centollas. Sin embargo, el debate continúa

y no existe consenso respecto al origen del grupo, salvo que no es monofilético.

MORFOLOGÍA

Las centollas (como otros artrópodos) están cubiertas externamente por un exoesqueleto rígido, compuesto mayormente por quitina y carbonato de calcio. El cuerpo está dividido en cefalotórax (los tagmas cefalon y tórax fusionados) y abdomen. La cobertura dorsal y lateral del cefalotórax es comúnmente denominada caparazón y está aplanado dorso-ventralmente. Dorsalmente tiene un aspecto aproximadamente pentagonal y está dividido en regiones bien definidas por surcos que recuerdan una letra “H” (Figura 2). Generalmente está recubierto de espinas o gránulos en número y tamaño variado y en muchos casos el número de espinas es diagnóstico para cada especie. Tienen cinco pares de apéndices (pereiópodos), el primer par está transformado en pinzas, generalmente la derecha es más robusta. Del segundo al cuarto par, los pereiópodos son patas caminadoras. El quinto par está reducido y plegado debajo del caparazón en la cámara branquial, y sirve principalmente para la limpieza de branquias y masas ovíferas (Figura 3B). Los pereiópodos constan de 7 segmentos desde la coxa hasta el dactilopodito (Figura 3A).

El abdomen está plegado debajo del cefalotórax y su morfología es útil para la diferenciación sexual (Figura 3A). En los machos el abdomen es simétrico y carecen de pleópodos (Figura 3B). Las hembras tienen el abdomen con placas que son más grandes del lado izquierdo y tienen pleópodos que portan los huevos (Figura 3C). Los gonoporos femeninos están ubicados ventralmente en la coxa del tercer par de pereiópodos y los masculinos se ubican en el quinto par. La descripción morfológica detallada de las especies que aquí se mencionan y de otras pueden ser encontradas en los trabajos de Macpherson (1988) y Donaldson y Byersdorfer (2014).

LARVAS

En la familia se encuentran especies con diferentes desarrollos larvarios. Los más prolongados, e.g. *Paralithodes camtschaticus* constan de una prezoa, 4 estadios zoea y una megalopa (o glaucothoa), *Lithodes* spp. en general tienen 3 estadios zoea y una megalopa, y *Paralomis* spp.



Figura 2: Vista dorsal de un ejemplar macho de *Lithodes confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego. Se indican las regiones en las que se divide el caparazón: cardíaca (C), gástrica (G), branquiales (B). La barra de escala representa 50 mm.

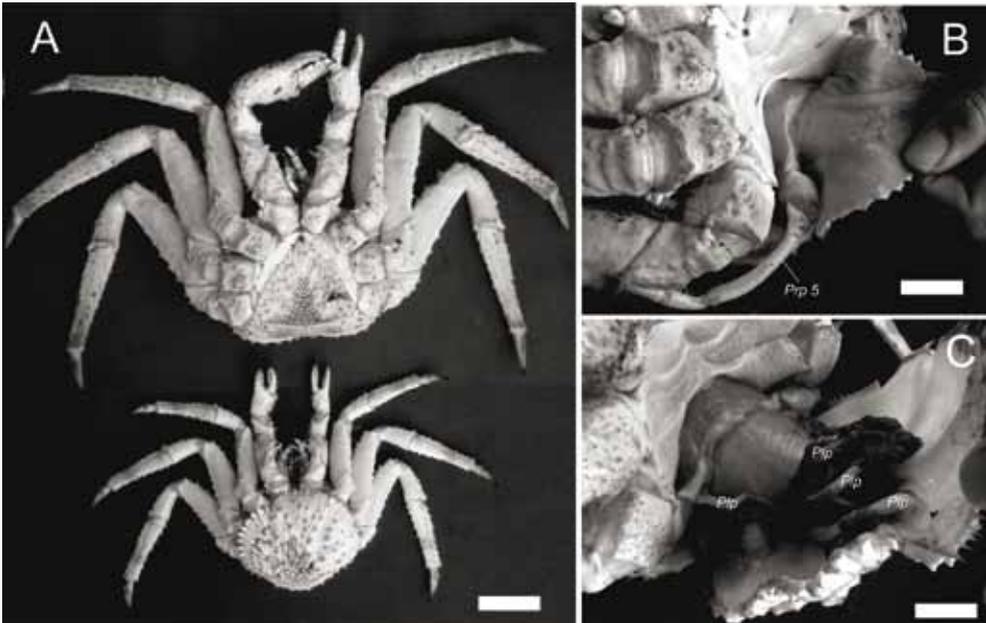


Figura 3: Vista ventral de ejemplares macho y hembra (A) de *Lithodes confundens*. En los paneles de la derecha se visualizan los abdomenes abiertos del macho (B) y de la hembra (C), donde se indica el quinto pereiópodo derecho del macho (Prp 5) y los 4 de los 6 pleópodos (PLp) de la hembra. Las sedas de la hembra son oscuras y tienen restos de cápsulas de huevos, denotando que es post-ovígera. Las barras de escala representan 50 mm (A) y 25 mm (B y C).



tienen 2 estadios zoea y una megalopa (Thatje y Mestre, 2010; Stevens, 2014a). La descripción morfológica presentada a continuación corresponde a las de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Campodonico, 1971; Campodonico y Guzmán, 1981; McLaughlin *et al.*, 2003). La zoea I tiene el cuerpo claramente dividido en un cefalotórax aplanado dorso-ventralmente y abdomen subcilíndrico extendido, y de un largo aproximado de 5 mm (Figura 4). El cefalotórax tiene una espina rostral conspicua y otras dos posterolaterales. Tiene ojos sésiles (*L. santolla*) o pedunculados (*P. granulosa*). Los apéndices cefalotorácicos son pares: anténula, antena, mandíbula, maxilula, maxila, tres pares de maxilipedios con el tercero rudimentario (*L. santolla*) o con 4 pares de pereopodos bien desarrollados y el quinto más pequeño (*P. granulosa*). El abdomen está dividido en 5 somitos y el telson. El telson tiene 9 pares de espinas distales (*L. santolla*) y 9 u 11 pares en *P. granulosa*. En la zoea II de *L. santolla* los apéndices cefalotorácicos avanzan en su desarrollo, los 5 pereopodos están más desarrollados y segmentados, y los pleópodos claramente visibles (al igual que en las zoeas II de *P. granulosa*). *L. santolla* tiene esbozos de urópodos y *P. granulosa* no los tiene. Las zoeas III de *L. santolla* tienen el abdomen con 6 segmentos con pleópodos birramosos y el telson, con urópodos visibles. Las megalopas tienen un cefalotórax circular a oval, sin regiones bien delimitadas y con espinas: 16 pares simples o bífidas en *L. santolla* o 27 pares bífidas y con una seda lateral en *P. granulosa*. Los pereopodos están armados con espinas. El abdomen es subcilíndrico, ligeramente aplanado dorso-ventralmente, con tergitos calcificados y con espinas. Cuando presentes, los pleópodos son birramosos, desiguales, pares, en pleópodos 2 a 5, utilizados para la natación.

ANATOMÍA

La siguiente descripción está realizada sobre la base de los trabajos de Marukawa (1933), Donaldson y Byersdorfer (2005, 2014). El sistema digestivo está constituido por la boca, esófago, estómago, intestino medio y posterior, y ano. La glándula digestiva es el hepatopáncreas, un órgano conspicuo que puede llegar a ocupar casi todo el cefalotórax, con funciones digestivas y de órgano de reserva. El estómago tiene funciones masticatorias a través del molinillo gástrico (constituido por crestas qui-

tinosas) ubicado en la sección pilórica (posterior a la sección cardíaca del estómago). Las excreciones se realizan a través del ano y de la glándula verde. Esta última de aspecto esponjoso, localizada en la porción posterior del cerebro y longitudinalmente a los lados del estómago, que se conectan a través de un ducto delicado con un orificio de salida en la base de la antena.

El sistema nervioso está compuesto por un ganglio supraesofágico (protocerebro) localizado posteriormente a los ojos, debajo de la base del rostro; un ganglio ventral debajo del hepatopáncreas en el centro del torax; dos ojos pedunculados cuyos nervios se conectan a la parte anterior del protocerebro. Incluye también varios órganos sensoriales como los estetascos en las anténulas, estatolitos en la base de las antenas, sedas sensoriales y propioceptores distribuidos en todo el cuerpo.

El sistema respiratorio está formado por 11 pares de branquias, localizadas a ambos lados del cefalotórax y cubiertas por el caparazón. Las branquias son del tipo tricobranquias y tienen numerosos filamentos plumosos sobre un eje. El sistema circulatorio está constituido por el corazón, arterias y una cavidad pericárdica. La sangre venosa fluye entre los hemocelos entre varios órganos. El seno branquial conduce la sangre venosa a través de las lamelas branquiales, donde ocurre el intercambio de dióxido de carbono y oxígeno, retornando a través de la arteria branquial. La sangre arterial pasa desde la vena branquial e ingresa en el seno pericárdico y fluye fuera del corazón.

El sistema reproductivo está compuesto por un par de gónadas. Los testículos están ubicados entre el primer y segundo segmento abdominal, y extenderse hasta la parte posterior del caparazón. Los testículos tienen túbulos seminíferos donde se originan los espermatozoides. En los testículos las células sexuales se disponen en cohortes, y las distintas capas de espermatogonias y espermatocitos I y II se diferencian perfectamente en cortes histológicos (Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998). La porción terminal de los testículos se ensancha y constituye el conducto deferente, donde se forman y acumulan a lo largo del año los espermátóforos, que son extruidos a través del gonoporo en la base del quinto par de pereópodos al momento de la cópula (Figuras 3 y 4). Las hembras tienen un par de ovarios localizados dorsalmente al hepatopáncreas. Cuando están compuestos por oocitos en vitelogénesis primaria (de color



Lithodidae

blanquecino a amarillo tenue) se visualiza una conexión entre ambos ovarios posterior a la sección cardíaca del cefalotorax. El ovario maduro puede ocupar gran parte de la cavidad cefalotorácica y el pleon. Cada ovario se comunica con el gonoporo a través de un corto oviducto.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

REPRODUCCIÓN

Los litódidos del extremo austral de América y Atlántico Sur tienen ciclos reproductivos anuales, bienales o asincrónicos, y, en general, relativamente largos. El ciclo reproductivo se inicia con el apareamiento, que ocurre a fin de la primavera y principios del verano (Figura 4). En el Canal Beagle se encuentran parejas de *P. granulosa* en abrazo precopulatorio durante noviembre y

de *L. santolla* durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002b). En la costa Atlántica de Tierra del Fuego, las parejas de *L. confundens* aparecen en el intermareal también durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002a), y en las Islas Georgias del Sur se encontraron parejas entre julio y octubre (Otto y MacIntosh, 1996). Las parejas están formadas por un macho en estadio intermuda y una hembra en premuda. Observaciones en cautividad indican que el abrazo precopulatorio en *L. santolla* puede durar típicamente entre 1 y 10 días. Durante este periodo el macho con sus pinzas sostiene a la hembra por las pinzas y primeros pares de pereiópodos (Figura 4). Antes de la fecundación la hembra muda su exoesqueleto y seguidamente ocurre el apareamiento. En *L. santolla*, *L. confundens* y *P. granulosa* los machos son generalmente más grandes que las hembras y en las primeras dos especies los tamaños de los componentes de

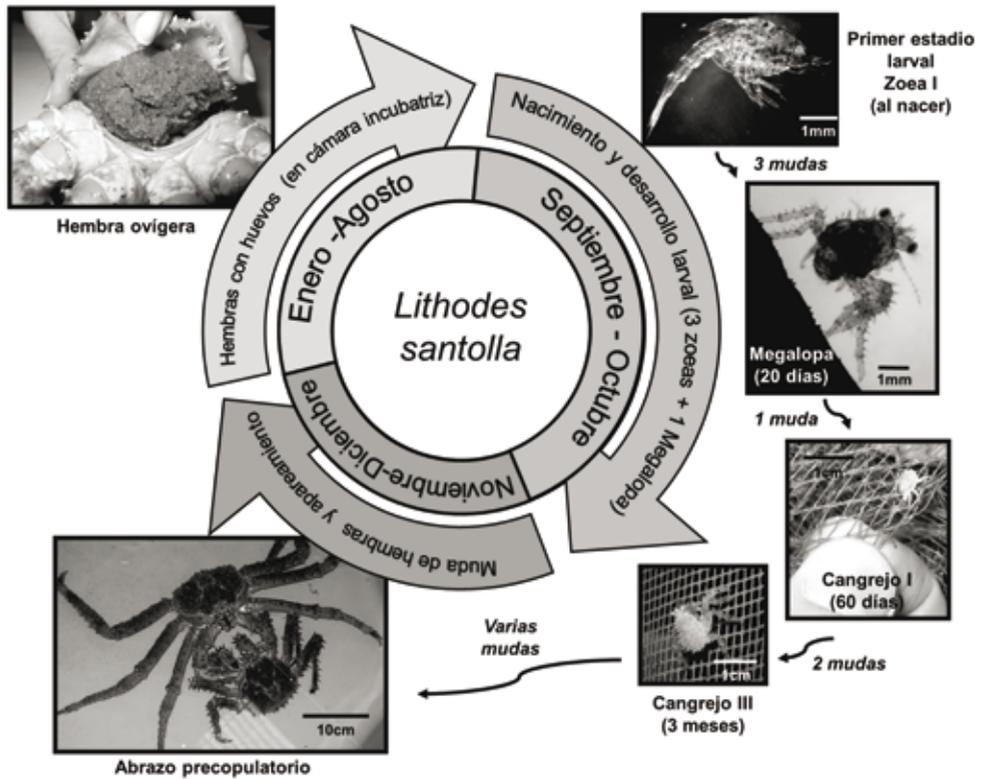


Figura 4: Esquema del ciclo reproductivo de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle (diseño y fotografías F. Tapella a partir del original de Boschi *et al.* (1984)). Para una mejor claridad gráfica, la escala temporal del centro de la figura no es proporcional a los meses.



la pareja son proporcionales (Lovrich *et al.*, 2002 a y b). El amplexo copulatorio se realiza cuando el macho coloca a la hembra de tal manera que sus orificios genitales están en contacto ventralmente, y al abrir los abdómenes el macho libera los hilos espermáticos (conteniendo los espermátóforos con espermatozoides aflagelados) que se adhieren al exoesqueleto de la hembra cerca del gonoporo. La hembra libera los oocitos y la fecundación es externa, dentro de la cámara incubatriz formada por el abdomen replegado debajo del cefalotórax (Figura 4). Los huevos fecundados se adhieren a los pleópodos de las hembras mediante sustancias cementicias producidas por glándulas de estos apéndices.

Los machos son polígamos, pero en los litódidos australes se desconoce la tasa de apareamiento por macho. La efectividad del apareamiento, medida como la proporción de embriones producidos por la hembra también puede variar de acuerdo al tamaño del macho y a su condición de madurez morfométrica. En los otros litódidos las tasas de apareamiento y fertilización por macho es variable según la especie: en *Paralithodes camtschaticus* los machos >138 mm de largo de caparazón (LC) pueden aparearse con hasta 7 hembras (Powell *et al.*, 1974). Las masas ovígeras provenientes de apareamientos con machos sublegales, 80-139 mm LC, son parcialmente fertilizadas en un 68-86% (Paul y Paul, 1990). En *P. brevipes* el desove exitoso y la tasa de fertilización de las hembras disminuye con la frecuencia de apareamiento del macho (Sato *et al.*, 2005). Los machos <100 mm LC pueden acoplarse exitosamente hasta 2 veces y luego comienzan a aparecer fallas en la reproducción, como fertilización parcial o falla en la fertilización (Sato *et al.*, 2005).

La embriogénesis –el periodo de portación de huevos– es variable según la especie. Puede durar 10 meses en *L. santolla*, entre 18 y 22 meses en *P. granulosa*, y más de un año, con una estimación incierta de 14 y 18 meses o más, en *P. spinosissima* (Vinuesa, 1984; Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1993; Reid *et al.*, 2007). Al finalizar la embriogénesis eclosionan las larvas, y las hembras evidencian restos de los huevos eclosionados adheridos a los pleópodos hasta la siguiente muda (Figura 3C), momento en que recomienza el ciclo reproductivo. Cada hembra adulta de *Lithodes santolla* reinicia su ciclo reproductivo todos los años y produce huevos en forma anual, mientras que *P. granulosa* produce huevos cada dos años.

Los datos en *P. spinosissima* son fragmentarios y se ha postulado que su ciclo reproductivo es asincrónico, con considerable variación en el momento de extrusión de oocitos, eclosión de las larvas y en el estadio de muda de las hembras, todos indicadores del inicio o finalización del ciclo reproductivo (Otto y MacIntosh, 1996; Reid *et al.*, 2007).

Aparentemente existe una migración reproductiva hacia aguas someras hacia el principio de la temporada de apareamiento. Estos movimientos no han sido comprobados formalmente, pero son evidentes en aguas costeras y en cuerpos semicerrados, como el Canal Beagle o fiordos y canales chilenos. Las parejas de *L. confundens* aparecen en las playas al norte y sur del Estrecho de Magallanes durante las bajamares de sicigias (Lovrich *et al.*, 2002a). En el Canal Beagle, tanto *L. santolla* como *P. granulosa* utilizan las inmediaciones del bosque de cachiuyuyo, *Macrocystis pyrifera* (un alga parda), a <10 m de profundidad, como refugio de los depredadores durante la muda de las hembras y apareamiento (Lovrich *et al.*, 2002b).

Las hembras son las portadoras de los huevos, que eclosionan en invierno y principios de la primavera, dependiendo de la especie. En la centolla *L. santolla* la eclosión ocurre principalmente en septiembre-octubre tanto en el Golfo San Jorge como en el Canal Beagle (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Balzi, 2002; Balzi, 2006). En el centollón *P. granulosa* la eclosión es principalmente durante el invierno entre junio y agosto en el Canal Beagle (Lovrich y Vinuesa, 1993), aunque podría extenderse hasta octubre (Iorio *et al.*, 2008). Igualmente, aunque la información no es precisa, en las Islas Malvinas las larvas nacerían durante el invierno (Hoggarth, 1993). En las Islas Georgias del Sur las larvas de *Paralomis spinosissima* también eclosionan durante el invierno (Reid *et al.*, 2007). Sin embargo, la información sobre esta especie es fragmentaria, y también se propuso que existe una considerable variación en el inicio de ciclo reproductivo y por ende en la eclosión larval, que estaría extendido a lo largo de todo el año (Otto y MacIntosh, 1996).

FECUNDIDAD

La fecundidad es el número de huevos portados por una hembra y es un parámetro importante para predecir el estado de una población sujeta a la pesca. En los cangrejos litódidos la fecundi-



dad varía acorde al tamaño de las hembras. Las restricciones en la fecundidad están dadas por el tamaño de las hembras y de los huevos. El tamaño corporal de las hembras condiciona el tamaño del cefalotórax -y por ende el desarrollo en volumen del ovario y número de oocitos-, y de la cámara incubatriz que puede alojar una cantidad limitada de huevos (Hines, 1982; Jensen y Armstrong, 1989). La fecundidad aumenta con la talla de las hembras y se ha representado con varios modelos: lineares, potenciales y doble exponencial (ver detalles en Lovrich y Tapella, 2014). La fecundidad en los litódidos puede variar por diversas causas. Puede ocurrir pérdida de huevos a lo largo de la embriogénesis, por mortalidad natural (Lovrich y Vinuesa, 1993), depredación/parasitismo, pérdida mecánica de los huevos (Kuris, 1991), o fallas en la reproducción (Paul y Paul, 1990; Sato *et al.*, 2005).

El potencial reproductivo es posible estimarlo a partir de la combinación de la fecundidad por talla de la hembra y el crecimiento, y es factible para las especies en las que se conoce la tasa de crecimiento de las hembras adultas, como en *L. santolla* y *P. granulosa* (Vinuesa y Lombardo, 1982; Lovrich, 1991; Lovrich y Vinuesa, 1999). A lo largo de su vida reproductiva, una hembra de *L. santolla* puede producir 6 veces más huevos que una hembra de *P. granulosa* (Lovrich y Vinuesa, 1999). Desde el punto de vista individual, esta productividad más alta está determinada por dos factores conjuntos. Primero, *L. santolla* alcanza un mayor tamaño corporal y por tanto, puede portar más cantidad de huevos. Segundo, el ciclo reproductivo es de un año, que permite a cada hembra aumentar de tamaño al mudar todos los años y así aumentar su productividad total. En cambio, el ciclo reproductivo bienal de las hembras de *P. granulosa*, las obliga a mudar cada dos años, limitando su aumento de tamaño corporal y por tanto la posibilidad de aumentar su productividad. Desde el punto de vista poblacional, la tasa de reposición de individuos también es más alta en *L. santolla*. El tiempo generacional –entendido como el tiempo que transcurre entre dos generaciones sucesivas, *i.e.*, que un huevo genere otro huevo–, es de aproximadamente 12 años en *P. granulosa* (10 años para alcanzar la madurez gonadal de una hembra y 2 años más para que los embriones de esa misma hembra nazcan) y de 6 años en *L. santolla* (5 + 1 años). Dicho de otro modo, mientras una hembra de *P. granulosa*

cumple su tiempo generacional, dos generaciones completas de hembras de *L. santolla* habrán pasado por la población (Lovrich, 1997b; Lovrich y Vinuesa, 1999).

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

DESARROLLO LARVAL

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

El desarrollo larval comprende dos estadios zoea en *P. granulosa* y *P. spinosissima*, tres en *L. santolla*, y una megalopa (Figura 4; Campodonico, 1971; McLaughlin *et al.*, 2001; Watts *et al.*, 2006). Salvo raras excepciones, las larvas no aparecen en el plancton (Lovrich, 1999). Tanto las zoeas como las megalopas de *L. santolla* son capaces de seleccionar sustratos complejos donde se refugian, probablemente escapando de los depredadores, incluyendo el canibalismo (Tapella *et al.*, 2012). Los experimentos de laboratorio confirman que las larvas tienen hábitos bentónico-demersales, que pasen la mayor parte del tiempo en el fondo marino y hagan eventuales migracio-



nes a la columna de agua cercana (<1 m) al fondo marino (Boschi *et al.*, 1984; Vinuesa *et al.*, 1985; Lovrich, 1999; Paschke *et al.*, 2006; Tapella *et al.*, 2012). Este sería también el caso de otras especies de cangrejas del hemisferio norte, como *L. maja* (Anger, 1996) y *L. aequispinus* (Shirley y Zhou, 1997), cuyas larvas son endotróficas (ver párrafo siguiente). Sólo el estadio megalopa tiene fototaxis positiva y la luz es el principal estímulo para la natación (Paschke *et al.*, 2006) y raramente se las encuentra en fracción epibentónica (Lovrich, 1999).

La lecitotrofia (o endotrofia) es bastante común en las larvas de la familia Lithodidae. Es la independencia de la ingestión de alimento externo consumiendo reservas energéticas (el vitelo) que las madres proveen a los oocitos. La lecitotrofia representa una adaptación al escaso alimento de los ambientes del mar profundo, de altas latitudes o en ambientes donde la producción de alimento es incierto (Anger, 1996; Lovrich *et al.*, 2003b). En *L. santolla*, *P. granulosa* y *P. spinosissima*, todos los estadios larvales son endotróficos (Calcagno *et al.*, 2003; Lovrich *et al.*, 2003b; Thatje y Mestre, 2010). Durante el desarrollo larval se utilizan las altas cantidades de lípidos con los que está provisto el huevo (Kattner *et al.*, 2003). Al momento de la metamorfosis, las reservas lipídicas en las larvas de *P. granulosa* se agotan, mientras que *L. santolla* se consumen aproximadamente en un 60%. La utilización de proteínas como fuente energética es más alta en *L. santolla* que en *P. granulosa*. Comparativamente, *L. santolla* tiene reservas en forma de lípidos y proteínas en cantidades más elevadas que *P. granulosa*, y las utiliza más económicamente que su congénere (Kattner *et al.*, 2003) probablemente para hacer frente a un periodo larval más prolongado. Durante la etapa larval de *L. santolla*, la actividad enzimática de las exopeptidasas, fosfatasas y esterasas/lipasas es muy alta, que facilitan la utilización intracelular de las reservas de vitelo con la que nacen las larvas (Saborowski *et al.*, 2006). En contraposición, la actividad de las endopeptidasas que contribuyen a la digestión extracelular, aumentan en el primer estadio juvenil, que es el primero en obtener alimento de origen externo.

La duración del periodo larval depende de la temperatura. Por ejemplo, a 6°C *L. santolla* alcanza el estadio cangrejo I en aproximadamente 62 días (6 días como zoea I, 8 como zoea II, 11 como zoea III, y 37 como megalopa), y a 15°C el

desarrollo larval se reduce a 19 días (Anger *et al.*, 2004b). A 6°C *P. granulosa* llega a la metamorfosis a cangrejo I en 54 días (5, 11 y 38 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente) y a 15°C alcanza el estadio cangrejo I en 24 días. En general, se puede describir la duración del desarrollo larval hasta el estadio cangrejo I con las siguientes ecuaciones (Anger *et al.*, 2003 y 2004a):

Lithodes santolla: Tiempo de desarrollo = $430,6 \cdot \text{Temperatura} - 1,061$

Paralomis granulosa: Tiempo de desarrollo = $316,5 \cdot \text{Temperatura} - 0,95$

A una temperatura de 5°C, *P. spinosissima* requiere 144 días para completar su etapa larval (12, 24 y 108 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente) y el primer estadio juvenil dura 290 días (Thatje y Mestre, 2010). El rango de tolerancia térmica para *L. santolla* y *P. granulosa* es entre 3 y 15°C, que explicaría su rango de distribución en la plataforma continental argentina y talud, desde Tierra del Fuego hasta los 35° de latitud sur. Aunque los adultos de *P. spinosissima* habitan aguas con temperaturas más bajas a 2°C, sus larvas no pueden desarrollarse a menos de 5°C. (Thatje y Mestre, 2010) postularon que el desarrollo larval en aguas antárticas dependería de un ligero aumento de temperatura causada por cambios cíclicos en el Océano Antártico. La tolerancia de las especies subantárticas de *Paralomis* a las bajas temperaturas es una de las causas que permiten que algunas especies de litódidos también se distribuyan al sur del Frente Polar, en aguas antárticas (Figura 1, Thatje *et al.*, 2005).

CRECIMIENTO

Los crustáceos aumentan de tamaño sólo al momento de la muda: consiste en el reemplazo completo del exoesqueleto rígido por uno nuevo, flexible durante un breve lapso, que permite el aumento de tamaño. En todos los crustáceos, la pérdida del exoesqueleto y de cualquier otra parte dura permanente que pueda registrar el paso del tiempo hace difícil asignar una edad a un determinado tamaño, como podría hacerse con la lectura de los otolitos en peces. Aunque una técnica reciente demuestra que en estructuras gástricas o en los pedúnculos oculares se acumularían marcas que sirven para estimar edad (Kilada *et al.*, 2012), no existe un método equivalente que haya sido aplicado históricamente. Por ello, el tamaño ha sido comúnmente utilizado como una aproximación de la edad. La tasa de crecimiento



Lithodidae

está determinada por el incremento por muda y la duración del período intermuda. En *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* la frecuencia de muda disminuye con el tamaño (edad). Durante el primer año de vida, luego de la metamorfosis al estadio juvenil bentónico, a 6°C tanto *L. santolla* como *P. granulosa* mudan 6 veces (Figura 5). La frecuencia de muda disminuye con el aumento de tamaño (edad), hasta mudar anual o bienalmente, dependiendo de la especie el sexo y el tamaño. Por ejemplo, durante el primer año de vida de *L. santolla*, en condiciones experimentales, a 9°C la duración del período de intermuda del estadio Cangrejo VI duplica la del Cangrejo I, y es de 62 y 30 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2004a).

Lithodes santolla muda varias veces –al menos 20– durante los primeros 3 años de vida (Vinuesa *et al.*, 1990; Anger *et al.*, 2004a; Calcagno *et al.*, 2005) (Figura 5). A partir de los 55 mm LC –durante el cuarto o quinto año de vida–, las hembras mudan anualmente porque comienzan a derivar energía en el desarrollo gonadal (Vinuesa *et al.*,

1991). La madurez gonadal se alcanza entre los 65 y 75 mm LC (Vinuesa, 1984), a los aproximadamente 5-6 años de edad.

Las hembras mudan anualmente luego de alcanzada la madurez gonadal y son reproductivamente activas. La portación de huevos durante 10 meses restringe a que la muda de las hembras adultas sea anual. Los machos alcanzan la madurez gonadal a los 70 mm LC (Vinuesa, 1984), probablemente durante su cuarto año de vida. La madurez morfométrica se alcanza en el siguiente estadio de muda, a los 75,4 mm LC (Lovrich *et al.*, 2002b). Luego de la madurez gonadal los machos probablemente continúen mudando dos veces al año –en abril/mayo y octubre/noviembre– hasta llegar a los aproximadamente 100 mm LC (Lovrich *et al.*, 2002b). A partir de esta talla los machos mudan en forma anual –principalmente en mayo–, y a partir de los 130 mm LC los machos podrían omitir esta muda anual y mudar en forma bienal (Geaghan, 1973; Boschi *et al.*, 1984; Lovrich *et al.*, 2002b). Los machos ingresan a la fracción de la población susceptible

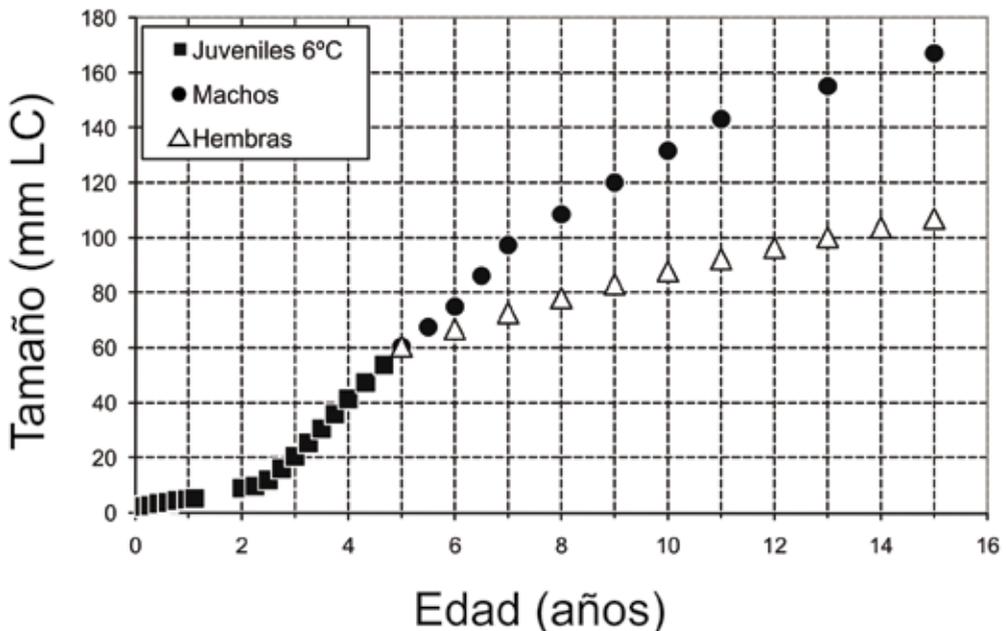


Figura 5: Curva de crecimiento simplificada para los estadios bentónicos de *Lithodes santolla* del Canal Beagle (temperatura promedio anual 6.6°C). Para el primer año de vida el período intermuda y la edad de cada tamaño fue calculada a partir del estudio a 6°C de Calcagno *et al.* (2005). La edad de los juveniles de tamaños 12-75 mm LC fue calculada a partir de $LC_{n+1}=1.057 LC_n + 3.59$ (Vinuesa *et al.*, 1990), para los machos adultos (>75 mm LC) $LC_{n+1}=1.009 LC_n + 10.47$ (Lovrich *et al.*, 2002b) y para las hembras adultas (>67 mm CL) $LC_{n+1}=0.93 LC_n + 10.52$ (Vinuesa y Lombardo, 1982). Referencias: LC_n es el tamaño premuda; LC_{n+1} tamaño postmuda, ambos medidos como largo de caparazón en mm.



a la pesca a los 110 mm CL, a una edad aproximada de 8 años.

Durante el primer año, *P. granulosa* crece a un ritmo similar al de *L. santolla*, con 6 mudas y alcanzando aproximadamente 6 mm LC (Anger *et al.*, 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). Al igual que en *L. santolla* el crecimiento en tallas subsiguientes, hasta los 12 mm LC, es incierto. Entre los 12 y 60 mm LC el incremento por muda es independiente de la talla, del 13% de la talla previa a la muda. Entre estas tallas, suceden 14 mudas que abarcan 8 años de vida (Lovrich y Vinuesa, 1995). Los individuos de <40 mm LC mudan dos veces al año, a fines de la primavera-principios del verano y en el invierno, mientras que los individuos entre 40 y 57 mm LC mudan anualmente. Las hembras omiten la muda invernal al menos 3 años antes de su madurez gonadal, que se alcanza –en promedio– a los 60,6 mm LC. Los machos llegan a la madurez gonadal al alcanzar los 50,5 mm LC, y mudando una vez más, a los 57 mm LC, alcanzan la madurez morfométrica (Lovrich y Vinuesa, 1993 y 1995). La madurez gonadal de las hembras y la madurez morfométrica de los machos probablemente se alcancen a los 10 años de edad (Figura 3). Las hembras adultas (>60,6 mm LC) mudan en forma bienal, y los machos adultos (>50,5 mm LC) mudan en forma anual (Lovrich y Vinuesa, 1993 y 1995). A partir de los 80 mm LC, una fracción de los machos de la población (al menos el 20%) puede omitir la muda anual y mudan en forma bienal (Lovrich *et al.*, 2003a). Los animales que suprimen la muda anual y están en su segundo año de intermuda pueden ser reconocidos por la presencia de un cirripedio epibionte, *Notobalanus flosculus*. Los cirripedios se asientan principalmente durante noviembre y diciembre, antes de la época de muda de los machos adultos (diciembre). Si los animales machos adultos no mudan, entonces retendrán sobre su exoesqueleto cirripedios hasta la siguiente muda, *i.e.*, durante 13 meses (Calcagno y Lovrich, 2000; Lovrich *et al.*, 2003a; Venerus *et al.*, 2005). Sin embargo esta omisión de la muda anual de diciembre podría ser variable de acuerdo al contexto demográfico de la población. Podría ocurrir un cambio de patrón de muda bienal a anual por causas densodependientes: en el Canal Beagle la extracción pesquera de *P. granulosa* y *L. santolla* podría promover el alivio de competencia intra- e interespecífica y liberación de recursos alimentarios,

disponible para el mismo gremio trófico. Los machos adultos de *P. granulosa* podrían tener entonces más acceso a los recursos energéticos que podrían ser destinados a su crecimiento y mudar anualmente. En 2007 en el Canal Beagle la prevalencia de cirripedios epibiontes fue del 3% en machos (Iorio *et al.*, 2008), indicando que una proporción limitada de los machos pudo haber omitido la muda anual.

En crustáceos la estimación de edad es difícil y en particular en la centolla y el centollón susceptible de fuentes de variabilidad importantes. Por ejemplo, durante el primer año en ejemplares mantenidos en laboratorio se encontró que los individuos que mudan primero tienen un incremento de muda mayor que los que mudan más tarde, a tal punto que estos últimos pueden alcanzar tallas similares a las del estadio anterior. (*c.f.* Fig. 1 de Calcagno *et al.*, 2005). A 15°C el estadio Cangrejo VI de *L. santolla* se puede alcanzar a los 122 días con 5,8 mm CL o a los 198 días con 4,8 mm CL, tamaño similar al del estadio Cangrejo V, que mide en promedio 4,7 ($\pm 1,7$) mm CL. Consecuentemente, pasadas varias mudas estas variaciones en tamaño pueden ser acumuladas y una determinada clase de talla estar constituida por animales de diferente edad.

La temperatura es el principal factor que afecta el crecimiento: un aumento térmico acorta el periodo intermuda (Stevens, 1990; Anger *et al.*, 2003 y 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). En crustáceos en general y en *L. santolla* y *P. granulosa* en particular, el incremento en tamaño por muda no es afectado por la temperatura (Hartnoll, 1982; Calcagno *et al.*, 2005). Durante el primer año de vida, en condiciones experimentales, a 6°C alcanza el estadio Cangrejo VI (LC ca. 5,2 mm) en 357 \pm 11 días luego de la eclosión, mientras que a 15°C *L. santolla* alcanza el estadio Cangrejo VII (LC=5,7 \pm 0,18 mm) a los 187 \pm 22 días. A temperaturas de 6°C y 15°C, *P. granulosa* alcanza el estadio Cangrejo V (LC ca. 4,8 mm) en 266 \pm 13 días y el estadio Cangrejo VII (LC=5,8 \pm 0,1 mm) en 241 \pm 20 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2003 y 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). Asimismo, temperaturas más altas inducen mortalidades más elevadas (Calcagno *et al.*, 2005). La muda es el período en el cual los animales son más vulnerables y, consecuentemente, un factor importante de mortalidad. Por ende, un aumento de la temperatura producirá una mayor cantidad de mudas en un determinado lapso, incrementando así la mortalidad.



ECOLOGÍA

HABITAT

La mayor parte de la información disponible proviene del Canal Beagle y Estrecho de Magallanes y es todavía fragmentaria. Los primeros estadios bentónicos (2-10 mm LC) de *L. santolla* se asientan y viven en estructuras tridimensionales a profundidades <40 m (Tapella y Lovrich, 2006). En el Canal Beagle, el único ambiente natural donde se encontraron juveniles de un año de edad fue en los grampones de fijación del alga parda *Macrocystis pyrifera*, aunque a bajas densidades, con máximos de 0.6 and 4 individuos de *L. santolla* y *P. granulosa* por kg de grampón, respectivamente (Brusca *et al.*, 2000). Asimismo, los primeros estadios juveniles fueron encontrados en colectores artificiales a densidades comparables a la de los grampones, en promedio un individuo por colector (Tapella y Lovrich, 2006). Los juveniles de *P. granulosa* aparentemente son más fieles a estas estructuras tridimensionales ya que animales de 5 a 50 mm LC viven asociados a los grampones (Castilla, 1985), en grietas de afloraciones rocosas submarinas y otras estructuras como los zooarios del briozoo *Alcyonidium gelatinosum*. A medida que crecen, los animales abandonan sus refugios y migran hacia aguas abiertas y más profundas, desde los 5 m a 30 m de profundidad (Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1995). Grupos discretos de juveniles de *L. santolla* (<75 mm CL) junto con hembras virginales (>75 mm CL) y machos (75-95 mm LC) se disponen a densidades relativamente altas, de ca. 3 individuos m⁻² cerca de los bosques de cachiyuyo (Lovrich, 1997a). Igualmente, en el Estrecho de Magallanes los juveniles de *L. santolla* de 34-75 mm LC forman agrupaciones compactas alrededor del grampón y sobre los estipes de *M. pyrifera* a densidades de 2-58 individuos m⁻² (Cárdenas *et al.*, 2007). La causa de esta conducta gregaria es desconocida, aunque a partir de experimentos de laboratorio el comportamiento críptico es una estrategia para evitar la depredación (Tapella *et al.*, 2012). En el Golfo San Jorge, los juveniles se distribuyen en aguas someras de <10 m asociados con las plataformas de abrasión de ola, y los animales de >40 mm LC se mueven aguas afuera hacia mayores profundidades (Vinuesa, 2000 y 2001). Para otras especies del Hemisferio Sur la distribución vertical es aun más escasa

todavía. En *P. formosa* de alrededor de las Islas Georgias del Sur, una reducción del tamaño con el aumento de la profundidad, hace suponer que el reclutamiento ocurre en aguas profundas (Purves *et al.*, 2003).

DIETA Y ROL TRÓFICO

Los litódidos tienen una estrategia de alimentación oportunista-generalista: son depredadores que se alimentan de las presas que estén en mayor abundancia en el ambiente. En el Canal Beagle *L. santolla* se alimenta principalmente de moluscos gastrópodos, crustáceos, briozoos y algas, aunque se encontraron 20 ítems dietarios diferentes (Comoglio y Amin, 1996). Esta variedad de presas contrasta con las encontradas en la centolla del Golfo San Jorge, donde se alimenta sólo de *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*), peces óseos, equinodermos y moluscos bivalvos (Balzi, 2006). Coincidentemente, en el Golfo San Jorge la langostilla *M. gregaria* es el crustáceo más abundante (Roux y Piñero, 2006). La presencia de *M. gregaria* como presa de la centolla *L. santolla* es una característica común en el Canal Beagle y Golfo San Jorge, probablemente debida a la gran abundancia de las langostillas (*c.f.* Gutt *et al.*, 1999; Tapella, 2002; Tapella *et al.*, 2002). En el Canal Beagle, la dieta del centollón *P. granulosa* es variable de acuerdo a los diferentes sitios: se alimenta principalmente de algas, moluscos bivalvos y crustáceos, o de hidrozooos, equinodermos y moluscos (Comoglio y Amin, 1999). En condiciones de cautividad las centollas son caníbales: las tasas de canibalismo son mayores a mayor diferencia de estadio y tamaño, mayor densidad, menor disponibilidad de refugio, o la proximidad de la muda. El canibalismo ocurre tanto en el periodo intermuda (entre individuos del mismo estadio juvenil), como también en la muda (Sotelano *et al.* 2012; Sotelano 2013).

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



grejo *Chionoecetes opilio* un ayuno de 154 días produce primariamente la utilización de lípidos del hepatopáncreas (Mayrand *et al.*, 2000; Hardy *et al.*, 2002).

Desde el punto de vista ecológico las centollas son depredadores tope en la trama trófica y pueden causar importantes cambios en las comunidades que habitan. El “experimento natural” mejor conocido es el de la introducción de la centolla de Alaska, *Paralithodes camtschaticus*, en el Mar de Barents. Este ambiente fue propicio para su desarrollo a tal punto que su presencia redujo la diversidad y biomasa bentónica en las áreas invadidas. Además, sus presas incluyen organismos epibentónicos de gran tamaño que actúan como bioingenieros en la comunidad, a su vez impactando negativamente en especies comerciales como los peces (Falk-Petersen *et al.*, 2011). Igualmente, de ocurrir un aumento de la temperatura del agua de mar en la plataforma continental antártica es esperable que los litódidos produzcan un efecto equivalente sobre las comunidades bentónicas polares (Aronson *et al.*, 2007).

DEPREDAADORES Y PARASITISMO

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

Sin embargo, aparentemente la principal causa de mortalidad podría suceder durante los primeros estadios juveniles y por parasitismo. En *P. granulosa* y *L. santolla* se conocen 2 crustáceos parásitos que aparecen en diferentes momentos de la vida, y especialmente afectan a individuos juveniles. El isópodo bopírido (*Pseudione tuberculata*) vive en la cámara branquial izquierda y produce un abultamiento notable (Roccatagliata y Lovrich, 1999). En las tallas mayores (en *P. granulosa* >40 mm LC) este abultamiento puede no contener al parásito, y es evidencia que el cangrejo sobrevivió al parásito. En *P. granulosa* la

prevalencia máxima se registró entre 10 y 20 mm LC y se presume que podría producir mortalidad hasta los 40 mm LC. La presencia de este parásito en individuos más grandes impide la producción de huevos sin producir castración. *Pseudione tuberculata* invade al hospedador en un estadio muy temprano y permanece infestando hasta la muerte del parásito (Miranda-Vargas, 2001; Miranda-Vargas y Roccatagliata, 2004).

La forma detectable del cirripedio rizocéfalo *Briarosaccus callosus* es una externa que es una “bolsa” situada en la parte ventral del abdomen, donde se ubicaría la masa ovígera. Este parásito es cosmopolita y afecta varias especies de litódidos. Produce la castración en hembras y feminización del abdomen en machos, y la desaparición de la externa deja una cicatriz de tejido necrosado aproximadamente circular. En *P. granulosa* la prevalencia máxima del 10% es entre 20 y 40 mm LC, y disminuye hacia tallas más grandes, siendo <2% en individuos >60 mm LC (Hoggarth, 1990; Lovrich *et al.*, 2004). Cuando se evalúa la prevalencia a partir de muestreos con trampas comerciales, éstas son también bajas y depende de la región geográfica. (*c.f.* Campodonico *et al.*, 1983; Vinuesa, 1989). Sin embargo, ocurre un caso particular en aguas oceánicas abiertas con poblaciones de *Paralomis spinosissima*: en las Islas Georgias del Sur la prevalencia máxima de ~80% fue registrada en individuos de ambos sexos entre 60 y 65 mm LC. En las Rocas Cormorán, la prevalencia máxima de *B. callosus* fue de 40% en machos entre 55 y 60 mm LC (Otto y MacIntosh, 1996). En todos los casos la presencia del parásito afecta el desarrollo y disminuye el crecimiento (Hoggarth, 1990; Otto y MacIntosh, 1996).

El isópodo criptoniscido *Liriopsis pygmaea* es un hiperparásito que parasita al cirripedio *B. callosus*. Pueden encontrarse sus larvas o externas adosadas a la externa del cirripedio. Se lo encuentra en externas de *B. callosus* que parasitan *P. granulosa* >37 mm LC y afecta negativamente a la producción de huevos del parásito *B. callosus* (Lovrich *et al.*, 2004). Las prevalencias de este hiperparásito son relativamente altas, 26% y 37% en las Islas Georgias del Sur y Canal Beagle, respectivamente.

Se han registrado casos de comensalismo/parasitismo de las masas ovígeras por un pez scorpaeniforme *Careproctus sp.*, que se encuentran en la cámara branquial de *L. santolla*, *P. granulosa* (Balbontin *et al.*, 1979) y *Paralomis formosa*



(Yau *et al.*, 2000). No es evidente externamente. Sin embargo, hasta ahora estos registros son meramente anecdóticos, y se desconoce la prevalencia y afección producida. Se supone que tendrían un efecto negativo sobre el intercambio gaseoso por un efecto de aplastamiento de las branquias.

MIGRACIONES Y MOVIMIENTOS

Los estudios sobre los desplazamientos de litódidos del hemisferio sur son limitados. En el Canal Beagle, a partir de las costumbres y hábitos de pesca se sabe que en verano los adultos de *L. santolla* y *P. granulosa* están en aguas someras y en invierno a mayores profundidades. Igualmente en el Golfo San Jorge, durante noviembre y diciembre la captura incidental de *L. santolla* proveniente de la flota merluquera disminuye a profundidades >60-70 m y aumentando en aguas someras (Vinuesa y Balzi, 2002). En el Canal Beagle, durante noviembre y diciembre ambas especies utilizan el bosque del cachiyuyo *Macrocystis pyrifera* para el acoplamiento (Lovrich *et al.*, 2002b). *Lithodes santolla* realiza desplazamientos cortos e.g. 14 km en 70 días y aparentemente no tendría una orientación fija en sus movimientos (Boschi *et al.*, 1984). *Paralomis granulosa* utiliza diferencialmente los fondos, con desplazamientos ontogénicos.

Los machos adultos están segregados conforme a su condición reproductiva: durante el verano los machos que se reproducen se encuentran en aguas someras, mientras que los que mudan están en aguas más profundas (Hoggarth, 1993). *Lithodes confundens* probablemente realice migraciones hacia aguas someras para mudar y reproducirse: se encuentran juveniles y sus exuvias a partir de septiembre, y hembras adultas y parejas en diciembre (Lovrich *et al.*, 2002a). En la plataforma de las Islas Georgias del Sur, la velocidad de desplazamiento promedio de *Paralomis formosa* es de $32 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Collins *et al.*, 2002).

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

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Las centollas han sido objeto de pesquerías de las más redituables del mundo. Se ha pescado en todo el Pacífico Norte, entre el Golfo de Alaska y las costas rusas y japonesas, en el extremo austral de América del Sur y en el Mar de Barents. La pesquería japonesa se inició en la década de 1890 con redes de enmalle y fue dominante hasta la II Guerra Mundial con desembarques máximos de 30.000 t anuales durante la década de 1930. Las principales especies blanco fueron *Paralithodes brevipes* y *P. camtschaticus* (Otto, 2014). A partir del desarrollo norteamericano de las pesquerías de Alaska durante los 50s, se alcanzaron los desembarques máximos del Pacífico norte de ca. 150.000 t en 1966 de los cuales el casi 50% provinieron de las pesquerías norteamericanas (Orensanz *et al.*, 1998; Otto, 2014). Desde entonces, la pesca se realizó con trampas como único arte de pesca. Luego los desembarques disminuyeron abruptamente hasta que en 1982 la pesquería norteamericana colapsó y se prohibió la captura de *P. camtschaticus*. Una de las principales causas del colapso fue la extracción excesiva de machos reproductores que produjo fallas en la reproducción, falta de hembras ovígeras y nuevos reclutas a la población (Orensanz *et al.*, 1998). A su vez, la prohibición de la pesca de *P. camtschaticus* promovió la captura de *Lithodes aequispina* y *P. platypus*, con desembarques ca. 10.000 t anuales de cada especie. Los valores de *P. camtschaticus* han sido de ca. 50 millones de dólares anuales y de las otras especies de ca. 40 millones de dólares anuales (Orensanz *et al.*, 1998; Otto, 2014).

En Sudamérica la pesca con redes de enmalle comenzó en la década de 1920 y la actividad se afianzó a partir de los 60s. Las pesquerías chilenas han liderado los desembarques, con máximos de 4.000 a 6.000 t anuales de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, respectivamente, ocurridos durante la última década (Lovrich y Tapella, 2014). La pesca se concentró principalmente en Punta Arenas y Puerto Natales, y secundariamente alrededor de la Isla de Chiloé. En Argentina, la pesquería con mayor historia es la del Canal Beagle con Ushuaia como puerto de desembarque, en donde se registraron máximos de ca. 350 t anuales de centolla en 1977 y de centollón entre 1997 y 2007. En todo el extremo austral de América – salvo en el Golfo San Jorge– las pesquerías son mixtas, donde la especie preferida ha sido siem-



pre la centolla, cuya disminución de rendimientos promovió retener el centollón. En 1994 una parte del sector argentino del Canal Beagle fue cerrado a la pesca por los signos de sobre-explotación: disminución de la abundancia relativa de machos y hembras, del tamaño promedio de los animales capturados y de la proporción de hembras ovígeras. Luego de 18 años de veda la población no mostró signos de recuperación inequívocos y el área fue re-abierta a la pesca en 2013. Un análisis detallado de la situación es descripta por Lovrich y Tapella (2014). La demanda comercial promovió el desarrollo de la pesquería de *L. santolla* del Golfo San Jorge, cuyos desembarques llegaron a las 4.500 t anuales en los últimos años. En aguas provinciales del Golfo San Jorge la pesca se realizó con redes de arrastre, se afianzó durante la década de 1990 aunque con desembarques variables, y la apertura de la pesca con trampas en jurisdicción de aguas nacionales de plataforma hizo aumentar los desembarques a valores records históricos para la Argentina.

El trasplante de *Paralithodes camtschaticus* en el Mar de Barents –en las antípodas de su distribución– fue realizado durante toda la década de 1960 por científicos soviéticos, y tuvo como consecuencia el desarrollo extraordinario de su población e impactos importantes sobre las comunidades bentónicas (Falk-Petersen *et al.*, 2011). Actualmente constituye una paradoja de ser una especie invasiva que devino en un recurso económico importante para rusos y noruegos (Kuzmin *et al.*, 1996;

Falk-Petersen *et al.*, 2011). Su éxito poblacional es atribuido a la alta productividad del ecosistema costero y a la posibilidad de escapar de depredadores y parásitos que habían co-evolucionado en su área de origen (Kuzmin *et al.*, 1996; Hjelset *et al.*, 2012). La pesca comercial en el Mar de Barents fue abierta en 2002, se ha realizado con trampas y alcanzó sus desembarques máximos de ca. 27.500 t en 2007/2008 (FAO, 2014).

En el Atlántico Sur, existen otras pesquerías potenciales prácticamente no explotadas hasta el momento, como la de las Islas Georgias del Sur con *Paralomis spinosissima* y *P. formosa* como especies blanco (Otto y MacIntosh, 1996; Otto y MacIntosh, 2006). También *L. confundens* en la plataforma continental fueguina pronto será objeto de pesca exploratoria para evaluar su potencialidad para sustentar una pesquería. En el Pacífico suroriental, las crecientes capturas de *Neolithodes diomedea* vislumbran una pesquería potencial aguas afuera de Valparaíso (Brito, 2002; Bahamonde y Leiva, 2003).

En la actualidad, la gran mayoría de las pesquerías se gestionan por medio de la regla “3S”, del inglés *Sex*, *Size* y *Season* (Orensanz *et al.*, 1998). Sólo se pueden retener individuos machos a partir de una determinada talla, denominada legal, y generalmente la pesca está acotada a una época del año vedando la pesca en otra. En general en el presente todas las capturas se realizan con artes pasivos de pesca, como las trampas cebadas, de diferentes diseños.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Las discusiones en diferentes etapas con F. Tapella, C. Romero, J.A. Calcagno, P. Sotelano, P. Pérez-Barrros, M. Gowland, N. Schvezov, D. Roccatagliata, L. Venerus, K. Anger, K. Paschke, S. Thatje, J. Vinuesa, B. Sainte-Marie y B. Stevens y con los pescadores H. Monsalve, J. Ebling y J.O. Argel han enriquecido el conocimiento que aquí se presenta.



GLOSARIO

- Cámara branquial:** espacio entre el cefalotórax y el caparazón donde están ubicadas las branquias, y por donde circula agua que permite el intercambio gaseoso.
- Coxa:** primer segmento, proximal, de un pereiópodo típico de un crustáceo decápodo.
- Dactilopodito:** último segmento y más distal de un pereiópodo típico de un crustáceo decápodo. A veces llamado "uña". En un quelípodo (pinza) el dactilopodito constituye el dedo móvil.
- Desembarques:** cantidad de animales (en kg, t o números) retenidos por pesca y llevados a puerto. No debe confundirse con capturas, que son todos los atrapados por un arte de pesca sin selección de sexos o tamaños.
- Eclosis:** nacimiento de las larvas por ruptura de la cápsula del huevo.
- Endotrofia:** alimentación a partir de fuentes energéticas acumuladas en el organismo. También denominada lecitotrofia.
- Epióbionte:** cualquier ser vivo adherido o en estrecho contacto a un hospedador.
- Espermatóforo:** estructura quitinosa, globosa, adherida a un hilo espermatofórico, que el macho transfiere a la hembra en la cópula conteniendo los espermatozoides para la fecundación de las células germinales femeninas.
- Estetascos:** sedas sensoriales ubicadas generalmente en la cara inferior del flagelo de la antena y anténula. En su interior lleva un filete nervioso sensible a los estímulos químicos.
- Exoesqueleto:** estructura cuticular, calcificada y quitinizada que cubre todo el cuerpo exteriormente.
- Grampón de fijación:** estructura de un alga que le permite estar adherida a un sustrato.
- Hemocele:** cavidad interna de origen embrionario no celómica.
- Hepatopancreas:** glándula digestiva formada por una masa de tubos ciegos, acumula lípidos y segrega enzimas digestivas.
- Largo de Caparazón (LC):** medida estándar utilizada en litódidos que se mide como la línea que va desde la parte posterior del orbital ocular hasta la escotadura media posterior del caparazón.
- Madurez gonadal:** talla a la cual las gónadas contienen células germinales maduras y potencialmente pueden intervenir en la fertilización.
- Madurez morfométrica:** es la talla a la cual existe un cambio en la tasa de crecimiento entre una estructura corporal (e.g. pinza, tergito abdominal) y el tamaño del animal.
- Megalopa:** último estadio del desarrollo larval de las centollas, también llamado glaucothoe, y es equivalente al estadio decapodito (último estadio larval de decápodos con pleópodos natatorios).
- Metamorfosis:** momento (o muda) en el cual los individuos pasan a tener el aspecto de un adulto. También fin de la etapa larval e inicio de la juvenil.
- Muda:** cambio completo del exoesqueleto por uno nuevo interno al viejo.
- Oocito:** célula germinal femenina en estado avanzado de la meiosis II, que completa este proceso al momento del contacto con el espermatozoide al momento de la fecundación.
- Ovígera:** que porta huevos.
- Pereiópodo:** apéndices cefalotorácicos que en los decápodos son 5 pares, el primero generalmente transformado en quela o pinza y el resto ambulatorios. En litódidos el 5° par está reducido con función de limpieza de branquias y masas ovígeras.
- Período intermuda:** lapso entre dos mudas. Generalmente se divide en diferentes etapas de acuerdo al tiempo transcurrido desde la última muda o la proximidad a la siguiente en: postmuda, intermuda, premuda.
- Pesquería:** área geográfica donde se desarrolla la extracción comercial, generalmente limitada por accidentes geográficos, administrativa o políticamente.
- Pleópodo:** apéndice ubicado en uno de los segmentos del pleon (abdomen).
- Prezoea:** Estadio larval previo al de zoea, de rara ocurrencia, y de corta duración (del orden de horas) en los Lithodidae.
- Quitina:** polisacárido nitrogenado que forma parte del exoesqueleto y que combinado con el carbonato de calcio confiere la dureza característica.
- Telson:** estructura terminal del cuerpo que contiene el ano, no es considerado un verdadero somito y es el último segmento del cuerpo.
- Sedas:** elementos de la cutícula originados por secreción de las células epidérmicas.
- Sicigias:** periodo en el cual la amplitud de mareas es la más amplia dentro de un ciclo lunar y ocurre cuando la luna, el sol y la tierra están alineadas.
- Tergito:** Porción o placa dorsal que cubre un segmento abdominal.
- Urópodos:** sexto y último par de apéndices abdominales, generalmente aplanados dorsoventralmente que se disponen paralelos al telson.
- Virginal, hembra:** individuo que tiene sedas sin rastros de haber portado huevos durante el periodo reproductivo.
- Vitelo:** sustancia de reserva constituida principalmente por lípidos y proteínas utilizada como fuente energética para huevos y larvas.
- Zoea:** Estadio larval típico de crustáceos decápodos, con apéndices cefalotorácicos en número variable cuya función es nadadora.



BIBLIOGRAFÍA

- Anger K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). *Marine Biology* 126:283-296.
- Anger K, Lovrich G., Thatje S. y Calcagno, J. 2004a. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in laboratory. *Experimental Marine Biology and Ecology* 306:217-230.
- Anger K., Lovrich G.A., Thatje S. y Calcagno J.A. 2004b. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306:217-230.
- Anger K., Thatje S., Lovrich G.A. y Calcagno J.A. 2003. Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. *Marine Ecology Progress Series* 253:243-251.
- Arntz W., Brey T. y Gallardo V.A.. 1994. Antarctic Zoobenthos. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32:241-304.
- Aronson R., Thatje S., Clarke A., Peck L.S., Blake D.B., Wilga, C. y Seibel B.A. 2007. Climate change and invasibility of the Antarctic benthos. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 38:129-154.
- Bahamonde R. y Leiva B. 2003. Exploración pesquera de recursos no tradicionales en el talud de la I a la VI Región de Chile. En: Yañez E. (ed) *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile*: Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso pp. 301-316.
- Balbontin C.F, Campodonico G.I. y Guzman M.L. 1979. Description of the eggs and larvae of species of *Careproctus* (Pisces: Liparidae) commensals of *Paralomis granulosa* and *Lithodes antarctica* (Crustacea: Lithodidae.). *Anales del Instituto de la Patagonia* 10:235-243.
- Balzi P. 2006. Ecología y biología de la reproducción de la centolla *Lithodes santolla* del golfo San Jorge. Departamento de Biología General, Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco". Comodoro Rivadavia. pp. 150.
- Boschi E. 2000. Species of decapod Crustaceans and their distribution in the american marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13: 1-136.
- 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 Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero* 441:1-72.
- Bouvier L. 1896. Sur la classification des Lithodines et sur leur distribution dans les océans. *Annales des Sciences Naturelles, série Zoologie* 6:1-46.
- Brito J.L. 2002. Lithodidae registrados frente a San Antonio, Chile central (Crustacea, Anomura). *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 30:57-62.
- Brusca M., Lovrich G.A., Romero M.C., Calcagno J.A. y Tapella F. 2000. Efectos del corte del dosel de *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sobre la fauna asociada a su grampón de fijación IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, pp. 44.
- Calcagno JA y Lovrich G.A. 2000. First record of *Notobalanus flosculus* (Darwin, 1854) (Cirripedia, Archaeobalanidae) from the South Atlantic coast of South America. *Crustaceana* 73: 365-368.
- Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S., Nettelmann U. y Anger K. 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. *Journal of Sea Research* 54:221-230.
- Calcagno J.A., Thatje S., Anger K., Lovrich G.A. y Kaffenberger A. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. *Marine Ecology Progress Series* 257:189-196.
- Campodonico I. 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinet en condiciones de laboratorio. (Crustacea Decapoda, Anomura: Lithodidae). *Anales del Instituto de la Patagonia* 2:181-190.
- Campodonico I. y Guzmán L. 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Crustaceana* 40:272-285.
- Campodonico I., Hernández M.B. y Riveros E. 1983. Investigación, manejo y control de las pesquerías de Centolla y Centollón de la XII Región. Informe consolidado: recurso centollón. *Informes Instituto de la Patagonia* 25:1-97.
- Cárdenas C.A., Cañete J.I., Oyarzún S. y Mansilla A. 2007. Podding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1980. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 35:105-110.
- Castilla J.C. 1985. Food Webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. En: Siegfried, W.R. Condry P.R., Laws R.M. (eds). *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*: Springer-Verlag, Berlin, pp. 407-414.
- Collins M.A., Yau C., Guillfoyle F., Bagley P., Everson I., Pirede I.G. y Agnew D. 2002. Assessment of Stone Crab (Lithodidae) density on the South Georgia slope using baited video cameras. *ICES Journal of Marine Science* 59:1-9.
- Comoglio L. 2008. Starvation effects on physiological parameters and biochemical composition of the hepatopancreas of the southern king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43:345-353.



Lithodidae

- Comoglio L., Smolko L. y Amin O. 2005. Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 140:411-416.
- Comoglio L.I. y Amin O.A. 1996. Dieta natural de la centolla patagónica *Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Biología Pesquera* 25:51-57.
- Comoglio L.I. y Amin O.A. 1999. Feeding habits of the false southern king crab *Paralomis granulosa* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Scientia Marina* 63:361-366.
- Cunningham C.W., Blackstone N.W. y Buss L.W. 1992. Evolution of King Crabs from Hermit Crab ancestors. *Nature* 355:539-542.
- Dew C. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschaticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:1944-1958.
- Donaldson W.E., y Byersdorfer S.C. 2005. Biological field techniques for lithodid crabs. Alaska Sea Grant College Program - University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, pp. 76.
- Donaldson W.E. y Byersdorfer S.C. 2014. Anatomy of King Crabs. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Raton. pp. 73-80.
- Falk-Petersen J., Renaud P. y Anisimova N. 2011. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea—a review. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 68:479-488.
- FAO. 2014. Fisheries Statistics - Capture. <http://www.fao.org/figis>.
- Feldmann R.M. 1998. *Paralomis debodeorum*, a new species of decapod crustacean from the Miocene of New Zealand: First notice of the Lithodidae in the fossil record. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 41:35-38.
- Geaghan J. 1973. Resultados de las investigaciones sobre centolla, *Lithodes antarcticus* (Jacquinot) realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes. Instituto de Fomento Pesquero 52:1-71.
- Gutt J., Helsen, E., Arntz W.E. y Buschmann, A. 1999. Biodiversity and community structure of the megapibenthos in the Magellan region (South America). *Scientia Marina* 63:155-170.
- Hall S. y Thatje S. 2009. Global bottlenecks in the distribution of marine Crustacea: temperature constraints in the family Lithodidae. *Journal of Biogeography* 36:2125-2135.
- Hall S. y Thatje S. 2011. Temperature-driven biogeography of the deep-sea family Lithodidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Southern Ocean. *Polar Biology* 34:363-370.
- Hardy D., Dutil J.D., Godbout G. y Munro J. 2002. Survival and condition of hard shell male adult snow crabs (*Chionoecetes opilio*) during fasting at different temperatures. *Aquaculture* 189:259-275.
- Hartnoll R.G. 1982. Growth. En: Abele L.G. (ed) *The biology of Crustacea: Embryology, morphology and genetics*: Academic Press. New York, pp. 111-196.
- Hines A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology* 69:309-320.
- Hjelset A.M., Nilssen E.M. y Sundet J.H. 2012. Reduced size composition and fecundity related to fishery and invasion history in the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters. *Fisheries Research* 121-122:73-80.
- Hoggarth D.D. 1990. The effects of parasitism by the rizocephalan, *Briarosaccus callosus* Boschma on the lithodid crab, *Paralomis granulosa* (Jacquinot) in the Falkland Islands. *Crustaceana* 59:156-170.
- Hoggarth D.D. 1993. The life history of the lithodid crab, *Paralomis granulosa*, in the Falkland Islands. *ICES Journal of Marine Science* 50:405-424.
- Iorio M.I., Firpo C., Wyngaard J.G. e Isla M.S. 2008. Condición del recurso centollón (*Paralomis granulosa*) en el área actual de pesca del Canal Beagle. Resultados de la prospección realizada entre octubre y noviembre de 2007. Informe Técnico INIDEP 21-08:1-19.
- Jensen G.C. y Armstrong D.A. 1989. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a congener, *P. camtschaticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:932-940.
- Jørgensen L.L., Manushin I., Sundet J.H. y Birkely S.R. 2005. The intentional introduction of the marine red king crab *Paralithodes camtschaticus* into the southern Barents Sea. *International Council for the Exploration of the Sea Rapports de recherches collectives* 277:1-21.
- Kattner G., Graeve M., Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S. y Anger K. 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292:61-74.
- Kilada R., Sainte-Marie B., Rochette R., Davis N., Vanier C., Campana S. y Gillanders B. 2012. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69:1728-1733.
- Klages M., Gutt J., Starman A. y Bruns T. 1995. Stone Crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murrayi* Henderson 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68° 51' S; 90° 51' W). *Polar Biology* 15:73-75.
- Kuris A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. En: Wenner A., Kuris A.M. (eds) *Crustacean egg production*: A.A. Balkema. Rotterdam, pp. 117-141.



- Kuzmin S., Olsen S. y Gerasimova G. 1996. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*) - the transplantation experiments were successful Proceedings of the international symposium on biology, management and economics of crabs from high latitude habitats, University of Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG 96-02, pp 649-663.
- Lovrich G.A. 1991. Reproducción y crecimiento del centollón *Paralomis granulosa* (Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Doctoral Thesis. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2435_Lovrich.pdf pp. 160.
- Lovrich G.A. 1997a. Estado de la pesquería mixta de centolla *Lithodes santolla* y centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Informe 1995- 1996. Contribución Científica CADIC 25:1-34.
- Lovrich G.A. 1997b. La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. Investigaciones Marinas, Valparaíso 25:41-57.
- Lovrich G.A. 1999. Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. Scientia Marina 63:347-354.
- Lovrich G.A., Calcagno J.A., Smith B.D. 2003a. The barnacle *Notobalanus flosculus* as an indicator of the intermolt period of the male lithodid crab *Paralomis granulosa*. Marine Biology 143:143-156.
- Lovrich G.A., Perroni M., Vinuesa J.H., Tapella F., Chizzini A.C. y Romero M.C. 2002a. Occurrence of *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura) in the intertidal of the Southwestern Atlantic. Journal of Crustacean Biology 22:894-902.
- Lovrich G.A., Roccatagliata D. y Peresan L. 2004. Hyperparasitism of the cryptoniscid isopod *Liriopsis pygmaea* on the lithodid *Paralomis granulosa* from the Beagle Channel, Argentina. Diseases of Aquatic Organisms 58:71-77.
- Lovrich G.A. y Tapella F. 2014. Southern King Crabs. En: Stevens B (ed) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press Boca Raton. pp. 449-484.
- Lovrich G.A., Thatje S., Calcagno J.A., Anger K. y Kaffenberger A. 2003b. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 288:65-79.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1993. Reproductive biology of the False Southern King Crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. Fishery Bulletin 91:664-675.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1995. Growth of juvenile false southern king crab *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. Scientia Marina 59:87-94.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1999. Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. Scientia Marina 63: 355-360.
- Lovrich G.A., Vinuesa J.H. y Smith B.D. 2002b. Male growth, maturity and mating of *Lithodes santolla* in the Beagle Channel, Argentina. En: Paul A.J., Dawe E.G., Elner R., Jamieson G.S., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Woodby D. (eds). Crabs in cold water regions: Biology, management and economics: Sea Grant, University of Alaska. Fairbanks, pp. 147-168
- Macpherson E. 1988. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. Monografías de Zoología Marina 2:9-153.
- Marukawa H. 1933. Biological and fishery research on Japanese king-crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). Journal of Imperial Fisheries Experimental Station 4:1-152 (en japonés con resumen en inglés).
- Mayrand E., Dutil J.D. y Guderley H. 2000. Changes in muscle of postmoult snow crabs *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) fed different rations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 243:95-113.
- McLaughlin P.A. 2014. Systematics. En: Stevens B.G. (ed) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Ratón. pp. 31-46.
- McLaughlin P.A., Anger K., Kaffenberger A. y Lovrich G.A. 2001. Postlarval development in *Lithodes santolla* (Molina) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with notes on zoeal variations. Invertebrate Reproduction and Development 40:53-67.
- McLaughlin P.A., Anger K., Kaffenberger A. y Lovrich G.A. 2003. Larval and early juvenile development in *Paralomis granulosa* (Jacquinot) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with emphasis on abdominal changes in megalopal and crab stages. Journal of Natural History 37:1433-1452.
- McLaughlin P.A., Lemaitre R. y Sorhannus U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its "fall-out". Journal of Crustacean Biology 27:97-115.
- McLaughlin P.A., Lemaitre R. y Tudge C.C. 2004. Carcinization in the Anomura – fact or fiction? II. Evidence from larval, megalopal and early juvenile morphology. Contributions to Zoology 73:165–205.
- Miranda-Vargas P. 2001. Re-descripción de *Pseudione tuberculata* (Isopoda, Bopyridae) como parásito del centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. pp. 99.
- Miranda-Vargas P. y Roccatagliata D.C. 2004. A redescription and new host record for the parasitic isopod *Pseudione tuberculata* (Epicaridea: Bopyridae) from the Beagle Channel, Argentina. Cahiers de Biologie Marine 45:157-166.
- Morley S.A., Belchier M., Dickson J. y Mulvey T. 2006. Reproductive strategies of sub-Antarctic lithodid crabs vary with habitat depth. Polar Biology 29:581-584.
- Orensanz J.M., Armstrong J., Armstrong D. y Hilborn R.



Lithodidae

1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion - the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8:117-176.
- Otto R.S. 2014. A History of King Crab Fisheries with Special Reference to the North Pacific Ocean: Development, Maturity and Senescence. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Ratón. pp. 81-138.
- Otto R.S. y MacIntosh R.A. 1996. Observations on the biology of the Lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean near South Georgia. *High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics: Alaska Sea Grant College Program Report 96-02*, University of Alaska Fairbanks. Fairbanks, pp. 627-647.
- Otto R.S. y MacIntosh R.A. 2006. Biology of the deep-water crab *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) near South Georgia Island, south Atlantic. En: Asakura A. (ed) *Biology of Anomura II, Crustacean Research, Special Number 6: Carcinological Society of Japan*. pp. 187-197.
- Paschke K., Gebauer P. y Hausen T. 2006. Cultivation of *Lithodes santolla* in Chile: Advances in the last six years using multiple approaches in Puerto Montt, Chile. In: Stevens B.G. (ed) *Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proceedings*. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-06-04, Kodiak, AK, pp. 65-69.
- Paul J.M. y Paul A.J. 1990. Reproductive success of sublethal size male Red King Crab *Proceedings International Symposium of King and Tanner crabs*. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, AK, pp. 37-50.
- Powell G.C., James K.E. y Hurd C.L. 1974. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica* to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973. *Fishery Bulletin* 72:171-179.
- Purves M.G., Agnew D.J., Moreno G., Daw T., Yau C. y Pilling G. 2003. Distribution, demography, and discard mortality of crabs caught as bycatch in an experimental pot fishery for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South Atlantic. *Fishery Bulletin* 101:874-888.
- Reid W.D.K., Watts J., Clarke S., Belchier M. y Thatje S. 2007. Egg release, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Pacífico Ocean). *Polar Biology* 30:1213-1218.
- Roccatagliata D. y Lovrich G.A. 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Channel. *Journal of Crustacean Biology* 19:720-729.
- Roux A. y Piñero R. 2006. Crustáceos decápodos y estomatopos asociados a la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) en el Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 18:33-43.
- Saborowski R., Thatje S., Calcagno J., Lovrich G. y Anger K. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Marine Biology* 149:865-873.
- Sato T., Ashidate M., Wada S. y Goshima S. 2005. Effects of male mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crabs *Paralithodes brevipes*. *Marine Ecology Progress Series* 296:251-262.
- Shirley T.C. y Zhou S. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). *Journal of Crustacean Biology* 17:207-216.
- Sielfeld K.W. 1990. Dieta del Chungungo (*Lutra felina* (Molina, 1782)) (Mustelidae, Carnivora) en Chile Austral. *Revista de Investigaciones Científicas y Tecnológicas* 1:23-29.
- Sotelano M.P. 2013. *Biología de los estadios juveniles tempranos de Lithodes santolla del Canal Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego*. Tesis doctoral. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Universidad de Buenos Aires. pp. 219.
- Sotelano M.P., Lovrich G.A., Romero M.C. y Tapella F. 2012. Cannibalism during intermolt period in early stages of the Southern King Crab *Lithodes santolla* (Molina 1872): Effect of stage and predator-prey proportions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 411:52-58.
- Stevens B.G. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the Eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:1307-1317.
- Stevens B.G. 2006. Timing and duration of larval hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 held in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 26:495-502.
- Stevens B.G. 2014a. Development and Biology of King Crab Larvae. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Ratón. pp. 261-284.
- Stevens B.G. 2014b (ed). *King crabs of the world: biology and fisheries management*. CRC Press, Boca Ratón. pp. 608.
- Stevens B.G. y Lovrich G.A. 2014. King crabs of the world: Species and Distributions. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Raton. pp. 1-30.
- Stone R.P., O'Clair C.E. y Shirley T.C. 1992. Seasonal migration and distribution of female red king crabs in a southeast Alaskan estuary. *Journal of Crustacean Biology* 12:546-560.
- Tapella F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura, Galatheidae) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Argentina. Córdoba. pp. 154.
- Tapella F. y Lovrich G.A. 2006. Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Para-*



- lomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. Investigaciones Marinas, Valparaíso 34:47-55.
- Tapella F., Romero M.C., Lovrich G.A. y Chizzini A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En: Paul A.J., Dawe E.G., Elnor R., Jamieson G.S., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Wodby D. (eds). Crabs in cold water regions: Biology, management and economics: University of Alaska Sea Grant. Fairbanks, pp. 115-134.
- Tapella F., Sotelano M.P., Romero M.C. y Lovrich G.A. 2012. Natural substrate preference of southern king crab *Lithodes santolla* larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 411:70-77.
- Thatje S., Anger K., Calcagno J.A., Lovrich G.A., Pörtner H.O. y Arntz W.E. 2005. Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. Ecology 86:619-625.
- Thatje S. y Arntz W.E. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? Polar Biology 27:195-201.
- Thatje S., Calcagno J., Lovrich G., Sartoris F. y Anger K. 2003. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). Helgoland Marine Research 57:110-113.
- Thatje S. y Mestre N.C. 2010. Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deep-sea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 386:119-124.
- Venerus L.A., Calcagno J.A., Lovrich G.A. y Nahabedian D.E. 2005. Differential growth of the barnacle *Notobalanus flosculus* (Archaeobalanidae) onto artificial and live substrates in the Beagle Channel, Argentina. Helgoland Marine Research 59:196-205.
- Vinuesa J.H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Contribución del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero 441:75-95.
- Vinuesa J.H. 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del Canal Beagle. Physis Sección A 47:45-51.
- Vinuesa J.H.. 2000. Estado de la Población de Centolla, *Lithodes santolla* en el Área Costera del Golfo San Jorge, durante 1999. Contribución Científica CADIC, Ushuaia 34:1-16.
- Vinuesa J.H.. 2001. Algunos aspectos biológicas de la centolla *Lithodes santolla* y su captura en el Golfo San Jorge, en 2000. Contribución Científica CADIC, Ushuaia 1-34.
- Vinuesa J.H. y Balzi P. 2002. Reproductive Biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. En: Paul A.J., Dawe G., Elnor R.W., Jamieson G., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Wodby D. (eds). Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics: University of Alaska Sea Grant College Program. Fairbanks, pp. 283-304.
- Vinuesa J.H., Comoglio L.I., Lovrich G.A.. 1990. Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel Proceedings of International Symposium of King and Tanner crabs Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, Anchorage, Alaska, pp. 259-271.
- Vinuesa J.H., Ferrari L. y Lombardo R.J. 1985. Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). Marine Biology 85:83-88.
- Vinuesa J.H. y Labal de Vinuesa M.L. 1998. La gametogénesis de la centolla, *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea, Decapoda, Lithodidae). Naturalia Patagonica 6:35-49.
- Vinuesa J.H. y Lombardo R. 1982. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Physis Sección A 40:69-74.
- Vinuesa J.H., Lovrich G.A. y Comoglio L.I. 1991. Maduración sexual y crecimiento de las hembras de centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el Canal Beagle. Biota, Osorno 7:7-13.
- Watts J., Thatje S., Clarke S. y Belchier M. 2006. A description of larval and early juvenile development in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). Polar Biology 29:1028-1038.
- Yau C., Collins M.A. y Everson I. 2000. Commensalism between a liparid fish (*Careproctus* sp.) and stone crabs (Lithodidae) photographed in situ using a baited camera. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80:379-380.
- Zaklan S.D. 2002. Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, Biology, and Fisheries. En: Paul A.J., Dawe G., Elnor R.W., Jamieson G., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C., y Woodby D. (eds) Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics: University of Alaska Sea Grant College Program. Fairbanks, pp. 751-845.

