



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco

Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud

Desarrollo larval, asentamiento, crecimiento y relaciones interespecíficas de juveniles de centolla *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge

Julia Soledad Colombo
Director: Dr. Martín Varisco

2020

Índice

Introducción general

Características generales de los crustáceos	1
Características generales de la familia Lithodidae	4
Estado actual del conocimiento de <i>Lithodes santolla</i>	6
Pesquerías en argentina de la especie	9
Objetivos y enfoque del estudio.....	11
Descripción del área de estudio	13

Capítulo I. Periodo de eclosión y desarrollo larval

Introducción	17
Materiales y Métodos.....	20
Periodo de eclosión.....	20
Desarrollo larval	21
Mantenimiento de hembras y larvas en cultivo	21
Análisis estadísticos.....	23
Resultados	23
Periodo de eclosión.....	23
Desarrollo larval de zoea 1 a megalopa	27
Duración de los estadios larvales (Z1-M)	27
Supervivencia de las larvas.....	28
Discusión.....	30
Periodo de eclosión.....	30
Diferencias entre hembras primíparas y multiparas.....	32
Desarrollo zoea 1 a megalopa	33
Conclusión	37

Capítulo II. Asentamiento de centolla en áreas costeras del Golfo San Jorge

Introducción	38
Materiales y Métodos.....	41
Diseño de colectores	41
Colocación y retiro de los colectores	42
Periodo y profundidad de asentamiento y la preferencia de sustrato	43
Efecto de la presencia de bosques de <i>M. pyrifera</i> sobre el asentamiento	44

Procesamiento de las muestras	45
Análisis estadísticos.....	46
Resultados	46
Abundancia de estadios tempranos de centolla.....	46
Fauna acompañante.....	49
Discusión.....	50
Conclusión	55
Capítulo III. Crecimiento de juveniles en áreas costeras del Golfo San Jorge	
Introducción	56
Materiales y métodos.....	60
Ciclo de muda y crecimiento en juveniles.....	60
Muestreo	60
Ciclo de muda.....	60
Incremento por muda	63
Distribución de frecuencias de tallas	64
Curva de crecimiento	65
Resultado	66
Ciclo de muda.....	66
Agregaciones.....	68
Incremento por muda	69
Distribución de frecuencias de tallas	73
Curva de crecimiento	78
Discusión.....	79
Ciclo de Muda.....	79
Crecimiento	82
Conclusión	86
Capítulo IV. Relaciones Interspecíficas I: Prevalencia de <i>Eremitione tuberculata</i> y efectos sobre el crecimiento en juveniles de <i>Lithodes santolla</i>	
Introducción	88
Materiales y Métodos.....	92
Muestreo.....	92
Procedimiento de laboratorio.....	92
Análisis estadístico	93

Resultados	94
Infestación y prevalencia de <i>E. tuberculata</i>	94
Relación entre el bopírido y la talla del hospedador	98
Efectos sobre el crecimiento	100
Discusión.....	103
Infestación de <i>E. tuberculata</i>	103
Prevalencia	104
Efecto sobre el crecimiento	108
Conclusión	109
Capítulo V. Relaciones interespecíficas II: potenciales depredadores y solapamiento en la dieta con otros decápodos	
Introducción	110
Materiales y métodos.....	113
Potenciales depredadores.....	113
Muestreo	113
Procedimiento de laboratorio.....	114
Análisis estadísticos.....	¡Error! Marcador no definido.
Dieta comparada con otros decápodos del submareal	115
Dieta de juveniles de centolla <i>Lithodes santolla</i>	115
Dieta de otras especies de decápodos.....	115
Análisis estadísticos.....	117
Resultados	117
Potenciales depredadores.....	117
Dieta comparada con otros decápodos abundantes en el submareal	121
Discusión.....	125
Potenciales depredadores.....	125
Dieta comparada con otros decápodos	128
Conclusión	129
Conclusiones y consideraciones finales	130
Bibliografía	134

Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a Martín Varisco por su apoyo, acompañamiento y supervisión en esta tesis en particular y en mi formación en general. Por permitirme trabajar con comodidad, exigirme y no tanto en los momentos justos. Y particularmente por su calidad como investigador y como persona.

A Julio Vinuesa por su valiosa e imprescindible ayuda en la realización de esta tesis.

A todos mis compañeros del Instituto de Desarrollo Costero por la compañía de todos los días y por hacer ameno el trabajo diario. Particularmente a: Romina, Tomás, Mauro y Renato por todos los muestreos de juveniles de centolla y la ayuda a lo largo del desarrollo de la tesis.

A Cristían por aportar hembras ovígeras y al Gringo Durbas por los trabajos realizados en el submareal.

Al Ente Autárquico Comodoro Conocimiento por cedernos las instalaciones y permitirnos trabajar con total comodidad.

Al CONICET que me permitió, a través de la beca, una amplia dedicación al trabajo de tesis. A la UNPSJB por brindarme el lugar de trabajo para el desarrollo de las actividades.

A los niños de Santi y Larita: mamá, papá, Sonia y Angela, por cuidarlos siempre con cariños, atención y dedicación.

A mis papás: Silvana y Alejandro, hermanos: Toto, Tincho y Lulu por su compañía, interés, apoyo y amor para lograr mis objetivos profesionales y personales.

A Andrés, por apoyarme, acompañarme y ser mi compañero de vida y aventuras.

Resumen

La centolla *Lithodes santolla* es un crustáceo decápodo con alto valor comercial que presenta una amplia distribución en el Mar Argentino. En el Golfo San Jorge (GSJ), si bien se han desarrollado estudios sobre varios aspectos de su biología, esta información está principalmente enfocada en la etapa adulta. En la presente tesis doctoral se analizan diferentes aspectos referidos a los primeros años de vida de la centolla *L. santolla* en el GSJ, para incrementar el conocimiento sobre esta etapa crucial del ciclo de vida y de los distintos procesos que operan durante el reclutamiento, que pueden influir en el “éxito” del reclutamiento y limitar el tamaño de la población a futuro. Los objetivos particulares de la tesis son: (1) evaluar el periodo de eclosión y describir el desarrollo larval de la especie en condiciones experimentales (Capítulo I), (2) caracterizar el hábitat de asentamiento y reclutamiento en aguas someras (Capítulo II), (3) describir el crecimiento de los juveniles de la especie (Capítulo III), (4) analizar la prevalencia del isópodo bopírido *Eremitione tuberculata* y su efecto sobre el crecimiento en juveniles de centolla (Capítulo IV) y (5) estudiar las relaciones interespecíficas, particularmente los potenciales depredadores de juveniles y solapamiento de dietas con otros decápodos en el área costera (Capítulo V).

El periodo de eclosión de las larvas en términos poblacionales, evaluado a partir de datos de campo, dura aproximadamente 45 días y ocurre desde principios de septiembre a mediados de octubre. Los muestreos conducidos durante este periodo, permitieron diferenciar dos fracciones de hembras ovígeras con diferentes ciclos reproductivos. Hembras presuntamente múltiparas; de mayor tamaño, en intermuda y con huevos próximos a eclosionar en septiembre-octubre, las que se aparearon diciembre y enero. Y por otra parte, una fracción de hembras de tallas inferiores (presuntamente primíparas) en posmuda con huevos recientemente extruidos en septiembre-octubre. En condiciones experimentales entre $8,5 \pm 0,5$ °C, el desarrollo de zoea 1 a megalopa, duró en promedio aproximadamente 16,66 días y la duración media de cada estadio zoea fue de 5,09 para zoea 1, 5,61 para zoea 2 y 8,87 días para zoea 3. No se pudo completar el desarrollo hasta el primer estadio juvenil por una alta mortalidad en los acuarios. Las larvas provenientes de

distintas hembras, mostraron diferencias en la duración del desarrollo larval y variabilidad en la supervivencia de las mismas.

Los estadios tempranos del ciclo de vida (megalopas y primeros juveniles) prefieren hábitats estructuralmente complejos. En el el area costera del GSJ, el asentamiento de los mismos se concentró en el ambiente de transición entre el bosque de *Macrocystis pyrifera* y fondos blandos hasta 15 m de profundidad.

Los juveniles presentaron actividad de muda durante todo el año. Si bien se observan meses donde la actividad de muda se concentra, no se puede establecer un patrón temporal claro en la muda. El primer año de vida posasentamiento comprende diez grupos modales, el segundo cuatro y el tercero tres. Por lo tanto, los animales pasan por nueve mudas hasta alcanzar una talla promedio de 12,33 mm de longitud del caparazón (LC) correspondiente a individuos de un año, tres mudas en alcanzar la talla de 28,80 mm de LC correspondiente a los individuos de dos años y dos mudas más para alcanzar los 43,40 mm de LC, correspondiente a individuos de tres años. Los juveniles de la especie presentaron gran variabilidad de tallas entre ejemplares de un mismo estadio modal lo cual estaría relacionado con variaciones en el ciclo de muda y la variabilidad en el incremento por muda que exhiben ejemplares de una misma talla. A partir de las curvas de crecimiento de Gompertz se pudo inferir que la centolla tarda 4 años y medio en alcanzar la talla de madurez sexual y 7 años en reclutar a la pesquería en el caso de los machos.

En cuanto a las relaciones interespecíficas, la prevalencia general del parásito *Eremitione tuberculata* fue baja (2,01 %) durante todo el periodo analizado. Sin embargo, la prevalencia superó el 15 % en algunos meses. En ejemplares de un año de edad, con un rango de talla entre 12,33 y 28,80 mm de LC, la prevalencia fue significativamente mayor que en los ejemplares menores de un año y mayores de dos años. La presencia del parásito afectó la masa corporal y el incremento relativo por muda, que demuestra que la infestación por este parásito tiene un impacto negativo sobre el crecimiento de los juveniles de centolla en el Golfo San Jorge.

Se analizó la dieta de los tres potenciales predadores más abundantes en los ambientes someros del GSJ: el escrófalo *Sebastes oculatus*, el pez sapo *Notothenia angustata* y el pulpo *Enteroctopus megalocyathus*. Se hallaron restos de juveniles de centolla en el escrófalo *S. oculatus* y en el pulpo *E. megalocyathus*. Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa de juveniles de centolla fue baja, lo que sugiere que *L. santolla* no es item presa importante en la dieta de estos depredadores. Además, se analizó el solapamiento entre las dietas de juveniles de centolla con otras especies de decápodos con las que coexisten en el ambiente submareal rocoso como *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*. No se registró solapamiento en la dieta de juveniles de centolla con las especies analizadas. Estos resultados sugieren que ni la depredación ni la competencia por alimento serían factores relevantes en la regulación de la población de centolla en el Golfo San Jorge.

Summary

The southern king crab *Lithodes santolla*, is a decapod species of commercial importance in the Argentine Sea. In the San Jorge Gulf, many studies have been developed on various aspects of its biology, this information is mainly focused on the adult stage. Despite this, the information about the biology and ecology of juveniles is scarce. This thesis examines aspects of the early stages of *L. santolla* in the San Jorge Gulf in order to increase knowledge about this crucial stage of the life cycle and the processes that operate during recruitment, which can influence recruitment success and constrains population size in the future. The objectives of this thesis are to: (1) describe the larval development (Chapter I), (2) characterize the settlement and recruitment habitat (Chapter II), (3) describe the growth of the juveniles (Chapter III), (4) study the interspecific relationships, particularly the potential predators of juveniles and overlapping of diets with other decapods in the coastal area (Chapter IV) and (5) analyze the prevalence of the bopyrid *Eremitione tuberculata* and its effect on the growth in juveniles of *L. santolla* (Chapter V).

The hatching period lasts approximately 45 days and occurs from the beginning of September to the mid-October. The samplings conducted during this period made possible to differentiate two fractions of ovigerous females with different reproductive cycles. Larger females in intermolt (presumably multiparous) with eggs close to hatching in September-October, which mated in December and January. A fraction of females (presumably primiparous) with carapace length close to size of sexual maturity, in postmolt stage, with recently extruded eggs in September-October. Under experimental conditions, the larval development of zoea 1 to megalopa lasts approximately 16.66 days and the average duration of each larval stage is 5.09, 5.61 and 8.87 days, respectively. Development could not be completed to reach the first juvenile stage due to the high mortality. There is intraspecific variability between ovigerous females that makes the duration of larval development and survival show differences between them.

The early stages of the life cycle (megalopes and early juveniles) prefer structurally complex habitats. The settlement of the early stages was concentrated in the transitional

environment between the *M. pyrifera* kelp forest and soft bottoms up to 15 m deep. These results suggest a patchy settlement.

Juveniles show molting activity throughout the year. The first year of post-settlement life comprises ten modal groups, the second four, and the third three. Therefore, the animals would go through nine molts until they reach an average size of 12.33 mm of carapace length (LC) corresponding to one-year-old individuals, three molts to reach the 28.80 mm length of LC corresponding to the two-year-old individuals and two more molts to reach 43.40 mm LC, corresponding to 3-year-old individuals. The juveniles of *L. santolla* exhibit a great variability in size between specimens of the same annual class, which would be related to the asynchrony in the molt and the variability in the increment per molt exhibited by specimens of the same size. From the Gompertz growth curves it was estimated that the crabs take 4 and a half years to reach sexual maturity size and 7 years to recruit to the fishery in the case of males.

Regarding intraspecific interactions, the prevalence of the bopyrid *Eremitione tuberculata* was generally low during the entire period analyzed (mean 1.3 %). However, in some months the prevalence was higher than 15 %. Reductions in prevalence between successive months could be an indication of a high mortality induced by the parasite. In one-year-old specimens, with a length range between 12.33 and 28.80 mm LC, the prevalence was significantly higher than in specimens up to one year and older than two years. The presence of the parasite has detrimental effects in the dry weight and the relative increase during the molt, which shows that the infestation by this parasite has a negative impact on the growth of the crab juveniles in the San Jorge Gulf.

A low predation of *L. santolla* juveniles was recorded in the potential predators analyzed. Southern king crab was found in stomach content of the fish *Sebastes oculatus* and the octopus *Enteroctopus megalocyathus*. However, the relative abundance and the frequency of occurrence were low in both species. Moreover, not overlapping of *L. santolla* diet with other decapods species in the area (*Euripodyus latreilli*, *Peltarion spinosulum* and *Carcinus maenas*) was found. These results suggest that neither predation nor food competition play a key role in regulation of *L. santolla* population in San Jorge Gulf.

Introducción general

Características generales de los crustáceos

Los crustáceos, se encuentran dentro del phylum Arthropoda, siendo el grupo con mayor diversidad morfológica dentro de este phylum. Incluyen alrededor de 68.000 especies conocidas, la mayoría habitan en ambientes marinos, con menor frecuencia se encuentran en ambientes acuáticos continentales y también se los puede hallar en el ambiente terrestre.

El registro fósil de los crustáceos se remonta al Cámbrico inferior, con fósiles asociados a una amplia gama de hábitats acuáticos, especialmente marinos (Cheng *et al.* 2011). Particularmente, en la fauna del Silúrico y Devónico aparecen los primeros registros de estomatópodos y decápodos, observándose un incremento en el registro fósil de decápodos en la transición Pérmico-Triásico (Lange y Schram 1999). Si bien se ha postulado que los crustáceos podrían ser un grupo polifilético o incluso parafilético, la hipótesis de un origen monofilético de este grupo es la que reúne mayores evidencias moleculares, morfológicas y fósiles (Martin y Davis 2001). Las revisiones más recientes incluyen a crustáceos y hexápodos dentro de un grupo monofilético Tetraconata (Schewenter *et al.* 2017)

El cuerpo de los crustáceos está formado por un número variable de somitos. El total de segmentos o somitos del cuerpo varía de 8 en ostrácodos hasta más de 50 en grupos primitivos como cefalocáridos, diplostráceos y notostráceos. Como se mencionó anteriormente, los crustáceos se caracterizan por haber desarrollado gran diversidad de formas corporales debido a la fusión de varios segmentos, el desarrollo de segmentos corporales altamente especializados y la presencia de una importante diversidad de apéndices. El cuerpo está dividido en tres regiones céfalon, pereion y pleon, en algunos grupos las dos primeras regiones se fusionan para formar el cefalopereion o cefalotórax. Los apéndices articulados mayoritariamente son birramosos y pueden estar presentes en las tres regiones del cuerpo. La reducción en el número de los apéndices y la especialización

de los mismos para diversas funciones como reptar, nadar, sujetar y portar huevos es una clara tendencia evolutiva de los crustáceos. Otra característica común es que durante alguna etapa del ciclo de vida todas las especies de crustáceos poseen un par de mandíbulas, maxilas y dos pares de antenas. El céfalon está compuesto por cinco somitos los cuales portan un par de apéndices cada uno más el acron que no posee apéndices, lleva los ojos y aloja el protocerebro. Los apéndices cefálicos son: anténulas, antenas, maxílulas, maxilas y mandíbulas. En algunos grupos como los decápodos se pueden sumar apéndices derivados de los primeros segmentos del pereion para formar apéndices bucales llamados maxilipedios. El pereion y el pleon están formados por un número variable de somitos, en los diferentes grupos.

Una característica general en todos los crustáceos es la presencia de un exoesqueleto compuesto de quitina y, en la mayoría de los grupos, impregnado con carbonato de calcio. La dureza de este varía según el taxón y el estadio del ciclo de vida. La presencia de un exoesqueleto rígido limita el crecimiento y determina que el crecimiento sea discontinuo. El aumento de tamaño corporal se produce luego de la muda cuando el exoesqueleto es removido para dar lugar al crecimiento tisular y posterior endurecimiento de un nuevo caparazón (Kurata 1962, Stevenson 1985, Chang 1995, Hartnoll 2001, entre otros). Sin embargo, Mauchline (1973) ha evidenciado pequeños aumentos en la talla durante el periodo de intermuda en algunos grupos. La muda es un periodo crítico en la vida de los crustáceos, ya que demanda una importante movilización de reservas y además en esta etapa los animales son más vulnerables a la depredación, canibalismo, colonización por epibiontes y ectoparásitos e incluso pueden llegar a morir por estrés fisiológico (Covich *et al.* 2010). El reemplazo del caparazón puede durar unos pocos minutos hasta varias horas, y es el corolario de un largo proceso que puede demandar años (Chang 1995). Este proceso está sujeto a un estricto control hormonal y puede verse afectado por factores ambientales como la temperatura, el fotoperiodo, la disponibilidad de refugio y la provisión de alimento, entre otros (Chang 1995).

Los crustáceos son principalmente dioicos y suelen tener cuidado maternal hasta la eclosión de los huevos. Sin embargo, se encuentran especies hermafroditas en diferentes

grupos como los cirripedios (sésiles o parásitos), isópodos parásitos y algunos camarones. El cuidado maternal varía según el grupo; por ejemplo, muchos copépodos sólo retienen la masa de huevos, los decápodos la sujetan con sus apéndices y algunos ostrácodos y braquiópodos los retienen dentro de una bolsa de cría. No obstante, en algunos grupos como los copépodos y camarones peneidos no existe cuidado maternal y los huevos son liberados al ambiente. La característica común en el desarrollo embrionario es la presencia de una larva *nauplius* que posee tres pares de apéndices cefálicos (anténulas, antenas y mandíbulas) y un ojo medio.

Dentro de los crustáceos, la clase Malacostraca y, en particular, el orden Decapoda incluye a los organismos más desarrollados. Este taxón habita ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres, y tiene una morfología muy variada asociada en gran medida al hábitat y modo de vida. Las características comunes que comparten los decápodos son: 1- la presencia de un caparazón que cubre la cabeza y el torax (cefalotórax) y se extiende lateralmente para dar lugar a las cámaras branquiales, 2- los tres primeros pereiópodos están transformados en apéndices bucales (maxilipedios), 3- la presencia de cinco pares de pereiópodos que están involucrados en la locomoción, el primer par puede presentar pinzas (quelípedos) que pueden intervenir en la alimentación, la limpieza del caparazón, la cópula, etc. y 4- la presencia de ojos compuestos.

En particular, el infraorden Anomura incluye organismos con gran diversidad de formas, por ejemplo: las langostillas, centollas y los cangrejos ermitaños. La característica común de este grupo es que el quinto par de pereiópodos está reducido y normalmente alojado en el interior de las cámaras branquiales, y tienen como función la limpieza de las branquias. Otra característica común a todos los anomuros es el desarrollo larval, que comprende un número variable de estadios *zoea* (2-5) y un estadio decapodito. Dentro de este infraorden se encuentran varias especies de interés comercial. Debido a esto, son múltiples los trabajos realizados referidos a la biología de especies de anomuros (ver Poore *et al.* 2011, Stevens 2014a).

Características generales de la familia Lithodidae

La familia Lithodidae Samouelle 1819 junto con la familia Hapalogastridae Brand 1850 forman parte la superfamilia Lithoidea, la cual comprende 15 géneros y un total de 129 especies. En particular, la familia Lithodidae incluye 121 especies distribuidas en 10 géneros; *Lithodes* Latreille 1806 (29 especies), *Paralithodes* Brandt 1858 (5 especies), *Cryptolithodes* Brandt 1848 (3 especies), *Paralomis* White 1856 (66 especies), *Lopholithodes* Brandt 1848 (2 especies), *Neolithodes* A. Milne-Edwards y Bouvier 1894 (12 especies), y los géneros monoespecíficos *Phyllolithodes* Brandt 1858, *Rhinolithodes* Brandt 1848, *Sculptolithodes* Makarov 1934, y *Glyptolithodes* Faxon (McLaughlin 2014).

La familia Lithodidae comprende una gran diversidad morfológica y también ecológica, que incluye cangrejos abisales con patas de más de un metro de longitud hasta especies intermareales de unos pocos centímetros (Hall y Thatje 2018). La familia Lithodidae se originó en el Pacífico Norte, donde en la actualidad se encuentra la mayor diversidad y se concentran aproximadamente el 70 % de los litódidos conocidos (Zaklan 2002, Stevens y Lovrich 2014). Los litódidos se diversificaron y colonizaron aguas profundas del Océano Pacífico y avanzaron a lo largo de la costa pacífica de América hasta alcanzar aguas templadas frías del hemisferio sur. Debido a su tolerancia térmica, hasta los 13 °C, su distribución en aguas someras se ve restringida, además las especies presentes en aguas profundas y frías, están ausentes en las aguas de las plataformas continentales templadas (Hall y Thatje 2009, Hall y Thatje 2011).

En América del Sur se distribuyen los siguientes géneros: *Paralomis* (23 especies), *Lithodes* (7 especies), *Neolithodes* (3 especies) y *Glyptolithodes* (1 especie) (Stevens y Lovrich 2014). Dos de estas especies, la centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) y el centollón *Paralomis granulosa* (Hombron y Jacquinot, 1846), se distribuyen en las costas de Argentina y Chile, donde son explotadas comercialmente (Lovrich 2014, Lovrich y Vinuesa 2016). La centolla *Lithodes confundes* explotada comercialmente en la costa de la Provincia de Santa Cruz y costa atlántica de Tierra del Fuego, si bien es considerada como un efectivo

pesquero diferente es normalmente referida como *L. santolla* a los fines del manejo pesquero (ver discusión más adelante).

Los litódidos se caracterizan por presentar un cuerpo con forma más o menos triangular, aplanado dorso ventralmente y cubiertos con espinas al igual que los apéndices, excepto en *Cryptolithodes*, el abdomen es aplanado parcialmente calcificado, simétrico en machos y asimétrico en hembras, poseen cuatro pares de pereopodos (incluyendo los quelípedos); el quinto, reducido en tamaño, se encuentra en el interior de las cámaras branquiales (Dawson y Yaldwyn 1985). La asimetría de los quelípedos (el derecho más grande) es considerada un carácter común a las diferentes especies de la familia, sin embargo, algunas especies de litódidos de Nueva Zelanda muestran simetría en sus quelípedos (McLaughlin 2014).

De acuerdo a la revisión realizada por Zaklan (2002), la familia Lithodidae, se caracteriza por ser de tamaño grande, tener un patrón de apareamiento y reproducción anual, en el que generalmente el macho protege a la hembra durante la muda para luego realizar la fecundación. Las hembras portan los huevos durante un tiempo aproximado de 10 a 12 meses, periodo en el que ocurre el desarrollo embrionario, que va a depender de la especie, luego de la eclosión, pueden presentar dos o más estadios de zoea, seguido de un estadio polarval denominado megalopa (McLaughlin *et al.* 2010). Los estadios larvales varían según la especie y generalmente se desplazan en diferentes direcciones, mientras que los juveniles y los adultos realizan movimientos migratorios asociados con la muda y reproducción. Los primeros estadios juveniles tienen un hábito críptico y generalmente son solitarios, mientras que los estadios juveniles subsiguientes predominan en áreas costeras con ambientes complejos que utilizan como refugio y los adultos en fondos blandos.

Son varias las especies de la familia Lithodidae que tienen importancia comercial, estas especies son vulgarmente conocidas como *king crabs* o centollas. Entre ellas encontramos los géneros *Paralithodes*, *Lithodes* y *Paralomis* (Otto 2014). En sus comienzos, estas pesquerías fueron unas de las más redituables del mundo (Stevens 2014a). La pesquería de estos litódidos se inició en el norte de Japón durante la década de 1890 (Cahn 1948) y se expandió rápidamente, durante la década de 1930 los buques japoneses llegaron

a pescar en la costa oeste del mar de Bering (Otto 2014). La flota rusa comenzó a explotar el recurso en 1928 pescando en el Mar de Okhotsk (Ivanov 2002). Estas pesquerías se reanudaron luego de la Segunda Guerra Mundial y en la década de 1950 ambos países, tanto Japón como Rusia, realizaban la extracción de litódidos en el este del mar de Bering. Las pesquerías de litódidos son muy vulnerables a la sobrepesca, entre 1980 y 1982 las capturas de *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) en la Bahía Bristol (Alaska) tuvieron una drástica caída de 58.944 a 1.360 toneladas que condujo al cierre de la pesquería en 1983 (Otto 1985). Otros colapsos en pesquerías de litódidos en el hemisferio norte han sido reportados para diversas áreas como el Golfo de Alaska, el oeste de las Islas Aleutianas, al área de Kodiak (Alaska) y también el Mar de Bering (Orensanz *et al.* 1998).

Estado actual del conocimiento de *Lithodes santolla*

La centolla *Lithodes santolla* (Figura 1) fue descrita por Molina (1782). Tradicionalmente, teniendo en cuenta las características morfológicas, en particular un aumento significativo en su espinulación, se considero que la centolla presente en la costa de Santa Cruz y costa atlántica de Tierra del Fuego corresponden a otra especie llamada *L. confundens* Macpherson, 1988 (Boschi 1992). Sin embargo, Pérez-Barros *et al.* (2015), concluyen que no hay diferencias genéticas entre *L. santolla* y *L. confundens*. A pesar de esto, ambas especies no han sido sinonimizadas hasta el presente, por lo que *L. confundens* sigue siendo una especie válida. Pérez-Barros *et al.* (2020) sugieren una denominación provisoria como complejo *L. santolla/L. confundens*. En el Golfo San Jorge no se encuentra *L. confundes*, por lo que la posición taxonómica de *L. santolla* adoptada en esta tesis es la propuesta por McLaughlin (2014), a saber:

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea Brünnich, 1772

Clase Malacostraca Latreille, 1802

Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892

Superorden Eucarida Calman, 1904

Orden Decapoda Latreille, 1802

Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963

Infraorden Anomura Mac Leay, 1838

Superfamilia Lithodoidea Samouelle, 1819

Familia Lithodidae Samouelle, 1819

Subfamilia Lithodinae Samouelle, 1819

Género *Lithodes* Latreille, 1806

Especie *Lithodes santolla* (Molina, 1782)



Figura 1. Morfología general de ejemplares adultos hembra y macho de *Lithodes santolla*. Abajo un detalle del abdomen de un macho y una hembra.

La centolla *L. santolla* se distribuye en América del Sur en aguas frías y templado frías, tanto del Océano Pacífico como el Océano Atlántico (Boschi 2000). En el Océano Atlántico la especie se distribuye en las Islas Malvinas y en áreas costeras de Tierra del Fuego hasta el Golfo San Jorge; hacia el norte, su distribución se aleja de la costa, ocupando aguas más profundas influenciadas por la Corriente de Malvinas hasta el sur de Brasil (Vinuesa 1985). Sin embargo, existen registros de *L. santolla* en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires (Sotelano *et al.* 2013). La distribución de *L. santolla* se considera disyunta y las mayores abundancias se concentran en el Canal Beagle, Golfo San Jorge (GSJ) y talud continental frente a la costa bonaerense, mientras que en la costa de Santa Cruz y costa atlántica de Tierra del Fuego se encuentra *L. confundens* como se mencionó anteriormente (Figura 2). La distribución batimétrica está comprendida entre los 0 y 700 m con las mayores concentraciones de la especie entre 30 y 120 m de profundidad (Boschi *et al.* 1992, Vinuesa 1991).

Debido a que es una especie de importancia comercial para Argentina y Chile son bien conocidos muchos aspectos de su biología. En Chile, los trabajos realizados sobre esta especie se centran en el desarrollo larval (Campodónico 1971, Escobar 2007, Ortega 2007), aspectos de la fisiología de las larvas (Ross 2007, Paschke *et al.* 2010) y adultos (Urbina *et al.* 2013). También se ha descrito el crecimiento de la especie en condiciones de laboratorio (Paschke *et al.* 2006), agregaciones en torno a los grampones de los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1820 (Cárdenas *et al.* 2007) y la relación entre la especie y el parásito isópodo *Eremitione tuberculata* (Richardson, 1904) (Cañete *et al.* 2008, 2017), entre otros trabajos. La población presente en el Canal Beagle ha sido ampliamente estudiada, son múltiples los trabajos realizados referidos al desarrollo de vida temprano de la especie (Vinuesa *et al.* 1985, Vinuesa *et al.* 1990, Lovrich *et al.* 2003, Calcagno *et al.* 2004, Tapella y Lovrich 2006, Tapella *et al.* 2012, Sotelano 2012, entre otros) como así también, a los referidos a la vida adulta (ej. Vinuesa y Lombardo 1982, Vinuesa 1984, Lovrich *et al.* 2002, Di Salvatore *et al.* 2020). En el GSJ se han estudiado varios aspectos de su biología, abordando aspectos reproductivos (Vinuesa 2001, Vinuesa y Balzi 2002, Balzi 2005, Firpo *et al.* 2015, Militelli *et al.* 2018), estrategias alimenticias (Balzi 1997, Vinuesa *et al.* 2013), la

infestación por un isópodo parásito (Vinuesa y Balzi 2010) y los patrones temporales de su distribución en el área (Firpo 2020). En esta zona el tamaño máximo registrado en machos fue de 151 mm y en hembras 131 mm de LC (Vinuesa *et al.* 1998). La talla promedio de madurez sexual en las hembras es de 68,5 mm de LC, mientras que en los machos la madurez es alcanzada a los 70,2 mm de LC (Balzi 2005). El apareamiento y la reproducción son anuales y ocurren en los meses de noviembre y/o diciembre cuando los animales adultos se concentran en aguas más costeras (Vinuesa y Balzi 2002). La hembra porta los huevos durante aproximadamente 10 meses, periodo en el que ocurre el desarrollo embrionario (Balzi 2005). La muda en las hembras es estacional y ocurre principalmente en el mes de diciembre, como paso previo a la fecundación, mientras que en los machos presentan dos periodos de mudas una primera muda durante el invierno y otra a principios de la primavera en machos adultos de tamaño grande; en machos adultos jóvenes la segunda muda fue registrada a fines de la primavera. En ejemplares juveniles, se registró la presencia del isópodo parásito *Eremitione tuberculata* en individuos con un tamaño hasta 31 mm de LC (Vinuesa y Balzi 2010).

La centolla es una especie generalista oportunista adoptando también hábitos carroñeros; el análisis de los estómagos de ejemplares adultos del GSJ arrojó predominancia de langostilla *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) y peces óseos (Balzi 1997). Los juveniles son depredadores macrófagos y omnívoros, presentan una dieta mucho más variada que incluye algas e invertebrados (Vinuesa *et al.* 2013).

Pesquerías en argentina de la especie

La pesca de centolla se inició en las décadas de 1920 y 1930 en Chile y Argentina respectivamente (Vinuesa *et al.* 1996). En Chile, la pesca se concentró en la región magallánica en cercanías de Punta Arenas, Puerto Natales y Puerto Williams (Cárdenas *et al.* 1987, Lovrich y Tapella 2014), mientras que en Argentina la pesquería de esta especie se ha desarrollado en el Canal Beagle, y ocasionalmente en la costa atlántica de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Lovrich 1997). Durante varias décadas los desembarcos en ambos países fueron constantes, pero debido a la sobrepesca y pesca ilegal los desembarcos

fueron reduciéndose drásticamente hasta el cierre de algunas de las principales áreas de pesca (Guzmán *et al.* 2004, Lovrich y Tapella 2014). En ambos países, el colapso de las áreas tradicionales de pesca condujo a la expansión de la pesquera hacia otras regiones.

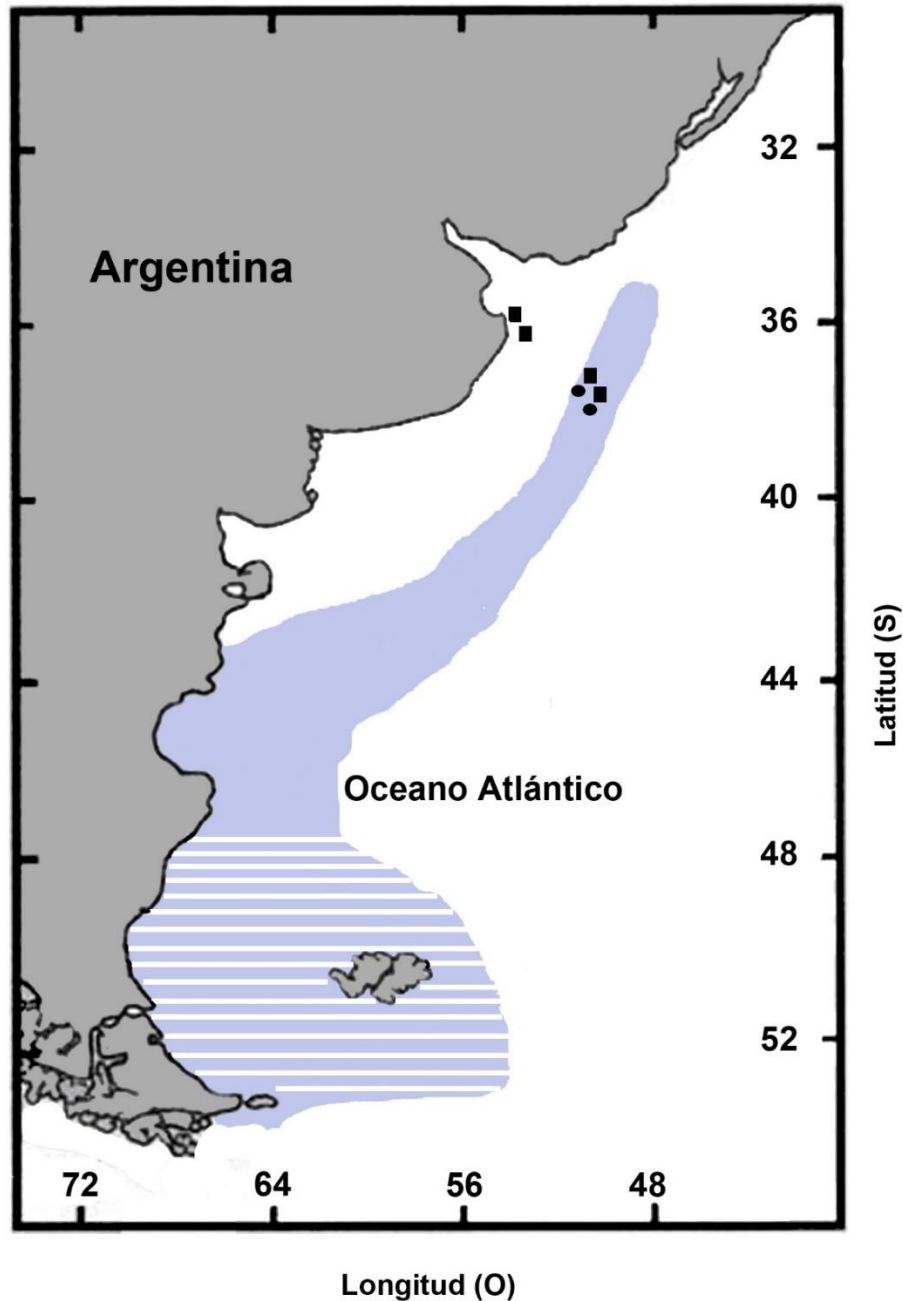


Figura 2. Distribución de la centolla (celeste) en el Mar Argentino, modificado de Vinuesa *et al.* (2015). La zona a rayas corresponde al área de distribución de *L. confundes* en la costa de Santa Cruz y costa Atlántica de Tierra del Fuego. Los cuadrados y círculos negros corresponden a registros de *L. santolla* y *L. confundes*, respectivamente (tomados de Sotelano *et al.* 2013).

En particular, en el GSJ la explotación comercial de la centolla ha sido discontinua a lo largo de los años, teniendo sus inicios en la década de 1970 (E. Fernández com. pers.). Inicialmente los ejemplares eran obtenidos como fauna acompañante en las pesquerías de arrastre de langostino y merluza y eventualmente por embarcaciones costeras que utilizaban trampas para su captura en el área de Rada Tilly, Caleta Córdova y Bahía Solano (Varisco *et al.* 2018). En el 2004 se inició una pesquería exploratoria sobre el denominado stock patagónico central que se distribuye entre 43,5°- 48° S. La pesquería de centolla se desarrolló inicialmente en la jurisdicción nacional adyacente al GSJ, y desde el 2011 hasta la actualidad la pesquería se desarrolla también dentro del GSJ (Varisco *et al.* 2018). Actualmente, la pesquería involucra 5 barcos centolleros congeladores que operan con unas 4.500 trampas cada uno y un número variables de embarcaciones fresqueras que operan con un número variable de trampas (2.500 en Chubut) (Ruiz *et al.* 2019). Además, en cercanías a Comodoro Rivadavia se desarrolla una pesquería costera de pequeña escala que involucra embarcaciones de menos de 10 m de eslora. Luego de 15 años de pesca dirigida, la centolla muestra algunos signos de sobrepesca tales como una disminución en los desembarques, en la captura por unidad de esfuerzo y una disminución de la fecundidad respecto de valores previos al inicio de la pesquería (Firpo *et al.* 2015, Militelli *et al.* 2019, Varisco *et al.* 2019). Aunque la fecundidad se ha recuperado en los últimos años probablemente como consecuencia de la implementación de anillos de escape y el corrimiento de la temporada de pesca (Varisco *et al.* 2019), el volumen de los desembarques en el GSJ sigue muy por debajo de los valores obtenidos al inicio de la pesquería.

Objetivos y enfoque del estudio

El asentamiento y posterior reclutamiento son etapas cruciales dentro del ciclo de vida de los invertebrados marinos. Esto es particularmente importante en especies sujetas a explotación comercial porque en estas etapas se define en gran medida el tamaño de la población vulnerable a la pesquería (Fernández *et al.* 1993, Iribarne *et al.* 1994). Si bien es amplio el conocimiento biológico de la centolla en el GSJ, esta información está principalmente enfocada en la etapa adulta del ciclo de vida de la especie. Son numerosos

los factores que operan durante el reclutamiento y que pueden influir en el “éxito” del reclutamiento y limitar el tamaño de la población a futuro: cantidad y condición de las larvas, disponibilidad de hábitats favorables, depredación, competencia y parasitismo, entre otros. Los objetivos de esta Tesis Doctoral se hallan relacionados con este periodo crítico de la historia de vida de la centolla. El objetivo general es caracterizar el desarrollo larval, asentamiento, crecimiento y relaciones interespecíficas de juveniles de centolla *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge.

Los objetivos generales de cada capítulo, los cuales serán ampliados y desglosados en cada uno de los mismos, son:

- Evaluar el periodo de eclosión poblacional y describir el desarrollo larval de la especie en condiciones experimentales
- Caracterizar el hábitat de asentamiento y reclutamiento de juveniles de centolla *L. santolla* en aguas someras del Golfo San Jorge.
- Describir el crecimiento y ciclo de muda de juveniles de centolla *L. santolla* en el Golfo San Jorge.
- Determinar la prevalencia del bopírido *Eremitione tuberculata* en juveniles *L. santolla* en el Golfo San Jorge y evaluar el efecto del mismo sobre el crecimiento de la centolla.
- Estudiar las relaciones interespecíficas, particularmente los potenciales depredadores de juveniles de *L. santolla* y el solapamiento de dietas con otros decápodos en el área costera central del Golfo San Jorge.

Descripción del área de estudio

El Golfo San Jorge (GSJ) es una de las mayores cuencas semiabiertas del Mar Argentino, con un área cercana a los 39.340 km² (Reta 1986). Se extiende desde cabo Dos Bahías (aproximadamente 45° S) hasta cabo Tres Puntas (aproximadamente 47° S). El GSJ presenta el aspecto general semejante a una palangana, las profundidades del golfo aumentan radialmente desde la costa hacia el centro, donde se alcanzan las profundidades máximas cercanas a los 100 m. La profundidad también disminuye hacia la “boca” donde la profundidad varía entre los 80 y 90 m en el norte, y disminuye hacia el sur, oscilando entre 30 y 50 m (Akselman 1996). Esta disminución de la profundidad en el área sur restringe el intercambio de agua entre el golfo y la plataforma adyacente.

El origen de las aguas que ingresan al golfo es el resultado de la mezcla de aguas subantárticas provenientes de la corriente del cabo de Hornos, diluidas por aportes continentales, que entran al océano Atlántico por el Estrecho de Magallanes y aguas de la corriente de Malvinas presentando características similares a las aguas costeras (Palma *et al.* 2008). En el sur del golfo durante la primavera se forma un importante frente de marea, producto de un cambio horizontal abrupto de temperatura, donde se han observado altas productividades (Krepper y Rivas 1979). En la costa, al sur de Caleta Olivia también se han observado altas productividades, en lo que sería una zona de surgencia favorecida por el viento predominante del oeste (Pisoni *et al.* 2020).

El área costera central del GSJ, donde los muestreos fueron conducidos, está sujeta a un régimen de mareas semidiurno, con amplitudes de mareas que varían entre 4,18 y 6,09 m (Servicio de Hidrografía Naval 2020). En cuanto a las características fisicoquímicas, durante el periodo de estudio la temperatura del agua en aguas someras osciló entre una máxima estival de 15,64 °C y mínimas invernal de aproximadamente 8,52 °C, la salinidad entre 34,18 y 34,55 y la clorofila *a* varió entre mínimos de 0,9 mg/m³ durante los meses de invierno y máximos de 14 mg/m³ al inicio de la primavera (Figura 3).

El GSJ es considerado uno de los ecosistemas más productivos del hemisferio sur (Longhurst 2007), además de presentar gran importancia económica por ser área de pesca

y de cría de especies de interés comercial entre las que se destacan el langostino *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888), la merluza común *Merluccius hubbsi* (Marini, 1933), la centolla *Lithodes santolla* y el calamar *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Bertuche *et al.* 2000, Aubone *et al.* 2000, Vinuesa 2005, Góngora *et al.* 2012). En el marco de la Iniciativa Pampa Azul, el golfo fue identificado como una de las regiones prioritarias para la investigación oceanográfica y ecológica dada su alta biodiversidad y productividad, y la diversidad de servicios que brinda a la comunidad (Dans *et al.* 2020).

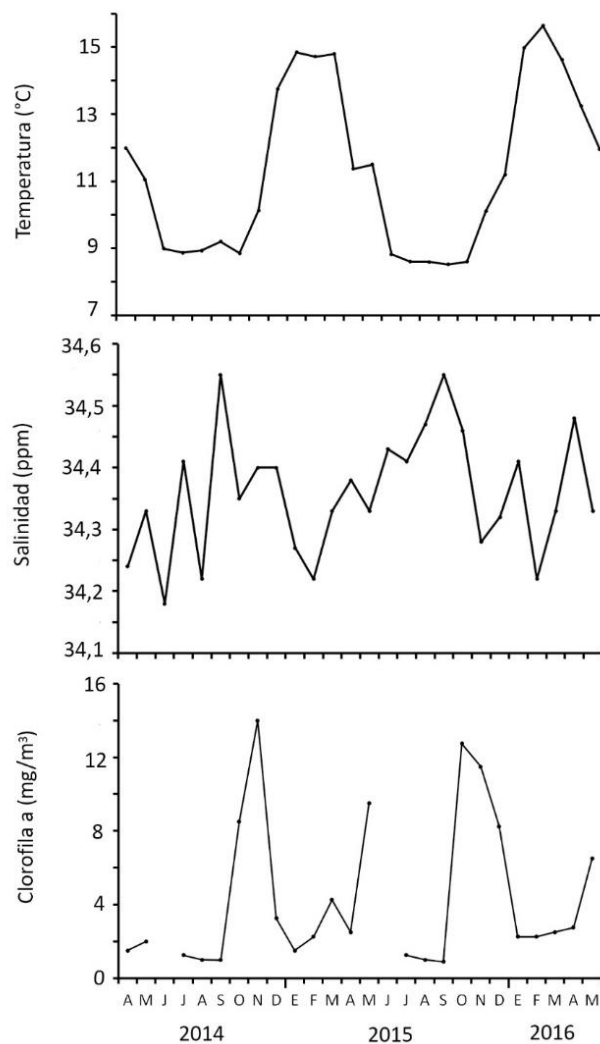


Figura 3. Parámetros físico-químicos del agua costera del Golfo San Jorge (Temperatura y salinidad) registrados con sonda multiparámetros YSI 556 y datos de clorofila del satélite MODIS Aqua 4 Km NOAA Giovanni color Project, 2019). <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>

Los muestreos de ejemplares de juveniles fueron realizados en playa La Tranquera. Ésta es una pequeña playa con orientación este-oeste ubicada en el área central del GSJ, en la provincia de Santa Cruz, a unos 30 km al sur de la ciudad de Comodoro Rivadavia (46°01' S, 67°35' O) (Figura 4). La playa está constituida por una amplia plataforma de abrasión rocosa y declive suave hacia el este. El mesolitoral se caracteriza por presentar un sustrato de arenisca media a fina con matriz arcillosa compacta correlacionable con el banco del Cerro Chenque (Banco del Mangrullo) que corresponde con el banco medio de la formación Patagonia (Feruglio 1950). Presenta canales y piletas de marea de poca extensión y profundidad y no recibe aportes significativos de agua continental (Perales 2002). Por otra parte, en el infralitoral, hasta los 5 m de profundidad en marea baja, predomina una plataforma lisa de restinga que cuenta con una asociación compleja dominada por las macroalgas *Corallina* spp. Linnaeus, 1758 y *Codium fragile* (Suringar) Hariot, 1889. En esta franja se desarrolla un extenso bosque de *Macrocystis pyrifera* que puede adentrarse hasta profundidades de 10 a 12 m. Entre las plantas de *M. pyrifera* hay actualmente gran cantidad del alga invasora *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, y en menor cantidad *Lessonia* spp. Bory de Saint-Vincent, 1825, entre otras algas típicas del lugar (Zaixso *et al.* 2015). Además de estas especies de algas, estudios efectuados en el infralitoral superior indican que la comunidad bentónica se halla conformada por la cholga *Aulacomya atra atra* (Molina, 1782), el sombrerito *Crepipatella dilatata* (Lamarck 1822), la ofiura *Ophiactis asperula* (Philippi, 1858), el erizo *Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857), el caracol *Trophon geversianus* (Pallas, 1774), las estrellas *Anasterias minuta* (Perrier, 1875) y *Cosmasterias lurida* (Philippi, 1858), el cangrejo *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) y juveniles de *Lithodes santolla* (Zaixso *et al.* 2015). Aproximadamente a partir de los 12 m de profundidad comienza el arrecife rocoso constituido por grandes rocas dispersas sobre el sustrato limo-arenoso. Este sitio es de gran interés ya que provee refugio y/o alimento para los peces y otros organismos como el pulpo colorado. A partir de los 15 m, la plataforma de abrasión da lugar a un fondo arenoso con menor diversidad de organismos (M. Marcinkevicius com. pers).

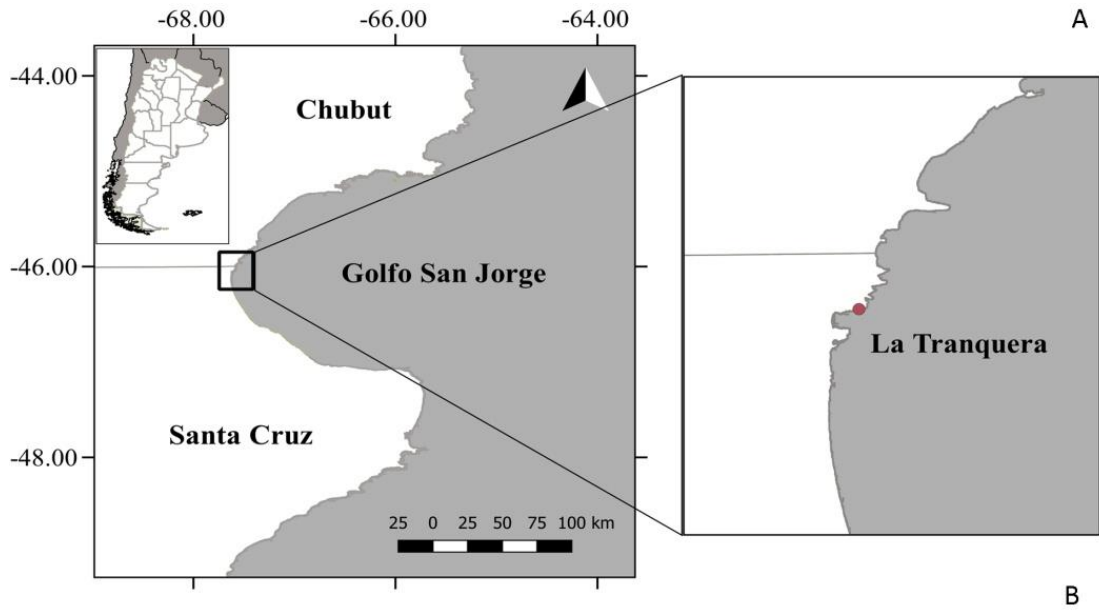


Figura 4. A. Sitio de muestreo playa La Tranquera, provincia de Santa Cruz (vista hacia el sur). B. Plataforma de abrasión de la playa La Tranquera.

Capítulo I. Periodo de eclosión y desarrollo larval

Introducción

En los organismos marinos con desarrollo indirecto, el desarrollo embrionario, la eclosión y la posterior etapa larval son procesos críticos en su historia de vida. Los patrones de inversión reproductiva y desarrollo de los primeros estadios del ciclo de vida están íntimamente relacionados y reflejan estrategias adaptativas que tienen como objetivo mantener la productividad de la población (Webb 2014). Estos patrones pueden mostrar cambios en respuesta a gradientes ambientales que operan a diferentes escalas espaciales.

La mayoría de los crustáceos decápodos tiene un ciclo de vida complejo con desarrollo indirecto, donde las larvas son generalmente pelágicas y morfológicamente diferentes al juvenil y adulto. Al estar expuestas a diferentes fuerzas selectivas, las larvas muestran sus propias adaptaciones principalmente relacionadas con la alimentación y la locomoción. Si bien existe una variedad importante de tipos larvales en crustáceos, hay tres tipos principales: nauplios, zoeas y decapoditos. Dicha clasificación está dada en función de su morfología y según la presencia o ausencia de apéndices de locomoción (Williamson 1982). La larva nauplio es la más primitiva y si bien se presenta como larva de vida libre en el suborden Dendrobranchiata, en los decápodos superiores el estadio nauplio transcurre durante el desarrollo embrionario. En los anomuros la eclosión de los huevos origina una larva zoea, el número de estadios zoea es variable, pudiendo ser entre dos y seis. Durante el desarrollo, las larvas sufren dos metamorfosis en las que la morfología de la larva cambia significativamente, una de zoea a etapa de decapodito también denominada megalopa, y otra de megalopa a primer juvenil (Anger 2001).

Los ejemplares de la familia Lithodidae ocupan amplias distribuciones latitudinales y batimétricas con diferentes condiciones ambientales (Zaklan 2002). Por lo tanto, las estrategias reproductivas y de desarrollo de cada especie varían en relación con la historia de vida y las condiciones ambientales prevalentes (Thatje *et al.* 2005). A diferencia de las

especies de *Paralithodes* cuyas larvas son planctotróficas (Stevens 2014b), las larvas de las especies de los géneros *Lithodes* y *Paralomis* son lecitotróficas o endotróficas (Shirley y Zhou 1977, Anger 1996, Lovrich et al. 2003); esta estrategia lleva consigo variaciones en el tamaño de los huevos, composición bioquímica, duración del desarrollo larval y comportamiento de las larvas. Estudios realizados en las especies del hemisferio norte mostraron que el diámetro de los huevos de *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 es casi el doble que el de *P. camtschaticus* y *P. platypus* (Brandt, 1850) (Matsuura y Takeshita 1985, Somerton y Otto 1986, Otto y Cummiskey 1990, Stevens 2006). Además, los huevos del género *Lithodes* presentan mayor contenido lipídico y, cuando eclosionan, las larvas presentan mayor proporción de lípidos que las del género *Paralithodes* (Shirley y Zhou 1997, Calcagno et al. 2003, Lovrich et al. 2003, Thatje y Mestre 2010). La forma de alimentación de la larva no está relacionada con la duración del desarrollo larval; sí en cambio está vinculada al comportamiento de la larva, dado que las larvas de especies lecitotróficas tienen hábitos demersales o bentónicos (ver Stevens 2014b, para una amplia revisión).

El ciclo reproductivo de *L. santolla* es anual, según lo descrito para el Canal Beagle y el Golfo San Jorge (GSJ) (Vinuesa 1982a, Vinuesa y Balzi 2002, Lovrich y Tapella 2014). En el GSJ, según Vinuesa y Balzi (2002), el apareamiento de *L. santolla* ocurre entre los meses de noviembre y diciembre cuando los animales adultos se concentran en aguas más costeras. Luego de la fecundación, las hembras de *L. santolla* portan los huevos durante aproximadamente 10 meses hasta la eclosión de las larvas. De acuerdo con Thatje et al. (2003) la duración del periodo de eclosión de las larvas de una misma masa ovígera es un proceso prolongado que requiere entre 35 y 41 días. Se ha sugerido que el periodo prolongado de eclosión puede ser un mecanismo para facilitar la dispersión, disminuir la depredación, o diversificar los hábitats de asentamiento; mientras que el comportamiento lecitotrófico de los estadios larvales del género *Lithodes* y *Paralomis* sería una adaptación a los ambientes polares debido a la baja disponibilidad de alimento planctónico (Thatje et al. 2003, 2005, Di Salvatore et al. 2020). De acuerdo con el periodo de apareamiento de la especie y considerando el tiempo de desarrollo embrionario, en el GSJ, Balzi (2005) sugiere que la eclosión de las larvas ocurriría entre los meses de septiembre y octubre. La etapa

larval posterior comprende tres estadios de zoea y un estadio megalopa (Campodónico 1971, Vinuesa 1982a). A 6 °C el estadio megalopa sufre una metamorfosis que dará origen al primer estadio juvenil o cangrejo 1 (C1) luego de 70 días aproximadamente (Calcagno *et al.* 2004).

El estudio de la biología larval es de suma importancia en las especies de interés comercial, ya que proporciona información para el manejo sustentable de las pesquerías o para el desarrollo de técnicas de acuicultura con fines de repoblamiento (Anger 2006). La temperatura ha demostrado ser el factor ambiental más relevante en la regulación de la duración del desarrollo larval y la supervivencia de las larvas (Calcagno *et al.* 2005, Webb *et al.* 2007, Stevens *et al.* 2008a, Brown *et al.* 2018, entre otros). Pero además, en las especies lecitotróficas, existe una variabilidad la cual es frecuentemente relacionada con diferencias en la inversión reproductiva maternal (Brown *et al.* 2019). El conocimiento de la biología larval de *L. santolla* se basa en investigaciones realizadas en el Canal Beagle (Vinuesa 1982 a, Vinuesa *et al.* 1985, McLaughlin *et al.* 2003, Lorvrich *et al.* 2003, Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2003, 2004, 2005, entre otros) y el sur de Chile (Campodónico 1971). Por otra parte, los huevos de centolla en la costa argentina muestran diferencias en el contenido de sustancias de reserva (Vinuesa y Balzi 2002, Sotelano 2012, Diaz-Arce *et al.* 2019, Militelli *et al.* 2019) respecto a los ejemplares del Canal Beagle, que podría tener implicancias en el desarrollo larval en diferentes localidades dentro de su amplia distribución. El GSJ constituye el límite norte de la distribución costera de la especie en el Océano Atlántico por lo que son esperables variaciones en la duración del desarrollo larval y la supervivencia de las larvas de centolla respecto a poblaciones más australes.

El objetivo general de este capítulo es describir el periodo de eclosión y el desarrollo larval de *L. santolla* en el Golfo San Jorge. Los objetivos específicos son:

- Determinar el periodo de eclosión de larvas de *L. santolla* en el Golfo San Jorge.
- Estimar la duración de los estadios larvales provenientes de diferentes hembras en condiciones de laboratorio.

Materiales y Métodos

Periodo de eclosión

Durante septiembre y octubre de 2018 y 2019 se tomaron muestras quincenales de hembras ovígeras de *Lithodes santolla*. Las mismas fueron tomadas por pescadores artesanales que operan con trampas troncocónicas y a bordo de embarcaciones de arrastre que operan en el GSJ. Se registró el tamaño como longitud del caparazón (LC) considerada como la distancia en mm entre el margen posterior de la cavidad ocular del ojo derecho y el punto medio del margen posterior del caparazón; el estadio de muda según la dureza y coloración del caparazón modificado de Balzi (2005), considerando tres estadios de muda: premuda (PREM): caparazón viejo, decolorado y opaco, posmuda, (PM): caparazón nuevo, blando o de consistencia coriácea, sin calcifica aún, de color naranja claro, brillante y sin epobiosis e intermuda (INT): caparazón duro, de color naranja o naranja opaco con presencia o no de epibiotas; y por último la condición de las hembras: no ovígera, ovígera o posovígera. Estas últimas se identificaron por la presencia de restos de la masa de funículos adheridos en los pleópodos, que le otorgan un aspecto claramente diferenciable de las hembras no ovígeras. En el caso de las hembras ovígeras se estimó el índice de repleción (IR) de la masa de huevos propuesto por Donaldson y Byersdorfer (2005) readaptado en este trabajo (Figura 5).

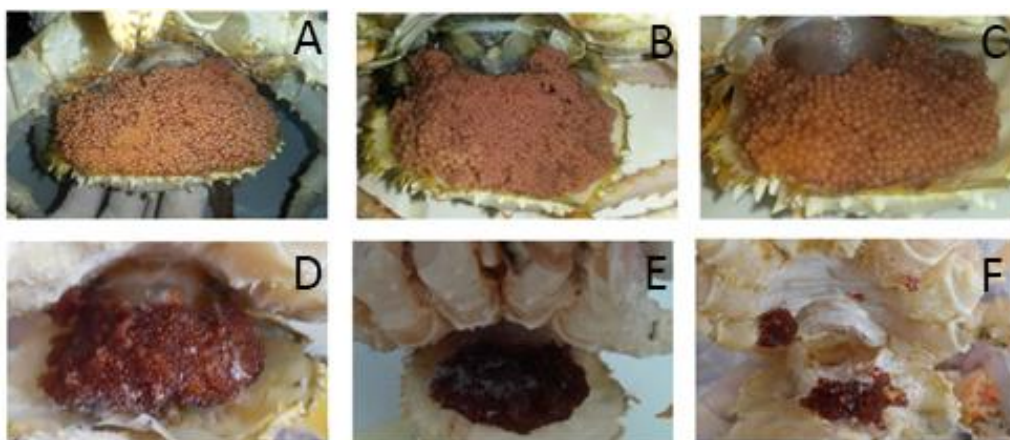


Figura 5. Índice de repleción de las masas de huevos en hembras de centolla. A. Puesta completa (100 %). Puestas incompletas B. 80 %, C. 60 %, D. 40 %, E. 20 % y F. < 10 %. Modificado de Donaldson y Byersdorfer (2005).

El IR fue utilizado indirectamente como indicador del periodo de eclosión larval. Además, se registró el estadio embrionario de los huevos, teniendo en cuenta el espacio ocupado por el vitelo, desarrollo de los cromatóforos, ojos y apéndices del embrión (Balzi 2005).

Desarrollo larval

Mantenimiento de hembras y larvas en cultivo

Las hembras de *Lithodes santolla* fueron capturadas por embarcaciones artesanales mediante trampas troncocónicas en cercanías a la ciudad de Comodoro Rivadavia, y fueron trasladadas a las instalaciones de la “Agencia Comodoro Conocimiento” en el puerto de la ciudad de Comodoro Rivadavia y mantenidas en acuarios provistos de un sistema cerrado de circulación de agua (Figura 6 A). Se emplearon dos sistemas, cada uno constó de 6 acuarios plásticos de 45 L (45 x 46 x 22 cm largo, ancho y alto, respectivamente) interconectados a un sistema de refrigeración de agua. El agua que ingresó al sistema fue previamente filtrada, por un sistema de filtros de 20, 10 y 5 micras y además cada circuito de agua contó con un filtro biológico. Las hembras fueron alimentadas dos veces a la semana con trozos de calamar (*Illex argentinus*). Diariamente se verificaron la presencia de larvas en el fondo de los acuarios, las cuales eran extraídas mediante succión, con suma delicadeza. Además, se recolectaban las heces y restos de comida del fondo de los acuarios.

Las larvas de las diferentes hembras, fueron luego colocadas en recipientes individuales de 100 ml y dispuestas en una cámara de frío (Figura 6 B) y mantenidas a $8,5 \pm 0,5$ °C, con una salinidad de 34 y un fotoperiodo de 12/12 h luz/oscuridad. El agua de mar utilizada fue previamente filtrada por un sistema de filtros de 20, 10 y 5 micras, renovada parcialmente cada dos días y totalmente una vez por semana. Durante el desarrollo larval no recibieron alimento debido a su hábito lecitotrófico (Lovrich *et al.* 2003), que les permite atravesar los diferentes estadios sin alimentarse.

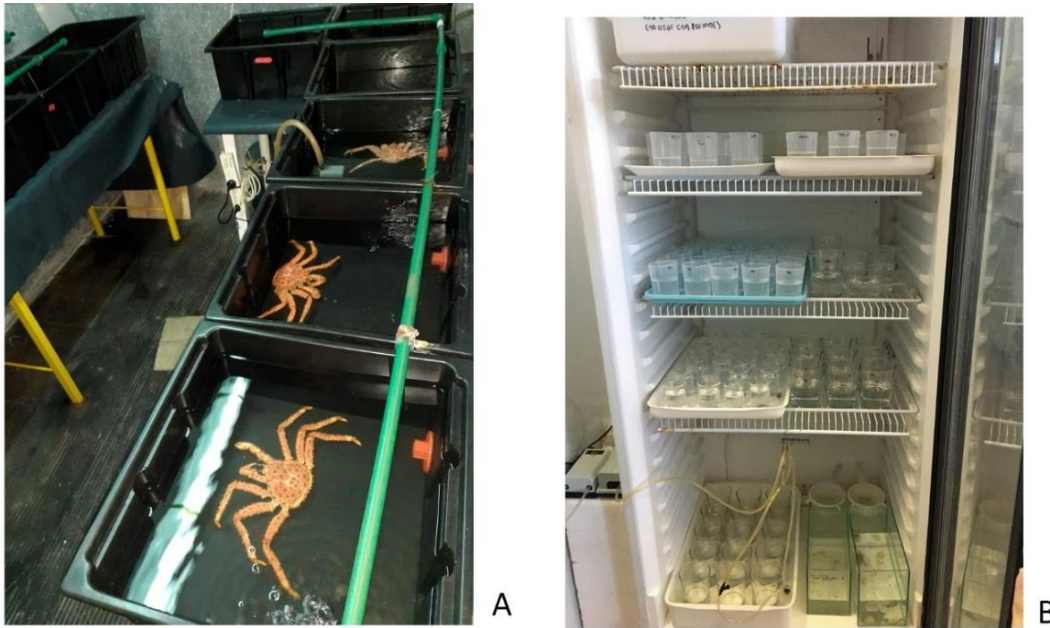


Figura 6.A. Acuarios con sistemas cerrado de circulación de agua donde se mantuvieron las hembras ovígeras. B. Cámara de frío donde se mantuvieron las larvas.

Diariamente, se controló la presencia de exuvias o larvas muertas, las cuales fueron descartadas. Las larvas muertas permanecen en el fondo del acuario y rápidamente se tornan de un color blanquecino por la pérdida de los cromatóforos, lo cual facilita su rápida identificación.

El primer año (2018) se puso a punto la técnica de cultivo larval. Para estimar el tiempo de desarrollo larval únicamente se trabajó con un pool de larvas proveniente de diferentes hembras ovígeras. El segundo año (2019) se realizó el desarrollo larval de diferentes hembras ovígeras analizando de esta manera variaciones en la duración del desarrollo larval y la mortalidad entre ellas como evidencias de un posible efecto materno sobre las mismas.

En el año 2018 se calculó la supervivencia absoluta como el porcentaje de supervivencia de cada estadio zoea y la supervivencia acumulada como el porcentaje de supervivencia de un estadio zoea determinado considerando el número inicial del estadio ZI. Particularmente, para el año 2019 la supervivencia absoluta y la acumulada fueron calculada por cada hembra.

Análisis estadísticos

Las variaciones en la duración de cada estadio larval y el tiempo de desarrollo acumulado de Z1 a M entre distintas hembras fueron analizadas mediante un modelo II de ANOVA ya que el factor “hembras” es aleatorio o bien con una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en función de si se cumplen los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad. Dado que los controles se realizaron cada 24 h, los resultados de la duración de cada estadio larval deben ser analizados con cierta cautela. Además, la duración de un estadio larval puede estar afectada por el anterior, y es por ello que se comparó la duración del tiempo de desarrollo acumulado de Z1 a M entre hembras. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 17.0.

Resultados

Periodo de eclosión

El periodo de eclosión de las larvas de *L. santolla* fue analizado en los meses de septiembre y octubre durante dos años consecutivos. Se analizaron un total de 290 hembras con tallas que variaron entre 63,28 y 120,50 mm de LC. El estadio de muda muestra diferencias según los rangos de tallas. Durante estos meses, las hembras de mayor tamaño estaban en intermuda, mientras que un alto porcentaje de hembras de las tallas más pequeñas se hallaban en posmuda (Figura 7).

El IR mostró variaciones entre las tallas de las hembras analizadas. En hembras mayores a 80 mm LC, el IR disminuyó a medida que transcurrió el tiempo; en la primera quincena de septiembre el porcentaje de hembras con un índice de repleción mayor al 60 % fue alto, en la segunda quincena el índice de repleción fue bajo, mientras que en la primera quincena de octubre casi la totalidad de ellas presentan un índice de repleción por debajo del 40 %. De esta manera se puede inferir que a nivel poblacional el periodo de eclosión de las larvas se inicia a principios de septiembre y transcurre hasta mediados de octubre (Figura 8).

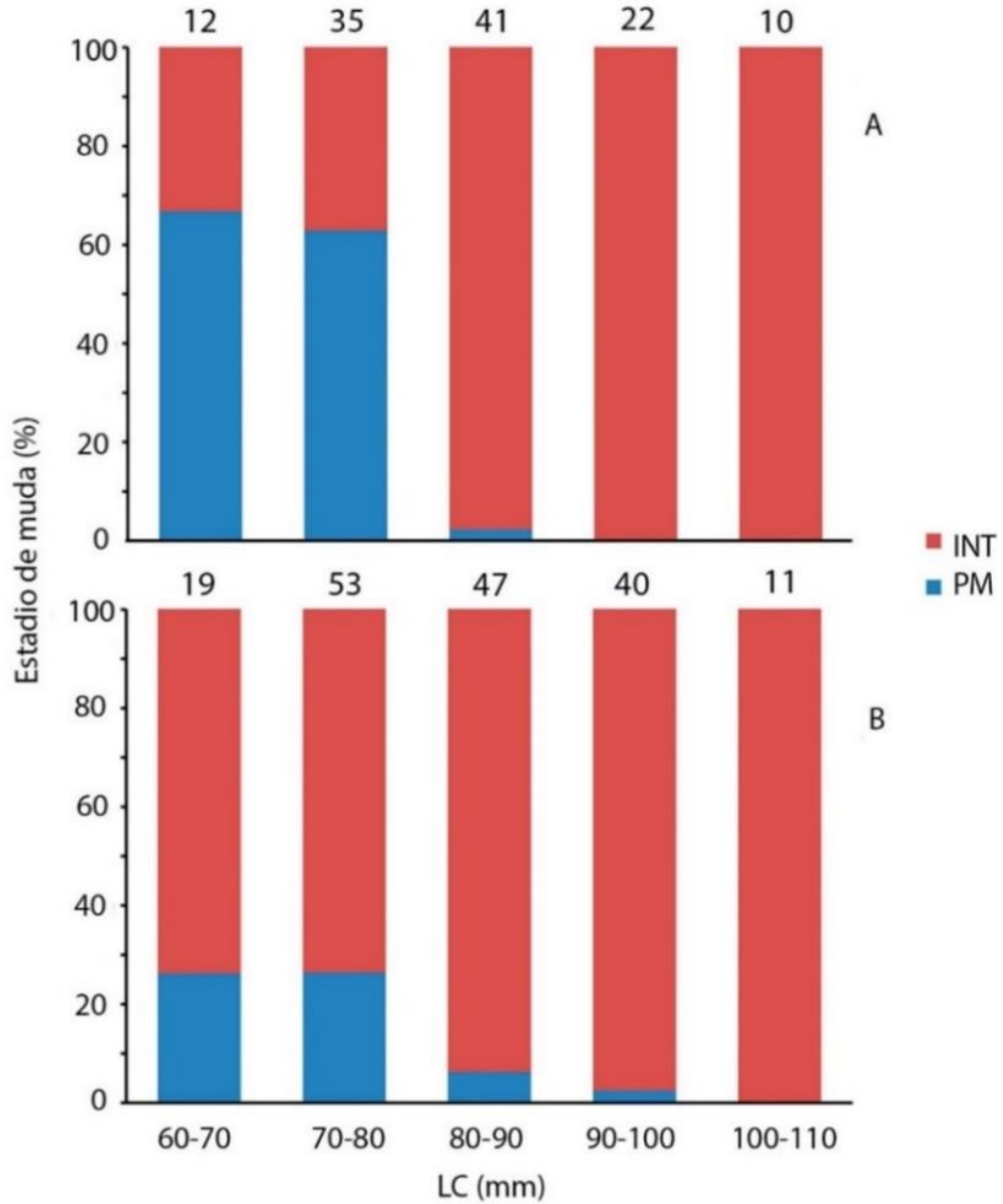


Figura 7. Estadios de muda en hembras ovígeras de *Lithodes santolla* capturadas en septiembre y octubre A. 2018. B. 2019. INT: intermuda, PM: posmuda. Las hembras de ambos meses fueron agrupadas.

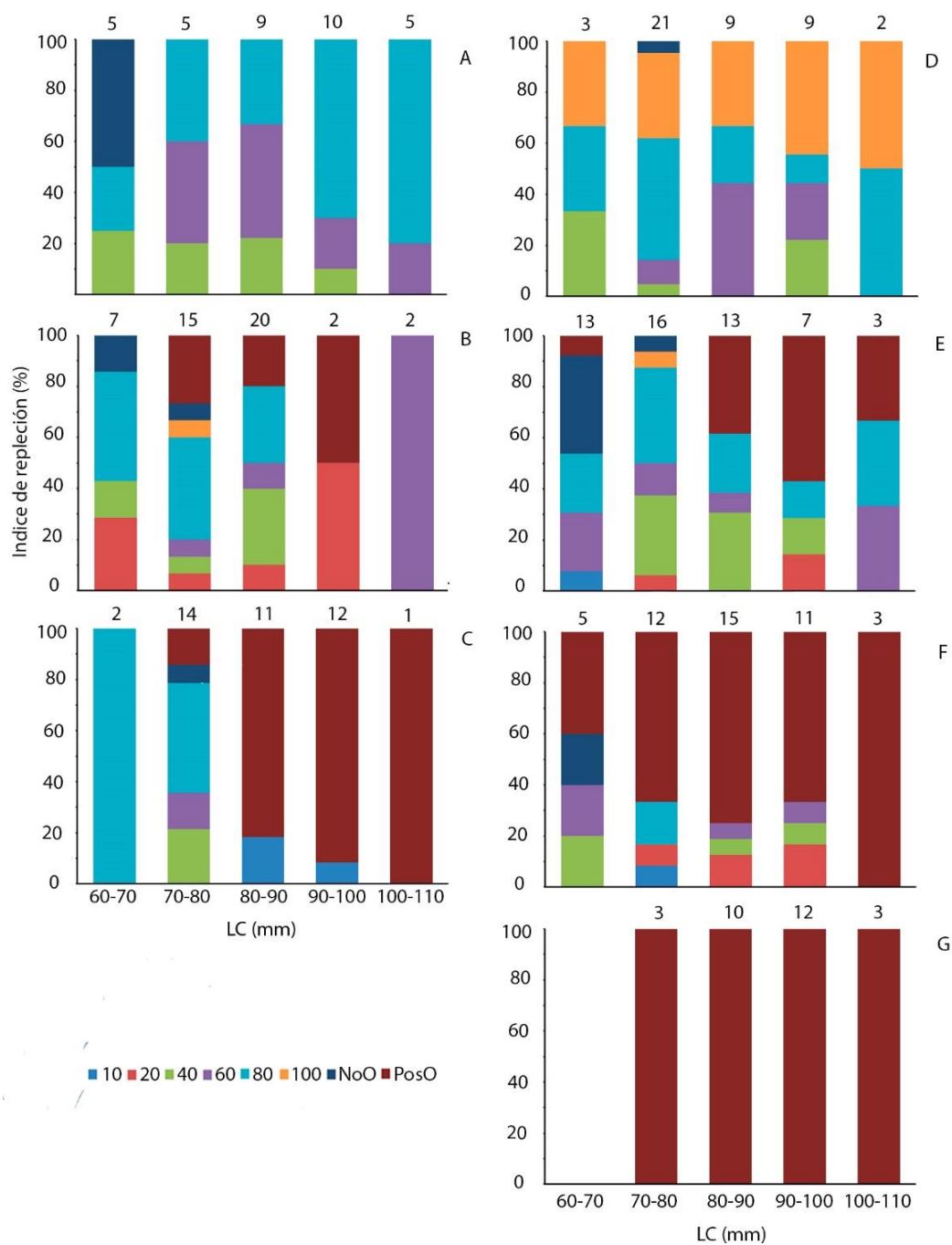


Figura 8. Frecuencia relativa del índice de repleción y porcentaje de hembras no ovígeras (NoO) y posovígeras (PosO) de *Lithodes santolla*. Año 2018: A. Primer quincena de septiembre, B. Segunda quincena de septiembre y C. Primera quincena de octubre. Año 2019: D. Primer quincena de septiembre, E. segunda quincena de septiembre, F. primera quincena de octubre y G. Segunda quincena de octubre. El número de hembras analizadas se muestra sobre cada una de las barras.

Al analizar el estadio embrionario de los huevos, se observaron dos estadios bien diferenciados, uno con una masa uniforme de vitelo y en el que no se observa esbozo alguno de embrión que corresponde al estadio I descrito por Balzi (2005) y otro en el que es perfectamente reconocible la zoea correspondiente a un estadio VII según esta misma autora. Esta diferenciación en los estadios de los huevos estuvo relacionada con la talla de las hembras, observándose huevos en estadio I en hembras con tallas más pequeñas (Figura 9 A y B).

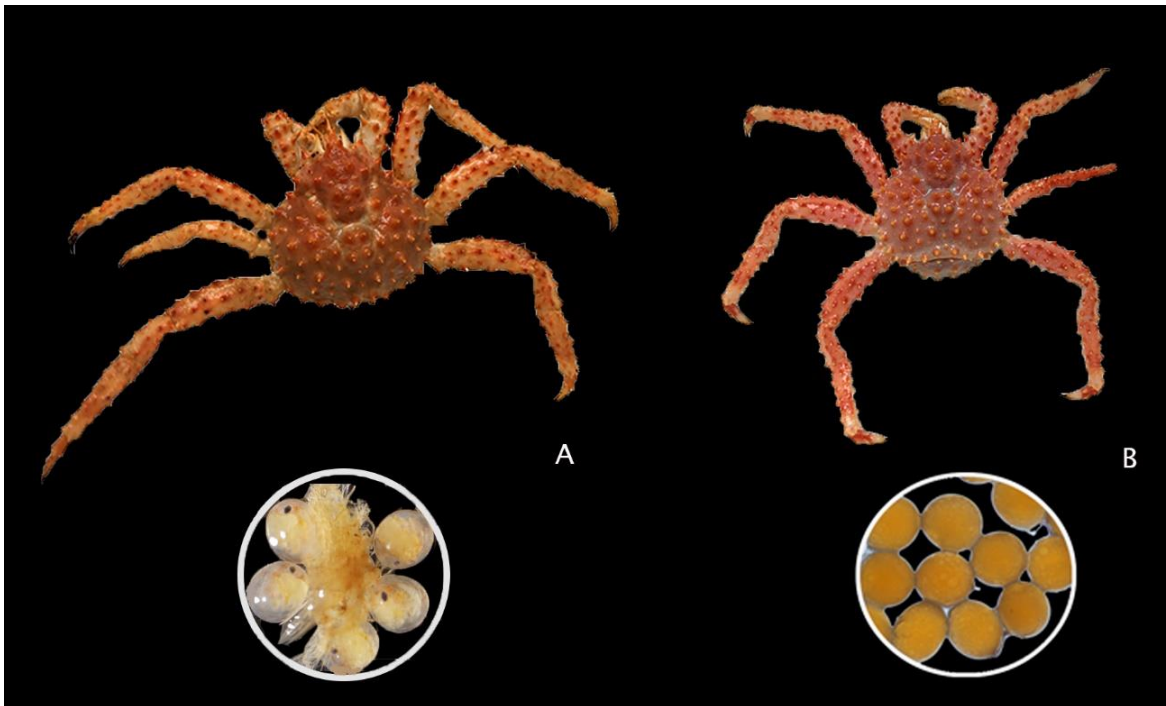


Figura 9. Estado de muda según el aspecto del caparazón en hembras ovígeras de *Lithodes santolla* y el estadio de sus huevos. A. Intermuda: Huevo en estadio VII. B. Posmuda: Huevo en estadio I. los estadios de los huevos son los descritos por Balzi (2005).

En consecuencia, el estadio de muda difería notoriamente entre las hembras con huevos en estadio I y VII; las primeras se encontraban en posmuda, mientras que las segundas en intermuda (Figura 10). Estos resultados sugieren que parte de las hembras más pequeñas estaban mudando y extruyendo los oocitos durante septiembre-octubre. En el año 2018 el tamaño de las hembras primíparas fue de 66,82 – 84,03 mm de LC, mientras que en el año 2019 fue de 67,5 – 92,7 mm de LC.

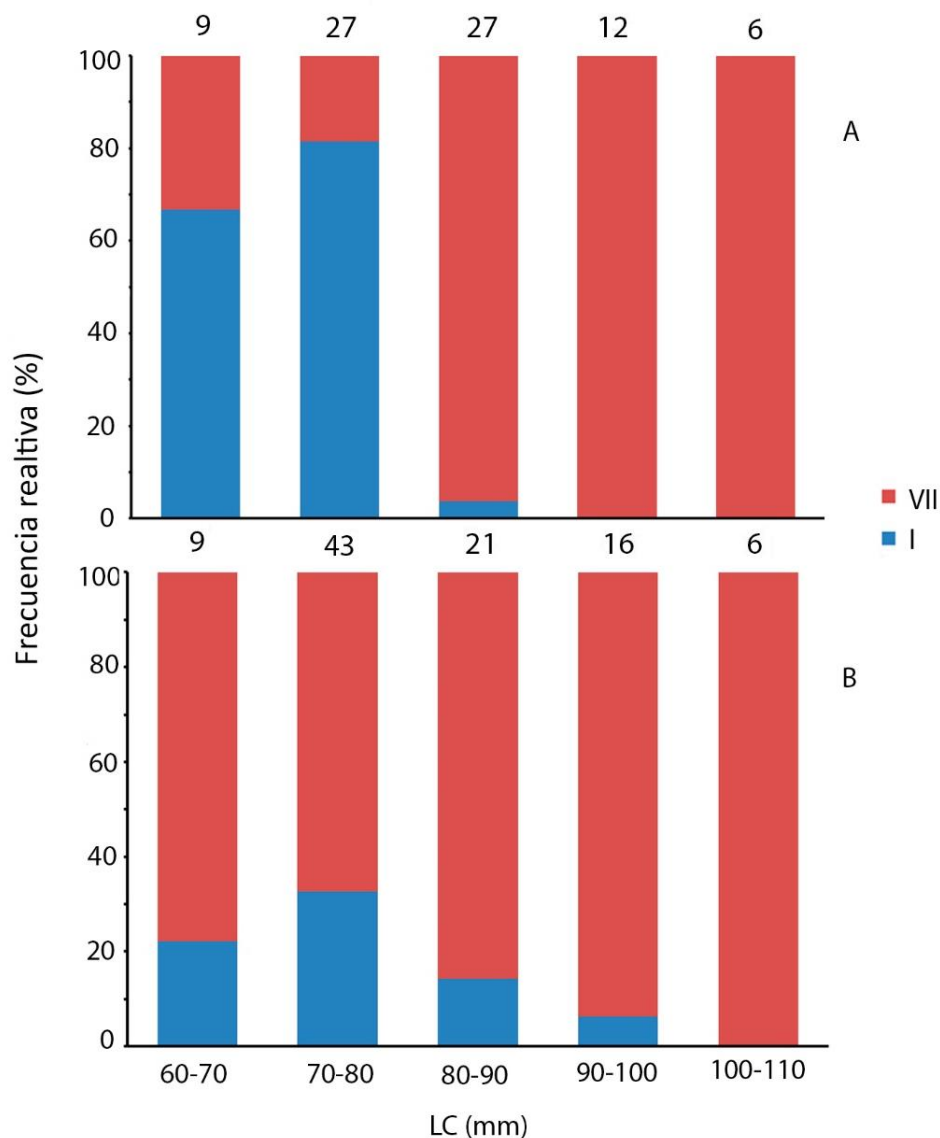


Figura 10. Porcentaje de huevos en estadio I y VII de hembras ovígeras de *Lithodes santolla*. A, Año 2018. B, Año 2019. El número de hembras analizadas se muestra sobre cada una de las barras. Las hembras de septiembre y octubre de ambos años fueron agrupadas.

Desarrollo larval de zoea 1 a megalopa

Duración de los estadios larvales (Z1-M)

En el año 2018 el desarrollo de zoea 1 (Z1) a megalopa (M) en condiciones experimentales tardó 16,94 días ($DE \pm 2,66$, $n = 69$). La duración media de cada estadio larval fue de 3,88, 5,40 y 7,66 días respectivamente. En 2019, el desarrollo larval promedio de Z1 a M de tardó 16,66 días ($DE \pm 0,93$, $n = 84$) y la duración media de cada estadio larval

fue de 5,09, 5,61 y 8,87 días respectivamente. Se observaron diferencias significativas en el tiempo de desarrollo de Z1 a M entre las diferentes hembras (ANOVA, g.l. = 5; $F = 2,57$; $p = 0,033$). En adelante todos los análisis corresponden la experiencia desarrollada en 2019, en la cual las larvas provenientes de distintas hembras fueron mantenidas separadas.

La duración del estadio Z1 varió entre 4,38 y 5,39 días. El estadio Z2 duró un mínimo de 4 a un máximo de 6,69 días, mientras que la duración del estadio Z3 varió entre 7,71 a 9,43 días (Tabla 1). La duración media de los estadios Z1 (Kruskal-Wallis, $K = 83,5$; g.l. = 5; $p < 0,05$; $n = 596$) y Z2 ($K = 120,8$; g.l. = 5; $p < 0,05$; $n = 335$) mostró diferencias entre las hembras. Sin embargo, no se observaron diferencias en la duración del estadio Z3 entre las diferentes hembras ($K = 11,25$; g.l. = 5; $p = 0,05$; $n = 84$). En ambos años se obtuvieron megalopas que sobrevivieron hasta 30 días aproximadamente, pero no se logró obtener C1, debido a la elevada mortalidad registrada en esta última etapa.

Tabla 1. Duración del desarrollo larval de los sucesivos estadios larvales de diferentes hembras ovígeras de *Lithodes santolla* mantenidas en cautiverio a $8,5 \pm 0,5$ ° C. N= Número de hembra; LC= Longitud de caparazón; N= Número inicial de larvas, X= promedio en días, DE= desvío estándar.

N	Hembra		Zoea 1		Zoea 2		Zoea3	
	LC	N (larvas)	X	DE	X	DE	X	DE
1	76	225	4,84	1,65	6,6	1,69	9,43	1,34
2	70	197	5,34	1,56	5,4	2,02	9,33	1,21
3	74	2168	5,31	1,15	6,69	2,89	8,70	1,34
4	80	442	5,39	0,89	4,00	1,23	8,74	1,18
5	67	513	4,38	0,63	4,90	1,02	7,71	1,60
6	73	773	4,57	0,68	6,04	0,77	9,33	1,79

Supervivencia de las larvas

La supervivencia absoluta y la acumulada de las larvas en 2018, cuando las larvas de diferentes hembras fueron agrupadas, se observan en la tabla 2; del total de las Z1 que

eclosionaron lograron llegar a megalopa únicamente el 12,82 %. La supervivencia absoluta fue mayor en el estadio de Z3 que en los estadios previos.

Tabla 2. Tasa de supervivencia de los sucesivos estadios larvales de hembras ovígeras de *Lithodes santolla* mantenidas en cautiverio a 8 °C. N= 538. S=supervivencia. Año 2018.

	Zoea 1	Zoea 2	Zoea 3
S absoluta (%)	33,83	52,20	72, 63
S acumulada (%)		17,66	12,83

En el siguiente año el promedio de supervivencia absoluta fue de 39,21 % (n = 1520), 56,20 % (n = 596) y 25,07 % (n = 335) para la Z1, Z2 y Z3 respectivamente. Mientras que, la supervivencia acumulada en los estadios Z2 y Z3 fueron 20,45 % y 6,27 % respectivamente. Se observaron variaciones en la supervivencia de cada estadio larval entre las hembras (Tabla 3)

Tabla 3. Tasa de supervivencia en cada estadio de Zoea de las 6 hembras ($N_{\text{♀}1} = 133$; $N_{\text{♀}2} = 123$; $N_{\text{♀}3} = 169$; $N_{\text{♀}4} = 245$; $N_{\text{♀}5} = 276$; $N_{\text{♀}6} = 574$).

Hembra	Zoea 1		Zoea 2		Zoea 3	
	%	%	% acum	%	% acum	
1	27,82	89,19	24,81	42,42	10,653	
2	39,84	51,02	20,33	24,00	4,88	
3	28,40	60,42	17,16	34,48	5,92	
4	19,59	95,83	18,78	50,00	9,39	
5	14,13	82,05	11,59	21,88	2,54	
6	65,33	45,33	29,62	14,12	4,18	

Discusión

Periodo de eclosión

En los crustáceos decápodos, la eclosión de las larvas ocurre en respuesta a procesos fisiológicos y variaciones en las condiciones ambientales. Generalmente, es un proceso sincrónico que dura un par de horas o a lo sumo un par de días (Forward 1987, DeVries y Forward 1989, 1991, Zeng y Naylor 1997). Sin embargo, la duración de la eclosión de toda la puesta reportada para varias especies de litódidos se encuentra entre las más largas conocidas para los crustáceos. En *Lithodes maja* (Linnaeus, 1758), *Lithodes santolla*, *Paralithodes platypus* y *Paralithodes camtschaticus* la eclosión de la totalidad de huevos de una hembra puede demandar aproximadamente un mes, mientras que en *Paralomis granulosa* y *Paralomis spinosissima* Birstein y Vinogradov, 1972 este periodo puede prolongarse durante dos meses aproximadamente (Thatje *et al.* 2003, Reid *et al.* 2007, Stevens y Swiney 2007, Brown *et al.* 2018). La duración de la eclosión podría verse afectada por el cautiverio; experiencias realizadas en *P. platypus* del Estrecho de Bering, mostraron que el periodo de eclosión se prolonga durante 20 y 12 días en hembras que estuvieron 13 meses y un mes respectivamente en cautiverio (Herter *et al.* 2011). Particularmente, los trabajos realizados en hembras de *P. granulosa* y *L. santolla* obtenidas del Canal Beagle mostraron que las hembras mantenidas en cautiverio eclosionan sus larvas en bajas cantidades diarias durante de 13 y 61 días y 35 y 41 días respectivamente (Thatje *et al.* 2003). Lértora *et al.* (2019) señalan que hembras mantenidas en cautiverio y provenientes de la costa de Santa Cruz eclosionan sus huevos desde mediados de septiembre hasta finales de octubre, durante 40 días aproximadamente. En el GSJ el periodo de eclosión larval de *L. santolla* fue estimado a nivel poblacional considerando el índice de repleción de 290 hembras pudiendo inferir que, en condiciones naturales el periodo de eclosión de la población en su conjunto ocurre desde principios del mes de septiembre hasta mediados del mes octubre, lo que representa aproximadamente unos 45 días. El periodo de eclosión estimado está dentro del rango de eclosión larval reportados por otros autores citados con anterioridad.

Diferentes hipótesis han sido sugeridas para explicar el prolongado periodo de eclosión de las larvas (Thatje *et al.* 2003, Stevens 2006, Di Salvatore *et al.* 2020). La continua liberación de larvas demersales por un periodo prolongado puede explicarse como un comportamiento adaptativo, el cual implica mejorar la dispersión de las larvas y reducir la depredación por organismos pelágicos y demersales (Thatje *et al.* 2003). La lecitotrofia durante el desarrollo larval, que ha sido demostrado en *Lithodes* ssp. y *Paralomis* ssp. (Anger 1996, Shirley y Zhou 1997, Lovrich *et al.* 2003), también ha sido sugerido como factor explicativo del extenso periodo de eclosión, dado que les permitiría a las larvas eclosionar durante un periodo amplio en ambientes cambiantes, ya que no dependen de un aumento en la producción primaria para disponer de alimento (Thatje *et al.* 2003, Stevens 2006). En cambio, en *P. camtschaticus* y *P. platypus*, a pesar de que sus larvas son planctotróficas (Nakanishi 1987, Kittaka *et al.* 2002, Stevens *et al.* 2008b), presentan un periodo prolongado de eclosión larval (Stevens 2006, Stevens y Swiney 2007) que podría deberse a una adaptación a la imprevisibilidad de la producción primaria en altas latitudes (Thatje *et al.* 2005).

Una variación en el gradiente de oxígeno en la masa de huevos también podría explicar este comportamiento (Cohen y Strathmann 1996, Naylor *et al.* 1999, Thatje *et al.* 2003, Stevens 2006). Particularmente en *P. platypus* los huevos de los márgenes eclosionan antes debido a la mayor disponibilidad de oxígeno que aquellos que están en el centro de la masa de huevos (Romero *et al.* 2010). Si bien en varias especies de braquiuros se ha observado un “batido” abdominal para aumentar la oxigenación de los huevos (Baeza y Fernández 2002, Romero *et al.* 2010) en las hembras de *L. santolla* mantenidas en cautiverio durante esta tesis no se observó este comportamiento. Ante la ausencia del mismo, resulta más probable la existencia de un gradiente en la concentración de oxígeno que pueda determinar un desarrollo diferencial de los huevos más externos de la masa de huevos. Sin embargo, la oxigenación en condiciones de cautiverio posiblemente sea mayor que en el ambiente natural donde particularmente para el GSJ Kaminsky *et al.* (2018) reportaron un valor mínimo de porcentaje de saturación de oxígeno de 49,6 en el área central y un valor

máximo de 95,4 en el sector sur próximo a la boca del golfo, por lo que las observaciones en cautiverio respecto de este comportamiento deben ser tomadas con cautela.

Diferencias entre hembras primíparas y multiparas

La asignación de recursos de una especie cambia a lo largo de la ontogenia, siendo la madurez sexual un punto bisagra en la distribución de los recursos entre la reproducción y el crecimiento (Ramírez-Llodra 2002). Esto determina que, a lo largo del ciclo de vida de una especie, se observen variaciones en diferentes rasgos de su biología reproductiva (periodo de apareamiento y desove, fecundidad, tamaño de los huevos, entre otros) relacionados con la estrategia de asignación de los recursos. Particularmente, en *P. camtschacticus* y *P. platypus* se reportó la presencia de dos fracciones de hembras, las primíparas que mudan y se aparean antes que las hembras múltiparas (Powell *et al.* 1973, Jensen y Armstrong 1989, Otto *et al.* 1990). Stevens y Swiney (2007) confirmaron esto y demostraron que las hembras primíparas de *P. camtschacticus* realizan la oviposición dos meses antes que las hembras múltiparas y que el desarrollo embrionario en las hembras primíparas es más largo (365 días) que el de las hembras múltiparas (328 días). Los trabajos realizados sobre la biología reproductiva de *L. santolla* en el Golfo San Jorge y el Canal Beagle hasta el momento reportaron un ciclo anual, es decir con único evento de apareamiento en noviembre y/o diciembre (Vinuesa 1982a, 1984, Vinuesa y Balzi 2002, Balzi 2005, Lovrich *et al.* 2002) y un desarrollo embrionario de unos 10 meses (Vinuesa 1982a, Balzi 2005). Durante los muestreos de hembras ovígeras de *L. santolla* para el análisis del índice de repleción de la masa ovígera, se identificaron dos tipos hembras: 1- hembras pequeñas en posmuda con huevos en estadios tempranos y 2- hembras de tallas mayores en intermuda con huevos en estadios avanzados o bien posovígeras, en concordancia con lo reportado por Balzi (2005). Hasta el momento, no se habían reportado hembras de esta especie en posmuda y con huevos en estadio I en septiembre y octubre. Recientemente, Firpo (2020) indica que las hembras más chicas de la población comenzarían a mudar antes. El hecho de encontrar hembras ovígeras de tallas pequeñas, recientemente mudadas y con huevos recién extruidos en septiembre sugiere que estas hembras podrían ser primíparas y que existe un periodo de apareamiento diferente entre las hembras primíparas

(septiembre) y multíparas (diciembre-enero) en el Golfo San Jorge. Blandi (datos no publicados) encontró diferencias en la inversión reproductiva de estas dos fracciones de hembras. Futuros estudios deberán desarrollarse para determinar si estas diferencias en el periodo de apareamiento y la inversión reproductiva se traducen en diferencias en el periodo de eclosión y el desarrollo de larvas.

Desarrollo zoea 1 a megalopa

La biología y el comportamiento larval en los litódidos de interés comercial está ampliamente estudiada. El conocimiento de estos aspectos es fundamental para poder comprender cómo sobreviven en la comunidad planctónica o demersal y cómo es su transición al estadio de megalopa con el fin de apuntalar los esfuerzos de cultivos en laboratorio para subsidio poblacional (ver Stevens 2014b). El desarrollo larval varía en función de las especies, por ejemplo, *P. camtschaticus* presentan un estadio prezoea, cuatro zoeas y un estadio decapodito denominado glaucothoe o megalopa. *P. platypus* al igual que *L. aequispinus* carecen del estadio prezoea, mientras que el desarrollo en *P. brevipes* (H. Milne Edwards y Lucas, 1841) y *L. maja* incluye únicamente tres estadios (ver Stevens 2014b). Los litódidos de América del Sur tienen un desarrollo larval abreviado con dos estadios larvales en *P. granulosa* y *P. spinosissima* y tres en *L. santolla* (Campodónico 1971, Campodónico y Guzmán 1981, Vinuesa 1982a, McLaughlin *et al.* 2001, Watts *et al.* 2006). Las larvas de los géneros *Lithodes* y *Paralomis* tienen hábitos bentónico-demersales por lo que no han sido registradas en muestras de plancton (Jewett *et al.* 1985, Lovrich 1999, Escriche 2009), lo cual limita el estudio de las larvas a condiciones experimentales. Durante los cultivos realizados en esta tesis se observó que al eclosionar las larvas presentaban gran movilidad en la columna de agua y a las pocas horas se depositaban en el fondo del acuario. Tapella *et al.* (2012) demostraron que las larvas de centolla seleccionan fondos complejos tempranamente durante el estadio Zoea 1, y este hábito bentónico se mantiene durante todo el desarrollo larval, como ha sido ampliamente reportado (Vinuesa *et al.* 1985, Calcagno *et al.* 2004, Tapella y Lovrich 2006). La baja movilidad de las larvas podría ser un mecanismo de ahorro de energía durante el desarrollo lecitotrófico (Lovrich *et al.* 2003)

debido a que las larvas no necesitan permanecer en la columna de agua ya que no se alimentan y además serían más vulnerables a la depredación (Stevens 2014b).

En los crustáceos decápodos la duración del desarrollo larval está fuertemente influenciado por la temperatura (Anger *et al.* 2004). Particularmente, en varios litódidos de interés comercial la duración del desarrollo larval se ajusta parcialmente para compensar los cambios de temperatura, ya que un aumento en la temperatura acelera el desarrollo larval (Anger *et al.* 2004, Stevens *et al.* 2008a, Brown *et al.* 2018). El desarrollo larval, la supervivencia y la descripción de los diferentes estadios de *Lithodes santolla* han sido descritos en primera instancia por Campodónico (1971) quien determinó que, a temperatura constante de 10 °C, la duración media de los tres estadios de zoea es: 4,9; 5,1 y 8,87 respectivamente llegando, en promedio, al estadio de megalopa a los 18,9 días de cultivo. Trabajos más recientes, realizados con hembras ovígeras del Canal Beagle, demostraron para la misma especie que a una temperatura de $6 \pm 0,5$ °C el desarrollo embrionario considerado desde la eclosión de las larvas hasta la metamorfosis a cangrejo 1 (C1) dura aproximadamente 10 semanas con una duración media de 4, 7, 11 y 47 días para los estadios zoeas y megalopa respectivamente (Lovrich *et al.* 2003, Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2004). En el GSJ, a $8,5 \pm 0,5$ °C, luego de eclosionar transcurren 5,09 días para que la larva Z1 mude a Z2, 5,06 días para que la larva Z2 mude Z3 y 8,87 días para que larva Z3 mude a megalopa. En promedio el desarrollo de Z1 a M, es de 16,66 días, similar a lo previsto por Anger *et al.* (2004), 17,87 días para la temperatura de este trabajo. La diferencia del tiempo de desarrollo de Z1 a M en larvas de hembras del GSJ y los trabajos realizados en el Canal Beagle posiblemente se deba a la temperatura a la que se desarrolló el cultivo de las mismas. La diferencia de temperatura entre las aguas costeras del Canal Beagle y el GSJ afectan el tiempo de desarrollo larval de *L. santolla*, observándose además variaciones intraespecíficas entre las centollas que habitan estas áreas.

Las larvas de los crustáceos se desarrollan en condiciones ambientales variables que tienen implicancias en la duración de las etapas del ciclo y también en la supervivencia. Dentro de los factores ambientales que afectan al desarrollo y crecimiento de las larvas e incluso pueden ocasionar la muerte de las mismas, encontramos: la disponibilidad de

alimento, variaciones en la temperatura, salinidad y otros factores físico-químicos del agua como oxígeno disuelto, luz, acidificación de la masa de agua y diversos contaminantes (Zeng *et al.* 2020). Particularmente, los trabajos realizados en el *L. santolla* y *P. granulosa* sobre la supervivencia en función de variaciones en la temperatura mostraron variaciones (Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2004, Di Salvatore *et al.* 2020). En condiciones de laboratorio, donde los parámetros son controlados por el investigador, la mortalidad puede estar asociada a variaciones físico químicas del agua como así también al proceso de muda en sí (Brown *et al.* 2018) y el estrés causado por comportamientos de evasión o contaminación del agua de cría (Shirley y Zhou 1997). La alta mortalidad registrada en los acuarios durante esta tesis no permitió completar el desarrollo hasta cangrejo 1. En el futuro, un control diario en las condiciones físico químicas del agua y una mejora en las condiciones de mantenimiento de las larvas podría contribuir a mejorar la supervivencia.

Además de los factores ambientales que operan directamente sobre la larva, existen factores relacionados con la inversión materna que pueden afectar la mortalidad durante la etapa larval en especies lecitotróficas, ya que la madre debe proveer reservas suficientes y adecuadas durante la ovogénesis para hacer frente a todo el desarrollo larval (Anger 1996, Lovrich *et al.* 2003). Existe una variabilidad intraespecífica en el desarrollo larval, la cual es frecuentemente relacionada con diferencias en la inversión reproductiva maternal (Brown *et al.* 2019). En este sentido, la relación que existe entre el tamaño de la madre y el tamaño y calidad de los huevos y las larvas ha recibido mucho interés de los investigadores en los últimos años. En algunas especies de decápodos se ha observado que el tamaño y la calidad de los huevos y las larvas aumentan con el tamaño de la madre (Attard y Hudon 1987, Annala 1991, Gardner 1997, Moland *et al.* 2010, Sato y Suzuki 2010). Sin embargo, en otras especies el tamaño de la hembra afecta negativamente el tamaño y la calidad de los huevos y larvas (Annala 1991) o bien no muestran relación alguna (Giménez y Anger 2001, Goni *et al.* 2003, Ouellet y Plante 2004, Darnell *et al.* 2009, Koopman y Siders 2013). En *P. camtschaticus* el tamaño de la hembra no tiene un efecto biológicamente significativo en la calidad o la masa de los huevos y las larvas (Hjelset *et al.* 2012, Swiney *et al.* 2013). Sin embargo, Swiney *et al.* (2013) determinaron que el contenido de nitrógeno en los huevos

fue significativamente diferente, aumentando en función del tamaño de la hembra. En *L. santolla* el contenido energético de los huevos y el tamaño del primer estadio larval (Z1) están influenciados por la talla de la hembra (Sotelano 2012). Di Salvatore *et al.* (2020) encontraron que las diferencias en la supervivencia del estadio Z1 están relacionadas con el contenido de glucógeno y no así de lípidos y proteínas solubles. Díaz-Arce *et al.* (2019) hallaron diferencias en la inversión reproductiva entre hembras de diferentes localidades (Canal Beagle, GSJ y costa atlántica de Tierra del Fuego) y lo atribuyeron a las diferencias en las condiciones ambientales y la calidad de los alimentos disponibles. Militelli *et al.* (2019) al analizar la fecundidad y la masa de los huevos de esta especie en el GSJ encontraron que las hembras más grandes presentaban mayor fecundidad y huevos de mejor calidad, en términos de peso seco, lo que podría ser explicado a partir del concepto de efecto materno. El término “efecto materno” puede ser entendido como la contribución no-genética de la hembra a la condición y viabilidad de la descendencia (Bernardo 1996). En las hembras de *L. santolla* del Golfo San Jorge se observaron diferencias en la duración de los estadios larvales y variaciones en la supervivencia de las larvas lo que sugiere que hay diferencias intraespecíficas que podrían estar relacionado con el efecto materno sobre la progenie planteado por Militelli *et al.* (2019). Debe considerarse en este punto, que las hembras mantenidas en acuarios fueron relativamente pequeñas lo que también podría contribuir a explicar las altas mortalidades registradas.

Como se mencionó anteriormente, existen múltiples factores que pueden influir sobre la calidad embrionaria y larval, como por ejemplo la edad materna, la nutrición, la condición reproductiva, el estrés, las condiciones ambientales y la calidad del hábitat (Marteinsdottir y Begg 2002, Marshall *et al.* 2008, Fogarty y O'Brien *et al.* 2009). Es importante destacar que el GSJ es el límite norte de distribución costera de la especie, donde las condiciones ambientales son totalmente diferentes al Canal Beagle. Conocer los efectos potenciales del tamaño de la hembra en la calidad de los embriones y las larvas es una información importante para incorporar en los modelos de evaluación de *stock* (ej. Canales *et al.* 2020) y el manejo de la pesquería de *L. santolla* en el GSJ.

Conclusi3n

El periodo de eclosi3n poblacional de las larvas de *L. santolla* del GSJ dura aproximadamente 45 d3as, desde principios de septiembre hasta mediados de octubre. Durante los meses de muestreo (septiembre – octubre) se determinaron dos fracciones de hembras ov3geras con diferentes ciclos reproductivos. Las hembras mult3paras: de mayor tama1o, en intermuda y con huevos que eclosionan durante septiembre-octubre. Mientras que, la fracci3n de hembras de tallas inferiores (presuntamente prim3paras) en posmuda y con huevos recientemente extruidos se aparear3an en septiembre y eclosionar3an sus huevos durante mayo-junio.

En condiciones experimentales el desarrollo de zoea 1 a megalopa dur3 en promedio 16,66 d3as y la duraci3n media de cada estadio larval es de 5,09, 5,61 y 8,87 d3as respectivamente. Existe variabilidad intraespec3fica entre las hembras ov3geras en la duraci3n del desarrollo larval (Z1 a M) y la supervivencia larval.

Capítulo II - Asentamiento de centolla en áreas costeras del Golfo San Jorge

Introducción

El asentamiento y el reclutamiento son procesos relativamente complejos que están influenciados por múltiples factores intrínsecos de la población y numerosas variables ambientales (Rodríguez *et al.* 1993). El asentamiento en los crustáceos decápodos está definido por el paso de un estilo de vida pelágico a un modo de vida bentónico, mientras que el reclutamiento implica el transcurso de un periodo de tiempo variable y definido por el investigador, en el cual el recluta fue capaz de sobrevivir a un tamaño específico ó a un estadio de desarrollo posterior luego de su asentamiento (Roegner 1991). Esta etapa es un período crítico para la regulación de la población en las especies de decápodos, ya que en ella se definirá el tamaño inicial de la población juvenil. En crustáceos decápodos, la supervivencia en los primeros años de vida de las especies tiene implicancias en el tamaño poblacional futuro y es el principal condicionante del rendimiento de las poblaciones sujetas a explotación comercial (Fernández *et al.* 1993, Iribarne *et al.* 1994, Underwood y Keough 2001).

El asentamiento es un pasaje que implica no sólo un descenso de la larva desde la columna de agua y una residencia permanente en el sustrato, sino también un conjunto de eventos y cambios morfogenéticos (anatómicos, fisiológicos y de comportamiento) que le permiten a un estadio larval particular adquirir características propias para su nueva vida bentónica (Rodríguez *et al.* 1993). En el caso de la centolla, la etapa larval comprende tres estadios zoea y un estadio megalopa (Campodónico 1971), todos ellos tienen hábitos bentónicos (Vinuesa *et al.* 1985, Lovrich 1999, Tapella *et al.* 2012) por lo cual los principales cambios asociados al asentamiento son morfológicos (McLaughlin *et al.* 2001) y fisiológicos (Saborowski *et al.* 2006). La morfología general de la megalopa difiere significativamente de los estadios zoeas, pero es similar al primer estadio juvenil. Presenta un cefalotórax quitinoso, los quelípedos son generalmente simétricos, presentan cinco pares de

pereiópodos, el quinto reducido debajo del caparazón, el abdomen tiene tegumentos quitinosos con pleópodos bien desarrollados y el telson es ancho (Campodónico 1971, McLaughlin *et al.* 2001). Hasta el momento no se han registrado larvas en muestras obtenidos con redes de plancton en la columna de agua tanto en las costas del Golfo San Jorge (GSJ) (Escriche 2009) como las del Canal Beagle (Lovrich 1999) y tampoco se ha observado la presencia de megalopas en muestreos obtenidos por buceo autónomo y mediante el empleo de sorbona (J. Vinuesa, com. pers). Esto posiblemente se deba al comportamiento críptico que presentan las megalopas y los primeros estadios juveniles (Tapella *et al.* 2012).

Los ambientes costeros constituyen hábitats apropiados para el asentamiento de una gran cantidad de invertebrados marinos. En particular, para los crustáceos decápodos, los fondos marinos con estructuras complejas constituyen sitios de refugio contra los depredadores y allí también encuentran una variedad de presas para su alimentación. Numerosos estudios han demostrado que durante el asentamiento, diferentes especies de crustáceos buscan hábitats bentónicos complejos que les proporcionan refugio a las primeras etapas de vida crípticas (Wahle y Steneck 1991, Eggleston y Armstrong 1995, Loher y Armstrong 2000, Tapella *et al.* 2012, entre otros). La mayoría de los crustáceos decápodos muestran especificidad por algún tipo de sustrato en particular durante el proceso de asentamiento. Es por esto que el decapodito debe seleccionar el sitio y el sustrato adecuado. La correcta selección del mismo aumentará la supervivencia, ya que encontrará alimento y refugio, evitando la depredación (Stevens 2003).

Estudios relacionados al hábitat de asentamiento de litódidos han sido realizados por varios autores, tanto en el ambiente natural como en experiencias de laboratorio (Stevens y Kittaka 1998, Stevens y Swiney 2005, Stoner 2009, Pirtle y Stoner 2010, Tapella *et al.* 2012). Los trabajos realizados en *Paralithodes camtschaticus*, muestran que la megalopa y los juveniles se asocian a sustratos complejos duros (Sundberg y Clausen 1977, McMurray *et al.* 1986, Stevens y MacIntosh 1991). En el hemisferio sur, son escasos los trabajos realizados sobre los primeros estadios de vida, asentamiento y reclutamiento de litódidos en el ambiente natural; la mayor parte de la información emerge de experiencias

de laboratorio (ej. Tapella *et al.* 2009, 2012, Sotelano 2012). La asociación entre estadios juveniles de *L. santolla* y bosques de *Macrocystis pyrifera* ha sido mencionada por varios autores (Brusca *et al.* 2000, Cárdenas *et al.* 2007, Vinuesa *et al.* 2013). Por otra parte, a partir de la utilización de colectores artificiales pasivos, Tapella y Lovrich (2006) determinaron la profundidad a la cual ocurre el asentamiento de *L. santolla* y *Paralomis granulosa*, en el Canal Beagle, la cual estaría relacionada con el rango batimétrico de *M. pyrifera*. Además, comprobaron la efectividad de los colectores artificiales como oferta de refugio para estas especies. En el Golfo San Jorge (GSJ) no se han realizado estudios específicos referidos al hábitat de asentamiento de la especie. Sin embargo, en un estudio más amplio, Vinuesa (2008) reportó la presencia de unas pocas megalopas en colectores artificiales confeccionados con césped sintético dispuestos en el ambiente submareal a profundidades de 5 y 7 m. En el GSJ, los fondos duros complejos son una continuación de las plataformas de abrasión y se prolongan hasta los 10-15 m de profundidad, dando paso a fondos blandos en profundidades mayores (Zaixso *et al.* 2015)

En este capítulo se plantea la siguiente hipótesis:

- El asentamiento de los juveniles de la especie ocurre en fondos rocosos submareales con estructura tridimensional compleja en torno a los bosques de *Macrocystis pyrifera*.

El objetivo general de este capítulo es caracterizar el hábitat de asentamiento y reclutamiento de juveniles de centolla. Los objetivos específicos son:

- Determinar la profundidad, periodo del año y preferencia de sustratos artificiales con diferente complejidad estructural en los que ocurre el asentamiento de megalopas y primeros juveniles de la especie.
- Evaluar el efecto de la presencia de bosques de *Macrocystis pyrifera* en el asentamiento de la especie.

Materiales y Métodos

Diseño de colectores

Dos tipos de colectores han sido empleados para la captación de estadios tempranos de *L. santolla* y *P. granulosa* en las costas del Canal Beagle. Los colectores empleados fueron del tipo SAC (*Sausage-shaped Artificial Collector*, modificado de Blau y Byersdirfer 1994) los cuales consistieron en una bolsa tubular de tejido multifilamento rellena con el mismo material y los colectores del tipo Cajón constituidos por un cajón plástico relleno también con tejido de multifilamento (Tapella y Lovrich 2006). Vinuesa (2008) para estudiar el asentamiento de organismos bentónicos en fondos submareales en el GSJ empleó tres tipos de colectores que mostraron no ser apropiados para la centolla en particular: a- placas de fibrocemento provistas de césped sintético, b- placas de fibrocemento lisas y c- bidones plásticos de 5 L rellenos con redes de pesca. Este mismo autor también ensayó cajones plásticos de 40 x 40 x 40 cm lastrados y rellenos de redes de pesca, los cuales se perdieron durante la experiencia. En base a estos antecedentes, en este trabajo se optó por fondear colectores tipo cajón como el empleado en el Canal Beagle, ya que se les puede dar mayor resistencia y sujeción al fondo del mar. En el GSJ la acción de las olas y mareas durante los temporales son frecuentes y fuertes a fines del invierno y comienzos de la primavera (Vinuesa 2008).

Dentro de canastos plásticos de 25 x 60 x 15 cm, se dispusieron dos colectores de 25 x 30 x 15 cm confeccionados con malla plástica con apertura de 5 mm. Estos colectores estaban rellenos con dos tipos de materiales que proporcionaban una complejidad de hábitat diferente. Un colector estaba relleno con redes de pesca y el otro, con un fondo de césped sintético de 1,5 cm de alto. La totalidad de los materiales fueron previamente marinizados durante 15 días. Los canastos plásticos fueron enmarcados en estructuras de hormigón que le proporcionaron mayor resistencia y permitieron la sujeción al fondo del mar (Figura 11 A). Esta disposición de ambos tipos de colectores podría afectar la independencia de las muestras de ambos colectores, la cual fue considerada el momento de analizar los resultados, pero simplificó las tareas de fondeo. Estos colectores fueron

usados durante 2015 y 2016, en experiencias posteriores se emplearon únicamente colectores de 25 x 60 x 15 cm rellenos con red de pesca (Figura 11 B).

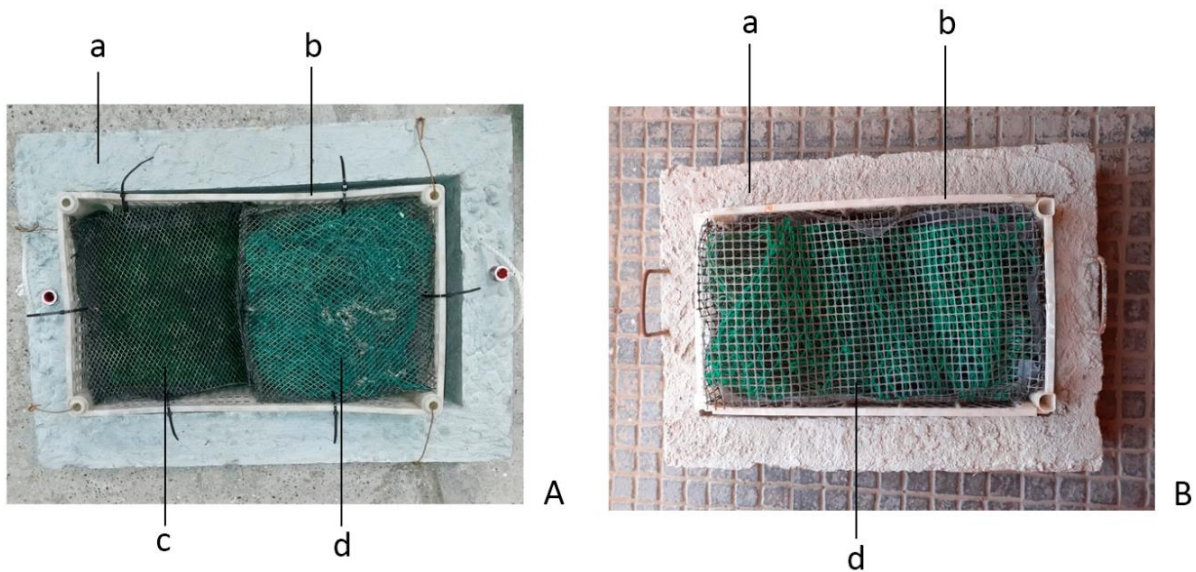


Figura 11. Aspecto general del colector cajón. A. Colectores de césped y red. B. Colector de red. a, estructura de hormigón; b, cajón de plástico; c. colector césped; d. colector de red.

Colocación y retiro de los colectores

Los colectores fueron empleados para el desarrollo de dos experiencias diferentes. La primera experiencia (2014-2015) tuvo como objetivo definir el periodo y profundidad de asentamiento y la preferencia por un tipo de colector. La segunda (2017-2018) tuvo como objetivo determinar el efecto que tiene el bosque de *Macrocystis pyrifera* sobre el asentamiento.

El periodo de evaluación del asentamiento estuvo definido en base a observaciones previas sobre la eclosión larval en el GSJ (Vinuesa y Balzi 2002) y el asentamiento de crustáceos decápodos (Vinuesa 2008). Los colectores permanecieron en el submareal aproximadamente 45 días. La colocación de colectores fue complementada con la toma de muestras del ambiente natural obtenidas por buceo asistido con una sorbona (Tabla 4).

Periodo y profundidad de asentamiento y la preferencia de sustrato

Para evaluar el periodo de asentamiento de las larvas y la complejidad de sustratos, en el año 2014 y 2015 se dispusieron los colectores artificiales con red de pesca y césped sintético. Por otra parte, para analizar el tipo de ambiente y requerimientos de sustrato se fondearon los colectores en tres ambientes costeros diferentes (Figura 12): a- en fondos submareales rocosos hasta 5 m de profundidad con predominancia de *Corallina officinalis* L. y *Undaria pinnatifida* (Harvey); b- dentro del bosque del alga parda *Macrocystis pyrifera* en profundidades de entre 5 y 10 m; y c- en el ambiente de transición entre el bosque de *M. pyrifera* y fondos blandos, de 10 a 15 m de profundidad. Los colectores fueron fijados con estacas de hierro en la zona infralitoral de la playa La Tranquera durante la bajamar. La elección específica del sitio y su colocación se realizó tratando de minimizar el efecto del oleaje y corrientes de marea sobre los colectores.

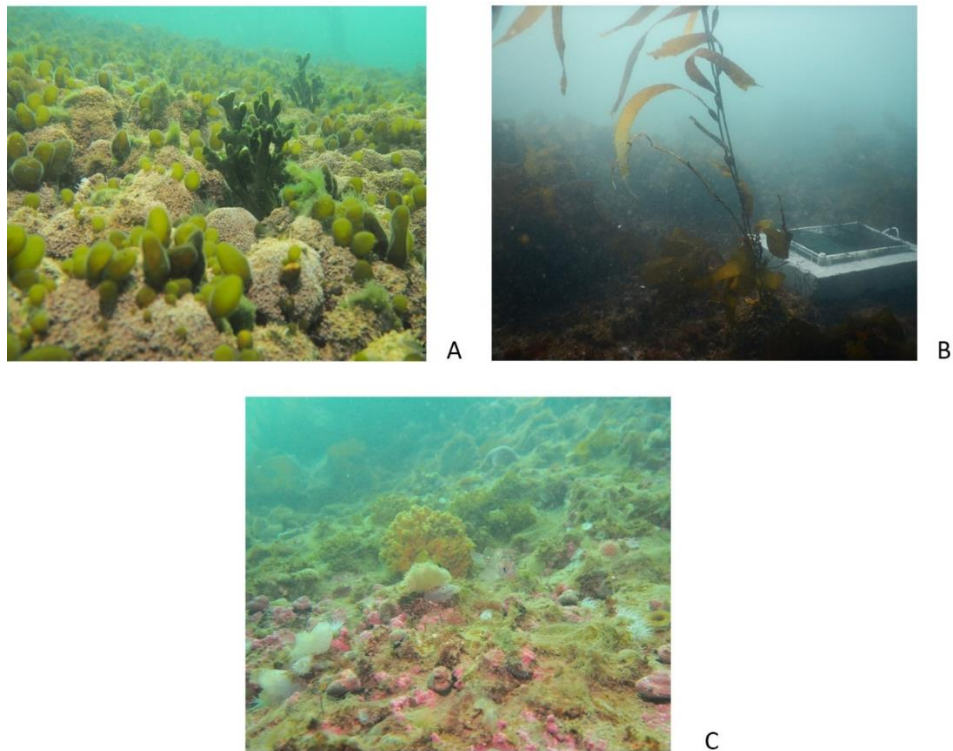


Figura 12. Fondos donde se realizó la instalación de los colectores A. fondos submareales rocosos hasta 5 m de profundidad; B. fondos dentro del bosque del alga parda *Macrocystis pyrifera* en profundidades de entre 5 y 10 m; y C en el ambiente de transición entre el bosque de *M. pyrifera* y fondos blandos, hasta 15 m de profundidad.

Complementariamente se realizaron muestreos por buceo asistido con sorbona en noviembre de 2015. El mismo consistió en la recolección de unidades muestrales de 0,04 m². Se tomaron cuatro muestras en cada uno de los ambientes antes descritos. Las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas y congeladas hasta su revisión en el laboratorio.

Efecto de la presencia de bosques de *M. pyrifera* sobre el asentamiento

En los años 2017 y 2018, con el fin de evaluar la influencia del ambiente asociado al bosque de *M. pyrifera* sobre el asentamiento de la especie, se colocaron colectores rellenos con red de pesca en dos sitios diferentes, una zona con bosque del alga parda *M. pyrifera* y otra sin presencia de *M. pyrifera* (Figura 13) entre 10 y 15 m de profundidad. Al momento de retirar los colectores, en ambos sitios se tomaron muestras de la comunidad bentónica mediante una sorbona, de forma similar a lo descrito en el apartado anterior. Se obtuvieron 10 muestras en cada uno de los sitios en profundidades entre 10 y 15 m.

Tabla 4. Diseño de las experiencias de asentamiento de juveniles de centolla mediante el uso de los colectores (C, colectores con césped sintético; R, colectores recipientes rellenos de red de pesca) y muestreos del ambiente natural asistidos con sorbona (S). El número de colectores en cada tratamiento fue 4. Profundidad (Prof.). En el año 2014 se representan el primer periodo (04/10 al 20/11) y el segundo periodo de muestreo (20/11 al 30/12)

	Año y periodo de permanencia en el agua	Área c/ bosque de <i>M. pyrifera</i>			Área s/ bosque de <i>M. pyrifera</i>		
		5 m	10m	15m	5m	10m	15m
Prof.	2014 04/10 al 20/11	R y C	R y C	R y C			
	2014 20/11 al 30/12	R y C	R y C	R y C			
	2015 10/10 al 28/11	R y S	R y S	R y S			
Bosque	2017 oct-nov			R			R
	2018 oct-nov			R y S			R y S

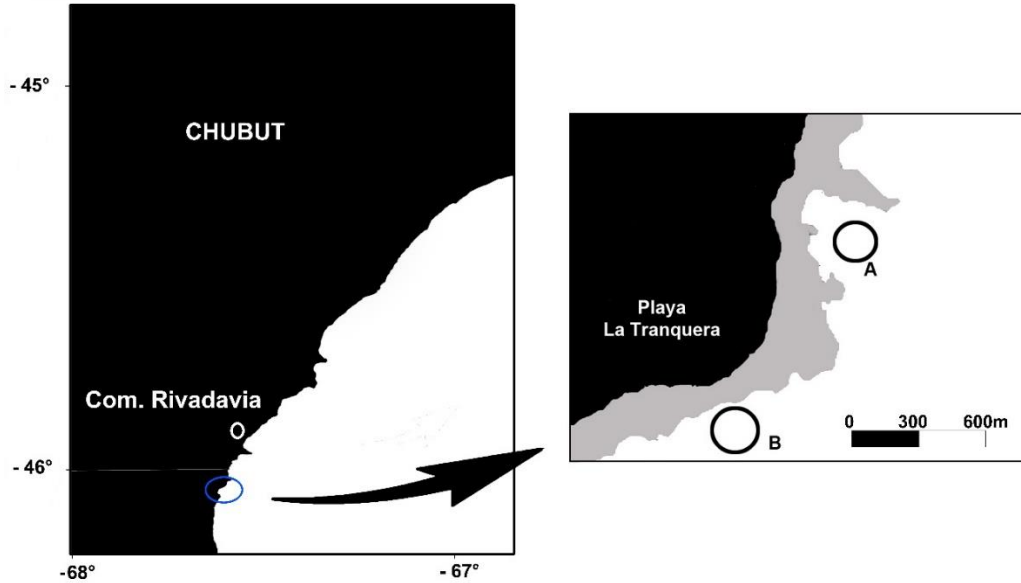


Figura 13. Sitios de fondeo de los colectores durante 2017 y 2018. A. Ambiente sin bosques de *M. pyrifera*. B. Ambiente con bosque de *M. pyrifera*. Franja gris representa la plataforma de abrasión intermareal.

Procesamiento de las muestras

En el lugar, se procedió a lavar los colectores con agua de mar en un tamiz de apertura de 0,85 mm, con el fin de extraer el sedimento y retener los organismos allí presentes. Las muestras eran revisadas antes de ser fijadas en alcohol 70 %; en caso de observarse alguna megalopa y/o primeros estadios juveniles de *L. santolla*, éstos eran apartados y llevados al laboratorio en recipientes plásticos refrigerados para el estudio de crecimiento (Capítulo III). La fauna acompañante de los colectores fue fijada en alcohol 70 % para su posterior análisis.

En el laboratorio se registró la cantidad de individuos de *L. santolla* y se les midió el tamaño como la longitud del caparazón (LC) empleando un microscopio estereoscópico Olympus SZ provisto de un ocular grillado ($\pm 0,01$ mm). Además, se determinó la abundancia de la fauna acompañante presente en cada tipo de colector. La biota presente en las muestras fue separada y determinada al menor nivel taxonómico posible con el fin de establecer posibles relaciones entre la presencia de estadios tempranos de centollas con otros invertebrados del área.

Análisis estadísticos

Dado que los datos recopilados (número de individuos por colector) no presentaron una distribución normal, y no cumplieron con los supuestos requeridos para el ANOVA, los datos fueron analizados utilizando un modelo lineal generalizado (Quinn y Keough 2002) con una distribución binomial negativa y una función logarítmica (Miller *et al.* 2013). La profundidad y tipo de colector fueron incorporados como factores fijos, mientras que el año fue usado como covariable. Para este análisis se agruparon los datos del año 2014 y 2015, por lo tanto, los periodos (oct-nov y nov-dic del 2014) y los años no fueron considerados como un factor. El estadístico Wald se usó para probar la significancia de los factores en el modelo.

Resultados

Abundancia de estadios tempranos de centolla

Se recuperaron la totalidad de los colectores colocados en los diferentes años. La estructura de hormigón provista a cada cajón ayudó al fondeo apropiado de los mismos y a su resistencia a las marejadas. Sólo se hallaron estadios tempranos de centolla en los colectores dispuestos en 2014 y 2015, y no así en los colectores dispuestos en 2017 y 2018 para analizar diferencias en el asentamiento entre áreas con y sin presencia de *M. pyrifera*. Tampoco se hallaron estadios tempranos en ninguna de las muestras obtenidas mediante el uso de sorbona (n= 32) en 2015 y 2018.

El asentamiento de los estadios tempranos de *Lithodes santolla* fue bajo (0,25 – 1,25 individuos por colector) y varió con la profundidad y tipo de colector (Tabla 5). No se encontraron estadios tempranos de juveniles de *L. santolla* en el primer estrato de profundidad (hasta 5 m), donde el ambiente costero está formado por fondos submareales rocosos con dominancia de *Corallina* spp. Sí se hallaron juveniles en los estratos de mayor profundidad (entre 5 y 15 m). En el primer periodo de 2014 (04/10 al 20/11), en los estratos de mayor profundidad (10 y 15 m) con presencia de *M. pyrifera* y transición entre los fondos blandos submareales hubo asentamiento de estadios tempranos de *L. santolla*, exclusivamente en los colectores rellenos con red de pesca, donde la abundancia promedio

en ambos ambientes fue similar (Figura 14). En el segundo periodo de 2014 (20/11 al 30/12) la abundancia fue menor; un juvenil temprano de centolla fue encontrado exclusivamente en los colectores de césped dispuestos en el estrato con mayor profundidad (Figura 14). La abundancia promedio de *L. santolla* fue mayor en los colectores con estructura tridimensional compleja que aquellos provisto con césped sintético (Figura 14). El asentamiento de los estadios tempranos de *L. santolla* también varió en el 2015 con el tipo de colector y la profundidad. Al igual que en 2014, no se encontraron estadios tempranos en el estrato de menor profundidad (hasta 5 m). En el estrato de mayor profundidad (hasta 15 m), la abundancia promedio fue mayor a la registrada en el estrato del medio (Figura 15).

Tabla 5. Resumen del modelo lineal generalizado empleado para testear el efecto de la profundidad y tipo de colector sobre el asentamiento de centolla. Datos del modelo: distribución de probabilidad binomial negativa, log (función de enlace). Modelo de efectos principales (variable dependiente: abundancia, factores explicativos: profundidad y tipo de colector). Estadístico de Wald; g.l. grados de libertad; p probabilidad.

	Wald χ^2	g.l.	P
<i>Intercept</i>	7,29	1	0,007
Profundidad	21,35	2	0,00
Tipo de colector	30,18	1	0,00

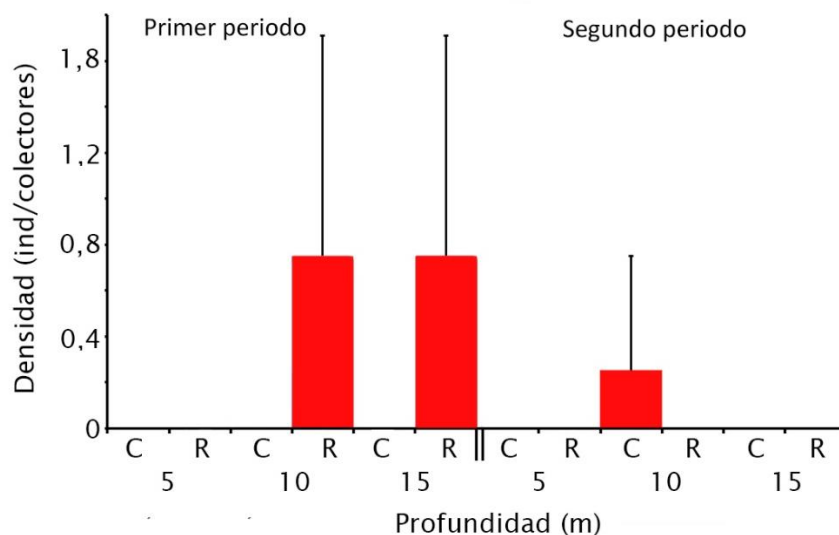


Figura 14. Abundancia promedio de estadios tempranos (megalopas y juveniles) de *Lithodes santolla* en colectores artificiales con red y césped sintético fondeado en tres profundidades diferentes en el Golfo San Jorge. El tamaño de la muestra fue de 4 colectores red y 4 colectores césped colocados a las tres profundidades indicadas. Periodo de muestreo: primer periodo (04/10 al 20/11) y segundo periodo (20/11 al 30/12) de 2014 (C, colectores con césped sintético; R, colectores recipientes rellenos de red de pesca). Las barras de error representan el desvío estándar.

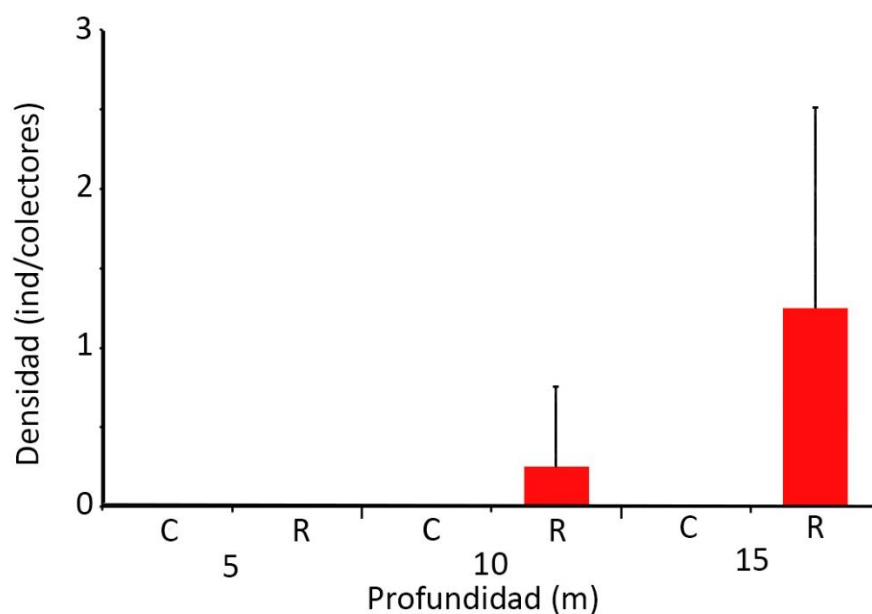


Figura 15. Abundancia promedio de estadios tempranos de *Lithodes santolla* en colectores artificiales con red fondeados en tres profundidades diferentes en el Golfo San Jorge. El tamaño de la muestra fue de 4 colectores red en cada profundidad. Período muestreo 10/10 al 28/11 de 2015. (C, colectores con césped sintético; R, colectores recipientes rellenos de red de pesca). Las barras de error representan el desvío estándar.

En el primer periodo octubre-noviembre 2014 se recolectaron 4 megalopas con un tamaño promedio de 1,70 mm ($\pm 0,023$) y dos ejemplares juveniles con un tamaño promedio de 2,10 mm LC, mientras que en el periodo noviembre-diciembre únicamente se encontró un juvenil de centolla de 3,25 mm LC. En 2015 se obtuvieron en total 5 juveniles de *L. santolla* con un tamaño promedio de 2,12 mm LC ($\pm 0,22$).

Fauna acompañante

La fauna acompañante se analizó en los años en que se registró la presencia de megalopas y primeros estadios juveniles de centolla. En ambos tipos de colectores se identificaron cuatro taxas dominantes. El filo artrópodo fue el más abundante, siendo decápodos, isópodos y anfípodos los más representativos en los diferentes tipos de colectores y profundidades (Figura 16). El primer grupo estuvo representado por *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775), *Eurypodius latreillii* Guérin, 1828, *Nauticaris magellanica* (A. Milne-Edwards, 1891) y *Peltarion spinulosum* (White, 1843), como especies dominantes, mientras que para el segundo grupo la especie dominante fue *Exosphaeroma* ssp. Entre los moluscos, las especies más abundante fueron *Tegula patagonica* (d'Orbigny, 1835) y *Fissurella radiosa* Lesson, 1831. Entre los equinodermos, *Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857) y *Ophiactis asperula* (Philippi, 1858) fueron las especies más abundantes en los diferentes años analizados. Dado el número bajo de colectores en los que se halló centolla, no se puede establecer una asociación clara entre la presencia de centolla y la fauna acompañante en los mismos.

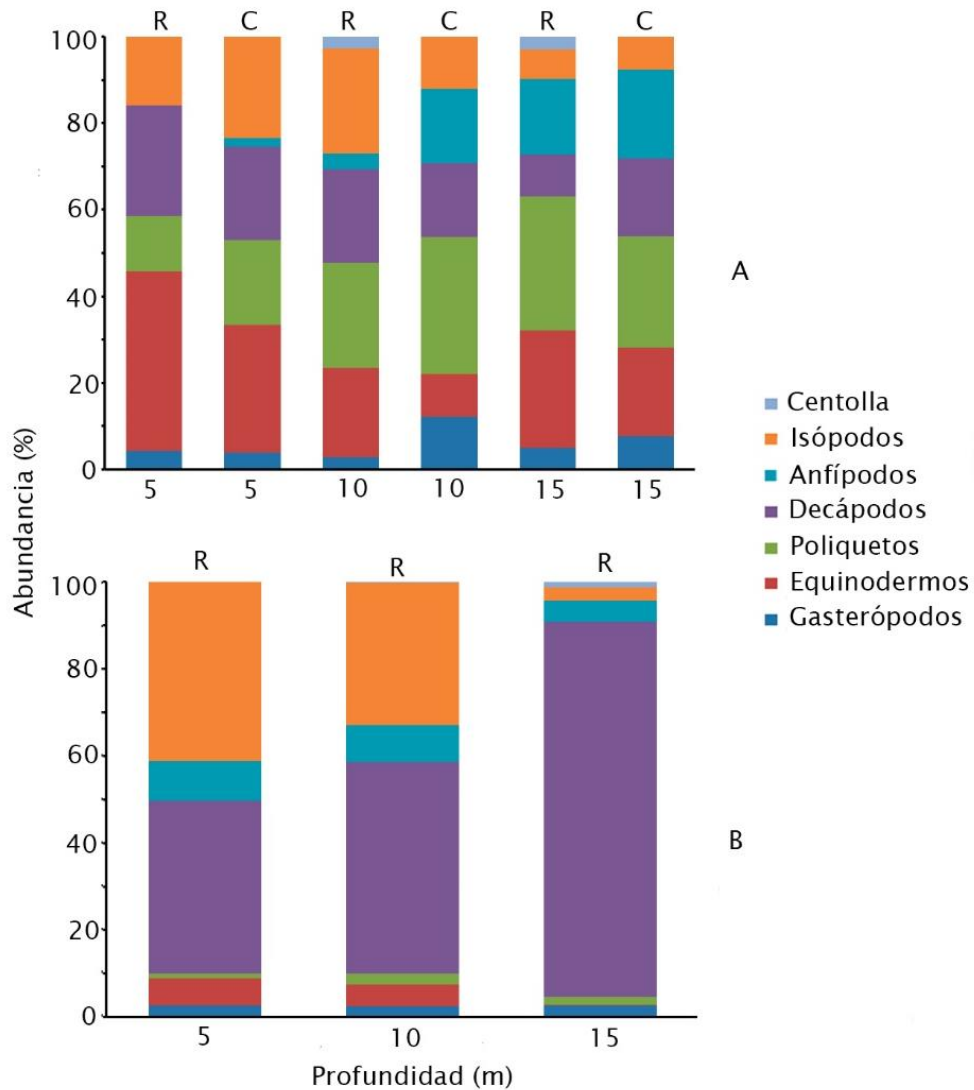


Figura 16. Abundancia relativa de los taxones dominantes para ambos tipos de colectores. A. año 2014 y B. año 2015. (C, colectores con césped sintético; R, colectores recipientes rellenos de red de pesca). Las profundidades 5, 10 y 15 corresponden a estratos de <5 m; 5-10 m y 10-15 m respectivamente.

Discusión

El asentamiento de muchos invertebrados marinos, en particular de los crustáceos decápodos que exhiben especificidad particular por algún sustrato, ocurre en ambientes costeros complejos (Palma *et al.* 2006). Estos ambientes presentan microhábitats estructuralmente complejos que les proveen un sustrato adecuado y refugio, que

contribuye a reducir la mortalidad (Botero y Ateña 1982, Marx y Herrnkind 1985, Herrnkind y Butler 1986, Beck 1995, Moksnes 2002, Stoner 2009, entre otros). El ambiente submareal rocoso en el GSJ es reconocido como un área de gran biodiversidad que sirve como área de cría de numerosas especies (Zaixso *et al.* 2015). Los resultados de este capítulo confirman presunciones previas de que el asentamiento de *L. santolla* ocurre en áreas costeras del GSJ, las cuales proveen este tipo de sustratos con complejidad estructural. En el GSJ estos fondos complejos están limitados a la franja costera hasta los 12-15 m de profundidad y al sector sur próximo a la boca, en aguas más profundas del GSJ predominan fondos blandos (Fernandez *et al.* 2003, Zaixso *et al.* 2015, Kaminsky *et al.* 2019). Los resultados de este capítulo se limitan a la franja costera, sin embargo, se presume que los fondos blandos que se encuentran por debajo de los 15 m de profundidad en el GSJ no serían adecuados para el asentamiento de la especie. La centolla tiene una amplia distribución en aguas de plataforma, por lo que es de esperar que existan áreas de asentamiento y reclutamiento en fondos complejos en el sector de plataforma adyacente al GSJ. Firpo (com. pers.) halló juveniles tempranos de la especie en áreas de plataforma con fondos estructuralmente complejos.

Debido a su pequeño tamaño y su naturaleza críptica (Steven 2014c), la megalopa y los estadios subsiguientes de litódidos son difíciles de encontrar en su ambiente natural. En consecuencia, son escasas las referencias en la bibliografía sobre estadios tempranos del ciclo de vida de litódidos hallados en ambientes naturales. En la costa occidental de Kamchatka (Rusia) pequeños juveniles de *P. camtschaticus* con una talla entre 8 mm y 58 mm de LC fueron encontrados a profundidades menores a los 27 m (Vinogradov 1968, Sundberg y Clausen 1977). Trabajos desarrollados en la Bahía Bristol (Alaska) en la misma especie obtuvieron resultados similares (McMurray *et al.* 1986, Stevens y MacIntosh 1991, Loher y Armstrong 2000). En América de Sur, la información acerca del hábitat de los juveniles de centolla refiere principalmente a ejemplares de tallas entre 34-75 mm de LC (Brusca *et al.* 2000, Cárdenas *et al.* 2006, Vinuesa *et al.* 2013) y resaltan la relación de estos juveniles con los bosques de *M. pyrifera*. En el área central del GSJ, el asentamiento de megalopas está asociado a ambientes costeros complejos, en los cuales predominan

parches rocosos con gran proliferación de algas e invertebrados, bosques de *M. pyrifera* y fondos blandos con material biogénico. Sin embargo, los resultados obtenidos no permiten evaluar si la presencia de los bosques de *M. pyrifera* favorece o no el asentamiento de la especie.

Otros trabajos realizados en especies de litódidos de interés comercial, han demostrado que el asentamiento de las megalopas y la presencia de los primeros estadios juveniles ocurren a poca profundidad y en fondos marinos con estructuras complejas (ver Stevens 2014b para una revisión). Stevens (2014b) propone que el asentamiento en litódidos ocurre en distribuciones altamente contagiosas, ya que trabajos previos (Sundberg y Clausen 1977, McMurray *et al.* 1986, Stevens y MacIntosh 1991) han demostrado que, si bien hay disponibilidad de fondos con estructuras complejas, en muchos de estos no hay presencia de megalopas y primeros juveniles. En el Canal Beagle Tapella (obs. personal, en Di Salvatore *et al.* 2020) indica que los parches de material biogénico con diferentes tamaños de grano en torno a los bosques de *M. pyrifera* son habitados por las primeras etapas juveniles. En el GSJ, el asentamiento de megalopas de centolla ocurrió principalmente en los colectores dispuestos entre los 10 y 15 m de profundidad. Si bien la distancia entre los distintos estratos en que se colocaron los colectores no es grande (< 30 m), es importante destacar la heterogeneidad del ambiente submareal, habiendo sectores aterrizados, con cambios de profundidades bruscos, sectores con acumulación de sedimento y material biogénico que producen variaciones en las comunidades bentónicas. En virtud de lo observado en otras especies de litódidos y dada la concentración de asentantes en un estrato en particular, los resultados obtenidos en este capítulo son consistentes con un patrón de asentamiento contagioso tal como fue sugerido por Stevens (2014b).

Probablemente debido a la imposibilidad de obtener larvas del plancton (ej. Lovrich 1999, Escrache 2009) y a la dificultad de recolectar estadios tempranos en muestreos del ambiente natural, los estudios del asentamiento en litódidos fueron realizados a partir de la utilización de colectores pasivos artificiales (Blau *et al.* 1990, Donaldson *et al.* 1992, Blau y Byersdorfer 1994, Stevens 2014a) y mediante experiencias con sustratos artificiales en el

laboratorio (Stevens y Kittaka 1998, Loher y Armstrong 2000, Stevens y Swiney 2005, Stoner 2009, Pirtle y Stoner 2010, Tapella *et al.* 2012). Tapella y Lovrich (2006) analizaron la profundidad de reclutamiento de los estadios bentónicos tempranos y la efectividad de dos tipos de colectores (SAC y cajón) como oferta de refugio de *P. granulosa* y *L. santolla* en el Canal Beagle y observaron un asentamiento diferencial entre las profundidades y ambos tipos de colectores. En particular, la abundancia de *L. santolla* fue mayor en los colectores cajón que en los SAC a una profundidad que varió entre 20 y 40 metros. Resultados similares fueron obtenidos en el GSJ, donde también se observaron variaciones en la densidad de megalopas y primeros juveniles bentónicos en función del tipo de colector y la profundidad. La mayor densidad registrada fue en los cajones rellenos con red de pesca a una profundidad de 15 m donde existe una zona de transición entre los bosques de *M. pyrifera* y los fondos blandos fango-arenosos. A diferencia de los colectores tipo cajón con césped sintético, estos tienen en su interior, abundante material que permite la sujeción de las megalopas y primeros estadios juveniles. Asimismo, la red de pesca proporciona protección contra el posible canibalismo, y depredación y también provoca una disminución de la velocidad de corriente litoral. Ensayos realizados en el laboratorio sugieren que los estadios larvales (zoeas y megalopa) prefieren sustratos complejos como conchillas rotas o grava (Tapella *et al.* 2012). Sin embargo, dichos sustratos complejos no serían tan adecuados para el asentamiento de la megalopa o C1 en las aguas costeras del GSJ, donde existen corrientes y oleaje fuertes. Por lo tanto, los fondos naturales seleccionados en esta área deberían estar fijos al fondo para minimizar el efecto de las corrientes o permitir una sujeción fácil de la megalopa o C1.

Los requerimientos de refugio y alimento pueden cambiar a medida que los individuos se desarrollan; en consecuencia, varias especies de decápodos exhiben cambios en la preferencia de microhábitats durante la ontogenia (Herrnkind y Butler 1986., Moksnes *et al.* 1998, Moksnes 2002, Luppi *et al.* 2001, Vinuesa *et al.* 2011, entre otros). El hecho que en los colectores de césped sintético sólo se encontraron juveniles de centolla (presumiblemente estadios más avanzados) durante el el segundo periodo de 2014 (28/11 al 30/12) podría sugerir cambios en los requerimientos de hábitat en la ontogenia temprana

de la especie. Sin embargo, los resultados obtenidos son incompletos para confirmar dicha afirmación y deberán ser objeto de estudio en el futuro.

Dada la imposibilidad de cuantificar el asentamiento a partir de muestras de plancton, y la dificultad de obtener asentantes en el ambiente natural, los colectores pueden ser una manera alternativa para estimar el suministro larval y la densidad de asentantes (Beninger *et al.* 1986, Gaines y Bertness. 1992, Kuris y Lafferty. 1992, Miron *et al.* 1995). Los trabajos realizados sobre asentamiento de litódidos en colectores artificiales muestran variaciones entre las densidades de megalopa y primeros estadios bentónicos entre los diferentes tipos de colectores utilizados. La cantidad de *P. camtchasciticus*, *L. santolla* y *P. granulosa* varía según el tipo de colector; para la primera especie resultó relativamente exitoso los colectores SAC, mientras que para *L. santolla* y *P. granulosa* se obtuvieron mayores cantidades de megalopas y primeros estadios en los colectores cajón como se mencionó anteriormente (Blau *et al.* 1990, 1992, Tapella y Lovrich 2006) (Tabla 6). En general, el número de individuos capturados de las diferentes especies de litódidos es bajo. Particularmente, la densidad de los primeros estadios de centolla resultó similar en el Canal Beagle y GSJ, concluyendo que este tipo de colectores son adecuados, pero poco eficientes para la captura de megalopas de la especie, por lo que no constituirán una buena herramienta para realizar estimaciones de abundancia. Dado que las zoeas de la especie presentan poca movilidad (Tapella *et al.* 2012), el periodo de colocación de colectores pudo haber condicionado la abundancia de estadios tempranos de centolla en los mismos, ya que fueron dispuestos en meses en los que el desarrollo larval ya se encontraba avanzado. Futuros estudios deberían contemplar la colocación más temprana de los colectores en pos de obtener mayores abundancias de estadios tempranos de *L. santolla*.

Tabla 6. Densidad de estadios tempranos del ciclo de vida (megalopas y juveniles tempranos) de *Paralithodes camtschaticus* y *Lithodes santolla* empleando diferentes tipos de colectores artificiales.

	Colector	Individuos (m³)	Cita
<i>P. camtschaticus</i>	<i>Mirrow Trap</i>	77,6	Blau <i>et al.</i> 1990
	SAC	20,8	Blau <i>et al.</i> 1990
	Small Post	8,30	Blau <i>et al.</i> 1990
	Large Post	7,73	Blau <i>et al.</i> 1990
	SAC	436,2	Blau <i>et al.</i> 1992
<i>L. santolla</i>	SAC	10,2	Tapella y Lovrich 2006
	Cajón	50	Tapella y Lovrich 2006
	Cajón	40,7	este trabajo

Conclusión

El asentamiento de gran cantidad de especies de crustáceos decápodos ocurre en áreas costeras con fondos complejos que les proporciona refugio y alimento (Botero y Atema 1982, Marx y Herrnkind 1985 y Stoner 2009 entre otros). Particularmente, trabajos realizados tanto en el ambiente natural como en condiciones de laboratorio reportan que el asentamiento de los litódidos ocurre en aguas costeras poco profundas con fondos estructuralmente complejos (Stevens 2014b). Los resultados obtenidos en esta tesis muestran que el asentamiento de la megalopa y los primeros estadios de *L. santolla* ocurre en fondos rocosos someros y se concentra, a profundidades de 10 – 15 m de profundidad. Por otra parte, los resultados obtenidos son insuficientes para determinar el efecto de la presencia de bosques de *M. pyrifera* en el asentamiento de *L. santolla* en el GSJ.

Capítulo III. Crecimiento de juveniles en áreas costeras del Golfo San Jorge

Introducción

El crecimiento puede ser expresado como un incremento de la talla, el volumen o el peso de un organismo en función del tiempo (Hartnoll 1982). El crecimiento en los crustáceos es tradicionalmente analizado en función del incremento de la talla. Al igual que en el resto de los artrópodos, el crecimiento se caracteriza por ser un proceso discontinuo determinado por la alternancia de periodos de muda donde el animal descarta su viejo exoesqueleto (ecdisis) e intermuda. Dos modelos básicos de crecimiento han sido descritos en crustáceos: el crecimiento indeterminado, donde el animal tiene mudas sucesivas a lo largo de toda su vida, aun habiendo alcanzado la madurez sexual, y el crecimiento determinado donde las mudas cesan en forma definitiva al alcanzar un último estadio, generalmente con características morfológicas definitivas. Dentro de estos dos modelos, existen una serie de variantes determinadas por el número de mudas del adulto (Hartnoll 1982, 2001). Particularmente, *Lithodes santolla* presente un crecimiento continuo en donde los eventos de muda son más frecuentes en las primeras etapas de la vida del animal y disminuyen o están totalmente ausentes en el adulto (Geaghan 1973).

En la muda el animal pierde la conexión entre el tejido vivo y la cutícula extracelular, y luego incorpora agua para expandir el nuevo exoesqueleto flexible, que posteriormente se endurece por la incorporación de sales de calcio (Stevenson 1985, Chang 1995). Inmediatamente luego de la muda, se evidencia un aumento en el tamaño del organismo que se mantendrá constante al adquirir la rigidez hasta la próxima muda. Sin embargo, en ciertos crustáceos con caparazones poco calcificados, se han evidenciado pequeños aumentos en la talla durante el periodo de intermuda debido a un estiramiento de las membranas artrodiales presentes en el endoesqueleto (Mauchline 1973). En el ciclo de muda, el reemplazo del caparazón es la etapa más evidente, pero constituye el corolario de un largo proceso que puede durar años, en el cual intervienen varios mecanismos fisiológicos y bioquímicos (Chang 1995). El proceso de muda consta de varios pasos:

movilización de reservas, aumento de la división celular y modificación del comportamiento, como así también de un control endócrino muy especializado. El sistema hormonal que interviene se halla regulado principalmente por un par de hormonas; una hormona de la muda y otra hormona inhibidora de la muda, cuyas concentraciones en la hemolinfa varían drásticamente durante el transcurso del ciclo de muda (Chang 1995, Petriella y Boschi 1997).

El crecimiento en tamaño de los crustáceos y otros artrópodos tiene dos componentes: la frecuencia de muda y el incremento de talla en cada evento de muda. En las poblaciones naturales, numerosos factores ambientales contribuyen a regular el ciclo de muda y pueden afectar el crecimiento. Varios autores sugieren que la temperatura es el factor más relevante, por tener una implicancia directa sobre el metabolismo (Mauchline 1977, Hartnoll 1982, Conan 1985, entre otros). Un aumento de la temperatura acelera la frecuencia de muda, pero tiene un efecto variable sobre el incremento de la talla (ver Hartnoll 2001 para una revisión). Además, otros factores como la disponibilidad de alimento, fotoperiodo y la salinidad, entre otros, pueden afectar este proceso (Hartnoll 1982). En particular, si la disponibilidad de alimento se reduce, disminuye la tasa de crecimiento debido a que aumenta el periodo de intermuda y se reduce el incremento por muda (Hartnoll 2001). En cuanto a la salinidad, fotoperiodo y la intensidad de luz, los efectos sobre el incremento por muda y la duración de la intermuda son mínimos, teniendo mayor incidencia sobre los estadios larvales (Mauchline 1977, Hartnoll 1982). Varios estudios realizados en litódidos de interés comercial hacen referencia a los efectos que tiene la temperatura sobre el ciclo de muda y crecimiento sobre el desarrollo larval y el primer año luego de su asentamiento (Weber 1967, Vinuesa *et al.* 1985, Lovrich y Vinuesa 1995, Loher *et al.* 2001, Anger *et al.* 2003, Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2005, Paschke *et al.* 2006, Stoner *et al.* 2010, Stoner *et al.* 2013, Dvoretzky y Dvoretzky 2014). Calcagno *et al.* (2005) demuestran que la duración de la intermuda en juveniles tempranos de *L. santolla* se reduce al incrementarse la temperatura, al tiempo que los incrementos por muda son mayores a 9° C y decrece a temperaturas superiores (15 °C) e inferiores (6 °C).

La medición directa del crecimiento y la estimación de la edad en los crustáceos son difíciles de calcular debido a la aparente pérdida de todas las estructuras calcificadas durante la muda y al tipo de crecimiento, discontinuo o gradual. Sin embargo, en los últimos años se ha determinado la existencia de líneas de crecimiento en el pedúnculo ocular y en el molinillo gástrico de varias especies de decápodos (Leland *et al.* 2011, Kilada *et al.* 2012, Kilada y Driscoll 2017, Bluhm *et al.* 2019). La generalización de este método para todos los decápodos ha sido puesta en duda recientemente (Sheridan *et al.* 2015, 2016, 2018), debido a que en algunas especies los osículos del molinillo gástrico se pierden y se reemplazan en la ecdisis. Tradicionalmente, la estimación de la edad se ha realizado por métodos indirectos como el análisis de las progresiones modales, el marcado de animales, la cuantificación de lipofuscinas, la determinación del crecimiento en laboratorio o una combinación de ellos (ver Chang *et al.* 2012 para una revisión). Smith y Jamieson (1989) utilizaron en *Cancer magister* (Dana 1852) una metodología que integra los datos de incremento de tamaño por muda, los valores de las distribuciones modales y sus respectivos desvíos estándares con el fin de determinar de manera más clara y con el menor error posible el crecimiento.

Los litódidos, como el resto de los Anomura, presentan un crecimiento indeterminado, con mudas sucesivas aún luego de la madurez sexual y hasta su muerte (Hartnoll 1982). Estudios sobre el crecimiento en juveniles de interés comercial en el hemisferio norte fueron llevados a cabo en diferentes localidades con resultados variables, tanto a partir de datos de campo (Weber 1967, Powell 1967, Donaldson *et al.* 1992, Loher *et al.* 2001) como de datos obtenidos a partir de mudas sucesivas en el laboratorio (Paul y Paul 2001, Stevens 2012). Los estudios realizados sobre el crecimiento de juveniles de centolla *L. santolla* se han centrado en las poblaciones más australes de Argentina y Chile. Vinuesa *et al.* (1990) describieron el crecimiento en juveniles en el Canal Beagle, a partir de la combinación de datos de campo y laboratorio. Estos autores señalan que la centolla atraviesa cerca de 20 mudas en los tres primeros años de vida. Calcagno *et al.* (2005) analizaron el crecimiento durante el primer año de vida de los juveniles de la especie, observando una variabilidad creciente en los incrementos por muda y la duración de la intermuda en estos primeros estadios del ciclo de vida. Por otra parte, Paschke *et al.* (2006)

a partir de datos de crecimiento obtenidos, tanto en experimentos de laboratorio como de campo, desarrollaron un modelo de crecimiento con el cual se puede predecir el tiempo que transcurre desde la eclosión de las larvas hasta alcanzar la talla comercial de la especie presente en las cercanías de Puerto Montt, Chile. Estos trabajos resaltan que los juveniles de centolla presentan una gran variabilidad de tallas para ejemplares de la misma edad o clase anual.

En el Golfo San Jorge se carece de información referida a los distintos aspectos del crecimiento de la especie. Vinuesa *et al.* (2013) reportaron ejemplares con estadios de muda heterogéneos, lo que no sugiere un patrón de muda generalizado en los juveniles. Teniendo en cuenta la distribución latitudinal de la especie y considerando los efectos que tiene la temperatura sobre el crecimiento en los crustáceos, son esperables diferencias en el crecimiento de los juveniles respecto de lo observado en localidades más australes.

En este capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

- La tasa de crecimiento de los juveniles es mayor que la que experimenta la misma especie en el Canal Beagle, debido a un mayor incremento en cada muda y una menor duración de la intermuda.
- Los eventos de muda en juveniles son asincrónicos y los incrementos por muda son variables.

El objetivo general de este capítulo es describir el crecimiento de los juveniles en ambientes submareales costeros en el área central del Golfo San Jorge.

Los objetivos específicos son:

- Caracterizar el ciclo de muda de juveniles y estimar la frecuencia de muda a partir de datos obtenidos en el campo.
- Determinar el incremento por muda de juveniles en condiciones de laboratorio.
- Describir el crecimiento de juveniles de la especie en condiciones naturales, a través del análisis de las progresiones modales.
- Estimar un modelo de crecimiento para juveniles de centolla en el Golfo San Jorge.

Materiales y métodos

Ciclo de muda y crecimiento en juveniles

Muestreo

Desde mayo de 2014 hasta enero de 2018, juveniles de centolla fueron recolectados mensualmente o en periodos menos frecuentes, dependiendo del clima y las posibilidades logísticas, mediante buceo autónomo en playa La Tranquera a una profundidad entre 10 y 15 metros. Se determinó *in situ* el sexo de los ejemplares de acuerdo a la morfología del abdomen, se midió el tamaño como la longitud del caparazón (LC) utilizando un calibre digital ($\pm 0,01$ mm) (Figura 17) y se registró el estadio de muda según la dureza, coloración y presencia de epibiosis del caparazón (los estadios se detallan más adelante) en todos los ejemplares recolectados. A una submuestra aleatoria ($n = 20$) se le extrajo el tercer maxilipedio y se lo fijó en formol 5 % en agua de mar, para posteriormente, poder determinar en el laboratorio el estado de muda según los cambios observados en el flagelo del maxilipedio (Tapella 2002). Por otra parte, aquellos individuos que se encontraban en premuda, fueron trasladados vivos al laboratorio para realizar los ensayos de incremento por muda. Los individuos parasitados fueron excluidos en los análisis realizados.

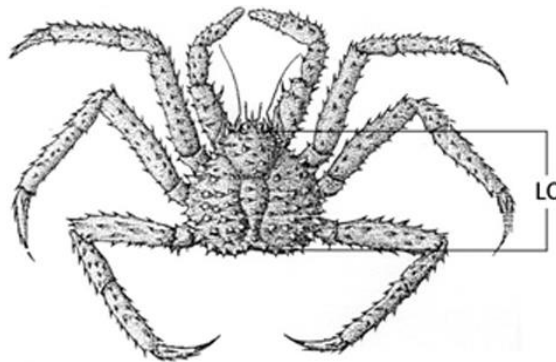


Figura 17. Medida corporal tomada en ejemplares juveniles de *Lithodes santolla*. LC: longitud del caparazón. Imagen: Julio Vinuesa.

Ciclo de muda

El ciclo de muda de los ejemplares fue analizado mensualmente mediante dos metodologías diferentes. La primera, según los estadios descritos por Vinuesa *et al.* (2013)

en función de la coloración y aspecto del caparazón, los cuales fueron readaptados en este trabajo (Figura 18):

- **Muda:** la exocutícula del caparazón y/o las patas está ya desprendida parcialmente de la nueva cutícula.
- **Posmuda:** caparazón rojo brillante no calcificado o parcialmente endurecido. Sin epibiontes.
- **Intermuda:** caparazón y pereiópodos calcificados. Color naranja rojizo opaco con presencia o ausencia de epibiontes.
- **Premuda:** caparazón rojizo opaco, en ocasiones parduzco o pardo-rojizo, generalmente con epibiontes visibles. El abdomen puede presentarse hinchado.

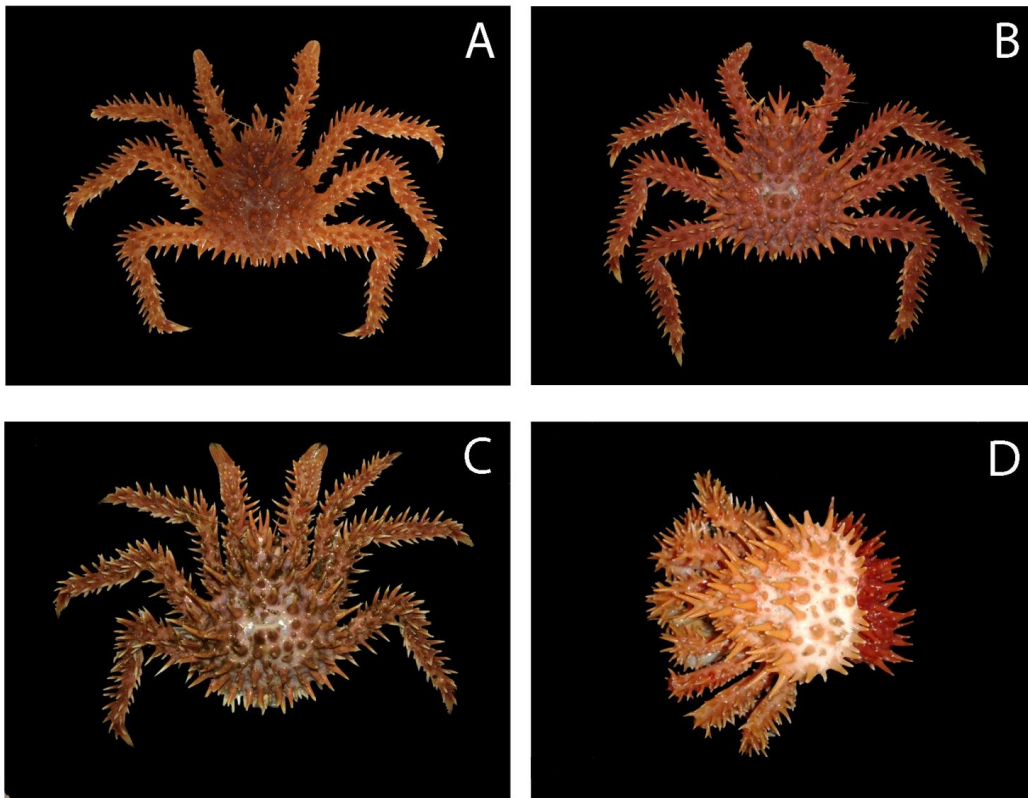


Figura 18. Fotografías que representan los estadios de muda según las categorías propuestas por Vinuesa *et al.* 2013 y readaptadas en este trabajo. A: Posmuda. B: Intermuda. C: Premuda. D: Muda.

La segunda metodología se basa en los cambios observados en el extremo distal del flagelo del exopodito del tercer maxilipedio, de acuerdo a las observaciones realizadas por

O'Halloran y O'Dor (1988). Para ello, a los maxilipedios fijados en formol 5 % en agua de mar se les extrajo el flagelo del exopodito y se los observó bajo microscopio, definiendo los estadios de muda según las categorías propuestas por Tapella (2002), readaptadas (Figura 19):

- **Posmuda:** epidermis cercana a la cutícula fina del nuevo exoesqueleto. Pocos cromatóforos visibles. Presentan una mancha oscura longitudinal.
- **Intermuda:** presentan retracción de la epidermis; la cutícula es de espesor normal, con varios cromatóforos visibles.
- **Premuda:** epidermis retraída en el extremo distal, se observan nuevas sedas en papilas o levemente extruídas.
- **Muda:** las nuevas sedas se encuentran completamente proyectadas fuera de las papilas y con bárbulas visibles.

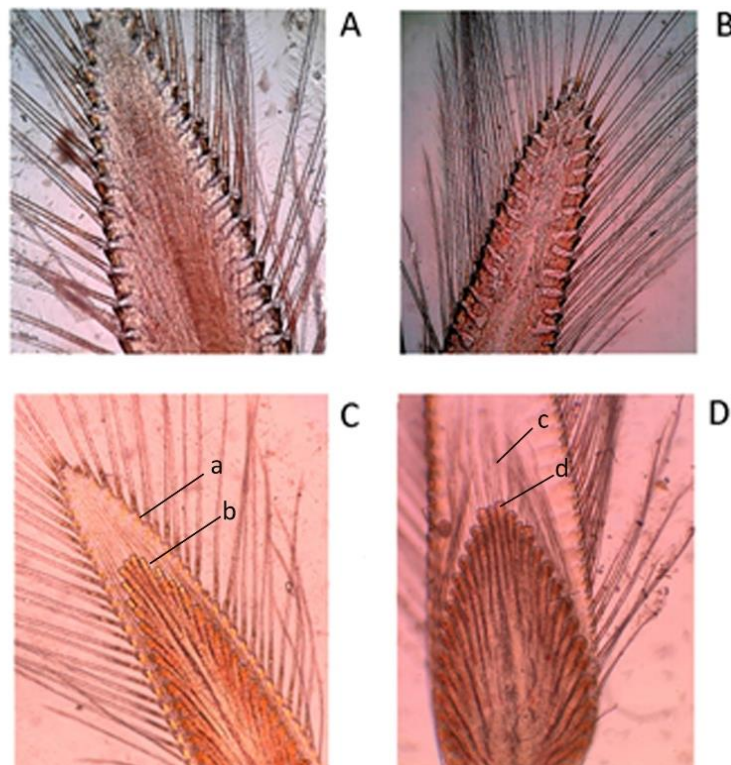


Figura 19. Estadios de muda según las categorías propuestas por Tapella (2002) readaptadas. A: Posmuda B: Intermuda. C: Premuda. D: Muda. Se indica la cutícula (a), epidermis (b), papilas (c) y sedas (e).

Para evaluar un posible patrón en el ciclo de muda según las edades se separaron los ejemplares en 1+ (LC entre 12,33 mm a 28,80 mm) y 2+ (LC entre 28,80 a 43,5 mm). Los individuos fueron categorizados en aquellos que presentaban actividad de muda (premuda, muda y posmuda) y aquellos que estaban en intermuda.

Incremento por muda

Con el fin de estimar el incremento de talla por muda, los individuos en premuda fueron mantenidos vivos en acuarios provistos de tabiques plásticos de red que mantuvieron aislados a los individuos y permitieron el movimiento del agua. La temperatura del agua varió entre (8,50 y 12 °C) y fue controlada y ajustada en función de los cambios anales, la salinidad se mantuvo constante a 34 y el fotoperiodo fue de 12/12 h luz/oscuridad. Los animales fueron alimentados tres veces por semana con trozos pequeños de calamar (*Illex argentinus*) e isópodos del género *Exosphaeroma* y el agua fue remplazada dos veces por semana. Se registró la longitud de caparazón previa a la muda (LC_{pre}) y posterior a la misma (LC_{pos}) luego de 7 días desde la muda para permitir el endurecimiento del caparazón y la estabilidad de la talla del individuo. Para ello, se utilizó un calibre digital para los animales más grandes y un microscopio estereoscópico provisto de un ocular graduado ($\pm 0,01$ mm) para los animales más pequeños. Con el fin de estimar la talla del primer cangrejo (C1) y los estadios subsiguientes, se utilizaron ejemplares obtenidos a partir de colectores artificiales según el procedimiento detallado en el capítulo II.

Las medidas registradas fueron empleadas para confeccionar el diagrama de Hiatt (Kurata 1962), a partir de la relación lineal entre la LC de premuda y LC posmuda, calcular el incremento bruto (IB) y el incremento relativo (IR) según las siguientes fórmulas:

$$LC_{pos} = a + bLC_{pre}$$

$$IB = LC_{pos} - LC_{pre}$$

$$IR = (LC_{pos} - LC_{pre}) / LC_{pre}$$

De acuerdo al valor de b (coeficiente de crecimiento), el tipo de crecimiento puede quedar definido como crecimiento geométrico progresivo ($b > 1$), regresivo ($b < 1$) y

aritmético ($b = 1$) (Hiatt 1948). El tipo de crecimiento fue contrastado mediante una prueba t ($b = 1$) con significancia de 0,05.

Con el fin de conocer posibles efectos del cautiverio en el crecimiento, se comparó el incremento por muda entre aquellos individuos que mudaron dentro de los primeros 15 días de cautiverio y aquellos que lo hicieron posteriormente a este periodo. Para ello, se realizó un ANCOVA con el LC_{pre} como covariable, el IB como variable respuesta y el tiempo en cautiverio como predictor categórico. El mismo análisis fue empleado para verificar la similitud entre el crecimiento de machos y hembras (Weber 1967, Dew 1990). En este caso, el LC_{pre} fue la covariable, el IB como variable respuesta y el sexo como predictor.

Distribución de frecuencias de tallas

A partir de los datos de las tallas obtenidas en cada mes de muestreo, se confeccionaron histogramas de frecuencias de tallas con el fin de identificar una o más clases anuales. Las centollas juveniles machos y hembras fueron agrupadas, ya que los incrementos por muda no mostraron variaciones entre los sexos. Para poder determinar los estadios modales con sus respectivos desvíos estándares se empleó el programa *Fisat II* FAO ICLARM *Stock Assessment Tools* (Gayanilo *et al.* 2004). Este programa utiliza el método de Bhattacharya, el cual se basa en gráficos que linearizan el conjunto de datos de las distribuciones normales de cada una de las distribuciones modeales. (Bhattacharya 1967). Para una estimación más exacta del crecimiento se combinaron datos de incremento por muda de cada individuo y las distribuciones de tallas de la población (Smith y Jamieson 1989, Lovrich y Vinuesa 1995). Este análisis integra los datos de incremento de tamaño por muda, los valores de las distribuciones modales y sus respectivos desvíos estándares. Para la estimación del crecimiento a través de esta metodología se debieron establecer las funciones que se detallan a continuación:

1. La función de crecimiento (I_i)

$$I_i = a + bLC_{pre}, \text{ donde } I \text{ es el incremento por muda.}$$

2. La función de la talla promedio para cada estadio modal (U_i)

$U_i = U_{i-1} + l_{i-1}$; donde U_i es la talla promedio de un determinado estadio modal, U_{i-1} es la talla media del estadio anterior y l_{i-1} es el incremento por muda del estadio anterior.

3. La función del incremento de los desvíos estándar a partir de los valores de LC medio de cada estadio modal y su respectivo desvío estándar. Se asumió que se incrementa de forma lineal.

$DE_i = c + dLC_{i-1}$; donde DE es el desvío estándar de cada estadio modal y LC_{i-1} es la longitud del caparazón del estadio anterior.

Para el análisis de las distribuciones de tallas y crecimiento de los juveniles de centolla luego de la metamorfosis se incluyeron: 1- los ejemplares recolectados mediante buceo autónomo 2- las tallas de individuos obtenidos en colectores artificiales situados en el ambiente submareal y 3- las tallas de ejemplares tempranos (C2 y C3) que mudaron en el laboratorio. Además, ante la ausencia de información local, se consideró que el C1 tardaría unos 33 días en mudar a C2 a 9 °C (Calcagno *et al.* 2005). Este dato fue tenido en cuenta para la confección de la tabla de estadios modales y la curva de crecimiento y, en concordancia con la información disponible sobre la embriogénesis, desarrollo larval y presencia de megalopas en los colectores, se consideró el primero de noviembre la fecha en que ocurre la metamorfosis (t_0).

A partir de los datos registrados, las distribuciones modales obtenidas por el método de Bhattacharya fueron comparadas con las distribuciones simuladas (esperadas) a partir de los datos de laboratorio utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov, con un nivel de significancia de 0,05.

Curva de crecimiento

Las LC promedio de los estadios modales en función del tiempo transcurrido desde el asentamiento fueron ajustadas a dos modelos de crecimiento: Gompertz estacional y Gompertz no estacional, siguiendo la metodología empleada por Loher *et al.* (2001) para *P. camtschaticus*. El L_∞ se ajustó a una talla de 140 mm de LC que corresponde a la talla

máxima de ejemplares observada en el Golfo San Jorge (Balzi 2005). Para estimar los parámetros de ambos modelos se utilizó el algoritmo de Levenberg-Marquardt con el objetivo de minimizar la suma de los cuadrados de las desviaciones (Levenberg 1944, Marquardt 1963). Se utilizó el programa Curve Expert Professional (V 2.6.3.).

$$\text{Ecuación de Gompertz estacionalizada: } Lt = Lmax \left\{ e^{-e^{-\left[K \cdot (t - tmin) + C \cdot \left(\frac{k}{2\pi} \right) \cdot \sin 2\pi t \cdot (t - ts) \right]}} \right\}$$

$$\text{Ecuación de Gompertz no estacionalizada: } Lt = Lmax \cdot e^{-e^{(c-kt)}}$$

Donde (para ambos modelos): Lt = longitud del caparazón en el tiempo t; Lmax = longitud máxima del caparazón; t = tiempo dado; tmin = tiempo en alcanzar la longitud del caparazón del C1 (2,01 mm); ts = tiempo de retraso entre el inicio del crecimiento y la primera oscilación estacional del crecimiento; las oscilaciones son sinusoidales con un período de un año; K = tasa intrínseca de crecimiento; C = parámetro que va de 0 a 1 que controla la fuerza de la oscilación del crecimiento estacional 0 = sin crecimiento estacional, 1 = fuerte estacionalidad con un periodo corto donde el crecimiento cesa.

Resultado

Ciclo de muda

El análisis de muda a partir de la dureza y la coloración del caparazón fue llevado a cabo en 1868 individuos con un rango de talla entre 2,81 a 53,24 mm de LC entre mayo de 2014 y enero de 2018. Por otra parte, la determinación de los estadios de muda a partir de los cambios en el extremo distal del flagelo del maxilipedio se analizó en 320 individuos con un rango de talla entre 9,32 a 38,35 mm de LC entre septiembre de 2015 y enero de 2018.

Los individuos presentaron actividad de muda durante todo el año. Consecuentemente, no se observó una sincronía en el ciclo de muda; los resultados obtenidos usando ambas metodologías coinciden en que hay picos de actividad de muda en diferentes meses y a su vez estos picos de actividad de muda varían en los diferentes años analizados. (Figura 20 y 21). Debido a que los resultados obtenidos por ambas

metodologías no evidenciaron un patrón claro en el ciclo de muda a lo largo de los meses, se procedió al análisis del ciclo, separando los animales por las edades estimadas a partir de las distribuciones modales. Esto se realizó teniendo en cuenta sólo el aspecto externo del caparazón, ya que el número de ejemplares analizados a través de la otra metodología es insuficiente si se separan los ejemplares por edades. El ciclo de muda en función de las diferentes edades 1+ y 2+ fue dividido en aquellos individuos que presentaban actividad de muda (posmuda, premuda y muda) y aquellos que estaban en intermuda. Para los individuos más pequeños (menores a 1+, hasta 12,33 mm de LC) no pudo analizarse la actividad de muda, ya que habría que elevar el número de individuos de la clase anual para este análisis.

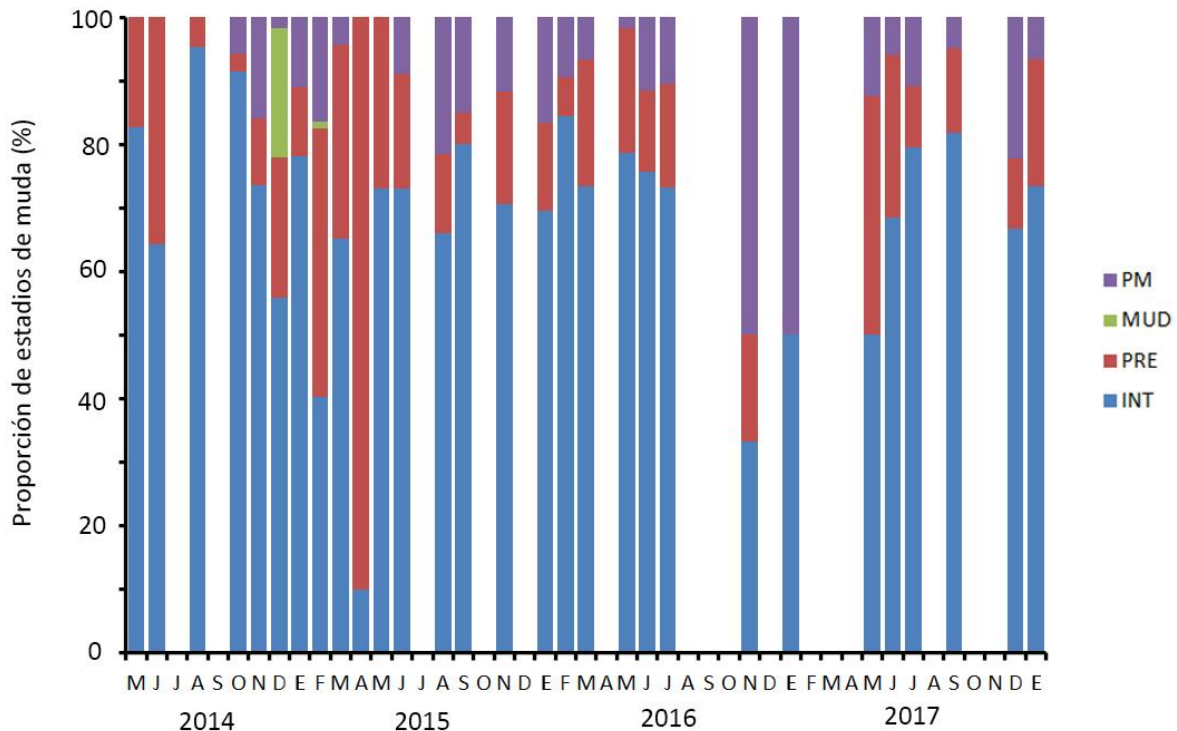


Figura 20. Actividad de muda registrados a partir de los cambios en la coloración, dureza y epibiosis del caparazón en individuos de *Lithodes santolla* entre 2,81 a 53,24 mm de LC. (MUD, muda; PRE, premuda; INT, intermuda; PM, posmuda). El n fue en M=46, J=42, A=21, O=35, N=144, D=59, E=82, F=97, M=23, A=10, M=26, J=111, A=338, S=20, N=17, E=36, F=32, M=45, M=56, J=86, J=86, N=12, E=16, M=32, J=168, J=83, S=121, D=9, E=15

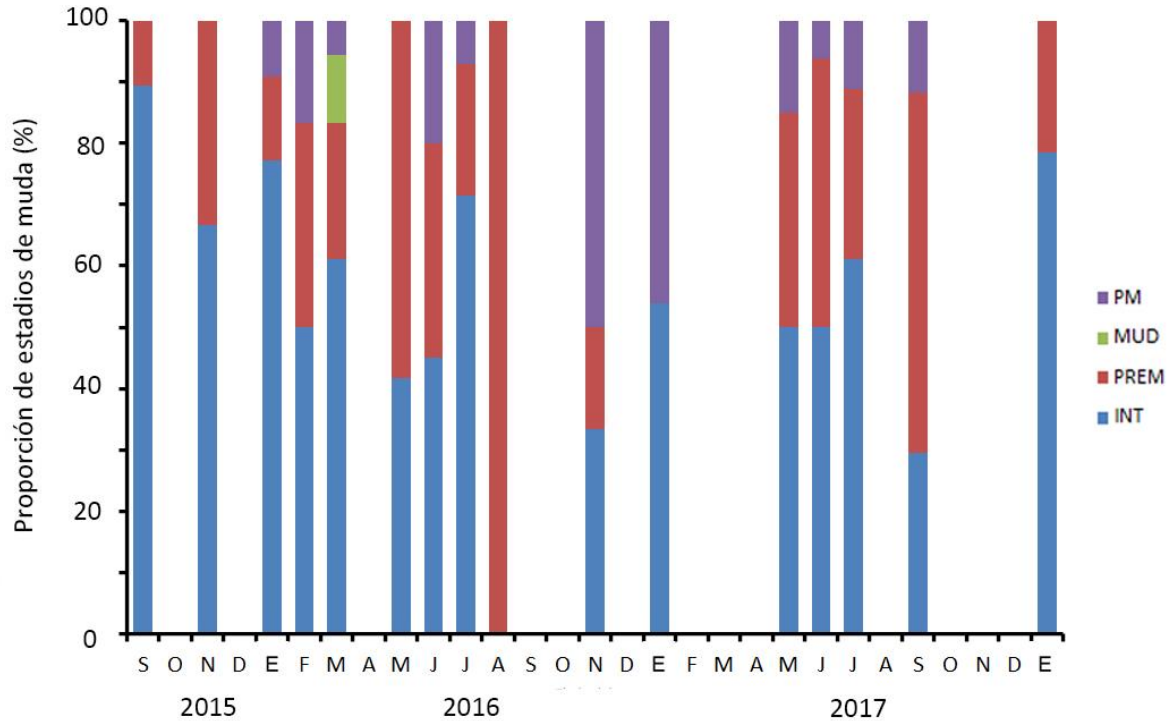


Figura 21. Actividad de muda a partir de los cambios observados en el extremo distal del flagelo del maxilipedio en individuos de *Lithodes santolla* entre 9,32 a 38,35 mm de LC. n = 20. (MUD, muda; PRE, premuda; INT, intermuda; PM, posmuda)

Los individuos más grandes, de edad 1+ (LC entre 12,33 mm a 28,80 mm) y 2+ (LC entre 28,80 a 43,5 mm) presentan actividad de muda durante todo el año, sin evidenciar un patrón claro de muda (Figura 22). Sin embargo, se observa un aumento de muda entre noviembre y enero en los ejemplares de 2+.

Agregaciones

Durante los muestreos realizados en el GSJ se observaron importantes agregaciones de juveniles particularmente en los meses de noviembre de 2014, agosto de 2015 y junio de 2017; se encontraron 144 (7,25 a 53,24 mm LC), 338 (18,46 a 46,82 mm LC) y 168 (17,09 a 34,77 mm de LC) respectivamente. Al analizar los estadios de muda de los ejemplares, en la primera de estas agregaciones el 26 % de los individuos presentaba actividad de muda (premuda, muda o posmuda), mientras que las subsiguientes tenían actividad de muda el 34 % y 46 % respectivamente. Además, una importante cantidad de exuvias fueron registradas durante los meses señalados.

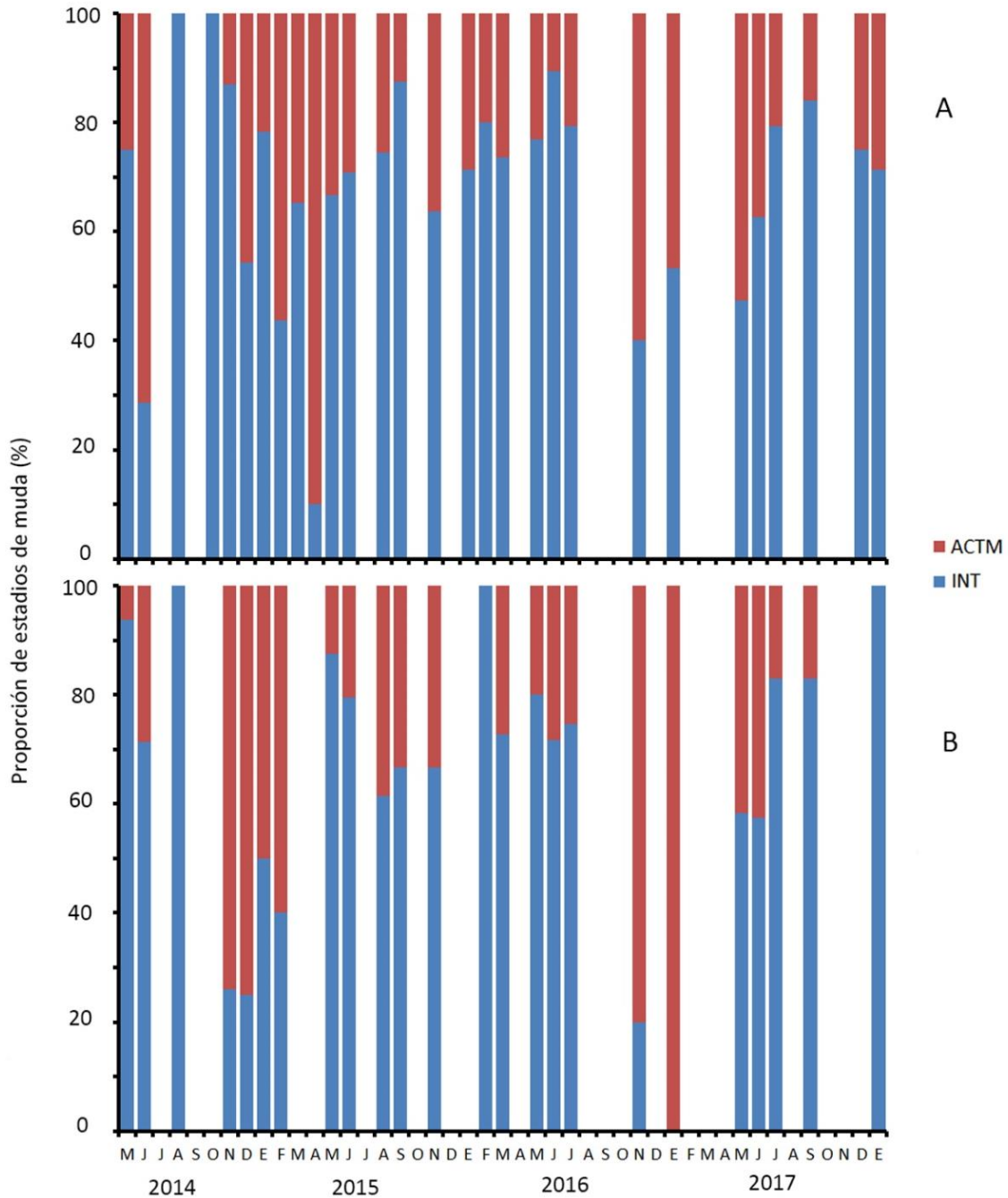


Figura 22. Actividad de muda de *Lithodes santolla* a partir de los cambios en la coloración y dureza del caparazón. A. Edad +1 (12,33-28,80 mm de LC). B. Edad +2 (28,80-43,40 mm de LC). ACTM, actividad de muda incluye premuda, muda y posmuda; INT, intermuda.

Incremento por muda

En el laboratorio se obtuvieron 208 ejemplares que mudaron, con tallas que variaron entre 1,92 y 42,31 mm de LC. El incremento bruto se vio afectado por el tiempo de

cautiverio hasta la muda, siendo mayor en los individuos que mudaron durante los primeros 15 días de cautiverio (Tabla 7) (Figura 23 A).

Tabla 7. Análisis de la covarianza y modelos de regresión entre la talla (LC_{premuda}) y el incremento bruto por muda (IB) según el tiempo de muda en cautiverio. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico, p: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $p < 0,05$. Rango de tallas antes de los 15 días 1,92 a 42,31 mm de LC y después de los 15 días 7,1 a 30,81 mm de LC.

	Función	N	R²	F	P
Antes de los 15 días	$IB = 0,0673 + 0,1931 LC_{\text{pre}}$	151	0,69	338,77	<0,01
Después de los 15 días	$IB = 0,2356 + 0,12 LC_{\text{pre}}$	57	0,54	65,53	<0,01
Pendiente $H_0: \beta_{<15} = \beta_{>15}$				0,14	0,70
Ordena $H_0: \alpha_{<15} = \alpha_{>15}$				59,20	<0,01

En consecuencia, en los análisis posteriores se incluyeron sólo los ejemplares que mudaron dentro de los primeros 15 días de cautiverio. El incremento bruto en los juveniles de centolla no presentó diferencias significativas entre machos y hembras (Tabla 8) (Figura 23 B).

Tabla 8. Análisis de la covarianza y modelos de regresión entre la talla de premuda (LC_{pre}) y el incremento bruto por muda (IB) según el sexo. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico, p: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $p < 0,05$.

	Función	N	R²	F	p
Machos	$IB = -0,0115 + 0,1966 LC_{\text{pre}}$	85	0,83	181,26	<0,01
Hembras	$IB = 0,1839 + 0,1839 LC_{\text{pre}}$	66	0,71	156,62	<0,01
Pendiente $H_0: \beta_m = \beta_h$				0,2	0,65
Ordena $H_0: \alpha_m = \alpha_h$				0,035	0,85

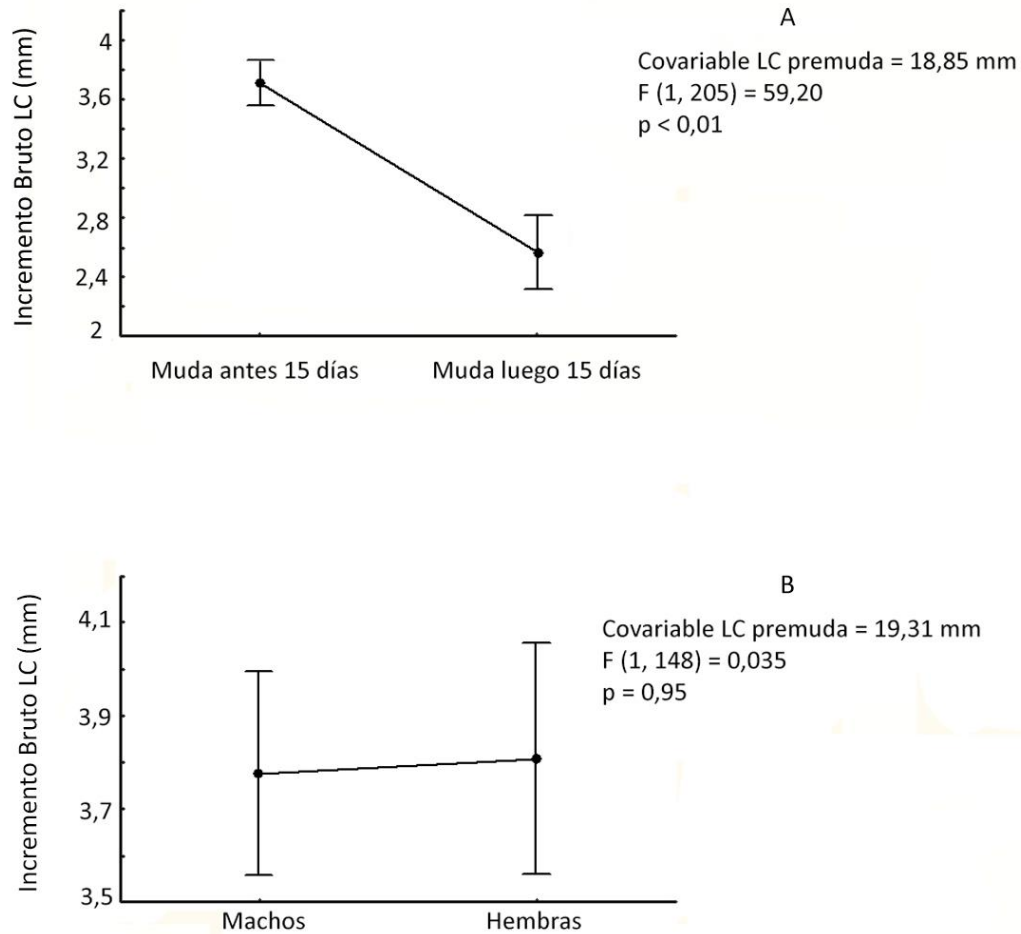


Figura 23. Análisis de la covarianza para el IB en A. ejemplares que mudaron antes de los 15 días y luego de los 15 días de cautiverio. B. entre machos y hembras.

Por ello, los análisis posteriores fueron realizados agrupando machos y hembras. El crecimiento en juveniles de centolla fue geométrico positivo ($b > 1$) (prueba t H_0 $b=1$; $t=19,05$; $p < 0,05$), intervalo de confianza (1,17 – 1,21) de acuerdo al criterio de Hiatt (Figura 24 A) (Tabla 9). El incremento bruto estuvo relacionado positivamente con el LC_{pre} y osciló entre 0,37 a 8,86 mm LC para ejemplares con un tamaño de 1,92 y 42,31 mm de LC respectivamente (Figura 24 B). El incremento relativo disminuye conforme aumenta la talla del LC, variando entre 7,13 y 48,29 %, observándose gran variabilidad entre individuos de tallas similares (Figura 24 C).

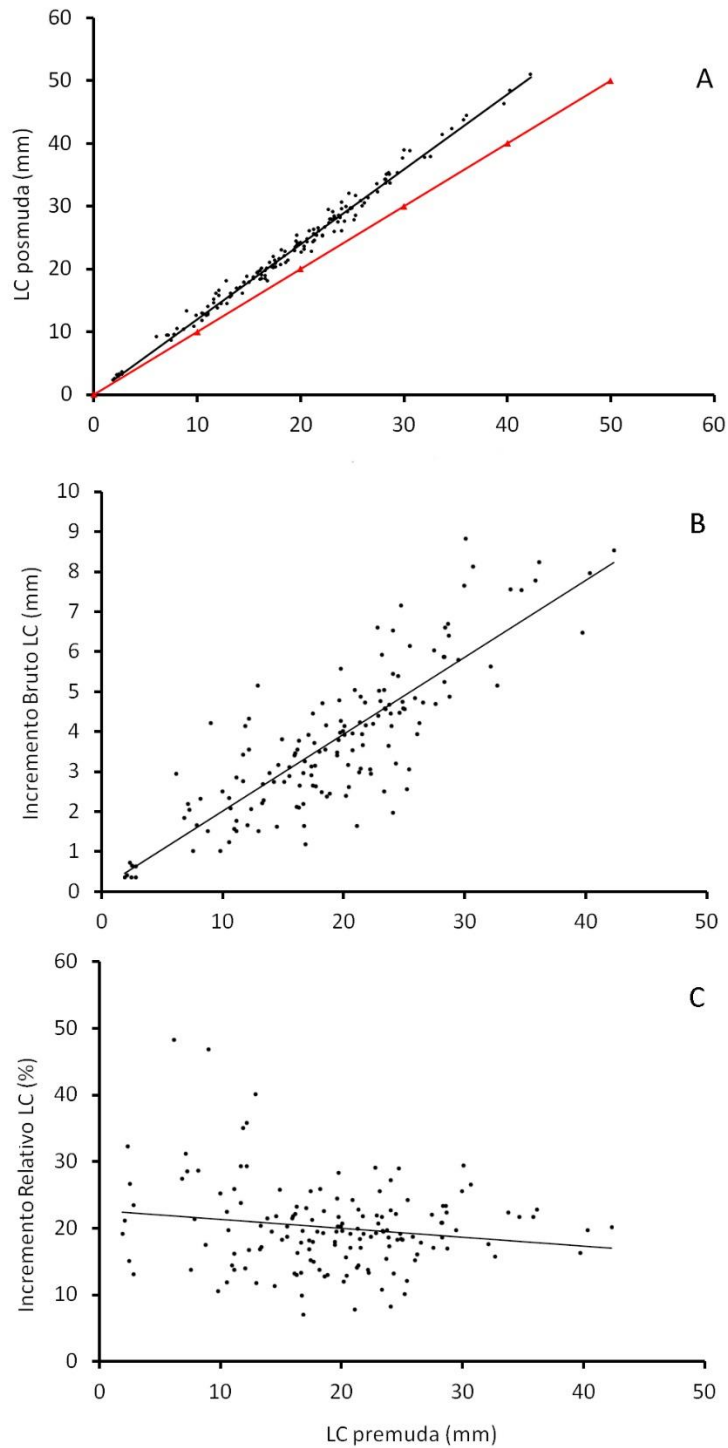


Figura 24. A. Diagrama de Hiatt para juveniles de *Lithodes santolla*. Recta de regresión entre la longitud del caparazón (LC) en premuda y la LC en posmuda. La línea roja indica ausencia de crecimiento LC posmuda = LC premuda. B. Regresión lineal entre la LC en premuda y el incremento bruto por muda (mm) en juveniles de *Lithodes santolla*. C. Regresión lineal entre la LC en premuda y el incremento relativo por muda (%) en juveniles de *Lithodes santolla*.

Tabla 9. Regresiones lineales entre la longitud del caparazón de posmuda (LC_{pos}), incremento bruto (IB) e incremento relativo (IR) vs LC de premuda (LC_{pre}) agrupando machos y hembras. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico, p: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $p < 0,05$

	Función	N	R²	F	P
LC_{pos} vs LC_{pre}	$LC_{pos} = 0,0828 + 1,1925 LC_{pre}$	152	0,98	13195,79	<0,01
IB vs LC_{pre}	$IB = 0,0828 + 0,1925 LC_{pre}$	152	0,69	343,89	<0,01
IR vs LC_{pre}	$IR = 22,678 - 0,1332 LC_{pre}$	152	0,02	4,21	0,04

Distribución de frecuencias de tallas

En la tabla 10 se detallan las funciones utilizadas para la simulación del crecimiento de juveniles de centolla. Se asumió que el incremento de los desvíos estándar a partir de los valores de LC medio de cada estadio modal incrementa de forma lineal (Figura 25).

Tabla 10. Ecuaciones empleadas para simular el crecimiento de juveniles de *Lithodes santolla*. (1): Función de crecimiento. (2): Función de la talla promedio de cada estadio modal. (3): Función que modela el incremento del desvío estándar, según la talla promedio de cada estadio modal.

Función	R²	N
(1) $l_i = 0,0828 + 0,1925 \cdot LC_i$	0,69	152
(2) $U_i = LC_{1-i} + 0,0828 + 0,1925 \cdot LC_i$		
(3) $DE_i = 1,179 + 0,0634 LC_{i-1}$	0,29	1997

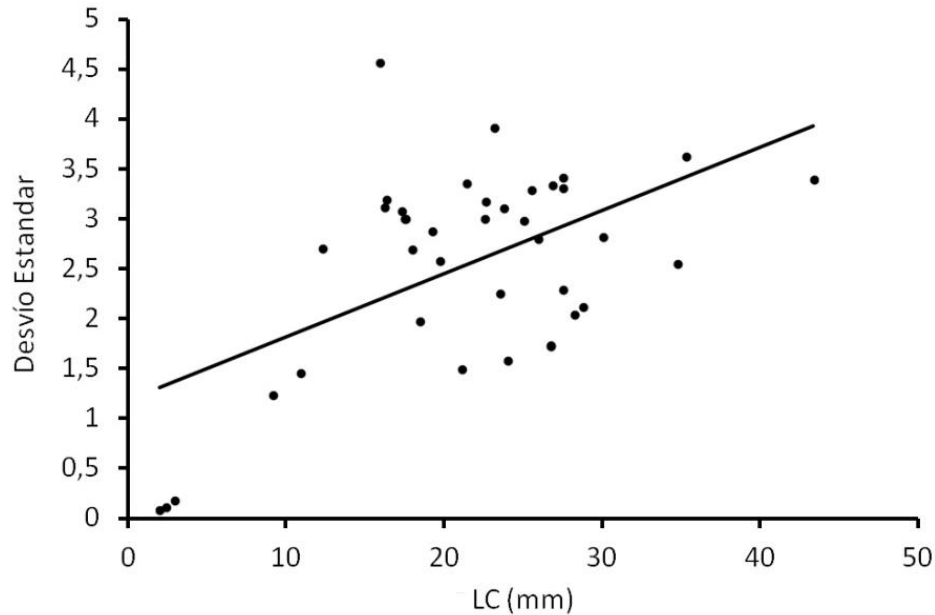


Figura 25. Regresión lineal de los desvíos estándares de los estadios modales en las distribuciones de frecuencias de tallas a partir de los datos de campo obtenidos.

El primer estadio juvenil (C1) de *Lithodes santolla* fue obtenido a partir de colectores artificiales. Los estadios subsiguientes; C2 y C3 fueron obtenidos en el laboratorio luego de la muda del C1 y C2 respectivamente. El C1 tuvo una talla media de 2,01 mm de LC (DE \pm 0,08). En las muestras de campo, el estadio más pequeño que pudo encontrarse correspondería al C7 con una talla de 6,8 mm de LC (Tabla 11).

El análisis de las tallas de juveniles recolectados entre mayo de 2014 y enero de 2018 proporcionó la identificación de 13 grupos modales. Al combinar los datos de incremento por muda obtenidos en cautiverio, la talla del C1 y las distribuciones de tallas obtenidas durante todo el periodo de estudio con sus respectivos desvíos estandar, se pudieron establecer un total de 17 grupos modales luego de la metamorfosis para ambos sexos, (Tabla 11). Los resultados sugieren que once grupos modales quedan comprendidas dentro del primer año de vida, cuatro dentro del segundo y dos dentro del tercero. A partir de los datos de campo, se pudieron reconocer 6 de los 10 grupos modales que comprenden el primer año de vida. (Tabla 11).

Noviembre de 2014, fue el mes en el que hubo mayor representación de estadios modales. Se pudieron determinar cuatro clases anuales: primer estadio juvenil (C1) con una

talla media de 2,01 mm LC (DE \pm 0,082), animales de 1 año con una talla media de 12,33 mm LC (\pm 2,7), de 2 años con una talla media de 28,80 mm LC (\pm 2,12) y de 3 años con una LC media de 43,40 mm (\pm 3,39) (Figura 26). Además, es interesante mencionar que durante este mes se observó una importante agregación de juveniles que cubrió un área aproximada de 700 m² con una densidad máxima aproximada de 19 ind/m² (estimaciones basadas en videos capturados durante los muestreos) y se registró la presencia de numerosas exuvias en el área. Esta concentración persistió al menos una semana en la misma área y estaba integrada por animales entre 7,25 y 53,24 mm LC, asociados al bosque de *Macrocystis pyrifera*.

Tabla 11. Estadios modales con sus respectivas medias, desvíos estándares y tiempo posmetamorfosis estimada de juveniles de centolla *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge. Se diferencian los estadios posasentamiento obtenidos a partir de datos de campo y los simulados a través de la metodología de Smith y Jamieson (1989). El tiempo (días) referido corresponde al periodo comprendido entre el 1 de noviembre y la fecha de aparición de un determinado grupo modal en las muestras de campo. * Dato tomado de Calcagno *et al.* 2005.

Estadio	Campo			Simulados	
	Días	LC	DE	LC	SD
1	0	2,01	0,08	2,01	0,08
2	33*	2,38	0,11	2,48	1,30
3	80	2,95	0,18	3,04	1,34
4	-	-	-	3,71	1,37
5	-	-	-	4,51	1,41
6	-	-	-	5,46	1,46
7	228	6,8	-	6,60	1,52
8	-	-	-	7,95	1,60
9	293	9,15	1,23	9,56	1,68
10	342	10,94	1,46	11,49	1,78
11	383	12,33	2,7	13,78	1,90
12	410	16,25	3,12	16,52	2,05
13	474	19,76	2,58	19,78	2,22
14	595	23,17	3,91	23,67	2,43
15	811	28,80	2,04	28,31	2,67
16	958	34,76	2,55	33,84	2,97
17	1052	43,40	3,39	40,43	3,32

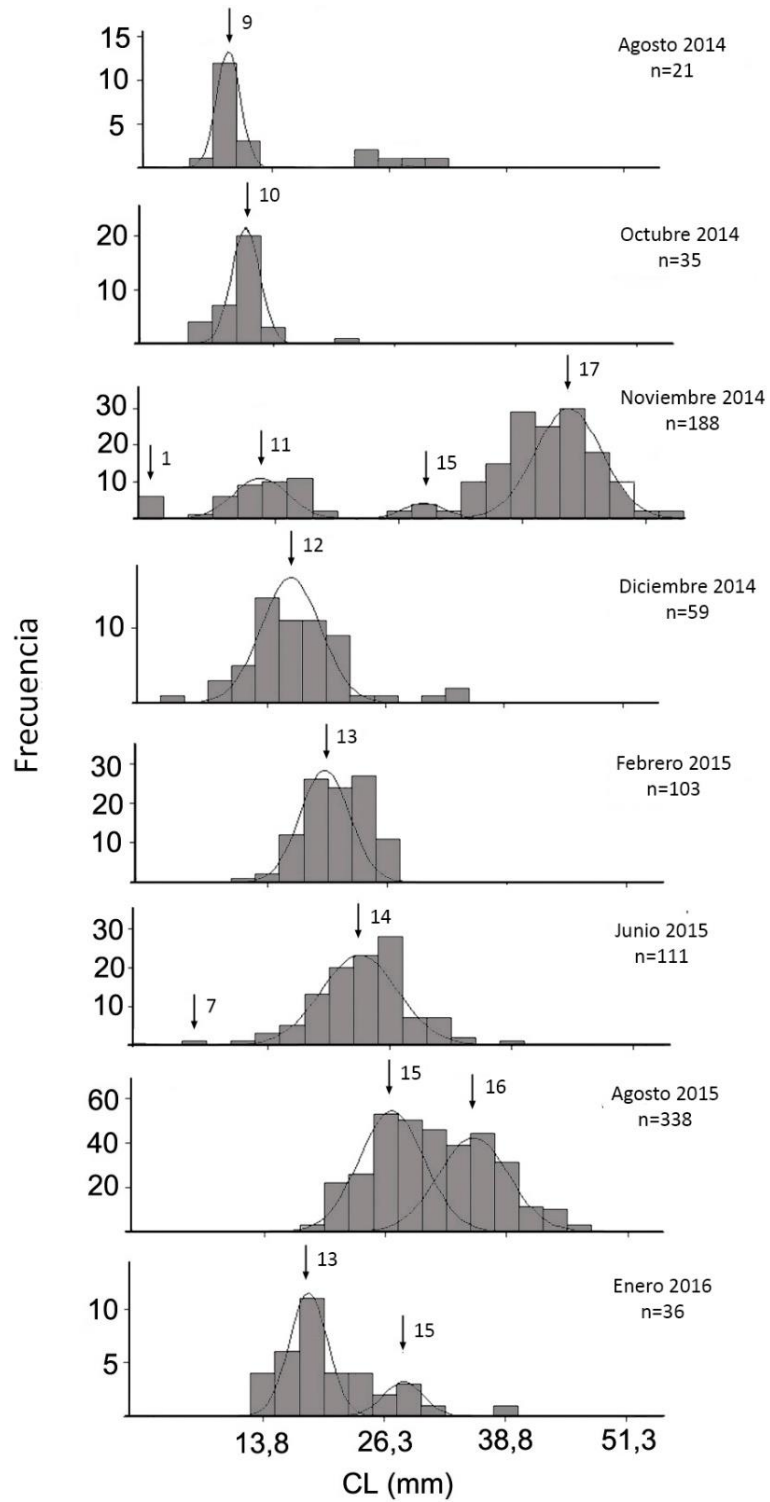


Figura 26. Distribuciones de frecuencias de tallas y estadios modales identificados en juveniles de *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge. Las flechas y los números representan los diferentes estadios modales.

Curva de crecimiento

Las distribuciones de frecuencias de tallas obtenidas durante todo el periodo de muestreo, en total 13, fueron utilizadas para ajustar los modelos de crecimiento. No se observaron diferencias entre los r^2 los modelos de Gompertz estacionalizado y no estacionalizado (Tabla 12). A partir de estos modelos se pudo estimar que a los juveniles les demandaría aproximadamente 4 años y medio en alcanzar la talla de madurez sexual morfológica, estimada en 70 mm LC (Balzi 2005) y, en el caso de los machos tardarían 7 años en reclutar a la pesquería con una talla de 110 mm LC (Figura 27).

Tabla 12. Comparación de los parámetros asociados a las curvas de crecimiento de Gompertz no estacionalizada y estacionalizada.

Parámetro del modelo	Modelos de crecimiento de Gompertz	
	no estacionalizada	Estacionalizada
C	1,23	0,43
K	0,36	0,37
r^2	0,95	0,95

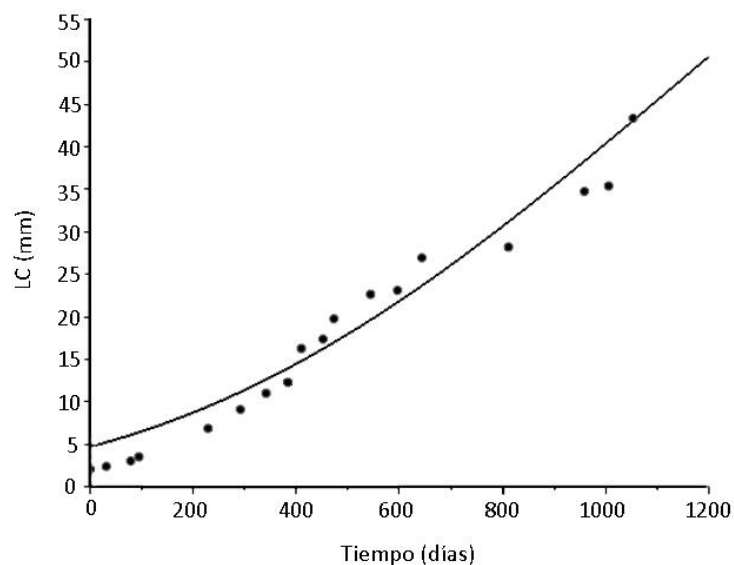


Figura 27. Curva de crecimiento de Gompertz no estacionalizada para juveniles de centolla *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge.

Discusión

Ciclo de Muda

La centolla, como otros anomuros, presenta un crecimiento indeterminado, con mudas a lo largo de toda la vida (Geaghan 1973). Tradicionalmente, los estadios de muda por los cuales atraviesan las diferentes especies han sido analizados empleando dos metodologías. La metodología más sencilla para su determinación es a partir de la dureza de regiones específicas del exoesqueleto que fuera descrita por primera vez por Drach (1939). En muchos crustáceos, los estadios de muda también pueden identificarse examinando la formación de nuevas setas en apéndices delgados, como en algunas piezas bucales (O'Halloran y O'Dor 1988). Los estudios sobre el ciclo de muda en juveniles de litódidos fueron analizados bajo condiciones de laboratorio (Weber 1967, Vinuesa *et al.* 1990), no habiendo antecedentes de esto a partir de datos recolectados en el campo. Weber (1967) estudió el crecimiento de ejemplares inmaduros de *Paralithodes camtschaticus* en el laboratorio y observó que al inicio de la premuda el color cambia de rojo apagado a un marrón oscuro, y los espacios entre las placas abdominales comienzan a ensancharse, características que también fueron observadas en ejemplares juveniles de *Lithodes santolla*.

Vinuesa *et al.* (1990) a partir del estudio del ciclo de muda en el laboratorio reportan que los juveniles de centolla del Canal Beagle, mudan durante todo el año. Sin embargo, los animales menores a 50 mm LC tienen un aumento de la actividad de muda durante los meses de julio y agosto. En el GSJ, la descripción del ciclo de muda en función del color y la dureza del caparazón y de los cambios en el extremo distal del flagelo en la centolla, determinaron una actividad de muda durante todo el año. Esto mismo fue observado en los ejemplares de edad 1+ con un LC entre 12,33 mm a 28,80 mm, y 2+ con 28,80 a 43,5 mm de LC. Si bien los primeros estadios juveniles (hasta el estadio 7) muestran un ciclo de muda sincrónico y con variabilidad en el momento de muda en los estadios más grandes (Calcagno *et al.* 2005, Sotelano 2012) la duración de la intermuda comienza a ser más variable a medida que los animales crecen en cautiverio (Calcagno *et al.* 2005). Este hecho que fue

observado para ejemplares tempranos de la especie (hasta 270 días) podría acentuarse en los años siguientes, determinando una gran variabilidad en la duración de la intermuda y por tanto en el tiempo de muda de ejemplares de una misma clase anual; lo cual contribuiría a explicar los resultados obtenidos en este capítulo. En juveniles de centolla del GSJ no se evidenció, un patrón temporal de muda claro debido a la presencia de actividad de muda durante todo el año. El prolongado periodo de eclosión de las larvas, y la presencia de dos fracciones de hembras reproductivas (capítulo I) podrían también contribuir a explicar la variabilidad en el ciclo de muda.

En los decápodos con crecimiento indeterminado, la frecuencia de muda disminuye a medida que trascurren los años, siendo por ende mayor la actividad de muda en la etapa juvenil donde no se destina energía a la reproducción (Hartnoll 1985). La información sobre el crecimiento de juveniles en litódidos se centra especialmente en las especies de interés comercial (Tabla 13 y 14). A partir del análisis de datos de campo, Weber (1967) concluyó que *P. camtschaticus* sufre un total de 20 mudas antes de alcanzar la talla de madurez sexual, mudando 11 veces el primer año, 8 el segundo y luego sólo una vez por año. Por otra parte, Powell (1967) determinó un total de 14-18 mudas antes de la madurez sexual, 7-8 veces el primer año, 4-5 el segundo, 2-3 el tercero y 1-2 el cuarto año. Particularmente, Vinuesa *et al.* (1990) reportaron que, en el Canal Beagle, la centolla mudaría 6-7 veces durante el primer año, 4-5 veces durante el segundo año y 2-3 veces durante el año subsiguiente. Este número de mudas de 12/15 podría estar subestimado, ya que estas estimaciones parten de un cangrejo (C1) de 3 mm de LC, sin considerar estadios previos. Calcagno *et al.* (2005) indican que los juveniles mantenidos a 9 ° C mudan 5 veces durante los primeros nueve meses luego de la eclosión larval. La ausencia de un patrón temporal claro de muda en los juveniles de centolla del GSJ, limita la posibilidad de inferir la frecuencia de muda a partir de los datos de campo. En consecuencia, la frecuencia se determinó mediante el análisis de las estimaciones de talla por edad (ver Tabla 11), donde durante el primer año de vida posasentamiento los animales pasarían por diez mudas hasta alcanzar la talla promedio de 12,33 mm de LC correspondiente a individuos de un año, cuatro mudas en alcanzar la talla de 28,80 mm de LC correspondiente a los individuos de

dos años y dos mudas más para alcanzar los 43,40 mm de LC, correspondiente a individuos de 3 años. Este aumento en los eventos de muda durante el primer año de vida de los juveniles de centolla en el GSJ, podría estar influenciado por diferencias en la temperatura respecto de ejemplares del Canal Beagle, sin embargo, podría también estar relacionado con diferencias en la interpretación de los datos en una y otra localidad.

Un comportamiento común en varias especies de crustáceos decápodos es la asociación de individuos de una misma especie, de tallas o edades similares en agregaciones denominadas *herds*, *schools* o *pods* (Carlisle 1957, Stevcic 1971, Dew 1990, Stone *et al.* 1992). Estas asociaciones, abarcan desde unos pocos individuos sobre una superficie a grandes densidades de individuos que pueden llegar a formar estructuras tridimensionales. Se cree que este comportamiento tiene como fin la protección durante el proceso de muda, localización de pareja, ayuda en la captura de alimento y brinda protección contra la depredación (Powell y Nickerson 1965, Stevens *et al.* 1994, Zhou y Shirley 1997, Gardner 1999). En el hemisferio norte se han observado juveniles de *P. camtschaticus* con tallas entre 25 y 49 mm de LC formando agregaciones tridimensionales donde el 30 % de los individuos estaban mudando o recientemente mudados (Powell y Nickerson 1965). En el Estrecho de Magallanes, Chile, Cárdenas *et al.* (2007) registraron las primeras observaciones de agregaciones de *L. santolla* con un rango de talla de 32 a 75 mm de LC asociadas al alga *M. pyrifera*. De acuerdo a los descrito por Stevens (2014c) el comportamiento gregario de *P. camtschaticus* se produciría luego de las fases críptica y vágil y contribuiría a disminuir el riesgo de depredación. Dew (1990) sugiere que la formación de *pods* podría ser un comportamiento que los juveniles adquieren cuando, producto de su tamaño, ya no hay hábitat que les puedan proveer refugio de los predadores durante el día. En el GSJ los muestreos se realizaron de día, por lo cual se desconoce lo que ocurre con las agregaciones tridimensionales o *pods* durante la noche. Las agregaciones observadas son los primeros registros de este comportamiento en juveniles de *L. santolla* en el GSJ a pesar de que se han realizado y se realizan regularmente muestreos mediante buceo en el área. Los resultados obtenidos en este trabajo de tesis sugieren una relación entre este

comportamiento y el ciclo de muda, dada la alta proporción de ejemplares en muda y la alta abundancia de exuvias observadas durante los muestreos.

Crecimiento

Los trabajos que analizan el crecimiento de litódidos resaltan que los juveniles de centolla presentan una gran variabilidad de tallas para ejemplares de la misma edad o clase anual (Weber 1967, Vinuesa *et al.* 1990, Paul y Paul 2001). Se ha observado en *L. santolla* presente en el Canal Beagle y otras especies de litódidos que el crecimiento en juveniles en cautiverio es geométrico progresivo (Weber 1967, Vinuesa *et al.* 1990, Paul y Paul 2001), dato coincidente con los obtenidos para la especie del GSJ. Por otra parte, no se evidenciaron diferencias en el incremento por muda en machos y hembras, ya que la tasa de crecimiento específico de cada sexo es similar hasta la gametogénesis en las hembras, que es cuando empiezan a invertir energía en la vitelogénesis (Vinuesa 1982b, 1984, 1985). El incremento relativo en *Paralomis granulosa* fue de 2 % a 23 % de LC (Lovrich y Vinuesa 1995) y 28 % (DE = 8 %) en ejemplares de *P. camtschaticus* (Paul y Paul 2001). En los juveniles de centollas del Canal Beagle el porcentaje varió entre 10 % y 30 % LC (Vinuesa *et al.* 1990); en este trabajo los porcentajes del IR reportados en los juveniles de centollas fueron superiores, el incremento relativo varió entre 7,13 y 48,29 % de LC. Además, como era de esperarse, el incremento relativo disminuyó conforme aumentó la talla de los individuos. Sin embargo, a pesar de esta relación entre el incremento relativo por muda y la talla, se observó una gran variabilidad en el incremento en individuos de tallas similares. La variabilidad observada en el incremento por muda de juveniles de un mismo grupo modal podría deberse a la variación genética y la disponibilidad de alimento, así como con el llamado efecto materno (Rehbein 2009, Sotelano 2012). Estas diferencias en los incrementos por muda podrían contribuir a explicar la variabilidad de tallas en ejemplares del mismo grupo modal y es consistente con distribuciones de frecuencias de tallas cada vez más dispersas. Además, tal como fue planteado para el ciclo de mudas, la variabilidad en la duración de la intermuda, el prolongado periodo de eclosión de las larvas, y la existencia de hembra primíparas y múltiparas pueden contribuir a la variabilidad de tallas observada.

La determinación de la edad de los juveniles de centolla *L. santolla* fue estimada a partir de la función del incremento de muda obtenida en el laboratorio y la talla del C1. A partir de la información disponible, se consideró al primero de noviembre como la fecha en que ocurre la metamorfosis. Son varios los estudios llevados a cabo que abordan el crecimiento de los primeros estadios juveniles en condiciones de laboratorio. Anger *et al.* (2004) al estudiar el crecimiento del primer año de vida en el laboratorio bajo diferentes temperaturas, llegaron a obtener a una temperatura de 9 °C al cangrejo 5 a los 158 días, al cangrejo 6 a los 218 y al cangrejo 7 a los 285 días, mientras que Calcagno *et al.* (2005) a la misma temperatura obtuvieron el estadio de cangrejo 5 con una LC de 5,40 mm luego de 190 días. Ambos autores incluyen para el cálculo de la edad el periodo en el que ocurre el desarrollo larval que, si bien varía con la temperatura, dura aproximadamente 45 días. Con el fin de comparar los datos de los autores anteriormente mencionados y los datos obtenidos en este trabajo, se le restó los días de desarrollo que transcurren desde la eclosión larval hasta la megalopa. Vinuesa *et al.* (1990) a partir de una simulación con datos de incrementos por muda y mes en que muda la megalopa a cangrejo 1 (noviembre) se estimó la edad de ejemplares capturados en julio (nueve meses posteriores a la metamorfosis) con un LC promedio de 8,9 mm; de diciembre (trece meses) con un LC entre 10,50 a 12,70 mm; y 24 meses con 57,50 mm. La talla estimada para ejemplares de un año en el Golfo San Jorge, fue de 12,33 mm LC (DE \pm 2,7 mm). Si bien son de esperar diferencias entre las tallas de los ejemplares juveniles de una determinada edad entre el Canal Beagle y Golfo San Jorge, los datos obtenidos para ambos sitios son similares. Esto se contrasta con la aparente mayor frecuencia de muda y los incrementos por muda superiores registrados en el GSJ. Sin embargo, estos resultados deberían ser interpretados con cautela dada la heterogeneidad de metodologías aplicadas y la mencionada variabilidad del crecimiento de los juveniles de centolla.

La distribución de frecuencias de tallas ha sido una metodología ampliamente empleada para estudiar el crecimiento en varias especies de crustáceos (Chang *et al.* 2012). Boschi y Petriella (1997) indican que esta metodología es más eficiente para distinguir el crecimiento en juveniles, ya que en los adultos el incremento por muda suele ser menor, lo

que conlleva a un solapamiento de los grupos modales. Son múltiples los trabajos referidos al crecimiento realizado en juveniles de litóidos en diferentes lugares, con resultados muy variables (Tabla 13 y 14). La mayoría de los estudios previos se realizaron mediante la recolección de individuos de su ambiente natural y el análisis de las distribuciones de las frecuencias de tallas; pocos estudios han monitoreado el crecimiento de los cangrejos individualmente, o aquellos en sus primeros años de vida, y los que sí lo hicieron utilizaron pequeñas cantidades de individuos (Stevens 2014c). En el presente trabajo, se analizaron, por un lado, el incremento por muda en condiciones de laboratorio y por el otro, las distribuciones de tallas a partir de muestras de campo. Luego, se combinaron estos datos con el fin de obtener un modelo de crecimiento más robusto para los juveniles de centolla en el Golfo San Jorge. Esta metodología fue empleada para el estudio de *Paralomis granulosa* (Lovrich y Vinuesa 1995) y en *L. santolla* (Sotelano *et al.* 2018) en el Canal Beagle, y este es el primer estudio realizado sobre el crecimiento de *L. santolla* en las costas del GSJ.

A partir del análisis de los datos de campo se pudieron reconocer 13 grupos modales para juveniles de *L. santolla*, no pudiéndose encontrar los estadios 4, 5, 6 y 8 probablemente por el hábito críptico que presentan los primeros estadios bentónicos, similar a lo observado también en el Canal Beagle (Lovrich y Vinuesa 1995). A partir de las distribuciones de tallas obtenidas de los datos de campo y el crecimiento analizado en el laboratorio se pudieron estimar 17 grupos modales, con tallas y edades muy similares. Además, se pudo estimar que el tiempo aproximado requerido para que un juvenil alcance 43,4 mm LC es de aproximadamente tres años luego de la metamorfosis (Tabla 11). Los grupos modales reconocidos en noviembre de 2014 mostraron claramente que los juveniles de centolla permanecen tres años en ambientes costeros, como lo sugieren Vinuesa *et al.* (2013). La abundancia de juveniles en aguas someras es mayor en el GSJ que en el Canal Beagle (J. Vinuesa, com. pers.), lo que sugiere que los juveniles permanecen más tiempo en áreas costeras de poca profundidad (hasta aproximadamente 15-20 m) que la centolla del Canal Beagle, sin ostentar un mayor crecimiento, pero acceden luego de tres años a fondos muebles con mayor cantidad de depredadores y sin refugios, con un tamaño que le

permitiría una elevada supervivencia, lo que podría ser una adaptación de esta población a estos ambientes. Diferencias de tamaño entre los cangrejos juveniles criados en el laboratorio y su ambiente natural han sido reportadas recientemente. Sin embargo, estas diferencias aparecen en el cangrejo 4 (Sotelano *et al.* 2018). En este capítulo, con la excepción del cangrejo 2 y 3, no se incluyeron datos de mudas sucesivas en el análisis de crecimiento. Además, no se consideraron las mudas que tuvieron lugar después de 15 días de cautiverio. Por lo tanto, la integración de los datos de laboratorio y de campo sería apropiada.

Los modelos de Gompertz estacionalizado y no estacionalizado presentaron coeficientes de determinación muy similares, por lo que es difícil usar esta herramienta para determinar la estacionalidad del crecimiento. La ausencia de estacionalidad en juveniles es consistente con el ciclo de muda observado. La estacionalidad podría aparecer al comienzo de la gametogénesis, que ocurre aproximadamente a partir de los 40 mm LC (Vinuesa *et al.* 1990, Vinuesa 1991). Sin embargo, en juveniles de *P. camtschaticus*, Loher *et al.* (2001) han descrito el crecimiento en tres localidades de Alaska, observando un crecimiento estacional bien evidente en la Bahía de Bristol y una estacionalidad menor para las localidades de Kodiak y Unalaska. Coincidente con lo anteriormente expuesto, para la misma especie, en el Mar de Barents también se observó un crecimiento del tipo estacional (Dvoretzky y Dvoretzky 2014). A través del análisis de datos de campo y laboratorio, Paschke *et al.* (2006) desarrollaron un modelo de crecimiento y predijeron que a la centolla en Chiloe le demanda de 3 a 4 años alcanzar la talla comercial (100 mm LC) a una temperatura aproximada de 12 °C. A partir del modelo obtenido para el GSJ y considerando la talla de madurez sexual morfométrica promedio de 70 mm de LC (Balzi 2005) a los ejemplares del Golfo San Jorge les demandaría 4 años y medio en alcanzar la talla madurez sexual. Esto implicaría que participarían de la reproducción recién al quinto año de vida y en el caso de los machos, tardarían 7 años en reclutar a la pesquería con una talla de 110 mm LC. Estos datos podrían estar subestimados ya que se utilizaron ejemplares con un tamaño de hasta 45 mm de LC, futuros estudios deberán analizar el incremento por muda en ejemplares > 45 mm para un ajuste mejor del modelo de crecimiento. El prolongado tiempo que le

demanda a la especie alcanzar la madurez sexual y reclutar a la pesquería resalta la importancia de realizar una cuidadosa gestión de este recurso.

Conclusión

El ciclo de muda y el crecimiento de los crustáceos están regulados por múltiples factores ambientales, siendo la temperatura el factor que más incide sobre estos procesos (Hartnoll 2001). Dentro del rango de tolerancia de cada especie, un aumento en la temperatura puede acelerar el crecimiento, ya sea por una reducción en el periodo de intermuda y/o por un mayor incremento en la muda (Hartnoll 2001, Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2005), pudiendo esto traducirse en diferencias latitudinales en el crecimiento de individuos de una misma especie. La relación edad-tamaño de los juveniles de otras localidades es escasa o fragmentaria, por lo que comparaciones del crecimiento entre ejemplares del Golfo San Jorge y las localidades más australes deben ser analizadas con cautela. Los IR registrados en este trabajo son mayores que los informados por Vinuesa *et al.* (1990) para individuos del Canal Beagle, lo que sugiere que los juveniles del Golfo San Jorge podrían crecer más rápido que los del Canal Beagle.

Las distribuciones de frecuencia de tallas de los juveniles, revela un amplio rango de tallas dentro de la misma clase anual, esta dispersión de los organismos aumenta a medida que los organismos crecen y podría ser el resultado de la presencia de actividad de muda durante todo el año y del amplio rango de incrementos por muda para ejemplares de tallas similares. Además, la existencia de diferentes periodos de puesta entre hembras primíparas y mutíparas y el prolongado periodo de eclosión de las larvas podría contribuir a la variabilidad de tallas dentro de una misma clase anual.

Tabla 13. Tamaño (en LC) de juveniles de *Lithodes santolla* y *Paralithodes camtschaticus* en función de las edades.

Edad	<i>Lithodes santolla</i>		<i>Paralithodes camtschaticus</i>	
	Tamaño (mm LC)			
0		2,01		
1	11,6	12,33	11	14,5
2	35	28,23	35	36,6
3	57,5	43,5	60	61,2
4			80	84,6
Rango térmico (C°)	4,7 – 9	8,3 – 15,54	4,1 – 9,8	4,1 – 9,8
	Vinuesa <i>et al.</i> 1990	Este trabajo	Weber 1967	Powell 1967

Tabla 14. Tamaño (en Longitud de caparazón, LC) de juveniles de *Lithodes santolla* y *Paralithodes camtschaticus* en función de los diferentes estadios.

Estadios	<i>P. camtschaticus</i>			<i>Lithodes santolla</i>		
	Powell 1967	Donaldson <i>et al.</i> 1992	Mclaughlin <i>et al.</i> 2001	Calcagno <i>et al.</i> 2005	Vinuesa <i>et al.</i> 1990	Este trabajo
		LC (mm)			LC (mm)	
1	2,50	2,20	2,27-2,48	2,40		2,01
2	3,10	2,80	2,96-3,32	3		2,38
3	3,80	3,80	3,32-3,37	3,50	3	2,95
4	4,80	4,80		4,20	3,82	3,47
5	5,90	5,60		5,40	4,85	
6	7,30	6,70			6,14	
7	9,10	8			7,75	6,80
8	11,30	9,50			9,71	
9	14	11,20			12,11	9,15
10					14,98	10,94
11					18,38	12,33
12					22,33	16,25
13					26,84	19,76
14					31,9	23,17
15					37,44	28,23
16					43,41	34,76
17						43,40
Rango térmico °C	Campo	Campo	Laboratorio	Laboratorio	Simulados	Campo
	4,1 – 9,8	4,1 – 9,8	6	9	4,7 – 9	8,3 – 15,54

Capítulo IV. Relaciones Interespecíficas I: Prevalencia de *Eremitione tuberculata* y efectos sobre el crecimiento en juveniles de *Lithodes santolla*

Introducción

Los crustáceos decápodos pueden ser hospedadores de diferentes tipos de parásitos entre los que se encuentran microparásitos: virus, bacterias, protozoos y hongos; y macroparásitos: nemátodos, trematodes, cestodes, acantocéfalos, nemertinos, gasterópodos y otros crustáceos. Dentro de los crustáceos que parasitan otros crustáceos sobresalen dos grupos: los isópodos epicarídeos y los cirripedios rizocéfalos (Reinhard 1958). El suborden Epicaridea es un grupo muy diverso de parásitos que representa cerca del 8 % de los isópodos descritos, siendo la familia Bopyridae la que posee mayor diversidad dentro de este grupo. Esta familia incluye un total de 605 especies descritas, la mayoría ectoparásitos, tanto abdominales como branquiales, de crustáceos decápodos. La familia Bopyridae está conformada por nueve subfamilias, cada una de ellas restringida a hospedadores que pertenecen a un solo infraorden de decápodos. Los representantes de las subfamilias Argeiinae, Bopyrinae, Ioninae, Orbioninae y Pseudioninae son ectoparásitos que se encuentran comúnmente en la cámara branquial de su hospedador. Por otra parte, las subfamilias Athelginae, Hemiarthrinae (mayoría de especies), y Phyllodurinae son ectoparásitos abdominales, mientras que la subfamilia Entophilinae son endoparásitos comúnmente de la cavidad visceral (Markham 1986, Williams y Boyko 2012). En particular, los representantes de la subfamilia Pseudioninae parasitan principalmente anomuros, braquiuros y camarones carideos (Williams y Boyko 2012).

El ciclo de vida de los bopíridos es complejo: un copépodo calanoideo actúa como el hospedador intermedio y un decápodo como el hospedador definitivo (Anderson y Dale 1981). El ciclo se inicia cuando el macho fecunda los huevos presentes en el interior del marsupio de una hembra madura. Allí, se desarrolla una larva denominada *epicaridium* que saldrá del hospedador definitivo y permanecerá en la columna de agua hasta encontrar a

un copépodo (hospedador intermedio), al cual parasitará para poder metamorfosearse a una larva denominada *microniscus*, que luego se separará del copépodo y metamorfoseará a una larva *criptoniscus* pelágica que finalmente parasitará al hospedador definitivo. La primera larva que se fije a la branquia del hospedador se desarrollará como hembra y tendrá un tamaño mucho mayor que el macho, quien comúnmente permanecerá adherido en la región ventral de la hembra (Beck 1980).

En el hemisferio sur se registraron un total de seis especies de isópodos de la subfamilia Pseudioninae, las cuales parasitan a diferentes tipos de crustáceos decápodos. Cuatro de ellas fueron reportadas exclusivamente en Chile; *Robinione brattstroemi* (Stuardo, Vega y Cespedes, 1986) que parasita al camarón *Neotrypaea uncinata* (H. Milne Edwards, 1837) (Stuardo *et al.* 1986), *Pseudione chiloensis* Román-Contreras y Wehrtmann, 1997 parásito del camarón *Nauticaris magellanica* (A. Milne-Edwards, 1891) (Román-Contreras y Wehrtmann 1977), *Bathione humboldtensis* (Pardo, Guisado y Acuña, 1998) que parasita las langostillas *Cervimunida johni* Porter, 1903 y *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards, 1837) (Pardo *et al.* 1998) y *Pseudione paucisecta* (Richardson, 1904) parásito de *Munida curvipes* Benedict, 1902 (Richardson 1904). La especie *Pseudione galacanthae* Hansen, 1897 parasita a la langostilla *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Rayner 1935) y *Pseudione tuberculata* (Richardson, 1904) fue hallada en litódidos (Roccatagliata y Lovrich 1999, Miranda-Vargas y Roccatagliata 2004). Estas dos últimas especies de parásitos fueron reportados tanto para las costas argentinas como chilenas (Roccatagliata y Lovrich 1999, Miranda-Vargas y Roccatagliata 2004, Vinuesa y Balzi 2010, Varisco y Vinuesa 2011, Cañete *et al.* 2008 y 2017).

La especie *Eremitione tuberculata* fue reportada como *P. tuberculata* en primera instancia para *Neolithodes diomedea* (Benedict, 1985) en aguas profundas de Chile (Richardson 1904). Recientemente Williams *et al.* (2019) cambiaron el género de esta especie por *Eremitione*. Vinuesa (1989) describió la presencia de un isópodo bopírido infestando juveniles de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* en aguas del Canal Beagle. Posteriormente, este isópodo fue identificado como *P. tuberculata* (Roccatagliata y Lovrich 1999 y Miranda-Vargas y Roccatagliata 2004). Esta interacción también ha sido reportada

para el Estrecho de Magallanes (Cañete *et al.* 2008), los canales del sur de Chile (Cañete *et al.* 2017) y el Golfo San Jorge (GSJ) (Vinuesa y Balzi 2010). En el Canal Beagle también se reportó la presencia del cirripedio parásito *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930 en individuos de *L. santolla* (Vinuesa 1989). Sin embargo, esta especie de parásito no ha sido reportada en el GSJ.

La relación parásito-hospedador es definida como el balance entre la limitación del parásito por el hospedador y la habilidad de este para modular, evadir o restringir la respuesta del hospedador (ver Wikel *et al.* 1994 para una revisión). Esta vinculación se basa en una serie de interacciones complejas entre el parásito, el hospedador y el ambiente donde esta relación tiene lugar. La interacción entre diferentes especies de isópodos bopíridos y crustáceos ha sido ampliamente estudiada. Se ha determinado que la presencia del parásito provoca una disminución en los recursos disponibles por el hospedador, pudiendo afectar el crecimiento, comportamiento, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y la inversión reproductiva de los ejemplares parasitados (Reinhard 1956, Van Wyk 1982, Astete-Espinoza y Cáceres 2000, Gonzáles y Acuña 2004, Smith *et al.* 2008, Varisco y Vinuesa 2011, Cañete *et al.* 2017, Johnson *et al.* 2019). Los efectos sobre la reproducción son los más estudiados y muestran afectaciones variables. En algunas especies se ha observado una reducción del tamaño gonadal hasta la pérdida total de la capacidad de producir huevos (Délye 1955, Petrić *et al.* 2010) y una reducción de los caracteres sexuales secundarios en quelípedos y pleópodos (Zariquiey-Álvarez 1958, Bourdon 1968, Mori *et al.* 1999). En contraste, los efectos sobre el crecimiento han recibido menos atención que los efectos reproductivos. Se ha observado una disminución significativa en el incremento por muda como así también en la masa corporal de aquellos individuos parasitados respecto a los individuos no parasitados (Van Wyk 1982). Además, la infestación por el parásito afecta la fisiología del hospedador, que se evidencia por un importante descenso en las concentraciones de sustancias de reserva (Astete-Espinoza y Cáceres 2000), lo cual conlleva a una disminución en la masa corporal (Gonzáles y Acuña 2004, Cañete *et al.* 2008, Cañete *et al.* 2017).

A nivel poblacional, la infestación por crustáceos parásitos puede tener un rol importante en la regulación de la población de los hospedadores, tanto en invertebrados como vertebrados (Johnson *et al.* 2019). En las especies que constituyen recursos pesqueros, el parasitismo podría además afectar la dinámica poblacional limitando la productividad de la pesquería, tal como fue reportado en algunas especies de crustáceos decápodos (Kuris y Lafferty 1992, Shields 2012). Particularmente para *L. santolla*, las prevalencias informadas en la costa argentina son bajas (Roccatagliata y Lovrich 2002, Vinuesa y Balzi 2010), en la costa sur de Chile la prevalencia es mayor en esta especie. Dada la baja prevalencia observada, en general se asume que *E. tuberculata* tiene un efecto menor en la regulación de la población de centolla. Sin embargo, elucidar el efecto que el parásito tiene en la dinámica poblacional requiere conocer la variación temporal de la prevalencia, la mortalidad y los efectos sobre funciones como la reproducción y el crecimiento. Estos aspectos han sido escasamente evaluados en las poblaciones de centolla.

En este capítulo se plantean la siguiente hipótesis:

- La presencia de parásito afecta negativamente el crecimiento en los juveniles de centolla.

Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente, se plantea como objetivo general de este capítulo analizar la prevalencia del bopírido *Eremitione tuberculata* y el efecto sobre el crecimiento en juveniles de centolla *Lithodes santolla* en el Golfo San Jorge.

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- Evaluar variaciones temporales en la prevalencia de *E. tuberculata* en juveniles de centolla.
- Determinar el rango de talla de infestación y la edad de mayor prevalencia.
- Determinar el efecto del parásito sobre la masa corporal del hospedador.
- Analizar el efecto del parásito sobre el incremento por muda de juveniles de centolla.

Materiales y Métodos

Muestreo

Mensualmente, juveniles de centolla fueron recolectados según el procedimiento ya descrito en el capítulo 3. En este capítulo se incluyen ejemplares muestrados entre mayo del 2014 y julio de 2018. En la playa, se registró la talla como longitud del caparazón (LC) de todos los individuos recolectados usando un calibre digital (± 0.01 mm). Aquellos que presentaban una distensión en la región de la cámara branquial fueron transportados vivos al laboratorio para su posterior análisis. En los ejemplares mayores a 15 mm de LC la distensión en la cámara branquial fué la evidencia de la presencia del parásito. Sin embargo, si existiesen ejemplares parasitados que no presentaban esta distensión en el caparazón la prevalencia podría estar subestimada, para testear esto, ejemplares con tallas menores a 15 mm de LC también fueron transportados al laboratorio para la revisión de las cámaras branquiales.

Procedimiento de laboratorio

En el caso de ejemplares pequeños menores de 15 mm de LC, los ejemplares fueron medidos y revisadas ambas cámaras branquiales; para ello se utilizó un microscopio estereoscópico para determinar la presencia de *E. tuberculata*. Aquellos que se encontraban en premuda, fueron mantenidos vivos en acuarios, en condiciones controladas de temperatura, salinidad y fotoperiodo ajustados a las condiciones ambientales, con el fin de evaluar el incremento por muda según el procedimiento descrito en el capítulo 3.

Los ejemplares en intermuda fueron diseccionados, se retiró la hembra de parásito y, en caso de hallarse, también el macho. Empleando un microscopio estereoscópico se midió la talla de cada parásito hallado como la longitud total (LT) desde el margen anterior del cefalon hasta el margen posterior de los urópodos en las hembras y hasta el margen posterior del pleotelson en los machos. El estadio de madurez de las hembras fue determinado teniendo en cuenta la descripción realizada por Roccatagliata y Torres-Jorda (2002), considerando los siguientes estadios:

- Hembras inmaduras (HI) sin oostegitos o en desarrollo, pero sin formar un marsupio cerrado.
- Hembra madura joven (HMJ) oostegitos completamente cerrados formando el marsupio con aspecto aplanado o parcialmente expandido.
- Hembras maduras (HMA) el marsupio está totalmente expandido de tipo globular.

La prevalencia (P) del parásito fue calculada como:

$$P = (N_i/N_t) \cdot 100,$$

Donde N_i es el número de centollas parasitadas y N_t es el número total de individuos recolectados en la muestra. Posterior a esto, las centollas parasitadas y no parasitadas fueron secadas en estufa y pesadas en una balanza de precisión, con un error de $\pm 0,0001$ gr, para comparar la masa corporal de ambas condiciones. En cada caso se utilizaron de ejemplares en intermuda provenientes de diferentes meses del año.

Análisis estadístico

Fueron confeccionadas tablas de contingencia para comparar la prevalencia de *E. tuberculata* en función del sexo, la estación del año y la edad de los ejemplares. Las edades fueron definidas como: 1 año, hasta 12,33 mm de LC (0+); 2 años, hasta 28,80 mm de LC (1+) y 3 años hasta 43,40 mm de LC (2+). Para comparar la prevalencia entre sexos, se realizó una prueba de independencia y se testeó la significancia estadística realizando una prueba de χ^2 con corrección de Yates (Zar 1999). Para comparar la prevalencia entre estaciones, y también entre edades, se realizó una prueba exacta de Fisher-Freeman-Halton en SPSS 17.0. Esta prueba consiste en una generalización de los procedimientos de Fisher y calcula un valor de probabilidad entre dos variables en tablas mayores a 2×2 , en los casos en que hay frecuencias esperadas menores a 5 (Agresti 1992).

Para evaluar el efecto del parásito sobre la condición corporal, se comparó la masa corporal (MC) de las centollas parasitadas y no parasitadas. Esta comparación se realizó mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA), empleando la LC como covariable y la

presencia o ausencia del parásito como factor. Las variables fueron transformadas a logaritmo, la homogeneidad de pendientes fue testada, como así también la normalidad y homogeneidad de varianzas, usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Cochran, respectivamente (Zar 1999). Para analizar el efecto sobre el crecimiento se analizó el incremento bruto (IB) y el incremento relativo (IR) en función de la LC mediante una prueba t para varianzas heterogéneas. Además, se exploró la relación lineal entre el IB y la LC. Las variables fueron transformadas a logaritmo para cumplir el supuesto de normalidad.

La relación entre el tamaño del hospedador y el tamaño del parásito fue analizada en machos y hembras del parásito por separado, usando un análisis de regresión simple.

Resultados

Infestación y prevalencia de *E. tuberculata*

Se recolectaron un total de 2388 juveniles de *L. santolla* en aguas costeras del GSJ, desde mayo del 2014 a julio de 2018, 48 estuvieron parasitadas por *E. tuberculata*. El rango de talla de las centollas analizadas varió entre 1,72 mm y 53,24 mm de LC. Aquellas que estuvieron previamente parasitadas mostraban una marcada deformación lateral en el caparazón; esta deformación se debe a la presencia de la hembra de *E. tuberculata* la cual se dispone con su cefalopereion en dirección al abdomen de la centolla y su superficie ventral en contacto con las branquias, quedando adherida a estas durante la muda; en todos los casos el parásito ocupó la cámara branquial izquierda (Figura 28). En los ejemplares menores de 15 mm de LC que fueron revisados en el laboratorio no se registraron individuos parasitados.

No se observaron ejemplares con múltiples infecciones. Al diseccionarlos se observaba a la hembra del parásito sobre la cámara branquial, y únicamente se registraron siete ejemplares que presentaron la protuberancia en el caparazón y al abrirlos no se observó el parásito, uno correspondiente a la edad 1+ y seis correspondientes a la edad 2+.

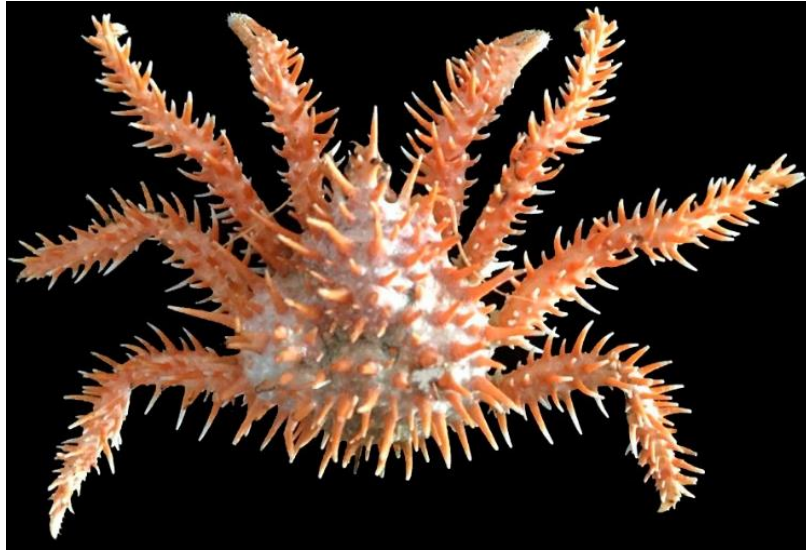


Figura 28. Ejemplar de *Lithodes santolla* parasitado por el bopírido *Eremitione tuberculata*. Se observa la deformación de la cámara branquial izquierda ocasionada por la presencia del parásito.

En general, en aquellos ejemplares parasitados se encontró la hembra y el macho del parásito (Figura 29); la ausencia de este último se observó sólo en 6 casos correspondientes a individuos de edad 1+. Sin embargo, se presume una pérdida reciente del mismo por la disposición de los pleópodos de la hembra y, además, porque en tres de esos casos las hembras del parásito eran ovíferas.

La prevalencia de *E. tuberculata* fue baja considerando todo el periodo analizado, con un valor de 2,01 %, límite de intervalo de confianza (95 %) = 1,40 - 2,30. Sin embargo, en los meses de mayo y septiembre de 2015 la prevalencia fue 17,4 % (N = 29) y 16,6 % (N = 24), respectivamente (Tabla 15). De 1253 machos analizados, 32 (2,55 %) estaban parasitados por *E. tuberculata*, mientras que, de 1131 hembras, sólo 20 (1,77 %) se hallaban parasitadas. No se registraron diferencias en la prevalencia entre machos y hembras ($\chi^2 = 1,61$; $p = 0,20$). Tampoco se evidenció una variación estacional en la prevalencia del parásito ($\chi^2 = 1,03$; $p = 0,79$) (Tabla 16).



Figura 29. Ejemplar hembra y macho de *Eremitione tuberculata*

Tabla 15. Prevalencia del bopírido *Eremitione tuberculata* en la centolla *Lithodes santolla* en el área costera central del Golfo San Jorge. N, número de ejemplares revisados.

Fecha	N	Parasitada	Prevalencia	Rango de tallas (mm de LC)
may-14	47	0	0,00	10 – 34,66
jun-14	42	0	0,00	19,51 – 43,33
ago-14	21	0	0,00	6,66 - 31,97
oct-14	35	0	0,00	6,15 – 18,29
nov-14	188	6	3,19	7,25 – 53,24
dic-14	59	3	5,08	10,06 – 36,21
ene-15	82	1	1,22	10,41 – 30,05
feb-15	103	2	1,94	11,36 – 27,06
mar-15	27	0	0,00	14,47 – 24,91
abr-15	10	0	0,00	16,24 – 26,14
may-15	29	5	17,24	10,36 – 33,97
jun-15	111	4	3,60	6,8 – 39,37
ago-15	338	7	2,07	18,46 – 46,82
sep-15	24	4	16,67	9,32 – 30,32
nov-15	14	0	0,00	14,54 – 28,75
ene-16	36	0	0,00	13,38 – 39,17
feb-16	42	1	2,38	11,44 – 38,34
mar-16	45	0	0,00	15,87 – 39,97
may-16	56	1	1,79	17,31 – 30,57
jun-16	86	0	0,00	19,78 – 35,05
jul-16	96	5	5,21	17,72 – 35,55
ago-16	7	0	0,00	22,59 – 33,39
nov-16	19	0	0,00	7,89 – 28,05
ene-17	16	0	0,00	13,5 – 27,1
feb-17	53	1	1,89	11,85 – 24,67
may-17	32	2	6,25	19,45 – 32,9
jun-17	167	0	0,00	17,09 – 34,77
jul-17	85	1	1,18	6,66 – 38,35
sep-17	121	1	0,83	20,05 – 38,35
dic-17	31	1	3,23	9,32 – 17,9
ene-18	15	0	0,00	14,63 – 26,46
feb-18	41	0	0,00	15,44 – 30,66
mar-18	52	1	1,92	12,3 – 33,46
abr-18	101	1	0,99	13,83 – 36,48
may-18	70	0	0,00	18,01 – 37,99
jun-18	53	0	0,00	20,83 – 39,05
jul-18	34	1	2,94	25,25 – 45,41

Tabla 16. Prevalencia del bopírido *Eremitione tuberculata* en *Lithodes santolla* capturadas en las distintas estaciones del año. Los límites de los intervalos de confianza (95 %) se indican entre paréntesis. H_0 = La prevalencia de *E. Tuberculata* es igual en todas las estaciones del año.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Parasitadas	19	10	9	10
No parasitadas	1021	372	488	459
Prevalencia (%)	1,83	2,88	1,81	1,92
Int. de confianza	(1 - 2,60)	(1,6 - 6,2)	(0,60 - 3)	(0,7 - 3,2)

Para el análisis de la prevalencia en función de la edad, se utilizaron los individuos de hasta tres años debido a la ausencia de ejemplares parasitados de tallas mayores. La prevalencia difiere significativamente entre las distintas edades definidas en este capítulo ($\chi^2 = 6,91$; $p = 0,029$) observándose valores más altos de prevalencia en ejemplares correspondientes a la edad 1+ con tallas entre 12,33 y 28,80 mm de LC (Tabla 17).

Tabla 17. Frecuencia de infestación del bopírido *Eremitione tuberculata* en función de las diferentes edades del hospedador. Los límites de los intervalos de confianza (95 %) se indican entre paréntesis. H_0 = La prevalencia de *E. Tuberculata* no difiere entre las edades de juveniles de *L. santolla*.

	0+	1+	2+
Parasitadas	2	41	5
No parasitadas	143	1498	699
Prevalencia	1,38	2,66	0,71
Int. de confianza	(-0,50 - 3,33)	(1,90 - 3,50)	(0,10 - 1,30)

Relación entre el bopírido y la talla del hospedador

El tamaño de la hembra y del macho de *E. tuberculata* estuvieron relacionadas positivamente con la talla de la centolla 1,72 mm y 53,24 mm de LC (Figura 30).

En las muestras analizadas se encontraron hembras maduras de *E. tuberculata* y no se hallaron larvas *cryptoniscus* ni estadios inmaduros del parásito. El 90 % de las hembras presentaban el marsupio totalmente expandido, de tipo globular, correspondiente a las

hembras maduras adultas, mientras que en el 10 % restante las hembras presentaban los oostegitos completamente cerrados, formando un marsupio con aspecto aplanado o parcialmente expandido característico de las hembras maduras jóvenes.

En ejemplares correspondientes a la edad de 0+ (hasta 12,33 mm de LC) se encontró la misma proporción de hembras maduras adultas y jóvenes. En las centollas correspondientes a la edad 1+ (de 12,33 a 28,80 mm de LC), el 90 % de las hembras encontradas correspondían a la categoría de hembra madura adulta. Mientras que en las centollas correspondientes a la edad 2+ (de 28,80 a 43,40) mm de LC), se hallaron únicamente hembras maduras adultas (Figura 31). Hembras ovígeras de *E. tuberculata* fueron observadas durante todo el año.

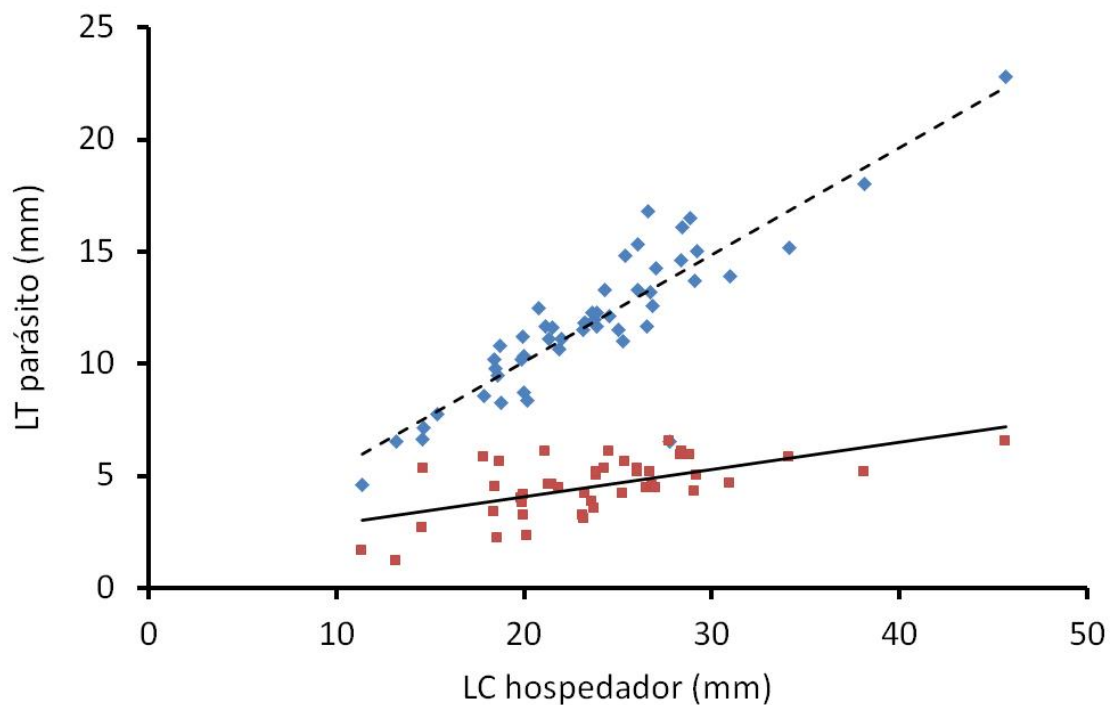


Figura 30. Relación lineal entre la longitud del caparazón (LC) de *Lithodes santolla* y la longitud total del parásito macho (rojo) ($LT = 0,1206 LC + 1,63$; $R^2 = 0,3544$) y la hembra (azul) ($LT = 0,4878 LC + 0,275$; $R^2 = 0,7992$) de *Eremitione tuberculata*.

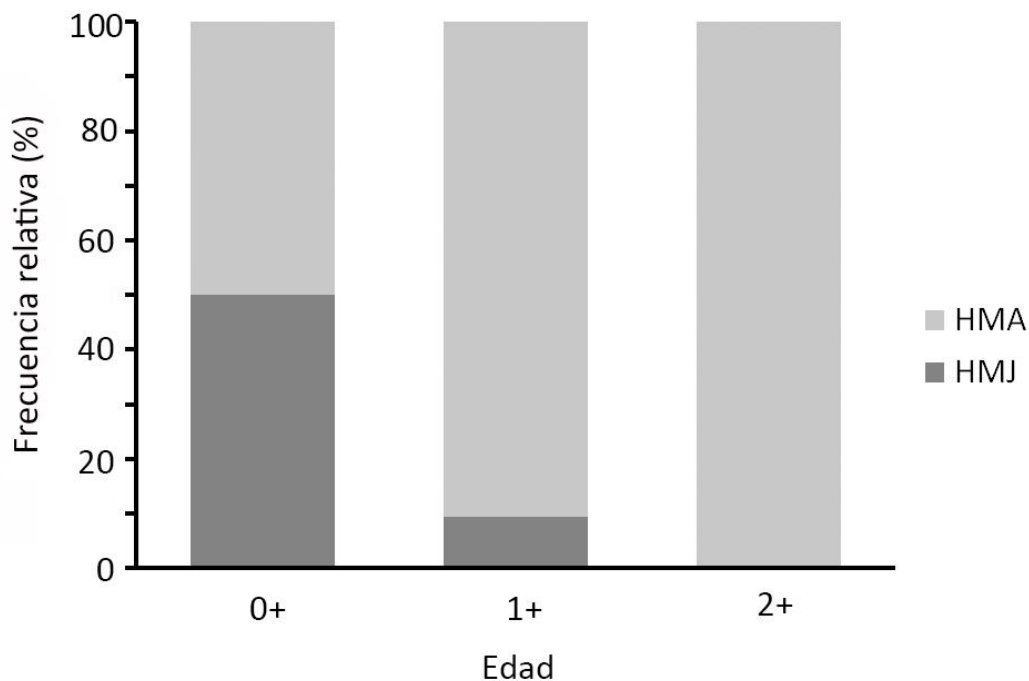


Figura 31. Relación entre las edades de la centolla y el estadio de desarrollo de la hembra del parásito. HMJ: hembra madura joven, HMA: hembra madura avanzada. Edad 0+ (hasta 12,33 mm de LC), 1+ (LC entre 12,33 mm a 28,80 mm) y 2+ (LC entre 28,80 a 43,5 mm).

Efectos sobre el crecimiento

El rango de talla de los juveniles de centolla utilizados para este análisis varió entre 8,70 - 45,80 mm de LC en individuos parasitados y 11,80 - 50 mm de LC en individuos no parasitados. Mientras que el rango en la masa corporal de los ejemplares parasitado fue de 0,06 – 12,04 g y en los no parasitados entre 0,27 y 22,45 g. La masa corporal de la centolla se vio afectada por la presencia del parásito *E. tuberculata* (Tabla 18), observándose una disminución en aquellas que estaban parasitadas respecto a las que no lo estaban (Figura 32 A).

Por otra parte, el IB de todos los juveniles analizados varió entre 1,22 y 8,86 mm de LC. Los valores de IB de ejemplares parasitados fueron, en general menores que aquellos registrados en ejemplares no parasitados. Sin embargo, no se observó una relación entre el incremento bruto y la talla en ejemplares parasitados, dado que la pendiente de la regresión talla e IB no fue significativa no fueron llevadas a cabo comparaciones estadísticas (Tabla

19) (Figura 32 B). El IR tanto en juveniles parasitados como no parasitados varió entre 4,82 y 15,97 %. Se evidenciaron diferencias significativas en el IR entre los individuos parasitados y no parasitados ($t = 8,2$; $g.l = 88$; $p < 0,05$), este valor es menor en aquellos individuos parasitados (Tabla 19) (Figura 32 C).

Tabla 18. Análisis de la covarianza y modelos de regresión entre el logaritmo de la masa corporal de *Lithodes santolla* parasitadas y no parasitadas y el logaritmo de la longitud del caparazón. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico; p: probabilidad asociada al valor F. Significancia $P < 0,05$. Rango de talla de ejemplares parasitados 8,70 - 45,80 mm de LC y ejemplares no parasitados 11,80 - 50 mm de LC.

	Ecuación	N	R^2	F	P
Parasitadas	$\text{Log (MC)} = 2,88 \text{ Log (LC)} - 3,73$	46	0,88	395,66	<0,05
No parasitadas	$\text{Log (MC)} = 2,86 \text{ Log (LC)} - 3,59$	58	0,96	1286,4	<0,05
Pendiente $H_0: \beta_p = \beta_{np}$				0,08	0,93
Ordenada $H_0: \alpha_p = \alpha_{np}$				38,9	<0,05

Tabla 19. Regresiones entre el logaritmo del incremento bruto (log (IB)) y el incremento relativo (log (IR)) de *Lithodes santolla* parasitadas y no parasitadas y el logaritmo de la longitud del caparazón (Log (LC)). (N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico; P: probabilidad asociada al valor F. Significancia $P < 0,05$. Rango de talla de ejemplares parasitados 14,72 – 26,02 mm de LC y ejemplares no parasitados 14,88 – 25 mm.

	Ecuación	N	R^2	F	P
Incremento bruto (IB)					
Parasitadas	$\text{Log (IB)} = -0,53 \text{ Log (LC)} + 0,90$	8	0,17	1,21	0,31
No parasitadas	$\text{Log (IB)} = 1,02 \text{ Log (LC)} - 0,76$	81	0,25	26,21	<0,05
Incremento relativo (IR)					
Parasitadas	$\text{Log (IR)} = -1,52 \text{ Log (LC)} + 2,90$	8	0,63	10,35	<0,05
No parasitadas	$\text{Log (IR)} = -0,23 \text{ Log (LC)} + 1,47$	81	0,26	27,30	<0,05

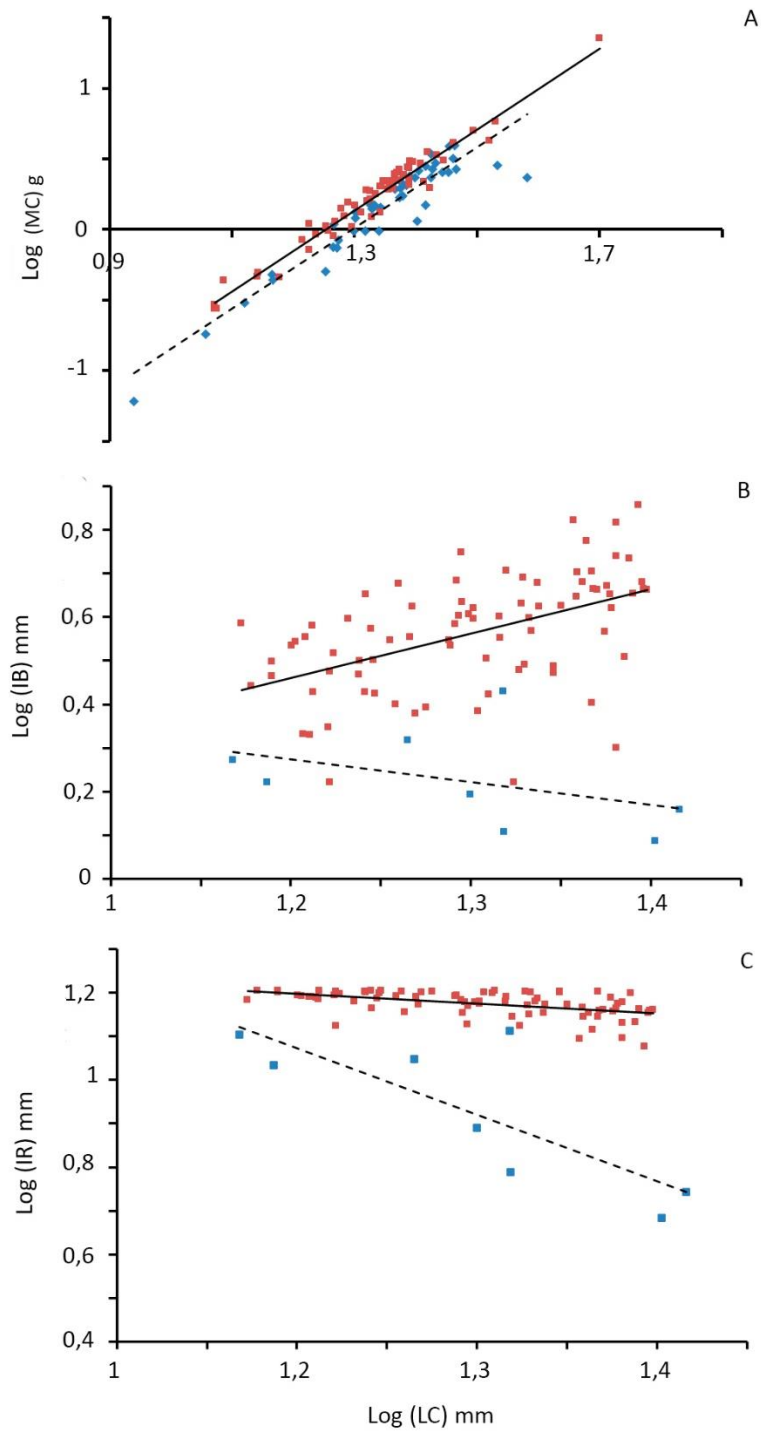


Figura 32. A. Relación lineal entre el logaritmo de la masa corporal (MC) y la longitud del caparazón (LC) de juveniles de *Lithodes santolla* infestados (azul) y no infestados (rojo) por *Eremitione tuberculata* en el Golfo San Jorge. B. Relación lineal entre el logaritmo del incremento bruto (IB) y la longitud del caparazón (LC) de juveniles infestados (azul) y no infestados (rojo). C. Relación lineal entre el logaritmo del incremento relativo (IR) y la longitud del caparazón (LC) de juveniles de *Lithodes santolla* infestados (azul) y no infestados (rojo) por el parásito *Eremitione tuberculata*

Discusión

Infestación de *E. tuberculata*

Tres especies de litódidos son infestadas por el parásito bopírido *Eremitione tuberculata* en América del Sur. Esta relación interespecífica fue reportada por primera vez en muestras de *Neolithodes diomedea* procedente del Archipiélago de los Chonos en Chile (Richardson 1904) y más tarde en ejemplares juveniles de *Lithodes santolla* provenientes del Estrecho de Magallanes (Cañete *et al.* 2008). En la costa argentina la presencia de este parásito fue reportada en *Lithodes santolla* (Roccatagliata y Lovrich 1999, Vinuesa y Balzi 2010) y *Paralomis granulosa* (Roccatagliata y Lovrich 1999).

Varias especies de Pseudioninae exhiben una marcada preferencia o exclusividad por una de las cámaras branquiales cuando se alojan en el hospedador definitivo (Markham 1986). En los trabajos realizados en la centolla *L. santolla* (Vinuesa 1989, Roccatagliata y Lovrich 1999, Cañete *et al.* 2008, Vinuesa y Balzi 2010) y en el centollón *P. granulosa* (Vinuesa 1989, Roccatagliata y Lovrich 1999) se ha observado una preferencia por una de las cámaras branquiales, particularmente la izquierda, por parte del parásito. Roccatagliata y Lovrich (1999) sugieren que esta preferencia aumentaría la probabilidad de que el parásito macho encuentre al parásito hembra y podría evitar infestaciones múltiples. En este trabajo de tesis, los parásitos se encontraron exclusivamente en la cámara branquial izquierda y no se registraron casos de doble infestación. La información registrada en juveniles de *L. santolla* presentes en aguas costeras del GSJ es consistente con lo informado previamente (Vinuesa 1989, Vinuesa y Balzi 2010).

La presencia del parásito puede evidenciarse por una deformación en la cámara branquial del hospedador. Sin embargo, se ha observado la deformación del caparazón en ejemplares juveniles estando el parásito ausente. Posiblemente, la ausencia del parásito en ejemplares con el caparazón deformado se deba a la capacidad que tiene el hospedador de deshacerse del parásito, situación que ha sido observada en otras asociaciones bopírido-hospedador (Van Wyk 1982, Roccatagliata y Lovrich 1999, Vinuesa y Balzi 2010) o bien pueda deberse a la mortalidad del parásito en el hospedador (Schuldt y Rodríguez-Capítulo 1985, Anderson 1990, Cash y Bauer 1993). Sin embargo, la información referida al respecto

no es concluyente debido a que el parásito permaneció luego de la muda en los ejemplares parasitados que mudaron en cautiverio y no es de esperar que el parásito haya completado su ciclo de vida en individuos de tallas tan pequeñas como la que exhibieron ejemplares con la deformación, pero sin parásito (10,15 a 25,51 mm de LC).

Prevalencia

Los litódidos parasitados por este bopírido presentan generalmente una baja prevalencia (Tabla 20). En el Canal Beagle, los ejemplares de *L. santolla* y *P. granulosa* obtenidos a través de la pesca comercial, mostraron un porcentaje de prevalencia del parásito *E. tuberculata* de 0,125 % y 0,09 % respectivamente (Vinuesa 1989). Mientras que en ejemplares juveniles de *P. granulosa* la prevalencia media fue de 1,50 %; sin embargo, en el rango de talla de 10-19,99 mm de LC la prevalencia fue de 45,6 % (Roccatagliata y Lovrich 1999). Por otra parte, en juveniles de *L. santolla* del Estrecho de Magallanes la prevalencia fue mucho más elevada, de hasta el 25 % (Cañete *et al.* 2008, Cañete *et al.* 2017), que la prevalencia reportada por Vinuesa y Balzi (2010) en ejemplares juveniles del GSJ (3,4 %). En este trabajo de tesis la prevalencia registrada fue menor (2,01 %), la baja prevalencia observada en los juveniles del GSJ respecto a los reportados para el Estrecho de Magallanes podría estar relacionada con las distintas condiciones locales. De acuerdo con Sloan (1985) la elevada prevalencia del parásito cirripedio *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930 en la centolla *Lithodes aequispinus* se debería a la mayor retención de larvas que se producen en los fiordos canadienses. En el estrecho de Magallanes y fiordos chilenos la elevada prevalencia de *E. tuberculata* parasitando juveniles de centolla *L. santolla* en algunos sitios respecto a otros ha sido atribuida a la presencia de densos bosques de *Macrocystis pyrifera*, los cuales proporcionan protección y hábitat para muchos invertebrados marinos y contribuyen a la reducción en el flujo de agua (Cañete *et al.* 2008, Cañete *et al.* 2017). En el GSJ, los ejemplares juveniles también habitan bosques de *M. pyrifera*. Sin embargo, la prevalencia es más baja que en los fiordos chilenos; esto podría deberse a que las costas del golfo son áreas más expuestas y se presume que existe una mayor circulación de agua que en los fiordos.

En litódidos no se han hallado trabajos que analicen variaciones temporales de la prevalencia. La prevalencia de *E. tuberculata* infestando a *L. santolla* fue baja durante todo el estudio y no se registraron diferencias estacionales. Sin embargo, en algunos meses (ej. mayo 2015, septiembre 2015, mayo 2017) las prevalencias son marcadamente más altas que la media. Las muestras en estos meses tienen una estructura (tallas y sexo) que no permite pensar que las altas prevalencias sean consecuencia de un sesgo del muestreo. Si bien la información registrada es insuficiente para conclusiones certeras, la disminución de la prevalencia del parásito en los meses posteriores podría ser evidencia indirecta de una alta mortalidad ocasionada por el parásito, si los juveniles de centolla debiesen hacer frente a los mayores costos energéticos vinculados a la muda. Otra posibilidad para explicar esta disminución de la prevalencia entre meses subsiguientes es que el parásito haya completado su ciclo de vida y muere.

Tabla 20. Especies de litódidos del hemisferio sur parasitadas por el isópodo bopíridos *Eremitione tuberculata* con sus respectivos valores de prevalencia. * Para separar entre juveniles y adultos, se consideró el promedio entre la talla de madurez gonadal de las hembras (61 mm) y de los machos (51 mm) propuesta por Lovrich y Vinuesa 1993 y 1995. a. Roccatagliata y Lovrich 1999*; b. Vinuesa y Balzi 2010; c. Cañete *et al.* 2008; d. Cañete *et al.* 2017.

Hospedador	Rango de Talla (mm)	Prevalencia (%)	Nt de cangrejos examinados	Localidad	Cita
<i>P. granulosa</i>	10 a 59,99 (juv)	14,38	1356	Canal Beagle, Argentina	a
	60 a 100 (adu)	0,40	14346		
<i>L. santolla</i>	10 a 35	3,4	648	Golfo San Jorge, Argentina	b
<i>L. santolla</i>	27 a 51,6 ♀	27,97	118	Estrecho de Magallanes, Chile	c
	24 a 48,7 ♂	21,43	98		
<i>L. santolla</i>	37 a 47	10 a 22		Norte del Canal Beagle, Chile	d
	26-55	0		Noroeste I. Navarino, Chile	
	50-77	0 a 12		I. Piazza a I. Capitán Aracena	

La infestación de *E. tuberculata* ha sido reportada en mayor medida en ejemplares juveniles de *L. santolla* (Cañete *et al.* 2008, Vinuesa y Balzi 2010, Cañete *et al.* 2017) y *P. granulosa* (Roccatagliata y Lovrich 1999). Sin embargo, en el Canal Beagle, en *P. granulosa* Roccatagliata y Lovrich (1999) la talla máxima registrada de las hembras parasitadas fue de 67,1 mm de LC, mientras que la del macho fue 82 mm de LC. En las costas chilenas, la presencia del parásito fue reportada en individuos con tallas entre 20,0 y 60,0 mm de LC (Cañete *et al.* 2008, Cañete *et al.* 2017), mientras que en el GSJ la talla mínima registrada por Vinuesa y Balzi (2010) fue de 9,89 mm de LC y la talla máxima de 31 mm de LC. En este trabajo, las tallas de individuos parasitados variaron entre 8,7 y 45,68 mm de LC. La ausencia de adultos de centolla parasitados por *E. tuberculata* podría estar relacionada con: el ciclo de vida del parásito y el inicio de la gametogénesis de la centolla, como se describe a continuación.

La correlación observada entre la talla del hospedador y el parásito sugiere un una infestación temprana y un crecimiento sincronizado (Cash y Bauer 1993, Roccatagliata y Lovrich 1999). La ausencia del parásito en ejemplares mayores a 45 mm de LC podría deberse a que las larvas infestan centollas de tallas pequeñas y luego el parásito crece con ellas, como ha sido observado en este trabajo de tesis, completando su ciclo de vida presumiendo que el ciclo de vida del parásito sea más corto que el del hospedador. Además, considerando que el inicio de la gametogénesis implica una asignación de recursos diferencial en los juveniles parasitados podría afectar su supervivencia (Astete-Espinoza y Cáceres 2010). Una mayor mortalidad en el inicio de la gametogénesis del hospedador también explicaría la ausencia de individuos adultos no parasitados (Rousset *et al.* 1996).

Una disminución de la prevalencia conforme aumenta la talla del hospedador ha sido registrada en varias infestaciones producidas por bopíridos (Van Wyk 1982, Gonzáles y Acuña 2004), y particularmente en las infestaciones de litódidos, registrándose mayor prevalencia en estadios juveniles tempranos del hospedador (Roccatagliata y Lovrich 1999, Cañete *et al.* 2008, 2017, Vinuesa y Balzi 2010). La remoción del parásito durante las mudas sucesivas o una alta mortalidad inducida por el bopírido han sido explicaciones propuestas sobre la reducción de la prevalencia en ejemplares adultos (McDermott 1991, Rousset *et al.*

1996, Roccatagliatta y Lovrich 1999). En los ejemplares de *L. santolla* del GSI, la mayor prevalencia se observó en ejemplares correspondientes a la edad de 1+, luego decrece a medida que la talla del hospedador aumenta. También se registraron individuos correspondientes a la edad 0+ parasitados, pero este grupo estuvo menos representado en las muestras debido a su hábito críptico y a que la detección del parásito es más difícil, por lo que la prevalencia en esta talla podría estar subestimada. La reducción de la prevalencia del parásito en ejemplares de 2+ podría estar relacionada con una mayor mortalidad asociada al inicio de la gemetogénesis o bien con el hecho que el parásito cumple su ciclo vital, como se mencionó anteriormente.

Diferencias en la prevalencia entre sexos están relacionadas con la inversión diferencial de energía en machos y hembras en la reproducción, lo que determina una mayor mortalidad de estas últimas (Astete-Espinoza y Cáceres 2000). En los juveniles donde la asignación de recursos es similar es esperable que las prevalencias también lo sean. Coincidente con lo observado para individuos juveniles de *L. santolla* (Cañete *et al.* 2008, 2017, Vinuesa y Balzi 2010) y *P. granulosa* (Roccatagliatta y Lovrich 1999) no se presentaron diferencias en las prevalencias relacionada con el sexo, por lo que *E. tuberculata* no ocasionaría una mortalidad diferencial en juveniles de *L. santolla* que determine diferencias en la prevalencia entre machos y hembras.

Varias especies de bopíridos se caracterizan por tener cuatro o cinco puestas durante su vida (Pike 1960). Roccatagliatta y Torres-Jordá (2002) sugieren que la larva *epicaridium* puede permanecer por un periodo variable en el copépodo intermediario hasta encontrar las condiciones favorables para infestar el hospedador definitivo. En *L. santolla* todos los ejemplares parasitados presentaron hembras maduras del parásito, y en la mayoría de los casos fueron hembras ovígeras con un ejemplar macho adherido en la región ventral de la hembra. La presencia de un amplio rango de tallas de hembras maduras y con huevos a lo largo de todo el periodo analizado sugiere también que el parásito puede tener múltiples puestas a lo largo de su vida, como ha sido propuesto previamente (Pike 1960). La correlación positiva entre la talla del isópodo hembra y macho y la talla del hospedador observada en los juveniles de centolla en el GSI, es consistente con lo observado por

Roccatagliata y Lovrich (1999) y Cañete *et al.* (2008). Además, la presencia de hembras maduras jóvenes, sugieren la infestación temprana en el ciclo de vida del hospedador, la sincronización de la muda, el crecimiento simultáneo y la permanencia del parásito en los juveniles de la especie.

Efecto sobre el crecimiento

Estudios previos han demostrado una reducción en el crecimiento en el hospedador, deficiencia nutricional e inhibición en el desarrollo gonadal (Reinhard 1956). La disminución en la masa corporal y el bajo incremento por muda de ejemplares parasitados puede deberse a una baja en las sustancias de reservas como consecuencia de la succión de la hemolinfa por parte del parásito (Beck 1980). Estos efectos están relacionados con el tamaño relativo del parásito en comparación al hospedador, el número de parásitos presentes, la permanencia del parásito en el hospedador y su forma de alimentación (Johnson *et al.* 2019). Disminuciones en la masa corporal de los hospedadores han sido reportadas para otras especies de crustáceos parasitadas por isópodos bopíridos (Astete-Espinoza y Cáceres 2000, Gonzáles y Acuña 2004, Patric *et al.* 2010, Gokoglu *et al.* 2020, entre otros). En lo referido al crecimiento, disminuciones en el incremento por muda han sido evidenciadas en *Pachycheles rudis* Stimpson, 1858 infestado por el isópodo bopírido *Aporobopyrus muguensis* Shiino, 1964 (Van Wyk 1982). También disminuciones en la tasa de crecimiento y longevidad han sido reportadas en individuos de *Hippolyte zostericola* (Smith, 1873) parasitados por *Bopyrina abbreviata* Richardson, 1904 (Romero-Rodríguez *et al.* 2016). Además, el factor de condición (K) fue menor en individuos de *Penaeus aztecus* Ives, 1891 parasitados por el isópodo bopírido *Epipenaeon ingens ingens* Novili, 1906 (Gokoglu *et al.* 2020). En particular, en *L. santolla* del Estrecho de Magallanes, Cañete *et al.* (2008) observaron una reducción en la masa corporal de aquellos individuos parasitados en comparación con los no parasitados. En el GSJ, los juveniles de *L. santolla* infestados también presentaron menor masa corporal que aquellos que no lo estaban. Además, se registró una disminución en el incremento relativo en aquellos individuos parasitados. Estos resultados ponen en evidencia el efecto negativo que tiene el bopírido sobre el crecimiento en los juveniles de la especie. Además, si bien el número de ejemplares parasitados que

mudaron en el laboratorio fue bajo ($n = 8$), las diferencias en el incremento por muda entre ejemplares parasitados y no parasitados parecen acentuarse en juveniles de tallas más grandes.

Conclusión

La centolla es un recurso pesquero muy valioso en el GSJ y debido a esto es importante identificar los factores que pueden afectar su dinámica poblacional y el reclutamiento a la pesquería. La baja prevalencia del parásito sugiere un impacto menor en los ejemplares juveniles de *Lithodes santolla* en el área central del golfo. La disminución en la masa corporal y el incremento relativo de los organismos parasitados reflejan una afectación sobre el crecimiento, que podría tener implicancias sobre la dinámica poblacional de la especie.

Capítulo V Relaciones interespecíficas II: potenciales depredadores y solapamiento en la dieta con otros decápodos

Introducción

Los ecosistemas costeros son sitios de alta productividad y típicamente presentan hábitats estructuralmente complejos en los que habitan una gran diversidad de algas, invertebrados y vertebrados, y en los que se dan complejas interacciones. Estos ambientes, por su disponibilidad de refugio y alimento actúan como áreas de cría para muchas especies cuya etapa adulta ocurre en ambientes más alejados de la costa. En línea con esto, estudios realizados en litódidos de interés comercial mostraron que el asentamiento y posterior reclutamiento ocurren en ecosistemas costeros (Sundberg y Clausen 1977, Loher y Armstrong 2000 y Tapella y Lovrich 2006, entre otros).

En los ecosistemas existen múltiples relaciones entre los individuos que lo integran y este tipo de relaciones puede ser intraespecífica o interespecífica. Las redes tróficas resumen muchas de estas interacciones. Las interacciones tróficas de una especie incluyen a sus presas, a sus depredadores y aquellas especies con las que podría haber una superposición de la dieta o competencia por el alimento. El conocimiento de estas interacciones tróficas entre las especies es fundamental para dilucidar los rasgos de la historia de vida y los roles ecológicos de las especies (Link *et al.* 2005, Clements *et al.* 2017). Además, estas interacciones pueden jugar un papel importante en la regulación del tamaño de algunas poblaciones. La depredación por peces ha sido mencionada como responsable de una reducción del reclutamiento de algunas especies de crustáceos del hemisferio norte (Livingston 1989, Urban 2010). En parte, la productividad de aquellas poblaciones que constituyen recursos pesqueros, como es el caso de la centolla, dependerá del éxito del asentamiento y el nivel de reclutamiento (Vinuesa *et al.* 2013). Particularmente, la dieta de juveniles de centolla ha sido estudiada en el Golfo San Jorge (GSJ) (Vinuesa *et al.* 2013), pero

es poca la información referida a sus depredadores y el posible solapamiento con otros decápodos abundantes en el área de cría.

Los registros de depredadores de litódidos juveniles y adultos son escasos. Su gran tamaño, la dureza del exoesqueleto y la cobertura de las espinas probablemente le confieren protección contra los depredadores (Lovrich y Tapella 2014, Stevens 2014c). En el hemisferio norte, se reportó la presencia de ejemplares mayores a 50 mm de LC de *Paralithodes camtschaticus*, *Lithodes aequispinus* y *L. couesi* Benedict, 1895 en el contenido estomacal de diferentes especies de peces (Livingston 1989, 1991, Livingston *et al.* 1993, Tyler y Kruse 1996, Yang 1996, 2003). Particularmente en juveniles de *P. camtschaticus* se identificaron como depredadores a las siguientes especies *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904, *Pagurus* spp., *Bathymaster caeruleofasciatus* Gilbert y Burke, 1912, *Stichaeus punctatus* (Fabricius, 1780), *Lepidopsetta polyxystra* Orr y Matarese, 2000 y *Hexagrammos decagrammus* (Palas, 1810) (Stoner 2009, Pirtle y Stoner 2010, Pirtle *et al.* 2012, Daly *et al.* 2012, 2013). Sin embargo, a pesar de ser presa de varias especies de peces, ninguna de ellas consume grandes cantidades de la población (Stevens 2014c). A partir de los trabajos realizados se determinó que si bien los adultos de *P. camtschaticus* habitan una comunidad con diversa fauna bentónico-demersal, no es una presa principal de la mayoría de sus depredadores (Stevens 2014c).

En América de Sur, los adultos de *L. santolla* son presas de lobos marinos *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) y dos especies de cormoranes (Punta *et al.* 2003). Mientras que los juveniles de centolla han sido señalados como potenciales presa de la estrella de mar *Cosmasterias lurida* (Philippi, 1858), el pato de vapor *Tachyeres pteneres* (Forster 1844), la gaviota *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823 y la nutria marina *Lutra felina* (Molina 1782) (Campodónico *et al.* 1983, Sielfeld 1990). En el área costera central del Golfo San Jorge, el único registro de juveniles de centolla en la dieta de un depredador corresponde a la dieta de *Bovichtus argentinus* MacDonagh, 1931 (Marcinkevicius *et al.* 2012). Sin embargo, dada la diversidad de peces e invertebrados depredadores que se pueden hallar en los ambientes donde se hallan juveniles es de esperar que estos sean presas de especies de asteroideos como *Comasteria* ssp. y *Anasteria* ssp., decápodos como

Halicarcinus planatus, *Pagurus comptus* White, 1847, peces como *Sebastes oculatus* Valenciennes, 1833 y *Notothenia angustata* (Hutton, 1875) y del pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1852) (Vinuesa *et al.* 2013).

Los juveniles de centolla habitan el infralitoral rocoso y coexisten con una gran diversidad de invertebrados que son fuente de alimento. En el GSJ son esencialmente depredadores macrófagos y omnívoros, alimentándose principalmente de algas coralíneas, ofiuroides, equinoideos, isópodos y moluscos bivalvos (Vinuesa *et al.* 2013). Estos fondos submareales, son también habitados por otras especies de decápodos con las que podría existir un solapamiento en la dieta. Entre las especies más abundantes asociadas a fondos submareales rocosos encontramos el cangrejo decorador *Eurypodius latreillei* Guérin, 1828, el cangrejo tractor *Peltarion spinulosum* y el cangrejo verde *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Vinuesa 2005). La potencial superposición de dietas entre estas especies y la centolla no ha sido abordada y hasta la actualidad se desconoce la dieta de *E. latreillei*, *P. spinulosum* y *C. maenas* en el GSJ. El conocimiento de los potenciales depredadores y el solapamiento de las dietas con otros decápodos con los que coexisten son muy importantes, ya que la depredación de las megalopas y primeros estadios juveniles podría crear un cuello de botella para la población y una reducción en el reclutamiento de la especie.

El objetivo general de este capítulo es estudiar las relaciones interespecíficas, particularmente los potenciales depredadores de juveniles de *L. santolla* y solapamiento de dietas con otros decápodos en el área costera del Golfo San Jorge. Los objetivos específicos son:

- Determinar si los peces *Sebastes oculatus*, *Notothenia angustata* y el pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus* son depredadores de juveniles *Lithodes santolla* en fondos submareales rocosos.
- Comparar la dieta de los juveniles de centolla *Lithodes santolla* con otros decápodos abundantes en fondos submareales rocosos.

Materiales y métodos

Potenciales depredadores

Muestreo

Las muestras de peces demersales-pelágicos fueron provistas por los participantes de los Torneos de Pesca Submarina desarrollados en la localidad de Comodoro Rivadavia y Rada Tilly. Estos torneos de Pesca Submarina se realizaron en playas de km 8, Restinga Alí y Rada Tilly. También se obtuvieron muestras de playa La Tranquera (Figura 33) por ser sitios que presentan gran cantidad de arrecifes rocosos. Los peces que predominan en estos sitios son el escrófalo *Sebastes oculatus* y el pez sapo *Notothenia angustata* (Figura 34), también son objetivo de pesca, *Bovichtus argentinus*, *Salilota australis* (Günther, 1878) y *Austrolycus depressiceps* Reagan, 1913 que son especies menos comunes y por lo tanto más difíciles de capturar. Además, se recolectaron muestras de pulpo *Enteroctopus megalocyathus* provistas por buzos marisqueadores que se dedican a la recolección de esta especie (Figura 34).

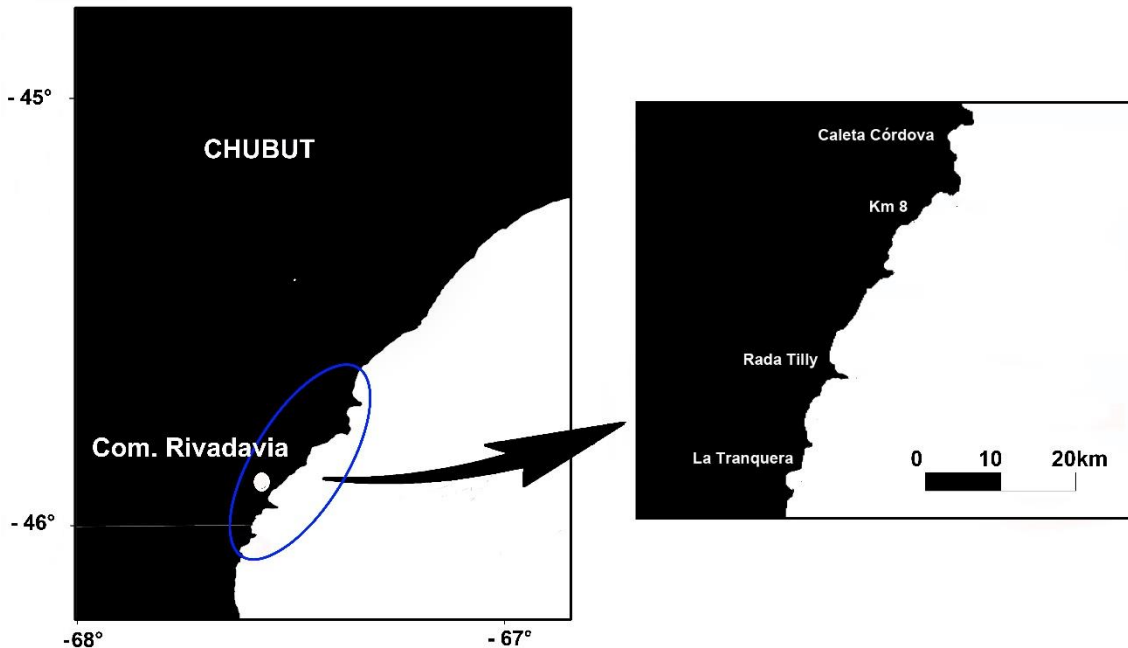


Figura 33. Detalle de la franja costera donde se obtuvieron muestras de potenciales depredadores de centolla y otros decápodos submareales para la comparación de la dieta.

Procedimiento de laboratorio

Los peces fueron medidos (largo total, LT) y sexados por observación de las gónadas. Los estómagos de los peces fueron extraídos mediante disección abdominal, y congelados hasta su posterior análisis. En el caso de los pulpos, cuando se contó con el animal entero se registró el largo total. Los pulpos fueron diseccionados y los buches y estómagos también fueron congelados. Los estómagos de todas las especies analizadas y el buche, en el caso de los pulpos, fueron abiertos con un corte longitudinal para extraer el contenido, el cual se analizó bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZ61. Los ítems presa encontrados fueron identificados al menor nivel taxonómico posible, separados y pesados en una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g)

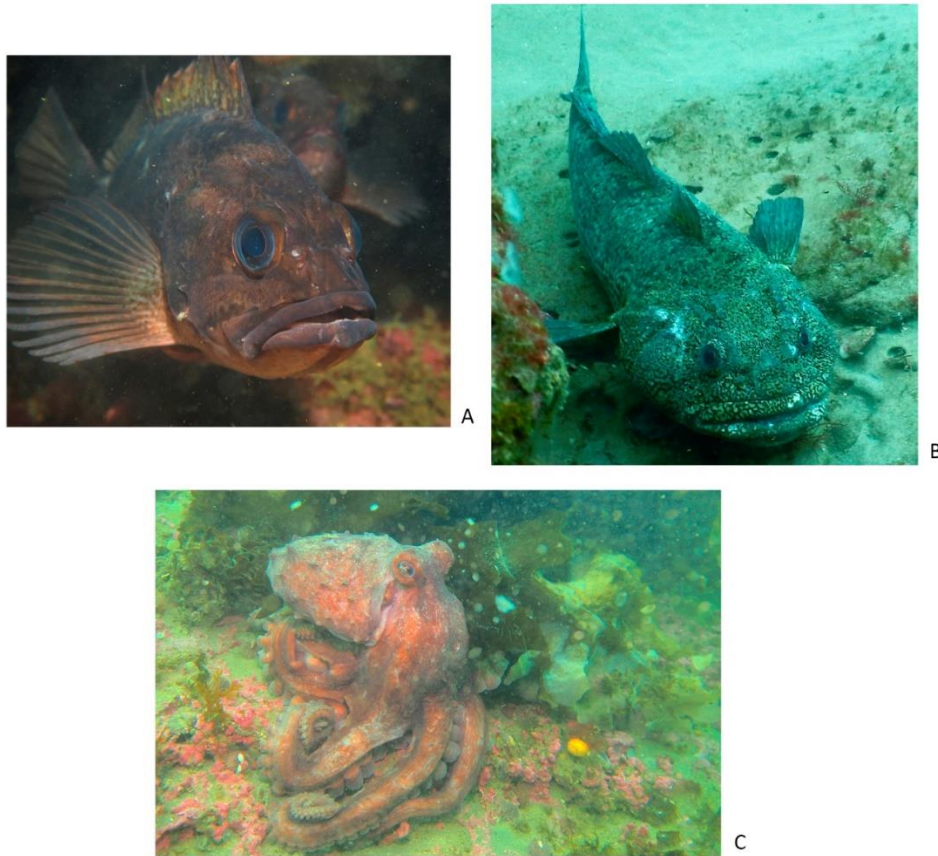


Figura 34. Ejemplares adultos de A. *Sebastes oculatus*. B. *Nothotenia angustata*. C. *Enteroctopus megalocyathus*. Fotos A y C de M. Marcinkevicius. Foto B de Héctor Durbas.

Se estimó la frecuencia de ocurrencia (FO) y la abundancia relativa (AR) de los ítems hallados en las diferentes especies. La FO de cada ítem alimentario se calculó como $FO = N_i \times N_t^{-1} \times 100$, donde N_i es el número de estómagos con el ítem i y N_t es el número total de estómagos de una determinada muestra. La AR resalta la importancia de cada ítem alimentario en la dieta del animal. El valor de AR se calculó como $AR = i_a \times \Sigma i^{-1} \times 100$, donde i_a es el peso de ítem y Σi corresponde al peso total del contenido estomacal.

Dieta comparada con otros decápodos del submareal

Dieta de juveniles de centolla *Lithodes santolla*

Los juveniles de *L. santolla*, exhiben una habito generalista, con una amplia diversidad de ítems en su dieta Vinuesa *et al.* (2013). Teniendo en cuenta esto y considerando además que el numero de organismos analizados por estos autores fue elevado ($n = 313$) y las muestras son representativas en términos de tallas, estadios de muda y estación del año se procedio a realizar las comparaciones empleando los datos reportados por estos autores. Los animales empleados en dicho estudio fueron capturados en playa La Tranquera entre abril de 2006 y agosto de 2007. Para más detalle del muestreo y análisis de la dieta ver Vinuesa *et al.* (2013).

Dieta de otras especies de decápodos

Muestreo

Se realizaron muestreos de *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas* (Figura 35). Las muestras fueron tomadas mediante recolección manual por buceo o mediante trampas troncocónicas (80 cm de diámetro en la base) fondeadas durante 24 hs con restos de merluza como carnada. Los muestreos fueron conducidos en ambientes submareales someros en Caleta Córdova, Km 8 y Playa la Tranquera (Figura 33).



Figura 35. Ejemplares de A. *Peltarion spinulosum*, B. *Eurypodius latreillii* y C. *Carcinus maenas*. Fotos de M. Marcinkevicius

Procedimiento de laboratorio

Los decápodos muestreados fueron medidos, se registró la longitud del caparazón (LC) en *P. spinulosum* y *E. latreillii* y el ancho del caparazón (AC) en *Carcinus maenas*. Los cangrejos fueron sexados a partir de la morfología del abdomen. Los estómagos fueron extraídos y fijados en alcohol 70 % para su posterior análisis. Estos fueron abiertos con un corte longitudinal para separar cuidadosamente el contenido, el cual se analizó bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZ61, se fotografió y realizó el conteo de los ítems presa con una cuadrícula de 160 puntos. Los mismos fueron determinados al menor nivel taxonómico posible.

Para cada especie se estimó la frecuencia de ocurrencia (FO) y la abundancia relativa (AR) de los ítems hallados. La FO de cada ítem alimentario se calculó como $FO = N_i \times N^{-1} \times 100$, donde N_i es el número de estómagos con el ítem i y N es el número total de estómagos de una determinada muestra. El valor de AR se calculó como $AR = i_a \times \sum i^{-1} \times 100$, donde i_a es el número de veces que un determinado ítem coincide con un punto de la cuadrícula, y

la sumatoria corresponde al total de intersecciones de todos los ítems presa con la la cuadrícula (adaptado de Romero *et al.* 2004).

Análisis estadísticos

Los valores de AR obtenidos fueron estandarizados y usados para la construcción de una matriz de similitud empleando el índice de Bray Curtis. Diferencias en las dietas entre *L. santolla*, *P. spinulosum*, *E. latreillii* y *C. maenas* fueron analizados mediante el método de análisis de similitudes (ANOSIM). Se realizaron comparaciones pareadas entre las distintas especies corrigiendo la significancia de la prueba (Bonferroni). Posteriormente se realizó un escalamiento multidimensional (MDS) que permite el agrupamiento de las muestras y un análisis SIMPER para evaluar la contribución de los diferentes ítems a la dieta de los cangrejos que habitan el intermareal junto con la centolla (Clarke y Warwick 2001). Para estos análisis se empleó el programa Primer 7. Además, para evaluar la superposición trófica entre las dietas de los decápodos analizados se procedió a calcular el índice Morisita-Horns simplificado $C_H = 2 \sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik} / \sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2$, según (Aurioles-Gamboa y Camacho-Ríos 2007) donde p_{ij} es equivalente a la abundancia relativa de la presa i en el depredador j y p_{ik} es equivalente a la abundancia relativa de la presa i en el depredador k y n es el número total de ítems presa. El valor del índice varía entre 0 y 1; los valores inferiores a 0,29 indican un grado bajo de superposición entre la dieta, 0,30 a 0,65 una superposición moderada, y la superposición alta se asocia con valores de índice superiores a 0,65 (Langton 1982).

Resultados

Potenciales depredadores

Las especies de peces más abundantes en los sitios donde se desarrollan los torneos de pesca fueron *Sebastes oculatus* y *Notothenia angustata*. De la primera especie se analizaron en total 97 estómagos de los cuales 43 tenían contenido estomacal y los restantes estaban vacíos. La talla de los ejemplares analizados fue entre 24 - 44 cm de LT, el 28,9 % fueron hembras y el porcentaje restante fueron machos. Mientras que de *N. angustata* se analizaron 50 estómagos, de los cuales 37 tenían contenido estomacal y los

restantes estaban vacíos. El rango de tallas analizado fue de 31,5 - 54,1 cm de LT, 21 ejemplares fueron hembras y 29 machos. Por último, se analizaron 50 estómagos de *Enteroctopus megalocyathus* de los cuales 20 tenían contenido estomacal. El rango de tallas fue entre 39 - 102,5 cm de longitud total.

Los ítems presa fueron agrupados en 12 grupos taxonómicos, considerando a *L. santolla* como un grupo aparte. La tabla 21 representa la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa de los ítems presa hallados en *S. oculatus* y *N. angustata* en función de la estación del año (verano e invierno) y en *E. megalocyathus*.

Para *S. oculatus* los ítems presa más abundantes fueron: poliquetos, moluscos, crustáceos y peces con altos valores de abundancia relativa en ambas estaciones del año. En el caso de *N. angustata* las algas fueron el ítem presa más abundante tanto en frecuencia de ocurrencia como abundancia relativa, mientras que los poliquetos, moluscos, artrópodos, peces y ascidias fueron los grupos taxonómicos más abundantes luego de las algas. En invierno, la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa del ítem presa pulpo fue mayor que la de las algas. Únicamente se reportó la presencia de centolla en un ejemplar de *S. oculatus*. En *E. megalocyathus* los ítems presa más abundantes tanto en frecuencia de ocurrencia como en abundancia relativa fueron los peces, seguidos de los decápodos y en menor medida los poliquetos. En esta especie también se registró la presencia de restos de centolla.

Si bien se hallaron restos de centolla en un ejemplar de *S. oculatus* y en uno de los pulpos analizados (Figura 36). La contribución de la centolla en términos de FO y AR en la dieta de estas especies fue baja.



A



B

Figura 36. A. *Lithodes santolla* en el interior del estómago de *Sebastes oculatus*. B. Restos de *Lithodes santolla* observado en el estómago de *Enteroctopus megalocyathus*.

Tabla 21. Frecuencia de ocurrencia (FO) y abundancia relativa (AR), ambas expresadas en porcentajes para *Sebastes oculatus* (verano n = 32 inviernos n = 11), *Nothotenia angustata* (verano n = 19 invierno n =18) y *Enteroctopus megalocyathus* (n = 20).

	<i>S. oculatus</i>				<i>N. angustata</i>				<i>E. megalocyathus</i>	
	Verano		Invierno		Verano		Invierno		FO	AR
	FO	AR	FO	AR	FO	AR	FO	AR		
Poliquetos	43,75	16,75	30	1,94	0	0	5,55	0,32	5	0,59
Isópodos	43,75	30,44	10	1,65	5,26	0,008	0	0	0	0
Peces	21,875	14,43	30	17,48	26,32	3,2	27,77	4,67	80	78,34
Cefalópodos	12,5	15,48	0	0	31,58	27,92	61,11	70,52	0	0
Anfípodos	15,625	0,45	0	0	0	0	0	0	0	0
Ot. Decápodos	21,875	11,69	30	63,22	10,53	8,28	50	17,85	25	20,6
<i>L. santolla</i>	0	0	10	2,91	0	0	0	0	5	0,38
Gasterópodos	6,25	2,98	10	2,91	0	0	5,55	0,052	5	0,09
Indeterminados	6,25	0,44	10	1,72	0	0	5,55	0,23	0	0
Ot. Crustáceos	0		10	2,07	0	0	0	0	0	0
Ascidias	0		0	0	10,53	1,6	5,55	1,59	0	0
Algas	0		0	0	78,95	51,06	50	9,97	0	0

Dieta comparada con otros decápodos abundantes en el submareal

En la tabla 22 se detallan los sitios de muestreos, la estacionalidad y la cantidad de de ejemplares capturados de cada especie de decápodo. Mientras que en la tabla 23 se muestra un resumen de los datos de cada una de las especies de decápodos analizados con el fin de evaluar su contenido estomacal y la posible superposición trófica entre las mismas.

Tabla 22. Sitios de muestreo y estacionalidad de las capturas de *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*. La información sobre *L. santolla* puede ser consulta en Vinuesa *et al.* (2013). P.: Playa

Sitio	<i>P. spinulosum</i>		<i>C. maenas</i>		<i>E. latreillii</i>
	Otoño	Primavera	Otoño	Privavera	Otoño
P. La tranquera	21		12	4	15
P. Caleta Córdova		16			4
P. Km 3	5				4
P. Centro					27

Tabla 23. *Lithodes santolla*, *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*. Los datos de *L. santolla* corresponden a las muestras analizadas por Vinuesa *et al.* (2013).

	<i>L. santolla</i>	<i>P. spinulosum</i>	<i>E. latreillii</i>	<i>C. maenas</i>
LCmin -LCmax (mm)	8,40 - 49,09	21 - 49	35 - 59	
ACmin - ACmax (mm)				45,65 - 67
Machos	146	21	27	10
Hembras	168	21	23	6
Con contenido estomacal (%)	85,67	63,41	64	64,71
Sin contenido estomacal (%)	14,33	36,59	36	35,29
N	314	42	50	16

Los contenidos estomacales presentaron en general, baja proporción de sedimentos. El cangrejo tractor *P. spinulosum* fue la especie en la que se registró mayor cantidad de sedimento en los contenidos estomacales, lo cual podría sugerir un hábito de sedimentofagia. En las especies analizadas el alcance de las determinaciones taxonómicas de los ítems presas fue determinado a partir de estructuras duras que se observaron en el interior de los estómagos. También se registró la presencia de restos de tejidos en varias etapas de digestión, los cuales fueron categorizados como material indeterminado. En las

cuatro especies son frecuentes y abundantes los siguientes grupos taxonómicos: poliquetos, decápodos y algas. En el caso de *L. santolla* los ítems alimentarios con mayor abundancia fueron los ofiuroides, isópodos y algas principalmente representadas por *Corallina officinalis* (Vinuesa *et al.* 2013). En, *P. spinulosum* los ítems presa más abundantes fueron la materia orgánica particulada (MOP), equinodermos, poliquetos y decápodos; en el caso de *E. latreillii* fueron los poliquetos, algas y decápodos y por último en *C. maenas* los bivalvos representan la principal presa tanto en términos de FO como de AR, seguidos de las algas (Tabla 24).

Se encontraron diferencias significativas entre la dieta de las especies de crustáceos decápodos analizados (ANOSIM; $R = 0,81$; $p = 0,01$). Sin embargo, la comparación pareada indica que la composición de la dieta fue similar entre el *C. maenas* y *E. latreillii* ($R = 0,113$, $p = 0,047$). El método MDS (Figura 37) muestra el ordenamiento de las muestras en base a la similitud en la composición de la dieta en función de los ítems presa hallados en cada una de las especies analizadas. El porcentaje de contribución a la diferencia de los principales ítems presa entre las especies se muestra en la tabla 25.

Tabla 24. Frecuencia de ocurrencia (FO) y frecuencias relativas (FR) expresadas en porcentajes para *Lithodes santolla*, *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*. *Datos Vinuesa *et al.* 2013.

	<i>L. santolla</i> *		<i>P. spinulosum</i>		<i>E. latreillii</i>		<i>C. maenas</i>	
	FO	AR	FO	AR	FO	AR	FO	AR
MOP	0	0	46,15	38,81	6,25	0,63	0	0
Hidrozoos	2,81	0,04	0	0	3,13	0,34	0	0
Poliquetos	16,6	2,8	30,77	18,85	56,25	47,33	20	15
Bivalvos	19,5	0,83	0	0	9,3	9,38	60	20
Isópodos	21,7	7,5	3,85	3,85	12,5	2,1	0	0
Anfípodos	1,2	0,19	0	0	12,5	2,23	10	1,5
Decápodos	0,8	0,04	19,23	8,85	31,25	6,63	20	13
Equinoideos	25	1,85	11,54	59,03	0	0	10	0,5
Ofiuroides	34,8	18,6	0	0	3,13	1,88	0	0
Briozoos	15	4,5	0	0	0	0	0	0
Algas	50,6	5,32	11,54	5,64	25	14,76	30	20
Indeterminados	97,99	58,97	23,08	18,24	3,13	1,88	3	0
Otros	69,08	13,33	0	0	0	0	3	0

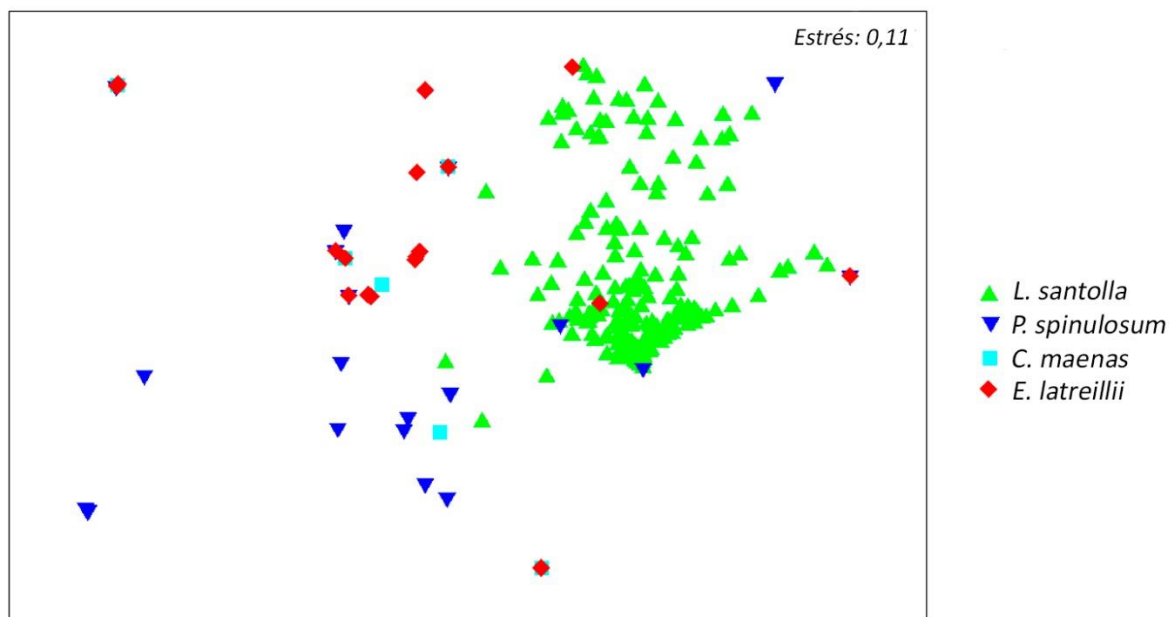


Figura 37. Ordenamiento de los ítems presa de *Lithodes santolla*, *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*, por el método “multidimensional scaling” (MDS).

El índice de superposición de la dieta de Morisita-Horn varió entre 0,03 y 0,34 (Tabla 26). A excepción de *C. maenas* y *E. latreilli* los valores obtenidos indican un grado bajo de superposición de la dieta entre los crustáceos decápodos comparados. Particularmente, entre *C. maenas* y *E. latreilli* el valor del índice se encuentra entre 0,30 – 0,65 por lo tanto la superposición entre las dietas de estas especies es moderada. El valor del índice es consistente con los resultados obtenidos en el MDS, donde el ordenamiento de las muestras en base a la similitud en la composición de la dieta es similar en función de los ítems presa hallados en ambas especies.

Tabla 25. Contribuciones de los ítems presa a la diferencia entre las especies *Lithodes santolla* (Lis), *Peltarion spinulosum* (Pes), *Eurypodius latreillii* (Eul) y *Carcinus maenas* (Cam). CD, contribución a la diferencia expresada en porcentaje.

Comparación	Presa	Abundancia AR por ítem presa (%)				CD (%)
		Lis	Pes	Eul	Cam	
<i>Lis – Pes</i>	Indeterminado	58,97	17,57			31,37
	MO	0	32,56			18,72
	Poliquetos	2,24	18,15			11
	Otros	12,93	3,7			9,01
	Equinoideos	1,85	10,37			6,79
	Ofiuroiudes	11,29	0			6,49
<i>Lis – Cam</i>	Indeterminado	58,97			0	30,27
	Bivalvos	0,83			50	25,58
	Algas	5,32			20	11,4
	Poliquetos	2,24			15	8,39
	Decápodos	0,04			13	6,69
<i>Pes – Cam</i>	Bivalvos		0		50	26,52
	MO		32,56		0	17,27
	Poliquetos		18,15		15	14,32
	Algas		5,43		20	12,15
	Decápodos		8,52		13	10
<i>Lis – Eul</i>	Indeterminados	58,97		1,76		30,56
	Poliquetos	2,24		44,04		23,16
	Decápodos	0,04		18,47		9,75
	Otros	12,93		5,88		9,12
	Algas	5,32		13,89		8,93
<i>Pes – Eul</i>	Poliquetos		18,15	44,04		25,63
	Mo		32,56	0,59		18,6
	Decápodos		8,52	18,47		13,21
	Indeterminado		17,57	1,76		10,63
	Algas		5,43	13,89		9,99
	Equinodermos		10,37	0		5,91
<i>Cam - Eul</i>	Bivalvos			9,21	50	30,43
	Poliquetos			44,04	15	27,11
	Algas			13,89	20	16,65
	Decápodos			18,47	13	15,96

Tabla 26. Resultados del índice Morisita-Horn simplificado utilizado para el análisis de superposición de la dieta para cuatro especies de crustáceos decápodos: *Lithodes santolla* (Lis), *Peltarion spinulosum* (Pes), *Eurypodius latreillii* (Eul) y *Carcinus maenas* (Cam).

	<i>Lis – Pes</i>	<i>Lis – Eul</i>	<i>Lis – Cam</i>	<i>Pes – Eul</i>	<i>Pes – Cam</i>	<i>Cam – Eul</i>
Índice	0,26	0,11	0,03	0,28	0,10	0,34

Discusión

El manejo de una pesquería no requiere únicamente de conocer aspectos biológicos referidos a la especie sujeta a explotación comercial, sino también conocer las interacciones ecológicas de dicha especie. Conocer estas interacciones permite entender mejor el funcionamiento del ecosistema, la dinámica de las poblaciones y cómo estas relaciones interespecíficas pueden afectar la explotación de una pesquería y los programas de repoblamiento de las especies, dos aspectos de interés en el caso de *L. santolla*.

Potenciales depredadores

En el GSJ, los juveniles de *L. santolla* habitan fondos costeros con estructuras complejas donde son abundantes varias especies de peces de arrecifes, *S. oculatus*, *B. argentinus*, *N. angustata* y el pulpo colorado *E. megalocyathus*. Estas especies han sido consideradas posibles depredadores de juveniles de *L. santolla* (Vinuesa *et al.* 2013) e inclusive podrían ser depredadores de la megalopa y los primeros estadios juveniles. Marcinkevicius *et al.* (2012) reportaron la presencia de centolla en el contenido estomacal de la “vieja” *B. argentinus*, aunque su contribución a la dieta es baja. El escrofalo *S. oculatus*, un pez muy abundante en los arrecifes rocosos, se alimenta principalmente de crustáceos bentónico-demersales y de peces (Marcinkevicius 2020). Recientemente, este autor reportó la presencia de juveniles de *L. santolla* y una gran cantidad de megalopas de *Peltarion spinulosum* en contenidos estomacales de *S. oculatus*. En los estómagos de *S. oculatus* analizados en este capítulo también se encontraron importantes cantidades de crustáceos, particularmente isópodos y decápodos y un ejemplar de *L. santolla*. El escrófalo se caracteriza por ser un depredador al acecho aprovechando los recursos disponibles en el momento, por lo que la probabilidad de encuentro predador-presa dependerá de la

abundancia de la presa, su distribución y comportamiento (Barrientos *et al.* 2006, Marcinkevicius 2020). El hábito críptico de los primeros estadios juveniles de centolla la hace menos vulnerables a la depredación por este tipo de predadores.

Por otra parte, el pez sapo *Notothenia angustata* es otra especie de pez que habita los ambientes submareales rocoso. En el Golfo de Arauco (Chile) esta especie presenta un hábito alimenticio principalmente herbívoro (Muñoz *et al.* 2001). Información similar fue obtenida a partir del análisis del contenido estomacal de ejemplares de *N. angustata* del GSJ, los cuales presentaban gran abundancia relativa de algas. Sin embargo, los pulpos fueron también un ítem presa muy importante en la dieta de esta especie, lo cual sugiere un hábito alimenticio más amplio no limitado a la herbivoría. Si bien se determinaron varias especies de decápodos en el contenido estomacal, no se hallaron megalopas ni juveniles de *L. santolla*, aunque hay observaciones previas de juveniles de centolla en la dieta de esta especie (J. Vinuesa, com. pers.).

El pulpo colorado *Enteroctopus megalocyathus*, y la mayoría de las demás especies de pulpos, habitan grietas y cuevas en ambientes costeros y se caracterizan por ser depredadores generalistas (Guerra 1978, Ambrose y Nelson 1983, Summers 1983, Rodhouse y Nigmatullin 1996). En tres localidades de la Isla de Quellón de Chile, la dieta de *E. megalocyathus* consiste en organismos bentónicos, principalmente crustáceos, moluscos y peces óseos (Ibáñez y Chon 2008). En las costas del GSJ, los principales ítems presa de esta especie fueron los peces y los decápodos. Particularmente se encontraron restos de *L. santolla* en el contenido estomacal de uno de los pulpos capturados. En algunos casos, se ha demostrado que la depredación del pulpo puede tener efectos negativos en la estructura de las comunidades submareales (Ambrose y Nelson 1983, Ambrose 1986). Al igual que lo propuesto por Ibáñez y Chon (2008) para la Isla de Quellón, debe considerarse a *E. megalocyathus* como un importante depredador en ambientes intermareales y submareales del GSJ, pero la centolla no parece ser una de los componentes principales de su dieta. La baja abundancia de restos de juveniles de *L. santolla* en el contenido estomacal en *N. angustata* y *E. megalocyathus*, podría deberse a una baja disponibilidad de juveniles de centolla previas al muestreo. Por esto, sería importante evaluar la dieta de estos posibles

depredadores luego de grandes agregaciones ya que la FO podría ser mayor que la reportada. Además, no hay que descartar a otros inveterbrados que coexisten con los primeros estadios y juveniles de centollas en el submareal, como potenciales depredadores. Por ejemplo, los asteroideos, decápodos como *P. comptus*, *H. planatus* e isópodos (D. Gil, com. pers.) que podrían alimentarse de estos estadios.

La depredación ha sido indicada como un factor de regulación del tamaño poblacional en varias especies de decápodos (Levingston 1989, Steneck 2006, Urban 2010, entre otros). Particularmente en litódidos, Wespestad *et al.* (1994) atribuyen la fuerte disminución en la abundancia de *P. camtschaticus* durante la década del 80 a la elevada abundancia y posible depredación de sus larvas por juveniles de salmones (*Oncorhynchus nerka*). Sin embargo, esta hipótesis ha sido cuestionada por varios autores (Falk-Petersen *et al.* 2011, Stevens 2014c, entre otros). Los primeros estadios juveniles de *Paralithodes camtschaticus* cultivados en el laboratorio y liberados al ambiente fueron presas del cangrejo ermitaño y varias especies de peces (Daly *et al.* 2013). Sin embargo, Stevens (2014 c) destaca que *P. camtschaticus* no constituye una presa importante en la dieta de los principales peces del Océano Pacífico norte. Si bien otras especies, no consideradas aquí, que habitan en el ambiente submareal rocoso podrían tener como presa a los juveniles de centolla en el GSJ, los resultados obtenidos en este capítulo muestran que los juveniles de centolla no constituyen una presa importante para depredadores de niveles tróficos superiores más abundantes en áreas costeras del GSJ. En consecuencia, la depredación por *N. angustata*, *S. oculatus* y *E. megalocyathus*, parecería no ser un factor importante en la regulación del tamaño poblacional de la centolla.

El hábitat críptico de los primeros estadios juveniles los hace menos vulnerables a la depredación. Posteriormente los animales crecen y la fuerte espinulación del caparazón también podría contribuir a reducir la depredación (Lovrich y Tapella 2014). Los animales serían vulnerables a la depredación durante el periodo de muda-posmuda. Futuros estudios deberán realizarse con énfasis en la depredación de centolla en aquellos meses con mayor actividad de muda.

Dieta comparada con otros decápodos

Los juveniles de centolla tienen hábitos omnívoros, por lo que su dieta es muy diversa (Vinuesa *et al.* 2013) y no se halla solapada con la dieta de los otros decápodos analizados. El cangrejo tractor *P. spinulosum* habita principalmente fondos blandos. Sin embargo, es posible también hallarlos en el ambiente submareal rocoso. El contenido de sedimento y MOP en su dieta sugieren un hábito sedimentofago, aunque no exclusivamente. El cangrejo decorador *E. latreilli* ocupa este ambiente submareal durante la etapa juvenil, pues los adultos ocupan fondos blandos a mayor profundidad (Vinuesa 2005). La dieta de esta especie está caracterizada por un alto contenido de poliquetos, lo cual contrasta con la baja contribución de este ítem presa en la dieta de centolla. Los ejemplares de *E. latreilli* analizados provienen de varios muestreos por lo que la alta incidencia de los poliquetos en la dieta no sería atribuible a un sesgo debido al muestreo.

El cangrejo verde es una especie invasora procedente de la costa atlántica europea y la costa noroeste de África. En las costas patagónicas, fue registrado por primera vez en 2002 en Bahía Camarones (Hidalgo *et al.* 2005) y posteriormente reportada en Comodoro Rivadavia y Puerto Deseado (Vinuesa 2005). Se caracteriza por tener tolerancia a condiciones ambientales variables y ser un depredador agresivo, lo que lo hace exitoso a la hora de colonizar nuevos ambientes y lo convierte en una amenaza para las comunidades locales. Los ejemplares de *C. maenas* analizados en este capítulo fueron capturados mediante tapas, lo cual podría afectar el análisis de la dieta, pero el uso de trampas fue la única metodología eficaz para capturar ejemplares submareales. A pesar de esta limitación del muestreo, los resultados son similares a los obtenidos en otras localidades. Los mitílidos son el principal componente de la dieta de *C. maenas* en el GSJ en línea con lo reportado para el Golfo Nuevo y otras localidades donde la especie ha sido encontrada (Ropes 1968, Elnor 1981, Cordone *et al.* 2020). Dados sus hábitos alimenticios, *C. maenas* podría ser también un potencial depredador de juveniles de *L. santolla*. Sin embargo, en el GSJ esta especie es más abundante en ambientes intermareales y sólo ha sido hallada en ambientes submareales someros hasta 5 m (Barón 2008), lo cual limita la interacción con la centolla.

De todas formas, al intentar comparar la repartición o competencia por recursos entre los decápodos analizados puede haber sesgos dado que los muestreos no fueron simultáneos, por lo que las diferencias entre especies pueden estar reflejando diferencias temporales entre los sitios muestreados.

Como se mencionó anteriormente, el área de cría de la centolla es habitada por una gran diversidad de organismos bentónicos, por lo que los análisis desarrollados en este capítulo contemplan sólo algunas de las posibles interacciones. Al analizar la estructura trófica en el bentos asociado a los bosques de *M. pyrifera* Gil (datos preliminares no publicados) identifica como los principales consumidores secundarios a los caracoles *Pareuthria fuscata* (Bruguière, 1978) y *Trophon geversianus*, el cirripedio *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1788), y las estrellas *Anasterias* ssp., *Cosmasterias lurida* (Philippi, 1858) y *Poraniopsis echinaster* Perrier, 1891, además de juveniles de *L. santolla* (no fueron incluidos otros decápodos en los análisis de Gil). La mayoría de estas especies tendrían, en virtud del conocimiento que se tiene de las mismas, hábitos alimenticios diferentes de los juveniles de centolla.

Conclusión

La depredación es el impacto más directo y conspicuo sobre la regulación de la población, sin embargo, otras interacciones como la competencia por alimento y refugio puede tener un rol importante en la regulación de las poblaciones (Jensen *et al.* 2002). Los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que ni la depredación ni la competencia por alimento con los cangrejos analizados serían factores importantes en la regulación de la población de centolla en el Golfo San Jorge. Sin embargo, deberían analizarse los potenciales depredadores luego de grandes agregaciones de centolla. Además, las megalopas y los primeros estadios juveniles podrían ser presa de numerosos invertebrados con los que coexisten en hábitats críticos y que no fueron analizados. Por último, el hábito generalista oportunista que presenta la especie en cuanto a su dieta reduciría las posibles relaciones de competencia con otros invertebrados.

Conclusiones y consideraciones finales

La centolla *L. santolla*, constituye un recurso valioso para el sector pesquero en el GSJ y aguas aledañas. Los conocimientos sobre su biología en general son ampliamente conocidos (Balzi 2005, Lovrich y Tapella 2014, Lovrich y Vinuesa 2016). Sin embargo, en el GSJ, la información referida a la historia de vida temprana es escasa. Esta tesis aporta información valiosa referida a los primeros años de vida de la especie y puede ser utilizado para incorporar en los modelos de evaluación de *stock* y el manejo de la pesquería en el GSJ.

Las áreas costeras, en general, son sitios de gran importancia biológica, ya que en ella ocurre el asentamiento y crecimiento de una enorme variedad de invertebrados marinos. El GSJ es un ecosistema altamente productivo (Longhurst 2007) y presenta gran importancia económica por ser área de pesca y cría de especies de interés comercial (Dans *et al.* 2020). Particularmente el ambiente submareal rocoso del GSJ es reconocido como un área de gran biodiversidad que sirve como área de cría de numerosas especies (Zaixso *et al.* 2015). Este ambiente, tiene un papel importante en la historia de vida de la centolla ya que en el ocurre el asentamiento y reclutamiento de la especie en el Golfo San Jorge.

La especie tiene un ciclo de vida anual, el grueso de la población se aparea en el mes de diciembre y porta los huevos durante 10 meses aproximadamente (Balzi 2005). El periodo de eclosión larval poblacional en el GSJ se inicia a principios de septiembre y transcurre hasta mediados de octubre. Coincidente con este periodo, ocurre la muda y apareamiento de una fracción de hembras primíparas, distinguibles por la presencia de huevos recientemente extruídos y el caparazón en posmuda, que evidencian un apareamiento reciente.

Las larvas de centolla tienen hábitos bentónicos, pero rápidamente ocuparían hábitats complejos en fondos submareales rocosos. Si bien es conocido que la temperatura es el principal determinante de la duración del desarrollo larval (Anger *et al.* 2004), la inclusión de esta experiencia en la tesis se dio bajo la presunción que otros factores podrían

tambien afectar la duración del desarrollo larval (ej. condición de las hembras y calidad de los huevos). Debido a la alta mortalidad, sólo se completo el desarrollo hasta megalopa. El tiempo promedio en el que ocurre el desarrollo de Z1 a M a $8,5 \pm 0,5$ °C fue de 16,66 días y la duración media de cada estadio zoea de 5,09, 5,61 y 8,87 días respectivamente. Se registraron variaciones en la supervivencia y el tiempo de desarrollo de Z1 a M entre diferentes hembras. Estos resultados están en línea con lo esperado considerando las diferencias de temperatura con trabajos previos (Anger *et al.* 2004, Calcagno *et al.* 2004). El tiempo de desarrollo de Z1 a M es más corto respecto al reportados en el Canal Beagle.

Los fondos submareales complejos proporcionan refugio a las primeras etapas de vida crípticas de gran cantidad de crustáceos (Wahle y Steneck 1991, Eggleston y Armstrong 1995, Loher y Armstrong 2000, entre otros). La franja costera del GSJ se caracteriza por presentar ambientes complejos, en los cuales predominan parches rocosos con gran proliferación de algas e invertebrados, bosques de *M. pyrifera* y fondos blandos con material biogénico. El asentamiento de los primeros estadios tempranos de *Lithodes santolla* ocurre en estructuras tridimensionales complejas, los resultados sugieren que el mismo ocurre en el ambiente de transición entre el bosque de *M. pyrifera* y fondos blandos, hasta 15 m de profundidad. Los datos presentados corresponden a la franja costera hasta los 15 m, si bien esto constituye una limitación del trabajo, parece poco probable, en virtud de los reportado en otras especies de litodidos, que la centolla en el GSJ se asiente a profundidades mayores de los 15, donde predominan fondos blandos de arena y fango. Sin embargo, esta conclusión no invalida el hecho que el asentamiento de la especie ocurra en fondos complejos a mayor profundidad en el el sector de plataforma adyacente.

Los resultados obtenidos en este trabajo confirman lo sugerido por Vinuesa *et al.* (2013), los juveniles de centolla permanecen tres años en ambientes costeros para luego migrar a aguas más profundas y fondos blandos. En el ambiente submareal del GSJ predominan ejemplares con un tamaño entre 6,8 a 53,24 mm de LC. Los juveniles presentaron actividad de muda durante todo el año, lo cual podría ser el resultado de una creciente dispersión en la duración de la intermuda. El primer año de vida posmetamorfosis comprende diez grupos modales, el segundo cuatro y el tercero tres. Por lo tanto, los

animales pasarían por nueve mudas hasta alcanzar la talla media de 12,33 mm de LC atribuidos aquí a individuos de un año, tres mudas en alcanzar la talla media de 28,80 mm de LC correspondiente a los individuos de dos años y dos mudas más para alcanzar la talla media de 43,40 mm de LC, correspondiente a individuos de 3 años. La gran variabilidad de tallas observadas en ejemplares de la misma clase anual puede ser atribuida a el registro de actividad de muda durante todo el año, la variabilidad en los incrementos por muda, el prolongado periodo de eclosion de larvas y la existencia de dos fracciones de hembras (aunque se desconocen si hay diferencias en el periodo de eclosión) pueden contribuir a la variabilidad de tallas para ejemplares de una misma clase anual

Las relaciones interspecificas pueden tener un papel crucial en la dinámica de las poblaciones (Jensen *et al.* 2002). El parasitismo, la depredación y la competencia pueden limitar la productividad de una población. A nivel poblacional, la infestación por crustáceos parásitos puede tener un rol importante en la regulación de la población de los hospedadores (Johnson *et al.* 2019). La prevalencia del isópodo parásito *Eremitione tuberculata* fue en general baja y ocurrió con mayor frecuencia en ejemplares 1+ con un rango de talla entre 12,33 y 28,80 mm de LC. En este intervalo de tallas la prevalencia fue significativamente mayor que en los ejemplares de 0+ y 2+. La infestación de *E. tuberculata* tuvo un impacto negativo sobre la condición corporal y el crecimiento de los juveniles de centolla en el Golfo San Jorge. Sin embargo, dada la baja prevalencia media observada no sería un factor relevante en la regulación de la población durante los primeros años de vida de la centolla en el Golfo San Jorge.

La depredación ha sido mencionada como responsable de una reducción del reclutamiento de algunas especies de crustáceos del hemisferio norte (Livingston 1989, Urban 2010). Los resultados obtenidos en este trabajo de tesis muestran que los juveniles de centolla son presas de *Sebastes oculatus* y *Enteroctopus megalocyathus*. Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa fue baja, lo que muestra que no es un item presa importante en la dieta de estos depredadores. Tampoco se registró una superposición con la dieta de *Peltarion spinulosum*, *Eurypodius latreillii* y *Carcinus maenas*. Debido a lo anteriormente expuesto ni la depredación ni la competencia por alimento con los cangrejos

analizados podrían desarrollar un papel importante en la regulación de la población de centolla.

Bibliografía

Annala J. H. 1991. Factors influencing fecundity and population egg production of jasad species, pp: 301–315. En Wenner A. y Kuris, A. (eds.) Crustacean Egg Production. Balkema. Rotterdam.

Anderson G. y W. E Dale. 1981. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda, Epicaridea): morphology and development of larvae in culture. Crustaceana 143-161.

Anderson G. 1990. Postinfection mortality of *Palaemonetes spp.* (Decapoda: Palaemonidae) following experimental exposure to the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda: Epicaridea). Journal of Crustacean Biology 10: 284-292.

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. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues 14: 1–420.

Anger K. 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. Invertebrate Reproduction and Development 49: 175-205.

Anger K., S. Thatje, G. A. Lovrich, y J. Calcagno. 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.

Anger K., G. A. Lovrich, S. Thatje y J. A. Calcagno. 2004. 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.

Akselman R. 1996. Estudios ecológicos en el Golfo San Jorge y adyacencias (Atlántico Sudoccidental). Distribución, abundancia y variación estacional del fitoplancton en relación a factores físico-químicos y la dinámica hidrológica. Tesis Doctora. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 234 pp.

Agresti A. 1992. A Survey of Exact Inference for Contingency Tables. Statistical Science 7: 131-177.

Ambrose R. F. y Nelson B. V. 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. *Marine Ecology* 4: 251-261.

Astete-Espinoza L. P. y C. W. Cáceres. 2000. Efecto del parasitismo del isópodo bopírido *Ionella agassizi* (Isopoda: Epicaridea) (Bornier, 1900) sobre la fisiología respiratoria del nape *Neotrypaea uncinata* (M. Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 243-252.

Attard J. y C. Hudon. 1987. Embryonic development and energetic investment in egg production in relation to size of female lobster (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1157-1164

Aubone A. S., R. Bezzi, R. Castrucci, C. Dato, P. Ibáñez, G. Irusta, M. Perez, M. Renzi, B. Santos, N. Scarlato, M. Simonazzi, L. Tringalli y F. Villarino. 2000. Merluza (*Merluccius hubbsi*), pp: 29-39. En: Bezzi S., R. Akselman y E. Boschi (eds.) Síntesis del estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con la actualización de 1999. INIDEP. Mar del Plata. Argentina.

Aurioles-Gamboa D y F. J. Camacho-Ríos. 2007. Diet and feeding overlap of two otariids, *Zalophus californianus* and *Arctocephalus townsendi*: Implications to survive environmental uncertainty. *Aquatic Mammals* 33: 315-326.

Baeza J. A. y M. Fernández. 2002. Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): The relationship between female behaviour, embryo oxygen consumption and the cost of brooding. *Functional Ecology* 16: 241-251.

Balzi P. P. 1997. Los hábitos alimenticios de la centolla *Lithodes santolla* (Molina) de Golfo San Jorge. *Naturalia Patagónica* 5: 67-87.

Balzi P. P. 2005. Ecología y Biología de la reproducción de la centolla *Lithodes santolla* del golfo San Jorge. Tesis doctoral, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Argentina. 151 pp.

Barón P. 2008. Introducción de especies exóticas en Patagonia: La reciente invasión del cangrejo verde europeo *Carcinus maenas* como modelo para el estudio del impacto ecológico y la planificación de estrategias de control. Informe Final Subproyecto A-B-08. Proyecto Prevención de la contaminación costera y gestión de la diversidad biológica marina (World Bank-GEF-UNDP). 54 pp.

Barrientos C. A., Gonzalez M. T. y Moreno C. A. 2006. Geographical differences in the feeding patterns of red rockfish (*Sebastes capensis*) along South American coasts. *Fisheries Bulletin*. 104: 489-497.

- Beck J. T. 1980. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. Biological Bulletin 159: 1-15.
- Beck M. W. 1995. Size-specific shelter limitation in stone crabs: a test of the demographic bottleneck hypothesis. Ecology 76: 968–980.
- Beninger P. G., L. Chiasson, y R. W. Elner. 1986. The utility of artificial collectors as a technique to study benthic settlement and early juvenile growth of the rock crab, *Cancer irroratus*. Fisheries research 4: 317-329.
- Bernardo J. 1996. Maternal effects in animal ecology. American Zoologist 36: 83-105.
- Bertuche D., C. Fischbach, A. Roux, M. Fernández y R. Piñero. 2000. Langostino (*Pleoticus muelleri*), pp: 179-190. En: Bezzi S., R. Akselman y E. Boschi (eds.) Síntesis del estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con la actualización de 1999. INIDEP. Mar del Plata. Argentina.
- Bhattacharya C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics 23: 115-135 pp.
- Blau S. F., W. E. Donaldson y S. M. Byersdorfer. 1990. Development of Artificial Collectors for Late Larval through Early Benthic Stages of Red King and Tanner Crabs. Alaska Department of Fish and Game. Regional Information Report No. 4K90-29. Alaska Department of Fish and Game.Kodiak. Alaka 30 pp.
- Blau S. F., S. C. Byersdorfer, D. Schmidt y W. E. Donaldson. 1992. First-year indexing of post-larval red king crab abundance by use of sausage-shaped artificial collectors in Chiniak Bay, Alaska, 1990. Technical Fisheries Report No. 92-09. Alaska Department of Fish and Game.Kodiak. Alaka. 43 pp.
- Blau F. S. y S. C. Byersdorfer. 1994. Sausage-shaped artificial collector developed in Alaska to study young-of-year red king crabs. Bulletin of Marine Science 55: 878-886.
- Bluhm B. A., R. Kilada, W. Ambrose, P. E. Renaud y J. H. Sundet. 2019. First record of cuticle bands in the stomach ossicles of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) from Norway. The Journal of Crustacean Biology 39: 703-710.
- Boschi E. E., K. Fischbach y M. I. Iorio. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. Frente Marítimo 10: 7-94.
- Boschi E. E. 2000. Biodiversity of marine decapod brachyurans of the Americas. Journal of Crustacean Biology 20: 337–342.

- Botero L. y J. Atema. 1982. Behavior and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 2: 59-69.
- Bourdon R. 1968. Les Bopyridae des mers europeennes. *Memoirs Museum Nationale de Histoire. Naturelle* 50: 77-424.
- Brown A., S. Thatje, A. Oliphant, C. Munro y K. E Smith. 2018. Temperature effects on larval development in the lithodid crab *Lithodes maja*. *Journal of Sea Research* 139: 73-84.
- Brown A., S. Thatje, K. E. Smith y A. Oliphant. 2019. Intraspecific variability in larval development in the lithodine crab *Lithodes maja*. *Journal of Sea Research* 155: 101813.
- Brusca M., G. A. Lovrich, M. C. Romero, J. A. Calcagno y F. Tapella. 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. Argentina. 44 pp.
- Cahn A. R. 1948. The canned crab industry of Japan. U.S. Department Interior Fisheries and Wildlife Report. No. 314. 50 pp.
- Calcagno J.A., S. Thatje, K. Anger, G. A. Lovrich y A. Kaffenberger. 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.
- Calcagno J. A., K. Anger, G.A Lovrich, S. Thatje y A. Kaffenberger. 2004. Larval development of the subantarctic king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared in the laboratory. *Helgoland Marine Research* 58: 11-14.
- Calcagno J. A., G. A. Lovrich, S. Thatje, U. Nettelmann y K. Anger. 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. *Journal of Sea Research* 54: 221-230.
- Campodónico I. 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en condiciones de laboratorio. (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Anales del Instituto de la Patagonia*. 2: 181-190.
- Campodónico I. y L. Guzmán. 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda: Anomura: Lithodidae). *Crustaceana* 40: 272–285.
- Campodónico I., M. B. Hernández y E. Riveros. 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.

- Canales C., C. Firpo C., C. Mauna y P. Lértora. 2020. Evaluación y diagnóstico del stock de centolla (*Lithodes santolla*) en el Área Patagónica central (43° 30'– 48° LS). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Informe de Investigación n° 5/2020. 38 pp
- Cañete J. I., C. A. Cárdenas, S. Oyarzún, J. Plana, M. Palacios y M. Santana. 2008. *Pseudione tuberculata* Richardson, 1904 (Isopoda: Bopyridae): A parasite of juveniles of the king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Anomura: Lithodidae) in the Magellan Strait, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43: 265–274.
- Cañete J. I., J. A. Díaz-Ochoa, T. Figueroa y A. Medina. 2017. Infestation of *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) on juveniles of *Lithodes santolla* (Magellan region, Chile): a spatial mesoscale analysis. *Latin American Journal of Aquatic Research* 45: 79-93.
- Cárdenas J. C., J. Gibbons, J. Oporto y M. Stutzin. 1987. Impacto de la pesquería de centolla y centollón sobre las poblaciones de mamíferos marinos de Magallanes, Chile. *Ambiente y Desarrollo* 3: 111-119.
- Cárdenas C. A., J. I. Cañete, S. Oyarzún y A. Mansilla. 2007. Podding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1980. *Investigaciones Marinas* 35: 105-110.
- Cordone G., M. Lozada, E. Vilacoba, B. Thalinger, G. Bigatti, D. Lijtmaer y D. E. Galván. 2020. Metabarcoding, direct stomach observation and stable isotope analysis reveal a highly diverse diet for the invasive green crab in Atlantic Patagonia. *BioRxiv* 2020.08.13.249896;
- Carlisle D. B. 1957. On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea: II The terminal anecdysis in crabs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36: 291-307.
- Cash C. E. y R. T. Bauer. 1993. Adaptations of the branchial ectoparasite *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae) for survival and reproduction related to ecdysis of the host, *Palaemonetes pugio* (Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* 13: 111-124.
- Chang E. S. 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 1–14.
- Chang Y. J., C. Sun, Y. Chen y S. Yeh. 2012. Modelling the growth of crustacean species. *Review of Fish Biology and Fisheries* 22: 157-187.

- Cheng J. Y., J. Vannier y D. Y. Huang. 2011. The origin of crustaceans: new evidence from the Early Cambrian of China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 268: 2181-2187.
- Clarke K. R. y Warwick R. M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E. Plymouth. Inglaterra. 256 pp.
- Clements K. D., D. P German, J. Piché, A. Tribollet y J. H. Choat. 2017. Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 729-751.
- Cohen C. S. y R. R. Strathmann. 1996. Embryos at the edge of tolerance: effects of environment and structure of egg masses on supply of oxygen to embryos. *Biological Bulletin* 190: 8-15.
- Conan G. Y. 1985. Periodicity and phasing of molting, pp: 73-100. En: Wenner A. M. y A. A. Balkema (eds.) *Factors in adult growth. Crustacean Issues 3*. Rotterdam.
- Covich A. P., J. H. Thorp y D. C. Rogers. 2010. Introduction to the subphylum Crustacea, pp: 695-723. In Thorp, J. H. and A. P. Covich (eds.) *Ecology and Classification of the Freshwater Invertebrates of North America*. Academic Press Elsevier. San Diego.
- Daly B., A. W. Stoner y G. L. Eckert. 2012. Predator-induced behavioral plasticity of juvenile red King crabs (*Paralithodes camtschaticus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 429: 47-54.
- Daly B., G. L. Eckert y T. D. White. 2013. Predation of hatchery-cultured juvenile red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70: 358-366.
- Dans S. L., A. O. Cefarelli, D. E. Galván, M. E. Góngora, P. Martos y M. A. Varisco (eds.). 2020. Programa de Investigación y Monitoreo del Golfo San Jorge. Pampa Azul. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires. 100pp.
- Darnell M. Z., D. Rittschof, K. M. Darnell y R. E. McDowell. 2009. Lifetime reproductive potential of female blue crabs *Callinectes sapidus* in North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series* 394: 153-163.
- Dawson E. W. y J. C. Yaldwyn. 1985. King crabs of the world or the world of king crabs: An overview of identity and distribution—With illustrated diagnostic keys to the genera of the Lithodidae and to the species of *Lithodes*, pp: 69–106. En Meltef B. (ed.) *International King Crab Symposium. Reporte No. 85-12*. University of Alaska Sea Grant. Anchorage. Alaska.

- DeVries M. C. y R. B. Forward .1989. Rhythms in larval release of the sublittoral crab *Neopanope sayi* and the supralittoral crab *Sesarma cinereum* (Decapoda: Brachyura). *Marine Biology* 100: 241-248
- DeVries M. C. y Forward R. B. 1991. Control of egg-hatching time in crabs from different tidal heights. *Journal of Crustacean Biology* 11: 29-39
- Dew C. B. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1944-1958.
- Di Salvatore P., H. J. Sacristán, M. P. Sotelano, F. Tapella, M. F. Gowland-Sainz y G. A Lovrich. 2020. Southern King Crab larval survival: From intra and inter-female variations to a fishery-induced mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Díaz-Arce N., P. Di Salvatore, M. F. Gowland-Sainz y G. A. Lovrich G. A. 2019. Differential reproductive investment in females of *Lithodes santolla* (Decapoda: Anomura) from different regions of southern South America. *Scientia Marina* 83: 327-336.
- Drach P. 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacé Décapodes. *Annales de l'Institut Oceanographique* 19: 103-391.
- Donaldson W. E., S. Byersdorfer, D. Pengilly y S. F. Blau. 1992. Growth of red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, (Tilesius, 1815), in artificial habitat collectors at Kodiak, Alaska. *Journal of Shellfish Research* 11: 85-89.
- Dvoretsky A. G. y V. G. Dvoretsky. 2014. Size-at-age of juvenile red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the coastal Barents Sea. *Cahiers Biologie Marine* 55: 43-48.
- Elnor R. W. 1981. Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Hebert, southwestern Nova Scotia. *Journal of Shellfish Research* 1: 89-94.
- Eggleston D. B. y D. A. Armstrong. 1995. Pre and post-settlement determinants of estuarine Dungeness crab recruitment. *Ecological Monographs* 65: 193-216.
- Escobar H. 2007. Desarrollo de condiciones de cultivo larvario de la centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae): Efecto en la supervivencia, fisiología y comportamiento natatorio. Tesis Doctoral. Facultad de Pesquerías y Oceanografía. Universidad Austral de Chile. Chile. 89 pp
- Escrache F. 2009. Variaciones del meroplancton costero de crustáceos en la zona central del golfo San Jorge (Argentina). Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de la Patagonia San Juan Bosco. Argentina 44 pp.

- Falk-Petersen J., P. Renaud y N. Anisimova. 2011. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea—a review. *Journal of Marine Science* 68: 479-488.
- Fernández M., O. Iribarne y D. Armstrong. 1993. Habitat selection by young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology. Progress Series* 92: 171-177.
- Fernández M., A. Roux, E. Fernández, J. Caló, A. Marcos y H. Aldacur. 2003. Grain-size analysis of surficial sediments from Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 83: 1193-1197.
- Feruglio E. 1950. Descripción geológica de la Patagonia. Dirección General Yacimientos Petrolíferos Fiscales 1: 334 pp.
- Firpo C., J. Wyndgaard, C. Mauna y P. Lértora. 2015. Variación interanual del porcentaje de huevos de la centolla (*Lithodes santolla*), del sector patagónico central. IX Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Ushuaia. Argentina. 337 pp.
- Firpo C. 2020. Análisis de los patrones espacio-temporales de la distribución poblacional de centolla *Lithodes santolla*, en el sector patagónico central. Tesis doctoral, Universidad Universidad Nacional de Mar del Plata. 255 pp.
- Fogarty M. J. y L. O'Brien. 2009. Recruitment in marine fish populations, pp: 11-47. En: Jakobsen T., M. J. Fogarty, B. A. Megrey, E. Moksness (eds.) *Fish Reproductive Biology Implications for Assessment and Management*. Blackwell Publishing Ltd. West Sussex. England.
- Forward R. B. 1987. Larval release rhythms of decapod crustaceans: An overview. *Bulletin of Marine Science* 41: 165-176.
- Freeman G. H. y T. R. Halton. 1951. Note on exact treatment of contingency, goodness-of-fit and other problems of significance. *Biometrika* 38: 141-149.
- Gaines S. D. y M. D. Bertness. 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* 360: 579-580.
- Gardner C. 1997. Effect of size on reproductive output of giant crabs *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck): Oziidae. *Marine and Freshwater Research* 48: 581-587.
- Gardner C. 1999. Spider crab aggregation on Tasmania's northwest coast. *Invertebrata* 14: 1-2.

- Gayanilo F. C., P. Sparre y D. Pauly. 2004. The FAO ICLARM Stock Assessment Tools II Windows Version (FISAT II) user's guide. FAO Computerized Information Series Fisheries 8. 183 pp.
- Geaghan J. 1973. Resultados de las investigaciones sobre centolla *Lithodes antartica* (Jacquinot). Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes 52: 70 pp
- Giménez L. y K. Anger. 2001. Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 260: 241-257.
- Glembocki N. G., G. N. Williams, M. E Góngora, D. A. Gagliardini y J. M. L. Orensanz. 2015. Synoptic oceanography of San Jorge Gulf (Argentina): A template for Patagonian red shrimp (*Pleoticus muelleri*) spatial dynamics. Journal of Sea Research 95: 22-35.
- Goni R., A. Quetglas y O. Renones. 2003. Size at maturity, fecundity and reproductive potential of a protected population of the spiny lobster *Palinurus elephas* (Fabricius, 1787) from the western Mediterranean. Marine Biology 143: 583-592.
- Góngora M. E., D. González-Zevallos, A. Pettovello y L. Mendía. 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge Patagonia, Argentina. Latin American Journal of Aquatic research 40: 1-11.
- González M. T. y E. Acuña. 2004. Infestation by *Pseudione humboldtensis* (Bopyridae) in the squat lobster *Cervimunida johni* and *Pleuroncodes monodon* (Galatheididae) off northern Chile. Journal of Crustacean Biology 24: 618-624.
- Gokoglu M., S. Teker y J. Korun. 2020. Infestation rate and impacts of *Epipenaeon ingens* on growth and reproduction of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). Acta Aquatica: Aquatic Sciences Journal 7: 50-53.
- Guerra A. 1978. Sobre la alimentación y el comportamiento alimentario de *Octopus vulgaris*. Investigación Pesquera 42: 351-364.
- Guzmán L., E. Daza, C. Canales, S. Cornejo, J. C. Quiroz y M. González. 2004. Estudio biológico pesquero de centolla y centollón en la XII Región. Informe de Instituto de Fomento Pesquero. Fondo de Investigación Pesquera 2002 15: 1-365.
- Hall S. y S. Thatje. 2009. Global bottlenecks in the distribution of marine Crustacea: Temperature constraints in the family Lithodidae. Journal of Biogeography 36: 2125-2135.

- Hall S. y S. Thatje. 2011. Temperature-driven biogeography of the deep-sea family Lithodidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Southern Ocean. *Polar Biology* 34: 363-370.
- Hall S. y S. Thatje. 2018. Evolution through cold and deep waters: the molecular phylogeny of the Lithodidae (Crustacea: Decapoda). *The Science of Nature* 105: 3-15.
- Hamasaki K. 2003. Effects of temperature on the egg incubation period, survival and developmental period of larvae of the mud crab *Scylla serrata* (Forskål) (Brachyura: Portunidae) reared in the laboratory. *Aquaculture* 219: 561-572.
- Hartnoll R. G. 1982. Growth, pp: 111-196. En D. E. Bliss y L. G. Abele (eds.) *The biology of Crustacea. Volume 2. Embryology, morphology, and genetics.* Academic Press. New York.
- Hartnoll R. G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output, pp: 101-128. En A. M. Wenner (ed.) *Crustacean Issues. 3. Factors in adult growth.* A. A. Balkema, Rotterdam.
- Hartnoll R. G. 2001. Growth in Crustacea – twenty years on. *Hydrobiologia* 449: 111-122.
- Herter H., B. Daly, J. S. Swingle y C. Lean. 2011. Morphometrics, fecundity, and hatch timing of blue king crabs (*Paralithodes platypus*) from the Bering Strait, Alaska, USA. *Journal of Crustacean Biology* 31: 304-312.
- Herrnkind W. F. y M. J Butler. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 34: 23-30.
- Hjelset A. M., E. M Nilssen y J. H. Sundet. 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: 73-80.
- Hiatt R. M. 1948. The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes*. *Pacific Science* 2: 135-213.
- Hidalgo F. J., P. J. Baron y J. L. M. Orensanz 2005. A prediction come true: the green crab invades the Patagonian coast. *Biological Invasions* 7: 547-552.
- Ibáñez C. M. y Chong J. V. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88: 793-798.

Iribarne O., M. Fernández y D. Armstrong. 1994. Does space competition regulate density of juvenile Dungeness crab *Cancer magister* Dana in sheltered habitats? *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 183: 259-271.

Ivanov B. G. 2002. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the eastern Okhotsk Sea: Problems of stock management and research, pp: 651–680. En Paul A. J., G. Dawe, R. W. Elner, G. Jamieson, G. H. Kruse, R. S. Otto, B. Sainte-Marie, T. C. Shirley y D. Woodby (eds.) *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics*. University of Alaska Sea Grant Collage. Fairbanks. Alaska.

Jensen G. C. y D. A. Armstrong 1989. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Island, Alaska and comparison to a congener, *P. camtschatica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 932-940.

Jensen G. C., P. S. McDonald y D. A. Armstrong 2002. East meets west: competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus spp.* *Marine Ecology Progress Series* 225: 251-262.

Jewett S. C., N. A. Sloan y D. A. Somerton. 1985. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from northern British Columbia. *Journal of Crustacean Biology* 5:377-387.

Johnson S. C., Z. Kabata y B. F. Nowak 2019. Effects of Parasitic Crustacea on Hosts, pp: 267-329. En Smit N., N. Bruce, K. Hadfield (eds.) *Parasitic Crustacea*. Zoological Monographs, Volume 3. Springer. Cham.

Kaminsky J., M. Varisco, M. Fernández, R. Sahade y P. Archambault. 2018. Spatial analysis of benthic functional biodiversity in San Jorge Gulf, Argentina. *Oceanography* 31: 104-112.

Kilada R., B. Sainte-Marie, R. Rochette, N. Davis, C. Vanier y S. Campana. 2012. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1728-1733.

Kilada R. y J. G. Driscoll. 2017. Age determination in crustaceans: review: *Hydrobiologia* 799: 21-3.

Kittaka J. y B. G. Stevens. 2002. Settlement by the glaucothoe of king crabs, genus *Paralithodes*. *Fisheries science* 68: 401-404.

Kittaka J., B. G. Stevens, S. Teshima y M. Ishikawa. 2002. Larval culture of the king crabs *Paralithodes camtschaticus* and *P. brevipes*, pp: 189-209. En Paul A. J., E. G. Dawe, R. Elner, G. S. Jamieson, G. H. Kruse, R. S. Otto, B. Sainte-Marie, T.C. Shirley y D. Woodby (eds.) *Crabs*

in cold water regions: Biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant Collage. Fairbanks. Alaska.

Krepper C. M. y A. L. Rivas. 1979. Análisis de las características oceanográficas de la zona austral de la plataforma continental argentina y aguas adyacentes. Acta Oceanographica Argentina 2: 55-82.

Koopman H. N. y Z. A. Siders. 2013. Variation in egg quality in blue crabs, *Callinectes sapidus*, from North Carolina: does female size matter? Journal of Crustacean Biology 33: 481-487.

Kurata H. 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. Bulletin of Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory 24: 1-115.

Kuris A. M. y K. D. Lafferty. 1992. Modelling crustacean fisheries: effects of parasites on management strategies. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 327-336.

Lange S. y F. Schram. 1999. Evolución y filogenia de los crustáceos. Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa 26: 235-254.

Langton R. W. 1982. Diet overlap between atlantic cod, *gadus morhua*, silver hake, *merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest atlantic. Fishery Bulletin 80: 745 - 759

Leland J. C., J. Coughran y D. J. Bucher. 2011. A preliminary investigation into the potential value of gastric mills for ageing crustaceans. Crustacean Monographs 15: 57-68.

Lértora P., G. Bambill, C. Firpo, C. Mauna, V. Mango. 2019. Cultivo de larvas y juveniles de centolla (*Lithodes santolla*) a partir de reproductores provenientes del sector patagónico sur, Argentina. X Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Buenos Aires. Argentina 157 pp.

Levenberg K. 1944. A method for the solution of certain non-linear problems in least squares. Quarterly of applied mathematics 2: 164-168.

Link J. S., W. T. Stockhausen y E. T. Methratta. 2005. Food-web theory in marine ecosystems, pp: 98-114. En: Belgrano A., U. M. Scharler, J. Dunne J. y R. E. Ulanowicz (eds) Aquatic Food Webs: an ecosystem approach. Oxford University Press. Oxford.

Livingston P. A. 1989. Interannual trends in Pacific Cod, *Gadus macrocephalus*, predation on three commercially important crab species in the eastern Bering Sea. Fishery Bulletin. 87: 807-827.

Livingston P. A. 1991. Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1984 to 1986. NOAA Tech. Memo. NMFS F/NWC 207, Seattle, Wash.

Livingston P. A., A. Ward, G. M. Lang y M. S. Yang. 1993. Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the Eastern Bering Sea from 1987 to 1989. NOAA Tech. Memo. NMFS AFSC-11. Seattle. Wash.

Loher T. y D. A. Armstrong. 2000. Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 245: 83-109.

Loher T., D. A. Armstrong y B. G. Stevens. 2001. Growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay (Alaska) elucidated from field sampling and analysis of trawl-survey data. *Fishery Bulletin* 99: 572-588.

Longhurst A. R. 2007. *Ecological geography of the sea*. Academic Press Elsevier 2nd edición. San Diego. California. Estados Unidos. 527 pp.

Lovrich G. A. 1997. The mixed fishery for king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) in Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones Marinas* 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. 2014. Lithodidae, pp: 241-261. En J. A. Calcagno (eds.) *Invertebrados del Mar Argentino*. Vazquez Mazzini. Buenos Aires. Argentina.

Lovrich G. A. y J. H. Vinuesa. 1995. Growth of immature false southern king crab, *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae), in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 59: 87-94.

Lovrich G. A., J. H. Vinuesa y B. D. Smith. 2002. Growth, maturity, and mating of male southern king crab (*Lithodes santolla*) in the Beagle Channel, Argentina, pp: 147-168 En Paul A. J., E. G. Dawe, R. Elnor, G. S. Jamieson, G. H. Kruse, R. S. Otto, B. Sainte-Marie, T.C. Shirley y D. Woodby (eds.) *Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics*. University of Alaska Sea Grant Collage. Fairbanks. Alaska.

Lovrich G. A., S. Thatje, J. A. Calcagno, K. Anger, y A. Kaffenberger. 2003. 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 J. H. Vinuesa. 1993. Reproductive biology of the false southern king crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. Fisheries Bulletin 91: 664-675.
- Lovrich G. A. y F. Tapella. 2014. Souther King Crabs, pp: 241-261. En: Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management. CRC. Press. Boca Ratón. Florida.
- Lovrich G. A. y J. H. Vinuesa. 2016. Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae). El mar Argentino y sus recursos pesqueros 6: 183-212.
- Luppi T., E. Spivak y K. Anger. 2001. Experimental studies of predation and cannibalism in recruits of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus dawangulatus* (Brachyura: Grapsidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 265: 29-48.
- Marcinkevicius M., Parra G. y Fiedorowicz Kowal M. 2012. Dieta de *Bovichthus argentinus* (Perciformes, Bovichtidae) en el área central del Golfo San Jorge. VIII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Comodoro Rivadavia. Argentina. 77 pp.
- Marcinkevicius M. S. 2020. Biología reproductiva y alimentación del esgrófalo *Sebastes oculatus* Valenciennes 1833 (Pisces, Sebastidae) en el área central del Golfo San Jorge (Argentina). Universidad Nacional de La Plata. Argentina. 107 pp.
- Markham J. C. 1986. Evolution and zoogeography of the Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda, pp: 143-164. En: Gore R. H. y K. L. Heck (eds.) Crustacean biogeography. A. A. Balkema. Rotterdam.
- Marquardt D. W. 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. Journal of the society for Industrial and Applied Mathematics 11: 431-441.
- Marshall D. J., R. Bonduriansky y L. F. Bussière, L.F.2008. Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. Ecology 89: 2506-2517.
- Marteinsdottir G. y G. A. Begg. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine Ecology. Progress Series 235: 235-256.
- Martin J. W. y G. E. Davis. 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 39: 1-124.
- Marx J. y W. Herrnkind. 1985. Factors regulating microhabitat use by young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*: food and shelter. Journal of Crustacean Biology 5: 650-656.

- Matsuura S. y K. Takeshita. 1985. Development and decrease in number of eggs attached to pleopods of laboratory-reared king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), pp: 155-165. En Proceedings of the International King Crab Symposium. Report No. 85-12. University of Alaska Sea Grant Program. Anchorage. Alaska.
- Mauchline J. 1973. The broods of British Mysidacea (Crustacea). Journal of Marine Biological Association of United Kingdom 53: 569-572.
- Mauchline J. 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters – an assessment. Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer 37: 162-169.
- Mauna A., C. Firpo y J. Wyngaard. 2017. Marcación de centolla (*Lithodes santolla*) en aguas adyacentes al Golfo San Jorge 2014-2016. Informe de investigación Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero 35 14 pp.
- McDermott J. J. 1991. Incidence and host-parasite relationship of *Leidyia bimini* (Crustacea, Isopoda, Bopyridae) in the brachyuran crab *Pachygrapsus transversus* from Bermuda. Ophelia 33: 71-95.
- McLaughlin P. A. 2014. Systematics of king crabs, pp: 31-46. En: Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management. CRC Press. Boca Ratón. Florida.
- McLaughlin P. A., K. Anger, A. Kaffenberger y G. A. Lovrich. 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., K. Anger, A. Kaffenberger y G. A. Lovrich. 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., T. Komai, R. Lemaitre y R. L. Rahayu. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Parte 1 Lithodoidea, Lomisoidea, and Paguroidea. Raffles Bulletin of Zoology 23: 5-107.
- McMurray G., A. H. Vogel, P. A. Fishman, D. A. Armstrong, y S. C. Jewett. 1986. Distribution of Larval and Juvenile Red King Crabs (*Paralithodes camtschatica*) in Bristol Bay, pp: 267-477. En Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program. Report No. 53. NOAA Office of Marine Pollution Assessment. Alaska Office Anchorage. Alaska

- Militelli M. I., C. Firpo, K. A. Rodrigues y G. J. Macchi. 2019. Egg production and validation of clutch fullness indices scale of southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Central Patagonian Sector, Argentina (44°-48° S). *Fisheries Research* 211: 40-45.
- Militelli M. I., C. Firpo, A. C. Mauna, K. A. Rodrigues y G. J. Macchi. 2019. Reproductive potential of southern king crab (*Lithodes santolla*) in South Patagonian Sector (south 48° S), a new fishery area. *Fisheries Research* 229: 105595.
- Miller S., S. McDonald y B. Williams. 2013. Benthic invertebrate monitoring at the Ngā Motu / Sugar Loaf Islands Marine Protected Area, 2001–2003. New Zealand department of Conservation. DOC Research and Development series 335. 67 pp
- Miranda-Vargas P. y D. Roccatagliata. 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.
- Miron B., B. Boudreau y E. Bourget. 1995. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Marine Ecology Progress Series* 124: 301-305.
- Moksnes P. 2002. The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 41-73.
- Moksnes P., R. Lipcius, L. Pihl y J. van Montfrans. 1998. Cannibal–prey dynamics in young juveniles and postlarvae of the blue crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215: 157-187.
- Moland E., E. M. Olsen y N. C. Stenseth. 2010. Maternal influences on offspring size variation and viability in wild European lobster *Homarus gammarus*. *Marine Ecology. Progress Series* 400: 165-173.
- Mori M., S. Orecchia y F. Biagi. 1999. The occurrence of the bopyrid parasite *Pseudione crenulata* G. O. Sars (Isopoda, Epicaridea) in the branchial chamber of *Munida tenuimana* GO Sars (Crustacea: Anomura) from North Tyrrhenian Sea. *Doriana* 7: 1-5.
- Muñoz G., F. Garcías, V. Valdebenito y M. George-Nascimento. 2001. Parasitofauna y alimentación de *Notothenia cf angustata* Hutton, 1875 (Pisces: Nototheniidae) en el intermareal de dos localidades del Golfo de Arauco, Chile. *Boletín chileno de parasitología*, 56: 29-33.

Nakanishi T. 1987. Rearing condition of eggs, larvae and post-larvae of king crab. Bulletin of the Japan Sea Regional Fisheries Laboratory 37: 57-161.

NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Biology Processing Group. 2014. Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) Ocean Color Data, NASA OB. DAAC. Greenbelt. Mariland. Estados Unidos. http://doi.org/10.5067/ORBVIEW-2/SEAWIFS_OC.2014.0. Acceso 10/06/2019.

Naylor J. K., E. W. Taylor y D. B. Bennett. 1999. Oxygen uptake of developing eggs of *Cancer pagurus* (Crustacea: Decapoda: Cancridae) and consequent behaviour of the ovigerous females. Journal of Maine Biology Association. UK 79:305-315

O'Halloran M. J. y R. K. O'Dor. 1988. Molt cycle of male snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from observations of external features, setal changes, and feeding behavior. Journal of Crustacean Biology 8:164-176.

Orensanz J. M., J. Armstrong, D. Armstrong y R. Hilborn. 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion—The multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the greater GOA. Reviews in Fish Biology and Fisheries 8:117-176.

Ortega C. S. R. 2007 Desarrollo de técnicas del cultivo larvario de *Lithodes santolla* (molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae). Efecto de la densidad de cultivo y porcentaje de recambio de agua en la supervivencia y tiempo de desarrollo larval. Tesis de Grado, Facultad de Pesquerías y Oceanografía, Universidad Austral de Chile, Chile. 53 pp.

Otto R. S. 1985. Management of Alaskan king crab stocks in relation to the possible effects of past policies, pp: 447-481. En Proceedings of the International King Crab Symposium. Alaska Sea Grant Report No. 85-12. University of Alaska Fairbanks. Fairbanks. Alaska.

Otto R. S. 2014. History of King Crab Fisheries with Special Reference to the North Pacific Ocean: Development, Maturity, and Senescence, pp: 81-138. En: Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management. CRC. Press. Boca Ratón. Florida.

Otto R. S. y P. A. Cummiskey. 1990. Growth of adult male blue crab (*Paralithodes platypus*), pp: 259–271. En Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Alaska Sea Grant College Program Report No. 90-04. University of Alaska Fairbanks. Fairbanks. Alaska.

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, pp: 65–90. En Proceedings of the International Symposium on King and

Tanner Crabs. Alaska Sea Grant College Program Report No. 90-04, University of Alaska Fairbanks. Fairbanks. Alaska.

Ouellet P. y F. Plante. 2004. An investigation of the sources of variability in American lobster (*Homarus americanus*) eggs and larvae: female size and reproductive status, and interannual and interpopulation comparisons. *Journal of Crustacean Biology* 24: 481-495.

Palma A. T., L. M. Pardo, R. Veas, C. Cartes, M. Silva, K. Manríquez, A. Díaz, C. Muñoz y F. P. Ojeda. 2006. Coastal brachyuran decapods: settlement and recruitment under contrasting coastal geometry conditions. *Marine Ecology Progress Series* 316: 139-153.

Palma E. D., R. P. Matano y A. R. Piola. 2008. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Stratified ocean response to local and offshore forcing. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113: C11010.

Pardo L. M., C. Guisado y E. Acuna. 1998. *Pseudione humboldtensis*, a new species (Isopoda: Bopyridae) of parasite of *Cervimunida johni* and *Pleuroncodes monodon* (Anomura: Galatheidae) from the northern coast of Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111: 272-277.

Paschke K., P. Gebauer y T. Hausen. 2006. Cultivation of *Lithodes santolla* in Chile: Advances in the last six years using multiple approaches in Puerto Montt, Chile, pp: 65–70. En: B. G. Stevens (eds.) *Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation Workshop Proceedings*. University of Alaska Sea Grant Program. Kodiak, Alaska.

Paschke K., J. P. Cumillaf, S. Loyola, P. Gebauer, M. Urbina, M. E. Chimal, C. Pascual y C. Rosas. 2010. Effect of dissolved oxygen level on respiratory metabolism, nutritional physiology, and immune condition of southern king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae). *Marine Biology* 157: 7-18.

Paul A. J. y J. M. Paul. 2001. Growth of juvenile golden king crabs *Lithodes aequispinus* in the laboratory. *Alaska Fishery Research Bulletin* 8: 135-138.

Perales S. 2002. Distribución y características biológicas de *Blidingia minima* (Chloropyta) en Punta Maqueda (golfo San Jorge). Tesis de Maestría, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina. 189 pp.

Pérez-Barros P., V. Confalonieri, K. Paschke y G. A. Lovrich. 2015. Incongruence between molecular and morphological characters in the southern king crabs *Lithodes santolla* and *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura). *Polar Biology* 38: 2097-2107.

- Pérez-Barros P., N. V. Guzmán, V. A. Confalonieri y G. A. Lovrich. 2020. Molecular identification by polymerase chain reaction – restriction fragment length polymorphism of commercially important lithodid species (Crustacea: Anomura) from southern South America. *Regional Studies in Marine Science* 10:1027.
- Petric M., J. Ferri y I. Mladineo. 2010. Growth and reproduction of *Munida rutilanti* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) and impact of parasitism by *Pleurocrypta* sp. (Isopoda: Bopyridae) in the Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1395-1404.
- Petriella A. M. y Boschi E. E. 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Investigaciones marinas* 25: 135-157.
- Pike R. B. 1960. The biology and post-larval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* GO Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kröyer)[= *Phryxus abdominalis* Kröyer]. *Zoological Journal of the Linnean Society* 44: 239-251.
- Pirtle J. L. y A. W. Stoner. 2010. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) early post-settlement habitat choice: Structure, food, and ontogeny. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 393:130-137.
- Pirtle J. L., G. L. Eckert y A. W. Stoner. 2012. Habitat structure influences survival and predator-prey interactions of early juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*). *Marine Ecology Progress Series* 465: 169-184.
- Pisoni J. P., A. L. Rivas y M. Tonini. 2020. Coastal upwelling in the San Jorge Gulf (Southwestern Atlantic) from remote sensing, modelling and hydrographic data. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 245: 106919.
- Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor. 2011. Introduction of the biology of squat lobster, pp: 1-38. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton.
- Powell G. C. 1967. Growth of king crabs in the vicinity of Kodiak Island, Alaska. Alaska Department of Fish and Game. Information Leaflet No. 92, 106 pp.
- Powell G. C. y R. B. Nickerson. 1965. Reproduction of king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 22: 101-111.
- Powell G. C., B. Shafford y M. Jones. 1973. Reproductive biology of young king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) at Kodiak, Alaska. *Proceedings of the National Shellfisheries Association* 63: 77-87.

- Punta G., Yorio P. y G. Herrera. 2003. Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 115: 307-315.
- Quinn G. P. y M. J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologist*. 1ra ed. Cambridge University Press. 537 pp.
- Ramírez-Llodra E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 88-162.
- Rayner G. W. 1935. The Falkland species of the crustacean genus *Munida*. *Discovery Report* 10: 211-245.
- Rehbein S. A. L. 2009. Evaluación de sistemas de cultivo y dietas para juveniles de *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae), y obtención de un indicador fisiológico que permita la identificación de individuos con alta tasa de crecimiento, bajo condiciones de laboratorio. Tesis Doctoral, Universidad Austral de Chile, Chile. 66 pp.
- Richardson H. 1904. Contributions to the natural history of the Isopoda. *Proceedings of the United States National Museum* 27: 1-89.
- Reid W. D. K., J. Watts, S. Clarke, M. Belchier y S. Thatje. 2007. Egg release, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). *Polar Biology* 30: 1213-1218.
- Reinhard E. G. 1956. Parasitic castration of Crustacea. *Experimental Parasitology* 5: 79-107.
- Reinhard E. G. 1958. Rhizocephala of the family Peltogastridae parasitic on West Indian species of Galatheididae. *Proceeding of the United States National Museum* 108: 295-307.
- Reta R. 1986. Aspectos oceanográficos y biológicos pesqueros del golfo San Jorge. Seminario de Grado de Licenciatura en Oceanografía. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 135 pp.
- Roccatagliata D. y M. T. Jordá. 2002. Infestation of the fiddler crab *Uca uruguayensis* by *Leidya distorta* (Isopoda, Bopyridae) from the Río de la Plata estuary, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 22: 69-82.
- Roccatagliata D. y G. A. Lovrich. 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 19: 720-729.

Rodhouse P. G. y Nigmatullin C. M. 1996. Role as consumers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351: 1003-1022

Rodríguez S. R., F. P. Ojeda y N. C. Inestrosa. 1993. Settlement of marine benthic invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97: 193-207.

Roegner G. C. 1991. Temporal analysis of the relationship between settlers and early recruits of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 151: 57-69.

Román-Contreras R. y I. Wehrtmann. 1997. A new species of bopyrid isopod, *Pseudione chilensis*, a parasite of *Nauticaris magellanica* (A. Milne-Edwards, 1891) (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 110: 242-248.

Romero-Rodríguez J., R. Román-Contreras, S. Cházaro-Olvera y M. A. Martínez-Muñoz. 2016. Growth of individuals within the parasite-host association *Bopyrina abbreviata* (Isopoda, Bopyridae) and *Hippolyte zostericola* (Decapoda, Caridea), and variations in parasite morphology. *Invertebrate Reproduction and Development* 60: 39-48.

Romero M., G. A Lovrich, F. Tapella y S. Thatje. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 359-365.

Romero M. C., F. Tapella, C. L. Buck y B. G. Stevens. 2010. Effects of reproductive stage and temperatura on rates of oxygen consumption in *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Journal of Crustacean Biology* 30: 393–400.

Ropes J. W. 1968. The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fishery Bulletin* 67: 183-203.

Ross V. A. S. 2007. Respuesta de larvas y primer juvenil de *Lithodes santolla* (Molina 1782) a distintas concentraciones de oxígeno. Tesis de Grado, Facultad de Pesquerías y Oceanografía, Universidad Austral de Chile, Chile. 36 pp.

Rousset F., F. Thomas, T. De Meeus y F. Renaud. 1996. Inference of Parasite-Induced Host Mortality from Distributions of Parasit Loads. *Ecology* 77: 2203-2211.

Ruiz N., M. Variso, J. Colombo y N. Bovcon. Evolución de la pesquería de centolla (*Lithodes santolla*) en aguas chubutenses en el período 2011-2018. Informe de investigación del Instituto de Desarrollo Costero – Centro de Investigación y Transferencia Chubut y la Secretaría de Pesca de la Provincia de Chubut 41 pp.

- Saborowski R., S. Thatje, J. A. Calcagno, G. A Lovrich y K. Anger. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Marine Biology* 149: 865-873.
- Sato T. y N. Suzuki. 2010. Female size as a determinant of larval size, weight, and survival period in the coconut crab, *Birgus latro*. *Journal of Crustacean Biology* 30: 624–628
- Schwentner M., S. Richter, D. C Rogers y G. Giribet. 2018. Tetraconatan phylogeny with special focus on Malacostraca and Branchiopoda: highlighting the strength of taxon-specific matrices in phylogenomics. *Proceedings of the Royal Society* 285: 20181524.
- Schuldt M. y A. Rodrigues-Capítulo. 1985. Biological and pathological aspects of parasitism in the branchial chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by infestation with *Probopyrus cf. oviformis* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Invertebrate Pathology* 45: 139-146.
- Servicio de Hidrografía Naval. 2018. <http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/tmareas>. (Consultado en junio del 2018).
- Sheridan M., R. Officer, I. O'Connor y C. Lordan. 2015. Investigating the feasibility of using growth increments for age determination of Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) and brown crab (*Cancer pagurus*). *Journal of Crustacean Biology* 35: 495-498.
- Sheridan M., I. O'Connor y A. C. Henderson. 2016. Investigating the effect of molting on gastric mill structure in Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) and its potential as a direct ageing tool. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 484: 16–22.
- Sheridan M. y I. O'Connor. 2018. Evidence of complete gastric mill ossicle loss at ecdysis in the European green crab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Decapoda: Brachyura: Carcinidae). *Journal of Crustacean Biology* 38: 435-442.
- Shields J. D. 2012. The impact of pathogens on exploited populations of decapod crustaceans. *Journal of invertebrate pathology* 110: 211-224.
- Shirley T. C. y S. Zhou. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). *Journal of Crustacea 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.
- Sloan N. A. 1985. Life history characteristics of fjord-dwelling golden king crabs *Lithodes aequispina*. *Marine ecology progress series* 22: 219-228.

Smith B. D. y G. S. Jamieson. 1989. Growth of male and female *Dungeness crabs* near Tofino, British Columbia. Transactions of the American Fisheries Society 118: 556-563.

Smith A. E., J. W. Chapman y B. R. Dumbauld. 2008. Population structure and energetics of the bopyrid isopod parasite *Orthione griffenis* in mud shrimp *Upogebia pugettensis*. Journal of Crustacean Biology 49: 114-126.

Somerton D. A. y R. S. Otto. 1986. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina*, in the eastern Bering Sea. Fishery Bulletin 84: 571-584.

Sotelano M. P. 2012. Biología de los estadios juveniles tempranos de *Lithodes santolla* del Canal Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires. Argentina. 219 pp.

Sotelano M. P., M. F. Gowland-Sainz, M.J. Diez y G. A. Lovrich 2013. Distribution of *Lithodes confundens* Macpherson, 1988 (Decapoda, Anomura) along the Atlantic continental shelf of southern South America. Crustaceana 86: 246-252.

Sotelano M. P., G. A. Lovrich, P. Di Salvatore, O. Florentín, A. Giamportone y F. Tapella. 2018. Suspended mesh-bags enclosures for Southern King Crab *Lithodes santolla* (Molina 1782) larvae and juvenile culture in the sea. Aquaculture 495: 575-581.

Steneck R. S. 2006. Possible demographic consequences of intraspecific shelter competition among American lobsters. Journal of Crustacean Biology 26: 628-638.

Stevcic Z. 1971. Laboratory observations on the aggregations of the spiny spider crab (*Maja quinado* Herbst). Animal Behavior 19: 18-25.

Stevens B. G. 2003. Settlement, substrate preference, and survival of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) glaucothoe on natural substrata in the laboratory. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 283: 63-78.

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. 2012. Growth of juvenile red king crabs, *Paralithodes camtschaticus*, through sequential molts in the laboratory. Journal of Crustacean Biology 32: 215-222.

Stevens B. G. 2014 a. King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Ratón. Florida 608 pp

- Stevens B. G. 2014 b. Development and Biology of King Crab Larvae, pp: 233-260. En: Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Ratón. Florida.
- Stevens B. G. 2014 c. Biology and Ecology of Juveniles King Crabs, pp: 261-284. En Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Ratón. Florida.
- Stevens B. G. y R. A MacIntosh. 1991. Eastern Bering Sea juvenile red king crab survey. Cruise results supplement, 91-1 Ocean Hope 3. National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center, Kodiak Fisheries Research Center Kodiak
- Stevens B. G., J. A. Haaga y W. E. Donaldson. 1994. Aggregative mating of Tanner crabs *Chionoecetes bairdi*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 1273–1280.
- Stevens B. G. y J. Kittaka. 1998. Postlarval settling behavior, substrate preference, and time to metamorphosis for red king crab *Paralithodes camtschaticus*. Marine Ecology Progress Series 167: 197-206.
- Stevens B. G. y K. M. Swiney. 2005. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 321: 1-11.
- Stevens B. G. y K. M. Swiney. 2007. Hatch timing, incubation period, and reproductive cycle for captive Primiparous and multiparous red king crab, *Paralithodes camtschaticus*. Journal of Crustacean Biology 27: 37-48.
- Stevens B. G., S. Persselin y J. Matweyou. 2008 a. Survival of blue king crab larvae, *Paralithodes platypus*, in cultivation: Effects of diet, temperature, and density. Aquaculture Research 39:390-397.
- Stevens B. G., K. M. Swiney y C. L. Buck. 2008 b. Thermal effects on embryo development and hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* held in the laboratory, and a method for predicting dates of hatching. Journal of Shellfish Research 27: 1255-1263.
- Stevens B. G. y G. A. Lovrich, 2014. King Crabs of the World: Species and Distributions, pp: 1-30. In: Stevens B. G. (ed.) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management. CRC Press. Boca Raton. Florida
- Stevenson J. R. 1985. Dynamics of the integument, pp: 1-42. En D. E. Bliss (eds.) The Biology of Crustacea. Volumen. 9: Integument, Pigments, and Hormonal Processes. Academic Press. Orlando. Florida.

- Stone R. P., C. E. O'Clair y T. C. Shirley. 1992. Seasonal migration and distribution of female red king crabs in a southeast Alaskan estuary. *Journal of Crustacean Biology* 12: 546-560.
- Stoner A. W. 2009. Habitat-mediated survival of newly settled red king crab in the presence of a predatory fish: Role of habitat complexity and heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382:54-60.
- Stoner A. W., M. L. Ottmar y L. A. Copeman. 2010. Temperature effects on the molting, growth, and lipid composition of newly-settled red king crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 393:138-147.
- Stoner A. W., L. A. Copeman y M. L. Ottmar. 2013. Molting, growth, and energetics of newly settled blue king crab: Effects of temperature and comparisons with red king crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 42: 10-21.
- Stuardo J., R. Vega y I. Céspedes. 1986. New bopyrid isopod parasitic on *Callinassa uncinata* H. Milne Edwards: Functional and ecological remarks. *Gayana Zoología* 50: 3-16.
- Summers W. C. 1983. Physiological and trophic ecology of cephalopods. En Russell-Hunter W.D. (ed.), pp: 261-279. *The Mollusca. Volume 6 ecology*. Academic Press. London.
- Sundberg K. A. y D. Clausen. 1977. Post-larval king crab (*Paralithodes camtschatica*) in Kachemak Bay, Lower Cook Inlet, Alaska, 1976, pp: 1-36. En Trasky L. L., L. B. Flagg, D. C. Burbank (eds.) *Environmental Studies of Kachemak Bay and Lower Cook Inlet*. Alaska Department of Fish and Game. Anchorage. Alaska.
- Swiney K. M., G. L. Eckert y G. H. Kruse. 2013. Does maternal size affect red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, embryo and larval quality? *Journal of Crustacean Biology* 33: 470-480.
- Thatje S., J. A. Calcagno, G. A. Lovrich, F. Sartoris y K. Anger. 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., K. Anger, J. A. Calcagno, G. A. Lovrich, H. O. Pörtner y W. E. Arntz. 2005. Challenging the cold: Crabs reconquer the Antarctic. *Ecology* 86: 619-625.
- Thatje S. y N. C. Mestre. 2010. Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deepsea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 386: 119-124.

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, Argentina. 147 pp.

Tapella F. y G. A. Lovrich. 2006. Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. *Investigaciones Marinas* 34: 47–55.

Tapella F., M. C. Romero, B. G. Stevens y C. Buck. 2009. Substrate preferences and redistribution of blue king crab *Paralithodes platypus* glaucothoe and first crab on natural substrates in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 372: 31-35.

Tapella F., M. P. Sotelano, M. C. Romero y G. A. Lovrich. 2012. Natural substrate preference of southern king crab *Lithodes santolla* larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 411: 70-77.

Tyler A. V. y Kruse G. H. 1996. Conceptual modeling of brood strength of red king crabs on the Bristol Bay region of the Bering Sea. High latitude crabs: biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant. Alaska. Fairbanks. 511-543 pp.

Underwood A. J. y M. J. Keough. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms, pp: 751-845. En: Bertness M. D., S. D. Gaines y M. E. Hay (eds.) *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.

Urban, J.D. 2010. Pacific cod predation on Tanner crab in Marmot Bay, Alaska, pp: 341-358. En Kruse G. H, G.L. Eckert, R. J. Foy, R. N. Lipcius, B. Sainte-Marie, D. L. Stram y D. Woodby (eds) *Biology and management of exploited crab populations under climate change*. Alaska Sea Grant. University of Alaska. Fairbanks.

Urbina M. A., K. Paschke, P. Gebauer, J. P. Cumillaf y C. Rosas. 2013. Physiological responses of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Decapoda: Lithodidae), to aerial exposure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology* 166: 538-545.

Van Wyk P. M. 1982. Inhibition of the growth and reproduction of the porcellanid crab *Pachycheles rudis* by the bopyrid isopod, *Aporobopyrus muguensis*. *Parasitology* 85: 459-473.

Varisco M. y Vinuesa J. H. 2011. Infestation of the squat lobster *Munida gregaria* (Anomura: Galatheidae) by *Pseudione galacanthae* (Isopoda: Bopyridae) in san Jorge Gulf, Argentina. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 1-8.

- Varisco M., J. Colombo y J. H. Vinuesa. 2018. Deadliest Catch, Terra Australis Edition. Fisheries 43: 6-10.
- Varisco M., J. Colombo, P. Di Salvatore, P. P. Balzi, N. Bovcon, G. A. Lovrich y J. H. Vinuesa. 2019. Fisheries-related variations in the fecundity of the southern king crab in Patagonia. Fisheries Research 218: 105-111.
- Vinogradov L. G. 1968. Crab population of Kamchatka. Priroda 7: 53-60.
- Vinuesa J. H. 1982 a. Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 171 pp.
- Vinuesa J. H. 1982 b. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinet. Physis 40: 67-74.
- Vinuesa J. H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Contribución. Instituto Nacional de Investigaciones Pesqueras, 441.
- Vinuesa J. H. 1985. Differential aspects of the southern king crab (*Lithodes santolla*) in two latitudinally separated locations, pp: 267-279. En Proceedings of the International King Crab Symposium. Alaska Sea Grant Report No. 85-12. University of Alaska Fairbanks. Fairbanks. Alaska
- Vinuesa J. H. 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del canal Beagle. Physis 47: 45-51.
- Vinuesa J. H. 1991. Biología y Pesquería de la centolla (*Lithodes santolla*). Atlantica 13: 233-244.
- Vinuesa J. H. 2001. Algunos aspectos biológicos de la centolla *Lithodes santolla* y su captura en el Golfo San Jorge, en 2000. Contribuciones Científicas del Centro Austral de Investigaciones Científicas, Argentina, 36 pp.
- Vinuesa J. H. 2005. Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge. Revista de Biología Marina y Oceanografía 40: 7-21.
- Vinuesa J. H. 2008. Dinámica del asentamiento de poblaciones bentónicas en fondos duros del Golfo San Jorge. Informe Final Subproyecto A-B-67. Proyecto Prevención de la contaminación costera y gestión de la diversidad biológica marina (World Bank-GEF-UNDP). 75 pp.

- Vinuesa J. H. y R. Lombardo. 1982. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinet. *Physis* 40: 69-74.
- Vinuesa J. H., L. Ferrari y R. J. Lombardo. 1985. Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Marine Biology* 85: 8388.
- Vinuesa J. H., L. I. Comoglio y G. A. Lovrich. 1990. Growth of immature southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Beagle Channe, 259-271 pp. En *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs*. Alaska Sea Grant College Program Report No. 90-04, University of Alaska Fairbanks. Fairbanks. Alaska
- Vinuesa J. H., L. Guzmán y R. González. 1996. Overview of southern king crab and false king crab fisheries in the Magellanic Region. *High latitude crabs: biology, management, and economics*. University of Alaska Fairbanks. 3-11 pp.
- Vinuesa J. H., P. P. Balzi y G.A. Lovrich. 1998. La centolla (*Lithodes santolla*) del Golfo San Jorge. *Contribuciones Científicas*. Centro Austral de Investigaciones Científicas. Argentina. 32 pp.
- Vinuesa J. H. y P. P. Balzi. 2002. Reproductive biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. pp 283-304. En: Paul A. J., G. Dawe, R. W. Elnor, G. Jamieson, G. H. Kruse, R. Otto, B. Sainte-Marie, T. C. Shirley y D. Woodby (eds). *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics*. University of Alaska Sean Gran Collage Program Fairbanks.
- Vinuesa J. H. y P. P. Balzi. 2010. Infestation of *Lithodes santolla* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in San Jorge Gulf, Southern Atlantic Ocean. *Marine Biology Reserch* 6: 608-612.
- Vinuesa J. H., M. Varisco y F. Escriche. 2011. Settlement and recruitment of *Halicarcinus planatus* (Crustacea: Decapoda: Hymenosomatide) in Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 91: 685-690.
- Vinuesa J. H., M. Varisco y P. P. Balzi. 2013. Feeding strategy of the early juveniles of southern king crab in San Jorge Gulf, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 353-363.
- Vinuesa J.H., Lovrich G. A., Tapella F. y A. Pettovello. 2015. Crustaceos de interés comercial, pp. 61-117 En: Zaixso H. E., Boraso A. L. (eds). *La zona costera patagónica Argentina*. Volumen 1. Editorial Universitaria Patagónica. Comodoro Rivadavia.

- Watts J., S. Thatje, S. Clarke y M. Belchier. 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.
- Wahle R. A. y R. S. Steneck. 1991. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster, *Homarus americanus*: A demographic bottleneck? *Marine Ecology Progress Series* 69: 231-243.
- Weber D. D. 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). International North Pacific Fisheries Commission, Vancouver. British Columbia. Canada. Bulletin. Report No. 21. 21–53 pp.
- Webb J. 2014. Reproductive Ecology of Commercially Important Lithodid Carbs.. Southern King Crabs, pp: 285-314. En Stevens B. G. (ed) *King Crabs of the Worl: Biology and Fisheries Managment*. CRC Press. Boca Ratón. Florida.
- Webb J. B., G. L. Eckert, T. C. Shirley y S. L. Tamone. 2007. Changes in embryonic development and hatching in *Chionoecetes opilio* (snow crab) with variation in incubation temperature. *The Biological Bulletin* 213: 67-75.
- Wespestad V. G., Livingston, P. A. y Reeves, J. E. 1994. Juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) predation on Bering Seared king crab (*Paralithodes camtschaticus*) larvae as a cause of recruitment variation. *ICES Document CM 1994/R*: 10. 10 pp.
- Williams J. D. y C. B. Boyko. 2012. The global diversity of parasitic isopods associated with crustacean hosts (Isopoda: Bopyroidea and Cryptoniscoidea). *PLoS One*, 7: e35350.
- Williams J. D., C. B. Boyko y A. Z. Madad. 2019. Branchial parasitic isopods (Crustacea: Isopoda: Bopyridae: Pseudioninae) of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Diogenidae) from the western Pacific, with descriptions of a new genus and three new species. *Raffles Bulletin of Zoology* 67 pp.
- Williamson D. I. 1982. The larval characters of *Dorhynchus thomsoni* Thomson (Crustacea, Brachyura, Majoidea) and their evolution. *Journal of Natural History* 16: 727-744.
- Wikel S. K., R. N. Ramachandra y D. K. Bergman. 1994. Tick-induced modulation of the host immune response. *International journal for parasitology* 24: 59-66.
- Yang M. S. 1996. Diets of the important groundfishes in the Aleutian Islands in summer 1991. NOAA Technical Memorandum. Alaska Fisheries Science Center. Department of Commerce. Seattle. Washington. Report No. NMFS-AFSC-60. 105 pp.

- Yang M. S. 2003. Food habits of the important groundfishes in the Aleutian Islands in 1994 and 1997. Alaska Fisheries Science Center. Department of Commerce. Seattle. Washington. Report No. 2003-07. 233 pp.
- Zaixso H. E., A. L. Boraso de Zaixso, C. T Pastor de Ward, Z. I. Lizarralde, J. Dadón y D. E Galván. 2015. El bentos costero patagónico, pp. 43-152 En: Zaixso H. E., Boraso A. L. (eds). La zona costera patagónica Argentina. Volumen 2. Editorial Universitaria Patagónica. Comodoro Rivadavia.
- Zaklan S. D. 2002. Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, biology, and fisheries, pp. 751–845. En Paul A. J., G. Dawe, R. W. Elner, G. Jamieson, G. H. Kruse, R. S. Otto, B. Sainte-Marie, T. C. Shirley, y D. Woodby (eds.) Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics. University of Alaska Sea Grant College Program. Fairbanks. Alaska.
- Zar J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall. 663 pp.
- Zariquiey-Álvarez R. 1958. Decápodos españoles. XII. Acción de un bopírido sobre los caracteres sexuales de dos especies del género. *Munida* Leach. Investigaciones Pesqueras 11: 101-104.
- Zeng C. y E. Naylor 1997. Rhythms of larval release in the shore crab *Carcinus maenas* (Decapoda: Brachyura). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 77: 451-461.
- Zeng C., G. Rotllant, L. Giménez y N. Romano. 2020. Effects of environmental conditions on larval growth and development, pp:195-222. En Klaus A, S. Harzsch y M. Thiel (eds) The Natural History of the Crustacea: Developmental Biology and Larval Ecology, Volume 7. Oxford University Press. New York.
- Zhou S. y T.C. Shirley. 1997. Distribution of red King crabs and Tanner crabs in the summer by habitat and depth in an Alaskan fjord. Investigaciones Marinas 25: 59-67.