



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Efectos de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad y supervivencia larval en centollas

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos
Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Pablo Di Salvatore

Director de tesis: Dr. Gustavo A. Lovrich

Consejera de estudios: Dra. Laura S. López Greco

Lugar de trabajo: Laboratorio de crustáceos marinos, Centro Austral de Investigaciones
Científicas (CADIC-CONICET). Ushuaia, Tierra del Fuego.

Buenos Aires, 2018

Fecha de defensa: 21/3/2019

Índice

Resumen	5
Abstract	6
Agradecimientos	7
1. Introducción general	9
1.1 Centollas	10
1.2 Pesca de centollas en el mundo	10
1.3 Especies de centollas de interés comercial de Argentina	12
1.3.1 <i>Lithodes santolla</i>	12
1.3.2 <i>Lithodes confundens</i>	15
1.3.3 <i>Paralomis granulosa</i>	17
1.4 Reproducción en centollas.....	17
1.5 Eclosión y estadios larvales.....	19
1.6 Fecundidad.....	20
1.7 Objetivo general.....	22
1.8 Figuras.....	23
2. Metodología general	30
2.1. Áreas de estudio	31
2.1.1. Canal Beagle	31
2.1.2. Golfo San Jorge	32
2.1.3. Costa Atlántica de Tierra del Fuego.....	33
2.2. Obtención de muestras.....	34
2.2.1. Canal Beagle	34
2.2.2. Costa atlántica de Tierra del Fuego	35
2.2.3. Golfo San Jorge	35
2.3. Medición del tamaño corporal	35
2.4. Estimación de la fecundidad	36
2.4.1. Método gravimétrico.....	36
2.4.2. Método volumétrico seco	36
2.4.3. Método volumétrico por desplazamiento de agua.....	37
2.4.4. Elección del método de estimación de la fecundidad.....	37
2.5. Mantenimiento de animales para experimentación	38

2.6.	Medición de reservas energéticas en larvas.....	38
2.6.1.	Glucógeno.....	38
2.6.2.	Lípidos.....	39
2.6.3.	Proteínas solubles.....	39
2.7.	Tablas	40
2.8.	Figuras.....	41
3.	Stocks de centollas de Argentina.....	49
3.1	Introducción.....	50
3.1.1	Objetivo	52
3.1.2	Hipótesis	52
3.1.3	Predicciones.....	52
3.2	Materiales y métodos	52
3.2.1	Obtención de las muestras.....	52
3.2.2	Análisis estadístico	53
3.3	Resultados.....	54
3.3.1	Stock del Canal Beagle.....	54
3.3.2	Stock de la costa atlántica de Tierra del Fuego	59
3.3.3	Stock del Golfo San Jorge	61
3.3.4	Comparaciones entre stocks	61
3.4	Discusión	62
3.4.1	Stock del Canal Beagle.....	62
3.4.2	Stock de la costa Atlántica de Tierra del Fuego	72
3.4.3	Stock del Golfo San Jorge	73
3.4.4	Comparación entre los distintos stocks	75
3.5	Tablas	78
3.6	Figuras.....	86
4.	Efectos de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad.....	101
4.1	Introducción.....	102
4.1.1	Objetivo	104
4.1.2	Hipótesis	104
4.1.3	Predicciones.....	105
4.2	Materiales y métodos	105
4.2.1	Obtención de muestras	105

4.2.2	Experimentos de ensayos repetidos	106
4.2.3	Experimento de densidad de almacenamiento	108
4.2.4	Análisis estadístico.....	109
4.3	Resultados.....	110
4.3.1	Experimentos de ensayos repetidos	110
4.3.2	Experimento de densidad de almacenamiento	112
4.4	Discusión	112
4.5	Figuras.....	118
5.	Eclosión, energética y supervivencia de larvas de <i>Lithodes santolla</i>	124
5.1	Introducción.....	125
5.1.1	Objetivo	127
5.1.2	Hipótesis.....	127
5.1.3	Predicciones	127
5.2	Materiales y métodos	127
5.2.1	Obtención y mantenimiento de hembras	127
5.2.2	Efecto de las prácticas pesqueras en la supervivencia larval.....	128
5.2.3	Eclosión, energética y variaciones en la supervivencia.....	128
5.2.4	Análisis estadístico.....	130
5.3	Resultados.....	132
5.3.1	Efecto de las prácticas pesqueras en la supervivencia larval.....	132
5.3.2	Eclosión, energética y variaciones en la supervivencia.....	132
5.4	Discusión	135
5.5	Tablas	148
5.6	Figuras.....	153
6.	Consideraciones finales	163
6.2	Figuras	175
	Bibliografía	178

Efectos de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad y supervivencia larval en centollas

Resumen

La pesquería de centolla, *Lithodes santolla* es la segunda más productiva del mundo para cangrejos litódidos. En Argentina, dos stocks pesqueros están siendo explotados: del Canal Beagle (CB, pesca artesanal) y del Golfo San Jorge (GSJ, pesca industrial). La primera se considera mixta ya que se captura también centollón, *Paralomis granulosa*. Ambas pesquerías están reguladas y solo se permite la extracción de machos de una talla legal, en un período del año. Por lo tanto, las hembras y los machos sublegales deben devolverse al mar. El objetivo del presente trabajo es evaluar el efecto de la pesca en las hembras de centolla y su progenie. Para ello, se estudió el estado del stock de *L. santolla* del CB, comparando sus valores de fecundidad con los de otros stocks bajo distintas presiones pesqueras. Adicionalmente se realizaron experimentos para simular las maniobras de pesca y evaluar su efecto en la fecundidad y supervivencia larval. El stock del CB mostró una mayor abundancia de animales pequeños para ambos sexos y una baja proporción de hembras ovígeras. Solo se encontró una disminución en la fecundidad en el stock del GSJ. En *P. granulosa* se encontró aumento en la pérdida de huevos en sucesivos eventos de pesca y devolución al agua, posiblemente causada por la exposición aérea. En *L. santolla* se encontró que el impacto contra el agua produce una disminución constante en la fecundidad a lo largo de las sucesivas devoluciones. Sin embargo, la densidad de almacenamiento en cubierta no produjo un cambio en la pérdida de huevos. La supervivencia larval mostró una gran variabilidad temporal y entre hembras, y puede disminuir si la hembra es pescada al momento de la eclosión.

PALABRAS CLAVES: Estructura poblacional, sobrepesca, reclutamiento, recurso pesquero, Lithodidae.

Fisheries practices effect on fecundity and larval survival in King crabs

Abstract

The fishery of *Lithodes santolla* is the second most productive in the world for lithodid crabs. Two fishing stocks are being exploited in Argentina: the Beagle Channel (BC, artisanal fishery) and the Golfo San Jorge (GSJ, industrial fishery). The first one is considered a mixed fishery due to its co-occurrence with the stone crab *Paralomis granulosa*. Both fisheries regulations restrict to land only males larger than a legal size within a fishing season. Consequently, all females and small males must be returned to water. The objective of this work is to evaluate the fishery effect on female crabs and their offspring. For this purpose, the stock status of *L. santolla* from the BC was studied, comparing the fecundity values with those from other stocks under various fishing pressures. In addition, experiments simulating the fishing maneuvers were conducted to evaluate their effects on fecundity and larval survival. The BC stock presented a greater abundance of small animals of both sexes and a low proportion of ovigerous females. Only in the GSJ stock a fecundity decrease was found. In *P. granulosa*, an egg-loss increment was found in successive return-to-water events, possibly caused by aerial exposure. In *L. santolla*, the impact against water produces a constant decrease in the fecundity throughout the successive fishing simulations. However, the on-deck stocking density did not produce a variation in the egg-loss values. The larval survival showed great temporal and among females variations, and may decrease if the female is fished during the hatching period.

KEY WORDS: stock structure, overfishing, recruitment, fishery resource, Lithodidae.

Agradecimientos

Al Estado Argentino, por brindarme una educación **pública, gratuita y de calidad**, tanto a nivel secundario, como así también Universitario y de Posgrado.

Al CONICET por otorgarme una beca para poder realizar mi doctorado.

Al Centro Austral de Investigaciones Científicas CADIC-CONICET por ser un lugar de trabajo inmejorable, por brindarme las instalaciones y servicios necesarios para desarrollar esta tesis.

Al Dr. Gustavo Lovrich, por ser una gran persona y un excelente profesional, por su dedicación y paciencia, y por darme la oportunidad de realizar esta tesis.

A Olga Florentín por su cariño e incansable ayuda desde el momento en que llegué a la isla.

A todo el Laboratorio de Crustáceos: Rodrigo, Hernán, Ariel, Clara, María B, Federico, Carolina, Cecilia, María G, Ignacio, Mariano D, Mónica, Paula, Mariano A, por su ayuda, compañerismo y amistad. Por todos los asados que fueron y los que vendrán.

A Cin, por ser mi compañera en este gran equipo; sin vos nada de esto hubiese sido posible.

A mis viejos, José y Mimi, por esforzarse tanto para que pueda lograr mis metas.

A toda mi familia, la elegida y la de siempre, a todos ellos gracias por su apoyo incondicional.

A Cin
A mis viejos

1. Introducción general

1.1 Centollas

Las especies comúnmente llamadas centollas (o en inglés “King crabs”) pertenecen a la familia Lithodidae (Anomura), principalmente a los géneros *Paralithodes*, *Lithodes* y *Paralomis* (McLaughlin et al., 2010). Las centollas pueden identificarse por varias características generales: su cuerpo es similar al de los cangrejos “verdaderos” (Brachyura), en general con una forma triangular a pentagonal y cubierto de espinas (Figura 1.8.1A). Poseen a simple vista 4 pares de patas caminadoras (pereiópodos), mientras que el quinto par de patas se encuentra reducido en tamaño y alojado en la cámara branquial. El abdomen se encuentra plegado por debajo del cefalotórax, que en machos posee una forma triangular y no tiene pleópodos (Figura 1.8.1B), mientras que el de las hembras es aproximadamente semicircular y asimétrico (Figura 1.8.1C) con 5 o 6 pleópodos (Dawson y Yaldwyn, 1985). Los cangrejos litódidos se caracterizan por ser más grandes que otros cangrejos, llegando a alcanzar, por ejemplo, un macho de *L. santolla* un tamaño máximo de 190 mm de largo de caparazón y a pesar 7 kilogramos (Vinuesa, 1991). Su gran tamaño, gran rinde de carne y el hecho de que suelen distribuirse en aguas someras y en forma agregada, las caracteriza como especies de alto interés comercial.

Los cangrejos litódidos son típicos de altas latitudes en aguas templado-frías (Lovrich y Vinuesa, 2016). Este grupo se originó en el Océano Pacífico Norte y colonizó posteriormente otros océanos, distribuyéndose desde el intermareal medio hasta profundidades abisales (Zaklan, 2002). En América del Sur, tanto en aguas costeras como de profundidad, existe registro de 34 especies de cangrejos litódidos pertenecientes a 4 géneros (23 *Paralomis* spp., 7 *Lithodes* spp., 3 *Neolithodes* spp. y 1 *Glyptolithodes* spp.) (Stevens y Lovrich, 2014). De estas especies, solo 3 se encuentran en la actualidad bajo una presión pesquera ya sea exploratoria, artesanal o industrial.

1.2 Pesca de centollas en el mundo

Durante el siglo pasado, las pesquerías comerciales de centollas se convirtieron en algunas de las pesquerías de crustáceos más grandes y redituables del mundo.

Históricamente, la pesquería más importante de centollas corresponde a la especie *Paralithodes camtschaticus*, también conocido como “Red King Crab”. El primer registro de una pesquería comercial de esta especie provienen de Hokkaido en 1891, lugar que se convertiría en el centro de la industria de la carne de cangrejos enlatada de Japón (Cahn, 1948). En el Océano Pacífico Norte la pesquería se desarrolló años más tarde en la década de 1950, inicialmente llevada a cabo por buques japoneses y coreanos, seguidos al poco tiempo por barcos rusos. En la década de 1960 la flota pesquera de Estados Unidos comenzó a pescar, principalmente alrededor de la isla de Kodiak, en el Golfo de Alaska (Otto, 2014). Los desembarques de *P. camtschaticus* alcanzaron su valor máximo en 1966 con 195.000 t. Posteriormente la pesquería de Alaska colapsó generando que la mayoría de los buques pesqueros se trasladen al Mar de Bering. El aumento del esfuerzo pesquero en esta zona generó un máximo de desembarques de 123.700 t en 1979. A partir de este año los desembarques cayeron drásticamente, lo que provocó que se cierre la pesquería por 6 años, aunque esta fue reabierta en 2004 (Otto, 2014). En la actualidad, los desembarques *P. camtschaticus* del Océano Pacífico Norte se encuentran alrededor de las 8.000 t (FAO, 2018).

Dentro de la zona de pesca del Mar de Bering, una fracción importante de los desembarques provino de la península de Kamchatka, actualmente Rusia. Esta pesquería logró su mayor productividad en 1995 con unas 55.000 t. Se sospecha que gran parte de la pesca en esa región era ilegal, no informada o no regulada, y contribuyó a la sobrepesca de la población y posterior colapso de la pesquería (Otto, 2014). Para aumentar los stocks pesqueros de *P. camtschaticus*, en la década de 1960 se introdujeron en el Mar de Barents un total de 3000 adultos (6–15 años), 10.000 juveniles y 1.600.000 larvas (Dvoretsky y Dvoretsky, 2017). Esta especie se asentó favorablemente en el nuevo ambiente y comenzó a expandirse, llegando a las aguas noruegas en 1977. En 1994 se desarrolló una pesquería de *P. camtschaticus* en el Mar de Barents con dos regulaciones distintas. En aguas al Este del meridiano 26°E (noruegas y rusas) rige una pesquería sustentable, que incluye una captura total permisible y regulaciones de desembarcos (sexo, talla legal). En cambio al Oeste de ese meridiano no existe ninguna regulación, y se fomenta a los

pescadores a capturar la mayor cantidad de individuos posibles para evitar que se siga expandiendo por las costas de Noruega (Sundet, 2014). Los desembarques durante el período 2010-2015 se han mantenido estables en alrededor de 1.000 a 1.300 t en el área noruega (Sundet y Hoel, 2016), mientras que en Rusia los desembarques fueron mayores, con un total de desembarques de ca 5.000 t (Dvoretsky y Dvoretsky, 2017).

Existen pesquerías de otras especies de centollas en el mundo, aunque sus desembarcos son menores a los de *P. camtschaticus*. En el hemisferio norte se pescan *Paralithodes platypus* (“Blue King Crab”) y *Lithodes aequispinus* (“Golden King Crab”), con desembarques en los últimos años cercanos a las 5400 y 3400 t, respectivamente (FAO, 2018) (Figura 1.8.2). En el hemisferio sur existen dos pesquerías de importancia económica, la de *Lithodes santolla* con desembarques de ca. 8800 t y la de *Paralomis granulosa* con desembarques de entre ca. 2500 t (FAO, 2018) y 6000 t (SERNAPESCA, 2018). En la década de 1990, *P. spinosissima* y *P. formosa* fueron el objetivo de dos pesquerías exploratorias en las Islas Georgias del Sur, desembarcando en total ca. 800 t (Purves et al., 2003). Pero debido a los costos operativos la pesquería de estas especies no prosperó y actualmente la captura ocasional de estas especies se produce como bycatch de otras pesquerías.

1.3 Especies de centollas de interés comercial de Argentina

En las especies de centollas de Argentina no hay estudios que permitan afirmar que los distintos grupos de centollas son poblaciones distintas. Por estas razones, estos distintos grupos fueron definidos como stocks pesqueros. Esto se debe a que cada uno presenta características particulares, un área de distribución determinada y se encuentran bajo condiciones de manejo pesquero diferentes (Begg et al., 1999; Waldman, 1999).

1.3.1 *Lithodes santolla*

Lithodes santolla (Molina 1782) es conocida comúnmente en Sudamérica como centolla o como “Southern King Crab” en inglés (Figura 1.8.1A). Su rango de distribución se extiende desde los 34°S a los 55°S en el Océano Atlántico y desde 36°S a los 55°S en el

Pacífico, y su rango de profundidad abarca desde los 0 a los 700 m (Macpherson, 2004). Esta especie posee un patrón de coloración que varía dependiendo de la zona. En el Canal Beagle, Estrecho de Magallanes y fiordos asociados la coloración del caparazón y de los pereiópodos es de un rojo brillante. En cambio los ejemplares de la plataforma continental atlántica presentan un color que varía entre un rosa claro a un naranja amarillento (Lovrich y Tapella, 2014).

La pesquería de esta especie comenzó entre las décadas de 1920 y 1930, centrándose en dos puertos chilenos, Puerto Natales (ca. 51°S) y Punta Arenas (ca. 53°S), extrayendo en el estrecho de Magallanes y en los fiordos del Pacífico, y en la ciudad argentina de Ushuaia (Canal Beagle, ca. 54°S) (Figura 1.8.3). Aquí, existen registros de desembarques en las décadas de 1940 y 1950, pero los primeros oficiales son de 1968. No obstante en el Canal Beagle la pesquería de centolla se reconoce como tal en 1973, cuando la Cámara de Diputados de la Nación impone la primera temporada de pesca y prohibición de redes de arrastre para la captura. Posteriormente, en 1977 el gobierno del Territorio Nacional de Tierra del Fuego dicta diferentes normas para regular la pesca de centolla. Esta pesquería tuvo su mayor desarrollo en las décadas de 1970 y 1980 con desembarques que fueron entre 200 t y 250 t (Figura 1.8.4). A partir de ese momento los desembarques comenzaron a decaer, llegando a valores críticos en la década de 1990. La baja captura sumada a los alarmantes parámetros poblacionales en los estudios realizados desencadenó en 1994 en la implementación de una veda total para centolla y centollón. Esta veda fue aplicada en el sector argentino del Canal Beagle interior, desde el límite occidental con Chile hasta Punta Segunda (Ley Provincial 114) (Figura 1.8.3). Luego de 19 años de veda, y sin signos claros de recuperación de la especie, el estado provincial levantó la veda en 2013 mediante la Ley Provincial 931. En la actualidad la regulación establece que solo se permite la captura de machos a partir de una talla legal de 120 mm de ancho de caparazón (que equivale a unos 110 mm de largo de caparazón, LC) y una veda estacional prohibiendo toda captura entre marzo y junio para el Canal Beagle interior, mientras que al este de la isla Gable la pesca está permitida durante todo el año

(Figura 1.8.3). A pesar de que esta ley se encuentra en vigencia, hasta la actualidad no se encuentra reglamentada, con lo cual no existen sanciones para quienes no la cumplen.

Los stock de centollas del Canal Beagle (*L. santolla* y *P. granulosa*) tienen la particularidad de ser un recurso pesquero compartido entre Argentina y Chile. Esto se debe a que el Canal Beagle (entre los meridianos 68°36'O y 66°25'O) constituye la frontera internacional entre estos dos países, debido a que el límite corre por el centro del canal (Figura 1.8.3). Esta característica particular trae complicaciones a la hora de regular las actividades pesqueras. Como las centollas se distribuyen por el Canal Beagle, independientemente de los límites políticos entre los dos países, cualquier reglamentación realizada unilateralmente sería impráctica porque tendría un efecto parcial o nulo en el stock. Es decir que si sólo se implementa una veda de pesca de un solo lado de la frontera, los animales podrán ser pescados de igual forma en el país vecino.

Los bajos rendimientos en los desembarques del Canal Beagle, el aumento de la demanda y precio de las centollas fomentaron la búsqueda de otros stocks pesqueros en la plataforma argentina. Entre 1994 y 1999 se encontraron valores elevados de biomasa de *L. santolla* en el Golfo San Jorge (ca. 45°S). Este descubrimiento produjo que en 2003, el Consejo Federal Pesquero (CFP) permita el ingreso de un buque procesador equipado con trampas a realizar tareas exploratorias en jurisdicción de aguas nacionales (Resolución CFP 15/2003 y 16/2003) (Figura 1.8.5). Luego de un régimen de pesca exploratoria para diagnosticar el stock y en particular los altos rendimientos obtenidos llevaron al CFP a otorgar en 2008 cuatro permisos de pesca y a establecer una regulación específica para esta actividad, iniciando de esta forma la primera pesquería de centollas con barcos de altura (Wyngaard et al., 2016).

Las regulaciones en la pesquería de aguas nacionales del GSJ han ido variando desde el establecimiento de la pesca exploratoria en 2004. En la actualidad y según la Res. 12/2018 del Consejo Federal Pesquero, las normas de manejo consisten en la captura solo de machos de una talla superior a los 110 mm de LC, dentro de la temporada de pesca que se extiende desde enero a mayo. Además establece un número máximo de 4500 trampas por embarcación, las cuales deben contener 3 anillos de escape de 130 mm con el fin de

permitir el escape de la fracción de machos sub-legales (< 110 mm LC) y de las hembras. En el último año se estableció una captura máxima permisible de 2400 t que corresponde al 10% de la biomasa comercial estimada. Esta resolución establece también que el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) evaluará anualmente los indicadores de la temporada de pesca previa y realizará un seguimiento técnico de los valores de referencia, con el fin de garantizar el potencial reproductivo y de preservar la biomasa de machos comerciales.

Las pesquerías de centollas poseen un elevado interés comercial no solo a nivel nacional sino también a nivel mundial. En el caso particular de *L. santolla*, en conjunto Argentina y Chile desembarcaron en promedio ca. 9,000 t en los últimos 5 años (FAO, 2018), siendo la segunda pesquería más productiva de cangrejos litódidos del mundo (Figura 1.8.2). De la captura mundial en esos mismos años, aproximadamente el 64% de los desembarques (ca 5700 t) se obtienen en Chile (1.8.6). En Argentina, la pesquería más productiva es la del Golfo San Jorge, con desembarques aportando ca. 85% de los rendimientos nacionales (Secretaría.de.Agroindustria, 2018).

1.3.2 *Lithodes confundens*

Esta especie fue descrita en 1988 por Macpherson, y fue nombrada *L. confundens* en alusión a su parecido con *L. santolla* y la confusión que podría surgir entre ellas. Estas dos especies se diferencian principalmente por las espinas que presentan en el caparazón y en los pereiópodos, las cuales suelen ser siempre más pequeñas y mucho más numerosas en *L. confundens* (Macpherson, 1988) (Figura 1.8.7). Esta especie se distribuye en el Océano Atlántico y abarca desde los 36°S hasta los 54°30'S, incluyendo el Área Marina Protegida Namuncurá/ Banco Burdwood (Romero et al., 2003; Sotelano et al., 2013). *Lithodes confundens* posee registros entre los 0 y los 775 m de profundidad (Lovrich et al., 2002a; Anosov et al., 2015). Se han descrito migraciones batimétricas en esta especie asociadas al ciclo reproductivo. Por ejemplo, en diciembre en la costa atlántica de Tierra del Fuego, se encontraron en el intermareal parejas de *L. confundens* en abrazo precopulatorio (Lovrich et al., 2002a).

A fin de evaluar la identidad genética de *L. santolla* y *L. confundens*, Pérez-Barros et al. (2015) realizaron un estudio utilizando marcadores mitocondriales y analizando los caracteres morfológicos. Los individuos identificados como *L. santolla* y *L. confundens* no se resolvieron como grupos recíprocamente monofiléticos; es decir, podría tratarse de la misma especie con dos morfotipos. Este estudio encontró dos clados separados por una distancia genética que corresponderían a dos especies: un clado con individuos de ambas morfoespecies que se distribuye ampliamente (tanto en el Océano Pacífico como también en el Atlántico). El segundo clado estaba formado exclusivamente por *L. santolla*, y sus miembros solo se encuentran cerca de Puerto Montt y en el Canal de Beagle (Pérez-Barros et al., 2015). Además, no se encontraron caracteres morfológicos diagnósticos en el caparazón que pudieran diferenciar a los individuos que pertenecían a cada uno de los clados genéticos del morfotipo *L. santolla* (Pérez-Barros et al., 2015). De realizar un estudio morfológico más completo y de no detectar diferencias morfológicas externas, es posible que estas dos especies sean sinonimizadas, y por lo cual en este trabajo fueron consideradas como la misma especie.

Para los fines regulatorios de la pesquería *L. confundens* es considerada la misma especie que *L. santolla*, y es llamada como el efectivo (o stock pesquero) de centolla de la costa atlántica del sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Wyngaard et al., 2016; Mauna et al., 2018). Este stock fue explotado en la década de 1990 solo por dos años, por embarcaciones artesanales basadas en la ciudad de Rio Grande (Sotelano et al., 2013). Los desembarques fueron de 30 t/año, y al considerarse que no era redituable se cerró la pesquería (Lovrich y Vinuesa, 1999). A causa de que la explotación del recurso pesquero resultó ser económicamente inviable, el stock de la costa atlántica de nuestro país se mantuvo “virgen” de ser explotada comercialmente. En los últimos años, promovido por los signos de deterioro que presenta el stock del Golfo San Jorge (Firpo et al., 2017), se habilitó un régimen de pesca exploratoria en este sector con la esperanza de poder explotar el recurso pesquero. Esta pesca exploratoria generó un desembarque de 86 t en 2017, y casi lo duplicó en 2018 con unas 148 t. Éstos son reportados como producidos en Ushuaia (Secretaría.de.Agroindustria, 2018).

1.3.3 *Paralomis granulosa*

El centollón *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1847) posee, contrariamente a lo que indica su nombre, un tamaño menor que el de *L. santolla* y *L. confundens*. Su caparazón es más o menos pentagonal, algo más ancho que largo, cubierto de gránulos, que no forman espinas verdaderas (Figura 1.8.8). Las patas caminadoras son cortas, con todos los segmentos cubiertos con grupos de gránulos, excepto en las superficies ventrales. El tamaño máximo de los machos de esta especie se registró en 120 mm LC y un peso 1,5 kg (Lovrich, 1991). Esta especie se encuentra en el Océano Pacífico entre los 40°S y los 55°S, mientras que en el Atlántico se distribuye entre los 47°S y los 55°S incluyendo las islas Malvinas y el Estrecho de Magallanes (Lovrich y Tapella, 2014). Su distribución batimétrica abarca desde los 5 a los 100 m (Takeda, 1984; Lovrich, 1997).

Desde la década de 1930, alrededor del extremo sur de América del Sur, se ha desarrollado las pesquerías de *L. santolla* y *P. granulosa*. Dado que ambas especies suelen ser capturadas utilizando el mismo arte de pesca, se la considera como una pesquería mixta (Lovrich, 1997). Inicialmente, *L. santolla* fue la especie objetivo de la pesquería debido a su mayor tamaño y por ende mayor rendimiento de carne, mientras que *P. granulosa* era considerada como captura incidental o *bycatch*, en inglés. En la década de 1990 los desembarques de *L. santolla* decayeron abruptamente promoviendo la expansión de la pesquería de *P. granulosa* (Lovrich y Tapella, 2014). Durante esta década los desembarques aumentaron hasta unas 300 t por año, cifra que se mantuvo en los últimos años. En Chile, los desembarques de centollón son más altos, y en los últimos años fue aumentando alcanzando las 6000 t en 2017 (FAO, 2018) (Figura 1.8.6). Su pesca está restringida a fiordos y canales de la región de Magallanes, al sur de 52°S.

1.4 Reproducción en centollas

La madurez sexual es un factor muy importante en las pesquerías de cangrejos ya que la mayoría de las normativas están basadas en la extracción de machos de una cierta talla legal. Esta talla está definida por sobre la talla de madurez sexual, y permitiendo así

que los machos adultos puedan contribuir en la reproducción. Aportando nuevos individuos a la población antes de entrar en la pesquería.

Existen distintas características que pueden presentar los cangrejos por las cuales se los puede considerar como sexualmente maduros. La madurez gonadal (o fisiológica) está definida como la capacidad fisiológica para producir gametas en su sistema reproductor (presencia de oocitos maduros en los ovarios o de espermatozoides en los conductos deferentes). La madurez morfométrica se evidencia como un cambio en el crecimiento relativo de algún órgano o estructura en función del tamaño del animal (tamaño relativo de la quela). La madurez comportamental o funcional se define en relación a que los adultos exhiben comportamientos asociados a la cópula (abrazo precopulatorio) (Lovrich et al., 2002b; González-Pisani et al., 2017; Gowland-Sainz, 2018). El tamaño en el cual los machos son funcionalmente maduros puede variar dependiendo el contexto socio-sexual de la población, ya que los machos grandes suelen ser dominantes en las competencias intrasexuales por una pareja (Wada et al., 1997; Sato, 2011). Por esta razón en una población con menor abundancia de machos grandes, los de menor tamaño tendrán menor competencia y mayor posibilidad de acceder a una hembra (Wada et al., 1997; Tanikawa et al., 2012).

Los litódidos comerciales de Argentina tienen su temporada reproductiva a fines de la primavera y principios del verano. En el Canal Beagle, *P. granulosa* se reproduce en noviembre y *L. santolla* durante diciembre-enero (Lovrich y Vinuesa, 1993; Gowland-Sainz, 2018). En la costa atlántica del sur de Santa Cruz, se encontraron parejas de *L. confundens* en el intermareal también en diciembre (Lovrich et al., 2002a). La cópula en estas especies siempre se realiza entre un macho de un mayor tamaño en estadio intermuda y una hembra en premuda (Lovrich et al., 2002a; Lovrich et al., 2002b).

No se contaba con información bibliográfica sobre el proceso de cópula hasta que un estudio reciente, realizado por Gowland-Sainz (2018) describió el comportamiento reproductivo de *L. santolla*. En esta especie la reproducción comienza con el abrazo precopulatorio (Figura 1.8.9A), en el cual el macho con sus quelas sostiene a la hembra por las quelas. Este comportamiento dura 12 días en promedio y se mantiene hasta que la

hembra muda su exoesqueleto con la ayuda del macho. La cópula se realiza inmediatamente después, donde el macho coloca a la hembra de tal manera que sus orificios genitales están en contacto ventralmente, y le transfiere los hilos espermatofóricos. Posteriormente la hembra libera los oocitos, se produce la fecundación de forma externa, y los huevos fecundados se adhieren a los pleópodos (Figura 1.8.9B). En algunos casos se observó un comportamiento de protección por parte del macho hacia la hembra, al momento de extrusión de los oocitos (Gowland-Sainz, 2018).

El período de portación de huevos de las hembras es variable y depende de la especie. Las hembras de *L. santolla* se encuentran ovígeras por 9-10 meses, y en septiembre-octubre eclosionan las larvas (Vinuesa, 1984). La embriogénesis en *P. granulosa* es más lenta por lo que las hembras portan los huevos entre 18 y 22 meses, eclosionando las larvas entre junio y agosto (Lovrich y Vinuesa, 1993). Los huevos de *P. granulosa* tienen una diapausa de alrededor de 10 a 12 meses en una etapa temprana del desarrollo embrionario y, por lo tanto, las hembras con huevos de dos temporadas reproductivas se mezclan en la población (Lovrich y Tapella, 2014).

1.5 Eclosión y estadios larvales

La eclosión de las larvas de los cangrejos litódidos no se produce en un breve lapso (desde minutos a pocas horas) como en la mayoría de los cangrejos braquiuros del intermareal (Stevens, 2014a). Individualmente, en los litódidos como *Paralithodes platypus* (Stevens, 2006a), *P. camtschaticus* (Stevens y Swiney, 2007), *L. santolla* y *P. granulosa* (Thatje et al., 2003), los periodos de eclosión son largos llegando a durar aproximadamente entre 20 y 40 días. A nivel poblacional la eclosión puede extenderse a 60 días. Una vez eclosionadas las larvas, las hembras evidencian restos de los huevos en los pleópodos hasta la siguiente ecdisis, momento en que se reinicia el ciclo reproductivo. El ciclo reproductivo de *L. santolla* y *L. confundens* dura un año, con lo cual producen huevos en forma anual, mientras que *P. granulosa* tiene un ciclo más largo y produce huevos cada dos años (Lovrich y Vinuesa, 2016).

El desarrollo larval en cangrejos litódidos se considera abreviado en comparación con los cangrejos braquiuros. Los litódidos cuentan con un número bajo de estadios Zoea, dos en el caso de *P. granulosa* (McLaughlin y Lemaitre, 1997) y tres en *L. santolla* (Campodonico, 1971), seguido de una megalopa. La duración de los estadios larvales de estas dos especies se relaciona inversamente con la temperatura: a medida que aumenta la temperatura disminuye el tiempo de duración del desarrollo larval. En *L. santolla*, en condiciones de controladas de laboratorio, el tiempo requerido para completar el desarrollo larval puede disminuir de 62 días (a 6°C) a 19 días (a 15°C), mientras que en *P. granulosa* el tiempo disminuye de 54 días (6°C) a 24 días (15°C) (Anger et al., 2003; Anger et al., 2004).

Las larvas de los cangrejos litódidos tienen dos estrategias de alimentación para obtener la energía necesaria para completar su desarrollo. Las especies del género *Paralithodes*, como por ejemplo *P. camtschaticus* y *P. platypus* poseen larvas planctotróficas, que se alimentan de otros componentes del plancton (Stevens, 2014a). Por otro lado las especies de los géneros *Lithodes* y *Paralomis*, como *L. aequispina*, *L. santolla*, *L. maja* y *P. granulosa*, poseen larvas lecitotróficas (Anger, 1996; Shirley y Zhou, 1997; Calcagno et al., 2003; Lovrich et al., 2003). Esta característica indica que las larvas no requieren de una fuente externa de alimento, ya que utilizan como única fuente de energía las reservas (vitelo) que proveyó originalmente la madre al oocito. Esta estrategia resulta particularmente beneficiosa en ambientes donde la disponibilidad de alimento es escasa, impredecible temporalmente o no es constante a lo largo del tiempo, como lo son ambientes marinos subpolares (Calcagno et al., 2003).

1.6 Fecundidad

La fecundidad de las hembras es comúnmente definida como el número de huevos producidos por puesta, y depende de una serie de parámetros como el tamaño y la condición de los padres, la disponibilidad de recursos y los factores ambientales (Llodra, 2002; Lambert, 2008). Por este motivo la fecundidad suele expresarse en función del

tamaño o peso de la hembra (Reid y Corey, 1991). Este parámetro es sumamente importante para predecir el estado de una población, ya que brinda información sobre la capacidad de la misma de producir nuevos individuos (Lovrich y Vinuesa, 2016). En las especies de interés comercial, para garantizar una gestión sostenible, es importante controlar la fecundidad a lo largo del tiempo para detectar posibles cambios y ajustar la reglamentación de manejo si es necesario (Danielsen, 2018).

En un análisis más detallado, la fecundidad de una hembra puede definirse según distintas fases. A partir de estudios realizados en langostas de agua dulce se acuñaron tres definiciones: la fecundidad potencial es el número de oocitos presentes en los ovarios; la fecundidad realizada es el número de huevos adheridos en los pleópodos; y la fecundidad real como el número de larvas eclosionadas (Corey, 1991; Stechey y Somers, 1995). Estas definiciones fueron ampliamente aceptadas y utilizadas en otras especies de crustáceos como cangrejos braquiuros (Luppi et al., 1998; López-Greco et al., 2000) y anomuros (Hernández y Palma, 2003), y camarones de agua dulce (Oh et al., 2002; Oh et al., 2003). Como la producción de nuevos individuos no es perfecta, es decir que la producción de un oocito no se traduce en una larva eclosionada, esta distinción de los distintos tipos de fecundidad es sumamente útil ya que permite ver cómo se modifica ese valor en cada uno de los pasos intermedios. La disminución de la fecundidad en las distintas fases puede deberse a numerosas causas. Algunas de ellas naturales, como una diferencia entre la fecundidad potencial y la realizada causada por una proporción de oocitos que no se extruyen y son reabsorbidos por el ovario (Oskarsson et al., 2002), o que no se adhieren a los pleópodos (Kuris, 1991; Mori et al., 1998). Existen también factores externos que podrían disminuir la fecundidad de las hembras, ya sea por predación de huevos (Shields, 2012) o por actividades antropogénicas como la pesca (Gowland-Sainz et al., 2015). Es importante estimar de forma rutinaria la fecundidad de las poblaciones de crustáceos sujetos a la pesca, ya que se han observado cambios temporales en la fecundidad que pueden tener implicaciones en el manejo de la especie (DeMartini et al., 2003).

1.7 Objetivo general

Las hembras de centollas de interés comercial se encuentran en un escenario donde portan los huevos por largos períodos de tiempo y el periodo de eclosión de las larvas puede extenderse hasta 30 días, y debido a las reglamentaciones pesqueras pueden ser atrapadas y devueltas al mar en más de una ocasión. Por lo tanto, la presente tesis tiene como objetivo profundizar el conocimiento sobre el efecto de la pesquería en el potencial de aportar nuevos individuos en centollas, evaluando las variaciones en la fecundidad de stocks de *L. santolla* y *L. confundens* bajo distintas presiones pesqueras, el efecto de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad de hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa*, y el efecto de la pesca y devolución de hembras ovígeras de *L. santolla* en la supervivencia de las larvas.

Esta tesis consta de en seis capítulos. En el primer capítulo, se ha presentado una introducción general que describe aspectos teóricos, la biología e información pesquera de las 3 especies de centollas de interés comercial utilizadas en este trabajo. En el segundo capítulo se detalla la metodología general. En el tercer capítulo se realiza un estudio del stock de *L. santolla* del Canal Beagle entre 2014 y 2017, y se la compara con otros stocks bajo distintas presiones pesqueras. En el cuarto capítulo se realizan simulaciones de la maniobra de pesca y devolución al agua de hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa*, evaluando la pérdida de huevos. En el quinto capítulo el efecto de la pesca y devolución de hembras ovígeras de *L. santolla* en el periodo de eclosión es evaluado registrando la supervivencia de las larvas. Finalmente, en el sexto capítulo se integran los resultados principales de la tesis y se discute el potencial de aportar nuevos individuos en un contexto con y sin efectos de la pesca.

1.8 Figuras

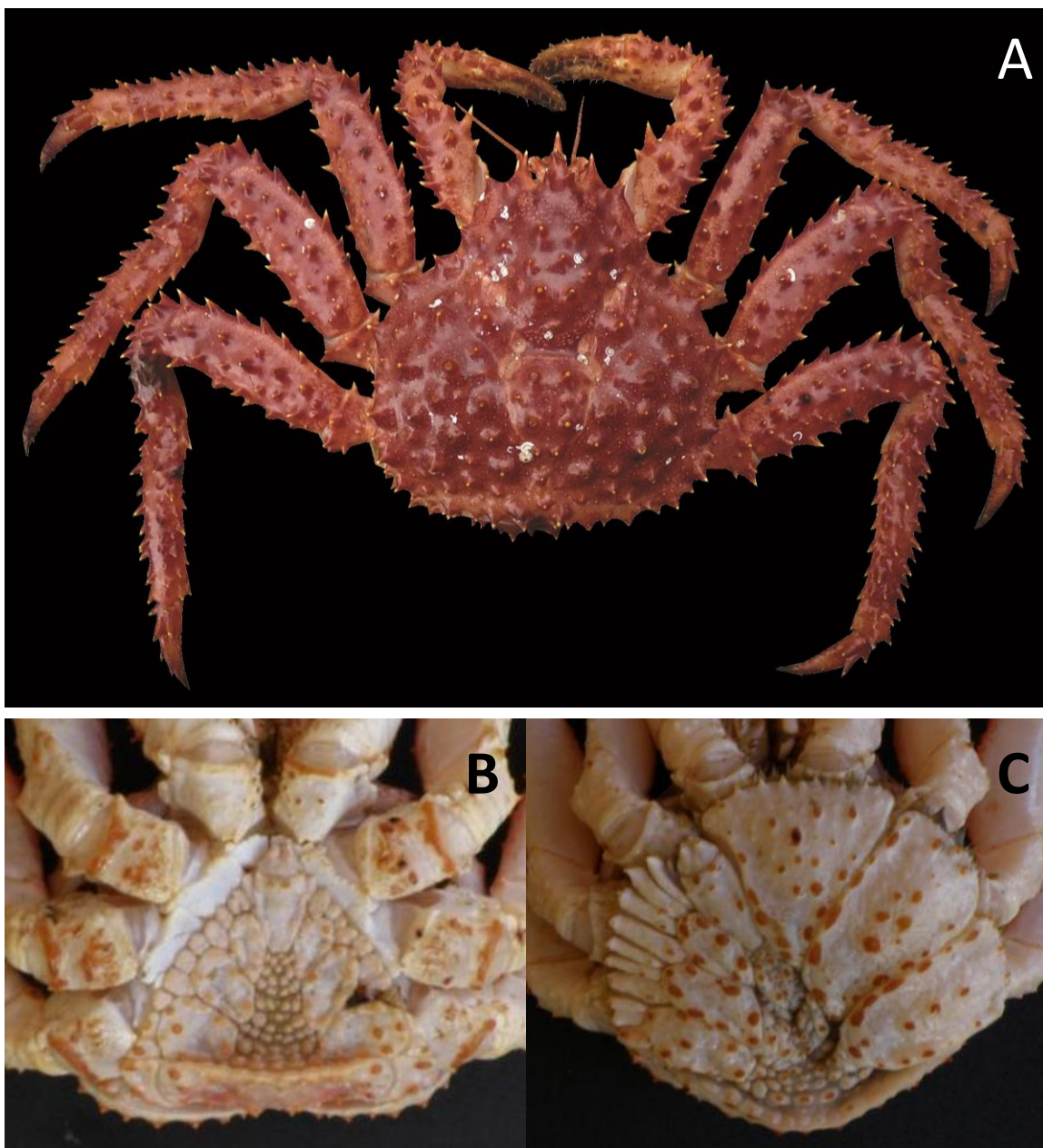


Figura 1.8.1: Ejemplares de *L. santolla* del Canal Beagle. Vista dorsal (A) y detalle del abdomen de un macho (B) y una hembra (C). Foto: Gustavo A. Lovrich.

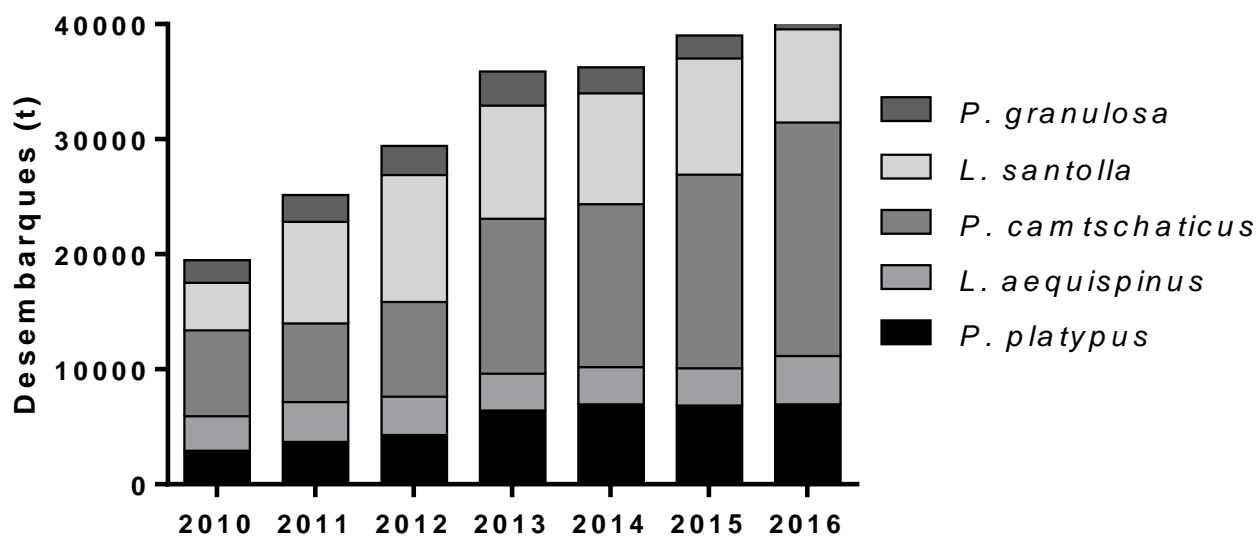


Figura 1.8.2: Desembarques históricos de centollas a nivel mundial. Datos (FAO, 2018).

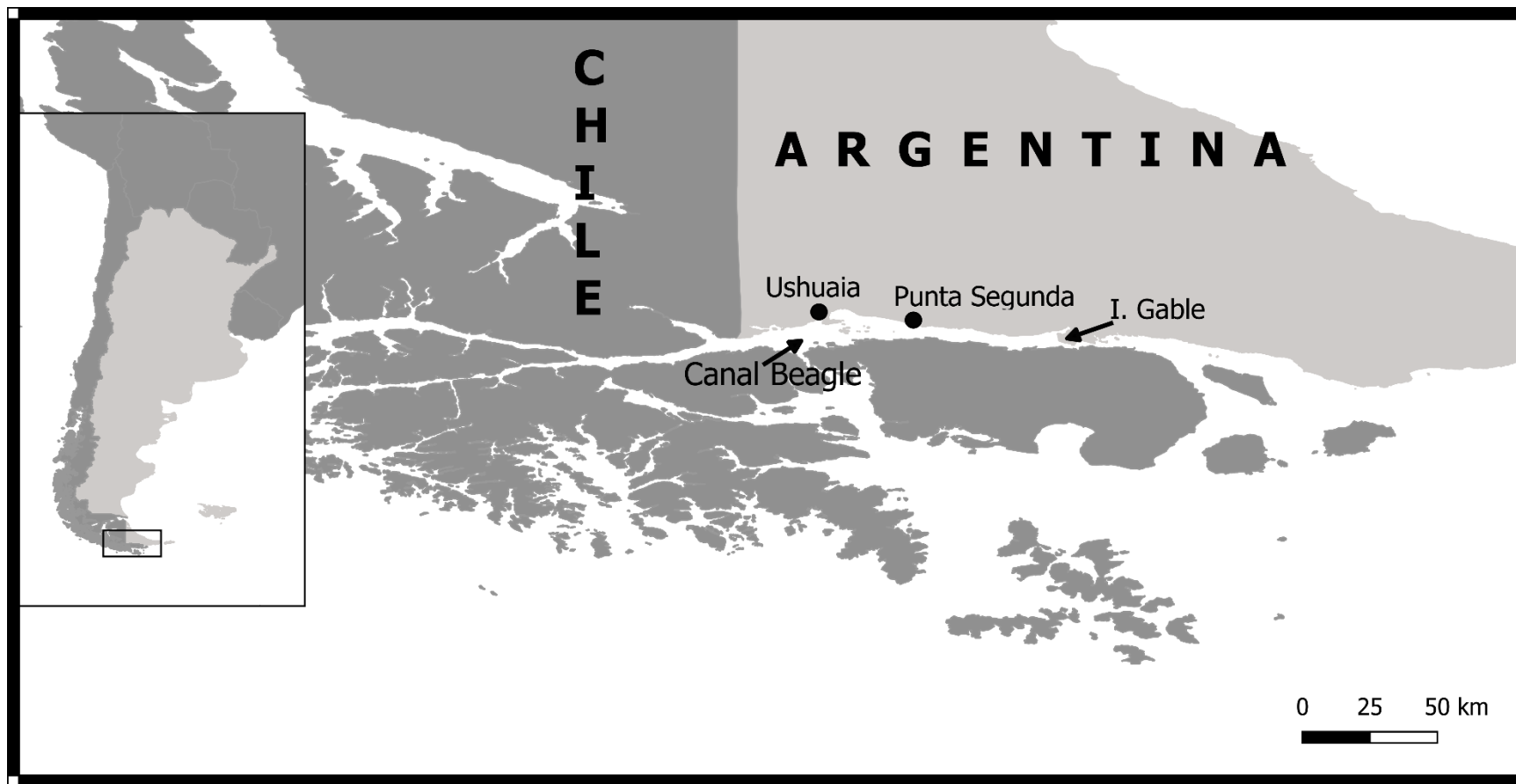


Figura 1.8.3: Ubicación geográfica del Canal Beagle.

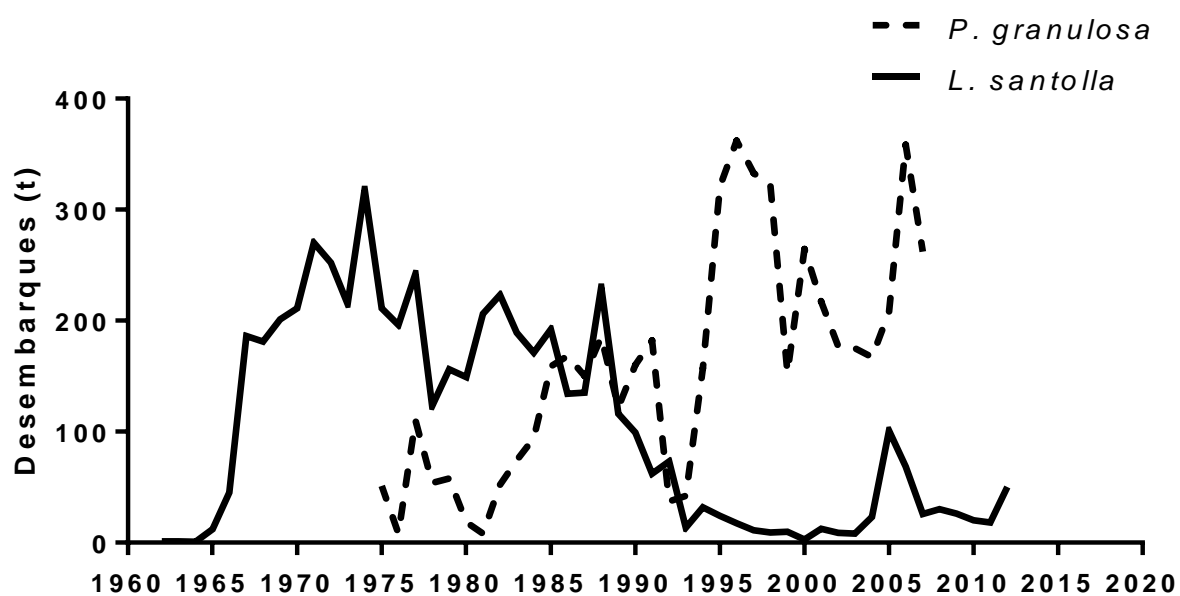


Figura 1.8.4: Desembarques históricos de centolla (*L. santolla*) y centollón (*P. granulosa*) en el sector argentino del Canal Beagle. Datos: Provincia Tierra del Fuego.

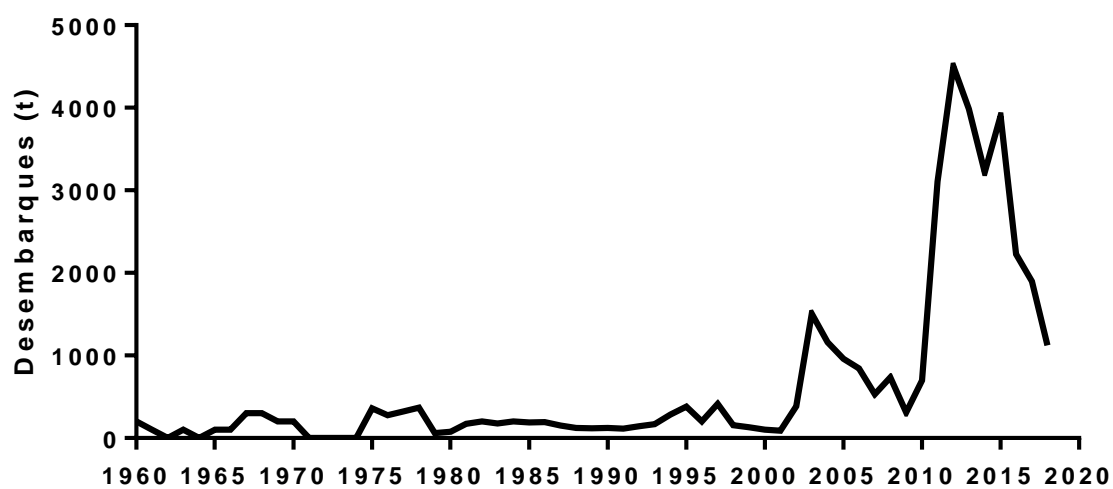


Figura 1.8.5: Desembarques históricos de *L. santolla* del Golfo San Jorge. Datos Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca 2018.

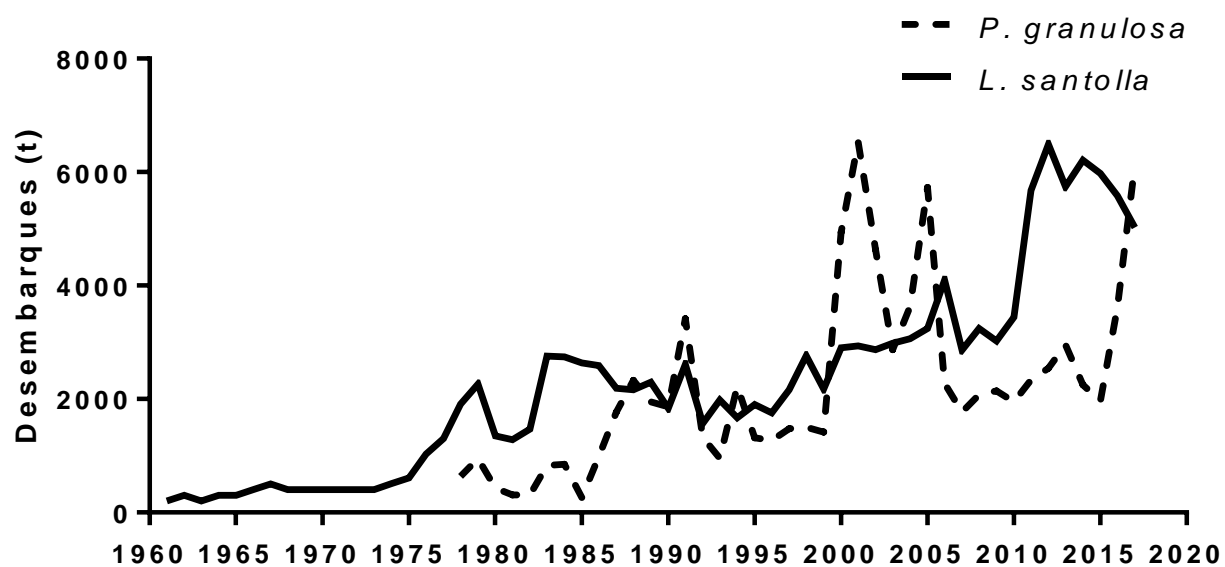


Figura 1.8.6: Desembarques históricos de *L. santolla* de Chile. Datos (FAO, 2018).



Figura 1.8.7: Ejemplar de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego.



Figura 1.8.8: Vista dorsal de un ejemplar de *P. granulosa* del Canal Beagle. Foto: Gustavo A. Lovrich.

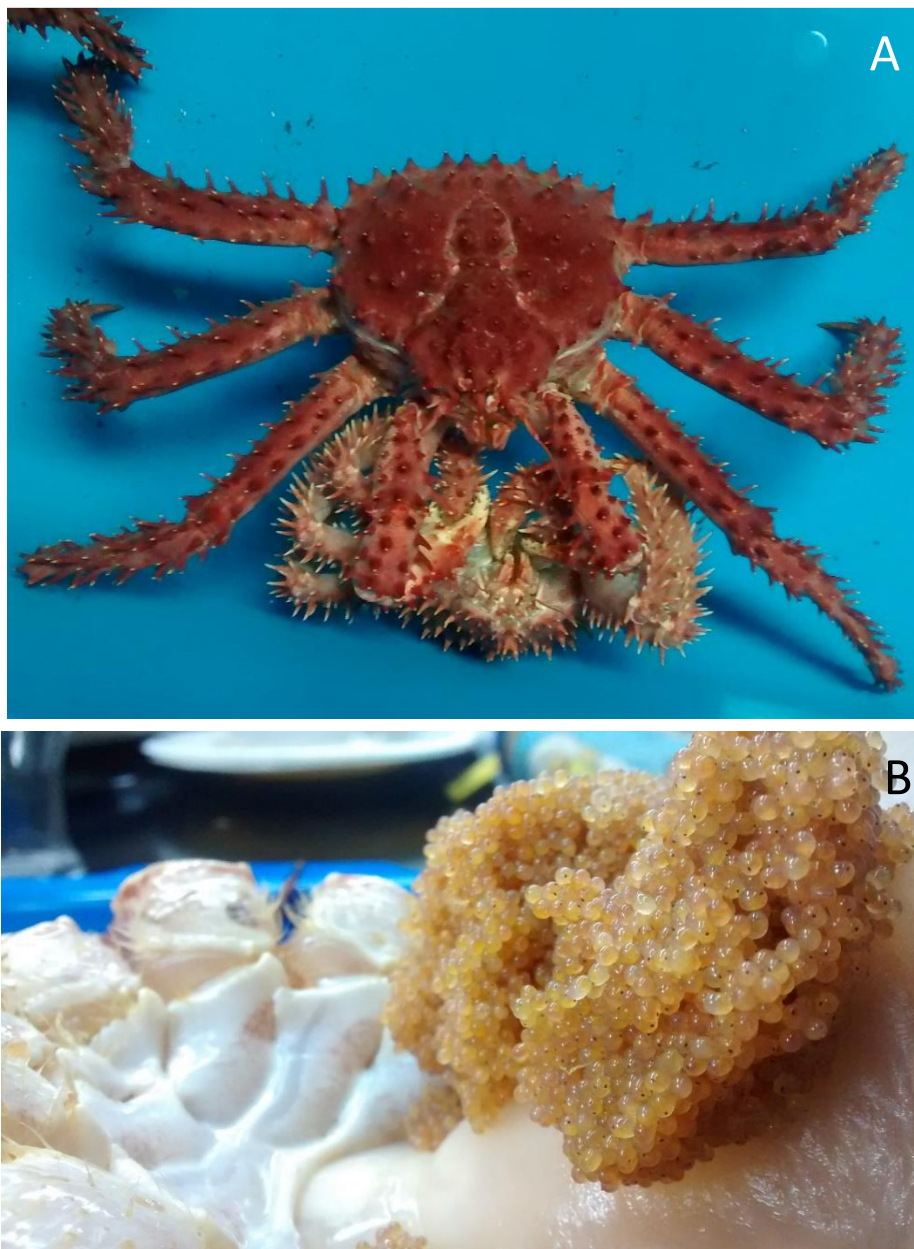


Figura 1.8.9: Abrazo precopulatorio (A) y detalle de masa ovígera (B) en *L. santolla*.

2. Metodología general

2.1. Áreas de estudio

Se tomaron muestras de centollas en 3 áreas de la República Argentina (Figura 2.8.1), dos de las cuales se encuentran bajo presión pesquera: en el Canal Beagle la pesca se desarrolla a nivel artesanal desde la década de 1930. La pesquería del Golfo San Jorge ha experimentado un crecimiento importante con desembarques de miles de toneladas, provenientes de la pesca industrial.

2.1.1. Canal Beagle

El Canal Beagle es parte del sistema de canales y fiordos del archipiélago de Tierra del Fuego (Figura 2.8.2). Este canal nace en la costa pacífica de Chile formando dos brazos, llamados brazos Noroeste y Suroeste, los cuales confluyen a la altura de punta Yámana (Chile). A partir de ese punto, el canal se extiende cerca de 200 kilómetros, con un ancho medio de unos 5 kilómetros, hasta la Isla Picton donde desemboca al Atlántico (Isla et al., 1999). Aproximadamente la mitad oriental del canal (hacia el este del meridiano de 68°O, hasta su desembocadura en el Atlántico) el canal está compartido con Chile y la frontera internacional lo recorre en el mismo sentido que el de su cauce. En esta región, el Canal Beagle separa las costas de la Isla Grande de Tierra del Fuego al norte (Argentina) y las Islas Hoste y Navarino al sur (Chile).

El Canal Beagle es un antiguo valle tectónico que fue cubierto completamente por el hielo durante la última glaciación. Después del derretimiento del glaciar, este valle glaciar tenía un entorno terrestre con cuencas lacustres, turberas y valles fluviales. Posteriormente debido al aumento del nivel de los océanos, el valle fue inundado por el mar (Bujalesky, 2011). Las profundidades máximas del Canal Beagle se encuentran al Oeste de punta Yámana en las ramas Noroeste y Sudoeste. En la primera la profundidad máxima alcanza los 400 metros, mientras que en la segunda la profundidad máxima es de aproximadamente 500 metros. A partir de la confluencia de las dos ramas, la cuenca del Beagle se divide en dos cubetas secundarias de 200 m de profundidad, separadas por una zona más somera de 60 m que se encuentra en el área de la Península de Ushuaia e Islas Bridges (Antezana, 1999). El agua de origen Pacífica subpolar, al circular por el Beagle en dirección al Atlántico, sufre modificaciones de sus propiedades principalmente por los

grandes aportes de agua dulce que provienen del deshielo de glaciares y nieve temporal, la lluvia, ríos y escorrentía (Isla et al., 1999).

El Canal Beagle, al igual que otros canales y fiordos fueguinos, se caracterizan por la presencia del alga *Macrocystis pyrifera*, comúnmente conocida como cachiyuyo. Este alga habita desde la zona intermareal hasta unos 30-40 metros de profundidad y suele dominar extensas áreas formando bosques submarinos. Utilizando la definición acuñada por Jones et al., 1994), por su capacidad para transformar el ambiente el bosque de cachiyuyo pueden ser considerados como un importante ingeniero ecosistémico (Jones et al., 1994). Los bosques de esta especie modifican el ambiente mediante su estructura tridimensional, la cual proporciona superficies de fijación y refugio para otros organismos (Teagle et al., 2017). En los grampones de cachiyuyo se encontraron juveniles de cangrejos litódidos de interés comercial como *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, entre otras especies de invertebrados y peces (Lovrich y Tapella, 2006; Cárdenas et al., 2007).

2.1.2. Golfo San Jorge

El Golfo San Jorge forma parte de la plataforma continental argentina y se extiende desde el cabo Dos Bahías en el norte (44°55'S) hasta el cabo Tres Puntas en el sur (47°06'S) (Figura 2.8.3). Posee una forma semicircular y una superficie aproximada de 39.340 km² (Reta, 1986). La batimetría del golfo presenta profundidades máximas cercanas a los 100 m, con más del 70% de su superficie entre los 70 y 100 m de profundidad y una región somera en el extremo sur (Vinuesa, 2005). Los fondos presentan tres tipos de sedimentos principales: un tipo es esencialmente fango-arenoso que ocupa todo el sector occidental y central, en profundidades superiores a los 60-70 m; otro tipo de fondo es de grava y arena, constituidos por restos de bivalvos y cirripedios, presente en los sectores norte y sur de la boca del golfo; y un tercer tipo de fondo caracterizado por arenas finas que se encuentra en todas las áreas costeras (Roux y Fernández, 1997; Fernández et al., 2003). Las aguas del Golfo San Jorge provienen de la corriente costera patagónica que circula hacia el Norte sobre la plataforma continental. Esta corriente está formada por la rama oeste de la corriente de Malvinas y el aporte de aguas continentales de baja salinidad provenientes del Estrecho de Magallanes y el Canal Beagle (Piola y

Falabella, 2009; Matano et al., 2010). Este golfo se caracteriza por una alta diversidad de ambientes costeros y marinos, los cuales sirven de áreas de reproducción y cría de distintas especies de peces, invertebrados, aves y mamíferos marinos, y de áreas de alimentación y descanso de aves migratorias (Yorio, 2009) siendo un área relevante en términos de biodiversidad y productividad (Góngora et al., 2012). El sur del golfo es un área de cría de langostino *Pleoticus muelleri*, que constituye la principal pesquería de crustáceos de Argentina (Glembocki et al., 2015).

Administrativamente, las costas y aguas del Golfo San Jorge poseen varias jurisdicciones. Las aguas del golfo se dividen en aguas provinciales de Chubut y Santa Cruz, al norte y sur del paralelo 46°S respectivamente y aguas nacionales al oeste del límite de las jurisdicciones provinciales (a 12 millas desde la costa y siguiendo la línea que une los cabos que forman su boca) (Figura 2.8.3). La ciudad costera más importante del golfo es Comodoro Rivadavia (Chubut), la cual es considerada un punto de logístico clave de las actividades económicas de la región. Esto se debe a que cuenta con el puerto más grande de la zona, desde el cual se distribuye petróleo, productos industriales, pesqueros y agrícolas hacia otras ciudades de Argentina y del mundo. Caleta Paula es el otro puerto del golfo, en Santa Cruz, que también recibe desembarques de la pesca de centolla.

2.1.3. Costa Atlántica de Tierra del Fuego

La costa atlántica de Tierra del Fuego se encuentra en la región patagónica y se extiende por unos 330 km (Figura 2.8.1). Esta experimenta un régimen de macromareas y está expuesta a ondas de alta energía y vientos intensos del oeste (Bujalesky, 2007). Esta zona, ubicada sobre la plataforma continental argentina, se encuentra bajo la influencia del frente de mareas patagónico, el cual se extiende desde Península Valdés (42°S) hasta Isla de los Estados (55°S). Este frente es el límite entre las aguas estratificadas que se encuentran mar adentro y las aguas costeras, mezcladas verticalmente. La estratificación de las aguas de la plataforma se produce por calentamiento durante el período cálido, y la mezcla de las aguas costeras es forzada por corrientes de marea (Acha et al., 2004). Este frente tiene la característica de tener una alta productividad durante la primavera y el verano (Carreto et al., 1986).

El frente de mareas patagónico desempeña un papel primordial en los procesos ecológicos de la zona, permitiendo una producción primaria excepcionalmente elevada, ofreciendo hábitats adecuados de alimentación y/o reproducción para las especies de nectónicas y actuando como áreas de retención de larvas de especies bentónicas y promoviendo así el establecimiento de bancos de adultos. Estos bancos de adultos de especies bentónicas se benefician también de la producción orgánica aumentada del frente (Acha et al., 2004).

2.2. Obtención de muestras

2.2.1. Canal Beagle

Durante el período comprendido entre 2014 y 2017 se realizaron salidas de pesca en el Canal Beagle para capturar ejemplares de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*. Dichas salidas fueron realizadas a bordo del “Don Pedro” (Figura 2.8.4A), un bote semirrígido de 6 m de eslora que cuenta con un guinche y un pescante. El área de pesca fue establecida a partir de las capacidades operativas de la embarcación, y comprendió la bahía Ushuaia y sur de la península Ushuaia a una profundidad media de aproximadamente 20 metros.

Para la captura de los ejemplares del Canal Beagle se utilizaron trampas comerciales cedidas por la Secretaría de Ambiente, Desarrollo Sostenible y Cambio Climático de la provincia de Tierra del Fuego. Estas trampas poseen una forma de cono truncado, formado por un armazón de hierro, una malla de polietileno con apertura de malla entre 50 y 80 mm estirada, y un anillo plástico que rodea la abertura de la trampa que evita el escape de la captura. Las trampas se colocaron en líneas de pesca, dispuestas cada una con dos trampas y unidas entre sí por 50 metros de cabo retorcido de polietileno de 20 mm de diámetro. Las trampas fueron cebadas con grasa vacuna, colocada en recipientes plásticos perforados.

Cada quince días se realizaron salidas de pesca dependiendo de las condiciones meteorológicas y disponibilidad de la embarcación. Durante la maniobra de pesca se

recuperaron las trampas utilizando un grampín para enganchar la línea entre trampas, se colectó la captura, se cambió la carnada y se volvieron a calar las trampas (Figura 2.8.4B). Como las líneas de pesca no contaron con boyas a fin de evitar su robo, se utilizó un GPS Garmin Map 78 para marcar la posición de las trampas.

2.2.2. Costa atlántica de Tierra del Fuego

Los ejemplares de *Lithodes confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego fueron capturados durante campañas científicas a bordo del BO Puerto Deseado (Figura 2.8.5A). Estos muestreos fueron realizados en las campañas del 29 de marzo al 4 de abril de 2014 y la del 22 de abril al 12 de mayo de 2017. Durante las mismas se efectuaron lances de pesca con una red de fondo en un rango de profundidad de entre 30 y 50 metros (Figura 2.8.5ByC).

2.2.3. Golfo San Jorge

Los ejemplares de *L. santolla* del Golfo San Jorge provinieron de la pesca comercial. Los muestreos fueron realizados entre enero y febrero de 2015, 2016 y 2017 por personal del programa de observadores a bordo de la secretaria de pesca de la provincia del Chubut. Las hembras ovígeras de *L. santolla* fueron obtenidas a bordo de buques factoría, que cuentan con líneas de pesca de alrededor de 100 trampas (Figura 2.8.6A). Durante la maniobra de pesca las hembras ovígeras fueron separadas de la captura comercial y congeladas en cámaras frías. Finalizada la marea fueron desembarcadas en la ciudad de Comodoro Rivadavia y transportadas al Centro de Investigación y Transferencia Golfo San Jorge (UNSUB) para su procesamiento (Figura 2.8.6B).

2.3. Medición del tamaño corporal

Como parámetro del tamaño corporal se registró el largo de caparazón (LC) de cada ejemplar capturado. Este valor fue medido entre el margen posterior del orbital derecho hasta el extremo posterior medio del caparazón, utilizando un calibre digital Vernier con una precisión de 0,01 mm.

2.4. Estimación de la fecundidad

Estimar la fecundidad de una hembra es un proceso costoso en tiempo, por lo tanto se realizó un ensayo preliminar para con el fin de encontrar un método alternativo más eficiente. Para ello, se tomaron 16 hembras ovígeras de *L. santolla* del Canal Beagle. A cada hembra se le extrajo la masa de huevos realizando una disección y cortando los pleópodos del abdomen. Las muestras fueron fijadas en una solución de formol salino al 5% y almacenadas en recipientes plásticos hasta el procesamiento.

Inicialmente se separaron los pleópodos de la masa ovígera utilizando pinzas de disección, y luego se secó la masa ovígera utilizando un filtro y papel absorbente, para evitar que la solución de formol salino produzca un error en la estimación. A continuación se pasó a contar manualmente todos los huevos de cada una de las muestras. Una vez obtenido el valor real, se estimó la fecundidad utilizando tres métodos distintos: gravimétrico, volumétrico seco y volumétrico por desplazamiento de agua. Se decidieron utilizar métodos de volumétricos para intentar independizar la estimación de la fecundidad de la utilización de una balanza a bordo. Ésta debe ser de compensación y comúnmente en los barcos no se cuenta con una, ya que el movimiento impide utilizar una balanza convencional, y se buscó un método capaz de utilizarse embarcado en campañas oceanográficas o en buques pesqueros.

2.4.1. Método gravimétrico

Para estimar la fecundidad de las hembras se utilizó primero el método gravimétrico descrito por (Lovrich y Vinuesa, 1993), el cual es el que comúnmente se utiliza para calcular este parámetro. Primero se pesó la masa ovígera con una balanza de 0,01 g de precisión (PT). Luego se pesaron (ps) y contaron (ns) los huevos de 3 submuestras. Finalmente se estimó la fecundidad (F) como:

$$F = \frac{\sum \left[\frac{PT \times ns}{ps} \right]}{3}$$

2.4.2. Método volumétrico seco

Primero los huevos fueron colocados en una probeta graduada y se registró el volumen que ocupaban (VT). Posteriormente se separaron tres submuestras y se midió el

volumen de cada una utilizando un tubo de hemólisis de vidrio graduado de 5 ml (vs). Para finalizar se contó el número de huevos de cada una de las submuestras (ns) y se calculó la fecundidad (F) como:

$$F = \frac{\sum \left[\frac{VTx ns}{vs} \right]}{3}$$

2.4.3. Método volumétrico por desplazamiento de agua

En este método primero se tomó una probeta graduada y se colocó un volumen conocido de agua de mar. Posteriormente se colocaron los huevos dentro de la probeta con agua y registró el volumen final. El volumen de la masa de huevos (VT) se calculó como la diferencia entre el volumen final y el inicial. Posteriormente se separó una submuestra de 10 huevos, y a cada uno se le midió diámetro mayor (a) y menor (b) utilizando una lupa estereoscópica que contaba con un ocular graduado. Como fue utilizado es estudios de otras especies de cangrejos (Bas y Spivak, 2000), el volumen promedio de un huevo individual de *L. santolla* (Vh) se calculó asumiendo la forma elipsoidal:

$$Vh = \frac{\sum \left[a \times b^2 \times \frac{\pi}{6} \right]}{10}$$

Para finalizar, la fecundidad se calculó como la división del volumen de la masa ovígera total sobre el volumen promedio de un huevo.

2.4.4. Elección del método de estimación de la fecundidad

Las estimaciones de fecundidad de los 3 métodos se graficaron en función de los valores reales y posteriormente se realizaron regresiones lineales (Figura 2.8.7 y Tabla 2.7.1). Se observó que la recta que más se acercaba a la teórica 1:1 fue la del método gravimétrico, ya que solo para este método el intervalo de confianza de la regresión contuvo al valor 1. En cambio los métodos volumétricos no fueron tan exactos, el método seco subestimó la fecundidad, mientras que el de desplazamiento de agua sobreestimó la fecundidad. A su vez el método gravimétrico presentó un mayor coeficiente de determinación (R^2) que los demás métodos (Tabla 2.7.1). Por estos motivos se decidió

utilizar el método gravimétrico para todas las estimaciones de fecundidad realizadas en esta tesis.

2.5. Mantenimiento de animales para experimentación

Las hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa* fueron mantenidas en acuarios plásticos individuales (0,40 x 0,30 x 0,25 m) (Figura 2.8.8A). Estos acuarios se encuentran incluidos en sistemas cerrados de recirculación de agua de mar (Figura 2.8.8B). Para garantizar la calidad del agua, estos sistemas cuentan con enfriadores de agua configurados a $6,5 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$, filtros mecánicos (50 μm) y biológicos, y esterilizadores de luz UV. Como parte del mantenimiento, dos veces por semana se realizaron mediciones de calidad de agua mediante las mediciones de pH (7.5-8.5), salinidad (28-30‰), y la concentración de amonio (<0,25 mg/L), nitrito (<0,3 mg/L) y nitratos (<12,5 mg/L). Cuando alguno de los parámetros excedió los valores óptimos, se realizaron recambios del 20% del volumen total del sistema con agua de mar nueva. Este procedimiento se repitió hasta que se volvieron a obtener los valores óptimos de calidad de agua.

Dos veces por semana todos los ejemplares fueron alimentados con manto de calamar (*Illex spp.*). Este alimento es aceptado y no produce grandes cantidades de desechos, con lo cual permite mantener por más tiempo los niveles óptimos de calidad de agua del sistema. Todos los días se limpiaron los acuarios haciendo sifón con una manguera, retirando las heces, restos de comida y huevos desprendidos.

2.6. Medición de reservas energéticas en larvas

Se cuantificaron las reservas energéticas en Zoea I de *L. santolla* realizando mediciones espectrofotométricas de la concentración de glucógeno, lípidos y proteínas.

2.6.1. Glucógeno

Se determinaron los niveles de reserva de glucógeno en Zoeas I de *L. santolla* a través del método de Lo (1970). Para ello se colocó en tubos de vidrio 1 mL de KOH al 30%

saturado con Na_2SO_4 , y entre 30 y 60 mg de larvas. Se colocó a baño maría a 100°C por 60 minutos y posteriormente los tubos se enfriaron en agua fría. Se adicionó 1 mL de etanol 96° , se mezcló bien y se dejó reposar por 30 minutos en agua fría. Luego se centrifugó a 6.000 g por 10 minutos, se descartó el sobrenadante y los tubos se dejaron secar sobre un papel absorbente. Después, cada precipitado se resuspendió en 1 mL de agua destilada, se agitó vigorosamente y se agregó $200\text{ }\mu\text{L}$ de fenol al 8%. Rápidamente, se agregó 1 mL de H_2SO_4 concentrado, se dejó reposar durante 10 minutos y luego se colocó en baño de agua entre 25 y 30°C durante 20 minutos. Se registró la absorbancia de cada muestra a 490 nm y se utilizó glucógeno de conejo (Fluka 50576) como estándar.

2.6.2. Lípidos

Se determinaron los niveles de reserva de lípidos en Zoeas I de *L. santolla* a través de la extracción de lípidos según Folch et al. (1957) y posterior cuantificación siguiendo el método de Frings y Dunn (1970). Para ello se colocaron en tubos de vidrio entre 30 y 60 mg de larvas y una mezcla de cloroformo: metanol (2:1) en una relación 1:80 (p/v) y se dejó a 4°C por 24 horas. Al día siguiente, se filtró cada muestra, se recogió el filtrado en tubos graduados y se adicionó cloruro de sodio 0,9% en una relación 10:2 (v/v). Se agitó bien y se centrifugó a 4.000 g durante 10 minutos. La fase superior (acuosa) fue descartada, se repitió nuevamente el agregado de cloruro de sodio como se indicó anteriormente, y se guardó a 4°C durante 24 horas. Luego se adicionó 1 mL de H_2SO_4 concentrado, se colocó en baño maría a 100°C por 10 minutos y se dejó enfriar en agua con hielo. Finalmente se agregó 2,5 mL de Vainillina (Merck 8.18718.0100) 0,016 M en fosfato de potasio monobásico 0,44 M y se registró la absorbancia de cada muestra a 530 nm en cubeta de cuarzo. Como solución patrón de lípidos se utilizó aceite de oliva extra virgen (marca: Cocinero, Molinos Río de la Plata S.A.) en etanol (1mg de lípidos en 1 mL de etanol).

2.6.3. Proteínas solubles

La cuantificación de proteínas solubles totales en Zoeas I de *L. santolla* se realizó utilizando el colorante azul de Coomassie, mediante el método de Bradford (1976). La proteína albúmina sérica bovina (Sigma A9418) fue utilizada como estándar.

2.7. Tablas

Método	Ecuación	IC _{95%} Pendiente	R ²	F	p
Gravimétrico	$Y = 1,04 * X - 373,0$	0,94 - 1,13	0,972	526,0	<0.001
Vol. seco	$Y = 0,85 * X - 281,9$	0,76 - 0,93	0,965	418,9	<0.001
Vol. desplazamiento de agua	$Y = 1,44 * X - 260,4$	1,25 - 1,61	0,951	290,0	<0.001

Tabla 2.7.1: Regresiones lineales entre los valores reales de fecundidad y los estimados mediante distintos métodos, para muestras de masas ovígeras de *L. santolla*.

2.8. Figuras

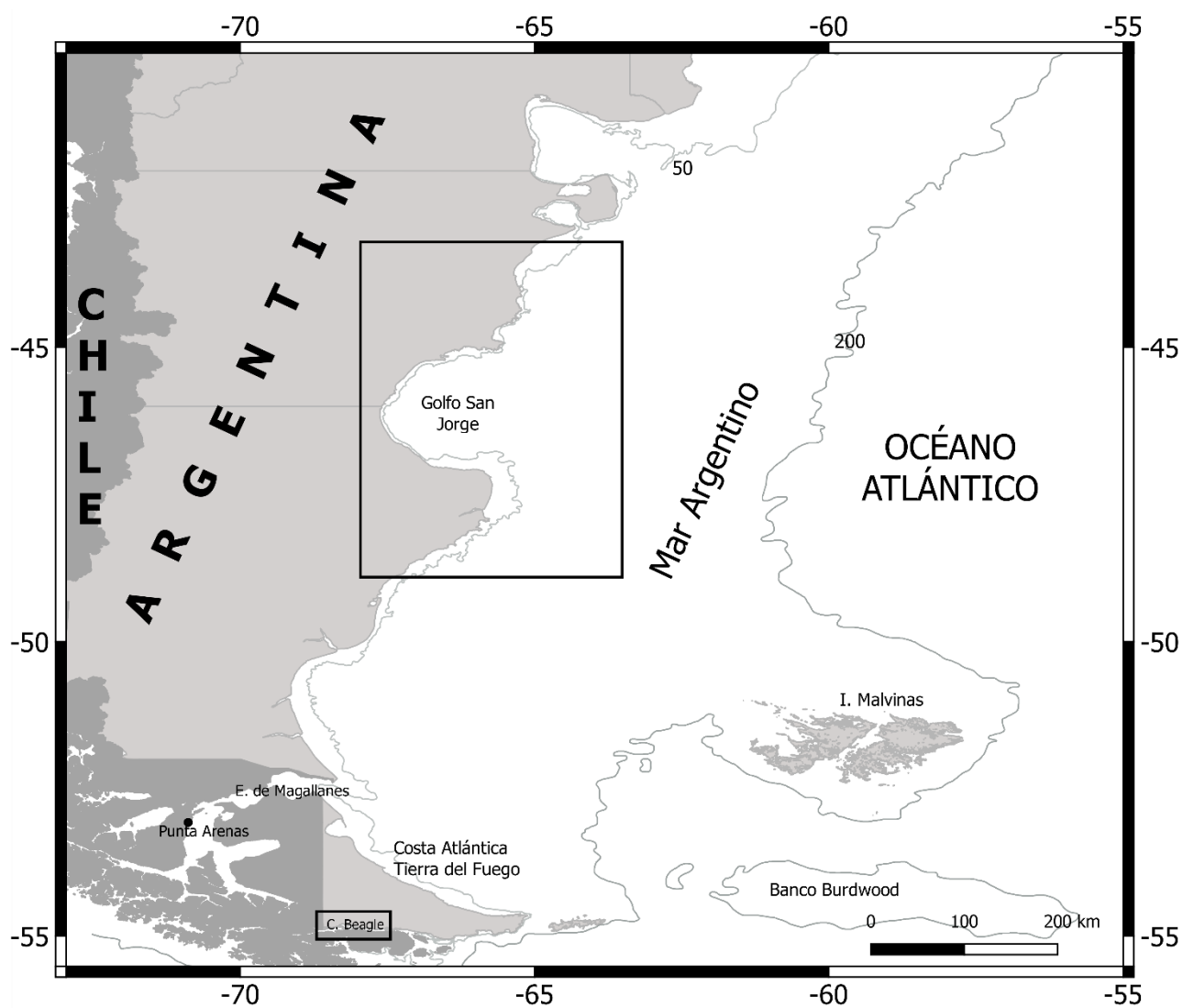


Figura 2.8.1: Mapa de la costa patagónica de Argentina. Se señalan con rectángulos las principales áreas de pesca argentinas mencionadas en el texto.



Figura 2.8.2: Mapa del Canal Beagle interior.



Figura 2.8.3: Mapa del Golfo San Jorge en las que señalan las diferentes jurisdicciones. Dentro del golfo San Jorge el paralelo 46°S separa las jurisdicciones provinciales. La línea “paralela” a la costa demarca las aguas provinciales y al este es la jurisdicción nacional, separada en dos “zonas” de pesca de centolla.



Figura 2.8.4: A) Embarcación “Don Pedro” utilizada para los muestreos en el Canal Beagle. B) Maniobra de pesca donde se observa una trampa comercial de centollas.



Figura 2.8.5: A) Buque Oceanográfico Puerto Deseado. B) Maniobra de pesca donde se observa la red de pesca. C) Captura clasificada por grandes grupos, se observan ejemplares de *L. confundens*.



Figura 2.8.6: A) Buque factoría Tango I de la empresa Crustáceos del Sur. B) Muestras de hembras ovígeras de *L. santolla* del Golfo San Jorge provenientes de la pesca comercial.

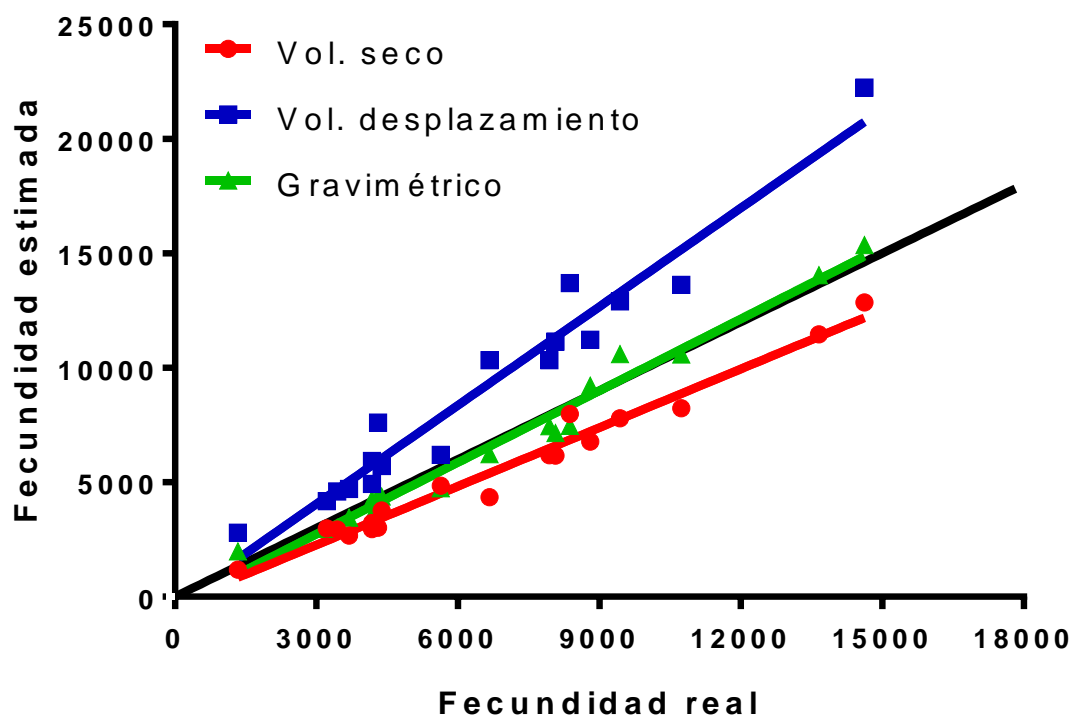


Figura 2.8.7: Regresiones lineales de la fecundidad real en función de la fecundidad estimada utilizando el método: gravimétrico y los métodos volumétrico en seco y por desplazamiento de agua, para muestras de masas ovígeras de *L. santolla*. La línea negra indica la recta teórica 1:1.



Figura 2.8.8: Instalaciones de acuario del CADIC. A) Sistema de recirculación de agua de mar. B) Detalle de un acuario individual con una hembra ovígera de *L. santolla*. Nótese la malla sobre el fondo que impide que la hembra pueda alimentarse de los huevos perdidos.

3. Stocks de centollas de Argentina

3.1 Introducción

El principal efecto de la pesca es el de reducir la abundancia de las especies objetivo (Pauly et al., 2002). En los inicios de la pesquería se ha asumido que esto no impone ninguna amenaza directa de extinción de las especies, ya que las especies marinas generalmente son muy fecundas y la extensión del océano es amplia (Pitcher, 1998). Pero en las últimas décadas ese pensamiento fue rechazado y se ha creado una conciencia de que las poblaciones sujetas a la pesca pueden ser severamente agotadas, y además ser amenazadas de extinción a través de la sobreexplotación (Casey y Myers, 1998). Entre las especies de importancia comercial, las que se encuentran particularmente en riesgo son aquellas con un alto valor, de gran tamaño y lentas para madurar, con un rango geográfico limitado y/o que poseen un reclutamiento esporádico (Sadovy, 2001). Por este motivo, el manejo de los recursos pesqueros tiene como uno de sus objetivos básicos el de conservar el suficiente potencial reproductivo de una población para permitir una explotación sostenible (Marshall et al., 2003a).

El potencial reproductivo a menudo se estima contando el número de hembras sexualmente maduras y, en especies bajo manejo pesquero, la fracción reproductiva de la población frecuentemente se mantienen permitiendo que los individuos (machos y también hembras en algunas especies) alcancen la madurez antes de poder ser cosechados (Kendall et al., 2001). Existen diferentes términos para describir las diferentes etapas de madurez por las que pasa un individuo. Se considera que un individuo adquiere la madurez gonadal cuando posee gametas en su aparato reproductor: en las hembras de los litódidos es evidente externamente, cuando portan huevos (Sainte-Marie et al., 1995; Sampedro et al., 1999). Para poder estimar a nivel poblacional el porcentaje de individuos maduros, se realizan estimaciones de la talla a la que los individuos alcanzan la madurez sexual. En las especies de centollas de interés comercial de Argentina, este parámetro corresponde a una talla de 70-75 mm LC (Vinuesa, 1984; Wyngaard y Iorio, 1996) y 68,5 mm LC (Lovrich et al., 2002a) para hembras de *L. santolla* y *L. confundens*, respectivamente.

La fecundidad de las hembras es un parámetro que refleja directamente la salud reproductiva de la población durante la temporada reproductiva anterior y es un factor determinante del reclutamiento de la siguiente cohorte (Orensanz et al., 1998). De modo que variaciones en la fecundidad, ya sea por causas naturales o antropogénicas, puede impactar en gran medida en la abundancia de una población. En especies de interés comercial la comparación del éxito reproductivo de las hembras entre años o áreas expuestas a la presión pesquera puede ser utilizada para determinar si la pesca tiene un impacto en las poblaciones (Sato et al., 2007). Por ejemplo, la disminución de la abundancia de machos en poblaciones altamente explotadas de *Chionoecetes opilio* (Sainte-Marie et al., 1995), *Paralithodes camtschaticus* (McMullen y Yoshihara, 1971) o *Metacarcinus magister* (Smith y Jamieson, 1991) se asoció a una disminución de la fecundidad.

En Argentina existen tres stocks de centollas con interés económico y que cuentan con antecedentes pesqueros distintos. Una de ellas corresponde a la de *L. santolla* del Canal Beagle, lugar donde comenzó la pesca en la década de 1930. Luego de casi 20 años de veda en un sector del Canal Beagle, la pesquería se reabrió y se lleva a cabo actualmente de forma artesanal. No se tiene registro confiable del esfuerzo pesquero que efectivamente se está llevando a cabo, pero se estima que ronda las 9 embarcaciones con un total que se estima no superar las 1000 trampas (Lovrich y Tapella, 2014). En el Golfo San Jorge se encuentra otro stock de *L. santolla* de interés comercial, cuya pesquería industrial comenzó más recientemente, en 2004. Esta pesquería se considera de altura ya que cuenta con 5 barcos factoría que capturan y procesan a las centollas a bordo, desembarcando el producto congelado listo para su exportación y actualmente operan con un total de 22.500 trampas (Firpo et al., 2017). En la costa atlántica de Tierra del Fuego se encuentra el stock de *L. confundens*, que se pescó de forma ocasional. En los últimos años se habilitó a un barco a realizar una pesca exploratoria en esta zona (Resolución Consejo Federal Pesquero 38/12), pero recién se concretó a partir de 2017.

3.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo es caracterizar el estado del stock de *Lithodes santolla* del Canal Beagle, y compararla con los stocks de la costa atlántica de Tierra del Fuego y del Golfo San Jorge que se encuentran bajo distintas presiones pesqueras.

3.1.2 Hipótesis

Hipótesis 1: Los parámetros poblacionales de *Lithodes santolla* del Canal Beagle evidenciarán signos de sobreexplotación del recurso.

Hipótesis 2: La fecundidad de los stocks de centollas de Argentina presentan variaciones que podrían estar asociadas al esfuerzo pesquero.

3.1.3 Predicciones

- 1- La extracción exclusiva de machos produce un stock de tamaño pequeño y hembras con puestas parciales y/o disminución de la proporción de hembras ovígeras.
- 2- La fecundidad del stock de centolla de la costa atlántica de Tierra del Fuego presentará los valores de fecundidad más elevados, seguidos por los stocks que se encuentran bajo presión pesquera.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Obtención de las muestras

Durante el período comprendido entre 2014 y 2017 se capturaron ejemplares de *Lithodes santolla* del sector argentino del Canal Beagle. El estudio del stock de *Lithodes confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego (entre 53,25-53,55°S; 67,50-66,36°W) fue llevado a cabo en abril de 2014 y 2017, a bordo del BO Puerto Deseado. Los arrastres fueron realizados entre 30 y 60 m de profundidad. Los muestreos de hembras ovígeras de *L. santolla* realizados en el Golfo San Jorge provinieron de la pesca comercial y fueron realizados entre enero y febrero de 2015-2017.

A todos los animales capturados se les midió el largo de caparazón (LC), como dimensión de su tamaño. A las hembras ovígeras se les realizó una disección donde se retiraron los pleópodos con los huevos adheridos. Estos fueron fijados en una solución de formol salino al 6% para su conservación, posteriormente se realizó la estimación de la fecundidad como se detalla en el capítulo 2.

3.2.2 Análisis estadístico

Con el fin de comparar la talla promedio de los individuos del Canal Beagle para cada uno de los años de muestreo se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y el correspondiente test post-hoc de Dunn. Para el stock de la costa atlántica de Tierra del fuego se utilizó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para comparar las tallas de cada una de las campañas realizadas.

Para el cálculo de la proporción de hembras ovígeras se consideró a todas las hembras que alcanzaron la madurez gonadal, i.e. >75 mm LC. La proporción sexual (n machos: n hembras) y la relación sexual operativa (RSO), definida como la relación entre machos funcionalmente maduros (> 95 mm LC) y hembras fisiológicamente maduras (>75 mm LC), fueron calculadas para los stocks del Canal Beagle y de la costa atlántica de Tierra del Fuego. Posteriormente cada una fue analizada utilizando el test χ^2 de Pearson, para evaluar si las proporciones encontradas eran iguales (se diferenciaban significativamente de una proporción 1:1).

La distribución de frecuencias de hembras ovígeras para cada clase de talla de 5 mm LC fue ajustada a una función sigmoidea siguiendo el método de cuadrados mínimos. Dicha función está modelada por la asíntota superior (T), la asíntota inferior (B), el valor medio de la función entre ambas asíntotas (A) y la pendiente de la curva (C).

$$Y = B + \frac{T - B}{1 + 10^{(A-x) \cdot C}}$$

A partir del ajuste de los datos a dicha función, se estimó para cada muestreo el valor de A. Este parámetro corresponde en este caso a la talla de 50% de portación de huevos ($T_{50\%HOV}$).

La fecundidad de los distintos stocks fue comparada mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA). En este análisis se utilizó el tamaño de la hembra (LC) como covariable y los valores fueron linealizados mediante una función logarítmica en base 10. En caso de contarse con más de dos niveles en el factor inter-sujetos se realizó un ajuste para comparaciones múltiples de Bonferroni.

3.3 Resultados

3.3.1 Stock del Canal Beagle

3.3.1.1 Capturas

Los muestreos se realizaron en el sector argentino del Canal Beagle, en las zonas circundantes a la Bahía Ushuaia y sur de la península Ushuaia. Se realizaron muestreos durante cuatro años, iniciando el 28 mayo de 2014 y finalizando el 29 de septiembre de 2017. Durante este período se realizaron 46 salidas de pesca. En total se capturaron 2824 ejemplares de *Lithodes santolla*, de los cuales 1754 fueron machos y 1070 hembras (Tabla 3.5.1). De todos los machos capturados, 377 eran mayores al tamaño legal de 110 mm LC.

Al analizar la captura para cada uno de los meses del año se observó que existe un patrón marcado en la frecuencia de captura para los distintos sexos (Figura 3.6.1). En los primeros meses del año (enero-febrero) la proporción de los machos fue más elevada (ca. 70%) en comparación a la de las hembras (ca. 30%). A medida que avanzó el año, la proporción de hembras aumentó, y fue de aproximadamente 50% en junio y julio. En los meses subsiguientes la proporción de machos volvió a ser mayor que la de las hembras, superando el 80% a partir de octubre.

3.3.1.2 Estructura de tallas

Los ejemplares de *L. santolla* capturados en el Canal Beagle presentaron un tamaño promedio de $96,31 \pm 17,33$ mm LC para los machos y de $85,39 \pm 10,33$ mm LC para las hembras (Tabla 3.5.2). Al comparar el tamaño promedio de los machos se encontró una disminución significativa a lo largo de los cuatro años de muestro (KW H:

59,63; $p < 0,001$), y en 2014 se encontraron los animales más grandes. Un patrón similar se obtuvo para las hembras, donde disminuyó significativamente el tamaño promedio (KW H: 37,61; $p < 0,001$) con las hembras más grandes capturadas en 2014.

Las distribuciones de frecuencia de tallas, para los ejemplares capturados de ambos sexos, no fueron simétricas y presentaron un sesgo hacia las tallas más pequeñas (Figuras 3.6.2 y 3.6.3). Estas distribuciones se caracterizaron por tener valores de la mediana inferiores a los de la media con la excepción de la obtenida para los machos de 2017 (Tabla 3.5.2). En los muestreos realizados, el porcentaje de machos legales (> 110 mm LC) fue disminuyendo a lo largo de los años, iniciando en un 29,84% en 2014 y finalizando en un 11,96% en 2017.

El porcentaje de machos capturados que alcanzaron la talla de madurez funcional (95 mm LC) varió a lo largo de los años desde 43,02% en 2016 a un 61,69% en 2014 (Tabla 3.5.2). Asimismo, el porcentaje de machos morfológicamente maduros (> 75 mm LC) fue mínimo en 2016 con un 80,75%, y máximo en 2014 con un 92,68%. En el caso de las hembras, el porcentaje de individuos capturados mayores a la talla de madurez gonadal (75 mm LC) presentó un rango de 80,75% a 92,68% para 2016 y 2014, respectivamente. Utilizando el conjunto de datos para el periodo 2014-2017, los porcentajes de machos sexualmente maduros fueron de 50,51% para la madurez funcional y 86,17% para la madurez morfométrica; y el porcentaje de hembras gonadalmente maduras fue de 86,17%.

El tamaño promedio de hembras y machos de *L. santolla* fue variable a lo largo de las distintas estaciones del año (Figura 3.6.4). Los machos capturados en primavera fueron significativamente más grandes a aquellos capturados en el resto del año (KW; $p < 0,05$). También las hembras presentaron un valor máximo en primavera pero con la diferencia que en verano y otoño los tamaños fueron intermedios y en invierno fueron significativamente inferiores (KW; $p < 0,05$).

3.3.1.3 *Proporción de sexos*

Para todo el período en conjunto y para cada uno de los años de muestreo, la relación sexual fue significativamente sesgada a favor de los machos (χ^2 , $p < 0,05$) (Tabla 3.5.3). Para los 4 años en conjunto la RSO no difirió significativamente de la relación 1:1 (χ^2 , $p = 0,397$). En los distintos años se encontraron resultados disímiles; en 2014 la RSO estuvo sesgada a favor de los machos maduros (χ^2 , $p < 0,001$), en 2015 y 2016 una RSO sesgada a favor de las hembras maduras (χ^2 , $p < 0,05$) y en 2017 una RSO que no difirió de la relación 1:1 (χ^2 , $p = 0,606$).

La proporción de sexos para cada mes del año presentó patrones similares en cada uno de los cuatro años de muestreo (Figura 3.6.5). En todos los meses que se encontró una desviación significativa de una relación de sexos 1:1, siempre sesgado hacia los machos (χ^2 , $p < 0,05$). Esta mayor proporción de machos se dio en varios momentos del año: en enero y febrero (2015 a 2017), en agosto (2015) y de octubre a noviembre (2014). Desde abril a julio de todos los años de muestreo, la frecuencia relativa de machos y hembras no presentó diferencias significativas (χ^2 , $p > 0,05$).

Al analizar la RSO para cada mes de los cuatro años de muestreo se encontró que en los primeros meses del año (enero y febrero) la frecuencia de machos fue significativamente superior al de las hembras (χ^2 , $p < 0,05$) (Figura 3.6.6). En los meses siguientes las hembras pasaron a tener una proporción significativamente más alta que la de los machos (χ^2 , $p < 0,05$). En la primavera de 2014 se observó que la RSO volvió a estar sesgada hacia los machos (χ^2 , $p < 0,05$).

3.3.1.4 *Condición reproductiva*

Para los 4 años de este estudio en conjunto, el porcentaje de hembras ovígeras fue de 28,78% (Tabla 3.5.4). Este valor fue variable con los años desde un 20,75% en 2014 hasta un 33,60% en 2016. Las hembras ovígeras variaron en su frecuencia en los distintos meses de muestreo (Figura 3.6.7), y fueron más abundantes en los primeros meses del año (ca. 60% para febrero-marzo) y disminuyendo en los meses subsiguientes, alcanzando valores mínimos en septiembre (ca. 5%). Al discriminar la condición reproductiva en la

distribución de frecuencia de tallas, se observa que las hembras no ovígeras presentaron una frecuencia mayor y además tamaños más pequeños (Figura 3.6.8). Por el contrario, las hembras ovígeras fueron menos frecuentes y generalmente más grandes.

Se graficó la frecuencia de hembras ovígeras para cada clase talla y se obtuvo que para la totalidad de los muestreos que solo hembras de más de 110 mm LC presentaron porcentajes elevados de hembras ovígeras (>75%) (Figura 3.6.9), pero en ningún caso se alcanzaron valores superiores al 90%. En el muestreo realizado en 2014, ninguna clase de talla tuvo valores superiores al 50% de hembras ovígeras (Figura 3.6.10). Por otro lado, los muestreos realizados en 2015, 2016 y 2017 presentaron resultados similares, con porcentajes de hembras ovígeras elevados para tamaños grandes y valores del 100% para tamaños mayores a 110 mm de LC. Para el conjunto de datos para los 4 años de estudio, la talla de 50% de portación de huevos ($T_{50\%HOv}$) fue de 100,7 mm LC. Este parámetro estimado presentó valores similares en 2015, 2016 y 2017 (ca. 100 mm LC) y un valor más elevado en 2014 ($T_{50\%HOv} = 120,50$ mm LC) (Tabla 3.5.4 y Figuras 3.6.9 y 3.6.10).

3.3.1.5 Fecundidad

En el período comprendido entre 2014 y 2017 se obtuvieron un total de 229 muestras de masas ovígeras de *Lithodes santolla* provenientes del Canal Beagle. Estas muestras fueron colectadas en tres muestreos (2015, 2016 y 2017) realizados entre enero y marzo, que corresponden al inicio del período de portación de huevos y uno en agosto (2016), correspondiente al final del período de portación de huevos. La fecundidad de las hembras de *L. santolla* provenientes de los distintos muestreos realizados correlacionaron positivamente con su tamaño (Figuras 3.6.11 y 2.6.12). Los valores de fecundidad de *L. santolla* en la misma época del año (al inicio del período de portación de huevos) de los distintos años de muestreo fueron similares (ANCOVA, Bonferroni, $p > 0,05$) (Figura 3.6.11 y Tabla 3.5.5).

Las hembras de *L. santolla* que fueron capturadas al inicio del período de portación de huevos (febrero) presentaron valores de fecundidad significativamente más elevados que aquellas capturadas al final del período de portación de huevos (agosto) (ANCOVA,

$p < 0,001$) (Figura 3.6.12 y Tabla 3.5.6). Las medias ajustadas para cada período indicaron que hay una pérdida de ca. 20% de la masa ovígera inicial hacia el final del período de portación de huevos. A su vez, se encontró que para el muestreo realizado en agosto, la fecundidad de las hembras de menor tamaño presentó una mayor variabilidad con respecto a la de las hembras más grandes.

3.3.1.6 Comparación histórica

Los valores obtenidos en los muestreos realizados entre 2014 y 2017 en el Canal Beagle fueron comparados con los disponibles en la bibliografía (Tabla 3.5.7). Las tallas promedio, tanto para machos como para hembras, se encontraron entre los valores más bajos del registro histórico. La proporción de sexos fue similar a la obtenida en los estudios más recientes (2008 y 2016) y se encontró sesgada hacia los machos. La proporción de machos legales de este estudio fue mayor al del 2016. El porcentaje de hembras ovígeras fue muy similar al obtenido en 2016 y estos fueron los valores más bajos obtenidos en todos los estudios realizados en el Canal Beagle.

Los valores de frecuencia de hembras ovígeras para cada clase de talla obtenidos en este estudio fueron comparados con los valores históricos (Figura 3.6.13). Los valores más antiguos (1981 y 1989) presentaban frecuencias altas de hembras ovígeras ($>60\%$) para clases de tallas pequeñas. En estos mismos años la $T_{50\%HOv}$ presentó valores similares al de la talla de madurez gonadal, alrededor de 75 mm LC. Por el contrario, tanto en los datos históricos de las últimas dos décadas (1994 y 2016) como en nuestros resultados se observó que solo en tallas muy grandes la frecuencia de hembras ovígeras superó el 80% y que además la $T_{50\%HOv}$ fue de ca. 100 mm LC.

Los valores de fecundidad obtenidos en los tres años de muestreos fueron comparados con los reportados por (Vinuesa, 1982) (Figura 3.6.14 y Tabla 3.5.8). No se encontraron diferencias significativas en los valores de fecundidad obtenidos en la actualidad a los obtenidos en 1982 (ANCOVA, Bonferroni, $p > 0,05$).

3.3.2 Stock de la costa atlántica de Tierra del Fuego

3.3.2.1 Capturas

En los muestreos realizados en la campaña de 2014 en la costa atlántica de Tierra del Fuego se extrajeron un total de 213 ejemplares de *Lithodes confundens* producto de 6 lances con una red de fondo (Tabla 3.5.9). De los ejemplares capturados 86 fueron machos y 127 hembras. En 2017 se realizaron 10 lances de la red de fondo y se capturaron un total de 64 ejemplares de *L. confundens*. Del total de los ejemplares capturados 22 fueron machos y 42 hembras. En ambas campañas la captura de machos legales (>110 mm LC) fue muy baja, con 4 y 2 ejemplares en 2014 y en 2017, respectivamente.

3.3.2.2 Estructura de tallas

Los ejemplares de *L. confundens* capturados en la costa atlántica de Tierra del Fuego presentaron un tamaño promedio de $77,61 \pm 15,35$ mm LC para los machos y de $74,70 \pm 17,06$ mm LC para las hembras. Al comparar el tamaño promedio de los machos se encontró que los ejemplares capturados en 2014 fueron más grandes que los de 2017 (Mann-Whitney; U: 2205,0; $p = 0,045$) (Tabla 3.5.10). En cambio las hembras no presentaron diferencias significativas en el tamaño para los dos muestreos realizados (Mann-Whitney; U: 684,0; $p = 0,092$).

Las distribuciones de frecuencia de tallas para los ejemplares capturados presentaron patrones distintos para cada sexo. Los machos presentaron una distribución de frecuencias simétrica, con valores de la mediana similares a los de la media (Tabla 3.5.10 y Figuras 3.6.15 y 3.6.16). En cambio las hembras poseen distribuciones sesgadas a la izquierda, con valores de la mediana superiores a los de la media.

En los muestreos realizados, el porcentaje de machos legales (> 110 mm LC) fue bajo, con un 4,65% en 2014 y un 9,09% en 2017 (Tabla 3.5.10). El mismo patrón se observó en el porcentaje de machos que alcanzaron la madurez funcional (> 85 mm LC) con un 33,72% en 2014 y un 26,15% en 2017. Contrariamente, el porcentaje de hembras maduras (> 70 mm LC) presentó elevados con un 87,56% en 2014 y un 57,14% en 2017.

Utilizando el total de los datos, los porcentajes de individuos sexualmente maduros fue de 30,46% para los machos y de 82,63% para las hembras.

3.3.2.3 *Proporción de sexos*

Para ambos muestreos en conjunto y para cada una de las campañas realizadas, la relación sexual fue significativamente sesgada a favor de las hembras (χ^2 , $p < 0,05$) (Tabla 3.5.11). Asimismo, en todos los casos la relación sexual operativa (RSO) estuvo sesgada a favor de las hembras maduras (χ^2 , $p < 0,05$).

3.3.2.4 *Condición reproductiva*

En las dos campañas realizadas el porcentaje de hembras ovígeras fue de 84,80%. Al comparar los valores para cada campaña resultó que el valor de 2014 fue superior al obtenido en 2017, siendo 88,12% y 70,83% respectivamente. Al discriminar la condición reproductiva de las hembras en la distribución de frecuencia de tallas, se observó que la mayoría de las hembras que superaban la talla de madurez sexual se encontraban ovígeras. Cabe destacar que a partir de los 90 mm LC la frecuencia de hembras no ovígeras fue 0%. (Figura 3.6.17).

A partir de la frecuencia de hembras ovígeras para cada clase talla, se observó que a partir de un tamaño > 70 mm LC el porcentaje de hembras ovígeras fue elevado ($> 75\%$) (Figura 3.6.18). A su vez, las hembras > 90 mm LC fueron en su totalidad ovígeras. La talla de 50% de portación de huevos ($T_{50\%HOV}$) fue de 69,90 mm LC para el total de los datos obtenidos en las dos campañas.

3.3.2.5 *Fecundidad*

En las campañas de 2014 y 2017 se obtuvieron 107 muestras de masas ovígeras de *Lithodes confundens* del stock de la costa atlántica de Tierra del Fuego. La fecundidad de las hembras de *L. confundens* se correlacionó positivamente con su tamaño (Figura 3.6.19). Los valores de fecundidad de *L. confundens* de los distintos años de muestreo no fueron significativamente distintos (ANCOVA, $p > 0,05$) (Figura 3.6.19 y Tabla 3.5.12).

3.3.3 Stock del Golfo San Jorge

3.3.3.1 Datos poblacionales

Los datos poblacionales del stock de *L. santolla* del Golfo San Jorge son tomados por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Como fue establecido por Consejo Federal Pesquero, cada año el INIDEP debe embarcar personal como observador a bordo en los barcos habilitados para la pesca de centollas. En cada una de las maniobras de pesca el observador debe recolectar información general del lance (posición, profundidad, tiempo de calado y virado, número de trampas), como así también la captura por trampa total, comercial (machos ≥ 110 mm de LC) y la fracción no comercial descartada (machos < 110 mm de LC y hembras). Los datos son publicados posteriormente como informes técnicos (Iorio et al., 2008; Firpo et al., 2015; Firpo et al., 2017; Mauna et al., 2017; Mauna et al., 2018).

3.3.3.2 Fecundidad

En el período comprendido entre 2015 y 2017 se obtuvieron un total de 143 muestras de masas ovígeras de *Lithodes santolla* provenientes del Golfo San Jorge. La fecundidad se correlacionó positivamente con su tamaño (Figura 3.6.20). Los valores de fecundidad media ajustada variaron a lo largo de los distintos años (ANCOVA, $p < 0,001$) (Figura 3.6.20 y Tabla 3.5.13). No se encontraron diferencias significativas entre los valores de 2015 y 2017 (ANCOVA, Bonferroni, $p = 0,190$), pero el valor de fecundidad de 2016 fue significativamente menor al de los otros años (ANCOVA, Bonferroni, $p < 0,05$).

3.3.4 Comparaciones entre stocks

En el período comprendido entre 2014 y 2017 se obtuvieron valores de fecundidad para los stocks de centolla del Canal Beagle (CB), costa atlántica de Tierra del Fuego (CATDF) y Golfo San Jorge (GSJ). Debido a que en los análisis realizados previamente no se encontraron variaciones interanuales para los stock de CB y CATDF, i.e. no hubo diferencias significativas para las pendientes ni para las ordenadas al origen, los valores de fecundidad de los distintos años fueron agrupados para cada uno de estos stocks. Para el stock del GSJ los valores de fecundidad se separaron en dos grupos: los obtenidos en 2015

y 2017 (GSJ15-17) que no presentaron diferencias interanuales, y por otro lado los obtenidos en 2016 (GSJ16) (Figura 3.6.21). Al comparar las fecundidades de los distintos stocks se observó que el del CB presentó valores más elevados a los de GSJ15-17 (ANCOVA, Bonferroni, $p=0,043$) (Tabla 3.5.14). A su vez, CB y GSJ15-17 presentaron valores similares a los de CATDF (ANCOVA, Bonferroni, $p>0,05$). Los valores de fecundidad del stock de GSJ16 fueron significativamente más bajos a todos los demás valores obtenidos (ANCOVA, Bonferroni, $p<0,05$).

3.4 Discusión

3.4.1 Stock del Canal Beagle

El stock de *Lithodes santolla* del Canal Beagle está compuesto principalmente por individuos de tallas pequeñas (Figuras 3.6.2 y 3.6.3). En los machos, se ve reflejado también en un bajo porcentaje de individuos legales (21%) y de maduros funcionalmente (50%). En cambio las hembras, presentaron valores elevados de individuos gonadalmente maduros (86%). La relación de sexos indica que en este stock hay una mayor proporción de machos ($M:H=1,64$), pero como una fracción de estos no serían reproductivos (< 95 mm LC) resulta en una RSO con igual proporción para ambos sexos ($RSO=0,96$). A pesar de que este resultado indica que este stock tendría potencial para reproducirse normalmente, ésto no estaría sucediendo y sólo cerca del 30% de las hembras sexualmente maduras estaría reproduciéndose efectivamente. Este éxito reproductivo no es homogéneo para todas las hembras sino que la mayor frecuencia de hembras ovígeras ocurrió entre las de mayor tamaño. Al analizar la fecundidad de estas hembras, se encontró que no hay diferencias entre los valores obtenidos recientemente y los del período previo a la veda (Tabla 3.5.7).

Existen varios factores que estarían afectando los parámetros poblacionales de las centollas del Canal Beagle. La disminución del tamaño promedio de los individuos es una consecuencia directa de la pesca. En los machos este patrón es fácilmente explicable, ya que en esta especie solo se pueden pescar machos de una talla mayor a 110 mm LC (Ley

Provincial 931/2013). Por lo tanto, los machos de tamaño superior a la talla legal tendrían dos factores de mortalidad actuando: la mortalidad asociada a la pesca y la natural (Fenberg y Roy, 2008). Debido a esto, es esperable que dicha fracción del stock este subrepresentada y como consecuencia las tallas medias sean inferiores. Este efecto fue registrado en numerosas especies sujetas a una extracción selectiva por tamaño, en peces (Harvey et al., 2006), gasterópodos (Roy et al., 2003), como así otras especies de cangrejos e.g. (Nickerson et al., 1966; Smith y Jamieson, 1991; Sato y Yoseda, 2010).

Por otro lado, el patrón de distribución de frecuencia de tallas de las hembras debería ser distinto al de los machos, más cercano a una distribución normal simétrica, ya que por ley no se pueden pescar hembras. El tamaño promedio de las hembras debería ser más elevado al valor obtenido, con una mayor representación de las hembras grandes dentro del stock, y no debería variar a lo largo de los distintos años. Una causa de estos resultados podría ser la pesca ilegal de hembras por parte de los pescadores. Debido a que esta ley no se encuentra reglamentada y al casi inexistente control de los desembarcos de centollas, los pescadores podrían estar pescando hembras y también machos sublegales. Estos individuos no podrán ser exhibidos en las peceras de los restaurantes pero pueden ser vendidos para producir productos fabricados a partir de carne procesada (conservas, pastas), de los cuales es difícil determinar el tamaño o imposible el sexo del animal del cual proviene la carne.

La hipótesis de la pesca ilegal de hembras está basada a su vez en los valores obtenidos de la proporción de sexos. En el stock del Canal Beagle, este valor presentó una mayor abundancia relativa de machos que de hembras. Este resultado es incompatible con una pesquería en la cual se extraen solo machos y contrario a los resultados obtenidos en otras pesquerías de cangrejos, como *Paralithodes brevipes* (Sato et al., 2005) o *Birgus latro* (Sato y Yoseda, 2010). En poblaciones sujetas a la pesca, la captura de machos grandes y potencialmente dominantes puede traer como consecuencia una relación sexual sesgada hacia las hembras y una frecuencia mayor de machos chicos disponibles para la reproducción (Fenberg y Roy, 2008; Webb, 2014). Por ejemplo, en la pesquería de *Paralithodes camtschaticus* en el Golfo de Alaska, la proporción de hembras aumentó de

0,5 a 3 hembras por cada macho en 1973 y 1986, respectivamente (Orensanz et al., 1998). Este desbalance en la relación de sexos produjo problemas en la reproducción, disminuyendo en un ca. 50% la frecuencia de hembras ovígeras con puestas completas.

En el stock del Canal Beagle se encontraron evidencias de una falla en la reproducción al encontrar que solo alrededor de un tercio de las hembras sexualmente maduras se encontraron portando huevos. Además, hembras ovígeras y no ovígeras de *L. santolla* presentaron patrones de distribución de frecuencias distintos (Figura 3.6.8). Las hembras ovígeras se encuentran desplazadas a tamaños más grandes en comparación a las no ovígeras. Resultados similares se obtuvieron al observar el porcentaje de hembras ovígeras por clase de talla (Figura 3.6.9). Para el total de los datos se obtuvo que la talla de 50% de portación de huevos fue muy superior a la talla de madurez gonadal, indicando que las hembras de tallas más grandes son las que pueden reproducirse de forma exitosa. Este patrón se repite a lo largo de los cuatro años de muestreo. Este resultado no es compatible con un stock sujeto a la pesca, donde constantemente se están removiendo machos (y hembras también de forma ilegal) de tamaños grandes, se esperaría que los ejemplares más pequeños tengan una menor competencia y de esa forma una mayor posibilidad de reproducirse.

Una baja abundancia de machos sería una posible explicación de la baja proporción de hembras ovígeras, ya que no podrían copular con todas las hembras disponibles en la ventana temporal en que son receptivas (con el exoesqueleto blando inmediatamente posterior a la muda). Este fenómeno fue observado en otras especies de decápodos como la langosta roja *Homarus americanus* (Ennis, 1980) o el cangrejo *Cancer magister* (Smith y Jamieson, 1991). Pero aunque efectivamente se encontraron evidencias de una baja abundancia de machos (CPUE= 2,70) (Lovrich et al., 2017) y que solo la mitad de los machos capturados en este trabajo fueron funcionalmente maduros, no se encontraron evidencias que apoyen esta hipótesis. Esto se debe a que una baja abundancia de machos capaces de copular y una elevada abundancia de hembras disponibles, trae como consecuencia una depleción en las reservas espermáticas de los machos (Powell et al., 1974), y consecuentemente una menor transferencia de esperma y menor fecundidad de

las hembras (Sato y Goshima, 2006; Sato, 2012). A pesar que la proporción de hembras ovígeras presentó valores bajos, la fecundidad de cada hembra fue máxima. No se encontró una disminución de la fecundidad inicial de las hembras ovígeras en los años de muestreo y, a su vez estos valores fueron similares al de 1982, momento en el cual el stock presentaba los parámetros de uno sin signos de sobre-explotación. Estos resultados, al igual que los obtenidos en otros estudios (Gowland-Sainz, 2018), indicarían que no hay evidencias de limitación espermática en el stock de centollas del Canal Beagle.

En este stock, donde la fecundidad de las hembras es máxima pero solo un tercio de las hembras se encontraron ovígeras, es posible que se esté produciendo una falla en la reproducción en los pasos previos a la portación de huevos. Dichas fallas pueden suceder previamente a la cópula, como por ejemplo la imposibilidad de los machos de encontrar hembras disponibles; o durante la cópula, como falla durante transferencia espermática, o en la adherencia de huevos a los pleópodos. La dificultad de encontrar una hembra para copular puede producir que el macho acceda a una hembra una vez finalizada la muda. En *P. camtschaticus*, hembras que copularon durante los 9 días posteriores a la muda lo hicieron satisfactoriamente, en cambio pasada esa ventana temporal el éxito disminuye llegando a cero pasados 13 días (McMullen, 1969). En esta especie, aquellas hembras que no logran copular luego de la muda extruyen los oocitos y los pierden dentro de las semanas siguientes (obs. pers.). En ciertos escenarios hembras que logran copular efectivamente pierden la totalidad de la masa ovígera, por ejemplo en langostas *Jasus edwardsii* criadas en cautiverio (MacDiarmid y Kittaka, 2000), esta pérdida puede ser causada por disturbios físicos (Smith y Ritar, 2005). Otro mecanismo por el cual se encontró una baja proporción de hembras ovígeras es mediante la incapacidad de adherir correctamente los huevos a las sedas de los pleópodos. En la langosta *Homarus americanus*, hembras mantenidas en acuarios extruyeron oocitos exitosamente pero perdieron la totalidad de los huevos a los pocos días, i.e. durante las 2 a 3 semanas siguientes (Talbot et al., 1984). En estas hembras se encontró que los funículos presentaban características morfológicas distintas al de las demás hembras (i.e. más pequeños y más angostos), y no se adherían correctamente a los pleópodos (Talbot y

Harper, 1984). Para evaluar si alguno de estos fenómenos está ocurriendo en el stock de *L. santolla* del Canal Beagle es necesario realizar estudios específicos. Un punto de partida puede ser el mantenimiento en laboratorio de hembras ovígeras capturadas al inicio del periodo de portación de huevos. A estas hembras se les puede tomar una muestra de huevos y observar al microscopio si presentan evidencias de división celular (como fue realizado en *P. platypus* (Stevens, 2006b) y *L. aequispinus* (Long y Van Sant, 2016)), con el fin de determinar si fueron fecundados. Posteriormente se las puede mantener en acuarios individuales y registrar la pérdida de huevos en los meses sucesivos y si se llega a perder la totalidad de la masa ovígera.

En varias especies de cangrejos litódidos se han encontrado evidencias de migraciones anuales que se encuentran directamente asociadas al ciclo reproductivo. En el hemisferio norte los adultos de *P. camtschaticus* migran desde zonas de baja profundidad donde se reproducen, hacia zonas de mayor profundidad donde se alimentan ((Bright et al., 1960; Dew, 1990; Stone et al., 1992; Wainwright et al., 1992)). De igual forma en el hemisferio sur, se encontró que los adultos tanto de *L. santolla* (Vinuesa y Balzi, 2002) como de *L. confundens* (Lovrich et al., 2002a) migraban hacia aguas someras para reproducirse. En este trabajo se encontraron indicios de estas migraciones en el Canal Beagle. Al observar la variación de tallas en el tiempo, a la profundidad muestreada de 25 m, en primavera se encontraron los tamaños más grandes tanto de machos como de hembras. En los meses siguientes el tamaño promedio disminuye, y fue mínimo en invierno para las hembras. Este patrón no puede ser explicado por la muda de los individuos ya que los machos mudan en otoño y las hembras en verano (Vinuesa y Lombardo, 1982; Lovrich et al., 2002b). Los individuos de mayor tamaño pueden alcanzar una mayor profundidad (Lovrich et al., 2017), lo cual podría estar ocurriendo durante el otoño e invierno. En primavera estos individuos deben migrar a aguas someras para estar disponibles para reproducirse en verano. Así en el área de muestreo fija, hubo un ingreso de individuos más grandes que se suma al de aquellos que se mantienen en esa profundidad durante todo el año.

Estas migraciones se ven también reflejadas en las proporciones de sexos a lo largo del año. En los primeros meses del año los machos fueron más frecuentes que las hembras, tanto para los valores totales como para los sexualmente maduros (Figuras 3.6.5 y 3.6.6). Durante esta época del año las hembras se encuentran en una postmuda temprana y aquellas que sean sexualmente maduras pueden encontrarse copulando. En la centolla la cópula es muy extensa e incluye tres fases: pre-apareamiento, apareamiento y postapareamiento, las cuales pueden durar en total aproximadamente 13 días (Gowland-Sainz, 2018).

En los meses siguientes las frecuencias machos disminuyen debido a dos factores: en otoño es el periodo de muda de los machos (Lovrich et al., 2002b) y además los individuos de mayor tamaño migrarían a aguas más profundas (Lovrich et al., 2017). La frecuencia de los dos sexos se mantiene en valores similares hasta el mes de septiembre, momento en el cual la frecuencia de las hembras disminuye y presenta valores inferiores al de los machos. La primavera es el momento del ciclo reproductivo en el cual las larvas eclosionan de los huevos (Vinuesa, 1984), y debido a que no es un evento sincronizado suele durar para cada hembra aproximadamente entre 4 y 6 semanas (Thatje et al., 2003). Por este motivo se cree que las hembras limitarían su actividad, y como consecuencia no serían atraídas y capturadas por las trampas. Debido a este evento, las hembras podrían estar presentes en la zona de muestreo pero no serían susceptibles a la pesca con trampas. Es necesario destacar que este comportamiento sería exclusivo de las hembras ovígeras, por lo que habría que analizar la baja frecuencia de hembras no ovígeras. Una explicación sería que las hembras no ovígeras se encuentren en profundidades mayores a las muestreadas.

La distribución de las hembras ovígeras no fue constante a lo largo del año, ya que presentaron una frecuencia máxima en los primeros meses del año y a partir de ese momento disminuyeron hasta valores mínimos de ca. 5% en septiembre. Es posible que esta declinación esté provocada por una combinación de factores. Un factor importante a tener en cuenta es la mortalidad, ya que una fracción de las hembras que pudieron reproducirse muera de causas naturales. Pero además es posible, como se mencionó

anteriormente, que la causa principal de mortalidad para las hembras sea por la pesca ilegal. Otro factor importante a tener en cuenta son las migraciones estacionales. *L. santolla* al igual que otros cangrejos litódidos, migran a aguas someras en la época reproductiva para luego volver a aguas más profundas (Vinuesa y Balzi, 2002). De esta manera es posible que una fracción de las hembras ovígeras abandone la zona de muestreo y se traslade a aguas más profundas.

La fecundidad de las hembras de *L. santolla* disminuyó a lo largo del periodo de portación de huevos (de enero a octubre), y resultó 19% más baja que la fecundidad inicial (Figura 3.6.12). Hasta el momento no se habían encontrado evidencias para esta especie de una disminución de la fecundidad en su ambiente natural durante la embriogénesis. En estudios previos se encontró en *P. granulosa* una disminución en fecundidad de ca. 12% al final del período de portación de huevos (Lovrich y Vinuesa, 1993). Una de las posibles causas de esta disminución puede ser el efecto de la pesca de hembras ovígeras y posterior devolución al agua por medio de una caída libre (Gowland-Sainz et al., 2015).

La fecundidad al final del periodo de portación de huevos de las hembras pequeñas (<100 mm LC) fue más variable que en aquellas más grandes (>100 mm LC) (Figura 3.6.12). Esto podría ser causado por una captura ilegal y/o una presión de pesca diferencial. Si las hembras más grandes son pescadas pero no devueltas, no se detectaría una pérdida de huevos por pesca y devolución, y por lo tanto las hembras remanentes en el stock tendrían valores de fecundidad menos variables. En cambio, los pescadores no retendrían a las hembras chicas que sean capturadas, devolviéndolas al agua y como consecuencia perderán huevos de su masa ovígera que son detectables por un muestreo. Por esta razón, dentro del stock de hembras ovígeras de tallas pequeñas, algunas serán pescadas y devueltas y otras no, y como consecuencia habrá una mayor variabilidad en la fecundidad.

Otra posible explicación es que las hembras de mayor tamaño tengan una menor probabilidad de ser pescadas. Lovrich et al. (2017) encontraron una mayor abundancia de hembras ovígeras a medida que aumentaba la profundidad, siendo las más altas a profundidades >100 m. Estas zonas de mucha profundidad sufren una menor presión de

pesca que las más someras debido a factores operativos. Los pescadores artesanales del Canal Beagle cuentan con embarcaciones pequeñas (<12 m de eslora) y equipamientos limitados, con lo cual evitan esas profundidades ya que se arriesgarían a perder las líneas de trampas durante la maniobra en un ambiente donde el clima es extremadamente cambiante y las ráfagas de viento muy intensas. Así, es posible que las zonas de alta profundidad del Canal Beagle pueden estar funcionando como un refugio de hembras ovígeras, donde no están bajo la presión pesquera y como consecuencia no pierden huevos.

En el registro histórico se observa la falta de recuperación de los parámetros poblacionales a los valores previos a la veda (Tabla 3.5.7). Esto se ve reflejado en tallas medias más pequeñas tanto de machos como de hembras, valores mínimos de hembras ovígeras (ca. 28%), un aumento en la talla del 50% de portación de huevos (Figura 3.6.13), baja proporción de machos legales y relaciones de sexos sesgadas hacia las hembras. Esta información demuestra la grave situación en la que se encuentra el stock de *L. santolla*, exhibiendo no solo signos de sobreexplotación sino que además demuestra el poco efecto que tuvieron los casi 20 años de veda. A pesar que esta especie tiene un lento desarrollo, el tiempo que duró la veda corresponde a 3 tiempos generacionales (6 años para *L. santolla* (Lovrich y Vinuesa, 1999)), se podría especular que este periodo de tiempo debería haber sido suficiente para que el stock muestre signos de recuperación. Una de las posibles causas de la ineficacia de esta media puede ser porque fue realizada de forma unilateral por parte del gobierno argentino y no fue igualmente adoptada por parte del gobierno chileno. De esta forma solo la mitad del área de pesca del Canal Beagle estaba vedada y en la otra mitad estaba permitida la pesca. Por otro lado, es posible que durante el periodo de veda se haya continuado con la pesca de esta especie de manera furtiva debido a que la falta de controles por parte del estado.

Al comparar los datos poblacionales obtenidos en el estudio realizado en 2016 (c.f. Lovrich et al. 2017) a los obtenidos en este trabajo, se observa que los valores son similares. Esto es un resultado muy importante ya que demuestra que es posible realizar muestreos más pequeños e igualmente obtener resultados representativos del stock. De

esta forma vuelve más factible tener un seguimiento anual del stock de centolla del Canal Beagle ya que disminuye los costos operativos. Estos muestreos pueden servir como alarma temprana de cualquier cambio que pueda estar sufriendo el stock, disparando un nuevo muestreo en toda la extensión del Canal Beagle y, si fuera necesario, la implementación de nuevas políticas de manejo pesquero como puede ser otro periodo de veda.

Los muestreos realizados cuentan con un sesgo a tener en cuenta, y es el del arte de pesca utilizado. Las trampas de centolla, al igual que otros artes pasivos, necesitan un comportamiento activo por parte de la especie blanco. Es decir que los animales deben sentirse atraídos y entrar por sus propios medios adentro de la trampa. Zhou y Shirley (1997) realizaron un experimento en el cual colocaron grupos de individuos de *P. camtschaticus* (machos legales, machos sublegales, hembras ovígeras y hembras juveniles) en tanques circulares que contenían una trampa cebada con carnada. Del total de los individuos utilizados, solo el 8,1% entraron efectivamente dentro de una trampa y fueron necesarios un promedio de 3,9 intentos para lograrlo. Pero también encontraron que no hay un comportamiento diferencial en los grupos de individuos utilizados y que todos entraron con el mismo éxito a la trampa. Cabe destacar que este escenario era ideal, ya que los individuos se encontraban corriente abajo de la trampa y a su vez de la pluma de olor de la carnada. En la naturaleza, donde las distancias son significativamente superiores y hay muchas variables –algunas no definidas- que podrían estar afectando, sería más difícil para los animales detectar la carnada, encontrar la trampa y posteriormente poder ingresar a la misma (Miller, 1990).

Otro factor a tener en cuenta en la pesca con trampas es la tasa de escape. Como este arte de pesca no es perfectamente eficiente, una fracción de la captura logra escapar. El escape de los individuos puede ocurrir a través de la red que recubre la trampa, dependiendo de la apertura de la malla y el tamaño del individuo, o sino por el anillo de entrada solo en aquellos de mayor tamaño. Con lo cual la captura de una trampa estará definida por la tasa de ingreso de los animales y también por la tasa de escape.

Existen procesos fisiológicos intrínsecos a la especie, que son independientes a la trampa de pesca y que afectan directamente en la captura. En crustáceos, uno de estos procesos es la muda. A medida que los individuos en la población comienzan la fase premuda, la capturabilidad por trampas disminuye hasta llegar a cero al momento de la ecdisis, porque no se sienten atraídos por el alimento (Miller, 1990). A medida que el caparazón vuelve a ser lo suficientemente duro para alimentarse, la probabilidad de ser capturados vuelve a aumentar. Por estas causas es posible que en ciertas ocasiones la falta de individuos en la captura no refleje la abundancia que hay en la zona de pesca.

Debido a la disponibilidad técnica con la que cuenta el CADIC, los muestreos se realizaron a una profundidad máxima de aproximadamente 30 metros. La distribución de *L. santolla* sigue una correlación positiva entre el tamaño y la profundidad (Lovrich et al., 2017). Pero a su vez, Lovrich et al. (2017) encontraron que en menores profundidades había mayor variabilidad en las tallas de los individuos. Esta distribución batimétrica puede deberse a que los individuos más chicos pueden desplazarse dentro de un rango acotado de profundidad y a medida que aumentan de tamaño pueden explorar zonas de mayor profundidad. Pero eso no descarta que en algún momento del año migren a aguas más someras para, por ejemplo, reproducirse. Es por este motivo, que a pesar de la limitación en las profundidades muestreadas, a lo largo de un año de muestreo es posible obtener una muestra representativa del stock.

Otro sesgo importante a tener en cuenta es que en este trabajo, al igual que todos los trabajos realizados desde 1975, fueron realizados en el sector argentino del Canal Beagle. Como el canal tiene jurisdicción binacional junto con Chile siempre se cuenta con una fracción de la información de este stock. Debido a la falta de datos del sector chileno del Canal Beagle, siempre queda un grado de incertidumbre de como es el comportamiento del total del stock. Como los animales no se rigen por fronteras políticas y se sabe que esta especie es capaz de desplazarse grandes distancias [distancia máxima para *L. santolla* ca. 80 Km (Mauna et al., 2017)], es factible creer que los valores obtenidos en el lado argentino son representativos de todo el stock.

3.4.2 Stock de la costa Atlántica de Tierra del Fuego

Los ejemplares de *Lithodes confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego se caracterizó por tener individuos de tallas pequeñas, con baja frecuencia de machos maduros y legales pero con valores elevados de hembras sexualmente maduras (Tabla 3.5.10). En este stock se encontró que tanto los valores de la proporción de sexos tanto como el de la RSO indicaron una mayor abundancia de hembras. A pesar de tener en este muestreo una baja frecuencia de machos funcionalmente maduros y una mayor abundancia relativa de hembras, la mayoría de las hembras gonadalmente maduras pudieron reproducirse y se encontraban ovígeras (84,80%). Adicionalmente se encontró que la talla de madurez gonadal coincidió con la talla de portación de huevos. Este resultado estaría indicando que las hembras de este stock no se ven afectadas por ningún factor externo que imposibilite la reproducción, y que la única limitante es el desarrollo de sus gónadas.

La falta de individuos de mayor tamaño en el stock es fácilmente atribuible a las migraciones anuales de esta especie y al momento del muestreo. Como se mencionó para el stock del Canal Beagle, estas especies se desplazan a distintas profundidades a lo largo de su ciclo de vida. La cópula en *L. confundens* se produce a bajas profundidades en diciembre (Lovrich et al., 2002a) y a continuación los individuos se dispersan, siendo aquellos de mayor tamaño los que pueden alcanzar profundidades más altas. Por lo tanto como el muestreo se realizó en otoño a profundidades bajas (30-50 m), probablemente no se encontraban presentes en esa zona los individuos de mayor tamaño.

El potencial reproductivo se define como el máximo rendimiento reproductivo de un individuo o población y se obtiene bajo condiciones óptimas (Webb, 2014). En cangrejos litódidos puede verse afectado por el tamaño y la edad a la madurez sexual, la tasa de crecimiento, la frecuencia de la reproducción, el ciclo reproductivo y la relación entre el tamaño y la fecundidad (Hines, 1991). El stock de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego es posible que sea lo más cercano a un stock sin disturbios, equivalente a una condición ideal obtenida en un ambiente real. Se evidencia en nuestros

resultados es que el éxito reproductivo es casi máximo ya que la mayoría de las hembras maduras portaban huevos.

Los datos obtenidos de este stock cobran mayor relevancia al momento en el que se habilitó la pesca exploratoria en esta zona. Como se mencionó anteriormente, en 2017 y 2018 se estuvieron realizando actividades extractivas exploratorias en la zona y se desembarcaron 86 y 148 t de *L. confundens*, respectivamente (Secretaría.de.Agroindustria, 2018). Por lo tanto, los datos obtenidos en 2014 pueden ser de gran utilidad para realizar un seguimiento del stock, ya que en ese momento presentó los valores de un stock sano, con un elevado porcentaje de hembras ovígeras (84,80%) y una talla de portación de huevos idéntica a la gonadal. Este muestreo serviría como línea de base para comparar con datos del stock de los próximos años y así poder evidenciar el efecto de la pesquería en este stock.

La ventaja de este muestreo con respecto a de los otros stocks fue la utilización de una red de arrastre como arte de pesca. Esta herramienta de muestreo no necesita un comportamiento activo por parte de la presa permitiendo capturar a los individuos más pequeños. De esta forma podemos estar seguros que las fracciones que no fueron capturadas no se encontraban efectivamente en la zona de muestreo y que la muestra es representativa del stock.

3.4.3 Stock del Golfo San Jorge

El stock de *L. santolla* del Golfo San Jorge se encuentra bajo una presión de pesca industrial desde el año 2004 (Wyngaard et al., 2016). En este stock se encontró una disminución de la fecundidad para los datos obtenidos en 2016 con respecto a los obtenidos en 2015 y 2017. En este stock Firpo et al. (2017) encontraron resultados similares, demostrando que dentro del stock se encuentran hembras ovígeras con masas de huevos incompletas. Según estos autores el 97% de las hembras capturadas se encontraban ovígeras, pero menos de la mitad de ellas presentaban su masa ovígera estaba completa. Esta pérdida de fecundidad se acrecentó a lo largo de los años de muestreo: en 2014 el porcentaje de hembras con puestas completas fue de

aproximadamente 80%, cayó abruptamente en 2015 con valores de alrededor del 50% y continuó disminuyendo en 2016 al 40% (Firpo et al., 2017). Ambos resultados estarían evidenciando una falla en la reproducción, trayendo como consecuencia que una fracción de las hembras estaría aportando una menor cantidad de nuevos individuos a la próxima generación.

Una posible causa de la pérdida de fecundidad de las hembras asociada a la pesquería es la manipulación que sufren durante la maniobra de pesca. Las hembras ovígeras de esta especie son pescadas, clasificadas y devueltas al agua, usualmente de forma poco cuidadosa, y este proceso trae como consecuencia la pérdida de huevos (Gowland-Sainz et al., 2015), ver capítulo 4). Pero debido a las reglamentaciones vigentes en esta zona (CFP 14/2013), este efecto se encuentra mitigado. Las trampas de centollas del Golfo San Jorge cuentan con tres aros de escape de 130 mm de diámetro, los cuales permiten el escape de los ejemplares de menor tamaño, y de esta forma reducen en un 82% la captura de hembras (Firpo et al., 2017). A causa del dispositivo de escape que poseen las trampas, las hembras ovígeras evitarían sufrir el estrés de la maniobra de pesca y perder una fracción de la masa ovígera.

El stock de *L. santolla* del Golfo San Jorge podría encontrarse bajo el efecto de la limitación espermática. En este escenario, debido a que la reglamentación estipula un tamaño mínimo comercial, los machos dominantes escasean debido a la presión pesquera. Por lo tanto, los machos remanentes se aparean repetidamente debido al aumento de la oferta de hembras disponibles, pudiendo causar la depleción en las reservas espermáticas de los machos (Powell et al., 1974; Sato et al., 2005; Sato, 2012). Esta disminución en las reservas espermáticas imposibilitaría a los machos a fecundar todos los oocitos disponibles de las hembras y causar subsecuentemente un bajo éxito reproductivo en las hembras. Se cree que este fenómeno ha afectado a otras especies de cangrejos de interés comercial como *Callinectes sapidus* (Hines et al., 2003), *Metacarcinus edwardsii* (Pardo et al., 2015), *Paralithodes brevipes* (Sato et al., 2007) y *P. camtschaticus* tanto de Alaska (Orensanz et al., 1998) como del Mar de Barents (Hjelset, 2014).

Las hembras de *L. santolla* del Golfo San Jorge solo presentaron una disminución en la fecundidad en 2016, que podría ser explicado por diferencias geográficas dentro de este stock. El área de pesca en el Golfo San Jorge se encuentra dividida en tres jurisdicciones, aguas de Chubut, Santa Cruz y aguas nacionales. A su vez los fondos de pesca de las aguas nacionales, son más extensos que las aguas provinciales, y se dividen en dos áreas, norte y sur, delimitadas por el paralelo 46°S (Figura 2.8.3). Estas jurisdicciones cuentan con extensión geográfica, esfuerzo pesquero y desembarque distintos. En 2015, en aguas nacionales operaron 4 barcos centolleros habilitados, con un total de esfuerzo pesquero de 161.520 y 184.100 trampas en las zonas sur y norte, respectivamente. Este esfuerzo se vio reflejado en un desembarque total para las aguas nacionales de ca. 2200 t de centolla. En cambio en aguas provinciales solo operaron dos barcos y desembarcaron ca. 500 y ca. 700 t de centolla provenientes de Chubut y Santa Cruz, respectivamente (Firpo et al., 2015). Esta heterogeneidad podría traer como consecuencia áreas en las cuales los parámetros poblacionales de *L. santolla* se vean más afectados que en otros y por lo tanto los resultados de muestreos a pequeña escala variaran significativamente de la zona en donde se tomaron las muestras.

3.4.4 Comparación entre los distintos stocks

En aguas de la República Argentina se analizaron tres stocks de *L. santolla*. Cada uno de ellos se encuentra bajo distintas presiones pesqueras y como consecuencia, presentaron distintos valores en sus parámetros poblacionales. El stock del Canal Beagle presentó los valores más afectados con signos de una falla en la reproducción, evidenciado por una baja proporción de hembras ovígeras. Si bien actualmente este stock se encuentra bajo una presión de pesca artesanal, fue en esta zona donde se inició la pesca de centollas en Argentina y por este motivo el recurso fue explotado durante casi 70 años. En sus inicios la pesca de centolla no estaba regulada y se pescaba indiscriminadamente con redes de enmalle. Posteriormente se pescó con trampas pero en forma intensiva, momento en que el stock colapsó, terminando un período de veda de casi 20 años en la zonas próximas a la ciudad de Ushuaia. En la actualidad no se observan evidencias de que la veda haya tenido efecto y que el stock se haya recuperado (Lovrich et

al., 2017). Por otro lado, el stock del Golfo San Jorge se caracteriza por tener una alta proporción de hembras ovígeras, contrariamente a lo encontrado en el Canal Beagle, pero presentan una alta incidencia de puestas parciales. Este stock se encuentra bajo una presión pesquera industrial desde hace aproximadamente 15 años, pero sus desembarques aumentaron en los últimos 8 años, superando las 2000 t anuales desde 2010 (Figura 1.8.5) (Secretaría.de.Agroindustria, 2018). En los últimos años, los valores de desembarques de este stock disminuyeron abruptamente alcanzando las ca 1100 t en 2018. Si bien estos desembarques siguen siendo más elevados con respecto a los obtenidos en el Canal Beagle, este descenso es un claro indicio de sobreexplotación de este stock. El stock de centolla de la costa atlántica de Tierra del Fuego en cambio, presentó los valores de un stock sano, con una alta proporción de hembras ovígeras en todas las clases de talla.

Al comparar la fecundidad de los tres stocks observamos que los valores del Canal Beagle no difirieron significativamente con los obtenidos en la costa atlántica de Tierra del Fuego, ni tampoco con los valores históricos obtenidos en los inicios de la pesquería. Así podrían considerarse que presentan los valores de fecundidad de una población sin extracción. Este resultado indicaría que las hembras que logran reproducirse lo están haciendo de forma óptima, explotando al máximo su potencial reproductivo. En el stock de *L. santolla* del Golfo San Jorge, se encontró en 2016 una disminución en la fecundidad, el cual podría ser evidencia de limitación espermática.

Existe otra pesquería de centollas de relevancia económica en la región, la cual se lleva a cabo en Chile. Esta pesquería comenzó en la década de 1920, y actualmente se lleva a cabo en dos áreas: una ubicada en las Regiones X (de los Lagos) y XIV (de los Ríos), que explota las aguas cercanas a Valdivia e Isla de Chiloé (39°30' a 43°S); y la otra pesquería se desarrolla en los canales y fiordos de la XII Región (de Magallanes y Antártica Chilena) al sur de 49°S. La pesquería chilena se realiza principalmente en una región de fiordos y canales similar a la del Canal Beagle, aunque abarca una extensión geográfica notablemente más amplia, y a su vez produce desembarcos superiores a los del Golfo San Jorge. A pesar de estas diferencias los stock de centollas de las costas chilenas, al igual que

las argentinas, evidencian signos de sobreexplotación. El stock de la Región de Magallanes ha experimentado una disminución en las tallas medias de machos y de hembras en forma progresiva entre 2007 y 2015 (Daza et al., 2016). Al evaluar el éxito reproductivo de las hembras de este stock, se observa que este parámetro también se encuentra afectado. En 2009 se encontraron caladeros de pesca donde las hembras capturadas presentaban masas ovígeras incompletas, con frecuencias que alcanzaron el 66,7% de la captura de hembras (Daza et al., 2009). Este resultado se repitió durante el periodo entre 2012 y 2015, en los cuales se encontró una predominancia de hembras con puestas incompletas (masas ovígeras equivalentes a 2/3) con grandes variaciones entre los distintos sectores y periodos de pesca (Daza et al., 2016). Asimismo, la frecuencia de hembras ovígeras también presentó signos de deterioro, en zonas con alta actividad pesquera el 2,39% y 5,29% de la captura total de hembras se encontraba portando huevos (Guzmán et al., 2004). Estos resultados demuestran que el stock de centollas de Chile presenta claros signos de fallas en la reproducción en dos niveles, no solo una menor abundancia de hembras que logran reproducirse, sino también que aquellas que lo logran están produciendo una menor cantidad de huevos. Así, se evidencia que la pesquería no solo produce de forma directa una disminución de una fracción del stock (individuos comerciales), sino que también puede afectar de forma indirecta disminuyendo la fecundidad de las hembras y a su vez el reclutamiento.

Todos los stocks de centollas de Sudamérica que se encuentran bajo presión pesquera presentan evidencias de una incapacidad de reproducirse normalmente. Por lo tanto, evaluar la fecundidad de los stock es clave para determinar el grado de impacto antrópico, ya que este parámetro indica la capacidad de aportar nuevos individuos a las generaciones siguientes y de esta manera el grado de sustentabilidad que tiene dicha pesquería.

3.5 Tablas

Año	Salidas de muestreo	Ejemplares capturados	Machos		Hembras
			n	Legales	n
2014	12	654	449	134	205
2015	14	624	349	80	275
2016	12	1056	630	124	426
2017	8	490	326	39	164
Total	46	2824	1754	377	1070

Tabla 3.5.1: Composición de la captura de *L. santolla* en los distintos años de muestreo del Canal Beagle.

Año	Machos						Hembras			
	Tamaño (mm)	DS	Mediana	Legales (%)	Maduros (%)		Tamaño (mm)	DS	Mediana	Maduras (%) Gonadal
2014	101,08 ^A	17,15	99,32	29,84	61,69	92,68	89,1 ^A	11,34	88,77	92,68
2015	97,41 ^B	18,29	95,51	22,92	51,86	87,27	85,14 ^B	10,39	84,00	87,27
2016	93,56 ^C	17,68	90,50	19,68	43,02	80,75	83,66 ^B	9,69	82,00	80,75
2017	93,88 ^{BC}	14,07	94,00	11,96	48,16	90,24	85,65 ^B	9,40	85,00	90,24
Total	96,31	17,33	95,00	21,49	50,51	86,17	85,39	10,33	85,00	86,17

Tabla 3.5.2: Variación del tamaño (media, desvío estándar, mediana) y porcentaje de individuos legales y sexualmente maduros, para machos y hembras de *L. santolla* en los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis, test de Dunn para múltiples comparaciones, $p < 0,05$).

Año	Proporción de sexos	Relación sexual operativa		
	(M:H)	Chi ² H ₀ : 1:1	(M _{>95} :H _{>75})	Chi ² H ₀ : 1:1
2014	2,19	< 0,001	1,46	< 0,001
2015	1,27	0,003	0,75	0,004
2016	1,48	< 0,001	0,79	0,003
2017	1,99	< 0,001	1,06	0,606
Total período	1,64	< 0,001	0,96	0,397

Tabla 3.5.3: Variación de la relación de sexos y relación de sexos operativa en ejemplares de *L. santolla* en los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. La significancia corresponde a un análisis de Chi² con la H₀ de que los sexos tienen una relación 1:1.

Año	Ovígeras (%)	Talla _{50%Hov} (mm)	ES
2014	20,75	120,50	± 3,81
2015	31,65	98,34	± 1,81
2016	33,60	95,83	± 1,08
2017	24,41	98,89	± 0,97
Total período	28,78	100,70	± 0,62

Tabla 3.5.4: Variación del porcentaje de hembras ovígeras y de la talla de 50% de hembras ovígeras de *L. santolla* en los cuatro años de muestreo del Canal Beagle.

Año	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
2015	69	$\log F = -2,263 + 3,221 \times \log LC$	0,657	128,30	<0,001	13032
2016	77	$\log F = -2,010 + 3,097 \times \log LC$	0,505	76,55	<0,001	13366
2017	47	$\log F = -3,445 + 3,814 \times \log LC$	0,776	155,60	<0,001	12912
Covariable (LC)				327,56	<0,001	
Comparación de pendientes				1,37	0,255	
Comparación de ordenadas al origen				0,38	0,683	

Tabla 3.5.5: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de *L. santolla* en años de muestreo del Canal Beagle. Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras en cada año de muestreo.

Período de portación de huevos	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
Inicio	77	$\log F = -2,010 + 3,097 \times \log LC$	0,505	76,55	<0,001	13062
Fin	34	$\log F = -2,731 + 3,417 \times \log LC$	0,762	102,40	<0,001	10641
Covariable (LC)				211,59	<0,001	
Comparación de pendientes				0,44	0,509	
Comparación de ordenadas al origen				11,65	<0,001	

Tabla 3.5.6: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de *L. santolla* del Canal Beagle al inicio (febrero) y fin (agosto) del período de portación de huevos. Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras al inicio y fin del período de portación de huevos.

Año	Tamaño promedio Machos mm LC	Tamaño promedio Hembras mm LC	Proporción de sexos M:H	Machos legales (%)	Hembras ovígeras (%)	Fuente
1975	108,2	93,5	1:1,22	46,6	-	(Bertuche et al., 1990)
1981	103,0	90,1	1:1,26	24,1	86,3	(Bertuche et al., 1990)
1989	94,3	83,6	1:1,14	12,6	80,0	(Bertuche et al., 1990)
1994	102,1	95,1	1:0,98	35,1	35,0	(Wyngaard y Iorio, 1996)
1996	95,4	93,9	-	22,4	66,7	(Lovrich, 1997)
1998	108,7	102,6	1:1,90	18,0	68,2	(Iorio et al., 2000)
2003	-	-	1:0,75	53,2	84,4	(Wyngaard, 2003)
2008	109,1	93,8	1:0,59	33,2	45,5	(Iorio et al., 2008)
2016	99,9	90,0	1:0,61	17,9	28,6	(Lovrich et al., 2017)
2014-2017	96,3	85,4	1:0,61	21,5	28,8	Este estudio

Tabla 3.5.7: Variación temporal de parámetros poblacionales de *L. santolla* del Canal Beagle. Se destacan los valores a partir de los cuales se declaró la veda y los obtenidos en esta tesis.

Año	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
1982	50	$\log F = -1,422 + 2,791 \times \log LC$	0,730	129,7	<0,001	13002
2015-2017	193	$\log F = -2,468 + 3,326 \times \log LC$	0,640	339,4	<0,001	13804
Covariable (LC)				460,14	<0,001	
Comparación de pendientes				3,01	0,083	
Comparación de ordenadas al origen				2,60	0,108	

Tabla 3.5.8: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de *L. santolla* del Canal Beagle para los valores combinados para los tres años de muestreo y los valores obtenidos por Vinuesa (1982). Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras al inicio y fin del período de portación de huevos.

Año	Lances	Ejemplares capturados	Machos		Hembras
			n	Legales	N
2014	6	213	86	4	127
2017	10	64	22	2	42
Total	16	277	108	6	169

Tabla 3.5.9: Composición de la captura de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego en los distintos años de muestreo.

Año	Machos					Hembras			
	Talla Media (mm)	DS	Mediana	Legales (%)	Maduros (%)	Talla Media (mm)	SD	Mediana	Maduras (%)
2014	79,61 ^A	15,35	80,90	4,65	33,72	76,88 ^A	11,51	77,80	87,56
2017	69,79 ^B	26,75	67,37	9,09	26,15	68,09 ^A	26,94	71,95	57,14
Total	77,61	18,53	78,81	5,56	30,46	74,70	17,06	77,70	82,63

Tabla 3.5.10: Variación de la talla promedio (media, desvío estándar, mediana) y porcentaje de individuos legales y sexualmente maduros en los dos años de muestreo para machos y hembras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Año	Proporción de sexos (M:H)	Chi ² H ₀ : 1:1	RSO (M _{>85} :H _{>70})	Chi ² H ₀ : 1:1
2014	0,68	0,005	0,29	< 0,001
2017	0,52	0,012	0,25	0,001
Total	0,64	< 0,001	0,28	< 0,001

Tabla 3.5.11: Variación de la relación de sexos y relación de sexos operativa en ejemplares de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego en las dos campañas del BO Puerto Deseado. La significancia corresponde a un análisis de Chi² con la H₀ de que los sexos tienen una relación 1:1.

Año de muestreo	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
2014	90	logF = -2,532 + 3,362 x logLC	0,582	122,60	<0,001	8017
2017	17	logF = -3,460 + 3,845 x logLC	0,670	34,47	<0,001	8166
Covariable (LC)				161,00	<0,001	
Comparación de pendientes				0,63	0,430	
Comparación de ordenadas al origen				0,05	0,816	

Tabla 3.5.12: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego en las dos campañas del BO Puerto Deseado. Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras en cada muestreo.

Año	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
2015	81	$\log F = -1,409 + 2,781 \times \log LC$	0,546	94,88	<0,001	12359 ^A
2016	28	$\log F = -1,346 + 2,689 \times \log LC$	0,569	34,29	<0,001	9183 ^B
2017	34	$\log F = -0,136 + 2,111 \times \log LC$	0,295	13,37	<0,001	11040 ^A
Covariable (LC)				121,43	<0,001	
Comparación de pendientes				0,79	0,456	
Comparación de ordenadas al origen				8,36	<0,001	

Tabla 3.5.13: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de *L. santolla* del Golfo San Jorge en los tres años de muestreo. Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Letras distintas indican diferencias significativas (ANCOVA, Bonferroni, p<0,05). Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras en cada muestreo.

Localidad/ año	N	Ecuación	R ²	F	p	Fecundidad media ajustada
CB	193	$\log F = -2,468 + 3,326 \times \log LC$	0,640	339,40	<0,001	11588 ^A
CATDF	107	$\log F = -2,837 + 3,522 \times \log LC$	0,635	182,80	<0,001	11455 ^{AB}
GSJ15-17	115	$\log F = -1,299 + 2,719 \times \log LC$	0,508	116,60	<0,001	10666 ^B
GSJ-16	28	$\log F = -1,333 + 2,682 \times \log LC$	0,566	33,94	<0,001	8913 ^C
Covariable (LC)				639,89	<0,001	
Comparación de pendientes				2,58	0,053	
Comparación de ordenadas al origen				9,59	<0,001	

Tabla 3.5.14: Regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras de centolla para los distintos stocks: CB Canal Beagle; CATDF: Costa Atlántica de Tierra del Fuego; GSJ: Golfo San Jorge. Cada regresión incluye el número de hembras (N), la ecuación del modelo lineal con las variables transformadas a logaritmo, el coeficiente de determinación (R²), el nivel de significancia para la pendiente (F; p, H₀: b = 0) y las medias ajustadas. Letras distintas indican diferencias significativas (ANCOVA, Bonferroni, p<0,05). Comparación entre las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones lineales entre tamaño (LC) y fecundidad (F) de hembras en cada muestreo.

3.6 Figuras

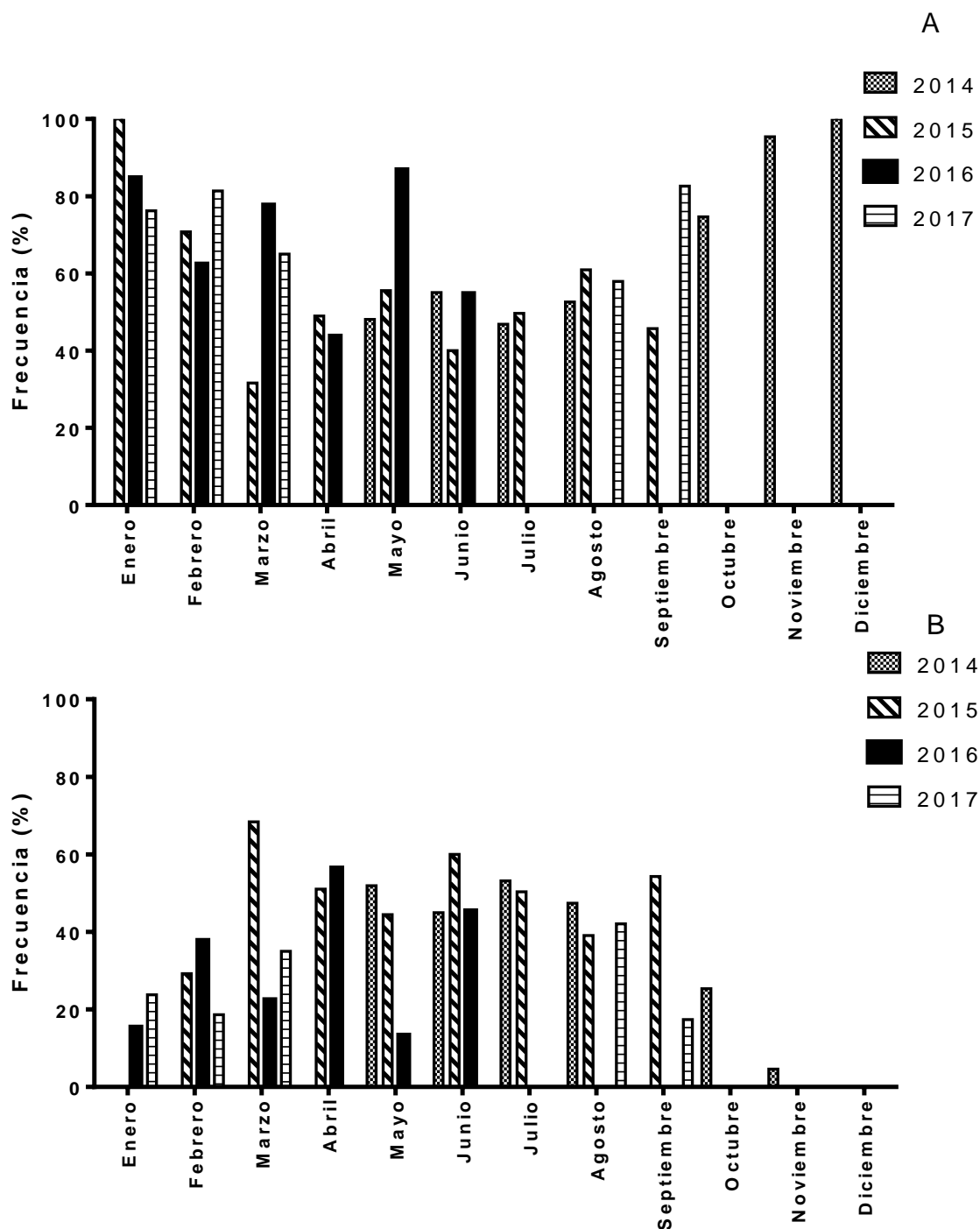


Figura 3.6.1: Distribuciones de frecuencia de machos (A) y hembras (B) de *L. santolla* para cada mes de los 4 años de muestreo del Canal Beagle.

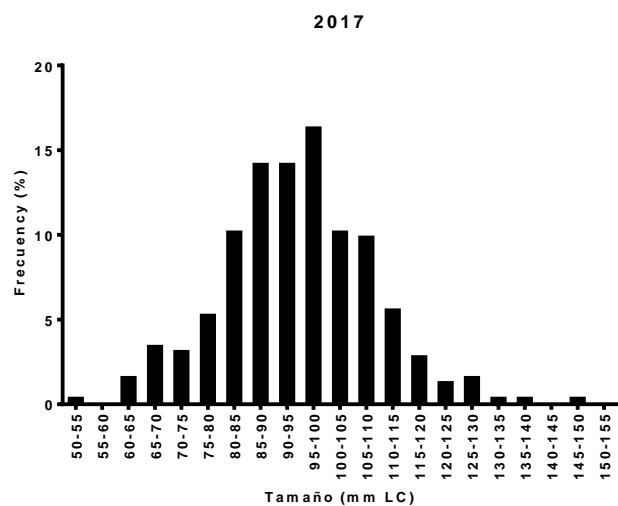
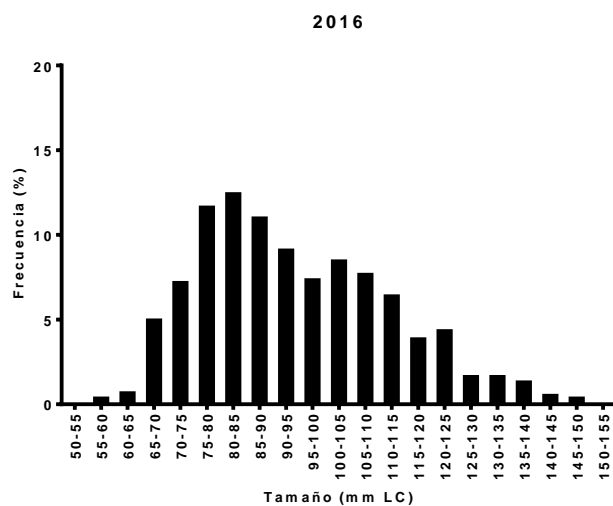
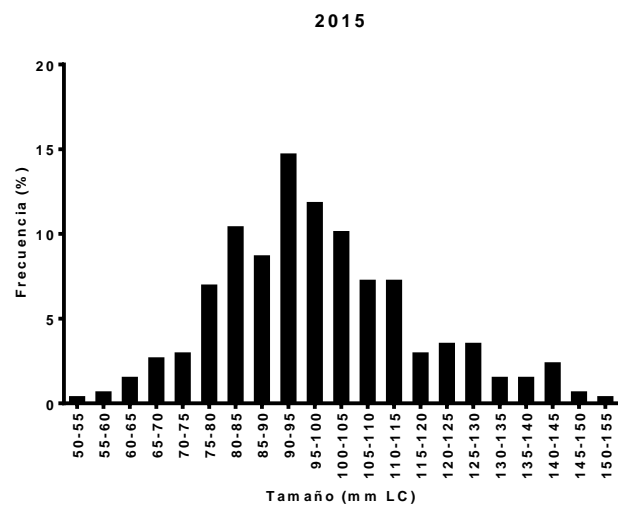
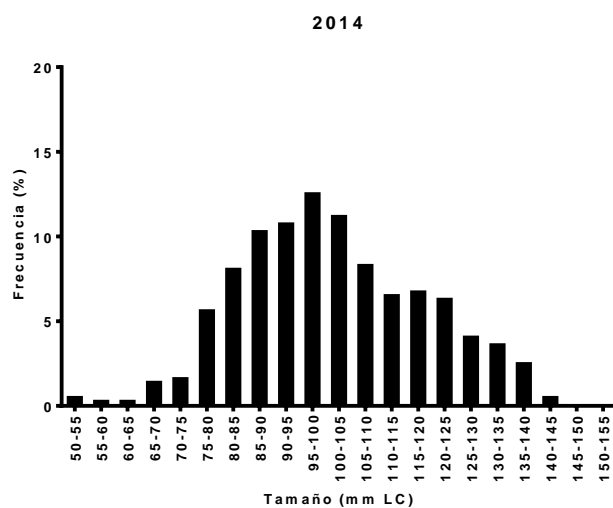


Figura 3.6.2: Distribuciones de frecuencia de tallas para los machos de *L. santolla* en los 4 años de muestreo del Canal Beagle.

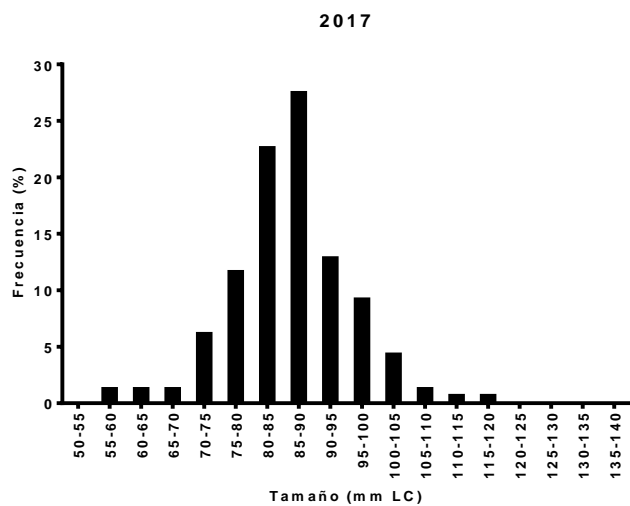
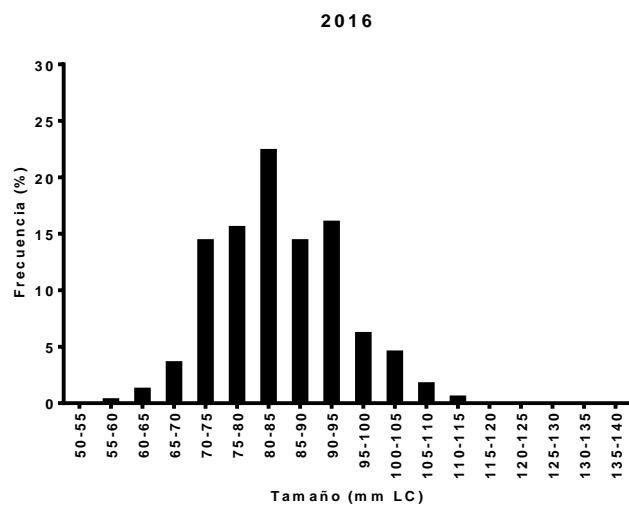
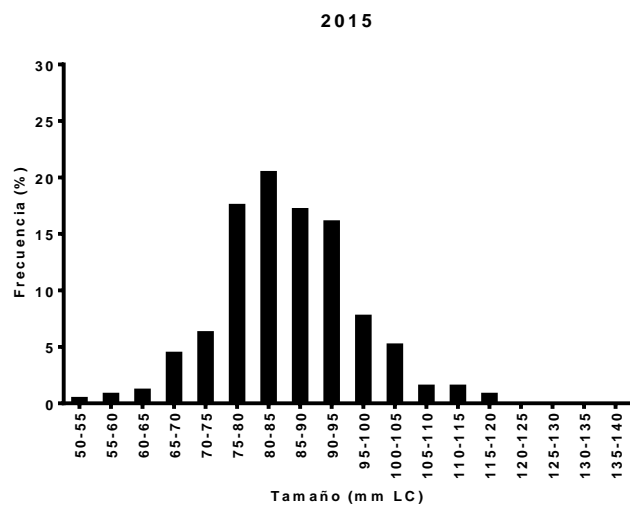
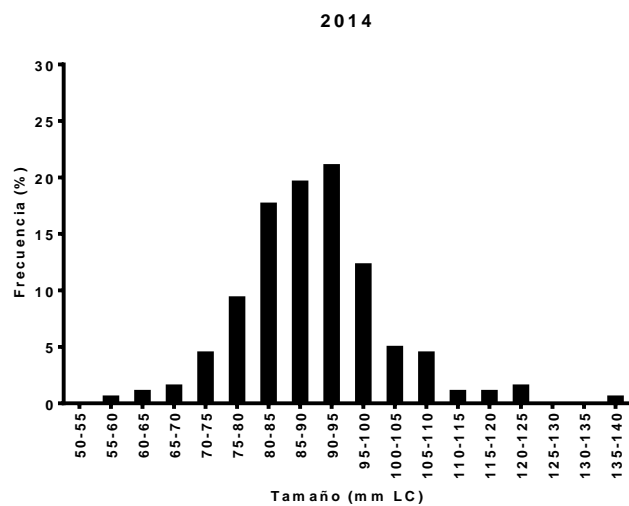


Figura 3.6.3: Distribuciones de frecuencia de tallas para las hembras de *L. santolla* en los 4 años de muestreo del Canal Beagle.

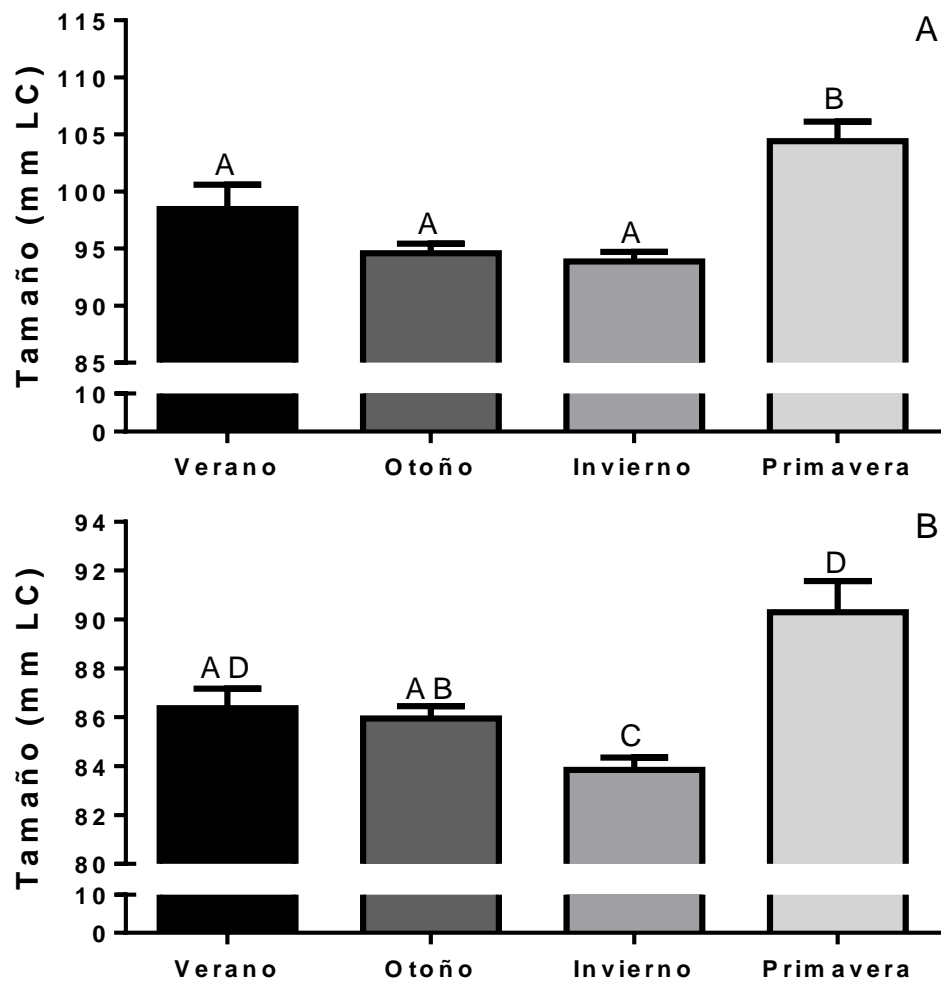


Figura 3.6.4 Tamaños promedio (\pm error estándar) de machos (A) y hembras (B) de *L. santolla* del Canal Beagle para cada estación del año. Letras distintas indican diferencias significativas (Kruskal-Wallis, test de Dunn para múltiples comparaciones, $p < 0,05$).

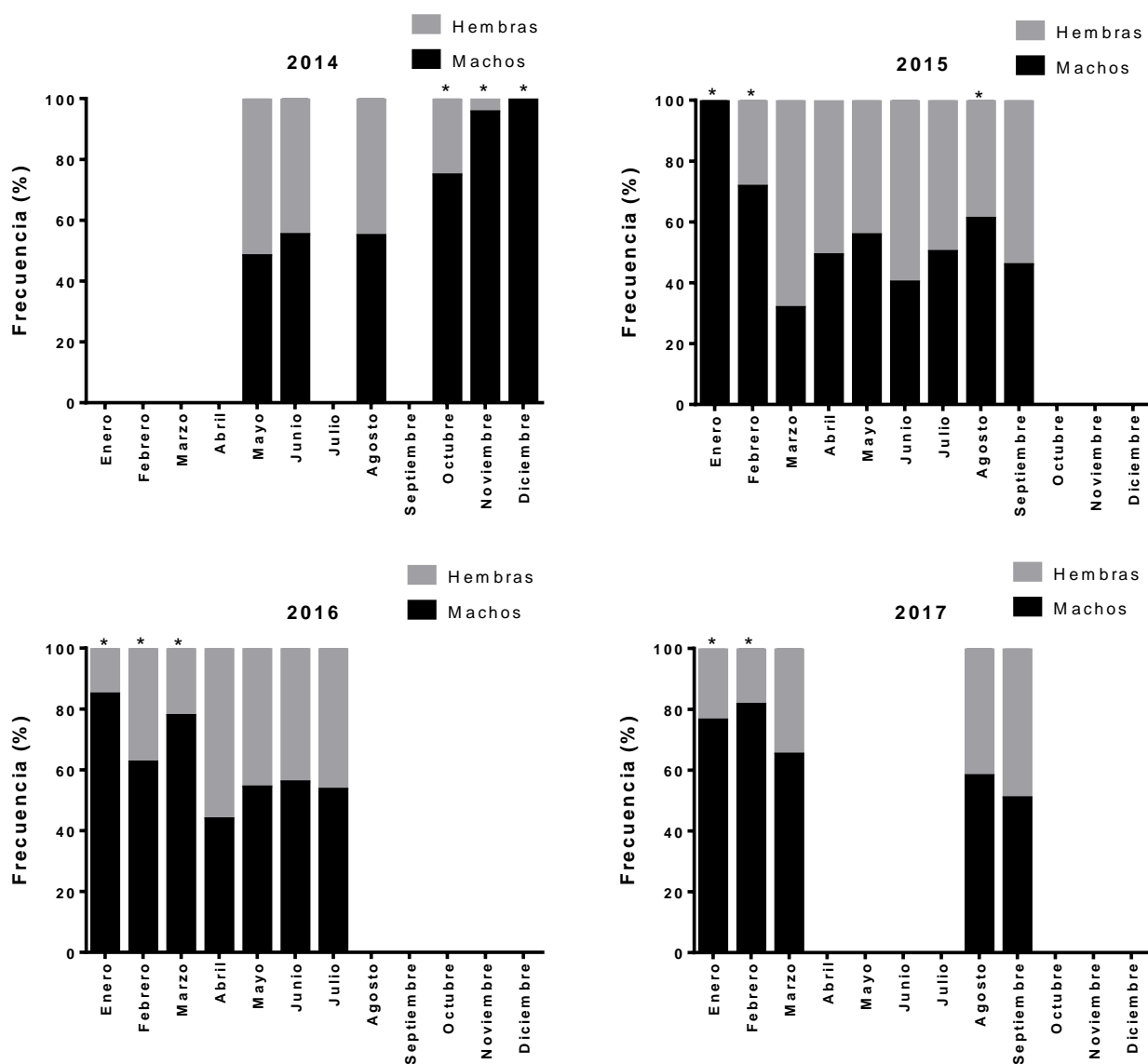


Figura 3.6.5: Variación mensual de la proporción de sexos de *L. santolla* para los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. Los asteriscos indican diferencias significativas a una relación 1:1 (Chi², p< 0,05).

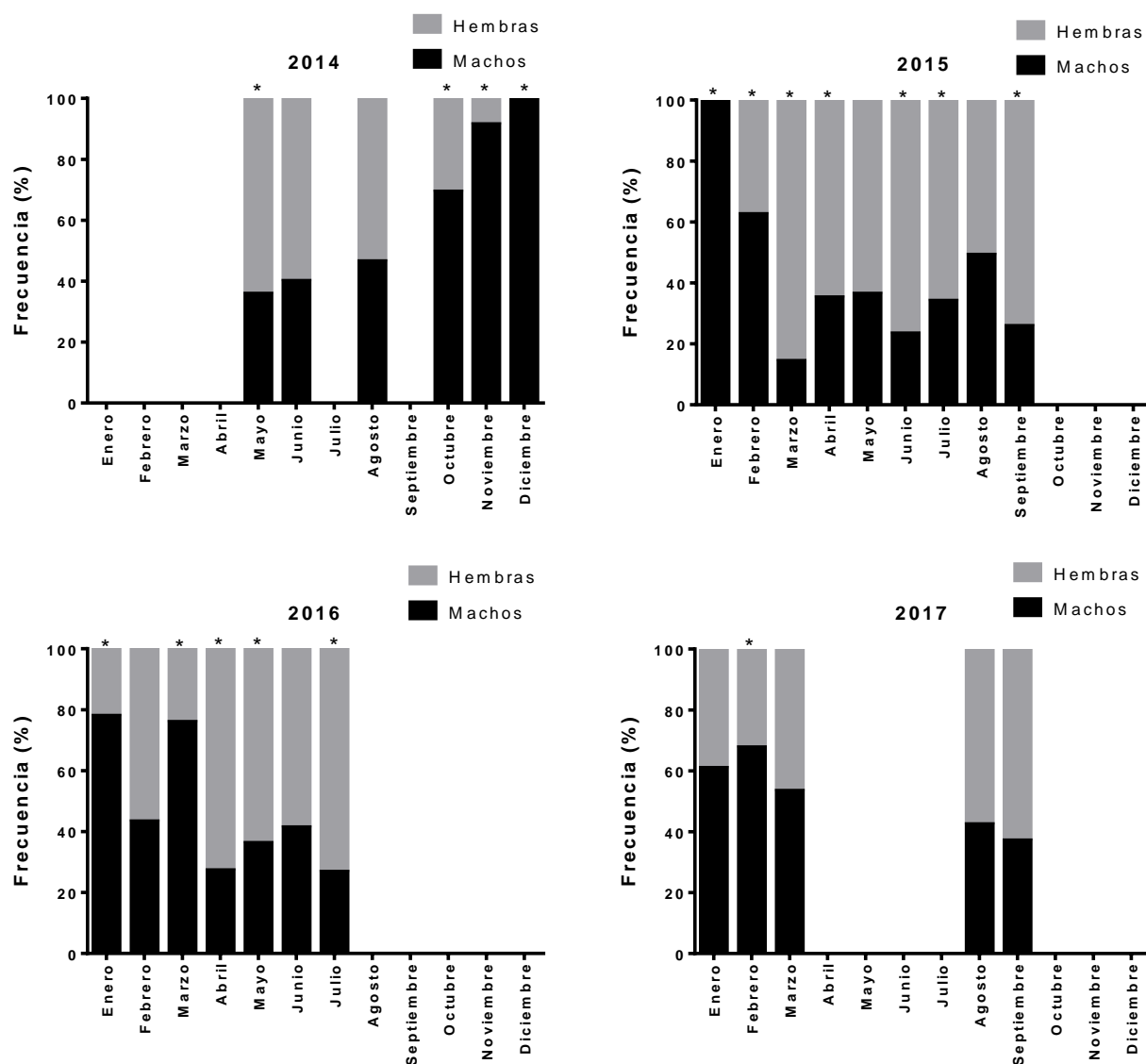


Figura 3.6.6: Variación mensual de la RSO de *L. santolla* para los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. Los asteriscos indican diferencias significativas a una relación 1:1 (χ^2 , $p < 0,05$).

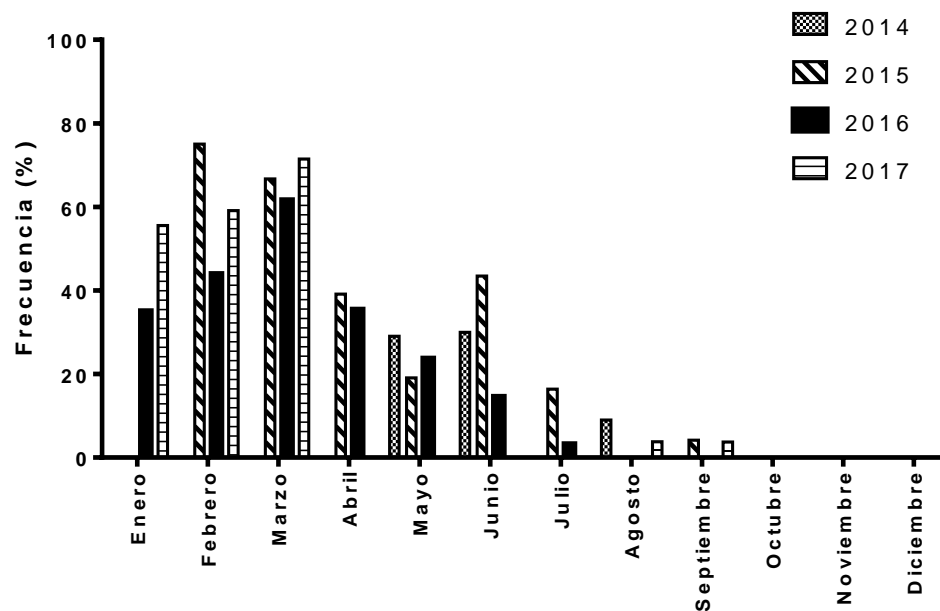


Figura 3.6.7: Distribución de frecuencia hembras ovígeras de *L. santolla* para cada mes de los 4 años de muestreo del Canal Beagle.

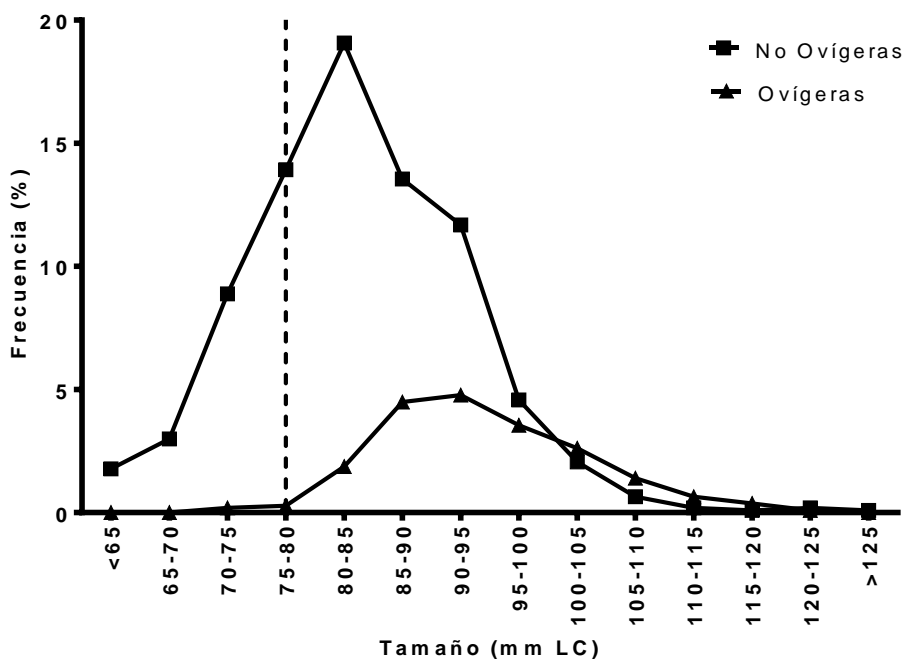


Figura 3.6.8: Distribuciones de frecuencia de tallas para hembras ovígeras y no ovígeras de *L. santolla* para los datos acumulados en los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. La línea punteada vertical indica la talla de madurez gonadal de las hembras.

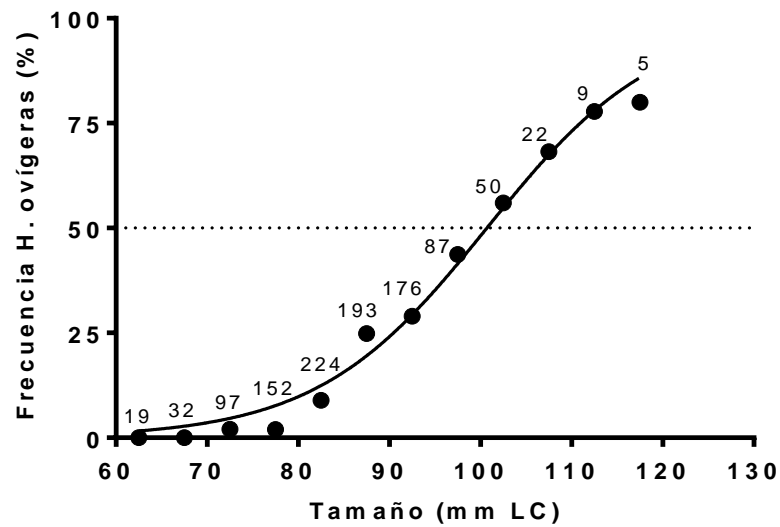


Figura 3.6.9: Distribución de frecuencia de hembras ovígeras de *L. santolla* por clase talla para los datos acumulados en los cuatro años de muestreo del Canal Beagle. La línea continua corresponde al ajuste de una función sigmoidea. Los números indican la cantidad total de hembras para cada clase.

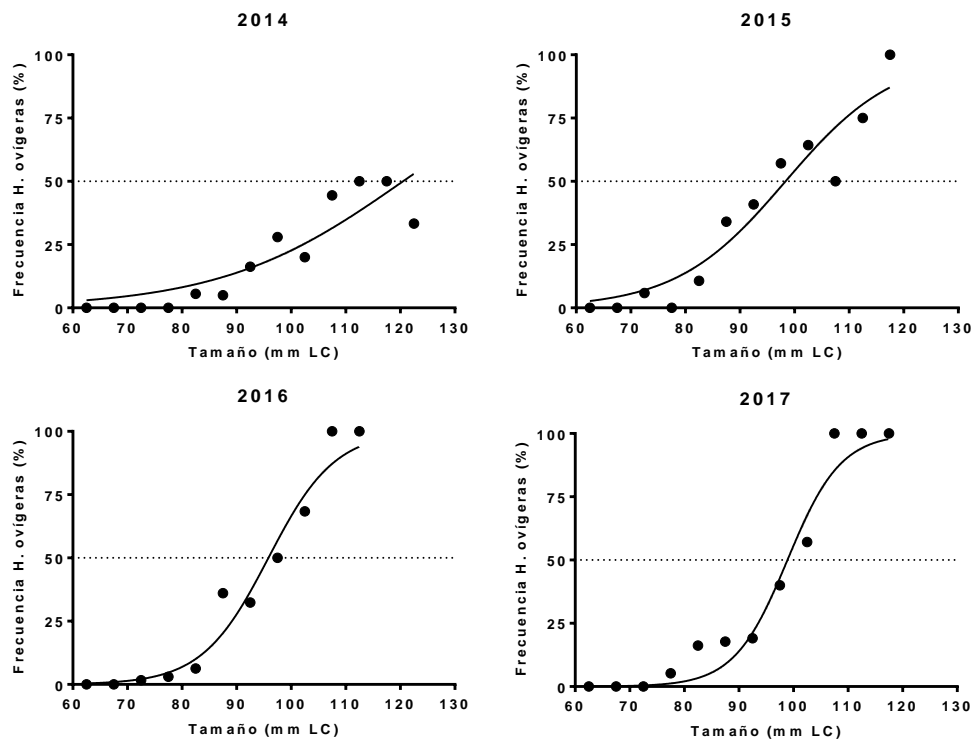


Figura 3.6.10: Porcentajes de hembras ovígeras de *L. santolla* por clase talla para los distintos años de muestreo del Canal Beagle. La línea continua corresponde al ajuste de una función sigmoidea.

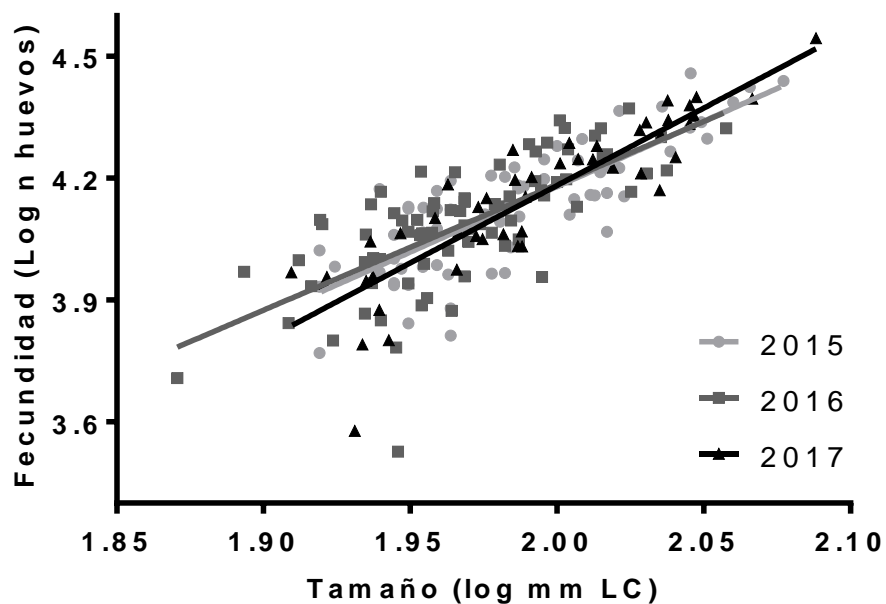


Figura 3.6.11: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de *L. santolla* para cada uno de los tres años de muestreo del Canal Beagle. Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

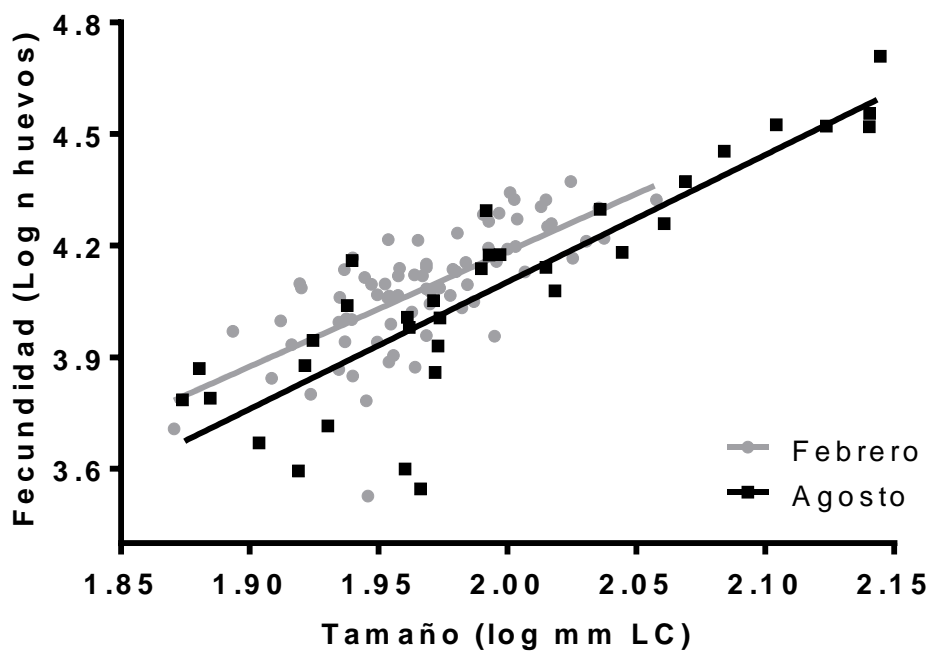


Figura 3.6.12: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de *L. santolla* del Canal Beagle al comienzo y al final del período de portación de huevos. Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

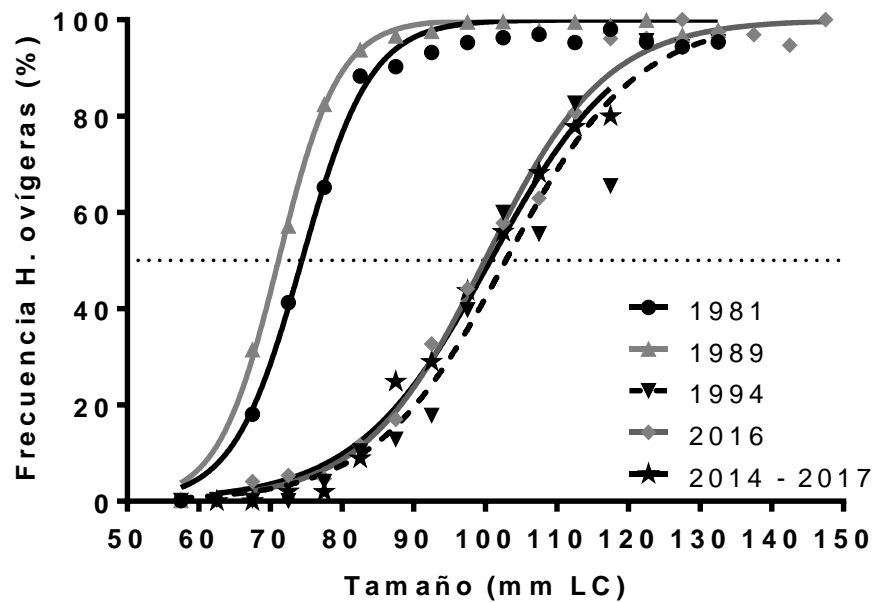


Figura 3.6.13: Porcentaje anual de hembras ovígeras de *L. santolla* del Canal Beagle por clase de talla de 5 mm LC para el total de los años de muestreo y los valores históricos. Las líneas corresponden al ajuste a una función sigmoidea.

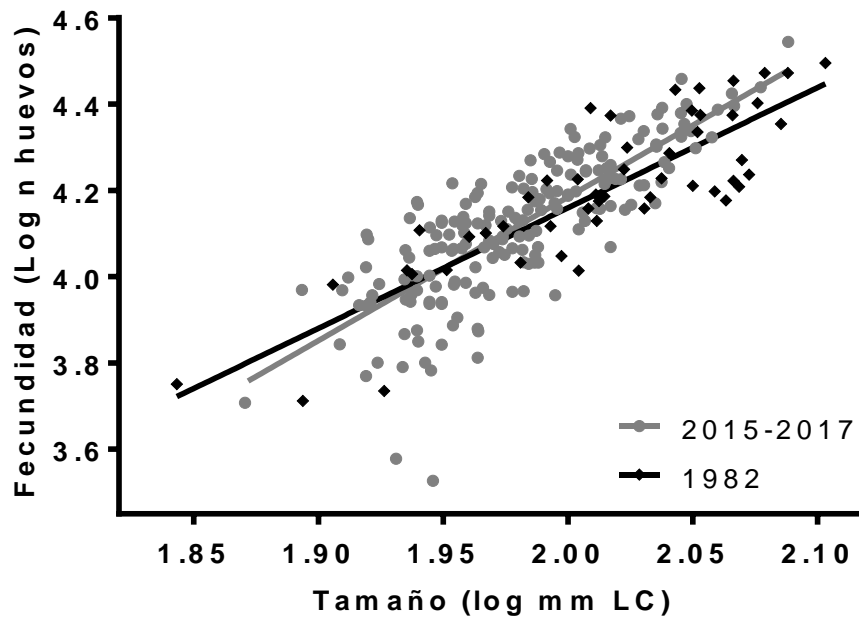


Figura 3.6.14: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de *L. santolla* del Canal Beagle. Se presentan los valores acumulados para los tres años de muestreo y los datos obtenidos por (Vinuesa, 1982). Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

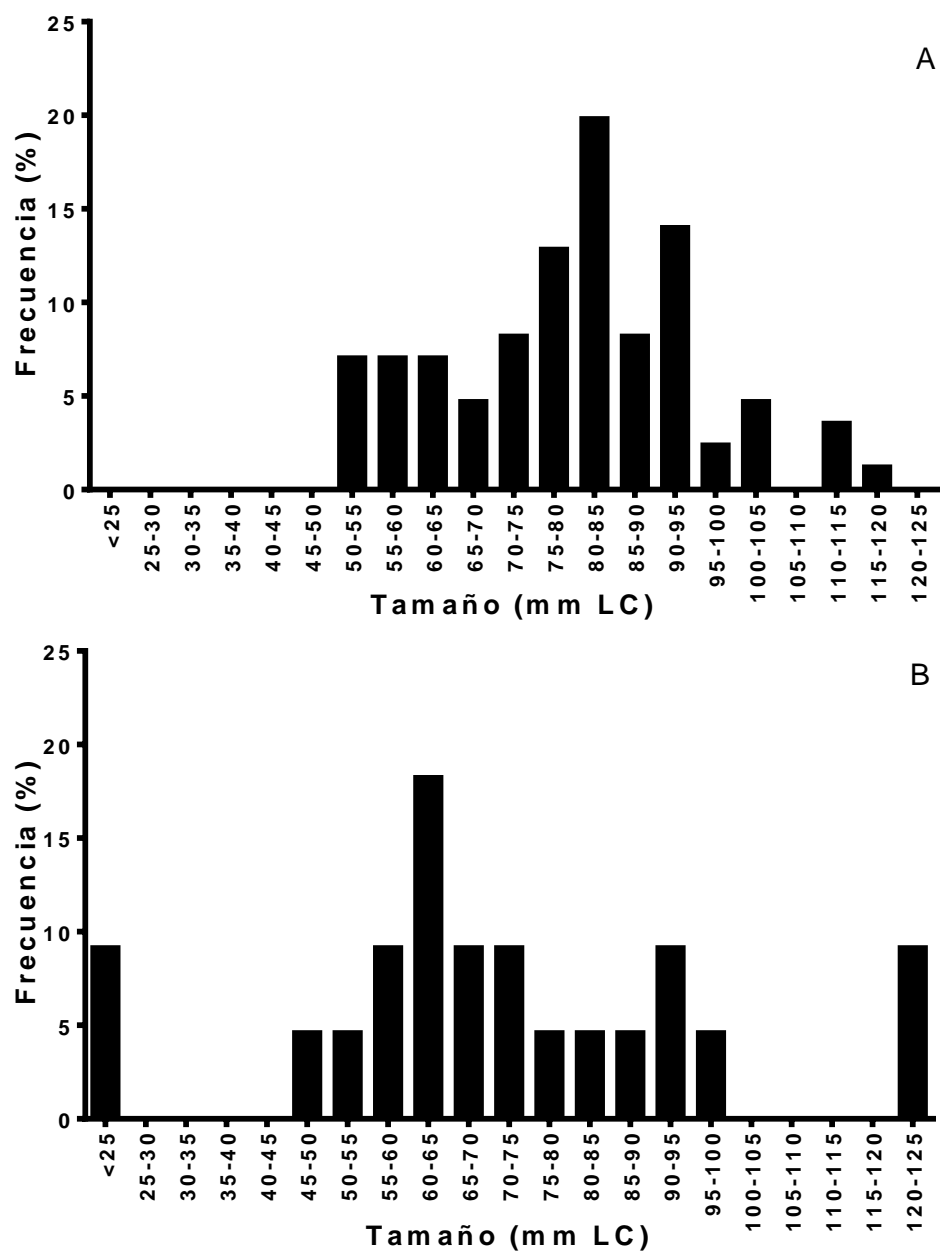


Figura 3.6.15: Distribuciones de frecuencia de tallas para los machos de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego capturados en las campañas del BO Puerto Deseado de 2014 (A) y 2017 (B).

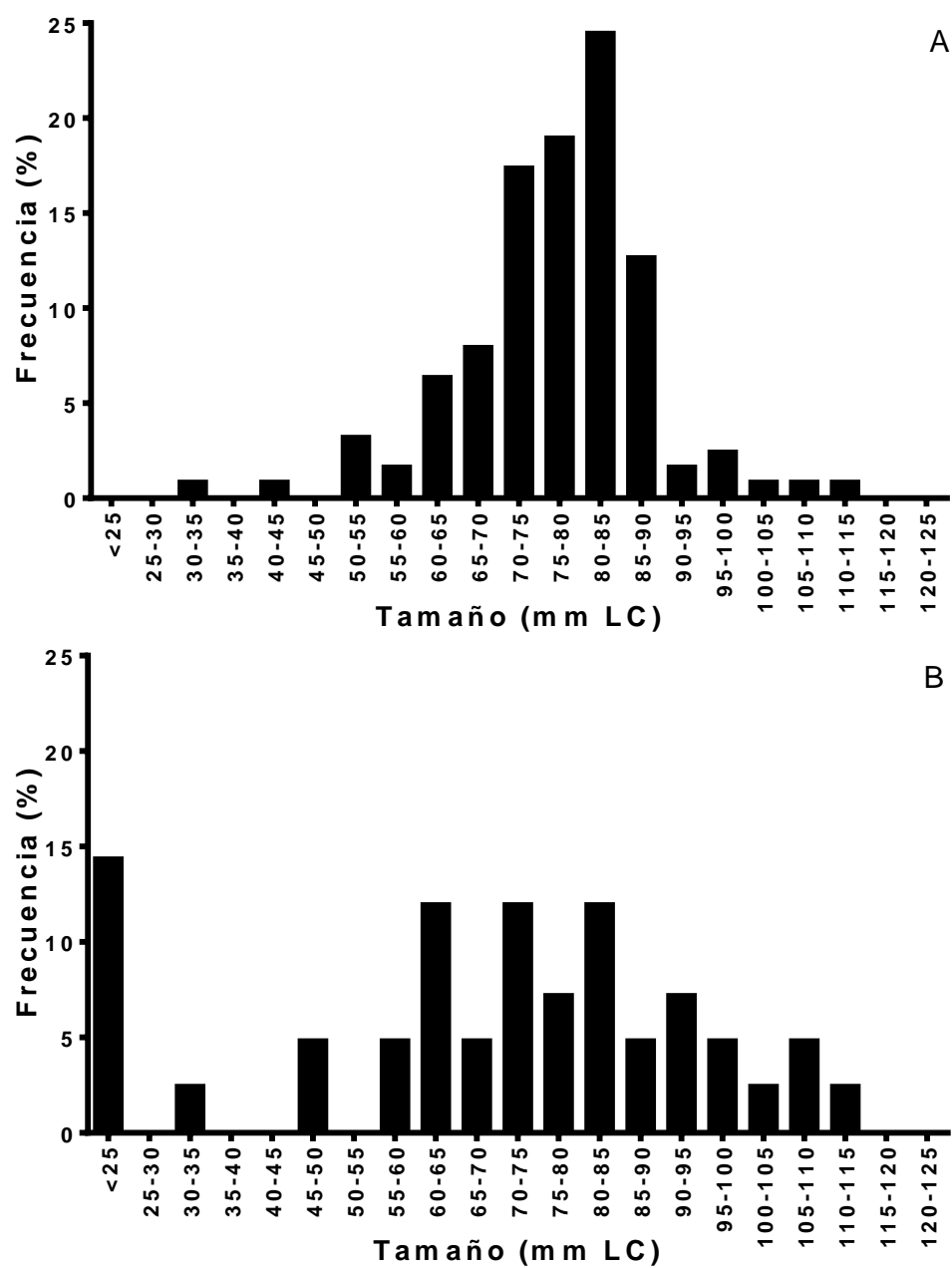


Figura 3.6.16: Distribuciones de frecuencia de tallas para los hembras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego capturados en las campañas del BO Puerto Deseado de 2014 (A) y 2017 (B).

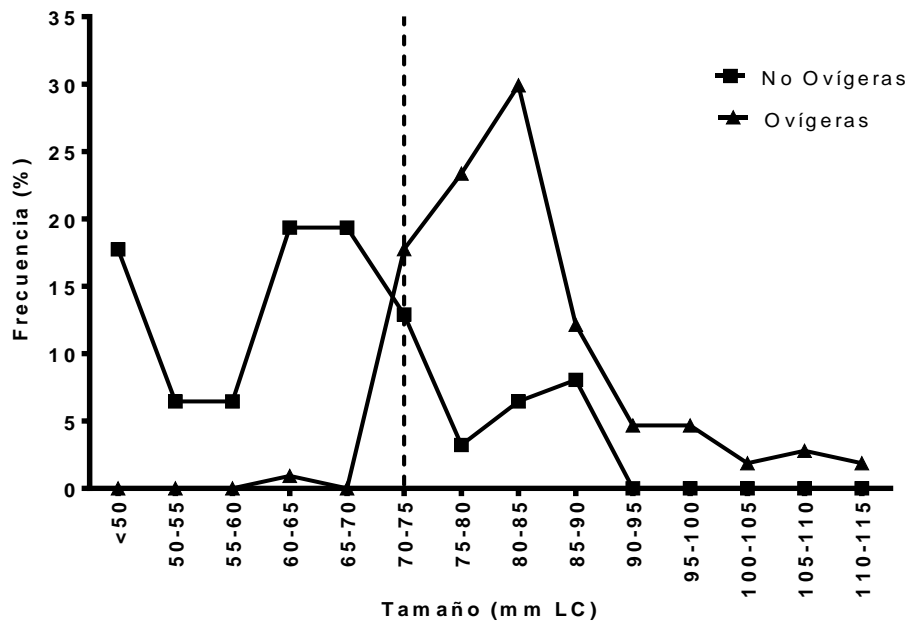


Figura 3.6.17: Distribuciones de frecuencia de tallas para hembras ovígeras y no ovígeras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego para los datos acumulados en las dos campañas del BO Puerto Deseado. La línea punteada vertical indica la talla de madurez sexual.

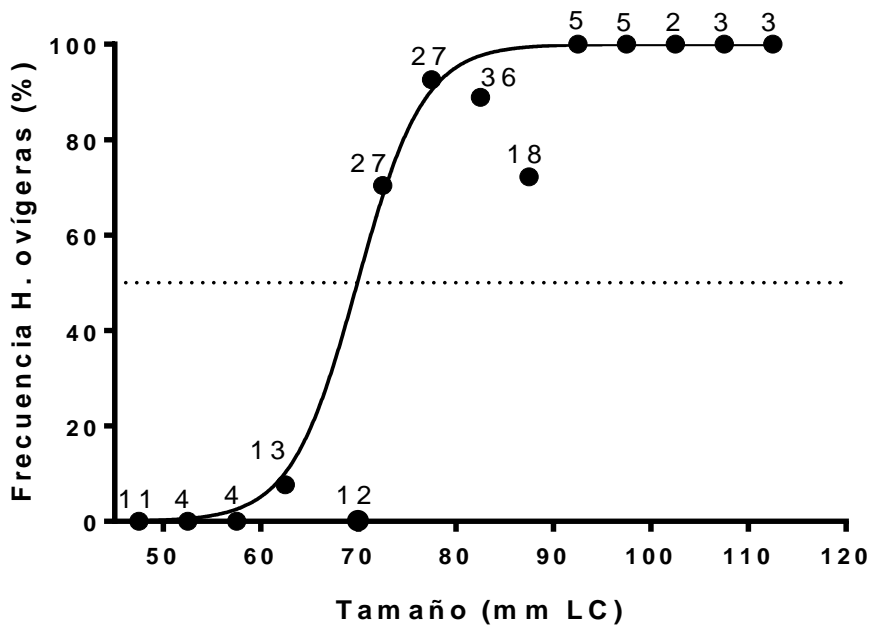


Figura 3.6.18: Distribución de frecuencia de hembras ovígeras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego por clase talla de 5 mm LC para los datos de las dos campañas del BO Puerto Deseado. La línea continua corresponde al ajuste de una función sigmoidea. Los números indican el tamaño muestral de hembras para cada clase de talla.

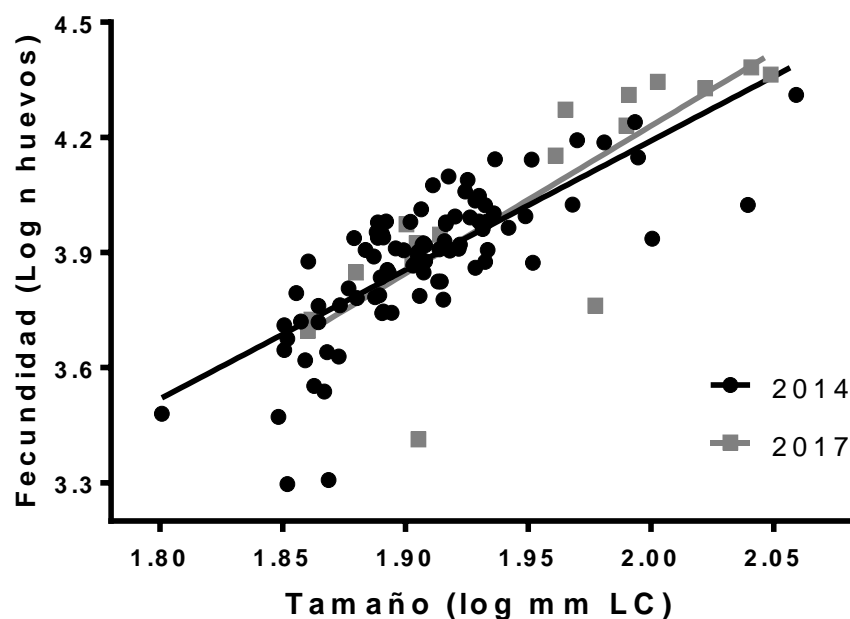


Figura 3.6.19: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de *L. confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego en las dos campañas del BO Puerto Deseado. Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

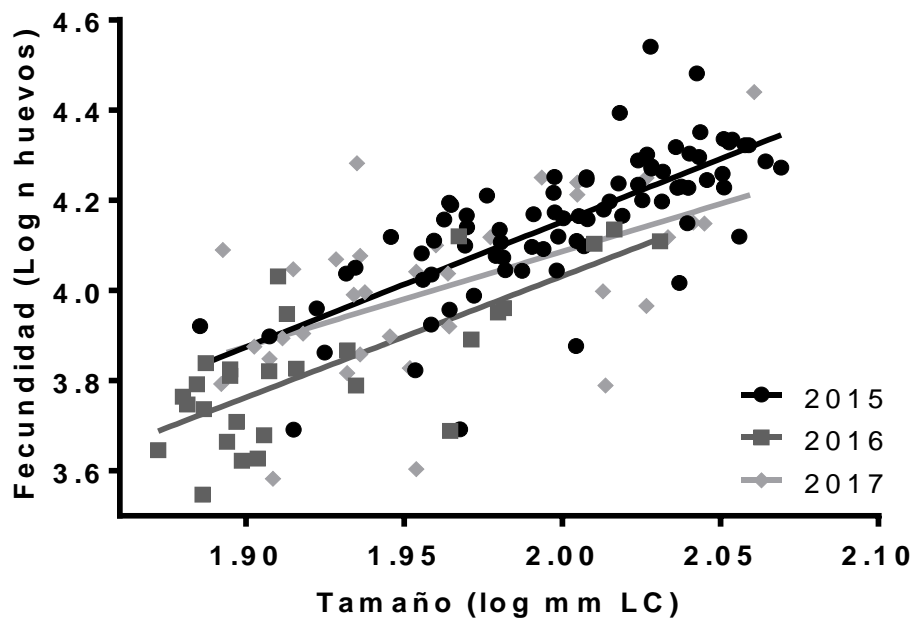


Figura 3.6.20: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de *L. santolla* del Golfo San Jorge en tres años de muestreo. Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

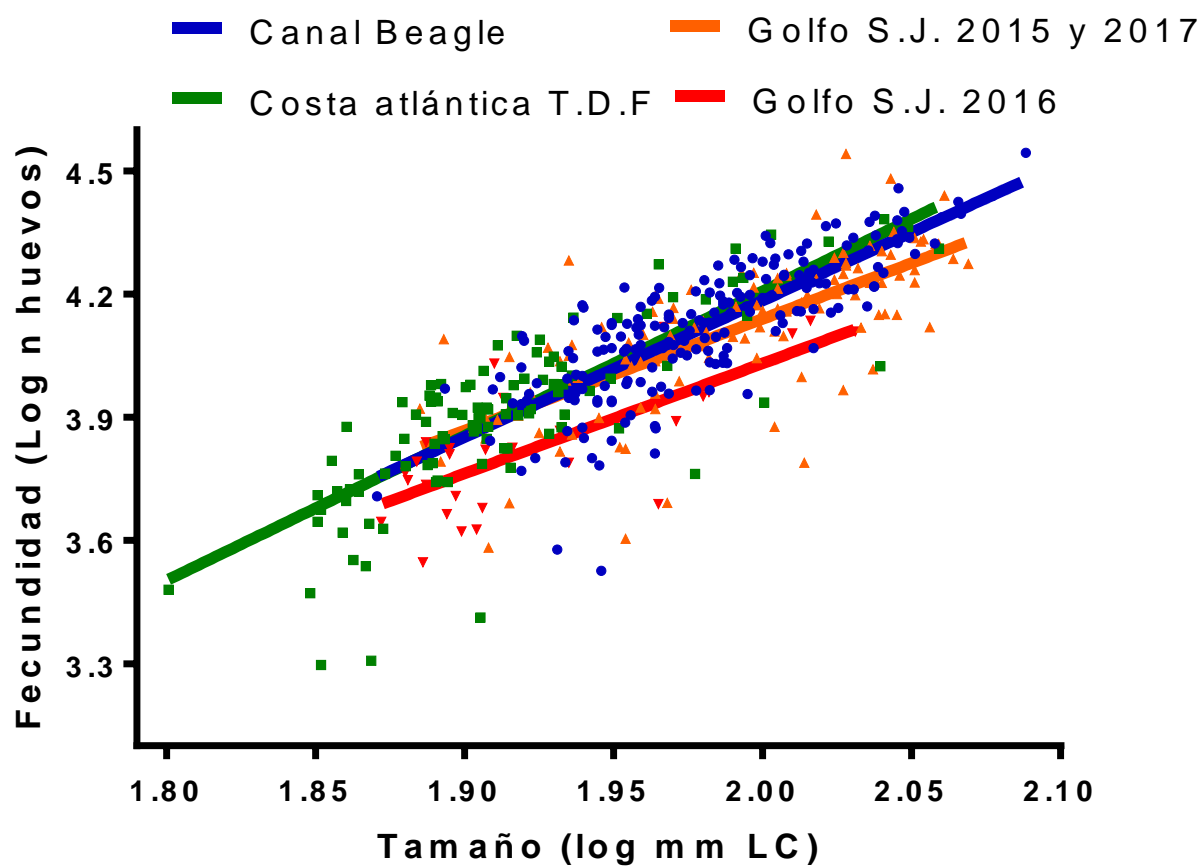


Figura 3.6.21: Regresiones lineales entre la fecundidad y el tamaño de hembras de centolla para los distintos stocks. Los valores de fecundidad y tamaño fueron linealizados utilizando la función logarítmica.

4. Efectos de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad

Este capítulo se encuentra parcialmente publicado en:

Di Salvatore, P., Gowland-Sainz, M., Florentín, O., & Lovrich, G. A. (2019). Effects of fishery practices on fecundity of two lithodid crab species of commercial interest in Southern South America. *Fisheries Research*, 211: 275-281.

4.1 Introducción

La reducción de la fecundidad en cangrejos litódidos puede producirse por varias razones. A escala poblacional, se puede reflejar como una baja proporción de hembras ovígeras. Una de las posibles causas de esta disminución podría ser un desajuste temporal en el encuentro entre machos y hembras, porque las hembras son receptivas durante un período limitado, cuando el opérculo que cierra el gonoporo se encuentra blando después de la muda (Lovrich y Tapella, 2014). Por este motivo, si el macho no logra encontrar a la hembra en los momentos previos a la muda, y realizar el complejo comportamiento de apareamiento [i.e., guarda precopulatoria, apareamiento y cuidados postcopulatorios (Gowland-Sainz, 2018)] no se producirá la cópula.

A escala individual, la disminución en la fecundidad podría evidenciarse con la presencia de puestas de huevos incompletas (Lovrich, 1997), es decir masas ovígeras que no ocupan la totalidad del espacio de la cavidad abdominal (Firpo et al., 2017; Militelli et al., 2019). Esta disminución podría ser causada por limitación espermática, debido a que los machos presentes en la población no pueden fertilizar todos los huevos de todas las hembras sexualmente maduras (Sato et al., 2005; Sato et al., 2006; Sato, 2012). La fecundidad también puede disminuir debido a la pérdida de huevos durante los largos períodos de embriogénesis. Los individuos adultos de *L. santolla* y *P. granulosa* se aparean entre noviembre y enero, y transportan una única masa de huevos durante 9 y 18 meses, respectivamente (Lovrich y Vinuesa, 1999). Durante este largo periodo de portación de huevos, la predación por nemertinos (Kuris et al., 1991), los impactos mecánicos (Kuris, 1991) y las prácticas pesqueras como la exposición aérea y la devolución al agua (Gowland-Sainz et al., 2015) pueden causar la pérdida de huevos.

Desde la década de 1980, las pesquerías de cangrejos litódidos se han regulado con la llamada regla de las "3S": sexo, tamaño y temporada (i.e. del inglés "sex, size and season"). Esta reglamentación especifica que los animales permitidos para desembarcar están restringidos a machos más grandes que un tamaño legal y con temporadas de pesca variables según la ubicación y la jurisdicción. Por lo tanto, con estas regulaciones todas las hembras y machos que estén por debajo del tamaño legal deben ser devueltos al agua.

Las trampas son el único arte de pesca permitido por las reglamentaciones, y varían en tamaño y apertura de malla entre diferentes pesquerías. Sin embargo, las trampas utilizadas por la pesquería del Golfo San Jorge son las únicas que a partir de 2013 contienen anillos de escape para evitar la retención de la fracción sublegal del stock (Consejo Federal Pesquero, Resolución Nº 14/2013). Esta pesquería en la plataforma continental también difiere de las otras en el esfuerzo pesquero. Se utilizan buques industriales de 30-45 m de eslora, que viran líneas de 150 trampas y operan en un área creciente de la plataforma continental (Firpo et al., 2017). Por otro lado, las pesquerías del Pacífico y la del Canal de Beagle, son explotadas por embarcaciones más pequeñas (<15 m de longitud), con un rango operacional limitado, con líneas de hasta 10 trampas cada una (Lovrich, 1997).

La maniobra de pesca comienza con el izado de las líneas de trampas. A medida que las trampas salen del agua, los pescadores las desanudan de la línea madre, retiran toda la captura, cambian la carnada y las colocan de forma ordenada en la cubierta. Este es un momento crítico en la maniobra, ya que los barcos de la pesquería artesanal son de tamaño pequeño y no suele quedar mucho espacio libre en cubierta. Una vez recuperada la línea, el capitán reposiciona el barco y la línea de trampas es vuelta a calar. Los machos legales se almacenan en la bodega del barco mientras que todas las hembras y los machos de menor tamaño son devueltos al agua. Con frecuencia, cuando las condiciones climáticas no son óptimas (por ejemplo, fuertes vientos o tormentas de nieve), la captura no comercial es almacenada en recipientes de plásticos para despejar la cubierta durante la maniobra de pesca. Solo cuando los pescadores terminan de calar la línea, devuelven los ejemplares no comerciales al agua. En esta maniobra, los cangrejos son expuestos entre 0,5 y 2 horas al aire, sueltos en la cubierta o amontonados dentro de recipientes de plásticos, para luego desecharlos al agua arrojándolos por la borda.

Las temporadas de pesca de estas especies dependen del país y la región. Para *L. santolla* la temporada dura 5 y 8 meses para las pesquerías argentinas del Canal Beagle (Ley Provincial 931/13) y Golfo San Jorge (Consejo Federal Pesquero, Resolución Nº 12/2018), respectivamente, y 5 meses para la pesquería chilena (Decreto Supremo

N°443/1990). En cambio para el centollón *P. granulosa* las temporadas de pesca son más extensas, y duran 8 meses en el Canal Beagle (Ley Provincial 931/13) y 10 meses en la pesquería chilena (DS 443/1990). Durante estas temporadas, la flota de la pesquería artesanal opera en los numerosos fiordos, bahías y canales de la región. En algunos casos como la pesquería chilena, a causa de las largas distancias entre las zonas de pesca y los muelles, se establecen campamentos que permiten a los pescadores explotar un área geográfica limitada.

Por las características geográficas propias del área, en las pesquerías de Chile y el Canal Beagle las hembras ovígeras pueden ser pescadas y devueltas al agua en más de una ocasión, y de esta forma sufrir un efecto negativo en su fecundidad, por las siguientes razones. La actividad pesquera se realiza por una importante cantidad de embarcaciones operando desde campamentos locales con rango de movimiento acotado. Los pescadores suelen pescar en zonas geográficamente restringidas (e.g. un fiordo) por largos periodos de tiempo. Los stocks son sometidos a presión pesquera durante varios meses (especialmente para *P. granulosa* cuya temporada dura 8 meses al año). Las hembras son devueltas al agua sin ningún tipo de medida de mitigación o cuidado. Por último estas especies tienen un desarrollo embrionario lento y largos periodos de portación de huevos. Consecuentemente las prácticas pesqueras tendrían un efecto negativo en el stock, que de ser lo suficientemente importante, podría disminuir significativamente la capacidad del stock de producir nuevos individuos.

4.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo es estimar, mediante simulaciones experimentales, los efectos de las prácticas pesqueras habituales sobre la fecundidad de hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa*.

4.1.2 Hipótesis

Hipótesis 1: Los eventos repetidos de pesca y devolución al agua tendrán un efecto negativo en la fecundidad de hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa*.

Hipótesis 2: La densidad de almacenamiento durante la clasificación de la captura y posterior devolución al agua afectará negativamente a la fecundidad de hembras ovígeras de *L. santolla*.

4.1.3 Predicciones

- 1- Las simulaciones de eventos repetidos de pesca y devolución al agua producirán una disminución en fecundidad de hembras ovígeras de *L. santolla* y *P. granulosa*, que aumentará con el número de ensayos.
- 2- Aquellas hembras ovígeras de *L. santolla* que fueron almacenadas en altas densidades durante la simulación de la maniobra de pesca sufrirán pérdida de huevos más alta que aquellas almacenadas a baja densidad.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Obtención de muestras

Siguiendo la metodología detallada en el capítulo 2, se capturaron ejemplares de *L. santolla* y *P. granulosa* del Canal Beagle. A todos los ejemplares capturados se les midió el largo de caparazón (LC) como medida de tamaño corporal y se determinó su sexo. De *L. santolla* se retuvieron hembras ovígeras, hembras no ovígeras y machos sublegales (< 110 mm LC), y de *P. granulosa* solo se retuvieron hembras ovígeras. Posteriormente los ejemplares fueron transportados en contenedores plásticos, sin agua, hasta el laboratorio de Biología de Crustáceos del Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET). Como se explicó en el capítulo 2, las hembras fueron mantenidas en acuarios individuales que forman parte de un sistema de recirculación de agua marina. Diariamente se realizó la limpieza de cada uno de los acuarios y se contaron los huevos perdidos de cada hembra. Cuando todas las hembras se encontraron aclimatadas a las condiciones de laboratorio, es decir que los valores de huevos perdidos fueron mínimos, se comenzó con el experimento.

Para evitar posibles sesgos a la hora de realizar el experimento con *P. granulosa* se decidió trabajar utilizando hembras que se encontraron en su primer año de portación de huevos. Las hembras de esta especie portan los huevos por 18 meses (Lovrich y Vinuesa, 1993), por lo tanto durante un mismo momento del año conviven hembras que copularon en el anterior periodo reproductivo y otras que copularon hace más de un año. Para determinar el desarrollo embrionario de cada hembra se le retiraron unos pocos huevos y se observaron bajo lupa binocular Zeiss con un aumento de 40X. Aquellas hembras, en cuyos huevos se observaron embriones con esbozos de ojos, no fueron incluidas en el experimento y fueron devueltas al mar, ya que estas hembras correspondían a un estadio de desarrollo post-diapausa que ocurre durante su segundo año de portación de huevos (Lovrich y Vinuesa, 1993).

4.2.2 Experimentos de ensayos repetidos

Se colectaron un total de 40 hembras ovígeras de *L. santolla* (tamaño promedio = $97,7 \pm 9,0$ mm LC) y de *P. granulosa* (tamaño promedio = $74,6 \pm 4,0$ mm LC). Los dos experimentos fueron realizados en otoño: en mayo de 2014 para *L. santolla* y en abril de 2015 para *P. granulosa*. Para ambas especies, las hembras ovígeras fueron distribuidas de forma aleatoria en cuatro grupos (n=10) y cada una dispuesta en acuarios individuales con agua recirculante a 6°C.

Las hembras del primer grupo “exposición aérea” (EA) fueron retiradas de sus acuarios individuales y colocadas en otros acuarios de iguales dimensiones, pero que estaban vacíos. Luego de 3 horas de exposición aérea a temperatura ambiente ($6 \pm 1^\circ\text{C}$), las hembras fueron devueltas a sus acuarios originales. Este tratamiento simuló el tiempo que pasan estas especies en la cubierta de los barcos durante la maniobra de pesca. El segundo grupo de hembras llamado “caída libre” (CL), fue expuesto al aire por 3 h. A continuación, cada hembra fue retirada de su acuario individual, colocada a una altura de 2,5 m (Figura 4.5.1A) y luego se la dejó caer desde esa altura a un acuario plástico de experimentación (170 L) lleno de agua de mar (Figura 4.5.1B). Este tratamiento simuló el descarte de los ejemplares no comerciales (machos de tamaño < 110 mm LC y hembras) que son devueltos al mar luego del proceso de clasificación de la captura a bordo. Las

hembras del tercer grupo “rampa” (R) fueron expuestas al aire por 3 h, siguiendo la misma metodología que los grupos anteriores. Posteriormente cada hembra fue devuelta al agua mediante una rampa (Figura 4.5.1C). Esta rampa fue elaborada a partir de un tubo de PVC de 20 cm de diámetro donde un extremo fue colocado a una altura de 2,5 m y el otro extremo desembocaba en el mismo acuario de experimentación utilizado en el grupo anterior. Esta rampa podría ser utilizada por los pescadores para devolver a los animales no comerciales de una forma más delicada. Al último grupo de hembras llamado “control” (C) no se les realizó tratamiento alguno y se las mantuvo en los acuarios individuales durante todo el experimento.

Luego de cada tratamiento, se retiró a cada hembra del acuario de experimentación y estas fueron devueltas a los acuarios individuales. A continuación se inspeccionó el acuario de experimentación, se retiraron todos los huevos perdidos haciendo sifón con una manguera y luego estos fueron contados (hp_0 : huevos perdidos a tiempo cero). En los 5 días sucesivos se revisaron todos los acuarios individuales y se contaron los huevos perdidos de cada hembra por día (hp_i). Luego de 5 días, todas las hembras vuelven a tener los niveles basales de pérdida de huevos (Gowland-Sainz et al., 2015), por lo tanto se dejó de observar la pérdida adicional de huevos producto del efecto del tratamiento. El valor de huevos perdidos (HP) de cada hembra debido a cada tratamiento se calculó como:

$$HP = hp_0 + \sum_{i=1}^5 hp_i$$

La aplicación del tratamiento y posterior periodo de recuperación se definió como un ensayo (ver eje de las abscisas Figura 4.5.3). En el sexto día, se repitió el tratamiento para cada hembra con el período de recuperación correspondiente. Se realizaron exitosamente un total de 7 ensayos con un 100% de supervivencia de las hembras ovígeras. Una vez finalizado el experimento se realizó una disección a todas las hembras ovígeras donde se retiraron los pleópodos con los huevos adheridos. Éstos fueron almacenados en frascos plásticos con una solución de formol salino al 6% para su

conservación, y posteriormente se estimó la fecundidad remanente (fr) de las hembras utilizando el método gravimétrico detallado en el capítulo 2.

En estas especies, las hembras de mayor tamaño tienen mayor volumen del cefalotórax que les permiten producir un mayor número de huevos (Hines, 1982). Por esta razón el valor de huevos perdidos en cada ensayo variará con el tamaño de la hembra. Por lo tanto, a partir de los valores obtenidos de huevos perdidos en cada uno de los 7 ensayos (HP_i) y de la fecundidad remanente (fr), se relativizó la pérdida de huevos correspondiente a cada ensayo en función de la fecundidad inicial de cada hembra.

$$HP\%_i = \frac{HP_i}{\sum HP_i + fr} \times 100$$

4.2.3 Experimento de densidad de almacenamiento

Este experimento fue realizado solo para *L. santolla* debido a que, como fue evidenciado por Gowland-Sainz (2015) (y corroborado en el experimento anterior), la especie *P. granulosa* posee una mayor resistencia al daño mecánico y por lo tanto no se vería afectada por el tratamiento. Para evaluar el efecto de la densidad de almacenamiento durante la maniobra de pesca, se recolectaron un total de 350 ejemplares no comerciales de *L. santolla*. Estos individuos se dividieron en dos categorías, hembras ovígeras (tamaño promedio = $95,30 \pm 7,5$ mm LC; n = 70) y "centollas de relleno" (i.e., hembras no ovígeras y machos <110 mm CL; n = 280). Esta última categoría fue incorporada al experimento para alcanzar las densidades experimentales requeridas. Se definieron tres tratamientos como: densidad baja, que consistía en 2 hembras ovígeras y 8 centollas de relleno (equivalente a 95 centollas / m³); Densidad media con 4 hembras ovígeras y 16 centollas de relleno (190 individuos / m³); y densidad alta, 8 hembras ovígeras y 32 individuos de relleno (381 centollas / m³). Para cada tratamiento, la proporción de hembras ovígeras se mantuvo constante y fue similar a la informada para la pesquería comercial del Canal Beagle argentino (Lovrich et al., 2017). Todas las centollas se distribuyeron al azar en los tres grupos, estableciendo 5 réplicas para cada tratamiento.

Cada grupo se colocó en cajones de malla plástica (1,50 x 0,60 x 0,60 m) dentro de una pileta de fibra de vidrio (1360 L) durante 30 minutos (Figura 4.5.2A), lo que permitió que las hembras ovígeras se distribuyeran al azar dentro del grupo.

Posteriormente, las centollas provenientes de cada cajón fueron colocadas en recipientes de plástico sin agua (0,70 x 0,50 x 0,30 m) (Figura 4.5.2B), se las mezcló moviendo el recipiente 8 veces y fueron mantenidas a temperatura ambiente (6 ± 1 °C) durante 3 horas. A continuación, todas las centollas de relleno fueron devueltas a las piletas. En cambio las hembras ovígeras fueron devueltas al agua desde una altura de 2,5 m hasta un acuario de experimentación de 170 litros, en caída libre. Posteriormente, las hembras ovígeras fueron devueltas a sus acuarios individuales, se contaron todos los huevos desprendidos como consecuencia del impacto contra la superficie del agua, y se estimó la pérdida de huevos diariamente. Después de cinco días, se extrajeron las masas de huevos y se estimó la fecundidad remanente, al igual que en el experimento anterior. Todas las centollas de relleno fueron devueltas exitosamente al mar al final del experimento. Las cajas con las diferentes densidades fueron las unidades experimentales, por lo que la pérdida de huevos se definió como el porcentaje de todos los huevos desprendidos de todas las hembras por caja, es decir, la suma de todos los huevos separados del mismo grupo dividido por la suma de la fecundidad de las hembras ovígeras.

4.2.4 Análisis estadístico

4.2.4.1 Experimentos de ensayos repetidos

Los efectos de los ensayos repetidos sobre la pérdida de huevos (HP%) se analizaron mediante un análisis de varianza de dos factores para medidas repetidas (ANOVA 2F MR), con el tratamiento (exposición al aire, rampa o caída libre) como factor entre-sujetos, y repetición (número de ensayos) como factor intra-sujetos. Los supuestos de normalidad y de homogeneidad de varianza se comprobaron con las pruebas de Shapiro-Wilk y de Levene respectivamente. Los datos se transformaron utilizando el logaritmo o las funciones de Box-Cox para *L. santolla* y *P. granulosa*, respectivamente. Como los datos no cumplieron con el supuesto de esfericidad (prueba de Mauchly, $p < 0,05$), se utilizó una

corrección de Greenhouse-Geisser. En ambas especies se encontró una interacción significativa entre los tratamientos y los ensayos y, por lo tanto, se llevó a cabo un análisis de efectos simples con la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples. Primero, la pérdida de huevos se comparó entre los tratamientos al analizar cada ensayo por separado. Segundo, la pérdida de huevos se evaluó entre las repeticiones de los ensayos analizando cada tratamiento por separado (ver representación esquemática Figura 4.5.3).

4.2.4.2 Experimentos densidad de almacenamiento

El efecto de la densidad de almacenamiento en la pérdida de huevos (HP%) se probó con un ANOVA de un factor. La normalidad y la homogeneidad de varianzas se verificaron con las pruebas de Shapiro Wilk y Levene, respectivamente. Además, se comparó la pérdida de huevos para las tres densidades de almacenamiento con los valores obtenidos en el experimento de ensayos repetidos, es decir, con el valor de pérdida de huevos del primer ensayo para el tratamiento de caída libre. El análisis se realizó con un ANOVA de un factor, previa evaluación de que se cumplan los supuestos.

4.3 Resultados

4.3.1 Experimentos de ensayos repetidos

4.3.1.1 *Lithodes santolla*

A lo largo de los ensayos, el patrón de pérdida de huevos fue diferente entre los tratamientos, como lo demostró la interacción significativa entre los tratamientos y los ensayos (ANOVA 2F MR, $F_{10,87;126,8} = 2,92$, $p = 0,002$). Por lo tanto, solo se pudieron realizar comparaciones entre y dentro de los factores tratamiento y repeticiones de los ensayos. Las hembras del tratamiento de caída libre perdieron significativamente más huevos que todos los demás tratamientos a través de todo el experimento (Bonferroni, $p < 0,05$; Figura 4.5.4A). Durante los tres primeros ensayos, la pérdida de huevos en los tratamientos de rampa, exposición aérea y control fueron similares (Bonferroni, $p > 0,05$). En el cuarto y quinto ensayo, la pérdida de huevos fue mayor en la rampa que en el control (Bonferroni,

$p < 0,05$). Solo en los dos últimos ensayos, los tratamientos de caída libre, rampa y exposición aérea difirieron significativamente del control (Bonferroni, $p < 0,05$). Durante todo el experimento no hubo diferencias entre los tratamientos rampa y exposición aérea (Bonferroni, $p > 0,05$).

La pérdida de huevos no difirió para los tratamientos rampa, exposición aérea y control a lo largo de los 7 ensayos (Bonferroni, $p > 0,05$; Figura 4.5.4A). Por el contrario, la pérdida de huevos para el tratamiento de caída libre no fue constante y aumentó significativamente después del segundo ensayo (Bonferroni, $p < 0,05$).

Las hembras en el tratamiento de caída libre tuvieron la mayor pérdida de huevos acumulada y en el quinto ensayo casi habían perdido la mitad de su masa ovígera (44%), y al final del experimento, la pérdida totalizó el 66% de su fecundidad inicial (Figura 4.5.4B). Al finalizar el experimento, las hembras en los otros tratamientos perdieron significativamente menos huevos, 1,5%, 1,02% y 0,72% para rampa, exposición aérea y control, respectivamente.

4.3.1.2 *Paralomis granulosa*

De manera similar a *L. santolla*, el patrón de pérdida de huevos fue diferente entre los tratamientos para las repeticiones de los ensayos. También se observó una interacción significativa entre los tratamientos y los ensayos (ANOVA 2F MR, $F_{9,40; 112,83} = 2,83$, $p = 0,004$) para *P. granulosa*. Las hembras de los tratamientos caída libre y exposición aérea perdieron significativamente más huevos que las del control en cada uno de los siete ensayos (Bonferroni, $p < 0,05$; Figura 4.5.5A). En el tratamiento de rampa, las hembras tuvieron un valor de pérdida de huevos significativamente más alto que el control, solo después del segundo ensayo (Bonferroni, $p < 0,05$). Sin embargo, el tratamiento rampa fue similar a los tratamientos exposición aérea o caída libre a lo largo de todo el experimento (Bonferroni, $p > 0,05$).

Dentro de cada tratamiento (caída libre, exposición al aire, rampa y control), el porcentaje de pérdida de huevos para caída libre y el control se mantuvo constante durante todo el experimento (Bonferroni, $p > 0,05$), pero con una variabilidad creciente

(Figura 4.5.5A). En los tratamientos de rampa y exposición aérea, la pérdida de huevos aumentó significativamente con el número de ensayos realizados (Bonferroni, $p < 0,05$). Las hembras en el tratamiento de rampa tuvieron dos incrementos significativos de pérdida de huevos en el cuarto y en el sexto ensayo (Bonferroni, $p < 0,05$). En el tratamiento de exposición aérea, la pérdida de huevos aumentó significativamente en el séptimo ensayo (Bonferroni, $p < 0,05$).

Los valores acumulados de pérdida de huevos indican que los cuatro tratamientos perdieron menos del 6% de la masa total de huevos después de los tres primeros ensayos (Figura 4.5.6B). Sin embargo, al final del experimento, el tratamiento caída libre perdió el mayor porcentaje de huevos (27%), seguido por exposición aérea y el tratamiento rampa (11% y 6%, respectivamente). Como era de esperar, el control perdió el menor número de huevos, con una pérdida del 1% de la masa inicial de huevos.

4.3.2 Experimento de densidad de almacenamiento

En este experimento, no hubo diferencias en la pérdida de huevos para las diferentes densidades de almacenamiento de hembras ovígeras de *L. santolla* (ANOVA $F_{2,12}=0,331$, $p=0,725$) (Figura 4.5.6). Además, los valores obtenidos en este experimento fueron similares a los obtenidos en el primer ensayo del experimento de ensayos repetidos (caída libre) (ANOVA, $F_{3,20}= 2,860$, $p = 0,062$).

4.4 Discusión

Los resultados de este capítulo muestran los efectos de las prácticas pesqueras sobre la fecundidad de hembras de dos especies de cangrejos litódidos de interés comercial. En *Lithodes santolla*, el tratamiento caída libre como un simulador del descarte de individuos no legales fue el único tratamiento que produjo una alta pérdida de huevos. En general, la repetición de los ensayos no aumentó significativamente la pérdida de huevos, por lo que cada ensayo produjo un efecto constante que se podría considerar como aditivo. Las hembras de *Paralomis granulosa* perdieron menos huevos que las de *L. santolla*, con un efecto similar de los tratamientos caída libre, rampa y exposición aérea.

En *P. granulosa* la repetición de los ensayos produjo un aumento significativo en la pérdida de huevos, excepto en el tratamiento caída libre, el cual mostró una alta variabilidad. Estos experimentos indican que *L. santolla* es más susceptible a eventos repetidos de pesca y devolución al agua, llegando a perder más de la mitad de su masa ovígera. Por otro lado, las hembras ovígeras de *P. granulosa* fueron más resistentes a los tratamientos, aunque la pérdida de huevos pareció aumentar a lo largo de los sucesivos ensayos. En *L. santolla* no hubo un aumento en la pérdida de huevos debido a las diferentes densidades de almacenamiento.

El tratamiento de caída libre en *L. santolla* tuvo el mayor efecto en la fecundidad de las hembras ovígeras. A lo largo de todo el experimento se perdió un promedio del 9% de la masa total de huevos durante cada ensayo debido al impacto contra la superficie del agua. A nivel de la pesquería, este efecto es probablemente mucho mayor porque los pescadores manejan la captura comercial (machos de tamaño legal) y la captura incidental (hembras y machos de talla inferior) de manera diferente. En Ushuaia, los precios de ejemplares intactos de *L. santolla* (es decir, caparazón ileso y con todos sus pereiópodos) son más altos porque los animales se exhibirán en peceras para atraer a los turistas. Por lo tanto, los machos legales se manejan generalmente con cuidado y las centollas no legales son a menudo maltratadas durante el proceso de clasificación y descarte. En segundo lugar, a medida que se acerca el período de eclosión de las larvas, aumenta la pérdida de huevos en las hembras de *L. santolla*, probablemente debido al debilitamiento de la unión del huevo a los pleópodos (Gowland-Sainz et al., 2015). En consecuencia, debe tenerse en cuenta la época del año en los cálculos de la pérdida total de huevos del stock y/o para mejorar los procedimientos de devolución al agua de las hembras durante la embriogénesis. Resumiendo, una hembra ovígera perderá una fracción de su masa ovígera cada vez que sea capturada y devuelta al mar. Esta pérdida será una combinación del efecto de los eventos repetidos de pesca y el cual se puede ver aumentado al final del período de portación de huevos.

Los tratamientos exposición aérea y rampa tuvieron un efecto menor en la pérdida de huevos de *L. santolla*, y solo fueron superiores al grupo de control en los últimos cuatro

ensayos. Este resultado confirma que el descarte a través de una rampa es ideal, incluso en un escenario de pesca repetida. El procedimiento de descarte de rampa elimina el impacto contra el agua y, por lo tanto, reduce la pérdida de huevos (Gowland-Sainz et al., 2015). La pérdida mínima de huevos registrada en estos tratamientos puede ser causada por la exposición aérea de la masa ovígera. Un posible mecanismo podría ser que la exposición al aire produzca que los funículos se sequen y se vuelvan más frágiles y quebradizos. Al no haber un impacto mecánico en el tratamiento exposición aérea, entendemos que el incremento en el desprendimiento de huevos se produciría durante la limpieza y oxigenación de la masa ovígera. Sin embargo, este efecto es sutil y, en algunos casos, la exposición al aire de las hembras ovígeras durante tres horas no sería lo suficientemente larga como para que los funículos se sequen. Consecuentemente, en nuestro experimento se necesitaron al menos tres ensayos para que se produzca un aumento significativo en la pérdida de huevos.

En los ensayos repetidos, las hembras ovígeras de *P. granulosa* perdieron menos huevos que las hembras de *L. santolla*. Según lo descrito por Gowland-Sainz et al. (2015), *P. granulosa* tiene un comportamiento particular durante situaciones estresantes, en el cual contraen fuertemente su abdomen contra sus esternitos y sus pereiópodos debajo del caparazón. Este comportamiento es indirectamente ventajoso para las hembras ovígeras, ya que puede crear una mayor protección para la masa ovígera cuando son devueltas al agua. Por este motivo, la principal causa de pérdida de huevos puede ser la exposición aérea, ya que en general no hubo diferencias entre los tratamientos caída libre, exposición aérea y rampa. Aunque esta especie mostró valores más bajos de pérdida de huevos para un solo ensayo, cabe destacar que la embriogénesis en *P. granulosa* es el doble que la de *L. santolla* (18 meses vs. 9 meses, respectivamente) (Lovrich y Vinuesa, 1999) y durante este período, las hembras ovígeras pueden ser pescadas y devueltas al mar en numerosas ocasiones. En este estudio, después de siete ensayos, la pérdida acumulada de huevos varió entre el 6% y 27%, que demuestra el efecto que las prácticas pesqueras habituales tienen en las hembras ovígeras de *P. granulosa*.

No se encontraron diferencias en la pérdida de huevos en hembras ovígeras de *L. santolla* con diferentes densidades de almacenamiento simulando a las de la cubierta de un pesquero. La razón principal podría ser que los individuos de esta especie tienen una respuesta particular cuando son retiradas del agua. La primera respuesta a la exposición aérea es un período de actividad alta, caracterizado por el movimiento de los pereiópodos tratando de escapar o sujetarse a cualquier objeto. Unos minutos más tarde, la actividad se detiene drásticamente y los animales tienden a quedarse quietos. Por esta razón, en este experimento, tan pronto como las hembras disminuyen su actividad, no hay más interacciones entre los individuos que puedan producir el desprendimiento de los huevos de la masa ovígera. La menor densidad de almacenamiento presentó un valor ligeramente mayor de pérdida de huevos con respecto a las demás densidades. Este resultado puede explicarse por el hecho de que las hembras estaban menos amontonadas y podían moverse más libremente dentro de los recipientes de plástico. Con lo cual hubo una mayor probabilidad de interactuar entre sí, produciendo en algunos casos pérdida de huevos. Estos resultados indican que la densidad de almacenamiento a bordo no produce un aumento significativo en la pérdida de huevos, siendo las principales causas de la pérdida de huevos los impactos mecánicos y la repetición de los eventos de pesca.

El presente estudio demuestra que hay una disminución significativa en la fecundidad de *L. santolla* cuando las hembras ovígeras son pescadas y devueltas al agua repetitivamente. Estos resultados pueden explicar, en cierta medida, la condición actual de algunos stocks de *L. santolla* en América del Sur, como las de Chile. Esta pesquería se caracteriza por tener un área extractiva compleja y extensa. La geografía compleja, típica de los canales y fiordos patagónicos, obliga a los barcos a viajar largas distancias desde los puertos principales, nunca más cortos que un viaje de 15 horas. Para superar estas dificultades existen tres tipos de embarcaciones de pesca: extractivas, de transporte y mixtas (Daza et al., 2016). Las primeras permanecen en las zonas de pesca durante largos periodos de tiempo extrayendo ejemplares del mismo sector del stock y los segundos viajan regularmente desde los caladeros a los puertos, intercambiando la captura por suministros. Como consecuencia directa de la estrategia de pesca chilena, se observó que

estos stocks de *L. santolla* presentaron valores de fecundidad bajos, con un 20% de hembras ovígeras con puestas completas registrado en 2015 para el Canal Beagle y las áreas vecinas (Daza et al., 2016).

En Argentina, otro stock de *L. santolla* muestra signos de sobreexplotación. Recientemente, la pesquería de Golfo San Jorge mostró signos de deterioro, particularmente en 2016, cuando solo el 40% del total de hembras capturadas tuvo masas ovígeras con el 100% de fecundidad (Firpo et al., 2017). En esta región, el esfuerzo pesquero consiste principalmente en 5 barcos factoría con un total de 22.500 trampas. Cada una cuenta con 3 anillos de escape (130 mm de diámetro) que permiten que individuos pequeños salgan de la trampa. En esta situación, las hembras generalmente escapan de las trampas (Firpo et al., 2017) y evitan su retención en las mismas. Sin embargo, otro mecanismo como la limitación espermática podría estar operando en este stock. En esta situación, los machos de menor tamaño que no están siendo capturados por las trampas no pueden fertilizar todos los oocitos de una hembra, debido a las diferencias de tamaño o por agotamiento como resultado de múltiples cópulas (Sato, 2012). Otro factor que podría estar produciendo una pérdida de huevos en el stock es la pesca y devolución de individuos que constituyen la captura incidental de pesquerías de arrastre de otras especies. En la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri*, la captura incidental de *L. santolla* fue reportada de aproximadamente 2.000 t por año, que era devuelta al mar (Iorio et al., 2003; Iorio et al., 2013). Durante la maniobra de pesca, una alta proporción de individuos son aplastados durante el arrastre de la red y posteriormente expuestos al aire durante la separación de la captura (Varisco et al., 2017). Las hembras ovígeras que sobreviven a este estrés seguramente sufran una pérdida mayor de huevos, que probablemente sea mayor que la causada por la pesca por trampas dirigida a la especie. Además, dado que la pesca de arrastre suele repetirse en zonas de altas densidades de langostino, las centollas descartadas después de un arrastre podrían ser capturadas nuevamente en cuestión de horas.

Estos resultados muestran que los eventos repetidos de devolución al agua de hembras ovígeras causan una pérdida significativa de huevos. Se asume además que esto

ocurre en los caladeros con una presión de pesca intensa durante largos períodos de tiempo sobre los mismos stocks. Por lo tanto, una pérdida en la fecundidad del stock se traducirá en menos juveniles y, en consecuencia, menos adultos que se reclutan en la pesquería. Para mejorar las regulaciones y garantizar una pesquería sostenible en el tiempo, es esencial resaltar la importancia de considerar este factor cuando se elaboran futuros planes de manejo pesqueros debido a su gran efecto negativo en *L. santolla*.

4.5 Figuras



Figura 4.5.1: Experimento de ensayos repetidos: Las hembras ovígeras fueron colocadas a una altura de 2,5 m (A) y se las dejó caer dentro de un acuario de experimentación (B). Otro grupo de hembras fue devuelto al agua mediante una rampa (C).



Figura 4.5.2: Experimento de densidad de almacenamiento. Hembras (ovígeras y no ovígeras) y machos sublegales de *L. santolla* en cajones de malla dentro de uno de los sistemas de recirculación (A) y en los cajones expuestas al aire (B).

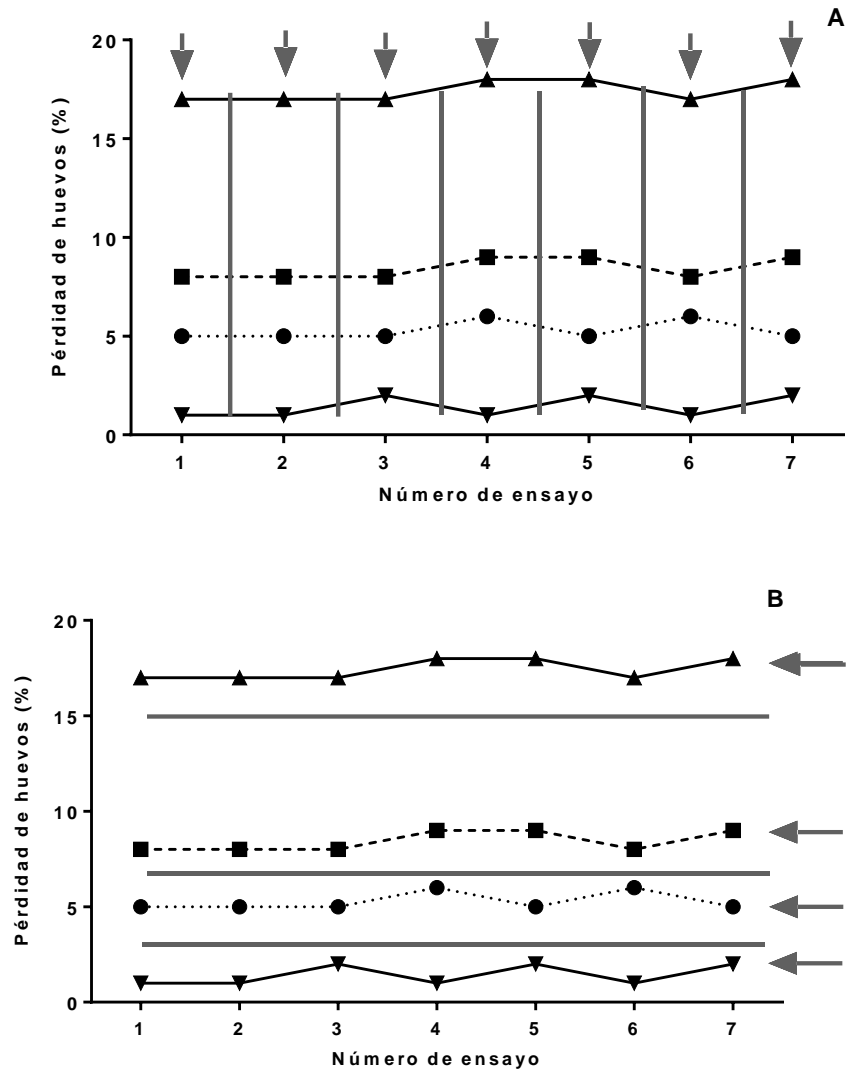


Figura 4.5.3: Representación esquemática de las comparaciones *post hoc* de Bonferroni realizadas en el ANOVA de 2 factores para medidas repetidas. A) Corresponde a las comparaciones de efectos simples dentro de cada número de ensayo, representado por las flechas verticales superiores. B) Corresponde a las comparaciones de efectos simples dentro de cada tratamiento, representado por las flechas horizontales a la derecha de la figura.

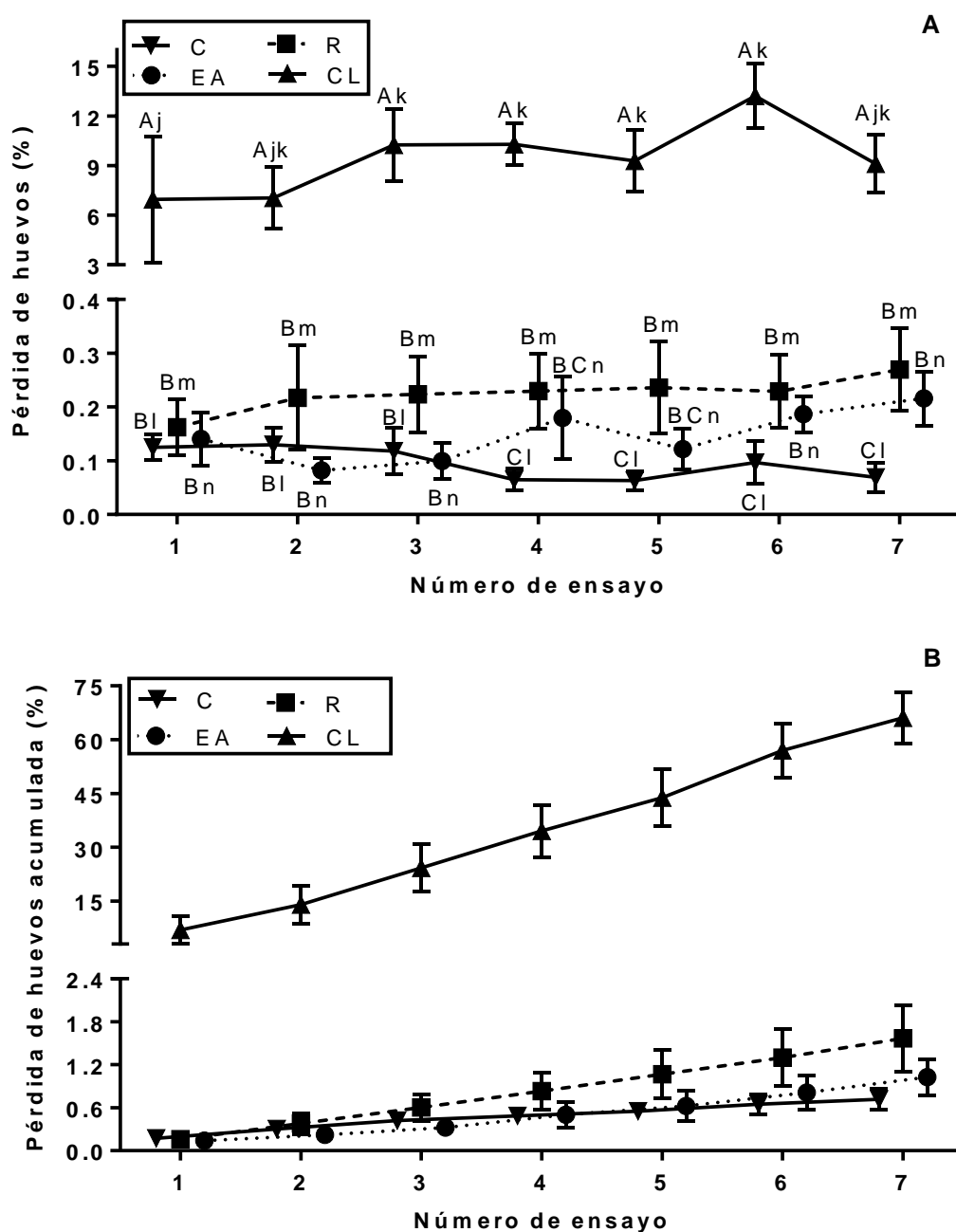


Figura 4.5.4: *Lithodes santolla*. Pérdida de huevos (media \pm error estándar) (A) y pérdida de huevos acumulada (media \pm error estándar) (B) para cada combinación de tratamiento y número de ensayo. Tratamientos: Control (C), Exposición aérea (EA), Rampa (R) y Caída libre (CL). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$, ANOVA 2F MR, comparaciones *post hoc* de Bonferroni). Letras en mayúscula de la A a la C corresponden a comparaciones (verticales) de efectos simples dentro de cada número de ensayo. Las letras en minúscula de la j a la l corresponden a comparaciones (horizontales) de efectos simples dentro de cada tratamiento.

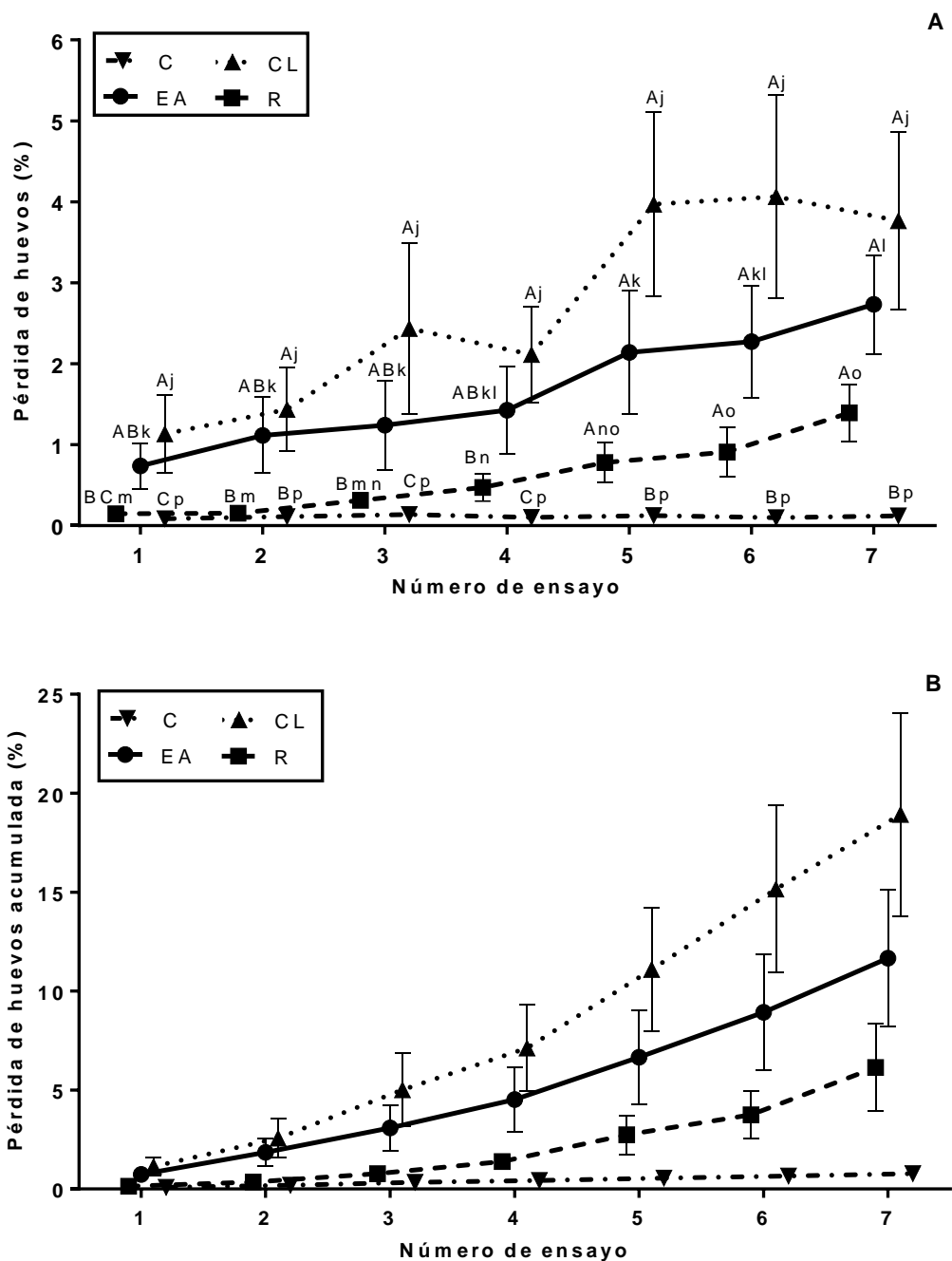


Figura 4.5.5: *Paralomis granulosa*. Pérdida de huevos (media \pm error estándar) (A) y pérdida de huevos acumulada (media \pm error estándar) (B) para cada combinación de tratamiento y número de ensayo. Tratamientos: Control (C), Exposición aérea (EA), Rampa (R) y Caída libre (CL). Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$, ANOVA 2F MR, comparaciones *post hoc* de Bonferroni). Las letras en mayúscula de la A a la C corresponden a comparaciones (verticales) de efectos simples dentro de cada número de ensayo. Las letras en minúscula de la j a la p corresponden a comparaciones (horizontales) de efectos simples dentro de cada tratamiento.

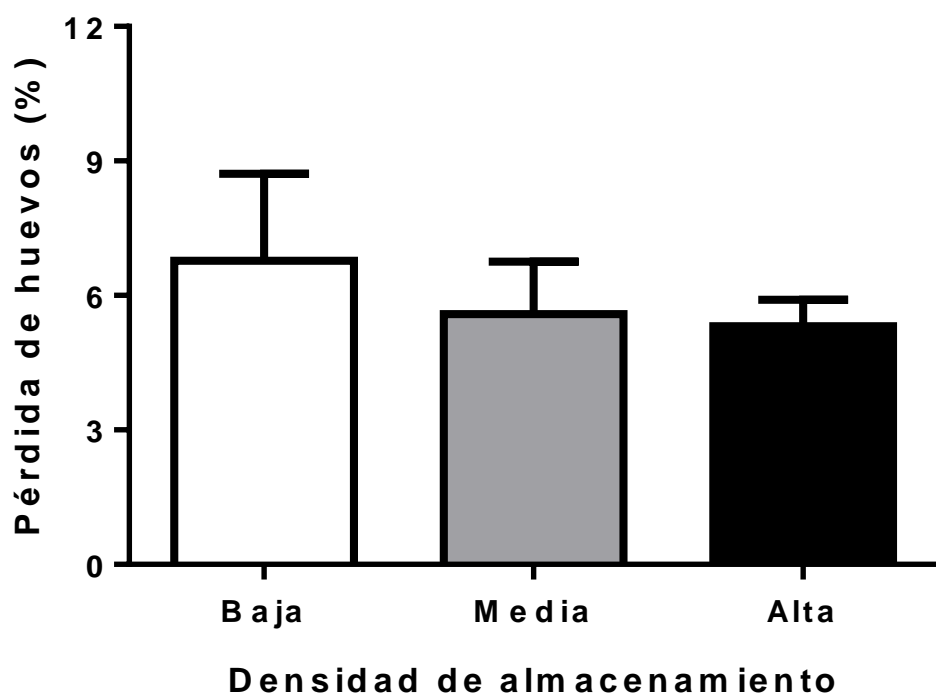


Figura 4.5.6: Pérdida de huevos (media \pm error estándar) para tres densidades de almacenamiento de hembras ovígeras de *Lithodes santolla*.

5. Eclosión, energética y
supervivencia de larvas de
Lithodes santolla

5.1 Introducción

El ciclo reproductivo de *Lithodes santolla* del Canal Beagle es anual y comienza hacia fines de diciembre y principios de enero con el apareamiento (Vinuesa, 1982; Gowland-Sainz, 2018). Luego de un evento reproductivo (muda de la hembra, fertilización externa y extrusión de los oocitos) las hembras portan los huevos en la cámara incubatriz. El periodo de portación de huevos es extenso y dura entre 9 y 10 meses, dando paso a la eclosión de las larvas en septiembre y octubre (Vinuesa, 1984). En ese momento del año, los ovarios de hembras multíparas (hembras que hayan participado de más de una temporada reproductiva) se encuentran en proceso de vitelogénesis secundaria y estarán otra vez maduras para la próxima temporada de apareamiento (Vinuesa, 1982).

La eclosión de las larvas en *L. santolla* no ocurre de forma sincrónica y se puede prolongar en el tiempo, *i.e.* una misma masa ovígera puede tardar entre 20-30 días en finalizar la eclosión (Thatje et al., 2003). El desarrollo larval de *L. santolla* es abreviado en comparación de otras especies de cangrejos y comprende tres estadios Zoea y una megalopa (Campodonico, 1971). En cangrejos litódidos existen dos estrategias alimentarias: larvas endotróficas o exotróficas. Los estadios larvales Zoea planctotróficas como los de *Paralithodes* spp. se caracterizan por tener actividad natatoria en toda la columna de agua, mientras que el estadio de megalopa presenta hábitos más bentónicos con pereiópodos ya desarrollados (Stevens, 2014b). En *Lithodes* y *Paralomis* spp. y en particular en *L. santolla*, a pesar que las zoeas tienen capacidad natatoria, éstas presentan hábitos bentónicos, y tienen la capacidad de seleccionar aquellos sustratos de mayor complejidad para asentarse (Tapella et al., 2012). Este comportamiento explicaría por qué, salvo raras excepciones, las larvas no aparecen formando parte del plancton (Lovrich y Vinuesa, 1999).

En *L. santolla*, todos los estadios larvales son lecitotróficos, es decir que son independientes de la ingestión de alimento, y consumen las reservas energéticas que inicialmente provee la madre a los oocitos en forma de vitelo (Lovrich et al., 2003). Esta estrategia es una adaptación a condiciones de escasez de alimento, presentes a grandes profundidades o altas latitudes, o en entornos donde la producción de alimentos es

altamente incierta, y parece estar muy extendida en la familia Lithodidae (Anger, 1996; Lovrich et al., 2003), en particular en los géneros *Lithodes* y *Paralomis* (e.g. (Shirley y Zhou, 1997; Calcagno et al., 2003; Thatje y Mestre, 2010).

Como las reservas energéticas de las larvas son limitadas y deben ser suficientes hasta completar el desarrollo larval, su consumo debe estar precisamente regulado. Kattner et al. 2003 cuantificó, a lo largo del desarrollo larval de larvas de *L. santolla*, las principales fuentes de almacenamiento de energía. En larvas recientemente eclosionadas la principal fuente de energía son los lípidos, de los cuales la mayoría (75%) son triglicéridos (triacilglicerol), seguido de proteínas. Estas dos reservas tienen una tasa de consumo diferencial: mientras que los lípidos se consumen mayoritariamente durante los estadios Zoea, las proteínas se consumen a una tasa menor y constante a lo largo de todo el desarrollo larval. Las larvas de esta especie no utilizan la totalidad de las reservas al momento de alcanzar el estadio de juvenil, ya que en este estadio cuentan con el 40% y el 60% de sus reservas de lípidos y proteínas, respectivamente (Kattner et al., 2003).

La temporada de pesca de *L. santolla* del Canal Beagle comienza el 1 de julio y se extiende hasta el 28 de febrero del siguiente año, momento en el cual comienza la veda (Ley Provincial Nº 931). Por lo tanto durante la mayor parte del periodo de portación de huevos (5 meses) y el momento de eclosión de las larvas, las hembras pueden ser capturadas por los pescadores. Como la reglamentación vigente solo permite la comercialización de machos de una cierta talla legal (>110 mm LC), la totalidad de las hembras y los machos más pequeños deben ser devueltos al agua. Este escenario, donde el periodo de eclosión de las larvas coincide con la temporada de pesca, cobra mayor relevancia en la zona de Puerto Montt (Chile), donde hay eclosión de larvas durante todo el año (Paschke K., comunicación personal). Asimismo esto ocurre para otros cangrejos litódidos como *P. granulosa* del Canal Beagle, donde la eclosión de las larvas ocurre principalmente durante el invierno entre junio y agosto (Lovrich y Vinuesa, 1993), y la temporada de pesca de esta especie se extiende desde marzo a octubre (Ley Provincial Nº 931/13). En este marco, en *L. santolla* se ha estudiado los efectos de la exposición al aire, manipulación en cubierta y devolución al agua en la fecundidad de las hembras ovígeras

[(Gowland-Sainz et al., 2015), Capítulo 4], pero hasta el momento no hay información del efecto de la devolución al agua puede tener en la viabilidad de las larvas.

5.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto que produce la devolución al agua de hembras ovígeras de *L. santolla* durante el periodo de eclosión en la supervivencia de las larvas. Debido a la variabilidad encontrada en la supervivencia larval de *L. santolla*, este capítulo se propone estimar las variaciones en la supervivencia a Zoea II, cuantificar las reservas energéticas al inicio del desarrollo larval y estudiar su relación.

5.1.2 Hipótesis

Hipótesis 1: La maniobra de pesca tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de las larvas de *L. santolla*.

Hipótesis 2: Las Zoea I de *L. santolla* contienen distintas concentraciones de reservas energéticas, las cuales afectarán la supervivencia de las larvas durante el desarrollo larval.

5.1.3 Predicciones

- 1- Las larvas de *L. santolla* de aquellas hembras que hayan sido pescadas durante el periodo de eclosión presentaran una menor supervivencia.
- 2- Aquellas larvas de *L. santolla* que posean una mayor cantidad de reservas energéticas tendrán una mayor supervivencia durante el desarrollo larval.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Obtención y mantenimiento de hembras

En agosto de 2016 y 2017 se colectaron hembras ovígeras de *L. santolla* del Canal Beagle siguiendo la metodología detallada en el capítulo 2. A dichas hembras se les registró el tamaño como largo de caparazón y posteriormente fueron mantenidas en acuarios individuales durante el periodo de eclosión de las larvas.

5.2.2 Efecto de las prácticas pesqueras en la supervivencia larval

Se mantuvieron 32 hembras ovígeras de *L. santolla* en acuarios individuales durante el periodo de eclosión de las larvas. Cada día se limpiaron los acuarios y se registraron los valores de larvas eclosionadas. Al momento del máximo de eclosión, de cada hembra se colectaron 48 Zoeas I que fueron colocadas separadamente en recipientes plásticos individuales de 100 ml de capacidad. Una vez que se colectaron las larvas, las hembras fueron separadas en dos grupos.

Las hembras del primer grupo (exposición aérea, EA, n=16) fueron expuestas al aire por tres horas. Para ello se cerró la entrada de agua de cada uno de los acuarios y estos fueron vaciados haciendo sifón con una manguera. Una vez vacíos se dejó a cada hembra expuesta al aire y a la temperatura ambiente (8-10°C). Una vez finalizado el tiempo de exposición se volvieron a llenar los acuarios con agua de mar circulante.

El segundo grupo de hembras llamado caída libre (EA+CL, n=16) fue expuesto al aire por 3 horas, al igual que el grupo anterior. A continuación cada hembra fue retirada de su acuario individual y se la colocó a una altura de 2,5 m con la ayuda de una escalera. Luego se las dejó caer desde esa altura dentro de un cajón plástico de 170 L con agua de mar (ver capítulo 4 para más detalles). Para finalizar, se las volvió a colocar en su respectivo acuario individual.

De cada hembra se volvieron a tomar 48 larvas eclosionadas post tratamiento. Se evaluó la supervivencia a Zoea II de todas las larvas siguiendo la metodología de la sección anterior. Adicionalmente se estimó el periodo intermuda hasta Zoea II.

5.2.3 Eclosión, energética y variaciones en la supervivencia

Se seleccionaron al azar 12 hembras ovígeras de *L. santolla*, las cuales fueron mantenidas en acuarios individuales durante el periodo de eclosión de larvas. El muestreo fue realizado durante el pico de eclosión de las larvas para disminuir la variabilidad, ya que las primeras larvas eclosionadas al igual que las últimas poseen una menor viabilidad

(Tapella et al., 2009a). Se colectaron diariamente las Zoeas I eclosionadas de cada hembra (Figura 5.6.1A), fueron contadas y sus valores registrados. Cuando la abundancia de larvas era baja (aproximadamente < 100 Zoeas I) éstas fueron contadas de forma individual. En cambio cuando la abundancia de larvas eclosionadas por día era alta (> 100 Zoeas I), se utilizó un método volumétrico desarrollado por Stevens (2006a) y que fue puesto a punto para *L. santolla* por Tapella et al. (2007). Para ello se colocaron en un tubo Falcon graduado, cuyo fondo fue reemplazado por una malla plástica, y que se encontraba dentro de un recipiente con agua de mar. Para evitar errores en la estimación del número de larvas, el volumen se definió como el que ocupan las Zoeas I sin compactarlas y que permite un mínimo movimiento. El número de larvas eclosionadas fue obtenido utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{número de Zoeas I} = \frac{(\text{volumen de Zoeas I} - 0,3552)}{0,0092}$$

En *L. santolla* (Sotelano M.P. y Tapella F., com. pers.) al igual que en otros litódidos [e.g. *Paralithodes platypus*, (Stevens, 2006a)], el número de larvas eclosionadas durante este periodo sigue aproximadamente una distribución normal. Durante el lapso que se consideró el pico de eclosión, de cada hembra se tomaron muestras de larvas por 3 días sucesivos. Las muestras fueron fraccionadas en dos grupos. Al primer grupo de larvas (aproximadamente 60 Zoeas I) se lo colocó en tubos Eppendorf y se los almacenó en un freezer (-80°C) para posteriormente realizar una cuantificación de reservas energéticas. Las larvas del segundo grupo (n=48 Zoeas I) fueron colocadas individualmente en recipientes plásticos (100 ml) con agua de mar (esterilizada mediante filtros U.V.) y mantenidos en una cámara refrigerada a temperatura constante (6°C) (Figura 5.6.1C). Todos los días se inspeccionaron cada uno de los recipientes y se registró la supervivencia de la Zoea I, y el momento en qué mudó a Zoea II evidenciado por la presencia de la exuvia (Figura 5.6.1 B). Día por medio se realizaron cambios totales de agua de cada uno de los recipientes. A partir de los datos obtenidos se calculó la supervivencia a Zoea II como el porcentaje de Zoeas I que completaron exitosamente la muda.

Se estimaron las reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas) en Zoea I de *L. santolla* como se detalla en el capítulo 2. El contenido energético en Zoeas I de *L. santolla* fue estimado de forma indirecta. Para ello se utilizaron valores de contenido energético medio obtenidos para los principales compuestos bioquímicos (hidratos de carbono, lípidos y proteínas) (Winberg y Duncan, 1971). Se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido calórico} = \sum \overline{CE}_i \times \text{Concentración de reserva}_i$$

Donde \overline{CE} (contenido energético medio) corresponde a 17,15 J/mg, 39,54 J/mg y 23,64 J/mg para hidratos de carbono, lípidos y proteínas, respectivamente.

5.2.4 Análisis estadístico

5.2.4.1 Efecto de las prácticas pesqueras en la supervivencia larval

Para evaluar el efecto de la pesca y devolución de hembras ovígeras de *L. santolla* en la supervivencia larval se realizó un análisis de la varianza de dos factores para medidas repetidas (ANOVA 2F MR). Las variables utilizadas fueron el porcentaje de supervivencia y el tiempo de muda a Zoea II. Inicialmente se evaluó que se cumplieran los supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (test de Levene). Como los datos no cumplieron el supuesto de esfericidad (test de Mauchly) se realizó la corrección de Greenhouse-Geisser. Se realizó un test de Bonferroni *a posteriori* para comparar las variables porcentaje de supervivencia y tiempo de muda a Zoea II, entre antes y después de la aplicación del tratamiento y entre los distintos tratamientos (EA y EA+CL).

5.2.4.2 Eclosión, energética y variaciones en la supervivencia

Para cada hembra ovígera de *L. santolla* se calculó la fecundidad realizada teórica al inicio y al fin del periodo de portación de huevos. Dichos valores se obtuvieron a partir de regresiones lineales entre el tamaño y la fecundidad realizada para hembras de *L. santolla* del Canal Beagle, calculadas en el capítulo 3.

Para evaluar si la supervivencia de las larvas de *L. santolla* se relaciona con sus reservas energéticas y con la fecundidad real, se realizaron los siguientes análisis. Se calcularon sendas correlaciones entre los valores de supervivencia a Zoea II con el número de Zoeas I eclosionadas y su contenido energético. Como los datos no cumplieron el supuesto de normalidad, se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman.

Con el objetivo de obtener un modelo que permita predecir la supervivencia de las larvas de *L. santolla* a partir de la medición de algún parámetro morfométrico o bioquímico, ya sea de la madre o de una muestra de las larvas, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple. En este análisis se utilizó a la supervivencia a Zoea II como variable dependiente, y el largo de caparazón de la hembra y las concentraciones de glucógeno, lípidos y proteínas como variables independientes. Inicialmente se estudió que se cumplieran los supuestos de este análisis: ausencia de multicolinealidad (factor de inflación de la varianza y la tolerancia), independencia de errores (test de Durbin-Watson), normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov), homogeneidad y linealidad (gráficamente). A continuación se realizó el análisis introduciendo en cada paso una de las variables independientes. La validación del modelo predictivo se realizó mediante un análisis de la varianza (ANOVA).

Posteriormente se realizaron correlaciones parciales para estudiar la relación existente entre la variable supervivencia a Zoea II y otra variable, controlando el posible efecto de una tercer variable. Para ello se calculó el coeficiente de correlación de Spearman, debido a que los datos no cumplían con el supuesto de normalidad.

Para estimar el tiempo de duración del estadio Zoea I de *L. santolla* se calcularon los porcentajes de larvas que mudaron diariamente. Estos valores fueron ajustados a una función sigmoidea siguiendo el método de cuadrados mínimos. Esta función está modelada por la asíntota superior (T), la asíntota inferior (B) y el valor medio de la función entre ambas asíntotas (A).

$$Y = B + \frac{T - B}{1 + 10^{(A-x)}}$$

A partir del ajuste de los datos a dicha función, se estimó para cada grupo de larvas el valor de A. En este caso este parámetro corresponde al tiempo en el cual el 50% de las Zoeas I mudaron exitosamente a Zoea II (TZII₅₀).

5.3 Resultados

5.3.1 Efecto de las prácticas pesqueras en la supervivencia larval

En larvas de *L. santolla* el tiempo de duración del estadio Zoea I y la supervivencia a Zoea II fueron estimados antes y después de simular un evento de devolución al agua. La supervivencia a Zoea II disminuyó significativamente luego de la aplicación de los tratamientos (ANOVA 2F MR, $p=0,006$) pero no hubo diferencias en la supervivencia entre tratamientos (ANOVA 2F MR, $p=0,483$) (Figura 5.6.2). No se encontró una interacción significativa entre los dos factores analizados para las dos variables utilizadas (ANOVA 2F MR, $p>0,05$). No se encontraron diferencias significativas en la duración del periodo Zoea I antes y después de la aplicación del tratamiento ($p=0,228$) ni entre tratamientos ($p=0,307$) (Figura 5.6.3).

5.3.2 Eclosión, energética y variaciones en la supervivencia

Las 12 hembras ovígeras de *L. santolla* colectadas tuvieron una talla media de $92,4 \pm 7,2$ mm LC (Tabla 5.5.1). El inicio del período de eclosión de las Zoeas I del conjunto de hembras comenzó el 10 de agosto y finalizó el 12 de octubre de 2017, con una duración media de $30,6 \pm 6,5$ días. Los patrones de eclosión se registraron como porcentajes del total de larvas eclosionadas para cada hembra durante el período de estudio (Figura 5.6.4). Entre las diferentes hembras, se registró variabilidad en el número de larvas eclosionadas por día. Algunas hembras tuvieron una sola moda de eclosión (hembras 3, 4 y 5) mientras que otras fueron bimodales (hembras 1 y 12). Una de las hembras estudiadas tuvo un patrón irregular de larvas eclosionadas por día sin un máximo detectable (hembra 8). El porcentaje promedio del total de larvas para cada uno de los días se presenta en la Figura 5.6.5. El patrón general de eclosión está sesgado a eclosionar proporcionalmente más larvas durante el primer periodo hasta alcanzar el máximo.

Durante los primeros 15 días, los valores medios muestran un aumento de las larvas eclosionadas por día hasta llegar a un máximo de eclosión. Posteriormente, el porcentaje de larvas eclosionadas por día disminuye abruptamente y se mantienen valores mínimos en varios días subsiguientes. Este patrón se corrobora al observar que fueron necesarios aproximadamente 18 días para que eclosionen el 75% de las larvas (TE₇₅, Tabla 5.5.1).

El número total de larvas eclosionadas siguió una relación positiva con el tamaño de la hembra (Figura 5.6.6 y Tabla 5.5.2). Al comparar esta recta con los valores de fecundidad realizada teórica, se observó una disminución marcada entre la fecundidad al final del periodo de portación y el número de larvas eclosionadas (Figura 5.6.6). Esta disminución se evidenció también en el éxito de eclosión, expresado como el promedio de la diferencia entre la fecundidad realizada y la fecundidad real. Este valor indica que solo el 36% de los huevos que porta la hembra eclosionan efectivamente (Tabla 5.5.1). Por otro lado, no se encontró una relación entre el número de larvas eclosionadas para los 3 días de muestreo y su supervivencia a Zoea II (Figura 5.6.7 y Tabla 5.5.3).

Los valores de supervivencia a Zoea II fueron registrados para las larvas de las 12 hembras ovígeras de *L. santolla* en 3 días sucesivos. Se observó una gran variabilidad no solo entre hembras, sino también entre los distintos días de muestreo para una misma hembra (Figura 5.6.8A). Las larvas provenientes de la mayoría de las hembras presentaron valores de supervivencia superiores al 60%, aunque la supervivencia de larvas de dos hembras (H2 y H3) fue más baja. Se relativizaron los valores de supervivencia de cada hembra al obtenido en el primer día de muestreo (Figura 5.6.8B) y se encontraron distintos patrones de variación de la supervivencia. Mientras que en algunas hembras la supervivencia a Zoea II aumentó durante los días de muestreo (e.g. H4) en otras disminuyó (e.g. H3 y H7). Además, otras hembras presentaron una supervivencia menor en el segundo día de muestreo para luego aumentar al tercero (e.g. H9 y H11).

La cuantificación de reservas energéticas en Zoeas I recién eclosionadas indicó que la principal reserva fueron los lípidos, seguido por las proteínas y por último el glucógeno (Figura 5.6.9). Al comparar entre los valores de supervivencia y los de reservas energéticas

de cada hembra de *L. santolla* analizada, no se observó una relación clara entre las mismas (Figura 5.6.9). La supervivencia de las larvas no tuvo relación con sus reservas energéticas. Para cada día de muestreo, tanto en glucógeno (Figura 5.6.10), como en lípidos (Figura 5.6.11) y también proteínas (Figura 5.6.12) no se encontraron correlaciones entre las reservas y los valores de supervivencia a Zoea II. Un ejemplo de esta falta de relación son las hembras H2 y H3. Las larvas provenientes de estas hembras tuvieron una supervivencia menor a Zoea II en comparación a las demás hembras, pero presentaron valores similares de reservas energéticas.

Para encontrar un modelo que pudiera predecir la supervivencia larval a partir de la cuantificación de reservas energéticas, se realizó un análisis de regresiones lineales múltiples (Tabla 5.5.4). Al observar los coeficientes de determinación de estos modelos observamos que explicaron como máximo el 37,7% de la varianza de la supervivencia larval. Dentro de cada modelo utilizado, se encontró que los coeficientes de regresión de las variables no aportaron significativamente a los modelos predictivos (Tabla 5.5.5). Todos los modelos lineales utilizados no fueron estadísticamente significativos (ANOVA, $p > 0,05$), y por lo tanto no son predictores de la supervivencia a Zoea II (Tabla 5.5.6).

Se estudió mediante correlaciones parciales la relación entre la variable supervivencia a Zoea II en función del tamaño materno y las concentraciones de reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas), controlando el posible efecto de una de las variables. Solo se encontró una correlación positiva entre la supervivencia a Zoea II y la concentración de lípidos en Zoea I, dejando fija la concentración de proteínas (Tabla 5.5.7).

A partir de los valores de concentración de las principales reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas) en Zoea I, se calcularon los valores promedio del contenido energético de las larvas para cada una de las hembras de *L. santolla* (Figura 5.6.13). Al igual que se observó anteriormente, las larvas de las hembras H2 y H3 presentaron valores energéticos similares a los de las demás hembras, aunque su supervivencia a Zoea II fue más baja. El contenido energético de las larvas se correlacionó

positivamente con la supervivencia a Zoea II para la totalidad de las hembras (Tabla 5.5.3). Al excluir del análisis los valores de las hembras H2 y H3 la correlación resultó mejor entre la supervivencia y el contenido energético de las larvas.

5.4 Discusión

Al evaluar el efecto de las prácticas pesqueras en hembras ovígeras durante el periodo de eclosión, aquellas larvas cuyas madres fueron expuestas al aire o adicionalmente devueltas al agua por caída libre, presentaron una menor supervivencia a Zoea II. Además, al encontrarse una tendencia, aunque no estadísticamente significativa, al aumento de la duración del estadio Zoea I, luego de los tratamientos, quedan demostrados los efectos negativos de las prácticas pesqueras sobre la supervivencia larval. Como después de realizar los primeros experimentos surgió que la supervivencia larval podía depender de la madre o del momento de eclosión, se estudiaron los patrones de eclosión, supervivencia y reservas energéticas en larvas de *L. santolla*. Se encontró una gran variabilidad entre las distintas hembras, dentro de las cuales un grupo presentó valores notablemente más bajos de supervivencia larval, probablemente relacionado con la condición fisiológica propia de la madre. La supervivencia de las Zoeas I tuvo una correlación positiva con el contenido energético y en particular con el lipídico.

En las simulaciones de devolución al agua de hembras ovígeras de *L. santolla* durante el periodo de eclosión de larvas se realizó una exposición al aire y posterior devolución al agua mediante una caída libre. En estas simulaciones se evidenció una disminución de la supervivencia al estadio Zoea II pero los efectos fueron similares entre la exposición aérea con o sin devolución al agua mediante caída libre. Por lo tanto la exposición aérea es posiblemente el tratamiento que mayor efecto tenga en la supervivencia larval. La disminución de la supervivencia por exposición al aire durante la maniobra de pesca podría ser causada por desecación, por exposición a una mayor concentración de oxígeno, una diferencia en la temperatura, o una combinación de factores.

Durante la maniobra de pesca, si las hembras ovígeras son mantenidas fuera del agua por un tiempo considerable es posible que la masa ovígera empiece a desecarse. Hasta el momento no se han encontrado trabajos donde se hayan realizado mediciones de humedad dentro de la masa ovígera que evidencie una pérdida de humedad. Pero debido a que esta especie es submareal (Vinuesa, 1991), no poseerían mecanismo para evitar la desecación y por lo tanto podría llegar a afectar negativamente a los huevos.

La presión parcial de oxígeno presente en el aire (21%) es mayor a la encontrada en el agua de mar, [en el Canal Beagle se registraron valores de 3,2 a 10,8 mg/L (Martin et al., 2016)] por lo tanto es posible que la concentración de oxígeno dentro de los huevos también aumente por difusión. Este incremento puede producir una alteración en el metabolismo aeróbico del embrión, generando así un desajuste en el balance oxidativo por aumento de las especies reactivas de oxígeno (ROS, del inglés reactive oxygen species) (Maciel et al., 2004). Las ROS tiene la capacidad de reaccionar con los principales compuestos celulares (ADN, lípidos y proteínas) y producir daño oxidativo (Kong et al., 2008), que pueden ser contrarrestadas por un aumento en las defensas antioxidantes (GSH, SOD, CAT, GPx) (Hermes-Lima, 2004). En un escenario de estrés oxidativo las larvas tendrían una menor supervivencia debido a la pérdida de funcionalidad de las biomoléculas: fragmentación de ADN, perdida de funcionalidad de proteínas y daño a lípidos de membrana.

La temperatura influye significativamente en la duración del desarrollo embrionario de los crustáceos decápodos (Wear, 1974; Hamasaki et al., 2003; Webb et al., 2007) al igual que a los litódidos (Stevens et al., 2008). En su ambiente natural los individuos de *L. santolla* no sufren grandes variaciones en la temperatura ya que son estrictamente submareales (Vinuesa, 1991). Por lo tanto es posible que la exposición a un cambio brusco de temperatura tenga un efecto negativo en el desarrollo embrionario o supervivencia de las larvas. En este experimento la temperatura del agua en la que se mantuvieron las hembras y se cultivaron las larvas fue de $6\pm 1^{\circ}\text{C}$ mientras que la exposición aérea de las hembras fue dentro del acuario donde la temperatura ambiente fue de $8\text{-}10^{\circ}\text{C}$. Por lo tanto esta variación no sería tan marcada como para producir un

efecto en la supervivencia, aunque haría falta un experimento *ad hoc* para confirmarlo. De todas formas, durante la maniobra de pesca una hembra ovígera sobre una cubierta puede sufrir temperaturas más elevadas por insolación al igual que temperaturas por debajo a 0°C. Como pueden estar expuestas a temperaturas extremas, esto podría influir negativamente en la supervivencia de las larvas. Carls y O'Claire (1990) encontraron en *Paralithodes camtschaticus* y *Chionoecetes bairdi* que la exposición aérea a bajas temperaturas produce un aumento en la mortalidad de hembras ovígeras. A pesar de estos resultados no encontraron que el inicio del periodo de eclosión, la habilidad natatoria y viabilidad de las Zoeas I de ambas especies se viera afectada por la exposición aérea (Carls y O'Claire, 1990). Este resultado llama la atención, aunque es necesario aclarar que la exposición aérea fue realizada entre 1 y 2 meses antes del periodo de eclosión y no registraron la supervivencia larval. Existen evidencias en otros decápodos de un cambio en la sensibilidad a variaciones ambientales con la ontogenia embrionaria. Estas variaciones en la tolerancia fueron observadas en los cangrejos del intermareal *Hemigrapsus edwardsii* y *Hemigrapsus crenulatus*, donde la capacidad de osmoregular de los embriones disminuyó durante el estadio de gastrulación y momentos previo a la eclosión (Taylor y Seneviratna, 2005). Otra posibilidad es que la disminución de la viabilidad se dé en etapas más avanzadas del desarrollo larval, posiblemente después de uno o más eventos de muda.

El impacto con el agua también tiene un efecto negativo en las hembras de esta especie, pero su mecanismo de acción (como se observó en el capítulo 3) es por desprendimiento de huevos de la masa ovígera. Estos huevos desprendidos no podrían finalizar su desarrollo embrionario o eclosionar prematuramente. Probablemente sean presa de otros animales, más susceptibles a infecciones o no cuenten con las condiciones ambientales óptimas. En condiciones de laboratorio se han logrado cultivar huevos sueltos de cangrejos, pero al no contar con los cuidados de la madre (*grooming* (Pohle, 1989)) es necesario tener un gran número de precauciones. En estos estudios se aseguró el correcto suministro de oxígeno a los huevos (utilizando agitadores o aireadores) y a su vez se evitó que estos sean contaminados con hongos, bacterias o ciliados (a partir de la esterilización

del agua hirviéndola o utilizando antibióticos), y aun así se observó la mortalidad de una fracción de los huevos cultivados (Costlow Jr y Bookhout, 1960; Bas y Spivak, 2000; Saigusa, 2000). La experiencia empírica local indica que es muy difícil la supervivencia de huevos de litódidos desprendidos de sus madres. Por lo tanto, en la naturaleza, aquellos huevos que se desprendan de la masa ovígera no contarán con los requerimientos necesarios para completar su desarrollo y morirán.

Luego de los distintos tratamientos se encontró una tendencia a una prolongación del periodo de intermuda del estadio Zoea I. Si bien las diferencias no fueron significativas es un resultado a tener en cuenta puesto que como se mencionó anteriormente las larvas de esta especie son lecitotróficas estrictas, por lo tanto cuentan con reservas energéticas provenientes de la madre que les deben alcanzar para completar el desarrollo larval y comenzar la alimentación exógena. Es posible que un aumento de la duración de cualquier estadio larval provoque un gasto adicional en las reservas. Con lo cual, es posible que se utilicen la totalidad de las reservas antes de finalizar el desarrollo larval, o que se comience el primer estadio de juvenil con sus reservas energéticas disminuidas y con un déficit nutricional tal que provoque un aumento en la mortalidad.

De esta forma una hembra que sea pescada, mantenida en cubierta y devuelta al agua, sufrirá un efecto combinado de pérdida de huevos por el impacto mecánico con el agua y mantendrá larvas con una menor probabilidad de supervivencia durante el desarrollo larval. Así, las hembras ovígeras bajo presión de pesca, tienen disminuida su capacidad de aportar nuevos individuos al stock. Es posible que este efecto sea una de las causas por la cual el stock de *L. santolla* del Canal Beagle, como así otros stocks de cangrejos litódidos bajo presión pesquera, presente parámetros poblacionales en declive.

La duración del periodo de eclosión de larvas de los litódidos se encuentra entre los más extensos dentro de los crustáceos (Stevens, 2014a). Este periodo se extiende en promedio por 27 días para *Lithodes maja* (Brown et al., 2018), 29 días *Paralithodes platypus* (Stevens, 2006a), 32 días para *Paralithodes camtschaticus* (Stevens y Swiney, 2007), 34 días para *Lithodes aequispinus* (Paul y Paul, 2001), entre 13 y 61 días para

Paralomis granulosa (Thatje et al., 2003), y hasta 63 días para *Paralomis spinosissima* (Reid et al., 2007). En las hembras de *L. santolla* utilizadas en este trabajo se encontró que este período duró en promedio unos 30 días con un máximo de 44 días, resultados similares a los obtenidos por Thatje et al. (2003). Dentro de esta especie, encontramos una gran variabilidad en el patrón de eclosión de larvas (Figura 5.6.4). En líneas generales se observó un lento aumento en el número de larvas eclosionadas por día hasta alcanzar el pico, luego del cual se produce una brusca caída (Figura 5.6.5).

Existen varias hipótesis sobre la ventaja adaptativa de tener un período largo de eclosión larval. Stevens et al. (2006a) propone que esta estrategia, de dispersar las larvas en el tiempo, es beneficiosa en ambientes donde las fuentes de alimento son limitadas. Esto se debe a que aumenta la probabilidad de que algún grupo de larvas eclosionadas coincida con una floración de fitoplancton y de esa forma tengan disponible una fuente de alimento (estrategia de diversificación de apuestas, del inglés “bet-hedging”). Esta hipótesis tiene relevancia en especies con larvas planctotróficas, pero no explicaría por qué se observa este mismo patrón en especies con larvas lecitotróficas. Thatje et al. (2003), propone que los largos períodos de eclosión en especies con masas ovígeras de gran tamaño, puede ser el resultado de gradientes de oxígeno dentro de la masa de huevos, lo que permitiría una eclosión más temprana de los huevos cerca del margen donde los niveles serían mayores. Este gradiente de oxígeno en la masa ovígera, donde el centro presenta una menor concentración en comparación con la periferia, fue descrito en *Paralithodes platypus* (Romero et al., 2010). Adicionalmente se encontró que durante el batido abdominal de las hembras, la concentración de oxígeno de la masa ovígera aumenta en la zona periférica mientras que en el centro no produce una variación en el desarrollo larval (Romero et al., 2010). Es posible que ésta sea la causa por la cual los periodos de eclosión de los cangrejos litódidos son tan prolongados, o el mecanismo por el cual logran la estrategia de diversificación de apuestas. Otra posible explicación a los largos períodos de eclosión encontrados en los litódidos con larvas lecitotróficas es que sea un carácter retenido de sus ancestros con larvas planctotróficas. Se cree que la radiación de los litódidos comenzó en una zona del intermareal del Océano Pacífico

Nororiental, a partir de un ancestro paguriforme (Zaklan, 2002; McLaughlin, 2014). Por lo tanto es posible que evolutivamente la condición primitiva sean las larvas planctotróficas con largos periodos de eclosión, y que los diferentes niveles de endotrofia en la ontogenia fueron seleccionados en ambientes acuáticos de baja temperatura (Thatje y Mestre, 2010).

Los valores de fecundidad real (i.e. larvas eclosionadas) de las hembras de *L. santolla* correspondieron a un 35% del valor de la fecundidad realizada teórica (i.e. huevos adheridos a los pleópodos). Los valores de fecundidad realizada teórica fueron obtenidos en agosto, momento en el cual las hembras se encuentran finalizando el periodo de portación de huevos y por comenzar el periodo de eclosión (Vinuesa, 1984). Por lo tanto, este valor sería relativamente cercano al real ya que estaría descontando la pérdida de huevos que se produce en los 8 meses previos. En otras especies de litódidos se encontraron evidencias de disminuciones en los valores de fecundidad real. Stevens (2014a) realizó cálculos a partir de datos bibliográficos y encontró que para *P. camtschaticus* y *P. platypus* la fecundidad real (i.e. expresada como porcentaje de valores de fecundidad realizada teórica) fue de 69% y 67%, respectivamente. En *L. maja* la fecundidad real varió entre un 56% y un 90% (Brown et al., 2018), mientras que para *P. spinosissima* dicho valor fue de entre un 50% a un 75% a partir de inspecciones visuales (se observó la proporción de la masa ovígera antes y después del periodo de eclosión) y de un 25% a partir de datos numéricos (i.e., utilizó el número de larvas eclosionadas y los datos de fecundidad realizada teórica) (Reid et al., 2007). Esta distinción fue realizada debido a que la mayoría de las hembras utilizadas en ese trabajo presentaban puestas incompletas al iniciar el periodo de eclosión de las larvas, indicando una pérdida de huevos durante el periodo de portación de huevos. En *L. santolla*, Tapella et al. (2007) encontraron resultados dispares, con fecundidades reales de 41,2% y 80,9% durante el 2006 y 2007, respectivamente. Estos resultados indican que existe una gran variabilidad en el número de larvas realmente eclosionadas por hembra en los litódidos. Una posible causa de la variabilidad de la eclosión de las larvas puede ser la dieta de las hembras. En el cangrejo *Eriocheir sinensis* se encontró que variando la dieta de las hembras con alimentos

de distinta calidad, se modificaba la concentración de ciertos ácidos polinsaturados, que correlacionaron positivamente con el porcentaje de larvas eclosionadas (Wen et al., 2002). Por este motivo es posible que diferencias en la calidad de alimento de las hembras de *L. santolla* durante la gametogénesis podría estar influyendo en la fecundidad real.

El principal sesgo que cuenta el cálculo del éxito de eclosión es la dificultad de estimar la fecundidad realizada de las hembras. Esto se debe a que, al no poder realizar una medición directa de la fecundidad realizada, se deben utilizar datos previos de la especie para estimar dicho valor (i.e. utilizando rectas de fecundidad en función de la talla). Consecuentemente si una fracción de las hembras estudiadas presentan una fecundidad realizada menor a la calculada teóricamente, sus valores de éxito de eclosión serán sobrestimados. Una disminución en la fecundidad puede ser causada por desprendimiento de huevos durante la limpieza realizada por la madre, por las practicas pesqueras (Gowland-Sainz et al., 2015), por predación por nemertinos (Kuris et al., 1991; Shields, 2012), o por la presencia de una fracción de huevos sin fertilizar dentro de la masa ovígera que se perderá en los primeros meses post cópula. Debido a que los períodos de portación de huevos de los litódidos son extensos [e.g. aproximadamente 12 meses en *P. camtschaticus* (Stevens y Swiney, 2007) y *L. aequispinus* (Paul y Paul, 2001) y 14 meses en *P. platypus* (Stevens et al., 2008)] es posible que durante los mismos las hembras pierdan una fracción de su masa ovígera. Independientemente del valor de éxito de eclosión, se encontró en *L. santolla* una alarmante diferencia entre los valores de fecundidad realizada teórica y fecundidad real, lo cual podría traer como consecuencia una disminución en el reclutamiento del stock.

En *L. santolla* todos los estadios larvales se caracterizan por ser completamente lecitotróficas (Kattner et al., 2003; Lovrich et al., 2003). Es decir que el desarrollo larval ocurre independientemente de la presencia de una fuente externa de alimento y que la energía proviene únicamente del aporte materno por medio del vitelo. En este trabajo se encontró una gran variabilidad en la concentración de las reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas) de las Zoeas I recién eclosionadas. Esta variabilidad intraespecífica puede ser causada por cambios estacionales, poblacionales, tamaño, edad y/o estado

fisiológico de la hembra, como así también otros factores endógenos o ambientales (Kattner et al., 2003). Es decir, que una variabilidad en la disponibilidad de alimento durante la gametogénesis (particularmente la vitelogénesis secundaria) podría provocar una menor translocación de reservas a los ovarios, y consecuentemente también a los huevos. Esta diferencia en el contenido de las reservas energéticas de larvas provenientes de distintas hembras fue encontrado en otras especies de litódidos, como *Paralomis spinosissima* (Thatje y Mestre, 2010) y *Lithodes maja* (Anger, 1996; Brown et al., 2018).

La supervivencia al segundo estadio Zoea fue registrados para 3 camadas eclosionadas en días sucesivos para 12 hembras de *L. santolla*. La supervivencia presentó una gran variabilidad entre hembras y entre camadas (Figura 5.6.8A), y se distribuyeron en dos grupos. Uno de los grupos, formado por la mayoría de las hembras presentó una supervivencia elevada de alrededor del 85%. Sin embargo, el otro grupo (conformado por las hembras 2 y 3) presentó una supervivencia muy baja de alrededor del 40%. Resultados similares fueron encontrados en esta misma especie por Anger (2004), donde la supervivencia de las larvas provenientes de dos hembras al estadio Zoea II (en un rango de temperatura 6°C-12°C) no presentaron diferencias (90%-96%), pero al avanzar el desarrollo larval estas diferencias aumentaron en gran medida (35%-90% al estadio de cangrejo I). Esta variabilidad entre hembras, evidenciada por la diferencia en la supervivencia de larvas, fue encontrado en otras especies de litódidos como *L. maja* (Brown et al., 2018). A su vez, en un estudio de cultivo de larvas de *P. granulosa* a diferentes temperaturas se encontró que la supervivencia de las larvas de una de las hembras utilizadas presentó una menor supervivencia a lo largo de todo el desarrollo larval (Anger et al., 2003). De esta manera queda en evidencia la variabilidad intraespecífica que existe en la supervivencia de larvas en los cangrejos litódidos. Es posible que estas diferencias se deban al efecto materno, el cual es una fuente importante de variabilidad fenotípica entre la descendencia dentro de una población y se piensa que está estrechamente relacionadas con la supervivencia de los descendientes (Green, 2008).

En este trabajo se estudiaron las larvas eclosionadas en tres días sucesivos de la misma hembra con una resolución diaria, y se encontró que también existe

heterogeneidad entre las mismas. Independientemente de la hembra estudiada, hubo casos en los cuales la supervivencia aumentó (hasta un 20%) en los tres días analizados, mientras que en otros casos disminuyó (hasta un 40%) (Figura 5.6.8B). Asimismo, en otros casos, esta heterogeneidad se evidenció al disminuir la supervivencia el segundo día para luego aumentar al tercero. Esta variabilidad en la supervivencia fue encontrada también a una escala temporal más grande en larvas muestreadas al inicio, durante el máximo y al fin del periodo de eclosión, y mantenidas hasta cangrejo I (Tapella et al., 2009b). Debido a que en este trabajo las condiciones ambientales (temperatura, calidad de agua y fotoperiodo) en las cuales se mantuvieron las larvas fueron las mismas, la variabilidad encontrada podría atribuirse a factores endógenos de las larvas. Además se encontró variabilidad en las reservas de las larvas eclosionadas en distintos días para una misma hembra, que evidenciaría una heterogeneidad en la distribución de las reservas por oocito durante la vitelogénesis. En otros taxones también se han reportado variaciones en distintos parámetros de larvas provenientes de la misma camada (Fox y Czesak, 2000; Marshall et al., 2003b). Una de las hipótesis indica que esta variabilidad presente en una misma camada se consideran una forma de diversificación de apuestas (bet-hedging) para asegurar que al menos unas pocas larvas se aproximen al óptimo en posibles ambientes futuros (Koops et al., 2003; Marshall et al., 2008). Alternativamente a una estrategia adaptativa se podrían estar produciendo restricciones fisiológicas en las hembras, en por ejemplo la capacidad de producir huevos de un tamaño idéntico, que podría explicar gran parte de la variación dentro de una misma camada (Fox y Czesak, 2000; Einum y Fleming, 2004). Serían necesarios estudios particulares para determinar si la variabilidad presente en las larvas está asociada a alguna restricción impuesta sobre la hembra o si existe una supervivencia diferencial en las larvas bajo distintas condiciones ambientales que pudiera indicar una estrategia de diversificación de apuestas.

En organismos ectotermos, la variación en la disponibilidad de alimentos puede afectar la tasa metabólica y la tasa de crecimiento (Auer et al., 2015), y las diferencias en las reservas energéticas al momento de la eclosión pueden afectar la tasa de desarrollo larval (Brown et al., 2018). En *L. santolla* se encontró una correlación positiva de la

supervivencia a Zoea II con el contenido de lípidos y el contenido energético de las larvas. El hecho de que estas dos variables se comporten de forma similar puede deberse a que los lípidos son la principal fuente de reservas de energía en las larvas de esta especie (Lovrich et al., 2003), porque constituyen el 75% de las reservas, (Kattner et al., 2003)) y a su vez poseen la densidad energética media más elevada [39,54 J/mg, (Winberg y Duncan, 1971)]. La preferencia de acumulación energética en forma de lípidos por sobre otras también fue encontrada en otras especies de litódidos como *P. granulosa* (Calcagno et al., 2003) y *L. maja* (Anger, 1996). La supervivencia y el desarrollo de las larvas de crustáceos decápodos están muy influenciados por la disponibilidad de lípidos, en particular de ácidos grasos esenciales (Takeuchi et al., 1999; Liddy et al., 2005; Sui et al., 2007). A su vez, una deficiencia de lípidos en la nutrición fue sugerida como una de las causas principales en las inconsistencias halladas en la supervivencia larval obtenidas en cultivos de *Portunus pelagicus* (Maheswarudu et al., 2008; Romano y Zeng, 2008). Los crustáceos no pueden sintetizar *de novo* el colesterol (Goad, 1981), consecuentemente dependen de su incorporación mediante la dieta para el crecimiento somático y la reproducción (Hassett y Crockett, 2009). Asimismo se encontró que los ácidos grasos polinsaturados esenciales docosahexaenoico, eicosapentaenoico y el araquidónico, son requeridos en el crecimiento y desarrollo temprano de los crustáceos (Andrés et al., 2010). En *P. camtschaticus* se encontró que alimentando a las larvas con una dieta rica en ácidos grasos esenciales se produjo un mayor crecimiento, almacenamiento de energía y resistencia al estrés, pero no una mayor supervivencia durante la ontogenia temprana (Beder et al., 2018). Por lo tanto las reservas de lípidos en larvas de *L. santolla* cumplen una doble función, siendo la principal fuente de energía y a su vez aportando compuestos esenciales para su desarrollo. Consecuentemente, la variación de estas reservas puede resultar en una disminución de la supervivencia.

No se encontró una relación entre la supervivencia a Zoea II y las reservas iniciales de proteínas. En esta especie, el consumo de proteínas durante el desarrollo larval es más lento y constante en comparación con los lípidos (Kattner et al., 2003). Es posible que otras especies utilicen en mayor medida las proteínas como fuente de energía durante el

desarrollo larval, como por ejemplo *P. spinosissima* (Thatje y Mestre, 2010), y que la supervivencia de las larvas se relacione con las reservas de este compuesto. En un escenario donde las fuentes de alimentos ricas en proteínas escasean al momento de la vitelogénesis, la hembra le transferirá una menor cantidad a las larvas. Y por lo tanto estas reservas disminuidas pueden llegar a ser limitantes durante el desarrollo larval. Esto puede deberse a que a medida que avanza el desarrollo larval, la pérdida de energía a través de las exuvias aumenta. En *L. santolla* (Lovrich et al., 2003), *L. maja* (Anger, 1996) y *P. granulosa* (Calcagno et al., 2003) al momento de la muda, el estadio megalopa pierde una biomasa similar o mayor que todas las etapas de zoeas combinadas, y el primer cangrejo juvenil pierde más biomasa que todos los estadios larvales (i.e., todas las zoeas y megalopa) combinados (Lovrich et al., 2003) (Anger, 1996) (Calcagno et al., 2003). Por lo tanto es posible que en los primeros estadios de juveniles aumente el consumo de proteínas, evidenciado por un aumento de la actividad de endopeptidasas en el estadio de cangrejo I (Saborowski et al., 2006). Por otro lado, las proteínas no son utilizadas exclusivamente para la obtención de energía, sino que también forman parte de procesos anabólicos aportando los aminoácidos necesarios para la síntesis de nuevas proteínas estructurales y enzimas. Cabe destacar que en casos extremos las proteínas estructurales pueden degradarse para obtener energía (Regnault, 1981).

La supervivencia larval a Zoea II de *L. santolla* no presentó una relación con las reservas de glucógeno. Esta reserva energética suele depositarse en el músculo y puede ser movilizada para servir como precursor en la producción de energía o para la síntesis de aminoácidos no esenciales, ácidos nucleicos y de quitina (Anger, 2001). Es posible que al ser parte de una vía rápida de obtención de energía haya síntesis de glucógeno a partir de otras reservas energéticas, posiblemente a partir de la degradación de lípidos. De esta forma los niveles de glucógeno se mantendrían constantes a lo largo del desarrollo larval a costa de la utilización de otras reservas. Una posible fuente de variación en los niveles de glucógeno puede ser que sus concentraciones dependan del estadio de la muda, debido a que el glucógeno es la principal fuente de glucosa para la síntesis de quitina (Sánchez-Paz

et al., 2006) y ésta uno de los principales componentes de la cutícula (Roer y Dillaman, 1984).

Dos de las hembras de *L. santolla* utilizadas en este experimento, (H2 y H3) presentaron valores de supervivencia larval mucho más bajas al resto. Es posible que la menor supervivencia de sus larvas sea producto del efecto significativo de una variable no tomada en cuenta en este trabajo. Una posibilidad es que algún componente particular de las reservas, que sea esencial para el desarrollo larval, se encuentre en menor concentración a la requerida para completarlo. En adultos y larvas de crustáceos se han identificado 10 aminoácidos esenciales que deben incorporarse mediante la dieta (Anger, 2001). Estos son precursores en la síntesis de proteínas y no pueden ser sintetizados *de novo*. Por lo tanto, las reservas aminoácidos esenciales de las larvas dependerán exclusivamente del aporte materno durante la gametogénesis, y deberán alcanzar hasta finalizar el desarrollo larval y poder comenzar a incorporarlos a partir de la dieta. Con lo cual, si la hembra no puede asegurar el aporte a su progenie de todos los componentes necesarios, posiblemente la mayoría de las larvas muera antes de finalizar su desarrollo.

Cabe destacar que este experimento posee un sesgo sobre el seguimiento de las larvas para registrar la supervivencia, puesto que sólo se realizó hasta completar la primera muda. Seguramente, de haber realizado un seguimiento completo (hasta cangrejo I, el primer estadio de alimentación exógena) se hubiera podido obtener una mayor idea del grado de impacto que tienen las reservas energéticas en la supervivencia de las larvas durante el desarrollo larval.

Los resultados de este capítulo indicarían que en el stock de *L. santolla* del Canal Beagle la devolución de las hembras influye negativamente en la supervivencia de las larvas y que habría hembras cuyas larvas tienen una muy baja supervivencia. Consecuentemente ambos factores solos o combinados podrían ser un factor de disminución del aporte de nuevos individuos al stock. Este resultado tiene particular relevancia en este stock donde solo el 30% de las hembras consiguen reproducirse exitosamente y portar huevos [(Lovrich et al., 2017), capítulo 3]. Si a esta Insuficiencia en

la reproducción se le suma una baja supervivencia larval, estamos ante un escenario donde el reclutamiento se encuentra gravemente comprometido.

5.5 Tablas

	Media	DS
Tamaño (mm LC)	92,45	7,27
TE (días)	30,58	6,52
TE₇₅ (días)	18,00	4,51
Éxito de eclosión (%)	35,78	13,83

Tabla 5.5.1: Valores de tamaño, tiempo de eclosión (TE), tiempo de eclosión del 75% de las larvas (TE₇₅) y éxito de eclosión (calculado como promedio de la diferencia entre la fecundidad realizada teórica y la fecundidad real) para hembras de *L. santolla*.

	Ecuación	R ²	F	p
Huevos febrero	$\log F = -2,010 + 3,097 \times \log LC$	-	-	-
Huevos agosto	$\log F = -2,010 + 3,097 \times \log LC$	-	-	-
Larvas	$\log F = -4,665 + 4,158 \times \log LC$	0,389	6,367	0,03

Tabla 5.5.2: Regresiones lineales de fecundidad y larvas eclosionadas en función del largo de caparazón de la hembra. Las funciones utilizadas para fecundidad (huevos) corresponden a las obtenidas en el capítulo 3 para el Canal Beagle al inicio y fin del período de portación de huevos.

	Supervivencia a ZII	
	r	p
Zoeas I eclosionadas	-0,157	0,360
Contenido energético	0,586	0,049
Contenido energético excluyendo H2 y H3	0,683	0,034

Tabla 5.5.3: Correlaciones no paramétricas de Spearman para la supervivencia a Zoea II con el número de larvas eclosionadas y el contenido energético de las Zoeas I de *Lithodes santolla*.

Modelo	R	R ²	R ² ajustado	ES
a, LC	0,548	0,300	0,230	20,962
a, LC, GLN	0,549	0,301	0,146	22,073
a, LC, GLN, LIP	0,571	0,326	0,073	23,006
a, LC, GLN, LIP, PROT	0,614	0,377	0,021	23,639

Tabla 5.5.4: Modelos utilizados en el análisis de regresiones lineales múltiples en larvas de *L. santolla*. a: constante, LC: largo de caparazón, GLN: concentración de glucógeno, LIP: concentración de lípidos, PROT: concentración de proteínas. Variable dependiente: supervivencia a Zoea II.

Modelo	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados		
	B	ES	β	t	p
a	-89,21	80,52		-1,11	0,294
LC	1,80	0,87	0,55	2,07	0,065
a	-90,39	85,23		-1,06	0,316
LC	1,84	0,98	0,56	1,89	0,091
GLN	-2,23	16,30	-0,04	-0,14	0,894
a	-112,41	97,93		-1,15	0,284
LC	1,71	1,05	0,52	1,63	0,141
GLN	-11,15	23,84	-0,20	-0,47	0,652
LIP	0,19	0,36	0,24	0,53	0,608
a	-145,63	109,72		-1,33	0,226
LC	1,73	1,08	0,53	1,61	0,152
GLN	-18,85	26,50	-0,34	-0,71	0,500
LIP	0,26	0,38	0,32	0,68	0,518
PROT	3,67	4,83	0,25	0,76	0,472

Tabla 5.5.5: Parámetros del análisis de regresiones lineales múltiples en supervivencia a Zoea II de larvas de *L. santolla*. a: constante, LC: largo de caparazón, GLN: concentración de glucógeno, LIP: concentración de lípidos, PROT: concentración de proteínas.

Modelo		SC	gl	EC	F	p
a, LC	Regresión	1883,65	1	1883,65	4,287	0,065
	Residuo	4394,12	10	439,41		
	Total	6277,77	11			
a, LC, GLN	Regresión	1892,73	2	946,36	1,942	0,199
	Residuo	4385,04	9	487,23		
	Total	6277,77	11			
a, LC, GLN, LIP	Regresión	2043,70	3	681,23	1,287	0,343
	Residuo	4234,07	8	529,26		
	Total	6277,77	11			
a, LC, GLN, LIP, PROT	Regresión	2366,08	4	591,52	1,059	0,443
	Residuo	3911,69	7	558,81		
	Total	6277,77	11			

Tabla 5.5.6: ANOVA para la validación del análisis de regresiones lineales múltiples de supervivencia a Zoea II de larvas de *L. santolla*. a: constante, LC: largo de caparazón, GLN: concentración de glucógeno, LIP: concentración de lípidos, PROT: concentración de proteínas.

Supervivencia	Tamaño Hembra	Glucógeno	Lípidos	Proteínas
Correlación		0,294	0,471	0,331
Significación	Fija	0,3809	0,1434	0,3196
gl		9	9	9
Correlación	0,352		0,470	0,233
Significación	0,2884	Fija	0,1442	0,4906
gl	9		9	9
Correlación	0,207	-0,023		0,339
Significación	0,5417	0,9467	Fija	0,308
gl	9	9		9
Correlación	0,461	0,357	0,603	
Significación	0,1538	0,2818	0,0497	Fija
gl	9	9	9	

Tabla 5.5.7: Correlaciones parciales a partir de correlaciones de Spearman para la supervivencia a Zoea II en función del tamaño materno y las concentraciones de reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas) en Zoea I de *L. santolla*.

5.6 Figuras

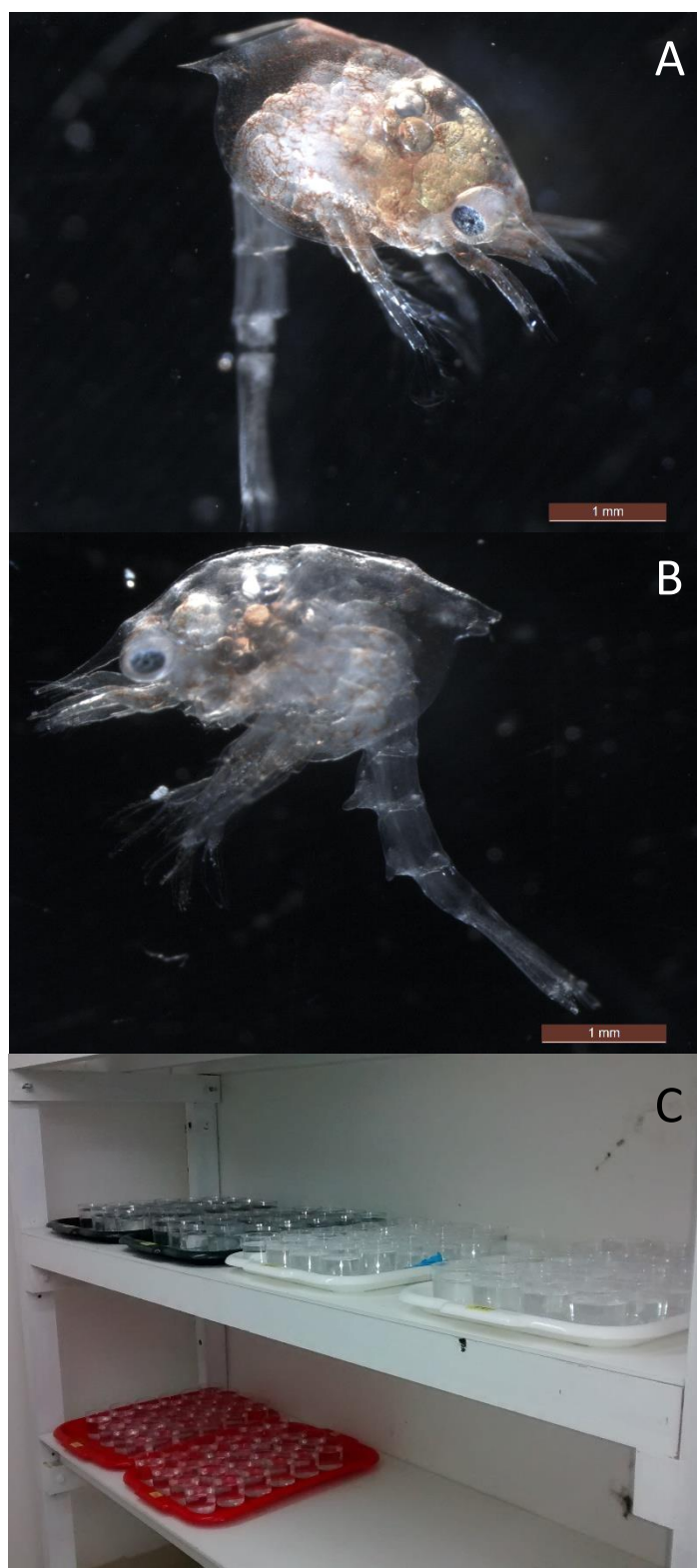


Figura 5.6.1: Detalle de Zoea I (A) y Zoea II (B) de *L. santolla*. Cultivos individuales de Zoeas I de *L. santolla* (C) mantenidos en cámara fría.

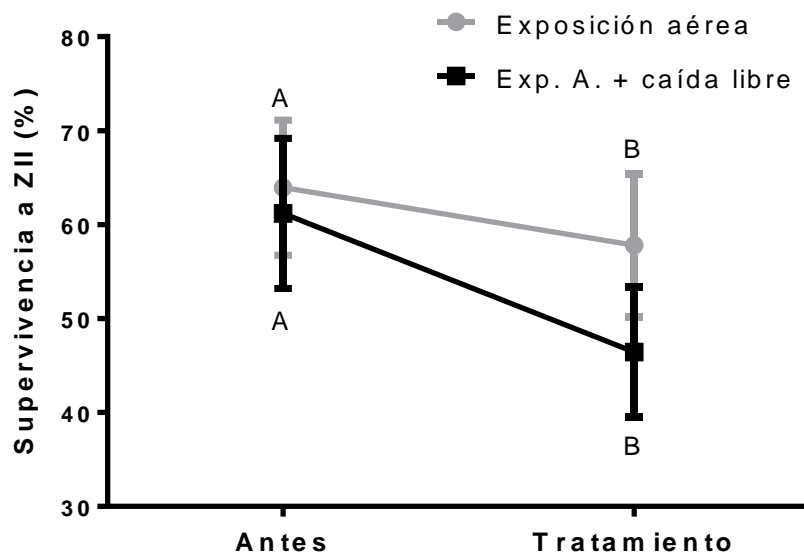


Figura 5.6.2: Supervivencia a Zoea II (media \pm ES), en Zoeas I de *L. santolla* colectadas antes y después de los distintos tratamientos. Letras distintas indican diferencias significativas, ANOVA 2F MR, $p < 0,05$.

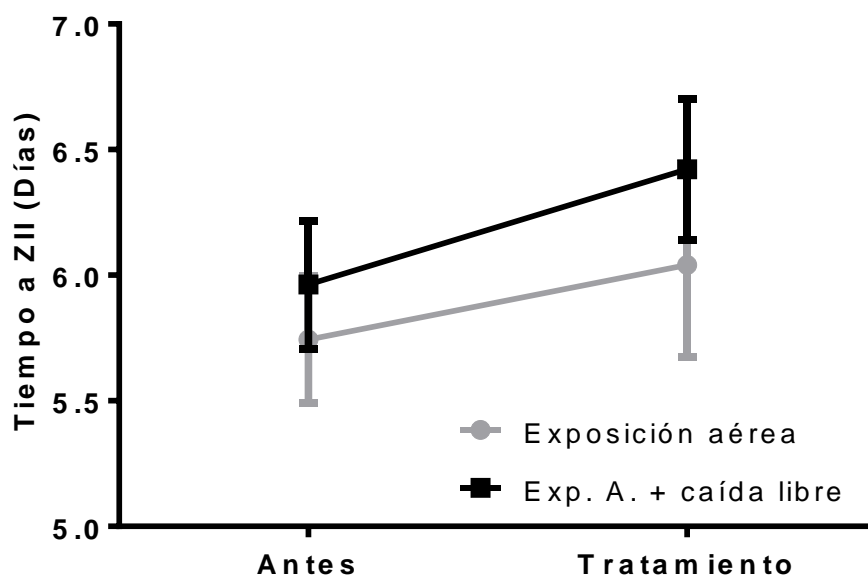


Figura 5.6.3: Tiempo a Zoea II (media \pm ES), en Zoeas I de *L. santolla* colectadas antes y después de los distintos tratamientos.

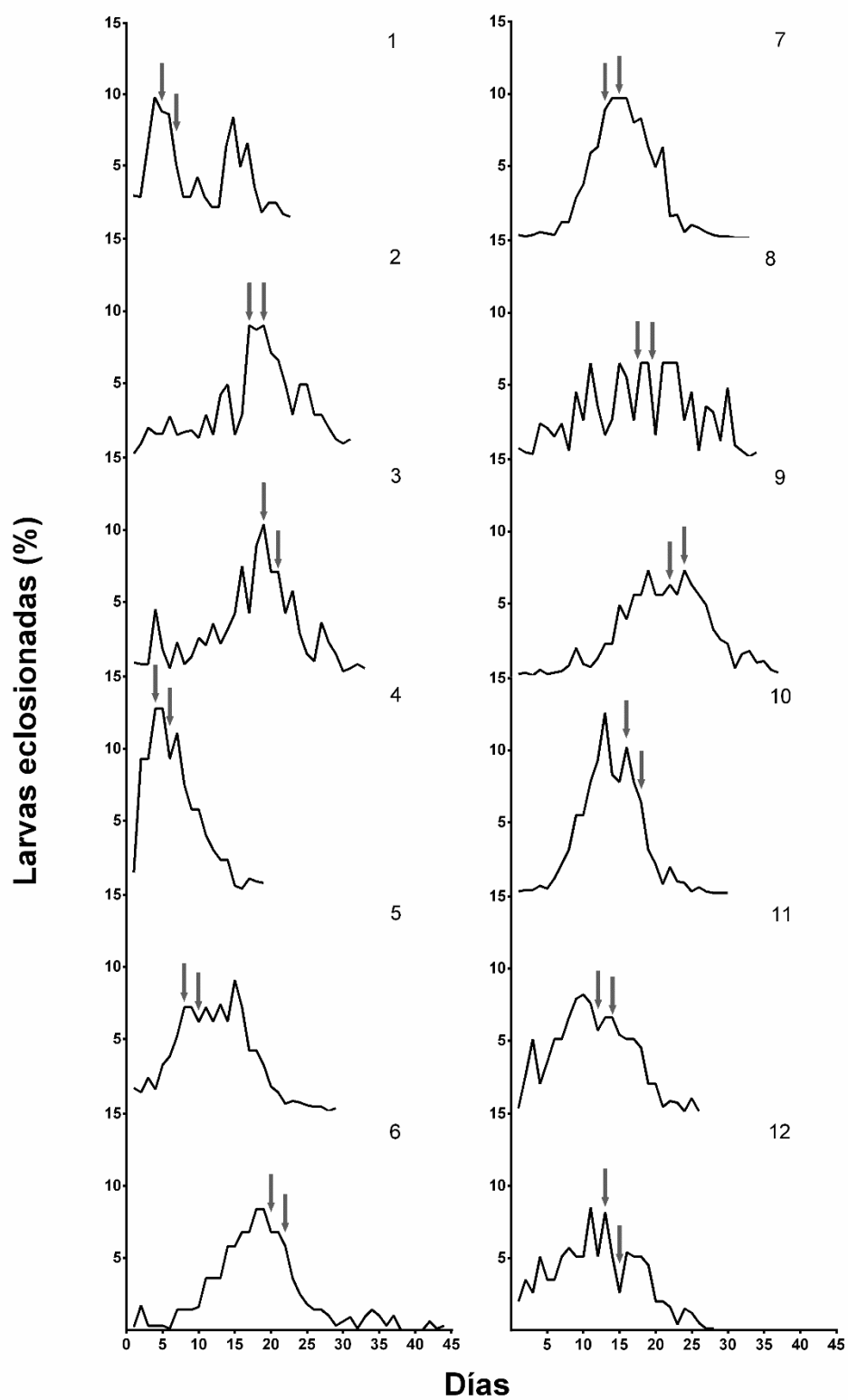


Figura 5.6.4: Porcentaje de larvas eclosionadas por día para 12 hembras de *L. santolla*. Flechas grises indican inicio y fin de la toma de muestras de Zoeas I. El número señala la identidad de la hembra de las que provienen las larvas.

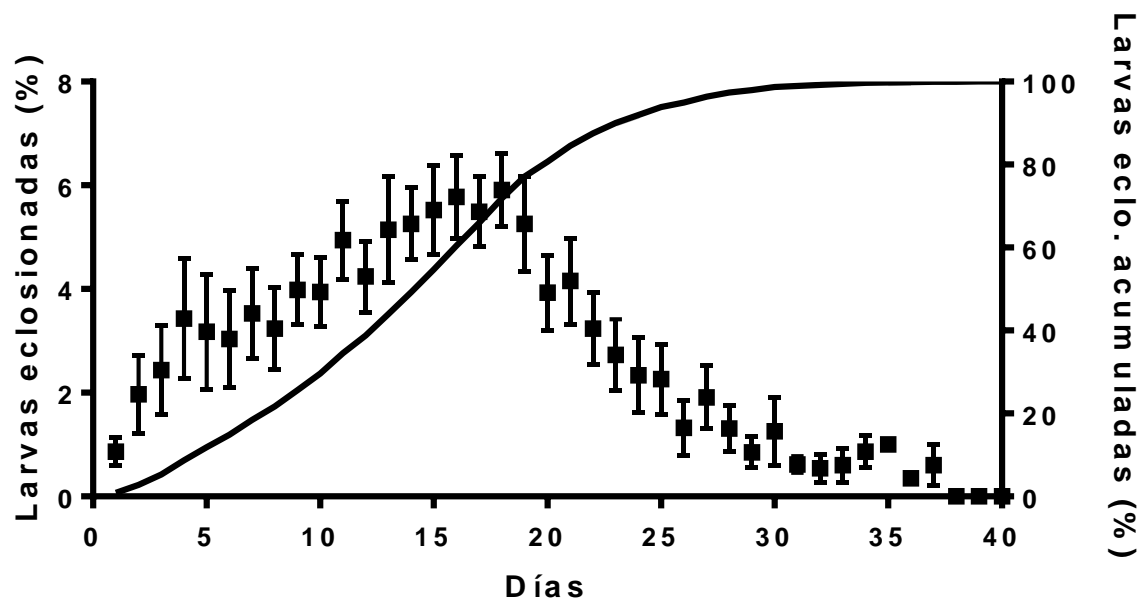


Figura 5.6.5: Porcentaje de larvas eclosionadas por día (media \pm ES) de hembras de *L. santolla*. Sobre el eje derecho y con línea continua se representa el porcentaje acumulado de larvas eclosionadas.

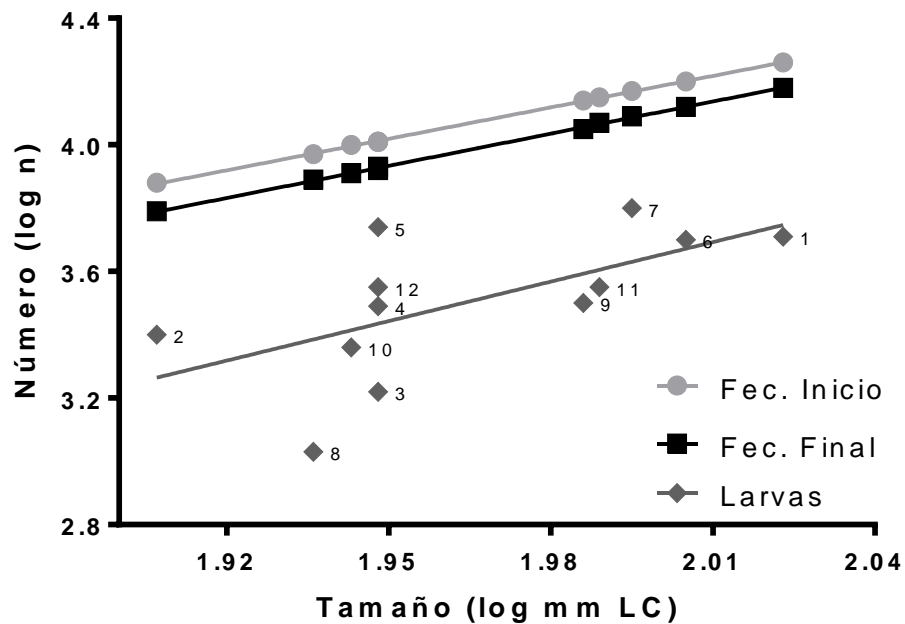


Figura 5.6.6: Larvas eclosionadas (fecundidad real), y valores teóricos de fecundidad realizada al inicio y final del periodo de portación de huevos para hembras de *L. santolla*. El número señala la identidad de la hembra de las que provienen las larvas.

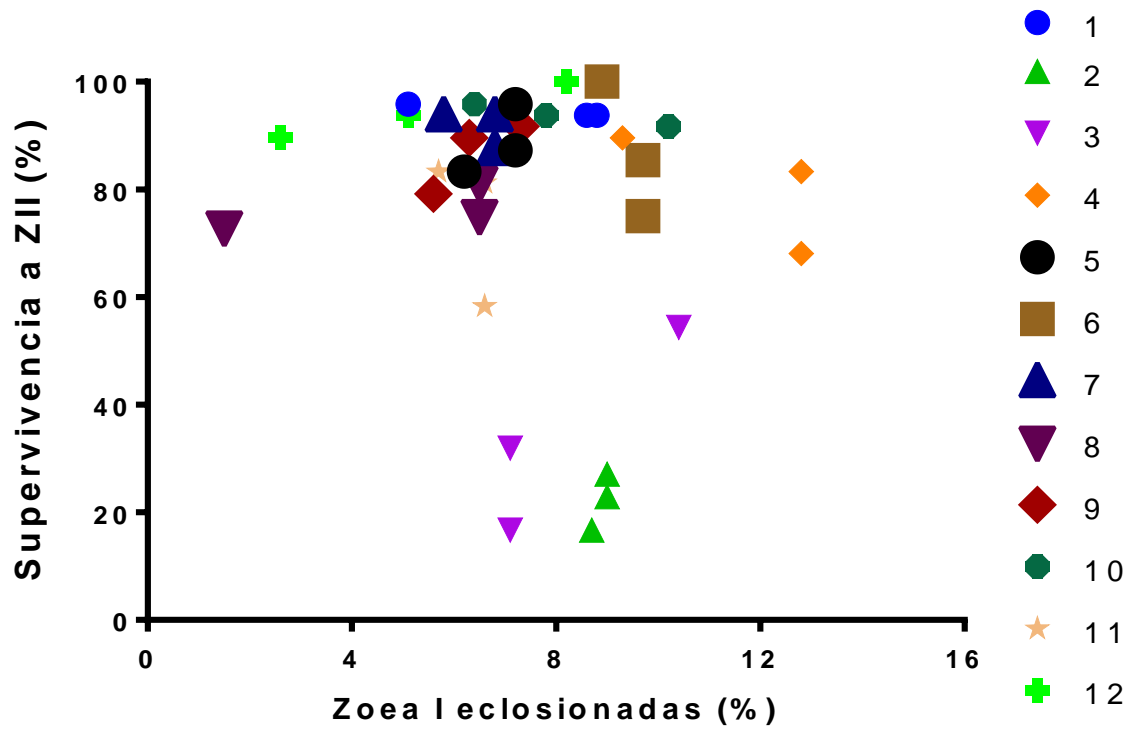


Figura 5.6.7: Porcentaje de larvas eclosionadas por día de *L. santolla* en función del porcentaje de larvas que completan exitosamente la muda a Zoea II. Los colores señalan la identidad de la hembra de las que provienen las larvas.

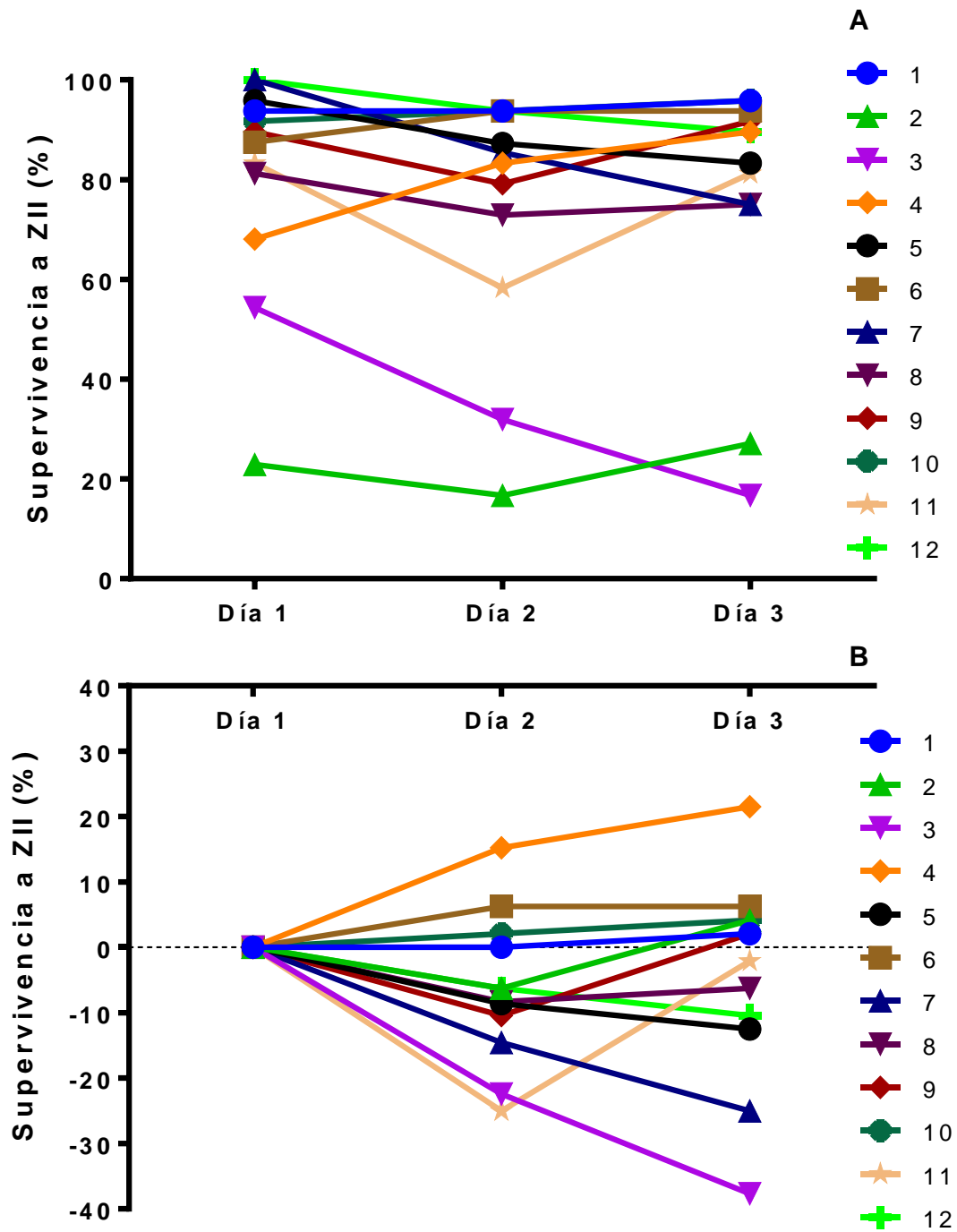


Figura 5.6.8: Supervivencia a Zoa II (A) y variación de la supervivencia a Zoa II (B) para los distintos días de eclosión en Zoeas I de *L. santolla*. En la figura B los valores están relativizados al valor de supervivencia del primer día. Los colores señalan la identidad de la hembra de las que provienen las larvas.

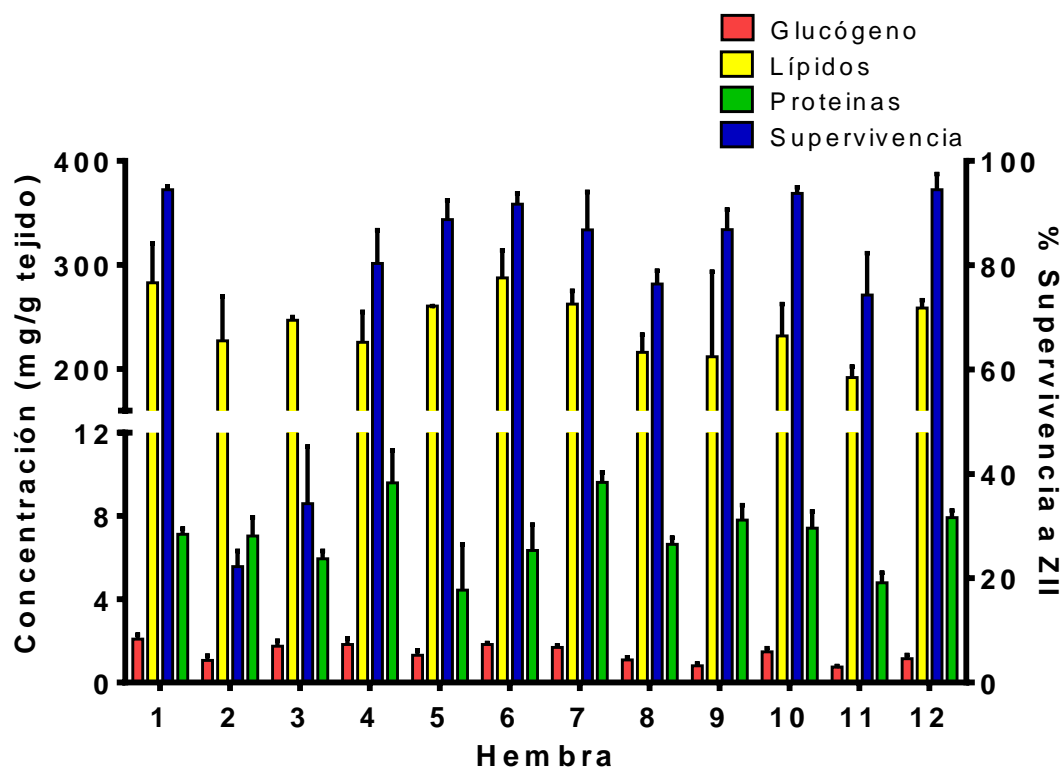


Figura 5.6.9: Contenido de reservas energéticas (glucógeno, lípidos y proteínas; media \pm ES) y supervivencia a Zoea II, en Zoeas I de *L. santolla*, para cada hembra madre.

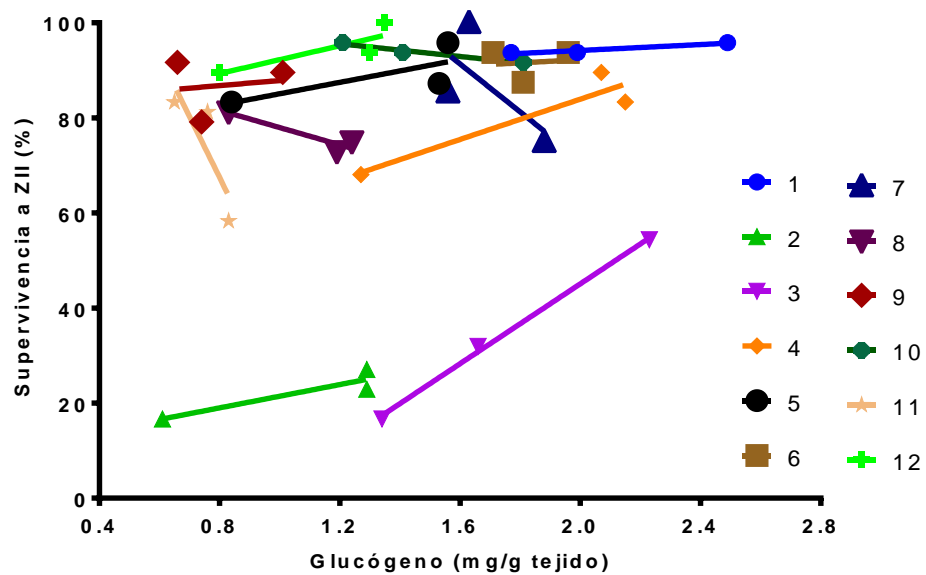


Figura 5.6.10: Contenido de glucógeno en función de la supervivencia a Zoea II, en Zoeas I de 12 hembras de *L. santolla*. Las líneas corresponden a regresiones lineales para los valores de cada una de las hembras.

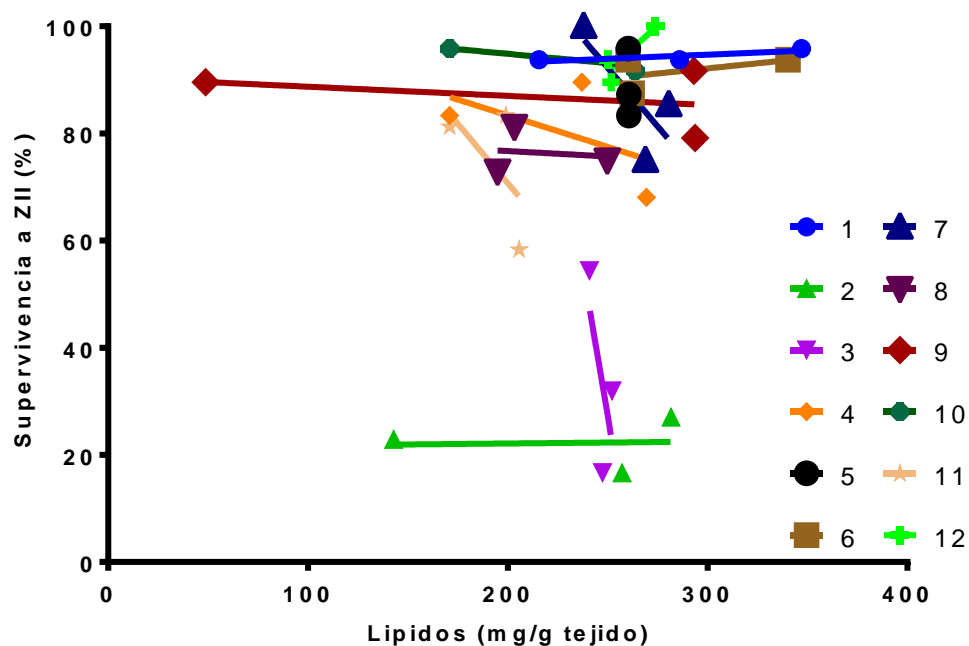


Figura 5.6.11: Contenido de lípidos en función de la supervivencia a Zoea II, en Zoeas I de 12 hembras de *L. santolla*. Las líneas corresponden a regresiones lineales para los valores de cada una de las hembras.

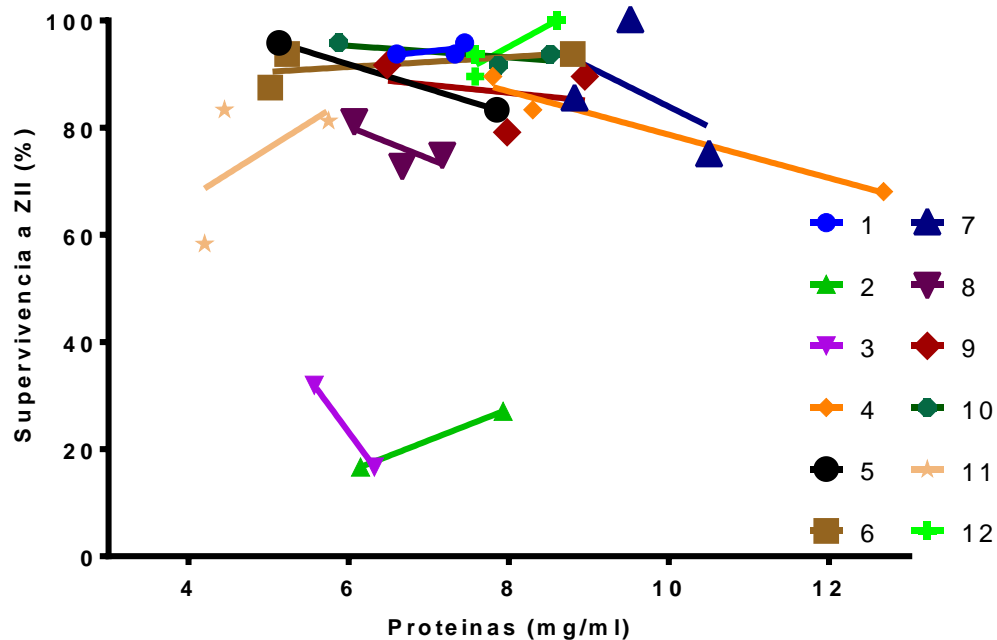


Figura 5.6.12: Contenido de proteínas en función de la supervivencia a Zoea II, en Zoeas I de 12 hembras de *L. santolla*. Las líneas corresponden a regresiones lineales para los valores de cada una de las hembras.

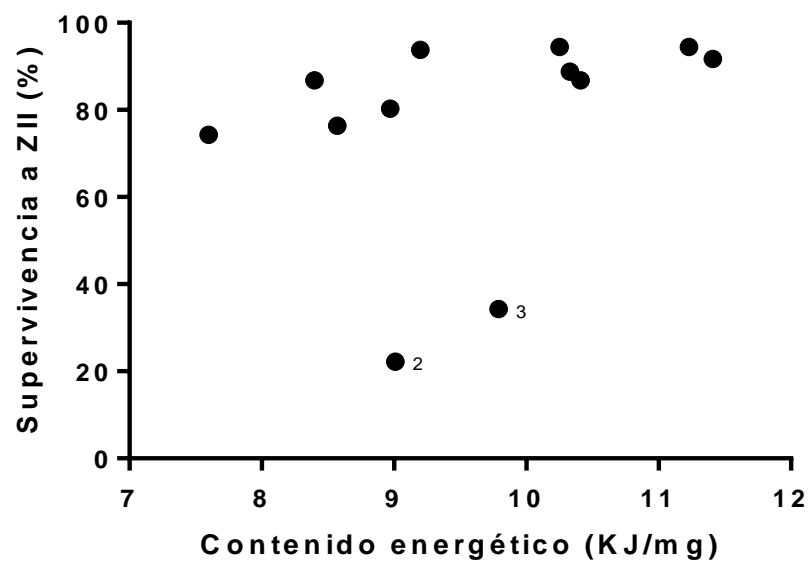


Figura 5.6.13: Contenido energético de larvas de *L. santolla* en función de la supervivencia a Zoea II. Se señalan con un número los valores obtenidos para las hembras H2 y H3.

6. Consideraciones finales

A lo largo de este trabajo se han discutido distintos mecanismos por los cuales la pesca afecta negativamente a los stocks de centolla disminuyendo su capacidad de aportar nuevos individuos en las generaciones siguientes. Para integrar todos los resultados y a fin de tener una visión más global de lo que ocurriría en el ambiente natural, se decidió utilizar el potencial de reclutamiento. Este concepto se definió como el potencial del stock de *L. santolla* del Canal Beagle para producir individuos del primer estadio juvenil (cangrejo I) durante un ciclo reproductivo (un año). Los valores de este parámetro están relativizados al valor máximo posible, que está definido a partir de la fecundidad realizada (asociado al tamaño de la hembra) y al total de hembras sexualmente maduras del stock. Confiamos que la fecundidad realizada de este stock es el máximo de producción de huevos de la especie, porque no presento variaciones a lo largo del tiempo (Tabla 3.5.8) ni tampoco con otros stocks sin presión pesquera (Tablas 3.5.14). Utilizando el potencial de reclutamiento se confeccionó la Figura 6.2.1 que esquematiza cómo se modifica este parámetro luego del apareamiento y el desarrollo de las larvas, hasta obtener el primer estadio de juvenil. En este esquema se plantearon dos posibles escenarios: en el primero, más optimista, no se tuvieron en cuenta las posibles consecuencias de la pesca (Figura 6.2.1A) y en el segundo, se incluyeron las pérdidas por los efectos de la actividad extractiva estudiados en este trabajo (Figura 6.2.1B).

Para poder contribuir a la próxima generación, un organismo debe primero sobrevivir y luego reproducirse (y continuar sobreviviendo para seguir reproduciéndose). Partiendo de un stock de centolla hipotética, el primer factor que define el reclutamiento de un stock es la abundancia de los individuos reproductivos de esa especie. En general se verá disminuida solo por la mortalidad natural, que refleja la interacción de una especie con todos los demás componentes de su ambiente, i.e. interacciones con otras especies, entre conespecíficos y factores abióticos. En especies de interés comercial este parámetro se suele definir como todas las causas de muerte excepto la causada por la pesca (Pauly, 1980), y la estimación de las tasas de mortalidad natural es uno de los parámetros más difíciles y críticos de muchas evaluaciones de stock pesqueros (Hewitt et al., 2007). Por

falta de datos para poder estimarla, la mortalidad natural será una incógnita en el esquema y se asume que no varía entre años, y de esta manera su efecto será siempre el mismo para el stock.

Debido a que *L. santolla* es una especie de interés comercial, se encuentra generalmente bajo presión pesquera (Figura 6.2.1B). En este nuevo escenario se añade una nueva fuente de mortalidad causada por la pesca. En el Canal Beagle, debido a que los datos de desembarques son prácticamente inexistentes para la última década y a la falta de fiscalización de la captura en esta pesquería, los efectos de la pesca solo pueden observarse a partir de estudios científico-pesqueros para evaluar el estado del stock (Tabla 3.5.7; Figura 6.2.2). En principio la pesquería estaría removiendo del stock a los machos de mayor tamaño (fracción legal, individuos >110 mm LC), aunque también se observa una disminución en la abundancia relativa de machos entre 95-110 mm LC (Figura 6.2.2A). Los machos de mayor tamaño son a su vez los dominantes y de mayor potencial reproductivo de la población (Sato, 2012). Esto se debe a que en cangrejos litódidos, los machos más grandes pueden desplazar a los más pequeños al momento de competir por las hembras en la temporada reproductiva (Wada et al., 1997), y a su vez cuentan con gónadas más grandes y por lo tanto pueden producir una mayor cantidad de esperma (Sato et al., 2005; Gowland-Sainz, 2018).

En esta especie el sistema de apareamiento es poligínico y monoándrico, es decir que un macho es capaz de copular con varias hembras, mientras que las hembras solo se pueden aparear con un solo macho (Orensanz et al., 1998; Webb, 2014). Por este motivo, la remoción de una fracción de los machos debería tener un menor efecto ya que es posible que los individuos restantes (de menor tamaño) tengan menor competencia y así puedan acceder a copular con las hembras disponibles, y de esta forma mitigar la disminución del potencial reproductivo. Cabe remarcar que los machos de menor tamaño, luego de varias cópulas, no puedan fecundar a todos los huevos disponibles de las hembras y se observe el fenómeno de limitación espermática (Paul, 1990; Sato et al., 2005). En estudios recientes en *L. santolla* se encontraron evidencias de que los machos de menor tamaño (sublegales para la pesquería) podrían no ser capaces de copular

exitosamente con las hembras, i.e. los machos pequeños cuando copularon con hembras grandes tendieron a necesitar más tiempo para completarla y a su vez transfirieron menos espermatozoides a la hembra (Gowland-Sainz, 2018).

Es posible que en el Canal Beagle, la disminución de los machos grandes no sea el único efecto directo de la pesca, y que debido a la falta de controles se estén pescando hembras de forma ilegal (Tabla 3.5.7; Figura 6.2.2B). Esto se observa en no solo una disminución de la abundancia relativa, sino también en un desplazamiento hacia tamaños pequeños de las distribuciones de frecuencia de talla, evidenciando mayor frecuencia de hembras pequeñas. La pesca ilegal tendría un gran impacto directo en el stock puesto que estaría disminuyendo el número de hembras sexualmente maduras (de mayor tamaño y por lo tanto mayor rinde de carne) que participaran en la siguiente temporada reproductiva. Esta disminución del potencial reproductivo se verá de forma rápida ya que disminuirá en la siguiente generación el número de individuos que aportarán al stock. A causa de ser una práctica ilegal no existen datos de la biomasa de hembras que se están extrayendo. Sin embargo, se puede observar el impacto que produce en el stock en la disminución de la abundancia (Figura 6.2.2) y de la abundancia de hembras ovígeras (Capítulo 3).

Una vez que se cuenta con los individuos sexualmente maduros al momento del inicio de la temporada de apareamiento, el próximo paso limitante es lograr aparearse. En el Canal Beagle se ha encontrado tanto en el capítulo 3 como en el trabajo de Lovrich et al. (2017) que el éxito reproductivo es uno de los parámetros más afectados y por lo tanto el más alarmante. En este stock solo alrededor del 30% de las hembras maduras se encontraron ovígeras, un valor que se repitió durante 4 años en el periodo 2014-2017 (Capítulo 3). Así, en el primer paso de la producción de nuevos individuos se perdió un 70% del potencial del reclutamiento (Figura 6.2.1 AyB). Esta disminución es extremadamente importante, ya que al afectar a la mayoría de las hembras maduras tiene un enorme impacto en el stock. Hasta el momento no se encontraron evidencias que pudieran explicar esta falla en la reproducción. Una posible hipótesis es que la disminución en la abundancia, producto de casi 70 años de pesca, dificulten la

probabilidad de encuentro entre las hembras próximas a mudar y los machos. Otra posible hipótesis es que se produzca algún fallo en la fertilización, causado por una incapacidad de los machos de transferir los espermatozoides viables a las hembras o por una falla en la cementación que impida la adhesión correcta de los huevos a los pleópodos (c.f. (Goudeau et al., 1987; Talbot, 1991)). En ambos casos los huevos se perderían al poco tiempo de finalizar la cópula, y al ser capturadas no se encontrarán ovígeras.

Las hembras que pudieron reproducirse exitosamente llevarán los huevos adheridos en los pleópodos por entre 8 y 9 meses (Vinuesa, 1984; Gowland-Sainz, 2018). El número de huevos que porta una hembra se define como fecundidad realizada (Stechey y Somers, 1995). Durante el extenso período de portación de huevos de las hembras, se producirá una disminución natural de la fecundidad realizada. Es esperable que unos pocos huevos se desprendan de la masa ovígera durante su limpieza (las hembras frotan la masa ovígera con el quinto par de pereópodos) o durante la oxigenación (mediante el batido de los pleópodos y el abdomen). En el capítulo 4 se registraron en las hembras control de los experimentos valores de pérdida natural de huevos en un periodo corto de tiempo (40 días), que resultaron ser <1% del total de la masa ovígera. Estos resultados fueron obtenidos en condiciones controladas en acuario y por lo tanto es posible que este número sea diferente en el ambiente natural. Mediante un muestreo a campo se encontró una disminución del 19% de la fecundidad entre el inicio y el fin del periodo de portación de huevos (Figura 3.6.12). Las hembras capturadas al final del periodo de portación de huevos provinieron de una zona con baja o nula presión pesquera, por lo tanto es posible que la disminución en la fecundidad sea cercana a la pérdida natural. Así continuando con el esquema de la figura 6.2.1A, durante el periodo de portación de huevos, se perderá un 19% de la fecundidad realizada por pérdida de huevos. De esta forma el stock contará con un 24% del potencial de reclutamiento al momento de iniciar la temporada de eclosión de las larvas (Figura 6.2.1A).

En un stock bajo presión pesquera, las hembras ovígeras tendrán una alta probabilidad de ser pescadas y posteriormente devueltas al mar. Durante el periodo de portación de huevos, estas hembras perderán una fracción de su masa ovígera a causa de la

manipulación en cubierta por parte de los pescadores como así también por el impacto contra el agua al momento de la devolución. Mediante experimentos de simulación se encontró que en cada evento de pesca y devolución se perdió alrededor de 10% de la masa ovígera (Figura 4.5.4). Si en el esquema, a la pérdida natural de huevos se le suma la pérdida producida por un evento de pesca y devolución, se estimó que al final de la temporada de portación de huevos el stock tendrá un potencial de reclutamiento del 22% (Figura 6.2.1B).

Una vez que se acerca la primavera, el desarrollo embrionario se completa y las larvas eclosionan de los huevos (Vinuesa, 1982). La fecundidad real de cada hembra se define como el número de larvas eclosionadas de su masa ovígera por temporada reproductiva (Corey, 1991). Utilizando valores teóricos calculados a partir datos obtenidos de campo, se calculó el éxito de eclosión (fecundidad real sobre la fecundidad realizada teórica acorde al tamaño de la hembra). Este valor obtenido indicó que en promedio solo el 36% de los huevos al final del periodo de portación logra eclosionar (Tabla 5.5.1 y Figura 5.6.6), y así gran parte del potencial de reclutamiento del stock, se perdería durante el desarrollo embrionario. Considerando ambos escenarios, sin y con presión pesquera, el potencial de reclutamiento al final del periodo de eclosión de las larvas resultó en un 9% y 8%, respectivamente (Figuras 6.2.1A y B).

Las centollas recién eclosionadas pasan por 3 estadios Zoea y un estadio megalopa para llegar al primer estadio de juvenil (cangrejo I), por lo tanto cada individuo debe completar exitosamente cuatro mudas (Campodonico, 1971). La muda es un proceso sumamente complejo que no todas las larvas logran superar (Tapella et al., 2012). A partir de cultivo individual de Zoeas I se obtuvo, en promedio, un 77% de supervivencia a Zoea II (Figura 5.6.8A). Como en el capítulo 5 no se continuó el experimento hasta completar el desarrollo larval, los valores de supervivencia para los siguientes estadios fueron extraídos de Anger et al. (2004) (Zoea II a cangrejo I para el rango de temperatura de 6-9°C). Partiendo de un valor de potencial de reclutamiento de 9% al momento de eclosión, y aplicando la mortalidad para todo el desarrollo larval, al final del desarrollo larval se obtuvo un 4,4% de potencial de reclutamiento (Figura 6.2.1A). Es decir, que suponiendo

que todas las hembras maduras portaran huevos, en la situación actual del stock de *L. santolla* del Canal Beagle y en condiciones de supervivencia larval en cautividad, solo 4.4 de cada 100 huevos que potencialmente podría producir el stock llega al primer estadio juvenil.

Dentro del grupo de hembras ovígeras estudiadas en el capítulo 5, dos hembras se destacaron por producir larvas con una supervivencia mucho menor al resto. Del total de Zoeas I colectadas de estas hembras solo el 40% sobrevivió al estadio Zoea II, resultado que puede ser frecuente a lo largo de los años en esta especie (Sotelano M.P. y Tapella F., com pers.). Si se consideran como larvas de “mala calidad” y se utiliza este valor de supervivencia a lo largo de todo el desarrollo larval, el potencial de reclutamiento disminuye significativamente a un valor de 0,2% (Figura 6.2.1A). Utilizar este valor de supervivencia produce una disminución del 95% con respecto al valor obtenido sin presión pesquera (4,4%). Desde el punto de vista poblacional y adaptativo, este resultado es sumamente inquietante puesto que estaría indicando que una hembra invertiría energía en producir oocitos, reproducirse y cuidar por 9 meses la masa ovígera hasta la eclosión de las larvas, siendo que la gran mayoría de esas larvas no logra sobrevivir al desarrollo larval. Es importante destacar que estos valores de supervivencia fueron obtenidos en cultivos individuales. En el ambiente natural probablemente la supervivencia sea todavía más baja, por efecto principalmente de la depredación (Rumrill, 1990). Es importante remarcar el impacto que pueden tener las hembras ovígeras de mala calidad en el reclutamiento del stock, ya que estas podrían considerarse a fines prácticos como no ovígeras. Se podría especular que si en algún año la abundancia de las hembras de mala calidad aumenta, el reclutamiento se verá fuertemente afectado ya que esta fracción de hembras no aportarán nuevos individuos viables al stock.

Al igual que en el periodo de portación de huevos, durante la eclosión de las larvas (alrededor de 30 días) las hembras pueden ser pescadas y posteriormente devueltas al mar. Durante esta maniobra, la manipulación en cubierta y la exposición aérea produce un efecto negativo sobre las larvas que se encuentran prontas a eclosionar, disminuyendo su supervivencia al próximo estadio (Figura 5.6.2). En el escenario en el cual se incluyeron los

efectos negativos de la pesca, simulando un evento de pesca durante el periodo de eclosión de las larvas y utilizando los valores de supervivencia obtenidos por Anger et al. (2004) para el resto del desarrollo larval, se obtuvo que un potencial de reclutamiento de 2,6% (Figura 6.2.1B). En este segundo escenario este valor fue 41% más bajo que aquel en el cual no se incluyeron los efectos negativos de la pesca.

Al comparar los escenarios con y sin pesca podemos observar el gran impacto indirecto que tiene la misma sobre el potencial de reclutamiento de un stock, y esto sin contemplar el efecto directo de la remoción de hembras por la pesca ilegal. La importancia de este trabajo radica en el entendimiento de estos efectos indirectos, ya que estudios previos (e.g. (Sato y Goshima, 2006; Sato y Yoseda, 2010; Varisco et al., 2017) se centraron en los efectos directos de la remoción de los ejemplares comerciales del stock. La diferencia entre estos dos efectos es que la remoción de los machos grandes afecta de forma inmediata al stock, disminuyendo el número de machos sexualmente maduros para la siguiente temporada reproductiva, y a su vez causando limitación espermática. En cambio, los efectos indirectos de la pesca, como la pérdida de huevos de las hembras ovígeras y disminución de la supervivencia de las larvas, es un proceso con impacto mayor y a un plazo más extendido. Esto se debe a que sólo después de aproximadamente 5 años (edad a la que alcanzan la madurez sexual (Vinuesa et al., 1990)) esa fracción del stock removida por efecto de la pesca no participará de la reproducción y así, disminuirá el número de nuevos individuos en las generaciones siguientes.

Es posible que la situación actual del recurso de *L. santolla* del Canal Beagle pueda explicarse por el dilema de la *tragedia de los comunes* (Hardin, 1968). Este dilema plantea un escenario donde el acceso a un recurso no posee restricciones (o si las tiene no se cumplen) y las ganancias son recibidas por los usuarios de forma individual, pero las pérdidas en cosechas futuras son compartidas por todos los usuarios. A causa de estas condiciones cada usuario está incentivado a llevar el recurso a niveles bajos, debido a que por más que tenga conocimiento de impacto negativo que está produciendo, si ellos no se están beneficiando del recurso, alguien más lo hará (Clark, 2010). La solución planteada a este dilema es la regulación del recurso por parte de un ente externo público o privado. En

el Canal Beagle, la falta de controles por parte del estado llevó a los pescadores a tener acceso sin restricciones a la pesca de centollas y que, ante cualquier discusión sobre la posibilidad de estar sobreexplotando el recurso, su argumento sea que si ellos no lo hacen, otros pescadores lo harán. Este último argumento cobra mayor relevancia en esta región porque entra en juego también el nacionalismo y la xenofobia, ya que este recurso es compartido con Chile. Consecuentemente una de las principales excusas y justificaciones de los pescadores por su accionar es que si ellos no explotan el recurso los chilenos lo harán y se quedarán con todas las ganancias.

Según los modelos clásicos de cosecha sin restricciones no se producirían eventos de extinciones poblacionales. Esto se debe a que el precio por unidad cosechada es fijo y, por lo tanto, el costo de encontrar y extraer individuos poco abundantes eventualmente excede la ganancia que recibe al vender el recurso cosechado (Clark, 2010). A pesar de que teóricamente la pesca no produciría la extinción de una población, es posible que poblaciones con baja abundancia sean más susceptibles a otros fenómenos. Un ejemplo de esto es el efecto Allee, que se define como una relación positiva entre el *fitness* y la densidad poblacional (Stephens et al., 1999). Este efecto puede actuar mediante distintos mecanismos: mayor probabilidad de encontrar pareja (Rowe et al., 2004), cría cooperativa (Serrano et al., 2005), aumento de la probabilidad de evitar la predación por aumento de la vigilancia (Ritz, 2000), defensa comunal o efecto de dilución (Ray y Stoner, 1994). A partir del efecto Allee se define un valor umbral de densidad poblacional, por debajo del cual el crecimiento poblacional pasa a ser negativo (Courchamp et al., 2008). Por lo tanto, en poblaciones de interés comercial que presenten efecto Allee, las pesquerías podrían llegar a disminuir el tamaño poblacional por debajo de ese umbral, y aunque se produzca una veda total, esa población seguirá disminuyendo su abundancia inexorablemente.

Debido a que el ser humano no se comporta como cualquier otro predador, se definió una variante conocida como efecto Allee antropogénico (Courchamp et al., 2006). En ciertos escenarios el precio de un ejemplar comercial capturado puede aumentar a medida que se vuelve cada vez más escaso (Angulo y Courchamp, 2009), y como consecuencia es posible que esa ganancia supere los costos de la captura y fomente así la

sobreexplotación de una población muy escasa. En esos casos los productos de especies raras se convierten en bienes de lujo, símbolos de estatus o inversiones para la gente adinerada, (por ejemplo, el cuerno de rinoceronte (Gao et al., 2016)), donde los precios exorbitantes pagados por los consumidores incentivan a los recolectores a absorber los altos costos de buscar y matar a los últimos individuos (Holden y McDonald-Madden, 2017). En la pesquería de *L. santolla* del Canal Beagle posiblemente se produzca este efecto pero en menor medida. Esto se debe principalmente a que esta especie se encuentra instaurada dentro de la gastronomía típica de la región (e.g. https://www.clarin.com/sociedad/g20-menu-comeran-presidentes_0_QQ-P8sqQn.html; <https://www.lanacion.com.ar/2180912-lo-mas-rico-de-la-patagonia>). A su vez los turistas pueden seguir pagando los precios a medida que éste aumente, puesto a que son mayoritariamente internacionales y los favorece la baja cotización del peso argentino. Por lo tanto, mientras haya demanda de esta especie, la pesquería seguirá siendo rentable y por lo tanto se seguirá explotando a este stock.

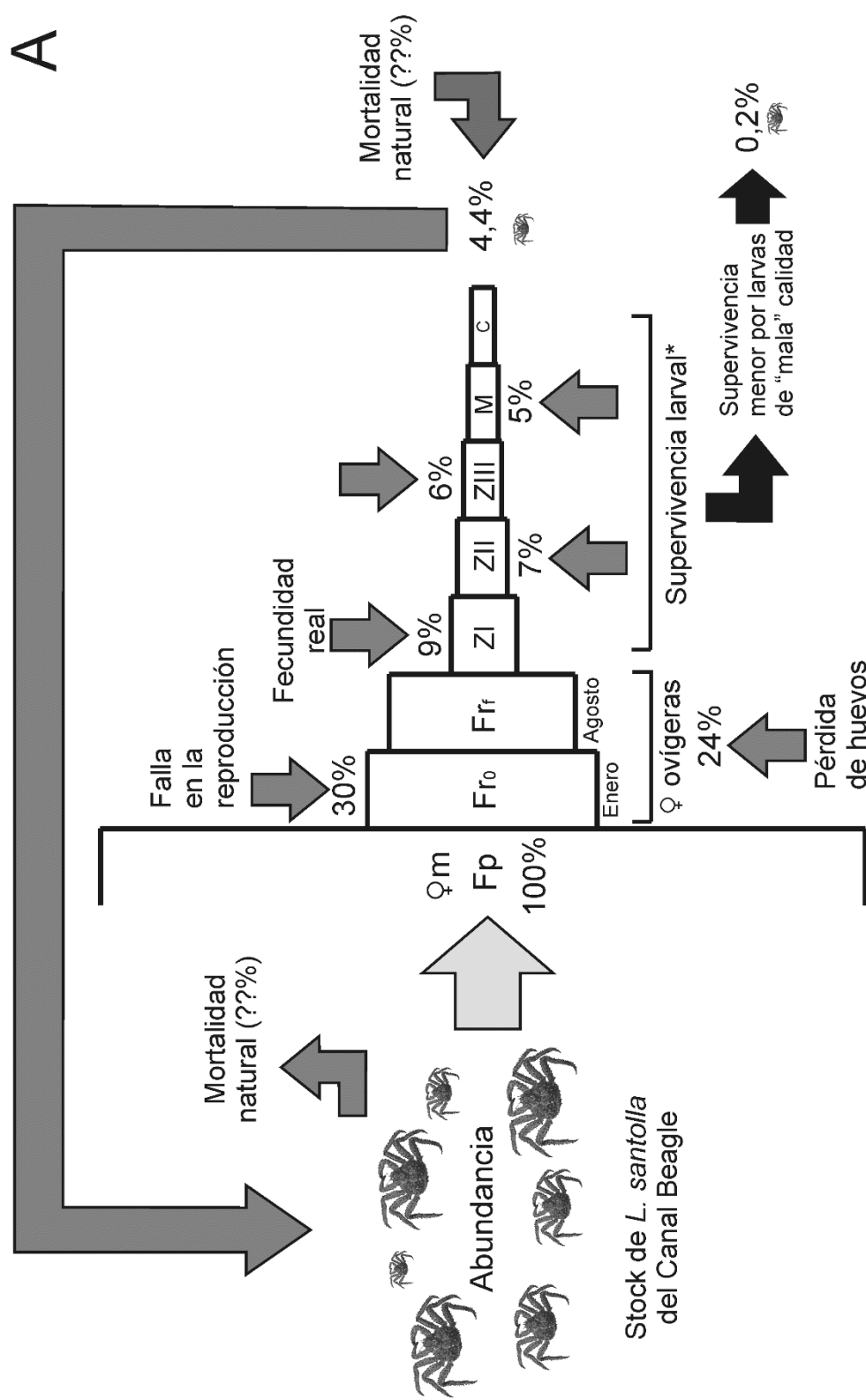
Existen numerosos registros de pesquerías que colapsaron por sobreexplotación del recurso en todo el mundo. Dentro de los cangrejos litódidos, la pesquería más importante corresponde a la del “Red King Crab” *Paralithodes camtschaticus*, cuyos valores máximos de desembarques a nivel mundial fueron de 90.000 toneladas anuales en la década de 1980 (Otto, 2014) y en la actualidad rondan las 15.000 toneladas (FAO, 2018). Esta disminución en los desembarques se debió al colapso de varios de sus stocks pesqueros, primero el del archipiélago de las Aleutianas y el de Kodiak después. Este último stock pesquero contribuyó con aproximadamente la mitad de la captura acumulada para el período 1945–1995 (Orensanz et al., 1998). Posteriormente los desembarques disminuyeron abruptamente y paralelamente, el stock empezó a mostrar signos de sobrepesca, como el sesgo de la proporción sexual hacia las hembras y un aumento del número de hembras sexualmente maduras que no se encontraban ovígeras. La proporción de hembras no ovígeras de este stock aumentó desde un 3–5% en 1966, 16% en 1967, 25% en 1969 y a un 47% en 1987 (WRSMS, 1996). Debido a que los precios aumentaron a medida que disminuían las capturas, la pesquería no perdió su importancia económica

hasta su abandono definitivo (Orensanz et al., 1998). En 1983, se cerró la pesquería en Kodiak para evitar nuevos descensos en los desembarques y permitir la recuperación del stock, aunque hasta el momento esta recuperación no ha ocurrido (Otto, 2014). Este ejemplo demuestra no solo que el valor de proporción de hembras ovígeras es un buen indicador del estado del stock, sino que además evidencia el largo periodo de tiempo necesario para que un stock logre recuperarse. Al comparar los valores de proporción de hembras ovígeras obtenidos en 2016 en el Canal Beagle (29% (Lovrich et al., 2017)) a los del stock de Kodiak en pleno colapso (53%), el valor del Canal Beagle fue más bajo, evidenciando el grado de deterioro que presenta el stock de *L. santolla*. A su vez indicaría que la veda realizada en el sector argentino del Canal Beagle por 19 años no fue lo suficientemente extensa para que el stock se recupere, puesto que en Kodiak luego de 35 años de veda el stock sigue presentando las secuelas de la sobreexplotación.

La falta de recuperación del stock de *L. santolla* del Canal Beagle puede estar causada por varios factores. El primero, y posiblemente más evidente, es que las practicas pesqueras actuales de los dos países que comparten este recurso no se modificaron y por lo tanto impiden que el stock recupere los parámetros de un stock sano. Otro factor importante a tener en cuenta es el de la diversidad genética de este stock. En stocks pesqueros se puede producir una evolución inducida por pesca, cuando se cumplen las siguientes condiciones: (i) que la pesca sea selectiva en los rasgos fenotípicos, ya sea porque el arte de pesca utilizado está seleccionando activamente a los ejemplares con ciertos rasgos, o porque la elevada mortalidad en general favorece los rasgos que se expresan en una etapa temprana y no tardía; y (ii) que exista una variabilidad genética hereditaria para varios de estos rasgos (Enberg et al., 2012). De esta forma es posible que durante la sobreexplotación de esta especie, la pesquería haya seleccionado genes que generen un mayor rendimiento pero que a su vez estén ligados a la reproducción, y esta evolución podría inducir cambios irreversibles en el acervo genético del stock (Law, 2000). Otro posible factor que podría estar impidiendo la recuperación del stock de centollas es ecológico y podría conllevar a cambios irreversibles o puntos de equilibrio del ecosistema difíciles de revertir. Una posibilidad podría ser que una especie este ocupando

el nicho que se liberó producto de la sobrepesca. Un posible candidato es la langostilla *Munida gregaria*, uno de los crustáceos decápodos más abundantes del Océano Atlántico Sudoccidental (Diez et al., 2016). En términos de abundancia bentónica se han registrado valores entre 150 y 300 individuos / 100 m² en el Canal Beagle y el Estrecho de Magallanes (Gutt et al., 1999; Tapella, 2002), que corresponden al 94% del número de decápodos capturados por red de arrastre (Pérez-Barros et al., 2004). Un posible mecanismo sería que durante el periodo previo a la sobreexplotación pesquera, *L. santolla* era depredadora de *M. gregaria* (Balzi, 2006). Una vez que la abundancia de centolla disminuyó producto de la pesca, la abundancia de langostillas aumentó y esta empezó a monopolizar algunos recursos (como el espacio), y a ser competidora y depredadora de larvas y juveniles. Consecuentemente esta gran biomasa de langostillas estaría compitiendo con el stock de centolla, impidiendo que vuelva a tener la misma abundancia que en años previos a la pesquería.

El stock del Canal Beagle se encuentra en una situación comprometida. Por un lado, la falta de controles y de fiscalización puede estar permitiendo la sobrepesca de los machos legales como así también la pesca ilegal de machos sublegales y hembras. Además, las prácticas pesqueras estarían disminuyendo el potencial de reclutamiento de aquellas hembras que lograron reproducirse. Los datos obtenidos en este trabajo sumados a los históricos evidencian que el stock de *Lithodes santolla* del Canal Beagle colapsó en la década de 1990 y hasta el momento no se han encontrado signos de recuperación. Y de mantenerse las políticas actuales de manejo del recurso, es posible que eso nunca suceda.



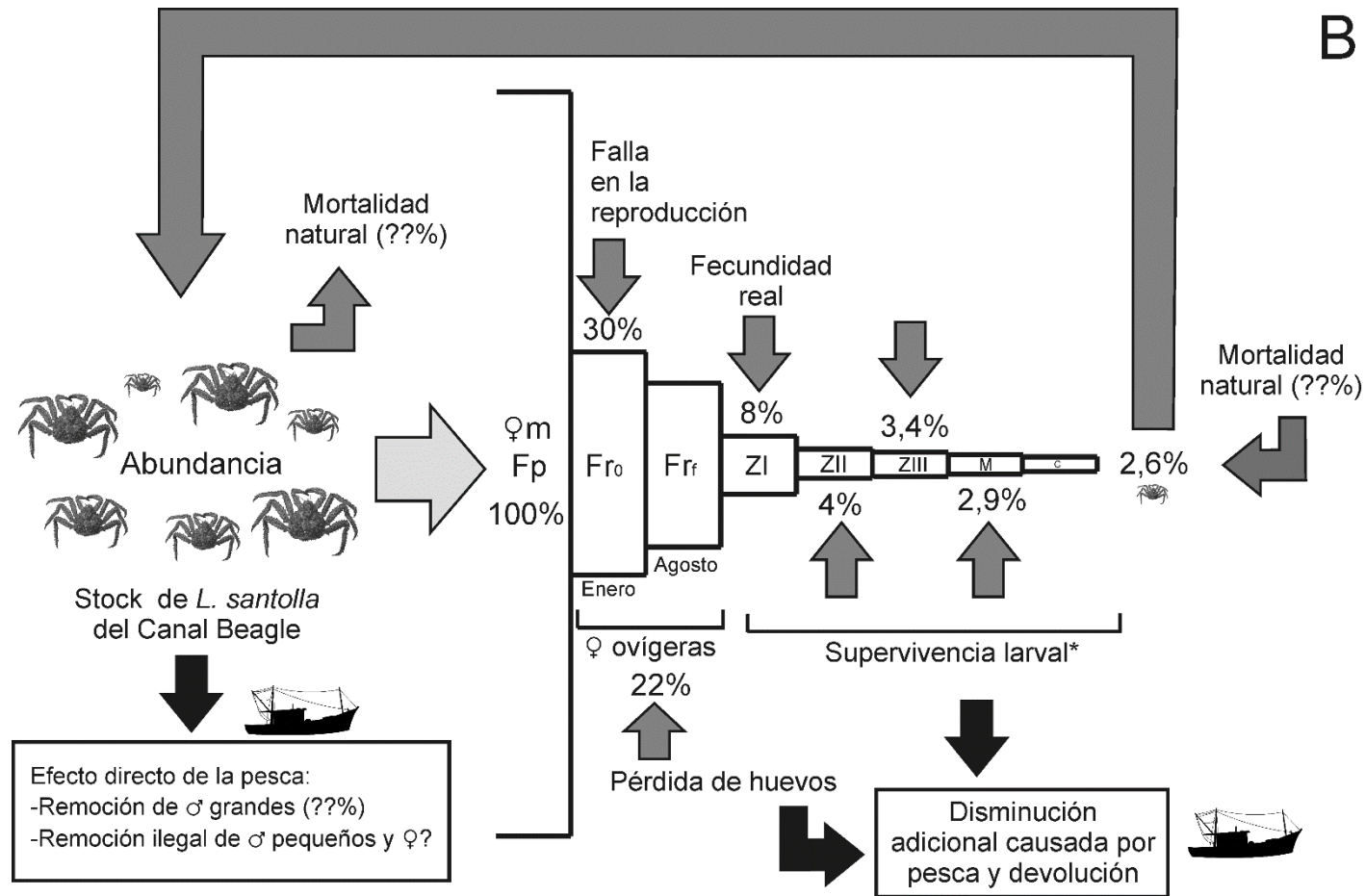


Figura 6.2.1: Esquema de variaciones en el potencial de producir nuevos individuos de una población de *L. santolla* del Canal Beagle. Detalle sin tener en cuenta (A) y teniendo en cuenta (B) los efectos de la pesquería. ♀m: hembras maduras, Fp: Fecundidad potencial; Fr₀: fecundidad realizada inicial, Fr_f: fecundidad realizada final, Z: Zoea, M: megalopa, C: cangrejo. Los valores de supervivencia larval de ZII a C fueron obtenidos de Anger et al. (2004).

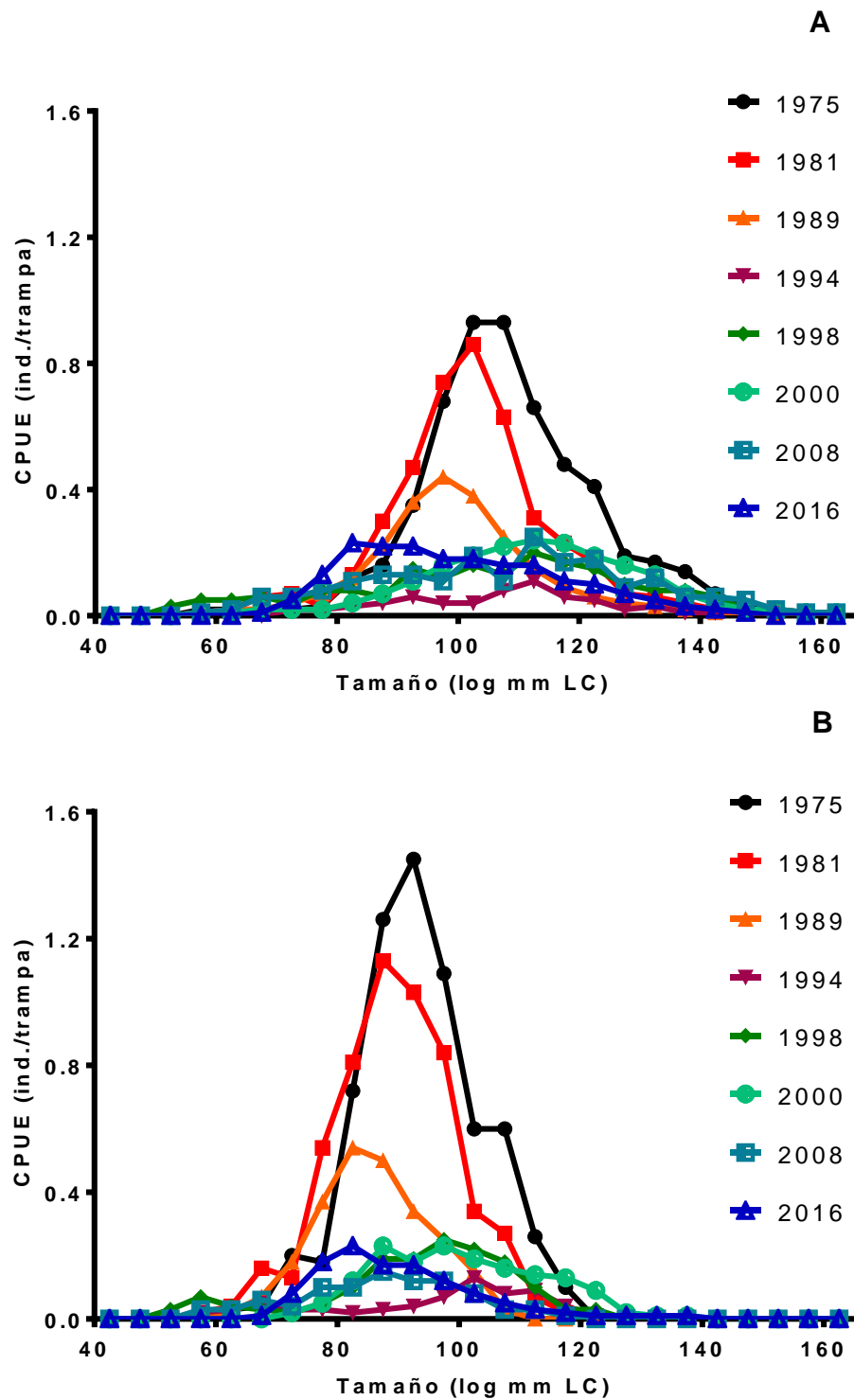


Figura 6.2.2: Valores históricos de abundancia relativa (CPUE) en función del tamaño de machos (A) y hembras (B) de *L. santolla* del Canal Beagle. Figura adaptada de Iorio et al. (2008) y Lovrich et al. (2017).

Bibliografía

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-105
- Andrés M, Estévez A, Hontoria F, Rotllant G (2010) Differential utilization of biochemical components during larval development of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae). *Marine Biology* 157: 2329-2340
- 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*. Balkema, Rotterdam, Netherlands
- Anger K, Thatje S, Lovrich G, Calcagno J (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, Lovrich GA, Thatje S, Calcagno JA (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
- Angulo E, Courchamp F (2009) Rare species are valued big time. *PLOS ONE* 4: e5215
- Anosov SE, Spiridonov VA, Neretina TV, Uryupova EF, Schepetov D (2015) King crabs of the western Atlantic sector of Antarctic and adjacent areas: new records, molecular barcode data and distribution (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Polar Biology* 38: 231-249
- Antezana T (1999) Hydrographic features of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent Subantarctic waters. *Scientia Marina* 63: 23-34
- Auer SK, Salin K, Rudolf AM, Anderson GJ, Metcalfe NB (2015) Flexibility in metabolic rate confers a growth advantage under changing food availability. *Journal of Animal Ecology* 84: 1405-1411
- Balzi P (2006) *Ecología y biología de la reproducción de la centolla Lithodes santolla del golfo San Jorge*. Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco", Comodoro Rivadavia, Argentina, Tesis de doctorado, pp 150
- Bas CC, Spivak ED (2000) Effect of salinity on embryos of two southwestern Atlantic estuarine grapsid crab species cultured in vitro. *Journal of Crustacean Biology* 20: 647-656
- Beder AM, Copeman LA, Eckert GL (2018) The effects of dietary essential fatty acids on the condition, stress response, and survival of the larvae of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815 (Decapoda: Anomura: Lithodidae). *Journal of Crustacean Biology* 38: 728-738
- Begg GA, Hare JA, Sheehan DD (1999) The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fisheries Research* 43: 141-163
- Bertuche DA, Wyngaard J, Fischbach CE, Boschi EE (1990) Population structural variation of the southern king crab, *Lithodes santolla*, of the Beagle Channel, Argentina, from 1975 to 1989. En: Metcalf B (ed) *Proceedings of International Symposium of King and Tanner Crabs*. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, Anchorage, AK, pp 411-426
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254
- Bright DB, Durham FE, Knudsen JW (1960) *King crab investigations of Cook Inlet, Alaska*. Department of Biology, Allan Hancock Foundation, University of Southern California

- Brown A, Thatje S, Oliphant A, Munro C, Smith KE (2018) Temperature effects on larval development in the lithodid crab *Lithodes maja*. Journal of Sea Research 139: 73-84
- Bujalesky GG (2007) Coastal geomorphology and evolution of Tierra del Fuego (Southern Argentina). Geologica Acta 5: 337-362
- Bujalesky GG (2011) La inundación del Valle Beagle (11.000 AÑOS AP), Tierra del Fuego. The Flood of the Beagle Valley (11.000 YR BP), Tierra del Fuego. Anales del Instituto de la Patagonia 39: 5-21
- Cahn AR (1948) Canned crab industry of Japan. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, United States
- Calcagno JA, Thatje S, Anger K, Lovrich GA, Kaffenberger A (2003) Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. Marine Ecology Progress Series 257: 189-196
- Campodonico I (1971) Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot en condiciones de laboratorio. (Crustacea: Decapoda: Anomura: Lithodidae). Anales del Instituto de la Patagonia 2: 181-190
- Cárdenas CA, Cañete JI, Oyarzún S, Mansilla A (2007) Podding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782)(Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1980. Investigaciones Marinas 35: 105-110
- Carls M, O'Clair C (1990) Influence of cold air exposures on ovigerous red king crabs (*Paralithodes camtschatica*) and Tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) and their offspring. En: Metcalf B (ed) Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks Fairbanks, AK, pp 329–343
- Carreto JI, Benavides HR, Negri RM, Glorioso PD (1986) Toxic red-tide in the Argentine Sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area. Journal of Plankton Research 8: 15-28
- Casey JM, Myers RA (1998) Near extinction of a large, widely distributed fish. Science 281: 690-692
- Clark CW (2010) Mathematical bioeconomics: the mathematics of conservation. John Wiley & Sons, Hoboken
- Corey S (1991) Comparative potential reproduction and actual production in several species of North American crayfish. Crustacean Egg Production 7: 69-76
- Costlow Jr JD, Bookhout C (1960) A method for developing brachyuran eggs in vitro. Limnology and Oceanography 5: 212-215
- Courchamp F, Angulo E, Rivalan P, Hall RJ, Signoret L, Bull L, Meinard Y (2006) Rarity value and species extinction: the anthropogenic allee effect. PLoS Biology 4: e415
- Courchamp F, Berec L, Gascoigne J (2008) Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press, Great Britain
- Danielsen HEH (2018) Reproductive ecology of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Barents Sea. Maturation, fecundity and brooding. UiT Norges Arktiske Universitet, Tromsø, Tesis MSc pp 57
- Dawson EW, Yaldwyn J (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* Proc Int King Crab Symp, pp 69-106
- Daza EB, Vargas CL, Almonacid Rioseco EI (2009) Investigación situación crustáceos bentónicos 2009 : centolla y centollón Chile. Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)
- Daza EB, Almonacid Rioseco EI, Hernández Rodríguez R, Gómez Canales A (2016) Seguimiento Pesquerías Crustáceos Bentónicos, 2015: Recursos:Centolla y Centollón, XII Región. Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)

- DeMartini EE, DiNardo GT, Williams HA (2003) Temporal changes in population density, fecundity, and egg size of the Hawaiian spiny lobster (*Panulirus marginatus*) at Necker Bank, Northwestern Hawaiian Islands. *Fishery Bulletin* 101: 22-31
- Dew CB (1990) Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1944-1958
- Diez MJ, Tapella F, Romero MC, Madirolas A, Lovrich GA (2016) La langostilla *Munida gregaria* en el Mar Argentino: Biología e interés económico. En: Boschi EE (ed) *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, pp 213-228
- Dvoretsky AG, Dvoretsky VG (2017) Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fisheries in Russian waters: historical review and present status. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28: 331-353
- Einum S, Fleming IA (2004) Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. *Evolutionary Ecology Research* 6: 443-455
- Enberg K, Jørgensen C, Dunlop ES, Varpe Ø, Boukal DS, Baulier L, Eliassen S, Heino M (2012) Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. *Marine Ecology* 33: 1-25
- Ennis GP (1980) Size-maturity relationships and related observations in Newfoundland populations of the lobster (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 945-956
- FAO (2018) Food and Agriculture Organization. Fisheries and aquaculture software Rome <http://www.fao.org/statistics/databases/es/>
- Fenberg PB, Roy K (2008) Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology* 17: 209-220
- Fernández M, Roux A, Fernández E, Caló J, Marcos A, Aldacur H (2003) Grain-size analysis of surficial sediments from Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 1193-1197
- Firpo C, Wyngaard J, Mauna C, Lértora P, Mango V (2015) Variabilidad en el tamaño de la masa ovígera de la centolla (*Lithodes santolla*), su aplicación como indicador del estado poblacional. *Inf Téc INIDEP* 86: 12
- Firpo C, Wyngaard J, Mauna C, Mango V, Lértora P (2017) Estructura poblacional y condición reproductiva de las hembras de centolla (*Lithodes santolla*) en el sector patagónico central, temporada de pesca 2015-16. *Inf Inv INIDEP* 21: 16
- Folch J, Lees M, Sloane Stanley G (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J biol Chem* 226: 497-509
- Fox CW, Czesak ME (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology* 45: 341-369
- Frings CS, Dunn RT (1970) A colorimetric method for determination of total serum lipids based on the sulfo-phospho-vanillin reaction. *American Journal of Clinical Pathology* 53: 89-91
- Gao Y, Stoner KJ, Lee AT, Clark SG (2016) Rhino horn trade in China: An analysis of the art and antiques market. *Biological Conservation* 201: 343-347
- Glembocki NG, Williams GN, Góngora ME, Gagliardini DA, Orensanz JML (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
- Goad LJ (1981) Sterol biosynthesis and metabolism in marine invertebrates. *Pure and Applied Chemistry* 53: 837-852

- Góngora ME, González-Zevallos D, Pettovello A, Mendía L (2012) Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic research* 40: 1-11
- González-Pisani X, Barón PJ, López Greco LS (2017) Integrated analysis of sexual maturation through successive growth instars in the spider crab *Leurocyclus tuberculosus* (Decapoda: Majoidea). *Canadian Journal of Zoology* 95: 473-483
- Goudeau M, Talbot P, Harper R (1987) Mechanism of egg attachment stalk formation in the lobster, *Homarus*. *Gamete Research* 18: 279-289
- Gowland-Sainz MF, Tapella F, Lovrich GA (2015) Egg loss in females of two lithodid species following different return-to-the-water protocols. *Fisheries Research* 161: 77-85
- Gowland-Sainz MF (2018) Biología de la reproducción en la centolla *Lithodes santolla* del Canal Beagle: apareamiento y limitación espermática. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Tesis de doctorado, pp 184
- Green BS (2008) Maternal effects in fish populations. *Advances in Marine Biology* 54: 1-105
- Gutt J, Helsen E, Arntz W, Buschmann A (1999) Biodiversity and community structure of the megapibenthos in the Magellan area (South America). *Scientia Marina* 63: 155-170
- Guzmán L, Daza EB, Canales C, Cornejo S, Quiroz JC, González M (2004) Estudio biológico pesquero de centolla y centollón en la XII Región. Instituto de Fomento Pesquero (IFOP)
- Hamasaki K, Fukunaga K, Maruyama K (2003) Egg development and incubation period of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Decapoda: Portunidae) reared in the laboratory. *Crustacean Research* 32: 45-54
- Hardin G (1968) The tragedy of the commons. *Science* 162: 1243-1248
- Harvey CJ, Tolimieri N, Levin PS (2006) Changes in body size, abundance, and energy allocation in rockfish assemblages of the Northeast Pacific. *Ecological Applications* 16: 1502-1515
- Hassett RP, Crockett EL (2009) Habitat temperature is an important determinant of cholesterol contents in copepods. *Journal of Experimental Biology* 212: 71-77
- Hermes-Lima M (2004) Oxygen in biology and biochemistry: role of free radicals. En: Storey K (ed) *Functional metabolism: Regulation and adaptation*. John Wiley & Sons, Hoboken, pp 319-368
- Hernández P, Palma S (2003) Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas* 31: 35-46
- Hewitt DA, Lambert DM, Hoenig JM, Lipcius RN, Bunnell DB, Miller TJ (2007) Direct and indirect estimates of natural mortality for Chesapeake Bay blue crab. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 1030-1040
- Hines AH (1982) Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology* 69: 309-320
- Hines AH (1991) Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 267-275
- Hines AH, Jivoff PR, Bushmann PJ, van Montfrans J, Reed SA, Wolcott DL, Wolcott TG (2003) Evidence for sperm limitation in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Bulletin of Marine Science* 72: 287-310
- Hjelset AM (2014) Fishery-induced changes in Norwegian red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) reproductive potential. *ICES Journal of Marine Science* 71: 365-373
- Holden MH, McDonald-Madden E (2017) High prices for rare species can drive large populations extinct: the anthropogenic Allee effect revisited. *Journal of Theoretical Biology* 429: 170-180

- Iorio MI, Wyngaard J, Islas MS (2000) Estado del recurso centolla en la zona de veda del canal Beagle. Resultados de la campaña realizada en Mayo-Junio de 1998. Mimeo
- Iorio MI, Wyngaard J, Hernández D (2003) Estimación de la captura de centolla en la pesquería de langostino patagónico, para el periodo 1994-2003. Inf Téc INIDEP 25: 14
- Iorio MI, Wyngaard J, Firpo C, Isla MS (2008) Estado del recurso centolla (*Lithodes santolla*) en el área del Canal Beagle vedado a la pesca por ley 114/93. Mimeo Inf Téc INIDEP: 26
- Iorio MI, Hernández D, Wyngaard J (2013) Estimación de la captura incidental de centolla obtenida por la flota tangonera congeladora en el periodo 2003-2011. Inf Inv INIDEP 2: 15
- Isla F, Bujalesky G, Coronato A (1999) Procesos estuarinos en el canal Beagle, Tierra del Fuego. Revista de la Asociación Geológica Argentina 54: 307-318
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386
- Kattner G, Graeve M, Calcagno JA, Lovrich GA, Thatje S, Anger K (2003) Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 292: 61-74
- Kendall MS, Wolcott DL, Wolcott TG, Hines AH (2001) Reproductive potential of individual male blue crabs, *Callinectes sapidus*, in a fished population: depletion and recovery of sperm number and seminal fluid. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 1168-1177
- Kong X, Wang G, Li S (2008) Seasonal variations of ATPase activity and antioxidant defenses in gills of the mud crab *Scylla serrata* (Crustacea, Decapoda). Marine Biology 154: 269-276
- Koops MA, Hutchings JA, Adams BK (2003) Environmental predictability and the cost of imperfect information: influences on offspring size variability. Evolutionary Ecology Research 5: 29-42
- Kuris AM (1991) A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. En: Wenner A, Kuris A (eds) Crustacean Egg Production. Balkema, Rotterdam, pp 117-141
- Kuris AM, Blau SF, Paul A, Shields JD, Wickham DE (1991) Infestation by brood symbionts and their impact on egg mortality of the red king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Alaska: geographic and temporal variation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 559-568
- Lambert Y (2008) Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations. Journal of the Northwestern Atlantic Fisheries Science 41: 93-106
- Law R (2000) Fishing, selection, and phenotypic evolution. ICES Journal of Marine Science 57: 659-668
- Liddy G, Kolkovski S, Nelson M, Nichols P, Phillips B, Maguire G (2005) The effect of PUFA enriched Artemia on growth, survival and lipid composition of western rock lobster, *Panulirus cygnus*, phyllosoma. Aquaculture Nutrition 11: 375-384
- Lo S, Russell JC, Taylor A (1970) Determination of glycogen in small tissue samples. Journal of Applied Physiology 28: 234-236
- Long CW, Van Sant SB (2016) Embryo development in golden king crab (*Lithodes aequispinus*). Fishery Bulletin 114: 67-76
- López-Greco LS, Hernández J, Bolanos J, Rodríguez E, Hernández G (2000) Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela. Hydrobiologia 439: 151-159
- Lovrich GA (1991) Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa* (Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Tesis de doctorado, pp 160

- Lovrich GA, Vinuesa J (1993) Reproductive biology of the false southern king crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Fishery Bulletin* 91: 664-675
- Lovrich GA (1997) La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones Marinas* 25: 41-57
- Lovrich GA, Vinuesa JH (1999) Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 63: 355-360
- Lovrich GA, Perroni M, Vinuesa JH, Tapella F, Chizzini A, Romero MC (2002a) Occurrence of *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura) in the intertidal of the Southwestern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology* 22: 894-902
- Lovrich GA, Vinuesa JH, Smith BD (2002b) Growth, maturity, and mating of male southern king crab (*Lithodes santolla*) in the Beagle Channel, Argentina. En: Paul AJ, Dawe EG, Elnor R, Jamieson GS, Kruse GH, Otto RS, Sainte-Marie B, Shirley TC, Woodby D (eds) *Crabs in cold water regions: Biology, management and economics*. Sea Grant, University of Alaska, Fairbanks, pp 147-168
- Lovrich GA, Thatje S, Calcagno JA, Anger K, Kaffenberger A (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 GA, Tapella F (2006) Basis for stock enhancement of *Lithodes santolla* in Argentina Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proceedings pp 55-63
- Lovrich GA, Tapella F (2014) Southern king crabs. En: Stevens B (ed) *King crabs of the world: biology and fisheries management*. CRC Press, Boca Raton, pp 449-484
- Lovrich GA, Vinuesa J (2016) Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae). En: Boschi EE (ed) *El mar Argentino y sus recursos pesqueros*. INIDEP, Mar del Plata, pp 183-212
- Lovrich GA, Tapella F, Di Salvatore P, Gowland-Sainz M, Díez M, Fernández A, Sotelo M, Romero M, Negri M, Chiesa I, Albano M, Sacristán H, Alonso C, Lorenzo R, Florentín O, Torres M, Giamporone A (2017) Estado poblacional de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle - 2016 - Cluster de Pesca Artesanal de Tierra del Fuego. Cluster de Pesca Artesanal de Tierra del Fuego Convenio específico de asistencia técnica CONICET-UNTDF (Res 361/15): 82
- Luppi TA, Bas CC, Spivak ED, Anger K (1998) Fecundity of two grapsid crab species in the Laguna Mar Chiquita, Argentina. *Archive of Fishery and Marine Research* 45: 149-166
- Llodra ER (2002) Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 87-170
- MacDiarmid AB, Kittaka J (2000) Breeding. En: Phillips B, Kittaka J (eds) *Spiny lobsters: fisheries and culture*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 485-507
- Maciel FE, Rosa CE, Santos E, Monserrat JM, Nery LE (2004) Daily variations in oxygen consumption, antioxidant defenses, and lipid peroxidation in the gills and hepatopancreas of an estuarine crab. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1871-1877
- Macpherson E (1988) Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. *Monografías de Zoología Marina* 2: 9-153
- Macpherson E (2004) A new species and new records of lithodid crabs (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) from the Crozet and Kerguelen Islands area (Subantarctica). *Polar Biology* 27: 418-422
- Maheswarudu G, Jose J, Nair K, Arputharaj M, Ramakrishna A (2008) Evaluation of the seed production and grow out culture of blue swimming crab *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) in India. *Indian Journal of Marine Sciences* 37: 313-323

- Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J, Marteinsdóttir G, Morgan M, Saborido-Rey F, Köster F, Blanchard J, Secor D, Kraus G (2003a) Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: case studies for stocks spanning an information gradient. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33: 161-190
- Marshall DJ, Bolton TF, Keough MJ (2003b) Offspring size affects the post-metamorphic performance of a colonial marine invertebrate. *Ecology* 84: 3131-3137
- Marshall DJ, Bonduriansky R, Bussière LF (2008) Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. *Ecology* 89: 2506-2517
- Martin J, Colloca C, Diodato S, Malits A, Kreps G (2016) Variabilidad espacio-temporal de las concentraciones de oxígeno disuelto en Bahía Ushuaia y Canal Beagle (Tierra del Fuego). *Naturalia Patagonica* 8: 205
- Matano R, Palma ED, Piola AR (2010) The influence of the Brazil and Malvinas Currents on the Southwestern Atlantic Shelf circulation. *Ocean Science* 6: 983-995
- Mauna A, Firpo C, Wyngaard J (2017) Marcación de centolla (*Lithodes santolla*) en aguas adyacentes al Golfo San Jorge 2014-2016. *Inf Inv INIDEP* 35: 14
- Mauna A, Firpo C, Mango V, Lértora P, Bambill G (2018) Análisis de la temporada de pesca de centolla (*Lithodes santolla*) 2016-2017, en el Área II. *Inf Campaña INIDEP* 14: 24
- McLaughlin PA, Lemaitre R (1997) Carcinization in the Anomura - fact or fiction? I. Evidence from adult morphology. *Contributions to Zoology* 67: 79-123
- McLaughlin PA, Anger K, Kaffenberger A, Lovrich GA (2010) Megalopal and early juvenile development in *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with notes on zoeal variations. *Invertebrate Reproduction & Development* 40: 53-67
- McLaughlin PA (2014) Systematics of king crabs. En: Stevens B (ed) *King crabs of the world: biology and fisheries management* CRC Press, Boca Ratón, pp 31-46
- McMullen JC (1969) Effects of delayed mating on the reproduction of king crab, *Paralithodes camtschatica*. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 26: 2737-2740
- McMullen JC, Yoshihara HT (1971) Deposition of mature eggs in unmated king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Transactions of the American Fisheries Society* 100: 583-584
- Militelli MI, Firpo C, Rodrigues KA, Macchi GJ (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
- Miller RJ (1990) Effectiveness of crab and lobster traps. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1228-1251
- Mori M, Biagi F, De Ranieri S (1998) Fecundity and egg loss during incubation in Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) in the North Tyrrhenian Sea. *Journal of Natural History* 32: 1641-1650
- Nickerson RB, Ossiander FJ, Powell GC (1966) Change in size-class structure of populations of Kodiak Island commercial male king crabs due to fishing. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 23: 729-736
- Oh CW, Suh HL, Park KY, Ma CW, Lim HS (2002) Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea. *Journal of Crustacean Biology* 22: 357-366
- Oh CW, Ma CW, Hartnoll RG, Suh HL (2003) Reproduction and population dynamics of the temperate freshwater shrimp, *Neocaridina denticulata* denticulata (De Haan, 1844), in a Korean stream. *Crustaceana* 76: 993-1015

- Orensanz JML, Armstrong J, Armstrong D, Hilborn R (1998) Crustacean resources are vulnerable to serial depletion—the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 117-176
- Oskarsson G, Kjesbu O, Slotte A (2002) Predictions of realised fecundity and spawning time in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*). *Journal of Sea Research* 48: 59-79
- Otto R (2014) History of king crab fisheries with special reference to the North Pacific Ocean: development, maturity and senescence. En: Stevens B (ed) *King crabs of the world: biology and fisheries management*. CRC Press, Boca Raton, pp 81-138
- Pardo LM, Rosas Y, Fuentes JP, Riveros MP, Chaparro OR (2015) Fishery induces sperm depletion and reduction in male reproductive potential for crab species under male-biased harvest strategy. *PLOS ONE* 10: e0115525
- Paul AJ, Paul J (2001) The reproductive cycle of golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). *Journal of Shellfish Research* 20: 369-371
- Paul JM (1990) Reproductive success of sublegal size male red king crab with access to multiple mates *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs*, Anchorage, Alaska University of Alaska, pp 37-50
- Pauly D (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science* 39: 175-192
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, Pitcher TJ, Sumaila UR, Walters CJ, Watson R, Zeller D (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689
- Pérez-Barros P, Tapella F, Romero MC, Calagno JA, Lovrich GA (2004) Benthic decapod crustaceans associated with captures of *Munida* spp. (Decapoda: Anomura) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 68: 237-246
- Pérez-Barros P, Confalonieri VA, Paschke K, Lovrich GA (2015) Incongruence between molecular and morphological characters in the southern king crabs *Lithodes santolla* and *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura). *Polar Biology* 38: 2097-2107
- Piola A, Falabella V (2009) El mar patagónico. En: Falabella V, Campagna C, Croxall J (eds) *Atlas del Mar Patagónico: especies y espacios*. Wildlife Conservation Society y Birdlife Internacional, Buenos Aires, pp 54-75
- Pitcher TJ (1998) A cover story: fisheries may drive stocks to extinction. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 367-370
- Pohle G (1989) Gill and embryo grooming in lithodid crabs: comparative functional morphology based on *Lithodes maja*. En: Felgenhauer B, Watling L, AB T (eds) *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea* Crustacean issues. Balkema, Rotterdam, pp 75-94
- Powell GC, James K, Hurd C (1974) Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica*, to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973. *Fishery Bulletin* 72: 17
- Purves MG, Agnew DJ, Moreno G, Daw T, Yau C, Pilling G (2003) Distribution, demography, and discard mortality of crabs caught as bycatch in an experimental pot fishery for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South Atlantic. *Fishery Bulletin* 101: 874-888
- Ray M, Stoner AW (1994) Experimental analysis of growth and survivorship in a marine gastropod aggregation: balancing growth with safety in numbers. *Marine Ecology Progress Series* 105: 47-47
- Regnault M (1981) Respiration and ammonia excretion of the shrimp *Crangon crangon* L.: Metabolic response to prolonged starvation. *Journal of Comparative Physiology* 141: 549-555
- Reid DM, Corey S (1991) Comparative fecundity of decapod crustaceans, II. The fecundity of fifteen species of anomuran and brachyuran crabs. *Crustaceana* 61: 175-189

- Reid WD, Watts J, Clarke S, Belchier M, Thatje S (2007) Egg development, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). *Polar Biology* 30: 1213-1218
- Reta R (1986) Aspectos oceanográficos y biológico-pesqueros del Golfo San Jorge. Seminario de Grado de Licenciatura en Oceanografía Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina
- Ritz DA (2000) Is social aggregation in aquatic crustaceans a strategy to conserve energy? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 59-67
- Roer R, Dillaman R (1984) The structure and calcification of the crustacean cuticle. *American Zoologist* 24: 893-909
- Romano N, Zeng C (2008) Blue swimmer crabs: emerging species in Asia. *Global Aquaculture Advocate* 11: 34-36
- Romero MC, Tapella F, Lovrich G, Thatje S (2003) Decapod reproduction and distribution. En: Arntz W, Brey T (eds) *The Expedition ANTARKTIS XIX/5 (LAMPOS) of RV "Polarstern" in 2002*, pp 67-72
- Romero MC, Tapella F, Stevens B, Buck CL (2010) Effects of reproductive stage and temperature on rates of oxygen consumption in *Paralithodes platypus* (Decapoda: Anomura). *Journal of Crustacean Biology*: 393-400
- Roux AM, Fernández M (1997) Caracterización de los fondos de pesca del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* en el Golfo San Jorge y litoral de la Provincia de Chubut-Argentina. *Inf Téc INIDEP* 13: 28
- Rowe S, Hutchings JA, Bekkevold D, Rakitin A (2004) Depensation, probability of fertilization, and the mating system of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* 61: 1144-1150
- Roy K, Collins AG, Becker BJ, Begovic E, Engle JM (2003) Anthropogenic impacts and historical decline in body size of rocky intertidal gastropods in southern California. *Ecology Letters* 6: 205-211
- Rumrill SS (1990) Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia* 32: 163-198
- Saborowski R, Thatje S, Calcagno J, Lovrich G, Anger K (2006) Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Marine Biology* 149: 865-873
- Sadovy Y (2001) The threat of fishing to highly fecund fishes. *Journal of Fish Biology* 59: 90-108
- Saigusa M (2000) Hatching of an estuarine crab, *Sesarma haematochier*: Factors affecting the timing of hatching in detached embryos, and enhancement of hatching synchrony by the female. *Journal of Oceanography* 56: 93-102
- Sainte-Marie B, Raymond S, Brêthes J-C (1995) Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 903-924
- Sampedro M, González-Gurriarán E, Freire J, Muiño R (1999) Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *Journal of Crustacean Biology* 19: 578-592
- Sánchez-Paz A, García-Carreño F, Muhlia-Almazán A, Peregrino-Uriarte AB, Hernández-López J, Yepiz-Plascencia G (2006) Usage of energy reserves in crustaceans during starvation: Status and future directions. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 36: 241-249
- Sato T, Ashidate M, Wada S, Goshima S (2005) Effects of male mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crab *Paralithodes brevipes*. *Marine Ecology Progress Series* 296: 251-262

- Sato T, Ashidate M, Jinbo T, Goshima S (2006) Variation of sperm allocation with male size and recovery rate of sperm numbers in spiny king crab *Paralithodes brevipes*. Marine Ecology Progress Series 312: 189-199
- Sato T, Goshima S (2006) Impacts of male-only fishing and sperm limitation in manipulated populations of an unfished crab, *Hapalogaster dentata*. Marine Ecology Progress Series 313: 193-204
- Sato T, Ashidate M, Jinbo T, Goshima S (2007) Does male-only fishing influence reproductive success of the female spiny king crab, *Paralithodes brevipes*? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64: 735-742
- Sato T, Yoseda K (2010) Influence of size-and sex-biased harvesting on reproduction of the coconut crab *Birgus latro*. Marine Ecology Progress Series 402: 171-178
- Sato T (2011) Plausible causes for sperm-store variations in the coconut crab *Birgus latro* under large selective harvesting. Aquatic Biology 13: 11-19
- Sato T (2012) Impacts of large male-selective harvesting on reproduction: illustration with large decapod crustacean resources. Aqua-BioScience Monographs 5: 67-102
- Secretaría.de.Agroindustria (2018). CABA <https://www.argentina.gob.ar/agroindustria>
- SERNAPESCA (2018) Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura. Valparaíso, Chile <http://www.sernapesca.cl/>
- Serrano D, Oro D, Ursua E, Tella JL (2005) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. The American Naturalist 166: E22-E31
- Shields JD (2012) The impact of pathogens on exploited populations of decapod crustaceans. Journal of Invertebrate Pathology 110: 211-224
- Shirley TC, Zhou S (1997) Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). Journal of Crustacean Biology 17: 207-216
- Smith BD, Jamieson GS (1991) Possible consequences of intensive fishing for males on the mating opportunities of Dungeness crabs. Transactions of the American Fisheries Society 120: 650-653
- Smith GG, Ritar AJ (2005) Effect of physical disturbance on reproductive performance in the spiny lobster, *Jasus edwardsii*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 39: 317-324
- Sotelano MP, Gowland Sainz MF, Diez MJ, Lovrich GA (2013) Distribution of *Lithodes confundens* Macpherson, 1988 (Decapoda, Anomura) along the Atlantic continental shelf of southern South America. Crustaceana 86: 246-252
- Stechey DP, Somers KM (1995) Potential, realized, and actual fecundity in the crayfish *Orconectes immunis* from southwestern Ontario. Canadian Journal of Zoology 73: 672-677
- Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP (1999) What is the Allee effect? Oikos: 185-190
- Stevens BG (2006a) 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 BG (2006b) Embryo development and morphometry in the blue king crab *Paralithodes platypus* studied by using image and cluster analysis. Journal of Shellfish Research 25: 569-576
- Stevens BG, Swiney KM (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 BG, Swiney KM, Buck L (2008) Thermal effects on embryonic development and hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850) held in the laboratory, and a method for predicting dates of hatching. Journal of Shellfish Research 27: 1255-1263

- Stevens BG (2014a) Embryo development and hatching of king crabs. En: Stevens BG (ed) Kingcrabs of the World: Biology and Fisheries Management. CRC Press Boca Raton, pp 211-231
- Stevens BG (2014b) Development and biology of king crab larvae. En: Stevens B (ed) King crabs of the world: biology and fisheries management. CRC Press Boca Raton, pp 233-259
- Stevens BG, Lovrich GA (2014) King crabs of the world: species and distributions. En: Stevens BG (ed) King crabs of the world: biology and fisheries management. CRC Press Boca Raton, pp 1-29
- Stone RP, O'Clair CE, Shirley TC (1992) Seasonal migration and distribution of female red king crabs in a southeast Alaskan estuary. *Journal of Crustacean Biology* 12: 546-560
- Sui L, Wille M, Cheng Y, Sorgeloos P (2007) The effect of dietary n-3 HUFA levels and DHA/EPA ratios on growth, survival and osmotic stress tolerance of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* larvae. *Aquaculture* 273: 139-150
- Sundet JH (2014) Red king crab in the Barents Sea. En: Stevens B (ed) King crabs of the world: biology and fisheries management. CRC Press Boca Raton, pp 485-500
- Sundet JH, Hoel AH (2016) The Norwegian management of an introduced species: the Arctic red king crab fishery. *Marine Policy* 72: 278-284
- Takeda M (1984) Records of decapod crustaceans from southwestern Atlantic collected by the Japanese fisheries trawlers. *Bulletin of the National Science Museum, Series A (Zoology)* 10: 7-24
- Takeuchi T, Nakamoto Y, Hamasaki K, Sekiya S, Watanabe T (1999) Requirement of N-3 highly unsaturated fatty acids for larval swimming crab *Portunus trituberculatus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 65: 797-803
- Talbot P, Harper R (1984) Abnormal egg stalk morphology is correlated with clutch attrition in laboratory-maintained lobsters (*Homarus*). *Biological Bulletin* 166: 349-356
- Talbot P, Thaler C, Wilson P (1984) Spawning, egg attachment and egg retention in captive lobsters (*Homarus americanus*). *Aquaculture* 37: 239-249
- Talbot P (1991) Ovulation, attachment and retention of lobster eggs. En: Wenner A, Kuris A (eds) Crustacean egg production. Balkema, Rotterdam, pp 9-18
- Tanikawa D, Yasuda C, Susuzi Y, Wada S (2012) Effects of male size and mate quality on male-male contest in the hermit crab *Pagurus filholi*. *Japanese Journal of Benthology* 67: 15-19
- Tapella F (2002) Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura: Galatheidæ) del canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Tesis de doctorado, pp 158
- Tapella F, Sotelano MP, Romero MC, Lovrich G (2007) Bases biológicas para la reconstrucción del stock poblacional de centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle: resultados preliminares. Dirección de Pesca y Acuicultura - Subsecretaría de Recursos Naturales - Ministerio de la Producción -, Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur
- Tapella F, Romero MC, Stevens BG, Buck CL (2009a) 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, Sotelano M, Romero M, Lovrich G (2009b) Survival and condition of southern king crab *Lithodes santolla* larvae in cultivation: tools for stock enhancement International symposium on aquaculture, biology and management of commercially important crabs (ISABMC), Shanghai Ocean University, Shanghai, China
- Tapella F, Sotelano MP, Romero MC, Lovrich GA (2012) Experimental natural substrate preference of southern king crab *Lithodes santolla* larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 411: 70-77

- Taylor HH, Seneviratna D (2005) Ontogeny of salinity tolerance and hyper-osmoregulation by embryos of the intertidal crabs *Hemigrapsus edwardsii* and *Hemigrapsus crenulatus* (Decapoda, Grapsidae): Survival of acute hyposaline exposure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 140: 495-505
- Teagle H, Hawkins SJ, Moore PJ, Smale DA (2017) The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492: 81-98
- Thatje S, Calcagno J, Lovrich G, Sartoris F-J, Anger K (2003) Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Helgolander Marine Research* 57: 110
- Thatje S, Mestre NC (2010) Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deep-sea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 386: 119-124
- Varisco M, Cochia P, Góngora ME, Bovcon N, Balzi P, Vinuesa J (2017) Bycatch of the Southern King Crab (*Lithodes santolla*) in the Patagonian shrimp fishery in the Southwestern Atlantic Ocean. Can it contribute to the depletion of its population? *Ocean & Coastal Management* 136: 177-184
- Vinuesa JH (1982) Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Tesis de doctorado, pp 155
- Vinuesa JH, Lombardo R (1982) Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot. *Physis*, sección A 40: 59-74
- Vinuesa JH (1984) Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. *Contribución del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero* 441: 75-95
- Vinuesa JH, Comoglio LI, Lovrich GA (1990) Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel Proceedings of the international symposium on King and Tanner Crabs Anchorage, Alaska University of Alaska, pp 259-271
- Vinuesa JH (1991) Biología y pesquería de la centolla (*Lithodes santolla*). *Atlantica*, Rio Grande 13: 233-244
- Vinuesa JH, Balzi P (2002) Reproductive Biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. En: Paul AJ, Dawe EG, Elnor R, Jamieson GS, Kruse GH, Otto RS, Sainte-Marie B, Shirley TC, Woodby D (eds) *Crabs in cold water regions: Biology, management and economics*. Sea Grant, University of Alaska, Fairbanks, pp 283-304
- Vinuesa JH (2005) Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40: 7-21
- Wada S, Ashidate M, Goshima S (1997) Observations on the reproductive behavior of the spiny king crab *Paralithodes brevipes* (Anomura: Lithodidae). *Crustacean Research* 26: 56-61
- Wainwright TC, Buchak E, Andersen H, Dinnel PA, Jensen GC, Herren D, Orensanz JM, Shaffer JA, Edinger J, Armstrong DA (1992) Coastal fisheries oceanography of the southern Bering Sea and north Aleutian Basin: Port Moller king crab studies. Minerals Management Service Alaska OCS Region: OCS Study MMS 92-0040
- Waldman JR (1999) The importance of comparative studies in stock analysis. *Fisheries Research* 43: 237-246
- Wear RG (1974) Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 745-762

- Webb J (2014) Reproductive ecology of commercially important Lithodid crabs. En: Stevens B (ed) King Crabs of the world: biology and fisheries management. CRC Press Boca Raton, pp 285-314
- Webb JB, Eckert GL, Shirley TC, Tamone SL (2007) Changes in embryonic development and hatching in *Chionoecetes opilio* (snow crab) with variation in incubation temperature. Biological Bulletin 213: 67-75
- Wen XB, Chen LQ, Zhou ZL, Ai CX, Deng GY (2002) Reproduction response of Chinese mitten-handed crab (*Eriocheir sinensis*) fed different sources of dietary lipid. Comparative Biochemistry and Physiology Part a: Molecular & Integrative Physiology 131: 675-681
- Winberg G, Duncan A (1971) Methods for the estimation of production of aquatic animals. London: Academic press: 175
- WRSMS (1996) Westward Region Shellfish Management Staff. Annual Management Report for the Shellfish Fisheries of the Westward Region, 1994. ADF&G, Regional Info Rep 4K96-37: 223
- Wyngaard JG, Iorio MI (1996) Status of the southern king crab (*Lithodes santolla*) fishery of the Beagle Channel, Argentina. High latitude crabs: biology, management, and economics University of Alaska, Fairbanks: 25-40
- Wyngaard JG (2003) Informe sobre campaña de prospección de centolla en el área de veda del Canal Beagle. Inf Téc INIDEP 34: 7
- Wyngaard JG, Iorio M, Firpo C (2016) La pesquería de centolla (*Lithodes santolla*) en la Argentina. En: Boschi E (ed) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. INIDEP, pp 22
- Yorio P (2009) Marine protected areas, spatial scales, and governance: implications for the conservation of breeding seabirds. Conservation Letters 2: 171-178
- Zaklan SD (2002) Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): distribution, biology, and fisheries. En: Paul AJ, Dawe EG, Elnor R, Jamieson GS, Kruse GH, Otto RS, Sainte-Marie B, Shirley TC, Woodby D (eds) Crabs in cold water regions: Biology, management and economics. Sea Grant, University of Alaska, Fairbanks, pp 751-845
- Zhou S, Shirley TC (1997) Behavioural responses of red king crab to crab pots. Fisheries Research 30: 177-189