

La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina

Gustavo A. Lovrich

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
 Centro Austral de Investigaciones Científicas
 Av. Malvinas e H. Yrigoyen, CC 92, 9410 Ushuaia
 Tierra del Fuego, Argentina

RESUMEN: En el Canal Beagle (55°S; 66°W), los individuos de dos especies simpátricas de litódidos, la centolla *Lithodes santolla* y el centollón *Paralomis granulosa* aparecen frecuentemente juntos en las trampas y por ello su pesquería se denomina mixta. Las dos especies difieren en su potencial reproductivo y por tanto en la tasa de reposición de individuos a la población. *L. santolla* es de mayor tamaño (máximo 180 mm de largo de caparazón, Lc y hasta 6 kg de peso), tiene un tiempo generacional de 6 años, se reproduce en forma anual y las hembras producen entre 5.000 y 32.000 huevos por puesta. En cambio, *P. granulosa* es de menor tamaño (máximo 115 mm Lc y 1,5 kg de peso), con tiempo de generación de 12 años, se reproduce en forma bienal, y las hembras producen entre 800 y 10.000 huevos por puesta. Cerca de Ushuaia, donde históricamente se ha desarrollado la pesca de litódidos, la población de *L. santolla* fue sobre-explotada, principalmente debido a haberse extraído los animales más grandes encontrados en el momento, independientemente del sexo. Durante el período 1975-1994, las disminuciones de: los rendimientos por trampa, de la talla media de los individuos capturados, de la frecuencia de hembras ovígeras, y de la proporción sexual constante durante 14 años de estudio evidencian la extracción de la población de todos los animales comercialmente aptos. Estas observaciones promovieron que en 1994 se cierre la pesquería de la centolla en esta área, a la espera de su recuperación a niveles comercial y biológicamente aptos. En este artículo, se sugiere además que las características poblacionales de *P. granulosa* no permitirían tasas de extracción muy elevadas, ya que su potencial de recuperación es bajo.

Palabras claves: crecimiento, reproducción, Atlántico sudoccidental, potencial reproductivo, productividad pesquera.

The mixed fishery for the king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) in Tierra del Fuego, Argentina

ABSTRACT: In the Beagle Channel, Argentina (55°S; 66°W) the individuals of two sympatric species of lithodids occur simultaneously in commercial traps: the southern king crab, *Lithodes santolla* and the false southern king crab, *Paralomis granulosa*. Hence, this is a mixed fishery. Both species differ markedly in their reproductive potential and therefore, if overexploited, time for stock rebuilding also differs between the species. *L. santolla* is large (maximum size of 180 mm carapace length, Cl, and 6 kg weight), has a generation time of 6 y, the reproductive cycle is annual and females carry between 5,000-32,000 eggs per female per clutch. *P. granulosa* is smaller than its cogener (maximum 115 mm Cl and 1.5 kg weight), has a generation time of 12 y, the reproductive cycle is biennial and females carry between 800-10,000 eggs per female per clutch. In the Beagle Channel near the city of Ushuaia, *L. santolla* population was over-exploited, mainly due to the extraction of larger animals, irrespective of the sex. In the period 1975-1994, the decrease of: the yield per trap, the average mean size of trapped individuals, the frequency of ovigerous females, and the constant sex-ratio, evidenced the extraction of all marketable animals from the population. Therefore, in 1994, the fishing for *L. santolla* was closed to allow the population to recover to acceptable commercial and biological levels. For *P. granulosa*, it is suggested that its life-history traits constrains fishing to low rates, since its recuperation potential is lower than that of *L. santolla*.

Key words: growth, reproduction, king crab, SW Atlantic, reproductive potential, fishery productivity.

INTRODUCCION

En las aguas templado-frías de ambos hemisferios, las centollas o cangrejos litódidos constituyen recursos naturales de alto valor comercial. En el Pacífico Norte, varias especies son explotadas desde principios de siglo: la centolla de Alaska o "red king crab" (*Paralithodes camtschaticus*), la centolla azul (*P. platypus*), y la dorada (*Lithodes aequispina*). La explotación comercial de estas especies fue realizada por Estados Unidos, la antigua Unión Soviética y la actual Rusia. Durante la década 1983-1992, estos países han sido responsables del 90% del total de los desembarques mundiales de centollas, que variaron entre 40 y 62 mil toneladas por año (FAO, 1994).

Al sur del paralelo 40°S, en las costas Pacífica y Atlántica de América del Sur, la centolla *Lithodes santolla* y el centollón o falsa centolla, *Paralomis granulosa*, son explotados comercialmente por Argentina y Chile. En las costas de Tierra del Fuego, especialmente en el Estrecho de Magallanes y Canal Beagle, ambas especies son frecuentemente capturadas juntas, en la misma trampa o en trampas dispuestas en sitios muy cercanos entre sí, razón por la cual se denomina mixta a esta pesquería. La pesca de la centolla comenzó durante la década de 1930 por medio de redes de enmalle, pero en la Argentina, recién en 1975 se establecieron algunas normas para su regulación (Boschi *et al.*, 1984). El centollón era entonces un subproducto descartable de la pesca de la centolla, aunque a veces llegó a ser vendido en Buenos Aires como ésta. La pesca del centollón comenzó hacia fines de la década de 1970 como respuesta al descenso en las capturas de centolla. En los últimos 20 años, las pesquerías chilenas y argentinas han sido responsables de alrededor del 8% de los desembarques mundiales de litódidos (FAO, 1994).

La centolla es de mayor tamaño y alcanza unos 180 mm de largo de caparazón (Lc) de talla máxima, y a partir de los 110 mm Lc pesa más de 1 kg (Boschi *et al.*, 1984). El tamaño máximo del centollón es de 115 mm Lc y un macho de 100 mm Lc pesa aproximadamente 700 g (Lovrich, 1991). La centolla ha sido siempre considerada de mejor calidad que el centollón y su precio en el mercado al menos ha duplicado al del centollón. Esto hizo que la centolla haya sido siempre la preferida en la explotación comercial. No obstante, actualmente la actividad pesquera se basa en el centollón, principalmente por tener una buena demanda en el mercado. Además,

su abundancia actual permite extracciones que compensan su precio relativamente más bajo.

En el Atlántico sudoccidental, al sur del paralelo 40°S, existen otras pesquerías de litódidos en diferente grado de desarrollo. En el Golfo de San Jorge, cerca de Comodoro Rivadavia (46°S; 66°30'W) la pesquería es de arrastre y mixta, compuesta por peces (principalmente merluza *Merluccius hubsii* y abadejo *Genypterus blacodes*) y crustáceos (langostino *Pleoticus muelleri* y centolla *L. santolla* Boschi, 1997). Los desembarques de *L. santolla* pueden provenir del descarte de la pesca de la merluza o bien ser la centolla misma el objetivo. Desde 1965, los desembarques de *L. santolla* han variado mucho, pero alcanzaron un máximo de 236 t en 1994, un valor similar a los desembarques más altos registrados en Ushuaia en la década de 1970 (Vinea *et al.*, 1996). Más al sur, en la costa Atlántica de Tierra del Fuego cerca de Río Grande (53°40'S; 67°30'W), desde 1993, se pesca *L. santolla* por medio de trampas. Allí, los desembarques son muy variables y alcanzaron un máximo de 32 t en 1994. Actualmente, la pesquería del Atlántico fueguino aporta entre el 25 y 50% de los desembarques provinciales de centolla. En las Islas Malvinas (52°S, 59°W), entre 1985 y 1988, hubo un intento de desarrollar la pesquería de *Paralomis granulosa*. En cuatro temporadas de pesca, se desembarcaron en total 53 t, se juzgó que no era económicamente rentable, y no se continuó la pesca (FAO, 1994; D. Hoggarth, com. pers.). Cerca de la Isla Georgia del Sur (54°S; 37°W), otras dos especies de litódidos *Paralomis spinosissima* y *P. formosa* son objeto de pesca exploratoria con trampas desde 1992. Desde entonces y en dos temporadas de pesca, se capturaron aproximadamente 280 t. Los resultados preliminares indican que el rendimiento es de aproximadamente 13 kg*trampa⁻¹ (CCAMLR, 1995). Sin embargo, la pesca estaría limitada a *P. spinosissima* porque es de mayor tamaño (90 mm Lc) y comercialmente más apta, aunque su viabilidad económica está aún en duda (Otto y MacIntosh, 1996).

En este artículo se presenta una integración de los aspectos biológicos de la centolla *L. santolla* y del centollón *P. granulosa* a partir de los estudios realizados en el Canal Beagle, Argentina (55°S; 67°W). Además, se presentan datos recientes y novedosos para la biología de ambas especies. A partir de estas observaciones, se propone la hipótesis que en el Canal Beagle el potencial reproductivo de la población de *L. santolla* es más alto que el de *P.*

granulosa, afectando la productividad de la pesquería, y en consecuencia, cada población requiere de pautas diferentes de conservación pesquera.

BIOLOGIA DE LA CENTOLLA Y CENTOLLON EN EL CANAL BEAGLE

Larvas y primeros estadios bentónicos

La biología larval y de los primeros estadios bentónicos es el aspecto más desconocido de ambas especies. De la ocurrencia de hembras portadoras de huevos en proceso de eclosión y de hembras post-ovígeras, se deduce que la eclosión de los huevos en *P. granulosa* ocurre principalmente durante el invierno, entre junio y agosto (Lovrich y Vinuesa, 1993), mientras que en *L. santolla* es durante septiembre y octubre (Boschi *et al.*, 1984; Vinuesa, 1984). El desarrollo larval abarca dos estadios zoea en *P. granulosa* y tres en *L. santolla*, y un estadio megalopa en ambas especies (Campodonico, 1971; Campodonico y Guzmán, 1981). La ausencia de larvas en los muestreos realizados en el Canal Beagle con redes planctónicas durante 2 años consecutivos y la disposición de las larvas en el fondo de los acuarios cuando son mantenidas en el laboratorio, hacen suponer que las larvas de estas especies tienen hábitos bentónico-demersales (observaciones personales), tal como se supone que también sucede con las larvas de *Lithodes aequispina* (R. Otto, com. pers.). Se desconoce la duración de la etapa larval en el medio natural. En el laboratorio, el desarrollo larval de *L. santolla* depende fuertemente de la temperatura, y en condiciones ambientales semejantes a las del Canal Beagle, se completa en 40-60 días (S. Oyarzún, com. pers.; Vinuesa *et al.*, 1985). También en el laboratorio, los dos estadios zoea de *P. granulosa* se completan en 17-20 días (Vinuesa *et al.*, 1989).

El hábitat de los primeros estadios bentónicos es desconocido, pero existen algunas evidencias de que es diferente al de la población adulta, y generalmente se los encuentra a bajas profundidades (<15 m). Los juveniles de *P. granulosa* de 5-50 mm Lc viven asociados a los "bosques" de *Macrocystis pyrifera* (Castilla, 1985), en sus grampones de fijación y en grietas de afloramientos rocosos submarinos (observaciones personales). Progresivamente al aumento de la talla, los animales se desplazan fuera de sus refugios y hacia aguas más profundas (Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1995). Los juveniles de *L. santolla* (<75 mm Lc) junto a hembras infecundas (>75 mm Lc) y a ma-

chos morfométricamente inmaduros, (75-95 mm Lc), se disponen en agrupaciones discretas. Por ejemplo, en agosto de 1995, por el método de captura-recaptura por buceo se estimó que el número de animales en una de estas agrupaciones era de 2.000 individuos, a razón de aproximadamente 28 individuos*10 m⁻², en una proporción sexual 1:1, presentes entre 12-27 m de profundidad, en los fondos entre islotes rocosos rodeados por "bosques" de *M. pyrifera*.

Crecimiento de individuos inmaduros y madurez sexual

El final de la etapa juvenil, no reproductiva, está determinada por la adquisición de la capacidad de reproducción. El término "madurez sexual" en los braquiuros y litódidos es confuso, en la literatura ha sido interpretado en forma ambigua, pero recientemente ha sido definido claramente por Sainte-Marie *et al.* (1995). Por tanto, se han empleado 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 es evidente externamente, cuando portan huevos, y en los machos cuando poseen espermatóforos con espermatozoides en sus conductos deferentes. Sin embargo, los machos, a pesar de tener las gametas podrían ser incapaces de acoplarse efectivamente. En los machos, se denomina madurez funcional a la capacidad de poder acoplarse (Conan y Comeau, 1986). Según algunos autores, para tal aptitud es indispensable adquirir ciertos caracteres secundarios, como el crecimiento desproporcionado del quelípodo o pinza (Conan *et al.*, 1990; Comeau y Conan, 1992; Sainte-Marie y Lovrich, 1994). Al igual que en los braquiuros (Comeau y Conan, 1992), en los litódidos al tamaño al cual se evidencia un cambio el ritmo de crecimiento del quelípodo derecho respecto del tamaño del animal, se lo puede denominar madurez morfológica. En este artículo y debido a la falta de información sobre el apareamiento de ambas especies, se utiliza la nomenclatura "juvenil" para los animales con gónadas inmaduras y "adultos" para aquellos con gametas en sus aparatos reproductores, independientemente de cuando ocurra la madurez funcional.

Durante la etapa juvenil, la tasa de crecimiento, determinada por el incremento por muda y la extensión del período intermuda, es diferente en las dos especies en cuestión (Fig. 1). La frecuencia de

muda de *L. santolla* disminuye con la edad: ocurre entre 6 y 7 veces durante su primer año de vida, entre 4 y 5 veces durante el segundo, y 3 veces durante el tercero (Vinuesa *et al.*, 1990). A partir del cuarto año, las hembras mudan anualmente debido a que comienzan a derivar energía en el desarrollo gonadal (Vinuesa *et al.*, 1991). Las hembras alcanzan la madurez gonadal a los 5 años de edad o entre los 65 y 75 mm Lc, y los machos a los 4 años, cuando alcanzan los 75 mm Lc (Vinuesa, 1984). Sin embargo, los machos seguirían mudando dos veces al año hasta llegar a la madurez morfométrica, y probablemente funcional, a los 92,6 mm Lc en su 5-6° año de vida (Boschi *et al.*, 1984; Vinuesa *et al.*, 1990; Lovrich y Vinuesa, datos sin publicar) (Fig. 1).

Durante la etapa juvenil, *P. granulosa* crece a un ritmo más lento que *L. santolla* (Lovrich y Vinuesa, 1995). Se estudió el crecimiento en individuos de *P. granulosa* entre 12 y 60 mm Lc. En este rango de tallas, el incremento por muda es

independiente de la talla, del 13% de la talla previa a la muda, y ocurren 14 mudas que abarcan 8 años de vida. Los individuos <40 mm Lc mudan dos veces al año, a fines de la primavera- principios del verano y en el invierno, mientras que los individuos entre 40-57 mm Lc lo hacen anualmente. Las hembras omiten la muda invernal al menos 3 años antes de su madurez gonadal, que se alcanza, en promedio, a los 60,6 mm Lc. Los machos alcanzan la madurez gonadal al llegar, en promedio, a los 50,5 mm Lc y por medio de una muda más, a los aproximadamente 57 mm Lc, alcanzan la madurez morfométrica (Lovrich y Vinuesa, 1993, 1995). Como se desconoce la tasa de crecimiento de los individuos <12 mm Lc, se especula que la madurez gonadal de las hembras y la madurez morfométrica de los machos se alcanzarían a los 10 años de edad (Fig. 1).

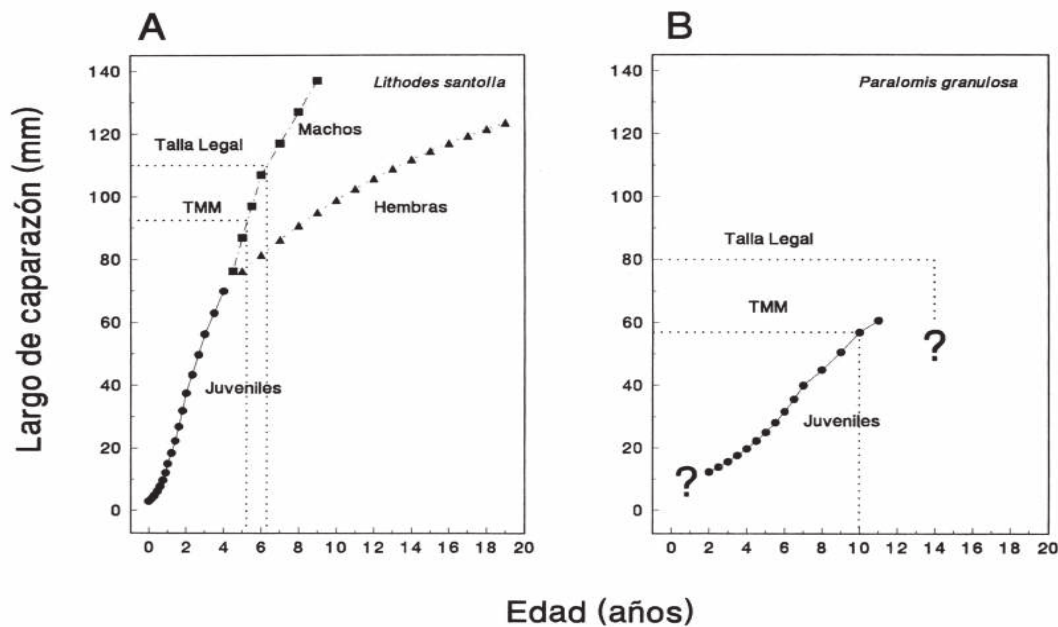


Figura 1. *Lithodes santolla* (A) y *Paralomis granulosa* (B). Modelos de crecimiento: etapa juvenil (1), machos (n), hembras (Y), Referencias: TMM talla de madurez morfométrica; ?: datos desconocidos.

Figure 1. *Lithodes santolla* (A) and *Paralomis granulosa* (B). Growth models: juvenile stage (1), males (n), females (Y), References: TMM morphometric length at maturity; ?: unknown data.

Crecimiento de adultos y reclutamiento a la pesquería

Durante la etapa adulta, el crecimiento de *L. santolla* es mejor conocido que el de *P. granulosa*. En la Fig. 1A se presenta un modelo teórico de crecimiento de *L. santolla* en el que se integra el crecimiento de la etapa juvenil (<75 mm Lc) y adulta de los machos y hembras. En la etapa juvenil, la talla de cada estadio de muda, L_c fue calculada al sumar sucesivamente el incremento por muda a partir de la función del factor de crecimiento: $I=28,7 * e^{-0,0157 L_c}$ (Vinuesa *et al.*, 1990). Para la aplicación de este modelo se supone que en el medio natural, la talla del primer cangrejo y punto de partida del cálculo, es de 3 mm Lc. La talla de los estadios de muda de hembras adultas fue calculada a partir de la función de Hiatt: $L_c = 10,52 + 0,93 L_c$ (Vinuesa y Lombardo, 1982). La talla de los estadios de muda de los machos fue calculada a partir de la matriz de crecimiento de machos calculada por Boschi *et al.* (1984), que a su vez integra datos del Canal Beagle y del Estrecho de Magallanes (Geaghan, 1973). En promedio, el valor de incremento por muda de los machos es de 10 mm Lc. Según este modelo de crecimiento, los individuos machos de *L. santolla* alcanzan la talla de madurez morfométrica de 92,5 mm Lc (Boschi *et al.*, 1984) a los 5 años de edad y la talla legal de 110 mm Lc a partir de los 6 años de edad. En los litódidos, los dos componentes del crecimiento, frecuencia e incremento por muda son dependientes de la temperatura (Stevens, 1990). Por esta razón, el modelo para los machos adultos se debe interpretar con cautela ya que incluye animales del Estrecho de Magallanes, donde la temperatura media anual del agua de mar es de aproximadamente 1°C más alta que la del Canal Beagle y por tanto la tasa de crecimiento puede ser diferente.

En *P. granulosa* la frecuencia de muda probablemente disminuye con el aumento en la talla. Los machos juveniles <40 mm Lc mudan dos veces por año, y aquellos >40 mm Lc mudan anualmente antes de alcanzar la madurez (Lovrich y Vinuesa, 1995). Es de esperar, entonces, que en los adultos la frecuencia de muda sea anual, aunque en los más grandes pueda ser bienal (Hoggarth, 1993). Si el crecimiento de los machos se ve retardado por omitir alguna muda anual, aumentará el tiempo requerido para reclutarlos a la pesquería. Entonces, uno de los elementos biológicos importantes para el manejo de la pesquería es conocer la duración del período intermuda en los machos adultos.

Sobre el exoesqueleto de *P. granulosa* crecen diferentes tipos de organismos. En particular se asientan dos especies de cirripedios *Balanus flosculus* y *B. psittacus*, que pueden brindar la información necesaria sobre la duración del período de intermuda (Gili *et al.*, 1993; Paul, 1986). En cada muda, *P. granulosa* cambia el caparazón, y ofrece una superficie limpia para el asentamiento de epibiontes. Los machos de *P. granulosa* probablemente mudan inmediatamente después del apareamiento, entre diciembre y marzo (observaciones personales). En el Canal Beagle, durante noviembre ocurre el asentamiento de los cirripedios *B. flosculus* (Silva, R., com. pers.). En ese caso, su caparazón sería colonizado por cirripedios recién en noviembre siguiente, unos 8-10 meses después de haber mudado. Entonces, la presencia de cirripedios de tamaño conspicuo indicará que el individuo en cuestión ha omitido la muda correspondiente al verano y probablemente lo haga en el verano siguiente. El mismo fenómeno se verifica en las hembras que omiten una muda por estar portando los embriones en desarrollo, que perderían si mudaran (Lovrich y Vinuesa, 1993).

En los machos de *P. granulosa* la presencia de cirripedios epibiontes aumenta con el tamaño (Fig. 2). En promedio, el 13% de los centollones macho presenta cirripedios sobre sus caparazones, que al discriminarlos por tallas esta frecuencia varía entre 1,7 y 21,5%. En los animales ≥ 80 mm Lc la frecuencia varía alrededor del 20%. Como se señaló antes, este puede ser un indicador de la omisión de muda y es razonable pensar que, al menos, un 20% de los animales ≥ 80 mm Lc muda cada dos años. Es decir, el reclutamiento a las tallas mayores, de interés comercial, cuyo rendimiento en carne es más alto, es más lento que en los juveniles y los adultos <80 mm Lc.

Potencial reproductivo

En otros crustáceos, el potencial reproductivo ha sido cuantificado en función de la fecundidad, edad de madurez sexual, mortalidad por pesca, proporción de hembras en cada clase de talla, y crecimiento de los individuos en la población (Campbell y Robinson, 1983; Shields, 1991). El ciclo reproductivo en los litódidos del Canal Beagle comienza con el apareamiento, que ocurre durante la primavera. En *L. santolla* y *P. granulosa*, en noviembre-diciembre, ocurre el abrazo precopulatorio y posterior apareamiento probablemente entre un individuo macho con el exoesqueleto endurecido, que ha mudado

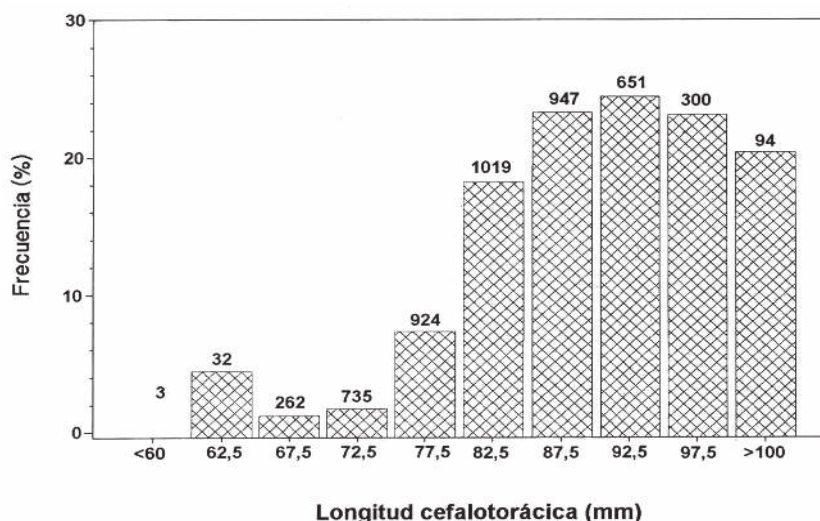


Figura 2. *Paralomis granulosa*. Frecuencia de ocurrencia de cirripedios *Balanus flosculus* y/o *B. psittacus* epibiontes sobre el exoesqueleto de los machos. Los números sobre cada columna indican el tamaño de la muestra.

Figure 2. *Paralomis granulosa*. Frequency of occurrence of cirripeds *Balanus flosculus* and/or *B. psittacus* epibionts on the male exoskeleton. The numbers over each column indicate the sample size.

al menos 8-12 meses antes y una hembra a punto de mudar o recién mudada. Se supone que en la población, las parejas en acoplamiento pueden ser encontradas durante aproximadamente un mes, pero no se conoce la duración individual de una pareja en apareamiento. Si bien no ha sido comprobado para las especies en cuestión, probablemente la fecundación es externa y ocurre inmediatamente después de la oviposición, tal como lo describieron Powell y Nickerson (1965) para *Paralithodes camtschaticus*. Las hembras portan los huevos en la cámara incubatriz (espacio formado por el pleon replegado debajo del cefalotorax) donde se desarrollan hasta su eclosión. En *L. santolla* la embriogénesis dura aproximadamente 10 meses (Vinuesa, 1984) y en *P. granulosa* entre 18 y 22 meses (Lovrich y Vinuesa, 1993). Es decir que, una hembra de *L. santolla* se apareará y producirá huevos una vez al año, mientras que una hembra de *P. granulosa* lo hará en forma bienal.

No se conocen los mecanismos de conformación de la pareja, el tamaño de sus integrantes y si la hembra necesita de la presencia de un macho en cortejo para poder mudar. Desde el punto de vista pesquero, esta última observación es particularmente importante para la productividad de la pesquería. Si la hembra es capaz de mudar sin la compañía de un macho, la receptividad de la hembra disminuiría con el tiempo transcurrido luego de la muda, tal como

sucede en *Paralithodes camtschaticus* (McMullen, 1969). Si coincidentemente, los machos fueran cada vez menos frecuentes en la población por efecto de la mortalidad producida por la pesca, las probabilidades de encuentros macho-hembra, la fecundación y reposición de nuevos individuos serían bajas (Smith y Jamieson, 1991). Los machos de los litódidos son polígamos (Powell *et al.*, 1973) y por ello, otro aspecto a explorar es la cantidad de hembras que es capaz de fecundar un sólo macho durante el período de reproducción. Desde el punto de vista del manejo de la pesquería, permitiría establecer reglas que regulen una proporción de sexos óptima en la población, tal que por debajo de ella se comprometería la frecuencia de apareamiento.

La fecundidad (número de huevos portados por hembra) varía acorde al tamaño de las hembras y sigue una función potencial similar en ambas especies (Fig. 3A). Las hembras de *L. santolla* pueden llevar entre 5.000-32.000 huevos, 59.000 en algunos casos (Guzmán y Ríos, 1986; Vinuesa, 1982), mientras que las de *P. granulosa* portan entre 800-11.000 huevos (Campodonico *et al.*, 1983; Lovrich y Vinuesa, 1993). Estas diferencias en la fecundidad estarían dadas por limitaciones morfométricas de las hembras. Como en los braquiuros, en los litódidos el tamaño corporal de las hembras es uno de los determinantes del potencial

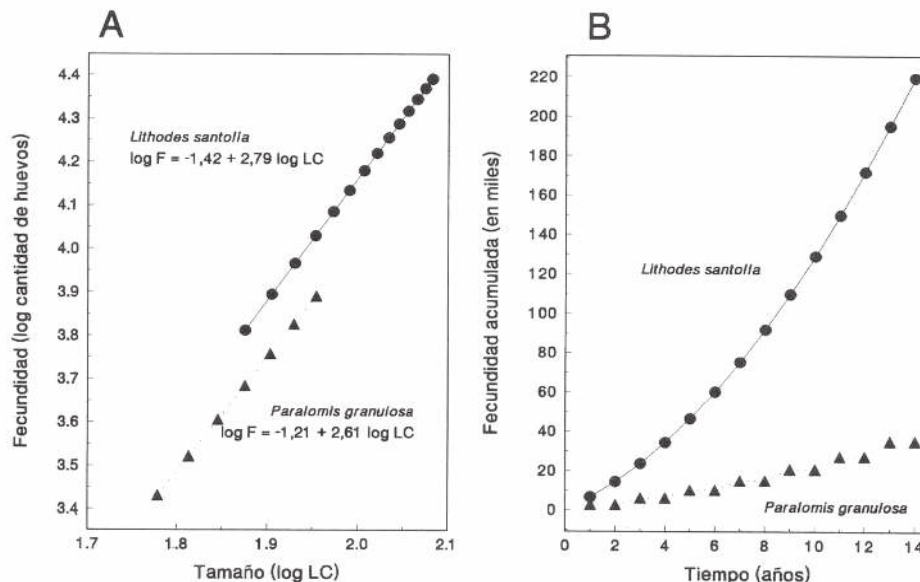


Figura 3. Potencial reproductivo de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*. (A) Fecundidad para ambas especies. (B) Fecundidad acumulada a lo largo de la vida de una hembra adulta.

Figure 3. Reproductive potential of *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa*. (A) Fecundity for both species. (B) Accumulated fecundity along the life span of an adult female.

reproductivo (Hines, 1982; Jensen y Armstrong, 1989; Lovrich, 1991). En ambas especies, el volumen de los oocitos en desarrollo en el ovario y el de los huevos durante la embriogénesis es similar. En consecuencia, sólo el tamaño corporal limita el volumen del ovario y por tanto, el número de huevos que una hembra puede llevar en cada puesta (Lovrich y Vinuesa, 1996).

A lo largo de su vida reproductiva, una hembra de *L. santolla* puede producir 6 veces más huevos que una hembra de *P. granulosa* (Fig. 3B). Desde el punto de vista individual, esta productividad más alta está determinada por dos factores conjuntos. Primero, *L. santolla* alcanza un mayor tamaño corporal y por tanto, puede portar más cantidad de huevos. Segundo, el ciclo reproductivo es de un año, lo que permite a cada hembra aumentar de tamaño al mudar todos los años y así aumentar su productividad total. En cambio, el ciclo reproductivo bienal de las hembras de *P. granulosa*, las obliga a mudar cada dos años, limitando su aumento de tamaño corporal, y por tanto la posibilidad de aumentar su productividad. Desde el punto de vista poblacional, la tasa de reposición de individuos también es más alta en *L. santolla*. El tiempo generacional, entendido como el tiempo que transcurre entre dos generaciones sucesivas, i.e., que un huevo genere otro huevo, es de aproximadamente 12 años

en *P. granulosa* (10 años para alcanzar la madurez gonadal de una hembra y 2 años más para que los embriones de esa misma hembra nazcan) y de 6 años en *L. santolla* (5+1 años). Dicho de otro modo, mientras una hembra de *P. granulosa* cumple su tiempo generacional, dos generaciones completas de hembras de *L. santolla* habrán pasado por la población.

El potencial reproductivo de *Paralomis granulosa* está también limitado porque entre las hembras más grandes de la población existe una proporción importante que no porta embriones, o que el tamaño de la puesta es notablemente más pequeño (Fig. 4) (Campodonico *et al.*, 1983, Hoggarth, 1993, Lovrich y Vinuesa, 1993), aunque sus ovarios estén desarrollados normalmente, i.e., produzcan oocitos aparentemente viables (Lovrich, 1991). Estas observaciones se repiten en poblaciones con diferentes grados de explotación pesquera, como por ejemplo en las Islas Malvinas (tasa de extracción baja), en el estrecho de Magallanes (alta) y en el Canal Beagle (intermedia), lo que hace suponer que es un fenómeno natural. Los estudios realizados en *Paralithodes camtschaticus* revelan que las hembras encontradas en las parejas

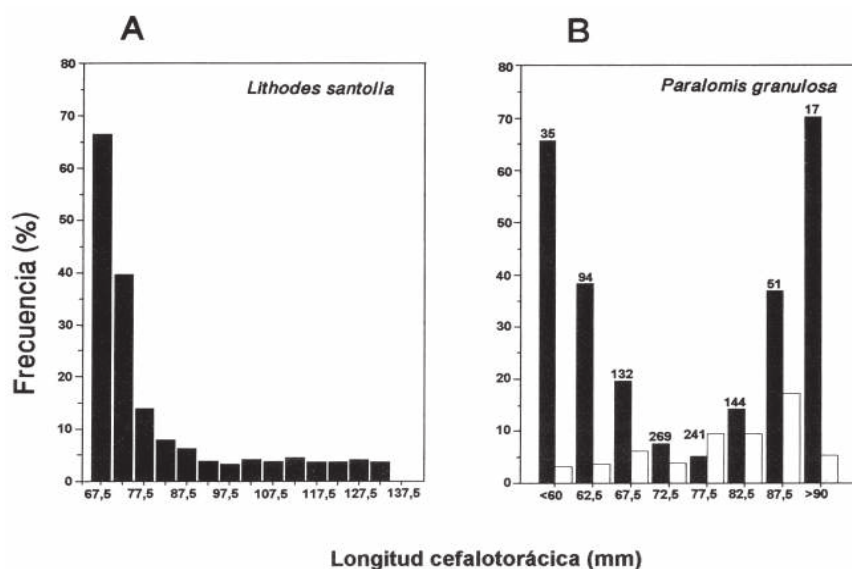


Figura 4. *Lithodes santolla* (A) y *Paralomis granulosa* (B). Frecuencia de ocurrencia de hembras con sedas virginales (barras negras) o con puestas de tamaño significativamente menor (barras blancas). Datos de Bertuche *et al.* (1990) y Lovrich (1995). Los números sobre cada una indican el tamaño de la muestra.

Figure 4. *Lithodes santolla* (A) and *Paralomis granulosa* (B). Frequency of occurrence of females with virginial setae (black bars) or with significantly lesser egg-laid sizes (white bars). Data from Bertuche *et al.* (1990) and Lovrich (1995). Numbers over each column indicate the sample size.

en acoplamiento son notablemente más pequeñas que los machos (Powell y Nickerson, 1965). Si el mismo patrón sucediera en *P. granulosa*, las hembras más grandes, i.e., >80 mm Lc, deben ser fecundadas por machos más grandes que ellas, que son escasos en la población. Consecuentemente, estas hembras más grandes tendrán dificultades para encontrar la pareja adecuada y producir nuevos individuos, que se evidenciará en la población encontrando hembras de gran tamaño con sedas virginales o puestas incompletas (Fig. 4B). Este fenómeno debe diferenciarse del producido por la escasez de machos ≥ 80 mm Lc en la población debido a la mortalidad por la pesca. En este caso, los efectos de la falta de acoplamiento se extenderá también sobre las hembras más chicas. Contrariamente, las hembras de *L. santolla* no evidencian signos de infecundidad al aumentar la talla (Fig. 4A).

LA PESQUERIA DE LA CENTOLLA Y CENTOLLON EN EL CANAL BEAGLE

La pesca de centollas del Canal Beagle se realiza en forma artesanal. Las embarcaciones con menos de 15 m de eslora, están limitadas en su equipamiento y movilidad. La pesca se realiza por medio de

trampas tronco-cónicas, dispuestas en líneas de 10 trampas, en las que se usa carne de consumo humano de descarte como cebo. Las trampas son fondeadas al menos 2-3 días, se revisan, se retira la captura, se seleccionan los animales a desembarcar, y las trampas se vuelven a calar (Boschi *et al.*, 1984). Al final del día, las capturas de centolla y de centollón son desembarcadas en el puerto y son trasladadas inmediatamente a la planta, donde los animales se matan, cocinan y extrae la carne de las patas. El producto final son bloques congelados compuestos por la masa muscular proveniente de las patas. Actualmente, gran parte de la producción es destinada a la exportación, hacia Europa y América del Norte.

Históricamente, las lanchas de pesca pertenecían a las compañías pesqueras instaladas en Ushuaia y los 2-3 tripulantes por embarcación eran sus empleados. Al conjunto de estas lanchas se las ha denominado "flota industrial" por estar ligadas a las plantas de procesamiento. Actualmente, esta fracción de la flota dispone de 800 trampas, posee lanchas más grandes, mejor equipadas, y consecuentemente pueden aplicar un esfuerzo de captura mayor y más eficiente. En contraposición, la "flota artesanal" está compuesta por pequeñas embarcaciones que pertenecen a los propios

pescadores que en conjunto, disponen de 100-150 trampas. A partir de 1991, comenzaron a pescar centolla y centollón que abastecen al mercado local y, eventualmente, venden la captura a las plantas procesadoras. En 1994, la flota artesanal fue responsable del 17 y 6% de los desembarques de centolla y centollón, respectivamente (Anónimo, 1995).

Localización geográfica

La pesquería de centolla y centollón de Tierra del Fuego se ha desarrollado en el sector argentino del Canal Beagle, y en la costa austral de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Fig. 5). El Canal tiene un ancho promedio de 5 km, y está delimitado al norte por la Isla Grande, y al sur por las Islas Hoste,

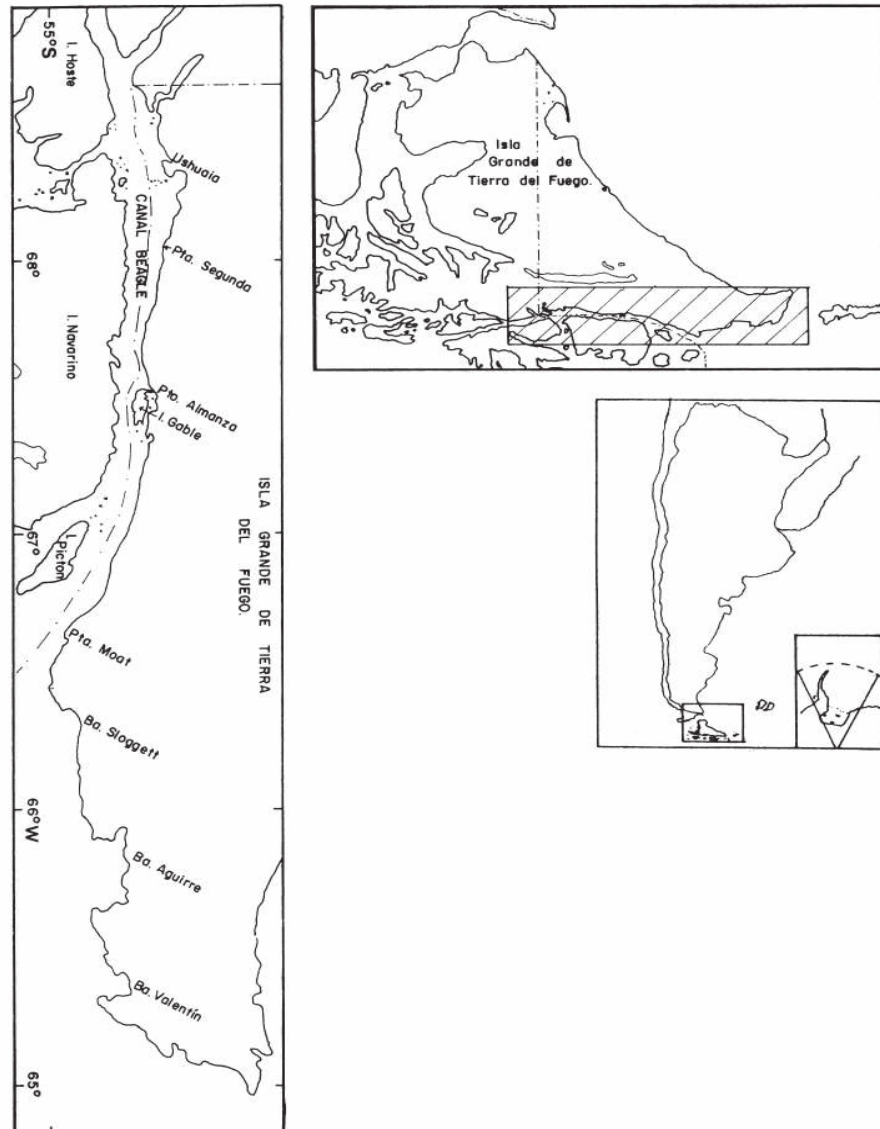


Figura 5. Canal Beagle, localización geográfica.

Figure 5. Channel Beagle, geographic location.

Navarino, Picton y Nueva.

Actualmente, se pueden definir tres áreas con diferente intensidad de explotación. La primera es el área del Canal cercana a la ciudad de Ushuaia comprendida entre límite occidental con Chile hasta la Isla Gable, de aproximadamente 114 km² de superficie. Desde la década de 1930 hasta fines de 1980, los desembarques provinieron casi exclusivamente de esta área (Boschi *et al.*, 1984). Los descensos en los rendimientos de captura, principalmente de centolla, promovieron la expansión de la pesquería hacia el este. Sin embargo, a partir de 1994 el área comprendida entre el límite occidental y Punta Segunda ha sido vedada y sólo se permite la pesca de centollón a los pescadores artesanales en la Bahía Ushuaia, hecho que obligó a la flota industrial a operar entre Puerto Almanza y Punta Moat. La segunda es el área al este de la Isla Gable, entre Puerto Almanza y Punta Moat, de aproximadamente 120 km² de superficie, que actualmente es explotada por la flota industrial y parte de la flota artesanal, y donde se extrae principalmente centollón. Es probable que a las tasas actuales de extracción la densidad de población de centollón disminuya al punto de no ser rentable, y la pesca se desplace más aún hacia el este. La tercera es la que comprende las bahías del este de la Isla Grande que están actualmente sin explotar. En muestreos de prospección allí realizados, se han encontrado ejemplares de centolla de talla promedio

de 120 mm Lc, que comparados a las tallas promedio del área de Ushuaia (Tabla 1), sugiere excelentes rendimientos para el desarrollo de una nueva pesquería, alternativa a las dos áreas de explotación actuales (Lovrich, 1995).

Desembarques

En los últimos 25 años y anualmente, la pesquería mixta argentina de centolla y centollón del Canal Beagle ha sido responsable de alrededor del 10% de los desembarques conjuntos de las pesquerías argentinas y chilenas de Tierra del Fuego. Los desembarques de ambas especies han sido generalmente dependientes de las fluctuaciones en los rendimientos y de las vedas de las pesquerías de los cangrejos del Mar de Bering, principalmente de la centolla de Alaska *Paralithodes camtschaticus* (Montero, 1985). Los desembarques máximos de centolla en Chile han sido de 2.755 t durante 1983, mientras que en el Canal Beagle, Argentina fueron 320 t en 1974 (Fig. 6). Durante el período 1967-1982, los desembarques de centolla oscilaron alrededor de las 200 t anuales, y han experimentado un descenso más o menos constante a partir de 1982. Este descenso en los rendimientos de centolla promovió la pesca del centollón. Su desembarque máximo se registró en Chile en 1991 con aproximadamente 3.400 t (Vinuesa *et al.*, 1996), mientras que en el Canal Beagle, Argentina los desembarques han oscilado alrededor de 160 t entre 1985 y 1991. Sin embargo, en el período 1992-

Tabla 1. *Lithodes santolla*. Evolución temporal de los principales parámetros poblacionales de la centolla del Canal Beagle (límite occidental. Gable). Todos los datos provienen de muestreos realizados con trampas comerciales.

Table 1. *Lithodes santolla*. Temporal evolution of available main population parameters, for the antarctic king crab population of Canal Beagle's are, between the west limit and Gable Island. All data comes from samples taken with commercial traps.

Año	Fuente	CPUE (ejemplares/ trampa)	Machos Lc medio (mm)	Machos >110 mm Lc (%)	Hembras Lc medio (mm)	Hembras ovígeras (%)
1975	Bertuche <i>et al.</i> (1990)	11,6	108,2	–	93,2	–
1981	Bertuche <i>et al.</i> (1990)	9,3	102,3	24,1	90,1	86,3
1988	Bertuche <i>et al.</i> (1990)	–	94,9	13,5	84,2	7 ^(1,2) – 76,5
1989	Bertuche <i>et al.</i> (1990)	5,2	94,3	12,6	83,6	80,0
1994	Anónimo (1995)	1,3	–	–	90,1	38,0
1996	Datos autor	1,8 ⁽³⁾	95,4	22,4	93,9	66,7 ⁽²⁾

(1) datos de Vinuesa y Lovrich (1992)

(2) sólo se consideran las hembras >75 mm Lc

(3) datos corregidos a 48 h de pesca

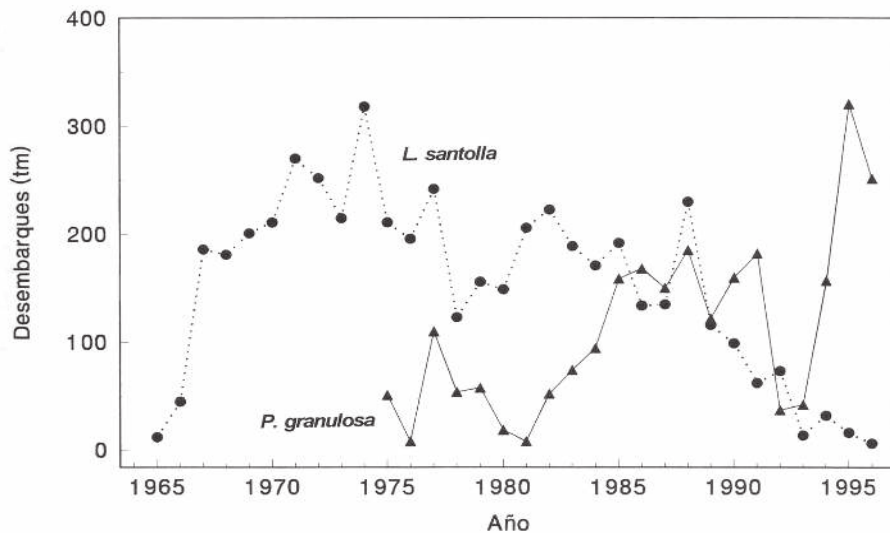


Figura 6. Desembarques de *Lithodes santolla* (●) *Paralomis granulosa* (▲) en el puerto de Ushuaia. Los valores de 1996 corresponden al período enero-julio (Fuentes: Anuarios estadísticos de Tierra del Fuego y Dirección Provincial de Recursos Naturales).

Figure 6. *Lithodes santolla* (●) and *Paralomis granulosa* (▲) landings in Ushuaia port. Values for 1996 belong to the January-July period (Sources: Statistical annual reports of Tierra del Fuego and Dirección Provincial de Recursos Naturales).

1995 los abruptos descensos e incrementos en los desembarques de centollón se deben, principalmente, a la variación en la demanda del producto en el mercado internacional.

Estructura poblacional

La evolución de algunos parámetros poblacionales de la centolla entre 1975 y 1996 demuestra claramente el efecto de la pesca sobre la población. El descenso de las tallas promedio de los machos y de las hembras capturados por las trampas, de la proporción de machos de tamaño legal, de la frecuencia de hembras ovígeras, de la abundancia relativa y los desembarques, sugieren que la pesca extrajo de la población los animales más grandes encontrados en la población, independientemente de su sexo (Tabla 1, Fig. 6). La extracción de hembras se ve confirmada por una proporción sexual constante de 0,8 machos: 1,2 hembras entre 1979 y 1989 (Bertuche *et al.*, 1990), que en una situación extractiva de machos exclusivamente, como se prevee legalmente, debería estar progresivamente sesgada hacia las hembras. Consecuentemente, en 1994, se vedó la pesca de centolla en el área cercana a Ushuaia (límite

occidental-Punta Segunda) principalmente con el fin de permitir la recuperación del stock comercial de la población.

La primera etapa de recuperación consiste en restablecer el potencial reproductivo de la población, que se estima lograr al permitir que los machos alcancen un tamaño adecuado para acoplarse eficientemente, que se evidenciará por el aumento de la proporción de hembras ovígeras. Los resultados obtenidos a principios de 1996, dos períodos reproductivos después del establecimiento de la veda de pesca, demostraron que la proporción de hembras ovígeras >75mm está efectivamente en restablecimiento (Tabla 1). La segunda será la recuperación del stock comercial, que se logrará al haber proporciones adecuadas de machos >110 mm Lc en la población, y dependerá de la abundancia actual de juveniles, de su tasa de crecimiento y del nuevo aporte que realicen las hembras a la población en recuperación. En 1996, la abundancia relativa medida como captura por unidad de esfuerzo (CPUE) sigue siendo baja, aunque aumentó el 40% respecto de 1994 (Tabla 1). Asimismo, el 95% de los machos capturados por las trampas fueron ≤ 120 mm Lc y el 78% sublegales (<110 mm Lc),

pertenecientes a 3 clases de talla: 75,90 y 105 mm Lc. Los últimos probablemente reclutaron a la talla legal >110 mm Lc durante el período de muda de abril de 1996, mientras que los de la talla de 90 mm Lc alcanzarán la talla legal mudando en el invierno de 1996 y en abril de 1997. Siguiendo el mismo razonamiento, la talla de 75 mm Lc se reclutará a la pesquería en dos años (*cf.* Fig. 2). En una situación óptima de explotación comercial y para lograr la estabilidad de los desembarques, se debería extraer machos de varias clases >110 mm Lc (Otto, 1992). Por tanto, será necesario esperar también a que los animales que se vayan reclutando al stock comercial crezcan a tamaños mayores. Restaría conocer la abundancia y la estructura de tallas poblacional de la centolla en el área vedada para, junto a la función de crecimiento, poder predecir la fecha posible de la apertura a la pesca.

En el centollón, el conocimiento de parámetros poblacionales útiles para el manejo de la pesquería es escaso. Las CPUEs son muy variables: en enero-marzo de 1996 fueron, en promedio, de 65 ± 52 animales por trampa, de los cuales el $30 \pm 15\%$ fue de tamaño legal (>80 mm Lc). Esto equivale, a aproximadamente $8 \text{ kg} * \text{trampa}^{-1}$ de animales de talla legal (desembarcados). Para esta población no existen aún estimaciones de la abundancia absoluta. Las estructuras de tallas de las hembras muestreadas a bordo de las embarcaciones de pesca y de los machos desembarcados en 1990, 1995 y 1996 son relativamente estables (Fig. 7). La moda de la distribución de tallas de las hembras varía entre 68 y 76 mm Lc, mientras la de los machos es de 82 mm Lc en todos los períodos estudiados. En contraposición, en un período de pesca relativamente corto de 2-3 años, al aplicar un esfuerzo pesquero elevado en un área pequeña del sector chileno del Canal Beagle o del Estrecho de Magallanes, se registró una disminución en la moda de la distribución de los machos, de 86 a 74 mm Lc y de 92 a 74 mm Lc, acompañado con un descenso en la CPUE a la mitad de los valores originales de aproximadamente 4 o $9 \text{ kg} * \text{trampa}^{-1}$ de animales desembarcados, respectivamente (Campodónico *et al.*, 1983). La experiencia chilena demuestra que la población de *P. granulosa* es muy sensible a las tasas de extracción elevadas, probablemente debido a la baja tasa de reposición de individuos a la población, como se ha discutido antes.

En el Canal Beagle, Argentina, el esfuerzo pesquero dedicado al centollón ha sido muy variable, aunque no existe cuantificación al respecto.

Entre 1985 y 1991 las empresas pesqueras se autoimpusieron un cupo máximo mensual de desembarque para esta especie a causa de su nivel de comercialización. Consecuentemente en ese período, los desembarques variaron alrededor de 150 t (fig. 6). En 1995, los desembarques duplicaron los del período antes mencionado, luego de dos años de desembarques inferiores a 45 t. De estas observaciones surge que el esfuerzo desplegado durante 1995 no ha tenido impacto en la estructura de la población. Sin embargo, es necesario monitorear en forma regular la estructura poblacional, i.e., estructura de tallas, proporción de hembras ovígeras y de machos de talla legal, para detectar preventivamente cualquier signo de sobrepesca. El desembarque de las hembras o de machos <75 mm Lc no es de cuidado, porque no son comercialmente aptos por tener patas relativamente más pequeñas y su rendimiento en carne es más bajo (Campodónico *et al.*, 1983). No obstante, al extraer en forma intensiva y sistemática los machos más grandes de la población, se restarán posibilidades de fecundación y reposición de nuevos individuos.

Reglamentaciones

En Argentina, la reglamentación vigente en la pesquería mixta de centolla y centollón tiene como objetivo primario la preservación del potencial reproductivo de la especie, i.e., se protegen las hembras, los períodos de muda de las hembras y de reproducción, y se permite que los machos se apareen al menos una vez antes de alcanzar la talla legal. La reglamentación está impuesta mediante una ley provincial y se basa en tres aspectos: (i) En noviembre y diciembre existe una veda a la pesca de ambas especies. (ii) Sólo se permite el desembarque de ejemplares macho de tamaño ≥ 110 mm Lc para la centolla y ≥ 80 mm Lc para el centollón. Se prohíbe expresamente el desembarque de hembras de ambas especies. (iii) El conjunto de la flota pesquera del Canal Beagle está limitada a pescar con un máximo de 1.000 trampas por temporada de pesca, que cada embarcación puede calar con la frecuencia deseada.

Sin embargo, la explotación de la pesquería de la centolla ha incurrido permanentemente en la violación de las reglamentaciones, promovida en parte por la falta de controles pesqueros adecuados. El desembarque de centollas sublegales, i.e., hembras y machos de <110 mm Lc, ha sido una práctica habitual, y los efectos son evidentes en la población en el área cercana a Ushuaia que derivó en la veda impuesta en 1994 (Tabla 1).

Se considera que la determinación de los valores de 110 ó 80 mm Lc para la talla mínima de desembarque de los machos de cada especie es algo arbitraria y no protege eficazmente el potencial reproductivo de la población. Particularmente en la centolla, es necesario validar la utilidad de esta herramienta de manejo de la pesquería, estimando si realmente los machos <110 mm Lc son

funcionalmente maduros, i.e., capaces de acoplarse exitosamente. La evaluación de un acoplamiento exitoso no está solo dado por la inducción del desove en la hembra, sino que los embriones deben ser viables y llegar a producir individuos que recluten a la población. En *Paralithodes camtschaticus* del Mar de Bering, los machos morfométricamente inmaduros y los maduros más chicos son capaces de acoplarse.

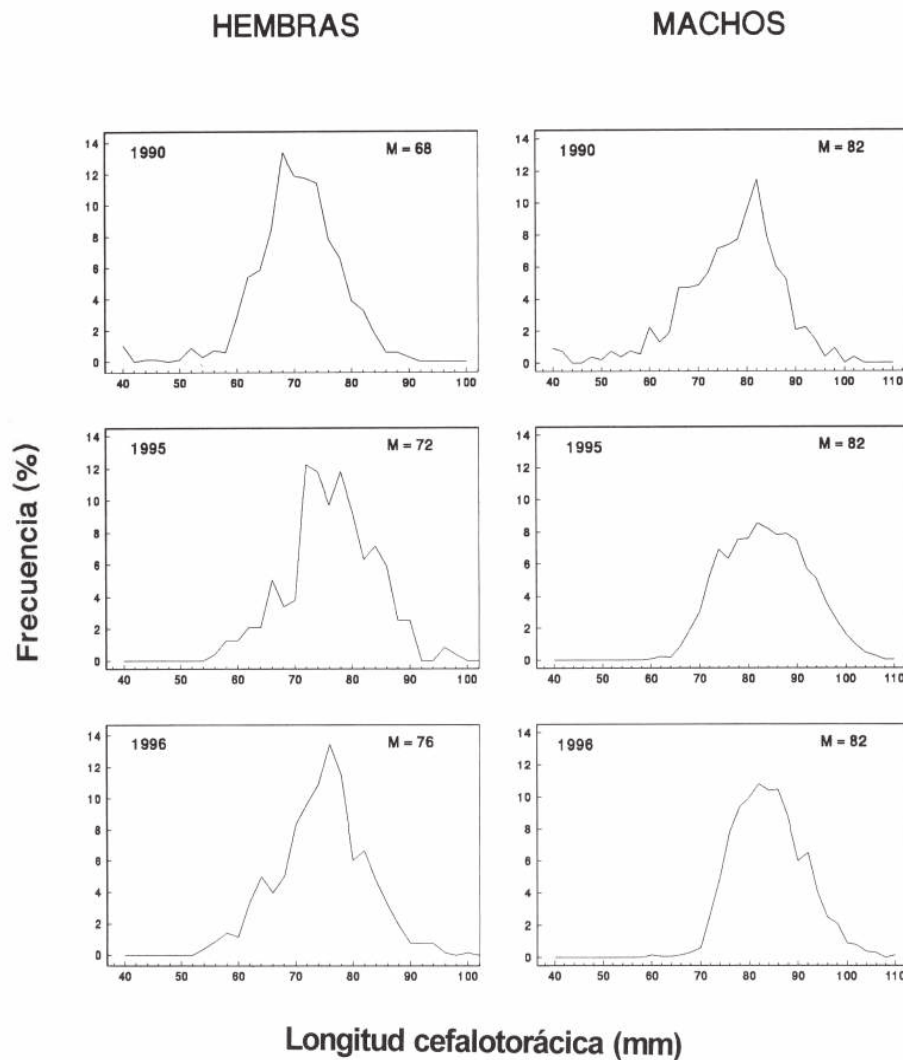


Figura 7. *Paralomis granulosa*. Estructura de tallas de la fracción de hembras de la población muestreada a bordo de las embarcaciones de pesca y estructura de tallas de la fracción de machos seleccionados para el desembarque. M: moda de la distribución.

Figure 7. *Paralomis granulosa*. Length structure of the female fraction of the population sampled on-board the fishing vessels and length structure of the male fraction selected for landing. M: mode of the distribution.

No obstante, la viabilidad de los huevos producidos es menor cuando los machos participantes del acoplamiento son más chicos, y además disminuye en los acoplamientos sucesivos que ocurren en la época reproductiva (Paul y Paul, 1990). Por otra parte, en *L. santolla*, la brecha entre la madurez morfológica de 92,5 mm Lc y la talla legal es muy estrecha, de casi 20 mm Lc, que se alcanza en dos estadios de muda. Por efecto de la pesca, por negligencia o confusión, existe el riesgo de extraer machos de los estadios de muda presumiblemente reproductores y así comprometer seriamente la reposición de nuevos individuos en la población. Por ejemplo, en *P. camtschaticus* la talla de madurez morfológica es de 103 mm Lc, los machos que participan del acoplamiento son >120 mm Lc y la talla legal mínima impuesta es de 140 mm Lc (Paul, 1992). Este mismo razonamiento es válido para el centollón. Sin embargo, si se juzga necesario un aumento en la talla legal, se debe anticipar que el reclutamiento a la fracción comercial será más lento por la probable omisión de la muda anual (Fig. 2).

La imposición de un número fijo y máximo de trampas debe ser también revisada. La cantidad limitada de 1.000 trampas por temporada de pesca da la impresión que el esfuerzo de captura está siendo controlado. Sin embargo, este tipo de normas de regulación es efectiva cuando las temporadas de pesca son cortas, de aproximadamente 1-2 meses (Greenbergh y Herrmann, 1993). Al tener una temporada de pesca que se extiende durante 10 meses, la frecuencia con que se revisan las trampas puede ser muy variable e impactar directamente sobre el esfuerzo total de pesca. Por ejemplo, los sitios con rendimientos más altos podrán ser visitados más frecuentemente, e.g. 2-3 veces por semana, y así aumentar el esfuerzo pesquero manteniendo el mismo número de trampas.

Acorde al desarrollo actual de la pesquería y a la biología de las especies que la componen, se ha sugerido una herramienta de control y manejo, complementaria a las actualmente en vigencia (Lovrich y Vinuesa, 1996). Se ha planteado reglamentar la pesca sobre la base de la productividad de cada especie y al esfuerzo pesquero que cada fracción de la flota pesquera puede desarrollar. Así, la flota industrial, que puede aplicar un esfuerzo de pesca más alto y puede acceder a expandirse geográficamente, debería ser estimulada a pescar proporcionalmente más centolla que centollón, y preferentemente en áreas sin explotar. Como ha ocurrido entre 1967 y 1982, esta población

probablemente soporte esfuerzos pesqueros más altos, aunque moderados, comparada a la población de centollón. La flota artesanal, que está restringida a operar cerca de la ciudad de Ushuaia, debería ser alentada a explotar el centollón a tasas de extracción tales que no afecten su potencial reproductivo.

La conservación de la pesquería a nivel internacional debe merecer atención prioritaria. Es altamente probable que los animales a cada lado del límite internacional entre Argentina y Chile pertenezcan a la misma población, cuya explotación se comparte por embarcaciones de las dos naciones. Aunque en ciertas áreas el intercambio de los estadios bentónicos parezca estar restringido por la barrera que impondrían las profundidades de hasta 200 m, en otros sectores del Canal Beagle poco profundos el intercambio es posible (Bertuche *et al.*, 1990). No obstante, *P. granulosa* fue encontrado a 336 m de profundidad (Gorny *et al.*, 1996), lo que indica que no existirían restricciones para las migraciones en sentido Norte-Sur.

Desde 1983 no existen datos pesqueros ni poblacionales sobre la pesquería en el sector chileno del Canal Beagle, y solo se supone que en la actualidad el esfuerzo pesquero allí es 4-5 veces más alto que en el sector argentino. Desde el punto de vista administrativo, no existen canales formales de cooperación e intercambio de información entre los entes que regulan la pesca. Entonces, es absolutamente necesario que el manejo de la pesquería del Canal Beagle tenga características internacionales y se tomen decisiones conjuntas. Por ejemplo, en el actual esquema de manejo de la pesquería se debería acordar en forma binacional las tallas legales para cada especie, las temporadas y la distribución del esfuerzo de pesca, para lograr rendimientos sostenidos en el tiempo, y por tanto la explotación continua.

AGRADECIMIENTOS

El Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas ha financiado gran parte de los estudios del Canal Beagle mediante varios subsidios de investigación al Dr. Julio H. Vinuesa. El autor obtuvo financiamiento adicional del American Museum of Natural History-Lerner Gray Memorial Fund for Marine Research, y para 1995-1996, un subsidio de reinstalación de becarios argentinos en el exterior de la Fundación Antorchas. Pesquera del Beagle S.A. ha colaborado permanentemente

permitiendo el embarque en sus lanchas y la visita a su planta procesadora. Javier A. Calcagno de la Universidad de Buenos Aires determinó las especies de cirripedios epibiontes y Alberto Villarreal realizó la cartografía. Los comentarios sobre el manuscrito de Julio H. Vinuesa, Miguel Casalnuovo y de los tres árbitros han servido para mejorar su presentación.

REFERENCIAS

- Anónimo. 1995.** Estado actual de la legislación y manejo de los recursos centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) en el Canal Beagle. Dirección General de Recursos Naturales, Provincia de Tierra del Fuego, 19 pp.
- Bertuche, D.A., J.G. Wyngaard, C.E. Fischbach y E.E. Boschi. 1990.** Population structural variation of the southern king crab, *Lithodes santolla*, of the Canal Beagle, Argentina, from 1975 to 1989. *In:* B. Melteff (ed.). Proc. Int. Symp. King and Tanner crabs, Nov. 1989, Anchorage, AK, Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04. pp. 411-426.
- Boschi, E.E. 1996.** Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. Invest. Mar., Valparaíso, en el presente volumen.
- Boschi, E.E., D.A. Bertuche y J.G. Wyngaard. 1984.** Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarctica*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Contribución N° 441 INIDEP Mar del Plata. República Argentina, 1-74.
- Campbell, A. y D.G. Robinson. 1983.** Reproductive potential of three American lobster (*Homarus americanus*) stocks in the Canadian maritimes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1958-1967.
- Campodonico, I. 1971.** Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en condiciones de laboratorio. (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae). An. Inst. Pat., Punta Arenas, 2: 181-190.
- Campodonico, I. y L. Guzmán. 1981.** Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions. (Decapoda, Anomura, Lithodidae). Crustaceana, 40: 272-285.
- Campodonico, I., M.B. Hernández y E. Riveros. 1983.** Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XIIª Región. Informe consolidado: Recurso Centollón. Inf. Inst. Pat., 25: 97 pp.
- Castilla, J.C. 1985.** Food webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. *In:* W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws (eds.). Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer-Verlag, Berlin, pp. 407-414.
- Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR). 1995.** Report of the fourteenth meeting of the scientific committee. SC-CAMLR-XIV, pp. 309-312.
- Comeau, M. y G.Y. Conan. 1992.** Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 2460-2468.
- Conan, G.Y. y M. Comeau. 1986.** Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1710-1719.
- Conan, G.Y., R.W. Elnor y M. Moriyasu. 1990.** Review of literature on life histories in the genus *Chionoecetes* in light of the recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in Eastern Canada. *In:* B. Melteff (ed.). Proc. Int. Symp. King and Tanner Crabs, Alaska. Alaska Sea Grant College Program Rep. AK-SG 90-04. pp. 163-179.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 1994.** Estadísticas de pesca: capturas y desembarques, 1992. Vol. 74: 678 pp.
- Geaghan, J. 1973.** Resultados de las investigaciones sobre la centolla *Lithodes antarctica* (Jacquinot) realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes. Publs. Inst. Fom. Pesq., Santiago, 52: 70 pp.
- Gili, J.M., P. Abello y R. Villanueva. 1993.** Epibionts and intermoult duration in the crab *Bathynectes piperitus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 98: 107-113.
- Greenberg, J.A. y M. Herrmann. 1993.** Some economic impacts of pot limits in the Bristol Bay red king crab fishery. *In:* G. Kruse, D.M. Eggers, R.J. Marasco, C. Pustzke and T.J. Quinn II (eds.). Proc. Symp. Management of Exploited Fish. Lowell Wakefield Fisheries Symposium, pp. 705-721.
- Gorny, M., W.E. Arntz y R. Soto. 1996.** Crustacea Decapoda: Report on the anomuran and brachyuran crabs. *In:* W. Arntz y M. Gorny (Eds). Cruise report of the joint Chilean-German-Italian Magellan "Victor Hensen" Campaign in 1994. Ber. Polarforsch., 190: 60-63.

- Guzmán, L. y C. Ríos. 1986.** La doble exponencial potencial, una nueva función para describir la relación talla/fecundidad en la centolla (*Lithodes antarcticus* Jacquinot). In: P. Arana. (ed.), La pesca en Chile. Escuela de Ciencias del Mar, Valparaíso, 103-112.
- Hines, A.H. 1982.** Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. Mar. Biol., 69: 309-320.
- Hoggarth, D.D. 1993.** The life history of the lithodid crab, *Paralomis granulosa*, in the Falkland Islands. ICES J. Mar. Sci., 50: 405-424.
- Jensen, G.C. y D.A. Armstrong. 1989.** Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a cogener, *P.camtschatica*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 932-940.
- Lovrich, G.A. 1991.** Reproducción y crecimiento del centollón, *Paralomis granulosa* (Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 160 pp.
- Lovrich, G.A. 1995.** Prospección pesquera de centolla y centollón en Puerto Español y Bahía Aguirre, Tierra del Fuego, 1995. Contribución Científica CADIC, 19: 11 pp.
- Lovrich, G.A. y J.H. Vinuesa. 1993.** Reproductive biology of the false southern king crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. US Fish. Bull., 91: 664-675.
- Lovrich, G.A. y J.H. Vinuesa. 1995.** Growth of juvenile false southern king crab *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. Sci. Mar., 59: 87-94.
- Lovrich G.A. y J.H. Vinuesa. 1996.** Reproductive strategies of the two lithodids in Tierra del Fuego. A complementary management tool in a changing fishery. In: B. Baxter (ed.). Proc Int. Symp. biology, management, and economics of crabs from high latitude habitats. Alaska Sea Grant College Program. (en prensa).
- McMullen, J. 1969.** Effects of delayed mating on the reproduction of king crab *Paralithodes camtschatica*. J. Fish. Res. Bd. Can., 26: 2337-2740.
- Montero, G.A. 1985.** Chilean king crab exports in international markets. In: B. Melteff (ed.). Proc. Int. King Crab. Symp. Anchorage, AK, University of Alaska, Alaska Sea Grant Report N° 85-12, pp. 419-445.
- Otto, R.S. 1992.** Management and assessment of Eastern Bering Sea king crab stocks. G.S. Jamieson and N. Bourne (eds.). North Pacific Workshop on stock assessment and management of invertebrates. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 92: 93-106.
- Otto, R.S. y R.A. MacIntosh. 1996.** Observations on the biology of the lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean near South Georgia. In: B. Baxter (ed.). Proc. Int. Symp. biology, management, and economics of crabs from high latitude habitats. Alaska Sea Grant College Program. (en prensa).
- Paul, A.J. 1986.** Encrusting barnacles as ageable tags on Gulf of Alaska. Alaska Sea Grant Reports, 68-02, 28 pp.
- Paul, A.J. 1992.** A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity. Amer. Zool., 32: 534-540.
- Paul, J.M. y A.J. Paul. 1990.** Breeding success of sublegal size male red king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Lithodidae). J. Shellfish Res., 9: 29-32.
- Powell, G.C., K.E. James y C.L. Hurd. 1973.** Ability of male king crab *Paralithodes camtschatica* to mate repeatedly. US Fish Bull., 72: 171-179.
- Powell, G.C. y R.B. Nickerson. 1965.** Reproduction of king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). J. Fish. Res. Bd. Can., 22 : 101-111.
- Sainte-Marie, B. y G.A. Lovrich. 1994.** Delivery and storage of sperm at first mating of female *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae) in relation to size and morphometric maturity of male parent. J. Crustacean Biol., 14: 508-521.
- Sainte-Marie, B. S. Raymond y J.-C. Brêthes. 1995.** Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 52: 903-924.
- Shields, J.D. 1991.** The reproductive ecology and fecundity of *Cancer* crabs. In: Wenner and A. Kuris (eds.). Crustacean egg production. A.A. Balkema. Rotterdam, pp. 193-213.
- Smith, B.D. y G. Jamieson. 1991.** Possible consequences of intensive fishing for males on the mating opportunities of Dungeness Crabs. Trans. Am. Fish. Soc., 120: 650-653.

- Stevens, B.G. 1990.** Temperature-dependent growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschatica*) and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the Eastern Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1307-1317.
- Vinuesa, J.H. 1982.** Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 144 pp.
- Vinuesa, J.H. 1984.** Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Contribución N° 441 INIDEP, Mar del Plata, Republica Argentina, 75-95.
- Vinuesa, J.H. y R. Lombardo. 1982.** Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla *Lithodes antarcticus* Jacquinot. *Physis*, sec A, 40(99): 59-74.
- Vinuesa, J.H., L.I. Comoglio y G.A. Lovrich. 1990.** Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel. *In:* B. Melteff (ed.). *Proc. Int. Symp. King and Tanner Crabs, Alaska*. Alaska Sea Grant College Program Rep. AK-SG 90-04, pp. 259-271.
- Vinuesa, J.H., L. Ferrari y R.J. Lombardo. 1985.** Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Mar. Biol.*, 85: 83-88.
- Vinuesa, J.H., L. Guzmán y R. González. 1996.** Overview of southern king crab and false king crab fisheries in the Magellanic Region. *In:* B. Baxter (ed.). *Proc. Int. Symp. biology and management, and economics of crabs from high latitude habitats*. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG (en prensa).
- Vinuesa, J.H., G.A. Lovrich y L.I. Comoglio, 1989.** Temperature-salinity effects on the development of false southern king crab (*Paralomis granulosa*) *Thalassas*, 7: 51-56.
- Vinuesa, J.H., G.A. Lovrich y L.I. Comoglio. 1991.** Maduración sexual y crecimiento de las hembras de centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el Canal Beagle. *Biota*, 7: 7-13.

Recibido el 13 de mayo de 1996.

Aceptado el 24 de septiembre de 1996.