

Las centollas colonizan la Antártida

Gustavo A. Lovrich
CADIC-CONICET

Sven Thatje
National Oceanographic Centre de la Universidad de Southampton, Inglaterra.

Javier Calcagno
UBA y CONICET

Klaus Anger
Biologische Anstalt Helgoland-AWI y Universidad de Oldenburg

Es conocido que en la Antártida no viven cangrejos. El hallazgo en los últimos años de centollas podría estar anunciando la futura conquista de la Antártida por los cangrejos.

Los crustáceos como los langostinos, camarones y centollas constituyen delicadezas culinarias a las que acceden pocos y selectos comensales. Las centollas son un plato típico para los viajeros que llegan al fin del mundo, a Ushuaia, porque justamente Tierra del Fuego es el lugar de Sudamérica con mayor abundancia de estos crustáceos, y donde se ha desarrollado una pesquería durante las últimas cuatro décadas (figura 1, recuadro 'Crustáceos, decápodos y –además– cangrejos'). Hasta hace pocos años era universalmente aceptada la ausencia de cangrejos en la Antártida, pero hallazgos recientes de centollas en aguas cercanas a la Península Antártica nos desafían a explicar su existencia como el único cangrejo en los mares más fríos del planeta.

Los decápodos del Océano Austral en un contexto evolutivo

La Antártida se mantiene hoy en un aislamiento prácticamente infranqueable, rodeada por mares fríos y profundos. Pero este no ha sido siempre el caso, y si pudiéramos retroceder lo suficiente en el tiempo –unos 200 millones de años (Ma)–, veríamos que los continentes del hemisferio sur se hallaban más próximos entre sí, formando un supercontinente llamado Gondwana, con un clima más templado que el actual (ver recuadro 'Marco geológico y climático'). La fauna marina antártica y subantártica tienen un origen común –denominada en algunos casos gondwánico– y algunos grupos animales pueden ser hallados en el registro fósil hasta el Mesozoico (250 Ma) o Paleozoico (540 Ma). Los cambios climáticos drásticos, como por ejemplo las glaciaciones, provocaron –particularmente en la plataforma continental y en partes someras sobre el talud continental de la Antártida– la extinción de algunos grupos y crearon nuevos ambientes colonizables por otros animales.

Los crustáceos decápodos representan uno de los misterios sin resolver de la investigación de la biodiversidad marina antártica. En las aguas subantárticas viven unas 120 especies de camarones y cangrejos, una diversidad relativamente alta comparada con la fauna antártica, constituida por solamente 5 especies de camarones que habitan la plataforma continental del Mar de Weddell (figura 2). Durante el Cretácico tardío-Cenozoico temprano (aproximadamente 70 Ma), la provincia paleobiogeográfica Austral (un área marina con fauna similar que abarcaba lo que hoy es Australia, Nueva Zelanda, sur de Sudamérica, India oriental y las diferentes placas tectónicas que hoy constituyen la Antártida) tenía un clima templado, favorable para el desarrollo de los decápodos, tal como se evidencia en el registro

fósil. El enfriamiento de la Antártida –que tuvo lugar entre 30 y 15 Ma (ver recuadro 'Marco geológico y climático')– como consecuencia de la deriva continental y procesos oceanográficos asociados, hasta hoy parece ser la causa más importante de la extinción de los cangrejos y de la drástica disminución en la diversidad de los decápodos.

En los crustáceos, la tolerancia al frío requiere, en primer lugar, un ajuste de la capacidad funcional de los mecanismos de provisión de oxígeno tales como ventilación y circulación (ver recuadro 'Límites a la adaptación al frío'). En los cangrejos 'verdaderos' (o braquiuros, ver ejemplo en el recuadro 'Crustáceos, decápodos y –además– cangrejos'), este ajuste estaría impedido por la incapacidad de mantener bajas concentraciones del ión magnesio – Mg^{2+} – en el líquido sanguíneo (la hemolinfa) con una concentración menor a la del agua de mar. Una concentración de Mg^{2+} en la hemolinfa igual a la del agua de mar combinada con baja temperatura produce un efecto anestésico en aquellos animales que no pueden osmorregularlo, es decir que no logran controlar la concentración de un ión por la entrada o salida de agua a través de una membrana permeable. Un movimiento imprescindible que permite sobrevivir a los decápodos es el que realizan apéndices especiales de las piezas bucales (los escafnatitos) que provocan la circulación de agua a través de las cámaras branquiales, y permiten la ventilación e intercambio de gases entre el agua y la hemolinfa. Otro proceso que también demanda energía aeróbica (es la energía que se obtiene a través de una serie de reacciones químicas donde interviene el oxígeno, denominado ciclo de Krebs que es común a todos los organismos vivos) es el cuidado de la masa de huevos, que implica movimientos por contracción muscular del abdomen de la hembra (figura 3). Esta actividad asegura la provisión de oxígeno a los embriones durante su desarrollo. En consecuencia, los cangrejos braquiuros tienen una limitación fisiológica que afecta a todos los movimientos corporales donde exista demanda de energía aeróbica. De esta manera, aquellos que estén sometidos a bajas temperaturas serán menos competitivos comparados con otros crustáceos que puedan mantener baja la concentración de Mg^{2+} en la hemolinfa, como sucede en los camarones, isópodos y anfípodos (figura 4).

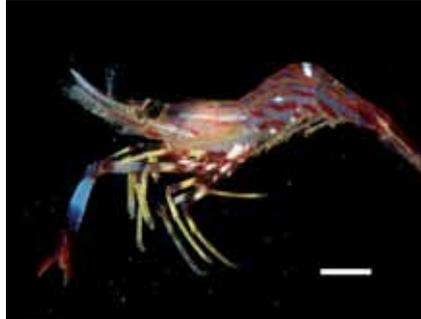
Durante el Cretácico (hace aproximadamente 100 Ma), al momento de la diversificación de los cangrejos braquiuros, el planeta Tierra era más templado que ahora, la temperatura global del agua de mar estaba por sobre los $0^{\circ}C$, con un mínimo cercano al $0^{\circ}C$ en los polos (actualmente el agua marina polar puede alcanzar $-1,8^{\circ}C$, que es el punto de congelación de una solución de agua y sal con la concentración marina de unos 35 gramos de sal por

Crustáceos, decápodos y –además– cangrejos

Los crustáceos son invertebrados que básicamente tienen el cuerpo cubierto por un exoesqueleto duro constituido por una proteína –la quitina– y carbonato de calcio, patas articuladas, dos pares de antenas y respiran por medio de branquias. Entre los crustáceos, el grupo de los decápodos se caracteriza por tener 5 pares de patas caminadoras, de los cuales el primero está modificado en forma de pinzas. Los decápodos a su vez se dividen en varios grupos, con tres ‘formatos’ básicos: camarones, langostas y cangrejos. El grupo que integra a las centollas se denomina ‘anomuros’ e incluye formas tales como las langostillas (de agua dulce y salada), los cangrejos ermitaños y ‘falsos’ cangrejos como las mismas centollas. En el grupo de los cangrejos braquiuros o cangrejos verdaderos, el último par de patas está desarrollado normalmente o adaptado para funciones tales como la natación. En los cangrejos anomuros, el último par de patas –a veces el penúltimo también– está reducido y generalmente debajo del caparazón. A las centollas también suele denominárselas ‘cangrejos litódidos’,

por pertenecer a la familia Lithodidae y diferenciarlas del conjunto de los

cangrejos ‘verdaderos’ (técnicamente, infraorden Brachyura).



Camarón *Campylonotus vagans*



Cangrejo ermitaño (Foto H Monsalve)



Langostilla *Munida gregaria* (Foto F Tapella)



Cangrejo araña *Eurypodius latreillei*

Figura 1. Ejemplos de crustáceos decápodos típicamente subantárticos. (Fotos M. Rautschert, salvo cuando se indica). Las barras blancas representan una escala de 1 cm.

litro). Algunos organismos con ciertos caracteres pueden ser más aptos para poblar y/o sobrevivir en un ambiente particular; es decir, tienen ventajas evolutivas, o al contrario poseen características que los ponen en desventaja para explotar los recursos. El ambiente cretácico templado no fue restrictivo –como por ejemplo con bajas temperaturas– y permitió que sobrevivan especies incapaces de osmorregular la concentración Mg^{2+} en la hemolinfa, y esta falta de osmorregulación se mantuvo desde entonces en todos los cangrejos anomuros y braquiuros.

Las centollas no son capaces de regular la concentración de Mg^{2+} , y en la actualidad su diversidad es más alta en las zonas subpolares (de ambos hemisferios) con aguas templado-frías. Este grupo representa probablemente una de las familias menos antiguas entre los decápodos. Existe un solo registro fósil de un cangrejo litódido, que es del Mioceno medio (15 Ma). Es entonces poco probable que estuvieran presentes en la Antártida al momento de la extinción masiva de la fauna marina templada, que

incluía a los crustáceos decápodos. Los litódidos evolucionaron hace unos 15-23 Ma cuando el clima mundial estaba en pleno enfriamiento (ver recuadro ‘Marco geológico y climático’), evidenciado por la aparición de los casquetes polares.

La extinción de los crustáceos decápodos en la Antártida está relacionada tanto con el descenso de la temperatura del agua de mar como con los efectos provocados por los eventos de glaciación de la plataforma continental. Estos factores probablemente hayan afectado a los cangrejos braquiuros con distribución limitada, como por ejemplo los que habitaban solamente aguas de poca profundidad. Aquellas especies con amplia distribución en profundidad, como los camarones, pudieron haber ‘escapado’ al avance del hielo y refugiado en aguas más profundas del talud y las cuencas oceánicas, donde la glaciación no llegó. La historia se completa si se piensa que, desde allí y una vez retirado el hielo de la plataforma continental, estos grupos fueron capaces de recolonizarla.

El momento geológico exacto de la extinción de los

decápodos en la Antártida está todavía en discusión. El registro fósil refleja una comunidad de decápodos bien establecida hasta hace 15 Ma, pero no indica durante cuánto tiempo se extendió. Además, este registro está restringido a los hallazgos en la Isla Seymour (Marambio), y no sabemos prácticamente nada sobre el registro paleontológico antártico del mar profundo. La relativa escasez de registro fósil más reciente indica que al menos algunas especies pueden haber sobrevivido refugiadas en el talud continental antártico, que podría haber permanecido libre de hielo durante el máximo glacial, o tenían una distribución en profundidad más amplia y sobrevivieron debido a sus adaptaciones al frío. La extinción completa fue ciertamente gradual y todavía no están acabadamente comprendidos los procesos ecológicos involucrados, tales como la competencia con otros crustáceos (como por ejemplo con las especies de isópodos y anfípodos que también incuban los huevos) que prosperaron como consecuencia de la extinción de los decápodos (potencialmente sus depredadores). El hallazgo de estrellas de mar (asteroideas y ofiuroides) fósiles, perfectamente preservadas sin daños o brazos en regeneración, sugiere que ya en el Eoceno escaseaban o faltaban depredadores con

capacidad de hacer presión y romper a su presa, como hacen los cangrejos con sus pinzas.

A partir de 1995, se han localizado poblaciones de cangrejos litódidos en aguas profundas fuera de la plataforma continental antártica, en el mar de Bellingshausen, con temperaturas superiores a 1°C (figura 5). Estos hallazgos reabrieron el debate sobre el 'retorno' de los cangrejos –en este caso, los litódidos– a las aguas antárticas. Para que las centollas sobrevivan en la Antártida son necesarias adaptaciones particulares, especialmente durante la etapa larval que les permiten subsistir en los ambientes polares fríos con limitada disponibilidad alimentaria de origen planctónico. En estos ambientes, la producción primaria es marcadamente estacional, y se manifiesta solo durante parte de la primavera y/o el verano, cuando la luz puede penetrar en la columna de agua, ser captada por las algas y permitir el proceso de fotosíntesis. Las larvas de litódidos son capaces de sobrevivir al frío, desde 1°C hasta 15°C. Sin embargo, presentan límites de tipo fisiológico –como la falta de regulación del ión Mg^{2+} en la hemolinfa– que les impiden sobrevivir en aguas por debajo de 0°C y que explicarían su ausencia en la alta Antártida, por ejemplo el Mar de Weddell.



Figura 1. En aguas del Canal Beagle, un buzo con una centolla *Lithodes santolla* en su mano derecha y con un centollón *Paralomis granulosa* en la izquierda. A pesar de su nombre común, el centollón es siempre más pequeño que la centolla, y llegan a pesar en promedio 500 y 1500 g respectivamente. A la izquierda foto arriba, centolla *Lithodes santolla*; foto abajo, centollón *Paralomis granulosa*. Las barras blancas representan una escala de 1 cm. (Fotos: Héctor Monsalve.)

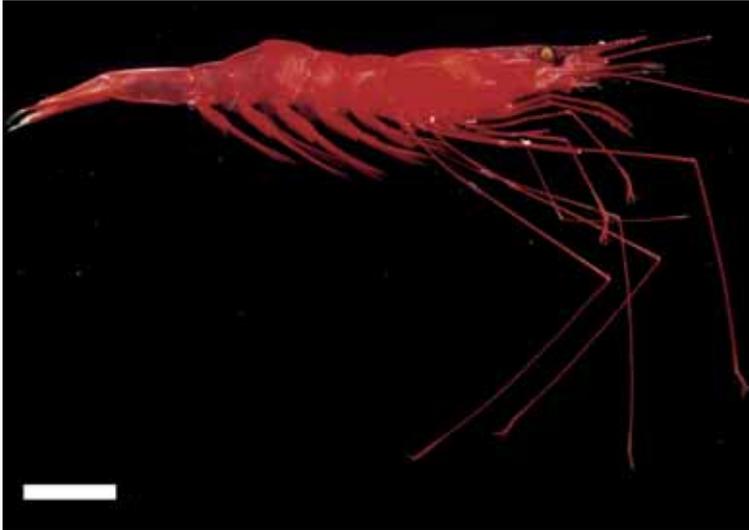


Figura 2. Un camarón antártico, *Nematocarcinus lanceopes*. (Foto: Martin Rauschert.)

Adaptación al frío o extinción

La información disponible acerca de la biología de estadios tempranos de las centollas antárticas es nula, principalmente por razones logísticas. Los cangrejos litódidos de las altas latitudes del hemisferio sur deben de haberse adaptado fisiológicamente y reproductivamente a las bajas temperaturas. En las centollas del extremo austral de América estas adaptaciones consisten en disminuir la actividad aeróbica –que podría traducirse como una disminución de la actividad general del animal, o movimiento–, tanto en larvas como en adultos. Por ejemplo, los períodos de nacimiento de larvas de alrededor de dos meses evitan el consumo de oxígeno debido al

movimiento del abdomen por parte de la madre al momento de la eclosión de los huevos y nacimiento de las larvas. Las larvas (figura 6) nacen con una cantidad importante de reservas energéticas –vitelo– que les permite no ingerir alimento (por ejemplo fito y/o zooplancton). La no dependencia del plancton como alimento permite a las larvas superar el potencial desfase entre el momento de la eclosión y la disponibilidad de alimento en el medio. O sea que las reservas energéticas propias son suficientes para que las larvas puedan sobrevivir.

Por otra parte, la independencia de alimento externo impone restricciones a la extensión del desarrollo larval, que en las centollas del hemisferio sur es abreviado. Salvo excepciones, los cangrejos braquiuros en otras partes del mundo generalmente presentan 6 o más estadios larvales diferentes, y otras especies de centollas que se alimentan de plancton presentan 5 estadios. En contraposición, en las centollas del hemisferio sur se observan solo 3 o 4 estadios larvales, reduciéndose así la energía requerida para el pasaje de un estadio al otro y también la mortandad asociada. En los cangrejos braquiuros son excepcionales los casos de especies con desarrollo larval independiente de la disponibilidad de alimento externo y desarrollo abreviado, como por ejemplo los cangrejos terrestres que viven en ambientes aislados como en el agua de lluvia acumulada por algunas plantas (bromeliáceas) en el trópico. Esto es una adaptación a la falta de producción primaria en los reservorios de agua transitorios en las axilas de las hojas. Entre las especies de litódidos, el centollón *Paralomis granulosa* completa su desarrollo larval (de 3 estadios) a 1°C, hecho que sugiere una mejor tolerancia al frío que la centolla *Lithodes santolla*. En experimentos donde mantuvimos larvas a diferentes

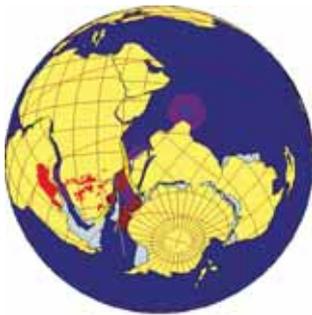


Figura 3. Hembra ovigera de centollón *Paralomis granulosa*. Se separa el abdomen para dejar a la vista el espacio entre éste y la parte ventral del cefalotórax que define la cámara incubatriz. En la foto de la derecha se muestran los huevos que están adheridos a extremidades especialmente adaptadas para llevarlos (visibles en la foto de la izquierda).

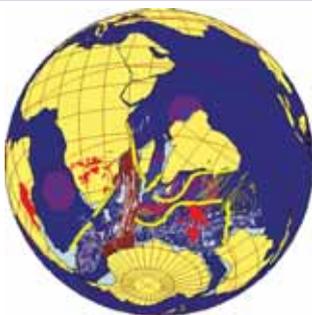
Marco geológico y climático



Mientras el resto del planeta era cálido, la Antártida tenía un clima templado. Hace unos 200 millones de años (Ma) –durante el Jurásico temprano (208-178 Ma)–, la masa terrestre que conocemos hoy como Antártida formaba parte de un supercontinente, que en 1885 fue llamado Gondwana por el geólogo Eduard Suess.



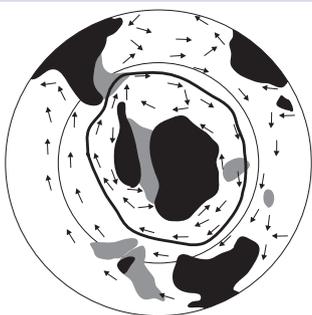
Debido al movimiento de las placas continentales, entre el Jurásico tardío (157 Ma) y el Cretácico temprano (130 Ma) comenzó a formarse el Océano Atlántico por el desplazamiento de Sudamérica y África hacia el oeste y Antártida, Mozambique, India y Australia hacia el este.



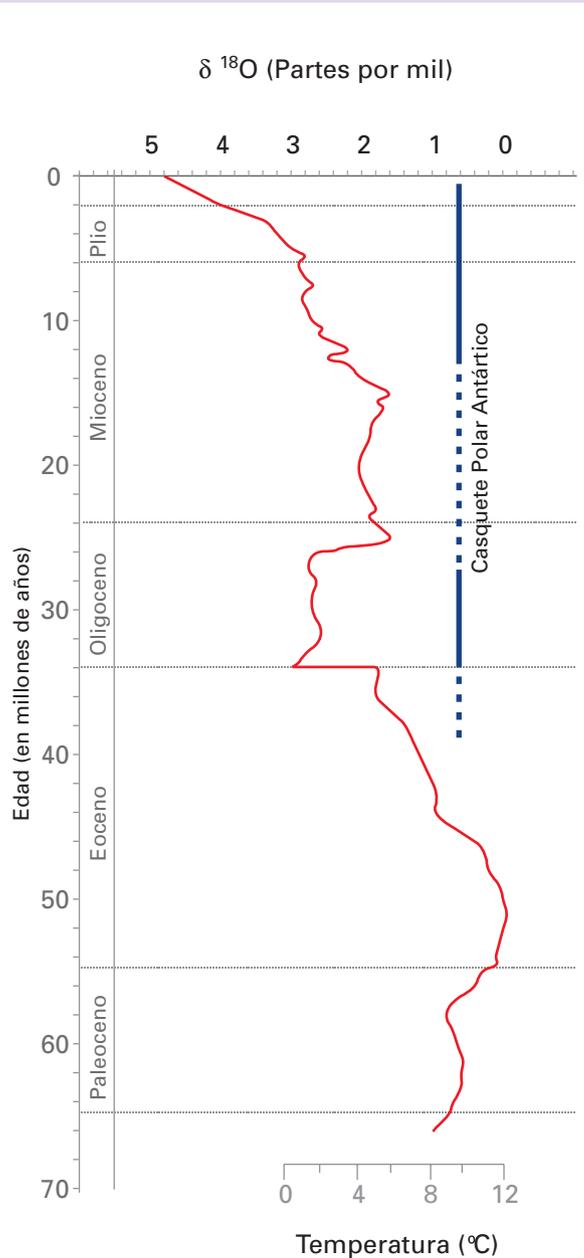
La separación entre la Antártida y Australia probablemente haya comenzado hace 125 Ma, con la formación de un pasaje de aguas poco profundas entre ambos continentes. Hacia el final del periodo Cretácico (75-65 Ma) el continente Antártico estaba todavía ligado, aunque mínimamente, a Sudamérica y Australia.



Esta conexión estaba dada por una plataforma continental de relativamente poca profundidad, formando pasajes marinos entre los continentes australes y la Antártida (áreas sombreadas). La apertura de dos pasajes oceánicos profundos, el Pasaje de Drake y al sur de Australia, ha sido clave para propiciar el aislamiento de la Antártida. El Pasaje de Drake comenzó a abrirse en el límite entre el Eoceno-Oligoceno (36 Ma) y permitió el pasaje de masas de agua superficiales e intermedias. Las flechas de la figura señalan la circulación de las corrientes y la línea gruesa en los océanos Atlántico e Índico una fuerte corriente del oeste.



Más tarde, en el Mioceno medio (15Ma), las masas de agua profundas también comenzaron a fluir alrededor de la Antártida, formando la 'proto' Corriente Circumpolar Antártica. El establecimiento de esta corriente ayudó al enfriamiento y aislamiento que hoy conocemos. Coincidentemente con el inicio de la apertura del Pasaje de Drake (hace unos 35 Ma) la temperatura del agua de mar –a nivel global–, tanto en superficie como en profundidad, disminuyó al menos 4°C en el corto lapso geológico de unos 75.000 a 100.000 años.



El descenso abrupto de la temperatura global junto a la formación de una fuerte corriente marina del oeste que finalmente se estableció alrededor de la Antártida, promovieron eventos de enfriamiento de gran magnitud en la Antártida: el descenso de la temperatura del agua de mar y la rápida expansión de los casquetes polares antárticos. Este proceso de enfriamiento global que finalizó en el Mioceno medio-tardío (10-15 Ma) es el que originó el Océano Austral y su actual fauna marina asociada. El gráfico muestra la variación de isótopos del oxígeno (O^{18} y O^{16}) en foraminíferos fósiles, que a su vez fue calibrado con la temperatura global del agua de mar (escala inferior). En azul se señala la formación de hielo antártico tanto efímero (línea punteada) como permanente (línea continua). Redibujado de Zachos y col. (2001).

temperaturas (1, 3, 6, 9, 12 y 15°C), las de centolla no alcanzaron a terminar su desarrollo larval a 1°C.

Esta particular capacidad de los cangrejos litódidos –con sus larvas independientes del alimento externo y su capacidad de soportar temperaturas equivalentes al mar profundo o de altas latitudes– resulta más notable cuando se las compara con los cangrejos ermitaños, filogenéticamente emparentados, especialmente abundantes y con alta diversi-

dad de especies en latitudes tropicales. Mientras el umbral inferior de tolerancia a la temperatura de las larvas de las centollas es aproximadamente 1°C, en los ermitaños –ausentes de ambientes polares– el límite térmico se encuentra a temperaturas más altas. Al extrapolar la duración del primer estadio larval de los ermitaños a temperaturas equivalentes a las de altas latitudes, teóricamente su extensión excedería varios años (figura 7). Los litódidos del

Límites a la adaptación al frío

En los animales marinos cuya temperatura corporal debe ser ajustada a la temperatura del agua en que viven, los procesos y los límites a la tolerancia térmica están ligados con el ajuste de su capacidad aeróbica desde el nivel celular al individuo como un todo. Esta capacidad aeróbica está indicada por el descenso de los niveles de oxígeno en los fluidos corporales y/o la progresiva limitación en la capacidad de los mecanismos circulatorio y ventilatorio. A altas temperaturas, una demanda excesiva de oxígeno causa su insuficiencia en los fluidos corporales, mientras que a temperaturas más bajas la capacidad aeróbica de las mitocondrias (las organelas dentro de las células responsables de la obtención de la energía a partir del metabolismo de hidratos de carbono) puede ser limitante para la ventilación y circulación. Un mayor enfriamiento o calentamiento más allá de estos límites conllevan a temperaturas críticas (T_c , ver figura) donde la capacidad aeróbica desaparece y ocurre una transición del metabolismo mitocondrial al modo anaeróbico (obtención de energía sin la participación del oxígeno), que resulta en una deficiencia de energía a nivel celular. A nivel individual, la entrega de oxígeno se establece al nivel tal que satisfaga la demanda máxima de oxígeno entre las temperaturas mínima y máxima promedio. A nivel celular, una posible adaptación al cambio de temperaturas puede ser el ajuste de la densidad de mitocondrias y de sus propiedades funcionales. Hacia temperaturas más extremas, la supervivencia pasiva es mantenida por el metabolismo

anaeróbico o la protección de las funciones moleculares por proteínas que reaccionan al calor/frío (*heat shock proteins*) y defensas antioxidantes. Por tanto, la protección primaria a los excesos/defectos de temperatura está dada al nivel de organización individual por los sistemas de provisión de oxígeno que se ponen en funcionamiento antes de que los sistemas a nivel celular (a nivel de la membrana) sean afectados.

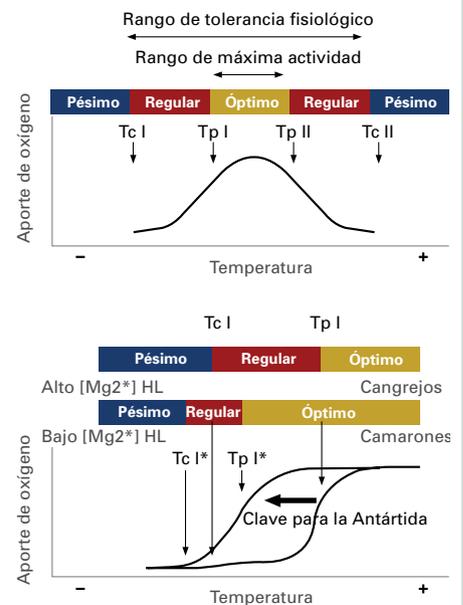
En el caso de los crustáceos decápodos braquiuros y anomuros (cangrejos verdaderos, centollas, bogavantes, cangrejos ermitaños) el alto nivel del ión magnesio Mg^{2+} en los fluidos corporales limita la capacidad de ajuste mitocondrial para tolerar el frío y

sobreponerse a la falta de oxígeno. Como el Mg^{2+} en combinación con temperaturas frías (por debajo de 0°C) actúa como antagonista del calcio en la placa neuromotora (la conexión entre las terminaciones nerviosas y los músculos), ejerce un efecto anestésico restringiendo las capacidades ventilatorias y circulatorias. De esta manera el Mg^{2+} limita la capacidad aeróbica y exagera la limitación de oxígeno en condiciones polares. Solo la reducción activa de las concentraciones de Mg^{2+} en la hemolinfa puede permitir a otros crustáceos –como anfípodos, isópodos y camarones– ocupar los nichos de las áreas polares que en otros océanos están dominados por cangrejos (anomuros y braquiuros).

Modelo conceptual de la tolerancia térmica en invertebrados

En el panel superior, el centro de la campana, entre las temperaturas 'Tp' indica el rango de actividad óptima. Los efectos limitantes de la temperatura se dan más allá de las 'Tp' resultando en la reducción de la capacidad aeróbica y del aporte de oxígeno. Entre las temperaturas 'Tp' y la 'Tc', existe una transición al metabolismo anaeróbico y un incremento del estrés oxidativo durante la hipoxia (baja concentración o reducción de oxígeno) progresiva.

En el panel inferior se muestra solo la parte izquierda de la campana, es decir las temperaturas más bajas. Aquellos crustáceos decápodos que pueden regular la concentración del ión Mg^{2+} (como por ejemplo los camarones), extienden su rango de actividad óptima, ganando capacidad aeróbica hacia temperaturas más bajas, permitiendo su tolerancia al frío y supervivencia.



Mar de Bellinghausen probablemente no muestren una mejor adaptación térmica que sus parientes subantárticos, por ejemplo un umbral mínimo de 1°C, y explicaría la ausencia de los litódidos del Mar de Weddell, donde la temperatura del agua de mar se halla permanentemente por debajo de los 0°C. De hecho, el rendimiento fisiológico de los cangrejos litódidos en el frío es buena, pero no pueden superar la barrera fisiológica impuesta por su incapacidad de regular el Mg^{2+} a temperaturas por debajo de cero. El bajo metabolismo y la optimización de los diferentes estadios en su ciclo de vida a las bajas temperaturas es la clave fisiológica del éxito de este grupo en los mares polares.

La conexión con el mar profundo

El mar profundo es un ambiente constante y predecible. Las capas más profundas de los océanos

—entre los 2000 y 5000 m de profundidad— son ambientes muy estables, con temperaturas del agua que se mantienen a aproximadamente 2°C y adonde nunca llega la luz solar. Aparte de algunas bacterias quimiosintetizadoras, el único alimento que los animales que allí habitan pueden consumir es el originado en las capas superiores del océano, como la materia orgánica proveniente de restos de exoesqueletos de crustáceos, de la muerte y/o defecaciones de los organismos planctónicos y nectónicos.

Se considera que los cangrejos litódidos se han originado hace aproximadamente 20 Ma en aguas poco profundas del Pacífico norte y a partir de allí han colonizado gradualmente otros ambientes, incluidas las aguas subantárticas y antárticas. Los litódidos del hemisferio norte (en inglés 'king crabs') se diversificaron en aguas costeras y de poca profundidad, hecho que podría explicar por qué algunas especies se alimentan de plancton durante las etapas tempranas de su desarrollo.



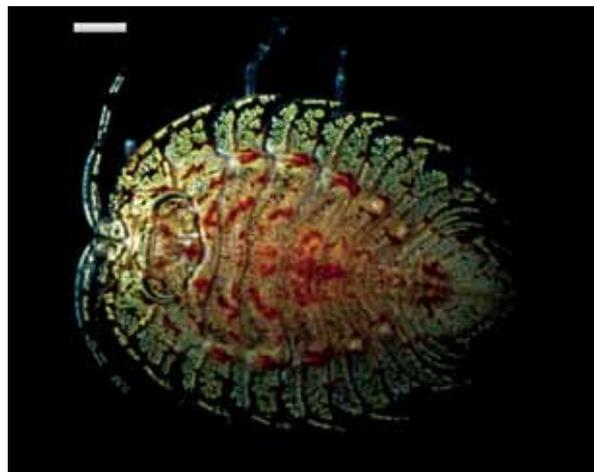
Anfipodo antártico *Iphimidiella rigida*



Anfipodo antártico *Orchomenopsis acantura*



Isópodo 'gigante' antártico *Glyptonotus antarcticus* alcanza un largo total de 12 cm



Isópodo antártico *Serolis* sp.

Figura 4. Anfipodos (fotos Ekkehard Vareschi) e isópodos antárticos (fotos Martin Rauschert). Las barras blancas representan una escala de 1 cm.

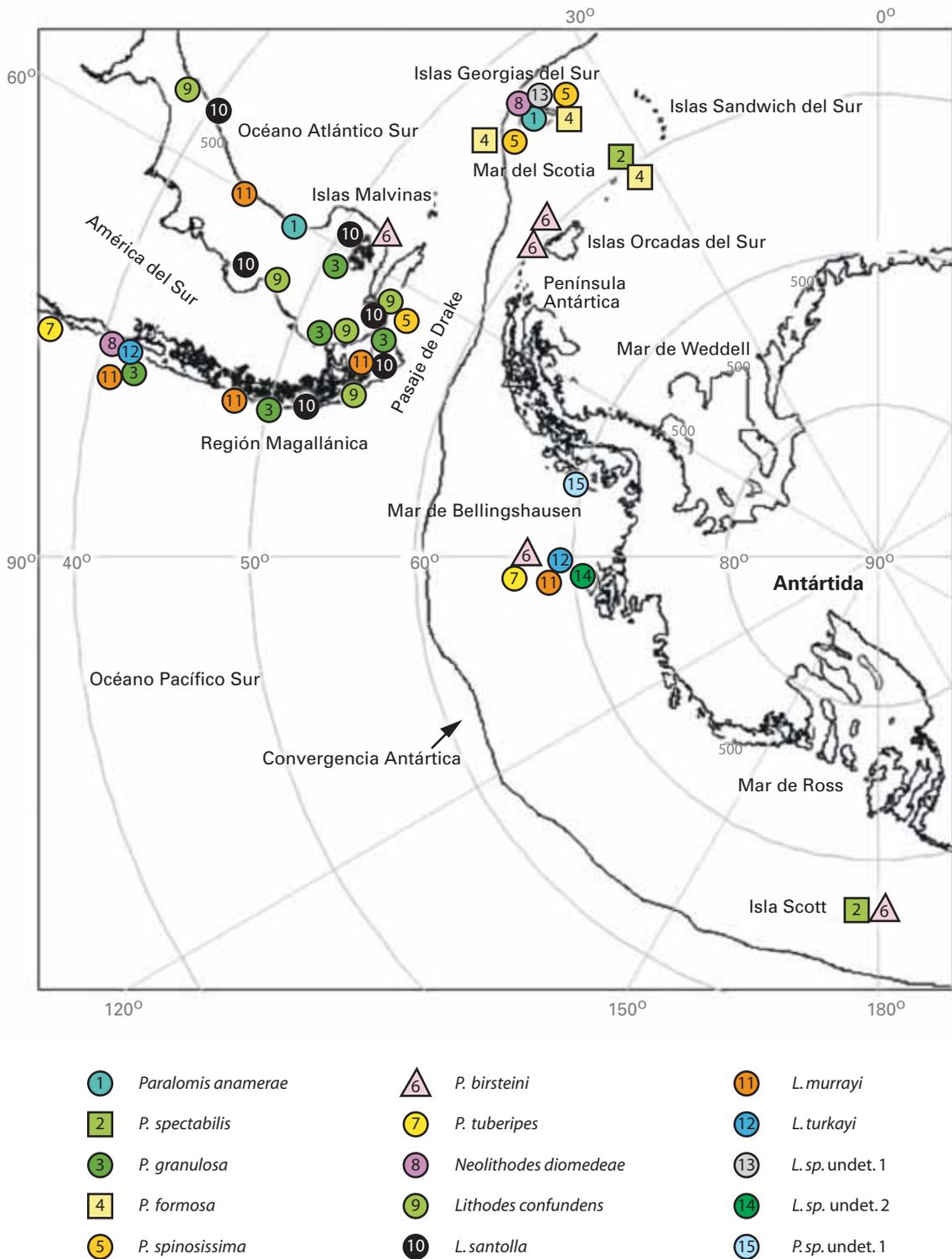


Figura 5. Distribución de los cangrejos litódidos en aguas del Océano Austral alrededor de la Antártida occidental.

Como los litódidos no pueden hacer frente a las aguas cálidas tropicales, la colonización hacia el hemisferio sur se supone que se realizó a través de aguas profundas, como la única posibilidad de

conexión entre ambos hemisferios. De hecho, existen unas pocas especies en áreas tropicales, pero a grandes profundidades o en áreas de surgencia, donde la temperatura del agua de mar es relativa-

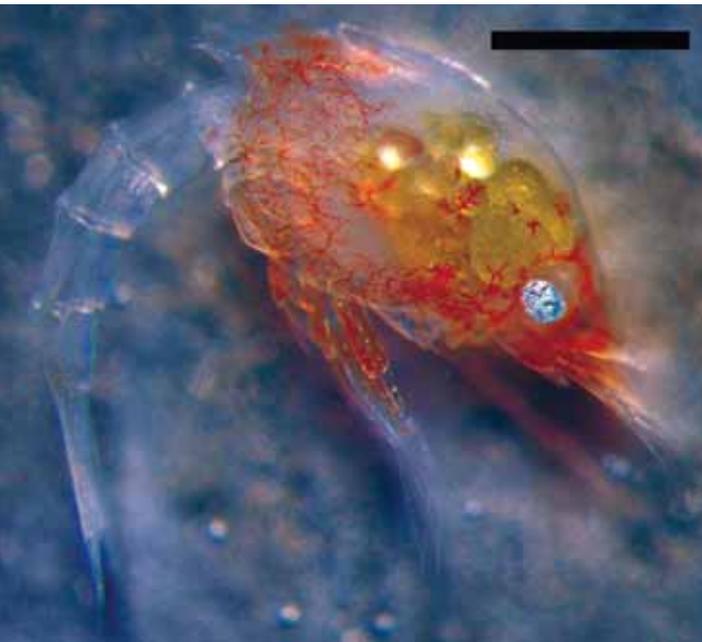


Figura 6. Estadio larval zoea de la centolla *Lithodes santolla* del Canal Beagle. Los glóbulos amarillo-verdosos cercanos a los ojos son el vitelo, la sustancia de reserva de la que obtienen energía para sobrevivir durante todo el período larval, que a 6°C dura aproximadamente 2 meses. La barra indica una escala de 1 mm. (Foto F. Tapella.)

mente baja. La aparente falta de estadios tempranos del desarrollo que se alimenten de plancton en el Océano Austral y aguas adyacentes, y la capacidad de dispersión a través de aguas profundas permite suponer el origen de las centollas antárticas a partir de ancestros del mar profundo.

Creemos que las centollas colonizaron las aguas profundas fuera de la plataforma antártica recientemente, pero no sabemos si este proceso continúa actualmente. Si así fuera, la colonización de la Antártida por parte de las centollas puede estar ocurriendo por dos vías. A juzgar por la actual distribución geográfica de las centollas, una posible vía de llegada a la Antártida puede ser a través de las aguas someras de las islas subantárticas del Arco de Scotia (figura 5). Sin embargo, pensamos que el desplazamiento de los adultos a través del mar profundo sería el mecanismo más plausible de llegada de centollas a la Antártida. Los factores ambientales del mar profundo –bajas temperaturas y escasez de alimento para las larvas– permitirían la supervivencia y reproducción de centollas en este ambiente en un rango muy amplio de profundidades, desde el litoral hasta a más de 3000 m de profundidad. A pesar de que existen pocos estudios sobre los ambientes profundos antárticos y aun con el escaso conocimiento acerca de la distribución batimétrica

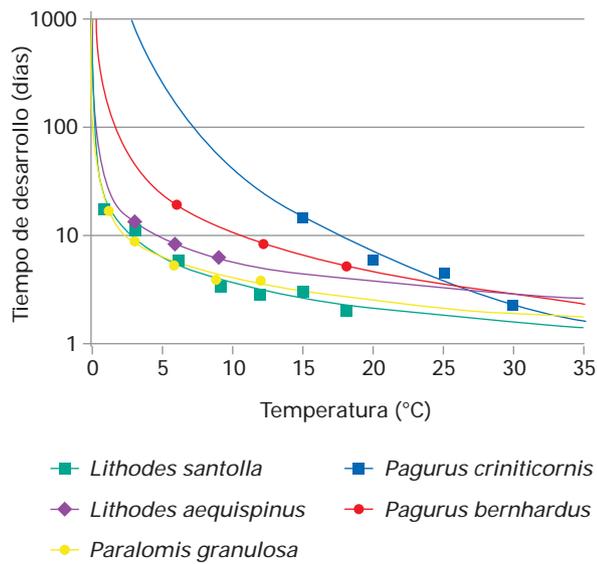


Figura 7. Relación entre el tiempo de desarrollo del primer estadio larval (Zoea) y la temperatura del agua de mar en centollas y cangrejos ermitaños (grupos filogenéticamente emparentados). Los símbolos muestran las temperaturas a las que se realizaron los experimentos, y cuya extensión representa el rango de tolerancia térmica de la Zoea I de cada especie. Las centollas están ejemplificadas por especies de ambos hemisferios (*Lithodes aequispinus* es una centolla del hemisferio norte), mientras que entre los cangrejos ermitaños *Pagurus bernhardus* es una especie boreal y *P. criniticornis* tropical-templada. En los cangrejos ermitaños, los valores de tiempo de desarrollo extrapolados hacia las bajas temperaturas tienden a ser mayores a los 1000 días, biológicamente improbable.

de las centollas en el Océano Austral, se estima posible que algunas de ellas hayan sido capaces de caminar hacia la Antártida atravesando el fondo marino a unos 3000-4000 m de profundidad. Las larvas de centollas no se han hallado nunca en el plancton ni son transportadas por corrientes. Además, el Frente Polar y la Corriente Circumpolar Antártica son barreras prácticamente infranqueables para organismos planctónicos. En consecuencia, la dispersión de centollas hacia la Antártida por el transporte larval es altamente improbable.

La mayoría de las centollas recolectadas en la Antártida fueron encontradas durante los últimos diez años por medio de trampas y redes de arrastre de fondo (figura 8). Estas últimas han sido también usadas –junto con sistemas de video sumergibles y vehículos de operación remota (ROV)– frecuentemente en el Mar de Weddell y en el Mar de Lazarev durante las últimas tres décadas por investigadores alemanes, pero sin resultado, ya que no se ha encontrado allí una sola centolla. Es cierto que las adaptaciones al frío que muestran las larvas de centolla son insuficientes para sobrevivir en el ambien-



Trampa utilizada en el Canal Beagle y Estrecho de Magallanes para la pesca comercial de centollas. (Foto: H Monsalve.)



Rastra de fondo (red Agassiz) utilizada en la plataforma continental antártica para tomar muestras científicas (abajo derecha). La bolsa en segundo plano es el final o copo de la red que contiene la muestra luego de un lance, a bordo del rompehielos *Polarstern*.



Captura de un ejemplar de *Paralomis* sp. En el talud continental antártico, a 1100 m de profundidad por medio del vehículo operado remotamente (ROV) *Isis* (NOCS Southampton, Inglaterra) durante el verano de 2007 a bordo del buque de investigación *James Clarke Ross*.

Figura 8. Medios de captura de centollas.

te de la alta Antártida como el Mar de Weddell o el Mar de Ross, donde se encuentran las aguas más frías del planeta, entre 0 y $-1,8^{\circ}\text{C}$.

Este hecho explicaría por qué las centollas no han invadido la plataforma continental de la alta Antártida, pero efectivamente están presentes al noroeste de la Península Antártica, donde la temperatura es más elevada, del orden de 1°C . Los cangrejos litóidos se distribuyen a lo largo de las islas del Arco de Scotia e islas periantárticas. Si consideramos que un

cambio climático continuo generaría condiciones térmicas favorables para los cangrejos en los ambientes marinos de la alta Antártida, el retorno de estos depredadores con capacidad de presionar y romper a su presa –actualmente excluidos del ecosistema– va a rediseñar y alterar considerablemente las comunidades asociadas al fondo marino en altas latitudes. Este proceso ya ha comenzado. En el sistema actual de la alta Antártida, los anfípodos e isópodos ocupan parte del nicho ecológico de los can-

grejos, y las estrellas de mar (asteroideos) son considerados los depredadores tope. Los equinodermos, anfípodos e isópodos constituyen una parte importante de las presas de los cangrejos litóidos, y por tanto la incorporación de las centollas en la trama alimentaria del fondo del mar Antártico tendría un efecto directo en su diseño. 

Agradecimientos

Las investigaciones realizadas por los autores han sido financiadas por un subsidio para la cooperación internacional otorgado conjuntamente por la Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva (SECyT) de la Argentina y el 'International Bureau' del Ministerio de Investigaciones Científicas de Alemania.



Gustavo A. Lovrich
 Doctor en Ciencias Biológicas (UBA),
 Investigador del CONICET, trabaja en el Centro
 Austral de Investigaciones Científicas (CADIC)
 de Ushuaia y profesor de la Universidad
 Nacional de la Patagonia Austral
lovrich@cadic.gov.ar
www.cadic.gov.ar



Javier Calcagno
 Doctor en Ciencias Biológicas (UBA),
 Investigador del CONICET y profesor de la
 Universidad de Buenos Aires.



Sven Thatje
 Doctor rerum natura (Universidad de Bremen)
 y profesor del National Oceanographic Centre
 de la Universidad de Southampton, Inglaterra.



Klaus Anger
 Doctor rerum natura (Universidad de Kiel)
 investigador de la Biologische Anstalt
 Helgoland / Alfred Wegener Institut for Polar
 and Marine Research, Alemania y profesor de
 la Universidad de Oldenburg.

Lecturas sugeridas

- ANGER K, 2001, 'The biology of decapod crustacean larvae' (A.A. Balkema: Lisse).
- CRAME A, 1999, 'An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica', *Scientia Marina* 63 (suppl. 1), 1-14.
- GORNY M, 1999, 'On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna', *Scientia Marina* 63, 367-382.
- LOVRICH GA, 1997, 'La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina', *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 25, 41-57.
- MACPHERSON E, 1988, 'Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean', *Monografías de Zoología Marina* 2, 9-153.
- PORTNER HO, 2002, 'Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals', *Comparative Biochemistry and Physiology* 132, 739-761.
- THATJE S, ARNTZ WA, 2004, 'Antarctic reptant decapods: more than a myth?', *Polar Biology* 27, 195-201.
- ZACHOS J, PAGANI M, SLOAN L, THOMAS E, BILLUPS K, 2001, 'Trends, rythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present', *Science* 292, 686-693.
- ZAKLAN SD, 2002, 'Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, Biology, and Fisheries', *Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics*, AJ Paul, EG Dawe, R Elner, GS Jamieson, GH Kruse, RS Otto, B Sainte-Marie, TC Shirley and D Woodby (eds.), University of Alaska Sea Grant, AK-SG-02-01, Fairbanks, pp. 751-845.

