
Calidad de las puestas y larvas de la centolla *Maja brachydactyla* en función de la talla materna

Calidade das postas e larvas da centolla *Maja brachydactyla* en función do tamaño materno

Quality of the eggs and larvae of the spider crab *Maja brachydactyla* as a function of maternal size

Paula Lizarza Pecoraro

Trabaja Fin de Máster



Facultad de Ciencias

Febrero 2022

Tutores: Dr. Andrés Martínez Lage y Dra. Elba Rodríguez Pena



Facultad de Ciencias

Departamento de Genética

Paula Lizarza Pecoraro

Calidad de las puestas y larvas de la centolla *Maja brachydactyla* en función de la talla materna.

Calidade das postas e larvas da centola *Maja brachydactyla* en función do tamaño materno.

Quality of the eggs and larvae of the spider crab *Maja brachydactyla* as a function of maternal size.

TRABAJO FIN DE MÁSTER

Los Dres. Andrés Martínez Lage, profesor titular de universidad, y Elba Rodríguez Pena, investigadora contratada, en el área de genética del Departamento de Biología de la Universidade da Coruña, autorizan la presentación del trabajo de fin de máster “Calidad de las puestas y larvas de la centolla *Maja brachydactyla* en función de la talla materna” presentado por Paula Lizarza Pecoraro para su defensa ante el tribunal calificador.

En A Coruña, 17 de Febrero de 2022.

V^oB^a de los Directores.

Fdo. Andrés Martínez Lage

Fdo. Elba Rodríguez Pena

ÍNDICE

1	RESUMEN	2
2	INTRODUCCIÓN	4
2.1	Taxonomía y distribución geográfica de <i>Maja brachydactyla</i>	4
2.2	Interés comercial y gestión pesquera	5
2.3	Biología de <i>Maja brachydactyla</i>	6
2.3.1	Ciclo de vida.....	6
2.3.2	Reproducción y fecundidad	9
2.4	Estudios anteriores de la calidad de las puestas en crustáceos	10
3	OBJETIVOS	11
4	METODOLOGÍA. MATERIAL Y MÉTODOS	11
4.1	Área de estudio	11
4.2	Ejemplares de estudio y recogida de muestras.....	12
4.3	Análisis bioquímicos y biométricos.....	13
4.4	Análisis de datos.....	14
5	RESULTADOS.....	15
6	DISCUSIÓN	21
7	CONCLUSIONES	25
8	BIBLIOGRAFÍA	25
9	ANEXO	30

1 RESUMEN

Resumen.

En Galicia (Noroeste de España), la centolla *Maja brachydactyla* Balss, 1922, es uno de los invertebrados marinos costeros de mayor interés comercial e importancia económica en la pesca artesanal.

Sus poblaciones se encuentran sometidas a una gran presión pesquera. Sin embargo, existen aspectos importantes de su biología que son desconocidos y que están relacionados con el impacto de la pesca. Su comprensión, ayudaría a implantar mejores medidas de gestión para proteger los stocks.

El objetivo del presente trabajo de fin de máster consiste en analizar la relación entre la talla materna y la calidad de las puestas y larvas de la centolla *Maja brachydactyla* en las costas gallegas. Los resultados obtenidos mostraron diferencias en cuanto al porcentaje de nitrógeno de los huevos entre hembras de diferentes tallas, y diferencias en cuanto al contenido de proteínas de las larvas y lípidos de los huevos y larvas de hembras con diferentes tipos de dieta.

Abstract.

In Galicia (northwest Spain), the spider crab *Maja brachydactyla* Balss, 1922, is one of the coastal marine invertebrates of greatest commercial interest and economic importance in artisanal fishing.

Its population structure is subject to great fishing pressure, and there are important aspects of its biology that are unknown and that are related to the impact of fishing, such as the study of the quality of the eggs influenced by the size of females, since that its understanding would help to implement better management measures to conserve and protect the stocks.

The objective of this master's thesis is to analyze the relationship between the quality of the eggs and larvae of the spider crab *Maja brachydactyla* on the Galician coast, with respect to maternal size. The obtained results showed differences in the nitrogen percentage of the eggs between females of different sizes, and differences in the protein content of the larvae and lipid content of the eggs and larvae of females with different types of diet.

Resumo.

En Galicia (Noroeste de España), a centola *Maja brachydactyla* Balss, 1922, é un dos invertebrados mariños costeiros de maior interese comercial e importancia económica na pesca artesanal.

As súas poboacións están sometidas a unha gran presión pesqueira. Porén, hai aspectos importantes da súa bioloxía que son descoñecidos e que están relacionados co impacto da pesca. A súa comprensión axudaría a implementar mellores medidas de xestión para protexer os stocks.

O obxectivo deste traballo de fin de máster é analizar a relación entre o tamaño materno e a calidade das postas e das larvas da centola *Maja brachydactyla* no litoral galego. Os resultados obtidos mostraron diferenzas na porcentaxe de nitróxeno dos ovos entre femias de diferentes tamaños, e diferenzas no contido proteico das larvas e lípidos dos ovos e das larvas das femias con diferentes tipos de alimentación.

2 INTRODUCCIÓN

2.1 Taxonomía y distribución geográfica de *Maja brachydactyla*

La centolla *Maja brachydactyla* Balss, 1922, es un crustáceo decápodo marino de grandes dimensiones de la familia Majidae ([Ng et al., 2008](#)). Está presente en el Atlántico nororiental ([Kergariou, 1984](#); [Le Foll, 1993](#)), desde el sur del Mar del Norte (Islas Británicas) hasta Senegal, incluidas Madeira, Azores, Canarias, Cabo Verde y la zona del estrecho de Gibraltar ([Kergariou, 1984](#); [Sotelo et al., 2008](#)) (Figura 1). Su hábitat son los fondos rocoso-arenosos y se localiza desde zonas submareales hasta profundidades de entre 50-100 m ([Corgos, 2004](#)). Se pesca en países como España, Reino Unido, Irlanda, Francia, Portugal y Marruecos ([Kergariou, 1984](#); [Le Foll, 1993](#); [González-Gurriarán et al., 1998](#)).

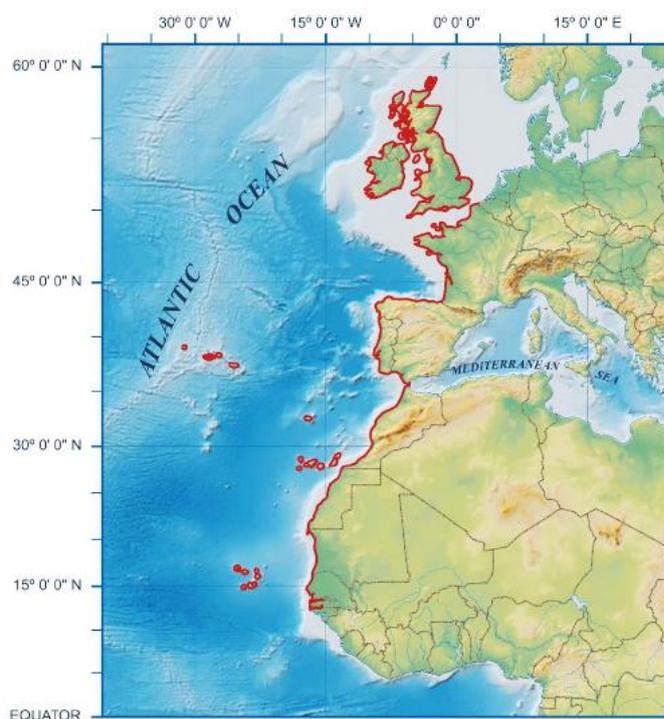


Figura 1. Distribución geográfica de la centolla *M. brachydactyla* a lo largo del Atlántico Oriental. Existe un gradiente latitudinal desde 60°N hasta 30°S, donde la temperatura (7 a 20°C) y salinidad (33 a 36‰) son ideales para la supervivencia de la centolla atlántica (ICES, 1993) ([Verísimo, 2015](#)). Fuente: [Rodríguez, 2020](#).

M. brachydactyla se había catalogado dentro de la especie *Maja squinado* Herbst, 1788, pero se reclasificó al observarse diferencias moleculares ([Sotelo et al., 2008](#)) y morfológicas, como la forma de los pereiópodos ([Neumann, 1996](#)), entre las poblaciones del Atlántico Nordeste (*M. brachydactyla*) y del Mediterráneo (*M. squinado*). [Guerao et al. \(2011\)](#) facilitaron la identificación de las dos especies desarrollando un índice morfométrico para diferenciar a los adultos de ambos sexos de *M. brachydactyla* y *M. squinado*, relacionando la longitud del cefalotórax con la distancia entre los extremos distales de las espinas antero-orbitales (Figura 2).

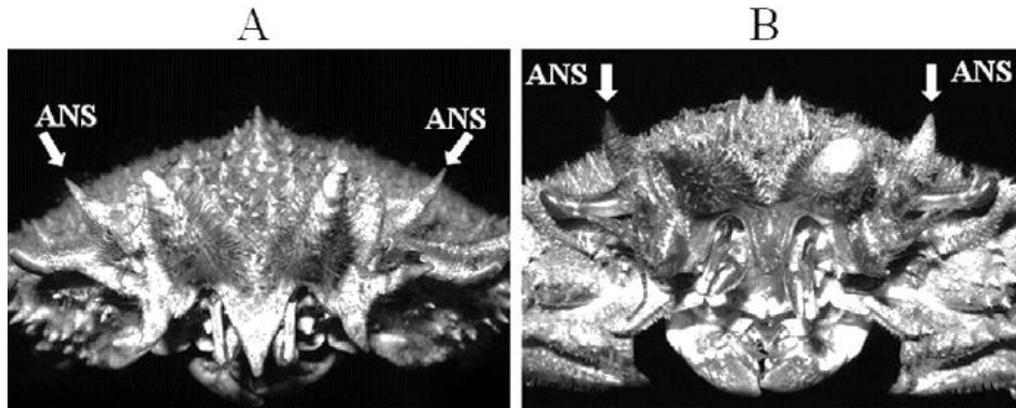


Figura 2. Forma y orientación de las espinas antero-orbitales (vista frontal). Las espinas antero-orbitales (ANS) en (B) *M. brachydactyla* son más robustas y dirigidas hacia arriba verticalmente que en (A) *Maja squinado*. Fuente: [Guerao et al., 2011](#).

2.2 Interés comercial y gestión pesquera

La centolla tiene un alto valor comercial y está sometida a una gran presión pesquera en la costa atlántica nordeste (más del 90% de las capturas mundiales) ([FAO, 2014](#)). Para su pesca se usan artes como nasas o redes de enmalle (miños, betas y trasmallos) ([Sampedro, 2001](#); [Corgos, 2004](#); [Verísimo, 2015](#)).

En España, Galicia constituye la principal zona de explotación pesquera de *Maja brachydactyla*, tanto en términos de producción (73%) como de ingresos (>80%), con unas 300 embarcaciones dedicadas a su captura ([Verísimo, 2015](#)). Por ejemplo, en el año 2021 se capturaron 685.734 kg con ingresos de 6.041.632€ ([Consellería do Mar da Xunta de Galicia](#)).

En las costas gallegas se establecieron medidas de restricción para la pesca de la centolla basadas en la estrategia de las 3S (sex, size and season - sexo, talla y época). Existe un periodo de veda en los meses de junio a noviembre, correspondiendo con la muda terminal de la especie y su migración reproductiva ([González-Gurriarán et al., 1993, 1998](#)), siendo la apertura de la temporada de pesca desde finales de noviembre - inicios de diciembre, cuando está concluyendo la migración otoñal ([González-Gurriarán et al., 2002](#)), hasta principios de junio – julio (Figura 3). Las pesquerías de esta especie están reguladas por un tamaño mínimo legal de captura que es de 120 mm de longitud del caparazón (Fuente: [www.pescadegalicia.gal/gl/tallas-minimas](#)) y no se permite el desembarco de hembras ovadas, centrando la actividad en los machos de mayor tamaño ([Orensanz et al., 1998](#)) durante gran parte del año. Esta intensa pesca selectiva por tamaño y sexo, puede conducir a las poblaciones de centollas a una limitación de esperma ([Hines et al., 2003](#)), una reducción del tamaño medio de los individuos ([Fahy, 2001](#)) o un aumento de la

promiscuidad de las hembras y la consiguiente paternidad múltiple de sus puestas ([Hines et al., 2003](#)).

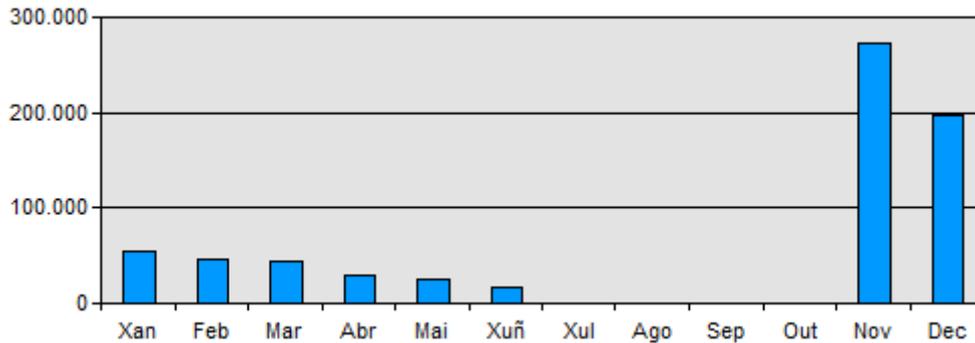


Figura 3. Evolución de la captura por kilo de cada mes de la centolla atlántica en Galicia en el año 2021. Se representa en el eje Y, las capturas de centolla (kg), y en el eje X, los meses del año. Se puede observar el periodo de veda entre junio y noviembre, y la apertura de la temporada de pesca entre noviembre y junio. En noviembre y diciembre hay mayor concentración de actividad pesquera (tasas más altas de captura). Fuente: [Consellería do Mar da Xunta de Galicia](#).

2.3 Biología de *Maja brachydactyla*

2.3.1 Ciclo de vida

Las especies de los májidos se caracterizan por presentar un reducido número de fases larvarias ([Schlegel, 1911](#)). El ciclo de vida de esta especie atlántica europea se compone de tres fases:

1. Fase larvaria. Consta de dos estadios zoeales (zoea I y II) y un estadio megalopa (Figura 4). Los estadios de zoea son pelágicos, formando parte del plancton en la columna de agua, y el estadio de megalopa es una etapa que implica la transición de un organismo pelágico a uno bentónico. Tras la última fase larvaria, tiene lugar la metamorfosis a primer estadio juvenil de hábitos bentónicos ([Iglesias et al., 2002](#)). Esta fase comprende desde la eclosión del huevo, cuando la larva de centolla es liberada en zona costera y abarca un breve desarrollo larvario planctónico entre 18 y 23 días (dependiendo de la temperatura del agua), hasta el asentamiento del primer estadio postlarvario o juvenil ([Schlegel, 1911](#); [Iglesias et al., 2002](#); [Andrés et al., 2007, 2008](#)).

En los meses de abril a octubre, las larvas son arrastradas por las corrientes oceánicas ([Iglesias et al., 2002](#)), lo que favorece su dispersión en la columna de agua, propiciando así el flujo genético entre las poblaciones y su expansión a regiones más al norte ([Rodríguez, 2020](#)).

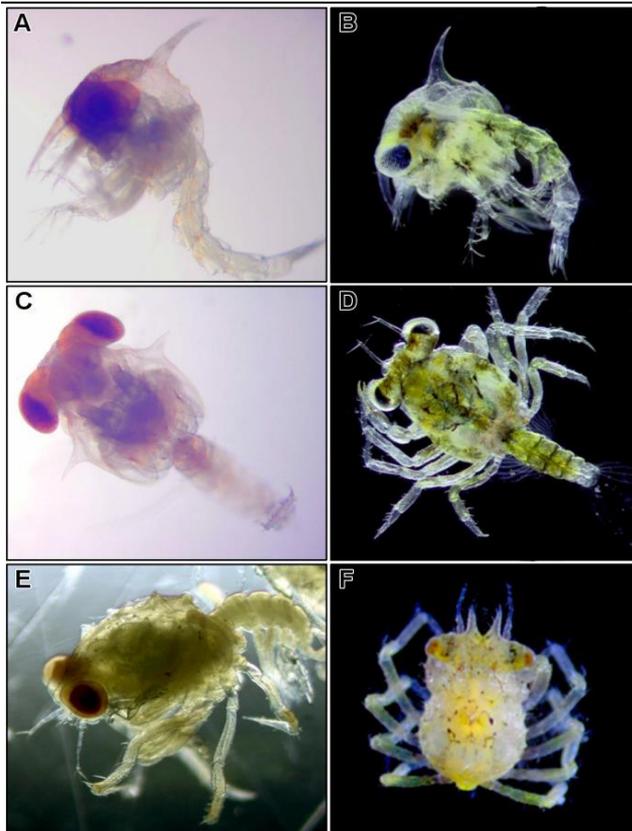


Figura 4. Centolla atlántica, *Maja brachydactyla*. Sus estadios larvarios: **Zoea I** (A): vista lateral. **Zoea II**: vista lateral (B) y vista dorsal (C). **Megalopa**: vista dorsal (D) y vista lateral (E). **Primer juvenil** (F): vista dorsal. Fuente: [Castejón, 2018](#).

2. Fase juvenil o de crecimiento. Dura de dos a tres años ([Le Foll, 1993](#)) y en ella comienza la diferenciación de ambos sexos ([Guerao y Rotllant, 2009](#)). Transcurre en zonas costeras (desde el intermareal hasta 20 m) ([Sampedro, 2001](#)), donde los juveniles realizan mudas sucesivas, separadas por periodos de intermuda, hasta la muda terminal (crecimiento discontinuo) ([Teissier, 1935](#)).

Su inicio está marcado tras el asentamiento del primer estadio postlarvario o juvenil, entre finales de primavera y otoño ([Corgos, 2004](#)), cuando alcanzan su primer año de vida en aguas someras (5 m) de fondos rocosos ([Freire et al., 2002](#)). Posteriormente, su segundo año de vida lo pasan en áreas de mayor profundidad (5-15 m) de fondos blandos (rocoso-arenosos) ([Freire et al., 2002](#)). Sus movimientos son más limitados que los de las centollas adultas, no direccionales y de menos de 10 m por día ([González-Gurriarán et al., 2002](#)).

3. Fase adulta o reproductiva. Tras la muda terminal, que establece la talla máxima del individuo ([González-Gurriarán et al., 1993](#)), se alcanza la madurez sexual (primavera y verano), cesando el crecimiento (crecimiento determinado) e iniciándose la fase adulta en áreas someras (<20 m) ([Kergariou, 1971, 1984](#); [Le Foll, 1993](#); [Freire et al., 2002](#)).

Las centollas adultas inician una migración otoñal desde aguas someras a profundas (30-100 m) para el comienzo de la cópula, permaneciendo en la zona hasta invierno ([Kergariou, 1971, 1984](#)). Después del apareamiento, comienza la época de desove

(primavera), tras la cual las hembras ovadas regresan a aguas someras para la incubación de la primera puesta del ciclo anual ([Kergariou, 1971](#); [González-Gurriarán et al., 1993](#); [Le Foll, 1993](#); [González-Gurriarán et al., 2002](#)). Los machos no retornan con las hembras, quedándose en las aguas profundas de apareamiento ([Freire et al., 2002](#)).

La muda terminal acentúa la diferenciación entre sexos por los cambios en la morfología que sufren los individuos (dimorfismo sexual). Las hembras adultas pasan de tener un pleon plano sin pleópodos desarrollados (Figura 5) a un abdomen ancho y abombado (redondeado) con pleópodos desarrollados para la incubación de las puestas. En los machos, el cambio se produce en el tamaño de los quelípedos con respecto al cefalotórax, exhibiendo un pleon estrecho y quelípedos gruesos y largos ([Teissier, 1933, 1935](#); [Corgos y Freire, 2006](#)) (Figura 6).

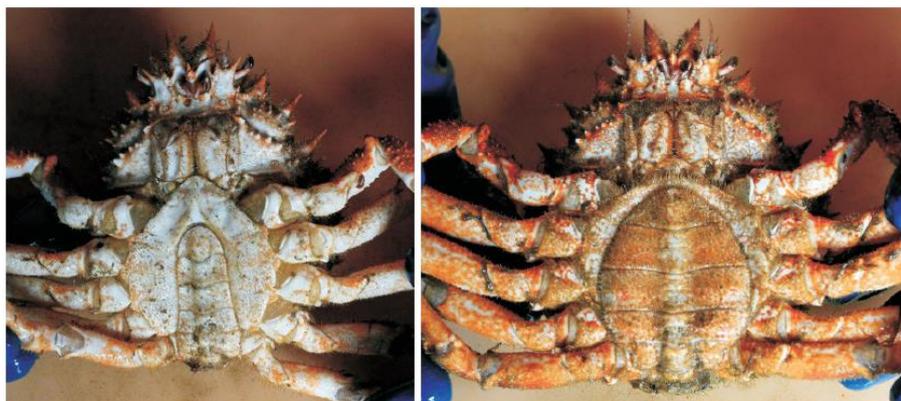


Figura 5. Juveniles de *M. brachydactyla*. Vista ventral de macho (izquierda) y hembra (derecha). Fuente: [Verísimo, 2015](#).



Figura 6. Adultos de *M. brachydactyla*, en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo), mostrando a la izquierda los machos y a la derecha las hembras. Fuente: [Verísimo, 2015](#).

En cuanto al rango de tallas de la centolla adulta, varía según el sexo, el área de distribución, las condiciones ambientales durante la fase juvenil o de crecimiento, y el año de reclutamiento. En las costas gallegas, la longitud del caparazón de ambos sexos oscila entre 132,5 mm y 191,3 mm ([Verísimo, 2015](#)). La talla media de madurez de las hembras está entre 114-143 mm (130.3 mm en el Golfo Ártabro), y el de los machos está entre 112-165 mm (136.5 mm en el Golfo Ártabro) ([Corgos y Freire, 2006](#)).

2.3.2 Reproducción y fecundidad

La centolla posee fecundación interna (cópula) y un alto valor de fecundidad (número de huevos por puesta) ([Verísimo et al., 2011](#)). Las hembras presentan un par de receptáculos seminales que les permiten acumular esperma de diversas cópulas, evitando así la necesidad de tener que volver a aparearse para fecundar puestas sucesivas. Gracias a estos órganos especializados, en ocasiones se da el fenómeno de la paternidad múltiple, es decir, las puestas de las hembras pueden estar fecundadas por distintos machos ([González-Gurriarán et al., 1993, 1998](#); [Rodríguez, 2020](#); [Rodríguez et al., 2021](#)).

El número estimado de puestas que realiza la hembra en cada ciclo anual decrece con la latitud, siendo tres en Galicia (entre marzo y septiembre) ([Kergariou, 1971, 1984](#); [González-Gurriarán et al., 1993, 1998](#)), dos en Francia ([Kergariou, 1984](#)) y una en Irlanda ([Fahy, 2001](#)), isla de Mann ([Hartnoll, 1965](#)) e Inglaterra ([Carlisle, 1957](#)).

En el medio natural, el periodo de incubación puede durar entre 30-77 días, dependiendo de la temperatura del agua ([Kergariou, 1984](#); [González-Gurriarán et al., 1993, 1998](#); [Iglesias et al., 2002](#)). Tras la eclosión de los huevos, la siguiente puesta se puede realizar con un periodo de interpuesta de 3 a 4 días ([González-Gurriarán et al., 1998](#)).

El número de huevos por puesta crece según aumenta el tamaño de las hembras ([Kergariou, 1971](#); [Verísimo et al., 2011](#); [Verísimo 2015](#)). Por ejemplo, los ejemplares de tamaño medio (158 mm de LC (longitud del caparazón)), suelen producir unos 300.000 huevos, mientras que los ejemplares de tamaño grande (191 mm de LC), pondrán unos 530.000 huevos ([Verísimo et al., 2011](#); [Verísimo 2015](#)). En este sentido, [Verísimo et al., 2011](#) contemplaron dos estrategias reproductivas entre distintas puestas del ciclo de esta especie atlántica: en las primeras puestas (en meses hibernales con condiciones ambientales desfavorables), la fecundidad de las hembras es baja pero con huevos grandes, mientras que en las siguientes puestas (en meses estivales con condiciones ambientales favorables), la fecundidad es elevada pero con huevos pequeños.

Es esencial tener conocimiento de la composición de los huevos, ya que de la calidad y cantidad de nutrientes que albergan dependerá el desarrollo de los embriones. Dichos requerimientos nutricionales deben estar adecuadamente proporcionados para obtener una calidad óptima para la supervivencia de las larvas ([Anger, 1998](#)).

González-Gurriarán *et al.* ([1993](#)) describieron tres etapas de desarrollo (Figura 7) basadas en los cambios de coloración de los huevos (naranja, marrón o gris-negro) que se pueden detectar macroscópicamente:

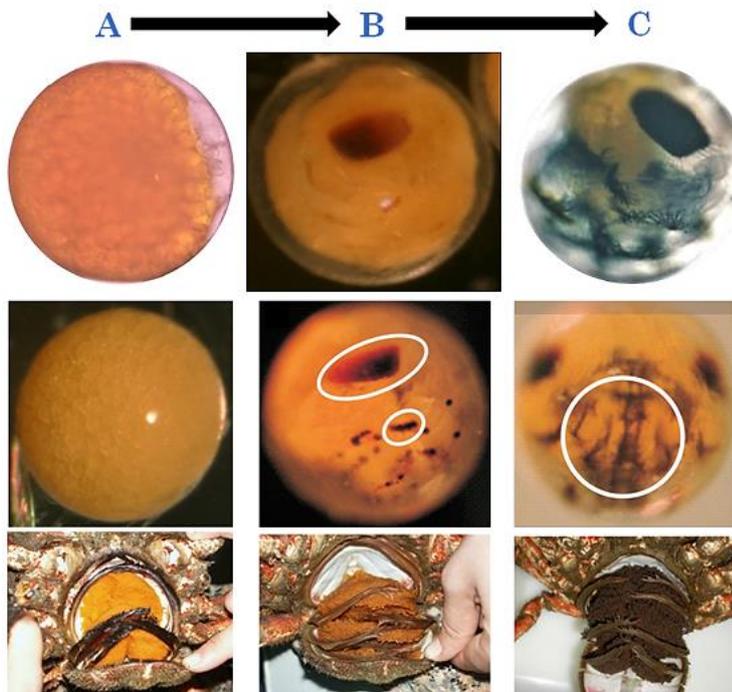


Figura 7. Huevos (arriba) y puestas (abajo) de *M. brachydactyla*. Huevo en estado de desarrollo **A**, **B** (los círculos blancos indican el detalle del ojo en forma oval y los cromatóforos) y **C** (el círculo blanco indica cordones de cromatóforos). Fuente: [Rodríguez, 2013, 2015, 2020](#).

- **Estado A:** huevos anaranjados; sin pigmentación; el vitelo ocupa casi todo el volumen del huevo.
- **Estado B:** huevos marrones; ligera pigmentación (primeros cromatóforos); esbozo del ojo; el vitelo ocupa casi el 50% del volumen del huevo.
- **Estado C:** huevos de color gris oscuro; pigmentación completa, presencia de muchos cromatóforos; ojos bien desarrollados; sin apenas vitelo porque el embrión ocupa por completo el volumen del huevo al estar totalmente desarrollado; la eclosión está próxima.

2.4 Estudios anteriores de la calidad de las puestas en crustáceos

Muchas especies de crustáceos marinos en Galicia están sometidos a una gran explotación comercial, por lo que es fundamental comprender sus procesos bioquímicos para crear mejores medidas de conservación.

En la embriogénesis pueden existir variaciones en la composición bioquímica relacionadas con los nutrientes esenciales para el desarrollo embrionario en crustáceos decápodos. Por ejemplo, algunos de los componentes necesarios para el metabolismo embrionario son las proteínas ([Holland, 1978](#)) y los lípidos, siendo estos últimos la principal fuente de energía para el desarrollo del huevo ([Holland, 1978](#)). La calidad y cantidad de los requerimientos nutricionales que aún siguen presentes tras dicho proceso, afectará al siguiente paso, que es el desarrollo y la supervivencia de la larva ([Pochelon, 2011](#)).

Andrés *et al.* ([2007](#), [2008](#), [2010a](#) y [b](#)) estudiaron en laboratorio la composición bioquímica de larvas de centolla durante su desarrollo y recién eclosionadas en diferentes épocas del año, pudiendo contemplar un aumento de proteínas y lípidos en época invernal, a causa de las condiciones desfavorables (temperatura y alimento) que soporta la larva.

Sin embargo, también hay que tener en cuenta el peso seco y la composición elemental CHN (porcentaje de carbono (C), hidrógeno (H) y nitrógeno (N)). El peso seco es la masa total del individuo (excluyendo el agua), pudiendo éste aumentar o disminuir por el contenido en materia orgánica o inorgánica ([Dillaman *et al.*, 2012](#)). El análisis elemental de CNH ofrece una visión de la composición bioquímica general ([Marc, 2006](#)).

3 OBJETIVOS

El principal objetivo de este estudio es analizar la influencia de la talla materna en la calidad de los huevos y larvas de la centolla atlántica.

Para ello, se llevarán a cabo los siguientes objetivos específicos:

- Realizar mediciones de huevos y larvas procedentes de hembras ovadas del medio natural y de hembras cruzadas en cautividad.
- Determinar la relación entre la talla materna y el tamaño de los huevos y larvas.
- Analizar la influencia de la talla materna en la calidad bioquímica de los huevos y larvas.

4 METODOLOGÍA. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El estudio se realizó en A Coruña (Galicia), situada en la costa noroeste de España. La costa gallega muestra una plataforma estrecha de entre 25 y 65 km, junto a una morfología muy sinuosa (altamente recortada) y una extensión de 1.195 km. En Galicia, existen formaciones estuáricas denominadas rías, expuestas a fluctuaciones de salinidad ([Gago *et al.* 2011](#)). Esto es un aspecto a tener en cuenta por el rango estrecho de tolerancia salina

que tienen los estadios larvarios de *M. brachydactyla* (especie estrictamente estenohalina) ([Castejón, 2018](#)).

Los datos que se usaron para este trabajo, se obtuvieron a partir de muestras recogidas al NO de la costa de Galicia, en el Golfo Ártabro (Figura 8). Este litoral (más de 200 km de costa con una anchura de 5.800 m) comprende las rías de A Coruña, Betanzos, Ares y Ferrol, en las que desembocan los ríos Mero, Mandeo, Lambre, Eume y Xubia ([Torre, 1958](#)). El golfo coincide con el final de la Costa da Morte y el principio de las Rías Altas, comprendido entre el Cabo Prioriño (Ferrol) y Caión (A Laracha).

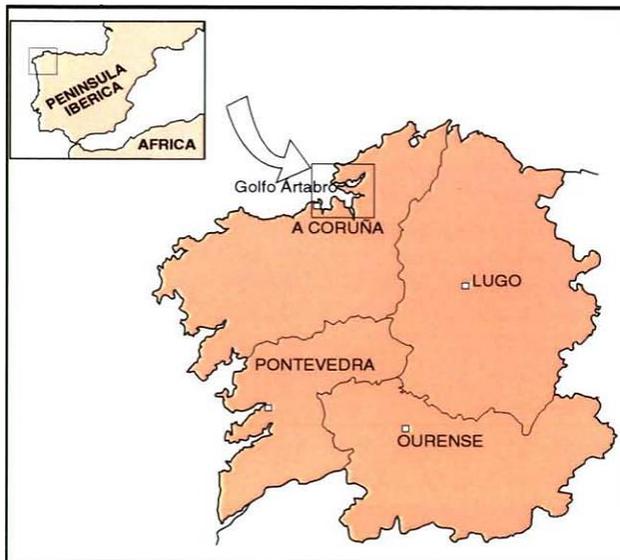


Figura 8. Situación geográfica de la zona de estudio, el Golfo Ártabro, en la costa NO de la Península Ibérica (43°21'49" N 8°21'54" W). Fuente: [Mosquera, 2000](#).

4.2 Ejemplares de estudio y recogida de muestras

Los datos utilizados para este trabajo provienen de muestreos de centolla (Decapoda: Majoidea) realizados durante el proyecto SOSKENCA (Sostenibilidad de las poblaciones de centolla y camarón: estudio del impacto de la actividad pesquera en el potencial reproductivo y tamaño efectivo de sus poblaciones) entre 201 y 2017.

Se utilizaron tanto hembras cruzadas en cautividad como hembras ovadas procedentes del medio marino (capturas comerciales y muestreos realizados mediante buceo o nasas), que habían copulado con machos desconocidos. Se anotó su rango de tallas registrando la LC, entre la unión de las espinas rostrales y el borde posterior del cefalotórax (Figura 9).



Figura 9. Medida de la longitud del caparazón (LC), entre el margen posterior del cefalotórax y el punto de unión de las espinas rostrales. Fuente: [Rodríguez, 2015](#).

En el análisis se incluyeron 80 hembras adultas (47 cruzadas en cautividad y 33 de campo) que se clasificaron acorde a la clase de talla a la que pertenecían (Tabla 1).

Tabla 1. Estructura de tallas de las 80 hembras de *M. brachydactyla* empleadas en este estudio.

Longitud del caparazón	Clase de talla	Nº ejemplares	Campo	Cautividad
<135 mm	Pequeña (P)	28	11	17
145-155 mm	Mediana (M)	29	11	18
>165 mm	Grande (G)	23	11	12
Total		80	33	47

Considerando el objetivo del estudio y para que no hubiese influencia con la época del año en la que se desarrollaban los embriones, se seleccionaron hembras que presentaban puestas recién desovadas (en el estado A de la clasificación macroscópica de González-Gurriarán *et al.* (1993), para poder establecer las variaciones bioquímicas entre el inicio y el final (larva) del desarrollo embrionario), correspondientes a la primera puesta del ciclo de cría (de diciembre a febrero).

Las puestas fueron mantenidas hasta la eclosión para obtener zoeas I.

4.3 Análisis bioquímicos y biométricos

Gracias al trabajo realizado por investigadores del Área de Biología Animal de la Facultad de Ciencias y por el Servicio de Apoyo a la Investigación (SAI) de la UDC, se obtuvo una serie de datos de biometría y bioquímica de los huevos y las larvas.

Los investigadores de la Facultad de Ciencias se encargaron del procesado de las muestras para biometría: cálculo del peso seco medio de huevos y larvas, y toma de fotos de huevos y larvas para realizar mediciones.

Se realizó un análisis biométrico de huevos (durante el primer estado de desarrollo embrionario) y larvas (fase larvaria planctónica de estado zoea I) de *Maja brachydactyla*, empleando un *software* de análisis de imagen (NIS-Elements 3.22).

A partir de las fotografías de huevos tomadas previamente bajo la lupa binocular, se midió el diámetro medio marcando 4 puntos en el perímetro de cada huevo (Figura 10) (el programa calcula el diámetro medio a partir del área).

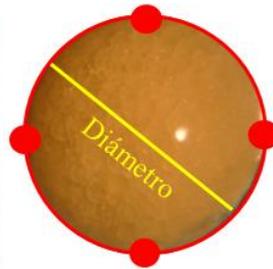
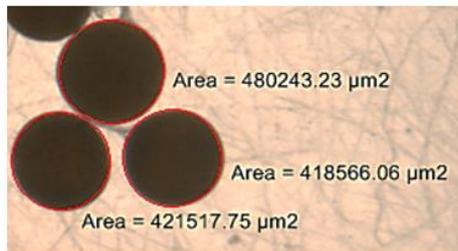


Figura 10. Detalle de la medida realizada sobre la fotografía de un embrión en desarrollo. La medida del diámetro que devuelve el programa es el diámetro medio calculado a partir del área del huevo.

A partir de las fotografías de larvas realizadas previamente bajo la lupa binocular, se realizaron dos mediciones para cada larva: la longitud del cefalotórax y la distancia entre los extremos de las espinas dorsal y rostral (Figura 11).

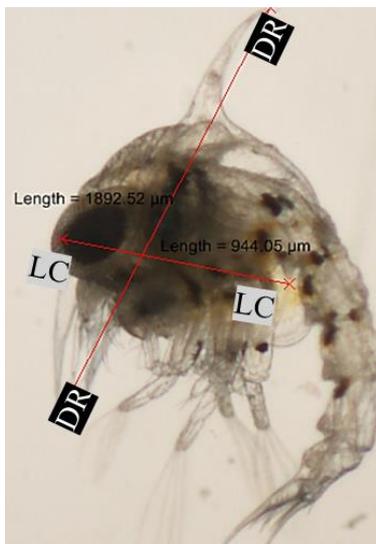


Figura 11. Longitud del cefalotórax (LC) y distancia entre los extremos de las espinas dorsal y rostral (DR) para las zoeas I medidas.

Los análisis bioquímicos escogidos fueron la cantidad de lípidos y la composición elemental CNH, estos últimos realizados por el SAI. Dichos análisis proporcionaron información acerca de las sustancias de reserva presentes en el huevo y, por lo tanto, disponibles para el desarrollo embrionario.

4.4 Análisis de datos

Se empleó el *software* R versión 4.1.2 para realizar los análisis estadísticos de los datos obtenidos.

Para estudiar la correlación entre la variable independiente LC y las variables respuesta, se plantearon modelos de regresión lineal simple para cada pareja de variables. Para analizar si existían diferencias entre las hembras de diferente clase de talla en cuanto a las variables estudiadas sobre sus huevos y larvas, se plantearon modelos ANOVA en las que se incluyó

también la variable EXP (experimento). Esta variable clasifica las hembras en función de si venían ovadas del medio natural o se cruzaron en cautividad.

El objetivo de los análisis era establecer la relación entre la talla de las hembras (variable numérica LC (longitud del caparazón) y variable categórica CT (clase de talla)) y una serie de variables que indican la calidad de los huevos y larvas:

- **PSH.** Peso medio por huevo.
- **PSL.** Peso medio por larva.
- **DH.** Diámetro medio del huevo.
- **LCLV.** Longitud del caparazón de larva viva.
- **ELV.** Distancia entre las espinas rostral y dorsal de larva viva.
- **LCLM.** Longitud del caparazón de larva muerta.
- **ELM.** Distancia entre las espinas rostral y dorsal de larva muerta.
- **NH.** Porcentaje de nitrógeno por huevo.
- **CH.** Porcentaje de carbono por huevo.
- **HH.** Porcentaje de hidrógeno por huevo.
- **NL.** Porcentaje de nitrógeno por larva.
- **CL.** Porcentaje de carbono por larva.
- **HL.** Porcentaje de hidrógeno por larva.
- **LH.** Porcentaje de lípidos por huevo.
- **LL.** Porcentaje de lípidos por larva.

5 RESULTADOS

Inicialmente, empleando los datos brutos, se calcularon las medias y desviaciones típicas (Sd) para cada una de las variables respuesta, tanto sobre los datos totales como por grupo. Estos parámetros aparecen recogidos en las Tablas A1 y A2 del anexo junto con el tamaño muestral (N) del que se partió en cada caso.

Además, se sometieron todos los grupos de datos a un análisis exploratorio para ver las tendencias y decidir el análisis más adecuado para el objetivo perseguido con los datos disponibles (ver Figuras A1, A2 y A3 del anexo).

Para estudiar la correlación entre variables por pares, se representaron dos gráficos de matriz con los datos de la biometría (Figura 12) y la bioquímica (Figura 13) junto con la variable LC. En la diagonal de los gráficos de comparación por pares, se representaron las curvas de densidad para cada una de las variables. De la diagonal hacia abajo (lado

izquierdo), se representaron las nubes de puntos para cada par de variables. De la diagonal hacia arriba (lado derecho), aparecieron los índices de correlación de cada par de variables. La segunda columna y segunda fila del gráfico, representan la relación entre la variable LC y las demás variables. Teniendo en cuenta la nube de puntos y el valor numérico del coeficiente de correlación (valores bajos), parece que no existe una correlación fuerte entre la LC y el resto de las variables que se estudian.

En base a las correlaciones observadas en estos gráficos, se seleccionó una serie de variables que representasen los diferentes aspectos de la calidad de los huevos y larvas objeto de estudio: el tamaño, las reservas energéticas y la cantidad de proteínas del huevo y la larva. En función de estos criterios, las variables seleccionadas para un análisis más profundo fueron las siguientes: DH, LCLV, NH, NL, LH, LL.

Tras realizar un análisis descriptivo de los datos, se eliminaron los datos atípicos observados que podían interferir en el análisis posterior.

A continuación, se planteó un modelo de regresión lineal simple que relacionase cada una de las variables seleccionadas con la variable LC, comprobando que se cumplían las hipótesis necesarias para su aplicación. Se estudiaron gráficamente los residuos del modelo para ver si se cumplían las hipótesis necesarias. Para corroborar la información proporcionada por los gráficos del modelo que parecían indicar que las hipótesis se cumplían, se emplearon los test de Shapiro-Wilk para testar que los datos se ajustaban a una distribución normal, y Levene para comprobar la hipótesis de homocedasticidad. El test de Levene demostró que las varianzas eran homogéneas, pero el test de Shapiro-Wilk indicó que los datos no se ajustaban a una distribución normal.

Para las seis variables estudiadas, los valores del coeficiente de determinación (R^2) fueron bajos (casi cero), indicando una baja correlación entre la LC y las variables escogidas.

En el gráfico de matriz (Figura 12 y 13), la curva de densidad de la variable LC ya indicaba que no seguía una distribución normal al no tener forma de campana de Gauss, pudiéndose distinguir tres crestas en la curva.

Al no cumplir la variable LC la hipótesis de normalidad, el análisis de regresión lineal simple se descartó y se buscó otra alternativa. Se optó por agrupar la variable numérica LC en tres clases de talla diferentes, creando una nueva variable con categorías (CT), para poder aplicar un modelo ANOVA para cada variable respuesta.

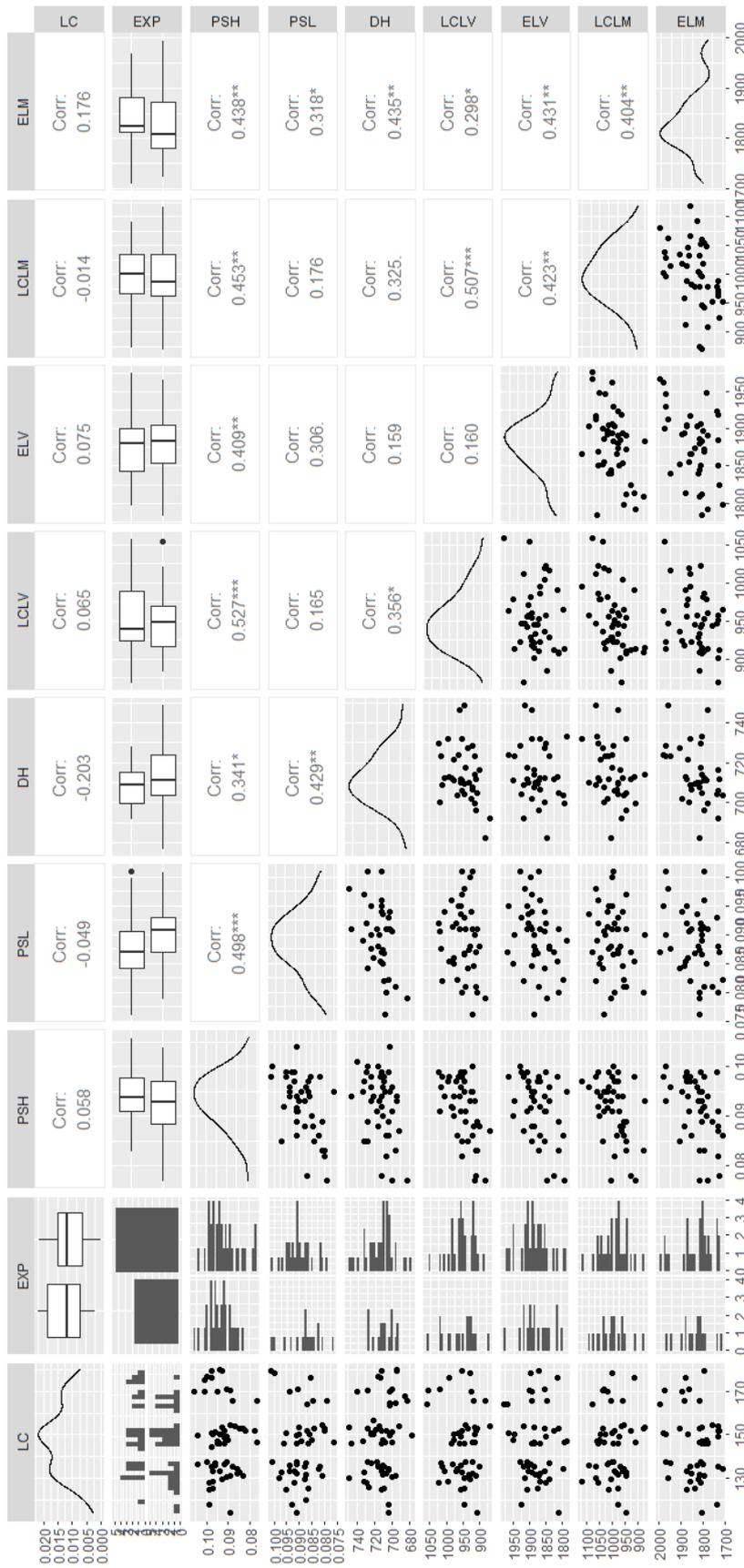


Figura 12. Gráfica de matriz con los datos de biometría para las variables de estudio (peso medio por huevo (PSH), peso medio por larva (PSL), diámetro del huevo (DH), longitud del caparazón de larva viva (LCLV), distancia entre las espinas rostral y dorsal de larva viva (ELV), longitud del caparazón de larva muerta (LCLM) y distancia entre las espinas rostral y dorsal de larva muerta (ELM)) junto con la variable LC (la longitud del caparazón de la hembra) y EXP (tipo de experimento). En la diagonal de los gráficos de comparación por pares, se representaron las curvas de densidad para cada una de las variables. De la diagonal hacia abajo (lado izquierdo), se representaron las nubes de puntos para cada par de variables. De la diagonal hacia arriba (lado derecho), aparecieron los índices de correlación de cada par de variables. En los diagramas de dispersión (nube de puntos), se observa que no existe una relación lineal para cada par de variables. Por otra parte, el diagrama de cajas y bigotes de la fila dos, contiene datos atípicos.

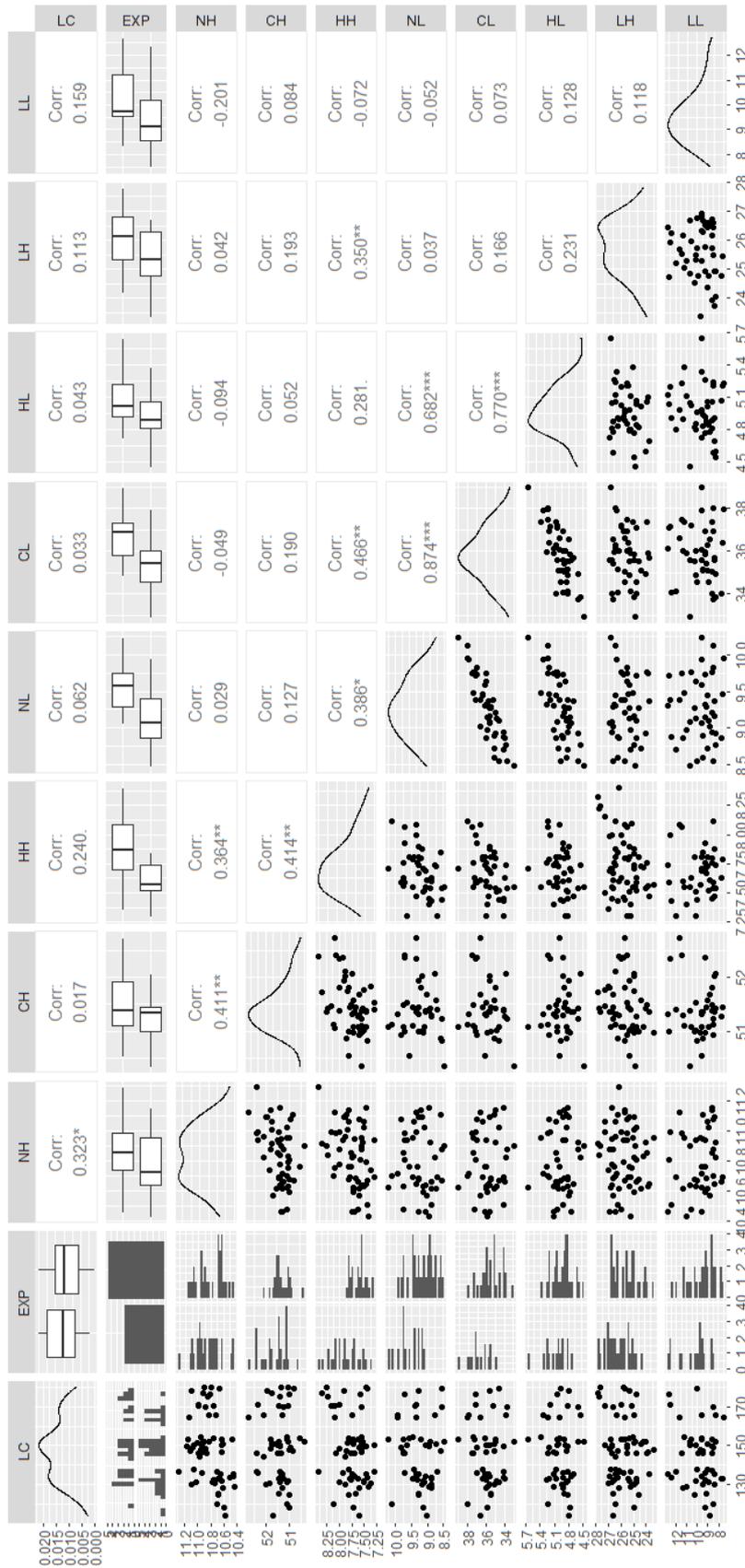


Figura 13. Gráfica de matriz con los datos de bioquímica para las variables de estudio (porcentaje de nitrógeno por huevo (NH), porcentaje de carbono por huevo (CH), porcentaje de hidrógeno por huevo (HH), porcentaje de lípidos por larva (NL), porcentaje de nitrógeno por larva (NL), porcentaje de carbono por larva (CL), porcentaje de hidrógeno por larva (HL), porcentaje de lípidos por larva (LL)) junto con la variable LC (la longitud del caparazón de la hembra) y EXP (tipo de experimento). En la diagonal de los gráficos de comparación por pares, se representaron las curvas de densidad para cada una de las variables. De la diagonal hacia abajo (lado izquierdo), se representaron las nubes de puntos para cada par de variables. De la diagonal hacia arriba (lado derecho), aparecieron los índices de correlación de cada par de variables. En los diagramas de dispersión (nube de puntos), se observa que solo existe una relación lineal entre la variable NL y CL, y entre la variable CL y HL. En este caso, el diagrama de cajas y bigotes de la fila dos, no contiene datos atípicos.

Para las variables elegidas se plantearon tres tipos de modelos:

- **Modelo 1:** con dos factores de tratamiento (CT y EXP) e interacción entre variables (CT:EXP).
- **Modelo 2:** con dos factores de tratamiento, pero sin interacción.
- **Modelo 3:** con un único factor de tratamiento.

Inicialmente, se aplicó el ANOVA al Modelo 1 y, en los casos donde CT:EXP no era significativa, se eliminó del modelo y se planteó el Modelo 2. Cuando el p-valor para alguno de los factores de tratamiento indicaba que no había diferencias entre grupos, se eliminó esa variable del modelo para pasar a aplicar el ANOVA en el Modelo 3.

En todos los casos, se representaron los gráficos de diagnóstico del modelo, en los que no se observó una clara falta de normalidad u homocedasticidad. Sin embargo, en los test empleados para comprobar estas hipótesis si se obtuvieron algunos p-valores significativos.

Cuando las hipótesis de normalidad (Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (Levene) no se cumplían, se llevó a cabo el test de Kruskal-Wallis (alternativa no paramétrica al test ANOVA). En los casos en los que el ANOVA detectó diferencias significativas, se realizó un test a posteriori de Tukey-Kramer, con objeto de encontrar entre qué grupos de talla de hembra había diferencias.

Los resultados de los análisis realizados para cada una de las variables aparecen resumidos e interpretados en la Tabla 2.

Tabla 2. Resultados de los análisis realizados (ANOVA y Kruskal-Wallis) para las seis variables seleccionadas (diámetro del huevo (DH), longitud del caparazón de larva viva (LCLV), porcentaje de nitrógeno por huevo (NH), porcentaje de nitrógeno por larva (NL), porcentaje de lípidos por huevo (LH) y porcentaje de lípidos por larva (LL)) con dos factores de tratamiento (clase de talla (CT) y tipo de experimento (EXP)).

	Análisis realizado	Interacción CT:EXP	Diferencias entre CT	Diferencias entre EXP	Interpretación
DH	ANOVA	No (p-valor: 0,461)	No (p-valor: 0,102)	No (p-valor: 0,444)	El diámetro del huevo no es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas ni entre hembras ovadas del medio marino y hembras cruzadas en cautividad.
LCLV	Kruskal-Wallis (no homocedasticidad)	No (p-valor: 0,411)	No (p-valor: 0,160)	No (p-valor: 0,761)	La longitud del caparazón de larvas vivas no es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas ni entre hembras ovadas del medio marino y hembras cruzadas en cautividad.
NH	ANOVA	No (p-valor: 0,476)	Sí (p-valor: $2,03 \times 10^{-7}$)	No (p-valor: 0,732)	El porcentaje de nitrógeno por huevo es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas (los huevos de hembras pequeñas tienen un menor % N), y no es significativamente diferente entre hembras ovadas del medio marino y hembras cruzadas en cautividad.
NL	Kruskal-Wallis (no homocedasticidad)	No (p-valor: 0,271)	No (p-valor: 0,258)	Sí (p-valor: 0,002)	El porcentaje de nitrógeno por larva no es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas pero es mayor en hembras ovadas del medio marino que en hembras cruzadas en cautividad.
LH	ANOVA	No (p-valor: 0,935)	No (p-valor: 0,080)	Sí (p-valor: 0,005)	El porcentaje de lípidos por huevo no es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas pero es mayor en hembras ovadas del medio marino que en hembras cruzadas en cautividad.
LL	ANOVA	Sí (p-valor: 0,003)	No (p-valor: 0,296)	Sí (p-valor: 0,039)	El porcentaje de lípidos por larva no es significativamente diferente entre hembras de diferentes tallas pero es mayor en hembras ovadas del medio marino que en hembras cruzadas en cautividad.

6 DISCUSIÓN

En el momento de realizar los análisis estadísticos, surgió el problema de que la variable LC no cumplía la hipótesis de normalidad necesaria para aplicar un modelo de regresión lineal. La causa podría ser el diseño experimental inicial, ya que su propósito era usar una variable categórica (tallas pequeñas, medianas y grandes) y no numérica (la talla concreta de cada hembra), de manera que hubo rangos de tallas sin cubrir al seleccionar los ejemplares de estudio de 136-144 mm (entre pequeñas y medianas) y 156-164 mm (entre medianas y grandes). Esto explicaría las tres crestas observadas en la curva de densidad de la variable LC. Como alternativa al análisis de regresión lineal simple, se optó por agrupar la variable numérica LC en tres clases de talla (variable CT) y aplicar un modelo ANOVA para cada variable respuesta.

Uno de los resultados obtenidos en este estudio fue que los huevos de hembras cruzadas en cautividad y los del medio natural presentaron un tamaño similar entre ellos, coincidiendo con las observaciones realizadas por Verísimo (2015). En cuanto a la talla maternal, no se detectaron diferencias, cuando sí se esperaba que hubiese una relación entre la talla de la hembra y el diámetro del huevo (hembras grandes ponen huevos grandes, por ejemplo). Dicho resultado podría ser consecuencia de no disponer de muchas hembras de cada clase de talla, por lo que la realización de estudios futuros ampliando el número de hembras puede ser necesaria para establecer relaciones claras entre la talla de la hembra y la de sus descendientes.

Hay que tener en cuenta que el número de huevos por puesta de la centolla, crece según aumenta el tamaño y el peso corporal de la hembra (Kergariou, 1971; Verísimo *et al.*, 2011; Verísimo 2015), pero el tamaño y peso individual de los huevos no está relacionado con estos factores (Verísimo *et al.*, 2011; Verísimo 2015). Los resultados de Verísimo (2015) fueron similares a los del presente estudio, es decir, no encontraron una correlación entre la talla de la hembra (la talla del huevo no varió entre la talla materna). Se achacaron a esos resultados a que las hembras de su estudio no cubrían todo el rango de tallas de la población (no tenían hembras pequeñas). Verísimo *et al.*, 2011 contemplaron dos estrategias reproductivas entre distintas puestas del ciclo de la centolla: en las primeras puestas (en meses hibernales con condiciones ambientales desfavorables), la fecundidad de las hembras es baja pero con huevos grandes, mientras que en las siguientes puestas (en meses estivales con condiciones ambientales favorables), la fecundidad es elevada pero con huevos pequeños. Este resultado se corroboró en otros estudios (Rotllant *et al.*, 2015).

Al igual que el tamaño del huevo, con respecto a la longitud del caparazón de la larva viva, las larvas de hembras en cautividad y del medio natural presentaron un tamaño similar entre ellas. La ausencia de relación entre la talla de la hembra y el tamaño de la descendencia podría deberse a que otros factores que están afectando a las variables estudiadas no se están teniendo en cuenta en el análisis, como la talla de los machos o el hecho de que algunas hembras eran primíparas y otras multíparas (es decir, para todas las hembras era su primera puesta del ciclo, pero no en todos los casos, la primera de su vida). En cuanto a la composición bioquímica, el contenido proteico de los huevos en estado I (recién desovados) se estimó a través del contenido de nitrógeno obtenido mediante análisis elemental CHN ([Gnaiger y Bitterlich, 1984](#)). Este proceso se utilizó anteriormente en investigaciones de crustáceos decápodos para realizar comparaciones entre estados de desarrollo o entre diferentes especies ([Anger, 1998](#)).

En el presente trabajo, no se encontraron diferencias entre hembras del medio marino y hembras cruzadas en cautividad con respecto al nitrógeno de los huevos, pero sí entre las diferentes clases de talla materna. Se concluyó que las hembras grandes y medianas mostraban en sus huevos una mayor proporción de nitrógeno, es decir, estas hembras aportaban más proteínas a sus huevos que las hembras de menor tamaño.

Los lípidos de los huevos de los crustáceos decápodos son los que proporcionan mayor porcentaje de energía durante el desarrollo del embrión. Sin embargo, las proteínas son el principal componente del vitelo de los huevos (síntesis de proteínas elevada durante el proceso de vitelogénesis) ([Holland, 1978](#); [Abdu et al., 2000](#)).

Desde el principio, los huevos tienen todos los requerimientos nutricionales necesarios para su mantenimiento y desarrollo embrionario ([Jaekle, 1995](#)) pero el hecho de que los de las hembras pequeñas tengan menos proteínas, podría deberse a que los huevos de este estudio corresponden a la primera puesta del ciclo de cría. Al pertenecer a la época hibernal, donde las temperaturas son bajas (factor abiótico), al igual que la disponibilidad de alimento (factor biótico), es posible que las hembras pequeñas necesiten más proteínas de las que suelen necesitar para asegurar su supervivencia. Además, hay que añadir que la muda terminal y/o la migración reproductiva acaban de transcurrir, siendo otra causa plausible que puede afectar a la condición interna de la hembra y, por consiguiente, a los huevos y larvas. De esta manera, las hembras pequeñas podrían disponer de menos proteínas para invertir en su descendencia.

El hecho de que no se haya registrado si las hembras eran primíparas o multíparas, también puede estar influyendo en la interpretación de los análisis bioquímicos. En el primer caso,

la condición fisiológica de la hembra para la primera puesta no es la óptima, influyendo en la inversión total realizada. En estudios sobre *Chionoecetes opilio* y *Chionoecetes bairdi*, se ha detectado que las hembras multíparas invierten más energía en la reproducción ([Webb et al., 2012](#); [Swiney et al., 2013](#)).

Aparte del hecho de haber ignorado la condición de primípara/multípara de las hembras, así como la talla paterna en el análisis realizado en este trabajo, otro factor que puede estar influyendo en que no se hayan detectado diferencias biométricas y bioquímicas entre los huevos y larvas de hembras de diferentes tallas, podría ser la presencia de paternidad múltiple en las hembras del medio natural ([Rodríguez et al., 2021](#)).

Los factores bióticos, abióticos, mudas terminales y/o migraciones reproductivas, pueden influir sobre la fisiología y bioquímica de los crustáceos decápodos y, por consiguiente, actuar de forma desfavorable en la inversión energética en el ciclo de cría. Por eso la inversión maternal es un factor determinante, porque puede impactar sobre a la estructura y dinámica de la población ([Marshall y Keough, 2008](#)). El desarrollo embrionario de la centolla es lecitotrófico ([Anger, 2001](#)), lo que significa que la calidad y cantidad de reservas del huevo depende del estado nutricional de la hembra, porque es ella quien le proporciona dichos requerimientos, siendo crítico para el desarrollo del embrión, la eclosión del huevo y la supervivencia de la larva ([Giménez, 2006](#)). Estas reservas del huevo surgen a partir de la dieta maternal previa a la ovogénesis ([Racotta et al., 2003](#)), por lo que el tipo de alimentación de la hembra mientras se produce la maduración gonadal, también va a influir en la composición bioquímica de los huevos.

Verísimo ([2015](#)) descubrió que las hembras de *M. brachydactyla* invierten más energía por huevo individual en las primeras puestas del ciclo, pero más energía total en puestas posteriores (si la disponibilidad de alimento aumenta, se puede invertir más energía ([Harrison, 1990](#))). Estas diferencias estacionales (valores altos por huevo al comienzo del ciclo de cría) también se encontraron en otros crustáceos decápodos ([Boddeke, 1982](#); [Amsler y George, 1984](#)). Verísimo ([2015](#)) analizó la composición bioquímica a lo largo del desarrollo embrionario en tres puestas consecutivas, detectando diferencias significativas entre las puestas y entre los diferentes estados de los huevos.

Continuando con el análisis de la composición bioquímica de huevos y larvas, se encontraron diferencias entre hembras ovadas del medio marino y hembras cruzadas en cautividad. El porcentaje de nitrógeno por larva y de lípidos por huevo y larva, fue mayor en hembras ovadas del medio marino que en hembras cruzadas en cautividad. Este hecho

podría estar relacionado con las diferencias en la alimentación entre las hembras procedentes del medio natural y las cruzadas en cautividad.

En el caso de las hembras que fueron cruzadas en cautividad, estas habían sido alimentadas durante las semanas anteriores únicamente con mejillón (*Mytilus galloprovincialis*), por lo que el aporte de proteínas y lípidos a los huevos y larvas sería dependiente de la composición de proteínas y lípidos del mejillón. Seguramente, la composición de la dieta de las hembras que venían del medio marino, fuera mucho más variada y rica en nutrientes, aunque dependan de la abundancia de presas. Estudios anteriores descubrieron que *M. brachydactyla* es omnívora (macroalgas (Laminariaceae) e invertebrados bentónicos sésiles (*Mytilus* sp., ascidias solitarias) o con cierta movilidad (*Acanthochitona crinitus*, *Bittium* sp., *Aslia lefevrei*)), mediante observaciones directas en el campo ([Carlisle, 1957](#)), experimentos de laboratorio ([Brosnan, 1981](#)) y estudios basados en el contenido del estómago ([Brosnan, 1981](#)). Aunque las hembras del medio marino también realizaron su puesta en cautividad y su dieta durante su estancia en el acuario fue idéntica a la de las hembras cruzadas artificialmente, fueron pocos los días que pasaron desde su llegada al acuario hasta el momento de la puesta; por lo tanto, la alimentación que se les daba allí no les afectaría tanto a sus huevos como a las hembras que ya llevaban tiempo en cuativerio. De ahí, la diferencia que puede surgir en la composición bioquímica en huevos y larvas entre unas hembras y otras.

También se demostró que si las hembras pasan mucho tiempo en cultivo, empiezan a realizar puestas de peor calidad nutricional ([Verísimo, 2015](#)), relacionándolo a una dieta inadecuada que, además, provocaría que las larvas de esas puestas, se desarrollaran de peor calidad ([Andrés et al., 2010b](#)).

Andrés *et al.* ([2007](#), [2008](#), [2010a](#) y [b](#)) analizaron en laboratorio la composición bioquímica de larvas de centolla durante su desarrollo y recién eclosionadas en diferentes épocas del año, encontrándose un aumento de proteínas y lípidos a final de año, pudiendo ser causado por una adaptación para tener mayores posibilidades de sobrevivir a las condiciones adversas del invierno.

Rotllant *et al.* ([2013](#)) estudiaron las variaciones de la composición bioquímica de las larvas recién eclosionadas de *M. brachydactyla* del medio natural a lo largo de varios años, contemplando una alta variabilidad debido, fundamentalmente, a los triglicéridos y, en menor medida, a lípidos y proteínas.

En resumen, existen diversos estudios que han analizado las variaciones temporales en la composición bioquímica de los huevos y larvas de centolla, aunque los estudios que

relacionan estos aspectos con la talla de los progenitores son menos abundantes, a pesar de que la talla es uno de los tres puntos principales de la gestión pesquera basada en la estrategia de las 3S. Continuar investigando en esta línea, permitirá establecer o mejorar medidas orientadas a la conservación de las poblaciones naturales y a la gestión de los stocks.

7 CONCLUSIONES

- Las hembras de centolla de mayor tamaño realizan una inversión maternal mayor de proteínas a los huevos de su primera puesta que las hembras de menor tamaño.
- Para el resto de variables bioquímicas y biométricas estudiadas (diámetro de huevo, longitud del caparazón de larvas vivas, proteínas en larva, lípido en huevo y lípido en larva), no se observaron diferencias entre los distintos grupos de talla de hembra.
- La composición bioquímica de las larvas y huevos, en cuanto a proteínas y lípidos, varía en función de la alimentación que reciben las hembras durante la maduración de sus gónadas, influyendo en la cantidad de proteínas y lípidos que proporcionan a sus huevos y larvas.

8 BIBLIOGRAFÍA

- Abdu, U., Yehezkel, G., Sagi, A. (2000). **Oocyte development and polypeptide dynamics during ovarian maturation in the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus***. Invertebrate Reproductive Development 37: 75-83.
- Amsler, M.O.L., George, R.Y. (1984). **Seasonal variation in the biochemical composition of the embryos of *Callinectes sapidus* Rathbun**. Journal of Crustacean Biology 4: 546-553.
- Andrés, M. (2010). **El cultiu de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*: aspectes zootécnicos, bioquímics i nutricionals del desenvolupament larvari**, IRTA Sant Carles de la Ràpita: 226.
- Andrés, M., Estévez, A., Anger, K., Rotllant, G. (2008). **Developmental patterns of larval growth in the edible spider crab, *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae)**. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 357: 35-40.
- Andrés, M., Estévez, A., Hontoria, F., Rotllant, G. (2010a). **Differential utilization of biochemical components during larval development of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae)**. Marine Biology 157: 2329-2340.
- Andrés, M., Estévez, A., Rotllant, G. (2007). **Growth, survival and biochemical composition of spider crab *Maja brachydactyla* (Balss, 1922) (Decapoda: Majidae) larvae reared under different stocking densities, prey:larva ratios and diets**. Aquaculture 273: 494-502.
- Andrés, M., Estévez, A., Simeó, C.G., Rotllant, G. (2010b). **Annual variation in the biochemical composition of newly hatched larvae of *Maja brachydactyla* in captivity**. Aquaculture 310: 99- 105.

- Anger, K. (1998). **Patterns of growth and chemical composition in decapod crustacean larvae**. *Invertebrate Reproduction and Development* 33: 2-3: 159-176.
- Anger, K. (2001). **The biology of decapod crustacean larvae**. Lisse, A.A Balkema Publishers : 420.
- Boddeke, R. (1982). **The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recruitment**. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 151-162.
- Brosnan, D.M. (1981). **Studies on the biology, ecology and fishery of the spider crab *Maia squinado* Herbst (1768) of the west coast of Ireland**. University College Galway, Ireland: 133.
- Carlisle, D.B. (1957). **On the hormonal inhibition of moulting in decapod Crustacea**. II. The terminal anecdysis in crabs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36: 291- 307.
- Castejón, D. (2018). **Morfología del sistema digestivo y larvicultura del centollo (*Maja brachydactyla*, Balss 1922)**. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- Castejón, D., Rotllant, G., Giménez, L., Torres, G., Guerao, G. (2015). **The Effects of Temperature and Salinity on the Survival, Growth and Duration of the Larval Development of the Common Spider Crab *Maja brachydactyla* (Balss, 1922) (Brachyura: Majidae)**. *Journal of Shellfish Research* 34. 1073-1083. 10.2983/035.034.0334.
- Consellería do Mar da Xunta de Galicia. Vendas nas Lonxas (Agrupado por Especie), Informes Estadísticos, In: Pesca de Galicia. Available from: www.pescadegalicia.gal/estadisticas/.
- Corgos, A. (2004). **Estrategia vital, estructura espacial y dinámica poblacional de la centolla, *Maja squinado* (Decapoda: Majidae)**. Tesis doctoral, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de A Coruña. 312.
- Corgos, A., Freire, J. (2006). **Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth**. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 851–859.
- Dillaman, R.M., Roer, R., Shafer, T., Modla, S. (2012). **The Crustacean Integument: Structure and Function**. In: Watling L, Thiel M, editors. *The Natural History of the Crustacea*, vol 1 Functional Morphology and Diversity: Oxford University Press. pp: 140-165.
- Fahy, E. (2001). **The Magharees spider crab *Maja squinado* fishery in 2000**. *Irish Fisheries Investigations* 9: 21.
- FAO. 2014. B-42 **Crabs, sea-spiders**. Capture production by species, fishing areas and countries or areas. In: FAO, editor. *FAO yearbook Fishery and aquaculture statistics*. Rome: FAO.
- Freire, J., Bernárdez, C., Corgos, A., Fernández, L., González-Gurriarán, E., Sampedro, M.P., Verísimo, P. (2002). **Management strategies for sustainable invertebrate fisheries in coastal ecosystems of Galicia (NW Spain)**. *Aquatic Ecology* 36: 41-50. 10.1023/A:1013350723445.

- Gago, J., Cabanas, J.M., Casas, G., Miranda, A. (2011). **Thermohaline measurements in the continental shelf zone of the NW Iberian Peninsula, 1994–2006**. *Climate Research* 48:219-229.
- Giménez, L. (2006). **Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapod crustaceans**. *Integrative and Comparative Biology* 46 (5): 615-622.
- Gnaiger, E., Bitterlich, G. (1984). **Proximate biochemical composition and caloric content calculated from elemental CHN analysis: a stoichiometric concept**. *Oecologia* 62: 289-298.
- González-Gurriarán, E., Fernández, L., Freire, J., Muiño, R. (1998). **Mating and role of seminal receptacles in the reproductive biology of the spider crab *Maja squinado* (Decapoda, Majidae)**. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220:269–285.
- González-Gurriarán, E., Fernández, L., Freire, J., Muiño, R., Parapar, J. (1993). **Reproduction of the spider crab *Maja squinado* (Brachyura: Majidae) in the southern Galician coast (NW Spain)**. *Internacional Council for the Exploration of the Sea, Shellfish Committee. C.M. 1993/K: 19, 15 pp.*
- González-Gurriarán, E., Freire, J., Bernárdez, C. (2002). **Migratory patterns in female spider crabs *Maja squinado* using electronic tags and telemetry**. *Journal of Crustacean Biology* 22. 91-97. 10.1163/20021975-99990212.
- Guerao, G., Andree, K.B., Frogliá, C., Simeó, C.G., Rotllant, G. (2011). **Identification of European species of *Maja* (Decapoda: Brachyura: Majidae): RFLP analyses of COI mtDNA and morphological considerations**. *Scientia Marina* 75: 129-134.
- Guerao, G., Rotllant, G. (2009). **Survival and growth of post-settlement juveniles of the spider crab *Maja brachydactyla* (Brachyura: Majoidea) reared under individual culture system**. *Aquaculture* 289: 181-184.
- Harrison, K.E. (1990). **The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: A review**. *Journal of Shellfish Research* 9: 1-28.
- Hartnoll, R.G. (1965). **The biology of spider crabs: a comparison of British and Jamaican species**. *Crustaceana* 9: 1-16.
- Hines, A.H., Jivoff, P.R., Bushmann, P.J., van Montfrans, J., Reed, S.A., Wolcott, D.L., Wolcott, T.G. (2003). **Evidence for sperm limitation in the blue crab, *Callinectes sapidus***. *Bulletin of Marine Science* 72: 287–310.
- Holland, D.L. (1978). **Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates**. *Biochemical and biophysical perspectives in marine biology*. D. C. Malins and J. R. Sargent. London: Academic Press: 85-123.
- Iglesias, J., Sánchez, F.J., Moxica, C., Fuentes, L., Otero, J.J., Pérez, J.L. (2002). **Preliminary data on rearing larvae and juveniles of the spider crab *Maja squinado* Herbst, 1788 at the Instituto Español de Oceanografía, Vigo (Northwest Spain)**. *Boletín del Instituto Español De Oceanografía* 18: 25–30.
- Jaekle, W.B. (1995). **Variation in the size, energy content, and biochemical composition of invertebrates eggs: correlates to the mode of larval development**. *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. L. R. McEdwards, Boca Raton: CRC Press: 49-77.

- Kergariou, G. (1971). **L'araigné de mer, *Maja squinado* L., sur le litoral de Bretagne.** Bulletin du Institut de Pêches Maritimes 205: 11–19.
- Kergariou, G. (1984). **L'araigné de mer, *Maja squinado* H. Biologie et exploitation.** Bulletin du Institut de Pêches Maritimes 1279: 575–583.
- Le Foll, D. (1993). **Biology and exploitation of the western channel spider crab *Maja squinado*.** PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale, Ifremer Centre de Brest, Plouzane (France), 524 pp.
- Marc, V. (2006). **Linking biochemical and elemental composition in freshwater and marine crustacean zooplankton.** Marine Ecology Progress Series 327:233-246.
- Marques, A., Teixeira, B., Barrento, S., Anacleto, P., Carvalho, M.L., Nunes, M.L. (2010). **Chemical composition of Atlantic spider crab *Maja brachydactyla*: Human health implications.** Journal of Food Composition and Analysis 23: 230-237.
- Marshall, D.J., Keough, M.J. (2008). **The evolutionary ecology of offspring size in marine invertebrates.** Advances in Marine Biology 53: 1-60.
- Mosquera, M.J. (2000). **Evolución postglaciar del nivel del mar en el NO de la Península Ibérica: el caso del Golfo Ártabro.** Tesis doctoral. Universidade da Coruña. Instituto Universitario de Xeoloxía. ISBN 978-84-692-8734-7.
- Neumann, V. (1996). **Comparative investigations on the systematics and taxonomy of European *Maja* species (Decapoda, Brachyura, Majidae).** Crustaceana 69: 821–852.
- Ng, P.K.L., Guinot, D., Davie, P.J.F. (2008). **Systema brachyurorum: Part I: An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world.** Raffles Bull Zool 17(Suppl):1-286. Raffles Bulletin of Zoology (Supplement) 17: 1-286.
- Orensanz, J.M., Armstrong, J., Armstrong, D., Hilborn, R. (1998). **Crustacean resources are vulnerable to serial depletion-the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska.** Reviews in Fish Biology and Fisheries 8: 117–176.
- Pochelon, P.N. (2011). **Embryonic and larval ecology and biochemistry of offshore decapods,** Universidade de Aveiro: 177.
- Racotta, I.S., Palacios, E., Ibarra, A.M. (2003). **Shrimp larval quality in relation to broodstock condition.** Aquaculture 227: 107-130.
- Rodríguez, E. (2013). **Extracción de DNA para análisis de paternidad en la centolla *Maja brachydactyla* Balss, 1922.** Trabajo Fin de Grado, Departamento de Biología Celular y Molecular y Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad de A Coruña.
- Rodríguez, E. (2015). **Análisis de paternidad en la centolla *Maja brachydactyla*, Balss 1922.** Trabajo Fin de Máster (UDC.CIE), Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña.
- Rodríguez, E. (2020). **Genetic aspects for the management of the stocks of the spiny spider crab *Maja brachydactyla*: heteroplasmy and multipaternity.** Tesis doctoral, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña. Doctoral Program in Marine Science, Technology and Management (DOMAR).

- Rodríguez, E., Verísimo, P., Fernández, L., González, A., Bárcena, C., Martínez, A. (2020). **High incidence of heteroplasmy in the mtDNA of a natural population of the spider crab *Maja brachydactyla***. PLoS ONE 15: e0230243. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230243>
- Rodríguez, E., Verísimo, P., Fernández, L., González, A., Martínez, A. (2017). **Optimization of DNA extraction in the spiny spider crab *Maja brachydactyla*: determining the best extraction method, sample conservation and starting tissue**. Conservation Genetics Resources 9. 10.1007/s12686-017-0685-5.
- Rodríguez, E., Verísimo, P., Tully, O., Fernández, L., Martínez, A. (2021). **Differences in prevalence of multiple paternity in the spiny spider crab *Maja brachydactyla* in two localities that differ in female fecundity, fishing intensity, and management measures**. ICES Journal of Marine Science 78: 1697–1710, doi.org/10.1093/icesjms/fsab060.
- Rotllant, G., Simeo, C.G., Guerao, G., Sastre, M., Cleary, D.F.R., Calado, R., Estevez, A. (2013). **Interannual variability in the biochemical composition of newly hatched larvae of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda, Majidae)**. Marine Ecology: 1-10.
- Rotllant, G., Simeó, C.G., Macià, G., Estévez, A. (2015). **High environmental salinity reduces the reproductive potential of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda, Majidae)**. Marine Ecology 36(3):496-505.
- Sampedro, M.P. (2001). **Crecimiento de la centolla, *Maja squinado* (Herbst, 1788) (Decapoda: Majidae)**. Tesis doctoral. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología. Universidade da Coruña: 163. 10.13140/RG.2.1.4486.6162.
- Schlegel, M.C. (1911). **Sur le développement de *Maja squinado***. Latr. Comptes Rendues de la Academie des Sciences de Paris 153:480-482.
- Sotelo, G., Morán, P., Posada, D. (2008). **Genetic identification of the northeastern Atlantic spiny spider crab as *Maja brachydactyla* Balss, 1922**. Journal of Crustacean Biology 28: 76–81.
- Swiney, K.M., Eckert, G.L., Kruse, G.H. (2013). **Does maternal size affect red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, embryo and larval quality?**. The Journal of Crustacean Biology 33 (4): 470-480.
- Teissier, G. (1933). **Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L.** Bulletin biologique de la France et de la Belgique 67: 401-444.
- Teissier, G. (1935). **Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* L.** Trav. Sta. Biol. Roscoff 13: 93- 130.
- Torre, E. (1958). **Estado actual del conocimiento de las rías gallegas**. Libro Homaxe A Ramón Otero Pedrayo 7: 237-249.
- Verísimo, P. (2015). **Implicaciones de la composición bioquímica y la condición energética de la centolla, *Maja brachydactyla* (Balss, 1922), en su ciclo reproductivo**. Tesis doctoral. Universidad de A Coruña.
- Verísimo, P., Bernárdez, C., González-Gurriarán, E., Freire, J., Muíño, R., Fernández, L. (2011). **Changes between consecutive broods in the fecundity of the spider crab, *Maja brachydactyla***. ICES Journal of Marine Science 68: 472–478.

Webb, J.B., Stichert, L.M., Eckert, G.L., Kruse, G.H. (2012). **Developing biological reference points for crustacean fisheries: the contribution of fecundity and embryo quality to reproductive potential of eastern Bering Sea snow crab.** Developing biological reference points for crustacean fisheries: Reproductive potential of Bristol Bay red king crab and eastern Bering Sea snow crab. K. M. Swiney, J. B. Webb, G. L. Eckert and G. H. Kruse: 125.

9 ANEXO

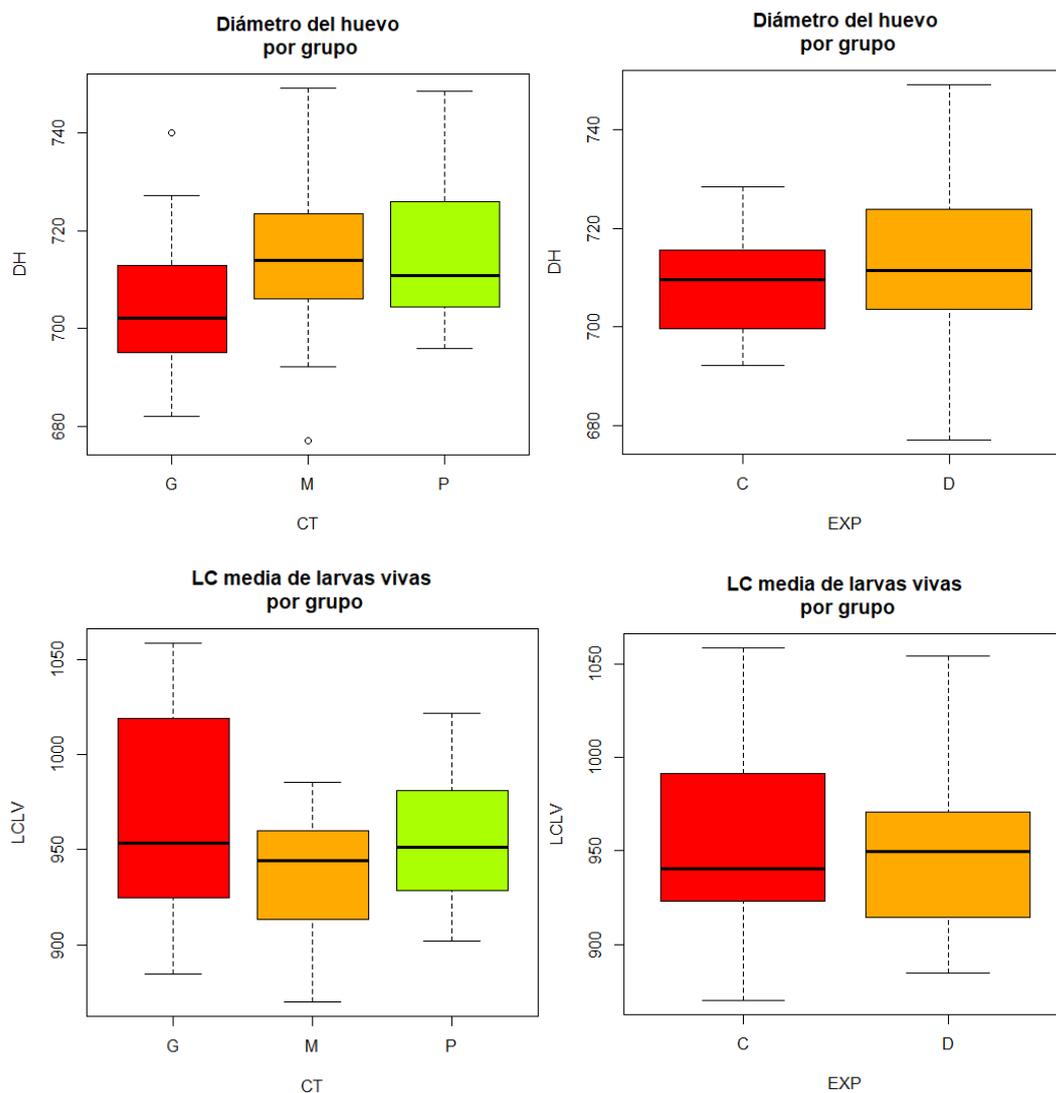


Figura A1. Gráficos de cajas para las diferentes variables respuesta (diámetro del huevo (DH) y longitud del caparazón de larvas vivas (LCLV)) por clase de talla (CL) y tipo de experimento (EXP). Estos parámetros se muestran para las hembras cruzadas en cautividad (dirigidos (D)) y del medio natural (campo (C)) por separado, y para las hembras de diferente clase de talla (pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G)) por separado.

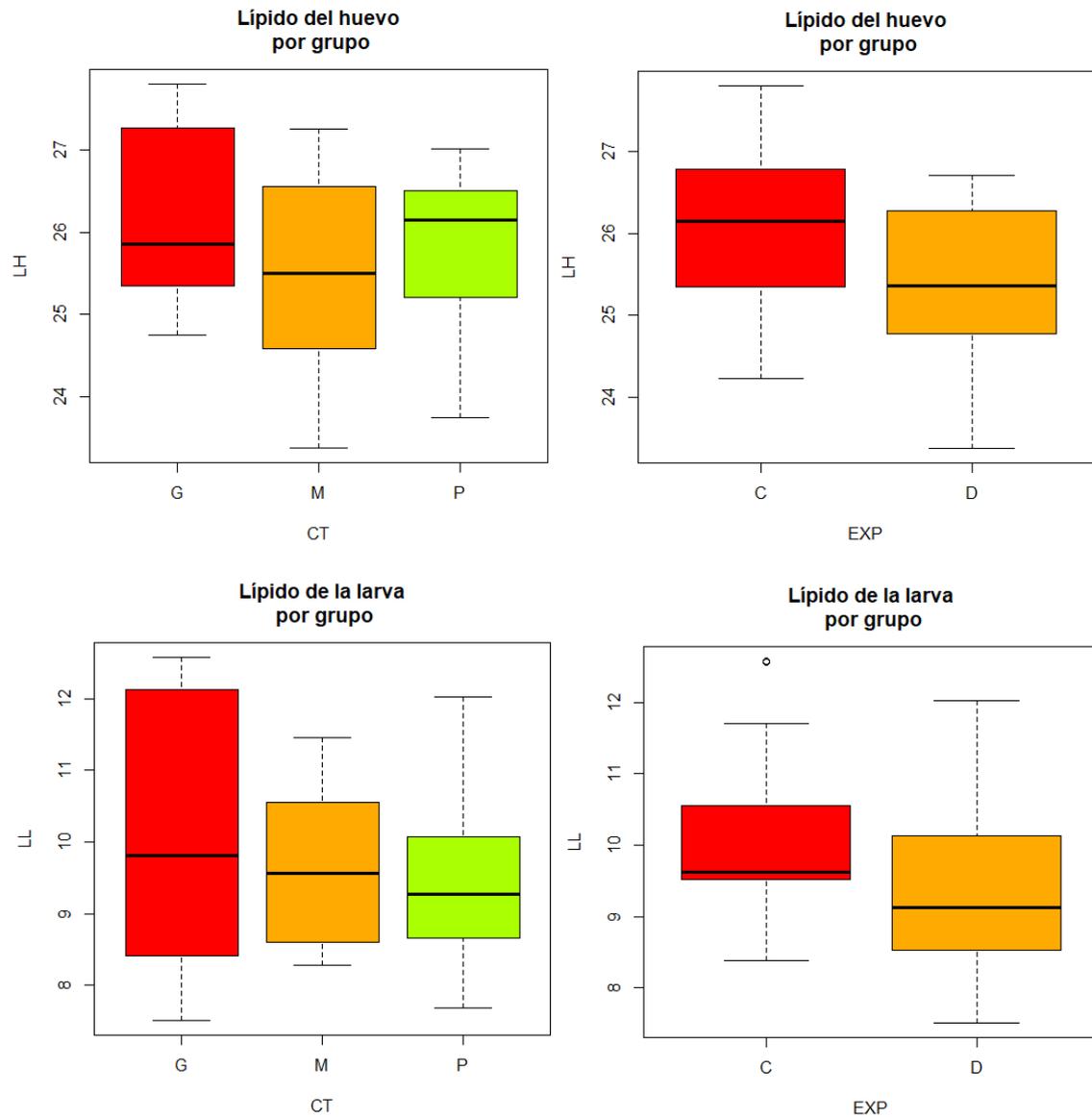


Figura A2. Gráficos de cajas para las diferentes variables respuesta (lípido del huevo (LH) y lípido de la larva (LL)) por clase de talla (CL) y tipo de experimento (EXP). Estos parámetros se muestran para las hembras cruzadas en cautividad (dirigidos (D)) y del medio natural (campo (C)) por separado, y para las hembras de diferente clase de talla (pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G)) por separado.

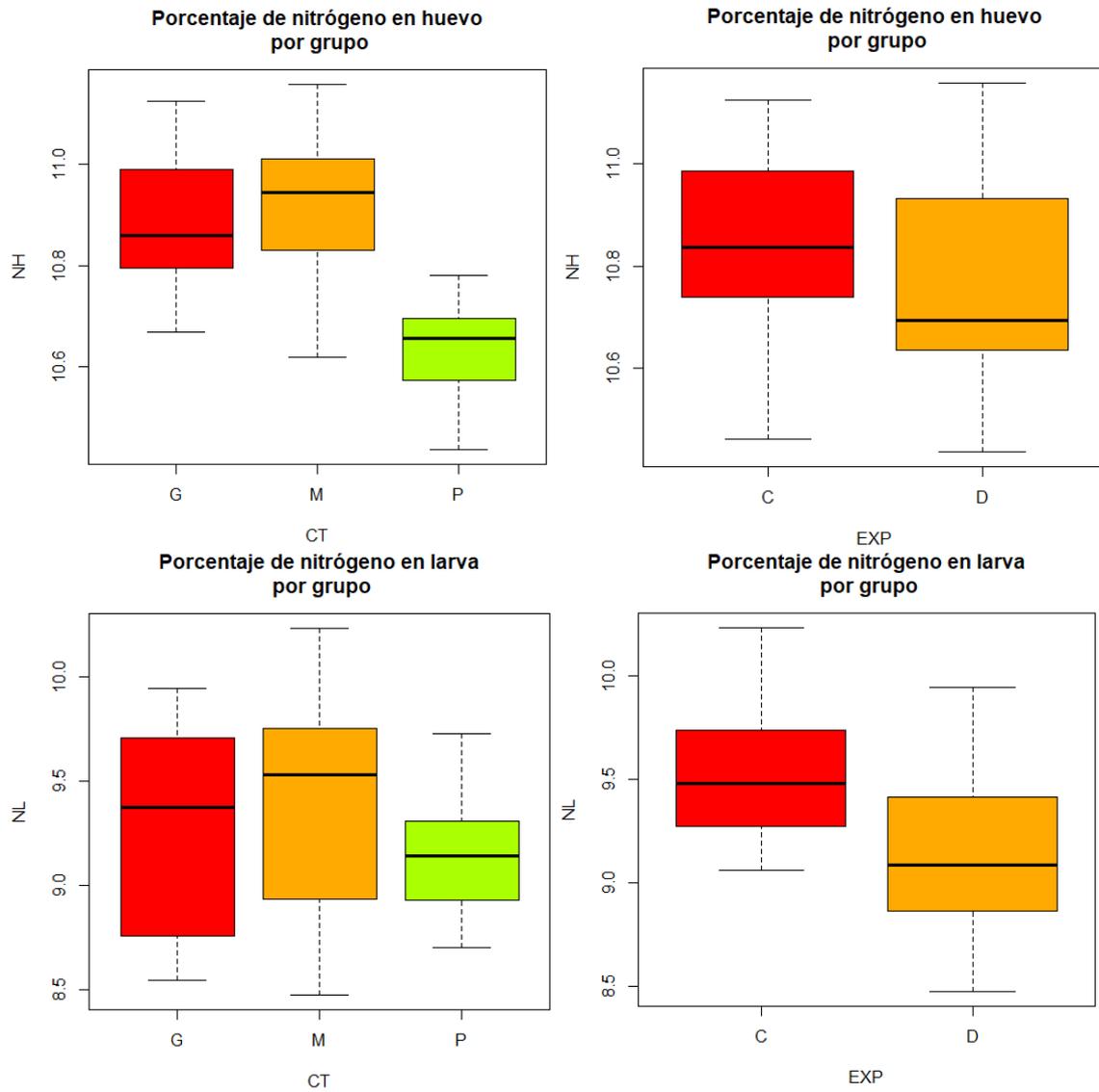


Figura A3. Gráficos de cajas para las diferentes variables respuesta (porcentaje de nitrógeno en huevo (NH) y porcentaje de nitrógeno en larva (NL)) por clase de talla (CL) y tipo de experimento (EXP). Estos parámetros se muestran para las hembras cruzadas en cautividad (dirigidos (D)) y del medio natural (campo (C)) por separado, y para las hembras de diferente clase de talla (pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G)) por separado.

Tabla A1. Tamaño muestral, media y desviación típica para la variable “Longitud de caparazón de la hembra” (LC) y las diferentes variables biométricas analizadas en las larvas y huevos. Estos parámetros se muestran para las hembras cruzadas en cautividad (Dirigidos) y del medio natural (Campo) por separado, para las hembras de diferente clase de talla (pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G)) por separado y para el total de los datos (Total).

	LC (mm)			Peso medio huevo (mm)			Peso medio larva (mm)			Diámetro medio huevo (µg)			LC media larvas vivas (µg)		
	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd
Dirigidos	47	147.52	16.24	31	0.0918	0.0071	31	0.0901	0.0066	42	701.84	96.242	32	958.16	47.951
Campo	33	151.89	17.631	33	0.095	0.0079	19	0.0882	0.0089	22	837.83	279.13	18	956.54	47.956
P	28	130.61	6.0957	25	0.0962	0.0083	23	0.0911	0.0093	25	748.87	169.74	22	956.37	35.888
M	29	150.32	3.1174	24	0.0924	0.0077	18	0.0858	0.0065	23	770.95	194.08	18	945.63	42.784
G	23	170.86	5.5214	15	0.0918	0.0064	9	0.0917	0.0062	16	723.97	207.18	10	981.71	69.775
Total	80	149.32	16.857	64	0.0934	0.0076	50	0.0894	0.0075	64	748.59	190.36	50	957.57	47.468

	Distancia espinas larvas vivas (µg)			LC media larvas muertas (µg)			Distancia espinas larvas muertas (µg)		
	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd
Dirigidos	32	958.155108	47.951281	32	958.155108	47.951281	30	958.155108	47.951281
Campo	18	1875.51615	46.3410786	18	1002.10318	56.668072	18	1836.7424	94.9709474
P	22	1878.53915	35.5229487	22	1002.2996	49.1089994	20	1835.73632	69.3587103
M	17	1854.43772	67.134379	18	985.392629	60.4538463	18	1810.49604	76.0891027
G	10	1890.79689	50.5667802	10	1030.61012	75.0502575	10	1871.51784	118.037404
Total	49	1872.31418	52.7126849	50	1001.87519	60.0372099	48	1833.7257	84.9651041

Tabla A2. Tamaño muestral, media y desviación típica para la variable “Longitud de caparazón de la hembra” (LC) y las diferentes variables bioquímicas analizadas en las larvas y huevos. Estos parámetros se muestran para las hembras cruzadas en cautividad (Dirigidos) y del medio natural (Campo) por separado, para las hembras de diferente clase de talla (pequeñas (P), medianas (M) y grandes (G)) por separado y para el total de los datos (Total).

	LC (mm)			% N huevo			% C huevo			% H huevo			% N larva		
	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd	N	Media	Sd
Dirigidos	47	147.52	16.24	30	10.798	0.202	30	51.2	0.6457	30	7.6012	0.1513	32	9.1297	0.4012
Campo	33	151.89	17.631	33	10.779	0.313	33	50.837	2.4216	33	7.7117	0.535	16	9.6735	0.5551
P	28	130.61	6.0957	25	10.684	0.2602	25	50.777	2.222	25	7.5918	0.4556	21	9.1951	0.3266
M	29	150.32	3.1174	24	10.843	0.2951	24	50.943	1.7918	24	7.6254	0.3187	17	9.4698	0.6844
G	23	170.86	5.5214	14	10.88	0.1344	14	51.539	0.5603	14	7.8368	0.4034	10	9.2842	0.5186
Total	80	149.32	16.857	63	10.788	0.2641	63	51.01	1.8041	63	7.6591	0.4019	48	9.3109	0.5212

	% C larva			% H larva			% L huevo			% L larva		
	N	Media	Sd									
Dirigidos	32	35.4110032	1.1677866	32	4.92225087	0.2171849	30	25.3478769	0.99464253	31	9.44778247	1.25594988
Campo	16	37.1022714	1.80044487	16	5.11814564	0.31067583	33	26.15	0.93051896	19	10.50	1.76454484
P	21	35.6512566	0.98395241	21	4.94376966	0.16970034	25	25.8354523	0.8789633	23	9.67155488	1.39279708
M	17	36.3866566	2.15063387	17	5.06368344	0.34982975	24	25.45125	1.11417083	18	9.66901555	0.96913753
G	10	35.9538895	1.59712116	10	4.95005771	0.26509281	14	26.1835714	1.05244483	9	10.6649262	2.51460106
Total	48	35.9747593	1.60723316	48	4.98754913	0.26575347	63	25.7664493	1.03512615	50	9.84944755	1.54212259