



Estudi de la biologia reproductiva de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*: aparell reproductor i qualitat de les postes en captivitat

Carles Garcia Simeó

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

**Estudi de la biologia reproductiva
de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*:
aparell reproductor i qualitat
de les postes en captivitat.**

CARLES GARCIA SIMEÓ

Departament de Biologia Cel·lular,
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

Programa de doctorat d'Aqüicultura, bienni 2005-2007
Tesi realitzada a l'IRTA Sant Carles de la Ràpita

Directora de tesi

Dra. Guiomar Rotllant

Programa Aqüicultura
Subprograma de Cultius Aqüícoles
IRTA Sant Carles de la Ràpita

Tutor

Dr. Enric Ribes

Departament de Biologia Cel·lular
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Introducció

1. Descripció, interès i estudi del cultiu de la cabra de mar

1.1 Descripció general de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*

La cabra de mar, *Maja brachydactyla* Balss, 1922, és una espècie de cranc (Decapoda: Brachyura) de grans dimensions (fins 230 mm de longitud de closca) i cos ovalat, arrodonit a la part posterior (Figura 1A). L'exosquelet es troba fortament calcificat en els individus adults i presenta nombroses espines i tubercles en la part dorsal i vores laterals. El rostre, l'extensió antero-frontal de la closca, està format per dues espines en forma de "V" semblants a unes banyes (Neumann, 1998). La closca té una coloració generalment rogenca, i sobre ella se solen establir epibionts. La cabra de mar també presenta nombrosos pèls curts en els quals el cranc fixa fragments d'algues i closques de bivalves que serveixen de camuflatge. Les potes marxadores són llargues i abundants en pèls, i els quelípedes (pinces) són llargs i llisos (Le Foll, 1993).

La cabra de mar presenta un marcat dimorfisme sexual (De Kergariou, 1971). Les femelles es caracteritzen per un abdomen arrodonit i ample, i la modificació dels pleopodis (apèndixs abdominals) per a la incubació dels ous en tots els segments abdominals (Figura 1B). Els gonòporus es troben a l'esternit del tercer segment abdominal. Els mascles presenten un abdomen estret, amb només els dos primers parells de pleopodis, anomenats gonopodis, modificats per a la copulació. Els gonòporus es troben a la coxa de la cinquena pota marxadora, i els quelípedes són més grans que a les femelles (Sampedro et al., 1999).

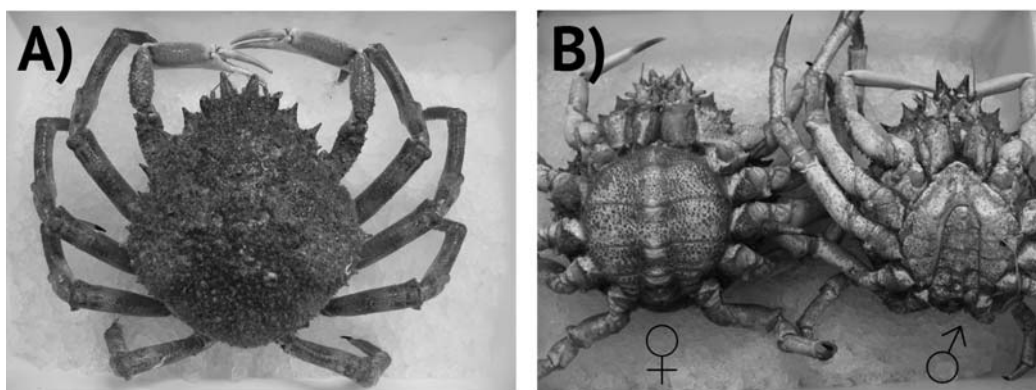


Figura 1. A) Morfologia externa de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*. B) Dimorfisme sexual de l'abdomen de *M. brachydactyla*. Les femelles presenten un abdomen ample i arrodonit i mentre que l'abdomen dels mascles és estret.

L'estatus taxonòmic de *M. brachydactyla* ha estat revisat en els últims anys, ja que fou descrita primerament com *Maja squinado* (Herbst, 1788), la qual estava distribuïda per l'Atlàntic est i Mediterrani. Posteriorment, la varietat *Maja squinado* var. *brachydactyla* va ser establerta per Balss (1922) donades les diferències trobades entre exemplars del Mediterrani i les illes Canàries, i elevada a rang a espècie, *Maja brachydactyla* Balss, 1922 per Neumann (1998) en base a les diferències morfològiques i biomètriques dels adults (Taula 1). La divergència significativa en les seqüències dels gens mitocondrials 16S i COI (citocrom oxidasa I) han confirmat posteriorment aquest estatus taxonòmic (Sotelo et al., 2008). Degut a que alguns caràcters morfològics dels adults poden resultar difícils d'aplicar per a persones no expertes, Guerao et al. (2011b) han desenvolupat un índex morfomètric que relaciona la longitud de la closca i la distància entre les puntes de les espines antero-orbitals i que permet la distinció d'adults de *M. squinado* i *M. brachydactyla* (Taula 1). A més, aquests autors també han desenvolupat un protocol de polimorfisme de fragments de restricció (RFLP) acoblat a PCR del gen COI per a una determinació de les quatre espècies que es troben en les aigües de la Península Ibèrica.

Taula 1. Caràcters morfològics i biogeogràfics utilitzats per a la distinció de *Maja brachydactyla* i *Maja squinado*.

	<i>Maja squinado</i>	<i>Maja brachydactyla</i>	Referència
Sedes de la closca i pereopodi	Poca sedació	Sedació densa Cobertura d'algues	Balss, 1922
Espines de la closca		Apuntades	Balss, 1922
Propodi i dàctil dels pereopodis		Curts i gruixuts	Balss, 1922
Marge proximal de la part distal del primer gonopodi	Angulós, amb transició abrupta cap a procés terminal	Arrodonit, amb transició gradual cap a procés terminal	Neumann, 1998
Espines mitjanes	Més desenvolupades que resta d'espines	Lleugerament més desenvolupades que la resta d'espines	Neumann, 1998
Espines laterals i mitjanes	Apuntades i allargades, amb base estreta	Curtes i de base ampla	Neumann, 1998
Distribució	Mediterrani	Atlàntic	Neumann, 1998
Índex CL/ANSL	>3	<3	Guerao et al. 2011b

Com conseqüència del nou estatus taxonòmic, molts treballs de l'espècie *M. brachydactyla* anteriors es refereixen com *M. squinado*. Tanmateix, la diferent distribució geogràfica d'ambdues espècies permet assignar amb certesa els estudis previs a una o altra espècie. La classificació taxonòmica de *M. brachydactyla* queda resumida a la Taula 2.

Taula 2. Classificació taxonòmica de *Maja brachydactyla* després de Neumann (1998). Extret de Fransen i Türkay (2012).

Rang Taxonòmic	Grup
Domini	Eukarya
Regne	Animalia
Phylum	Arthropoda
Subphylum	Crustacea
Classe	Malacostraca
Subclasse	Eumalacostraca
Superordre	Eucarida
Ordre	Decapoda
Subordre	Pleocyemata
Infraordre	Brachyura
Secció	Eubrachyura
Subsecció	Heterotremata
Superfamília	Majoidea
Família	Majidae
Subfamília	Majinae
Gènere	Maja
Espècie	<i>Maja brachydactyla</i> Balss, 1922

1.2 Interès pesquer de la cabra de mar

La cabra de mar és una espècie d'interès pesquer a l'Atlàntic nord-est explotada en varis països de la UE (França, Irlanda, Regne Unit, Portugal, Dinamarca i Espanya) i Marroc.

La sèrie de dades de la FAO (www.fao.org) registra captures ja en 1950, les quals es mantenen inicialment al voltant de les 1.000 Tm (Figura 2). En la dècada dels 1970s les captures augmenten fins les 6.000-7.000 Tm, degut a l'inici de les captures a la França (principalment Bretanya) associada al declivi de les captures d'altres crustacis d'alt valor econòmic com el llamàntol (*Homarus gammarus*) i la llagosta (*Palinurus elephas*) (Le Foll, 1993; Fahy, 2001). Des d'aleshores, França es manté com el país amb major nombre de captures.

El declivi de les captures experimentat a França durant la dècada dels 1980s produït per la sobreexplotació pesquera (Le Foll, 1993) motivà l'explotació comercial d'aquesta espècie al Regne Unit i Irlanda a partir de 1983 i 1987, respectivament. Regne Unit és el segon país en relació al nombre de captures de *M. brachydactyla*, seguit de les illes del Canal, i puntualment, d'Irlanda. Des dels anys 1990s, les captures de cabra de mar es mantenen al voltant de les 6.000 Tm, amb fluctuacions anuals. Els últims països que han iniciat l'explotació comercial de la cabra de mar han sigut Dinamarca (1988) i Marroc (2002) amb petites produccions intermitents. Les últimes dades aportades per la FAO registren unes captures de 6.700 tm l'any 2009, en el qual Espanya, després de França, Regne Unit, illes del Canal i Irlanda, aportà el 6% de les captures, percentatge similar als darrers anys.

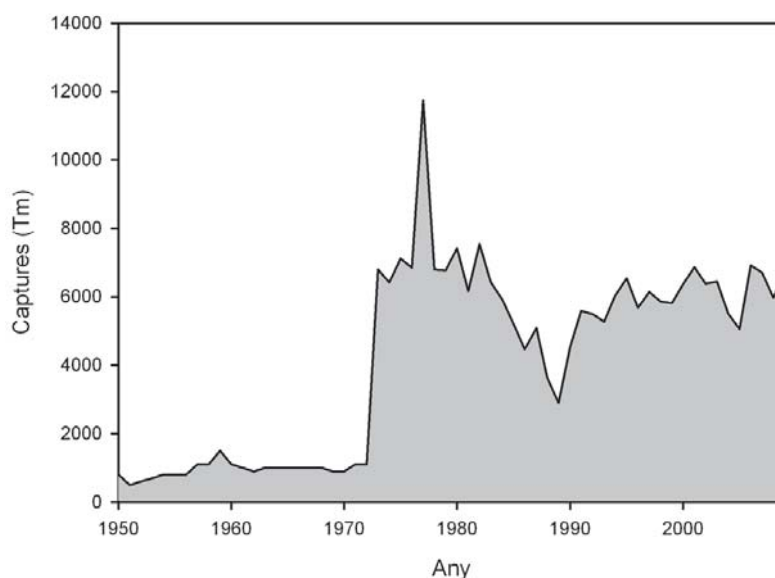


Figura 2. Evolució històrica (1950-2009) de les captures de la cabra de mar, *Maja brachydactyla*, a Europa d'acord amb les dades de la FAO (www.fao.org).

1.3 L'explotació comercial de la cabra de mar a Espanya

El registre de captures de la cabra de mar a Espanya és anterior que a la resta d'Europa (www.fao.org) i les causes de l'explotació comercial són incertes. Al Principat d'Astúries, la disminució de les captures de llamàntol i llagosta sembla la causa de la intensificació de l'esforç pesquer cap a la cabra de mar (García-Flórez i Fernández-Rueda, 2003). Tanmateix, la pesca de la cabra de mar a Galícia sembla que era una activitat local per al consum tradicional i aquesta espècie ja es capturava amb anterioritat (Bañón, 2008). És possible que durant les dècades dels 1940s es produís un increment d'interès i valor

comercial d'aquesta espècie, associat a un augment de la demanda de productes i reducció d'altres o com a símbol de desenvolupament social i econòmic (Bañón; Freire, comunicacions personals).

Les principals zones de captura d'Espanya són les comunitats autònomes de Galícia i el Principat d'Astúries. D'altres com Euskadi i Cantabria no es disposen de dades. Les captures al Principat d'Astúries descendiren de les 68 Tm fins les 30 Tm durant el període 2004-2011, segons la Direcció General de Pesca Marítima del Principat d'Astúries (<http://tematico.asturias.es/dgpesca/index.php>) (Figura 3). Les captures a Galícia, per contra, presenten un fort desenvolupament durant els primers anys 1940-1950, amb valors de 250-300 Tm, seguides d'un descens fins els anys 1980s (Freire, 2001). El valor de les captures es manté al voltant de les 100 Tm durant la dècada del 1990s, amb un fort augment durant la meitat dels 2000s fins les 382 Tm, seguit d'oscil·lacions al voltant de les 250 Tm (dades de la Conselleria do Medo Rura e do Mar extretes de www.pescadegalicia.com) (Figura 3).

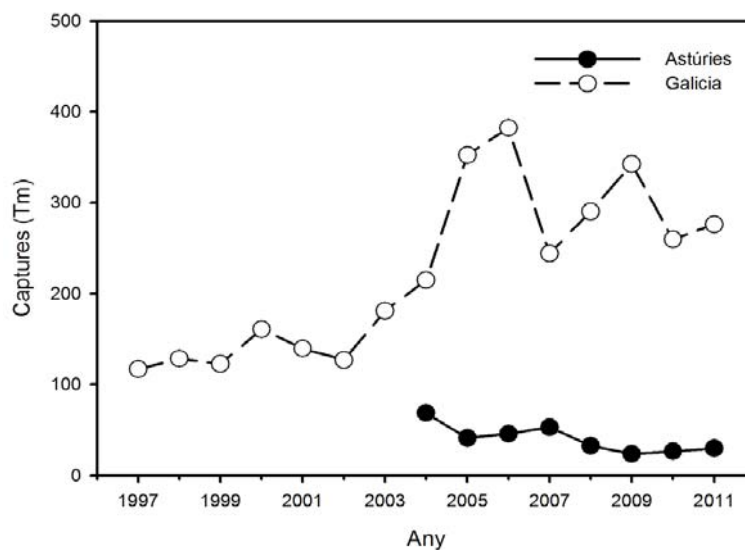


Figura 3. Evolució històrica de les captures de *Maja brachydactyla* a Galícia i Principat d'Astúries durant els últims 15 anys. Dades extretes de la DGPM del Principat d'Astúries i la Conselleria do Medo Rural e do Mar de la Xunta de Galícia.

La pesca de la cabra de mar és d'una gran importància social i econòmica a Galícia, sustentant una flota d'aproximadament 300 embarcacions de pesca artesanal amb nanses i arts menors d'emballat de la qual depenen moltes famílies (González-Gurriarán et al., 1993; Freire et al., 2002). Tanmateix, la pressió de les captures sobre les poblacions naturals és molt forta, i s'estima que més del 90% del reclutament és capturat anualment amb pesca legal i il·legal (Freire et al., 2002).

La legislació europea limita la talla mínima de captura de la cabra de mar a 120 mm de longitud de closca segons el reglament EC 3094/86 del 7 d'octubre de 1986, actualitzat posteriorment pel EC 850/98 (Figura 4). La regulació europea es complementa amb limitacions nacionals o regionals com l'augment de la talla mínima (Irlanda: 125 mm per a les femelles i 130 mm per als mascles) (Fahy i Carroll, 2009) o la instauració d'èpoques de veda (França i illes del Canal) (Le Foll, 1993).

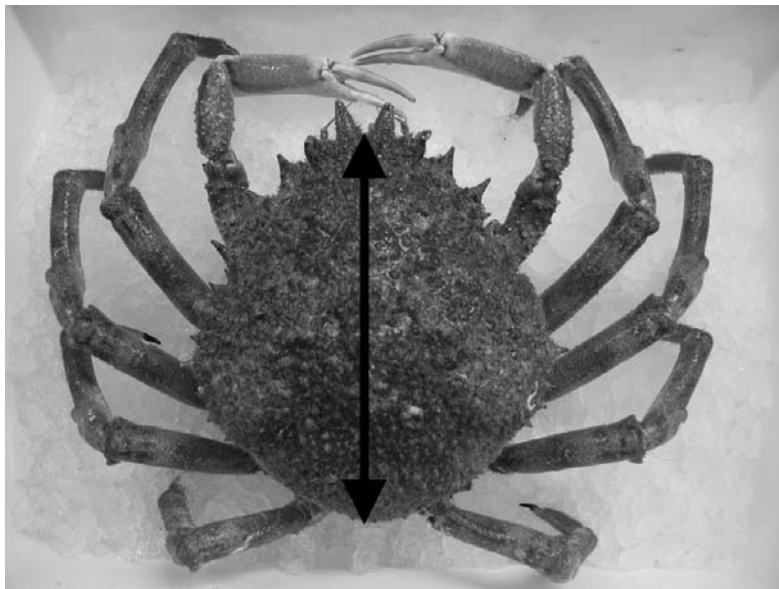


Figura 4. La longitud de la closca es defineix com la distància entre la vora de la closca entre les espines rostrals fins la vora posterior de la closca, seguint la línia mitjana del cos, d'acord amb el reglament EC 3094/86.

A Espanya, els arts de pesca estan regulats per Reial Decret 410/2001 de 20 d'abril de 2001, què estableix les regulacions en els bancs de pesca del Cantàbric i Nord-oest. El Reial Decret regula la duració del període de pesca (màxim 5 dies per setmanes), potència (250 CV) i eslora (18 metres) màximes de les embarcacions. Tant a Galícia com al Principat d'Astúries, s'estableixen mesures addicionals de protecció dels estocs de les poblacions de cabra de mar (Taula 3).

1.4 Interès aquícola de la cabra de mar

L'interès pel cultiu de la cabra de mar es deu a l'important valor econòmic d'aquesta espècie i l'elevat mercat potencial (Urcera et al., 1993, Iglesias et al, 2002). Deguda l'actual sobreexplotació, el cultiu de la cabra de mar podria disminuir la pressió de les poblacions naturals i evitar el col·lapse de la pesca (Andrés et al., 2007).

Taula 3. Regulacions específiques de les captures de *Maja brachydactyla* a les CCAA de Galícia i el Principat d'Astúries. Elaboració pròpia a partir de les dades publicades per Freire et al., (2002), Diari Oficial de Galícia i la DGPM del Principat d'Astúries.

	Galícia	Principat d'Astúries
Talla mínima de closca	120 mm	140 mm
Pes mínim	No	600 g
Protecció de femelles ovígeres	Si	Si
Veda estacional	Costa atlàntica: 01-juny a 04-novembre Costa cantàbrica: 02-juny a 01-desembre	31-juliol a 15-desembre
Quotes	35 kg/embarcació/dia* 35kg/ tripulant/dia*	No

* només per al període de novembre a gener

La cabra de mar és una de les principals espècies en nombre i valor de captures de Galícia i el Principat d'Astúries. A Galícia, és la tercera espècie en captures acumulades (2.810 Tm) i valor econòmic (29.975.269,04 €), després de l'escamarlà (*Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758)) i el percebebe (*Pollicipes pollicipes* (Gmelin, 1789)) en la darrera dècada (2001-2011). De la mateixa forma, és la segona espècie en captures (322 Tm) i valor (3.408.465,2 €) després del percebebe al Principat d'Astúries (període 2004-2011). Tanmateix, el preu mitjà anual de venda en llotja de Galícia i el Principat d'Astúries és inferior a la majoria de la resta d'espècies de crustacis de interès pesquer i es manté constant durant la última dècada al voltant dels 10-11 €·Kg⁻¹ (Taula 4). Els preus de venda, a més a més, mostren una variació estacional molt marcada, amb un rang de preus des dels 0,3€·Kg⁻¹ fins més de 130€·Kg⁻¹ a Galícia (www.pescadegalicia.com).

El cultiu d'aquesta espècie podria cobrir una part important del consum de la cabra de mar, i compensar les importacions de tercers països, principalment la UE (França, Regne Unit, Irlanda) i Marroc que suposen al voltant del 75% de la cabra de mar que es consumeix a Espanya (Anònim, 2007). La resta es correspon a les captures espanyoles, principalment procedents de Galícia. A més a més, la cabra de mar és una espècie molt apreciada a nivell gastronòmic, i els exemplars gallecs són més apreciats que els importats d'altres regions.

Taula 4. Preus de venda (en €·kg⁻¹) en llotja de diferents espècies de crustacis decàpodes d'interès comercial a Galícia i el Principat d'Astúries. Dades referides al període 2001-2011 a Galícia i 2004-2011 al Principat d'Astúries. Dades extretes de la Conselleria do Medo Rural e do Mar de la Xunta de Galícia i la DGPM del Principat d'Astúries.

Espècie	Galícia	Principat d'Astúries
Cabra de mar (<i>Maja brachydactyla</i>)	10,68	10,94
Bou (<i>Cancer pagurus</i>)	7,22	3,61
Nècora (<i>Macropipus puber</i>)	16,58	11,76
Llamàntol (<i>Homarus gammarus</i>)	21,61	22,41
Llagosta (<i>Palinurus elephas</i>)	-	54,83

La cabra de mar presenta unes característiques biològiques favorables per al seu cultiu i què es podrien resumir en:

1. Desenvolupament embrionari i larvari curt. Els embrions es desenvolupen en 40 dies i la fase larvària, que només presenta 3 estadis (dues zoees i una megalopa), dura 18 dies aproximadament a una temperatura de 18°C.
2. Creixement ràpid. Els juvenils assoleixen la talla de maduresa sexual (130-132 mm) aproximadament en 16-18 mesos.
3. Alta fecunditat. Les femelles poden incubar entre 125.000 i 500.000 ous. A més, s'estima que cada femella pot realitzar entre 3 i 4 postes a l'any.
4. Absència de canibalisme. El canibalisme és nul durant el cultiu larvari i només es produeix durant la muda durant l'engreix dels juvenils, la qual cosa permetria el cultiu en massa.

1.5 La recerca del cultiu de la cabra de mar

El primer estudi amb intenció aqüícola de la cabra de mar es va centrar en l'efecte de diverses dietes en la supervivència i temps de desenvolupament durant el cultiu larvari (Urcera et al., 1993). Posteriorment, Iglesias et al. (2002) estudiaren la reproducció, cultiu larvari i engreix de juvenils en captivitat, posant de relleu els trets biològics d'aquesta espècie: alta fecunditat, curt desenvolupament embrionari i larvari i creixement ràpid.

Durant el període 2007-2012 hi ha un fort esforç investigador finançat inicialment per la Junta Asesora de Cultivos Marinos (JACUMAR) en els diferents aspectes del procés productiu: el cultiu larvari, creixement de juvenils, reproducció i bioenergètica.

Els diferents estudis del cultiu larvari mostren la viabilitat del cultiu en diferents condicions intensives (Andrés et al., 2007; Palma et al., 2008), els patrons de creixement (Andrés et al., 2008), les deficiències nutritives de l'alimentació exclusiva amb *Artemia* enriquida (Andrés et al., 2010a), la capacitat digestiva generalista de les larves (Andrés et al., 2010c), la possibilitat d'utilitzar larves produïdes durant tot l'any (Andrés et al., 2010b), la utilització de dietes inerts (Andrés et al., 2011) i l'efecte del dejuni (Rotllant et al., 2010). També s'ha actualitzat la descripció morfològica de les larves després de la separació de les dues espècies (Guerao et al., 2008) i s'ha descrit el cicle de muda en cadascun dels estadis larvaris (Guerao et al., 2010).

En relació al cultiu juvenil, s'ha estudiat l'efecte de diferents dietes en el creixement (Alaminos i Domingues, 2008; Domingues et al., 2012) i les condicions d'estabulació en el creixement i supervivència (Domingues i Alaminos, 2008; Alaminos, 2011). Els patrons de creixement en cultiu individual (Guerao i Rotllant, 2009b) i el moment de l'aparició del dimorfisme sexual (Guerao i Rotllant, 2009a) també han estat descrits.

Altres estudis han descrit els canvis d'energia i àcids grassos dels embrions durant l'embriogènesi (Figueiredo i Narciso, 2008), els requeriments d'oxigen en captivitat (Cerezo Valverde et al., 2009), la composició de la carn en relació al consum humà (Marques et al., 2010) i la presència de paràsits que s'alimenten dels ous (Guerao et al., 2011a).

A banda dels treballs sobre diferents aspectes de la reproducció que s'inclouen en aquesta tesi i treballs sobre la biologia reproductiva en el medi (González-Gurriarán et al., 1998), s'ha descrit la morfologia i ultraestructura de l'aparell reproductor femení i l'oogènesi (Rotllant et al., 2007).

2. Biologia de la reproducció dels braquiüers

La reproducció dels braquiüers és un procés complex (Subramoniam, 1991). Els mascles transfereixen paquets d'espermatozoides envoltats per una paret acel·lular, anomenats espermatòfors, juntament amb fluids seminals que són emmagatzemats a les espermateques o receptacles seminals de les feme-

lles (Diesel, 1991). Un altre fet característic de la reproducció dels braquiürs és que els espermatozoides són cèl·lules aflagel·lades i immòbils, d'aspecte globular i amb unes extensions radials del nucli que conté cromatina poc condensada (Felgenhauer i Abele, 1991). En aquest sentit, l'estudi de la morfologia de l'aparell reproductor masculí, l'espermatogènesi i l'ontogènia de l'aparell reproductor és d'interès per conèixer diferents aspectes de la reproducció que permeten el desenvolupament del cultiu en captivitat i la domesticació de la cabra de mar.

2.1 *Morfologia i histologia de l'aparell reproductor masculí dels braquiürs*

L'aparell reproductor masculí dels braquiürs està format per un parell de testicles, conductes deferents i tubs ejaculadors localitzats al cefalotòrax i sobre l'hepatopàncrees; i s'estén longitudinalment a ambdós costats del pla mitjà del cos (Krol et al., 1992). Els testicles tenen forma de lòbuls i s'estenen al voltant de l'estómac fins la base dels peduncles oculars, què en alguns casos com els *Majoidea*, també es poden estendre posteriorment des de la base del peduncles oculars (Fasten, 1915, 1917). En algunes espècies, una comissura uneix els dos testicles entre la zona posterior de l'estómac i el marge anterior del cor. Els testicles dels braquiürs presenten dos tipus morfològics de testicles: lobular i tubular (Taula 5) (Minagawa et al., 1994; Nagao i Munehara, 2003). Els testicles lobulars estan formats per lòbuls seminífers connectats per un tub col·lector com eix central, mentre que els testicles tubulars, descrits en grups com els *Majoidea*, consisteixen en un únic tub seminífer altament recargolat.

La disposició de les cèl·lules germinals és similar en ambdós tipus de testicles, amb una zona germinativa què conté els espermatogonis en la perifèria del lòbul seminífer (Stewart et al., 2010) o a la banda oposada a la zona d'evacuació del tub seminífer (Sal Moyano et al., 2010). L'espermatogènesi ocorre a la zona de maduració o transformació que ocupa la zona central del lòbul o tub, en la què només se solen trobar un o dos estadis de maduració alhora. Els espermatozoides són transferits des de la zona de maduració al tub col·lector dels testicles lobulars o a un conducte o zona d'evacuació del tub seminífer en els testicles tubulars fins el conducte deferent.

La paret dels lòbuls i tub seminífers està format per una capa exterior de teixit connectiu i una capa epitelial interior (Krol et al., 1992), malgrat què una capa intermèdia de musculatura també ha estat descrita en *Eriocheir sinensis*

Taula 5. Espècies de braquiúrs amb testicles tubulars o lobulars.

TUBULAR			LOBULAR		
Grup	Espècie	Referència	Grup	Espècie	Referència
Majoidea	<i>Chionoecetes opilio</i>	Kon i Honma, 1970; Sapelkin, 1981	Raninoidea	<i>Ranina ranina</i>	Minagawa, 1994
	<i>Chionoecetes bairdi</i>	Sapelkin, 1981	Portunoidea	<i>Callinectes sapidus</i>	Cronin, 1947
	<i>Libinia spinosa</i>	Sal Moyano, 2010		<i>Portunus sanguinolentus</i>	George, 1963; Ryan, 1967
Grapsoidea	<i>Pachygrapsus crassipes</i>	Chiba i Honma, 1972		<i>Scylla serrata</i>	Gupta, 1976
	<i>Eriocheir sinensis</i>	Hoestlandt, 1948		<i>Chaceon maritae</i>	Melville-Smith, 1987
Xanthoidea	<i>Menippe mercenaria</i>	Binford, 1913		<i>Chaceon fenneri</i>	Hinsch, 1988
Potamoidea	<i>Potamon fluviatile</i>	Scalici et al., 2011		<i>Portunus pelagicus</i>	Stewart et al., 2010
				<i>Callinectes danae</i>	Zara et al., 2012
			Cancroidea	<i>Cancer borealis</i>	Moriyasu et al., 2002
				<i>Cancer setosus</i>	Goldstein i Dupré, 2010
			Cheiragonoidea	<i>Telmessus cheiragonus</i>	Nagao i Munehara, 2003
			Ocyptoidea	<i>Ucides cordatus</i>	Castilho et al., 2008
				<i>Uca uruguayensis</i>	Cuartas i Petriella, 2010
			Grapsoidea	<i>Metopograpsus messor</i>	Suganthi i Anilkumar, 1999
				<i>Goniopsis cruentata</i>	Garcia i Silva, 2006
				<i>Armases rubripes</i>	Santos et al., 2009
				<i>Aratus pisonii</i>	Nicolau et al., 2012
				<i>Cardisoma guanhumi</i>	Shinozaki-Mendes et al., 2012
			Eriphioidea	<i>Eriphia verrucosa</i>	Erikam et al., 2009
			Gecarcinucoidea	<i>Barytelphusa cunicularis</i>	Sherkane et al., 2010

(Hoestlandt, 1948). Tant al conducte col·lector dels testicles lobulars com al conducte d'evacuació dels testicles tubulars presenten un epiteli monoestratificat d'altura variable amb activitat secretora en algunes espècies.

Les cèl·lules germinals es troben acompanyades per cèl·lules accessòries, la morfologia de les quals és variable en funció de l'estat de maduració de les cèl·lules espermatogòniques (Krol et al., 1992).

Tot i que el testicle està connectat amb el conducte deferent, algunes espècies, com *Callinectes sapidus* (Cronin, 1947) o *Portunus pelagicus* (George, 1963), presenten un tub curt anomenat vas eferent amb un plec interior semblant a un tiflosol que connecta el testicle amb el conducte deferent.

Els conductes deferents (CD) són un parell de tubs recargolats que s'estenen a la part posterior del cos del cranc i que generalment es divideixen en tres regions en base a criteris morfològics i funcionals (Adiyodi i Anilkumar, 1988). El CD anterior connecta amb el testicle i és on té lloc la formació de l'espermatòfor. El CD mitjà i posterior són els llocs on s'emmagatzemen els espermatòfors i fluids seminals. Algunes espècies, i particularment els Majoidea, presenten expansions del CD en forma de diverticles ramificats (Mouchet, 1931).

La paret del CD està format per una capa externa de teixit connectiu, una capa intermèdia de musculatura i un epiteli interior amb funció secretora (Krol et al., 1992). La capa de musculatura participa en la formació dels espermatòfors i transport cap a les zones posteriors del CD (Mouchet, 1931; Ryan, 1967). Les cèl·lules epitelials contenen orgànuls molt desenvolupats i associats a la producció de proteïnes, com ara el reticle endoplasmàtic rugós i el complex de Golgi (Hinsch i Walker, 1974; Sudha Devi i Adiyodi, 1995; Benhalima i Moriyasu, 2000). L'epiteli del CD també absorbeix materials de la llum del conducte (Hinsch i Walker, 1974) i fagocita espermatozoides i espermatòfors no ejaculats (Benhalima i Moriyasu, 2000).

El nombre de substàncies involucrades en la formació de l'espermatòfor és variable, però generalment solen haver dues substàncies (Adiyodi i Anilkumar, 1988). La primera substància separa la massa dels espermatozoides en grups mentre que la segona consolida la paret que envolta els paquets d'espermatozoides, donant lloc als espermatòfors. L'espermatòfor dels braquiürs és una estructura esfèrica o lleugerament ovoide i consisteix en una massa d'espermatozoides embeguts en una matriu, i envoltats d'una capa fina acel-

lular, anomenada paret de l'espermatòfor (Subramonian, 1991). La paret de l'espermatòfor està constituïda per diverses capes, i la superfície exterior és generalment llisa, encara que també pot ser rugosa (El-Sherief, 1991; Moriyasu i Benhalima, 1998; Anilkumar et al., 1999).

El conducte ejaculador (CE) és un tub estret i llis localitzat entre la musculatura de la coxa de la cinquena pota marxadora, i connectat amb el gonòpor (Krol et al., 1992). La paret del CE presenta una musculatura molt desenvolupada, que consisteix en diverses capes de fibres musculars amb diferents orientacions, i un epitel·li, que pot ser mono o pseudoestratificat. L'epitel·li del CE té activitat secretora en algunes espècies, presentant en aquest cas un reticle endoplasmàtic rugós i complex de Golgi desenvolupats (Hinsch i Walker, 1974). El paper del conducte ejaculador és l'extrusió dels productes seminals cap el gonòporus (Cronin, 1947).

El CE presenta un teixit, anomenat la glàndula andrògena, associat a la musculatura mitjançant una capa de teixit connectiu. La glàndula andrògena és la responsable de la diferenciació sexual i el manteniment dels caràcters sexuals secundaris dels mascles (Charniaux-Cotton et al., 1966).

2.2 L'espermatogènesi i morfologia de l'espermatozoide en els braquiürs

L'espermatogènesi dels braquiürs s'ha estudiat tant amb microscòpia òptica com electrònica amb l'objectiu d'explicar l'origen i desenvolupament dels diferents components de l'espermatozoide (Taula 6).

Les primeres fases de l'espermatogènesi fins l'estadi d'espermàtida estan ben caracteritzades i segueixen un patró conservat entre els crustacis decàpodes (Stewart et al., 2010). L'espermioogènesi en els braquiürs és un procés molt marcat, en el qual es produeixen modificacions molt profundes de les espermàtides, tot i que també segueix un patró comú en relació al nucli, el citoplasma i el desenvolupament de la vesícula acrosòmica.

La decondensació de la cromatina és el primer canvi que experimenta l'espermàtida al llarg de l'espermioogènesi. Les espermàtides primerenques presenten una cromatina condensada en grànuls a la perifèria del nucli o un aspecte granular homogeni que esdevé poc condensada i d'aspecte fibrós al final de l'espermatogènesi (Langreth, 1969; Reger, 1970; Medina i Rodríguez, 1992; Stewart et al., 2010). Aquests canvis van associats a modificacions de les proteïnes associades

Taula 6. Estudis d'espermatogènesi en diferents espècies de crancs braquiürs. ME, microscòpia electrònica; MO, microscòpia òptica.

Superfamília	Espècie	Procés	Tècnica	Referència
Cancroidea	<i>Cancer magister</i>	Espermatogènesi	MO	Fasten, 1918
	<i>Cancer productus</i>			
	<i>Cancer oregonensis</i>	Espermatogènesi	MO	Fasten, 1924
	<i>Cancer gracilis</i>			
	<i>Cancer borealis</i>			
	<i>Cancer irroratus</i>	Espermiogènesi	ME	Langreth, 1969
	<i>Cancer productus</i>			
Portunoidea	<i>Scylla serrata</i>			
	<i>Scylla paramamosain</i>	Espermatogènesi	MO	Estampador, 1949
	<i>Scylla oceanica</i>			
	<i>Scylla tranquebarica</i>			
	<i>Portunus trituberculatus</i>	Espermatogènesi	ME	Li, 1995
	<i>Scylla serrata</i>	Espermatogènesi	ME	Wang et al., 1997
	<i>Portunus pelagicus</i>	Espermatogènesi	MO, ME	Stewart et al., 2010
Xanthoidea	<i>Callinectes danae</i>	Espermatogènesi	MO	Zara et al., 2012
	<i>Menippe mercenaria</i>	Espermatogènesi	MO	Binford, 1913
	<i>Sartorina spinigera</i>	Espermatogènesi	MO	Nath, 1932
	<i>Sinopotamon yangtsekiense</i>	Espermiogènesi	ME	Wang et al., 1999
Pinnotheroidea	<i>Pinnixa sp</i>	Espermiogènesi	ME	Reger, 1970
Ocyropodoidea	<i>Uca tangeri</i>	Espermiogènesi	ME	Medina i Rodríguez, 1992
Grapsodoidea	<i>Eriocheir sinensis</i>	Espermatogènesi	MO	Hoestlandt, 1948
	<i>Eriocheir sinensis</i>	Espermatogènesi	ME	Du et al., 1988
	<i>Eriocheir japonicus</i>	Espermàtides finals	ME	Yasuzumi, 1960

a la cromatina i que possiblement tenen un paper molt important en el moment de la fertilització del oòcit (Kurtz et al., 2009; Stewart et al., 2010).

Seguidament, es produeix l'inici de la formació de la vesícula acrosòmica en un pol de la cèl·lula, que desplaça el nucli a la perifèria de l'espermàtida en augmentar de volum (Medina i Rodríguez, 1992). A diferència de altres grups, l'origen de l'acrosoma no sembla estar relacionat amb el complex de Golgi (Langreth, 1969; Tudge, 2009), sinó més bé amb un sistema de membranes relacionades amb les membranes nuclears, centríols, mitocondris i el reticle endoplasmàtic (Pochon-Masson, 1962; Langreth, 1969; Reger, 1970). El sistema de membranes presenta un aspecte de cisternes i ha rebut noms diferents (*chondriofusome*, Pochon-Masson, 1962; *membrane complex*, Langreth, 1969; *membranous organelle*, Reger, 1970; *membranous lamellae*, Medina i Rodríguez, 1992). Tanmateix, alguns estudis ultraestructurals i moleculars recents suggereixen la presència d'un complex de Golgi modificat que participaria en la formació de l'acrosoma (Wang et al., 1999; Yu et al., 2009).

Al llarg de l'espermioïgènesi, la vesícula proacrosòmica es reorganitza internament donant lloc als diferents components. El primer signe de diferenciació és l'aparició d'una regió electrodensa en forma de grànul a la zona apical de la vesícula que dona lloc a l'opercle (Pochon-Masson, 1962; Langreth, 1969; Medina i Rodríguez, 1992). Simultàniament apareix una capa fina de material granular, que envolta una invaginació a la zona basal de la vesícula proacrosòmica de la que resultarà el perforatori (Langreth, 1969; Medina i Rodríguez, 1992). El material granular de la vesícula proacrosòmica s'organitza durant les fases finals de l'espermioïgènesi en un nombre variable de capes concèntriques al voltant del perforatori.

En paral·lel al desenvolupament de la vesícula acrosòmica, el nucli envolta l'acrosoma i es desenvolupen les prolongacions nuclears amb la participació de la miosina (Medina i Rodríguez, 1992; Sun et al., 2010). Un altre canvi en el nucli és el trencament i fusió de les membranes nuclears amb la membrana plasmàtica per formar un sistema membranós que delimita un únic compartiment cel·lular (Langreth, 1969; Reger, 1970; Medina i Rodríguez, 1992).

El citoplasma pateix una gran reducció al llarg de l'espermioïgènesi en favor de la vesícula acrosòmica (Reger, 1970; Medina i Rodríguez, 1992). El citoplasma és activament abocat fora de la cèl·lula i fins i tot es desprenen regions senceres dins de vesícules membranoses (Langreth, 1969; Reger, 1970). Els canvis soferts pel citoplasma també afecten els diferents components

citoplasmàtics. Els mitocondris, que són poc nombrosos i presenten unes crestes poc desenvolupades, també són abocats a les cèl·lules accessòries amb la resta del citoplasma, tot i que alguns resten embolcallats pel sistema de membranes a les espermatides (Pochon-Masson, 1962; Langreth, 1969; Reger, 1970; Medina i Rodríguez, 1992). El centríols, quan presents, mostren signes de degeneració i es localitzen sota el perforatori, a la base de la vesícula proacrosòmica (Pochon-Masson, 1962; Langreth, 1969; Reger, 1970).

L'espermatozoide dels braquiürs es una cèl·lula aflagel·lada amb un acrosoma ben desenvolupat i complex, envoltat per una estreta franja de citoplasma i per un nucli amb cromatina poc condensada que ocupa la part més perifèrica de la cèl·lula (Felgenhauer i Abele, 1991). El nucli pot tenir prolongacions laterals en un nombre que varia segons les espècies. La diversitat morfològica dels espermatozoides dels crancs ha generat un gran nombre d'estudis ultraestructurals amb l'objectiu de reconstruir les relacions filogenètiques dels braquiürs (Jamieson i Tudge, 2000; Tudge, 2009).

2.3 El cicle reproductiu de la cabra de mar

La biologia reproductiva de la cabra de mar està marcada per la muda terminal o pubertal, que separa la fase de creixement (juvenil) i reproducció (adult). Amb la muda terminal, les cabres de mar assoleixen la maduresa sexual morfomètrica i deixen de créixer perquè ja no muden més (Sampedro et al., 1999). Associat a la muda terminal, es produeix un creixement al·lomètric de l'abdomen de les femelles necessari per a la incubació dels ous i l'inici de la maduració de l'aparell reproductor. Tanmateix, en els mascles només es produeix un creixement al·lomètric dels quelípodes, ja que l'aparell reproductor és ja funcional des de la muda prepubertal (González-Gurriarán et al., 1998; Sampedro et al., 1999).

La reproducció de la cabra de mar en el medi presenta una relació complexa entre els processos de muda terminal, maduració de les gònades, migració i còpula (Corgos et al., 2006). La muda terminal es produeix entre el segon i tercer any de vida i té lloc en aigües someres a final de l'estiu i principi de la tardor (Freire et al., 2002). La maduració de l'aparell reproductor femení comença després de la muda terminal en paral·lel a una migració reproductiva cap a aigües profundes on es produeix la còpula (González-Gurriarán i Freire, 1994; González-Gurriarán et al., 2002). Posteriorment, a l'hivern es produeix una migració ascendent a aigües someres on es produeix la eclosió de les lar-

ves i on transcorren les fases larvària i juvenil de la cabra de mar (González-Gurriarán et al., 2002; Bernárdez et al., 2003; Freire et al., 2009).

El cicle reproductiu de la cabra de mar és similar en tota el rang de la distribució geogràfica. En general, s'estén des de finals d'hivern (març) i mitjans de primavera (maig) fins final de l'estiu (setembre) i principi de la tardor (octubre i novembre) (De Kergariou, 1971; Edwards, 1979; Brosnan, 1981; González-Gurriarán et al., 1998). El cicle reproductiu a les costes del Principat d'Astúries s'estén durant pràcticament tot l'any (García-Flórez i Fernández-Rueda, 2000).

La cabra de mar pot fer varies postes al llarg del cicle reproductiu, en funció de la durada de la incubació. A les zones més septentrionals, només hi ha una posta (Carlisle, 1957; Hartnoll, 1965; Martin, 1983; Rodhouse, 1984), mentre que al canal de la Mànega s'estimen dues postes (De Kergariou, 1971, 1975). El nombre estimat de postes a les costes de Galícia és de tres o quatre, considerant la temperatura de l'aigua i la duració de la incubació, mentre que al Principat d'Astúries, s'han obtingut experimentalment fins set postes d'una mateixa femella al llarg d'una sola temporada reproductiva (González-Gurriarán et al., 1998; García-Flórez i Fernández-Rueda, 2000).

El temps d'incubació dels ous és molt variable ja que és dependent de la temperatura. De Kergariou (1975, 1984) determinà la relació entre incubació i temperatura $D=8,81 \cdot T+196$ (D, dies; T, temperatura en °C) en proves de laboratori. Per sota dels 10-11°C, s'ha descrit un període de diapausa, la qual cosa allarga la duració de la incubació entre els 3 i 9 mesos (Carlisle, 1957; Wear, 1974; Edwards, 1979). Amb temperatures entre els 11 i 16°C, els valors varien al voltant dels 70 als 45 dies (De Kergariou, 1971; Lang, 1973; De Kergariou, 1975; Brosnan, 1981). Amb temperatures per sobre de 16°C, la duració de la incubació disminueix entre els 40 i 28 dies en funció de la temperatura (González-Gurriarán et al., 1998; García-Flórez i Fernández-Rueda, 2000; Iglesias et al., 2002).

La presència d'una única cèl·lula primordial germinal, a partir de la que es desenvoluparà l'aparell reproductor, s'ha descrit entre les cèl·lules del mesoderma durant la fase de gastrulació (Lang, 1973). Aquesta cèl·lula migra cap a una zona entre el cor i l'intestí al llarg de l'embriogènesi, i es divideix per donar lloc a un grup de quatre cèl·lules, que es considera la gònada embrionària. Al primer estadi larvari, les gònades estan formades per uns grups de cèl·lules de nombre indeterminat (Lang, 1973).

La morfologia de l'aparell reproductor femení de la cabra de mar segueix el patró general observat per altres braquiürs (Diesel, 1991; Rotllant et al., 2007). L'aparell reproductor està format per un parell d'ovaris units per una comissura en la zona cardíaca que es fusionen formant un lòbul posterior. Cada ovari està unit a l'espermateca o receptacle seminal per un oviducte. El receptacle seminal és de tipus ventral, ja que l'oviducte i vagina se situen a la zona ventral de l'espermateca. La paret del receptacle seminal és flexible, especialment a la part dorsal on emmagatzemem els espermatòfors, espermatozoides lliures i fluids seminals. Els receptacles seminals juguen un paper molt important en la reproducció de la cabra de mar, ja que les femelles utilitzen els espermatòfors emmagatzemats durant les còpules en les aigües profundes al llarg del cicle reproductiu de la cabra de mar quan es troben en les aigües someres (González-Gurriarán et al., 1998). La vagina és una cambra muscular per on s'extreuen els oòcits i presenta una zona basal amb quitina. La vagina es connecta amb el gonòporus localitzat a l'esternit de la tercera pota.

La maduració dels ovaris s'ha dividit en quatre estadis (González-Gurriarán et al., 1993) que tenen la seva correspondència a nivell ultraestructural (Rotllant et al., 2007). A més a més, la vitel·logènesi de la cabra de mar s'ha dividit en dues fases: la vitel·logènesi primària o endògena, en la qual els grànuls de vitel (Y1) es formen per la fusió de les vesícules del complex de Golgi i mitocondris; i la vitel·logènesi secundària o exògena que produeix un segon tipus de grànuls de vitel (Y2) formats amb l'aportació de materials secretats per les cèl·lules fol·liculars (Rotllant et al., 2007).

2.4 *Estudis de la reproducció dels mascles de la cabra de mar*

En relació als aspectes reproductius del mascle, la morfologia del conducte deferent i procés de formació de l'espermatòfor foren descrits en individus de *M. brachydactyla* i *M. squinado* per Mouchet (1931), qui no va trobar diferències entre els individus atlàntics i mediterranis. El conducte deferent segons Mouchet (1931) presenta tres parts. A la primera part, connectada amb el testicle, es produeix la formació de l'espermatòfor. La segona part es caracteritza per la presència de diverticles digitiformes bifurcats amb espermatòfors. La tercera part és una enorme ampul·la terminal amb moltes digitacions ramificades. L'espermatogènesi va ser breument descrita per Meusy (1972) amb microscòpia òptica.

La ultraestructura de l'espermatozoide de la cabra de mar presenta la típica morfologia dels braquiürs i està compostat per un acrosoma esfèric en posició central, envoltat pel citoplasma i tot cobert pel nucli (Tudge i Justine, 1994). L'acrosoma està format per dues capes concèntriques de diferent electrodensitat, en la zona basal presenta una invaginació anomenada el perforatori i, apicalment, es troba cobert per l'opercle. El citoplasma forma un collar en la zona sota apical de l'acrosoma amb restes de mitocondris i feixos de microtúbuls que s'estenen per braços radials nuclears. A la zona basal de l'acrosoma, el citoplasma presenta dos centríols. El nucli conté material poc condensat que s'estén en forma de braços radials a la zona del collar sota apical del citoplasma. L'actina ha estat detectada a l'acrosoma i la tubulina associada als feixos de microtúbuls del citoplasma.

Contrari al descrit prèviament, la presència d'histones associades a la cromatina del nucli de l'espermatozoide de la cabra de mar ha estat demostrada recentment (Kurtz et al., 2009). Tanmateix, la proporció dels diferents tipus d'histones és diferent al patró habitual i una d'elles apareix acetilada, la qual cosa explicaria l'aparença poc condensada de la cromatina.

La diferenciació sexual dels crançs apareix a l'estadi juvenil 4 (3 mudes després de la metamorfosis) per la localització dels gonòporus que en els mascles es troba a la coxa del 5è pereopodi, mentre que a la femella al 6è esternit (Guerao i Rotllant, 2009a). En aquest estadi també comença la diferenciació dels apèndixs abdominals o pleopodis, la modificació dels quals continua al llarg del desenvolupament del juvenil.

Els gonopodis del gènere *Maja* presenten una estructura similar (Neumann, 1996). El primer gonopodi té forma de tub com a conseqüència del plegament ventrolateral de la cutícula i la seva funció és la de canal d'ejaculació. El segon gonopodi és més curt i s'inserta a la base del primer gonopodi, i funciona com un pistó per al bombeig de l'ejaculat. El marge proximal de la part distal del primer gonopodi de *M. brachydactyla* és arrodonit i es remata amb una transició gradual cap un procés terminal (Neumann, 1998).

3. La reproducció en captivitat dels braquiürs

El cultiu de diferents espècies de braquiürs s'ha desenvolupat intensament durant els darrers anys com a conseqüència d'un major interès comercial per aquestes i la disminució de les seues captures (Wu et al., 2010). El cultiu de braquiürs es dona només en Àsia i es troba concentrat en poques espècies (Pa-

terson, 2009). L'espècie més cultivada i amb major valor econòmic (590.000 tones i més de 4 milions de USD en 2010) és *Eriocheir sinensis*, cultivada a la Xina (FAO, 2006). Altres espècies cultivades pertanyen al grup dels portúnids: *Scylla* spp. que inclou 4 espècies (*S. serrata*, *S. olivacea*, *S. paramamosain* i *S. tranquebraica*) i *Portunus* sp. (majoritàriament *P. trituberculatus*), amb una menor producció i importància econòmica (FAO, 2010; Wu et al., 2010).

La tècnica habitual de reproducció en captivitat d'aquestes espècies és la utilització de femelles en estadis avançats de maduració capturades al medi o criades de forma extensiva en basses (Djunaidah et al., 2003; Wu et al., 2007; Cheng et al., 2008; Paterson, 2009; Wu et al., 2010). En aquest sentit, l'efecte dels factors que afecten la reproducció en captivitat dels braquiürs és poc conegut, i la recerca actual està centrada en el desenvolupament de dietes de maduració dels reproductors (Paterson, 2009). Tanmateix, altres factors ambientals, com ara els paràmetres fisicoquímics de l'aigua o fotoperíode, han tingut un paper rellevant en el cultiu d'altres espècies de crustacis (Benzie, 1997).

La reproducció en captivitat de la cabra de mar s'ha aconseguit amb èxit sota diferents condicions d'estabulació amb reproductors capturats al medi (Taula 7). D'acord amb aquests estudis, la cabra de mar sembla que presenta certa laxitud en les condicions d'estabulació. El rang de temperatura és de quasi 8°C (14,2-22°C) i la reproducció no es veu afectada en el rang de 32‰ a 37,6‰ de salinitat. Els reproductors es poden mantenir tant en fotoperíode natural com un fix de 12 hores de llum. D'aquesta manera, els estudis de la reproducció de la cabra de mar deurien anar dirigits a la optimització dels paràmetres de cultiu, que en aquesta tesi s'han centrat en l'absència de mascles i el fotoperíode.

Les femelles poden utilitzar l'esperma emmagatzemat en els receptacles sexuals per a realitzar postes successives sense necessitat de la còpula (Diesel, 1991). Tanmateix, l'èxit reproductiu de les femelles mantingudes en absència de mascles es redueix en successives postes com a conseqüència de la disminució del nombre d'espermatozoides emmagatzemats (Morgan et al., 1983; Paul, 1984; Darnell et al., 2009). Tot i que algunes espècies presenten diferències significatives en alguns paràmetres biomètrics i bioquímics de les larves acabades de descloure, la condició de les larves obtingudes a partir d'esperma emmagatzemat es considera equivalent a aquelles obtingudes a partir d'esperma fresc (Cheung, 1968; Morgan et al., 1983; Haddon i Wear, 1993; Penha-Lopes et al., 2006; Darnell et al., 2009; Wu et al., 2010). L'efecte de l'absència de mascles en els crancs d'interès aquícola està poc estudiat però aquest aspecte podria

ser d'importància en el moment en el que s'utilitzen reproductors cultivats en captivitat i es requereixen protocols de gestió específics dels mascles.

Taula 7. Condicions d'establació dels reproductors dels diferents estudis on s'ha descrit l'èxit de la reproducció.

Referència	T (°C)	S%	Fotoperíode	Alimentació
González-Gurriarán et al., 1998	14,2-19,5	33-35,5	Natural	Musclo Algues Eriçons de mar Peix
García-Flórez i Rueda, 2000	16,2-22,0	-	-	-
Iglesias et al., 2002	15-18	32-35		<i>Mytilus</i> sp.
Andrés et al., 2007	18	36	Natural	<i>Mytilus</i> sp. fresc <i>Liocarcinus depurator</i> congelat
Palma et al., 2008	20,1±0,1	37,6	12L	<i>Atherina presbyter</i> <i>Mytilus galloprovincialis</i> <i>Sepia officinalis</i>
Domingues et al., 2012	-	-	-	<i>Mytilus edulis</i> fresc

El fotoperíode, conjuntament amb la temperatura, és un dels factors ambientals que més influència la reproducció en els crustacis decàpodes (Sastry, 1987). A diferència de la temperatura, el paper del fotoperíode en la reproducció dels crancs no està clar, encara que s'ha vist què és important en la maduració final dels ovaris i l'ovoposició de *Portunus trituberculatus* (Hamasaki, 2002; Kim et al., 2010) i algunes espècies de llagostes (Matsuda et al., 2002; Sachlikidis et al., 2005). El fet de què la duració del cicle reproductiu de la cabra de mar siga similar en tot el rang geogràfic de distribució malgrat les diferències en temperatura de l'aigua (González-Gurriarán et al., 1993; González-Gurriarán et al., 1998) suggereix que el fotoperíode pot tenir un paper important en el control de la reproducció d'aquesta espècie. A més a més, el comportament reproductiu en captivitat va seguir el mateix patró que en el medi quan els reproductors es van mantenir a temperatura constant i fotoperíode natural variable (Andrés et al., 2010b).

Un altre aspecte estudiat en aquesta tesi ha estat la modificació del comportament reproductiu de la cabra de mar en captivitat mitjançant la manipulació del fotoperíode, per tal d'obtenir postes fora de la temporada reproduc-

tiva i d'aquesta manera, augmentar el cicle productiu d'aquesta espècie. En el cas dels crancs, la inducció a la posta s'obté majoritàriament mitjançant la modificació de la temperatura, tot i que la manipulació del fotoperíode també és necessària en algunes espècies (Sulkin et al., 1976; McConaughy et al., 1980; Goy et al., 1985; Hamasaki, 2002; Hamasaki et al., 2004; Zmora et al., 2005; Zeng, 2007; Kim et al., 2010). Les larves obtingudes sota condicions d'inducció són considerades de la mateixa condició que aquelles en el període natural de reproducció (McConaughy et al., 1980; Zeng, 2007). Tanmateix, s'han descrit alguns efectes negatius, com ara la reducció d'un estadi larvari en *Callinectes sapidus* (Sulkin et al., 1976) o l'eclosió en estat pre-zoea en *Scylla serrata* (Hamasaki, 2002). En altres decàpodes, com la llagosta *Jasus edwardsii*, les larves obtingudes sota modificació del fotoperíode i temperatura mostraren canvis bioquímics significatius (Smith et al., 2003).

