

Review

***Parastacus pugnax* (Poëppig, 1835) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae): conocimiento biológico, presión extractiva y perspectivas de cultivo**

Erich H. Rudolph¹

¹Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Universidad de Los Lagos
P.O. Box 933, Osorno, Chile

RESUMEN. El camarón excavador, *Parastacus pugnax* (Poëppig, 1835), es una de las seis especies de la familia Parastacidae que habita las aguas dulces de Chile, y la que soporta mayor extracción para consumo humano. Sin embargo, carece de una legislación que la proteja y su conocimiento biológico es escaso, fragmentario y disperso. En este artículo se recopila la información publicada de esta especie, junto a otros datos accesibles al autor, con el objetivo de actualizar el conocimiento de su biología, evidenciar la magnitud de la presión extractiva que soporta y analizar la factibilidad de su cultivo en cautiverio. Se proporciona información sobre: sistemática, distribución geográfica, hábitat, conducta excavadora, variación morfológica, casos teratológicos, tamaño, relación longitud-peso, estructura de longitud, densidad poblacional, biología reproductiva, migraciones, hábitos alimentarios, crecimiento, depredadores, epibiontes, parásitos, enfermedades, pesquería y comercialización, legislación, estado de conservación y perspectivas de cultivo.

Palabras clave: *Parastacus pugnax*, camarón excavador, conocimiento biológico, presión extractiva, potencial para la acuicultura, Chile.

***Parastacus pugnax* (Poëppig, 1835) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae): biological knowledge, extraction pressure and culture perspectives**

ABSTRACT. The burrowing crayfish, *Parastacus pugnax* (Poëppig, 1835), is one of six species of the family Parastacidae inhabiting the fresh waters of Chile, which supports the greatest extraction effort for human consumption. However, no legislation protects it and its biological knowledge is poor, fragmented and dispersed. This article collects the information published for this species, along with other data available to the author, in order to update the knowledge of its biology, show the extent of extraction pressure that supports, and analyze the feasibility of cultivation in captivity. It provides information on: systematic, geographical distribution, habitat, burrowing behavior, morphological variation, teratological cases, size, length-weight relationship, size structure, population density, reproductive biology, migrations, food habits, growth, predators, epibionts, parasites, diseases, fishery and marketing, legislation, conservation status, and crop prospects.

Keywords: *Parastacus pugnax*, burrowing crayfish, biological knowledge, extraction pressure, potential for aquaculture, Chile.

Corresponding author: Erich H. Rudolph (erudolph@ulagos.cl)

INTRODUCCIÓN

La familia Parastacidae agrupa a 178 especies que habitan aguas subterráneas, arroyos, ríos y lagos de Nueva Guinea, Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, Madagascar y el cono Sur de Sudamérica (Fetzner, 2005; Crandall & Buhay, 2008). Por ello, se les atribuye un origen gondwánico y se puede presumir

que también se encontraban en la Antártica antes de glaciarse (Jara, 1994). En Sudamérica, específicamente en Brasil (en los Estados de Santa Catarina y Río Grande del Sur), Uruguay, Argentina (en el noreste y en el parque Nahuel-Huapi), y centro-sur de Chile, se han registrado 12 especies de esta familia (Rudolph & Crandall, 2007). En las aguas dulces de Chile habitan seis de ellas: *Samastacus spinifrons*

(Philippi, 1882), *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835), *P. nicoleti* (Philippi, 1882), *Virilastacus araucanius* (Faxon, 1914), *V. rucapihuelensis* Rudolph & Crandall, 2005 y *V. retamali* Rudolph & Crandall, 2007. La distribución geográfica conjunta abarca desde el borde costero hasta la precordillera andina, entre el río Aconcagua (32°55'S, 71°30'W) en la Región de Valparaíso y la península de Taitao (46°30'S, 74°30'W) en la Región de Aysén. Todas son endémicas de Chile, excepto *S. spinifrons* que también se encuentra en lagos y ríos del parque Nahuel-Huapi en Argentina (Rudolph, 2010). Actualmente, estas especies se encuentran amenazadas por una creciente acción antrópica que está modificando sus respectivos hábitats y, algunas como *P. pugnax* y *S. spinifrons*, también lo están por la presión extractiva para consumo humano que se ejerce sobre ellas (Rudolph & Crandall, 2007). *Parastacus pugnax* ha sido intensamente explotado desde hace mucho tiempo, las primeras referencias al respecto se encuentran en Lönnberg (1898) y Porter (1904). Estimaciones efectuadas recientemente por Silva & Spoerer (2006), indican que al año se extraen 43,5 millones de especímenes, sólo para satisfacer las demandas de Concepción, Chillán y Coelemu. Estas actividades extractivas se practican sin restricciones de ningún tipo, puesto que no existe una legislación que proteja a las especies de parastácidos de Chile. Actualmente, el conocimiento biológico de *P. pugnax* es fragmentario y, además, se encuentra disperso en revistas internacionales, nacionales, tesis, resúmenes de presentaciones en congresos e informes técnicos. Este artículo recopila la información que se ha publicado sobre *P. pugnax* junto a otros datos accesibles al autor, para actualizar el conocimiento de su biología, evidenciar la magnitud de la presión extractiva y analizar la factibilidad de su cultivo en cautiverio.

Sistemática

Parastacus pugnax se conoce vulgarmente como “camarón de las vegas del centro de Chile” (Fig. 1a). Con este nombre se le distingue de *P. nicoleti*, especie igualmente excavadora pero cuyo rango geográfico se ubica al Sur del ámbito geográfico de *P. pugnax* (Bahamonde & López, 1963).

Sistemática según Riek (1971), Martin & Davis (2001) y De Grave *et al.* (2009).

Phylum : Arthropoda Siebold & Stannius, 1845
 Subphylum : Crustacea Brünnich, 1772
 Clase : Malacostraca Latreille, 1802
 Subclase : Eumalacostraca Groben, 1892
 Superorden : Eucarida Calman, 1904
 Orden : Decapoda Latreille, 1802

Suborden : Pleocyemata Burkenroad, 1963
 Infraorden : Astacidea Latreille, 1802
 Superfamilia : Parastacoidea Huxley, 1879
 Familia : Parastacidae Huxley, 1879
 Género : *Parastacus* Huxley, 1879
 Especie : *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835)

Sinonimia

Astacus pugnax Poeppig, 1835: 314.

Astacus chilensis H. Milne-Edwards, 1837: 333; Philippi, 1882: 628, Fig. a. *Parastacus hassleri* Faxon, 1898: 687, pl. 70 figs. 1-3; Lönnberg, 1898: 349, figs. 1-3; Lenz, 1902: 737; Ortman, 1902: 293; Porter, 1904: 256, figs. 24-25; Hay, 1905: 223; Rathbun, 1910: 602; Faxon, 1914: 354, 406.

Parastacus chilensis Holthuis, 1952: 81.

Parastacus pugnax Holthuis, 1952: 84; Bahamonde, 1961: 17; Bahamonde & López, 1963: 128; Riek, 1971: 133, fig. 1b; Hobbs, 1974: 26, fig. 25; Manning & Hobbs, 1977: 159; Retamal, 1981: 17, fig. 48; Rudolph, 1984: 769; Rudolph & Ríos, 1987: 45, fig. 2; Rudolph & Rivas, 1988: 74; Hobbs, 1989: 80, fig. 371; Rudolph, 1990: 20; Rudolph *et al.*, 1991: 24, fig. 2; Hobbs, 1991: 801; Martínez *et al.*, 1994: 9; Rudolph & Iraçabal, 1994: 46; Morrone & Lopretto, 1994: 98; Rudolph, 1995: 720; Rudolph, 1996a: 12; Rudolph, 1996b: 13; Rudolph, 1997a: 7; Rudolph, 1997b: 98; Bahamonde *et al.*, 1998: 96; Rudolph, 1999: 326; Crandall *et al.*, 2000: 532; Almeida & Backup, 2000: 224; Rudolph & Almeida, 2000: 251; Rudolph *et al.*, 2001: 28; Rudolph, 2002a: 377; Rudolph, 2002b: 147; Rudolph & Rojas, 2003: 836; Rudolph & Crandall, 2005: 766; Jara *et al.*, 2006: 42; Rudolph & Crandall, 2007: 502; Rudolph *et al.*, 2007a: 939; Rudolph *et al.*, 2007b: 229; Rudolph & Verdi, 2010: 75; Martínez & Rudolph, 2010: 4; Rudolph, 2010: 33; Rudolph *et al.*, 2010: 257; Martínez & Rudolph, 2011: 221.

Diagnosis

Caparazón liso, comprimido lateralmente, ligeramente más alto que ancho; en vista dorsal el surco cervical tiene forma de “V”; prominencias postorbitales ausentes o ligeramente solevantadas. Ojos pequeños. Rostro corto, subtriangular e inclinado sobre los ojos. Quelas de P₁ voluminosas, de similar tamaño, y de borde ventral afilado; al sostener la superficie dorsal del carpo en un plano horizontal el dactilo se mueve subverticalmente. Pleón grueso; más ancho y de pleuras más altas en las hembras adultas; sin espinas ni tubérculos; pleura del primer pleómero distinta de las otras y parcialmente cubierta por la del segundo.

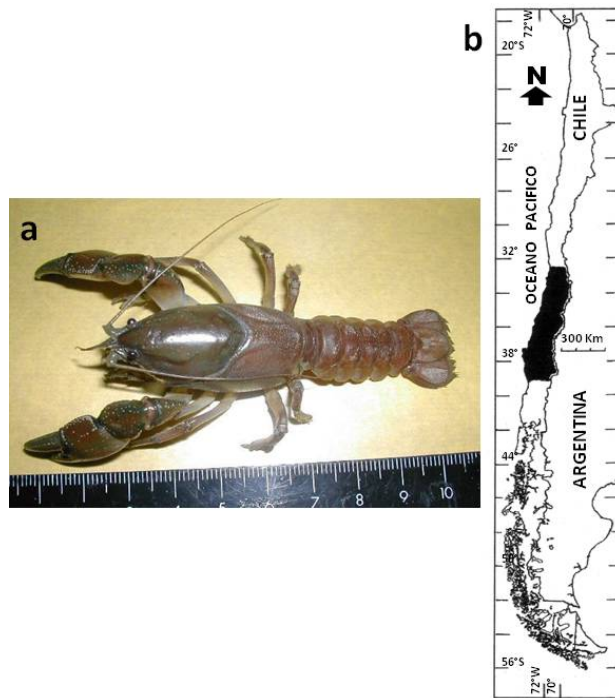


Figura 1. *Parastacus pugnax*. a) Vista dorsolateral de un espécimen, b) rango de distribución geográfica.

Telson completamente calcificado, sin sutura transversal pero con un surco medio longitudinal (a veces sólo ligeramente impreso), con una espina en sus márgenes laterales. Todos los individuos con gonoporos supernumerarios. Las coxas de P_3 con gonoporos de hembra de forma elipsoidal. Las coxas de P_5 con tabique cuticular y papila fálica formada por una prominencia ventromedial fija, ligeramente levantada. Fórmula branquial: $20 + epr + r$. Color gris verdoso o plomizo (Hobbs, 1991; Jara, 1994; Martínez & Rudolph, 2011).

Relaciones filogenéticas

La reconstrucción de las relaciones filogenéticas efectuadas sobre la base de datos moleculares por Crandall *et al.* (2000), muestran que los tres géneros sudamericanos de Parastacidae (*i.e.*, *Samastacus* Riek, 1971, *Parastacus* Huxley, 1879 y *Virilastacus* Hobbs, 1991), forman un grupo monofilético, cuyo grupo hermano lo constituyen los géneros australasiáticos (*Paranephrops* White, 1842 y *Parastacoides* Clark, 1936). En esta filogenia también se aprecia que: a) *Samastacus* y *Virilastacus* son grupos hermanos, y b) sorprendentemente, las dos especies chilenas de *Parastacus* se ubican en clados distintos, uno de ellos constituido sólo por *P. nicoleti* y el otro, por las especies uruguayo-brasileñas de este género, más *P. pugnax*.

Distribución geográfica

Los registros de *P. pugnax* indican que se distribuye de forma continua entre el río Aconcagua ($32^{\circ}55'S$, $71^{\circ}18'W$) en la Región de Valparaíso y el poblado de Nehuentúe ($38^{\circ}44'S$, $73^{\circ}25'W$) en la Región de La Araucanía, y desde el borde costero hasta los contrafuertes de la Cordillera de los Andes (Fig. 1b). Sin embargo, estos mismos registros y en especial la ubicación de las vegas desde donde se extraen especímenes para fines comerciales, muestran que la mayor abundancia relativa de sus poblaciones se encuentra en la Región del Biobío. Estos registros permiten estimar la extensión de su presencia en 73.000 km^2 , aproximadamente (Rudolph, 2010).

Esta especie endémica de Chile ha sido registrada en las siguientes localidades:

Valparaíso ($33^{\circ}03'S$, $71^{\circ}38'W$) (Riek, 1971). Río Aconcagua ($32^{\circ}55'S$, $71^{\circ}18'W$), Quebrada de Córdova ($33^{\circ}27'S$, $71^{\circ}38'W$), El Tabo ($33^{\circ}29'S$, $71^{\circ}37'W$), El Monte ($33^{\circ}41'S$, $71^{\circ}00'W$), Bucalemu ($34^{\circ}38'S$, $72^{\circ}04'W$), Hacienda Torina cerca de Pichilemu ($34^{\circ}21'S$, $71^{\circ}20'W$), Quinahue ($34^{\circ}41'S$, $71^{\circ}20'W$), Talca ($35^{\circ}26'S$, $71^{\circ}40'W$), Villa Alegre ($35^{\circ}42'S$, $71^{\circ}42'W$) (Bahamonde & López, 1963). Pelluhue ($35^{\circ}47'S$, $72^{\circ}35'W$) (Bahamonde, 1961). Parral ($36^{\circ}09'S$, $71^{\circ}50'W$) (Bahamonde & López, 1963, Crandall *et al.*, 2000). Estero Guaraculen, cerca de San Carlos ($36^{\circ}24'S$, $71^{\circ}59'W$) (Bahamonde & López, 1963). Chillán ($36^{\circ}36'S$, $72^{\circ}06'W$) (Porter, 1904; Bahamonde & López, 1963; Arias & Muñoz, 1991). Tumbes ($36^{\circ}40'S$, $73^{\circ}07'W$) (Lenz, 1902; Ortmann, 1902). Penco ($36^{\circ}44'S$, $74^{\circ}59'W$) (Llanos *et al.*, 1990). Talcahuano ($36^{\circ}46'S$, $73^{\circ}07'W$) (Poeppig, 1835; Faxon, 1898; Lönnberg, 1898; Ortmann, 1902; Porter, 1904; Riek, 1971). Las Higueras, cerca de Talcahuano ($36^{\circ}45'S$, $73^{\circ}05'W$) (Dalannais, 1984). San Pedro, Concepción ($36^{\circ}50'S$, $73^{\circ}06'W$) (Bahamonde & López, 1963). Ramadillas ($37^{\circ}15'S$, $73^{\circ}15'W$) (Rudolph *et al.*, 1991). Angol ($37^{\circ}48'S$, $72^{\circ}43'W$) (Rudolph & Ríos, 1987). Carahue ($38^{\circ}01'S$, $73^{\circ}00'W$) (Bahamonde & López, 1963). Cholchol ($38^{\circ}36'S$, $72^{\circ}51'W$) (Crandall *et al.*, 2000). Nehuentúe ($38^{\circ}43'S$, $72^{\circ}23'W$) (Rudolph, 1997a; Rudolph *et al.*, 2007a). Además, Silva & Spoerer (2006) identifican 41 localidades en las regiones del Maule y del Biobío, donde se capturan especímenes de *P. pugnax* con fines comerciales. A ellas se agregan otras cinco localidades de extracción, con los mismos fines, entre las regiones del Libertador General Bernardo O'Higgins y de La Araucanía (Tabla 1).

Hábitat

Parastacus pugnax habita aguas subterráneas existentes en terrenos semipantanosos, donde general-

Tabla 1. Localidades en las que se extraen especímenes de *Parastacus pugnax* para consumo humano.

Localidad	Coordenadas Geográficas	Comuna	Región
Codegua	34°02'S; 70°39'W	Codegua	Del L.G.B. O'Higgins
Graneros	34°03'S; 70°43'W	Graneros	Del L.G.B. O'Higgins
Bajo Perquín	35°34'S; 71°20'W	San Clemente	Del Maule
San Javier	35°36'S; 71°44'W	San Javier	Del Maule
Pahuil	35°43'S; 72°31'W	Chanco	Del Maule
Longaví	35°57'S; 71°40'W	Longaví	Del Maule
Buchupureo	36°04'S; 72°47'W	Cobquecura	Del Biobío
Cobquecura	36°07'S; 72°47'W	Cobquecura	Del Biobío
Quirihue	36°16'S; 72°32'W	Quirihue	Del Biobío
San Gregorio	36°17'S; 71°53'W	Ñiquen	Del Biobío
Mela	36°21'S; 72°51'W	Treguaco	Del Biobío
Vegas del Itata	36°22'S; 72°51'W	Coelemu	Del Biobío
Boca del Itata	36°23'S; 72°52'W	Coelemu	Del Biobío
Ninhue	36°24'S; 72°23'W	Ninhue	Del Biobío
Perales	36°25'S; 72°52'W	Coelemu	Del Biobío
San Carlos	36°25'S; 71°57'W	San Carlos	Del Biobío
Purema	36°26'S; 72°53'W	Coelemu	Del Biobío
Coelemu	36°29'S; 72°41'W	Coelemu	Del Biobío
San Nicolás	36°30'S; 72°12'W	San Nicolás	Del Biobío
San Fabián	36°33'S; 71°32'W	San Fabián	Del Biobío
Río Ñuble	36°33'S; 72°10'W	Chillán	Del Biobío
Cerca de Chillán	36°35'S; 72°01'W	Chillán	Del Biobío
Quilmo	36°37'S; 72°09'W	Chillán Viejo	Del Biobío
Tomé	36°37'S; 72°56'W	Tomé	Del Biobío
Ranquil	36°38'S; 72°35'W	Ranquil	Del Biobío
Río Viejo	36°38'S; 72°16'W	Chillán	Del Biobío
Camino a Pinto	36°39'S; 71°57'W	Pinto	Del Biobío
Quillón	36°44'S; 72°28'W	Quillón	Del Biobío
Camino a Penco	36°45'S; 73°01'W	Penco	Del Biobío
Montenegro	36°48'S; 72°03'W	San Ignacio	Del Biobío
Florida	36°48'S; 72°39'W	Florida	Del Biobío
San Pedro	36°52'S; 73°06'W	San Pedro	Del Biobío
Maipo	36°54'S; 72°02'W	El Carmen	Del Biobío
Hualqui	36°59'S; 72°55'W	Hualqui	Del Biobío
Yungay	37°06'S; 72°01'W	Yungay	Del Biobío
Laraquete	37°10'S; 73°11'W	Arauco	Del Biobío
Santa Juana	37°11'S; 72°56'W	Santa Juana	Del Biobío
San Rosendo	37°15'S; 72°43'W	San Rosendo	Del Biobío
Carampangue	37°15'S; 73°13'W	Arauco	Del Biobío
Arauco	37°15'S; 73°15'W	Arauco	Del Biobío
Ramadillas	37°18'S; 73°16'W	Arauco	Del Biobío
Cancha Rayada	37°29'S; 72°17'W	Los Ángeles	Del Biobío
La Suerte	37°33'S; 72°33'W	Los Ángeles	Del Biobío
Vegas de Curico	37°36'S; 73°31'W	Los Álamos	Del Biobío
Ranquilco	38°43'S; 73°03'W	Nueva Imperial	De la Araucanía
Nehuentúe	38°44'S; 73°25'W	Carahue	De la Araucanía

mente existen asociaciones boscosas siempreverdes y de baja altura. Este tipo de biotopos, comúnmente conocidos como “vegas” o “hualves”, ocurren en pequeños valles u hondonadas entre cerros. Sin embargo, también es posible encontrar poblaciones en planicies igualmente semipantanosas pero con mayor intervención antrópica. En invierno, estas vegas se inundan y permanecen anegadas por alrededor de cuatro meses. En primavera-verano y hasta comienzo de otoño, el nivel de la napa freática se mantiene bajo la superficie. En los alrededores de Chillán (36°35'S, 72°01'W), el suelo en las vegas que habita *P. pugnax*, es de tipo arcilloso, con un pH moderadamente ácido ($\bar{X} = 6,4 \pm 0,34$; N = 6), contenido promedio de materia orgánica de 2,8% ($\pm 1,29$; N = 6), y altas concentraciones de calcio ($\bar{X} = 11,4 \pm 1,28$ meq 100 g⁻¹; N = 6) y magnesio ($\bar{X} = 4,4 \pm 1,33$ meq 100 g⁻¹) (Arias & Muñoz, 1991). Además, la humedad relativa y la compactación relativa del suelo habitado por *P. pugnax* (expresada como el inverso de la penetración en cm), en las cercanías de San Carlos (36°22'S, 71°59'W), fluctúan entre 22,7% en enero y 55,1% en junio, y entre 0,096% en diciembre y 0,258% en marzo, respectivamente (Del Valle, 2002). Los únicos datos sobre las características físicas y químicas del agua, al interior de las galerías de *P. pugnax*, fueron registrados por Dalannais (1984) en las Higueras, cerca de Talcahuano (36°45'S, 73°05'W). Según esta autora, la temperatura del agua fluctúa entre 12,7°C (junio) y 22,1°C (noviembre), el pH oscila entre 5,9 (abril) y 6,5 (junio-julio), y la dureza total constante en 197 ppm de CaCO₃. Este hábitat está siendo modificado progresivamente por: a) drenaje de los hualves para incorporarlos a la explotación agrícola, b) uso de fertilizantes, c) aplicación de pesticidas y d) deforestación con reemplazo vegetal.

Conducta excavadora

Parastacus pugnax construye galerías relativamente complejas, *i.e.*, con una cámara habitacional situada a nivel de la napa freática, desde la cual emerge un corto túnel ascendente que se divide en dos o más ramificaciones las que, al alcanzar la superficie del suelo, se transforman en un número variable de orificios de entrada (entre 2 y 14, con una media de $4,0 \pm 2,1$ DE). Según Dalannais (1984), muchas de estas galerías estarían interconectadas, formando un sistema de “tubos comunicantes”. La profundidad de las galerías varía según el nivel de la napa freática. También es variable el diámetro de los orificios de entrada a las galerías, que miden entre 5,0 y 50,0 mm. Además, en invierno (mayo), el diámetro de estos orificios es mayor que en primavera (diciembre) (Del Valle, 2002). Durante los meses de inundación, *P. pugnax* deposita el material edáfico producto de sus

excavaciones alrededor de los orificios de entrada a sus galerías, formando conos truncados, que vulgarmente se conocen como “chimeneas” (Figs. 2a-2b). Sin embargo, la construcción de estas chimeneas no parece estar asociada a una época del año en particular, ya que Dalannais (1984) señala haber observado chimeneas en primavera-verano. En épocas estivales muy secas o muy prolongadas, algunas chimeneas están cerradas tal como lo hace *P. nicoleti* (Rudolph, 1997b), a fin de mantener la humedad al interior de las galerías. De este modo, las galerías no solo les proporcionan refugio para evitar los depredadores, sino que también un microhábitat donde las fluctuaciones de temperatura y humedad son minimizadas. Para transportar el material excavado, *P. pugnax* forma un tipo de pala más o menos triangular con ambas quelas de P₁ como los laterales, el tercer par de maxilípedos a modo de fondo y la región del epistoma como pared de contención de este material. Para escalar utiliza los pereiópodos 2 a 5, y para depositar y luego desplazar o ubicar el material excavado usa las quelas de P₁, el tercer par de maxilípedos y las quelas de P₂ (E. Rudolph, no publicado). A diferencia de *S. spinifrons*, una especie más agresiva y solitaria que habita en ríos y lagos, *P. pugnax* (al igual que las restantes especies excavadoras de parastácidos chilenos), parece coexistir pacíficamente al interior de sus refugios subterráneos. Compartir las madrigueras permite a los adultos aparearse y a los juveniles crecer en un ambiente seguro y protegido. Aunque se han propuesto tres clasificaciones para describir a los camarones excavadores (Hobbs, 1942; Horwitz & Richardson, 1986; Welch & Eversole, 2006), se cree que aquella presentada por Hobbs (1942), es la que se debe utilizar para categorizar los parastácidos excavadores de Chile, considerando el escaso conocimiento que actualmente se tiene de su ecología, conducta excavadora, y morfología de sus galerías. De acuerdo con las observaciones de campo y en base a los criterios propuestos por Hobbs (1942), *P. pugnax* puede ser categorizado como un excavador primario, porque sus galerías se encuentran alejadas de aguas lólicas y/o lénticas y, además, los especímenes cumplen todo su ciclo de vida al interior de las galerías.

Variación morfológica

Según Arias & Muñoz (1991), los especímenes colectados en las cercanías de Chillán, en comparación con especímenes procedentes de Talcahuano y Concepción, tienen espinas periorbitales más largas (aparentemente se refieren a las espinas distolaterales de las escamas antenales), quelas de P₁ de mayor



Figura 2. Chimeneas construídas por *Parastacus pugnax*. a) Chimenea abierta, b) chimenea cerrada.

tamaño con prominentes espinas dactilares, y abundante pilosidad corporal. Al respecto los autores hipotetizan que estas diferencias morfológicas se deberían a que *P. pugnax* es una especie polimórfica. Jara (1994), señala que los especímenes de Arauco, en comparación con especímenes provenientes de otras localidades, tienen las quelas de P_1 muy comprimidas (*i.e.*, de poco espesor), y la palma de la mano junto con los dedos respectivos notoriamente elongados. En conocimiento de estas diferencias, se considera que sería recomendable poner a prueba la hipótesis del polimorfismo, a través de análisis morfométricos efectuados en especímenes de distintas poblaciones, cuya extensión geográfica cubre gran parte del rango geográfico de la especie.

Casos teratológicos

La primera descripción de un caso teratológico en *P. pugnax* la realiza Bahamonde (1961), en un espécimen capturado en Pelluhue, Región del Maule. El dactilo

de la quela derecha de P_1 es trirrámico, cada rama es cónica y curvada hacia adentro, con bordes inferiores completamente lisos. El segundo caso corresponde a Llanos *et al.* (1990), quienes describen un macho capturado en Penco, Región del Biobío, cuyo dactilo de la quela derecha de P_1 es birrámico. La rama extra es cónica y ligeramente curvada hacia adentro, con bordes superior e inferior totalmente lisos.

Tamaño

El espécimen más grande que registra la literatura, es un macho intersexo de 55,7 mm de longitud céfalo-torácica (LC), capturado por Martínez & Rudolph (2011) en la localidad de “La Suerte”, Los Ángeles. La hembra intersexo de mayor longitud (= 52,4 mm de LC) fue capturada por Ibarra (2010) en Tiuquilemu, comuna de Ñiquén. Los individuos más pequeños que se han colectado, son dos juveniles (no diferenciados sexualmente) de 3,5 y 4,9 mm de LC, capturados en las localidades de Las Higueras y San Carlos por Dalannais (1984) y Del Valle (2002), respectivamente. De las cinco especies excavadoras de parastácidos chilenos, *P. pugnax* es la que alcanza mayores tallas.

Relación longitud-peso

No existen diferencias estadísticamente significativas en la relación longitud-peso, entre machos y hembras de *P. pugnax*. Además, ambos sexos presentan un crecimiento en peso de tipo isométrico. La función determinada corresponde a $W_t = 0,00052 LC_t^{2,98}$ (Ibarra, 2010; Ibarra & Arana, 2012).

Estructura de longitudes

Dalannais (1984), hace un análisis parcial (porque no distingue entre machos y hembras) de la estructura de longitudes de la población de *P. pugnax*, que habita en Las Higueras, Talcahuano. Esta autora señala que el rango de longitudes de los especímenes capturados, de julio a noviembre de 1982, y de junio a noviembre de 1983, fluctuó entre 3,5 y 42,3 mm de LC. En general las más grandes (sobre los 26,0 mm de LC) fueron poco frecuentes, al extremo que en septiembre de 1983, no se capturaron especímenes mayores de 35,0 mm de LC. En cambio, las longitudes más frecuentes estuvieron entre 7,0 y 19,0 mm de LC. Sólo en julio de 1982, junio y julio de 1983 se obtuvo especímenes bajo 7,0 mm de LC. En estos mismos meses no se capturaron individuos de longitudes intermedias (entre 15,0 y 23,0 mm de LC). Aunque el período de tiempo muestreado por Del Valle (2002) fue de 12 meses de forma continua, de la distribución de frecuencias por clase de longitud se deduce una estructura similar a la registrada por Dalannais (1984), *i.e.*, muchos especímenes juveniles o prepúberes (entre 6,0 y 18,0 mm de

LC), y pocos adultos (sobre 26,0 mm de LC). Una estructura ligeramente distinta fue aquella registrada por Rudolph (1997a). Este autor no capturó, en ninguno de los siete muestreos bimestrales, especímenes inferiores a 6,6 mm ni superiores a 47,4 mm de LC, y sólo en dos muestreos (abril y junio de 1995), encontró una mayor frecuencia de juveniles (inferiores a 20,0 mm de LC) que de adultos. En otros tres muestreos (noviembre de 1994, enero y octubre de 1995), observó una mayor frecuencia de adultos, y en los dos restantes una cierta similitud en la frecuencia de juveniles y de adultos. Finalmente, encontró la menor frecuencia, tanto de machos como de hembras, entre 20 y 25 mm de LC. Arias & Muñoz (1991), agrupan los individuos capturados (en junio, julio y agosto) en tres categorías: Estadio 1 (de 6 a 22 mm de LC), juveniles (entre 23 y 38 mm de LC), y adultos (de 39 a 54 mm de LC). Además, describen que los especímenes más frecuentes fueron aquellos catalogados como Estadio 1, y que en agosto capturaron el mayor número de individuos catalogados como adultos. El análisis de la estructura demográfica realizado por Ibarra (2010), fue focalizado en machos y hembras mayores de 26 mm de LC, y también en especímenes menores de 26 mm de LC, pero sin distinción de sexo, por lo cual los llama “indeterminados”. En general, el rango de longitud de los machos varió entre 25,5 y 53,7 mm de LC, de hembras entre 26,7 y 52,8 mm de LC, y de indeterminados entre 5,5 y 26 mm de LC. El promedio de la longitud máxima, calculada para machos y hembras, fue 42,2 y 44,4 mm de LC, respectivamente. A su vez, la media de la longitud mínima en machos fue de 38,8 mm de LC (marzo 2008), y en hembras de 36,2 mm de LC (septiembre 2007) (Tabla 2). Las longitudes medias mensuales no difieren notoriamente entre machos y hembras, excepto en agosto-septiembre de 2007 y abril de 2008. En los dos primeros meses, los machos alcanzaron mayores tamaños, y en el último las hembras (Fig. 3). Las distribuciones de frecuencia por longitudes (machos, hembras e indeterminados) mostraron estructuras polimodales en muchos de los meses muestreados. Finalmente, especímenes (sin distinción de sexo) de LC entre 20 y 30 mm fueron poco frecuentes, e incluso entre agosto y octubre de 2007, febrero y junio de 2008 no se registraron individuos entre 20 y 25 mm de LC. En general, los muestreos efectuados por lo autores antes citados, muestran que bajo 19 mm de LC los especímenes colectados son relativamente frecuentes, al igual que sobre 30 mm de LC. Sin embargo, entre 20 y 29 mm de LC los individuos capturados fueron menos frecuentes. Esta particular estructura de longitudes que se observa en *P. pugnax*, aun no tiene explicación (Ibarra & Arana, 2012).

Densidad poblacional

Las únicas estimaciones de la densidad poblacional de *P. pugnax* fueron efectuadas por Arias & Muñoz (1991), en las vegas El Mono, Boyen y Las Lajuelas, en las cercanías de Chillán. Sus resultados indican densidades poblacionales de 5, 3, y 3 individuos m⁻², respectivamente.

Biología reproductiva

Sistema sexual

Se ha reunido evidencias concretas que sugieren que *P. pugnax* es una especie de sexos separados (gonocórica), pero cuyos machos y hembras son todos intersexos, *i.e.*, con gonoporos de macho y hembra, conectados a una gónada única (testículo u ovario según el caso), a través de oviductos y espermiductos (Rudolph, 1997a; Martínez & Rudolph, 2011). En esta especie se han descrito dos morfologías sexuales externas:

Morfo 1. Especímenes con gonoporos de hembra cuyos bordes internos hacen mayor protrusión que los externos, lo que les confiere un aspecto semi-elipsooidal. Además, se encuentran sellados por una cutícula tan calcificada como el resto de la cutícula coxal, sin rastros de abertura y carentes de setas sobre sus bordes o en sus cercanías. Los gonoporos de macho se ubican en el ápice de una prominente papila fálica fija, con aspecto de cono truncado y carente de setas en sus contornos. En muchos de estos intersexos, especialmente en aquellos de longitudes mayores, los gonoporos de macho están completamente abiertos al exterior (Figs. 4a-4b). Ambas coxas de P₅ con tabique cuticular. Este tipo de gonoporos se observa en especímenes entre 6,6 y 47,4 mm de LC (Rudolph, 1997a), y entre 14,7 y 55,7 mm de LC (Martínez & Rudolph, 2011). En las muestras analizadas por Rudolph (1997a) (N = 538) y Martínez & Rudolph (2011) (N = 235), los porcentajes de especímenes categorizados como pertenecientes al morfo 1, alcanzan al 81,8 y 79,1%, respectivamente. Sin embargo, Ibarra (2010) logra resultados diferentes ya que de los 3.512 especímenes analizados, sólo 55,4% correspondieron al morfo 1.

Morfo 2. Especímenes con gonoporos de hembra de forma elipsooidal, debido a que el borde externo se presenta más completo y mejor demarcado que el borde externo que caracteriza los gonoporos de hembra del morfo 1. Además, están cubiertos por una membrana no calcificada, o sólo parcialmente calcificada, pero en ambos casos con una abertura semi-elipsooidal próxima a su borde más interno. Sobre

Tabla 2. Longitud cefalotorácica promedio mensual en machos, hembras e indeterminados de *Parastacus pugnax*. (Tomado de Ibarra, 2010). DE: desviación estándar.

Mes/año	Longitud cefalotorácica promedio (mm)					
	Machos \pm DE		Hembras \pm DE		Indeterminados \pm DE	
Agosto 2007	39,1	5,3	36,6	4,9	8,7	2,2
Septiembre	39,5	4,2	36,2	5,5	9,1	1,9
Octubre	40,1	5,5	41,0	3,0	10,1	1,3
Noviembre	39,9	4,4	39,8	4,7	11,2	2,0
Diciembre	41,5	5,2	42,0	4,4	14,9	2,3
Febrero 2008	40,8	5,6	40,9	4,7	15,3	2,7
Marzo	38,8	5,5	40,2	5,7	7,4	4,1
Abril	42,1	5,6	40,0	5,9	9,0	4,3
Mayo	42,2	7,8	44,4	5,4	9,5	4,9
Junio	40,0	4,7	40,7	5,1	11,7	3,6
Julio	40,0	4,4	41,1	4,8	11,3	3,6
Agosto	39,0	5,9	38,9	5,0	12,4	4,3

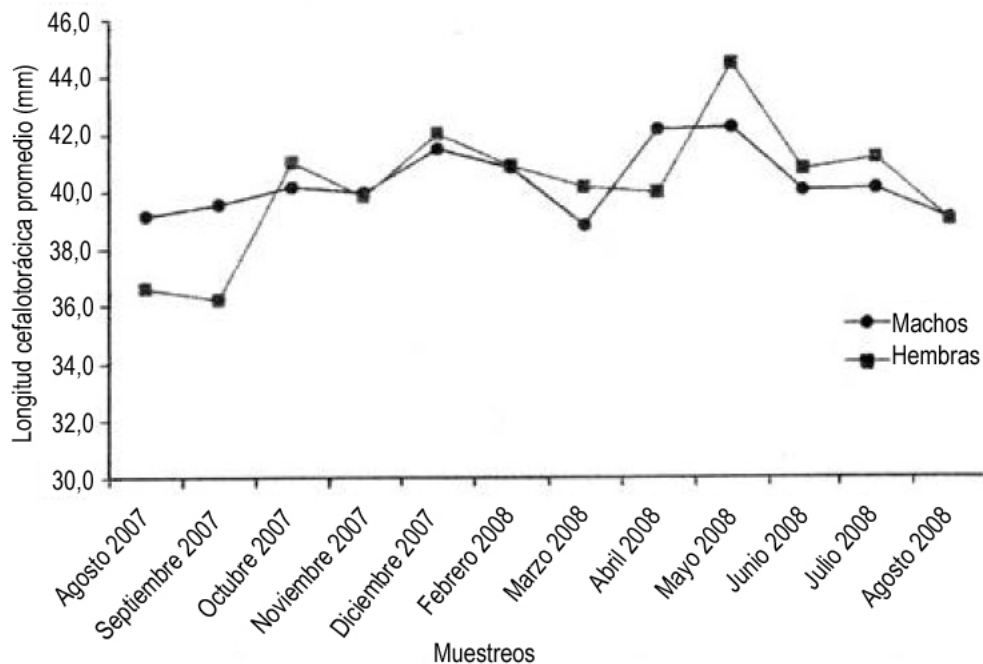


Figura 3. Longitudes promedio mensuales calculadas por Ibarra (2010) en machos y hembras de *Parastacus pugnax*.

el borde externo de estos gonoporos se observan muchas setas largas. Las papilas fállicas son poco prominentes, pero con muchas setas largas en su lado interno y también próximo a su base. Gonoporos de macho de bordes irregulares, muchos de ellos cerrados por una membrana rugosa (Figs. 5a-5b). Las coxas de P₅ con tabique cuticular. Estas características sólo se observan en especímenes que fluctúan entre 26,2 y 45,4 mm de LC (Rudolph, 1997a) y entre 23,4 y 54,1 mm de LC (Martínez & Rudolph, 2011). En las

muestras estudiadas por Rudolph (1997a) y Martínez & Rudolph (2011), los especímenes pertenecientes al morfo 2 alcanzan al 18,2 y 20,9%, respectivamente. Nuevamente, los resultados de Ibarra (2010) difieren de los anteriores, ya que los especímenes que este autor clasifica como representantes del morfo 2 alcanzan al 44,6% de la muestra analizada. Las diferencias morfológicas antes señaladas no siempre se correlacionan con el sexo gonádico de estos individuos. Así, mientras todos los representantes del

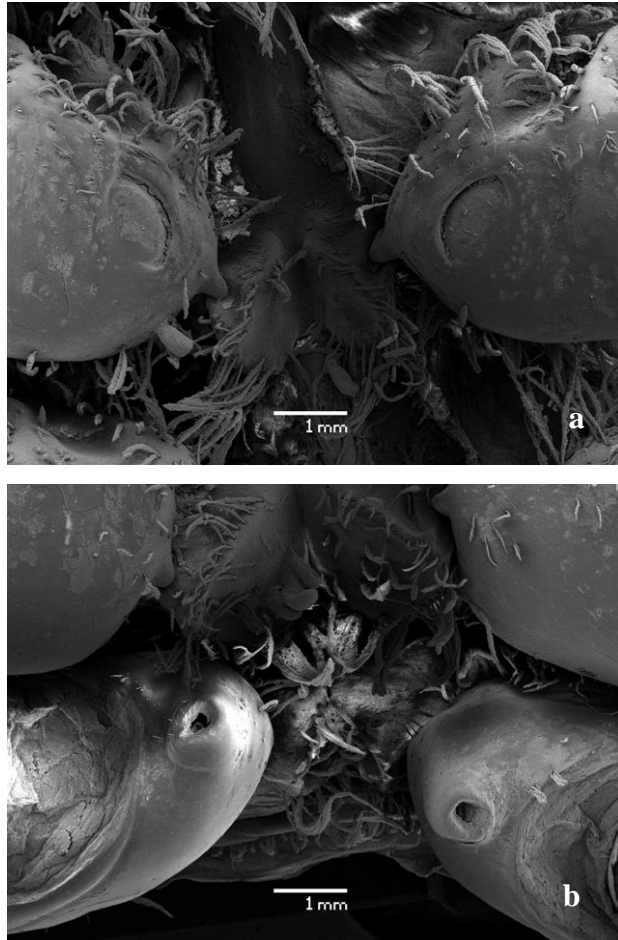


Figura 4. Morfología de los gonoporos de un espécimen de *Parastacus pugnax* representante del morfo 1. a) Gonoporos de hembra, b) gonoporos de macho.

morfo 2 son hembras, entre los individuos del morfo 1, el 60% son machos y el 40% hembras. Por consiguiente, distinguir externamente el sexo en *P. pugnax* solo es posible, con cierto grado de certeza, en los especímenes del morfo 2.

Caracteres sexuales secundarios

Lönnberg (1898), es el primero en comprobar la ocurrencia de caracteres sexuales secundarios en *Parastacus* (aparentemente *P. pugnax*) y señala que a pesar de la coexistencia de orificios sexuales de macho y hembra en un mismo individuo, las hembras tienen abdomenes más anchos que los machos. Estas observaciones basadas en la morfología externa serían ratificadas con posterioridad. Así los análisis morfométricos efectuados por Rudolph (1997a), y Martínez & Rudolph (2011), muestran que existen diferencias morfológicas significativas entre los abdomenes de machos y hembras, pero solo en aquellos individuos superiores a 26,0 mm de LC. Sobre este tamaño, el

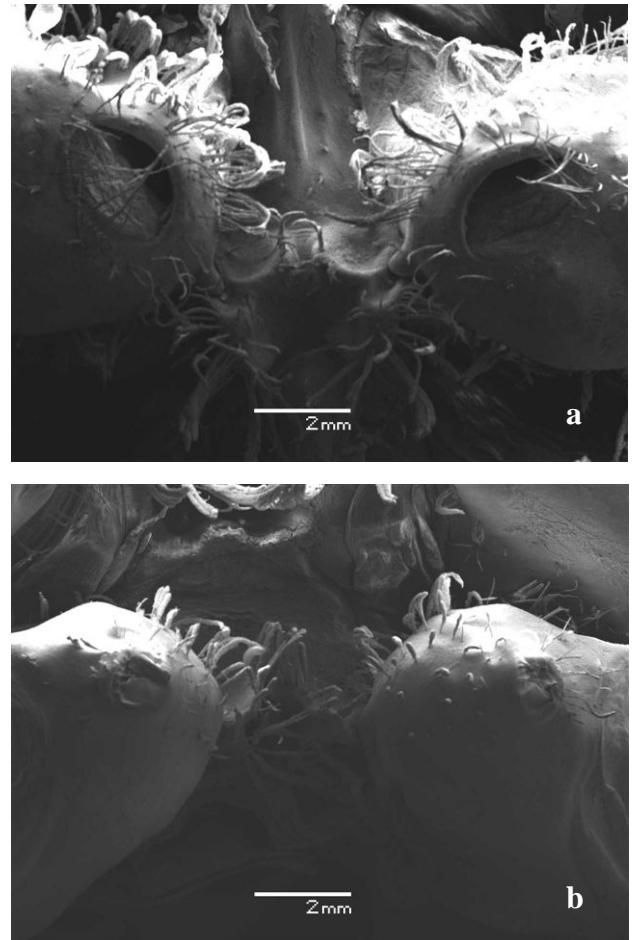


Figura 5. Morfología de los gonoporos de un espécimen de *Parastacus pugnax* representante del morfo 2. a) Gonoporos de hembra, b) gonoporos de macho.

abdomen de las hembras es más ancho, con pleuras más altas y ramas uropodales más largas y anchas que el abdomen de los machos. Además, el borde ventral de las pleuras abdominales de las hembras sólo presenta una ligera curvatura. La ocurrencia de estas diferencias morfológicas en todos los especímenes del morfo 2 superiores a 26,0 mm de LC, sugiere que ellas se adquirirían en una muda de pubertad y, más aún, que serían de carácter permanente. En general, las especies excavadoras de Parastacidae tienen un abdomen relativamente pequeño (Riek, 1972). Esta característica, en el caso de las hembras, reduciría el espacio disponible para la incubación de los huevos. Sin embargo, la adquisición de un abdomen más ancho y pleuras más altas evita este problema, y determina un incremento de superficie y volumen para la incubación (Martínez & Rudolph, 2011). Finalmente, estas diferencias de morfología abdominal entre machos y hembras, junto con la ocurrencia en los machos de papilas fállicas, más prominentes que aquellas existentes en hembras, debe considerarse en

conjunto con los restantes rasgos morfológicos que caracterizan a los individuos del morfo 2, para lograr distinguir externamente el sexo de los adultos de *P. pugnax*, con mayor certeza.

Proporción sexual

Muchos de los estudios efectuados han logrado establecer la proporción sexual de *P. pugnax* (Dalannais, 1984; Ruz, 1992; Levín, 1997; Rudolph, 1997a; Ibarra, 2010; Martínez & Rudolph, 2011; Ibarra & Arana, 2012). Esto confirma, una vez más, que a pesar de la intersexualidad que caracteriza a esta especie, es posible distinguir externamente el sexo de sus especímenes. Sobre la base del grado de calcificación de los gonoporos de hembra y por observación directa de la gónada, Dalannais (1984) señala que, de los 88 especímenes analizados, 33 eran machos (37,5%), 27 hembras (30,6%) y los restantes 28 (31,8%) (en los que aparentemente no pudo distinguir el grado de calcificación de los orificios sexuales de hembra), los clasificó como juveniles. Si sólo se consideran los machos y hembras, se obtiene una proporción sexual de 1,2:1 a favor de los machos. Luego de disecar todos los especímenes capturados (N = 538), la proporción de sexos registrada por Rudolph (1997a) fue de 311 machos (57,8%) y 227 hembras (42,2%), *i.e.*, 1,4:1 en favor de los machos. Este autor también analiza la proporción sexual en individuos menores y mayores de 25 mm de LC (*i.e.*, en individuos antes y después de la muda de pubertad), obteniendo una proporción sexual de 1,5:1 y de 1,2:1 a favor de los machos, respectivamente. Ibarra (2010), según los caracteres sexuales secundarios descritos por Rudolph (1997a), señala que el 55,4% de los especímenes superiores a 26 mm de LC son machos, y el 44,6% restante hembras. Finalmente, Martínez & Rudolph (2011), analizan la proporción sexual en muestras de seis poblaciones de *P. pugnax*, y obtienen proporciones que varían entre 1:1 y 1,9:1 a favor de los machos (Tabla 3).

Proporción de hembras ovígeras

Los pocos trabajos que han muestreado una misma población de *P. pugnax* durante un período de tiempo superior a nueve meses han reportado proporciones de hembras ovígeras relativamente bajas. Así, Dalannais (1984), señala que el 14,8% (N = 4) del total de hembras analizadas (N = 27), corresponden a hembras ovígeras. Rudolph (1997a), indica que de 227 hembras capturadas sólo el 10,1% (N = 23) son hembras ovígeras. Del Valle (2002) sólo menciona que capturó tres hembras ovígeras sin señalar su proporción respecto del total de hembras. Ibarra (2010), registra la mayor

proporción de hembras incubantes que se conozca a la fecha, 23,7% (N = 145), de 611 hembras capturadas.

Longitud mínima de desove

Las hembras ovígeras más pequeñas registradas, son las cuatro hembras capturadas por Dalannais (1984). La LC de esas hembras es: 16,7; 19,3; 21,3 y 21,9 mm. Estos tamaños parecen notables, ya que ningún autor, anterior o posterior a Dalannais, ha descrito hembras incubantes tan pequeñas. Porter (1904), analiza una muestra de cuatro especímenes de *P. pugnax* procedentes de Chillán, uno de los cuales es una hembra ovígera de 39,0 mm de LC. Rudolph & Ríos (1987), utilizan tres hembras ovígeras para describir el desarrollo embrionario y postembrionario temprano de *P. pugnax*, la más pequeña de 37,6 mm de LC. La hembra ovígera más pequeña que describe Rudolph (1997a), tiene 30,6 mm de LC, mientras que la hembra ovígera de menor tamaño capturada por Ibarra (2010) midió 27,9 mm de LC.

Talla de primera madurez sexual

Ibarra (2010) e Ibarra & Arana (2012), estima que la longitud de la primera madurez sexual de las hembras de *P. pugnax* es de 38,1 mm de LC (para detalles del procedimiento de cálculo ver Ibarra, (2010).

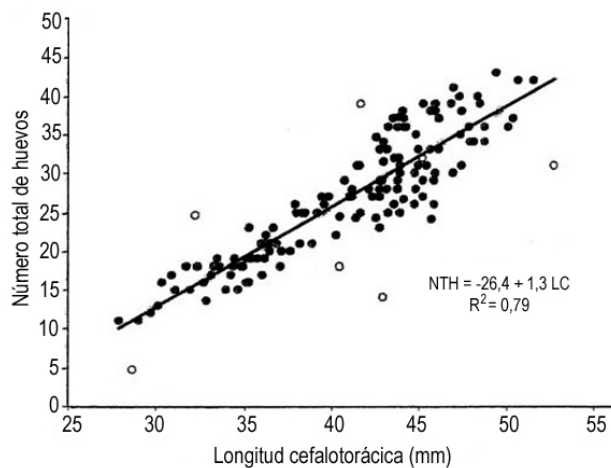
Fecundidad

La mayor ovipostura que se tiene registro en *P. pugnax* es de 165 huevos, incubados por una hembra de 39,0 mm de LC examinada por Porter (1904). Este dato de fecundidad también es notable, pues todos los registros posteriores corresponden a fecundidades muchos menores. Ruz (1992) reporta una hembra de 41,0 mm de LC con 77 huevos en incubación. La fecundidad promedio calculada en base a los datos proporcionados por Dalannais (1984), Ruz (1992), Jara (1994) y Rudolph (1997a), es de 35,1 huevos (número de hembras = 31; huevos totales = 1.089; DE = $\pm 21,042$). Cuatro huevos es la fecundidad mínima, registrada en la hembra más pequeña (16,7 mm de LC), analizada por Dalannais (1984). Según Ibarra (2010) e Ibarra & Arana (2012), existe correlación robusta ($R^2 = 0,8$), entre la LC y el número total de huevos portados por hembras de *P. pugnax*. Este autor también determina que los datos de fecundidad se ajustan de mejor forma al modelo lineal: Número total de huevos = $-26,46 + 1,31 LC$ (Fig. 6). Exceptuando la fecundidad registrada por Porter (1904), los restantes valores que se reportan en este trabajo, se encuentran ligeramente por debajo del rango considerado normal para los astácidos de agua dulce (entre 100 y 1.000 huevos según la especie) (Holdich,

Tabla 3. Proporción de machos y hembras intersexo de *Parastacus pugnax* en cada una de las poblaciones muestreadas por Martínez & Rudolph (2011).

Poblaciones	Machos intersexo		Hembras intersexo		Total	Proporción M : H
	N	%	N	%		
San Vicente de Tagua-Tagua	15	53,6	13	46,4	28	1,2:1 ns
San Carlos*	12	54,5	10	45,5	22	1,2:1 ns
Canta Rana	15	65,2	8	34,8	23	1,9:1 ns
Cancha Rayada*	10	50,0	10	50,0	20	1,0:1 ns
La Suerte	64	59,8	43	40,2	107	1,5:1 ns
Carahue	20	60,6	13	39,4	33	1,5:1 ns
Total	136	58,4	97	41,6	233	1,4:1 ns

* Poblaciones en que se encontraron especímenes con ootestis (un espécimen en cada población). ns: diferencias no significativas respecto a una proporción hipotética de 1: 1 ($\chi^2 = 3,84$; $P > 0,05$).

**Figura 6.** Número total de huevos incubados por hembras de *Parastacus pugnax*, según la longitud del ejemplar. (o) Datos no considerados en el análisis. (Tomado de Ibarra, 2010).

1993). No obstante, ellos se ajustan plenamente a la fecundidad de algunas especies excavadoras de Parastacidae. Horwitz (1990) reporta datos de fecundidad para 15 especies de parastácidos excavadores del género *Engaeus* Erichson, 1846. En 14 de ellas el número de huevos fluctúa entre 4 y 82 ($\bar{X} = 34,0 \pm 20,12$; $N = 33$), y solo en *Engaeus laevis* (Clark, 1941) el rango está entre 29 y 184 huevos ($\bar{X} = 94 \pm 59,50$; $N = 5$). Esta baja fecundidad es característica de los astácidos de agua dulce y se correlaciona con el desarrollo directo que ellos presentan.

Desarrollo del ovario

Levín (1997) describe cinco estadios de vitelogénesis durante el ciclo ovárico de *P. pugnax*, i.e., avitelo-

génesis, vitelogénesis temprana, media, final y postvitelogénesis. Un resumen de las características que distinguen a cada uno de estos estadios se entrega en la Tabla 4. Sin embargo, esta caracterización del ciclo ovárico no permite conocer en qué época del año el ovario de muchas de las hembras reproductivas se encontraría en los estadios antes señalados. Esto porque las hembras utilizadas en este estudio se seleccionaron por tamaño, de distintos muestreos, a fin de constituir una submuestra conformada por hembras pequeñas, medianas y grandes, en la cual, supuestamente, estarían representadas las distintas condiciones reproductivas del ovario. En cambio, Dalannais (1984) hace mediciones del diámetro máximo de los oocitos en 28 hembras colectadas entre abril y noviembre de 1983 (Tabla 5). Sus resultados muestran un ligero aumento de tamaño de los oocitos hacia la primavera. Sin embargo, al comparar estos datos con la escala propuesta por Levín (1997), se observa que todas las hembras analizadas por Dalannais (1984) se encontrarían en vitelogénesis final.

Período de incubación

Según los meses en que Rudolph (1997a) captura hembras ovígeras, el período de incubación, para la población de Nehuentúe, se extendería desde octubre a enero. Resultados similares obtiene Ibarra (2010) para la población de Tiuquilemu, solo que en este caso, la época de incubación tendría una mayor duración e iría desde noviembre a mayo. Este período de incubación, situado principalmente en la época más estival del año, es ratificado por las capturas de hembras ovígeras realizadas por otros autores en otras poblaciones. Dalannais (1984), colecta cuatro hembras ovígeras en noviembre. Ruz (1992), captura dos hembras con

Tabla 4. Características del desarrollo ovárico en *Parastacus pugnax*. X: diámetro medio, DE: desviación estándar.

Estadios	Diámetro del núcleo		Diámetro del oocito			Color del ovario
	\bar{X} (mm)	\pm DE	Rango	\bar{X} (mm)	\pm DE	
Avitelogénesis	0,033	0,0100	0,083 - 0,240	0,132	0,0364	Blanquecino
Vitelogénesis temprana	0,049	0,0123	0,175 - 0,462	0,284	0,0905	Amarillo pálido
Vitelogénesis media	0,073	0,0117	0,231 - 0,518	0,496	0,0704	Amarillo intenso
Vitelogénesis final	0,139	0,0284	1,009 - 2,027	1,573	0,2585	Naranja
Post-vitelogénesis	-----	-----	0,453 - 0,620	0,495	0,0547	Blanquecino

Tabla 5. Tamaño de los oocitos y longitud cefalotorácica (LC) de las hembras ovígeras de *Parastacus pugnax* capturadas en 1983 por Dalannais (1984).

Mes/año	Hembras (n)	LC (mm)	Oocitos (n)	Diámetro oocitos (mm)	
				Rango	Media
Abril	1	27,5	146	—	1,38
Junio	5	35,8	124	1,05 - 1,85	1,31
Julio	6	34,1	74	1,19 - 3,00	2,34
Septiembre	7	29,4	60	1,75 - 2,36	2,04
Octubre	8	31,7	63	1,32 - 2,58	2,18
Noviembre	1	27,9	83	—	2,44

huevos, una en septiembre y otra en octubre. Del Valle (2002) recolecta tres hembras ovígeras, una en diciembre y dos en enero. Además, Martínez & Rudolph (2011) muestrean en pleno invierno (julio), seis poblaciones de *P. pugnax*, sin capturar ninguna hembra con huevos. Este tipo de incubación más bien estival sugiere que esta especie, a semejanza de muchos otros astácidos de agua dulce, necesita de temperaturas bajas y fotoperíodos cortos para lograr la madurez sexual.

Tipo de desarrollo

Los huevos de *P. pugnax* son elipsoidales y de color amarillo, que se mantiene durante el desarrollo embrionario. Según Dalannais (1984) y Rudolph & Ríos (1987), el diámetro máximo de los huevos varía entre 2,9 y 3,1 mm (\bar{X} = 3,0 mm; N = 90), y entre 2,55 y 2,84 mm (\bar{X} = 2,61; N = 40), respectivamente. En el laboratorio, en aguas a temperaturas entre 15,5 y 21,0°C; con 7,2 a 8,1 mg L⁻¹ de oxígeno disuelto; pH constante en 6,0 y dureza entre 17,8 y 35,6 ppm de CaCO₃. El desarrollo embrionario tarda 38 días, y el postembrionario temprano, *i.e.*, desde la eclosión hasta que emerge el tercer estado de juvenil, tarda 15 días. Este tercer juvenil inicia una existencia independiente de la madre y se caracteriza por presentar la misma morfología del adulto (*i.e.*, mismo número de segmentos corporales y de apéndices), y la misma

conducta (Rudolph & Ríos, 1987). En síntesis, esta especie tiene desarrollo directo con incubación de huevos grandes, ricos en vitelo, con cuidados parentales extendidos que incluyen los dos primeros estadios de juvenil. Este tipo de desarrollo es universal entre los astácidos de agua dulce y representa una notable adaptación a este tipo de ambiente. Además, constituye una ventaja ante eventuales cultivos en cautiverio, principalmente por: ausencia de larvas librenadoras, primer y segundo estado de juvenil vitelófago, y cuidados parentales que determinan una sobrevivencia de 100% al momento de la liberación del tercer juvenil.

Migraciones

En los astácidos de agua dulce solo se ha documentado la ocurrencia de migraciones en aquellas especies que habitan aguas abiertas, y en unas pocas especies excavadoras secundarias, como *Cherax destructor* Clark, 1936 (Hogger, 1988). Para las especies excavadoras primarias, como es el caso de *P. pugnax*, no existe información al respecto. Solo Del Valle (2002), se refiere a una “migración intergalería”, que se iniciaría con la llegada de las primeras precipitaciones pluviales (mayo). Según este autor, en la época de invierno el aumento de agua al interior de las galerías y la consecuente disminución de la compactación del suelo, facilitaría la emigración de algunos

juveniles, desde las galerías parentales, para iniciar las excavaciones de sus propias galerías. Si bien se está de acuerdo con estos desplazamientos intergalerías, no así con el objetivo que les atribuye Del Valle (2002). Las evidencias disponibles indican que las poblaciones de *P. pugnax* son relativamente pequeñas (Arias & Muñoz, 1991) y, además, se encuentran aisladas genéticamente debido a su escasa capacidad natatoria, a la ausencia de rutas y de larvas, y a la efectividad de las barreras (el tipo de suelos entre otras) (Rudolph, 1997a). Aunque *P. pugnax* puede permanecer vivo fuera del agua por largos períodos de tiempo, no existe en la literatura registros de especímenes fuera de sus galerías, ni tampoco se les ha visto sobre el suelo desplazándose desde una vega a otra. Por lo anterior, se estima que *P. pugnax* no realiza migraciones.

Hábitos alimentarios

Los astácidos de agua dulce son generalistas oportunistas, que se alimentan prácticamente en todos los niveles tróficos, por ello se les ha catalogado como animales politróficos (Goddard, 1988; Hobbs III, 2001). *P. pugnax* no es una excepción. Dalannais (1984) disecó el estómago de 80 especímenes adultos de *P. pugnax* y comprobó (según el método de frecuencia de ocurrencia), que el contenido gástrico más frecuente correspondió a restos de vegetales, seguido de restos de cutícula (probablemente de crustáceos y/o insectos), y con mucha menor frecuencia nemátodos, diatomeas y clorofíceas. Posteriormente, estos resultados han sido ratificados por Corona & Urrea (1992) y Valenzuela (2011). Especímenes adultos de *P. pugnax*, mantenidos en condiciones de cautiverio, han sido alimentados con pellet para conejos, zanahorias, granos de avena, vegetales subacuáticos [*i.e.*, *Elodea canadensis* Michx y *Egeria densa* (Planchon)], carne de vacuno, lombrices de tierra (*Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758) y pancoras (*Aegla* sp.). Sin embargo, estos datos son solo aproximaciones al conocimiento de los hábitos alimentarios de *P. pugnax*. Falta por conocer las preferencias por ciertos tipos de alimento, tanto en adultos como en juveniles, y variaciones de estas preferencias según la edad, época de año y estado fisiológico de los especímenes.

Crecimiento

Ibarra & Arana (2012), establecieron el crecimiento de esta especie mediante el método de progresión de curvas modales e Ibarra & Arana (2011a), determinaron el crecimiento de *P. pugnax* mediante la técnica de marcaje. Los parámetros obtenidos para LC_{∞} , K y t_0 fueron 55,9 mm LC; 0,35 mm año⁻¹; y

-0,38 años, respectivamente. Con estos parámetros, la curva de crecimiento en longitud queda definida por la ecuación: $LC_t \text{ mm} = (1 - e^{(-0,35(\text{mm año}^{-1})(t+0,38 \text{ años}))})$. Además, sobre la base de la relación longitud-peso, determinada por Ibarra (2010), representan la curva de crecimiento en peso con la función: $W_t \text{ g} = 83,8 \text{ g} (1 - e^{(-0,35(\text{mm año}^{-1})(t+0,38 \text{ años}))})^{2,98}$. Estos autores concluyen que: i) el valor de LC_{∞} estimado es concordante con los valores de LC máximos obtenidos por Arias & Muñoz (1991) y por Rudolph (1997a), ii) *P. pugnax* alcanzaría un peso de 30 g en tres años, al igual que *S. spinifrons*, hasta ahora el único parastácido chileno considerado atractivo para la acuicultura (Rudolph *et al.*, 2010), y iii) los parámetros LC_{∞} y K obtenidos en *P. pugnax* son mayores a los estimados para los parastácidos brasileños *Parastacus defossus* Faxon, 1898 (Noro & Buckup, 2009) y *P. brasiliensis* (Von Martens, 1869) (Fries, 1984; Fontoura & Buckup, 1989), pero menores a los determinados en *Procambarus clarkii* (Girard, 1852), un astácido de agua dulce originario de EEUU y de gran éxito en la astacicultura comercial (Anastácio & Marques, 1995; Fidalgo *et al.*, 2001; Chiesa *et al.*, 2006).

Depredadores

Actualmente se dispone de escasa información acerca de los depredadores naturales de *P. pugnax*. Dalannais (1984) en base a sus observaciones de terreno, señala que probablemente las aves sean los principales depredadores de este parastácido y menciona, en particular, a la garza (sin identificar la especie). Según Medina (1997), el huillín (*Lontra provocax* Thomas, 1908) también sería un depredador de *P. pugnax*. Sin embargo, este último dato requiere ser confirmado ya que las muestras analizadas por este autor provienen de una zona (poblado de Quinque) situada inmediatamente al sur del rango geográfico de *P. pugnax*, por lo que cabe la posibilidad que ellas fuesen restos de *P. nicoleti*.

Epibiontes

Se han reportado como epibiontes de *P. pugnax* a: *Temnocephala chilensis* (Moquin-Tandom, 1846) (Platyhelminthes, Temnocephalida), cuyas ootecas se sitúan de preferencia en el cefalotórax dorsal, lateral y ventral, y los adultos se pueden encontrar en todo el cuerpo del camarón; y *Stratiodrillus pugnaxi* Vila & Bahamonde, 1985 (Polychaeta, Histiobdellidae), cuyos adultos se ubican en la cavidad branquial de *P. pugnax*, y los huevos se depositan preferentemente en el escafognatito de la maxila (Vila & Bahamonde, 1985; Arias & Muñoz, 1991; Moyano *et al.*, 1993; Del Valle, 2002). También se ha reportado la ocurrencia de algunas especies de peritricos (Protozoa, Cilio-

phora) del género *Operculigera* Kane, 1969: i.e., *O. asymmetrica* Clamp, 1991; *O. insolita* Clamp, 1991; *O. parastaci* Jankowski, 1986; *O. seticola* Clamp, 1991; *O. striata* Jankowski, 1986 y *O. taura* Clamp, 1991. Como también del género *Lagenophrys* Stein, 1852: *L. andos* Jankowski, 1986 y *L. antichthos* Clamp, 1988. Todas estas especies de peritricos se ubican en la base de los filamentos branquiales (Fernández-Leboranz & Tato-Porto, 2000).

Parásitos

El único parásito descrito en *P. pugnax* es *Psorospermium haeckelii* Hilgendorf, 1883, un organismo unicelular eucariótico, perteneciente a un clado filogenético próximo a la dicotomía hongo-animal. Este parásito ha sido detectado en diferentes tejidos de al menos 17 especies de astácidos de agua dulce. En *P. pugnax*, se encontró en el tejido epitelial del ovario de tres hembras adultas capturadas en Nehuentúe (Rudolph *et al.*, 2007a). Se desconoce el efecto patogénico que este parásito tiene sobre *P. pugnax*, aunque existen algunas evidencias de enfermedades entéricas en seres humanos luego de consumir camarones infestados con *P. haeckelii* (Bouckennooghe & Marino, 2001).

Enfermedades

Los camarones de río son susceptibles a un amplio rango de enfermedades (Alderman & Polglase, 1988). Sin embargo, en Chile no existen registros de muertes masivas, ni de enfermedades en *P. pugnax*. Esto sugiere que sus poblaciones naturales estarían libres de ellas. Lo anterior obliga a tomar las precauciones del caso y respetar la normativa vigente al momento de introducir especies exóticas de astácidos de agua dulce, especialmente desde Europa donde muchas de las poblaciones naturales de estos crustáceos están contaminadas con el hongo *Aphanomyces astaci* Schikora, 1903, responsable de la "plaga del hongo", de transmisión muy rápida y que mata al 100% de los especímenes afectados (Ackefors, 2000).

Pesquería y comercialización

Artes de pesca

La captura de *P. pugnax* se realiza de preferencia en invierno, cuando el nivel freático se encuentra muy próximo a la superficie del suelo o sobre ella, facilitando su extracción. Para su captura se usa una bomba de vacío parcial, construida artesanalmente con un tubo de PVC de 8 cm de diámetro y 70 cm de largo, en cuyo interior se desliza un embolo accionado manualmente por el extractor. Las hay de un tiempo y de varios tiempos (Figs. 7a-7b). Esta bomba se aplica directamente sobre los orificios de entrada a las

galerías de *P. pugnax*. Así un extractor en 2 h puede reunir 4 kg de camarones. Sin embargo, en la época estival el esfuerzo de captura es mucho mayor pues primero se debe excavar hasta llegar al nivel freático y luego utilizar la bomba extractora (E. Rudolph, no publicado). Según Del Valle (2002) e Ibarra & Arana (2011a), este tipo de bomba tiene escasa o nula selectividad, lo que provocaría una alta mortalidad de juveniles. La experiencia de terreno ratifica la falta de selectividad de la bomba. Afortunadamente, muchos extractores hacen una selección de las capturas, así los camarones grandes son retenidos para su comercialización y los pequeños son devueltos a sus galerías. Se sabe que el crecimiento de los astácidos de agua dulce es denso-dependiente (Mills & McCloud, 1983; Huner & Lindqvist, 1995). Por consiguiente, es probable -como lo sugiere Del Valle (2002)- que la remoción de los especímenes de longitudes mayores, tenga un efecto positivo sobre la tasa de crecimiento de los más pequeños, por disminución de la competencia por recursos relativamente escasos como alimento, y a su vez por aumentar la disponibilidad de espacio y refugio, permitiendo una mayor derivación de energía para crecimiento somático y reproductivo.

Presión extractiva

En las Regiones del Maule, Biobío y La Araucanía [que en conjunto tienen una población estimada al 2002 de 4.014.693 habitantes (INE, 2003)], existe una larga tradición de consumo de *P. pugnax*. Esto genera, a su vez, una gran demanda y una enorme presión extractiva (Ibarra & Arana, 2011b). Sin embargo, la legislación pesquera, actualmente vigente, no reconoce a esta especie como un recurso pesquero y, por consecuencia, no existen estadísticas oficiales que muestren la magnitud de sus capturas. Según Silva & Spoerer (2006), al año se extraerían 43,5 millones de especímenes sólo para satisfacer la demanda de tres ciudades: Concepción, Chillán y Coelemu. Para que la comercialización de estos individuos sea atractiva deben pesar al menos 35 g, en consecuencia, de esta especie, se extraerían 1.525 ton anuales, equivalente a un tercio de las capturas registradas en el mismo período de camarón nailon (*Heterocarpus reedi* Bahamonde, 1955), y a la mitad de lo capturado en un año en el langostino amarillo (*Cervimunida johni* Porter, 1903), que a su vez, constituyen dos de los recursos de mayor volumen de extracción entre los crustáceos marinos de Chile (Ibarra, 2010; Zilleruelo & Párraga, 2010). Sin embargo, los volúmenes de extracción de *P. pugnax* deben ser aún mayores. Silva & Spoerer (2006), pese a identificar 41 localidades de extracción de este crustáceo, no cuantifican lo que allí se extrae ni lo que se comercializa en ciudades como:

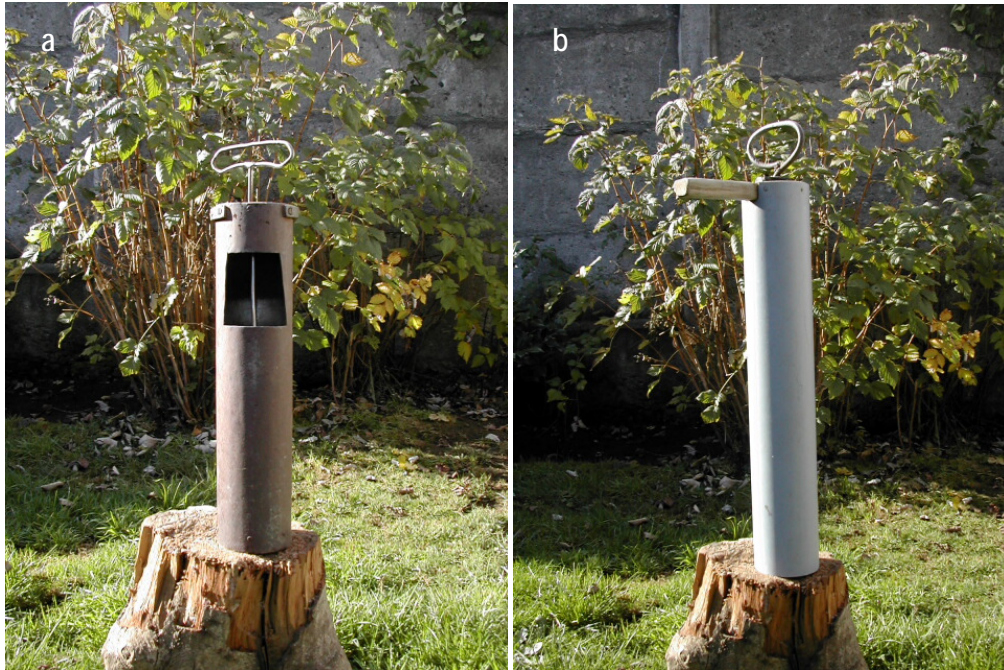


Figura 7. Bombas de vacío parcial artesanales utilizadas para la extracción de *Parastacus pugnax*. a) Bomba de varios tiempos, b) bomba de un tiempo.

Parral, San Carlos, Coronel, Arauco, Los Ángeles, Lebu, Angol y muchos pueblos más pequeños. Además, esta explotación de *P. pugnax* para consumo humano no es reciente. No existe mucha información respecto al uso que, de esta especie, hicieron las comunidades prehispánicas. Sin embargo, se sabe desde la prehistoria que la recolección y extracción han sido dos formas de aprovechar lo que entrega la madre tierra para obtener el sustento familiar. Por ello, es altamente probable que comunidades mapuches hayan extraído especímenes para su consumo, tal como lo hacen actualmente. Lönnberg (1898) señala que *P. hassleri* (= *P. pugnax*) “es comestible y se ofrece a la venta en los mercados”, y luego describe el procedimiento que siguen los “niños nativos” para capturar los especímenes. Porter (1904) dice: “la especie de que me ocupo –*P. hassleri*– se vende en gran cantidad en dicha ciudad, –Chillán– en el invierno”. Autores posteriores ratifican esta explotación (ver Bahamonde & López, 1963; Rudolph, 1984; Dalannais, 1984; Arias & Muñoz, 1991; Rudolph *et al.*, 1991). Más aún, en entrevistas con extractores de distintas localidades, éstos reconocen que practican este oficio desde hace más de 30 años y que lo han aprendido de sus padres. También declaran que todos los años explotan las mismas vegas, lo que según ellos se expresa en que los camarones que

actualmente extraen son más pequeños que aquellos extraídos en el pasado (E. Rudolph, no publicado).

Rendimiento en carne y calidad de ella

Análisis efectuados por Rudolph *et al.* (1991), muestran que las quelas de P₁ y el abdomen (ambos sin pelar) representan el 19,6 y 11,1% del peso corporal total de *P. pugnax*. El porcentaje restante (69,3%) corresponde a los “desperdicios” (*i.e.*, cefalotórax y patas caminadoras). Además, estos autores comprueban un alto contenido de proteínas en la carne de quelas (15,2%), abdomen (14,2%), y algo menor en los desperdicios (12%). Lo anterior representa un contenido proteico importante si se considera que algunos peces de consumo habitual en Chile, como la merluza, pejerrey y congrio colorado tienen 17,3, 16,4 y 15,5% de proteínas, respectivamente. En tanto que las machas, cholgas y choritos tienen 15,1, 14,2 y 10,0% respectivamente (Schmidt-Hebbel *et al.*, 1990). Rudolph *et al.* (1991), también constatan un contenido relativamente bajo de grasas (expresado como extracto etéreo o grasa bruta). Así, la carne de quelas tiene 0,63% de grasa, la de abdomen 0,4% y los desperdicios 1,3%. Finalmente, según estos autores el valor energético (Kcal g⁻¹ de materia seca) es de 3,8 para la carne de quelas y abdomen, y 2,9 para los desperdicios. En síntesis, la carne de *P.*

pugnax presenta características químicas y alimenticias que la hacen apropiada para el consumo humano. Más aún, los desperdicios, en el caso de no ser utilizados para consumo humano, pueden ser aprovechados como harina de camarón en la elaboración de concentrados para la nutrición de otras especies criadas en cautiverio, puesto que ellos tienen una composición química proximal similar a los desperdicios de camarón nailon, que actualmente se utiliza como principal materia prima para elaborar harina de crustáceos (Tabla 6). Estos desechos también se podrían utilizar para recuperar, mediante biotecnología, productos de alto valor agregado, *i.e.*, quitina, quitosano y pigmentos como la astaxantina (Armenta, 1998).

Comercialización

Los especímenes grandes de *P. pugnax* se comercializan vivos, principalmente en forma ambulante, ya sea en las carreteras, al paso de los vehículos, o bien en ciudades y pueblos del centro-sur de Chile [(Regiones del Maule, del Biobío, y de La Araucanía) (35° a 39° S)]. Aunque también se venden en puestos fijos en ferias y mercados. Habitualmente se comercializan por docenas a un precio de \$600 (US\$ 1,20). Durante la época de verano la extracción y comercialización se hace principalmente por encargo (E. Rudolph, no publicado).

Fiestas del camarón

En el año 1993 se celebró, por primera vez, la llamada "Fiesta del Camarón", en la comuna de Florida, Concepción. Actualmente, esta fiesta se celebra en al menos 10 comunas de la Región del Biobío, con el auspicio y apoyo de los municipios respectivos. Entre las más concurridas (3 a 5 mil personas) destacan las de: Florida, Santa Juana, Coelemu, Ñiquén, La Suerte, Carampangue y Laja. En ellas, los extractores de *P. pugnax*, compiten por premios en dinero para quien capture al espécimen más grande y para quien extraiga el mayor número de especímenes. A su vez, los asistentes pueden degustar distintas preparaciones culinarias en base a camarones. Todo esto acom-

pañado de música, bailes y juegos populares. Si bien es cierto, el objetivo de estas fiestas es muy loable, ya que buscan preservar y promover las tradiciones de las zonas rurales del sur de Chile, no es menos cierto que su realización significa un impacto negativo adicional para la conservación de esta especie (E. Rudolph, no publicado).

Legislación

En Chile no existe legislación que regule la extracción, comercialización y transporte de las especies de parastácidos. Se les aplica, por extensión, la normativa establecida para el camarón de río del norte (*Cryphiops caementarius* (Molina, 1782) (Decapoda, Palaemonidae). El Decreto Supremo N°145 de abril de 1986 establece, para este palaemónido, veda durante el período comprendido entre el 1° de diciembre y el 30 de abril del año siguiente, veda permanente para las hembras ovígeras, y como longitud mínima de extracción 30 mm de LC. (Rudolph, 2002b; Jara *et al.*, 2006). Es preocupante que no exista un marco jurídico *ad-hoc* que proteja a *P. pugnax*, más aún si se considera la escasa recuperación de sus poblaciones en el corto plazo, debido a ciertas características intrínsecas de los parastácidos, *i.e.*, crecimiento lento, baja fecundidad, maduración sexual tardía y largos períodos de desarrollo embrionario y postembrionario temprano (Rudolph, 2002b). A lo cual se agrega, en el caso de esta especie, la enorme presión extractiva que actualmente soporta (Silva & Spoerer, 2006).

Estado de conservación

En base a las categorías de clasificación señaladas en el Artículo 37 de la ley N°19.300 sobre Bases Generales del Medio Ambiente, Bahamonde *et al.* (1998) categorizaron a *P. pugnax* como una especie "insuficientemente conocida" en la zona central de Chile [(Regiones de Valparaíso y Metropolitana) (32° a 34° S)], y como "vulnerable" en la zona centro-sur desde la Región del Libertador General Bernardo

Tabla 6. Comparación de la composición química proximal de los desechos de *Parastacus pugnax* y los de *Heterocarpus reedi*.

Especie	Proteínas (%)	Extracto etéreo (%)	Cenizas (%)	Extracto no nitrogenado (%)
<i>H. reedi</i> (a)	35,56	3,66	30,71	30,06
<i>P. pugnax</i>	44,6	4,8	31,9	18,7

(a) Según Tarky *et al.* (1978).

O'Higgins hasta la Región de La Araucanía (34° a 39°S). Esta última categorización a causa de: a) una fuerte extracción para consumo humano, b) baja densidad poblacional, y c) alteración del hábitat por contaminación, drenaje de las vegas y construcción de caminos. Rudolph & Crandall (2007), sobre la base de los criterios A3cd de la Lista Roja de la IUCN (2001), categorizaron a *P. pugnax* como "vulnerable" en todo su rango geográfico. Finalmente, Buckup (2010) la ha clasificado como Datos insuficientes (DD).

Perspectivas de cultivo

Para que un astácido de agua dulce sea atractivo para la acuicultura, debe tener ciertas adaptaciones fisiológicas, *i.e.*, politrofismo, buena tolerancia a la exposición aérea, resistencia a las enfermedades, alta fecundidad y crecimiento rápido (Huner & Lindqvist, 1995; Ackefors, 2000). Como se mencionó anteriormente, *P. pugnax* es una especie politrófica, con alta tolerancia a la exposición aérea y poblaciones naturales libres de enfermedades. A estas características, favorables para un eventual cultivo, se debe agregar otras igualmente propicias, *i.e.*, desarrollo directo, rendimiento en carne aceptable y de buena calidad, reducción o desarrollo tardío de conductas agresivas, lo que permitiría la cohabitación de distintas generaciones al interior de una misma galería (Horwitz *et al.*, 1985), y ocurrencia de dimorfismo sexual, que permite distinguir externamente el sexo, a pesar de la coexistencia de gonoporos de ambos sexos en un mismo individuo. Sin embargo, su desarrollo directo determina que su fecundidad sea relativamente baja y, por habitar aguas frías, su tasa de crecimiento no es la más apropiada para su cultivo comercial. Además de estas desventajas, también se debe considerar que su particular modo de vida impone un desafío tecnológico en el diseño, dimensionamiento y construcción de unidades de cultivo apropiadas para un confinamiento exitoso, en términos de sobrevivencia, crecimiento y reproducción y, además, se debe tener presente que existe un enorme vacío de conocimiento relacionado con los requerimientos nutricionales de machos y hembras, tanto juveniles como adultos. Las ventajas y desventajas anteriormente señaladas parecen colocar a *P. pugnax* en una posición aparentemente neutra ante eventuales actividades de cultivo en cautiverio. Sin embargo, se cree que la enorme y desregulada presión extractiva, que actualmente soportan sus poblaciones naturales, constituye una causal poderosa para iniciar desde ya experiencias de cultivo con fines comerciales, las que, de resultar exitosas, constituirían un gran avance en favor de la conservación de la especie. No obstante, cultivar una especie que nunca lo ha sido,

habitualmente es un proceso lento y paulatino. En una primera etapa sólo se debería ejecutar cultivos experimentales con la finalidad de llenar los vacíos de conocimiento biológico antes mencionados, y evaluar su respuesta fisiológica a condiciones de cautiverio. Además, se debería avanzar en el desarrollo de la tecnología de cultivo. Se estima que su cultivo sólo sería factible si esta primera etapa es superada exitosamente. Para una eventual segunda etapa, se cree que lo más apropiado sería un cultivo bajo la modalidad semiextensiva, interviniendo la fase reproductiva de la especie (para detalles de esto último ver Rudolph *et al.*, 2010).

Comentarios finales

Los principales factores que amenazan la biodiversidad de los camarones de río a escala mundial son: a) pérdida y degradación del hábitat, b) sobreexplotación para consumo humano, y c) introducción de especies exóticas (Taylor, 2002). El primero de estos factores afecta a todas las especies chilenas de Parastacidae; el segundo, a *S. spinifrons* y muy especialmente a *P. pugnax*. Sin embargo, se cree que actualmente, el tercero de ellos no representa una amenaza para las especies nativas, porque en Chile sólo se ha autorizado la introducción de dos especies exóticas: *Cherax cainii* Austin, 2002 y *Ch. quadricarinatus* (Von Martens, 1868). Ambas introducciones, efectuadas bajo estrictas medidas de seguridad, tenían por finalidad evaluar la factibilidad de su cultivo comercial. En ambos casos los cultivos experimentales no tuvieron éxito y, como consecuencia, la introducción de estas especies no ha continuado. Además, durante la ejecución de estos cultivos, no se habrían producido fugas.

También es razonable preguntarse si en Chile se han implementado acciones efectivas en favor de la conservación de los parastácidos en general y de *P. pugnax* en particular. Se cree que no, por tres razones. Primero, luego de algunos esfuerzos iniciales por generar listas de especies amenazadas, recién en enero de 2010, el Estado de Chile (a través de la promulgación de la Ley 20.417), alcanza un consenso acerca de los criterios a utilizar para avanzar en el conocimiento del estado de conservación de la flora y fauna, de manera que aún no se implementan medidas efectivas de protección de la biodiversidad (Squeo *et al.*, 2010). Segundo, pese a los avances logrados últimamente, en el conocimiento biológico de *P. pugnax*, aún no existe un cuerpo legal *ad-hoc* que lo proteja. Tercero, la legislación pesquera actualmente vigente no reconoce a *P. pugnax* como recurso pesquero. Más aún, en el corto plazo, la Subsecretaría

de Pesca no tiene contemplado ningún estudio tendiente a evaluar su eventual declaración como pesquería. La presión extractiva que actualmente soporta *P. pugnax*, junto a la escasa recuperación de sus poblaciones y a la reducción progresiva de la cantidad y calidad de su hábitat, hacen imperativo avanzar en la regulación de la extracción y comercialización de esta especie, como una primera medida en favor de su conservación.

AGRADECIMIENTOS

A todas aquellas personas que de una u otra forma me han apoyado durante mis trabajos en *Parastacus pugnax*. En especial a mis estudiantes: Rosa Antilao, Guillermo Ruz, Pedro Alvarado, Adalberto Gallegos, Rodrigo Levín, Francisco Retamal y Andrea Martínez, y a los señores Claudio Gutiérrez y Rolando Leiva.

REFERENCIAS

- Ackefors, H. 2000. Freshwater crayfish farming technology in the 1990s: a European and global perspective. *Fish Fish.*, 1: 337-359.
- Alderman, D.J. & J.L. Polglase. 1988. Pathogens, parasites and commensals. In: D.M. Holdich & R.S. Lowery (eds.). *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London, pp. 167-212.
- Almeida, A. & L. Buckup. 2000. Occurrence of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). *J. Crust. Biol.*, 20(2): 224-230.
- Anastácio, P. & J. Marques. 1995. Population biology and production of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the lower Mondego river valley, Portugal. *J. Crust. Biol.*, 15: 156-168.
- Arias, P. & D. Muñoz. 1991. Antecedentes bioecológicos del camarón de vega (*Parastacus pugnax* Poëppig, 1835) en el área de Chillán. *Agro-Ciencias*, 7(2): 167-172.
- Armenta, R.E. 1998. Utilización de desechos de camarón para recuperación de productos de alto valor agregado. Informe Taller de Biotecnología, Universidad de Concepción, 52 pp.
- Bahamonde, N. 1961. Tridactilia en *Parastacus pugnax* (Poëppig, 1835). *Invest. Zool. Chil.*, 7: 17.
- Bahamonde, N., A. Carvacho, C. Jara, M. López, F. Ponce, M.A. Retamal & E. Rudolph. 1998. Categorías de conservación de decápodos nativos de aguas continentales de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 47: 91-100.
- Bahamonde, N. & M.T. López. 1963. Decápodos de aguas continentales en Chile. *Invest. Zool. Chil.*, 10: 123-149.
- Bouckenooghe, A.R. & B.J. Marino. 2001. *Psorospermium haeckeli*: a cause of pseudoparasitosis. *South. Med. J.*, 94: 233-234.
- Buckup, L. 2010. *Parastacus pugnax*. In: IUCN 2012. IUCN Red list of threatened species. Version 2012.2 Publ. Internet. [<http://www.iucnredlist.org>]. Reviewed: 5 March 2012.
- Chiesa, S., M. Scalisi & G. Gibertini. 2006. Occurrence of allochthonous freshwater crayfishes in Latium (Central Italy). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 380-381: 883-902.
- Corona, M. & J. Urrea. 1992. Descripción morfológica de las mandíbulas, tercer par de maxilípedos y molinillo gástrico de los camarones dulceacuicolas de Chile (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). Seminario de Título, Pedagogía en Biología. Instituto Profesional de Osorno, 61 pp.
- Crandall, K.A. & J.E. Buhay. 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae-Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 295-301.
- Crandall, K.A., J.W. Fetzner, C.G. Jara & L. Buckup. 2000. On the phylogenetic positioning of the South American freshwater crayfish genera (Decapoda: Parastacidae). *J. Crust. Biol.*, 20(3): 530-540.
- Dalannais, R. 1984. Contribución al conocimiento de la biología y ecología del camarón de vega *Parastacus pugnax* (Poëppig) (Crustacea, Parastacidae) en la zona de Talcahuano. Seminario de Título de Pedagogía en Biología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Regional Talcahuano, Talcahuano, 38 pp.
- De Grave, S., N.D. Pentcheff, S.T. Ahyong, T.-Y. Chan, K.A. Crandall, P.C. Dworschak, D.L. Felder, R.M. Feldmann, C.H.J. M. Fransen, L.Y.D. Goulding, R. Lemaitre, M.E.Y. Low, J.W. Martin, P.K.L. Ng, C.E. Schweitzer, S.H. Tan, D. Tshudy & R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bull. Zool. Supplement*, 21: 1-109.
- Del Valle, E. 2002. Dinámica poblacional y ecología del camarón de vega *Parastacus pugnax*. Tesis, Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 52 pp.
- Faxon, W. 1898. Observations on the Astacidae in the United States National Museum and in the Museum

- of Comparative Zoology, with descriptions of new species. Proc. U.S. Nat. Mus., 20: 643-694.
- Faxon, W. 1914. Notes on the crayfishes in the United States National Museum and the Museum of Comparative Zoology, with descriptions of new species and subspecies, to which is appended a catalogue of the known species and subspecies. Mem. Mus. Comp. Zool., Harv., 40: 347-427.
- Fernández-Leborans, G. & M.L. Tato-Porto. 2000. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. I. Peritrich ciliates. Crustaceana, 73(6): 643-683.
- Fetzner, J.W., Jr. 2005. The crayfish and lobster taxonomy browser: a global taxonomic resource for freshwater crayfish and their closest relatives. [<http://iz.carnegiemnh.org/crayfish/NewAstacidea/>]. Reviewed: 20 April 2011.
- Fidalgo, M., P. Carvalho & P. Santos. 2001. Population dynamics of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) from the Averoio Region, Portugal (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana, 74(4): 369-375.
- Fontoura, N.F. & L. Buckup. 1989. O crescimento do *Parastacus brasiliensis* (Von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Rev. Bras. Biol., 49(4): 897-909.
- Fries, B.G. 1984. Observações sobre o langostin de água doce *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) em condições de cultivo experimental em laboratório (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Rev. Bras. Biol., 44(4): 409-416.
- Goddard, J.S. 1988. Food and feeding. In: D.M. Holdich & R.S. Lowery (eds.). Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, pp. 145-166.
- Hay, W.P. 1905. Instances of hermaphroditism in crayfishes. Smithson. Misc. Coll., 48: 222-228.
- Hobbs, H.H., Jr. 1942. The crayfishes of Florida. University of Florida Publications, Biological Series, 3: 1-179.
- Hobbs, H.H., Jr. 1974. Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea: Decapoda). Smithson. Contrib. Zool., 164: 1-32.
- Hobbs, H.H., Jr. 1989. An illustrated checklist of the American crayfishes (Decapoda: Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae). Smithson. Contrib. Zool., 480: 1-236.
- Hobbs, H.H., Jr. 1991. A new generic assignment for a South American crayfish (Decapoda, Parastacidae) with revised diagnoses of the South American genera and comments on the parastacid mandible. Proc. Biol. Soc. Wash., 104(4): 800-811.
- Hobbs III, H.H. 2001. Decapoda. In: J. Thorp & A. Covich (eds.). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, New York, pp. 955-1001.
- Hogger, J.B. 1988. Ecology, population biology and behaviour. In: D.M. Holdich & R.S. Lowery (eds.). Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, pp. 114-144.
- Holdich, M.D. 1993. A review of astaciculture: freshwater crayfish farming. Aquat. Living Res., 6(3): 307-317.
- Holthuis, L.B. 1952. The crustacean Decapoda Macrura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, Lunds Univ. Arssk. N.F. Avd. 2, Bd. 47, Nr. 10: 1-109.
- Horwitz, P. 1990. A taxonomic revision of species in the freshwater crayfish genus *Engaeus* Erichson (Decapoda: Parastacidae). Invertebr. Taxon., 4: 427-614.
- Horwitz, P.H. & A.M.M. Richardson. 1986. An ecological classification of the burrows of Australian freshwater crayfish. Aust. J. Mar. Fresh. Res., 37: 237-242.
- Horwitz, P.H., A.M.M. Richardson & P.M. Cramp. 1985. Aspects of the life history of the burrowing freshwater crayfish *Engaeus leptorhynchus* at Rattrays Marsh, north east Tasmania. Tas. Nat., 82: 1-5.
- Huner, J.V. & O.V. Lindqvist. 1995. Physiological adaptations of freshwater crayfish that permit successful aquacultural enterprises. Am. Zool., 35: 12-19.
- Ibarra, M.A. 2010. Parámetros biológico-pesqueros del camarón de vega, *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) en la zona de Tiuquilemu, Región del Biobío. Tesis, Ingeniería Pesquera, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 89 pp.
- Ibarra, M. & P.M. Arana. 2011a. Crecimiento del camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) determinado mediante técnica de marcaje. Lat. Am. J. Aquat. Res., 39(2): 378-384.
- Ibarra, M. & P.M. Arana. 2011b. Parámetros biológico-pesqueros del camarón de vega, *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) en Tiuquilemu, Región del Bio-bío. Asociación Gremial de Profesionales Pesqueros y Acuicultores de Chile A.G., 5: 22-24.
- Ibarra, M. & P.M. Arana. 2012. Biological parameters of the burrowing crayfish, *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835), in Tiuquilemu, Bio-Bío Region, Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res., 40(2): 418-427.
- Instituto Nacional de Estadísticas (INE). 2003. CENSO 2002. Síntesis de resultados, 50 pp.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2001. IUCN Red list categories: Version 3.1. Gland,

- Switzerland: IUCN Species Survival Commission, 32 pp.
- Jara, C.G. 1994. Camarones dulceacuícolas en Chile. Informe técnico-científico. Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 15 pp.
- Jara, C.G., E.H. Rudolph & E.R. González. 2006. Estado de conocimiento de los malacostráceos dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70(1): 40-49.
- Lenz, H. 1902. Die Crustaceen der sammlung plate (Decapoda und Stomatopoda). *Fauna chilensis* 2(3). *Zool. Jahrb. Suppl. Band*, 5: 731-772.
- Levín, R. 1997. Aportes al conocimiento de la biología reproductiva del camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). Seminario de Título, Pedagogía en Biología, Universidad de Los Lagos. Osorno, 82 pp.
- Llanos, F.E., R.I. Martínez & A.E. Quezada. 1990. Nuevo caso de teratología en *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). *Comun. Mus. Reg. Concepción*, 4: 59-60.
- Lönnberg, E. 1898. Some biological and anatomical facts concerning *Parastacus*. *Zool. Anz.*, 21: 345-352.
- Manning, R.B. & H.H. Hobbs, Jr. 1977. Decapoda. In: S.H. Hulbert (eds.). *Biota acuática de Sudamérica austral*. San Diego State University, San Diego, pp. 157-162.
- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.*, 39: 124 pp.
- Martínez, A.W. & E.H. Rudolph. 2010. Primera descripción de un caso teratológico en el camarón de río del sur *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). *Bol. Biodivers. Chile*, 2: 3-9.
- Martínez, A.W. & E.H. Rudolph. 2011. Records of intersexuality in the burrowing crayfish, *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Decapoda, Parastacidae) with comments on the sexuality of the species of *Parastacus*. *Crustaceana*, 84(2): 221-241.
- Martínez, R.I., F.E. Llanos & A.E. Quezada. 1994. *Samastacus araucanius* (Faxon, 1914): aspectos morfológicos de un nuevo registro para Chile (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). *Gayana Zool.*, 58(1): 9-15.
- Medina, G. 1997. A comparison of the diet and distribution of the southern river otter (*Lutra provocax*) and mink (*Mustela vison*) in southern Chile. *J. Zool.*, 242: 291-297.
- Mills, B.J. & P.I. McCloud. 1983. Effects of stocking and feeding rates on experimental pond production of the freshwater crayfish *Cherax tenuimanus* Clark (Decapoda: Parastacidae). *Aquaculture*, 34: 51-72.
- Milne-Edwards, H. 1837. Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, Vol. 2: 1-532.
- Morrone, J.J. & E.C. Lopretto. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.*, 21: 97-109.
- Moyano, H., F. Carrasco & S. Gacitúa. 1993. Sobre las especies chilenas de *Stratiodrillus* Haswell, 1900 (Polychaeta, Histriobdellidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 64: 147-157.
- Noro, C.K. & L. Backup. 2009. O crescimento do *Parastacus defossus* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). *Zoologia*, 26(1): 54-60.
- Ortmann, A. 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proc. Am. Phil. Soc.*, 41(171): 267-400.
- Philippi, R.A. 1882. Zoología Chilena. Sobre los *Astacus*. *An. Univ. Chile*, 61: 624-628.
- Poeppig, E. 1835. Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrom während der Jahre 1827-1832. Vol. 1: 464 pp.
- Porter, C. 1904. Algunos datos sobre dos parastácidos. Materiales para la fauna carcinológica de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 8: 254-261.
- Rathbun, M.J. 1910. The stalk-eyed Crustacea of Peru and the adjacent Coast. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 38: 531-620.
- Retamal, M.A. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zool.*, 44: 1-110.
- Riek, E. 1971. The freshwater crayfish of South America. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 84: 129-136.
- Riek, E. 1972. The phylogeny of the Parastacidae (Crustacea: Astacoidea), and description of a new genus of Australian freshwater crayfishes. *Aust. J. Zool.*, 20: 369-389.
- Rudolph, E. 1984. Perspectivas del cultivo de camarones de agua dulce en Chile. *Mem. Asoc. Latinoam. Acuicult.*, 5(3): 769-773.
- Rudolph, E. 1990. Caracteres sexuales externos del camarón excavador *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882). *Biota*, 6: 19-34.
- Rudolph, E. 1995. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). *J. Crust. Biol.*, 15(4): 720-732.
- Rudolph, E. 1996a. Aspects biologiques et perspectives d'élevages de l'écrevisse de rivières chiliennes *Samastacus spinifrons* (Decapoda, Parastacidae). *Astaciculteur de France*, 46: 12-16.

- Rudolph, E. 1996b. Un caso de teratología en *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). *Gayana Zool.*, 60(1): 13-16.
- Rudolph, E. 1997a. Intersexualidad en el camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Decapoda, Parastacidae). *Invest. Mar., Valparaíso*, 25: 7-18.
- Rudolph, E. 1997b. Aspectos fisicoquímicos del hábitat y morfología de las galerías del camarón excavador *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae) en el sur de Chile. *Gayana Zool.*, 61(2): 97-108.
- Rudolph, E. 1999. Intersexuality in the freshwater crayfish *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 72(3): 325-337.
- Rudolph, E. 2002a. New records of intersexuality in the freshwater crayfish *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *J. Crust. Biol.*, 22(2): 377-389.
- Rudolph, E. 2002b. Sobre la biología del camarón de río *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Gayana*, 66(2): 147-159.
- Rudolph, E. 2010. Sobre la distribución geográfica de las especies chilenas de Parastacidae (Crustacea: Decapoda: Astacidea). *Bol. Biodivers.*, 3: 32-46.
- Rudolph, E. & A. Almeida. 2000. On the sexuality of South American Parastacidae (Crustacea, Decapoda). *Invert. Reprod. Develop.*, 37(3): 249-257.
- Rudolph, E.H. & K.A. Crandall. 2005. A new species of burrowing crayfish, *Virilastacus rucapihuelensis* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae), from southern Chile. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 118(4): 765-776.
- Rudolph, E.H. & K.A. Crandall. 2007. A new species of burrowing crayfish *Virilastacus retamali* (Decapoda, Parastacidae) from the southern Chile peatland. *J. Crust. Biol.*, 27(3): 502-512.
- Rudolph, E.H. & J.C. Iraçabal. 1994. Desarrollo embrionario y postembrionario del camarón de río *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae), en condiciones de laboratorio. *Bol. Soc. Biol., Concepción*, 65: 43-49.
- Rudolph, E. & J. Ríos. 1987. Desarrollo ontogenético del camarón de las vegas *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) en condiciones de laboratorio. *Biota*, 3: 45-58.
- Rudolph, E. & H. Rivas. 1988. Nuevo hallazgo de *Samastacus araucanius* (Faxon, 1914) (Decapoda: Parastacidae). *Biota*, 4: 73-78.
- Rudolph, E.H. & C.S. Rojas. 2003. Embryonic and early postembryonic development of the burrowing crayfish, *Virilastacus araucanius* (Faxon, 1914) (Decapoda, Parastacidae) under laboratory conditions. *Crustaceana*, 76(7): 835-850.
- Rudolph, E.H. & A.C. Verdi. 2010. Intersexuality in the burrowing crayfish *Parastacus pilimanus* (Von Martens, 1869) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 83(1): 73-87.
- Rudolph, E., A. Verdi & J. Tapia. 2001. Intersexuality in the burrowing crayfish *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 74(1): 27-37.
- Rudolph, E.H., A.W. Martínez & F.A. Retamal. 2007a. First record of *Psorospermium haeckelii* Hilgendorf, 1883 in a South American parastacid, the burrowing crayfish *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 80(8): 939-946.
- Rudolph, E.H., F.A. Retamal & A.W. Martínez. 2007b. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Virilastacus rucapihuelensis*. Rudolph & Crandall, 2005 (Decapoda, Parastacidae). *J. Crust. Biol.*, 27(2): 229-241.
- Rudolph, E.H., F.A. Retamal & A.W. Martínez. 2010. Cultivo del camarón de río *Samastacus spinifrons*: ¿una nueva alternativa para la diversificación de la acuicultura chilena? *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 38(2): 254-264.
- Rudolph, E., L. De La Fuente, M.E. Van Hasselt, A. Díaz & S. Dumenés. 1991. Composición química proximal de los tejidos comestibles y desperdicios de los camarones dulceacuícolas *Samastacus spinifrons*, *Parastacus pugnax* y *Parastacus nicoleti* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). *Alimentos*, 16(2): 23-29.
- Ruz, G. 1992. Aportes al conocimiento de la sexualidad del camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) (Decapoda: Parastacidae). Seminario de Título, Pedagogía en Biología, Instituto Profesional de Osorno, Osorno, 69 pp.
- Schmidt-Hebbel, H., I. Pennachiotti, L. Masson, L. Mella, M. Zuccarelli, C. Carrasco, W. Jaña, H. Oliver & M. Guzmán. 1990. Tabla de composición química de los alimentos chilenos. Depto. de Química y Tecnología de los Alimentos, Universidad de Chile, Santiago. 14 pp.
- Silva, P. & M. Spoerer. 2006. Estudio de prefactibilidad para la comercialización de camarones de vega. Tesis, Ingeniería Industrial, Universidad de Valparaíso, Valparaíso, 177 pp.
- Squeo, F.A., C. Estades, N. Bahamonde, L.A. Cavieres, G. Rojas, I. Benoit, E. Parada, A. Fuentes, R. Avilés, A. Palma, R. Solís, S. Guerrero, G. Montenegro & J.C. Torres-Mura. 2010. Revisión de la clasificación de especies en categorías de amenaza en Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 83: 511-529.

- Tarky, W., M. Dondero & N. Faundez. 1978. Utilización de desperdicios de origen marino. Obtención de pigmentos carotenoides de los desperdicios de camarones. *Invest. Mar., Valparaíso*, 7(1): 31-39.
- Taylor, C.A. 2002. Taxonomy and conservation of native crayfish stocks. In: D.M. Holdich (ed.). *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, London, pp. 236-257.
- Valenzuela, A. 2011. Morfología del molinillo gástrico de los parastácidos de Chile (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Seminario de Título, Biología Marina, Universidad de Los Lagos. Osorno, 55 pp.
- Vila, I. & N. Bahamonde. 1985. Two new species of *Stratiodrillus*, *S. aeglaphilus* y *S. pugnaxi* (Annelida, Histiobdellidae) from Chile. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 98(2): 347-350.
- Welch, S.M. & A.G. Eversole. 2006. An ecological classification of burrowing crayfish based on habitat affinities. *Freshw. Crayfish*, 15: 155-161.
- Zilleruelo, M. & D. Párraga. 2010. Investigación situación pesquería crustáceos demersales 2009. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales 2009. Informe de difusión. IFOP/SUBPESCA, Valparaíso. 37 pp.

Received: 2 April 2012; Accepted: 17 August 2012