



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

"Dinámica poblacional de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) en aguas del golfo San Jorge".

Tesis presentada para optar al Título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Lic. Cecilia Ravalli

Directora de tesis: Dra. Laura López Greco

Consejera de Estudios: Dra. Fabiana L. Lo Nostro

Lugar de trabajo: INIDEP, Mar del Plata, Argentina.

Fecha de defensa: 28 de octubre de 2022.

Buenos Aires, 2022

A mi viejo.

"Honrar la incertidumbre"

Adriana Lestido

INDICE

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	4
ABSTRACT	6
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	8
1.1 La langostilla <i>Munida gregaria</i>	9
1.2 El área de estudio. Golfo San Jorge	11
1.3 La abundancia y la distribución de los morfotipos. Los factores ambientales como modeladores	16
1.4 Madurez sexual morfométrica. Un método alternativo de análisis.	18
1.5 Las variables reproductivas.	19
1.6 Objetivo general	20
1.7 Organización de la tesis	21
CAPÍTULO 2: ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS MORFOTIPOS DE MUNIDA GREGARIA EN EL GOLFO SAN JORGE: FACTORES AMBIENTALES COMO MODELADORES	22
2.1 Introducción	23
2.2 Materiales y Métodos	27
2.2.1 Muestreos	27
2.2.2 Mediciones de parámetros ambientales	30
2.2.3 Análisis estadísticos	31
2.3 Resultados	33
2.3.1 Distribución y abundancia relativas de los morfotipos	33
2.3.2 Estructuras de las longitudes de caparazón y sexos	38
2.3.3 Relación entre la distribución y abundancia de la especie con las variables ambientales y biológicas	41
2.4 Discusión	52

CAPÍTULO 3: MADUREZ SEXUAL MORFOMÉTRICA DE LOS MORFOTIPOS DE <i>MUNIDA GREGARIA</i> EN EL GOLFO SAN JORGE	59
3.1 Introducción	60
3.2 Materiales y Métodos	64
3.3 Resultados	67
3.4 Discusión	81
CAPÍTULO 4: EFECTO MODELADOR DE LOS MORFOTIPOS SOBRE LAS VARIABLES REPRODUCTIVAS DE <i>MUNIDA GREGARIA</i> EN EL GOLFO SAN JORGE	87
4.1 Introducción	88
4.2 Materiales y Métodos	91
4.3 Resultados	97
4.4 Discusión	109
CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN GENERAL	115
Bibliografía	121

AGRADECIMIENTOS

Gracias a la Educación Pública que recibí en la Universidad Nacional de Mar del Plata y luego en la Universidad de Buenos Aires, ambas a cargo de mi formación. Al Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), por el lugar de trabajo y los recursos para poder realizar esta carrera sin beca. A las tripulaciones de los barcos de INIDEP. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (Universidad de Buenos Aires) y al Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental por permitirme llevar a cabo mi carrera doctoral.

Gracias a mi directora Laura López Greco. Infinitas gracias por compartir tus saberes de una manera tan amable, generosa y amorosa. Gracias por tenerme paciencia y por entender y respetar mis tiempos. Por no soltarme, por creer en mí y valorarme en cada momento durante estos años que fueron un montón. Por estar disponible siempre, por tu compromiso y tu abrazo a la distancia.

Gracias a mis colegas que en algún momento participaron ayudando, compartiendo, enseñando y charlando. Daniel Hernández y Manuela Mendiolar, por los análisis y las vueltas eternas hasta darle en la tecla a los datos. Carla Firpo y Carla Berghoff, ambas por sus conocimientos estadísticos y ayuda en los análisis. Vale Segura por las charlas y enseñanzas ambientales tan geniales, ¡aprendí mucho escuchándote! Karine Delevati Colpo y Nahuel Farías gracias a ambos (en diferentes momentos) por las clases exclusivas de morfometría (¡que lujo!) y su tiempo puesto a disposición en el análisis de los datos. A Mariano Diez, por estar disponible generosa y cariñosamente con su saberes y experiencia. Gracias Martín Veccia por tu ayuda con los mapas y tu amabilidad en el trabajo. A Gustavo Cadaveira por la ayuda con los datos a bordo y en tierra. Gracias Nico Flores por tu trabajo técnico, tu compromiso y tu disponibilidad en el aprendizaje. Gracias a mis colegas inidepeianos por las reuniones previas a la defensa; por el tiempo, las charlas y el interés: Mauro Belleggia, Betina Santos, Fernanda Villarino, Micaela Giorgini, Brenda Temperoni, Gustavo Álvarez Colombo, Paula Moriondo y Juan de la Garza. También a Martín Varisco, Fede Tapella, Caro Romero y Manuela Funes; por su disponibilidad desinteresada cuando necesité algunas respuestas.

Gracias a los jurados: Inés Militelli, Martín Varisco y Fabiana Capitanio. Por sus aportes tan valiosos en la corrección, la cercanía y la tranquilidad que me transmitieron durante la defensa.

Gracias a mis compañerxs de trabajo, los dos grupos que me acompañaron en estos años, por darme un lugar en su equipo donde pude formarme. El grupo langostino, también por el lugar en las campañas, los muestreos eternos de *Munida* luego de muchas horas de otras actividades también compartidas. Por poner el cuerpo y traerme muestras y datos cuando no pude estar. Gracias Juan, Paula,

Moni, Manu, Emi y el grupo entero. A los centollerxs gracias, por dejarme ser parte de su grupo/familia. Gracias Carla, Vale, Pablo, Ceci y Mica. Gracias por el espacio y la risa siempre.

Gracias a las bibliotecarias de INIDEP por la enorme ayuda en la búsqueda de bibliografía, siempre con linda energía. Genias!

Gracias Ariel Salin, por tu ayuda en el diseño y tu sabia mirada estética. Turqui gracias por estar siempre listo hasta cuando no podías.

Gracias Juanuchi por tu compañía amorosa y tu paz que me refleja que todo va bien. Gracias por mirarme con ojos de hija que me quiere, me respeta y me espera. Gracias por tu sabiduría, tu consideración, tu presencia atinada y tu demanda assertiva. Gracias hija preciosa, te adoro. Gracias Santi, por bancarme en esta y en todas. Por caminar conmigo al lado (ni adelante ni atrás), atento a lo que necesito. Por hacerte cargo de lo que no pude en estos últimos años mientras estuve sentada escribiendo muchas horas seguidas. Por el amor, la ternura, la confianza, la paciencia, el respeto y la risa como bandera. Gracias mi vida. Gracias a ambos por ser mi familia y por hacerme sentir a salvo.

Gracias viejito hermoso, por acompañarme en presencia y en ausencia. Por tus enseñanzas, aún después de tu partida. Gracias pa por esta tranquilidad de siempre sentirte cerca.

Gracias a mi familia de bellas mujeres, esta tribu femenina que adoro. ¡Gracias vieji por sentirte orgullosa siempre! (cuando las cosas salen bien y cuando no también). Gracias hermanita por bancar la parada en cada momento, ¿qué haría sin ti? Gracias Cla, Juli y Ani sobrinas amadas por ser parte de mi vida y dejarme ser la tía Ceci que siempre quise ser :) Gracias tía Marta por el cariño sin límite y por tu ejemplo de fortaleza. Gracias a todas por tanto amor.

¡Gracias a mis amigues! Por estar siempre abrazando, riendo y sosteniendo. Por los espacios de encuentro donde podemos ser, de la manera más genuina. Por ser mi familia elegida, el refugio, la libertad y la alegría. Lxs de siempre, lxs de hace mucho y lxs de no hace tanto. Les amo

Gracias Vale Segura por tu acompañamiento en este proceso tan largo, de principio a fin. Por tu ayuda, por tu visión amplia, atenta y voladora. Gracias por tu contención en mar y en tierra. Por valorarme y escucharme siempre atenta. Gracias por tu tiempo que sé que vale oro, por tus saberes compartidos (¡tantos!!!).

Gracias Lucía y Hugo (y Toni!) por cuidar a Jua durante mis embarques. Que sea ella parte de su familia fue (y es) entre otras cosas, lo que me permitió disfrutar de mi trabajo estando lejos y sentirla

bien. Huguis gracias por ser padre y madre en mi ausencia y Lu gracias infinitas por tu cercanía amorosa a Juani y por cuidarla con mirada de madre.

Gracias a la fotografía, por hacerse un lugarcito en mi cabeza y en mi vida. Por enseñarme a ver y hacer foco en lo importante. Por la luz, los detalles, los colores y las escenas que siempre estarán en mi memoria, más allá del revelado. Tener la oportunidad de ser bióloga y fotógrafo es un privilegio que no cualquiera puede. Gracias al Universo por esto.

Gracias a mi práctica de Ashtanga yoga por enseñarme la paciencia, la presencia, la perseverancia, el respeto por mis limitaciones, el amor por el esfuerzo, la apertura de la que son capaces mi pecho y mi alma. Gracias por recuperar mi cuerpo luego de tantas horas de silla frente a la computadora. Gracias Ari, mi profe y amiga que me acompaña en este camino precioso del yoga.

Gracias y perdón a las *Munidas*. Perdón por el formol, el freezer y el calibre en el ojo. Espero que tantas molestias al menos, se transformen a un aporte en momentos donde todo pueda ser peor.

Gracias a mí, por creer en mí. Porque cuando pensé que no iba a poder seguir, igual seguí. Por aprender a quererme, a valorarme, a esperarme y a perdonarme.

RESUMEN

Munida gregaria es uno de los crustáceos decápodos más abundantes del Océano Atlántico Sudoccidental y uno de los componentes más importantes de la biomasa del macrozoobentos austral. Posee dos morfotipos: *gregaria*, que puede habitar tanto el fondo como la columna de agua y *subrugosa*, que exclusivamente habita el bentos. A partir del 2008 comenzó a incrementarse significativamente su biomasa en el Golfo San Jorge (GSJ), un ecosistema especialmente productivo de la plataforma argentina, donde durante muchos años se desarrollaron dos importantes pesquerías de arrastre de fondo: la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* y la de la merluza común, *Merluccius hubbsi*. La langostilla ha sido en el GSJ uno de los principales componentes de la captura incidental en ambas pesquerías. En el presente trabajo se analizó la dinámica poblacional de la especie (considerando ambos morfotipos por separado) en el GSJ, incluyendo el análisis del patrón de la distribución, abundancia y la influencia de factores ambientales y los parámetros reproductivos *madurez morfométrica y fecundidad*. A lo largo de los años, los morfotipos evidenciaron una significativa variación en sus abundancias y distribuciones. Se observó una alternancia en la ocurrencia y en la ubicación geográfica de los registros de las densidades puntuales máximas de cada morfotipo en la mayoría de los años. Esto posiblemente debido a asociaciones diferenciales de los morfotipos con características del ambiente variables en el tiempo, existencia de relaciones denso-dependientes entre ellos (controladas principalmente por el canibalismo) y moduladas a su vez por disponibilidad de alimento en la columna de agua y de sitios adecuados para el asentamiento en el fondo. Se detectaron diferencias en el uso de hábitat para cada morfotipo: las distribuciones podrían estar moduladas por bajas temperaturas en el caso del morfotipo *gregaria* y por bajas profundidades en el caso del morfotipo *subrugosa*. También se evidenciaron diferencias entre morfotipos según las variables reproductivas. Los machos y las hembras del morfotipo *gregaria* reflejaron tamaños de madurez morfométrica menores que el morfotipo *subrugosa*; y en cuanto al número y tamaño de los huevos se sugiere que el morfotipo *gregaria* podría incubar menor cantidad de huevos de mayores tamaños y más pesados mientras que el morfotipo *subrugosa* incubaría mayor número de huevos más pequeños y livianos. Además, se observaron diferencias con poblaciones de otras localidades que podrían estar influenciadas por variaciones latitudinales.

La langostilla *Munida gregaria* es una especie clave en el GSJ ya que obtiene energía de ambientes pelágicos y bentónicos, por lo tanto, juega un papel clave en el acoplamiento de ambos sistemas siendo un nexo directo entre los productores primarios y los predadores tope en las tramas tróficas. Su población ha aumentado exponencialmente en los últimos años en el contexto de un sistema impactado por la pesca. Posiblemente la disminución de sus principales predadores haya favorecido al

aumento en la abundancia y expansión de la especie. Además, existe una tendencia general de un incremento en las tasas de crecimiento de las comunidades de fitoplancton bajo diferentes escenarios de cambio global, lo cual implica para la especie (en particular para el morfotipo *gregaria*) una mayor disponibilidad de alimento en la columna de agua.

Los resultados sobre el incremento en la abundancia de la especie y el conocimiento de sus potenciales aplicaciones comerciales nos permiten asegurar que estamos frente a un potencial recurso pesquero. Consideramos prudente continuar con un análisis integrado sobre los procesos y factores que participan en el ecosistema del GSJ y las numerosas fuentes de incertidumbre que lo afectan.

ABSTRACT

Population dynamics of the squat lobster *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) in the waters of the San Jorge gulf.

Munida gregaria is one of the most abundant decapod crustaceans in the Southwest Atlantic Ocean and one of the most important components of the biomass of the southern macrozoobenthos. It has two morphotypes: *gregaria*, which can inhabit both the bottom and the water column, and *subrugosa* which exclusively inhabits the benthos. As of 2008, its biomass began to increase significantly in the San Jorge Gulf ((SJG), a particularly productive ecosystem of the Argentine platform, where two important bottom trawling fisheries developed their activities for many years: fishing the Patagonian shrimp *Pleoticus muelleri* and the common hake, *Merluccius hubbsi*. In the SJG, the squat lobster *Munida gregaria* have been one of the main components of the bycatch in both fisheries. In the present work the population dynamics of the species in the SJG was analyzed (considering both morphotypes separately), including the analysis of the pattern of distribution, abundance and the influence of environmental factors, and reproductive parameters such as morphometric maturity and fecundity. Over the years the morphotypes showed a significant variation in their abundances and distributions. An alternation in the occurrence and geographic locations of the records of maximum point densities of each morphotype, was observed during most years. This is possible due to differential associations of the morphotypes with time-varying environmental characteristics, existence of density-dependent relationships between them (mainly controlled by cannibalism), modulated in turn by the availability of food in the water column and of suitable sites for settling on the bottom. Differences in the habitat use were detected for each morphotype: the distributions could be modulated by low temperatures in the case of the *gregaria* morphotype and by low depths in the case of the *subrugosa* morphotype. Differences between morphotypes according to reproductive variables were also evidenced. The males and females of the *gregaria* morphotype reflected smaller morphometric maturity sizes than the *subrugosa* morphotype; and regarding the number and size of the eggs, it is suggested that the *gregaria* morphotype could incubate fewer larger and heavier eggs, while the *subrugosa* morphotype could incubate a greater number of smaller and lighter eggs. In addition, differences were observed compared to populations from other localities that could be influenced by latitudinal variations.

The squat lobster *Munida gregaria* is a key species in the GSJ since it obtains energy from pelagic and benthic environments, therefore it plays a key role in the coupling of both systems and is also a direct link between the primary producers and the top predators in the trophic webs. Its population has increased exponentially in recent years in the context of a system impacted by fishing. Possibly the

decrease in its main predators has favored the increase in abundance and expansion of the species. In addition, there is a general trend of an increase in the growth rates of phytoplankton communities under different global change scenarios, which implies for the species (particularly for the *gregaria* morphotype) a greater availability of food in the water column.

The results about the increase in the abundance of the species and the knowledge of its potential commercial applications, allow us to ensure that we are facing a potential fishing resource. We consider it prudent to continue with an integrated analysis of the processes and factors that participate in the GSJ ecosystem and the numerous sources.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 LA LANGOSTILLA MUNIDA GREGARIA

Las especies de langostillas se incluyen en dos superfamilias: Galatheoidea (Galatheidae, Munididae y Munidopsidae con 735 especies) que son principalmente especies de aguas poco profundas y Chirostyloidea (Chirostylidae, Eumunididae y Kiwidae con 307 especies) que son en su mayoría de aguas profundas (Baba *et al.* 2008, Ahyong *et al.* 2010, Macpherson y Baba 2011, Schnabelet *et al.* 2011). Considerando la distribución del número de especies a escala oceánica, el Océano Pacífico alberga alrededor del 80% de las especies globales (831 especies), el Océano Índico alberga el 23% de todas las especies (254 especies) y el Océano Atlántico (incluyendo el Caribe y el mar mediterráneo) aproximadamente el 15% (156 especies) (Schnabel *et al.* 2011). Las langostillas suelen ser abundantes, con un alto número de especies, con características biológicas variables, como una variedad de tamaños corporales y motilidad, y una distribución mundial que abarca casi todas las profundidades y latitudes (Baba *et al.* 2008). Esto las convierte en excelentes modelos taxonómicos para examinar sus rangos y modeladores de distribución (Schnabel *et al.* 2011).

El grupo taxonómico tiene un amplio rango de distribución batimétrica: abarca desde los 10 m hasta los 3.200 m de profundidad, en general en densidades variables que pueden llegar a los 35 ind. /m² (Thiely Lovrich 2011). En el caso de *Munida gregaria*, habita la plataforma somera y el talud superior ocupando un rango de profundidad de 200 a 2000 m. (Schnabel *et al.* 2011).

Las langostillas pueden habitar en ambientes extremos y soportar alta presión hidrostática, bajas temperaturas, altas variaciones de temperatura, baja disponibilidad de alimentos, oscuridad constante, hipoxia o altas concentraciones de compuestos tóxicos (Thiel y Lovrich 2011). Algunos munididos pueden ser oxirreguladores, es decir, que tienen la capacidad de mejorar la absorción de oxígeno para mantener el nivel de metabolismo aeróbico independientemente de la concentración de oxígeno ambiental. Existe un punto crítico de concentración de O₂ (*Pcrit*) por debajo del cual los animales ya no pueden oxirregular, y un punto crítico más bajo indica una mayor tolerancia a la baja presión de oxígeno. Los valores estándar para una regulación normal son un nivel de oxígeno de ~5 ml. O₂ /lt a una temperatura superficial del mar de 10°C y una salinidad de 33 PSU (Quentin y Childress 1976).

Del total de las especies de langostillas, solo cuatro tienen a la fecha interés comercial y pertenecen a la familia Munididae (que incluye 387 especies, (Macpherson y Baba, 2011)): *Cervimunida johni*, *Pleuroncodes planipes*, *Pleuroncodes monodon* y *Munida gregaria*; las últimas tres tienen una fase pelágica durante su vida (Wehrtmann y Acuña, 2011).

Munida gregaria (Figura 1.1) se distribuye en el hemisferio sur: al sur de América del Sur (SSA), sur de Australia y Nueva Zelanda (Matthews 1932, Rayner 1935, Williams 1980), desde los 41 ° S a 55 ° S en el Océano Pacífico y desde los 35 ° S a 55 ° S en el Océano Atlántico (Spivak 1997, Baba *et al.* 2008, Schnabelet *et al.* 2011). Es la única especie de la familia con poblaciones transpacíficas (Pérez-Barros *et al.* 2014). En América del Sur se distribuye por el océano Pacífico desde la isla de Chiloé (42° S) hasta el cabo de Hornos (56° S) y hacia el norte por el océano Atlántico hasta las costas del Uruguay (27° S), incluyendo las islas Malvinas (Boschi *et al.* 1992). En el Mar Argentino, se la puede encontrar en toda la plataforma continental, desde la costa al borde del talud y desde los 35°S hasta el archipiélago fueguino (55°S) (Boschi *et al.* 1992, Spivak 1997).

Los primeros datos biológicos de la especie surgen de las observaciones de Matthews (1932) y Rayner (1935). Es uno de los crustáceos decápodos más abundantes del Océano Atlántico Sudoccidental y uno de los componentes más importantes de la biomasa del macrozoobentos austral, constituyendo alrededor del 50% de la misma (Arntz *et al.* 1999).



Figura 1.1. Ejemplares de ambos morfotipos de *Munida gregaria* (a la derecha morfotipo *gregaria* y a la izquierda *subrugosa*) como parte de la captura incidental durante un lance de pesca dirigido al langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*).

En los últimos años se ha resuelto un conflicto taxonómico sobre *Munida gregaria*. Actualmente, *M. gregaria* (Fabricius 1793) se reconoce como una sola especie de Munididae con dos morfotipos: *gregaria* y *subrugosa* (Baba *et al.* 2008). Previo a esto, se hacía referencia a ambos morfotipos con el

nombre de las dos especies diferentes: *Munida gregaria* (Fabricius 1793) y *Munida subrugosa* (White 1847).

El morfotipo *gregaria* es una fase pelágica posmetamórfica que eventualmente se vuelve bentónica, probablemente conservando los caracteres pelágicos (Pérez-Barros *et al.* 2008, Diez *et al.* 2016 a, c). El morfotipo *subrugosa* es exclusivamente bentónico. Comparando cada uno de ellosse observa que el rostro y los pedúnculos oculares son más largos en el morfotipo *gregaria*, la base del rostro, el dactilopodito y el propodito del tercer maxilipedio son más anchos en *gregaria* que en *subrugosa*. El caparazón, la mandíbula y los pedúnculos oculares son más anchos y el rostro más largo en *subrugosa* (Tapella y Lovrich 2006). La identidad específica se resolvió y confirmó genéticamente (Pérez-Barros *et al.* 2008, Wang *et al.* 2016). Sin embargo, aún no está claro qué factores ambientales desencadenan y/o modulan estas diferencias morfológicas en una sola especie (Chilton 1909, Williams 1973, Bacardit 1986). Sí se sabe que la diferenciación morfológica ocurre durante la ontogenia temprana de acuerdo a los hallazgos de megalopas bien diferenciadas de ambos morfotipos (Bacardit 1986) y juveniles de *subrugosa* recientemente metamorfoseados (Diez *et al.* 2016c).

1.2 EL ÁREA DE ESTUDIO. GOLFO SAN JORGE

El Golfo San Jorge (GSJ) es una de las regiones más productivas y con mayor diversidad del Mar Argentino. La región es clave en el ciclo de vida de los recursos pesqueros más importantes de Argentina, con áreas protegidas destinadas a la conservación de su biodiversidad. Es una cuenca semi-cerrada de aproximadamente 250 km de apertura latitudinal, que se extiende desde Cabo dos Bahías ($44^{\circ}55'S$) hasta Cabo tres Puntas ($47^{\circ}06'S$), y con aproximadamente 150 km de ancho longitudinal (desde $65^{\circ}52'W$ a $65^{\circ}32'W$). Es el mayor golfo del litoral marítimo argentino (Figura 1.2). La cuenca GSJ es poco profunda y ancha con una suave depresión de 100 m, en el centro. La profundidad disminuye hacia la “boca” donde varía entre los 80 y 90 m en el norte, y disminuye hacia el sur, oscilando entre los 30 y 50 m (Akselman 1996, Vinuesa 2005). En el sector sur hay un banco de arena prominente (conocido como “la pared”), que sigue la isobata de 80 m de profundidad con dirección NNE hasta la latitud media del golfo (Dans *et al.* 2020).

Las aguas que ingresan al golfo son la resultante de la mezcla de aguas subantárticas provenientes de la corriente del cabo de Hornos, diluidas por aportes continentales, que entran al océano Atlántico por el Estrecho de Magallanes (Akselman 1996). Estas aguas son frías y de baja salinidad y son transportadas por la Corriente Patagónica, la cual fluye en dirección S-N desde el Estrecho

de Magallanes (Brandhorst y Castello 1971, Lusquiños y Valdez 1971) y se divide en dos ramas al llegar al GSJ; una ingresa por el sur del golfo y la otra continúa por la plataforma (Matano y Palma 2018, Palma *et al.* 2020). No existen descargas de ríos a lo largo del perímetro del GSJ.

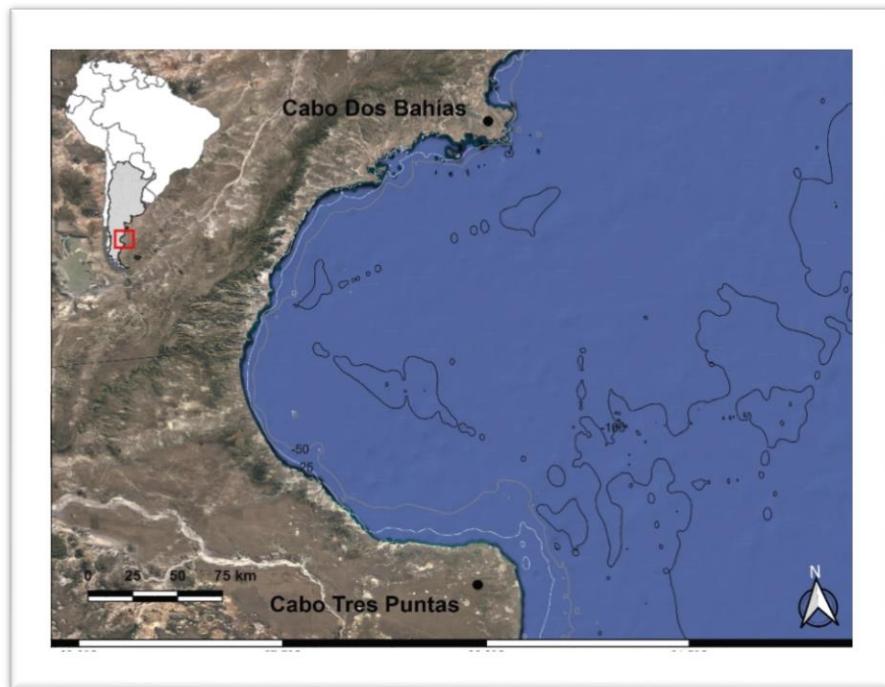


Figura 1.2. El GSJ se ubica entre las latitudes de 45° y 47° S y las longitudes 65° y 68° W, y se extiende desde Cabo Dos Bahías en el norte hasta Cabo Tres Puntas en el sur. La distancia (o “boca del Golfo”) entre estos dos cabos es de 244 km. (Imagen realizada por el Programa de Sensoramiento Remoto del INIDEP).

Los vientos suelen ser fuertes del oeste y más intensos a finales de otoño e invierno (Palma *et al.* 2004, Matano y Palma 2018, Combes *et al.* 2021). Las amplitudes de las mareas superan los 4 m cerca de Pta. Loyola (\sim 51°S) y disminuyen a 2 m en Comodoro Rivadavia en la costa oeste del GSJ.

La circulación del golfo (Tonini 2010) está caracterizada por un giro en sentido horario principal que se delimita al oeste por una intensa corriente costera y al este por la Corriente Patagónica (Tonini *et al.* 2006) (Figura 1.3).

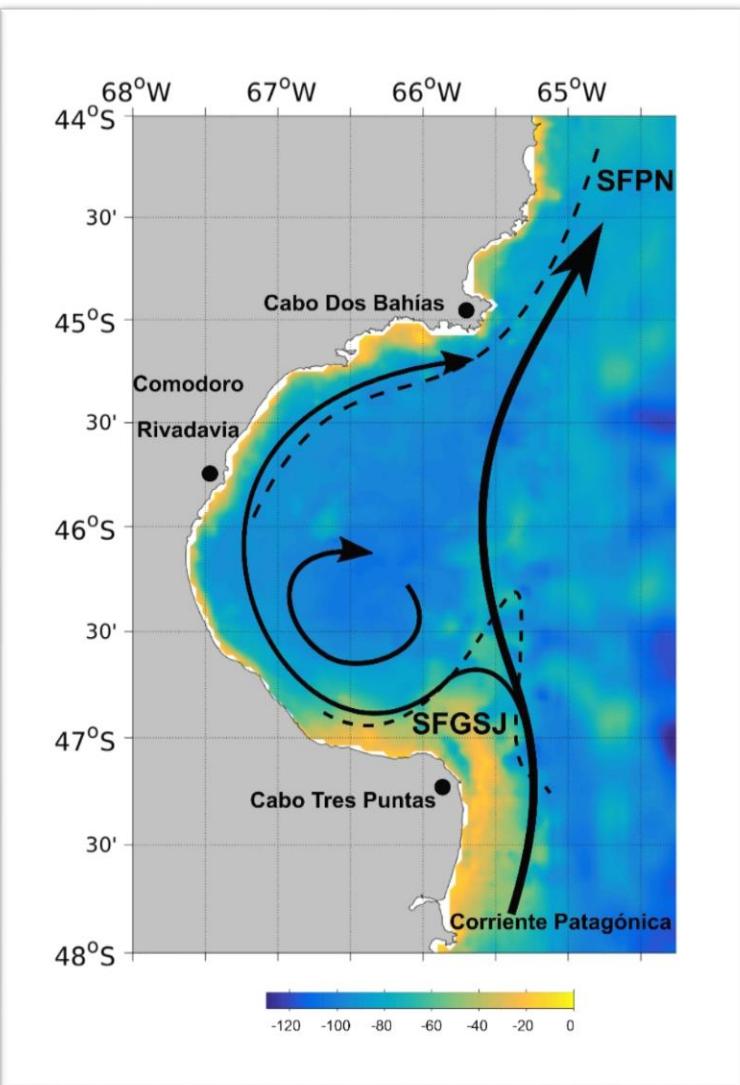


Figura 1.3. La Corriente Patagónica, de dirección NNE, se divide en dos ramas al llegar al GSJ, una ingresa por el sur y la otra continúa por la Plataforma. La circulación está caracterizada por un giro ciclónico (horario) principal que se halla delimitado al oeste por una intensa corriente costera y hacia el este por la Corriente Patagónica. Las líneas punteadas ilustran la posición de los dos frentes señalados para la región: Sistema Frontal Norpatagónico (SFNP) y Sistema Frontal del Golfo San Jorge (SFGSJ). (Imagen y texto tomados de Danset *et al.* 2020).

Durante el verano, las aguas más cálidas y livianas se encuentran en la superficie y las aguas más frías y densas se ubican cerca del fondo, separadas por una estrecha capa en la que la temperatura cambia abruptamente, denominada termoclina que luego se rompe durante el invierno, produciendo que la columna de agua se torne homogénea (Baldoni 1990). Tonini *et al.* (2006) identificaron un régimen de circulación de giros opuestos en las porciones norte y sur del golfo con centros costeros de afloramiento/descenso impulsados por los vientos. Los extremos norte y sur del golfo se caracterizan por la presencia de sistemas frontales, áreas que separan aguas de características disímiles. El extremo norte recibe estacionalmente la influencia del Sistema Frontal Patagónico Norte (SFNP) (Glorioso 1987, Sabatini y Martos 2002), un frente térmico costero más marcado durante la primavera y el verano, que separa áreas costeras homogéneas de aguas más profundas estratificadas (Louge *et al.* 2004, Santos *et al.* 2001). En el extremo sur se desarrolla el Sistema Frontal del Golfo San Jorge (SFGSJ), un frente

termohalino permanente (SFSJ) (Akselman 1996, Cucchi Colleoni y Carreto 2001, Louge *et al.* 2011) producto del encuentro de aguas diluidas que fluyen desde el Estrecho de Magallanes (dirección N-NE) con aguas de plataforma (de origen subantártico), más saladas y de mayor temperatura. Como consecuencia de estos frentes, los sectores norte y sur del golfo presentan valores máximos de producción primaria respecto del sector central (Fernández *et al.* 2008), registrándose el pico principal en primavera y uno secundario durante el otoño (Cucchi Colleoni y Carreto 2001), asociados a los cuales se han registrado elevadas biomassas de zooplancton (Pérez Sejas *et al.* 1987). El SFGSJ ejerce una gran influencia sobre la biomasa fitoplanctónica (traducido en concentración de *clorofila a*). La mezcla vertical del sector homogéneo del frente facilita el ascenso a la superficie de aguas ricas en nutrientes que favorecen el desarrollo del fitoplancton (Akselman 1996).

En el GSJ se identifican áreas con alta producción primaria y biodiversidad bentónica (“hot-spots”), especialmente en las zonas mencionadas anteriormente donde se desarrollan los sistemas frontales. Por otro lado, en la región central, donde se registran las mayores profundidades, la concentración de oxígeno disuelto es baja, la concentración de materia orgánica alta y hay un elevado reciclaje de nutrientes, dándole a esta zona cierta estabilidad física que limita su renovación (Dans *et al.* 2020, Palma *et al.* 2020).

Los rangos de temperatura se encuentran entre 13 y 16°C en superficie y entre 9 y 13°C en el fondo durante el periodo cálido, y entre 6 y 9°C (en toda su profundidad) en el periodo frío. Las temperaturas máximas y mínimas oscilan en Isla Leones (45° 10' S) entre 6° C y 20° C y en Cabo Blanco (aproximadamente 47° 20' S) entre 1,2° C y 15° C (Akselman 1996). Además, existe un gradiente S-N en la distribución horizontal de la temperatura en el golfo y sectores adyacentes en los diferentes niveles de profundidad (Vinuesa 2005, Palma *et al.* 2020).

El rango de salinidad es de 32,9 a 33,5‰ con pocas variaciones estacionales. La salinidad presenta un gradiente horizontal general con incremento de sur a norte (Palma *et al.* 2020). La salinidad de fondo responde a las características de las masas de agua mencionadas anteriormente: aguas de plataforma y aguas costeras. Presenta un gradiente positivo N-S, con un máximo en primavera y un mínimo en verano, determinado por la influencia de la masa de agua costera (Cuchi Coleone y Carreto 2001).

En cuanto a los sedimentos del GSJ se distinguen dos áreas con rasgos diferentes: en la zona central, sedimentos finos como fango, limos y arcillas, con alto contenido de materia orgánica; y en las zonas del litoral y sudeste del golfo, sedimentos como arenas gruesas y grava con bajo contenido de materia orgánica (Fernández 2006).

La fauna bentónica está integrada por 4 grupos principales: equinodermos, moluscos, crustáceos y poliquetos. Algunas comunidades de macrofauna dominan una buena parte de los fondos del golfo y son dependientes del reciclaje de materia orgánica. En estas comunidades se destacan la langostilla *Munida gregaria*, el erizo *Tripylaster philippi* y la almeja *Neilonella sulcata*. La fauna de menor tamaño que vive enterrada en el sedimento (bentos infaunal) está constituida por poliquetos, anfípodos, almejas y nematodes (Fernández 2006, Roux y Piñero 2006, Souto y Gilberto 2014). En los ambientes rocosos se destacan los bosques formados por macroalgas como el cachiyuyo *Macrocystis pyrifera*, los cuales brindan refugio y alimento a una gran diversidad de especies (Dans *et al.* 2020). Además, las comunidades asociadas al fondo albergan organismos de los que se alimentan otras especies que dan sustento a algunos de los principales recursos pesqueros de nuestro país, como el langostino *Pleoticus muelleri*, la merluza *Merluccius hubbsi* o la centolla *Lithodes santolla* (Comoglio y Amin 1996, Sánchez y Prenski 1996, Vinuesa y Varisco 2007, Belleggia *et al.* 2017).

En el GSJ habitan al menos unas 120 especies de peces: sobre los fondos de arena y fango habitan especies como la merluza y los lenguados (ej. *Xystreurus rasile* y *Paralichthys isosceles*) y varias especies de rayas (ej. *Zeoraja chilensis* y *Psammobatis normani*). En zonas rocosas se encuentran el salmón de mar (*Pseudopercis semifasciata*), el mero (*Acanthistius patachonicus*), el abadejo (*Genypterus blacodes*), entre otros. Sobre la costa, róbalos (*Eleginops maclovinus*), pez gallo (*Callorhinichus callorynchus*) y pejerreyes (*Odontesthes smitti*). En aguas abiertas encontramos cardúmenes de anchoíta (*Engraulis anchoita*) y pampanito (*Stromateus brasiliensis*). Entre los predadores tope encontramos tiburones como el gatopardo (*Notorynchus cepedianus*), el cazón (*Galeorhinus galeus*) y el tiburón azul (*Prionace glauca*) y tiburones más pequeños como la pintarroja (*Schroederichthys bivius*) o el tiburón espinoso (*Squalus acanthias*) (Caille y Colombo 1994, Sánchez y Prenski 1996, Caille *et al.* 1997, Yorio 2001, Dans *et al.* 2020).

El Golfo San Jorge se destaca también por ser un área de desove y cría de muchas especies de peces tales como merluza (*Merluccius hubbsi*), anchoíta (*Engraulis anchoita*), abadejo (*Genypterus blacodes*), brótola (*Salilota australis*), salmón de mar (*Pinguipes semifasciatus*), pez palo (*Percophis brasilianus*), lenguados (*Xystreurus rasile*, *Paralichthys isoceles*), mero (*Acanthistius brasileanus*) y varias especies de condrictios (*Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti*, *Callorhinichus callorhynchus*) (Aubone *et al.* 2000, Hansen 2000, Fernández 2006, Álvarez Colombo *et al.*, 2011 y 2014). Las áreas costeras como los ambientes intermareales y ambientes rocosos son áreas de cría para especies como la centolla, el langostino y varios crustáceos que en su etapa adulta ocupan ambientes más profundos (Bertuche *et al.* 2000, Fernández 2006, Yorio 2009).

En las costas del GSJ anidan 13 especies de aves marinas, siendo las más abundantes el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*). El GSJ es utilizado además para alimentarse o migrar por al menos otras siete especies de aves marinas, principalmente albatros y petreles. Las aves se alimentan de una gran variedad de peces e invertebrados marinos, siendo la anchoíta y la langostilla especies clave para varias especies que anidan en las costas del golfo (Bertellotti y Yorio 1999, Punta *et al.* 2003, Copello *et al.* 2008, Yorio 2009, entre otros). Entre los mamíferos marinos, encontramos en la costa norte lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) y lobos de dos pelos (*Arctocephalus australis*) (Yorio 2009, Dans *et al.* 2020).

1.3 LA ABUNDANCIA Y LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MORFOTIPOS. LOS FACTORES AMBIENTALES COMO MODELADORES.

Conocer los cambios en la distribución de las especies, así como los factores que los regulan, y el rango de parámetros bióticos y abióticos que limitan dicha distribución, es clave para definir de manera adecuada su nicho ecológico (Hutchinson 1957). Las variabilidades en la distribución y de las abundancias espaciales y temporales de una población que está o estará potencialmente sometida a explotación, son aspectos muy importantes a conocerse para lograr el manejo óptimo de una pesquería y la sustentabilidad de la población en el tiempo (Firpo 2020).

El conocimiento de la naturaleza de la distribución de las poblaciones marinas relacionada con su ambiente permite dar un primer vistazo de los tipos de procesos ecológicos que regulan las poblaciones y la estructura de las comunidades (Syms 1995). La identificación de estas asociaciones puede mejorar el entendimiento de las influencias y/o preferencias ambientales sobre la distribución de las especies y sus patrones de migración (Rose y Leggett 1988), mejorar las estimaciones de la abundancia y posibilitar un mejor manejo de las pesquerías (Murawski y Finn 1988). Así es como la composición y estructura de las comunidades están influenciadas por muchos factores y son el reflejo de patrones y procesos que ocurren en los espacios y tiempos ecológicos como resultado de la interacción de las especies con el medio ambiente (Diez *et al.* 2018).

La temperatura y la disponibilidad de alimento son posiblemente, los factores que mayor influencia tienen sobre la distribución de muchas especies. En crustáceos, por ejemplo, afectan su desarrollo y crecimiento (Calcagno *et al.* 2003, 2004, Kattner *et al.* 2003, Lovrich *et al.* 2003, Thatje *et al.* 2003, entre otros). En muchas especies de cangrejos la temperatura es crucial ya que los primeros estadios larvales pueden ser sensibles a sus variaciones (Anger *et al.* 2004). La disminución en la

temperatura implica para el organismo, mayor tiempo para alcanzar un determinado estado de desarrollo (sea desarrollo larval o la madurez sexual) pero también en general, tamaños mayores de los ejemplares (Firpo 2020). Por otro lado, la disponibilidad de alimento (por ejemplo, la presencia de materia orgánica en los fondos) también es un factor determinante de la distribución y la estructura de la comunidad (Grassle y Morse-Porteous 1987).

Munida gregaria ha sido investigada en diferentes zonas del Mar argentino. En el Canal Beagle ha sido ampliamente estudiada (Lovrich *et al.* 1998, Tapella 2002, Tapella *et al.* 2002, Romero 2003, Pérez Barros *et al.* 2008, Diez *et al.* 2012, entre otros). En el bentos, se han registrado valores máximos de densidad puntual de ~ 10.290.000 ejemplares/mn² en el Estrecho de Magallanes (Gutt *et al.* 1999), ~ 5.007.800 ejemplares/mn² en el Canal Beagle (Tapella 2002) que corresponden al 94% del número de decápodos capturados por red de arrastre (Pérez-Barros *et al.* 2004) y ~ 17.000.000 ejemplares/mn² (Ravalli *et al.* 2016).

M. gregaria es, en el sur de la plataforma continental argentina, uno de los principales componentes de la captura incidental en las pesquerías de merluza y langostino (Villarino *et al.* 2002, Roux 2008). Por ejemplo, en el 2014, junto con el Sergestidae *Pelos petrunkevitchi* constituyeron el 88,2% de la fauna acompañante de langostino en el GSJ (Souto y Gilberto, 2014). Su densidad ha comenzado a incrementarse significativamente a partir del año 2008, momento en el cual se reportó la presencia del morfotipo *gregaria* en el bentos del golfo (Ravalli y Moriondo 2009), donde hasta el momento sólo se había registrado el morfotipo bentónico *subrugosa* (Vinuesa 2007). Este registro coincide con la ocurrencia de agregaciones pelágicas en el GSJ y en el Canal Beagle en el mismo año (2008) lo que respaldaría la idea de una expansión poblacional (Diez 2016a). La proporción de ambos morfotipos de *M. gregaria* ha presentado distintos cambios en los últimos años. Hasta el año 2005 en el Golfo San Jorge, sólo se encontraba presente el morfotipo *subrugosa* de hábitos bentónicos (Vinuesa 2005).

Ambos morfotipos de *Munida gregaria* coexisten en el GSJ, registrándose incrementos en sus concentraciones desde el 2008 (Ravalli y Moriondo 2009). Desde el punto de vista comercial/pesquero, sus diferencias morfológicas resultan indistinguibles y ante una eventual explotación pesquera sobre ese recurso ambos morfotipos serían objeto de extracción (como son hoy pescados como parte de la fauna acompañante). Sin embargo, resulta importante analizar a largo plazo su abundancia y distribución relativa considerando ambos morfotipos, así como su relación con las variables que puedan generar cambios cíclicos en densidades relativas. Estos resultados nos permitirán comprender la dinámica poblacional a largo plazo de la especie y el posible impacto de su extracción.

1.4 MADUREZ SEXUAL MORFOMÉTRICA. UN MÉTODO ALTERNATIVO DE ANÁLISIS

Comprender la historia de vida de una especie implica realizar una estimación realista de parámetros como el inicio de la madurez sexual, los cambios en el crecimiento alométrico y las edades en las que ocurren cada uno de estos procesos (Gerhart y Bert 2008).

La estimación de la madurez sexual es uno de los parámetros básicos para describir la estructura y la dinámica de una población (Pinheiro y Fransozo 1998). El tamaño y la edad a la que los individuos alcanzan la madurez sexual y el período de vida durante el cual son sexualmente activos definen el *momento ontogenético* de la reproducción (Hartnoll 1978, Donaldson *et al.* 1981, González-Gurriarán *et al.* 1995, Gerhart y Bert 2008).

En los crustáceos decápodos, se distinguen al menos 3 aspectos de la madurez sexual: la madurez gonadal (también denominada fisiológica), la madurez morfométrica (sobre la base de los caracteres sexuales secundarios) y la madurez funcional (Sainte-Marie *et al.* 1995, López Greco 1997, López Greco y Rodríguez 1999, Sampedro *et al.* 1999, entre otros). La madurez morfométrica está representada por el cambio de la relación alométrica entre los tamaños de ciertas partes del cuerpo (Goshima *et al.* 2000, Watters y Hobday 1998, Sampedro *et al.* 1999, Hartnoll 2017) como resultado de una adaptación para la reproducción, ya sea el apareamiento o la posterior incubación de huevos (González-Pisani *et al.* 2017). El tamaño al que sucede dicho cambio se denomina talla *morfométrica* de madurez (Teissier 1960, Watters y Hobday 1988, entre otros). Esto implica que el crecimiento relativo entre los caracteres que se están estudiando no es constante y podría ser positivo en una etapa de crecimiento y negativo en otra denotando cambios corporales por encima y por debajo de un estándar, respectivamente (Huxley y Teissier 1936).

Un crustáceo normalmente muestra al menos dos fases de crecimiento relativo: una fase juvenil y una fase adulta (Hartnoll 1969, 1978). Los caracteres sexuales secundarios generalmente considerados para el análisis de la madurez morfométrica en crustáceos decápodos por ejemplo son aquellos directamente relacionados con la cópula o la incubación de los huevos, por ejemplo, la longitud de los primeros pleópodos en los machos (gonópodos) y el ancho máximo del abdomen en las hembras. También se considera el tamaño de los quelípedos, principalmente en los machos, por sus funciones durante el cortejo, los comportamientos agonísticos por el acceso a las hembras y el apareamiento propiamente dicho ya que suelen participar en los abrazos de pre y post cópula (Lee y Seed 1992, López Greco y Rodríguez 1999, Creasey *et al.* 2000, Pérez Barros *et al.* 2011, Thiel y Lovrich 2011, entre otros).

Los métodos usuales para estimar la madurez sexual desde el punto de vista morfométrico requieren suposiciones *a priori* sobre las formas de las relaciones de crecimiento relativo (Watters y Hobday 1998). El modelo de regresión utilizado habitualmente para este propósito ha sido la función potencia $y = ax^b$ (Huxley 1950), también conocida como “ecuación del crecimiento alométrico”, donde la constante “ b ” indica el patrón de crecimiento. El tamaño en que ocurre la madurez sexual generalmente se estima como el punto de intersección en el eje X en el que se encuentran las líneas de regresión de dos fases (Somerton 1980). Esto implica la suposición *a priori* de que la trayectoria del crecimiento relativo bajo estudio debe tener necesariamente un único punto de quiebre o inflexión. De lo contrario se forzará un punto de intersección intermedio que puede ser significativamente distinto de los puntos de cambio “reales” (Farías *et al.* 2014). Una manera de evitar dichas subestimaciones en los tamaños de madurez morfométrica es aplicando un método basado en *splines* (*spline-based method*) de Watters y Hobday (1998) ligeramente modificado por Farías *et al.* (2014). Este método agrupa los datos, calcula su valor medio, luego ajusta un modelo de *spline* suavizado que se visualiza como la trayectoria de crecimiento durante la ontogenia del “individuo promedio” y por último selecciona las dimensiones cuyas *splines* sean significativamente diferentes a una la línea recta, lo cual indica que su tasa de crecimiento no es constante.

El proceso de maduración sexual no tiene una secuencia definida en cuanto a las tres formas de considerar o analizar la madurez (Tapella 2002, Corgos y Feire 2006, González-Pisani *et al.* 2017). La madurez gonadal o fisiológica y la madurez funcional pueden no coincidir, por lo que una no debería definir a la otra (Corgos y Freire 2006). El tamaño en la madurez fisiológica y morfométrica también pueden no coincidir.

En el caso de *Munida gregaria* hasta el momento solo se ha determinado el tamaño de primera madurez morfométrica sin distinción de morfotipos en el canal Beagle (Tapella 2002).

1.5 LAS VARIABLES REPRODUCTIVAS

La información biológica sobre una especie (como la dinámica reproductiva, la inversión energética en la reproducción) que es explotada comercialmente o investigada por ser un potencial recurso pesquero, tiene importantes implicancias en la dinámica de sus poblaciones, en la biogeografía, en la continuidad de la especie y en su potencial de expansión (Kozlowski 1991, Kuparinen y Merilä 2007, Hjelset 2012, Thiel *et al.* 2012, Lambert 2013, Hernández 2018, Militelli *et al.* 2020). El conocimiento de la producción de huevos evaluado como el número de puestas, número de huevos por puesta y éxito de la eclosión entre otros parámetros, es esencial para estimar el potencial reproductivo, el tamaño futuro

del stock de una población y su dinámica espacio-temporal (Wenner y Kuris 1991, Ramírez-Llodra 2002, Cobo y Okamori 2008, González-Pisani *et al.* 2014).

La fecundidad (usualmente definida como el número de huevos por puesta, NH) está en general correlacionada positivamente con el tamaño de las hembras (Corey y Reid 1991, Tapella *et al.* 2002, 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y González-Pisani 2011, entre otros) y es uno de los parámetros más importantes en la historia de vida de una especie (Aiken y Waddy 1980). Para lograr estimaciones confiables de la fecundidad individual se requiere el conocimiento de al menos dos tipos de datos: el tamaño de las puestas y el número de puestas producidas por hembra durante un periodo reproductivo (Dellatorre y Barón 2008).

Se han descripto diferentes estimaciones en la fecundidad de la siguiente manera: el conteo de los oocitos maduros en el ovario representa la *fecundidad potencial*, el conteo de huevos sujetos a los pleópodos representa la *fecundidad realizada* y el conteo de juveniles o larvas eclosionadas representa la *fecundidad actual* (Corey 1987a, Corey *et al.* 1991).

Las oscilaciones de la temperatura, disponibilidad de alimento y oxígeno disuelto, entre otros factores pueden desencadenar variaciones en las características reproductivas de las especies (Mashiko 1990, Hancock *et al.* 1998). Las hembras ovígeras de algunas especies de invertebrados marinos han mostrado que ajustan sus estrategias reproductivas a las condiciones ambientales prevalentes (Moran y McAlister 2009). Muchas especies de crustáceos demersales son también afectadas fuertemente por las condiciones oceanográficas. Las diferencias encontradas en los parámetros reproductivos de *Munida gregaria* en las diferentes localidades estudiadas a lo largo de la costa argentina probablemente reflejen condiciones ambientales contrastantes de dichas ubicaciones (Varisco 2013). Se han estudiado variaciones locales o temporales de la inversión reproductiva de la especie (Tapella 2002, Tapella *et al.* 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y González-Pisani 2011, Varisco 2013) pero no existen estudios comparativos relativos a la caracterización de la fecundidad de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de la especie en diferentes estaciones y años.

1.6 OBJETIVO GENERAL

Analizar los patrones de distribución espacio-temporal y sus posibles factores modeladores, la fecundidad y la madurez sexual en *Munida gregaria* que permitan una mayor comprensión de las diferencias entre morfotipos y de su rol ecológico en las tramas tróficas que integra en el Golfo San Jorge. Asimismo, dado que esta especie es parte de la captura incidental del langostino, conocer

aspectos biológicos de su ciclo de vida permitirá comprender, evaluar y proponer posibles estrategias para reducir el impacto que podría tener su eventual sobre pesca.

1.6.1 Objetivos particulares

1. Analizar la variabilidad espacio-temporal de la abundancia y la distribución de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge, caracterizar posibles diferencias dependientes del morfotipo e identificar las asociaciones entre variables ambientales y biológicas.
2. Profundizar el entendimiento de la biología reproductiva de ambos morfotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge, mediante la estimación de la talla de la madurez morfométrica.
3. Estimar y comparar los parámetros de inversión energética en reproducción de *Munida gregaria* a través del análisis de la fecundidad realizada y otras variables para comprender posibles diferentes estrategias entre morfotipos.

1.7 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

La tesis se encuentra organizada en 6 capítulos. En el **Capítulo 1** se introduce brevemente un marco teórico de la especie en estudio, el área de estudio, la distribución y abundancia de los morfotipos y su relación con las variables ambientales y, por último, las variables reproductivas fecundidad y madurez morfométrica. Cada uno de los subsiguientes capítulos corresponde a un objetivo particular, con su correspondiente introducción, metodología, resultado y discusión. En el **Capítulo 2** se evalúa el patrón de la distribución y abundancia de *Munida gregaria* para ambos morfotipos en el Golfo San Jorge y la influencia de factores ambientales sobre su distribución. En el **Capítulo 3** se estima la madurez sexual morfométrica de ambos morfotipos de *Munida gregaria* sobre la base de diferentes caracteres, utilizando un método alternativo a los que suelen utilizarse en la literatura. En el **Capítulo 4** se analiza la producción de huevos en ambos morfotipos a partir del análisis de muestras interanuales tanto costeras como de profundidad intentando identificar las principales variables asociadas a la variación del número de huevos y realizar la comparación con los análisis de otras poblaciones a lo largo de su rango de distribución latitudinal. El **Capítulo 5** integra todos los resultados obtenidos en el trabajo de tesis en una conclusión/síntesis general. Todas las referencias bibliográficas utilizadas en los capítulos se listan por orden alfabético al final del Capítulo 5.

CAPÍTULO 2

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LOS MORFOTIPOS DE *MUNIDA* *GREGARIA* EN EL GOLFO SAN JORGE: FACTORES AMBIENTALES COMO MODELADORES

LOS RESULTADOS DEL PRESENTE CAPÍTULO HAN SIDO PARCIALMENTE PUBLICADOS
COMO:

RAVALLI C., FIRPO C. Y LÓPEZ GRECO L. 2022. DINÁMICA TEMPORAL DE LA
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *MUNIDA GREGARIA* EN EL GOLFO SAN JORGE:
EVALUACIÓN DE LARGO PLAZO DE SUS MORFOTIPOS. INFORME DE INVESTIGACIÓN
INIDEP N°49/2022, 28PP.

2.1 INTRODUCCIÓN

Los estudios pesqueros para estimar la abundancia de poblaciones se han convertido en un pilar al proporcionar datos independientes de la pesca que permitan determinar el estado de las poblaciones de peces y monitorear los ecosistemas. Conocer los cambios en la distribución de las especies, así como los factores que los regulan, y el rango de parámetros bióticos y abióticos que limitan dicha distribución, es clave para definir de manera adecuada su nicho ecológico (Hutchinson 1957). Las variabilidades en la distribución y de las abundancias espaciales y temporales de una población que está o estará potencialmente sometida a explotación, son aspectos muy importantes a conocerse para lograr el manejo óptimo de una pesquería y la sustentabilidad de la población en el tiempo (Firpo 2020). Esto es posible si se cuenta con la información biológica pertinente para diseñar estrategias que favorezcan dicha sustentabilidad y, mejor aún, si se cuenta con esta información antes de comenzar con la explotación comercial (Tapella 2002).

Las especies que poseen una marcada estabilidad en su distribución espacial son en general más vulnerables a la sobrepesca, ya que muchas veces las tasas de explotación de pesca dirigidas a las zonas detectables de altas densidades, pueden superar los niveles de reclutamiento y producir como resultado un desbalance negativo en las biomassas. En estos casos, el registro de los cambios en la distribución puede ser un indicativo de alerta temprana respecto a la depleción del stock (Hutchings 1996, Nishida y Booth 2001). Por eso y otros motivos hubo en los últimos años mayor interés en generar conocimiento sobre las variaciones interanuales en la distribución y el tamaño de los stocks (Kruse *et al.* 2001, Jensen y Miller 2005). Algunos cangrejos, por ejemplo, se caracterizan por una distribución espacial contagiosa delimitada por zonas de transición con densidades muy reducidas e incluso nulas (Firpo *et al.* 2017a). Forman agregaciones sociales denominadas “pods” que persisten durante todo el año y que están constituidas por individuos de determinada edad o sexo (Dew 2010). Este comportamiento por ejemplo fue observado en juveniles de centolla (Cárdenas *et al.* 2007) así como en el king crab (*Paralithodes camtschaticus*), tanner crab (*Chionoecetes bardi*), y otros cangrejos Majoidea (Stevens 1990, Sampedro y González-Gurriarán 2004, Gardner 1999). Entre las funciones que se adjudican a estas agregaciones se encuentran: localizar individuos del sexo opuesto, reducir la predación durante los períodos más vulnerables como la muda, y aumentar la probabilidad de alimentación y apareamiento (Firpo 2020).

La heterogeneidad del ambiente físico resultante de diferentes procesos (erosión, hidrodinámica, sedimentación, entre otros) puede generar importantes procesos biológicos y ecológicos (reclutamiento, depredación, competencia) que pueden influir sobre el patrón de distribución espacial de las poblaciones marinas (Zeng 2007, Hernández Bové 2010, Firpo *et al.* 2017a, Torres Alberto *et al.* 2021,

González Pisani y López Greco 2021). Se han realizado numerosos estudios sobre este tema (Dunning *et al.* 1995, Hanski y Simberloff 1997, Roa y Tapia 2000, Firpo 2020, Torres Alberto *et al.* 2021, entre otros) que permitieron ampliar la mirada sobre la dinámica de las poblaciones naturales, su distribución espacial y la relación que existe con el ambiente donde se desarrollan.

La integración de la información espacial y poblacional en modelos demográficos de evaluación biológica, ha posibilitado un gran avance en la conservación de los recursos (Quinn *et al.* 1998). Se desarrollaron en los últimos tiempos diferentes modelos poblacionales holísticos que integran las características biológicas y ecológicas de una especie (Fournier *et al.* 1998, Pope *et al.* 2001, entre otros). El conocimiento de la naturaleza de la distribución de las poblaciones marinas relacionada con su ambiente permite dar un primer vistazo de los tipos de procesos ecológicos que regulan las poblaciones y la estructura de las comunidades (Syms 1995).

La identificación de estas asociaciones puede mejorar el entendimiento de las influencias y/o preferencias ambientales sobre la distribución de las especies y sus patrones de migración (Rose y Leggett 1988), mejorar las estimaciones de la abundancia y posibilitar un mejor manejo de las pesquerías (Murawski y Finn 1988). En ambientes marinos, las descripciones de patrones espaciales y temporales generan nuevas hipótesis ecológicas y aportan a un mejor conocimiento de procesos naturales. En este contexto, la composición y estructura de las comunidades están influenciadas por muchos factores y son el reflejo de patrones y procesos que ocurren en los espacios y tiempos ecológicos como resultado de la interacción de las especies con el medio ambiente (Fortin y Dale 2005, White *et al.* 2010).

La temperatura y la disponibilidad de alimento son posiblemente, los factores que mayor influencia tienen sobre la distribución de muchas especies. En crustáceos, por ejemplo, la temperatura afecta su desarrollo y crecimiento (Lovrich *et al.* 2003, Calcagno *et al.* 2003, 2004, Kattner *et al.* 2003, Thatje *et al.* 2003, entre otros). También puede ser crucial para los primeros estadios larvales, que son sensibles a sus variaciones (Anger *et al.* 2004, Lebour 1930 y 1931, Huss 1935, Gore 1979). El efecto de la temperatura, en la mayoría de los invertebrados marinos, influye directamente en el grado de diferenciación de las poblaciones (Jablonski 1986, Russo *et al.* 1994, Silva y Russo 2000).

Por otro lado, la disponibilidad de alimento (por ejemplo, la presencia de materia orgánica en los fondos) también es un factor determinante de la distribución y la estructura de la comunidad (Grassle y Morse-Porteous 1987). El hecho de que los galateideos tengan hábitos omnívoros parece favorecer su abundancia en ambientes bentónicos, ya que pueden aprovechar una gran variedad de fuentes alimenticias como detritos, pequeñas piezas de algas rojas y verdes, algunas diatomeas y algas

unicelulares, partes de pequeños crustáceos, huevos, gasterópodos, nematodos, foraminíferos, e incluso algunos pedazos grandes de tejido animal y vegetal (Nicol 1932, Romero *et al.* 2004).

Munida gregaria es uno de los crustáceos decápodos más abundantes del Océano Atlántico Sudoccidental y uno de los componentes más importantes de la biomasa del macrozoobentos austral, constituye alrededor del 50% de la misma (Arntz *et al.*, 1999). En el Mar Argentino, se puede encontrar en toda la plataforma continental argentina, desde la costa al borde del talud y desde los 35°S hasta el archipiélago fueguino (55°S) (Diez *et al.* 2016). Aquí, los primeros datos biológicos de la especie surgen de las observaciones de Mathews (1932) y Rayner (1935).

La especie ha sido investigada en el Canal Beagle (Lovrich *et al.* 1998, Tapella 2002, Tapella *et al.* 2002, Romero 2003, Pérez Barros *et al.* 2008, Diez *et al.* 2012, entre otros). En el Golfo Nuevo se estudiaron la reproducción y el desarrollo embrionario de la especie (Dellatorre y Barón 2008, Dellatorre y González-Pisani 2011). Rasgos de la distribución y abundancia de *Munida gregaria* fueron abarcados con diferentes metodologías en distintas localidades de la costa argentina y los canales fueguinos (Gorny y Retamal 2000, Tapella 2002, Galván *et al.* 2008, Ravalli *et al.* 2010, 2013, 2016, Varisco 2013). En el Golfo San Jorge (GSJ) se han estudiado la reproducción (Vinuesa 2007, Ravalli *et al.* 2020, 2021, Varisco 2013), el rol trófico (Vinuesa y Varisco 2007, Funes 2020), la alimentación (Varisco 2006, Varisco y Vinuesa 2007, Funes et. al 2018), la ocurrencia de juveniles pelágicos (Varisco y Vinuesa 2010), la distribución y abundancia diferencial de ambos morfotipos y su uso de hábitat (Ravalli *et al.* 2010, Ravalli *et al.* 2013, Ravalli *et al.* 2016), su expansión en todo el rango de su distribución geográfica (Diez *et al.* 2016a) y la ubicación del nicho isotópico de individuos de los morfotipos pelágico y bentónico (Funes *et al.* 2018).

En el Golfo San Jorge, Roux y Piñero (2006) indican que las concentraciones más importantes de langostillas ocurren en los sectores sur y centro del golfo. En el 2014, junto con el Sergestidae *Peisos petrunkevitchi* constituyeron el 88,2% de la fauna acompañante de langostino en el GSJ (Souto y Gilberto, 2014). Su densidad se incrementó significativamente a partir del año 2008, momento en el cual se reportó la presencia del morfotipo *gregaria* en el bentos del golfo (Ravalli y Moriondo 2009), donde en las últimas décadas sólo se había registrado el morfotipo bentónico *subrugosa* (Vinuesa 2007). Este registro coincide con la ocurrencia de agregaciones pelágicas en el GSJ y en el Canal Beagle en el mismo año (2008) lo que respaldaría la idea de una expansión poblacional (Diez *et al.* 2016a). La proporción de ambos morfotipos de *M. gregaria* ha presentado distintos cambios en los últimos años (Ravalli *et al.* 2016).

Probablemente una de las razones del éxito de las langostillas en diferentes entornos sea su capacidad para utilizar muchos recursos alimenticios diferentes. Las langostillas pueden ser alimentadores de depósitos, depredadores, carroñeros, carnívoros, herbívoros, alimentadores de fitoplancton o incluso caníbales ocasionales (Funes 2018). Las langostillas pelágicas se alimentan de partículas en suspensión, mientras que la mayoría de las langostillas bentónicas son alimentadores de depósitos con la opción de consumir alimentos animales como carroñeros o depredadores; las especies de aguas poco profundas también pueden pastar en macroalgas o fitodetritos (Garm y Høeg 2001, Longhurst *et al.* 1967, Nicol 1932, Romero *et al.* 2004).

Como especie forrajera, *Munida gregaria* en el hemisferio sur y en particular en el Golfo San Jorge, junto con el langostino *P. muelleri* y anfípodos consumen fito y zooplancton (Funes 2018, Vinuesa y Varisco 2007, Roux *et al.* 2009) y son presas comunes de decenas de especies depredadoras (Sánchez y Prenski 1996, Copello *et al.* 2008). En particular *Munida gregaria* es presa extendida de varios mamíferos marinos (Koen Alonso *et al.* 2000, D'Agostino 2017), peces óseos y cartilaginosos (Sánchez y Prenski 1996, Belleggia *et al.* 2017),cefalópodos como *Illex argentinus* (Vinuesa y Varisco 2007) y de los cangrejos litódidos *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Comoglio y Amin 1996). También pueden ser la principal presa de pingüinos y cormoranes (Clausen y Putz 2003, Schiavini *et al.* 2005, Ravalli 2005, Michalik *et al.* 2010, Scioscia *et al.* 2014). **Esto la convierte en una de las especies más importantes en los principales flujos de energía entre la base y la cima del sistema, conectando a los productores primarios directamente con los predadores tope, lo cual acortaría el tamaño efectivo de la red y volvería a los flujos de energía más eficientes a lo largo de la misma** (Romero *et al.* 2004, Lovrich y Thiel 2011, Diez *et al.* 2016a, Funes *et al.* 2018).

La langostilla *Munida gregaria* representa un componente abundante de la biomasa pelágica y bentónica del GSJ (Ravalli *et al.* 2010, Varisco 2013, Diez *et al.* 2016a, Trobbiani 2019) y es importante continuar con el seguimiento de la continuidad en el aumento de su abundancia y el esperable incremento de su significancia ecológica en el ecosistema.

En función de lo previamente mencionado, el **objetivo** de este capítulo es analizar el patrón de la distribución y abundancia de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge durante las campañas estivales desde 2009 a 2020 e identificar las influencias y/o preferencias ambientales sobre la distribución de la especie. Esta información podría permitir cierto grado de predicción de su posible expansión o retracción a futuro.

En el marco de dicho objetivo se plantearon las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: La distribución y la abundancia relativa de los morfotipos de *Munida gregaria* están influenciadas por variables ambientales.

Hipótesis 2: Los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de *Munida gregaria* poseen diferentes patrones de distribución y abundancia en el Golfo San Jorge.

2.2 MATERIALES Y METODOS

2.2.1 Muestreos

Se colectaron muestras de langostilla provenientes de los lances de pesca realizados en 9 campañas de investigación. En la tabla 2.1 se detalla años, mes y buque utilizado. Todas correspondieron a “**Campañas de evaluación del recurso langostino (*Pleoticus muelleri*) temporada estival**” realizadas en el marco de los proyectos de investigación del INIDEP de este recurso en el área comprendida entre los 43º - 47º S y 65º - 67º O (Figura 2.1).

Tabla 2.1 Campañas de evaluación de langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) realizadas en el GSJ donde se realizaron los lances de pesca de los que fueron tomadas las muestras de langostilla como parte de la captura incidental.

AÑO	MES	CAMPAÑA	BUQUE
2009	Enero/Febrero	OB0109	BIP Oca Balda
2010	Enero/Febrero	OB0110	BIP Oca Balda
2011	Enero/Febrero	AE0111	BP Alvarez Entrena
2013	Enero/Febrero	OB0113	BIP Oca Balda
2014	Enero/Febrero	OB0114	BIP Oca Balda
2017	Marzo	BS0117	BP Bogavante Segundo
2018	Marzo	BS0118	BP Bogavante Segundo
2019	Marzo	BS0119	BP Bogavante Segundo
2020	Marzo	BS0120	BP Bogavante Segundo

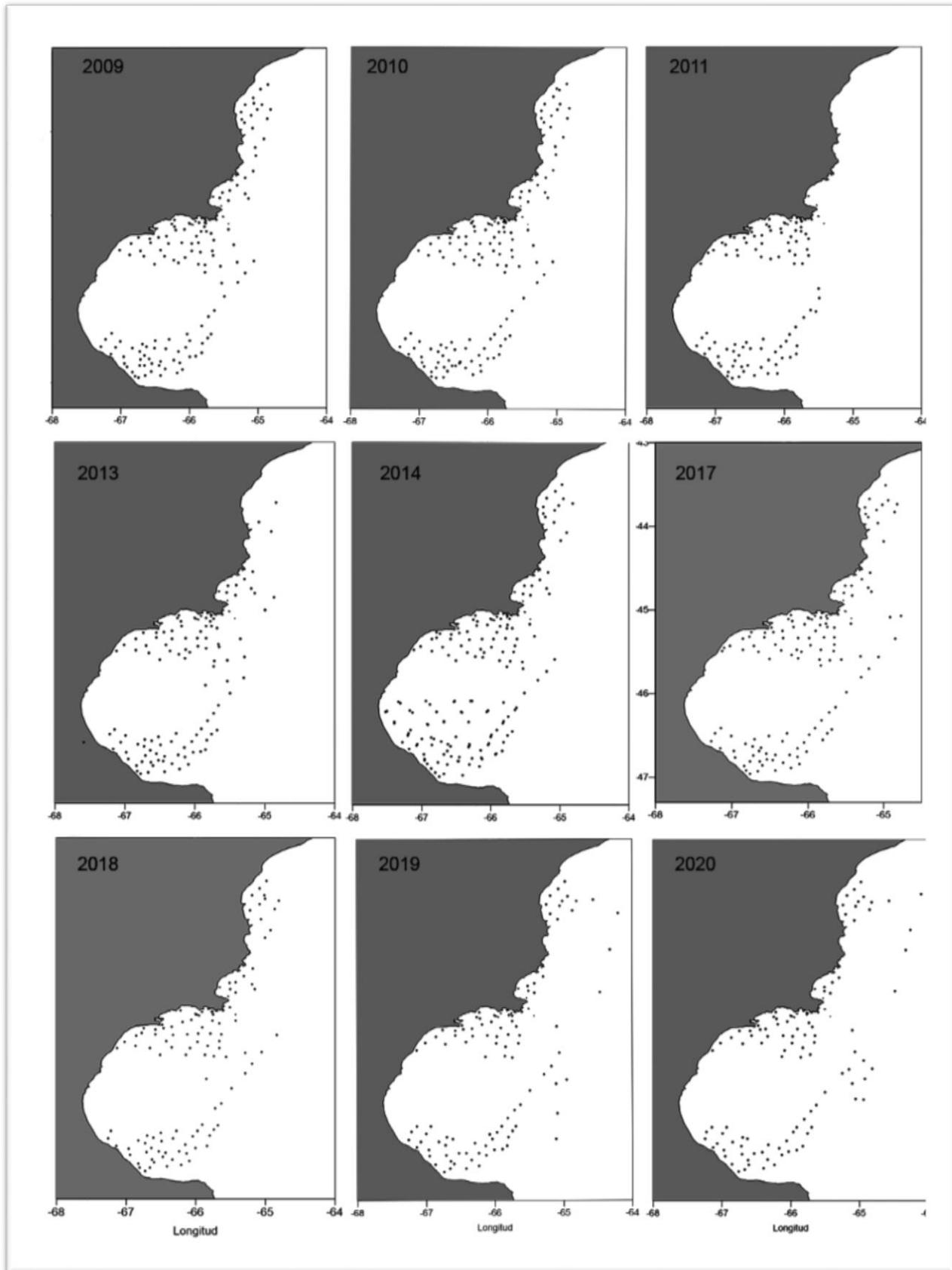


Figura 2.1: Área de muestreo, Golfo San Jorge y sector de plataforma adyacente (45° - 47° S / 65° - 67° O) donde se realizaron los lances de pesca entre los años 2009 y 2020.

Los ejemplares de ambos morfotipos de *Munida gregaria* (Figura 2.2) fueron colectados mediante una red de arrastre tipo tangonera comercial (Figura 2.3) con abertura de malla de 55 mm en el cuerpo y una camisa interna de pezzale de 20 mm y las capturas fueron estimadas por el método de área barrida. Los lances estuvieron dirigidos a la captura de langostino siendo la langostilla parte de la fauna acompañante del mismo.



Figura 2.2 Morfotipos *subrugosa* y *gregaria* de *Munida gregaria* en vista dorsal (arriba), medición utilizada para registrar la lonitud del caparazón (LC) y diferenciación visual en vista ventral de machos y hembras (abajo).

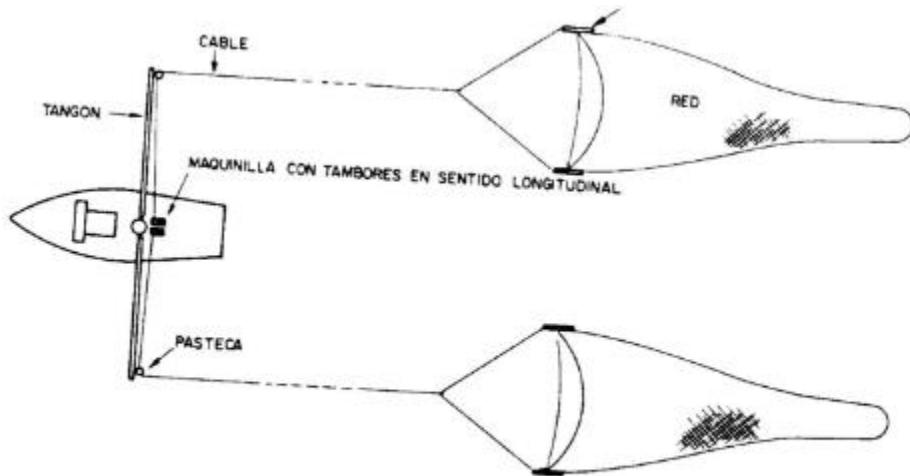


Figura 2.3 Esquema de un barco langostinero operando durante una maniobra de arrastre (Reproducida de SPARRE, P. y S.C. VENEMA. 1997).

2.2.2 Mediciones de parámetros ambientales

Se utilizaron los datos de temperatura, salinidad y profundidad registrados por un CTD (marca: Sea-Bird 911) (Figura 2.4) en un total de 115 (2009), 118 (2010), 65 (2011), 78 (2013) y 98 (2014) estaciones oceanográficas muestreadas en las primeras cinco campañas estudiadas. Además, fueron colectadas muestras de agua de mar en superficie y en la columna de agua para la posterior determinación de la concentración de clorofila *a* lo que se realizó en un espectrofluorómetro Perkin Elmer LS-3 por el método fluorométrico de Holm-Hansen *et al.* (1965) con modificaciones (Lutz *et al.* 2010) en el laboratorio de Biotoxicidad y Producción Primaria del INIDEP.



Figura 2.4 Maniobra de CTD realizada durante una de las estaciones oceanográficas a bordo del BIP Oca para registrar datos de temperatura, profundidad y salinidad.

2.2.3 Análisis estadísticos

Con el fin de comprender si existe una relación entre la distribución y abundancia de la especie/morfotipos con las variables ambientales y biológicas en la zona, se realizaron los análisis estadísticos abajo detallados para los 5 primeros años de muestreo.

Se efectuó un análisis exploratorio preliminar para cuantificar el grado de colinealidad de las **covariables ambientales** (profundidad, clorofila de superficie y de fondo, temperatura de superficie y de fondo, salinidad de superficie y de fondo) y **biológicas** (densidad de langostino y morfotipo *subrugosa*) que consistió en la realización de *scatter matrix plots* y el cálculo de los factores de Inflación de la Varianza (VIF) (Zuur *et al.* 2009). En el cálculo de los VIF se utilizó un procedimiento llamado “paso a paso”, el cual consistió en la eliminación de la variable con mayor VIF (>3) en cada paso, repitiendo el procedimiento hasta obtener todos los valores de los VIF inferiores al valor de corte (<3). Posteriormente se eliminaron aquellas variables colineales y los valores anómalos observados.

Para el análisis de los datos de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* y las variables ambientales se desarrollaron los siguientes modelos: **M1** se llamó al Modelo Aditivo Generalizado (GAM) (Hastie y Tibshirani, 1990), considerando sólo los valores de densidad positivos, es decir, diferentes a cero, transformados mediante Box-Cox a los efectos de normalizar la variable respuesta (family = normal, link = identidad). Este modelo se utilizó para determinar relaciones entre la densidad de ambos morfotipos y las variables ambientales y/o biológicas.

El modelo **M2** fue utilizado con el objetivo de determinar relaciones entre la probabilidad de presencia de ambos morfotipos y las variables ambientales. Se ajustó un GAM a los datos de presencia-ausencia (family =binomial, link =log). En el modelo de presencia-ausencia de la fase bentónica del morfotipo *gregaria* se utilizaron como covariables biológicas las densidades del morfotipo *subrugosa* y del langostino patagónico (número de individuos por milla náutica cuadrada) conjuntamente con las variables ambientales.

Genéricamente, los modelos considerados en (M1) y (M2) se pueden expresar en la forma:

$$\phi(E(y)) = \mu + AÑO + \sum_k s_k(x_k) \quad (1)$$

Siendo:

E : operador “Esperanza Matemática”.

ϕ : la función de enlace (link function).

y : la transformación de Box-Cox de la abundancia relativa en el caso (M1) o la variable que toma los valores 0 o 1 al considerar sólo la presencia/ausencia en el caso (M2).

El término derecho de la relación (1) incluye el intercepto μ y las funciones de suavizado s_k unidimensionales, correspondientes a cada variable ambiental x_k . Se incluye además el factor categórico año, para incorporar los posibles cambios de abundancia a lo largo de los años.

Para seleccionar el modelo se consideró un procedimiento “paso a paso”, evaluando modelos alternativos en términos del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson 2002). Inicialmente se calculó la *devianza* explicada por cada covariable por separado más lo explicado por el factor año. Como modelos alternativos se consideraron los modelos obtenidos incluyendo cada

covariable por vez, incorporándolas en los sucesivos modelos comenzando con la de mayor devianza explicada, luego la siguiente con mayor devianza explicada y así sucesivamente hasta la última.

El análisis estadístico se realizó utilizando el programa de distribución libre R (<http://www.R-project.org/>). En particular los GAM se implementaron considerando la función gam de la librería mgcv del R. Los resultados fueron considerados estadísticamente significativos cuando $p<0,02$ (Zuur *et al.* 2009).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Distribución y abundancia relativas de los morfotipos

Munida gregaria fue capturada como parte de la captura incidental de langostino en diferentes porcentajes en cada año (Figura 2.5). Los resultados evidenciaron que la especie representada por ambos morfotipos estuvo presente tanto en el sur (al sur de los 46º S) como en el norte (al norte de los 46º S) del GSJ (Figuras 2.6 y 2.8) con fluctuaciones en sus abundancias durante los años analizados (Figuras 2.7 y 2.8).

Durante los primeros 5 años se observó una alternancia en la proporción relativa de los morfotipos y durante los últimos cuatro el morfotipo *gregaria* siempre fue más abundante en promedio que el morfotipo *subrugosa* (Tabla 2.2). En cuanto a la ubicación de los morfotipos dentro del golfo, se observó la presencia de ambos tanto en el norte como en el sur del mismo en todos los años excepto en el 2009 en el que el morfotipo *gregaria* estuvo presente sólo en el sur, donde en 7 de los 9 años analizados se observó mayor proporción de éste y en el norte en 6 de los 9 años se observó una mayor proporción de *subrugosa* (Tabla 2.3 y Figura 2.5).

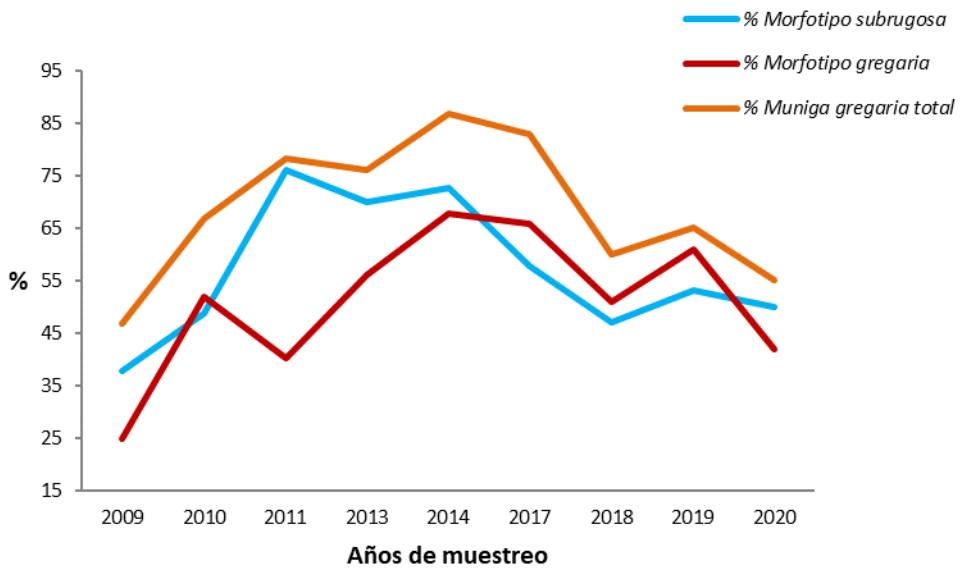


Figura 2.5 Porcentajes de ambos morfotipos de *Munida gregaria* y de la especie como captura incidental en las capturas de los lances realizados durante las campañas de langostino durante los nueve años de estudio.

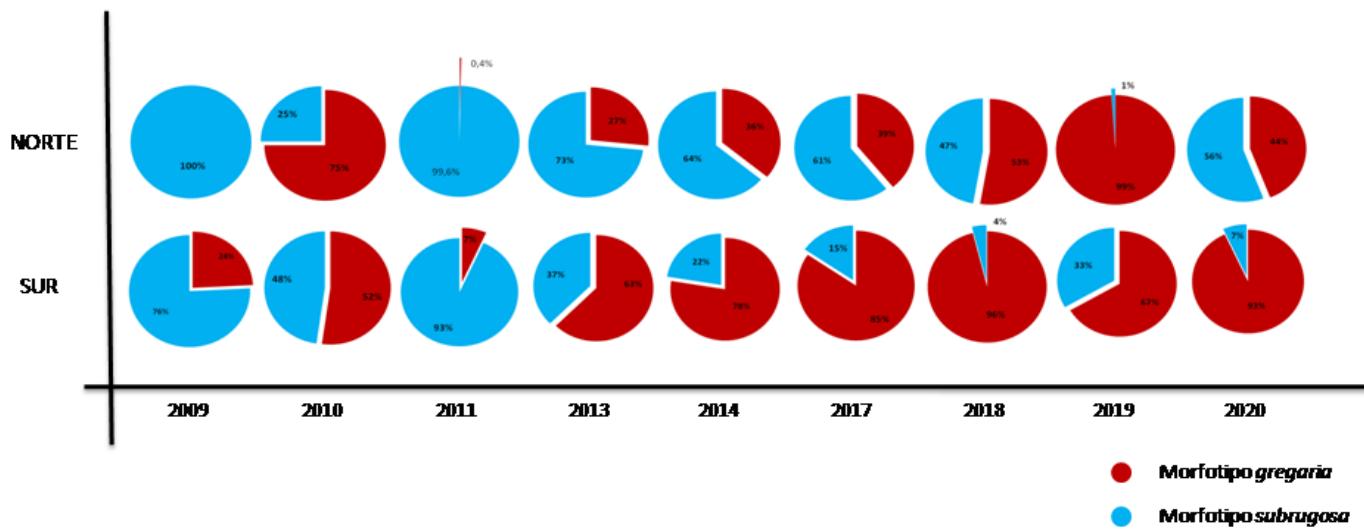


Figura 2.6 Porcentajes de ambos morfotipos de *Munida gregaria* por sector (norte y Sur) del Golfo San Jorge durante los años analizados.

Tabla 2.2 Densidades promedio expresadas en número de individuos por milla náutica cuadrada, de ambos morfotipos y de la especie *M. gregaria* en verano durante los años analizados. Los números resaltados indican las mayores densidades para cada año.

AÑO	Morf. <i>gregaria</i>	Morf. <i>subrugosa</i>	<i>M. gregaria</i>
2009	11621,92	60359,60	71981,53
2010	213171,47	104782,00	317953,48
2011	11070,26	391726,82	411142,97
2013	49722,18	80899,083	118284,55
2014	245932,95	59576,42	327234,30
2017	134601,81	120172,49	254774,31
2018	96357,49	8714,85	105072,35
2019	1017071,85	20700,18	1037772,04
2020	64194,65	17027,30	80440,97

Tabla 2.3 Densidades promedio expresadas en número de individuos por milla náutica cuadrada, de ambos morfotipos de *Munida gregaria* y de la especie, en el Norte y en el Sur del Golfo San Jorge durante los nueve años de estudio. Los números resaltados indican las mayores densidades para cada año y para cada zona.

NORTE										
<i>gregaria</i>	0,00	253558,42	2032,03	33293,61	17375,40	110898,11	8952,55	1724948,30	17165,80	
<i>subrugosa</i>	39227,50	84399,03	521900,46	91669,06	30930,34	172406,88	8024,12	19063,81	21694,71	
SUR										
<i>gregaria</i>	29884,94	149706,28	19907,65	70257,89	447074,42	174634,74	243453,62	45799,52	135311,44	
<i>subrugosa</i>	93567,21	136812,39	276029,68	42143,26	129203,24	31954,42	9877,29	22945,44	9969,26	

Los registros de abundancias reflejaron valores mayores en las capturas durante los años 2010, 2014 y 2019 (Figura 2.7). En este último, el pico fue más acentuado que en los demás lo que podría adjudicarse a capturas muy abundantes del morfotipo *gregaria* tanto en el sur como en el norte del Golfo (Figuras 2.7 y 2.8).

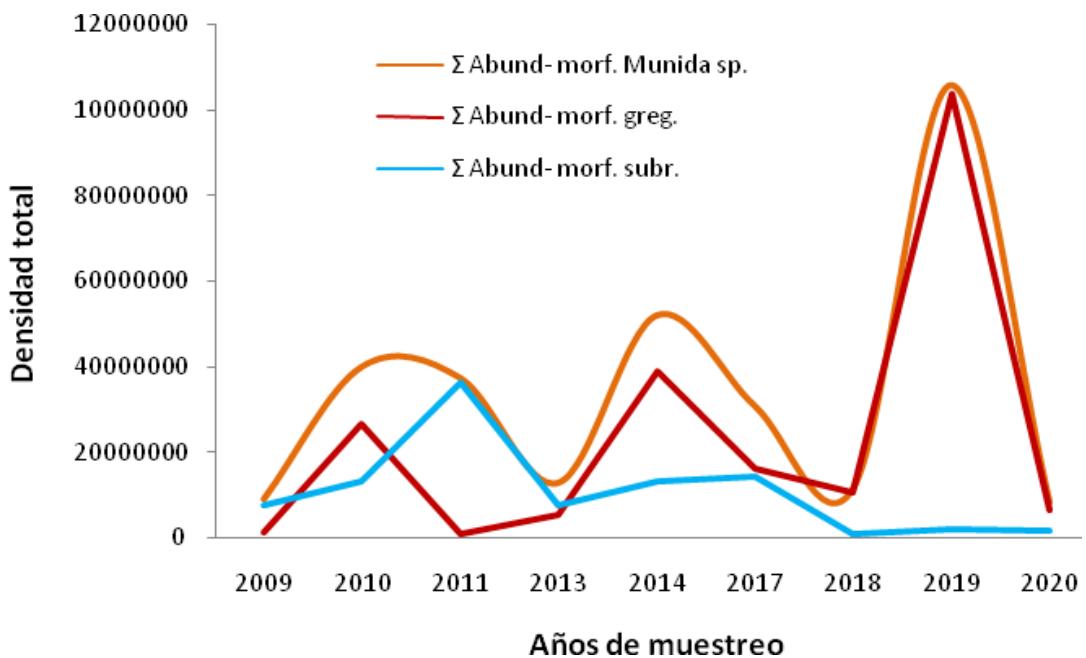


Figura 2.7 Densidades totales (suma de todos los lances) por año de *Munida gregaria* y sus morfotipos, expresadas en número de individuos por milla náutica cuadrada, en las capturas durante los lances de pesca de las campañas de verano del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*).

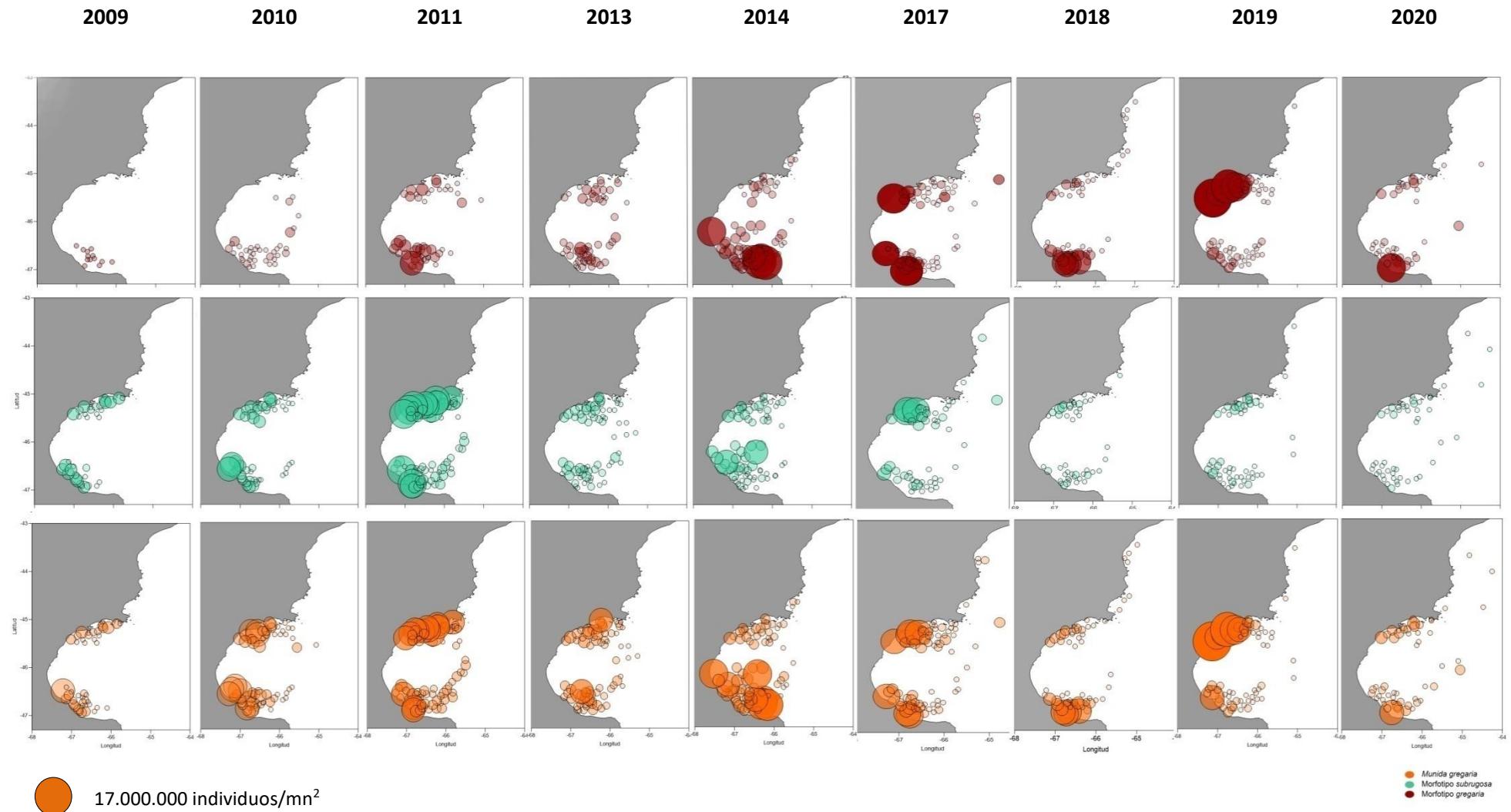


Figura 2.8 Densidades de *Munida gregaria* y sus morfotipos, expresadas en número de individuos por milla náutica cuadrada, en las capturas durante los lances de pesca de las campañas de verano del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) durante los nueve años de estudio. Se muestra la referencia de la densidad máxima registrada.

2.3.2 Estructura de las longitudes de caparazón (LC) y sexos

En 6 de los 9 años analizados tanto las hembras como los machos del morfotipo *subrugosa* evidenciaron tallas modales mayores que las del morfotipo *gregaria*. Las longitudes de los machos siempre fueron superiores a las de hembras (Figura 2.9).

En el morfotipo *subrugosa*, las distribuciones de LC de los ejemplares capturados fueron en general unimodales, excepto para machos en el año 2010. El morfotipo *gregaria* evidenció también distribuciones unimodales en su mayoría excepto en el año 2013 donde una de las modas está claramente representada por ejemplares juveniles que ocupan un rango de tallas de 4 a 8 mm LC, tanto para machos como para hembras. En ambos sexos y morfotipos, las distribuciones de LC de los individuos capturados en la red tangonera se destacaron por tener nula representación de individuos con longitudes de LC mayores a los 30 mm de LC (Figura 2.9).

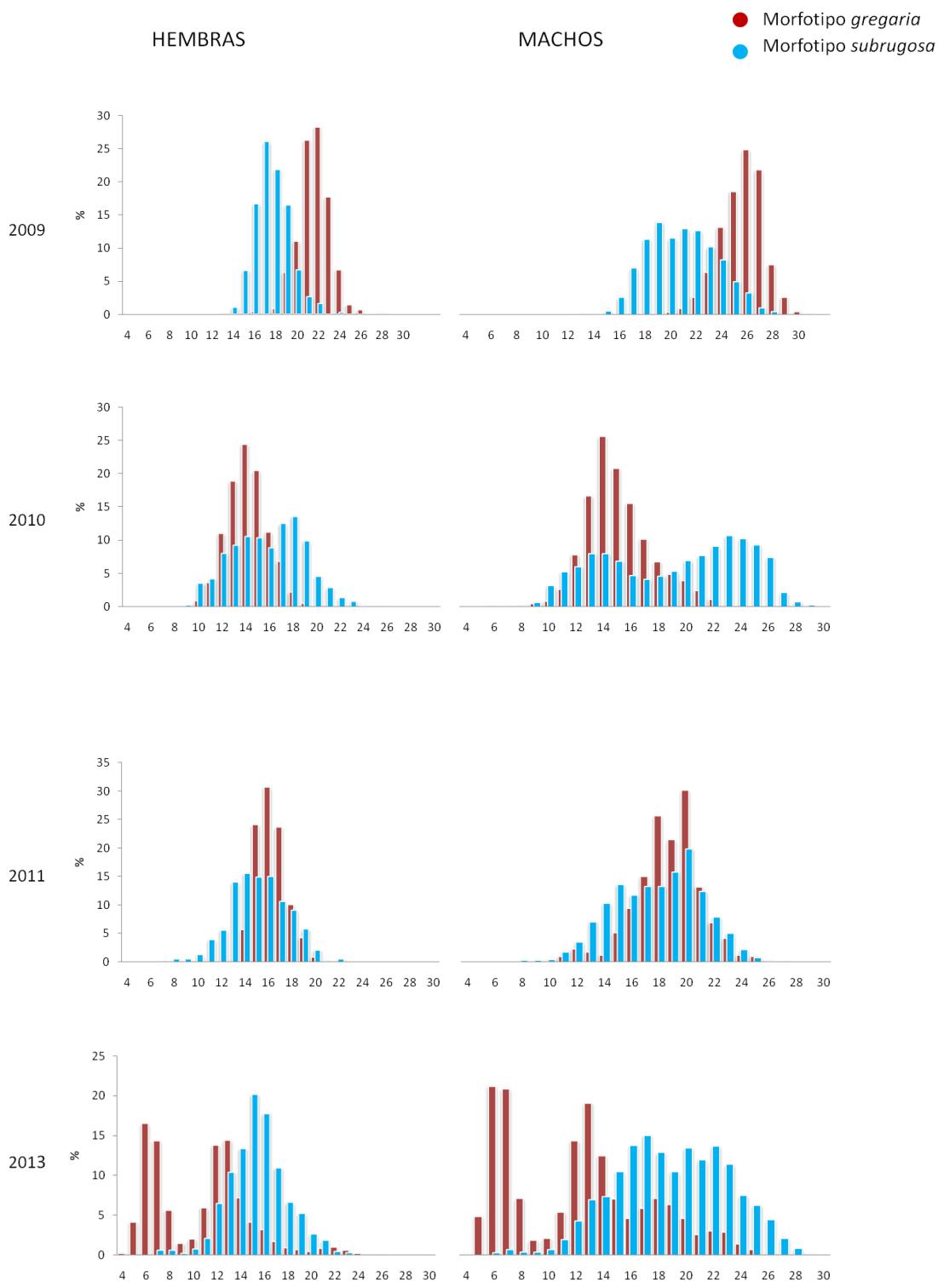


Figura 2.9 Distribución de frecuencia de largo de caparazón de *Munida gregaria* por morfotipo y por sexo capturada durante los años estudiados (continuación en página siguiente)

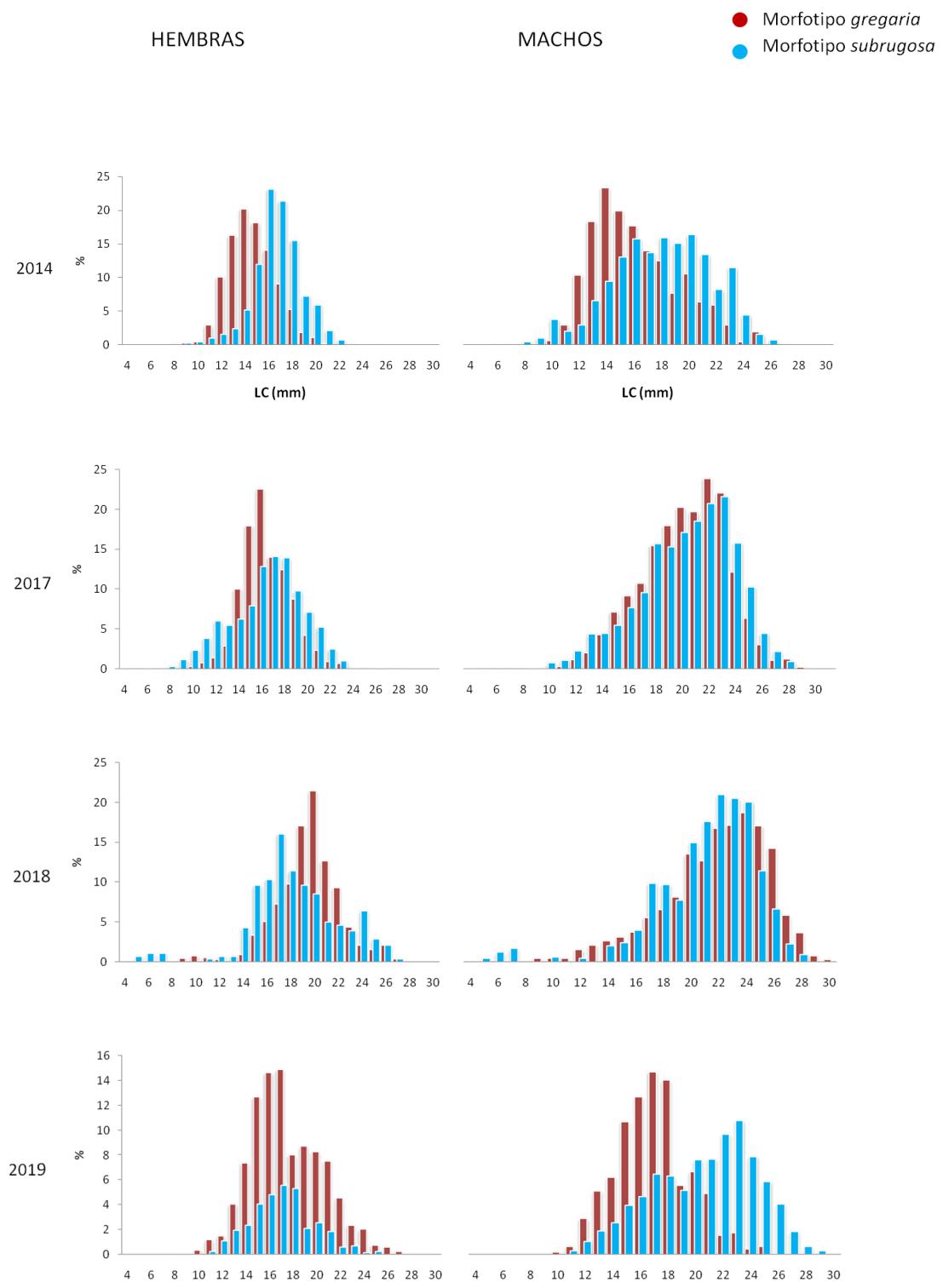


Figura 2.9 Continuación de página anterior

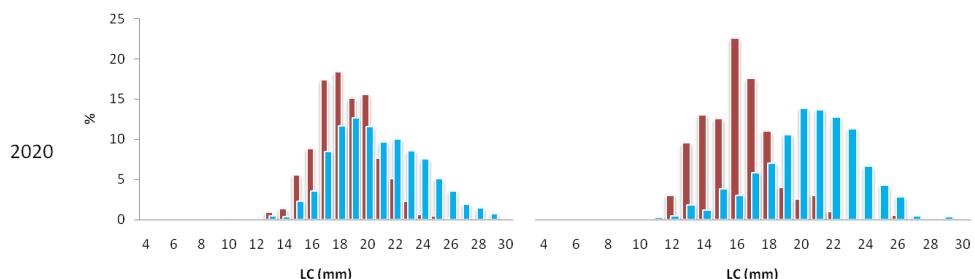


Figura 2.9 Continuación de página anterior

2.3.3 Relación entre la distribución y abundancia de la especie con las variables ambientales y biológicas

Análisis estadístico

a. Morfotipo *gregaria*

a.1 Modelo 1(M¹): densidad

En cuanto a la densidad de este morfotipo el modelo seleccionado usando criterio AIC de Akaike, incluyó las covariables: clorofila *a* de fondo(*claf*), profundidad (*prof*), salinidad de fondo(*sf*), temperatura de superficie(*ts*) y temperatura de fondo(*tf*).

$$M1: \text{año} + s(\text{claf}) + s(\text{prof}) + s(\text{sf}) + s(\text{ts}) + s(\text{tf})$$

De éstas, sólo la **temperatura de fondo tuvo un efecto estadísticamente significativo** ($F=3,98$; $P=0,0103$) **sobre la abundancia relativa del morfotipo *gregaria***. Los suavizadores se consideran significativos si $P<0,02$.

Se observó que la densidad de este morfotipo disminuye con el aumento de la temperatura de fondo en los sitios donde está presente (Figura 2.10A). Por otro lado, las figuras muestran que **las mayores densidades del morfotipo *gregaria* registradas coincidieron con zonas caracterizadas por termoclinas de valores bajos de temperatura** (Figura 2.10B).

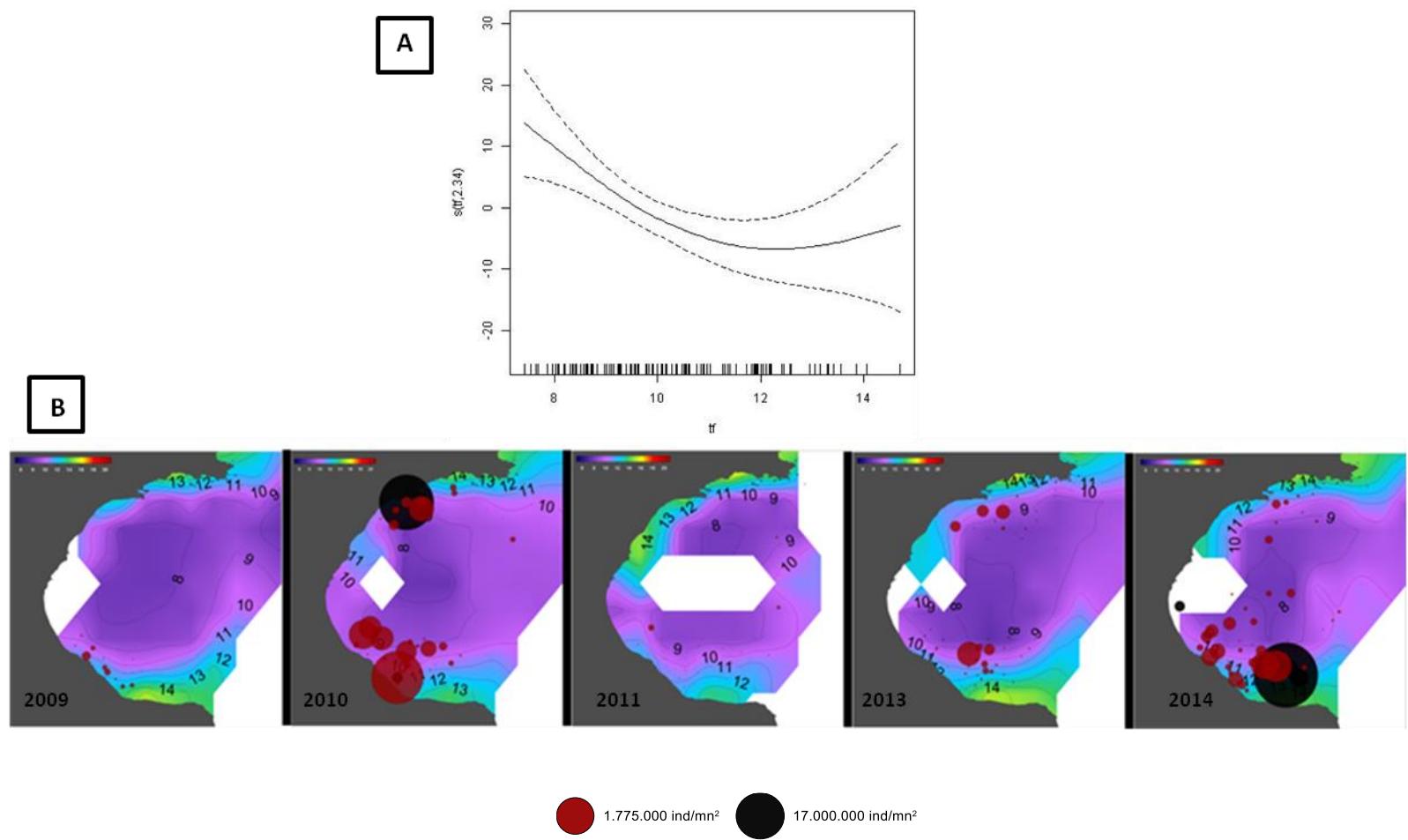


Figura 2.10 A. Suavizador y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la densidad del morfotipo *gregaria* (individuos por milla náutica cuadrada) y el logaritmo natural de la temperatura de fondo (tf).

B. Densidad del morfotipo *gregaria* (individuos por milla náutica cuadrada) registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la temperatura de fondo.

Morfotipo *gregaria*

a.2 Modelo 2 (M^2): presencia-ausencia

El modelo que mejor describe la presencia del morfotipo *gregaria* es el que incluye a la **temperatura superficial**(*ts*), la **densidad del morfotipo subrugosa** (*subrmn2*) y la **densidad de langostino** (*densl*), separándose ampliamente del resto de los mismos ($\Delta AIC > 10$).

$$M2 = \text{año} + s(\text{ts}) + s(\text{subrmn2}) + s(\text{densl})$$

Las tres variables seleccionadas por el AIC tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre la presencia del morfotipo *gregaria* (Tabla 2.4). El resto de las variables no estuvieron presentes en el modelo seleccionado, evidenciando poca importancia en cuanto a su capacidad predictiva de la variable respuesta.

Tabla 2.4 Estadísticos chi-cuadrado para evaluar la significancia estadística de la temperatura de superficie (*ts*), la densidad del morfotipo *subrugosa* y la densidad del langostino en su efecto sobre la presencia/ausencia del morfotipo *gregaria* para los 5 años analizados. Los suavizadores se consideran significativos si $P < 0,02$.

Presencia/ausencia		
VARIABLE	χ^2	P
s(<i>ts</i>)	23,02	5.83e-05
s(<i>subrmn2</i>)	43,62	2.40e-09
s(<i>densl</i>)	12,21	0.000475

La temperatura de superficie reflejó una relación negativa en cuanto a la presencia del morfotipo *gregaria* (Figura 2.11A). Además, se observó que el morfotipo *gregaria* tuvo mayor presencia durante los años con temperaturas más bajas (2010 y 2014) (Figura 2.11B).

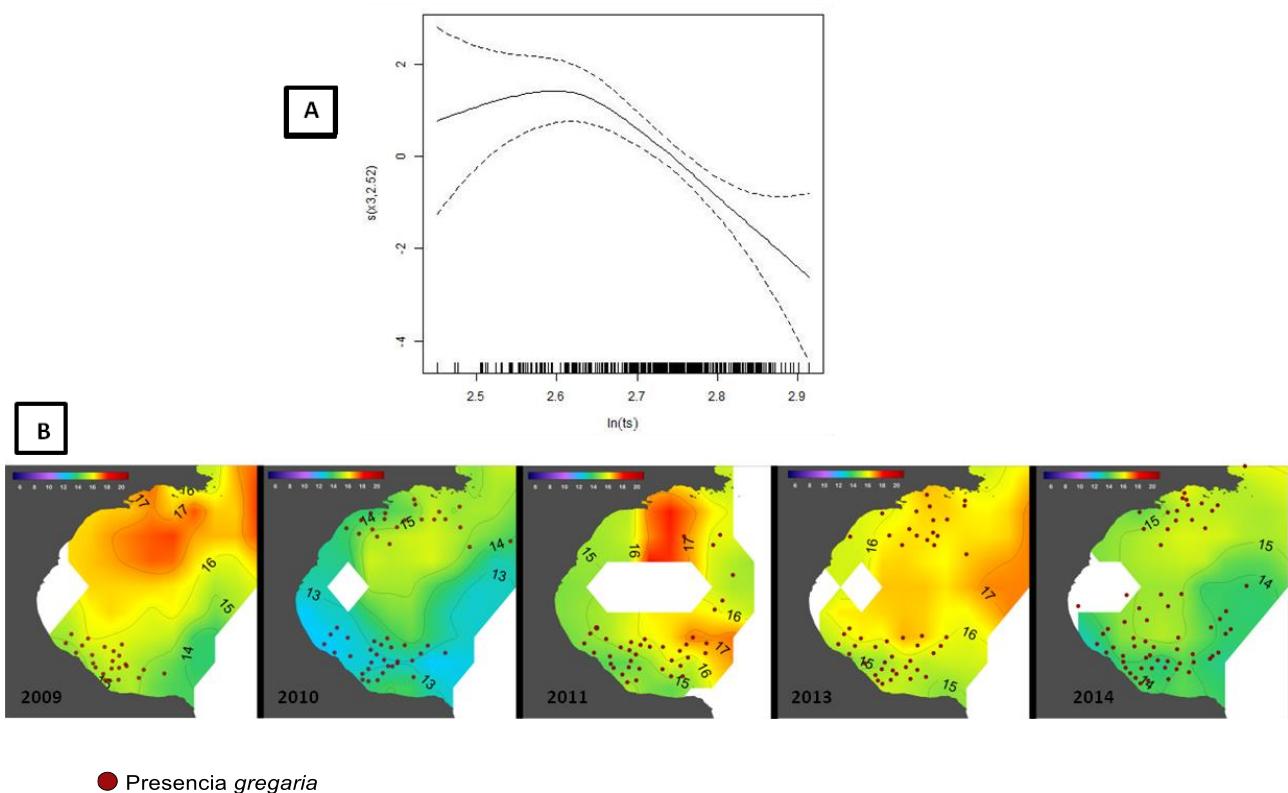


Figura 2.11 A. Suavizador y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la presencia del morfotipo *gregaria* y el logaritmo natural de la temperatura de superficie (ts)

B. Presencia del morfotipo *gregaria* registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la temperatura de superficie (ts).

La relación entre la presencia del morfotipo *gregaria* y la densidad del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) fue positiva, es decir que a medida que aumenta la densidad del mismo, la probabilidad de que el morfotipo *gregaria* estuviese presente también se incrementaba (Figura 2.12A). Cabe mencionar, que en todos los sitios donde estuvo presente *gregaria*, siempre estuvo también presente el langostino (Figura 2.12B).

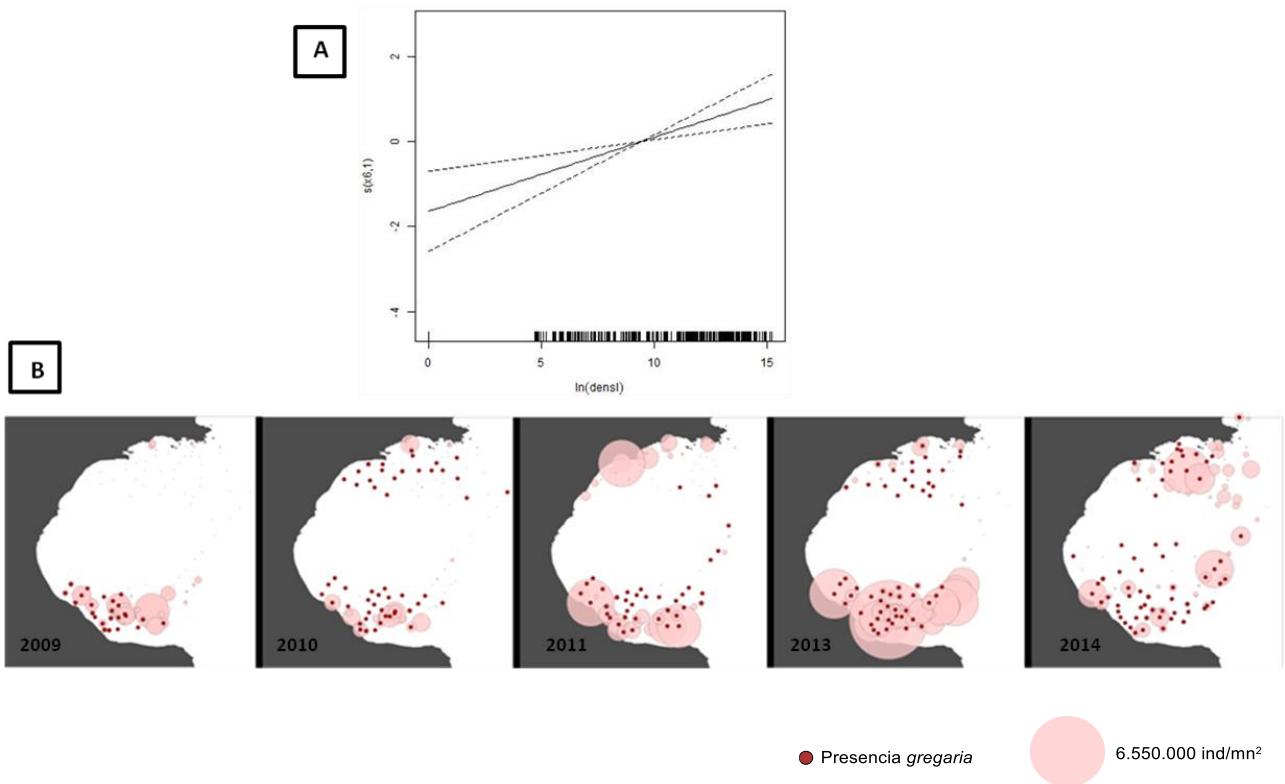


Figura 2.12 A. Suavizador y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la presencia del morfotipo *gregaria* y el logaritmo natural de la densidad de langostino (*densl*).

B. Presencia del morfotipo *gregaria* registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la densidad de langostino (individuos por milla náutica cuadrada).

Respecto a la influencia de la densidad del morfotipo *subrugosa* sobre la probabilidad de presencia del morfotipo *gregaria*, los suavizadores evidenciaron un patrón particular: la probabilidad de presencia de *gregaria* es baja cuando la abundancia relativa de *subrugosa* también lo es, pero en la medida que la abundancia de *subrugosa* se incrementa también lo hace la probabilidad de presencia de *gregaria* hasta alcanzar una probabilidad máxima que luego disminuye en la medida que la abundancia de *subrugosa* sigue aumentando (Figura 2.13A). Esto indicaría la existencia de una situación óptima donde ambos morfotipos pueden coexistir. En 2011, año donde las densidades de *subrugosa* fueron muy altas, las densidades puntuales de *gregaria* fueron mínimas. Los máximos en las abundancias de ambos morfotipos nunca coincidieron ni en tiempo ni en espacio (Figura 2.13B).

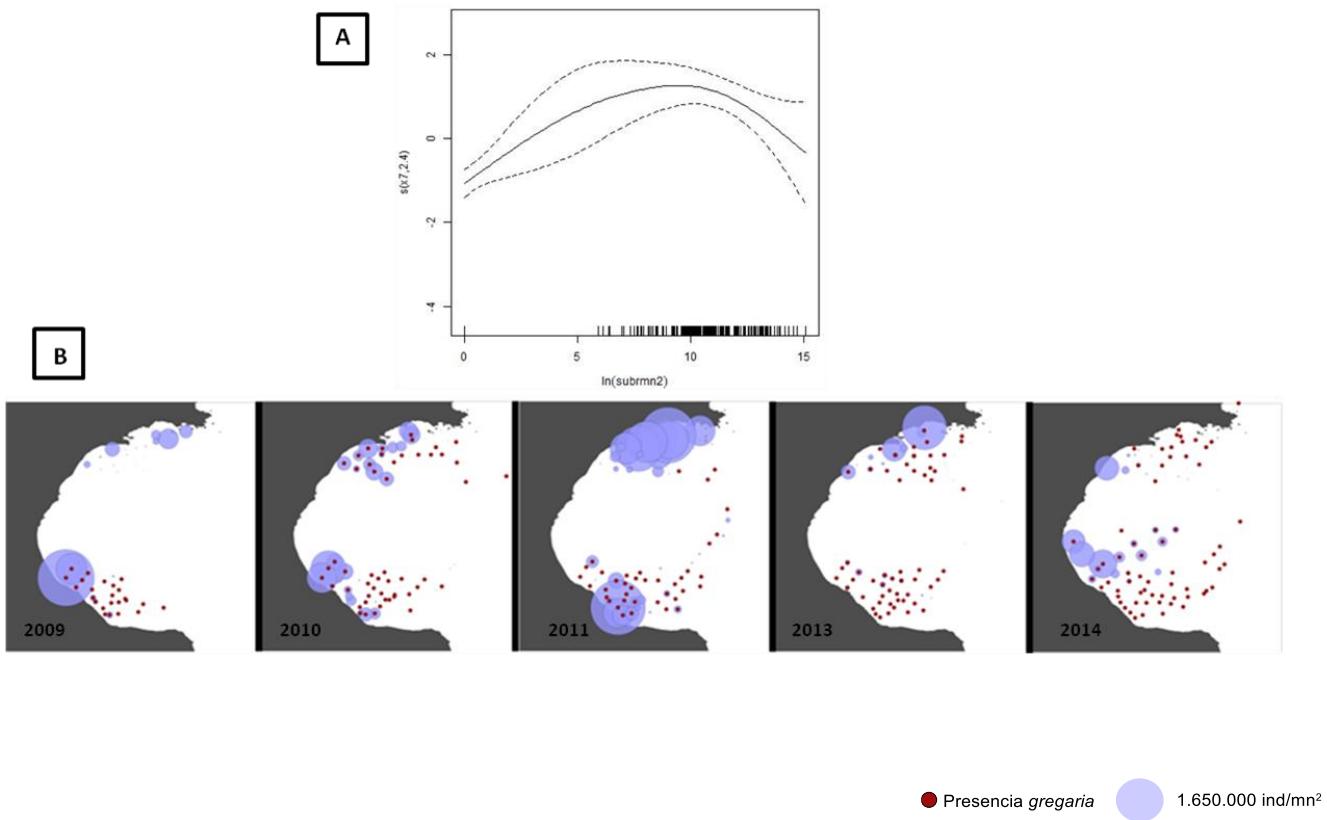


Figura 2.13 A. Suavizador y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la presencia del morfotipo *gregaria* y el logaritmo natural de la densidad del morfotipo *subrugosa*.

B. Presencia del morfotipo *gregaria* registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada).

b. Morfotipo *subrugosa*

En el análisis de los datos del morfotipo *subrugosa* se consideraron dos grupos de años por separados: grupo 1: años 2009 y 2010 y grupo 2: 2011, 2013 y 2014 ya que el porcentaje de ceros (lances de pesca sin captura de *M. gregaria*) del período 2009-2010 fue muy diferente del correspondiente al período 2011, y 2013-2014. Esta consideración se hizo en base a la comparación “a priori” del porcentaje (%) de ceros entre los años utilizando el estadístico de heterogeneidad GH (Sokal y Rohlf, 1979) del cual se desprendió que los años 2009 y 2010 no mostraron entre ellos diferencias significativas ($GH=0,28$, $P=0,5982$) en el porcentaje de ceros, ocurriendo lo mismo con los años 2011, 2013 y 2014 ($GH=3,29$, $P=0,1933$) pero si entre los grupos de años.

Morfotipo *subrugosa*

b.1 Modelos 1a (M^{1a}), y 1b (M^{1b}): densidad

Los modelos que mejor ajustaron para la densidad del morfotipo *subrugosa* en ambos grupos de años incluyeron las variables sf, prof, clas y ts pero en distinto orden de importancia.

M1a (2009-2010): año + s (sf) + s (prof) + s (clas) + s (claf) + s (ts)

M1b (2011; 2013-2014): año + s (claf) + s (prof) + s (ts) + s (clas) + s (sf)

Para el análisis de los datos del morfotipo subrugosa se consideraron los años 2009-2010 y 2011-2013-2014 en forma separada, ya que el porcentaje de ceros del primer periodo fue muy diferente al porcentaje del segundo.

En el modelo llamado M1a todas las covariables excepto *claf* tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre la densidad de *subrugosa*. En el modelo llamado M1b las covariables *prof*, *clas* y *ts* tuvieron un efecto significativo sobre la densidad de *subrugosa* (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Estadísticos F para evaluar la significancia estadística de las variables ambientales y la abundancia relativa del morfotipo *subrugosa* en su efecto sobre la densidad del morfotipo *subrugosa* para los años 2009-2010 (M1a) y 2011, 2013-2014 (M1b). Los suavizadores se consideran significativos si P<0,02.

Modelo		M1a		M1b	
VARIABLE	F	P	F	P	
s(prof)	3,89	0,0046	4,34	0,0004	
s(claf)	2,81	0,1007	0,89	0,3487	
s(clas)	8,35	6,43E-06	3,31	0,0077	
s(ts)	5,27	4,62E-05	4,04	0,0001	
s(sf)	9,77	6,44E-08	0,80	0,4731	

La profundidad se relacionó negativamente con la densidad del morfotipo *subrugosa* durante los 5 años (Figura 2.14), disminuyendo la probabilidad de que la densidad sea alta a medida que aumente la profundidad. La figura 2.14 B muestra que las mayores densidades de *subrugosa* se encuentran asociadas a la costa siendo estas zonas de menor profundidad.

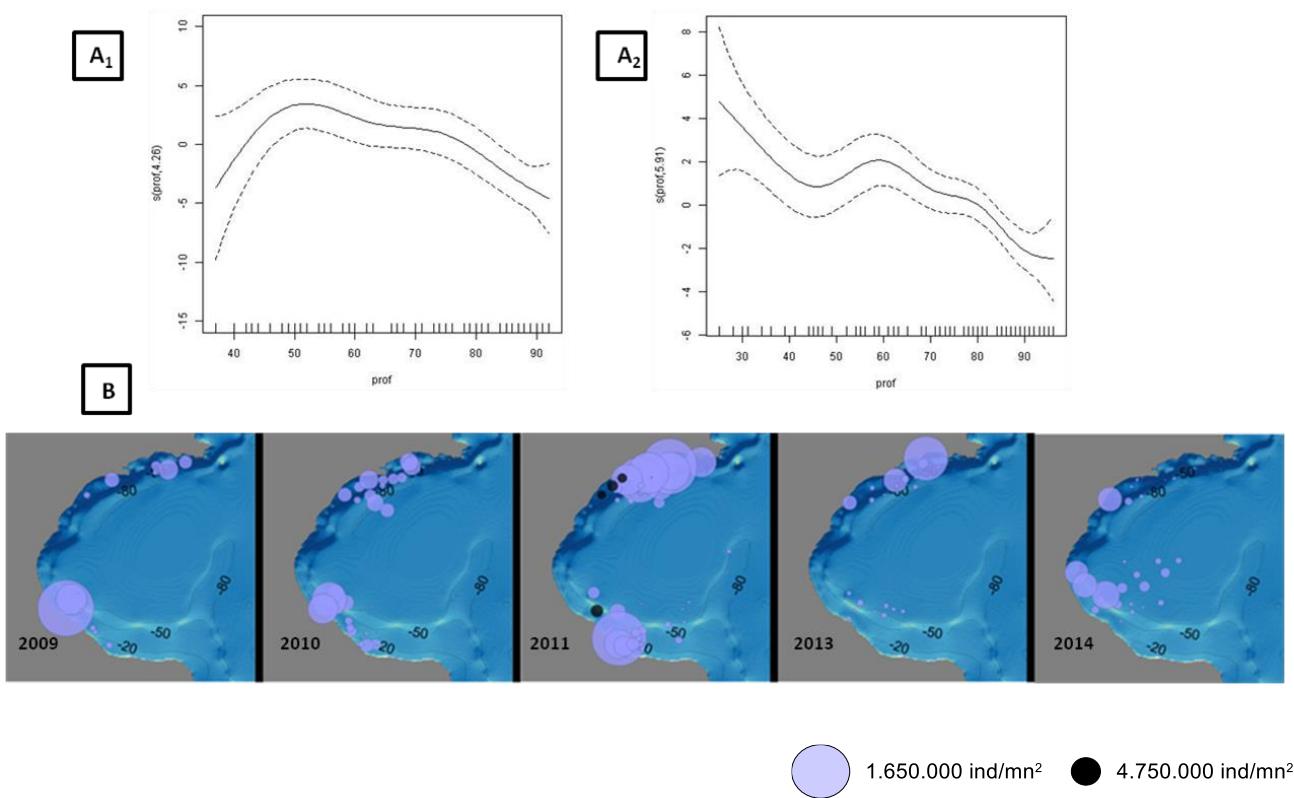


Figura 2.14 A1. Suavizador y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) y la profundidad (prof) durante los años 2009-2010 y A2 durante los años 2011, 2013-2014.

B. Densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la profundidad. Las burbujas negras indican desidades mayores a 4.000.000 individuos/mn².

La concentración de *clorofila a* en superficie (*clas*) reflejó una clara relación inversa con la probabilidad de densidades altas del morfotipo *subrugosa* en los primeros dos años (M1a) (Figura 2.15 A1). En los últimos tres años (M1b) la densidad del morfotipo *subrugosa* aumentó progresivamente hasta un valor de *clas* de 1,13 mg/m³, y a partir de aquí la densidad comenzó a disminuir progresivamente a medida que los valores de *clas* se incrementaban (Figura 2.15A2). En general, la densidad de *subrugosa* y la *clas* no reflejaron un patrón definido a lo largo de los 5 años. Por otra parte, en particular en el año 2010, los valores más altos de densidad de *subrugosa* parecieron estar asociados a los valores más altos de *clas* (Figura 2.15 B).

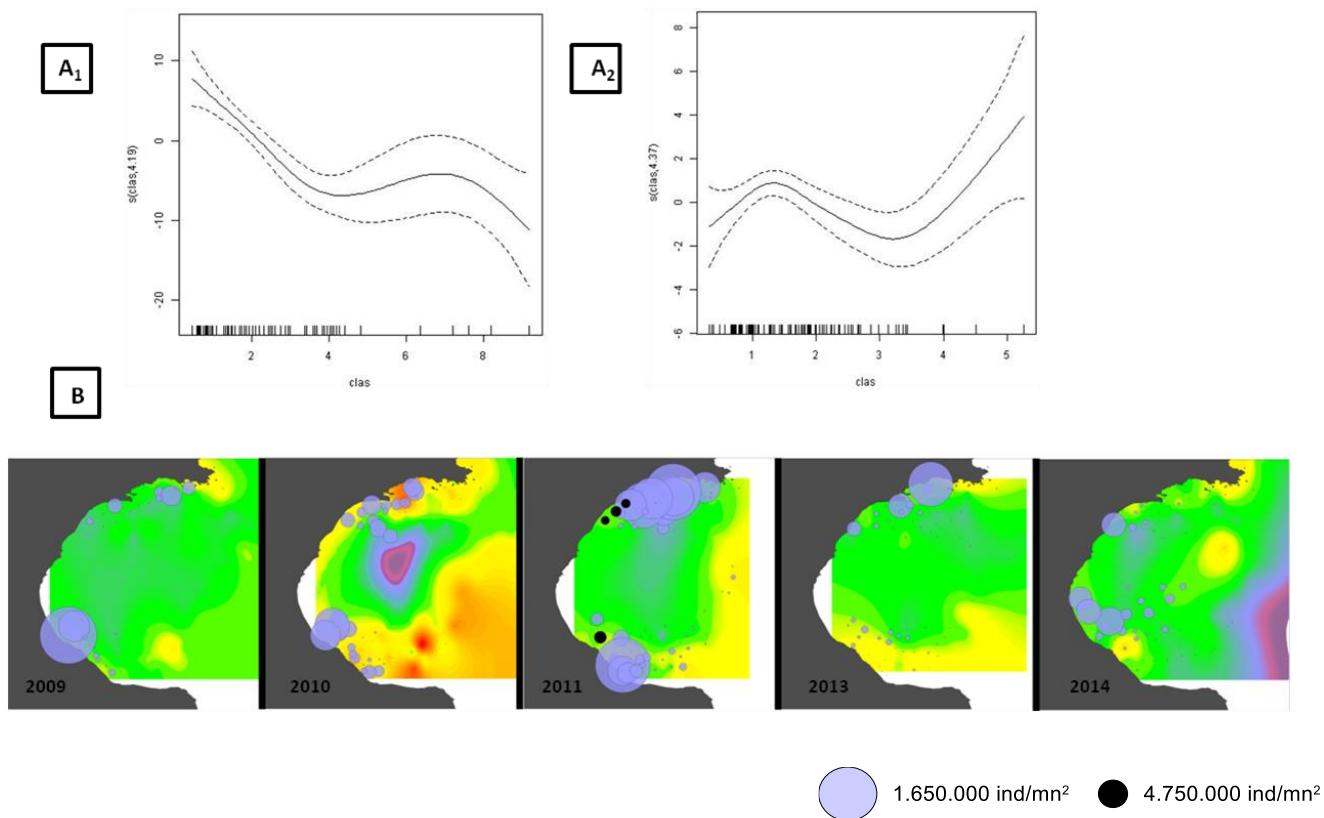


Figura 2.15 A₁. Suavizadores y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) y la *clorofila a* de superficie (*clas*) durante los años 2009-2010 y A₂ durante los años 2011, 2013-2014.

B. Densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) registrada durante los 5 años de estudio y su relación con *clas*.

La relación entre la densidad de *subrugosa* con la temperatura de superficie fue variable: decreciente con fluctuaciones marcadas en los primeros dos años (M1a) (Figura 16 A₁) y positiva en los últimos tres (M1b) (Figura 2.16 A₂). Por otro lado, no se evidenció en las figuras un patrón definido durante los 5 años en cuanto a esta relación (Figura 2.16 B).

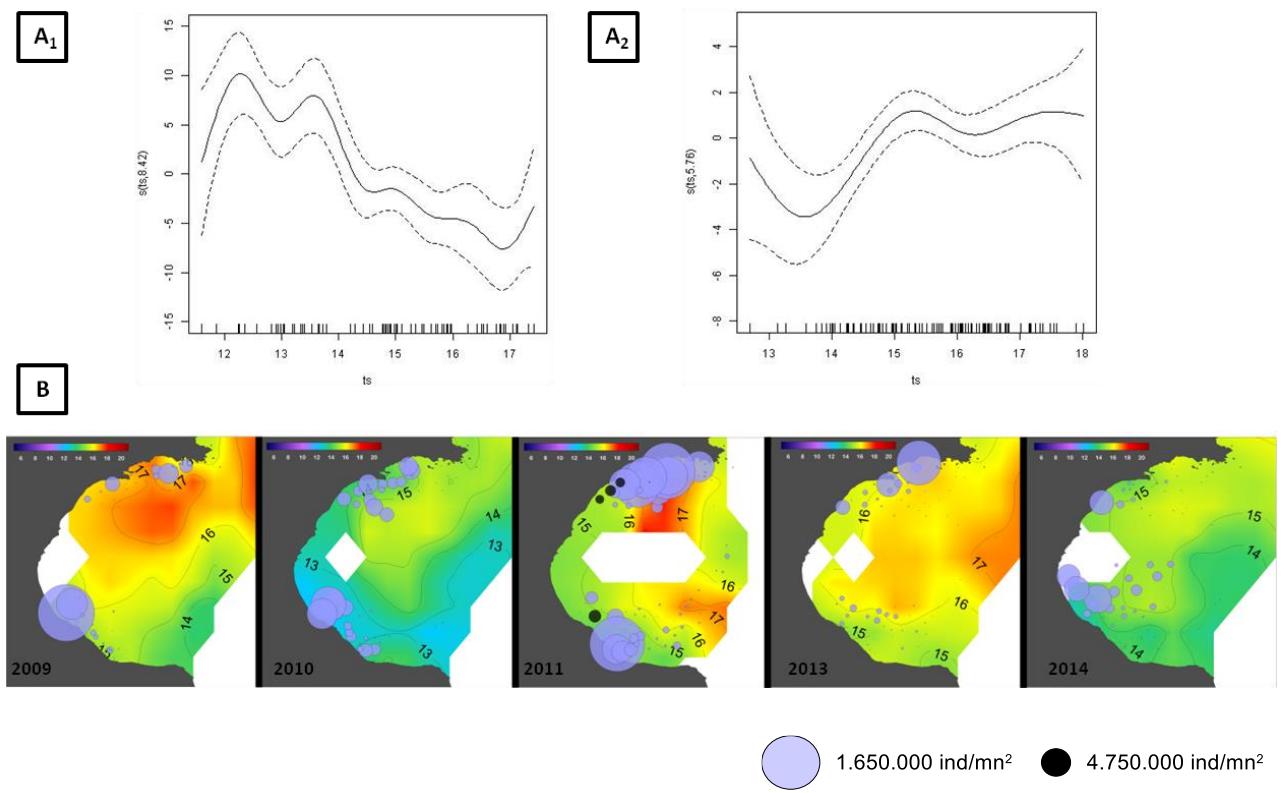


Figura 12.16 A₁ Suavizadores y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) y la temperatura de superficie (*ts*) durante los años 2009-2010 y **A₂** durante los años 2011, 2013-2014.

B. Densidad del morfotipo *subrugosa* (individuos por milla náutica cuadrada) registrada durante los 5 años de estudio y su relación con *ts*.

Morfotipo *subrugosa*

Modelos 2a (M2_a) y 2b (M2_b): presencia-ausencia

En cuanto a la probabilidad de presencia de este morfotipo los modelos que mejor ajustaron para ambos grupos de años fueron los siguientes:

$$M2a: año + s(sf) + s(prof)$$

$$M2b: año + s(claf) + s(sf) + s(proof) + s(clas) + s(ts)$$

En este caso las variables con efecto estadísticamente significativo sobre la probabilidad de presencia del morfotipo coincidieron. Fueron la salinidad de fondo (*sf*) y la profundidad (*prof*).

En los primeros dos años (M2a) la probabilidad de presencia se mantiene en un nivel casi constante con algunas fluctuaciones hasta valores de salinidad de fondo del orden de 33,16‰, mientras que la máxima probabilidad de presencia de *subrugosa* se da en el intervalo 33,16-33,38‰ aproximadamente, con un detrimento a partir de éste en adelante (Figura 2.17 A1). En los últimos 3 años el incremento en los valores de *sf* estuvo acompañado por un incremento en la probabilidad de presencia de *subrugosa*. Las áreas que indican mayor probabilidad de presencia de *subrugosa* se ven asociados valores altos de *sf* (33.4 - 33.5) (Figura 2.17A2) (Figura 2.17B).

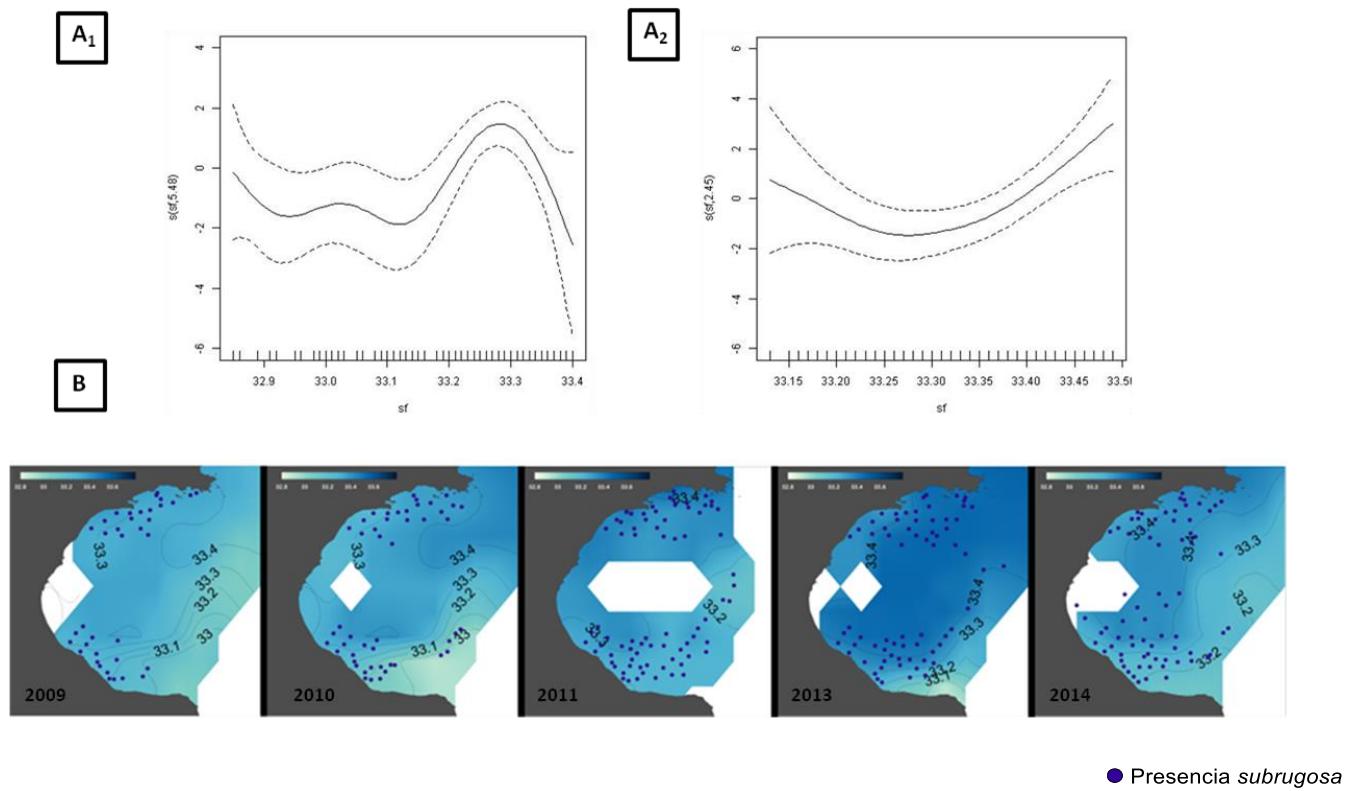


Figura 2.17 A₁Suavizadores y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la probabilidad de presencia del morfotipo *subrugosa* y la salinidad de fondo (*sf*) durante los años 2009-2010 y A₂durante los años 2011, 2013-2014.

B. Presencia del morfotipo *subrugosa* registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la *sf*.

La profundidad se relacionó negativamente con la presencia del morfotipo *subrugosa* durante los años 2009- 2010 (Figura 2.18A₁) y durante los años 2011, 2013-2014 (Figura 2.18A₂). Estos resultados concuerdan con los de densidad, donde se observan registros de mayores densidades y, por consiguiente, mayor probabilidad de presencia del morfotipo *subrugosa* en zonas costeras, donde los valores de profundidad son bajos (Figura 2.18B).

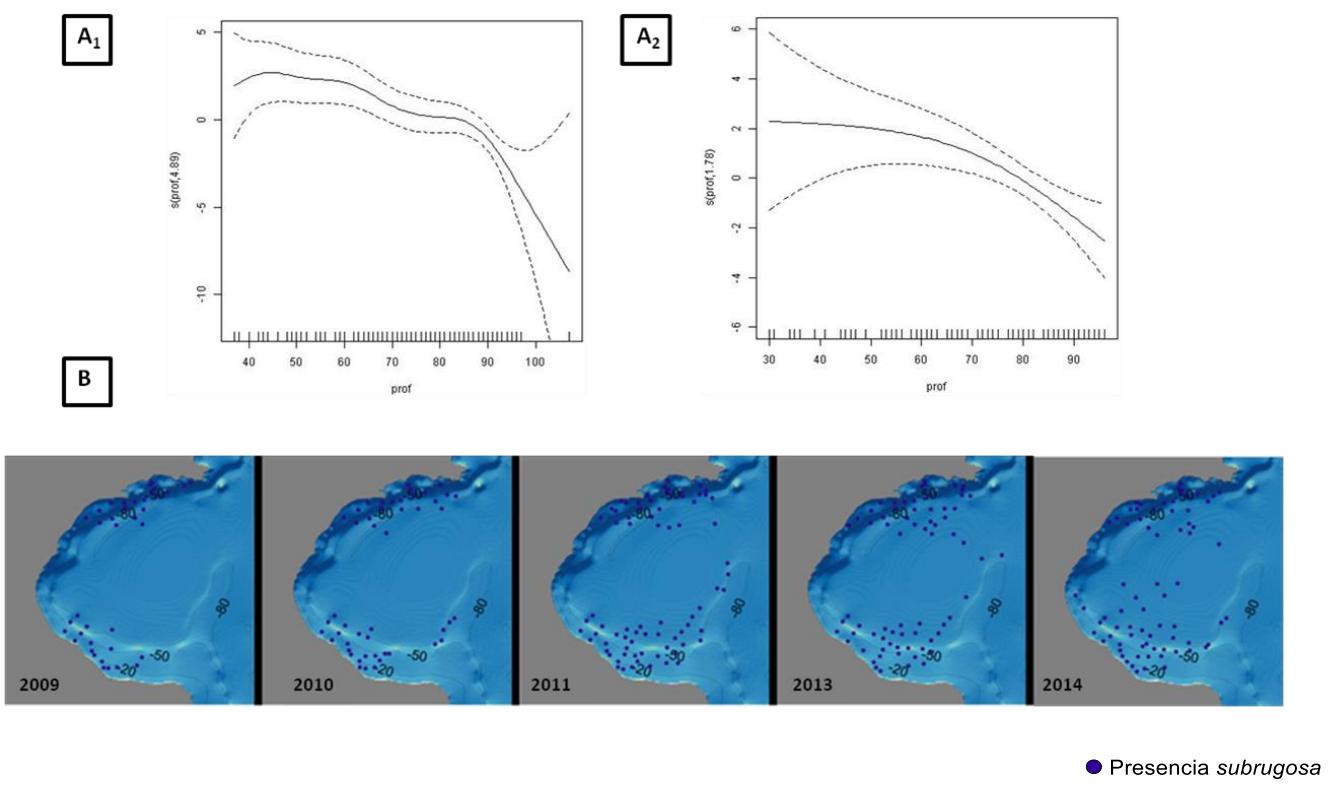


Figura 2.18. **A₁** Suavizadores y bandas de confianza del 95%, correspondientes a la relación entre la probabilidad de presencia del morfotipo *subrugosa* y la profundidad (*prof*) durante los años 2009-2010 y **A₂** durante los años 2011, 2013-2014.

B Presencia del morfotipo *subrugosa* registrada durante los 5 años de estudio y su relación con la profundidad.

2.4 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este capítulo ponen de manifiesto la importancia de analizar los datos a partir de muestreos sistemáticos sostenidos en el tiempo (Rago 2005, Hilborn y Walters 2013). Las campañas de investigación de langostino mantuvieron el mismo diseño en cuanto a los puntos de muestreo, arte de pesca, tipo de barco, época del año y área de estudio; lo cual permitió realizar comparaciones interanuales y detectar cambios en las distintas variables en estudio evitando incorporar fuentes adicionales de incertidumbre.

Se observaron durante los años estudiados importantes fluctuaciones temporales interanuales y espaciales evidenciando una significativa variación en las abundancias y distribuciones de los morfotipos de *Munida gregaria*. Entendemos que estos resultados constituyen una línea base para continuar con un relevamiento de la distribución espacial de la especie, pudiendo identificar con series de datos como las

que aquí se presentan patrones temporales, cambios cíclicos en la abundancia que permitan comprender la dinámica poblacional a largo plazo de la especie.

Se identificaron años con densidades de langostilla llamativamente más altas que el resto de los años analizados: 2010, 2011, 2014 y 2019. Excepto 2011, el resto de los registros de abundancias altas fueron todos adjudicables al morfotipo *gregaria*. Si bien en el último año muestreado se observa una declinación en los valores de abundancia de ambos morfotipos respecto a los años anteriores es importante continuar con análisis de los datos sostenidos en el tiempo para determinar si la expansión demográfica de la especie sugerida por varios autores (Diez *et al.* 2012, Madirolas *et al.* 2013, Ravalli *et al.* 2013, Varisco *et al.* 2015) en el Golfo San Jorge continúa (si se recuperan los valores de abundancia como ya sucedió en años anteriores) o no.

Los resultados mostraron una alternancia en la ocurrencia y en la ubicación geográfica de los registros de las densidades puntuales máximas de cada morfotipo en la mayoría de los años analizados. Una posible explicación a este evento interanual cíclico con alternancia de morfotipos podría ser la existencia de asociaciones diferenciales de éstos con características oceanográficas y/o ambientales locales variables en el tiempo. Esta hipótesis estaría apoyada por las conclusiones de Chilton (1909) y Thompsom (1898) que sostienen que los caracteres a partir de los cuales los morfotipos se hacen distinguibles pueden ser alterados por cambios ambientales. La alternancia en las densidades máximas de morfotipos podría relacionarse también con la existencia de relaciones denso-dependientes entre ellos, controladas posiblemente por el canibalismo (Zeldis 1985).

En el Canal Beagle, se informó que la proporción de animales bentónicos con restos de conespecíficos en sus estómagos era de 4,3 a 7,1 % en *M. gregaria* (Romero *et al.* 2004), y probablemente suficiente para ejercer un control poblacional significativo (Diez *et al.* 2012). Las bajas abundancias del morfotipo bentónico harían posible que ejemplares del morfotipo *gregaria* puedan permanecer en el fondo y asentarse definitivamente. Por el contrario, si la abundancia bentónica es alta, los colonos potenciales permanecerían en la columna de agua, prolongarían su período formando agregaciones allí (Zeldis 1985), crecerían (Williams 1973, 1980) e incluso alcanzarían la madurez sexual mientras están en la columna de agua (Chilton 1909). Por lo tanto, la combinación de disponibilidad de alimento en la columna de agua y un fondo adecuado para el asentamiento —incluyendo bajas densidades de conespecíficos— podría modular la densidad de ejemplares del morfotipo *gregaria* en el bentos (Chilton 1909). Los resultados estadísticos y cualitativos en este trabajo soportan esta hipótesis.

Los máximos de densidad de ambos morfotipos no coincidieron en tiempo ni en espacio. Madirolas *et al.* (2013) realizaron un monitoreo acústico en el GSJ entre los años 2008 y 2012, para detectar agregaciones pelágicas de la especie. Si bien detectaron un aumento progresivo notorio en número y

densidad en dichos registros, el año en el que las densidades en la columna de agua fueron mayores fue el 2011. Nuestros resultados mostraron en 2011 máximas densidades del morfotipo *subrugosa* y mínimas del morfotipo *gregaria*. Estaríamos en condiciones de suponer entonces, que *gregaria* durante ese verano ocupó la columna de agua (según los registros de Madirolas *et al.* 2013) debido a que las concentraciones de *subrugosa* en el fondo eran muy elevadas y la disponibilidad de sitios habitables muy baja.

Las langostillas suelen habitar ambientes extremos como respiraderos hidrotermales o filtraciones frías y ambientes con mínimas concentraciones de oxígeno. Son capaces de enfrentar situaciones con alta presión hidrostática, temperaturas muy frías, grandes variaciones de temperatura, baja disponibilidad de alimentos, oscuridad constante, hipoxia y altas concentraciones de compuestos tóxicos como sulfuros (Lovrich y Thiel 2011). Más allá de su capacidad de adaptación, la temperatura es un factor determinante en la distribución de la especie (Baba *et al.* 2011b). Durante la fase embrionaria la temperatura es particularmente relevante, ya que las variaciones inducidas por el medio ambiente en la fase temprana de la vida se trasladan a la siguiente fase (larva, juvenil o incluso adulta), lo que tiene efectos potenciales sobre la dinámica de la población (Bauer 1992, Negreiros -Fransozo *et al.* 2002, Giménez 2006, Hartnoll 2006, Fischer *et al.* 2009, Thatje y Hall 2016, Delevati Colpo y López Greco 2017). En *P. planipes* en la costa de baja California se observó también una posible clina reproductiva asociada con gradientes de temperatura (Rodríguez-Jaramillo *et al.* 1995). En *Munida gregaria* se observó que existen diferencias en las tasas metabólicas de ambos morfotipos (Chekunova y Naumov 1981) y que esta relación depende de la temperatura (Lovrich y Thiel 2011). Los ejemplares pelágicos del morfotipo *gregaria* tienen tasas metabólicas individuales más altas que los animales del morfotipo bentónico, *subrugosa* (Avalos y Lovrich, no publicado). Igual que en muchos animales marinos, en las langostillas las tasas de consumo de oxígeno, cardíacas y de ventilación aumentan con el aumento de la temperatura (Quentin y Childress 1976, Zainal *et al.* 1992).

El presente estudio sugiere una posible relación diferencial de la distribución de los morfotipos modelada por la temperatura. Durante los años analizados donde se incluyeron datos de variables ambientales (2009-2014) el morfotipo *gregaria* estuvo relacionado negativamente con la temperatura de superficie y de fondo. Esta preferencia por las bajas temperatura podría estar vinculada con un mecanismo fisiológico para enfrentar las variaciones diarias o estacionales de temperatura en la zona (Allega *et al.* 2021). Se observó que en los años de temperaturas más bajas (2010 y 2014) *gregaria* estuvo presente en densidades altas. Los mayores registros de densidad del morfotipo *gregaria* durante los años analizados se registraron durante el verano 2019, año en el que no se obtuvieron datos de temperatura de fondo durante la campaña, pero los datos de temperatura superficial satelital aportados por el Programa de Sensoramiento Remoto del INIDEP evidencian similitudes en las isotermas registradas en la superficie durante los veranos 2010 y 2014. Diversos trabajos aseguran que los datos de temperatura superficial del

mar satelital presentan un buen ajuste a las observaciones de temperatura superficial *in situ* (Olson *et al.* 1988, Podestá *et al.* 1991, Provost *et al.* 1992, Lentini *et al.* 2000, Lentini *et al.* 2001, Martínez Avellaneda 2005).

El morfotipo *subrugosa* también se relacionó negativamente con la temperatura de superficie, pero lo hizo sólo durante los dos primeros años, algo que no resulta una evidencia de un patrón claro mantenido en el tiempo. Esto sugeriría que las temperaturas bajas podrían favorecer el predominio del morfotipo *gregaria* sobre el morfotipo *subrugosa*, tal como se ha sugerido para otras especies superpuestas de *Munida*, como *M. intermedia* y *M. sarsi* frente a Galicia (González-Gurriarán y Olaso 1987).

Subrugosa evidenció una preferencia por profundidades bajas, presentando la mayor parte de su distribución en zonas poco profundas como lo son las cercanas a la costa o la “pared”, en el sur del GSJ. Algunos estudios muestran que muchas especies de decápodos presentan patrones de zonificación marcados en relación a la profundidad: p. ej. Hargreaves (1984), Fariña y Pereiro (1995) y Attrill *et al.* (1990) en el Atlántico norte y Maynou *et al.* (1996), Cartes *et al.* (1994) y Abello’ *et al.* (2002) en el Mediterráneo. Si bien la profundidad en sí misma puede no causar dicha zonificación, pueden existir una variedad de factores físicos y geomorfológicos que varían con ésta (el contenido de oxígeno, la disponibilidad de luz, la presión, las características de los sedimentos, la disponibilidad de alimento, etc.) que podrían explicar la distribución de las especies dados los gradientes verticales que la mayoría de ellas presentan en relación a la profundidad (Puig *et al.* 2001).

La presencia de ambos morfotipos coexistiendo en un gradiente de profundidad sugiere la existencia de cierto grado de superposición ecológica entre ellos, que podría minimizarse por factores tales como diferentes hábitos alimentarios (Cartes 1993b, Cartes *et al.* 2002) o diferencias en el comportamiento (Abello’ *et al.* 1991). Efectivamente existe evidencia de una diferencia trófica entre individuos de distinto morfotipo que son co-ocurrentes (Funes *et al.* 2018). Diez *et al.* (2012) describieron el movimiento vertical de las agregaciones pelágicas a lo largo de la columna de agua a través de la hidroacústica, identificando agregaciones del morfotipo *gregaria* tanto cerca del fondo como en la superficie. El propósito de este movimiento vertical podría ser la alimentación (Diez *et al.* 2012), donde los individuos del morfotipo *gregaria* podrían estar nadando hacia la columna de agua para alimentarse y luego volver al bentos en busca de sitios disponibles para asentarse. Esto afirmaría la idea de que los individuos pelágicos y bentónicos dependen de las fuentes de origen para alimentarse: bentónicos sustentados por el bentos y pelágicos sustentados por la columna de agua (Funes *et al.* 2018). Sería interesante poder realizar un análisis de las densidades relativas de los morfotipos en la zona central del GSJ, considerando que allí la comunidad bentónica posee una mayor dependencia del reciclado de materia orgánica (Kaminsky *et al.* 2018) y observar si la proporción de ejemplares del morfotipo *subrugosa* (dependiente del bentos) es diferente a la encontrada en las zonas analizadas en el presente estudio.

Por otro lado, las altas densidades bentónicas de langostillas (Freire *et al.* 1992, Gutt *et al.* 1999, Burd y Brinkhurst 1984, Ravalli *et al.* 2016) implican que la distancia entre los individuos vecinos puede ser más cercana que la extensión de las antenas (Lovrich y Thiel 2011) y probablemente ésto también influya en sus hábitos de alimentación. Por lo tanto, la decisión que determine qué fuente de alimento utilizar probablemente esté influenciada por un comportamiento complejo para minimizar las interacciones agresivas entre conespecíficos (Zeldis 1985).

Munida gregaria es presa de varios mamíferos marinos (Koen Alonso *et al.* 2000; D'Agostino 2017), predomina en la dieta de varias especies de peces óseos y cartilaginosos (Sánchez y Prenski 1996, Belleggia *et al.* 2017, de los calamares *Illex argentinus* (Vinuesa y Varisco 2007) y de los cangrejos litódidos *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Comoglio y Amin 1996) Es una de las principales presas de la merluza argentina *Merluccius hubbsi*, especie ampliamente dominante en términos de biomasa en la plataforma Argentina (Bezzi *et al.* 2004, Cordo 2005, Renzi *et al.* 2009, Góngora *et al.* 2012, Lovrich 2014, entre otras). Se reportó un aumento en la frecuencia de la langostilla en la dieta de la merluza común, pasando de 2% en 2005 al 50% en 2014 (Belleggia *et al.* 2017). Para el mismo período, se observó una disminución en la abundancia en varios de sus predadores como *Acanthistius patachonicus*, *Genypterus blacodes* y varias especies de rayas, como *Zearaja chilensis*, *Psamobatis spp.* y *Symterygia bonapartii* en la captura de los buques científicos (Belleggia *et al.* 2017). Posiblemente dicha disminución haya favorecido al aumento en la abundancia y expansión de la especie en el golfo, hipótesis ya planteada por otros autores (Varisco y Vinuesa 2007, Ravalli *et al.* 2010, Ravalli *et al.* 2013, Varisco *et al.* 2015).

Los resultados aquí presentados también evidenciaron una relación positiva entre la presencia del morfotipo *gregaria* y la densidad de langostino. Es importante aclarar que dichos resultados podrían estar subestimados e influenciados por el diseño de campaña y limitados por la distribución de los lances de pesca. No obstante, las áreas donde coexisten ambas especies, coinciden además con dos sistemas frontales: en el norte por el extremo final del Sistema Frontal Nor-patagónico (Sabatini y Martos, 2002) y en el sur por el Sistema Frontal del Golfo San Jorge (Bogazzi *et al.* 2005). Ambos frentes les confieren rasgos peculiares a los dos sectores, registrándose valores máximos de producción primaria respecto del sector central (Fernández *et al.* 2008) y consecuentemente elevadas biomassas de zooplancton (Pérez Seijas *et al.* 1987), ítem importante en la dieta de ambas especies. Tanto la langostilla como el langostino representan especies intermedias en la trama trófica del GSJ (Funes *et al.* 2018), conectando el zoo, el fitoplancton o los detritos con los predadores ocurren en altas abundancias (Rice 1995, Hunt y McKinnell 2006). Los sistemas intermedios generalmente son costeros y se encuentran asociados a procesos oceanográficos de *upwelling* o frentes marinos (Cury *et al.* 2000, Fauchald *et al.* 2011) lo que ocurre en el GSJ con los dos sistemas frontales mencionados. La coexistencia de ambos crustáceos no es llamativa ya que *Munida gregaria* domina la captura incidental de los lances de pesca de langostino (Roux 2008). Tanto la langostilla (Ravalli

et al. 2013 y 2016) como el langostino (Fischbach y Bertuche 2015) han encontrado en los últimos años las condiciones propicias para su desarrollo, reflejado en el aumento su biomasa. Si bien en la actualidad la operatoria de buques congeladores langostineros está suspendida (Anexo I, Resolución CFP Nº 7/2018) el GSJ se caracteriza por ser una zona fuertemente influenciada por el descarte pesquero, el cual aporta elevadas concentraciones de materia orgánica al fondo (Roux 2000).

Podríamos entonces suponer que los puntos de solapamiento de ambas especies fueron puntos importantes de pesca y por consiguiente también serían zonas de mayor descarte. La langostilla, siendo una especie generalista y depositívora (Romero 2003), pudo haber aprovechado la materia orgánica disponible en estos sitios de acumulación (Varisco y Vinuesa 2007). En los últimos años se ha registrado un desplazamiento de langostino desde el GSJ hacia aguas de jurisdicción nacional (Ley N° 24.922, 1997) el cual ha sido vinculado con el incremento de las concentraciones de *Munida* (de La Garza *et al.* 2011, Fischbach y Bertuche 2015). En el contexto de una fuerte presión pesquera de langostino concentrada entre mediados de los 90 y fines de 2011 (de la Garza, Com. pers) se han reportado en el GSJ cambios poblacionales en la merluza, como diminución en la biomasa total y en los tamaños desembarcados (Bezzi 2000, Renzi 2003), como de abundancia en otras especies (Belleggia *et al.* 2017). Si bien el incremento en las abundancias de crustáceos podría adjudicarse a un control inicial *top-down*: en donde el aumento de las presas estaría regulado por caída en la abundancia de predadores (Belleggia *et al.* 2017), algunos autores (Funes *et al.* 2018) han planteado que en el GSJ el control podría estar respondiendo a la abundancia de las especies intermedias (control de tipo “wasp weist” o cintura de avispa) donde las especies intermedias que conectan el zoo, el fitoplancton o los detritos con los predadores ocurren en altas abundancias (Rice 1995, Hunt y McKinnell 2006).

Si bien el arte de pesca utilizado permitió realizar una buena estimación de la densidad de la fracción bentónica de ambos morfotipos de *Munida gregaria* y compararlas a lo largo de los años es importante señalar que el mismo podría no estar reflejando una estructura de tamaños representativa de toda la población. Sería prudente realizar estudios con datos provenientes de muestreos utilizando una red con tamaño de malla menor que permita capturar ejemplares que incluyan el rango completo de tamaños. Así se podrá determinar si existen variaciones inter-anuales y diferencias entre morfotipos en las distribuciones de los mismos y sumar una variable que permite un mejor entendimiento de la estructura y dinámica poblacional.

En síntesis, la langostilla es una especie forrajera clave cuya población ha aumentado en el contexto de un sistema impactado por la pesca (Bezzi 2000, Renzi 2003), siendo capaz de aprovechar e incluso beneficiarse con este impacto consumiendo el descarte pesquero (Vinuesa y Varisco 2007b). *Munida gregaria* es una especie clave en el ecosistema del GSJ por ser presa de la mayoría de los predadores del sistema concentrando importantes flujos de materia y energía (Funes *et al.* 2018). Posee una estrategia

trófica que le permite adaptarse al ambiente en el que se encuentra, ya sea la columna de agua o el bentos, además de beneficiarse con cambios en las variables ambientales según las preferencias de cada morfotipo. La suma y la combinación de estos escenarios podrían ser la clave del éxito que evidenció en los últimos años su población en el GSJ.

La continuación de este tipo de análisis en el tiempo es fundamental para entender la dinámica de los morfotipos de *Munida gregaria* a una mayor escala temporal incluso acoplada a la propia dinámica de su predadores y presas.

CAPÍTULO 3

MADUREZ SEXUAL MORFOMÉTRICA DE LOS MORFOTIPOS DE *MUNIDA GREGARIA* EN EL GOLFO SAN JORGE

LOS RESULTADOS DEL PRESENTE CAPÍTULO HAN SIDO PARCIALMENTE PUBLICADOS COMO:

RAVALLI C., FARÍAS N., FIRPO C., LÓPEZ GRECO L., 2021. MADUREZ SEXUAL MORFOMÉTRICA DE LOS MORFOTIPOS DE *MUNIDA GREGARIA* EN EL GOLFO SANJORGE. INF. INV. INIDEP Nº 63/2021, 21PP.

3.1 INTRODUCCIÓN

Comprender la historia de vida de una especie implica realizar una estimación realista de parámetros como el inicio de la madurez sexual, los cambios en el crecimiento alométrico y las edades en las que ocurren cada uno de estos procesos (Gerhart y Bert 2008).

El término *madurez sexual* ha sido utilizado para indicar el tamaño en el cual los individuos son capaces de reproducirse (López Greco y Rodríguez 1999, Tapella 2002, González Pisani et al. 2020, entre otros). Su estimación es uno de los parámetros básicos para describir la estructura y la dinámica de una población (Pinheiro y Fransozo 1998). Algunos autores utilizan como talla de inicio de la madurez sexual el tamaño al que la mitad de los individuos de una población son capaces de reproducirse (González-Gurriarán et al. 1995, Sainte-Marie et al. 1995, López Greco y Rodríguez 1999, Corgos y Freire 2006, Gerhart y Bert 2008). Estos aspectos influyen en la dinámica de la población al afectar el potencial reproductivo, la demografía y las tasas de reclutamiento (Williams 1966, Stearns 1992). Para las especies comerciales, por ejemplo, el conocimiento de estos parámetros del ciclo de vida es fundamental para comprender el proceso reproductivo, proteger el potencial reproductivo del stock pesquero (Goshima et al. 2000, Conan et al. 2001, Swiney y Shirley 2001) y realizar o planificar una gestión pesquera adecuada (Walters y Martell 2004).

El tamaño y la edad a la que los individuos alcanzan la madurez sexual y el período de vida durante el cual son sexualmente activos definen el momento ontogenético de la reproducción (Hartnoll 1978, Donaldson et al. 1981, González-Gurriarán et al. 1995, Gerhart y Bert 2008).

En los crustáceos decápodos, se distinguen al menos 3 aspectos de la madurez sexual: la madurez gonadal (también denominada fisiológica), la madurez morfométrica (sobre la base de los caracteres sexuales secundarios) y la madurez funcional (Sainte-Marie et al. 1995, López Greco 1997, López Greco y Rodríguez 1999, Sampedro et al. 1999, entre otros).

La madurez gonadal o fisiológica, definida como la capacidad de producir gametas (Conan y Comeau 1986, Paul y Paul 1990, Paul 1992, Sainte-Marie et al. 1995, López Greco y Rodríguez 1999, Corgos y Freire 2006, Gerhart y Bert 2008), implica la observación de gametas maduras en las gónadas. En las hembras de *Munida gregaria*, al momento en que los oocitos están maduros pueden ser extruidos y fecundados (Tapella et al. 2002, Vinuesa 2007, Varisco 2013). En los machos, la madurez gonadal está determinada por la presencia de espermátidas o espermatozoides en los testículos o espermatóforos en los conductos deferentes (Hinsch 1972, Adiyodi y Subramoniam 1983, Sastry 1983, López Greco y Rodríguez 1999, Goshima et al. 1995, entre otros).

La madurez morfométrica está representada por el cambio de la relación alométrica entre los tamaños de ciertas partes del cuerpo (Goshima et al. 1995, Watters y Hobday 1998, Sampedro et al. 1999,

Hartnoll 2012) como resultado de una adaptación para la reproducción, ya sea el apareamiento o la posterior incubación de huevos (González-Pisani *et al.* 2017). Se identifica como una variación abrupta en la tasa de crecimiento de dichas dimensiones en relación con una medida estándar de tamaño que suele ser el largo o ancho máximo del caparazón (Hartnoll 1978, Somerton 1980, Sainte-Marie *et al.* 1995, Watters y Hobday 1998, Sampedro *et al.* 1999, entre otros). El tamaño al que sucede dicho cambio se denomina talla *morfométrica* de madurez (Teissier 1960, Watters y Hobday 1998) y a la muda asociada a ese cambio se la denomina “muda de pubertad o muda puberal” (Hartnoll 1969). Esto implica que el crecimiento relativo entre los caracteres que se están estudiando no es constante y podría ser positivo en una etapa de crecimiento y negativo en otra denotando cambios corporales por encima y pordebajo de un estándar, respectivamente (Huxley y Teissier 1936).

Un crustáceo normalmente muestra al menos dos fases de crecimiento relativo: una fase juvenil y una fase adulta (Hartnoll 1969, 1978). Los caracteres sexuales secundarios generalmente considerados para el análisis de la madurez morfométrica son aquellos directamente relacionados con la cópula o la incubación de los huevos, por ejemplo, la longitud de los primeros pleópodos en los machos (gonópodos) y el ancho máximo del abdomen en las hembras.

La competencia entre los machos y la protección de la pareja exhiben patrones de comportamiento que suelen estar reflejados en diferencias en el fenotipo (Christy 1987, Donaldson y Adams 1989, Parker 1990, Smith 1992, Hews y Moore 1997, Jivoff y Hines 1998, Jadamec *et al.* 1999, Rondeau y Sainte Marie 2001, Kokko y Johnstone 2002, Brockerhoff y McLay 2005, Reading y Backwell 2007, entre otros). Por lo tanto, también se considera el tamaño de los quelípedos, principalmente en los machos, por sus funciones durante el cortejo, los comportamientos agonísticos por el acceso a las hembras y el apareamiento propiamente dichoya que suelen participar en los abrazos de pre y post cópula (Lee y Seed 1992, López Greco y Rodríguez 1999, Creasey *et al.* 2000, Pérez Barros *et al.* 2011, Lovrich y Thiel 2011). En los crustáceos, el tamaño de los quelípedos es un rasgo fenotípico que indica dominancia en los machos (Fukui 1995, Lee 1995, Oliveira y Custodio 1998, Brockerhoff y McLay 2005, McLay y Becker 2015, Fazhan *et al.* 2017). Los machos dominantes son en general los más grandes y en algunas especies tienen mayores tasas de cópula (Koga y Murai 1997, Koga *et al.* 1999, Gosselin *et al.* 2003, Carver *et al.* 2005, Sainte-Marie *et al.* 2008, Briffa 2013, Waiho *et al.* 2015). A su vez, son competitivamente superiores que los machos más pequeños (González Pisani y López Greco 2020) ya que sus quelípedos más desarrollados les proporcionan el alcance y el poder para apoderarse de las hembras o el dominar o desplazar a sus rivales (Claxton *et al.* 1994, Sainte-Marie *et al.* 1997, Moriyasu y Benhalima 1998, Sainte-Marie *et al.* 1999).

Los métodos usuales para estimar la madurez sexual desde el punto de vista morfométrico requieren suposiciones *a priori* sobre las formas de las relaciones de crecimiento relativo (Watters y Hobday 1998). El modelo de regresión utilizado habitualmente para este propósito ha sido la función potencia y =

ax^b (Huxley 1950), también conocida como “ecuación del crecimiento alométrico”, donde la constante “ b ” indica el patrón de crecimiento. El tamaño en que ocurre la madurez sexual generalmente se estima como el punto de intersección en el eje X en el que se encuentran las líneas de regresión de dos fases (Somerton 1980). Esto implica la suposición *a priori* de que la trayectoria del crecimiento relativo bajo estudio debe tener necesariamente un único punto de quiebre o inflexión. De lo contrario se forzará un punto de intersección intermedio que puede ser significativamente distinto de los puntos de cambio “reales” (Fariñas *et al.* 2014).

Por último, la madurez funcional (Conan y Comeau 1986) o comportamental (Ennis *et al.* 1988; Watters y Hobday 1998, Corgos y Freire 2006, Gerhart y Bert 2008) corresponde a la etapa donde los individuos son capaces de aparearse efectivamente (López Greco y Rodríguez 1999) y se caracteriza por la observación directa de la cópula (participación real de cada sexo en el proceso reproductivo) (Berril y Arsenault 1982, Robertson y Kruger 1994, Paul y Paul 1996) o la presencia de marcas de apareamiento (Orensanz *et al.* 2005, Gerhart y Bert 2008, Worton *et al.* 2010, Berril y Arsenault 1982, Robertson y Kruger 1994, Paul y Paul 1996) entre otros caracteres. La talla de madurez funcional es la más afectada por el contexto socio-sexual de la población el cual puede incluir competencia durante el apareamiento, que a su vez implica el desarrollo de comportamientos asociados, como el de búsqueda, atracción, defensa de la pareja y cópula (Pérez Barros *et al.* 2011, González Pisani y López Greco 2020, entre otros). Además, durante el período reproductivo, la composición (y la relación de tamaños macho: hembra) de las parejas dependerá de la proporción de sexos y de la distribución de frecuencia de tamaños de ambos sexos en la población (Lovrich y Vinuesa 2016).

El proceso de maduración sexual no tiene una secuencia definida en cuanto a las tres formas de considerar la madurez (Corgos y Feire 2006, Tapella 2002, González-Pisani *et al.* 2017). La madurez gonadal o fisiológica y la madurez funcional pueden no coincidir, por lo que una no debería definir a la otra (Corgos y Freire 2006). El tamaño en la madurez fisiológica y morfométrica también pueden no coincidir. Por ejemplo, en el Canal Beagle los machos de *Munida gregaria* alcanzan la madurez fisiológica a aproximadamente 8 mm de largo de caparazón (LC) mientras que la madurez morfométrica (indicada por el crecimiento alométrico de la quela) se alcanza a los 24 mm LC (Tapella *et al.* 2002). También se encontraron diferencias similares para *Munida rugosa* en el Atlántico Norte, sobre los tamaños de madurez morfométrica y gonadal (Claverie y Smith 2009) y para *Pleuroncodes monodon* en América Central (Hernández y Wehrtmann 2011). En muchos braquiuros, la madurez de las góndolas masculinas tampoco coincide con la madurez morfométrica. Se han detectado espermatóforos en los vasos deferentes de especímenes morfométricamente inmaduros, lo que implicaría que la madurez gonadal ocurre antes de la madurez morfométrica en los machos (Conan y Comeau 1986, Paul 1992, Sainte-Marie *et al.* 1995, Corgos y Freire 2006). La madurez gonadal o fisiológica en los decápodos suele tener lugar cuando los animales alcanzan la

adolescencia morfométrica, una o dos mudas antes de la madurez morfométrica. Esta diferencia entre la madurez fisiológica y morfométrica dentro de una especie indica que los machos se vuelven sexualmente activos antes de que hayan desarrollado quelas robustas (Thiel y Lovrich 2011). En hembras de májidos como *C. opilio* (Elner y Beninger 1995, Alunno Bruscia y Sainte-Marie 1998, Moriyasu y Lanteigne 1998), *C. bairdi* (Donaldson *et al.* 1981) y *Hyas coarctatus* (Lanteigne *et al.* 1996), la maduración de las gónadas comienza una o dos mudas antes de la muda puberal, pero el abdomen permanece estrecho e incapaz de llevar una puesta. Además, el desarrollo completo del ovario solo se logra después de la muda terminal, por lo que solo las hembras morfométricamente maduras pueden reproducirse. En tales casos, el tamaño en la madurez también se describe mejor mediante la madurez morfométrica (Corgos y Freire 2006).

En dos especies del género *Munida* del Atlántico Norte, *M. sarsi*, *M. tenuimana* (Hartnoll *et al.* 1992, Tapella 2002) y en *M. rutllanti* en el Mar Adriático (Petrić *et al.* 2010), así como en otros anomuros (e.g. *Lithodes confundens*, Macpherson 1988) el crecimiento alométrico de la quela coincide con la madurez funcional y puede ser indicador de la madurez sexual de los machos (Atrill 1988, Hartnoll *et al.* 1992, Lovrich *et al.* 2002). Hasta el momento solo se ha determinado el tamaño de primera madurez morfométrica para *Munida gregaria* sin distinción de morfotipos en el canal Beagle (Tapella 2002).

En base a lo previamente mencionado el **objetivo** de este capítulo es estimar la madurez sexual morfométrica de ambos morfotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge sobre la base de diferentes caracteres. Los análisis morfométricos se realizaron con un método alternativo (Watters y Hobday 1998) a los que suelen describirse en la literatura.

De acuerdo a este objetivo se planteó la siguiente hipótesis:

Hipótesis: Los caracteres sexuales secundarios, en particular los vinculados con la transferencia espermática (en machos), con la incubación de huevos (en hembras) y con el apareamiento (en machos y hembras) de ambos morfotipos, presentarán cambios abruptos en sus tasas de crecimiento asociados a la madurez sexual.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para determinar la talla de madurez **morfométrica** de ambos morfotipos de *Munida gregaria* se colectaron ejemplares en 8 campañas de investigación (Tabla 3.1). Las campañas de investigación

estuvieron dirigidas a la pesca de langostino y merluza y la langostilla fue parte de la captura incidental en los lances de pesca. Los ejemplares fueron obtenidos de muestras provenientes de estaciones de muestreo dentro y en la zona litoral norte del Golfo San Jorge (Figura 3.1), fijados en formol al 10% y transportados al laboratorio para las mediciones posteriores.

Tabla 3.1 Campañas de evaluación de langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*) y Merluza común (*Merluccius hubsi*) realizadas en el GSJ en las que se realizaron los lances de pesca de los que fueron tomadas las muestras de langostilla como parte de la captura incidental.

AÑO	MES	CAMPAÑA	BUQUE
2008	Enero	OB0308	BIP Oca Balda
2008	Julio	SDJM0208	BP Siempre Don José Moscuzzi
2008	Noviembre	EH0108	BIPO Eduardo Holmberg
2009	Enero/Febrero	OB0109	BIP Oca Balda
2010	Enero	EH0110	BIPO Eduardo Holmberg
2011	Julio	OB0711	BIP Oca Balda
2013	Enero	OB0113	BIP Oca Balda
2016	Enero	EH0116	BIPO Eduardo Holmberg

Fueron sexados y medidos hembras y machos de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. Se tomaron en el laboratorio las medidas de las siguientes variables morfométricas: el largo (LQ), ancho (AQ) y alto (ALQ) máximos de los quelípedos izquierdo y derecho para ambos sexos; el ancho máximo del segundo somito del abdomen en hembras (AA) y largo del primer y segundo par de pleópodos en machos (LP1 y LP2) (Figura 3.2). Estas variables fueron medidas mediante calibre digital (0,01mm de precisión) ó mediante un ocular micrométrico calibrado en el caso de variables menores a 5mm.

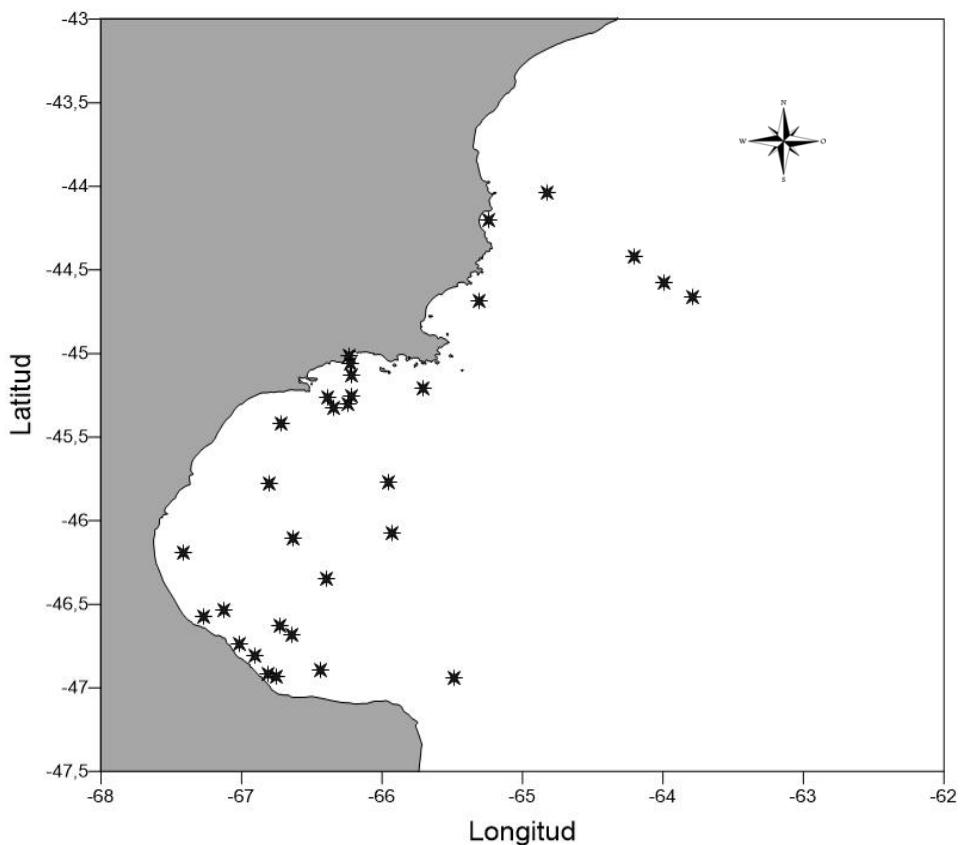


Figura 3.1. Ubicación de las estaciones donde se obtuvieron los ejemplares de ambos morfotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge y zonas próximas, de las ocho campañas mencionadas en este estudio.

A partir de dichas dimensiones corporales, se estimó la madurez morfométrica utilizando un método basado en *splines* (*spline-based method*) de Watters y Hobday (1998) ligeramente modificado por Farías *et al.* (2014). Este método consta de tres pasos.

El **primer paso** consiste en agrupar los datos originales; es decir, transformar el tamaño absoluto original reemplazando los valores originales para obtener un conjunto de datos emparejados que quedan incluidos en un pequeño intervalo dado, técnicamente denominado "contenedor (*bin*)", caracterizado por el valor medio de ese intervalo. Luego, las medidas de la parte del cuerpo cuyo crecimiento relativo está bajo estudio se agrupan en su *bin* respectivo (en adelante, "tamaño de clase") y se calcula la mediana de cada grupo. Así se genera un conjunto de datos emparejados con la clase de tamaño medio como una variable predictiva y la mediana correspondiente de la medida corporal de interés (LC en este caso) como variable de respuesta.



Figura 3.2. Morfotipos y variables morfométricas utilizadas para determinar la talla de primera madurez morfométrica en machos y hembras de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. AA: ancho abdominal, AIQI: alto quelípedo izquierdo, AQD: ancho quelípedo derecho, LC: longitud del caparazón, LP1: largo pleópodo 1, LP2: largo pleópodo 2, LQD: largo quelípedo derecho.

El **segundo paso** consiste en ajustar un modelo de *spline* suavizado a los datos agrupados. La selección del modelo mejor ajustado se basa en la “validación cruzada generalizada” (GCV) teniendo en cuenta la bondad de ajuste y el suavizado de la curva de crecimiento. Por lo tanto, el *spline* ajustado a los datos morfométricos bivariados puede verse como la trayectoria de crecimiento durante la ontogenia del “individuo promedio”. Se seleccionan entonces las dimensiones cuyas *splines* sean significativamente diferentes a una la línea recta, lo cual indica que su tasa de crecimiento no es constante.

Por último, la **tasa instantánea de crecimiento relativo** se obtiene calculando la primera derivada de la función ajustada, mientras que la segunda derivada será la **aceleración instantánea del crecimiento relativo**. Los puntos en los que la aceleración del crecimiento relativo (la segunda derivada de la *spline* ajustada) son máximos o mínimos son puntos críticos y pueden relacionarse con puntos de cambio de la historia de vida, como por ejemplo la madurez sexual. El punto en el que se maximiza la segunda derivada de la *spline* ajustada (es decir, la tasa máxima de cambio en el crecimiento relativo) se considera el **tamaño de la madurez morfométrica**. Por otro lado, cuando la segunda derivada de la *spline* ajustada es igual a 0, hay un punto de inflexión en relación al crecimiento, y así cambia de una trayectoria creciente a una decreciente o viceversa. A diferencia del modelo tradicional lineal de dos segmentos (o cualquier

variante de los modelos segmentados), el método de *spline* tiene la ventaja de no requerir suposiciones realizadas *a priori* sobre la forma o el número de cambios significativos en la tasa de crecimiento relativo durante la ontogenia(Farías *et al.* 2014).Un esquema representando los pasos de este análisis se presenta en la Figura3.3.Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa libre R (R Development Core Team 2011).

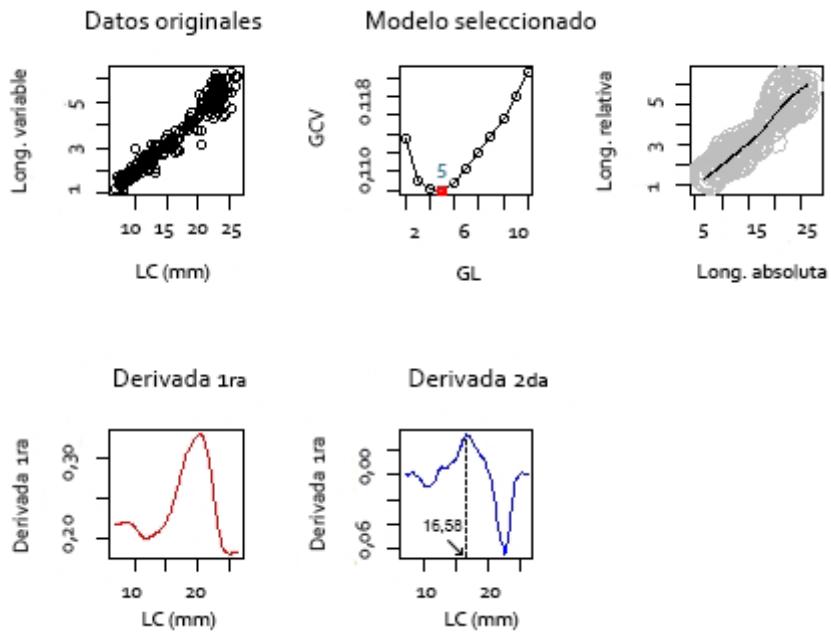


Figura 3.3. Ejemplo de estimación de la talla de madurez morfométrica de *Munida gregaria* mediante el método de *splines*. En orden de aparición los gráficos indican: datos originales, modelo seleccionado de acuerdo al criterio de validación cruzada generalizada (GCV), curva de crecimiento suavizada ajustada a los datos morfométricos bivariados, primera y segunda derivadas de la función ajustada. El pico en la derivada segunda marca la tasa máxima de cambio en el crecimiento relativo y corresponde al tamaño de la madurez morfométrica.

3.3 RESULTADOS

Fueron sexados y medidos 370 hembras de un largo máximo de caparazón (LC) entre 4,68 y 27,24mm y 516 machos de 4,50 y 27,61mm de LC del morfotipo *gregaria*; y 287 hembras de un LC de 5,82 y 29,28mm y 543 machos de un LC de 6,81 y 26,78mm del morfotipo *subrugosa*.

Tanto en machos como en hembras de ambos morfotipos todas las variables medidas estuvieron positivamente correlacionadas con el tamaño del animal ($r>0$) (largo de caparazón) (Figuras 3.4 y 3.5).

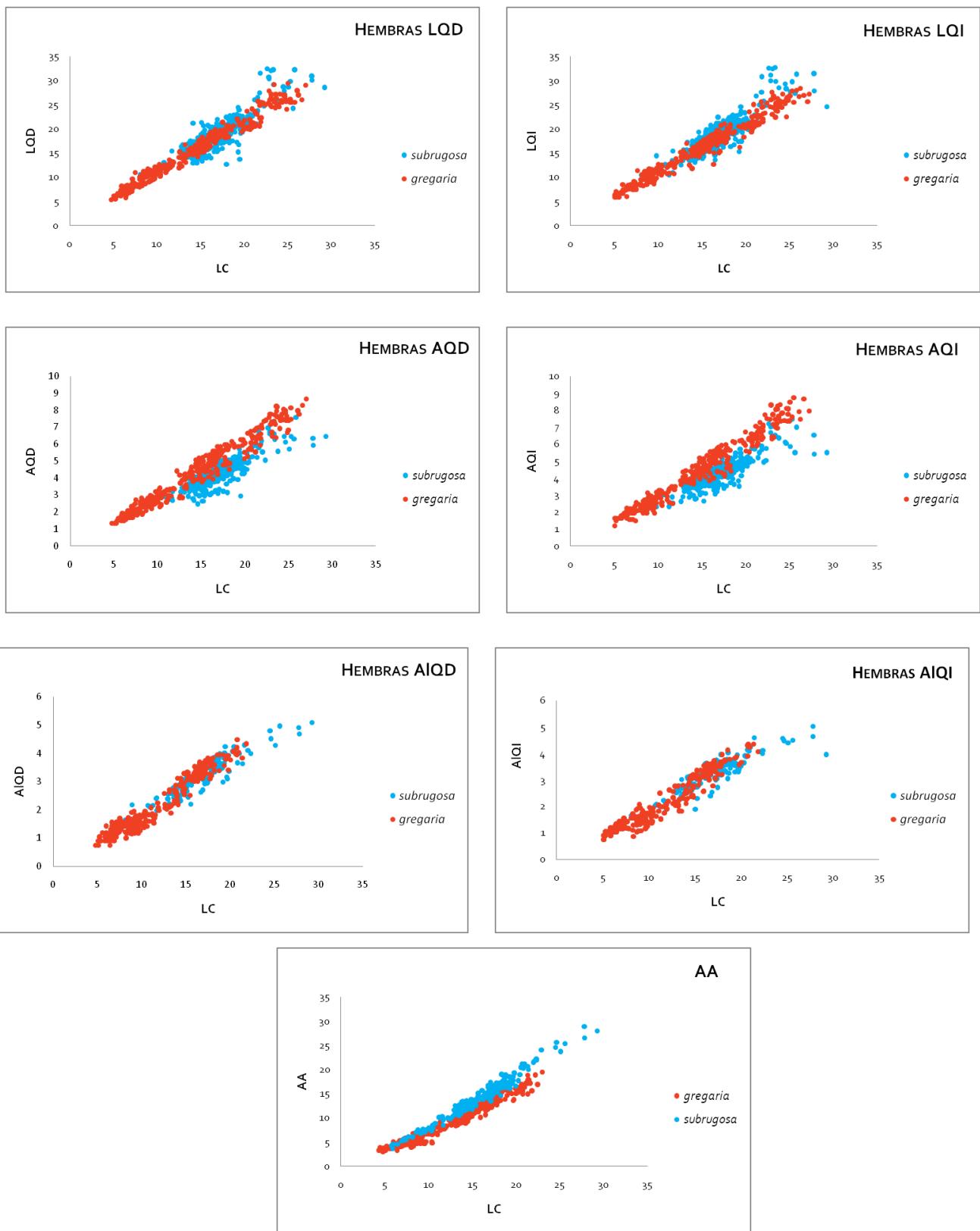


Figura 3.4. Relación entre la longitud de caparazón y los caracteres medidos (mm) en hembras de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. Puntos rojos indican el morfotipo *gregaria* y puntos turquesas indican el morfotipo *subrugosa*. AA: anchoabdominal, AIQD/I: alto quelípedo derecho/izquierdo, AQD/I: ancho quelípedo derecho/izquierdo, LC: longitud del caparazón, LQD/I: largo quelípedo derecho/izquierdo.

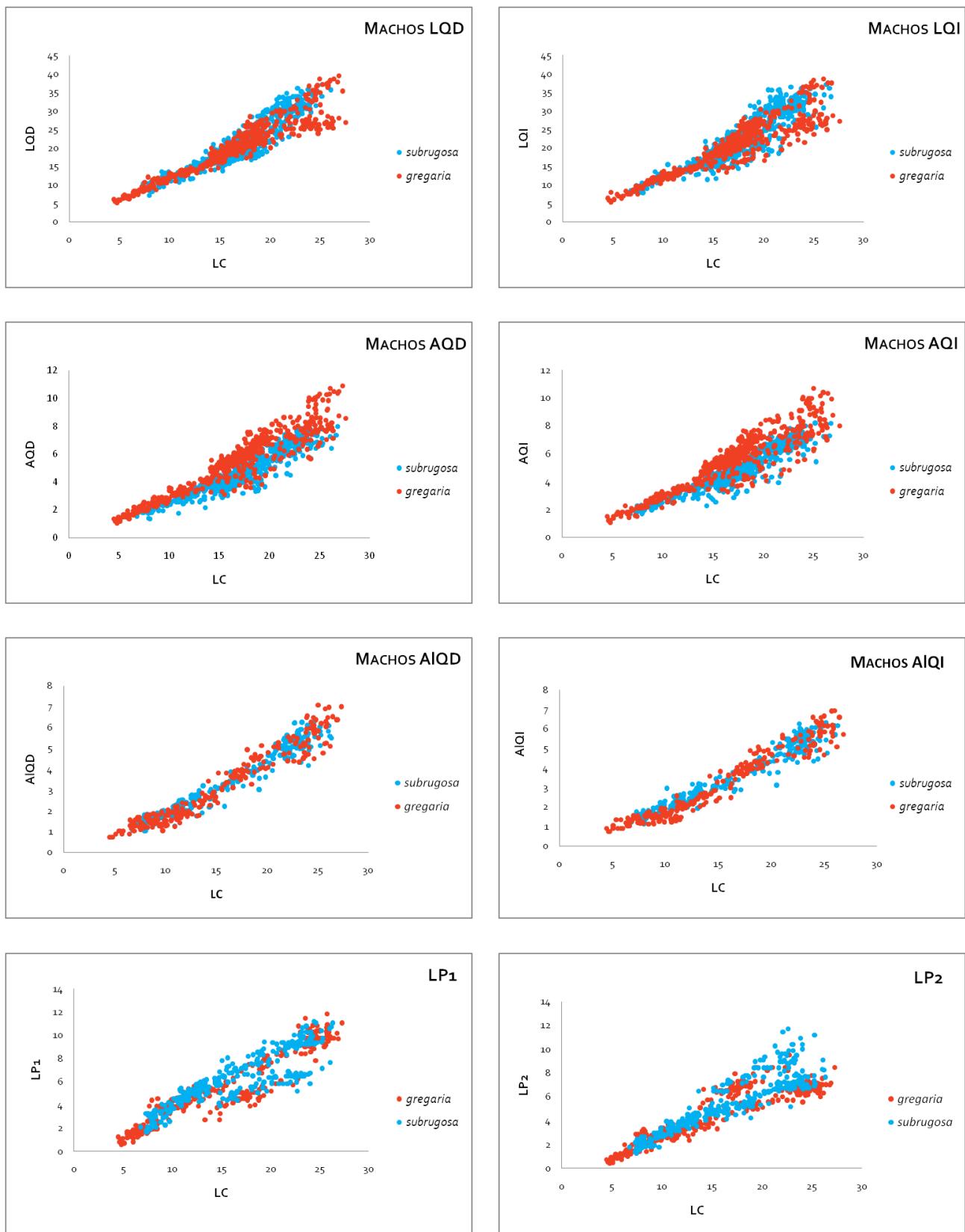


Figura 3.5. Relación entre la longitud del caparazón y los caracteres medidos (mm) en machos de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. Puntos rojos indican el morfotipo *gregaria* y puntos turqueses indican el morfotipo *subrugosa*. AIQD/I: alto quelípedo derecho/izquierdo, AQD/I: ancho quelípedo derecho/izquierdo, LC: longitud del caparazón, LP1: largo pleópodo 1, LP2: largo pleópodo, LQD/I: largo quelípedo derecho/izquierdo.

En las **hembras** del morfotipo ***gregaria*** las variables AIQD, AIQI y AA fueron modeladas por *splines* con tasas de crecimiento no constantes con grados de libertad de 6, 6 y 7, respectivamente. Se determinó un cambio importante en el crecimiento relativo a los **11,31 mm LC** (I.C. 95% 8,97-13,15) para AIQD, a los **13,32 mm LC** (I.C. 95% 9,75-13,66) para AIQI y a los **14,15 mm LC** (I.C. 95% 7,80-20,78) para AA (Figura 3.6).

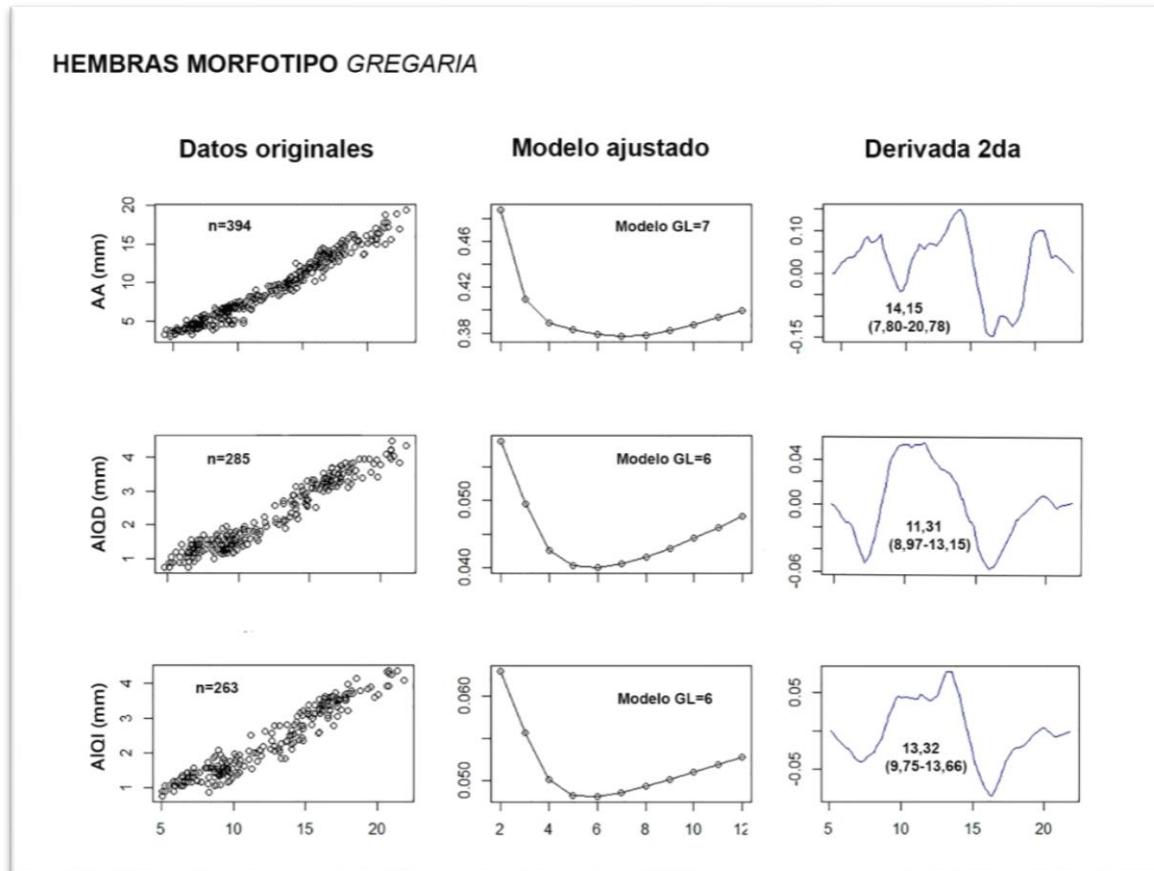


Figura. 3.6. Ajuste del modelo de *splines* a los datos de hembras del morfotipo *gregaria* de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). Los picos en la segunda derivada del modelo seleccionado son los cambios en el crecimiento relativo que corresponden a la madurez morfométrica. AA (ancho abdominal), ALQD (alto quelípedo derecho), AIQI (alto quelípedo derecho), GL (grados de libertad).

En las **hembras** del morfotipo ***subrugosa*** las curvas de crecimiento que pudieron modelarse por el método basado en *splines*, donde éste no fue contaste fueron las correspondientes a las variables AQD, LQI, AQI y AA. Los cambios en el crecimiento relativo correspondientes a los tamaños de madurez morfométrica (entre 19mm y 20mm LC) y sus respectivos intervalos de confianza se observan en la figura 3.7.

HEMBRAS MORFOTIPO SUBRUGOSA

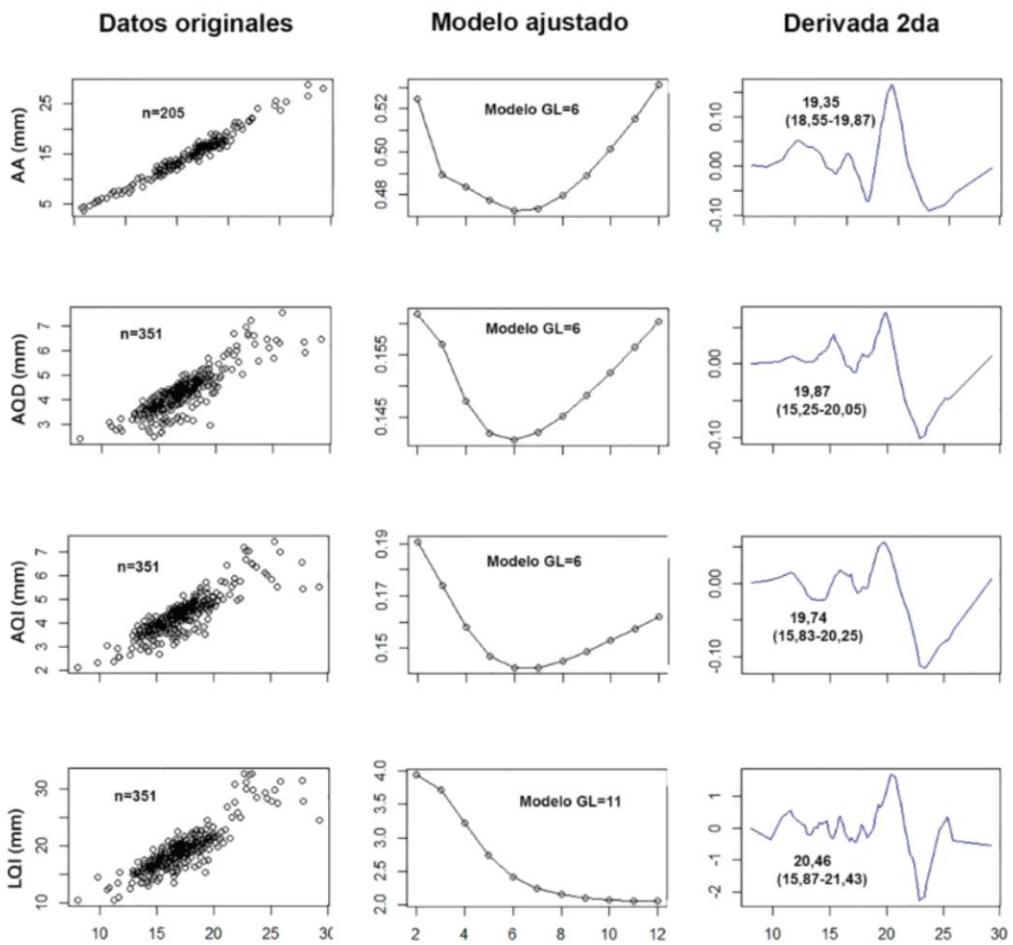


Figura 3.7. Ajuste del modelo de splines a los datos de **hembras** del morfotipo **subrugosa** de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). Los picos en la segunda derivada del modelo seleccionado son cambios en el crecimiento relativo que corresponden a la madurez morfométrica. AA (ancho abdominal), AQD (ancho quelípedo derecho), AQI (ancho quelípedo izquierdo), LQI (largo quelípedo izquierdo), GL (grados de libertad).

Las tallas en la que ocurren los cambios más abruptos en el crecimiento relativo atribuibles a la madurez sexual en *Munida gregaria* fueron diferentes entre morfotipos. En relación al crecimiento del abdomen (ancho abdominal) de las hembras, el morfotipo *gregaria* mostró un cambio importante es su tasa de crecimiento relativo a los 14,25 mm LC (7,80-20,78mmLC) y el morfotipo *subrugosa* a los 19,35 (18,55-19,87mm LC). Algunas de las medidas de los quelípedos también mostraron cambios significativos en la tasa de crecimiento, también con el morfotipo *gregaria* mostrando un cambio a longitudes menores que el morfotipo *subrugosa* (cerca a 15mm y a 20 mm, respectivamente) (Figuras 3.6 y 3. 7).

Tabla 3.2 Tamaño de madurez morfométrica (TMM), intervalos de confianza del 95% (IC) para las variables cuyos crecimientos relativos no fueron constantes en hembras de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de *Munida gregaria*. TMM (tamaño de madurez morfométrica, IC (intervalo de confianza), AA (ancho abdominal), AIQD (alto quelípedo derecho), AIQI (alto quelípedo izquierdo), AQD (ancho quelípedo derecho), LQI (largo quelípedo izquierdo).

Morfotipo(HEMBRAS)					
<i>gregaria</i>			<i>subrugosa</i>		
Variable	TMM	IC	Variable	TMM	IC
AA	14,15	7,80-20,78	AA	19,35	18,55-19,87
AIQD	11,31	8,97-13,15	AQD	19,87	15,25-20,05
AIQI	13,32	9,75-13,66	AQI	19,74	15,83-20,25
			LQI	20,46	15,87-21,43

Para los **machos** del morfotipo *gregaria* se modelaron las curvas en las que el crecimiento no fue constante para las variables AIQD, AIQI, LP1 y LP2. Los cambios en el crecimiento relativo correspondientes a los tamaños de madurez morfométrica y sus respectivos intervalos de confianza se observan en la Figura 3.8.

MACHOS MORFOTIPO GREGARIA

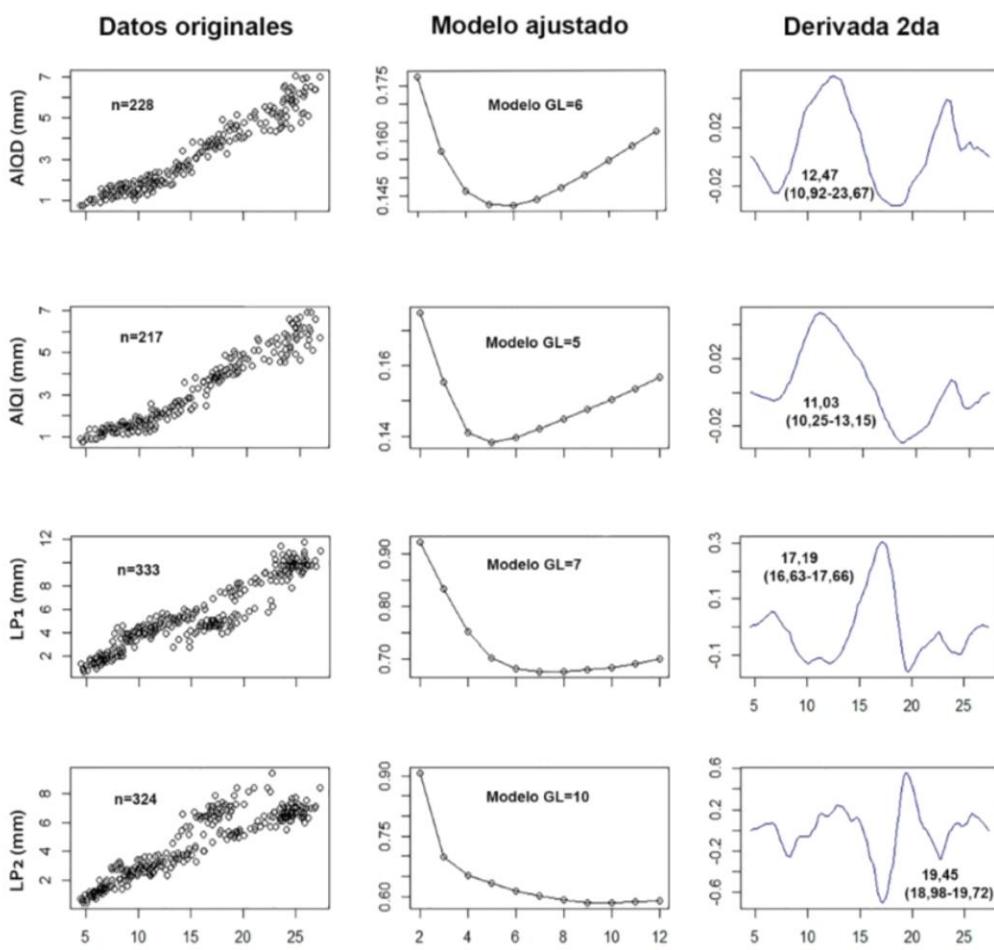


Figura 3.8. Ajuste del modelo de splines a los datos de machos del morfotipo gregaria de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). Los picos en la segunda derivada del modelo seleccionado son cambios en el crecimiento relativo que corresponden a la madurez morfométrica. AIQD (alto quelípedo derecho), AIQI (alto quelípedo izquierdo), LP₁(largo pleópodo 1), LP₂ (largo pleópodo 2), GL (grados de libertad).

Para los **machos** del morfotipo **subrugosa** las variables que no presentaron tasa de crecimiento constante fueron LQD, AQD, AIQD, LQI, AQI, AIQI, LP₁ y LP₂. Los cambios en el crecimiento relativo correspondientes a los tamaños de madurez morfométrica y sus respectivos intervalos de confianza se observan en las Figuras 3.9 (I y II).

MACHOS MORFOTIPO SUBRUGOSA (I)

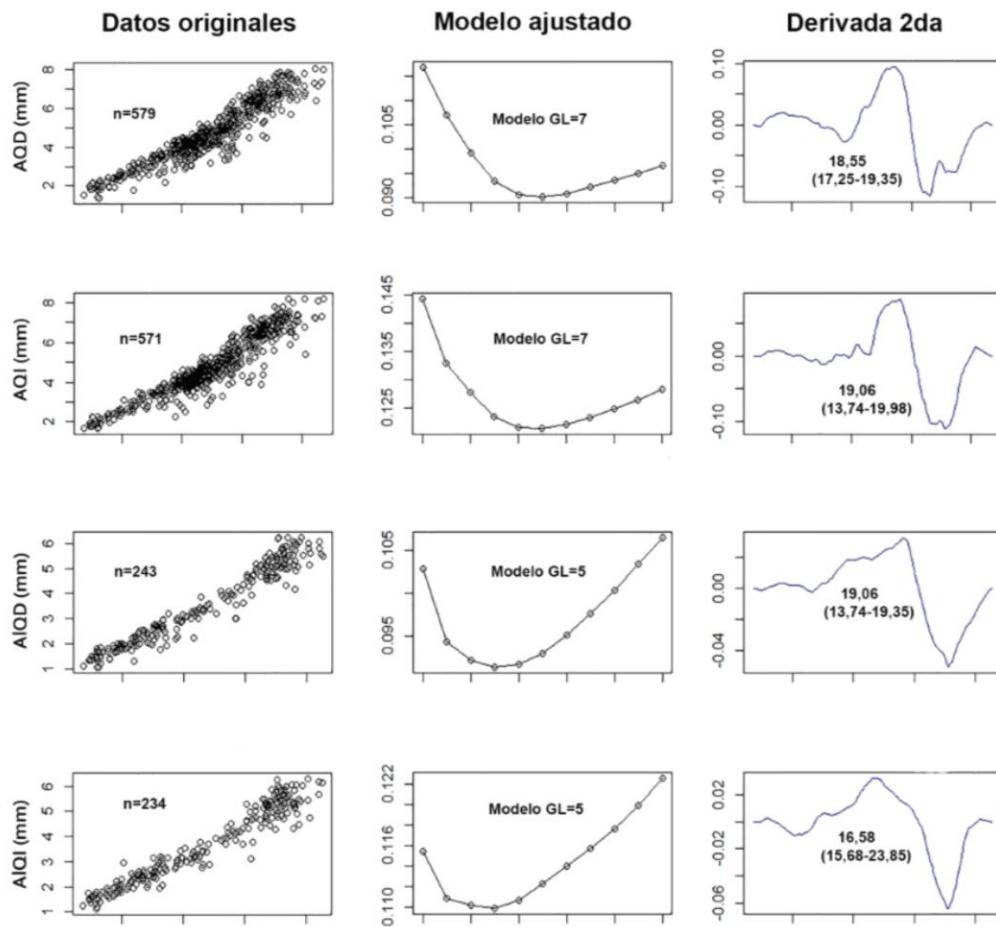


Figura 3.9 (I). Ajuste del modelo de splines a los datos de **machos** del morfotipo **subrugosa** de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). Los picos en la segunda derivada del modelo seleccionado son cambios en el crecimiento relativo que corresponden a la madurez morfométrica. AOD (ancho quelípedo derecho), AQI (ancho quelípedo izquierdo), AIQD (alto quelípedo derecho), AIQI (alto quelípedo izquierdo), GL (grados de libertad).

MACHOS MORFOTIPO SUBRUGOSA (II)

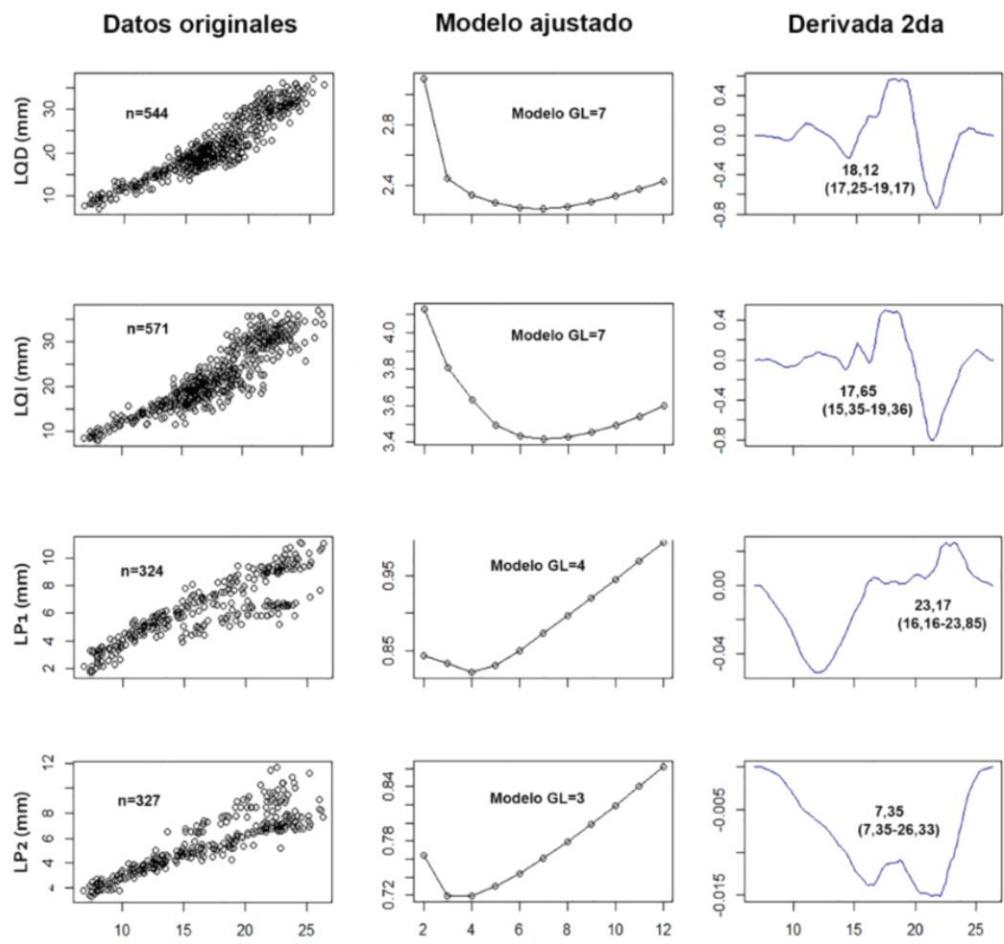


Fig. 3.9

(II). Continuación página anterior. LQD (largo quelípedo derecho), LQI (largo quelípedo izquierdo), LP₁ (largo pleópodo 1), LP₂ (largo pleópodo 2).

Tabla 3.3 Tamaño de madurez morfométrica (TMM), intervalos de confianza del 95% (IC) para las variables cuyos crecimientos relativos no fueron constantes en machos de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de *Munida gregaria*. AIQD (alto quelípedo derecho), AIQI (alto quelípedo izquierdo), AQD (ancho quelípedo derecho), AQI (ancho quelípedo izquierdo), LQD (largo quelípedo derecho), LQI (largo quelípedo izquierdo), LP₁ (largo pleópodo 1), LP₂ (largo pleópodo 2).

Morfotipo(MACHOS)					
	<i>gregaria</i>			<i>subrugosa</i>	
Variable	TMM (mm)	IC (95%)	Variable	TMM (mm)	IC (95%)
			AQD	18,55	17,25-19,25
			AQI	19,06	17,25- 19,98
AIQD	12,47	10,92-23,67	AIQD	19,06	13,74-19,35
AIQI	11,03	10,25-13,15	AIQI	16,58	15,68-20,16
LP1	17,19	16,63-17,66	LQD	18,12	17,25-19,17
LP2	19,45	18,98-19,72	LQI	17,65	15,35-19,36
			LP1	23,17	16,16-23,85
			LP2	7,35	7,35-26,33

Para los machos de ambos morfotipos se realizó un nuevo análisis considerando a la curva de crecimiento relativo para la longitud de pleópodos (LP1 y LP2) como dos curvas separadas (LP1A y LP1B; LP2A y LP2B) (Figuras 3.10 y 3. 11). Dado que se observan dos nubes de puntos bien definidas para la fase adulta en ambos casos (LP1 y LP2) esto podría aportar información adicional sobre posibles puntos de corte nuevos y diferentes para cada conjunto de datos que definen cada una de las nuevas curvas. De esta manera se buscó evitar posibles errores derivados de considerar una única nube de puntos, cuando lo que se observa son dos muy distinguibles.

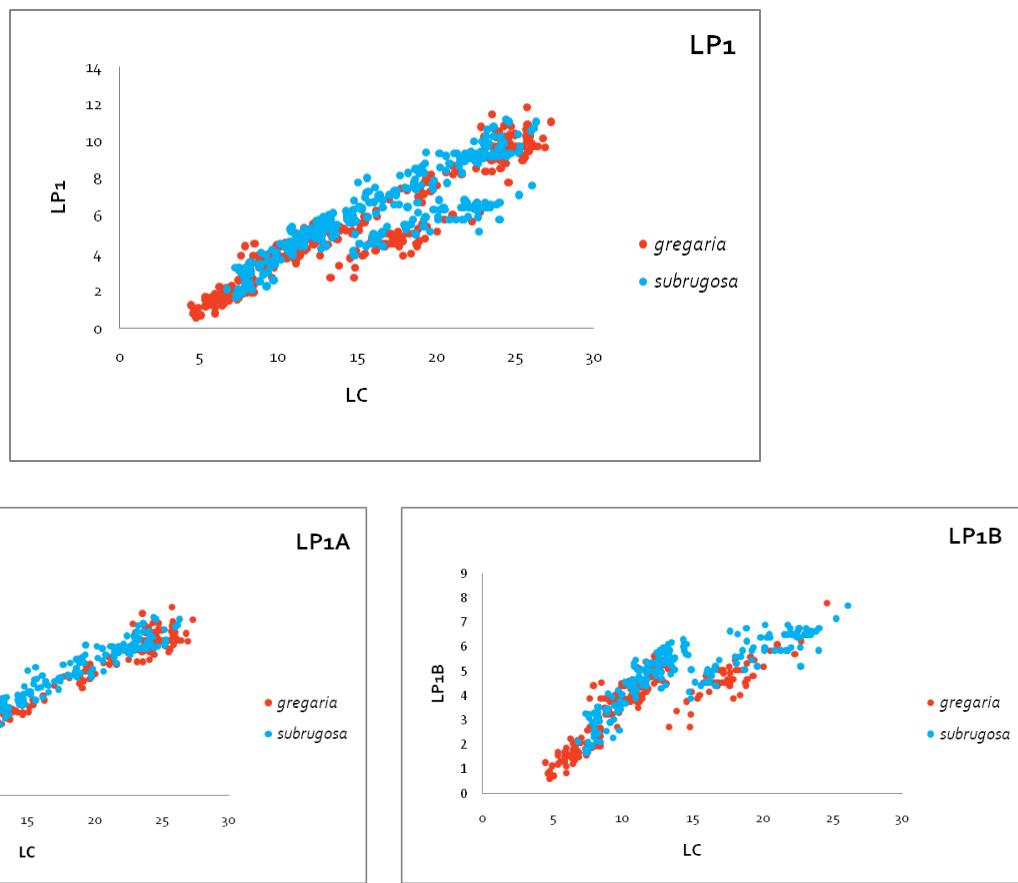


Figura 3.10. Gráficos de dispersión para la longitud de los pleópodos 1 considerando una sola curva (LP1) y dos curvas por separado (LP1A y LP1B) medidos en machos de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. Puntos rojos indican el morfotipo *gregaria* y puntos turquesa indican el morfotipo *subrugosa*.

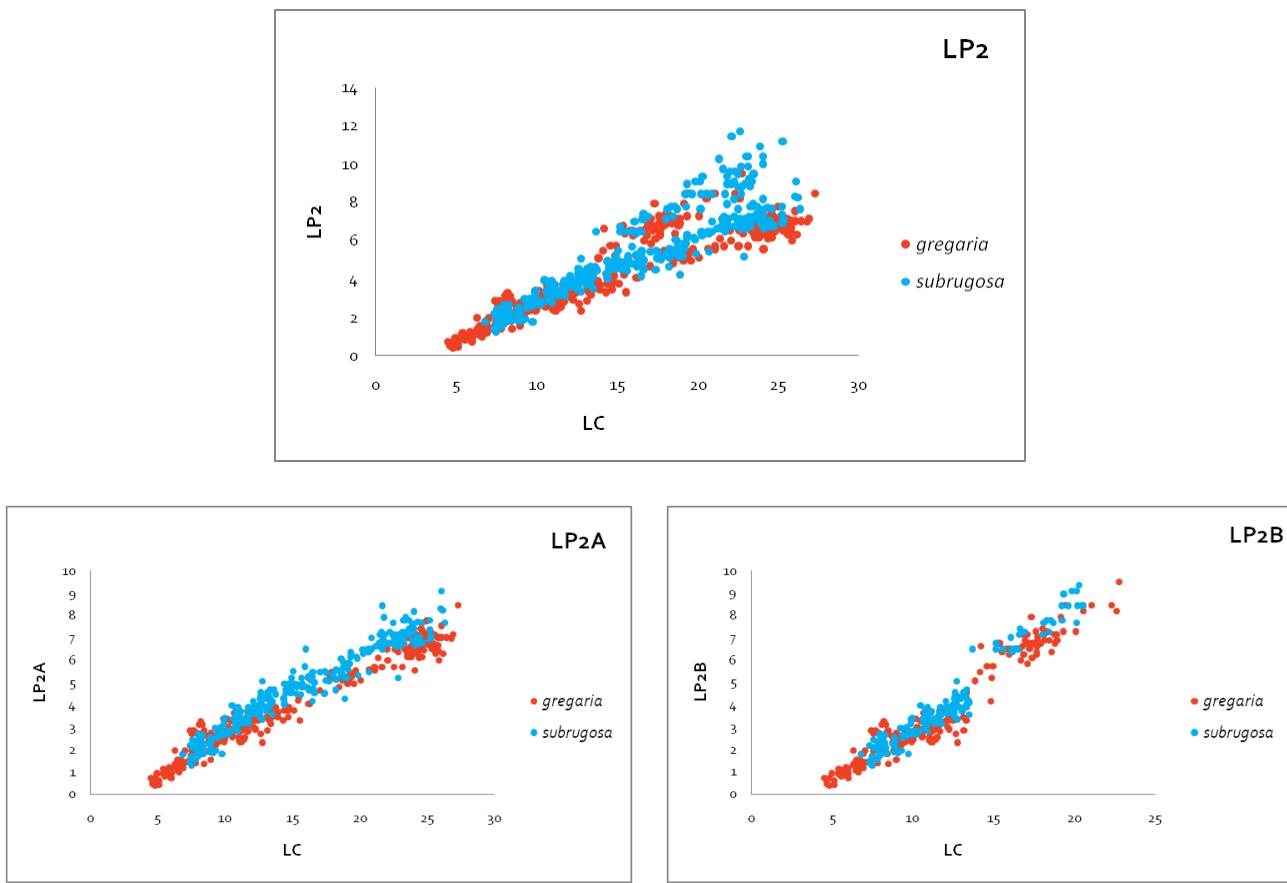


Figura 3.11. Gráficos de dispersión para la longitud de los pleópodos 2 considerando una sola curva (LP2) y dos curvas por separado (LP2A y LP2B) medidos en machos de ambos morfotipos de *Munida gregaria*. Puntos rojos indican el morfotipo *gregaria* y puntos turquesa indican el morfotipo *subrugosa*.

En todos los casos la tasa de crecimiento no fue constante y pudieron modelarse todas las curvas de crecimiento. Los tamaños de madurez morfométrica estimados por los puntos máximos en el cambio de crecimiento relativo fueron para el morfotipo ***gregaria*** 15,13 mm LC (I.C. 95% 6,50-19,13) para LP1A, 14,87 mm LC (I.C. 95% 6,60-18,61) para LP1B, 13,15 mm LC (I.C. 95% 11,18-25,90) para LP2Ay 12,76 mm LC para LP2B (I.C. 95% 11,18-13,15) (Figura 3.12).

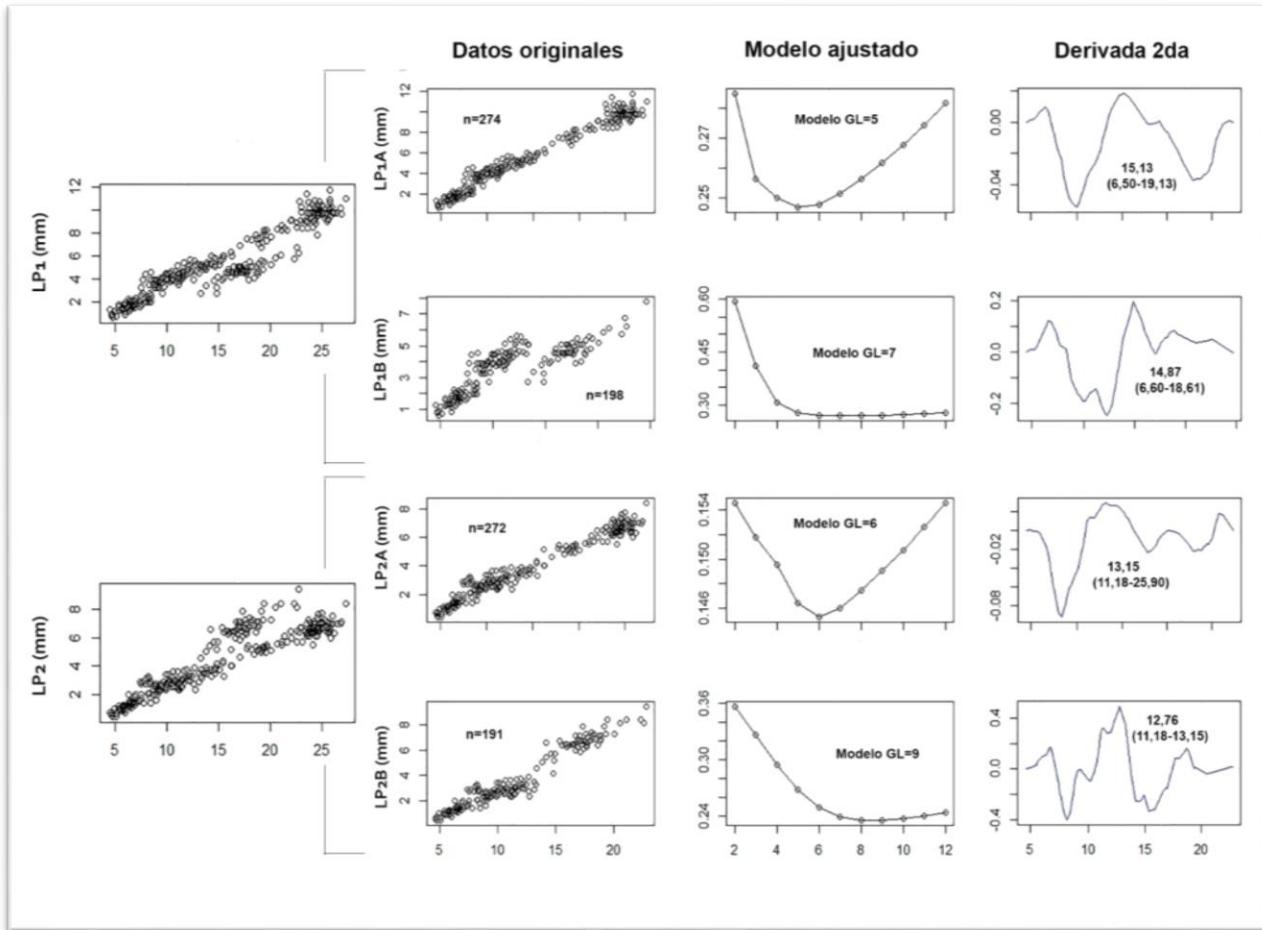


Fig. 3.12. Ajuste del modelo de splines a los datos de **machos** del morfotipo *gregaria* de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). LP₁ (largo pleópodo 1), LP₂ (largo pleópodo 2).

Para el morfotipo **subrugosa** los tamaños de madurez morfométrica estimados fueron 25,26mm LC (I.C. 95% 7,35-26,03) para LP1A, 15,9mm LC (I.C. 95% 15,16-16,53) para LP1B, 18,25mm LC (I.C. 95% 17,53-24,72) y 12,84 (I.C. 95% 17,53-24,72) para LP2A y LP2B, respectivamente.

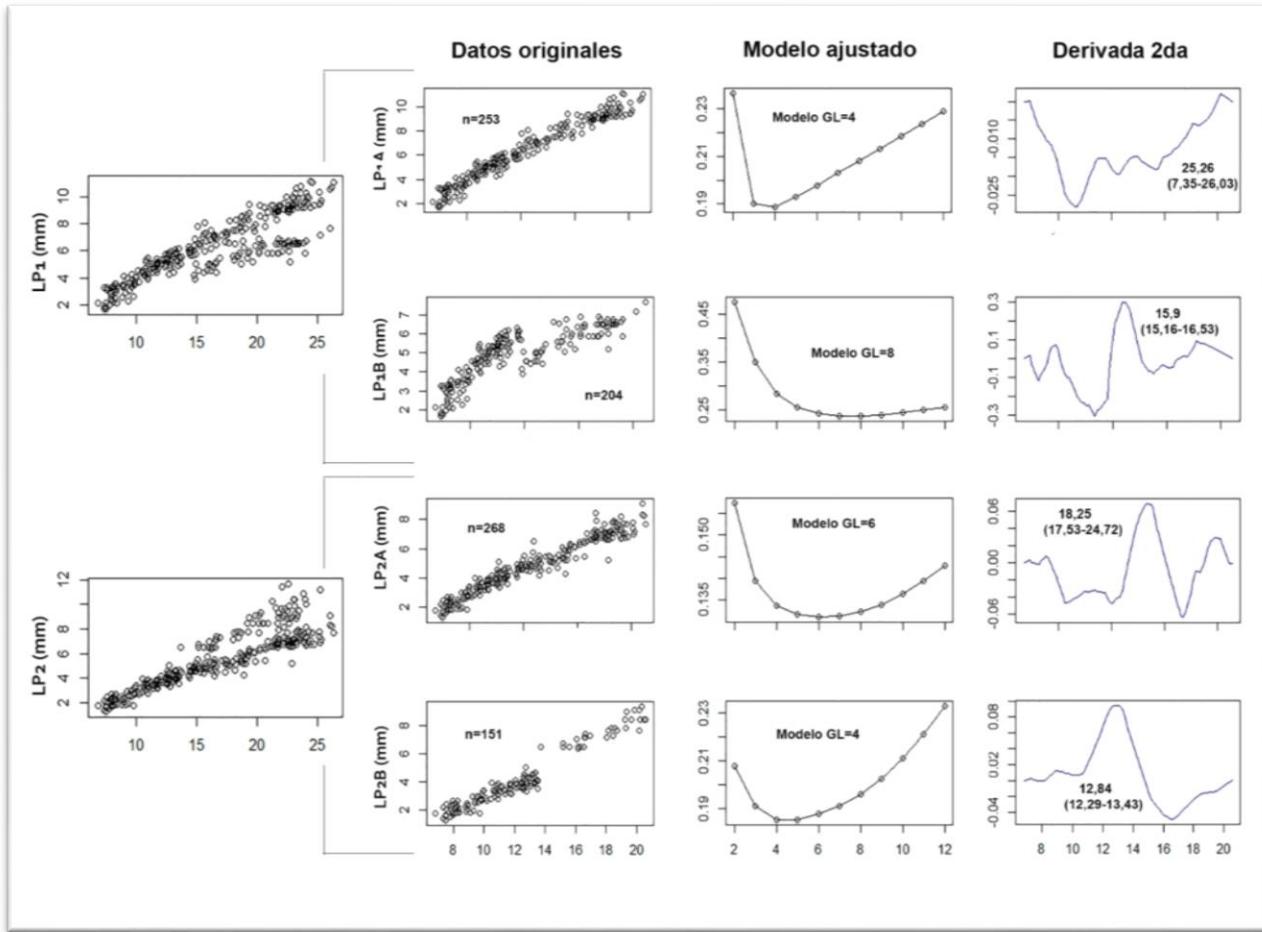


Fig. 3.13. Ajuste del modelo de splines a los datos de **machos** del mofortípico *subrugosa* de *Munida gregaria* y determinación del punto de mayor celeridad en el cambio morfológico asociado a la madurez sexual (Waters y Hobday 1998). LP₁ (largo pleópodo 1), LP₂ (largo pleópodo 2).

Tabla 3.4. Tamaños de madurez morfométrica (TMM), intervalos de confianza (IC) del 95% para los pleópodos 1 y 2 (LP1 y LP2) y las nuevas variables que surgen de cada una uno (LP1 AyB, LP2AyB) en machos de ambos morfotipos de *Munida gregaria*.

MORFOTIPO (MACHOS)				
	<i>gregaria</i>		<i>subrugosa</i>	
VARIABLE	TMM (mm)	IC (95%)	TMM (mm)	IC (95%)
LP1	17,19	16,63-17,66	23,17	16,16-23,85
LP1A	15,13	6,50-19,13	25,26	7,35-26,03
LP1B	14,87	6,60-18,61	15,9	15,16-16,53
LP2	19,45	18,98-19,72	7,35	7,35-26,33
LP2A	13,15	11,18-25,90	18,25	17,53-24,72
LP2B	12,76	11,18-13,15	12,84	12,29-13,43

Los machos de ambos morfotipos también evidenciaron diferencias entre sí (Tabla 3.3). El morfotipo *gregaria* alcanzó la madurez morfométrica a tallas menores que el morfotipo *subrugosa* considerando las medidas tomadas en los quelípedos: *gregaria* entre los 11 y los 12 mm LC y *subrugosa* entre los 17 y 19mm LC. Por otro lado, la longitud de los pleópodos considerando dos curvas por separado según las diferentes nubes que reflejaron los adultos, arrojaron resultados dispares. Para el morfotipo *gregaria* la talla de madurez morfométrica se observó cercana a los 15mm LC para ambas curvas del LP1 (LP1A y LP1B) y cercana a los 13mm LC para las curvas de LP2 (LP2A y LP2B). Mientras que para el morfotipo *subrugosa* LP1A evidenció madurez a los 25,26 mm LC, LP1B lo hizo a los 15,9mmLC; LP2A a los 18,25mm LC y LP2B a los 12,84mmLC.

3.4 DISCUSIÓN

Este es el primer estudio que aporta resultados sobre madurez morfométrica considerando ambos morfotipos de *Munida gregaria*, evidenciando diferencias entre ambos. Se aplicó un método que permite estudiar el crecimiento relativo de manera integral, sin basarse en supuestos previos y que no se ve influido por los valores de tamaños extremos (Watters y Hobday 1998). Este enfoque permite proporcionar información más útil para generar nuevas hipótesis sobre el ciclo de vida y las estrategias de apareamiento de la especie. Consideramos que las estimaciones aquí presentadas poseen un alto grado de certeza para la población estudiada, dada la gran representatividad que proporcionan los tamaños muestrales utilizados (más de 1500 animales medidos) para realizar los análisis de ambos morfotipos.

Los machos y las hembras del morfotipo *gregaria* reflejaron tamaños de madurez morfométrica (para casi la totalidad de las variables consideradas) menores que el morfotipo *subrugosa*.

En las **hembras** tanto el ancho abdominal (para los dos morfotipos) como el alto (en el morfotipo *gregaria*) y el ancho y largo de las quelas (en el morfotipo *subrugosa*) mostraron discontinuidades en la tasa de su crecimiento relativo, es decir cambios abruptos en su crecimiento que reflejan momentos de alcance de madurez. Los máximos en los crecimientos relativos del abdomen y los quelípedos fueron similares entre sí, en las hembras de ambos morfotipos. En el morfotipo *gregaria* las longitudes alcanzadas en la madurez gonadal y morfométrica fueron similares ((11,50mm LC (valor mínimo de hembra ovígera, Ravalli datos no publicados) y 14,15mmLC (I.C95% 7,80-20,78mm LC), respectivamente)) mientras que en el morfotipo *subrugosa* estuvieron más alejadas; 9,75mm de LC fue la menor hembra portando huevos (Ravalli datos no publicados) y 19,35 mm LC (I.C95% 18,55-19,87mm LC) fue la longitud de madurez morfométrica según el ancho abdominal. La posible diferencia entre el tamaño de mínima hembra ovígera indicado y de hembra madura desde el punto de vista morfométrico podría además relacionarse con el hecho de que uno es un valor “mínimo” y el valor de madurez morfométrico representa un valor más poblacional en la estimación. Quizá la estimación del tamaño para los años aquí estudiados en el que el 50% de las hembras está ovígera pudiera proporcionar valores similares o más próximos a la madurez morfométrica aquí estimada.

En general el rasgo morfológico mayormente utilizado en hembras de crustáceos decápodos es el ancho del abdomen ya que los cambios en su morfología están indudablemente relacionados con el proceso de maduración, dadala necesidad de las hembras de expandir el abdomen para acomodar tantos embriones como sea posible (Thiel y Lovrich 2011). Sin embargo, encontramos que cambios abruptos en el crecimiento de los quelípedos en hembras también evidenciaron el inicio en la madurez morfométrica.

En el morfotipo *gregaria* esto fue evidente en el alto de los quelípedos y en el morfotipo *subrugosa* lo fue para el ancho y largo de los mismos. Esto es consistente con la función que poseen los quelípedos durante el apareamiento tanto en hembras como en machos: en el inicio del mismo los machos sujetan a las hembras con sus quelípedos extendidos y las toman, en general, por sus quelípedos (Pérez Barros *et al.* 2011). Es importante considerar que también pueden existir otras funciones relacionadas a comportamientos agonísticos que no tienen que ver necesariamente con el apareamiento. En varias especies de langostillas como *Munida sarsi*, (Brinkmann 1936, Berrill 1970), *Cervimunida johni* (Arancibia *et al* 2005), *Munida gregaria* (Pérez-Barros *et al.* 2011), *M. quadrispina* (Antonsen y Paul 1997) y *Pleuroncodes planipes* (Tulipani y Boudrias 2006) se observaron interacciones agonísticas en individuos compitiendo no sólo por el acceso a una potencial pareja sino también por alimentos o territorios de alimentación. Estas interacciones suelen incrementarse con el aumento de la densidad (Thiel y Lovrich 2011) e involucran el uso de los quelípedos.

En trabajos previos realizados en Argentina sólo hay registro de talla de primera madurez morfométrica para los machos de *Munida gregaria* en el Canal Beagle (Tapella 2002) determinada por un cambio abrupto en el crecimiento relativo del largo del quelípedo a los 24,4 mm LC. En el presente estudio,

las longitudes de primera madurez morfométrica según el largo del quelípedo fueron menores para el morfotipo *subrugosa* (18,12 mmLC) y para el morfotipo *gregaria* según el alto del mismo (12,47mm LC). Esta diferencia no sorprende ya que las características de la historia de vida pueden cambiar con la latitud en especies con una amplia distribución latitudinal como la de *M. gregaria* (Atkinson y Sibly 1997, Hernández et al. 2011, Lardies y Wehrtmann 2001, Defeo y Cardoso 2002, Angilletta y Dunham 2003). La latitud y especialmente el gradiente térmico asociado pueden afectar los patrones de crecimiento y, en consecuencia, el tamaño en la madurez sexual de los decápodos bentónicos (Hines 1989, Dugan et al. 1991). Esta tendencia está relacionada con las diferencias metabólicas a lo largo del gradiente latitudinal de la distribución geográfica de una especie; como resultado, en general los individuos crecen más lentamente y maduran más tarde a temperaturas más bajas que a temperaturas más altas (Clarke et al. 1991, Hernández et al. 2011). En el caso de *M. gregaria*, podría ocurrir la existencia de una clina latitudinal en el tamaño de madurez sexual asociada con las diferencias térmicas en ambas localidades: en el canal Beagle la temperatura de fondo varía en promedio entre 4 °C durante el periodo frío (agosto-septiembre) y 8°C durante el periodo cálido (enero-febrero-marzo) y en el Golfo San Jorge varía entre 8°C y 10°C en ambos periodos respectivamente (Baldoni et al. 2015).

En los **machos** del morfotipo *gregaria* el alto del quelípedo y las longitudes del primer y segundo par de pleópodos (LP1 y LP2) evidenciaron un cambio abrupto en el crecimiento relativo reflejando longitudes de primera madurez morfométrica considerablemente menores que los machos del morfotipo *subrugosa*. Estos últimos además de mostrar discontinuidades en la tasa de crecimiento en las longitudes de los pleópodos 1 y 2 (LP1 y LP2) y el alto del quelípedo, lo hicieron también para largo y ancho de los mismos. Respecto a los pleópodos de ambos morfotipos, consideramos más adecuado separar dos curvas dadas las formas de dispersión de los puntos en la etapa adulta, las cuales generaron dos nubes de puntos claramente separadas pudiendo perderse el sentido en el crecimiento relativo en este rango de tallas. Así fue como en el morfotipo *gregaria* las longitudes que representaron la madurez morfométrica no difirieron considerablemente de las evidenciadas por el ancho de los quelípedos, lo cual sí sucedía considerando una sola curva (ver tabla 3.3). Luego del momento que define la maduración morfométrica se observaron diferentes patrones en la tasa de crecimiento de ambas curvas. En el morfotipo *subrugosa* ocurrió algo similar, pero los valores de longitud de inicio de madurez morfométrica que aparecieron similares a los demás rasgos fueron sólo para una de las dos curvas que surgieron de la primera, en los dos casos: LP1B y LP2A evidenciaron valores similares, mientras que las dos curvas restantes (LP1A y LP2B) mostraron su pico de crecimiento relativo (es decir, su talla de madurez morfométrica) en valores diferentes a los anteriores. Descartamos que las dos nubes observadas en las gráficas de dispersión (ver Figura 6) sean errores generados por bajo n muestral o atribuidas a diferencias geográficas o interanuales: la dispersión también se observa con ejemplares capturados en mismos sitios y mismas campañas de investigación. Sugiero entonces, la co-existencia de dos formas morfométricas en la etapa adulta que reflejan un posible

comportamiento reproductivo alternativo (AMT), el cual se define como una variación discontinua en un aspecto del comportamiento reproductivo dentro de un mismo sexo en una población (Austad 1984). Cada alternativa puede representar una táctica fija durante la vida de un individuo o puede ser empleada por el mismo individuo en diferentes momentos y cada comportamiento tendrá asociadas diferencias en costos y/o beneficios (Correa *et al.* 2003).

Las causas pueden ser desequilibrios en el poder de retención de recursos (es una medida de la capacidad de “lucha” absoluta) (Parker 1974) causados, por ejemplo, por diferencias morfológicas entre competidores. La causa más frecuente se cree que es la fuerte competencia intrasexual por la formación de parejas durante el apareamiento (Shuster 1987, Clark 1987, Emlen y Oring 1977). Una proporción de sexos operacional sesgada hacia los machos (es decir, los machos sexualmente activos son más abundantes que las hembras receptivas) contribuye a la competencia intrasexual (Emlen y Oring 1977), como es el caso de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge (Ravalli *et al.* 2012). Los casos más comunes de AMTs muestran diferencias morfológicas en rasgos relacionados con adaptaciones para la lucha o comportamientos de apareamiento, como diferencias en el tamaño de los quelípedos por ejemplo (Lezcano *et al.* 2015), de las cuales surgen sistemas de dominación (Elner y Beninger 1995). Alcanzar un estatus dominante (RHP relativamente alto) puede requerir inversiones costosas en recursos, de modo que los individuos en desventaja competitiva puedan mejorar su éxito reproductivo al adoptar una táctica alternativa (evitar la competencia directa) a costos relativamente más bajos (Eberhard 1982, Dominey 1984, Taborsky 1994, 2008).

En este estudio la dominancia se observó en el tamaño del primer y segundo par de pleópodos de los machos del morfotipo *subrugosa*, estableciendo diferentes momentos en la maduración morfométrica de estos apéndices. Esto podría relacionarse con una estrategia para optimizar el número de cópulas, es decir optimizar la posibilidad de encuentros reproductivos con hembras incluidas en un rango mayor de tallas, asegurando así la transferencia espermática a hembras grandes y pequeñas. Por otro lado, se observaron en machos de ambos morfotipos ejemplares con espermatóforos en vaso deferente de tallas pequeñas: 9,05 mm en *gregaria* y 7,34 mm en *subrugosa* (Ravalli, datos no publicados). Si bien no contamos con el n muestral adecuado para estimar las tallas de primera madurez fisiológica (evaluada por la presencia de espermatóforos en el vaso deferente), con estos registros podemos sugerir que ésta precedería a la madurez morfométrica en machos (entre 11 y 15 mm LC en el morfotipo *gregaria* y entre 16 y 26mm LC en el morfotipo *subrugosa*) y que la brecha entre ambas es más evidente en el morfotipo *subrugosa*.

En el canal Beagle, por ejemplo, los machos de *Munida gregaria* alcanzan la madurez fisiológica a aproximadamente 8 mm LC mientras que la madurez morfométrica se alcanza a los 24 mm LC (según la longitud del quelípedo) (Tapella *et al.* 2002). En el Golfo San Jorge estaría ocurriendo algo similar, al menos

para el morfotipo *subrugosa*: Vinuesa (2007) registró para este morfo que las hembras alcanzan la madurez fisiológica entre 9 y 12 mm LC y los machos entre 6 y 8 mm LC. Esto también ocurre en otros crustáceos decápodos en los cuales la madurez fisiológica suele tener lugar cuando los animales alcanzan la adolescencia morfométrica, una o dos mudas antes de la madurez morfométrica (Corgos y Freire 2006, Paul 1992, Conan y Comeau 1986, Sainte-Marie *et al.* 1995, Farías *et al.* 2014). Si bien para los machos, alcanzar el tamaño de madurez morfométrica no es un requisito para aparearse con éxito (Paul 1992, Sainte-Marie *et al.* 1999), experimentos de laboratorio han demostrado que los machos morfométricamente inmaduros de *Chionoecetes* y *Paralithodes* fueron capaces de aparearse (Paul y Paul 1990, Paul 1992). Probablemente, los machos pequeños sexualmente maduros utilicen una táctica de apareamiento diferente de la que utilizan los machos grandes (Thiel y Lovrich 2011).

En relación a las diferencias encontradas en los tamaños de primera madurez morfométrica en ambos morfotipos sugerimos que los cambios morfológicos en el crecimiento de los quelípedos tanto en machos como en hembras del morfotipo *gregaria*, podrían estar relacionados al uso del hábitat, debido al asentamiento de ejemplares pelágicos como parte de la comunidad bentónica. El alcanzar la madurez a tallas menores que las del morfotipo *subrugosa* podría ser una respuesta adaptativa a cambios en los hábitos de alimentación, agonismos intraespecíficos con ejemplares del mismo u otro morfotipo (Diez *et al.* 2016a) y/o nuevos riesgos depredadores que pueden requerir un tamaño relativo de quelípedo diferente. Se observaron patrones de crecimiento similares en otros decápodos como respuesta adaptativa a cambios de hábitat en cangrejos del género *Menippe* (Gerhart y Bert 2008) y en *Platyxanthus crenulatus* (Farías *et al.* 2014).

Este estudio evidencia diferencias en la madurez sexual morfométrica en los morfotipos *subrugosa* y *gregaria* de ejemplares colectados en el ambiente bentónico. Consideramos prudente ampliar estos resultados realizando comparaciones con ejemplares del morfotipo *gregaria* que habitan el ambiente pelágico que podrían permitirnos tener un conocimiento más amplio de la plasticidad sexual de la especie y sus morfotipos.

Asimismo, dada la expansión distal de ambos pleópodos (1 y 2) y su patrón de setación, podría también profundizarse si además de los cambios de pendiente en la longitud de los mismos se puede evidenciar una variación ontogenética en el área de expansión distal y en el número, longitud y posición de sus setas. Un análisis adicional incluyendo por ejemplo morfometría geométrica de estas estructuras podría arrojar resultados a integrar con las mediciones en longitud de los pleópodos. Esta información podría aportar adicional sobre cambios en la funcionalidad de los pleópodos cuyo extremo distal será el que “carga” la masa de espermatóforos evacuada del vaso deferente distal y los adhiere a la superficie esternal de la hembra en proximidad a sus gonoporos.

CAPÍTULO 4

EFECTO MODELADOR DE LOS MORFOTIPOS SOBRE LAS VARIABLES REPRODUCTIVAS EN *MUNIDA GREGARIA* (ANOMURA) DEL GOLFO SAN JORGE.

LOS RESULTADOS DEL PRESENTE CAPÍTULO HAN SIDO PARCIALMENTE PUBLICADOS COMO:

RAVALLI C., FIRPO C., FLORES N. Y LÓPEZ GRECO L. 2020. EFECTO MODELADOR DE LOS MORFOTIPOS SOBRE LAS VARIABLES REPRODUCTIVAS EN *MUNIDA GREGARIA* (ANOMURA) DEL GOLFO SAN JORGE. INFORME DE INVESTIGACIÓN INIDEP Nº108/2020, 28 PP.

4.1 INTRODUCCIÓN

La información biológica sobre una especie que es explotada comercialmente o investigada por ser un potencial recurso pesquero, tiene gran importancia sobre las decisiones de manejo. Dentro de la biología de los crustáceos, el comportamiento reproductivo es uno de los componentes menos conocidos y uno de los grupos para los cuales la información sobre las puestas es escasa, son los anomuros conocidos como langostillas (*squat lobsters*) (Thiely Lovrich 2011). Entre los aspectos de la dinámica reproductiva, la inversión energética en la reproducción tiene importantes implicancias en la dinámica de sus poblaciones, en la biogeografía, en la continuidad de la especie y en su potencial de expansión (Kozlowski 1991, Kuparinen y Merilä 2007, Hjelset 2012, Thiel *et al.* 2012, Lambert 2013, Hernández 2018, Militelli *et al.* 2020).

El conocimiento de la producción de huevos evaluado como el número de puestas, número de huevos por puesta y éxito de la eclosión entre otros parámetros, es esencial para estimar el potencial reproductivo, el tamaño futuro del stock de una población y su dinámica espacio-temporal (Wenner y Kuris 1991, Ramírez-Llodra 2002, Cobo y Okamori 2008, González-Pisani y López Greco 2014). Además, los datos de series temporales, provenientes de diferentes estaciones y años, son también necesarios para mantener y/o definir el manejo pesquero actual y potencial de un recurso dado (Campbell y Robinson 1983, Goni *et al.* 2003, Tallack 2007, Cooper *et al.* 2013).

En general, la mayoría de la información proviene de las capturas en los buques pesqueros y de campañas de investigación que se focalizan sobre los modelos de evaluación pesquera tradicionales los cuales no contemplan parámetros ambientales (Canales y Arana 2012, Firpo *et al.* 2020, de la Garza y Moriondo 2019, Guzmán *et al.* 2020). Dicha información no es suficiente para determinar el estatus de explotación y necesita ser complementada con datos ecológicos que incluyan variaciones estacionales e interanuales en respuesta a parámetros oceanográficos y climáticos. Por lo tanto, la implementación de datos complementarios es necesaria para el desarrollo de una actividad sustentable y un manejo a largo plazo (Van Overzee y Rijnsdorp 2015, Guzmán *et al.* 2020).

La fecundidad (usualmente definida como el número de huevos por puesta, NH) está en general correlacionada positivamente con el tamaño de las hembras (Corey y Reid 1991, Tapella *et al.* 2002, 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y González-Pisani 2011, entre otros) y es uno de los parámetros más importantes en la historia de vida de una especie (Aiken y Waddy 1980). Las estimaciones de fecundidad en especies explotadas comercialmente han mostrado ser fluctuantes en el tiempo, sugiriendo esto su potencial uso como un indicador de la evolución de los parámetros reproductivos inducida por la pesca (Thiel *et al.* 2012). Para lograr estimaciones confiables de la fecundidad individual se requiere el conocimiento de al menos dos tipos de datos: el tamaño de las puestas y el número de puestas producidas por hembra durante un periodo reproductivo (Dellatorre y Barón 2008).

La fecundidad puede ser estimada de varias maneras (Van Deventer 1937, Penn 1943, Payne 1971, Aiken y Waddy 1980, Kumar *et al.* 2000, Militelli *et al.* 2019, 2020). El método más utilizado en los crustáceos decápodos, a excepción de los camarones peneidos (Fernández *et al.* 2018), es la colecta de las hembras ovígeras (portando los huevos adheridos a los pleópodos) y el conteo directo del número de huevos (Crocker y Barr 1968, Corey 1987a, entre otros). Este recuento puede ser total o estimado a partir de submuestras y extrapolado al volumen total del desove. Dado que la extrusión de huevos y su consecuente adhesión a los pleópodos puede estar afectada por diversos factores (Prins 1968, Corey 1987b, France 1987, Taugbol y Skurdal 1990), el conteo de oocitos maduros en el ovario puede ser más preciso y generar menor variabilidad (Tack 1941, Goellner 1943, Mason 1977, Rhodes y Holdich 1982) sobre todo en especies de baja fecundidad. Alternativamente, también puede ser registrado el número de larvas eclosionadas o el número de juveniles eclosionados(en aquellas especies de desarrollo directo). Corey (1987b) y Corey y Reid (1991) describieron estas diferentes estimaciones en la fecundidad de la siguiente manera: el conteo de los oocitos maduros en el ovario representa la *fecundidad potencial*, el conteo de huevos sujetos a los pleópodos representa la *fecundidad realizada* y el conteo de juveniles o larvas eclosionadas representa la *fecundidad actual*. En el contexto de la historia de vida o la dinámica de una población cada uno de estos estadios representa un rasgo de la historia de vida de la especie que pueden ser o no dependientes de la densidad (France 1984, 1987, Steachey y Somers 1995).

La pérdida natural de huevos también es un rasgo importante a considerar para determinar las diferencias en las estrategias reproductivas (Kuris 1991, González-Pisani y López Greco 2014) ya que la fecundidad es un rasgo altamente plástico (Paul 1984, Sainte Marie 1993, Dunnington 1999, Diez y Lovrich 2009, Verísimo *et al.* 2011). El estudio de la pérdida de huevos permite evaluar cuantitativamente la dinámica de una población. Dicha evaluación surge en el contexto de analizar los ciclos de vida con atención en cómo se enlazan las etapas sucesivas del mismo: tamaño del stock de adultos, inversión reproductiva (también denominada “output” reproductivo), abundancia larval, reclutamiento post-larval y supervivencia del subsecuente stock de adultos (Kuris 1991). Existen diversos motivos que explican la pérdida de huevos. Algunas hembras de *Munida gregaria* (este estudio) con puestas avanzadas mostraron algunos o muchos de sus huevos con desarrollo detenido, o huevos que no han llegado a ser fecundados. Estas pérdidas pueden llegar a representar hasta un 3-4% de la totalidad de los huevos. La mortalidad de huevos también suele deberse a pérdidas mecánicas, es decir por abrasión mecánica de los huevos por parte de las hembras en particular en especies bentónicas (Balasundaram y Pandian 1982, Kuris y Wickham 1987, Shields *et al.* 1990). Algunas hembras quitan parte o la totalidad de la puesta de sus pleópodos si están parasitadas con nemertinos predadores de huevos y luego se comen los huevos desprendidos (Aiken *et al.* 1985). Las bajas temperaturas, la desecación o cambios en la salinidad también pueden producir mortalidad embrionaria mientras están siendo incubados (Vlasblom 1969, Sheader 1983). Por ejemplo, observaciones en el

laboratorio mostraron que tanto altas como bajas temperaturas pueden incrementar la mortalidad de huevos en el cangrejo *Cancer magister* (Wild 1983, Shirley *et al.* 1987).

Los aspectos reproductivos de *Munida gregaria* en el Mar Argentino se han estudiado a lo largo de su distribución en tres localidades de la costa: Golfo Nuevo (Dellatorre y Barón 2008), Golfo San Jorge (Vinuesa 2007, Varisco 2013) y Canal Beagle (Tapella *et al.* 2002).

En todos los casos se registró que el periodo reproductivo es estacional y ocurre durante el invierno y la primavera (Diez *et al.* 2016b). En el **Golfo Nuevo** ($42^{\circ}34'S$), que corresponde a la localidad más al norte donde fue estudiada la reproducción de *Munida gregaria*, el periodo reproductivo es más largo que en las otras localidades. Las hembras maduras están presentes desde junio hasta diciembre, representando más del 80% del total de las hembras entre julio y octubre y pudiendo tener 3 puestas consecutivas por estación reproductiva. El desarrollo embrionario completo (estudiado en laboratorio) demora de 26 a 29 días (a 11°C) y las larvas se encuentran en el plancton desde junio a noviembre (Dellatorre y Barón 2008). En la zona costera del **Golfo San Jorge** las hembras ovígeras están presentes desde junio hasta octubre-noviembre y pueden producir hasta dos puestas (Vinuesa 2007), una en junio y otra en septiembre (Varisco 2013). La fecundidad estimada como el número de huevos por hembra en 2009-2010 osciló entre 22 (para hembras de $=12\text{mm}$ de largo de caparazón) y 8194 huevos para hembras de $19,61\text{mm}$ de largo de caparazón. El diámetro de los huevos recién extruidos fue inferior al observado en Canal Beagle (Tapella *et al.* 2005) y superior al registrado en Golfo Nuevo (Dellatorre y González-Pisani 2011). Las larvas se encontraron en la columna de agua entre julio y diciembre. En el **Canal Beagle** (55°S) el periodo reproductivo es más corto (Tapella *et al.* 2002). Las hembras extruyen sus oocitos durante mayo- junio, portan los huevos hasta agosto-septiembre y producen una única puesta anual. Las larvas fueron registradas en el plancton a partir de septiembre y hasta diciembre (Tapella *et al.*, 2002). En las tres poblaciones se registraron puestas denominadas *incompletas* (menos de la mitad del pleon cubierto por huevos) en el inicio de la temporada reproductiva (Varisco 2013).

Las oscilaciones ambientales de la temperatura, disponibilidad de alimento y oxígeno disuelto, entre otros factores pueden desencadenar variaciones en las características reproductivas de las especies (Mashiko 1990, Hancock *et al.* 1998). Las hembras ovígeras de algunas especies de invertebrados marinos han mostrado que ajustan sus estrategias reproductivas a las condiciones ambientales prevalentes (Moran y McAlister 2009). Muchas especies de crustáceos demersales son también afectadas fuertemente por las condiciones oceanográficas. Por ejemplo, estudios en *Crangon crangon* (Urzúa *et al.* 2012), *Pandalus borealis* (Clarke *et al.* 1991) y *Lithodes maja* (Brown *et al.* 2018) han demostrado que existe una significativa capacidad adaptativa a fluctuaciones ambientales en cuanto a sus rasgos reproductivos. Se ha descripto también una tendencia para la producción de huevos dependiente de la latitud (Thorson 1950). De acuerdo a este autor en ambientes de altas latitudes las especies suelen producir un número bajo de huevos con

una alta inversión energética por huevo, de los cuales eclosionan larvas lecitotróficas. En cambio, en latitudes medias y bajas las especies tienden a producir un mayor número de huevos de menor tamaño, de los cuales eclosionan larvas planctotróficas (Thorson 1950). De acuerdo con Van Dover y Williams (1991), las larvas eclosionadas de huevos pequeños tienden a pasar por un mayor número de fases larvales que las especies con huevos grandes.

Las diferencias encontradas en los parámetros reproductivos de *Munida gregaria* en las diferentes localidades estudiadas a lo largo de la costa argentina probablemente reflejen condiciones ambientales contrastantes de dichas ubicaciones (Varisco 2013). Se han estudiado variaciones locales o temporales de la inversión reproductiva de la especie (Tapella 2002, Tapella *et al.* 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y González-Pisani 2011, Varisco 2013) pero no existen estudios comparativos relativos a la caracterización de la fecundidad de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de la especie en diferentes estaciones y años.

En base a lo previamente mencionado, el **objetivo** de este capítulo es analizar la producción de huevos en los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de la langostilla *Munida gregaria* partir de muestreros interanuales tanto costeros como de profundidad realizados en el Golfo San Jorge. Se pretende identificar las principales variables asociadas a la variación del número de huevos y realizar la comparación con los resultados obtenidos en otras poblaciones a lo largo de su rango de distribución latitudinal.

En el marco de dicho objetivo se planteó la siguiente hipótesis:

Hipótesis 1: Los morfotipos de *Munida gregaria* tienen efecto modelador sobre las variables reproductivas de la especie.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio de la fecundidad de *Munida gregaria* se colectaron hembras ovígeras provenientes de las capturas de dos barcos pesqueros comerciales y de 4 campañas de investigación realizadas a bordo de barcos de investigación del INIDEP (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Campañas de investigación y mareas en buques comerciales realizadas en el GSJ donde se realizaron los lances de pesca de los que fueron tomadas las muestras de langostilla como parte de la captura incidental.

AÑO	MES	CAMPAÑA	BUQUE
2008	Julio	SDJM0208	BP Siempre Don José Moscuzzza

2011	Julio	OB0711	BIP Oca Balda
2013	Septiembre	EH0413	BIPO Eduardo Holmberg
2016	Julio	ML1116	BP María Liliana
2016	Septiembre	EH0116	BIPO Eduardo Holmberg
2018	Julio	VA0118	BIPO Víctor Angelescu

El área de distribución espacial donde se colectaron las muestras fue entre las latitudes 45° 36'S y 47° 00'S y desde la longitud 62° 05' W hasta la costa (Figura 4.1). Todas las campañas realizadas tuvieron un diseño diferente pues la pesca estuvo dirigida al langostino (*Pleoticus muelleri*) en algunas y en otras a la merluza (*Merluccius hubbsi*). La langostilla en todos los casos fue parte de la fauna acompañante de las especies objetivo.

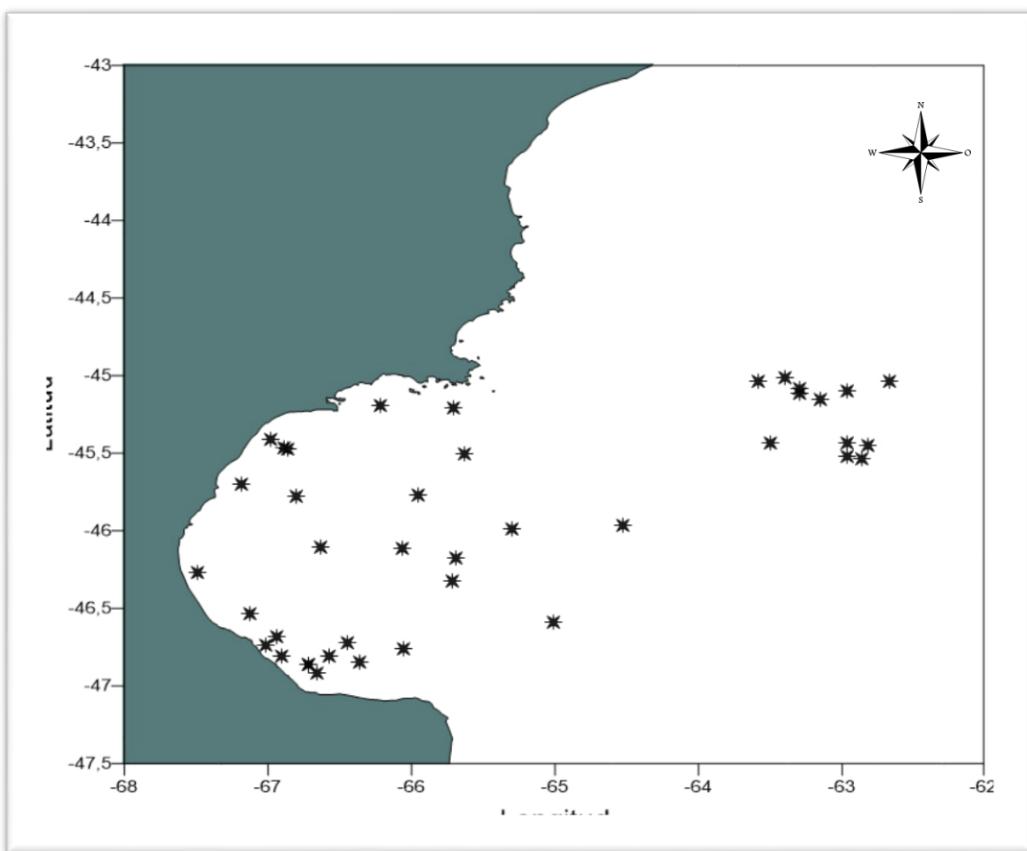


Figura 4.1 Ubicación de las estaciones donde se obtuvieron las hembras ovígeras de ambos morfotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge de las seis campañas analizadas en este estudio.

Las hembras de ambos morfotipos fueron anestesiadas con frío por 5 min y luego fijadas y conservadas en formol al 10%. En el laboratorio se les asignaron dos categorías en función del estadio de desarrollo embrionario: *tempranas* (aquellas hembras con embriones sin ojos diferenciados) y *tardías* (aquellas hembras con embriones con ojos diferenciados) basado en Jewett *et al.* (1985) (Figura 4.2). También se diferenciaron macroscópicamente según el tamaño de las puestas, de acuerdo al porcentaje de

superficie del pleon cubierto por huevos. Se asignaron a: *puestas completas* (cuando más de la mitad del pleon estuvo cubierto por huevos) y *puestas incompletas* (cuando menos de la mitad del pleon estuvo cubierto por huevos) (Figura 4.3) (Tapella 2002, Varisco 2013).

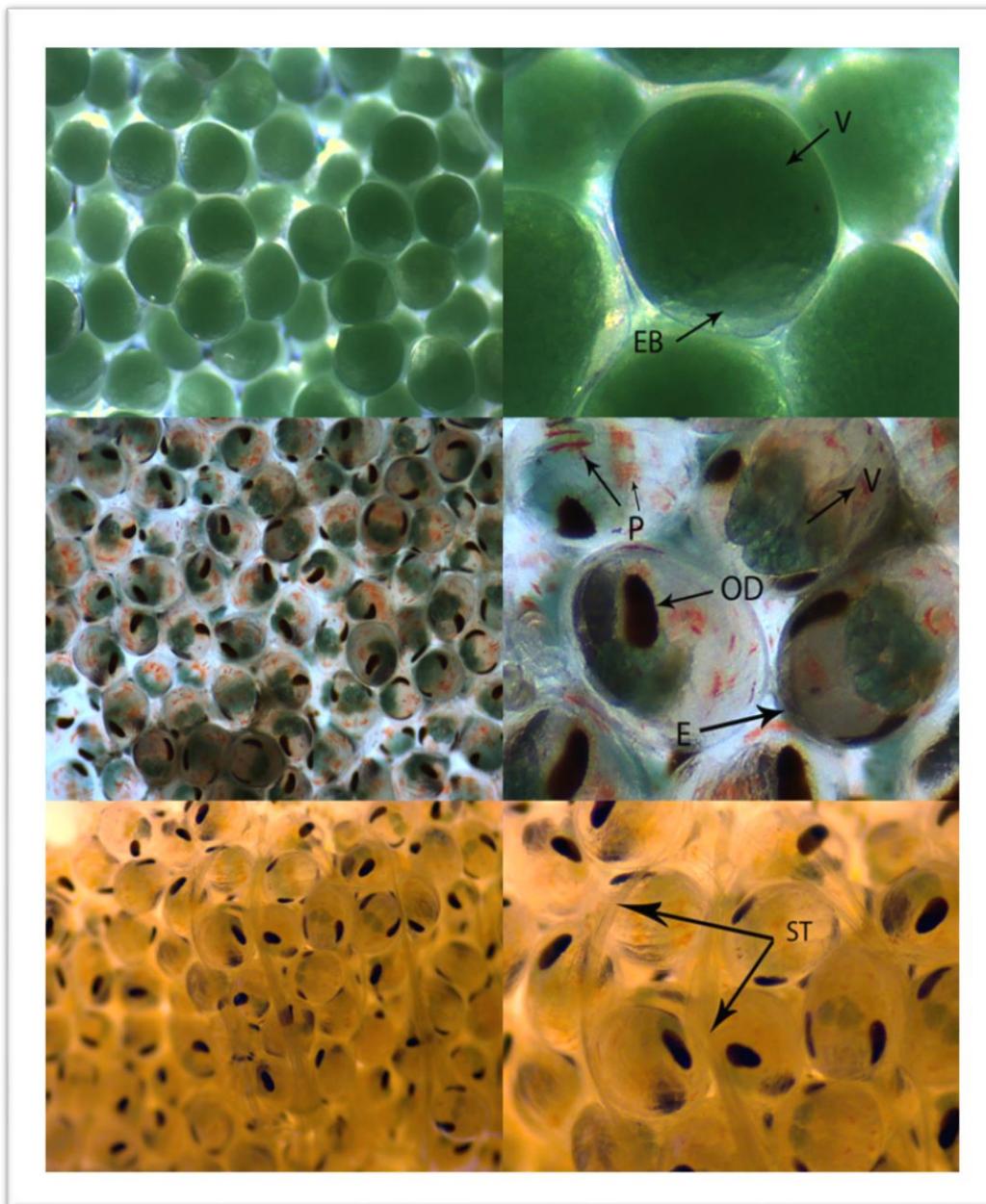


Figura 4.2 Huevos con embriones con y sin ojos diferenciados sujetos por las setas de los pleópodos 3 a 5 en el abdomen de las hembras, correspondientes a las categorías de puestas temprana y tardía de *Munida gregaria*, respectivamente. E: embrión, EB: esbozo embrionario, OD: ojos diferenciados, P: pigmento, ST: setas de los pleópodos 3-5, V: vitelo.

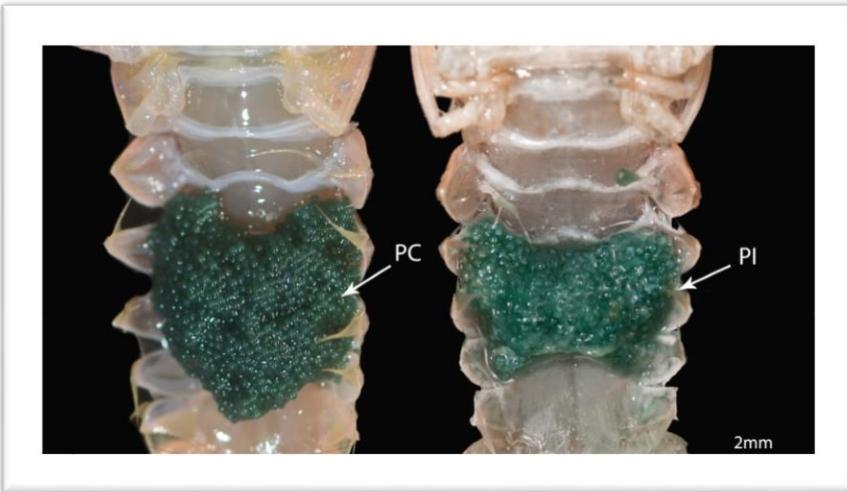


Figura 4.3 Hembras de *Munida gregaria* ovígeras con puestas completas (PC) y con puestas incompletas (PI).

A todas las hembras de ambos morfotipos se les midió su longitud máxima de caparazón (LC) mediante calibre digital (0,01mm de precisión). Las hembras ovígeras poseen sus embriones adheridos a los pleópodos (Figura 4.2); por lo que de cada una sedisecaron los mismos. Los huevos fueron removidos y pesados (precisión 0,1mg) para la determinación del *peso fresco del desove* (PFD) y posteriormente se realizó el *recuento total de la masa de huevos por conteo directo* (NH). Se determinó también, luego de la extracción de la masa ovígera, el *peso fresco de las hembras* (PFH). Posteriormente tanto los desoves como las hembras se llevaron a estufa a 80°C por 48 horas hasta alcanzar peso constante. De este modo se determinó el *peso seco de la masa de huevos* (PSD) y el *peso seco de la hembra* (PSH). Todas las determinaciones de peso se realizaron con 0,1mg de precisión. Además, para cada hembra se calculó el **RO** (también denominado “output” reproductivo) como: (PSD/PSH) *100, de acuerdo a Hines (1982) para estimar la energía invertida en reproducción; y el **RSOM** ó longitud relativa de inicio de la madurez sexual (Charnov 1990) para cada morfotipo como: la longitud máxima de caparazón de la mínima hembra ovígera/longitud máxima de caparazón del total de las hembras muestreadas.

Para comparar el número de huevos entre morfotipos se realizó un análisis de la covarianza (ANCOVA, Zar 1999) empleando el LC como covariable. Se transformaron los datos de NH y LC mediante *In* para poder comparar las pendientes y las ordenadas al origen de ambas rectas. La homogeneidad de las varianzas y de las pendientes fue testeada previamente a cada análisis (Kolmogorov- Smirnov 1933).

La fecundidad realizada (NH, número de huevos por hembra y por puesta) suele estar en crustáceos modulada por el tamaño de las hembras. Generalmente las especies tienden a presentar una correlación positiva entre el tamaño y la fecundidad (Haynes *et al.* 1976, Hines 1992, Sainte-Marie 1993, López Greco *et al.* 2000, Van den Brink 2006, Diez y Lovrich 2010, Varisco y Vinuesa 2011, Verísimo *et al.* 2011, entre

otros). Por lo tanto, es esperable que la fecundidad sea mayor en zonas o años donde el tamaño de las hembras fue mayor. Para independizarnos de esta tendencia se calculó la *fecundidad realizada relativa* (FRR) como el número de huevos de las hembras dividido el peso seco de las mismas (PFH) (López Greco *et al.* 2000) lo cual nos permitió determinar si existe o no un efecto “enmascarado” relativo a su tamaño y facilitar los aspectos comparados de este estudio.

En el laboratorio se midieron los huevos de 369 hembras, incluyendo ambos morfotipos y puestas completas e incompletas. Se estimó el *diámetro medio por huevo*, midiendo el diámetro mayor y menor de 10 huevos por hembra. Para esto se fotografiaron los huevos utilizando una cámara adaptada a una lupa binocular estereoscópica Carl Zeiss equipada con el software AxioVision. Se estimó para esas hembras seleccionadas el *peso seco por huevo* (PSPH) como: PSD/NH.

Para evaluar posibles patrones en la fecundidad realizada (NH) se utilizó un modelo lineal general de efectos principales (GLM) que incluyó los datos colectados durante los cinco años mencionados (6 muestreos). El GLM permite analizar una variable independiente en función de varias variables dependientes, las cuales pueden ser continuas y/o categóricas (ordinales), y evaluar todas las combinaciones posibles entre éstas (Zuur *et al.* 2009). Se realizó un análisis exploratorio de correlación entre las variables mediante la función chart. Correlation del paquete Performance Analytics perteneciente al programa R (<http://r-forge.r-project.org/projects>).

Para la realización del GLM se consideró la fecundidad realizada de *Munida gregaria* como variable respuesta (NH). Se incluyeron como predictores categóricos: la puesta (2 niveles), el morfotipo (2 niveles), la categoría (2 niveles), el mes (2 niveles correspondientes a julio y septiembre) y año (5 niveles) y como predictores continuos: la longitud máxima del caparazón (LC), el diámetro de los huevos, la fecundidad realizada relativa y el output reproductivo (RO). Sobre la variable respuesta (NH) se utilizó una transformación ln, orientada a normalizar los datos y homogeneizar las varianzas, para cumplir con los supuestos del modelo. El modelo que se puso a prueba fue:

$$\ln NH \sim Año + Mes + Morfotipo + Categoría + RO + LC + Diam + PUESTA + FRR$$

Se utilizaron varios diagnósticos para ayudar a seleccionar la distribución apropiada del error y evaluar el ajuste de cada modelo propuesto:

- 1) Para examinar la función de varianza utilizada se graficaron los valores absolutos de los residuales *deviance* contra los valores ajustados, transformados a la escala de información constante de la distribución del error considerada (McCullagh y Nelder 1989).

- 2) Para distinguir puntos extremos que afectan los valores de la pendiente estimados y de la *deviance* se utilizó el estadístico de Cook. El nivel de corte usado fue Cook > 1 (McCullagh y Nelder 1989).
- 3) Para evaluar la distribución normal de los errores se graficó la probabilidad de los cuantiles empíricos (Pinheiro y Bates 2000).

Para seleccionar el modelo mínimo adecuado, es decir un modelo en el cual todos los términos sean significativos (Crawley 1996), se consideró un procedimiento de ajuste añadiendo las potenciales variables explicatorias o factores uno a uno a partir del modelo nulo, siendo excluidas las covariables que no mostraran efectos detectables en la variable de respuesta a fin de obtener un modelo parsimonioso (McCullagh y Nelder 1989). Los modelos alternativos se evaluaron en términos del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson 2002). Se realizaron análisis exploratorios para evaluar la relación de la variable respuesta con los factores mencionados y con las covariables descriptas y entre éstas últimas.

Inicialmente se calculó la *devianza* explicada por cada covariable por separado y se construyeron tablas de *deviance*. Esta última es una medida de variabilidad utilizada en los GLM, definida como el valor negativo del doble de la diferencia entre la log-verosimilitud máxima del modelo seleccionado y la máxima log-verosimilitud correspondiente al modelo saturado (McCullagh y Nelder 1989). La *deviance* total explicada por los distintos modelos puede ser interpretada como un indicador de bondad de ajuste entre los datos observados y el modelo asumido. Como modelos alternativos se consideraron los obtenidos incluyendo cada factor y covariable por vez, incorporándolas en los sucesivos modelos comenzando con la de mayor *deviance* explicada, luego la siguiente con mayor *deviance* explicada y así sucesivamente hasta la última. De acuerdo a Ortiz y Arocha (2004), se retuvieron en el modelo final sólo los factores que explicaban el 5% o más de la *deviance* total del modelo.

Se seleccionó el modelo que mejor ajustaba los datos, para lo cual se consideró el nivel de varianza explicada y el valor del R² ajustado. Este último evalúa el ajuste del modelo considerando los grados de libertad utilizados, ya que a mayor valor de R² existe un mejor ajuste del modelo. El análisis estadístico se realizó utilizando el programa de distribución libre R (<http://www.R-project.org/>)

4.3 RESULTADOS

Se analizaron 149 hembras del morfotipo *gregaria* y 186 del morfotipo *subrugosa*. En todas las campañas, excepto en el año 2011 donde no se obtuvieron hembras ovígeras del morfotipo *subrugosa*, se obtuvieron hembras de ambos morfotipos. Las hembras ovígeras registradas en este trabajo abarcaron tallas de entre 9,75 y 28mm LC y la fecundidad realizada registrada en dicho intervalo varió entre 77 (LC= 15,1 mm) y 10318 (LC=23,3 mm) huevos/hembra. Las rectas de regresión para ambos morfotipos tuvieron pendientes homogéneas (ANCOVA, $f=1,38$; $P>0,05$) pero difirieron en el valor de la ordenada (ANCOVA $f=248,41$, $P<0,001$) evidenciando mayor fecundidad el morfotipo *subrugosa*. Las variables seleccionadas en el GLM fueron: año, longitud del caparazón (LC), puesta, morfotipo, *output reproductivo* (RO), categoría y fecundidad realizada relativa (FRR). Todas ellas fueron estadísticamente significativas excepto *categoría*. Las variables *mes* y *diámetro* fueron eliminadas del modelo por el método *stepwise*. El modelo explicó el 85% de la *deviance* total (R^2) (Tabla 4.2).

$$\text{FECUNDIDAD REALIZADA} = \text{Año} + \text{LC} + \text{PUESTA} + \text{Morfotipo} + \text{RO} + \text{Categoría} + \text{FRR}$$

Tabla 4.2 Tabla ANOVA de *deviance* del modelo para el análisis de la fecundidad de *Munida gregaria*, Df: grados de libertad, Res. Dev. residuos de la *deviance*, %Dev. expl.: porcentaje de *deviance* explicada por cada factor, referido a una probabilidad F, *($p<0,01$), *** altamente significativo ($p<0,001$).

Ln NH, family=gaussian, data=data						
FACTORES Y COVARIABLES	DF	DEV.	RES.DEV	%DEV.EXPL	F	PR (>F)
Modelo Nulo			51,34			
Año	1	1,64	49,70	3,2	71,7979	$8,25 e^{-16***}$
LC	1	18,5231	31,177	36,1	810,9127	$2,2 e^{-16***}$
Puesta	1	10,6588	20,528	20,8	466,6275	$2,2 e^{-16***}$
Morfotipo	1	2,5501	17,968	5,0	111,6378	$2,2 e^{-16***}$
RO	1	0,1286	17,840	0,2	5,6297	0,01824 *
Categoría	1	0,0038	17,836	0,0	0,1676	0,68251
FRR	1	10,3665	7,469	20,2	453,8323	$2,2 e^{-16***}$

La distribución de los datos de fecundidad realizada para todo el periodo exhibió una acentuada asimetría. Cuando la variable respuesta fue transformada mediante el logaritmo (ln) la distribución resultante se asemejó a una distribución normal (Figura 4.2).

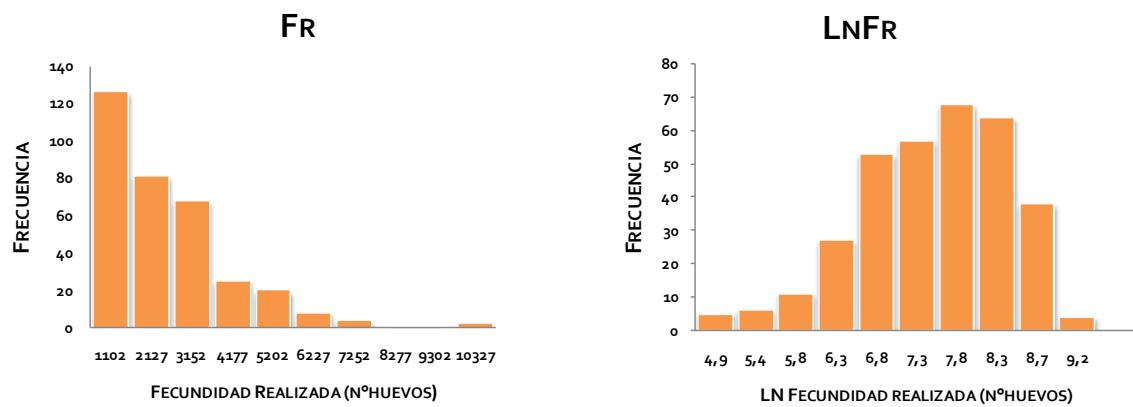


Figura 4.4 Distribución de frecuencia de la variable Fecundidad realizada (FR) para ambos morfotipos de *Munida gregaria* antes y después de la transformación logaritmo (ln).

Los gráficos de diagnóstico mostraron que el ajuste del modelo fue adecuado (Figura 4.5).

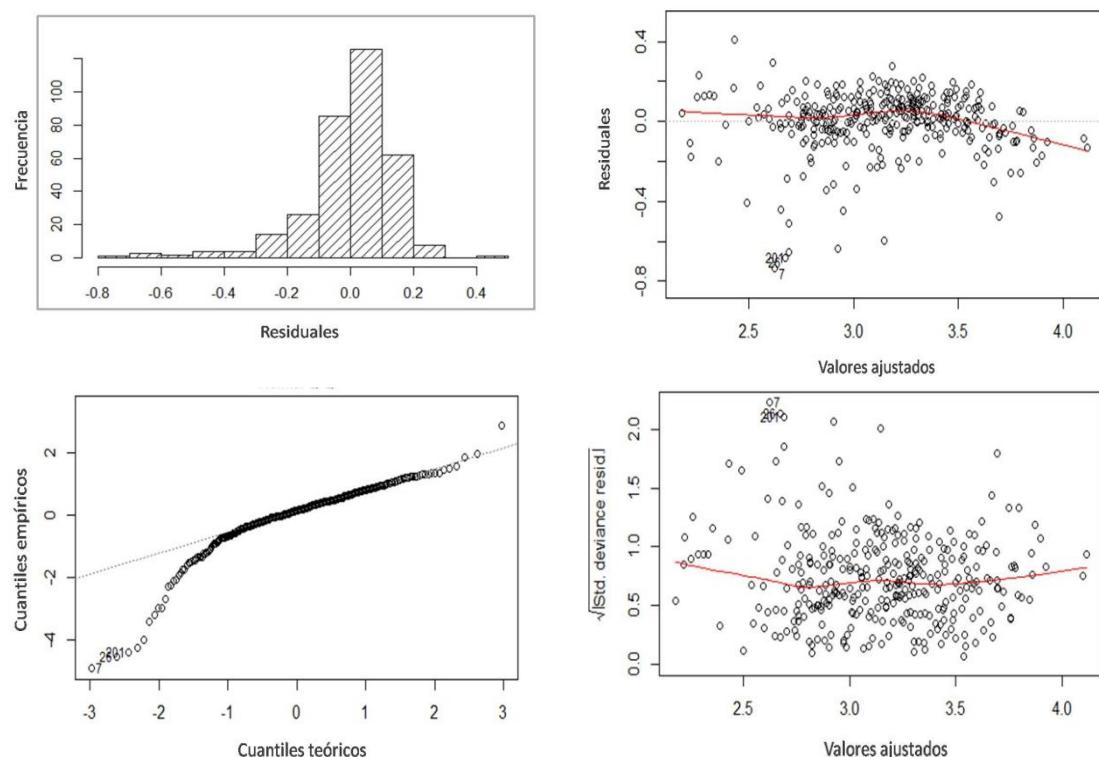


Figura 4.5. Gráficos diagnósticos del modelo ajustado a la variable de respuesta logaritmo natural de la fecundidad realizada: $\ln(\text{fecundidad realizada}) \sim \text{año} + \text{LC} + \text{puesta} + \text{morfotipo} + \text{RO} + \text{categoría} + \text{FRR}$ en *Munida gregaria*.

Para no aportar información redundante al modelo no se incluyeron las variables que presentaron colinealidad con la variable respuesta o entre sí. Por este motivo se utilizaron solo aquellas que mostraron mayor variabilidad en sus relaciones y correlación casi nula entre ellas. Así fue que PFH, PSH y PFD no fueron

incluidas ya que presentaron fuerte correlación con LC o con NH y/o entre ellas, para ambos morfotipos (Figura 4.6).

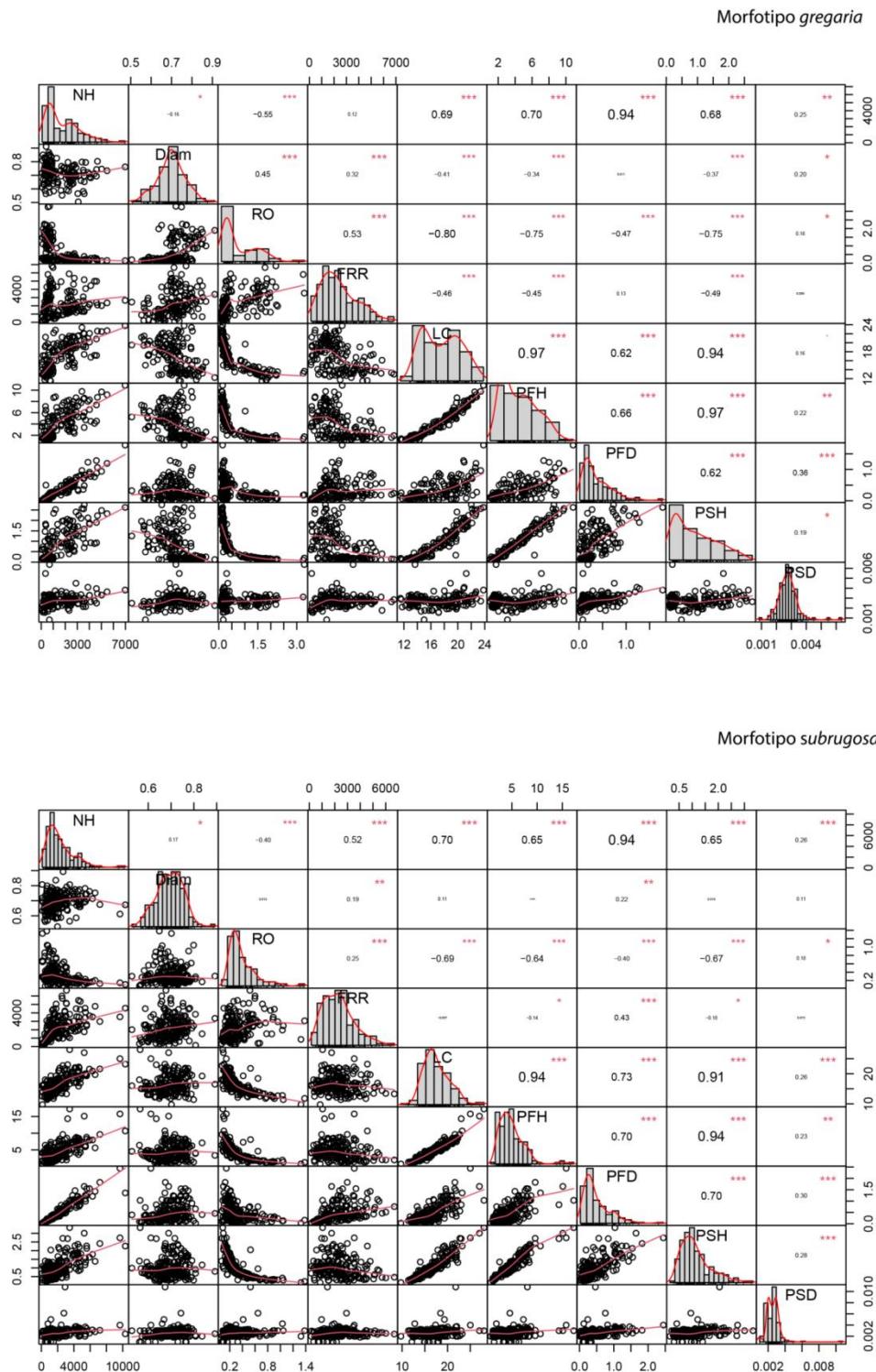


Figura 4.6 Análisis de correlaciones múltiples de las variables para ambos morfotipos de *Munida gregaria*. *Diam*: diámetro de huevos, *FRR*: fecundidad realizada relativa, *LC*: longitud del caparazón, *NH*: número de huevos, *PFD*: peso fresco del desove, *PFH*: peso fresco de la hembra, *PSD*: peso seco del desove, *PSH*: peso seco de la hembra, *RO*: output reproductivo.

La variable talla de la hembra (LC) fue la que mejor explicó la *deviance* del modelo con un 34% y el número de huevos totales portados en los pleópodos de las hembras estuvo relacionado positivamente con su tamaño en ambos morfotipos (Figuras 4.7 y 4.8).

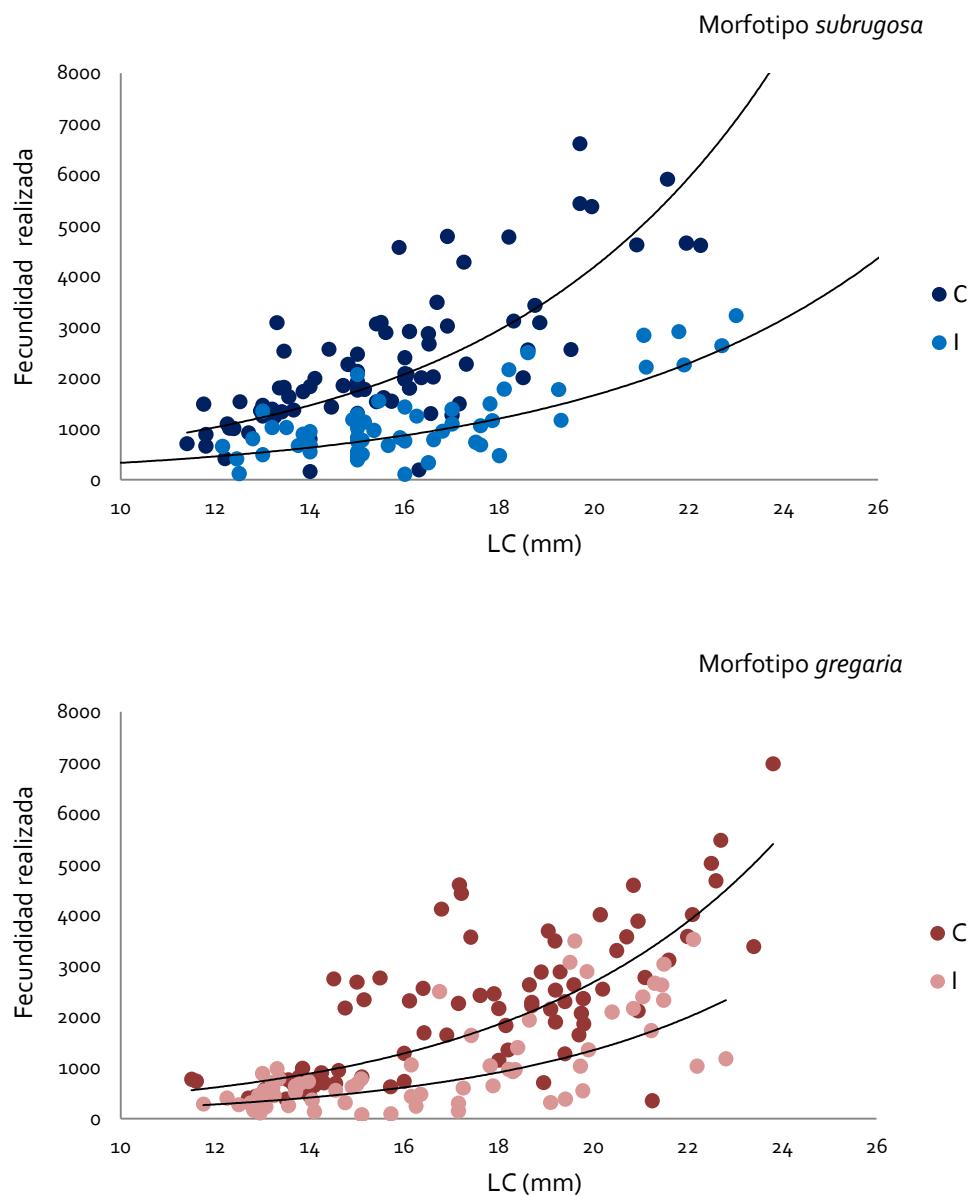


Figura 4.7 Relación entre el tamaño de las hembras y la fecundidad realizada, para ambos morfotipos de *Munida gregaria* y puestas completa e incompleta. C (puesta completa), I (puesta incompleta).

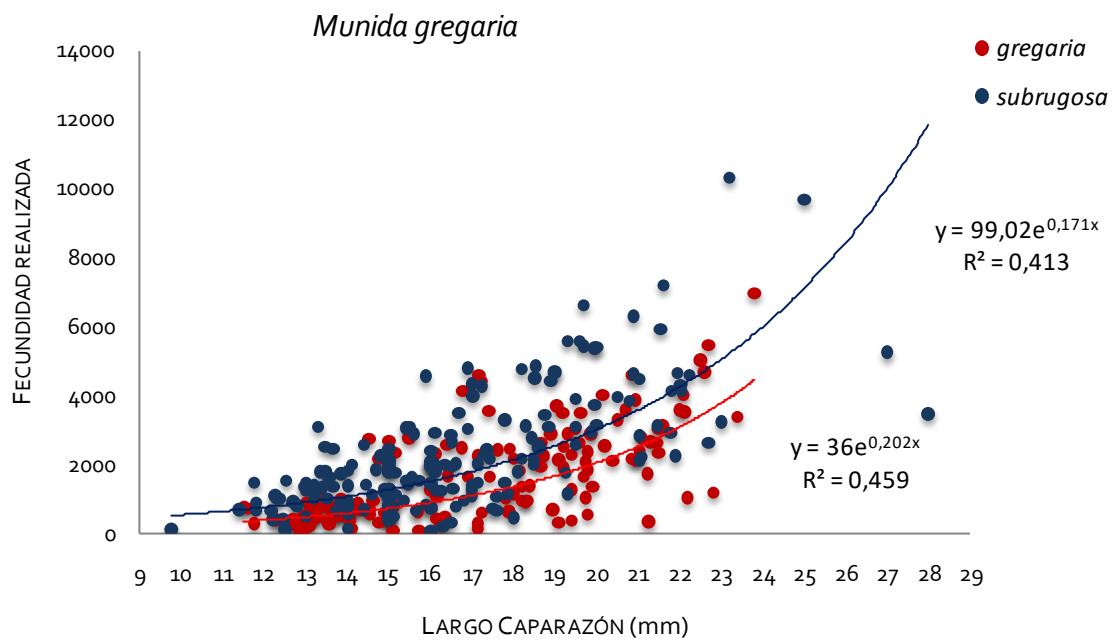


Figura 4.8 Relación entre el tamaño de las hembras y la fecundidad realizada, para ambos morfotipos de *Munida gregaria* (puestas completas e incompletas incluidas).

El intervalo de LC (mm) de hembras ovígeras totales varió entre 9,75 y 28 mm de LC. La longitud de caparazón de las hembras del morfotipo *gregaria* estuvo comprendida entre 11,50 y 23,81 mm LC y la del morfotipo *subrugosa* entre 9,75 y 28mm LC (Figura 4.9).

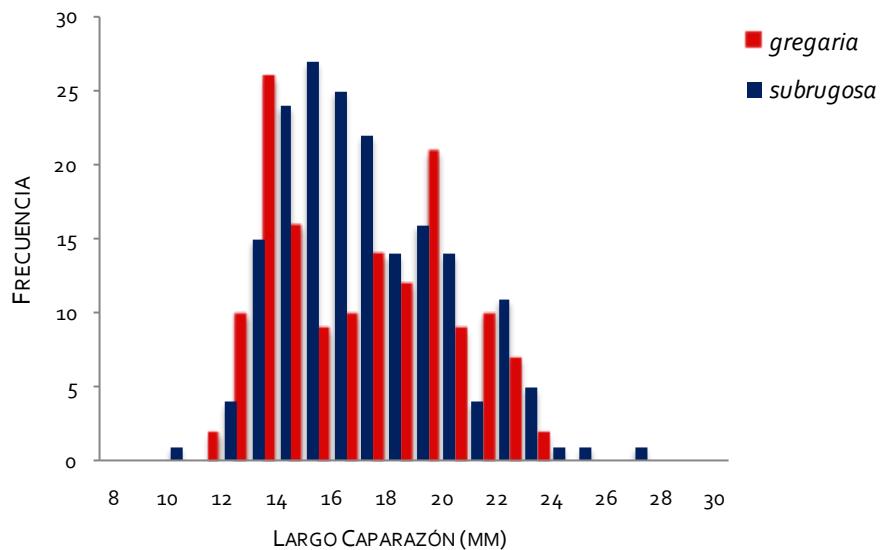


Figura 4.9 Distribución de tallas de las hembras ovígeras de ambos morfotipos de *Munida gregaria*.

El factor FRR explicó un 20,2% de la *deviance* en el modelo final. Se observaron diferencias en la fecundidad realizada relativa entre años y en algunos años, entre morfotipos (Figura 4.10).

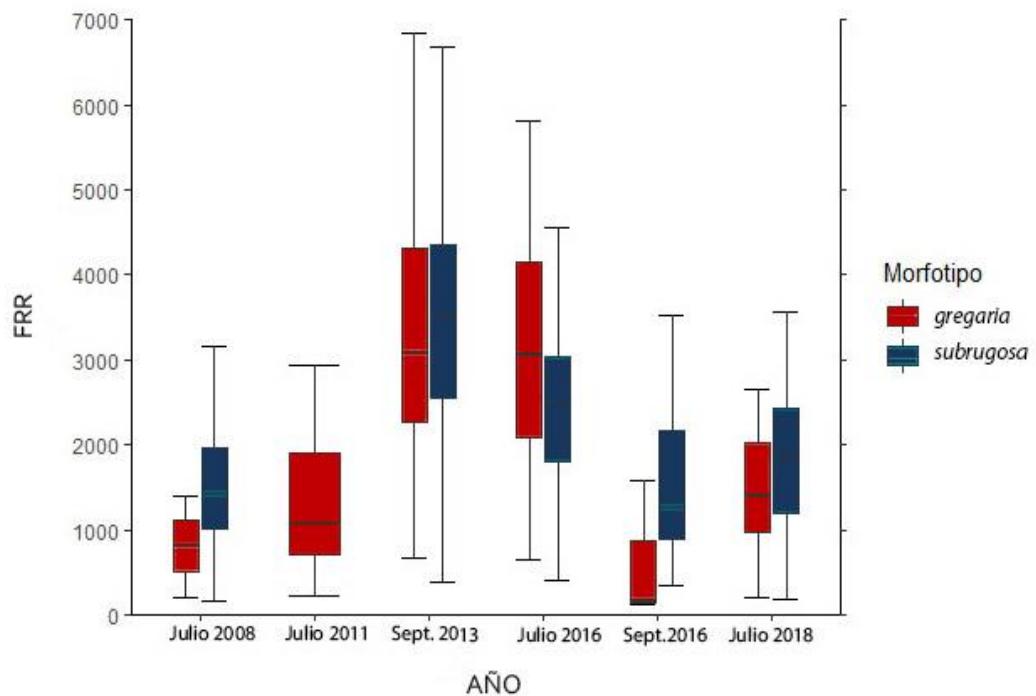


Figura 4.10 Fecundidad realizada relativa (FRR) en hembras de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de *Munida gregaria* para los diferentes años de estudio. El box-plot muestra la mediana (la línea que atraviesa el rectángulo), el primer cuartil (la base del rectángulo) y el tercer cuartil (la parte superior del rectángulo).

El mayor valor de Fecundidad realizada relativa (FRR) se registró en el año 2013 durante el mes de septiembre (Figura 4.11), en el sur del Golfo San Jorge (46°,46'S; 66°,03'W). Este valor (6838 huevos/g seco de hembra) correspondió al morfotipo *gregaria* (Figura 4.11). En la misma campaña (septiembre de 2013) se registró el mayor valor de fecundidad realizada relativa promedio (3565 huevos/g seco de hembra), correspondiente al morfotipo *subrugosa* (Figura 4.12, Tabla 4.3).

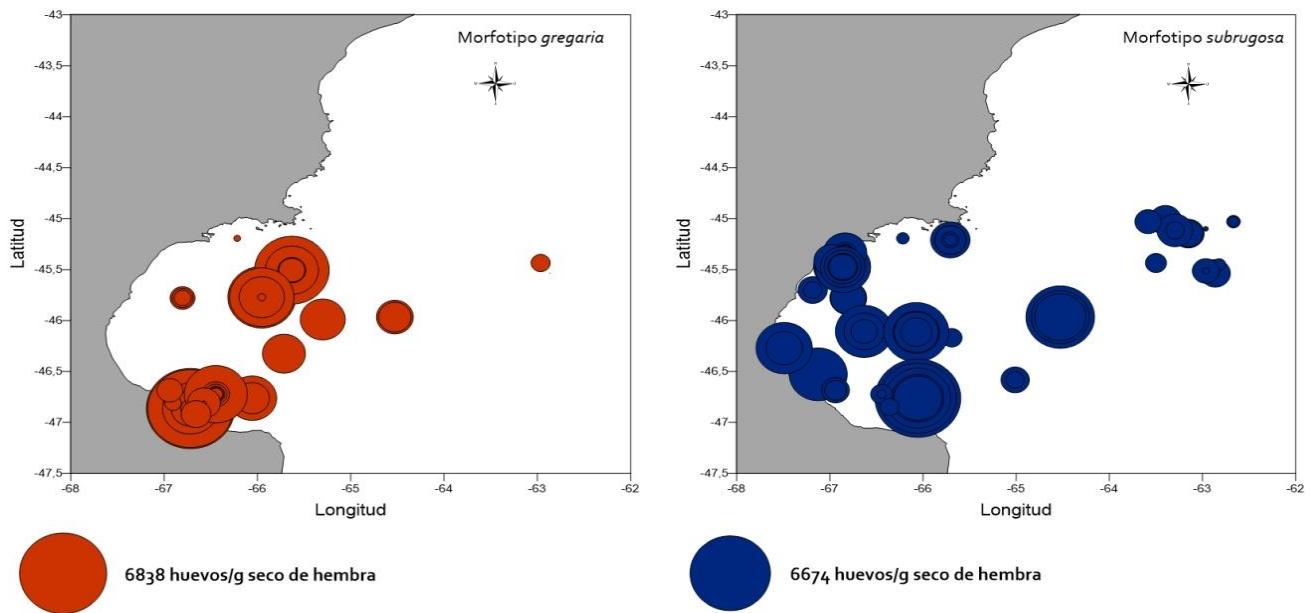


Figura 4.11 Fecundidad realizada relativa (FRR) de ambos morfotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge en todo el período de análisis.

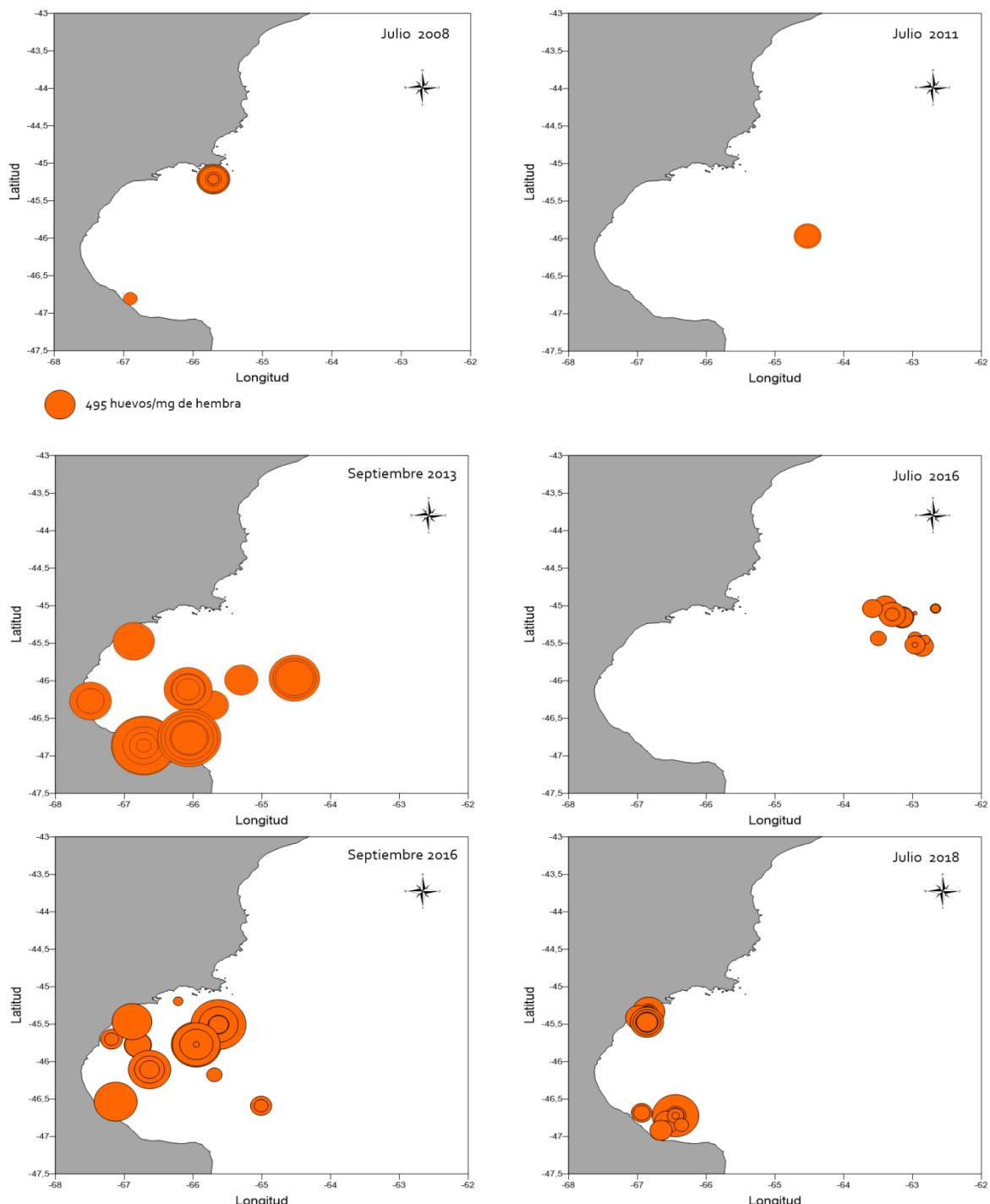


Figura 4.12 Fecundidad realizada relativa (FRR) de *Munida gregaria* por año en el Golfo San Jorge (para ambos morfotipos juntos). El valor máximo de referencia es (excepto para el año 2008) 6838 huevos/g seco de hembra.

El factor *puesta* explicó la *deviance* del modelo con un 20,8%. Se observó que las puestas completas e incompletas reflejaron diferencias interanuales en la fecundidad, tanto para el morfotipo *gregaria* como para el morfotipo *subrugosa* (Figura 4.13).

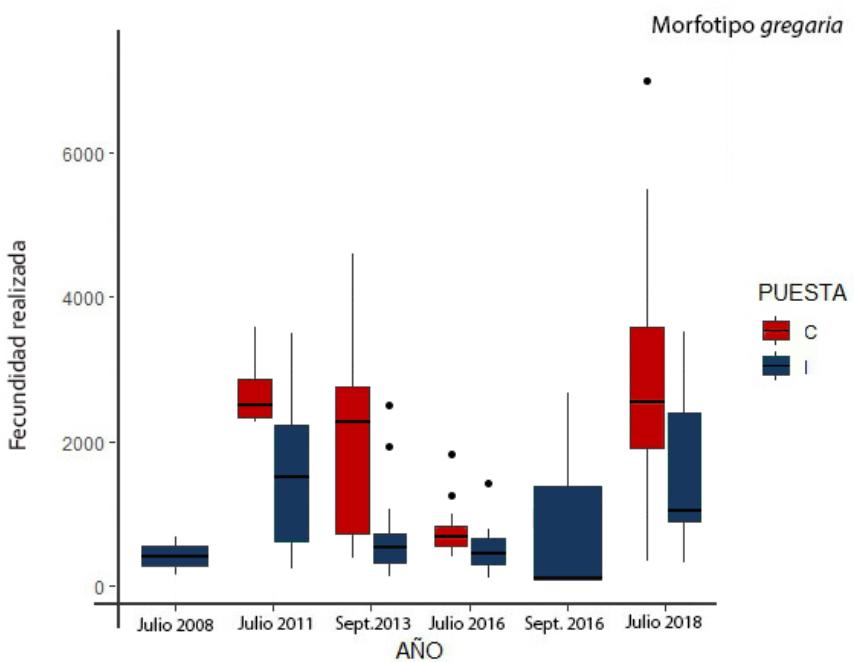


Figura 4.13 Fecundidad realizada (NH) en hembras con puestas completas (C) e incompletas (I) para los diferentes años de estudio y para ambos morfotipos de *Munida gregaria*. El box-plot muestra la mediana (la línea que atraviesa el rectángulo), el primer cuartil (la base del rectángulo) y el tercer cuartil (la parte superior del rectángulo).

El 56% de las hembras del morfotipo *gregaria* tuvieron puestas completas, el 53% fueron completas en julio y el 58% en septiembre. El 61% de las puestas de las hembras de *subrugosa* fueron completas; en julio lo fueron el 58% y en septiembre el 78%. La variable *mes* no fue seleccionada por el modelo.

El factor *año* en el modelo final explicó el 3,2% de la *deviance* y se encontraron diferencias interanuales en la fecundidad y diferencias entre morfotipos (Figura 4.14). El factor *morfotipo* explicó el 5% de la *deviance* del modelo.

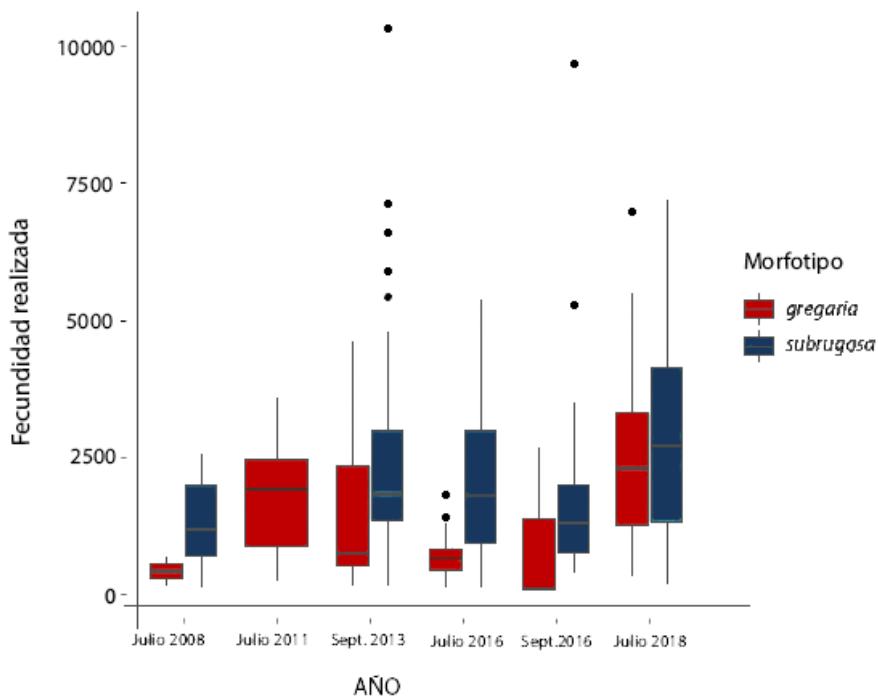


Figura 4.14 Fecundidad realizada (NH, número de huevos) de *Munida gregaria* por año y morfotipo.

Tabla 4.3 Valores promedio de fecundidad realizada (NH, número de huevos) y realizada relativa (FRR) (número de huevos por gramo seco de hembra) de *Munida gregaria* para todas las campañas y para ambos morfotipos

CAMPANA	AÑO	MES	Morf. gregaria		Rango LC (mm)	Morf. subrugosa		Rango LC (mm)
			NH	FRR		NH	FRR	
SDJM0208	2008	Julio	416 ($\pm 373,6$)	805 (± 845)	(15-17,1)	1316 ($\pm 691,4$)	1519 (± 762)	(13,8-19,5)
OB0711	2011	Julio	1799 (± 1077)	1312 (± 827)	(16,2-21,5)	-	-	-
EH0413	2013	Septiembre	1379 (± 1226)	3251 (± 1459)	(14,8-19,2)	2418 ($\pm 1834,6$)	3465 (± 1317)	(11,7-21,5)
EH0116	2016	Julio	699 ($\pm 368,5$)	3093 (± 1364)	(11,6-18,4)	2079 ($\pm 1484,5$)	2545 (± 1052)	(9,7-22,2)
ML1116	2016	Septiembre	946 ($\pm 1486,8$)	624 (± 829)	(15,1-21,3)	1717 ($\pm 1695,4$)	1511 (± 805)	(13-28)
VA0818	2018	Julio	2409 ($\pm 1458,3$)	1519 (± 155)	(15-23,8)	2798 ($\pm 1712,2$)	1814 ($\pm 208,6$)	(13,6-22,7)
PROMEDIO			1274 ($\pm 741,6$)	1761 (± 1137)	(11,6-23,8)	1721 (± 990)	1809 (± 1160)	(9,7-28)

La variable RO en el modelo final explicó el 0,2% de la deviance del mismo. En promedio (incluyendo puestas completas e incompletas) las hembras de *gregaria* y *subrugosa* invirtieron 8,9 y 11,21 % de su peso seco en la producción de huevos, respectivamente. Estos valores no resultaron ser significativamente diferentes ($t_s=-3,69$, $p>0,05$) y ambos reflejaron un comportamiento similar: la relación entre el RO y la longitud máxima de las hembras resultó negativa para ambos morfotipos (Figura 4.15).

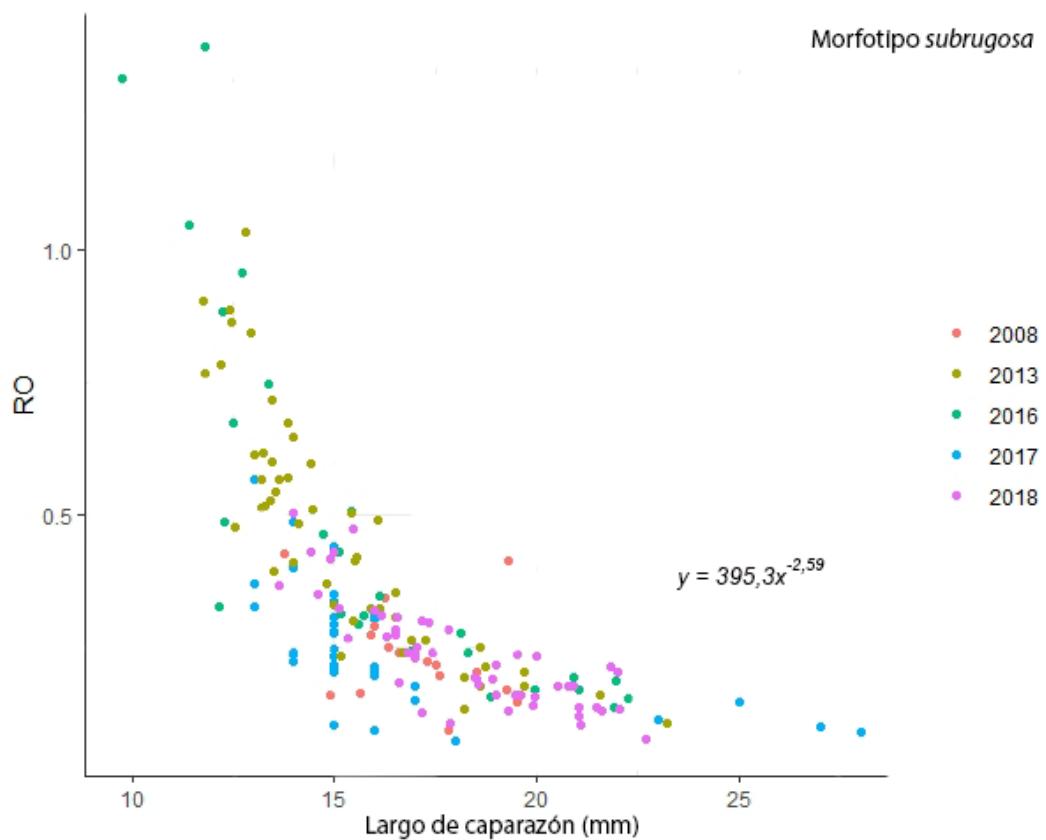
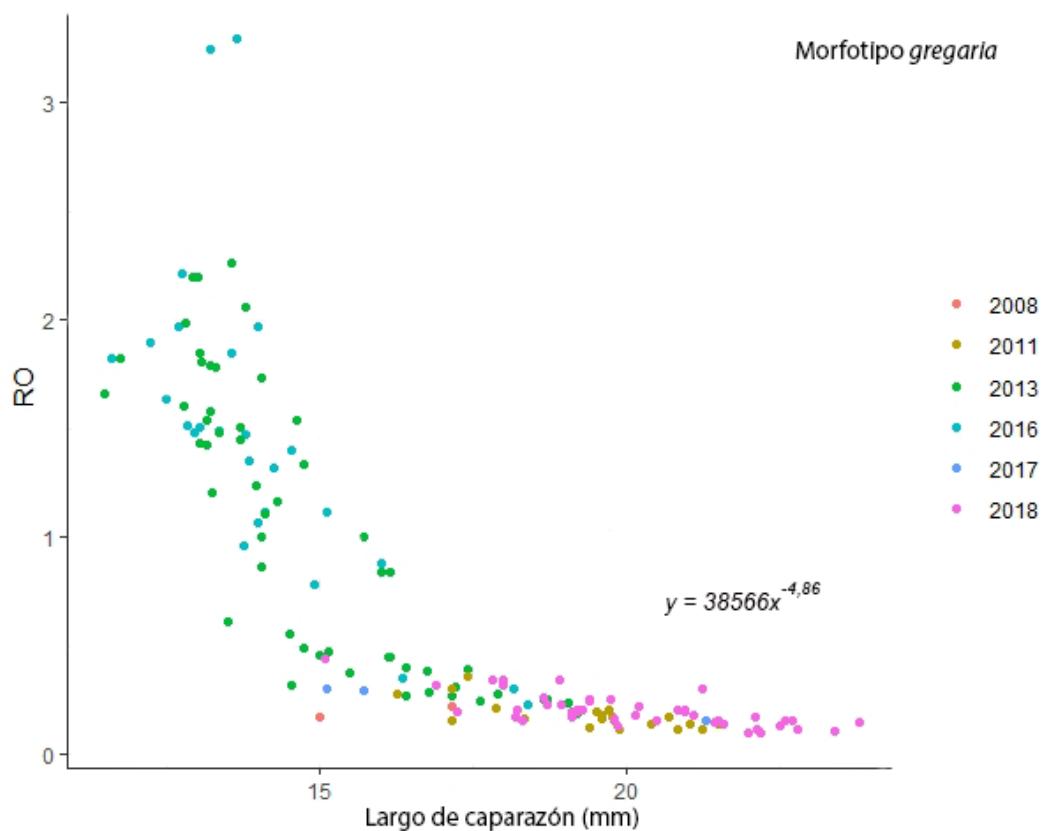


Figura 4.15 Relación entre el tamaño de las hembras (LC) y el RO, para ambos morfotipos de *Munida gregaria*.

La variable *categoría* fue seleccionada por el modelo explicando un 0,01% a la *deviance* del mismo, lo cual no resultó estadísticamente significativo. El 79,86% de las puestas de las hembras del morfotipo *gregaria* fueron tempranas. En julio todas lo fueron y en septiembre lo fueron el 62%. Para el morfotipo *subrugosa* el 86% de las puestas fueron tempranas, en julio el 97% y en septiembre el 93,5%.

Se midieron 4762 y 4295 huevos del morfotipo *gregaria* y *subrugosa* respectivamente. El tamaño de los huevos (diámetro medio) varió entre 0,505 y 0,911 mm para el morfotipo *gregaria* y entre 0,528 y 0,892 mm para el morfotipo *subrugosa*. El valor promedio para ambos morfotipos juntos fue 0,702 mm (\pm 0,06). La variable *diámetro* no fue seleccionada por el modelo, pero los promedios resultaron significativamente diferentes entre morfotipos ($t_s = 2,89$, $p < 0,05$). El valor del morfotipo *gregaria* fue mayor que el de *subrugosa*. Los diámetros de los huevos puestos en la primera y segunda puesta (julio y septiembre) no mostraron diferencias significativas para ninguno de los morfotipos ($t_s = -7,54$, $p > 0,05$).

Se calcularon los pesos secos por huevo (PSPH) y los valores promedio por campaña y por morfotipo. Los mayores valores se obtuvieron en julio de 2008 y en julio de 2016 para los morfotipos *gregaria* y *subrugosa*, respectivamente. El valor promedio para todos los años del morfotipo *gregaria* fue $3,69 \pm 3,95$ ug/huevo, significativamente mayor ($t_s = 4,06$, $p < 0,05$) que para el morfotipo *subrugosa* que fue $2,8 \pm 4,04$ ug/huevo (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Valores promedio de peso seco por huevo (PSPH) y sus respectivos rangos de longitud de caparazón (LC) para ambos morfotipos de *Munida gregaria* en todas las campañas.

CAMPANA	PSPH			
	Morfotipo <i>gregaria</i>	Rango LC (mm)	Morfotipo <i>subrugosa</i>	Rango LC (mm)
SDJMI0208 (Julio)	5,82 ($\pm 6,52$)	(15-17,1)	2,72 ($\pm 3,98$)	(13,8-19,5)
OB0711 (Julio)	2,13 ($\pm 1,84$)	(16,2-21,5)	-	-
EH0413 (Septiembre)	4,24 ($\pm 3,76$)	(14,8-19,2)	1,85 ($\pm 2,41$)	(11,7-21,5)
EH0116 (Julio)	5,4 ($\pm 3,74$)	(11,6-18,4)	2,8 ($\pm 4,04$)	(9,7-22,2)
ML1116 (Septiembre)	1,70 ($\pm 0,65$)	(15,1-21,3)	2,05 ($\pm 1,25$)	(13-28)
VA0818 (Julio)	2,11 ($\pm 2,41$)	(15-23,8)	2,24 ($\pm 3,03$)	(13,6-22,7)
PROMEDIO	3,69 ($\pm 3,95$)	(11,6-23,8)	2,15 ($\pm 2,71$)	(9,7-28)

Los valores de RSOM fueron diferentes para ambos morfotipos: para *gregaria* el valor fue de 0,48 y para *subrugosa* de 0,35 ($p < 0,05$).

4.4 DISCUSIÓN

La fecundidad de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge varió durante los años estudiados de acuerdo al tamaño de las hembras, la puesta, el año, el morfotipo, la fecundidad realizada relativa y la inversión en masa de huevos de las hembras ovígeras (RO). El **modelo** utilizado permitió realizar una aproximación acerca de cuáles son las variables y factores que influyen en la caracterización de la fecundidad de la especie, una aproximación nunca realizada para la especie y poco utilizada en crustáceos en general. Tal como se mencionó en trabajos previos (Tapella *et al.* 2002, 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y González-Pisani 2011, Varisco 2013) la longitud del caparazón de las hembras mostró una relación positiva con el número de huevos y fue la variable que mejor explicó la *deviance* del modelo. Esta relación es predecible ya que el tamaño de puestas en los decápodos está limitado morfológicamente por el espacio disponible para la acumulación de vitelo en el cefalotórax (Hines 1982, 1992) siendo ésta una tendencia generalizada en decápodos.

Este es el primer estudio que evidencia que cambios en la fecundidad de la especie pueden estar influenciados por el *morfotipo* y sobre qué aspectos de la fecundidad existen diferencias entre ambos. El factor **morfotipo** explicó el 5% de la *deviance* de la variable respuesta (*fecundidad realizada, NH*) del modelo. Además, encontramos diferencias significativas en las ordenadas de las rectas de ambos morfotipos lo cual evidencia diferencias en el número de huevos: *subrugosa* alcanza valores mayores en el número de huevos que *gregaria*.

Si bien la variable **diámetro de los huevos** no fue seleccionada por el modelo para explicar la variabilidad en la fecundidad, sí encontramos diferencias significativas entre morfotipos: *gregaria* presentó huevos de mayor diámetro. El peso seco por huevo también mostró diferencias significativas entre ambos siendo el valor promedio del morfotipo *gregaria* significativamente mayor que el del morfotipo *subrugosa*. Considerando la limitación morfológica para el tamaño de la puesta mencionada anteriormente y asumiendo la misma proporción de energía invertida en la producción de huevos (para una única puesta), podría esperarse una relación inversa entre el tamaño de huevos y la fecundidad (Hines 1982, Clark 1987). Esta compensación es la que estaría sucediendo de manera opuesta en ambos morfotipos de *M. gregaria*: el morfotipo *gregaria* podría incubar menor cantidad de huevos de mayores tamaños y más pesados mientras que el morfotipo *subrugosa* incubaría mayor número de huevos más pequeños y livianos.

El valor promedio del **diámetro de huevo** para la especie de $0,702 \text{ mm} \pm 0,06$ obtenido en este estudio fue similar al encontrado por Varisco (2013) en 2009 y 2010 en muestreos realizados sobre un área costera del Golfo San Jorge (Figura 4.16), mayor al encontrado por Dellatorre y Gozález-Pisani (2011) en el Golfo Nuevo y similar al encontrado en Canal Beagle por Tapella (2002). Los valores máximos en el diámetro de los huevos fueron menores en el Golfo Nuevo (0,701 mm) que los registrados en este estudio (0,89 mm)

y estos, a su vez menores que los registrados por Tapella (2002) en el Canal Beagle (1mm). Si bien estas diferencias podrían deberse a variaciones interanuales de los registros en cada zona, probablemente también reflejen las adaptaciones de la especie a los diferentes regímenes de temperatura de estos lugares (Fischer *et al.* 2009). El mayor tamaño de los huevos en latitudes altas podría resultar en un desarrollo larval más corto y reflejar una adaptación a una ventana temporal menor con parámetros físicos y nutricionales óptimos para la supervivencia larval. Esto se conoce como regla de Thorson (Thorson 1950). En el presente estudio no se encontraron diferencias significativas entre los diámetros de los huevos correspondientes a la primera (julio) y segunda puesta (septiembre), lo cual podría estar reflejando condiciones ambientales similares en los períodos de ambas puestas que pudieran modelar similares patrones de alimentación de las madres y, por lo tanto, la consecuente similitud del tamaño de huevos (asumiendo similar transferencia de recursos de la hembra al desove).



Figura 4.16 Área específica de estudio (sombreada) sobre la cual se realizó el estudio de producción de huevos y sus variaciones de *Munida gregaria* durante los años 2009 y 2010 (Mapa reproducido de Varisco 2013).

Ambos morfotipos de *Munida gregaria* presentaron la mayor parte de sus puestas con huevos en **estadio temprano** tanto en julio como en septiembre. Esto confirmaría que las hembras capturadas en ambos meses corresponden a hembras portando huevos de dos puestas diferentes. En el Golfo San Jorge las hembras adultas tienen dos puestas por año de acuerdo a Vinuesa (2007) y el desarrollo embrionario requiere entre 28 y 30 días en condiciones de laboratorio, dependiendo de la temperatura (Dellatorre y Barón 2008, Dellatorre y González-Pisani 2011). Vinuesa (2007) propuso que el desarrollo embrionario podría demorar 90 días en las hembras desovantes de julio y entre 70 y 80 días en las hembras que desovan en septiembre en el Golfo San Jorge. Además, observó hembras con ovarios maduros y portando embriones

en estadios tardíos y concluyó que las hembras pueden producir una segunda puesta poco después de liberar las larvas de la primera; las observaciones de este análisis también estarían indicando la ocurrencia de dos puestas. El hecho de producir al menos 2 puestas consecutivas durante una misma temporada reproductiva podría ser ventajoso para asegurar que al menos una de ellas coincida en tiempo y espacio con condiciones óptimas de alimentación de las larvas en la columna de agua (Thiel y Lovrich 2011).

Trabajos previos han mostrado una alta heterogeneidad en la distribución de clorofila α (una aproximación de la biomasa fitoplanctónica) en distintas regiones y épocas del año en el Golfo San Jorge (Akselman 1996, Cucchi Colleoni y Carreto 2001, Segura *et al.* 2010, Segura y Cucchi Colleoni 2014, entre otros). Particularmente, Segura *et al.* (2020) han encontrado para el periodo de primavera grandes variaciones interanuales para el mes de noviembre utilizando información de datos de 11 años de estudio (periodo 1999 al 2019) indicando que podría deberse a la combinación de los factores físicos y biológicos presentes en la región. Dado que la duración del periodo de incubación para cada puesta y el número de puestas consecutivas dependen de las condiciones ambientales locales, podríamos sugerir que el comportamiento observado en *Munida gregaria* en relación al número de puestas por periodo reproductivo podría asociarse a una estrategia a sobrevivir y a adaptarse a un ambiente tan variable desde el punto de vista de la disponibilidad del plancton como es el Golfo San Jorge, asegurando así la supervivencia larval al menos de una de las dos puestas.

La presencia de diferentes estadios larvales en la columna de agua podría proveer otra indicación de la ocurrencia de puestas consecutivas durante un mismo periodo reproductivo (Thiel y Lovrich 2011). Souto (com. pers. 2019) observó en muestras colectadas en la columna de agua del GSJ durante el mes de noviembre de 2018 y 2019, tanto zoeas como megalopas de *Munida gregaria*. Estos datos refuerzan y corroboran las conclusiones de Vinuesa (2007), Varisco (2013) y el presente trabajo sobre las dos puestas consecutivas en la población de langostillas del GSJ.

Tanto en el Golfo Nuevo (42°34'S) (Dellatorre y Barón 2008), en registros costeros previos del Golfo San Jorge (46°S) (Vinuesa 2007, Varisco 2013) como en el Canal Beagle (55° S) (Tapella 2002) las **puestas incompletas** ocurrieron sólo al principio de la estación reproductiva (mayo-junio) y no en puestas posteriores. Nuestras observaciones sobre los 6 muestreos interanuales fueron contradictorias a esta tendencia ya que también en las hembras colectadas en septiembre registramos puestas incompletas: el 47% en el morfotipo *gregaria* y el 22% en el morfotipo *subrugosa*. Tampoco se obtuvieron registros de puestas con huevos en diferentes estadios de desarrollo que evidencien múltiples apareamientos, en coincidencia con lo registrado por Varisco en 2013.

Con respecto a las puestas incompletas de *M. gregaria* se han discutido diferentes hipótesis. Tapella *et al.* (2002) propusieron el apareamiento múltiple como posible razón, especulando que las puestas incompletas podrían actuar como señales químicas para atraer a los machos. Vinuesa (2007) encontró en algunas puestas inicialmente incompletas huevos no fertilizados y propuso que éstos podrían atraer a

machos adultos. Sin embargo, Pérez-Barros *et al.* (2011) describieron que las hembras con desoves parciales no provocan más manifestaciones reproductivas que las hembras no ovígeras y, por lo tanto, cuestionaron el papel de atracción durante el apareamiento de dichas puestas (Thiel y Lovrich 2011).

Los resultados previos en las tres poblaciones estudiadas más los presentes de esta tesis nos llevan a considerar si es “correcto” utilizar la denominación de puestas “incompletas” *versus* “completas”. La presencia de puestas con relativo menor número de huevos abarcando menor porcentaje del pleon parece una forma característica del patrón de puestas de *M. gregaria* de ambos morfotipos e independiente de la población o el año. No encontramos ninguna razón para considerar que esas puestas son *incompletas*, sino que podría ser una forma o estrategia de poner menor número de huevos de los posibles (en función de la disponibilidad del espacio en el pleon) a llevar sujetos a los pleópodos. No parece tampoco evidencia de pérdida temprana de huevos. Quizá una evaluación de la fecundidad potencial (oocitos maduros en el ovario) y un análisis de puestas en laboratorio detectando el momento inicial de extrusión a partir de hembras maduras, podrían ser clave para comprender que subyace detrás de esas puestas que parecen tener menos huevos que los que el tamaño del pleon de la hembra permitiría portar.

Las hembras ovígeras registradas en este trabajo abarcaron **tallas** de entre 9,75 y 28mm LC y la **fecundidad realizada (NH)** registrada en dicho intervalo varió entre 77(LC= 15,1) y 10318 (LC=23,3), mientras que las registradas por Varisco (2013) lo hicieron entre 9,23 y 24,20 mm LC y alcanzaron un valor máximo de 8194 (LC=19,61) huevos. En este contexto, los valores obtenidos tanto por Varisco (2013) como en el período analizado en este capítulo serían de magnitud similar, aun habiendo sido los muestreos en distintas zonas del Golfo San Jorge. El valor más alto de fecundidad realizada no coincidió con el de fecundidad realizada relativa. De hecho, el mayor de esta última correspondió al morfotipo *gregaria* (en el mes de septiembre) mientras que el mayor registro de fecundidad realizada fue para una hembra del morfotipo *subrugosa* (en julio). Lo mismo sucedió con los valores promedios de ambas medidas, que no coincidieron ni en año ni en morfotipo. Esto sugeriría que existiría un efecto relacionado con el tamaño de las hembras por lo que la fecundidad realizada relativa representaría una medida de la inversión energética quizás más representativa que el número de huevos.

Las hembras de ambos morfotipos invirtieron en masa de huevos porcentajes similares de su peso (evaluación del RO) y dentro del rango propuesto originalmente por Hines (1991) para cangrejos braquiuros. Además, las gráficas de RO en relación al largo del caparazón también evidenciaron comportamientos similares para ambos morfotipos: la mayor inversión en masa ovígera la realizarían las hembras de menor tamaño. Este hecho podría adjudicarse a diferencias en inversión de energía y recursos en la reproducción y el crecimiento, para ejemplares pequeños y grandes. En organismos con crecimiento indeterminado la fracción de energía asignada al crecimiento disminuye con la edad (Hartnoll 1985, Heino y Kaitala 1999, Chang *et al.* 2012, Varisco 2013) y los ejemplares adultos suelen mudar con menor frecuencia

(Hartnoll 1985, Petriella y Boschi 1997, Chang et al. 2012, Varisco 2013). Por consiguiente, sería esperable que hembras de tallas mayores puedan utilizar su energía en una segunda producción de huevos, ya que no la requerirán para crecer; mientras que hembras pequeñas podrían hacerlo en una única puesta, ya que la segunda podría limitar los recursos disponibles en el evento de muda posterior. Por lo tanto, el total de energía invertida en reproducción en hembras grandes podría estar dividida en dos puestas y en hembras pequeñas en una, lo cual reflejaría mayor inversión en masa ovígera en estas últimas. El valor de RO registrado por Varisco y Vinuesa (2015) fue similar al encontrado para el morfotipo *subrugosa* en este estudio (11,26 y 11,21 respectivamente).

En relación al RSOM es también interesante el hecho de las diferencias entre morfotipos. El morfotipo *subrugosa* estaría comenzando a invertir energía en reproducción (poner huevos) a menor tamaño que *gregaria*. Ambos valores obtenidos son menores a los previstos por Charnov (1990) aunque dentro del rango indicado por Conde y Díaz (1992), Anger y Moreira (1998), López Greco (1999) y López Greco y Rodríguez (2004) para cangrejos braquiuros y camarones carideos. El valor del morfotipo *subrugosa* es similar al correspondiente a las tallas encontradas por Varisco (2011 y 2013) de 0,32. En el Golfo Nuevo (Dellatorre y Barón 2008) las tallas mencionadas corresponden a un valor de RSOM de 0,44, más cercano al valor que en el presente trabajo se encontró para el morfotipo *gregaria*. Por otro lado, en el Canal Beagle (Tapella et al. 2002) las tallas registradas corresponderían a un valor de RSOM más cercano al del morfotipo *gregaria* (0,31) de este estudio. Los valores de RSOM citados en la literatura para otras latitudes no parecerían estar reflejando un patrón claro en cuanto a la talla relativa de inicio de la madurez sexual.

En función de lo analizado, la fecundidad de *Munida gregaria* está modulada por varias variables (siendo el tamaño de la hembra uno de los más relevantes) y este es el primer trabajo que las integra en un modelo discriminado su peso relativo. Las diferencias halladas entre morfotipos también aportan información a la biología reproductiva de esta especie en la costa argentina y estarían mostrando la importancia de evaluar las diferencias entre morfotipos para las variables reproductivas.

La comparación con los resultados de la misma población (Vinuesa 2007, Varisco 2013) y de las poblaciones de Golfo Nuevo (Dellatorre y Barón 2008, Dellatorre y González-Pisani 2011) y Canal Beagle (Tapella et al. 2002) estarían mostrando la enorme versatilidad de la especie en su producción de huevos junto con las variaciones interanuales. Un comportamiento similar también se observó en *Pleuroncodes monodon*, en la costa chilena (Guzmán et al. 2020), donde las langostillas evidenciaron estrategias reproductivas potencialmente adaptativas bajo presiones selectivas ambientales diferentes, además de variaciones interanuales en sus rasgos reproductivos (Thiel et al. 2012; Yannicelli y Castro 2013).

Es importante destacar que si bien en otras pesquerías de crustáceos (Firpo et al. 2017b, de la Garza et al. 2017, Guzmán et al. 2020) se establecen vedas para proteger a las hembras ovígeras, *Munida gregaria* es parte de la captura incidental en la pesca de especies comercialmente muy importantes como la merluza y el langostino patagónico. Esto implica que *M. gregaria* es extraída independientemente de su propia

dinámica reproductiva. De hecho, esta tesis se realizó con el material de las campañas de las dos especies blanco previamente mencionadas y tanto en los muestreos de julio como de septiembre se obtuvieron hembras ovígeras de *Munida gregaria*. En este contexto la presente información debería ser considerada como un “alerta” sobre la presión que se está aplicando sobre el recurso no blanco de la pesquería. Teniendo en cuenta la magnitud del rol ecológico que la langostilla posee en el Golfo San Jorge (Romero *et al.* 2004, Thiel y Lovrich 2011 y capítulo 2 de la presente tesis) y su potencialidad como recurso pesquero (Tapella *et al.* 2002, Varisco 2013, Diez *et al.* 2016b, Ravalli *et al.* 2016) consideramos clave la implementación de datos que reflejen las variaciones en sus rasgos reproductivos como los que aquí presentamos, para un posible manejo de la especie a largo plazo y una reducción de la presión pesquera sobre la especie como especie no blanco.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo intenta responder algunas preguntas que surgen a partir de la “explosión” demográfica de una especie oportunista en una región del mar argentino cuya importancia radica en su productividad, biodiversidad y lugar de cría de los recursos pesqueros más importantes del país.

La langostilla *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge (GSJ) ha incrementado exponencialmente su abundancia en los últimos años, desde la reaparición del morfotipo pelágico en la zona en el 2008 (Ravalli y Moriondo 2009). Siendo ésta una de las principales especies en la captura incidental del langostino, resulta importante conocer los aspectos biológicos de su ciclo de vida para prever eventuales impactos que pueda tener su sobre pesca. En este contexto, cabe preguntarse cuáles son los factores que modulan esta dinámica y de qué manera lo hacen, y sobre todo si existen diferencias en los roles ecológicos de los morfotipos.

A lo largo de los años, los morfotipos evidenciaron una significativa variación en sus abundancias y distribuciones constituyendo estos resultados una base desde donde poder continuar con el relevamiento de su distribución espacial para la identificación de patrones temporales y espaciales en su dinámica poblacional a mayor escala.

Se observó una alternancia en la ocurrencia y en la ubicación geográfica de los registros de las densidades puntuales máximas de cada morfotipo en la mayoría de los años, pudiendo esto ser atribuible a varios factores, entre ellos: asociaciones diferenciales de los morfotipos con características del ambiente variables en el tiempo, existencia de relaciones denso-dependientes entre ellos (controladas principalmente por el canibalismo) y moduladas a su vez por disponibilidad de alimento en la columna de agua y de sitios adecuados para el asentamiento en el fondo. Por lo tanto, la combinación de estos últimos dos factores —incluyendo las bajas densidades de conespecíficos—podría modular la densidad de ejemplares del morfotipo *gregaria* en el bentos (Chilton 1909). Los resultados estadísticos y cualitativos en este trabajo soportan esta hipótesis.

En cuanto a los hábitos alimentarios de ambos morfotipos es importante tener en cuenta que existe evidencia de diferencia trófica entre individuos de distinto morfotipo que son co-ocurrentes (Funes *et al.* 2018). Los movimientos verticales a lo largo de la columna de agua registrados para el morfotipo *gregaria* (Diez *et al.* 2012) podrían estar motivados por la búsqueda de alimento en este ambiente para luego regresar al bentos. De esta manera los diferentes morfotipos podrían depender de diferentes fuentes de origen para alimentarse: el morfotipo *gregaria* sustentado por la columna de agua y el morfotipo *subrugosa* sustentado por el bentos.

En cuanto a las preferencias ambientales el morfotipo *gregaria* parece hacer un mayor uso de hábitat con temperaturas bajas, lo que podría estar vinculado con un mecanismo fisiológico para enfrentar las variaciones diarias o estacionales de temperatura en la zona (Allega *et al.* 2021). En los años con menores

registros de teperatura, el morfotipo *gregaria* estuvo presente en densidades altas. Esto sugeriría que la disminución en la temperatura podría favorecer su predominio sobre el morfotipo *subrugosa*. Por otro lado, al igual que otras especies de decápodos que presentan patrones de zonificación marcados en relación a la profundidad (Hargreaves 1984, Fariña y Pereiro 1995, Attrill et al. 1990, Maynou et al. 1996, Cartes et al. 1994, Abelló et al. 2002), la distribución del morfotipo *subrugosa* también estuvo modulada por esta variable. El morfotipo *subrugosa* fue más abundante y más frecuente a bajas profundidades, distribuyéndose principalmente en zonas cercanas a la costa o la “pared” en el sur del GSJ. En relación a esto, pueden existir varios factores físicos y geomorfológicos que varíen con la profundidad y no ser ésta en sí misma la que explique la distribución vertical de las especies (Puig et al. 2001).

Cómo ítem de la dieta de la merluza (*Merluccius hubbsi*) (Bezzi et al. 2004, Cordo 2005, Renzi et al. 2009, Góngora et al. 2012, Lovrich 2014, entre otras) la langostilla aumentó su frecuencia en el tiempo pasando de 2% en 2005 a 50% en 2014 (Belleggia et al. 2017). Para el mismo período, se observó una disminución en la abundancia en varios de sus predadores como *Acanthistius patachonicus*, *Genypterus blacodes*, *Zearaja chilensis*, *Psamobatis spp.* y *Symterygia bonapartii* en la captura de los lances de pesca en campañas de investigación de los buques científicos (Belleggia et al. 2017). Estos resultados destacan que como parte de las tramas tróficas del GSJ que integran los morfotipos de *M. gregaria*, tienen un importantísimo rol como presa y es posible sean una “variable respuesta” a las fluctuaciones de sus predadores habituales. Eso convierte a la especie en un buen modelo para evaluar los cambios en la dinámica temporal y espacial que produce la pesca de las diversas especies en el área.

Los resultados aquí presentados también evidenciaron una relación positiva entre la presencia del morfotipo *gregaria* y la densidad de langostino, y ambas especies han reflejado en los últimos años un aumento importante en su biomasa (Ravalli et al. 2013, 2016, 2021, Diez et al. 2016a, Fischbach y Bertuche 2015, de la Garza y Moriondo 2019).

Respecto a las variables reproductivas, este es el primer estudio que aporta resultados considerando ambos morfotipos por separado y evidencia diferencias entre ellos. Para evaluar el tamaño de madurez morfométrica se utilizó un método que permitió estudiar el crecimiento relativo de manera integral, sin basarse en supuestos previos y que no se ve influido por los valores de tamaños extremos (Watters y Hobday 1998). Los machos y las hembras del morfotipo *gregaria* reflejaron tamaños de madurez morfométrica (para casi la totalidad de las variables consideradas) menores que el morfotipo *subrugosa*. Estas diferencias podrían ser parte de una respuesta adaptativa del morfotipo *gregaria* al cambio de hábitat (asentamiento de ejemplares pelágicos a la comunidad bentónica). Las hembras además de haber reflejado indicios de madurez morfométrica a partir de cambios en el crecimiento de su abdomen lo hicieron también evidenciando cambios en el crecimiento de sus quelípedos, rasgo consistente con la función que poseen durante el apareamiento (Pérez Barros et al. 2011). Las comparaciones de registros previos para la especie

reflejaron tamaños de madurez morfométrica mayores en el Canal Beagle (Tapella 2002) que, en el GSJ, algo que puede estar vinculado a diferentes gradientes térmicos asociadas a diferencias latitudinales en ambas localidades, afectando los patrones de crecimiento y, en consecuencia, el tamaño de madurez sexual (Thorson 1950, Hines 1989, Dugan *et al.* 1991). Las diferencias metabólicas a lo largo del gradiente latitudinal de la distribución geográfica de la especie resultarían en un crecimiento más lento y maduración tardía a temperaturas más bajas (Clarke *et al.* 1991, Hernández y Wehrtmann 2011). Para el morfotipo *subrugosa* se encontró una posible co-existencia de dos formas morfométricas en la etapa adulta que reflejan un posible comportamiento reproductivo alternativo (AMT) (Austad 1984), posiblemente generado por competencia intrasexual por la formación de parejas durante el apareamiento (Shuster 1987, Clark 1987, Emlen y Oring 1977). Este es un aspecto novedoso en el taxón que requiere mayor exploración en su rango de distribución tanto en la población de estudio de esta tesis como en otras. Se observó para *subrugosa*, dominancia en el tamaño del primer y segundo par de pleópodos de los machos, estableciendo diferentes momentos en la maduración morfométrica de estos apéndices. Como una aproximación más integral a la madurez sexual en ambos morfotipos, un aspecto pendiente sería profundizar en la determinación de la madurez histológica y fisiológica o funcional.

El análisis de la fecundidad de la especie permitió reconocer cuáles variables y factores influyeron sobre ésta. La fecundidad de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge varió de acuerdo al tamaño de las hembras, la puesta, el año, el morfotipo, la fecundidad realizada relativa y la inversión en masa de huevos de las hembras ovígeras siendo también ésta la primera evaluación de la fecundidad de un modo integral.

Quedaron evidenciadas diferencias entre morfotipos: el morfotipo *gregaria* podría incubar menor cantidad de huevos de mayores tamaños y más pesados mientras que el morfotipo *subrugosa* incubaría mayor número de huevos más pequeños y livianos, de acuerdo a las diferencias encontradas en las variables analizadas. Las comparaciones con trabajos realizados en otras localidades también mostraron resultados que pueden estar influenciados por variaciones latitudinales. Los valores máximos encontrados en el diámetro de huevos fueron mayores a latitudes más altas (Tapella 2002, Dellatorre y Gozález-Pisani 2010, este trabajo) lo que probablemente también sea el reflejo de las adaptaciones de la especie a los diferentes regímenes de temperatura de estos lugares (Fischer *et al.* 2009). En congruencia con trabajos previos realizados en el GSJ (Vinuesa 2007) los resultados aquí presentados indican para la especie la ocurrencia de dos puestas consecutivas en una misma temporada reproductiva. Este comportamiento podría asegurar que al menos una de las puestas coincida en tiempo y espacio con condiciones óptimas de alimentación de las larvas en la columna de agua (Thiel y Lovrich 2011), una adaptación a un ambiente tan variable desde el punto de vista de la disponibilidad del plancton como es el Golfo San Jorge (Akselman 1996, Cucchi Colleoni y Carreto 2001, Segura *et al.* 2010, Segura y Cucchi Colleoni 2014, Segura *et al.* 2020, 2021, entre otros). Los resultados en este estudio junto con los de otros autores para la misma (Vinuesa 2007, Varisco 2013) y

otras poblaciones como el Golfo Nuevo (Dellatorre y Barón 2008, Dellatorre y González-Pisani 2010) y el Canal Beagle (Tapella *et al.* 2002), confirman la enorme versatilidad de la especie evidenciada por estrategias reproductivas potencialmente adaptativas bajo presiones selectivas ambientales diferentes.

Las langostillas poseen diversas "utilidades" en diferentes partes del mundo: su principal uso es como camarón coctelero, para consumo humano. Según análisis realizados con ejemplares colectados en el GSJ, el rendimiento de "colita" (pleon) de la especie posee un alto valor nutricional para consumo humano, ya que constituye una buena fuente de proteínas y presenta un alto contenido de AGPI (ácidos grasos poliinsaturados). Además, los índices de calidad lipídica la sitúan en el grupo de alimentos para una dieta saludable (Fernandez Herrero *et al.* 2019). Puede utilizarse además como ingrediente para alimentos balanceados en la acuicultura de langostinos (Villarreal 1995, Villarreal *et al.* 2006) y peces (Spinelli y Mahnken 1978, Ellis 1979, Vernon-Carter *et al.* 2001), como fuente natural de astaxantinas para la pigmentación en el cultivo de salmones y truchas (Villarreal 1995) y durante la producción de huevos de gallina (Carrillo-Domínguez *et al.* 1995), como materia prima para hidrogeles de *quitosan* (a partir de los exoesqueletos) con potenciales usos en biomedicina (Sánchez-Paz *et al.*, 2007).

Los resultados aquí presentados sobre el incremento en la abundancia de la especie y el conocimiento de sus potenciales aplicaciones comerciales nos permiten asegurar que estamos frente a un potencial recurso pesquero. La langostilla es, de hecho, un recurso pesquero en otras partes del mundo (Bahamonde *et al.* 1986, Aurioles-Gamboa *et al.* 1995, FAO 2010, entre otros). Es una especie clave en el GSJ cuya población ha aumentado exponencialmente en los últimos años. Posiblemente la disminución de sus principales predadores haya favorecido al aumento en la abundancia y expansión de la especie, hipótesis ya planteada por otros autores (Varisco y Vinuesa 2007, Ravalli *et al.* 2010, 2013, Varisco *et al.* 2015). Además de la retracción de varios de sus predadores, existe una tendencia general de un incremento en las tasas de crecimiento de las comunidades de fitoplancton bajo diferentes escenarios de cambio global (Villafaña *et al.* 2021, Valiñas *et al.* 2021) lo cual implica para la especie (en particular para el morfotipo *gregaria*) una mayor disponibilidad de alimento en la columna de agua (Varisco y Vinuesa 2010, Funes *et al.* 2018). Otro factor a tener en cuenta es la disminución de la pesca en el interior del GSJ, tanto por la creación de áreas protegidas y zonas de manejo pesquero con distintas restricciones: el Parque Interjurisdiccional Marino Costero Patagonia Austral, que incluye un área que no está permitido el arrastre en la zona de Robredo (Resolución SP Nº 127/06), el área de veda de Mazaredo, la Zona de Esfuerzo Pesquero Restringido (ZEPR) de Caleta Cordova (Disposición Nº 225/00), y la veda alrededor de la Isla Quintano (Resolución SP Nº311/07) (Góngora et al., 2012). Además, desde 2015 la temporada de pesca de langostino no se abre en GSJ, y en 2018, se cerró oficialmente (Anexo I, Resolución CFP Nº 7/2018). Estas medidas, estarían favoreciendo la merma de las capturas incidentales de langostilla en los últimos años, lo cual podría haber favorecido el desarrollo de la población.

La composición de especies de las comunidades bentónicas y pelágicas ha ido cambiando en la plataforma patagónica central y los golfos norpatagónicos (Funes *et al.* 2018, Narvarte *et al.* 2021). Se han observado en el GSJ variaciones significativas en los índices de diversidad y uniformidad, incluyendo una tendencia al descenso en los valores de ambos índices a partir de los años 2010 y 2011. Dicha tendencia podría explicarse por el incremento de las biomassas de langostino (Bertuche y Fischbach, 2015) y langostilla (Ravalli *et al.* 2016) detectadas en los últimos años, acentuando la dominancia de unas pocas especies en el sistema. Podríamos estar presenciando en el GSJ, la simplificación de un ecosistema dominado por pocas especies. Existe una creciente evidencia de que la diversidad de especies juega un papel importante en el funcionamiento y la resiliencia de los ecosistemas (Stachowicz *et al.* 2002, Levine *et al.* 2004). Se sabe que las poblaciones dentro de ecosistemas de baja diversidad son intrínsecamente inestables, siendo más susceptibles a otros impactos humanos (como el cambio climático) y más propensas a fluctuaciones repentinas en el tamaño de las poblaciones, invasiones y enfermedades (Worm *et al.* 2006). Los efectos relacionados con el cambio climático, como los cambios en la temperatura, nutrientes (Behrenfeld *et al.* 2006), pH (Solomon 2007), las alteraciones en los patrones de lluvia, los vientos, el régimen de las corrientes, entre otros (Marengo *et al.* 2014), podrían aumentar la incertidumbre en un sistema que ya es heterogéneo e impredecible y, por lo tanto, dificultar la productividad general de las comunidades bentónicas (Narvarte *et al.* 2021) y repercutir sobre toda la trama trófica (Scheffer *et al.*, 2001).

Considero que estudios sobre la especie, ampliando la escalas temporales y espaciales deberían continuarse con un enfoque más abarcativo e integrado sobre los procesos y factores que influyen en el ecosistema del GSJ y las numerosas fuentes de incertidumbre que lo afectan. En particular, a la implicancia de la explotación comercial de todas las especies en el área de estudio, los ciclos predador-presa en los que participan junto con *Munida gregaria*, los factores ambientales que afectan su abundancia, su distribución espacio-temporal, su potencialidad como recurso pesquero y como indicador de cambios que puedan generarse en otras especies del sistema. De esta manera podremos realizar un análisis más acertivo sobre las posibles causas de su incremento en la zona.

Es importante tener en cuenta que la langostilla *Munida gregaria*, dada su abundancia y su amplia distribución, en particular el morfotipo *gregaria* siendo sensible a cambios en la temperatura, podría ser relevante como un eventual indicador de cambio climático, y que variaciones en su abundancia y distribución podrían reflejar cambios en su entorno.

BIBLIOGRAFÍA

- Abelló P., Reid D. G., y Naylor E. 1991. Comparative locomotor activity patterns in the portunid crabs *Liocarcinus holsatus* and *L. depurator*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71(1), 1-10.
- Abelló P., Abella Á., Adamidou A., Jukic-Peladic S., Maiorano P. y Spedicato M.T., 2002. Geographical patterns in abundance and population structure of *Nephrops norvegicus* and *Parapenaeus longirostris* (Crustacea: Decapoda) along the European Mediterranean coasts. *Scientia Marina*, 66(S2), pp.125-141.
- Adiyodi K. G. y Subramoniam T. 1983. Arthropoda-Crustacea. En Adiyodi, K. G. (Ed.): Reproductive Biology of Invertebrates: Oogenesis, Oviposition and Oosorption, pp. 443–495. John Wiley and Sons, London.
- Ahyong S.T., Baba K., Macpherson E., Poore G.C.B. 2010. A new classification of the Galatheoidea (Crustacea:Decapoda: Anomura). *Zootaxa* 2676, 57–68.
- Aiken D. y Waddy S. 1980. Reproductive biology. In The Biology and Management of Lobsters, vol. 1 (ed. J. S. Cobb and B. F. Phillips), pp. 215-276. New York: Academic Press.
- Aiken D., Waddy S., Uhazy L. 1985. Aspects of the Biology of *Pseudocarcinonemertes homari* and Its Association with the American Lobster, *Homarus americanus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1985, Vol. 42, No. 2: pp. 351-356.
- Akselman R. 1996. Estudios ecológicos en el Golfo San Jorge y adyacencias (Atlántico Sudoccidental). Distribución, abundancia y variación estacional del fitoplancton en relación a factores físico-químicos y la dinámica hidrológica. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 234 pp.
- Angilletta Jr M. J. y Dunham A. E. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162(3), 332-342.
- Atkinson D. y Sibly R. M. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in ecology & evolution*, 12(6), 235-239.
- Attrill M.J., Hartnoll R.G., Rice A.L. y Thurston M.H. 1990. A depth-related distribution of the red crab, *Geryon trispinosus* (Herbst)[= *G. tridens* Krøyer]: indications of vertical migration. *Progress in Oceanography*, 24(1-4), pp.197-206.
- Aurioles-Gamboa, D. A., y Balart, E. F. 1995. La langostilla: Biología, ecología y aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC La Paz, Baja California, México, 233.
- Allega L., Pisoni J. P., Cozzolino E., Maenza R. A., y Piccolo, M. C. 2021. The variability of sea surface temperature in the Patagonian Shelf Argentina, from 35 years of satellite information. *International Journal of Remote Sensing*, 42(16), 6090-6106.
- Alumno-Bruscia M., Sainte-Marie B. 1998. Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55(2):459–477.
- Álvarez-Colombo G., Dato C.V., Macchi G., Palma E., Machinandiarena L., Christiansen H.E., Betti P., Derisio C., Martos, P., Castro-Machado F., Brown D., Ehrlich M., Mianzan H. y Acha E.M., 2011. Distribution and behavior of Argentine hake larvae: evidences of a biophysical mechanism for self-recruitment at the North Patagonian shelf waters. *Cienc. Mar.* 37 (4B), 633–657 pp.

- Álvarez-Colombo G., Dato C.V., Machinandiarena L., Castro-Machado F. y Betti, P., 2014. Daylight vertical segregation of young-of-the-year Argentine hake *Merluccius hubbsi*: Advances in assessment of juvenile abundance with acoustic methods. *Fisheries Research* 160 (2014): 85–95 pp.
- Anger K. y Moreira G. S. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. —*Journal of Crustacean Biology* 18: 823–838.
- Anger K., Lovrich G. A., Thatje S., y Calcagno J. A. 2004. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306(2), 217-230.
- Antonsen B.L. y Paul D.H. 1997. Serotonin and octopamine elicit stereotypical agonistic behaviors in the squat lobster *Munida quadrispina* (Anomura, Galatheidae). *Journal of Comparative Physiology A* 181, 501–510.
- Arancibia H., Cubillos L.A. y Acuna E. 2005. Annual growth and age composition of the squat lobster *Cervimunida johni* off northern-central Chile (1996-97). *Scientia Marina* 69, 113–122.
- Arntz W.E., Gorny M., Soto R., Lardies M.A., Retamal M.A., y Wehrtmann I.S., 1999. Species composition and distribution of decapod crustaceans in the waters off Patagonia and Tierra del Fuego, South America. En Magellan-Antarctic: Ecosystems that drifted apart (ed. W.E. Arntz y C. Ríos). En *Scientia Marina*, 63(suplemento 1), 303-314.
- Atrill M.J. 1988. The biology and ecology of the major deep-sea benthic decapod Crustacea from the Porcupine Seabight. Tesis doctoral, 395 pp. Universidad de Liverpool.
- Aubone A., Bezzi S., Castrucci R., Dato C., Inañez P., Irusta G., Pérez M., Renzi M., Santos B., Scarlato N., Simonazi M., Tringali L. y Villarino F. 2000. Merluza (*Merluccius hubbsi*). En: Bezzi, S., Akselman, R., Boschi, E. (Eds.). Síntesis del estado de las pesquerías marítimas argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997–1998, con una actualización de 1999. INIDEP, Mar del Plata, 29–40 pp.
- Austad S. N. 1984. A classification of alternative reproductive behaviors and methods for field-testing ESS models. *American Zoologist*, 24(2), 309-319.
- Baba K., Macpherson E., Poore G. C. B., Ahyong S. T., Bermudez A., Cabezas P., C. Lin, M. Nizinski, C. Rodrigues y K. Schnabel. 2008. Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura—families Chirostylidae, Galatheidae and Kiwaidae). *Zootaxa* 1905: 1–220.
- Baba K., Ahyong S.T.y Macpherson E. 2011a. Chapter 2. Morphology of marine squat lobsters. En *The biology of squat lobsters. Crustacean Issues Vol. 00.* (Eds GCB Poore, ST Ahyong and J Taylor) pp. 000–000 (CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton).
- Baba K., Fujita Y., Wehrtmann I.S. y Scholtz G. 2011b, Chapter 5. Developmental biology of squat lobsters. In *The biology of squat lobsters.* (Eds GCB Poore, ST Ahyong and J Taylor) 49 pp.
- Bacardit R. 1986. Larvas de Crustacea Decapoda del Mar Patagónico Argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 297 pp
- Bahamonde N., Henríquez G., Zuleta A., Bustos H. y Bahamonde R. 1986. Population dynamics and fisheries of squat lobsters, Family Galatheidae, in Chile. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 92:254–268.

Balasundaram C. y Pandian T.J. 1982. Egg loss during incubation in *Macrobrachium nobili* (Henderson & Mathai). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 59: 2-3 (I): 289-299.

Baldoni A. 1990. Renovación del agua de fondo del golfo San Jorge. Tesis de Grado. Instituto Tecnológico de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 37 pp

Baldoni A., Molinari G.N., Reta R., GuerreroR.A. 2015. Atlas de temperatura y salinidad de la plataforma continental del Atlántico Sudoccidental: períodos cálido y frío. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP. 85 p.

Bauer R.T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. J. Crustac. Biol. 6 (3), 313–325.

Bauer, R.T., 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. Invertebr. Reprod. Dev. 22 (1–3), 193–202.

Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A., McClain C.R., Sarmiento J.L., Feldman G.C., Milligan A.J., Falkowski P.G., Letelier R.M. et al. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature 444:752-755.

Belleggia M., Giberto D., Bremec C. 2017. Adaptation of diet in a changed environment: Increased consumption of lobster krill *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) by Argentine hake. Marine Ecology 38:e12445.

Beninger P.G., Elner R.W., Poussart Y. 1991. Gonopods of the majid crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). J. Crustac. Biol. 11 (2), 217–228.

Beninger P.G., Larocque R., 1998. Gonopod tegumental glands: a new accessory sex gland in the Brachyura. Mar. Biol. 132 (3), 435–444.

Berrill M. 1970. The aggressive behavior of *Munida sarsi* (Crustacea: Galatheidae). Sarsia 43, 1–11.

Berrill M. y Arsenault M. 1982. Mating behavior of the green shore crab *Carcinus maenas*. Bull. Mar. Sci., 32: 632-638.

Bertellotti, M y Yorio .P 1999. Spatial and temporal patterns in the diet of the Kelp gull in northern Chubut, Patagonia. The Condor 101: 790–798

Bertuche D., Fischbach C. y de la Garza J.. 2000. La fluctuación de la abundancia de langostino en el Golfo San Jorge. Un análisis preliminar de su relación con el manejo pesquero y los cambios del contexto climático global. Inf.Téc.INIDEP 45/00: 15 pp

Bezzi S. 2000. Síntesis de las evaluaciones y sugerencias de manejo efectuadas sobre el recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) entre el año 1986 y Mayo de 1997. Informe 110 técnico N°30. ISSN 0327-9642. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.

Bezzi S.I., Renzi M.A., Irusta G.C., Santos B.A., Tringali L., Ehrich S., Castrucci R. 2004. Caracterización biológica y pesquera de la merluza (*Merluccius hubbsi*). Boschi EE, ed. El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros N°4. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.

Bogazzi E., Baldoni A., Rivas A., Martos P., Reta R., Orensanz J.M., Lasta M., Dell'arciprete P., Werner F. 2005. Spatial correspondence between areas of concentration of Patagonian scallop (*Zygochlamys patagonica*) and frontal systems in the southwestern Atlantic. Fisheries Oceanography 14:359-376.

Boschi E.E. 1997. Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. Investigaciones Marinas, Valparaíso, 25, 19-40.

Boschi E. E., Fischbach K. y Iorio M. I. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. Frente Marítimo 10: 7-9

Brandhorst W. y Castello J. P. 1971. Evaluación de los recursos de anchoita (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. I. Las condiciones oceanográficas, sinopsis de conocimiento actual sobre la anchoita y el plan para su evaluación. Proyecto de Desarrollo Pesquero FAO, Ocasional publications 29: 1-63.

Briffa M. 2013. The influence of personality on a group-level process: Shy hermit crabs make longer vacancy chains. Ethology 119 (11), 1014–1023.

Brinkmann A. 1936 Die nordischen *Munida Arten* und ihre Rhizocephalen. Bergens Mueums Skrifter 18, 1–11, 5 pls.

Brockhoff A.M., McLay C.L. 2005. Mating behaviour, female receptivity and male–male competition in the intertidal crab *Hemigrapsus sexdentatus* (Brachyura: Grapsidae). Mar. Ecol. Prog. Ser. 290, 179–191.

Brown A., Thatje S., Oliphant A., Munro C., Smith K., 2018a. Temperature effects on larval development in the lithodid crab *Lithodes maja*. J. Sea Res. 73–84.

Burd B.J. y Brinkhurst R.O. 1984. The distribution of the galatheid crab *Munida quadrispina* (Benedict, 1902) in relation to oxygen concentrations in British Columbia fjords. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 81, 1–20.

Burnham K. P. y Anderson D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York: Springer-Verlag.

Caille G. y Colombo M. 1994. Peces hallados en las praderas de macroalgas de la Bahía Bustamante, Chubut, Argentina. Naturalia Patagónica. Cs. Biológicas 2: 89-91.

Caille, G., González, R., Gosztonyi, A. y Ciocco, N. 1997a. Resultados del Programa de Biólogos Observadores a Bordo (1993 - 1996) : especies capturadas por las flotas de pesca costera en Patagonia. Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Fundación Patagonia Natural (Puerto Madryn) N° 27: 1-21

Calcagno J.A., Anger K., Lovrich G.A., Thatje S., Kaffenberger A., 2004. Larval development of the subantarctic king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared in the laboratory. Helgol. Mar. Res. 58, 11 – 14.

Calcagno, J.A., Thatje, S., Anger, K., Lovrich, G.A., Kaffenberger, A., 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 257, 189 – 196.

Campbell A. y Robinson D. G. 1983. Reproductive potential of three American lobster (*Homarus americanus*) stocks in the Canadian Maritimes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 40:1958–1967

Canales C., Arana P., 2012. Estimación de la biomasa de langostino amarillo (*Cervimunida johni*), aplicando Modelo Lineal Generalizado a registros de captura por área barrida en la zona central de Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res. 40 (2), 316–334.

Cárdenas A. I., Cañete J.A., Oyarzún, S. y Mansilla, A. 2007. Podding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1980. César. Invest. Mar., Valparaíso, 35(1): 105-110 pp.

- Carreto J. I., Montoya N. G., Carignan M. O., Akselman R., Acha E. M., y Derisio C. 2016. Environmental and biological factors controlling the spring phytoplankton bloom at the Patagonian shelf-break front—Degraded fucoxanthin pigments and the importance of microzooplankton grazing, *Prog. Oceanogr.*, 146, 1– 21.
- Carrillo-Dominguez S., Pérez-Gil Romo F. Avila-González E. y Castro-González M. 1995. La langostilla en la avicultura. Pages 193–205 in D. Auriolles-Gamboa and E.F. Balart, editors. *La langostilla: Biología, ecología y aprovechamiento*. Centro de Invesitigaciones Biológicas del Nordeste, La Paz, Baja California, Mexico.
- Cartes J. E. 1993. Diets of deep-water pandalid shrimps on the Western Mediterranean slope. *Marine Ecology Progress Series*, 96, 49-61.
- Cartes J.E., Sorbe J.C. y Sarda F. 1994. Spatial distribution of deep-sea decapods and euphausiids near the bottom in the northwestern Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 179(1), pp.131-144.
- Cartes, J. E., Abelló, P., Lloris, D., Carbonell, A., Torres, P., Maynou, F., y de Sola, L. G. 2002. Feeding guilds of western Mediterranean demersal fish and crustaceans: an analysis based in a spring survey. *Scientia Marina*, 66(S2), 209-220.
- Carver A.M., Wolcott T.G., Wolcott D.L., Hines A.H. 2005. Unnatural selection: effects of a male-focused size-selective fisheryon reproductive potential of a blue crab population. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 319 (1-2), 29–41.
- Charnov E. L., 1990. Relative Size at the Onset of Maturity (R_{som}) Is an Interesting Number in Crustacean Growth (Decapoda, Pandalidae). *Crustaceana* 59(1):108-109.
- Chekunova V.I. y Naumov A.G. 1981. Energy metabolism in the Galatheid *Munida gregaria* Fabricius from the Falkland shallows and southeastern shelf of America. *Oceanology*, 21, 255-258.
- Chilton C. 1909. The Crustacea of the subantarctic islands of New Zealand, pp. 601-671. En: Chilton C. (ed.) *The Subantarctic Islands of New Zealand*. Wellington.
- Christy J.H. 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science* 41, 177–191. *Bulletin of Marine Science* 32 (2): 632-638.
- Clark, T. A. 1987. Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fishery Bulletin* 85, 127 - 38.
- Clarke A., C. C. Hopkins y E. M. Nilssen. 1991. Egg size and reproductive output in the deepwater prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. *Functional Ecology* 5: 724-730
- Clausen A. y Putz K. 2003. Winter diet and foraging range of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Kidney Cove, Falkland Islands. *Polar Biology* 26, 32–40.
- Claverie T. y Smith I.P. 2009. Morphological maturity and allometric growth in the squat lobster *Munida rugosa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 1189–1194.
- Claxton W.T., Govind C.K., Elner R.W. 1994. Cheliped function, morphometric maturity, and the mating embrace in male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51 (5), 1110–1118.
- Cobo V.J., Okamori C.M. 2008. Fecundity of the spider crab *Mithraculusforceps* (Decapoda, Mithracidae) from the northeastern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Iheringia* 98: 1–4
- Coleman M. T., Porter J. S. y Bell M. C. 2019. Investigating fecundity and egg loss using a non-invasive

- method during brooding in European lobster (*Homarus gammarus*). ICES Journal of Marine Science, 76(6), 1871-1881.
- Colpo Develati K., Lopéz Greco L.S. 2017. Temperature influences the reproduction of fiddler crabs at the southern edge of their distribution. Invertebr. Biol. 136 (2), 171–183.
- Combes V., Matano R.P. y Palma E.D. 2021. Circulation and Cross-Shelf Exchanges in the Northern Shelf Region of the Southwestern Atlantic: Kinematics. Revista de Investigación Geofísica: Océanos , 126 (4), p.e2020JC016959.
- Comoglio L.I., Amin O.A., 1996. Dieta natural de la centolla patagonica *Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra Del Fuego. Argentina. Biol. Pesquera 25, 51–57.
- Conan G.Y. y Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43(9): 1710–1719.
- Conan G.Y., Comeau M., Moriyasu M. 2001. Are morphometric approaches appropriate for establishing the size at maturity of male American lobster, *Homarus americanus*? Journal of Crustacean Biology , vol.21, 4: 937–947.
- Conde J.E. y Díaz H., 1992. Variations in Intraspecific Relative Size at the Onset of Maturity (R_{som}) in *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). Crustaceana 62 (2): 214-216.
- Cooper W. T., Barbieri L. R., Murphy M. D. y Lowerre-Barbieri S. K. 2013. Assessing stock reproductive potential in species with indeterminate fecundity: effects of age truncation and size-dependent reproductive timing. Fisheries Research 138:31-41.
- Copello S., Quintana F., Pérez F. 2008. Diet of the southern giant petrel in Patagonia: fishery-related items and natural prey. Endangered Species Research 6:15-2
- Cordo HD. 2005. Evaluación del estado de explotación del efectivo sur de 41 S de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y estimación de la captura biológicamente aceptable correspondiente al año 2005. Informe Técnico Interno N°37. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.
- Corey, S.1987a. Intraspecific Differences in Reproductive Potential, Realized Reproduction and Actual Production in the Crayfish *Orconectes propinquus* (Girard 1852) in Ontario. The American Midland Naturalist, 118(2), 424-432.
- Corey, S. 1987b. Comparative fecundity of four species of crayfish in southwestern Ontario, Canada (Decapoda, Astacidea). Crustaceana, 52: 276-286.
- Corey S. y Reid D.M. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. I. The fecundity of thirty tree species of nine families of caridean shrimps. Crustaceana, 60(3): 270-294.
- Corgos A. y Freire, J. 2006. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. ICES J. Mar. Sci. 63(5): 851–859.
- Correa C., Baeza J. A., Hinojosa I.A, Thiel, M. 2003. Male Dominance Hierarchy and Mating Tactics in the Rock Shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea), Journal of Crustacean Biology, Volume 23, Issue 1, 1 February 2003, Pages 33–45.
- Crawley M. 1996. GLIM for Ecologists. Blackwell Science, pp 379.
- Creasey S., Rogers A., Tyler J., Gage J.y Jollivet D. 2000. Genetic and morphometric comparisons of squat lobster, *Munidopsis scobina* (Decapoda: Aanomura: Galatheidae) populations, with notes on the

phylogeny of the genus *Munidopsis*. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 47, 87–118.

Crocker, D. W. y Barr D. W. 1968. Handbook of the crayfishes of Ontario. Royal Ont. Mus. Life Sci. Misc. pp. 1-158.

Cuchi Coleone D. y Carreto J.I. 2001. Variación estacional de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo San Jorge. Resultados de las campañas de investigación OB-01/00, OB-03/00, OB-07/00,OB-10/00, OB-12/00. Inf. Téc Interno DNI INIDEP N° 41/01, 30 pp.

Cury P., Bakun A., Crawford R.J.M., Jarre A., Quiñones R.A., Shannon L.J., Verheye H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. ICES Journal of Marine Science 57:603-618.

da Silva Santana C. A., Lordan C. y Power A. M. 2021. Theoretical size at the onset of maturity and its density-dependent variability as an option in crustacean fisheries management. – ICES Journal of Marine Science.

D'Agostino V. 2017. Dinámica planctónica y transferencia de biotoxinas marinas a la Ballena Franca Austral (*Eubalaena australis*) a través de su alimentación en los golfos Nuevo y San José, Península Valdés, Chubut. 218. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

Dale M.R.T. y Fortin M.-J 2010. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 41:1, 21-38.

Dans S.L., Cefarelli A.O., Galván D.E., Góngora M.E., Martos P.y Varisco M.A. (eds.). 2020. Programa de Investigación y Monitoreo del Golfo San Jorge. Pampa Azul. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires.

de La Garza J., Cucchi Colleoni D., Izzo A., Boccanfuso J., Waessle J., Bartozzetti J., López C. 2011. Campaña de relevamiento de langostino patagonico en el golfo San Jorge a bordo de un buque comercial. Informe de Campaña N°15. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.

de la Garza, J. Moriondo Danovaro P., Fernández M. Ravalli C. Souto C. y Wesle J., 2017 Argentine red shrimp (*Pleoticus muelleri*, Decapoda Solenoceridae) fishery in Argentina. Biology, fishing, management and ecological interactions. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero Contribución INIDEP N° 2080. 42p.

de la Garza J. y Moriondo P. 2019. Resumen de la estadística pesquera de langostino (*Pleoticus muelleri*), temporada 2019. Informe Técnico Oficial INIDEP n°015 24pp.

Dellatorre F. G. y Barón P. J. 2008. Multiple spawning and length of embryonic development of *Munida gregaria* in northern Patagonia (Argentina). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88: 975-981.

Dellatorre F. G. y González-Pisani X. 2011. Embryonic development and fecundity of the squat lobster *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) in northern Patagonia. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 91: 695-704.

Defeo O. y Cardoso R. S. 2002. Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. Marine Ecology Progress Series, 239, 169-179.

Dew C.B. 2010. Podding Behavior of Adult King Crab and Its Effect on Abundance Estimate Precision. En: Kruse G., Eckert G., Foy R., Lipcius R., Sainte-Marie B., Stram D., Grant A.S., Eds. Biology and Management of Exploited Crab Populations under Climate Change. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, 129-151 pp.

- Diez M. J. y Lovrich G. A. 2010. Reproductive biology of the crab *Halicarcinus planatus* (Brachyura, Hymenosomatidae) in sub-Antarctic waters. *Polar Biology*, 33(3), 389-401.
- Diez M., Pérez-Barros P., Romero M. C., Scioscia G., Tapella F., Cabreira A., Madirolas A., Raya Rey A. y Lovrich G. A. 2012. Pelagic swarms and Beach strandings of the squat lobster *Munida gregaria* (Anomura: Munididae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Polar Biology* 35: 973-983.
- Diez M.J., Cabreira A.G., Madirolas A., Lovrich G.A. 2016a. Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features. *J Sea Res* 114:1–12.
- Diez M.J., Tapella F., Romero M.C., Madirolas A. y Lovrich G.A.. 2016b. La langostilla *Munida gregaria* en el Mar Argentino: Biología e interés económico. Pages 213–228 in E. Bochi, editor. *El MarArgentino y sus recursos pesqueros: Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.
- Diez M.J., Rojas-Quiroga M.L., Pérez-Barros P., Lezcano A., Florentin O. y G.A. Lovrich. 2016c. “Gregaria” to “subrugosa,” that is the question: Shape changes under laboratory conditions in the pelagic morphotype of the squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Munididae). *Journal of Crustacean Biology* 36:530–537.
- Diez M. J., Cabreira A. G., Madirolas A., De Nascimento J. M., Scioscia G., Schiavini A., y Lovrich G. A. 2018. Winter is cool: spatio-temporal patterns of the squat lobster *Munida gregaria* and the Fuegian sprat *Sprattus fuegensis* in a sub-Antarctic estuarine environment. *Polar Biology*, 41(12), 2591-2605.
- Diez M. J. 2020, Squat Lobster Fisheries 1 In: *Fisheries and Aquaculture*. Edited by: Gustavo Lovrich and Martin Thiel, Oxford University Press. © Oxford UniversityPress.
- Dominey W. J. 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *American Zoologist*, 24(2), 385-396.
- Donaldson W., Cooney R.T.y Hilsinger J.R. 1981. Growth, age and size at maturity of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* M.J. Rathbun, in the northern Gulf of Alaska (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 40(3): 286–302.
- Donaldson, W.E., Adams, A.E., 1989. Ethogram of behavior with emphasis on mating for the Tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun. *J. Crustac. Biol.* 9 (1), 37–53.
- Dugan J.E., Wenner A.M., Hubbard D.M.1991. Geographic variation in the reproductive biology of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 150:63–81.10.1016/0022-0981(91)90106-7
- Dunning J.B., Stewart D.J., Danielson B.J., Noon B.R., Root T.L., Lamberson R.H. y Stevens E.E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecol. Appl.* 5: 3-1.
- Dunnington M.J. 1999. The reproductive strategies of the pill-box crab *Halicarcinus innominatus* Richardson, 1949. PhD Thesis, University of Canterbury 140 págs.
- Eberhard W.G. 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of bad lot. *The American Naturalist* vol.119, p. 420-426.
- Ellis J.N. 1979. The use of natural and synthetic carotenoids in the diet to color the flesh of salmonid. *Proceedings of the World Symposium on Finfish Nutrition and Fish Feed Technology II*, 353–364.
- Elnier R. W. y Beninger P. G. 1995. Multiple reproductive strategies in snow crab, *Chionoecetes opilio*:

- physiological pathways and behavioral plasticity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 193:93–112.
- Emlen S. T. y Oring L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science, 197(4300), 215-223.
- Ennis G. P., Hooper R. G. y Taylor D. M. 1988. Functional maturity in small male snow crabs (*Chionoecetes opilio*).-Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45:2106-2109
- Ewers-Saucedo C., Hayer S., Brandis D. 2015. Functional morphology of the copulatory system of box crabs with long second gonopods (Calappidae, Eubrachyura, Decapoda, Crustacea). J. Morphol. 276 (1), 77–89.
- Fabricius J.C. 1793. Entomologias y stematicaemen data et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis; observatioes ibus, description ibus. Tom 2' (Hafniae).
- Farías N. E., Luppi T. A. y Spivak, E. D. 2014. Habitat use, relative growth and size at maturity of the purple stone crab *Platyxanthus crenulatus* (Decapoda : Brachyura), calculated under different models. *Scientia Marina*, 78, 567– 578.
- Fariña A.C. y Pereiro, F.J., 1995. Distribution and abundance of molluscs and decapod crustaceans in trawl samples from the Galician Shelf (NW Spain). In ICES Marine Science Symposia (Vol. 199, pp. 189-199). Copenhagen, Denmark: International Council for the Exploration of the Sea, 1991-.
- Fariña A.C., Freire J. y González-Gurriarán E. 1997. Megabenthic decapod crustacean assemblages on the Galician continental shelf and upper slope (north-west Spain). *Marine Biology*, 127(3), pp.419-434.
- Fauchald P., Skov H., Skern-Mauritzen M., Johns D., Tveraa T. 2011. Wasp-Waist Interactions in the North Sea Ecosystem. *PLOS ONE* 6:e22729.
- Fazhan H., Waiho K., Wan Norfaizza W.I., Megat F.H., Ikhwanuddin M., 2017. Assortative mating by size in three species of mud crabs, genus *Scylla* (Brachyura: Portunidae). *J. Crustacean Biol.* 37 (5), 654–660.
- Fernández M, Macchi G. y de la Garza J. 2002. Estimación de fecundidad potencial y fecundidad relativa del langostino del Golfo San Jorge y litoral de la provincia de Chubut. Período analizado: septiembre de 2001 a febrero de 2002. Inf.Téc.Int. INIDEP Nº36/02, 34 pp.
- Fernández M. 2006. Caracterización físico-química de los sedimentos del Golfo San Jorge y su relación con los organismos bentónicos del sector. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 307 pp
- Fernández M., Mora J., Roux A., Cucchi Colleoni D. y Gasparoni J.C. 2008. A new contribution on spatial and seasonal variability of environmental conditions of the Golfo San Jorge benthic system, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 88 (2): 227-236.
- Fernández M., Militelli M.I., García Penoni M., 2018. Análisis del estado reproductivo del langostino *Pleoticus muelleri* durante la Campaña de Investigación dirigida a la evaluación de merluza (EH-01/18, enero 2018). Informe de investigación, Inidep n°45/2019 15pp.
- Fernandez Herrero A.L., Ravalli C., Fernandez Compás A. 2019. Composición nutricional de la porción comestible: "colita" de *Munida gregaria*, morfotipo *subrugosa*. Informe de investigación INIDEP Nº 86/2019, 9pp.

Firpo C., Chaparro M., Wyngaard J., Mauna C. y Mango V. 2017a. Análisis de la distribución espacial de centolla comercial mediante geoestadística, campaña Nov/2016 en el Área II. Inf. Inv. INIDEP Nº 22/2017, 14 pp.

Firpo, C., Wyngaard, J. , Mauna, C., Mango, V. y Lértora, P. 2017b. Estructura poblacional y condición reproductiva de las hembras de centolla (*Lithodes santolla*) en el sector patagónico central, temporada de pesca 2015-2016. Informe investigación INIDEP n°21/2017.

Firpo C.A. 2020. Análisis de los patrones espacio-temporales de la distribución poblacional de centolla, *Lithodes santolla*, en el sector patagónico central. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Mar del Plata, 279 pp.

Firpo C., Mango V., Mauna C. y Lértora P. 2020 Análisis de la temporada de pesca de centolla (*Lithodes santolla*) 2018-2019, en el área central. Informe investigación INIDEP n°060/2020

France, R.L. 1984. Comparative tolerance to low pH of three life stages of the crayfish *Orconectes virilis*. Canadian Journal of Zoology, 1984, 62:2360-2363

France, R.L. 1987. Reproductive impairment of the crayfish *Orconectes virilis* in response to acidification of Lake 223. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1987, 44:97-106

Fischbach C. y Bertuche D.2015. La pesquería de langostino patagónico *Pleoticus muelleri*, 1991-2014. El aumento sostenido del desembarco total anual declarado a partir del 2006. Inf. Tec. Of. INIDEP 014/15 19pp.

Fischer S., Thatje S., Brey T., 2009. Early egg traits in *Cancer setosus* (Decapoda, Brachyura): effects of temperature and female size. Mar. Ecol. Prog. Ser. 377, 193–202.

Fortin M.-J.Dale y M. R. T. 2005. Spatial Analysis: A Guide for Ecologists. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Fournier D., Hampton J. y SibertJ. 1998. MULTIFAN-CL: a length-based, agestructured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 2105-2116.

France, R. L. 1987. Reproductive Impairment of the Crayfish *Orconectes virilis* in Response to Acidification of Lake 223. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1987, 44(S1): 97-106.

Freire J., González-Gurriarán E. y Olaso I. 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia* and *M. sarsi* (Crustacea, Anomura) on the Galician continental shelf (NW Spain). Application of geostatistical analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 35, 637–648.

Fukui Y. 1995. The effects of body size on mate choice in a grapsid crab, *Gaetice depressus* (Crustacea, Decapoda). J. Ethol. 13 (1), 1–8.

Funes M., Irigoyen A. J., Trobbiani G. A. y Galván, D. E. 2018. Stable isotopes reveal different dependencies on benthic and pelagic pathways between *Munida gregaria* ecotypes. Food Webs, 17, e00101.

Galván D. E., Parma A. M. y IribarneO. O.2008. Influence of predatory reef fishes on the spatial distribution of *Munida gregaria* (=*M. subrugosa*) (Crustacea; Galatheidae) in shallow Patagonian soft bottoms. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 354: 93-100.

Gardner, C. 1999. Spider crab aggregation on Tasmania's northwest coast. Invertebrata, 14: 1-2 pp.

Garm A. y Høeg, J. T. 2001. Function and functional groupings of the complex mouth apparatus of the squat lobsters *Munida sarsi* Huus and *M. tenuimana* GO Sars (Crustacea: Decapoda). The Biological

Bulletin, 200(3), 281-297.

Gerhart S.D. y Bert, T.M. 2008. Life-history aspects of stone crabs (genus *Menippe*): size at maturity, growth, and age. *J. Crustac. Biol.* 28(2): 252–261.

Giangrande A., S. Geraci y G. Belmonte. 1994. Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* 32: 305-333.

Giménez L., 2006. Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapod crustaceans. *Integr. Comp. Biol.* 46 (5), 615–622.

Glorioso P.D. 1987. Temperature distribution related to shelf-sea fronts on the Patagonian Shelf. *Continental Shelf Res.*, 7(1):27-34.

Goellner K.E. 1943. The life cycle and productivity of crayfish *Cambarus immunis* Hagen. Ph.D.thesis, university of Michigan, Ann Arbor.

Góngora M.E., Gonzalez Zevallos D., Pettovello A., Menda L. 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40:1-11.

Goni R., Quetglas A. y RenonesO. 2003. Size at maturity, fecundity and reproductive potential of a protected population of the spiny lobster *Palinurus elephas* (Fabricius, 1787) from the western Mediterranean. *Marine Biology* 143:583–592.

González-Gurriarán E. y Olaso I. 1987. Cambios espaciales y temporales de los crustáceos decápodos de la plataforma continental de Galicia (NW de España). *Investigación Pesquera*, 51(suppl 1), 323-341.

González-Gurriarán E., Freire J., Parapar J., Sampedro M.P. y Urcera M. 1995. Growth at molt and molting seasonality of the spider crab, *Maja squinado* (Herbst) (Decapoda: Majidae) in experimental conditions: implications for juvenile life history. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 189(1):183–203.

González-Pisani X.y Lopez-Greco L 2014. Comparative reproductive effort and fecundity in the spider crabs, *Leurocyclus tuberculatus* and *Libinia spinosa* (Majoidea, Brachyura). *Zool. Sci.*, 31 (2014), pp. 244-250

González-Pisani X., Barón P.J., López Greco L.S. 2017. Integrated analysis of sexual maturation through successive growth instars in the spider crab *Leurocyclus tuberculatus* (Decapoda: Majoidea)Can. J. Zool., 95 (2017), pp. 473-483

González-Pisani,X. . y López Greco L. S. 2020. Male reproductive strategies in two species of spider crabs, *Leurocyclus tuberculatus* and *Libinia spinosa*. *Zoology*, 143, 125847.

González-Pisani X. y López Greco L.S. 2021. The influence of seasonal temperature variation on embryonic development in two species of spider crabs (Majoidea). *Zoology*, 148, 125949.

Gore R.H. 1979. Larval development of *Galathea rostrata* under laboratory conditions, with a discussion of larval development in the Galatheidae (Crustacea Anomura). *Fishery Bulletin* 76, 781–806.

Gorny M., y Retamal M.A. 2000. Primeras observaciones mediante video submarino y estimación de abundancia de crustáceos decápodos y del megabentos en la Región Magallánica. *Ciencias y Tecnologías del Mar*. En prensa.

Goshima S., Ito K., Wada S., Shimizu M. y Nakao, S. 1995. Reproductive biology of the stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodidae). *Crustacean Research*, 24, 8-18.

Goshima S., Kanazawa M., Yoshino K. y Wada S. 2000. Maturity in male stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodidae) and its application for fishery management. Journal of Crustacean Biology, 20: 641e646

Gosselin T., Sainte-Marie B., Bernatchez L. 2003. Patterns of sexual cohabitation and female ejaculate storage in the American lobster (*Homarus americanus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 55 (2), 151–160.

Grassle J.F. y Morse-Porteous L.S. 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. Deep-Sea Research I. 34: 1911-1950

Gutt J., Helsen E., Arntz W. y Buschmann A., 1999. Biodiversity and community structure of the mega-epibenthos in the Magellan area (South America). Scientia Marina, 63(S1), pp.155-170.

Guzmán F., Bascur M., Olavarri L., Mora S., Riera R., Urzúa, A. 2020 Seasonal and interannual changes in reproductive parameters and eggs biochemical composition of the fishery resource *Pleuroncodes monodon* (Decapoda: Munididae) from the Humboldt Current System. Fisheries Research, Volume 221, Artículo 105404.

Hancock M. A., Hughes J. M. y Bunn S. E. 1998. Influence of genetic and environmental factors on egg and clutch sizes among populations of *Paratya australiensis* Kemp (Decapoda: Atyidae) in upland rainforest streams, south-east Queensland. Oecologia 115: 483-491.

Hansen J. 2000. Anchoita (*Engraulis anchoita*). En: Síntesis del estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con la actualización de 1999. Bezzi S., Akselman R. y Boschi E.E. (Eds.). INIDEP, Mar del Plata, Argentina: 205-216 pp

Hanski I.A. y Simberloff D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. p 5-26. In: Hanski I.A. & M.E. Gilpin (eds) Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, San Diego.

Hargreaves P.M. 1984. The distribution of Decapoda (Crustacea) in the open ocean and near-bottom over an adjacent slope in the northern North-East Atlantic Ocean during autumn 1979. Journal of the marine biological Association of the United Kingdom, 64(4), pp.829-857.

Hartnoll R. G. 1969. Mating in the Brachyura.-Crustaceana 16: 161 - 181.

Hartnoll R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). Crustaceana 27 (2), 131–136.

Hartnoll R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. Crustaceana, 34(3): 281–293.

Hartnoll R.G., Rice A.L. y Attrill, M.J. 1992. Aspects of the biology of the galatheid genus *Munida* (Crustacea, Decapoda) from the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic. Sarsia, 76: 231-246.

Hartnoll, R.G., 2006. Reproductive investment in Brachyura. Hydrobiologia 557, 31–40.

Hartnoll, R. G. 2012. Relative growth: description and analysis. In *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, Volume 3* (pp. 365-401). Brill.

Hartnoll R.G., 2017. Growth, sexual maturity and reproductive output. In Factors in adult growth (pp. 101-128). Routledge.

Hastie T., Tibshirani R. 1990. Generalized additive models. Chapman and Hall, London.

Haynes E., Karinen J.F., Watson J. y Hopson D.J. 1976. Relation of number of eggs and egg length to carapace width in the Brachyuran crabs *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio* from the Southeastern Bering Sea and

C. opilio from the Gulf of St. Lawrence. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 33, 2592-2595.

Hernández Bové P. 2010. Aspectos demográficos y distribución espacial de *Pleuroncodes Planipes* Stimpson (decapoda, anomura, galatheidae) en el Pacífico de Costa Rica. Tesis (magister scientiae en biología) -Universidad de Costa Rica. Sistema de Estudios de Posgrado, 2010.

Hernández, P., Clarke, T. M., Benavides-Varela, C., Villalobos-Rojas, F., Nívia-Ruiz, J., y Wehrtmann, I. S. 2011. Population demography and spatial distribution of the mantis shrimp *Squilla biformis* (Stomatopoda, Squillidae) from Pacific Costa Rica. Marine Ecology Progress Series, 424, 157-168.

Hernández P. y Wehrtmann, I. 2011. Sexual maturity and egg production in an unexploited population of the red squat lobster *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Galatheidae) from Central America. Fisheries Research 107, 276–282.

Hernández, P., 2018. Spatial distribution and egg production in squat lobsters (Decapoda: Munididae, Munidopsidae) from the collection of the Museu de Zoologia of the Universidade de São Paulo, Brazil. Iheringia. Série Zoologia, 108, e2018020.

Jewett, S.C., Sloan N. A., Somerton D. A. 1985 Size at Sexual Maturity and Fecundity of the Fjord-dwelling Golden King Crab *Lithodes aequispina* Benedict from Northern British Columbia, Journal of Crustacean Biology, Volume 5, Issue 3, Pages 377–385

Hews D.K., Moore M.C. 1997. Hormones and sex-specific traits: critical questions. Chapter 14. In: Beckage, N.E. (Ed.), Parasites and Pathogens – Effects on Host Hormones and Behavior. Springer Science Business Media, Dordrecht, California US, pp. 277–292.

Hilborn R. y Walters C.J. 2013, Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. Springer Science y Business Media, vol. 2,no. 2, pp. 177- 186 pp.

Hines, A., 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in Brachyuran crabs. Marine Biology, 69, 309-320.

Hines, A. H. 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. Bulletin of Marine Science, 45(2), 356-368.

Hines A. H. 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae), Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, vol. 48 (pg. 267-275).

Hines A. H. 1992. Constraint of reproductive output in brachyuran crabs: pinnotherids test the rule, American Zoologist, vol. 32 (pg. 503 -511)

Hinsch G. W. 1972. Microtubules in the sperm of the spider crab, *Libinia emarginata*.Journal of Ultrastructure Research 29: 525–534.

Hjelset A.M., 2012. Female life-history parameters in the introduced red king crab(*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius 1815) in the Barents Sea: A study of temporal and spatial variation in three Norwegian fjords. University of Tromsø UIT.

Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W. y Strickland D.H. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. Journal du Conseil 30:3-15.

Hunt G.L. y McKinnell S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. Progress in Oceanography 68:115-124.

- Hutchings J.A., 1996. Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53(5), pp.943-962.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22:415-427 pp.
- Huus J. 1935. Zur morphologisch-systematischen und biologischen Kenntniss der nordischen *Munida Larven* (Crustacea-Decapoda). Bergens Museum Årbok 8, 1–29, 4 pls.
- Huxley, J.S. y Teissier, G., 1936. Terminology of relative growth. Nature, 137(3471), pp.780 781.
- Huxley J. S. 1950, Relative growth and form transformation. Proc. R. Soc. London, 137, 465-469.
- Jablonski, D. 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. Bulletin of Marine Science. 39: 565-587
- Jadamec L.S., Donaldson W.E., Cullenberg P. 1999. Biological field techniques for *Chionoecetes* crabs. University of Alaska Sea Grant College Program.
- Jensen O. P. y Miller T. J. 2005. Geostatistical Analysis of the Abundance and Winter Distribution Patterns of the Blue Crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay. Transactions of the American Fisheries Society, 134 (6), 1582–1598 pp. doi:10.1577/t04.
- Jivoff P.R. y Hines A.H. 1998. Female behavior, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. Anim. Behav. 55 (3), 589–603.
- Kaminsky J., Varisco M., Fernández M., Sahade R. y Archambault P. 2018. Análisis espacial de la biodiversidad funcional bentónica en el Golfo San Jorge, Argentina. Oceanografía, 31 (4), 104-112.
- Kattner G., Graeve M., Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S., Anger K., 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 292, 61 – 74
- Kimura D., 1974. Logistic model estimating ogives from catches of codends whose ogives overlap. J. Cons. Int. Explor. Mer. 38, 116–119.
- Koen Alonso M., Crespo E.A., Pedraza S.N., Garcia N.A., Coscarella M.A. 2000. Food habits of the south american sea lion, *Otaria flavescens*, of Patagonia, Argentina.
- Koga T., Murai M. 1997. Size-dependent mating behaviours of male sand-bubbler crab, *Scopimera globosa*: Alternative tactics in the life history. Ethology 103 (7), 578–587.
- Koga T., Murai M. y Yong H.S. 1999. Male-male competition and intersexual interactions in underground mating of the fiddler crab *Uca paradussumieri*. Behaviour 136 (5), 651–667.
- Kokko H., Johnstone R.A., 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signaling. Philos. Trans. Royal Soc. B. 357 (1419), 319–330.
- Kolmogorov-Smirnov A.N 1933. Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione, Giornale dell' Instituto Italiano degli Attuari 4, pp. 83-91 (6.1)
- Kozlowski J. 1991. Optimall energy allocation models-an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. Acta Oecologica 12: 11-33.

Kruse G.H., Bez N., Booth A., Dorn M.W., Hills S., Lipcius R.N., Pelletier D., Roy C., Smith S.J. y Witherell D. (Eds.). 2001. Spatial processes and management of marine populations. Lowell Wakefield Fisheries Symposium Series, Alaska Sea Grant Rep. AK-SG-01-02, University of Alaska, Fairbanks, Alaska.

Kumar M.S., Ferguson G., Xiao Y., Hooper G., Venema S., 2000. Studies on Reproductive Biology and distribution of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) in South Australian Waters. SARDI Research Report Series No 47

Kuparinen A., Merilä J. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. Trends Ecol Evol. 22, 652–659.

Kuris A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. Crustacean egg production 1: 17-141

Kuris A.M., Wickham D.E. 1987. Effect of nemertean egg predators on crustaceans. Bulletin of Marine Science 41 (2), 151-164

Lambert Y. 2013. Long-term changes in life history characteristics and reproductive potential of northern Gulf of St. Lawrence cod (*Gadus morhua*) and consequences for the stock productivity. Fisheries Research, 138: 5-13.

Lanteigne C., Beninger P.G., Chantal G. 1996. Ontogeny of Female Primary Sexual Characters in the Majid Crabs *Chionoecetes opilio* and *Hyas coarctatus*, Journal of Crustacean Biology, Volume 16, Issue 3, 1 July 1996, 501–514.

Lardies M. A. y Wehrtmann I. S. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. Ophelia, 55(1), 55-67.

Lebour MV 1930. The larvae of the Plymouth Galatheidae. I. *Munida banffica*, *Galathea strigosa* and *Galathea dispersa*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 17, 175–187.

Lebour MV 1931. The larvae of the Plymouth Galatheidae. II. *Galathea squamifera* and *Galathea intermedia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 17, 385–390.

Lee S.Y., Seed R., 1992. Ecological implications of cheliped size in crabs: some data from *Carcinus maenas* and *Liocarcinus holsatus*. Marine Ecology Progress Series 84, 151-160.

Lee S.Y. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multi-functional decapod organ. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 193, 161–176.

Lentini, C.A.D., Campos, E.J.D., Podestá, G.P., 2000. The annual cycle of satellite-derived seasurface temperature on the Western South Atlantic Shelf. Brazilian Journal of Oceanography 18 (1).

Lentini C. A. D., PodestáG. G., CamposE. J. D., y OlsonD. B.2001. "Sea Surface Temperature Anomalies on the Western South Atlantic from 1982 to 1994." Continental Shelf Research 21 (1): 89–112.

León R., Castro L.R., Cáceres M. 2008. Dispersal of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) larvae in Patagonian channels of southern Chile. ICES Journal of Marine Science 65, 1131–1143.

Levine J.M., Adler P.B. y Yelenik S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters 7, 975–989.

Lezcano A.H., Penna M.A., Márquez F., Thiel M. 2015. Variation in cheliped form in two species of squat lobsters (Decapoda: Anomura) from Chile. Brazilian Journal of Oceanography. 63 (3).

Longhurst A.R., Lorenzen C.J., Thomas W.H., 1967. The role of pelagic crabs in the grazing of phytoplankton off Baja California. *Ecology* 48, 190–200.

López Greco L. S. 1997. Adquisición de la madurez sexual y caracterización del patrón de crecimiento y reproducción de *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Brachyura, Grapsidae, Sesarminae) de Bahía Samborombón, Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, 244 págs.

López Greco L.S. y Rodríguez, E.M. 1999. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnathus granulata* (Grapsidae, Sesarminae). A critical overall view about the usual criteria for its determination. In Crustaceans and the biodiversity crisis: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, the Netherlands, 20–24 July 1998. Vol. 1. Edited by F.R. Schram and J.C. von Vaupel Klein. Brill, Leiden, the Netherlands. pp. 675–689.

López Greco, L. S. 1999. *Chasmagnathus granulata* y el valor constante de la talla relativa de madurez sexual (RSOM) dentro de la familia Grapsidae.—Proceedings of IV Taller de Cangrejos y Cangrejales: 47.

López Greco, L., Hernández, J., Bolaños, J. 2000. Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela. *Hydrobiologia* 439, 151–159.

López-Greco L. y Rodríguez E. M. 2004. Reproductive performance in *Cyrtograpsus angulatus* and *Cyrtograpsus altimanus* (Brachyura, Varunidae) from Jabalí island, Argentina. *Journal of Crustacean Biology*, 24: 213-216.

Louge E., Reta R., Santos B.A. y Hernández D.R. 2004. Variaciones interanuales (1995-2000) de la temperatura y la salinidad registradas en los meses de enero en el Golfo San Jorge y aguas adyacentes (43 °S-47 °S). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 16: 27-42.

Louge E., Molinari G. y Castrucci R. 2011. Distribución de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya en relación con parámetros oceanográficos. Diciembre 1995-2000. Frente Marít., 22:179-192

Lovrich G., M. Casalnuovo, S. Molina, C. Cárcamo y R. Pierotti. 1998. Las langostillas *Munida subrugosa* y *M. gregaria* (Decapoda, Anomura) como potencial recurso económico patagónico. *Naturalia Patagónica, Ciencias Biológicas* 6: 89-92.

Lovrich G.A., PerroniM., VinuesaJ.H., TapellaF., ChizziniA.C., y Romero M.C. 2002a. Occurrence of *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura) in the intertidal of the Southwestern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 894-902

Lovrich G. A., Thatje S., Calcagno J. A., Anger K. y Kaffenberger A. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288(1), 65-79.

Lovrich GA, Thiel M. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. En: CSIRO. The Biology of Squat Lobsters. Victoria, Australia. p 183-222.

Lovrich GA. 2014. Línea de base sobre las unidades ecológicas del Mar Argentino y sus pesquerías asociadas. FAO.

Lovrich G. A. y Vinuesa J. H. 2016. Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae). El mar argentino y sus recursos pesqueros, 6: 183-212.

Lusquiños A. y Valdez A. 1971. Aportes al conocimiento de las masas de agua del Atlántico Sudoccidental. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires, H659, 48 pp.

Lutz V.A., Segura V., Dogliotti A.I., Gagliardini D.A., Bianchi A. y Balestrini C.E. 2010. Primary Production in

- the Argentine Sea during spring estimated by field and satellite models. *J. Plankton Res.* 32:181-195
- MacDiarmid A. B. y Sainte-Marie B. 2006. Reproduction. In *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*, 1st edn, pp. 45–77. Ed. by B. F. Phillips. Blackwell Publishing Ltd, Oxford. 506 pp
- Macpherson E. 1988. Revision of the family *Lithodidae* Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. *Monografías de Zoología Marina* 2:9–153
- Macpherson E. y Baba K. 2011. Taxonomy of squat lobsters. Pages 40–72 in G. Poore, S. Ahyong, and J. Taylor, editors. *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, and CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Madirolas A., Colombo G.A., Cabreira A.G., Ravalli C., Lovrich G.A., Diez M.J., 2013. Agregaciones pelágicas de langostilla *Munida gregaria* en el golfo San Jorge: evolución de su abundancia y distribución para el período 2008–2012. *Inf. Téc. INIDEP* 3, 1–29
- Maynou F., Conan G.Y., Cartes J.E., Company J.B. y Sardà F., 1996. Spatial structure and seasonality of decapod crustacean populations on the northwestern Mediterranean slope. *Limnology and Oceanography*, 41(1), pp.113-125.
- Martin J.W., Abele L.G. 1986. Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family *Panopeidae* *Ortmann*, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana* 50 (2), 182–198.
- Martínez Avellaneda, N. 2005. El ciclo anual y variabilidad de baja frecuencia de la temperatura superficial del mar en el Océano Atlántico sudoccidental. Tesis de licenciatura, FCEN, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 132 pp.
- Mashiko K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Journal of Crustacean Biology* 10: 306-314.
- Mason J.C. 1977. Reproductive efficiency of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in cultura. *Freshwater Crayfish*, 3: 25-36.
- Matano R.P. y Palma E.D. 2018. Variabilidad estacional de la circulación oceánica en el Golfo de San Jorge, Argentina. *Oceanografía*, 31 (4), pp.16-24.
- Matthews L.H. 1932. Lobster-krill. Anomuran Crustacea that are the food of whales. *Discovery Reports* 5:467–484.
- McCullagh P. y Nelder J.A. 1989. *Generalized Linear Models*, Chapman and Hall.
- McLay C.L., Becker C. 2015. Reproduction in Brachyura. Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology The Crustacea, Brill. 9C (2), 185–243.
- Michalik A, van Noordwijk H, Brickle P, Eggers T and Quillfeldt P 2010. The diet of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps* at a colony on New Island, Falkland/Malvinas Islands combining different sampling techniques. *Polar Biology* 33, 1537–1546.
- Militelli M.I., Firpo C., Rodrigues K.A. y Macchi G.J. 2019. Egg production and validation of Clutch Fullness Indices scale of southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Central Patagonian Sector, Argentina (44°-48°S). *Fisheries Research* 211:40-45.
- Militelli M. I, Firpo C, Mauna A.C., Rodrigues K., Macchi G. 2020. Reproductive potential of southern king crab (*Lithodes santolla*) in South Patagonian Sector (south 48°S), a new fishery area. *Fisheries Research* 229, Artículo 105595.

Moran A., McAlister J. 2009. Egg size as a life history character of marine invertebrates: Is at all it's cracked up to be? *Biol. Bull.* 216, 226–242

Moriyasu M. y Lanteigne C. 1998. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Can. J. Zool.* 76:2040–2048.

Moriyasu M., Benhalima K. 1998. Snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Crustacea: Majidae) have two types of spermatophore: hypotheses on the mechanism of fertilization and population reproductive dynamics in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *J. Nat. Hist.* 32 (10–11), 1651–1665.

Murawski S.A. y Finn J.T. 1988. Biological basis for mixed-species fisheries: species codistribution in relation to environmental and biotic variables. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1720–1735.

Narvarte M.A., Avaca M.S., Barra P.D.L., Góngora M.E., Jaureguízar A.J., Ocampo Reinaldo M., Romero M.A., Storero L.P., Svendsen G.M., Tapella F. y Zaidman, P., 2021. The Patagonian fisheries over time: facts and lessons to be learned to face global change. In *Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems* (pp. 349–385). Springer, Cham.

Negreiros-Franozo M.L., Franozo A., Bertini G., 2002. Reproductive cycle and recruitment of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brazil. *J. Crustac. Biol.* 22, 157–161.

Nicol E.A.T. 1932. The feeding habits of the Galatheidea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 18: 87-106

Nishida T. y Booth A. J. 2001. Recent approaches using GIS in the spatial analysis of fish populations. En: G. H. Kruse, N. Bez, A. Booth, N. W. Dorn, S. Hills, R. N. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. J. Smith y D. Witherell (Eds). *Spatial process and management of marine populations.* University of Alaska, Alaska Sea Grant, Fairbanks.19–36 pp.

Oliveira R.F., Custodio M.R. 1998. Claw size, waving display and female choice in the European fiddler crab, *Uca tangeri*. *Ethol. Ecol. Evol.* 10 (3), 241–251.

Olson D.B, PodestáG.P. , Evans R.H, Brown O.B.1988. Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas Currents Deep-Sea Research, 35 (1988), pp. 1971-1990.

Orensanz J.M., Ernst B., Armstrong D.A. y Parma A.M. 2005. Detecting early warnings of recruitment overfishing in male-only crab fisheries: an example from the snow crab fishery. In *Fisheries assessment and management in data-limited situations.* Edited by G.H. Kruse, V.F. Gallucci, D.E. Hay, R.I. Perry, R.M. Peterman, T.C. Shirley, P.D. Spencer, B. Wilson, and D. Woodby. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks. AK-SG-05-02. pp. 267–288.

Ortiz M., Arocha F. 2004. Alternative error distribution models for standardization of catch rates of non-target species from a pelagic longline fishery: billfish species in the Venezuelan tuna longline fishery. *Fish. Res.*, 70 (2004), pp. 275-294

Palma E.D., Matano R.P., Piola A.R. 2004. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Barotropic response to tidal and wind forcing. *J Geophys Res* 109: C08014.

Palma E.D., Matano R.P., Tonini M.H., Martos P. y Combes V., 2020. Análisis dinámico de la circulación oceánica en el Golfo de San Jorge, Argentina. *Revista de Sistemas Marinos* , 203 , p.103261.

Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical*

- Biology, 47(1), 223-243.
- Parker G.A. 1990. Sperm competition games: raffles and roles. Proc. R. Soc. Lond. B. 242(1304), 120–126.
- Paul AJ 1984. Mating frequency and viability of stored sperm in the tanner crab *Chionoecetes bairdii* (Decapoda, Majidae). J Crustac Biol 4(3): 375-381.
- Payne, J.F. 1971. Fecundity studies on the crawfish *Procambarus hayi*. Tulane Stud. Zool. Bot. 17:35-37.
- Paul J.M. y Paul A.J. 1990. Reproductive success of sublegal size male Red King Crab, Proceedings International Symposium of King and Tanner crabs. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, Alaska: 37-50
- Paul A.J. 1992. A review of size at maturity in male Tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity. Am. Zool. 32: 534–540
- Paul A. J. y Paul J. M. 1996. Observations on mating of multiparous *Chionoecetes bairdi* Rathbun (Decapoda, Majidae) held with different sizes of males and one-clawed males. – Journal of Crustacean Biology 16 (2): 295–299.
- Penn G.H. 1943. A study of the life history of the Louisiana red-crawfish, *Cambarus clarkii* Girard. Ecology, 24:1-18.
- Pérez Barros P., Tapella, F., Romero, M.C., Calagno, J.A. and Lovrich, G.A., 2004. Benthic decapod crustaceans associated with captures of *Munida spp.*(Decapoda: Anomura) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina*, 68(2), pp.237-246.
- Pérez-Barros P., M. E. D'Amato, N. V. Guzmán, G. A. Lovrich. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. Biological Journal of the Linnean Society 94: 421-434.
- Pérez-Barros P., Calcagno J., Lovrich G.A. 2011. Absence of a prezygotic behavioural barrier to gene flow between the two sympatric morphs of the squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Galatheidae). Helgoland Mar. Res. 65: 513-523.
- Pérez-Barros P., Lovrich G., Calcagno J. y Confalonieri V. 2014. Is *Munida gregaria* (Crustacea: Decapoda: Munididae) a truly transpacific species? Polar Biology 37:1413–1420.
- Pérez Seijas G.M., Ramirez F.C. y Viñas M.D. 1987. Variaciones de la abundancia numérica y biomasa de zooplancton de red en el Golfo San Jorge (1985). Rev. Inv. Des. Pesq. N° 7: 5-20.
- Petrić M., Ferri J., Mladineo I. 2010. Growth and reproduction of *Munida rutllanti* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) and impact of parasitism by *Pleurocrypta* sp. (Isopoda: Bopyridae) in the Adriatic Sea. J Mar Biol Assoc U.K. 90: 1395–1404.
- Pinheiro M.A.A. y Fransozo A., 1998. Sexual Maturity of the Speckled Swimming Crab *Arenaeus cibrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba Littoral, São Paulo State, Brazil. Crustaceana, 71(4): 434–452.
- Pinheiro y Bates 2000. Linear Mixed-Effects Models: Basic Concepts and Examples. In: Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Statistics and Computing. Springer, New York, NY.
- Podestá G.P., Brown O.B., Evans R.H. 1991. The annual cycle of satellite-derived sea surface temperature in the southwestern Atlantic Ocean, Journal of Climate, 4, pp. 457-467

- Prins R. 1968. Comparative ecology of the crayfishes *Orconectes rusticus rusticus* and *Cambarus tenebrosus* in Doe Run, Meade County, Kentucky. Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. 53: 667-714.
- Pope J., Large P. y JakobsenT. 2001. Revisiting the influences of parent stock, temperature, and predation on the recruitment of the Northeast Arctic cod stock, 1930-1990. J. Mar. Sci. 58: 967-972.
- Provost C., Garcia O., Garçon V. 1992. Analysis of satellite sea surface temperature series in the Brazil-Malvinas Currents Confluence region: dominance of the annual and semi-annual periods. Journal of Geophysical Research, 98, pp. 18,037-18,052
- Puig P., Company J.B., Sardà F. y Palanques A., 2001. Responses of deep-water shrimp populations to intermediate nepheloid layer detachments on the Northwestern Mediterranean continental margin. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 48(10), pp.2195-2207.
- Punta G., Yorio P. y Herrera G. 2003. "Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock shags (*P. Magallanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina", The Wilson Bulletin 115(3), 307-315, (1 September 2003).
- Quentin L.B. y Childress J.J. 1976. Respiratory adaptations of *Pleuroncodes planipes* to its environment off Baja California. Marine Biology 38, 327–334.
- Quinn T.J., Turnbull C.T. y FuC. 1998. A Length-Based Population Model for hard-to-age invertebrate populations. In Fishery Stock Assessment Models. F. Funk, T.J. Quin II, J. Heifetz, J.N. Ianelli, J.E. Powers, J.F. Schweigert, P.J. Sullivan & C.I. Zhang (eds). Alaska Sea Grant Report 98-01, University of Alaska Fairbanks, p. 531-556.
- Rago P. J. 2005. Fishery independent sampling: Survey techniques and data analyses. FAO Fisheries Technical Paper, 474: 201–215 pp.
- Ramírez-Llodra, E. 2002. Fecundity and Life-history Strategies in Marine Invertebrates, Adv. Mar. Biol., 43, 88–170.
- Ravalli C. 2005. Espectro trófico del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el Canal de Beagle (Tierra del Fuego) durante el periodo de cría de pichones. Tesis de grado, Universidad Nacional Mar del Plata, Argentina.
- Ravalli C. y Moriondo P. 2009. Primer reporte de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) morfotipo gregaria, en aguas del golfo San Jorge. Inf. Tec. Int. INIDEP: 036/08. 7pp.
- Ravalli C., L. López Greco y J. de la Garza. 2010. Abundancia y distribución de los morfotipos gregaria y subrugosa de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) en el golfo San Jorge. Informe Técnico del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 19 pp.
- Ravalli C., de la Garza J.D.I., López Greco L.S., 2012. Distribución de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa* de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) en el golfo San Jorge en la campaña de verano AE01/2011. Integración de los resultados con las campañas 2009 y 2010. Inf. Téc. INIDEP 16, 1–13
- Ravalli C., De La Garza J., López-López L. 2013. Distribución de los morfotipos gregaria y subrugosa de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) en el golfo San Jorge en la campaña de verano AE-01/2011. Integración de resultados con las campañas 2009 y 2010. [Distribution of gregaria and subrugosa morphotypes of squat lobster *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) in the San Jorge Gulf during the AE-01/2011 summer cruise. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 22:29- 41.
- Ravalli C., V. Segura, M. Vecchia, and D. Hernandez. 2016. Incremento de la abundancia de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge (2009–2014). Informe Técnico INIDEP 18:1–26.

- Ravalli, C., Firpo C., Flores N., López Greco L. 2020. Efecto modelador de los morfotipos sobre las variables resproductivas en *Munida gregaria* (Anomura) del Golfo San Jorge. Informe Investigación INIDEP 108/20,28pp.
- Ravalli C., Farías N.E., Firpo C.A., López Greco L.S. 2021. Madurez sexual morfométrica de los mofotipos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge. Informe de investigación INIDEP nº63/21, 21pp.
- Rayner G. W. 1935. The Falkland species of the crustacean genus *Munida*. Discovery Report 10: 211-245.
- Reading K.L., Backwell P.R., 2007. Can beggars be choosers? Male mate choice in a fiddler crab. Anim. Behav. 74 (4), 867–872.
- Renzi M. 2003. Estructura por edad y sexo de la captura de merluza desembaracada. Período 1986 - 1998. Informe Técnico N° 51. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.
- Renzi M.A., Santos B.A. y Abachian V., 2009. Crecimiento de la merluza (*Merluccius hubbsi*) del Atlántico sudoccidental entre 1993-2003 al norte y sur de 41º S.
- Rhodes C.P., y Holdich D.M. 1982. Observations on the fecundity of the freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) in the Britiish Isles. Hidrobiología, 89:231-236.
- Ricciardelli L., S.D. Newsome M. Fogel y FernándezD.2017. Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. Polar Biology 40:807–821.
- Rice J.C. 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northem marine fish populations. En: Beamish RJ. Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences. Ottawa: National Research Council of Canada. p 561- 568.
- Roa R. y Tapia F. 2000. Cohorts in space: geostatistical mapping of the age structure of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* population off central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196: 239-251.
- Robertson W. D. y Kruger A. 1994. Size at maturity, mating and spawning in the portunid crab *Scylla serrata* (Forskål) in Natal, South Africa. – Estuarine, Coastal and Shelf Science 29: 533–547.
- Rodríguez-Jaramillo M.C., Serrano-Padilla V., Auriolles-Gamboa D. 1995. Biología reproductiva de la langostilla en la costa occidental de Baja California Sur In 'La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento'. (Eds D Auriolles-Gamboa and EF Balart) pp. 93–107. (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste: La Paz).
- Romero M. C. 2003. Hábitos alimentarios y bioenergética de la langostilla *Munida subrugosa* (Crustacea, Decapoda) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 215 pp.
- Romero M. C., G. A. Lovrich, F. Tapella y S. Thatje. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 84: 359-365.
- Rondeau A., Sainte-Marie B., 2001. Variable mate-guarding time and sperm allocation by male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in response to sexual competition, and their impact on the mating success of females. Biol. Bull. 201 (2), 204–217.
- Rose G.A. y Leggett W.C. 1988. Atmosphere-ocean coupling and Atlantic cod migrations: effects of wind-forced variations in sea temperatures and currents on near-shore distribution and catch rated of *Gadus morhua*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1234-1243.

- Roux A. 2000. Evaluación del impacto pesquero a través del análisis de la fauna bentónica acompañante en la pesquería de langostino (*Pleoticus muelleri*) del Golfo San Jorge y litoral de Chubut, Argentina. Frente Marítimo 18: 143-149.
- Roux A. y R. Piñero. 2006. Crustáceos decápodos y estomatópodos asociados a la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) en el Golfo San Jorge, Argentina. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 18: 33-43.
- Roux A. 2008. Captura incidental de organismos bentónicos en la pesquería de langostino patagónico. Su evolución entre 1992-2008. Inf. Téc. INIDEP 51,1-26.
- Roux A., Piñero R., Moriondo P., Fernández M. 2009. Diet of the red shrimp *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) in Patagonian fishing grounds, Argentine. Revista de Biología Marina y Oceanografía. N 44(3)/09.
- Russo C.A.M., Sole-Cava A.M. y Thorpe J.P. 1994. Population structure and genetic variation in two tropical sea anemones (Cnidaria, Actiniidae) with different reproductive strategies. Marine Biology. 119: 267-276.
- Sabatini M. y Martos P. 2002. Mesozooplankton features in a frontal area off northern Patagonia (Argentina) during spring 1995 and 1998. Scientia Marina 66:215-232.
- Sainte-Marie B 1993. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the North West gulf of St. Lawrence. Can J Fish Aquat Sci: 50: 2147-2156.
- Sainte-Marie B., S. Raymond y J.-C. BrCthes. 1995. Growth and maturation of the benthic phases of malesnow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae).-Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52: 903-924.
- Sainte-Marie B., S'evigny J.M., Gauthier Y. 1997. Laboratory behavior of adolescent and adult males of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) mated noncompetitively and competitively with primiparous females. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54 (2), 239–248Sainte Marie B. 2007. Sperm demand and allocation in decapod crustaceans.
- Sainte-Marie G., y Sainte-Marie B. 1998. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber, and vagina of the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). Canadian Journal of Zoology, 76(8), 1589-1604.
- Sainte-Marie B., Urbani N., S'evigny J.M., Hazel F., Kuhnlein U. 1999. Multiple choice criteria and the dynamics of assortative mating during the first breeding season of female snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). Mar. Ecol. Prog. Ser. 181, 141–153.
- Sainte-Marie B., Gosselin T., S'evigny J.M., Urbani N., 2008. The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. Bull. Mar. Sci. 83 (1), 131–161.
- Sampedro M., González-Gurriarán E., Freire,J., y Muñoz R. 1999. Morphometry and Sexual Maturity in the Spider Crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. Journal of Crustacean Biology, 19(3), 578-592.
- Sampedro, M.P. y González-Gurriarán, E. 2004. Aggregating behaviour of the spider crab *Maja squinado* in shallow waters. J. Crust. Biol., 24(1): 168–177.
- Sánchez M.F.y Prenski L.B. 1996. Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero N 10:57-71.

- Sánchez-Paz A., F., García-Carreno J., Hernandez-Lopez A., Muhlia-Almazan y Plascencia G. 2007. Effect of short-term starvation on hepatopancreas and plasma energy reserves of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340:184–193.
- Sastray A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In Vernberg, F. J. and Vernberg, W. B. (Eds): Environmental Adaptation The Biology of Crustacea, pp. 179–270. Academic Press, New York.
- Scheffer M., Carpenter S., Folet J. A., Folke C. y Walker B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413: 591-596.
- Schiavini A., Yorio P., Gandini P., Raya Rey A.R., Boersma YPD. 2005. Los pingüinos de las costas Argentinas: Estado poblacional y conservación. p20
- Schnabel K. E., S. T. Ahyong y E. L. Maas. 2011. Galatheoidea are not monophyletic— molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 157-168.
- Scioscia G., Raya Rey A., Saenz Samaniego R.A., Florentín O., Schiavini A., 2014. Intraand interannual variation in the diet of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) at Martillo Island. Beagle Channel. *Polar Biol.* 37, 1421–1433.
- Segura V., Lutz V.A. y de la Garza J. 2010. Variación en la concentración de clorofila (Satelital) en el área patagónica (de la latitud 42º S a 56º S), durante el período 2006-2010". Informe de Investigación INIDEP Nº 062/2010.
- Segura V., Cuchi Colleoni D. y Lutz V. 2013. Características bio-ópticas del material particulado total y su relación con la clorofila a en el Golfo San Jorge y área adyacente: campañas OB03/2008 y OB01/2009. Informe de Investigación INIDEP Nº 076/13, pp 19.
- Segura, V y Cucchi Colleoni D.2014. Variación en la concentración de clorofila *a* in situ y satelital en el Golfo San Jorge y área adyacente de la campaña de verano (OB01/14) con lo observado en años previos. Informe de Investigación INIDEP Nº 023/15, pp 12.
- Segura V., Allega L., Williams G.A., Garcia Penoni M., Berghoff C., Hozbor C., Silva R., Cozzolino E., Fenco Chavesta H. 2020. Variabilidad de la concentración de clorofila en el área del golfo San Jorge (43°S y 47°S) en el periodo de primavera (1999-2019). *Inf. Invest.* 105/20
- Segura V, Fernández M, Luz Clara Tejedor M, Allega L, Silva R, Militelli MI, Souto V, Williams G, Cozzolino E. 2021. Análisis descriptivo del contexto ambiental y su vinculación con el proceso reproductivo del langostino (*Pleoticus muelleri*, Decapoda, Solenoceridae) del sector patagónico durante las primaveras de 2016 a 2019. *Inf. Invest.* N°025/22.
- Shearer M. 1983. The reproductive biology and ecology of *Gammarus duebeni* (Crustacea: Amphipoda) in southern England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 63(3), 517-540.
- Shields JD, Okazaki RK, Kuris AM 1990a. Brood mortality and egg predation by the nemertean, *Carcinonemertes epialti*, on the yellow rock crab, *Cancer anthonyi*, in southern California. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47 (7), 1275-1281
- Shinozaki-Mendes R.A., Lessa R. 2018. Morphology and development of the male reproductive tract in *Callinectes danae* (Crustacea: Brachyura). *Acta Zool.* 99 (3), 231–243.
- Shirley S.M., Shirley T.C. y Rice S.D. 1987 Latitudinal variation in the Dungeness crab, *Cancer magister*: zoeal morphology explained by incubation temperature. *Mar. Biol.* 95, 371–376.
- Shuster S. M. 1987. Alternative reproductive behaviors: three discrete male morphs in *Paracerceis sculpta*,

- an intertidal isopod from the northern Gulf of California. *Journal of Crustacean Biology*, 7(2), 318-327.
- Silva E.P. y Russo C.A.M. 2000. Techniques and statistical data analysis in molecular population genetics. *Hydrobiologia*. 420: 119-135.
- Simeo' C.G., Ribes E., Rotllant G., 2009. Internal anatomy and ultrastructure of the male reproductive system of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Brachyura). *Tissue Cell*. 41 (5), 345–361.
- Smith L. D. 1992. The impact of limb autonomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus*Rathbun.—*Oecologia* 89: 494–501.
- Somerton D. A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs.-*Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1488-1494.
- Solomon S. 2007. IPCC 2007. Climate Change The Physical Science Basis. AGU Fall Meeting Abstracts 2007:U43D-01
- Souto V. y Gilberto D. 2014. Fauna Bentónica asociada a la pesquería de (*Pleoticus muelleri*). Resultados de la campaña de evaluación estival OB01/14. Informe de investigación INIDEP 71/2014, 18pp.
- Sparre P. y Venema S.C.1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. №. 306.1 Rev. 2: 420 pp.
- Spinelli J. y Mahnken C. 1978. Carotenoid deposition in pen-reared salmonids fed diets containing oil extracts of red crab (*Pleuroncodes planipes*). *Aquaculture*, 13: 213-223
- Spivak E.D., 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): ditribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas*, Valparaíso, 25, 69-91.
- Stachowicz J.J., Fried H., Osman R.W. y Whitlatch R.B. 2002. Biodiversity, invasion resistance, andmarine ecosystem function: reconciling pattern and pro- cess. *Ecology* 83, 2575–2590.
- Stearns S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, UnitedKingdom.
- Stevens B.G. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*), and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the eastern Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1307-1317 pp.
- Swiney K. My T. C. Shirley. 2001. Gonad development of southeastern Alaskan Dungeness crab, *Cancer magister*, under laboratory conditions.—*Journal of Crustacean Biology* 21: 897–904.
- Syms, C. 1995. Multi-scale analysis of habitat association in a guild of blennioid fishes. *Marine Ecology Progress Series* 125, 31–43
- Taborsky M. 1994. Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Advances in the Study of Behavior*, 23(1), e100.
- Taborsky M. 2008. 10· Alternative reproductive tactics in fish. *Alternative reproductive tactics an integrative approach*, 251.
- Tack P. 1941. The Life History and Ecology of the Crayfish *Cambarus Immunis* Hagen. *The American Midland Naturalist*, 25(2), 420-446.

- Tallack S. M. L. 2007. Size–fecundity relationships for *Cancer pagurus* and *Necora puber* in the Shetland Islands, Scotland: how is reproductive capacity facilitated? Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87:507–515.
- Tapella F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura: Galatheidae) del canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, 147 pp.
- Tapella F. y Lovrich G.A. 2006. Morphological differences between “*subrugosa*” and “*gregaria*” morphs of adult *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Beagle Channel, southern South America. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86:1149–1155.
- Tapella F., M. C. Romero, G. A. Lovrich y A. Chizzini. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina, pp. 115-133.
- Tapella F., ValiñasM., Lovrich G. A, Vinuesa J. H. y Romero M. C. 2005. Reproductive output of *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura) from two localities of the SubAntarctic Magellan region: a latitudinal comparison. Berichte zur Polar- und Meeresforschung / Reports on Polar and Marine Research. Extended Abstract of the IBMANT / ANDEEP International Symposium & Workshop 507: 184
- Taugbol T. y Skurdal J. 1990. Effect of density on brood size in noble crayfish *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. Aquaculture Research 21 (S1): 17-23.
- Teissier G. 1960. Relative growth. In The physiology of Crustacea. Vol. 1. Edited by T.H. Waterman. Academic Press, New York. pp. 537–560.
- Thatje S., Calcagno J. A., Lovrich G. A., Sartoris F. J. y Anger K. 2003. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). Helgoland Marine Research, 57(2), 110-113.
- Thatje S., Hall S. 2016. The effect of temperature on the evolution of per offspring investment in a globally distributed family of marine invertebrates (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). Mar. Biol. 163 (3), 48.
- Thiel M. y Lovrich G.A., 2011. Agonistic behaviour and reproductive biology of squat lobsters. En: Poore, G.C.B., Ahyong, S.T., Taylor, J. (Eds.), The Biology of Squat Lobsters. CSIRO Publishing/CRC Press, Melbourne/Boca Raton, pp. 223–247.
- Thiel M, Espinoza-Fuenzalida NL, Acuña E, Rivadeneira MM 2012. Annual brood number and breeding productivity of squat lobsters (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the continental shelf of the SE Pacific—implications for fisheries management. Fish Res 123–129:28–37
- Thompson G. 1898. A revision of the Crustacea Anomura of New Zealand. Transactions of New Zealand Institute 31: 1-180.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biological Review 25: 1-45.
- Tonini M., Palma, E. y Rivas A., 2006. Modelo de alta resolución de los golfos Patagónicos. Mec. Comput. XXV, 1441–1460 pp.
- Tonini M. 2010. Modelado numérico del ecosistema de los golfos norpatagónicos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 260 pp.
- Torres Alberto M. L., Bodnariuk N., Ivanovic M., Saraceno M. y Acha E. M. 2021. Dynamics of the Confluence of Malvinas and Brazil currents, and a southern Patagonian spawning ground, explain recruitment fluctuations of the main stock of *Illex argentinus*. Fisheries Oceanography, 30(2), 127-141.

- Trobbiani G. 2019. La pesca de arrastre en la costa norte del Golfo San Jorge: distribución, frecuencia de disturbio y efectos sobre las comunidades asociadas al fondo. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Comahue.
- Tulipani D.C. y Boudrias M.A. 2006. Behaviors of the pelagic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) observed in captivity. In: Asakura, A (ed.), Biology of Anomura II Crustacean Research, Special Number 6, 67–79.
- Urzúa A., Paschke K., Gebauer P.y Anger K. 2012. Seasonal and interannual variations in size, biomass and chemical composition of the eggs of North Sea shrimp, *Crangon crangon* (Decapoda: Caridea). Marine Biology 159: 583-599.
- Valiñas M.S., Blum R., Galván D.E., Varisco M. y Martinetto P., 2021. Global change effects on biological interactions: nutrient inputs, invasive species, and multiple drivers shape marine Patagonian communities. In Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems (pp. 291-316). Springer, Cham.
- Van den Brink AM 2006. The Reproductive ecology and biology of the pill-box crab: *Halicarcinus cookii* (Brachyura: Hymenosomatidae) Filhol, 1885. Master Thesis, School of Biological Sciences, University of Canterbury 156 p
- Van Deventer W.C. 1937 - Studies on the biology of the crayfish *Cambarus propinquus*. Illinois biological monographs; v. 15, no. 3.
- van Dover, C. L., y Williams, A. B. 1991. Egg size in squat lobsters (Galatheoidea): constraint and freedom. In A. Wenner & A. Kuris (Eds.), Crustacean Issues 7. Crustacean Egg Production (pp. 143–155). Rotterdam, The Netherlands: AA Balkema. Biol. Monogr. N°15.
- van Overzee, H.M.J., Rijnsdorp, A.D. 2015. Effects of fishing during the spawning period: implications for sustainable management. Rev Fish Biol Fisheries 25, 65–83.
- Varisco M. 2006. Hábitos alimentarios de la langostilla *Munida subrugosa* en el Golfo San Jorge, Argentina. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia SanJuan Bosco, Argentina. 48 pp.
- Varisco M. y Vinuesa J. H. 2007. La alimentación de *Munida gregaria* en fondos de pesca en el Golfo San Jorge. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42: 221-229.
- Varisco M. y Vinuesa J.H. 2010. Occurrence of pelagic juveniles of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Anomura Galatheidae) in San Jorge Gulf, Argentina. Crustaceana 83:1147- 1151.
- Varisco M. 2011. La langostilla *Munida gregaria*: ¿Un potencial recurso pesquero para la flota costera en el Golfo San Jorge? Encuentros Binacionales de Jóvenes Investigadores. El Calafate, Argentina. pp 807 – 816.
- Varisco M, Vinuesa J 2011. Reproductive biology of the spider crab *Leucippa pentagona* (Decapoda: Epialtidae), in Bustamante Bay, Argentina. Rev Inves Mar 39(3): 471–480
- Varisco M. 2013. Biología de *Munida gregaria* (Crustacea: Anomura): bases para su aprovechamiento pesquero en el Golfo San Jorge, Argentina. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de la Plata.
- Varisco M., Vinuesa J. y Góngora M.E. 2015. Capturas incidentales de langostilla *Munida gregaria* en pesquerías de arrastre en el Golfo San Jorge, Argentina. Revista de Biología Marina y Oceanografía 50 Nº 2: 249-259 pp.

- Varisco M.y Vinuesa J. H. 2015. Growth and reproduction investment of the young of the year of the squat lobster *Munida gregaria* (Crustacea: Anomura) in the Patagonian coast. *Scientia Marina*, [S.I.], v. 79, n. 3, p. 345-353. ISSN 1886-8134.
- Verísimo P., Bernárdez C., González-Gurriarán E., Freire J., Muñoz R., Fernández L. 2011. Changes between consecutive broods in the fecundity of the spider crab, *Maja brachydactyla*. *J Mar Sci* 68(3): 472-478.
- Vernon-Carter E.J., Ponce-Palafox J.T., Arredondo-Figueroa J.L. y Pedroza-Islas R., 2001. Development of microcapsules containing water and lipid soluble natural colorants for trout pigmentation. *Journal of Aquatic Food Product Technology*, 10(2), pp.59-74.
- Villarino M. F., SimonatiM. A., Renzi M. A. y CañeteG. R. 2002. Estimación de la captura de merluza *Merluccius hubbsi* y de la fauna acompañante obtenida comobycatch en la pesquería de langostino patagónico *Pleoticus muelleri* durante 2000. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Informe Técnico 62: 1-14.
- Villaflaño V.E., Cabrerizo M.J., Carrillo P., Hernando M.P., Medina-Sánchez J.M., Narvarte M.A., Saad J.F., Valiñas M.S. y Helbling, E.W., 2021. Global change effects on plankton from Atlantic Patagonian coastal waters: the role of interacting drivers. In *Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems* (pp. 117-150). Springer, Cham.
- Villarreal H. 1995. Utilización de la langostilla en la acuacultura. En: AURIOLES GAMBOA, D. y BALART, E. (Eds.). La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, 179-191.
- Villarreal H., Civera-Cerecedo R. y Hernandez-Llamas A. 2006. Effect of partial and total replacement of fish, shrimp head, and soybean meals with red crab meal *Pleuroncodes planipes* (Stimpson) on growth of white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Aquac. Res.*, 37: 293-298.
- Vinuesa J. H. 2005. Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del Golfo San Jorge. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40: 7-21.
- Vinuesa J. H. 2007. The reproduction of *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) in San Jorge Gulf, South-West Atlantic Ocean. *Journal of Crustacean Biology* 27: 437-444.
- Vinuesa J. H. y Varisco M. A. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas* 35: 25-34
- Vlasblom A. 1969. A study of a population of *Marinogammarus marinus* (leach) in the oosterschelde. *Netherlands Journal of Sea Research*. 4 (3): 317-338
- Waddy S., Aiken D. y De Kleijn D. 1995. Control of growth and reproduction. In *Biology of the Lobster *Homarus americanus** (ed. J. Factor), pp. 217-266. New York: Academic Press
- Waiho K., Mustaqim M., Fazhan H., Norfaizza W.I.W., Megat F.H., Ikhwanuddin M.H. D. 2015. Mating behaviour of the orange mud crab, *Scylla olivacea*: The effect of sex ratio and stocking density on mating success. *Aquacult. Rep.* 2, 50-57.
- WaltersC.J. y Martell S.J.D. 2004. *Ecology and fisheries management*. 0-691-11545-1, Princeton University Press
- Wang C., Agrawal S., Laudien J., Häussermann V. y Held C. 2016. Discrete phenotypes are not underpinned by genome-wide genetic differentiation in the squat lobster *Munida gregaria* (Crustacea: Decapoda: Munididae): A multi-marker study covering the Patagonian shelf. *BMC Evolutionary Biology* 16:258.

- Watters G. y Hobday A.J. 1998. A new method for estimating the morphometric size at maturity of crabs. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55(3): 704–714.
- Wehrtmann I. S. y Acuña E. "10 Squat lobster fisheries." The biology of squat lobsters 20 (2011): 297.
- Wenner y A. Kuris 1991, Crustacean Issues 7. Crustacean Egg Production (pp. 143–155). Rotterdam, The Netherlands: AA Balkema. Biol. Monogr. N°15.
- White EP, Ernest SK, Adler PB, Hurlbert AH, Lyons SK 2010. Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. Philos Trans R Soc Lond B 365:3633–3643.
- Wild P.W, 1983. The influence of seawater temperature on spawning egg development, and hatching success of the Dungeness crab, *Cancer magister* [Aquaria]. California Fish Game Bull. 172:197-213.
- Williams G. C. 1966. Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Williams B. G. 1973. The effect of the environment on the morphology of *Munidagregaria* (Fabricius). Crustaceana 24: 197-210.
- Williams B. G. 1980. The pelagic and benthic phases of post-metamorphic *Munidagregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 42: 125-141.
- Worm B., Barbier E.B., Beaumont N. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem ser- vices. Science 314, 787–790.
- Worton C.L., Urban D., Swiney K.M., Grauvogel Z., y Byersdorfer, S. 2010. Size at physiological maturity and minimum size at functional maturity for male Dungeness crabs in Alaska waters. In Biology and management of exploited crab populations under climate change. Edited by G.H. Kruse, G.L. Eckert, R.J. Foy, R.N. Lipcius, B. Sainte-Marie, D.L. Stram, and D. Woodby. Alaska Sea Grant Program, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks. AK-SG-10-01. pp. 319–340.
- Yannicelli B. y Castro L. 2013. Ecophysiological constraints on the larvae of *Pleuroncodes monodon* and the implications for its reproductive strategy in poorly oxygenated waters of the Chile-Peru undercurrent. Journal of plankton research, 35(3), 566-581.
- Yorio P., 2001. Antecedentes para la creación de una nueva área marina protegida en la Provincia de Chubut: el norte del Golfo San Jorge. Centro Nacional Patagónico-CONICET.
- Yorio P. 2009. Marine protected areas, spatial scales, and governance: implications for the conservation of breeding seabirds. Conservation Letters 2: 171-178.
- Zainal K.A.Y., Taylor A.C. y Atkinson R.J.A. 1992. The effect of temperature and hypoxia on the respiratory physiology of the squat lobsters, *Munida rugosa* and *Munida sarsi* (Anomura, Galatheidae). Comparative Biochemistry and Physiology 101, 557–567.
- Zar JH 1999. Biostatistical Analysis. 4th edition. Prentice Hill.
- Zeldis J.R., 1985. Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dysnamicas and fisheries. Mar. Ecol. Prog. Ser. 22, 77–99.
- Zeng C., 2007. Induced out-of-season spawning of the mud crab, *Scylla paramamosain* (Estampador) and effects of temperature on embryo development. Aquac. Res. 38, 1478–1485.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A. y Smith G. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York, 548 pp.