



Universidad Nacional de la Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Tesis Doctoral

Biología de *Munida gregaria* (Crustacea Anomura): bases
para su aprovechamiento pesquero en el Golfo San Jorge,
Argentina

Lic. Martín Alejandro Varisco

Directora

Dra. Estela C. Lopretto

Co-director

Dr. Julio H. Vinuesa

La Plata

2013

Esta tesis esta especialmente dedicada a mis padres

A Evangelina

A Pame, Jime, Panchi y Agus

Agradecimientos

Deseo expresar mi conocimiento a aquellas personas e instituciones que colaboraron para que llevar adelante esta tesis y a aquellos que me acompañaron durante la carrera de doctorado:

Al Dr. Julio Vinuesa, por su apoyo constante y por su invaluable aporte a esta tesis en particular y a mi formación en general. Le agradezco también por permitirme trabajar con comodidad y por su apoyo cotidiano.

A la Dra. Estela Lopretto, por su valiosa dedicación y contribución en esta Tesis.

A los Lic. Héctor Zaixso y Damián Gil, por la colaboración en los análisis estadísticos

A mis compañeros de trabajo: Damián, Paula, Mauro, Tomas, Héctor por su colaboración, interés y consejo en distintas etapas de este trabajo; pero sobre todo por hacer ameno el trabajo diario.

Al personal de la Secretaría de Pesca de la Provincia de Chubut: María Eva Góngora, Ricardo Álvarez y especialmente al observador a bordo Rodrigo Torres por su colaboración en la obtención de las muestras.

A mis compañeros de Química Biológica: Cecilia, Eduardo, Celeste y Julia por el apoyo para que pudiera realizar esta tesis.

Al personal de la Prefectura Naval Argentina por su predisposición para realizar muestreos y gestionar permisos.

Al personal y propietarios de la empresa Servisub SRL por su colaboración en los muestreos.

A los propietarios y tripulaciones de los barcos pesqueros: Juan Manuel, Baffetta, Virgen de Itati, 17 de octubre, Felicitas y Eterno San José.

Al CONICET que me otorgó las becas que me permitieron una amplia dedicación al trabajo de tesis.

A la UNPSJB por brindarme el lugar de trabajo para el desarrollo de las actividades.

A mi hermano Francisco, quien ha colaborado en distintas etapas de este trabajo.

A Evangelina por su acompañamiento, por tomar esto como un proyecto de ambos y por compartir muchas de las actividades de campo. A sus padres por su interés y apoyo constante.

A mi familia, que siempre me brinda su apoyo y amor para que lograré mis objetivos profesionales y personales.

A Dios, por permitirme disfrutar de este hermoso “trabajo”

Índice

| | |
|--|-----|
| Índice..... | i |
| Resumen..... | iii |
| Summary..... | v |
| Introducción general | |
| Características generales de los crustáceos..... | 1 |
| Características generales de la familia Galatheidae..... | 3 |
| Estado actual del conocimiento de <i>Munida gregaria</i> | 5 |
| Objetivos y enfoque del estudio..... | 7 |
| Figuras..... | 9 |
| Descripción del área de estudio | |
| Descripción del área de estudio..... | 10 |
| Figuras..... | 13 |
| Capítulo I – Distribución temporal, abundancia relativa y tamaño de los estadios larvales | |
| Introducción..... | 16 |
| Materiales y métodos..... | 19 |
| Muestreo..... | 19 |
| Procedimientos de laboratorio..... | 19 |
| Análisis estadísticos..... | 20 |
| Resultados..... | 21 |
| Distribución temporal y abundancia..... | 21 |
| Tamaño de las larvas y crecimiento..... | 22 |
| Diferencias morfológicas de los decapoditos..... | 22 |
| Discusión..... | 22 |
| Tablas y Figuras..... | 27 |
| Capítulo II – Ciclo de muda y crecimiento | |
| Introducción..... | 38 |
| Materiales y métodos..... | 40 |
| Muestreo..... | 40 |
| Procedimientos de laboratorio..... | 41 |
| Resultados..... | 44 |
| Ciclo de mudas y frecuencia de muda..... | 44 |
| Incremento por muda..... | 44 |
| Distribución de frecuencias de tallas..... | 45 |
| Discusión..... | 46 |
| Tablas y Figuras..... | 53 |
| Capítulo III – Fecundidad, tamaño del huevo y aporte teórico de huevos | |
| Introducción..... | 68 |
| Materiales y métodos..... | 70 |
| Muestreo..... | 70 |
| Procedimientos de laboratorio..... | 71 |
| Análisis estadísticos..... | 72 |
| Resultados..... | 73 |
| Tamaño del huevo y fecundidad..... | 73 |
| Aporte teórico de huevos..... | 74 |
| Discusión..... | 74 |
| Tablas y Figuras..... | 79 |

Capítulo IV – Prevalencia del parásito *Pseudione galacanthae* y efecto sobre el potencial reproductivo de *Munida gregaria*

| | |
|---|-----|
| Introducción..... | 89 |
| Materiales y métodos..... | 92 |
| Muestreo..... | 92 |
| Procedimientos de laboratorio..... | 92 |
| Análisis estadísticos..... | 93 |
| Resultados..... | 94 |
| Infestación de <i>P. galacanthae</i> | 94 |
| Prevalencia..... | 94 |
| Efecto sobre la función reproductiva..... | 95 |
| Relación entre el bopírido y la talla del hospedador..... | 95 |
| Discusión..... | 96 |
| Tablas y Figuras..... | 102 |

Capítulo V – Abundancia y distribución de las capturas de *Munida gregaria*

| | |
|---|-----|
| Introducción..... | 111 |
| Materiales y métodos..... | 113 |
| Caracterización de la flota costera..... | 113 |
| Distribución y abundancia de las capturas incidentales..... | 114 |
| Proporción de sexos y estructura de tallas de las capturas..... | 115 |
| Resultados..... | 115 |
| Dinámica de la flota costera..... | 115 |
| Distribución y abundancia de las capturas de <i>M. gregaria</i> | 116 |
| Proporción de sexos y distribución de tallas..... | 117 |
| Discusión..... | 117 |
| Tablas y Figuras..... | 121 |

Capítulo VI – Discusión general y consideraciones finales

| | |
|---|-----|
| Caracterización bioecológica de <i>Munida gregaria</i> en el Golfo San Jorge..... | 131 |
| Pesquerías de galateidos..... | 133 |
| Aprovechamiento del recurso..... | 135 |
| La langostilla en las pesquerías del Golfo San Jorge..... | 136 |

| | |
|---------------------------|-----|
| Conclusiones | 139 |
|---------------------------|-----|

| | |
|----------------------------------|-----|
| Bibliografía citada | 142 |
|----------------------------------|-----|

Resumen

La langostilla *Munida gregaria* es crustáceo decápodo muy abundante en el Golfo San Jorge y uno de los principales componentes de las capturas incidentales en las distintas pesquerías que allí se desarrollan. Por esto, la especie constituye un potencial recurso pesquero en el Golfo San Jorge y en otras localidades del Mar Argentino. En la presente Tesis Doctoral se analizan diferentes aspectos de la biología de la langostilla *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge, a efectos de incrementar el conocimiento de la especie y brindar herramientas para el manejo de la misma ante un eventual aprovechamiento.

En el Capítulo I se estudia la distribución, abundancia relativa y tamaño de los estadios larvales. Cinco estadios zoeas y un decapodito (megalopa) fueron diferenciados en las muestras de plancton. Larvas de *M. gregaria* se observan desde agosto a febrero, con un prolongado período de aporte de zoeas I al plancton. En este período las larvas de langostilla son el principal componente del meroplancton de decápodos en aguas costeras, junto al cangrejo *Halicarcinus planatus* y al camarón fantasma *Notiasthodes brachyphthalma*. En general, las curvas de abundancia para los distintos estadios son bimodales con un primer pico de mayor magnitud. No se observa un patrón de deriva de los estadios, siendo los tardíos (zoea IV, zoea V y decapodito) muy abundantes en aguas costeras con profundidades menores a 20 m. Los decapoditos muestran numerosas características morfológicas que permiten la diferenciación de los dos morfotipos descriptos. Los resultados sugieren que la duración del estadio zoea V determinaría la expresión de los morfotipos y que el asentamiento ocurre en aguas costeras.

El ciclo de muda y crecimiento de langostilla en el Golfo San Jorge son analizados en el Capítulo II. La frecuencia de muda está relacionada con la talla de los ejemplares. Luego del asentamiento, los animales tienen un período de rápido crecimiento, con sucesivas mudas hasta junio/julio, cuando una fracción de esta cohorte comienza a destinar energía a la reproducción, disminuyendo su frecuencia de muda. Las langostillas con tallas mayores a 11 mm de longitud del caparazón (LC) tienen una frecuencia de muda bianual, ya que los animales comienzan a mudar luego del período reproductivo y vuelven a hacerlo nuevamente hacia finales del verano. Sin embargo, cuando los animales alcanzan aproximadamente los 20 mm de LC mudarían solo una vez al año, durante la primavera. En ambos sexos, el crecimiento relativo en cada evento de muda decrece con la talla, mientras que el incremento bruto es máximo en juveniles próximos a alcanzar la madurez

sexual. Combinando la distribución de estadios modales, la frecuencia de muda y los incrementos por muda, se estima una longevidad de 6-8 y de 7-9 años para machos y hembras, respectivamente.

En el Capítulo III se analiza la inversión reproductiva de la especie a través de indicadores de uso común en decápodos tales como la fecundidad, el tamaño de los huevos y el aporte teórico de huevos. Las hembras sexualmente maduras pueden realizar dos desoves en la misma temporada reproductiva: el tamaño de los huevos y la fecundidad en ambas puestas es similar. La principal diferencia es que en la segunda de estas puestas (septiembre) intervienen hembras de edad 0+, las cuales presentan una baja fecundidad y tienen una escasa contribución teórica de huevos en la población. No se observaron diferencias significativas en la fecundidad entre 2009 y 2010. La fecundidad media ajustada es mayor en el periodo 2009-2010 que la registrada para el periodo 1999-2000.

La prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* (Hansen, 1897), su efecto sobre el potencial reproductivo de la langostilla y las tallas de infestación del parásito se analizan en el Capítulo IV. La prevalencia del parásito es baja e independiente de la profundidad, la estación del año y el sexo del hospedador. En el intervalo de tallas 7,0-9,99 mm de LC, la prevalencia del bopírido es significativamente mayor que en el resto de las clases de tallas. La presencia de larvas y estadios inmaduros del parásito en este intervalo sugiere que la infestación de las langostillas se produce en este rango de tallas. El potencial reproductivo de la especie no se ve afectado por la presencia del bopírido, ya que la infestación no determina cambios en los caracteres sexuales ni en la fecundidad de las hembras parasitadas. El diámetro de los huevos es menor en los ejemplares parasitados.

En el Capítulo V se analiza la distribución y abundancia relativa de las capturas incidentales de la especie en zona de esfuerzo pesquero restringido. Para ello se emplea información provista por el Programa de Observadores a Bordo de la Provincia de Chubut, la cual es incorporada a un sistema de información geográfica. La langostilla es capturada de manera incidental por la flota costera a lo largo de todo el año. La frecuencia de ocurrencia de la especie a lo largo de todo el periodo es 88,6 %. Una alta abundancia relativa de la especie se registra en los lances de pesca de langostino y en profundidades menores a 50 m.

En el Capítulo VI se integran los principales aportes de esta Tesis Doctoral con la información proveniente de trabajos previos realizados en el área de estudio y se desarrollan consideraciones en relación con el potencial aprovechamiento comercial de la especie en el Golfo San Jorge.

Summary

The squat lobster, called “langostilla” in Argentina and Chile, *Munida gregaria*, is an Anomuran crustacean very abundant in the Golfo San Jorge, where is the principal bycatch species of most fisheries that operated in the area. For these reasons, the species is a potential fishery resource in the San Jorge Gulf and elsewhere in the Argentine Sea. This thesis examines various aspects of the biology of the squat lobster *Munida gregaria* in Golfo San Jorge, in order to increase the biological knowledge of this potential resource, and provides some management tools in case of an eventual commercial use of this species.

The distribution and relative abundance of larvae are studied in Chapter I. Five zoea stages and a postlarvae were recognized in plankton samples. These larvae were observed from August to February, with an extended period of occurrence of zoeae I. During this period, squat lobster larvae were the main component of decapods meroplankton in coastal waters, along with the crab *Halicarcinus planatus* and the ghost shrimp *Notiax brachyophthalma*. Abundance curves for the different stages were generally bimodal, with a first peak of greatest magnitude. It was not observed a spatial drift pattern of the larvae, being the later stages (zoeae IV, V and postlarvae) very abundant in coastal waters occurring at depths below 20 m. Postlarvae showed morphological characteristics allowing the differentiation of the morphotypes recorded in the area. These results suggest that the duration of stage zoea V might determine the expression of morphotypes, and that settlement occurs chiefly in coastal waters.

The molt cycle and growth of this species in San Jorge Gulf are discussed in Chapter II. In this chapter, it was found that the moult frequency is related to body size. After settlement, the animals have a period of fast growth, with successive moults until June/July, when a fraction of this cohort begins to allocate energy to reproduction. Moulting of squat lobsters with body sizes greater than 11 mm carapace length (CL) occurs twice a year: after the brooding period, and at the end of the summer. However, when animals reached approximately 20 mm of CL, moult occurred only once a year during spring. In both sexes, the relative growth in each moult decreases with age, while maximum growth increases occur in juveniles close to sexual maturity. As a result of combining the analysis of modal stage distribution, moult frequency and moult increments, it was estimated longevity of 6-8 and 7-9 years for males and females, respectively.

In Chapter III it is discussed the species' reproductive investment through commonly reproductive variables used in other decapods species, as fecundity, egg size and theoretical egg contribution to the population. It was found that sexually mature females performed two spawns during the same breeding season, with similar egg size and fecundity in both spawnings. The main difference was that the second of these spawning (September) involved female's age 0+. These females showed reduced fertility and little theoretical contribution of eggs to the population. No significant differences in fecundity were observed between 2009 and 2010.

The prevalence of the ectoparasite bopyrid isopod *Pseudione galacanthae* across different size classes of the squat lobster, and its effects on the reproductive potential are discussed in Chapter IV. Parasite prevalence was low and independent of depth, season and sex of the host. In the size range of 7.0 to 9.99 mm CL, bopyrid prevalence is significantly higher than in the remaining size classes. The presence of larvae and immature stages of the parasite in this size class suggests that infestation occurs at a juvenile stage. The reproductive potential of the species were not affected by the presence of bopyrid, since infestation did not drive significant changes in most reproductive variables and fecundity of parasitized females. However, egg diameter was lower in parasitized squat lobsters.

In Chapter V it is analyzed the distribution and relative abundance of bycatch species in a restricted fishing area near Comodoro Rivadavia. For this study, it was used information provided by the Board Observer Program of the Chubut Province, which were incorporated into a geographic information system (GIS). The squat lobsters were captured incidentally by several fleets along coastal areas. The occurrence frequency of the species in landings was nearly 88% throughout the year. A high relative abundance of squat lobsters was recorded associated with shrimp fisheries (*Pleoticus muelleri*) at depths below 50 m.

In Chapter VI, the main contributions of this thesis were integrated with available information obtained from previous studies in the study area. Some considerations were made regarding the potential commercial use of this species in the Golfo San Jorge. Various recommendations were also analyzed and stated for the management of this potential resource in case of an eventual commercial exploitation.

Introducción general

Características generales de los crustáceos

El subphylum Crustacea comprende alrededor de 52.000 especies conocidas, constituyendo el mayor grupo de artrópodos acuáticos. Considerando el número de especies, los crustáceos ocupan el cuarto lugar luego de los insectos, moluscos y quelicerados; sin embargo, la diversidad morfológica de este grupo es mayor que la de cualquier otro taxón de invertebrados. En términos de biomasa y dado que la de *Euphausia superba* Dana, 1850 ha sido estimada en 500 millones de toneladas, los crustáceos superan ampliamente a cualquier otro grupo de metazoos (Martin y Davis 2001).

Los crustáceos más antiguos registrados se observan en la fauna de Orsten (Cámbrico inferior – Ordovícico inferior); algunos de los fósiles de Burgess Shale (Cámbrico medio) fueron originalmente asignados al taxón Crustacea (Lange y Schram 1999). Trabajos recientes muestran que animales afines con los crustáceos aparecieron durante el Cámbrico inferior (Cheng *et al.* 2011). Particularmente, los primeros registros de estomatópodos y decápodos se hallan en las faunas del Silúrico y el Devónico. Un incremento en el número de decápodos en el registro fósil se observa en la transición Pérmico-Triásico (Lange y Schram 1999). Si bien se ha postulado que los crustáceos podrían ser un grupo polifilético o incluso parafilético, la hipótesis de un origen monofilético de este grupo es la que reúne mayores evidencias moleculares, morfológicas y fósiles (Martin y Davis 2001).

Los crustáceos se diversificaron tempranamente, lo cual determinó una importante especialización en algunos grupos, la que permitió que ocupen una amplia diversidad de ambientes marinos, dulciacuícolas e incluso terrestres. La vasta mayoría de los crustáceos son marinos, encontrándose desde los ambientes intermareales y aguas superficiales hasta las profundidades abisales. En aguas continentales es posible hallarlos en manantiales, lagunas, lagos y ríos. Las especies terrestres son pocas y aún conservan una alta dependencia del agua por lo que se las encuentra en ambientes húmedos. De acuerdo con Schram (1986) el éxito del grupo se debe a que, a diferencia de otros grupos, como insectos y quelicerados, que han explotado un plan corporal básico, los crustáceos han usufructuado las ventajas de la tagmatización, lo que les permitió desarrollar la gran diversidad morfológica que exhiben.

El cuerpo de los crustáceos está dividido en cefalon, pereion y pleon. La organización del céfalo es un carácter común a todos los crustáceos; esta región está formada por el acron más cinco segmentos corporales portadores de apéndices especializados. Es posible reconocer en él anténulas, antenas, maxílulas, maxilas y mandíbulas, a los cuales se pueden sumar apéndices derivados de los primeros segmentos del pereion. El total de segmentos o somitos del cuerpo oscila entre 8 en Ostracoda hasta 42 en Branchiopoda. El pereion y el pleon están formados por un número variable de somitos, que depende del taxón. La especialización y reducción del número de apéndices del pereion y el pleon, parece una tendencia evolutiva en los crustáceos; los apéndices pueden presentar tres tipos morfológicos diferentes: birramoso típico, foliáceo o cilíndrico. Sin embargo, existen variaciones de estos patrones que determinan un amplio rango de usos y funciones como nadar, reptar, capturar alimento o inseminar a la hembra, entre otras.

La presencia de un exoesqueleto quitinoso por lo general impregnado con sales calcáreas es una característica general de los crustáceos. El exoesqueleto rígido determina el crecimiento discontinuo a través del proceso de ecdisis (Kurata 1962, Hartnoll 1985). En cada muda el exoesqueleto es removido y se produce un periodo de rápido crecimiento tisular hasta que el nuevo exoesqueleto se endurece (Hartnoll 1982). La muda es un periodo crítico en la vida de los crustáceos, ya que demanda una importante movilización de reservas y además, en su transcurso, los animales son más vulnerables a la depredación.

La mayoría de los crustáceos son dioicos, aunque se encuentran especies hermafroditas en varios grupos (por ejemplo, isópodos, cirripedios, algunos camarones). Por lo general, el sistema reproductivo consiste en gónadas pares ubicadas dorsalmente en el pereion que pueden eventualmente ocupar el pleon. Los modelos de apareamiento, transferencia espermática, fecundación, incubación y posterior desarrollo son tan variables como lo es la morfología de los crustáceos. En este sentido la característica común asociada al desarrollo es la presencia de la larva nauplius. Este estadio puede ser de vida libre o bien transcurrir dentro del huevo y se caracteriza por presentar un ojo impar y tres pares de apéndices cefálicos natatorios: anténulas, antenas y mandíbulas. Los estadios que prosiguen a la larva nauplius son muy variables en forma, número, hábitos y duración en las distintas clases dentro del subphylum. En los crustáceos decápodos los estadios larvales no son regulares; los peneidos y sergéstidos tienen nauplius, protozoa, zoea (mysis en peneidos) y postlarva. Por su parte, langostas y cangrejos poseen desarrollos abreviados, carecen de nauplius y protozoas libres, y nacen directamente como zoea (por ejemplo, phyllosoma en palinuros y zoeas en braquiuros) (Boschi 1981). En las especies bentónicas con estadios larvales

planctónicos, la metamorfosis de decapodito a juvenil implica un drástico cambio de la fisiología y el comportamiento de los individuos (Anger 2006).

Los crustáceos más desarrollados y por lo general considerados más representativos pertenecen a la clase Malacostraca y, en particular, al orden Decapoda. Este taxón incluye una gran diversidad de organismos marinos, dulciacuícolas y terrestres. Las principales características de este taxón son: (a) el desarrollo de un caparazón que se extiende lateralmente formando la cámara branquial (branquiostegito), (b) la presencia de cinco pares de pereiópodos, de los cuales el primero presenta, en general, una quela bien desarrollada, mientras que los restantes están involucrados en la locomoción, y (c) la transformación de los tres primeros pares de pereiópodos en apéndices bucales (maxilípedios).

Entre los decápodos, las centollas, cangrejos ermitaños, langostillas y formas afines conforman el infraorden Anomura. Los anomuros presentan una gran variedad de formas y se caracterizan por la reducción del quinto par de pereiópodos, el cual por lo general queda alojado en la cavidad branquial (Vinuesa 1982). Otra característica común de los anomuros radica en el desarrollo larval, que comprende un número variable de estadios zoea (2-5) y un estadio decapodito. Debido a que a este infraorden pertenecen muchas especies de interés comercial, se tiene un buen conocimiento de la biología de muchas especies de anomuros (Vinuesa 1990, Hartnoll *et al.* 1992, Roa y Bahamonde 1993, Palma y Arana 1997, Tapella 2002, entre otros).

Características generales de la familia Galatheidae

Los galateidos son crustáceos carciniformes comúnmente conocidos en nuestro país como langostillas o bogavantes; langostino de los canales en Chile; “squat lobsters” “lobster krill” o “red crabs” en inglés. Presentan el abdomen parcialmente replegado y un abanico caudal bien desarrollado, lo que determina un aspecto intermedio entre un cangrejo común (Brachyura) y una langosta. En su morfología se destacan también la espina rostral bien desarrollada y la marcada reducción del quinto par de pereiópodos. Algunas especies de la familia Galatheidae son los crustáceos más abundantes y conspicuos en montañas submarinas, venteos hidrotermales profundos, márgenes continentales e incluso en muchos ambientes de plataforma y costeros (Poore *et al.* 2010).

Desde la descripción del primer galateido realizada por Linnaeus en 1767 muchos son los cambios que se han introducido en la sistemática del grupo. Recientemente, en base

a análisis moleculares, se propone la separación en dos superfamilias: Chirostyloidea (incluye Chirostylidae, Eumunidae y Kiwaidae) y Galatheoidea (incluye Galatheidae, Munidae, Munidopsidae y Porcellanidae). Sin embargo, los porcelánidos no son comúnmente incluidos dentro de la superfamilia (Macpherson y Baba 2011). La clasificación más difundida, de amplio uso y que se adopta en este trabajo, es la propuesta por Martin y Davies (2001), en la cual la superfamilia Galatheoidea incluye las familias Galatheidae, Chirostylidae, Porcellanidae y Aeglidae. La familia Galatheidae es la más amplia y diversa, incluye 675 especies incluidas en 34 géneros (Baba *et al.* 2008). Los géneros mejor representados son *Munida* Leach, 1820 (243 especies), *Munidopsis* Whiteaves, 1974 (224) y *Galathea* Fabricius, 1793 (70). En años recientes se han descrito cerca de cien especies nuevas inicialmente comprendidas en el género *Munida*, lo cual llevó a la separación del género en varios otros: *Agononida* Baba y Saint Laurent, 1996; *Crosnierita* Macpherson, 1998; *Enriquea* Baba, 2005; *Munida*; *Paramunida* Baba, 1988; *Raymunida* Macpherson y Machordom, 2000 y *Babamunida* Cabezas *et al.*, 2008.

Los integrantes de la familia Galatheidae se hallan ampliamente distribuidos en todos los mares del mundo. Algunos géneros, como *Pleuroncodes* Stimpson 1860, *Galathea*, *Munida*, *Cervimunida* Benedict 1902 y *Munidopsis* se distribuyen en latitudes medias y altas de ambos hemisferios (Matthews 1932, Rayner 1935, Zeldis 1985, Tapella 2002), mientras que el resto son típicos de bajas latitudes (Chace 1942, Baba 1988). En general las especies tropicales son habitantes de aguas profundas (Wenner 1982). El patrón de distribución de las especies de la familia Galatheidae permite inferir un centro de origen en el Océano Pacífico entre Nueva Caledonia y Filipinas (Schnabel *et al.* 2011). La mayoría de los integrantes de la familia son especies bentónicas; sólo dos presentan hábitos pelágicos en fases postlarvales: *Pleuroncodes planipes* Stimpson 1860 y *Munida gregaria* (Fabricius 1793). Agregaciones pelágicas de estas especies han sido consignadas por numerosos autores (Thomson 1898, Chilton 1909, Matthews 1932, Boyd 1967, Kawamura 1976, Williams 1980, Zeldis 1985, Auriol-Gamboa 1995, Varisco y Vinuesa 2010, Diez *et al.* 2012, entre otros).

El rango de distribución batimétrica de la familia Galatheidae es amplio. Muchas especies de los géneros *Munida* y *Galathea* habitan aguas someras y de plataforma, mientras que la mayoría de las especies de *Munidopsis* y *Galacantha* A. Milne Edwards 1860 ocurren en ambientes abisales (Baba 1988, Schnabel *et al.* 2011). Es posible encontrar especies que habitan en ambientes sublitorales como *Munida japonica* Stimpson 1858 y *M. gregaria* (Doflein y Balss 1913, Varisco y Vinuesa 2010), y especies que lo

hacen en profundidades superiores a los 5.000 m y en venteos hidrotermales profundos como *Munidopsis curvirostrata* Whiteaves 1874, *M. profunda* Baba 2005 o *M. tafrii* Osawa *et al.* 2006 (Wenner 1982, Baba 2005, Osawa *et al.* 2006). Sin embargo, el mayor número de especies de la familia se encuentra entre los 200 y 400 m de profundidad (Schnabel *et al.* 2011).

Las langostillas suelen ocurrir en grandes densidades y a menudo representan la fracción más grande de la fauna de decápodos en distintas comunidades bentónico-demersales. Densidades mayores a 20 ind./m² han sido consignadas en *Pleuroncodes planipes*, *P. monodon* (H. Milne Edwards 1837), *Munida sarsi* Huus 1935 y *M. gregaria* (Arana y Ziller 1990, Auriolles-Gamboa 1995, Hartnoll *et al.* 1992, Gorny y Retamal 2000 *vide* Tapella 2002). La gran abundancia de algunas especies como *P. monodon*, *P. planipes* y *Cervimunida johni* Porter 1903 han permitido el desarrollo de pesquerías en el océano Pacífico (Wehrtman y Acuña 2011).

Además de su gran abundancia, las langostillas tienen un rol trófico clave en las comunidades bentónicas, ya que se alimentan de niveles tróficos basales al tiempo que son presa de una amplia cantidad de especies, entre ellas muchos predadores terminales. Distintas especies de galateidos forman parte de la dieta de numerosas especies de peces, moluscos, crustáceos, aves y mamíferos (Kashkina y Kashkin 1994, Pérez-Flores y Auriolles-Gamboa 1995, Serrano *et al.* 2003, Romero *et al.* 2004, Vinuesa y Varisco 2007, Lovrich y Thiel 2011).

Estado actual del conocimiento de *Munida gregaria*

La especie fue descrita inicialmente en 1793 en ejemplares juveniles pelágicos procedentes del Atlántico Sur (37° 30' S) durante el primer viaje del capitán Cook y fue nombrada por Fabricius como *Galathea gregaria*. Si bien White (1847) menciona la presencia de *Galathea subrugosa* en una expedición en las islas Auckland, recién en 1874 Miers describe la especie como *Munida subrugosa*. Dos años después el mismo autor indica que es muy posible que la forma *Grimothea gregaria* fuera la forma inmadura de *Munida subrugosa*. Poco más tarde, A. Milne-Edwards propone la existencia de dos especies, *Munida gregaria* -de la cual da una detallada descripción- y *Munida subrugosa*. Chilton (1909) sugiere que existe una única especie con dos morfotipos y que la disponibilidad de sustratos adecuados durante el asentamiento determinaría la expresión de estos morfotipos. Luego de una serie de controversias referidas a la validez de ambas

entidades, Williams (1973, 1980) demostró experimentalmente que las especies mencionadas como *M. gregaria* y *M. subrugosa* correspondían a dos morfotipos de la misma especie, a la cual asigna el nombre de *M. gregaria* por prioridad. Basados en diferencias morfológicas y de distribución espacial, ambos morfotipos fueron considerados especies válidas por investigadores de Argentina y Chile durante muchos años (Retamal 1981, Rodríguez y Bahamonde 1986, Boschi *et al.* 1992, Vinuesa 2005). Estudios recientes de distancias genéticas y cruzamientos aportan nuevas pruebas sobre la identidad de estos morfotipos y apoyan la existencia de una única especie dimórfica (Pérez-Barros *et al.* 2008, 2011).

La posición taxonómica según Martin y Davis (2001) es:

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea Brunnich, 1772

Clase Malacostraca Latreille, 1802

Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892

Superorden Eucarida Calman, 1904

Orden Decapoda Latreille, 1802

Suborden Pleocyemata Bunkenroad, 1963

Infraorden Anomura MacLeay, 1838

Superfamilia Galatheoidea Samouelle, 1819

Familia Galatheidae Samouelle, 1819

Género *Munida* Leach, 1820

Munida gregaria (Fabricius, 1793) (Figura 1).

La distribución de la especie está restringida al hemisferio sur, principalmente América del Sur, sur de Australia y Nueva Zelanda (Matthews 1932, Rayner 1935, Williams 1980). Particularmente, 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). Los datos originales sobre su presencia en Uruguay son realmente dudosos, establecidos con un único animal muy deteriorado (Matthews 1932). Boschi *et al.* (1992) señala que la especie puede ser hallada en aguas profundas de la provincia de Buenos Aires. Vinuesa (2005) sugiere que en ambientes costeros la especie puede ser hallada hasta el Golfo San Matías. La distribución batimétrica de la especie está comprendida entre los 0 y 1.100 m de profundidad (Boschi *et al.* 1992, Varisco y Vinuesa

2010).

Dado que se trata de una especie muy abundante y un potencial recurso pesquero, muchos aspectos de la biología de *M. gregaria* son bien conocidos en diversas localidades dentro de su distribución, como en Australia (Williams 1973, 1980), Nueva Zelanda (Chilton 1909, Roberts 1973, Zeldis y Jillet 1985, Zeldis 1985, 1989) y Chile (Rodríguez y Bahamonde 1986, Alarcón *et al.* 2003, Karas *et al.* 2007, León *et al.* 2008). En el Mar Argentino los primeros datos biológicos de la especie surgen de las observaciones de Mathews (1932) y Rayner (1935). La población del 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). La reproducción y el desarrollo embrionario de la especie en Golfo Nuevo son también conocidos (Dellatorre y Barón 2008, Dellatorre y González-Pisani 2011). En dicha localidad también se estudió la distribución de la especie en arrecifes costeros (Galván *et al.* 2008). En el Golfo San Jorge se han estudiado varios aspectos de la biología de *M. gregaria* como la reproducción (Vinuesa 2007), el papel trófico (Vinuesa y Varisco 2007), la particular alimentación en fondos de pesca (Varisco 2006, Varisco y Vinuesa 2007), la ocurrencia de juveniles pelágicos (Varisco y Vinuesa 2010) y la distribución diferencial de los morfotipos de la especie (Ravalli *et al.* 2010).

Objetivos y enfoque del estudio

El conocimiento de los rasgos de la historia de vida es un tema central en ecología y, por lo tanto, en la elaboración de planes de manejo (Stearns 1992). El patrón de crecimiento, la talla y edad de madurez sexual, el esfuerzo reproductivo y la longevidad, entre otros, son aspectos particularmente importantes para el manejo de poblaciones sujetas a explotación comercial y han sido estudiados en langostillas de interés comercial (Roa 1993, Auriolles-Gamboa *et al.* 1995, Thiel *et al.* 2012). El conocimiento de estos rasgos brinda herramientas para minimizar el efecto de la pesca sobre la población explotada y sobre el ecosistema, y permite dar más predictibilidad a la actividad. Admite, por ejemplo, la determinación de tallas mínimas de capturas o la diagramación de vedas espacio-temporales relacionadas a etapas críticas del ciclo de vida, entre otras medidas de regulación (García-Flórez y Fernández-Rueda 2003, Zheng 2008). Así por ejemplo, la ausencia de información biológica es mencionada como una de las causas del colapso de la pesquería de *P. monodon* a finales de la década del 70 en Chile (Arana 1992). En

contraposición, Tapella (2002), basándose en la amplia información biológica referida a *Munida gregaria* en el Canal Beagle, enumera una serie de pautas para el manejo de una eventual pesquería de la especie.

La langostilla *M. gregaria* es una especie clave en la estructuración de la comunidad bentónico-demersal del Golfo San Jorge (Vinuesa y Varisco 2007). Además, al igual que otros galateidos, la especie es un potencial recurso para una actividad pesquera en la que existe incertidumbre sobre la viabilidad de los recursos que la han sostenido durante décadas. Si bien se conocen varios rasgos de la historia de vida de la langostilla en el golfo, se carece de mucha de la información necesaria para asegurar la viabilidad de la explotación comercial de la langostilla. La puesta en marcha de una actividad extractiva sobre la especie, demanda no solo esfuerzos tendientes a establecer parámetros económicos y productivos que aseguren la rentabilidad, sino que requiere de un amplio conocimiento bioecológico de la especie.

El objetivo general de esta Tesis Doctoral es ampliar el conocimiento de las características bio-ecológicas de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge, aportando información necesaria para un posible aprovechamiento comercial en el área.

Los objetivos específicos de la presente investigación, los que serán ampliados en el desarrollo de cada capítulo, son:

- ✓ Analizar la distribución temporal y abundancia relativa de los estadios larvales de *Munida gregaria* en el área de estudio.
- ✓ Analizar diferencias morfológicas en el estadio decapodito relacionadas con el morfotipo.
- ✓ Describir el crecimiento y ciclo de muda de la langostilla *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge
- ✓ Evaluar variaciones temporales en la inversión reproductiva de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge.
- ✓ Determinar la prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* en *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge y evaluar el efecto del mismo sobre la función reproductiva de la langostilla.
- ✓ Estimar la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa de *Munida gregaria* en lances de pesca en el área de de esfuerzo pesquero restringido del Golfo San Jorge.



Figura 1. Ejemplar adulto de la langostilla *Munida gregaria*.

Descripción del área de estudio

El Golfo San Jorge es la mayor cuenca semiabierta del océano Atlántico Sudoccidental, con un área cercana a los 40.000 km². Se encuentra comprendido entre el Cabo Dos Bahías en el extremo norte y el Cabo Tres Puntas en el sur. Las profundidades máximas cercanas a 100 m corresponden al área central; desde allí las profundidades disminuyen radialmente y en el umbral se reducen hasta 50-60 m en los sectores centro y sur y aproximadamente 90 m en el sector norte (Akselman 1996, Vinuesa 2005) (Figura 1).

Son tres las masas de agua que ocupan la plataforma continental al sur de los 45° S: (a) aguas de la corriente de Malvinas, con salinidades que oscilan entre 33,8 y 34,2, (b) aguas de plataforma, con salinidades entre 33,2 y 33,8, y (c) aguas costeras, con salinidades menores de 33,2 (Bianchi *et al.* 1982). Las aguas que ingresan al golfo presentan características similares a las costeras y su origen es una 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 representan la denominada corriente Patagónica, que fluye en dirección S-N desde el Estrecho de Magallanes (Brandhorst y Castello 1971). La salinidad presenta un gradiente horizontal general con incremento de sur a norte, con aguas menos salinas en el sur, que aumentan paulatinamente hacia el norte.

Los vientos predominantes del oeste durante todo el año, producen una circulación permanente que tiende al NNE; ésta se halla caracterizada por la distribución de organismos del microplancton, como foraminíferos (ver Boltovskoy 1970, 1981) y también por propiedades físico-químicas (ver Brandhorst y Castello 1971, Guerrero y Piola 1997). Aproximadamente a los 47° S, estas aguas se dividen en dos ramas desde el sur del Golfo San Jorge: una rama costera y otra que corre cercana a la boca del golfo que se extiende más hacia el noreste que la otra. También se observa un gradiente S-N en la distribución horizontal de la temperatura en el golfo y sectores adyacentes en los diferentes niveles de profundidad. Las temperaturas extremas se registran en aguas superficiales costeras, más influenciadas por los cambios estacionales. 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). Los registros de Comodoro Rivadavia presentan variaciones entre 4,1°C y 19,3°C (Vinuesa 2005) (Figura 2). También se ha comprobado en el sur del golfo la presencia de un frente costero, un área en la que se registra un cambio

horizontal abrupto de temperatura; éste se extendería desde el litoral sur de la provincia de Santa Cruz hasta el golfo (Krepper y Rivas 1979), donde se han observado altas productividades. No existen estudios oceanográficos importantes dentro del Golfo San Jorge, como sí se han hecho en los golfos norpatagónicos, pero los pocos datos disponibles indican la existencia de aguas costeras con salinidades elevadas, hecho lógico debido al no aporte de aguas continentales, escasas precipitaciones y elevada evaporación en el área (Vinuesa, com. personal).

De acuerdo con Fernández *et al.* (2003), en el Golfo San Jorge se pueden discriminar tres tipos de sedimentos principales: (a) fondos fangosos y fango-arenosos, sin componentes bioclásticos, que abarca todo el sector occidental y central, en profundidades superiores a los 60-70 m; (b) fondos de grava y arena, con elementos carbonáticos, constituidos por restos de bivalvos y cirripedios presente en los sectores norte y sur de la boca del golfo, donde imperan condiciones de elevada hidrodinamia y (c) fondos de arenas finas y con características hidrodinámicas intermedias, que incluye todas las áreas costeras (Figura 2).

La producción primaria en el golfo presenta un ritmo marcadamente estacional, propio de aguas templado-frías, con dos picos característicos; el menor correspondiente a otoño y uno de mayor magnitud en la primavera, relacionados con un ciclo periódico de alternancia de estratificación y homogenización de la columna de agua. Al igual que en otros ambientes de plataforma, el fitoplancton está principalmente constituido por diatomeas y dinoflagelados (Akselman 1996).

El Golfo San Jorge es un área de suma importancia económica dentro de la plataforma argentina. Es uno de los principales sitios de pesca de nuestro país; en él se desarrollan en parte la pesca de merluza *Merluccius hubbsi* Marini 1993 y otros peces importantes, así como del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* Bate 1988, la centolla *Lithodes santolla* Molina 1782 y el calamar *Illex argentinus* Castellanos 1960 (Vinuesa 2005). El golfo es, a la vez, sitio de cría para numerosas especies de importancia comercial, aparte de las ya mencionadas. Dado que las provincias de Chubut y Santa Cruz tienen jurisdicción sobre el golfo, la administración ha sido implementada a través de un convenio entre ambas provincias (Convenio del Golfo San Jorge), el cual actualmente no se encuentra en funcionamiento.

El área específica de muestreo fue definida en base a la limitación de las embarcaciones con la que se realizaron los muestreos. Corresponde a la franja costera comprendida entre la línea de costa y las coordenadas 45° 30' S, 66° 55' O y 46° 00' S y

67° 20' O (Figura 3). Esta área fue declarada zona de esfuerzo pesquero restringido por la Dirección General de Intereses Marítimos y Pesca Continental de la Provincia de Chubut (Disposición 13/2000). Dicha norma establece la prohibición de pesca para embarcaciones superiores a los 21 m de eslora. Por ello en la zona pescan exclusivamente embarcaciones de la flota costera que operan desde los puertos de Caleta Córdova y Comodoro Rivadavia.

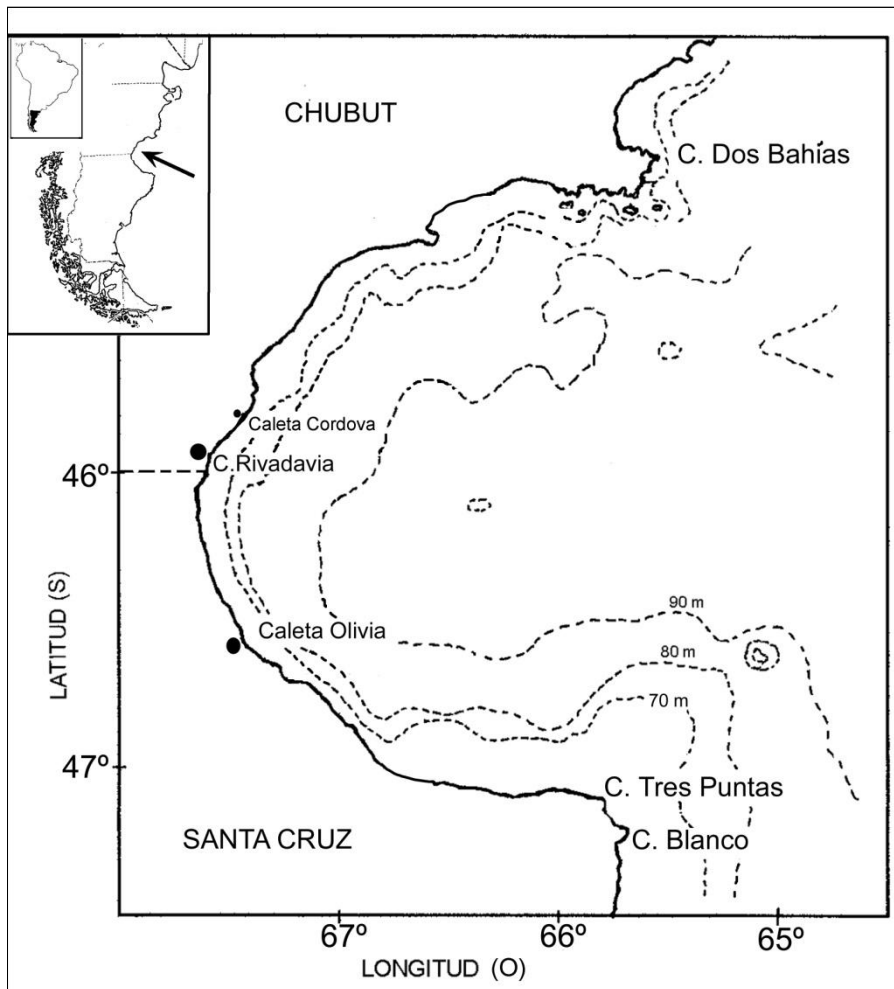


Figura 1. Ubicación geográfica y batimetría del Golfo San Jorge.

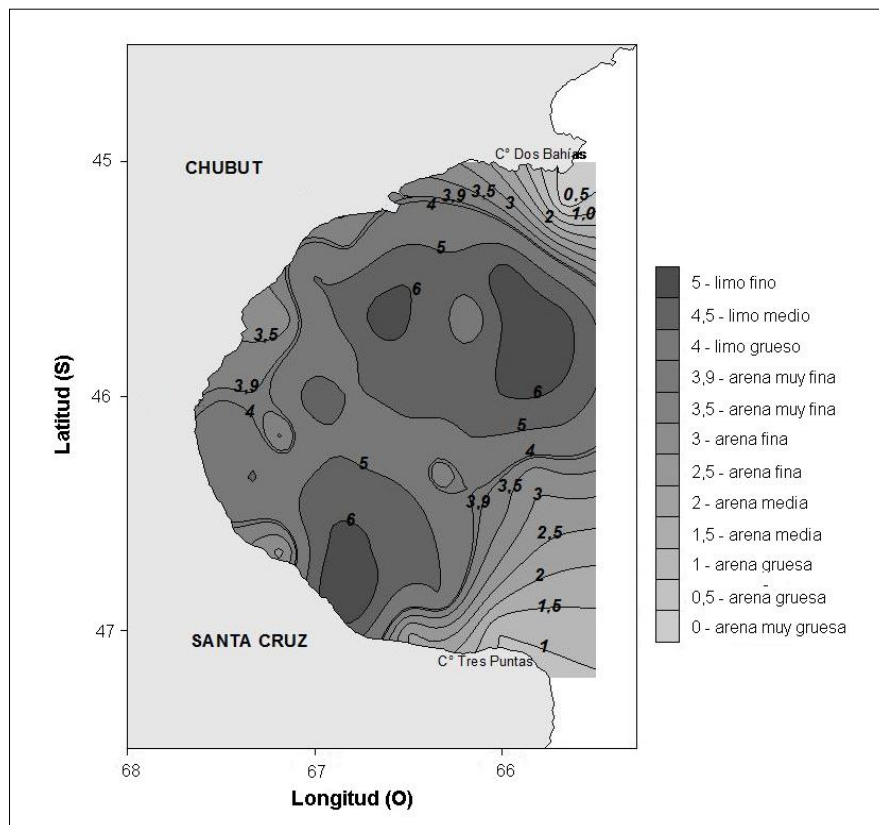


Figura 2. Distribución de las medias granulométrica de los sedimentos superficiales del Golfo San Jorge. Adaptado de Fernández *et al.* (2003).

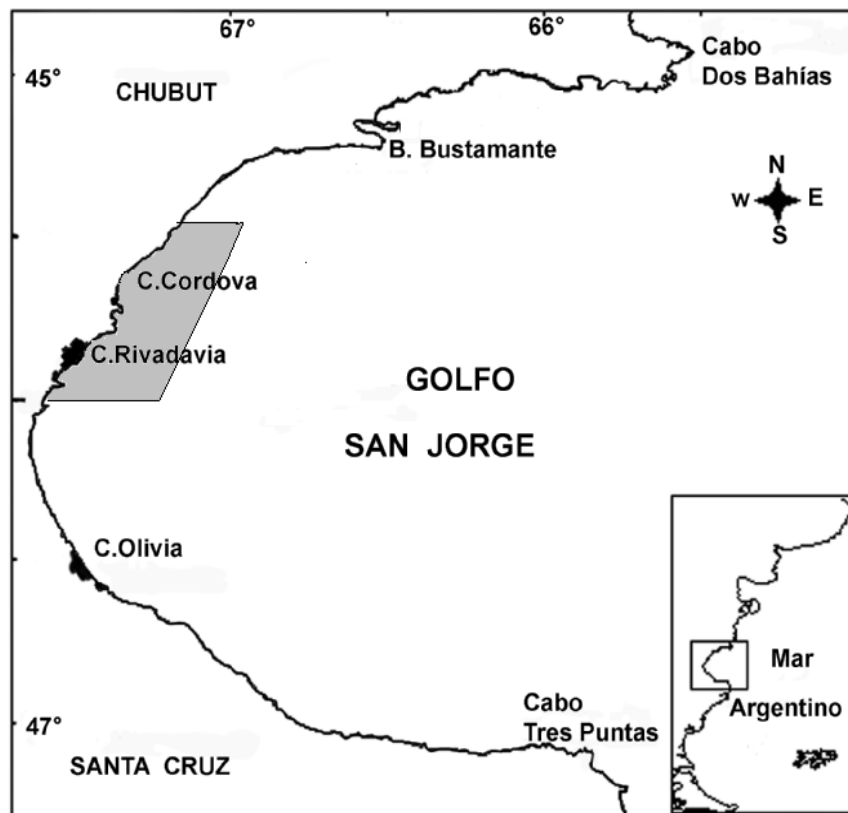


Figura 3. Mapa del Golfo San Jorge. El sombreado indica el área específica de estudio, la cual coincide con la zona de esfuerzo pesquero restringido delimitada por la disposición 13/2000 de Dirección General de Intereses Marítimos y Pesca Continental de la Provincia de Chubut.

Capítulo I

Distribución temporal, abundancia relativa y tamaño de los estadios larvales

Introducción

La presencia de larvas planctónicas en el ciclo de vida de crustáceos bentónicos y otros invertebrados de vida libre es considerada una ventaja, ya que reduce la competencia intraespecífica, incrementa el flujo génico entre poblaciones y favorece la colonización de nuevos hábitats (Barnes y Mann 1991). La existencia de una fase meroplanctónica estabilizaría las poblaciones y contribuiría a reducir la variabilidad de la densidad poblacional. En términos evolutivos, el incremento del flujo génico también contribuiría a estabilizar las poblaciones (Anger 2006). Los crustáceos presentan diferentes patrones de desarrollo que incluyen especies con desarrollo directo y especies con desarrollo indirecto con una amplia diversidad de modelos de desarrollo larval, siendo la larva nauplius un estadio común a todos los taxones de crustáceos. En los anomuros el estadio nauplius transcurre durante el desarrollo embrionario. Del huevo eclosiona una larva zoea con características morfológicas similares a la de algunos camarones carídeos, pero bien diferenciables de las zoeas del infraorden Brachyura.

Al igual que en otros grupos de crustáceos, en la familia Galatheidae es posible distinguir dos modelos principales de desarrollo larval: un desarrollo abreviado por lo común con 2-3 estadios y un desarrollo que puede ser llamado regular, con 4-6 estadios larvales (Baba *et al.* 2011). Las especies con desarrollo larval abreviado presentan huevos de gran tamaño con alto contenido de vitelo y uno o más estadios larvales lecitotróficos. Este tipo de desarrollo fue observado en especies del género *Munidopsis* Whiteaves, 1974 (Samuelson 1972, Wilkens *et al.* 1990). El desarrollo regular involucra huevos de menor tamaño y contenido de vitelo y varios estadios larvales planctotróficos. Las larvas de *Munida* Leach, 1820 (Lebour 1930, Roberts 1973, Pérez-Barros *et al.* 2007), *Galathea* Fabricius 17933 (Lebour 1930, Pike y Williamson 1972), *Sadayoshia* Baba 1969 (Fujita 2010), *Cervimunida* Benedict, 1902 (Fageti 1960) y *Pleuroncodes* Stimpson 1860 (Boyd 1960) presentan este último tipo de desarrollo. En el resto de los géneros de galateidos (*v. g.* *Babamunida* Cabezas *et al.*, 2008; *Agononida* Baba y Saint Laurent, 1996) la información

acerca del desarrollo es escasa, debido principalmente a que habitan aguas profundas, lo cual dificulta la recolección de hembras ovígeras y su mantenimiento en laboratorio para desarrollar experiencias de cultivo (Konishi y Saito 2000).

A pesar de las diferencias en la duración y número de estadios larvales, existen rasgos morfológicos bien conservados en los galateidos, a saber: un par de espinas ántero-laterales aserradas y un largo proceso plumoso posterior en el escafognatito del maxilar (Scelzo 1976, Konishi y Saito 2000). La morfología de las larvas fue descrita en la mayoría de los géneros que comprenden la familia Galatheidae, pero en muchos casos las descripciones están limitadas a la zoea I (Baba *et al.* 2011). La totalidad de los estadios larvales fueron descritos sólo en especies de los géneros *Munidopsis* (Samuelsen 1972, Wilkens *et al.* 1990), *Allogalatea* Baba, 1969 (Fujita 2010), *Galathea* (Pike y Williamson 1972), *Pleuroncodes* (Boyd 1960, Fagetti y Campodónico 1971), *Sadayoshia* (Fujita y Shokita 2005) y *Munida*, donde la totalidad de los estadios larvales de varias de sus especies son bien conocidos (Sars 1890, Lebour 1930, Vera y Bacardit 1986, entre otros). En particular, varios trabajos aportan información sobre los estadios larvales de *Munida gregaria* en distintas localidades. Rayner (1935) identificó y describió cinco estadios zoeas y un decapodito de la especie en cercanías a las Islas Malvinas, encontrando diferencias entre los morfotipos de la especie a partir del estadio decapodito (*gregaria*, *subrugosa*). Las descripciones de este autor fueron ampliadas a partir de larvas recolectadas en las Islas Campbell y dichas larvas fueron asignadas a la especie *M. subrugosa* (Roberts 1973). Al estudiar el desarrollo larval completo en condiciones de laboratorio a partir de hembras del Canal Beagle, Pérez-Barros y colaboradores (2007) informaron la existencia de un sexto estadio zoea, pero no incluyeron descripciones del mismo. Estas diferencias en el número de estadios descritos pueden deberse a la dificultad en diferenciar estadios morfológicamente similares cuando se analizan muestras de plancton; ó bien a cierta flexibilidad en el número de estadios (Christiansen y Anger 1990, Pérez-Barros *et al.* 2007). De acuerdo con Wehrtmann y Albornoz (2003), la plasticidad en el desarrollo larval supone una ventaja para aquellas especies que habitan ambientes cambiantes.

La ubicación de centros de eclosión, distribución de los estadios larvales y comportamiento de las larvas son datos de suma importancia para comprender la dinámica poblacional de una especie. Sin embargo, en la mayoría de los galateidos esta información es desconocida. Trabajos tendientes a reconocer centros de eclosión y patrones de deriva larval fueron desarrollados en una especie de interés comercial, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 en Baja California (Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1995), en

Pleuroncodes monodon Milne-Edwards, 1837 de la costa chilena (Palma 1994, Rivera y Santander 2005) y en *M. gregaria* en el sur de Chile (León *et al.* 2008). Estos trabajos muestran un patrón común de deriva costa-océano a medida que avanza el desarrollo de las zoeas y, en todos los casos, estos movimientos están favorecidos por las corrientes predominantes. En la Argentina aún no se han realizado estudios referidos al transporte y distribuciones diferenciales de los distintos estadios larvales de la langostilla. Sin embargo, en el Golfo San Jorge la circulación costera no favorecería un patrón de deriva costa-océano.

En nuestro país los trabajos se han centrado en las variaciones temporales de la abundancia de larvas de *M. gregaria*, o bien en las comunidades meroplanctónicas de las que la especie forma parte (Rayner 1935, Lovrich 1999, Thatje *et al.* 2003). En las cercanías de las Islas Malvinas, fueron encontradas larvas de la especie en el periodo septiembre-abril, mientras que en el Canal Beagle estas larvas ocurren desde julio hasta marzo, con un extenso periodo de aporte de zoeas I (Rayner 1935, Lovrich 1999). En el Golfo San Jorge se desconoce la mayoría de los aspectos referidos a las fases larvales

Este capítulo aporta información de base sobre los estadios larvales de *Munida gregaria* en el área costera central del Golfo San Jorge. Los objetivos de este capítulo son:

- 1- Analizar la distribución temporal de los estadios larvales de *Munida gregaria* en el área de estudio.
- 2- Estimar la abundancia relativa de los diferentes estadios larvales de la especie a lo largo de un gradiente de profundidades.
- 3- Analizar el crecimiento de los estadios larvales a partir de muestras recolectadas en el campo.
- 4- Analizar diferencias morfológicas en el estadio decapodito relacionadas con el morfotipo.

El presente capítulo plantea las siguientes hipótesis:

- ✓ La distribución de las larvas de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge es marcadamente estacional y coincidente con el pico fitoplanctónico de primavera.
- ✓ La totalidad de los estadios larvales ocurren en aguas costeras.
- ✓ Los decapoditos presentan numerosas características morfológicas que permiten la diferenciación de los morfotipos de la especie.

Materiales y métodos

Muestreos

Considerando la distribución temporal de hembras ovígeras de la especie y la duración del desarrollo embrionario (Vinuesa 2007), se tomaron muestras quincenales de plancton durante el periodo de junio a marzo en dos años consecutivos (2009-2010; 2010-2011). Se realizaron lances oblicuos desde el fondo hasta la superficie desde una embarcación empleando una red de 70 cm de boca y 300 μm de malla. Las muestras fueron recolectadas en áreas costeras con profundidades menores a 20 m de profundidad (Figura 1a). Para poder estimar el volumen de agua filtrado, se registró la distancia recorrida por la red en cada lance, empleando para ello un cabo previamente graduado. Estas muestras fueron destinadas a analizar la distribución temporal; determinar la abundancia (larvas/ m^3) y abundancia relativa de los estadios larvales de la langostilla; analizar el crecimiento en los estadios larvales y evaluar diferencias morfológicas en el decapodito. La abundancia (A) fue calculada como:

$$A = N_i/V$$

donde N_i corresponde al número de larvas de un determinado estadio y V es el volumen de agua filtrado.

La abundancia relativa (AR) es un porcentaje estimado según la fórmula;

$$AR = N_i / 100/N_t,$$

donde N_i y N_t corresponden al número de larvas de un determinado estadio y al total de larvas de *M. gregaria*, respectivamente.

Para estimar la abundancia de los estadios larvales de la especie en áreas con distintas profundidades se realizaron muestreos mensuales en el periodo julio 2009 – marzo 2010. Las muestras fueron tomadas realizando lances oblicuos en áreas con profundidades < 20 m, entre 20 y 40 m y > 40 m (Figura 1b). Se registró la longitud del lance para poder estimar el volumen de agua filtrado. En ambos esquemas de muestreo, los muestreos fueron llevados a cabo desde el barco Comodín (Servisub S.R.L) y desde el guardacostas Lago Fagnano. Las muestras fueron tomadas por triplicado y conservadas en recipientes plásticos con una concentración final de formalina 4%.

Procedimientos de laboratorio

Las larvas de Decapoda fueron inicialmente separadas del resto de los componentes de la muestra, cuantificadas e identificadas al menor nivel taxonómico posible. Los estadios larvales de *M. gregaria* fueron identificados a partir de las descripciones de Rayner (1935) y Roberts (1973). Se cuantificó el número de estadios presentes en cada muestra y en una submuestra aleatoria de larvas se registró la longitud del caparazón (LC) y la longitud total del cuerpo (LT) (Figura 2). Las determinaciones y mediciones fueron realizadas empleando un microscopio estereoscopio provisto de un ocular grillado ($\pm 0,01$ mm). Se determinó el factor de crecimiento (FC) para las diferentes mudas según la fórmula:

$$FC = (L_f - L_i) \cdot 100 / L_i,$$

donde L_f es la talla de un determinado estadio y L_i es la talla del estadio próximo anterior.

Rayner (1935) menciona que las diferencias en la forma del ojo y del tercer maxilipodio típicas de los dos morfotipos de la especie, son observables en el decapodito. Por ello, en submuestras de decapoditos se registró la longitud y ancho del pedúnculo ocular (LPO y APO, respectivamente), el diámetro de la córnea (DC), la longitud del endopodito del tercer maxilipodio (LM), el ancho del dactilopodito del endopodito del tercer maxilipodio (AD) y la longitud de la primera espina ántero-lateral (LE). La selección de estas variables se basa en las diferencias entre los juveniles de ambos morfos descritas por Williams (1973).

Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM) para comparar la abundancia de los distintos estadios larvales respecto de la profundidad. Esta misma rutina fue empleada para comparar la abundancia de decapoditos de cada morfo en ambos años. Las matrices de similitud fueron realizadas empleando el índice de similitud de Bray-Curtis (Clarke y Warwick 2001).

Se efectuó un análisis de la covarianza (ANCOVA) empleando la LC del decapodito como covariable para evaluar diferencias entre los morfos en las variables mencionadas en el punto anterior (Sokal y Rohlf 1995).

Resultados

Distribución temporal y abundancia

En ambos años se hallaron larvas de *Munida gregaria* desde agosto hasta febrero. En este periodo, las larvas de langostilla son el principal componente del meroplancton entre los decápodos, junto al cangrejo *Halicarcinus planatus* (Fabricius 1775) y el camarón *Notiax brachyophthalma* (A. Milne-Edwards 1870). Se diferenciaron cinco estadios de zoea y un decapodito. Se observó un extenso periodo de aporte de larvas desde agosto hasta enero en ambos años. Hacia finales de diciembre aún se observó una importante proporción de estadios larvales tempranos (I-III). Las variaciones interanuales registradas en la abundancia relativa radican en diferencias en la aparición de los estadios zoea V y decapoditos, los cuales aparecieron más tempranamente en 2009 (Figura 3).

En general, las estimaciones de abundancia de larvas de *M. gregaria* muestran un patrón bimodal para los distintos estadios, con un primer pico de abundancia de mayor magnitud. A pesar del aspecto bimodal de la distribución, se observó una importante superposición de los distintos estadios durante todo el periodo en que las larvas están presentes en el plancton. Las máximas abundancias de zoeas I se observaron en agosto en 2009 y en septiembre en 2010, con valores de 6,5 y 8,5 larvas/m³, respectivamente. Las abundancias de las zoeas II-IV fueron menores que las observadas para zoeas V. Los picos de abundancias de zoeas V y decapoditos fueron coincidentes en 2009. Sin embargo, en 2010 los picos para estos estadios se hallaron desfasados aproximadamente un mes (Figura 4). La composición por morfotipos en las muestras de decapoditos varió significativamente de un año a otro (ANOSIM, estadístico R = 1,00; p < 0,01). En las muestras de 2009, cuando se registraron las máximas abundancias de decapoditos, se halló exclusivamente (100%) el morfotipo *subrugosa*, mientras que en 2010 hubo un predominio del morfotipo *gregaria* (83%).

No se observaron diferencias estadísticas en la composición de las muestras respecto de la profundidad (ANOSIM, estadístico R = 0,024; p = 0,55). Con excepción de la zoea II, la abundancia de los distintos estadios fue mayor en aguas costeras (< 20 m). En particular, los estadios tardíos (zoea IV, zoea V y decapodito) tienen abundancias mayores en este estrato de profundidad (Figura 5). En términos de abundancia relativa, tres aspectos son destacables: (a) la importante abundancia de zoeas I en aguas >40 m en diciembre, (b) la menor abundancia relativa de zoeas II en aguas costeras al principio del periodo en que

observaron larvas y (c) la escasa abundancia relativa de decapoditos en el estrato (20-40 m) (Figura 6).

Tamaño de las larvas y crecimiento

La zoea I tiene una talla media de 2,85 mm LT; se observó un incremento en la LC y LT conforme avanza el desarrollo de las zoeas, mientras que se registró una disminución de estas dimensiones en la muda de zoea V a decapodito. El incremento relativo de tamaño es máximo en la muda de zoea II a zoea III, tanto para la LC como para la LT. En términos de LC la dispersión de las tallas es máxima en las zoeas V, mientras que respecto de la LT la dispersión es similar en las zoeas V y decapoditos (Tabla 1).

Diferencias morfológicas de los decapoditos

En los decapoditos se visualizaron los caracteres morfológicos típicos de los morfotipos *gregaria* y *subrugosa*. La LC media fue 3,62 mm ($\pm 0,18$) y 3,24 mm ($\pm 0,28$) para los morfos *subrugosa* y *gregaria*, respectivamente. Se encontraron diferencias en el tamaño relativo de cinco de los caracteres analizados, no hallándose diferencias significativas en el diámetro de la córnea (Tabla 2). Los decapoditos del morfo *gregaria* mostraron un mayor desarrollo del pedúnculo ocular y del endopodito del tercer maxilipedio. En los decapoditos del morfo *subrugosa* se observó un importante desarrollo de la primera espina ántero-lateral. Se observaron diferencias en la morfología del primer par de pereiópodos (Figura 7).

Discusión

Los crustáceos decápodos de latitudes medias y altas exhiben patrones estacionales de reproducción y aporte larval, lo que les permite aprovechar las condiciones más favorables en ambientes cambiantes. El Golfo San Jorge presenta una productividad marcadamente estacional, con un pico de producción en primavera y otro en el inicio del otoño. Las primeras larvas de *Munida gregaria* eclosionan en agosto y el consiguiente desarrollo es coincidente con el incremento del alimento disponible, que se registra durante el pico fitoplanctónico de primavera. Además, la estacionalidad en la ocurrencia de larvas es esperable dado el origen magallánico de la especie y es consistente con el periodo

reproductivo consignado para el golfo. La langostilla tiene una temporada reproductiva que se extiende de junio hasta finales de noviembre, con mayores abundancias de hembras ovígeras en el inicio de este periodo (Vinuesa 2007). La distribución bimodal de los distintos estadios y el prolongado periodo de aporte de larvas al plancton también son consistentes con la distribución de hembras ovígeras.

La duración y crecimiento de los estadios larvales se ve afectada por varios factores ambientales, como la temperatura, la salinidad, el fotoperiodo y la disponibilidad de alimentos (Anger 2006). En el Golfo San Jorge, desde la aparición de las primeras zoeas en el plancton hasta la aparición de decapoditos transcurren unos 80 días. Si bien no fueron realizados experimentos tendientes a determinar la duración del desarrollo larval, la aproximación obtenida de la distribución temporal de los estadios sugiere que los tiempos de desarrollo no serían muy diferentes de los observados en experiencias de laboratorio conducidas a 8°C ($\pm 0,5^\circ\text{C}$) (Pérez-Barros *et al.* 2007). Esta temperatura es similar a la que se registra en el área central del Golfo San Jorge en los meses de agosto y septiembre, según registros locales e información suministrada por el Servicio de Hidrografía Naval. En el mes de enero de 2011 aún se observa una importante proporción de estadios larvales tempranos, mientras que en enero de 2010 las muestras están caracterizadas por la presencia de zoeas IV. Sin embargo, en ambos casos, en los meses posteriores no se observan los estadios larvales subsecuentes, como sería esperable. Un patrón similar fue observado en muestreos de plancton en Nueva Zelanda (Zeldis 1985) y en el Canal Beagle (Lovrich 1999). Ambos autores coinciden que estos estadios tempranos que ocurren tardíamente no llegarían a completar su desarrollo. Los resultados obtenidos aquí sugieren que en el Golfo San Jorge existe una proporción de larvas que no completarían su desarrollo y que, además, esta proporción sería altamente variable respecto del año.

Trabajos previos realizados en Galatheidae muestran un patrón de distribución en el que los estadios tempranos se concentran en aguas costeras y se alejan de la costa conforme avanza el desarrollo larval (Palma 1994, Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1995, Rivera y Santander 2005, León *et al.* 2008). En particular, las zoeas de *M. gregaria* en el sur de Chile eclosionan en el interior de los canales y son exportadas a aguas abiertas; *a posteriori* el decapodito ingresaría nuevamente al interior de los canales para el reclutamiento (León *et al.* 2008). En el Golfo San Jorge, las hembras ovígeras de *M. gregaria* se concentran en aguas someras (Vinuesa 2007), por lo que es de esperar que estas áreas costeras funcionen como centros de eclosión. En el presente trabajo no se observaron diferencias en la distribución de los estadios de zoea en relación con la

profundidad que permitan inferir un patrón de deriva larval. La eclosión en aguas costeras, la distribución uniforme de los estadios larvales y la alta ocurrencia de estadios avanzados -incluidos decapoditos- en aguas costeras de poca profundidad, sugieren la ausencia de un patrón de deriva costa-océano. Además, la deriva larval en especies de *Pleuroncodes* (Palma 1994, Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1995, Rivera y Santander 2005) y *Munida gregaria* en el sur de Chile (León *et al.* 2008) está siempre favorecida por las corrientes dominantes. En el Golfo San Jorge, las corrientes dominantes determinarían una deriva de tipo latitudinal, más que del tipo costa-océano. Es importante considerar que las abundancias en muestras recolectadas a profundidades entre 20-40 m y superiores a 40 m pueden estar subestimadas si existe un patrón vertical de distribución de los estadios larvales. Sin embargo, en términos de abundancia relativa -la cual es independiente del volumen de agua filtrado- tampoco se observan diferencias que permitan establecer algún patrón de deriva. Debido a ello los resultados obtenidos en este trabajo constituyen una primera aproximación para comprender la distribución costa-océano de las larvas de *M. gregaria* y sugieren que en el Golfo San Jorge el asentamiento ocurriría en aguas someras. Consecuentemente, importantes concentraciones del primer estadio juvenil de langostilla fueron halladas en fondos blandos submareales en Cabo Curioso, Santa Cruz (Vinuesa, inédito).

Diferencias en el número de estadios larvales han sido mencionadas para varias especies de decápodos Brachyura y Anomura, así como otros crustáceos (Anger 2006). Muchas de ellas surgen al comparar datos obtenidos en el laboratorio con otros procedentes de muestreos de plancton. Estas diferencias en el número de zoeas pueden deberse a la imposibilidad de discriminar estadios similares en morfología y tamaño cuando se trabaja con muestras de campo, o bien a cierta plasticidad en el número de estadios larvales. Para especies que habitan ambientes con condiciones variables, la plasticidad fenotípica en la fase larval puede tener un importante valor adaptativo (Anger 2006). Esta plasticidad en el desarrollo larval ha sido mencionada para una amplia lista de galateidos (ver Pérez Barros *et al.* 2007). Por ejemplo, la zoea IV de *P. planipes* puede atravesar varios subestadios antes de pasar a zoea V (Boyd 1968), mientras que *Galathea intermedia* (Lilljeborg, 1851) puede presentar 4 ó 5 estadios zoeas (Christiansen y Anger 1990). En el presente trabajo fueron identificados cinco de tales estadios. El número de zoeas identificadas es igual al informado por Rayner (1935), Roberts (1973) y Lovrich (1999). Sin embargo, difiere de los cuatro estadios identificados en muestras de plancton por Thatje *et al.* (2003) e incluso de los seis estadios obtenidos en laboratorio por Pérez-

Barros *et al.* (2007). Dado que las identificaciones de los estadios se basaron en los trabajos de Rayner (1935) y Roberts (1973), resulta difícil identificar un sexto estadio, cuyas características diferenciales son desconocidas. Se debe tener en cuenta también que en los cultivos de laboratorio efectuados por Pérez-Barros *et al.* (2007) los ejemplares mostraron un menor tamaño, lo cual podría disparar vías alternativas de desarrollo que determinen la aparición de una sexta zoea.

Las tallas de los distintos estadios larvales en el Golfo San Jorge son equivalentes a las registradas en muestras de plancton por Rayner (1935) y Roberts (1973) y son distintas de las obtenidas en laboratorio (Pérez-Barros *et al.* 2007) (Figuras 8 y 9). El factor de crecimiento por muda observado en laboratorio por estos últimos autores es marcadamente inferior al obtenido en este trabajo para los diferentes estadios. De acuerdo con los mismos, la alimentación deficiente a la que están sometidas las larvas durante el cultivo sería la causa de estas diferencias. Además, el tamaño de las zoeas I es similar en las muestras de plancton y de cultivo, lo que sugiere que las causas de las diferencias obedecen al tratamiento y no a variaciones locales en la inversión reproductiva o el tamaño inicial de las larvas. Se observó una disminución en la LC en la muda de zoea V a decapodito; esta reducción no fue consignada en trabajos previos, donde la talla de estos estadios es similar. Esta diferencia de tamaño entre la zoea V y el decapodito se debe a la abrupta reducción del rostro de gran tamaño que presenta la zoea.

Rayner (1935) señala que es posible diferenciar decapoditos de los morfos *gregaria* y *subrugosa*. Esta observación fue ignorada en trabajos anteriores, quizás debido al uso bastante amplio del término postlarva que realiza el autor. Una detallada descripción del decapodito del morfo *subrugosa* fue realizada por Roberts (1973). En este trabajo se analizaron estadísticamente las características mencionadas por Rayner (1935) y se amplió el número de diferencias que permiten discriminar los decapoditos de ambos morfos. Estas diferencias son coincidentes con las mencionadas en adultos de la especie por Tapella y Lovrich (2006). Al igual que en los estadios postlarvales, se observaron diferencias en el desarrollo del tercer maxilipodio, en el pedúnculo ocular y las espinas laterales del caparazón. La diferencia en la LC no es correctamente apreciada en la distribución de tallas (ver Figura 7) donde se emplearon principalmente ejemplares del morfo *subrugosa*.

En 2009 el máximo de abundancia de decapoditos está representado exclusivamente por ejemplares *subrugosa*, mientras que en 2010 el mismo está dominado por decapoditos del morfo *gregaria*. Los mecanismos que determinan la expresión del morfotipo en esta especie son desconocidos, pero podrían estar relacionados con la disponibilidad de

sustratos y alimento (Williams 1973). La aparición del morfotipo *gregaria* en el Golfo San Jorge en años recientes es coincidente con un aumento de la productividad, lo que determinaría que las larvas permanezcan más tiempo en la columna de agua, aprovechando las condiciones alimenticias favorables (Varisco y Vinuesa 2010). Los resultados aquí obtenidos brindan soporte a esta hipótesis, dado que las muestras que corresponden al pico de abundancia de decapoditos dominado por formas *gregaria* aparece tardíamente respecto del pico de abundancia de *subrugosa* del año previo. Es interesante notar que las máximas abundancias de zoeas V no se encuentran desfasadas en estos años, por lo que las diferencias en el patrón de los decapoditos podrían deberse a una mayor duración del estadio zoea V en respuesta a variaciones en la cantidad de alimento disponible en la columna de agua. Sin embargo, ser concluyente en este punto excede los alcances de este capítulo. Teniendo en cuenta esto, futuras investigaciones tendientes a determinar los mecanismos implícitos en la expresión de los morfos, deberían centrarse en la zoea V.

Tabla 1. Longitud del caparazón y longitud total (media y desvío estándar = DE) de los distintos estadios larvales de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge. Se indica el factor de crecimiento (FC) para los diferentes estadios de muda.

| | Longitud del Caparazón | | | Longitud Total | | |
|------------|------------------------|------|--------|----------------|------|--------|
| | Media | DE | FC | Media | DE | FC |
| Zoea I | 1,41 | 0,09 | | 2,85 | 0,14 | |
| Zoea II | 1,92 | 0,12 | 36,17 | 3,44 | 0,11 | 20,70 |
| Zoea III | 2,74 | 0,12 | 42,70 | 5,00 | 0,18 | 45,34 |
| Zoea IV | 3,55 | 0,15 | 29,56 | 6,40 | 0,18 | 28,00 |
| Zoea V | 4,36 | 0,17 | 22,81 | 8,61 | 0,32 | 34,37 |
| Decapodito | 3,62 | 0,13 | -16,97 | 7,19 | 0,31 | -16,27 |

Tabla 2. Análisis de la covarianza y medias ajustadas para diferentes caracteres presentes en decapoditos de los morfotipos *gregaria* (g) y *subrugosa* (s) de *M. gregaria*. Se testea la hipótesis nula de homogeneidad de pendientes (b) y que los caracteres son similares en ambos morfos (a). F estadístico de la prueba de análisis de la varianza; P probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| Caracteres | <i>gregaria</i> | <i>subrugosa</i> | F | P |
|---|-----------------|------------------|-------|-------|
| Longitud del pedúnculo ocular (mm) | 0,80 | 0,74 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 0,55 | 0,45 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 12,61 | 0,01 |
| Ancho del pedúnculo ocular (mm) | 0,66 | 0,49 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 0,30 | 0,86 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 44,01 | <0,01 |
| Diámetro de la córnea (mm) | 0,55 | 0,58 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 3,33 | 0,07 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 0,60 | 0,43 |
| Longitud del tercer maxilipedio (mm) | 3,11 | 2,22 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 0,75 | 0,38 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 164,5 | <0,01 |
| Ancho del flagelo del tercer maxilipedio (mm) | 0,22 | 0,15 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 1,74 | 0,19 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 181,1 | <0,01 |
| Longitud de la primera espina ántero-lateral (mm) | 0,23 | 0,02 | | |
| Pendiente Ho: $b_g = b_s$ | | | 0,01 | 0,92 |
| Ordenada Ho: $a_g = a_s$ | | | 276,0 | <0,01 |

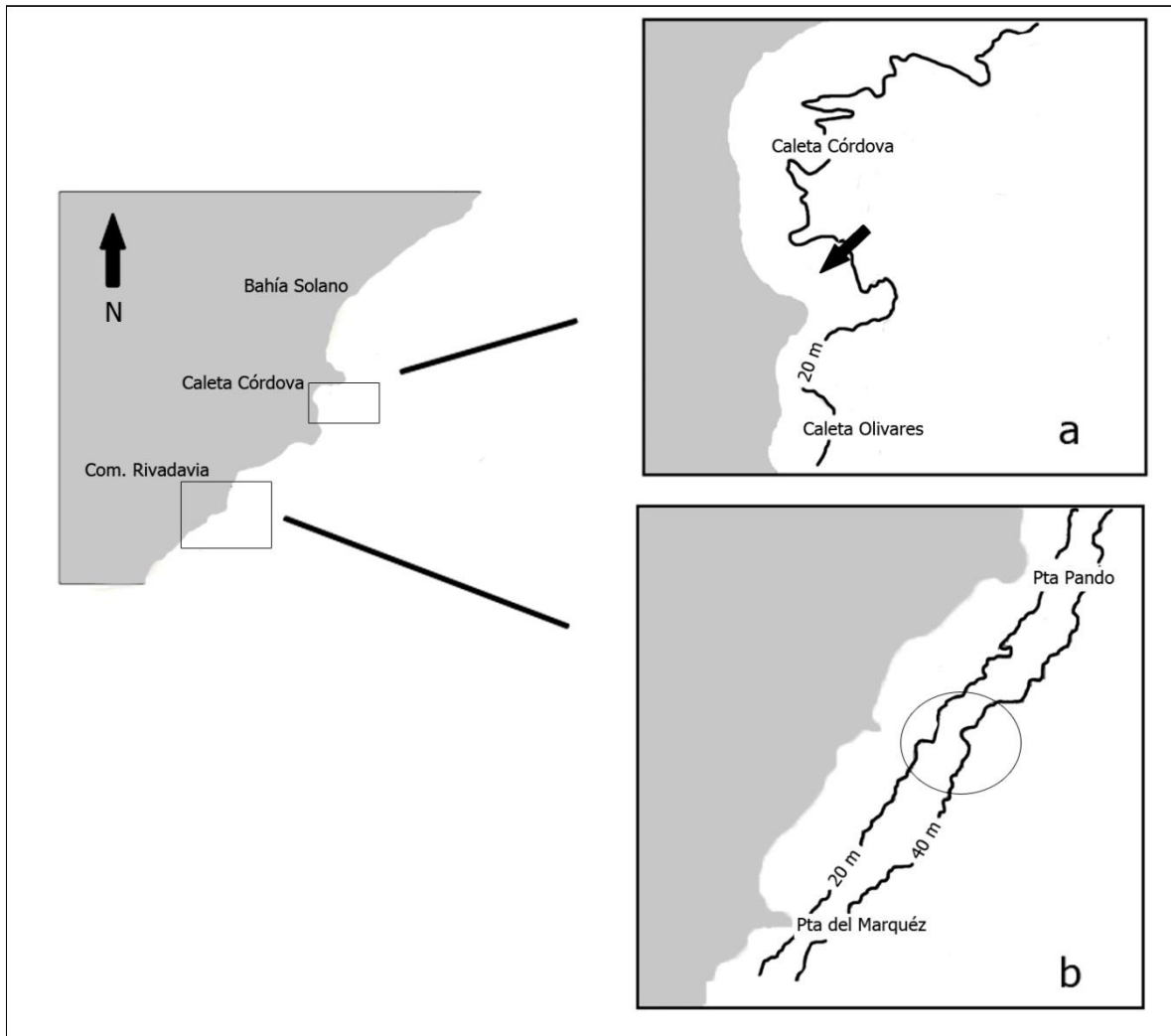


Figura 1. Detalle de los sitios donde fueron conducidos los muestreos de plancton. a- Se indica el área donde se realizaron los muestreos quincenales. b- El círculo indica el área donde se llevaron a cabo los muestreos mensuales.

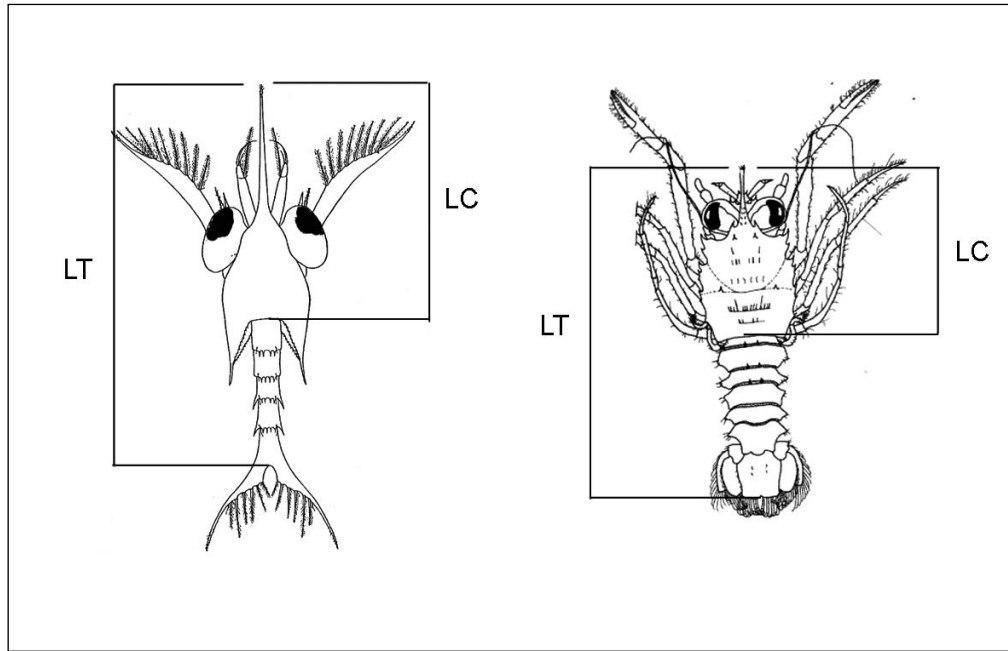


Figura 2. Medidas corporales tomadas en estadios larvales de *Munida gregaria*. LC, longitud del caparazón; LT, longitud total. Figuras modificadas de Rayner (1935) y de Roberts (1973).

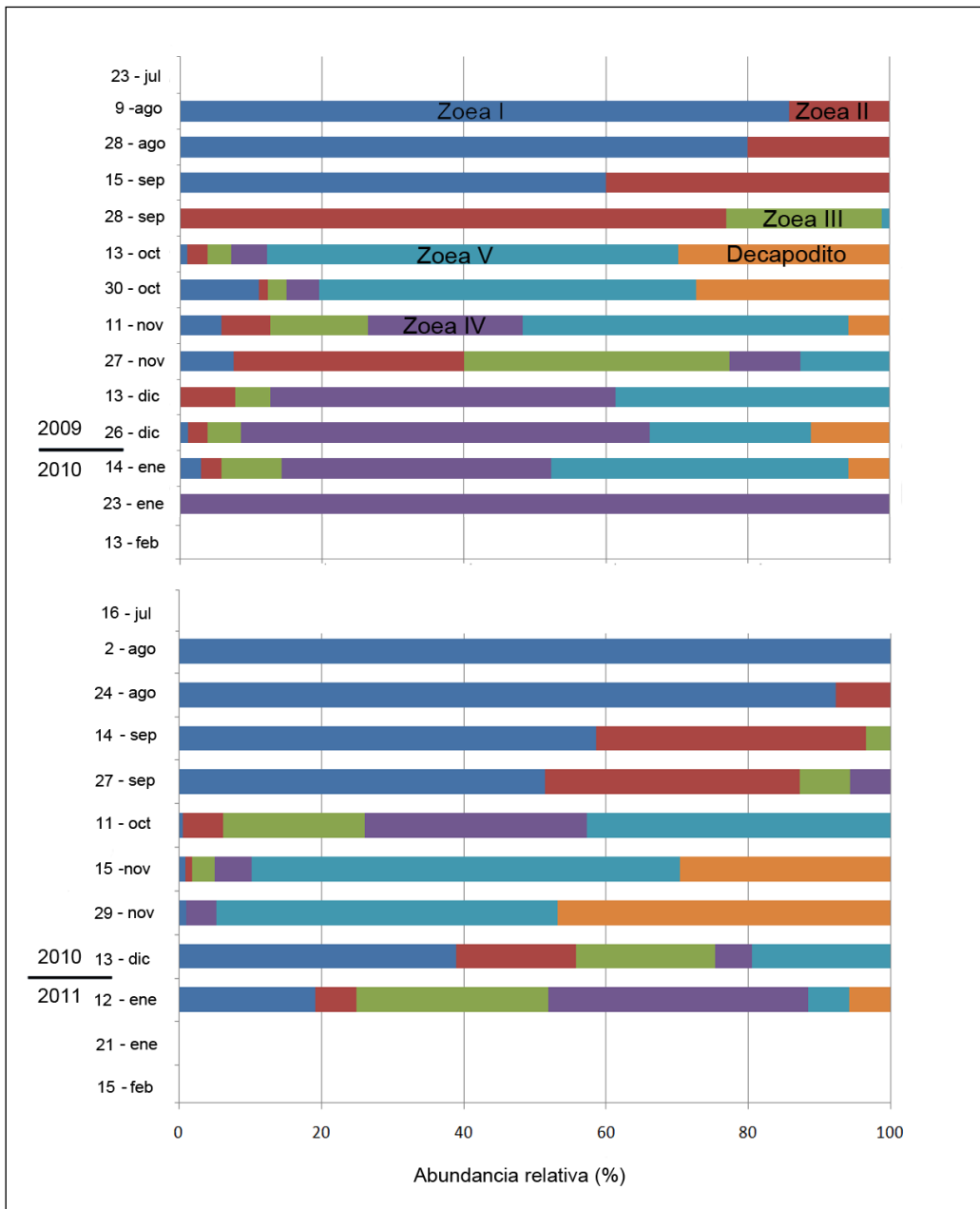


Figura 3. Abundancia relativa de los distintos estadios larvales de *M. gregaria* en el área costera central del Golfo San Jorge, para dos periodos consecutivos de ocurrencia de larvas.

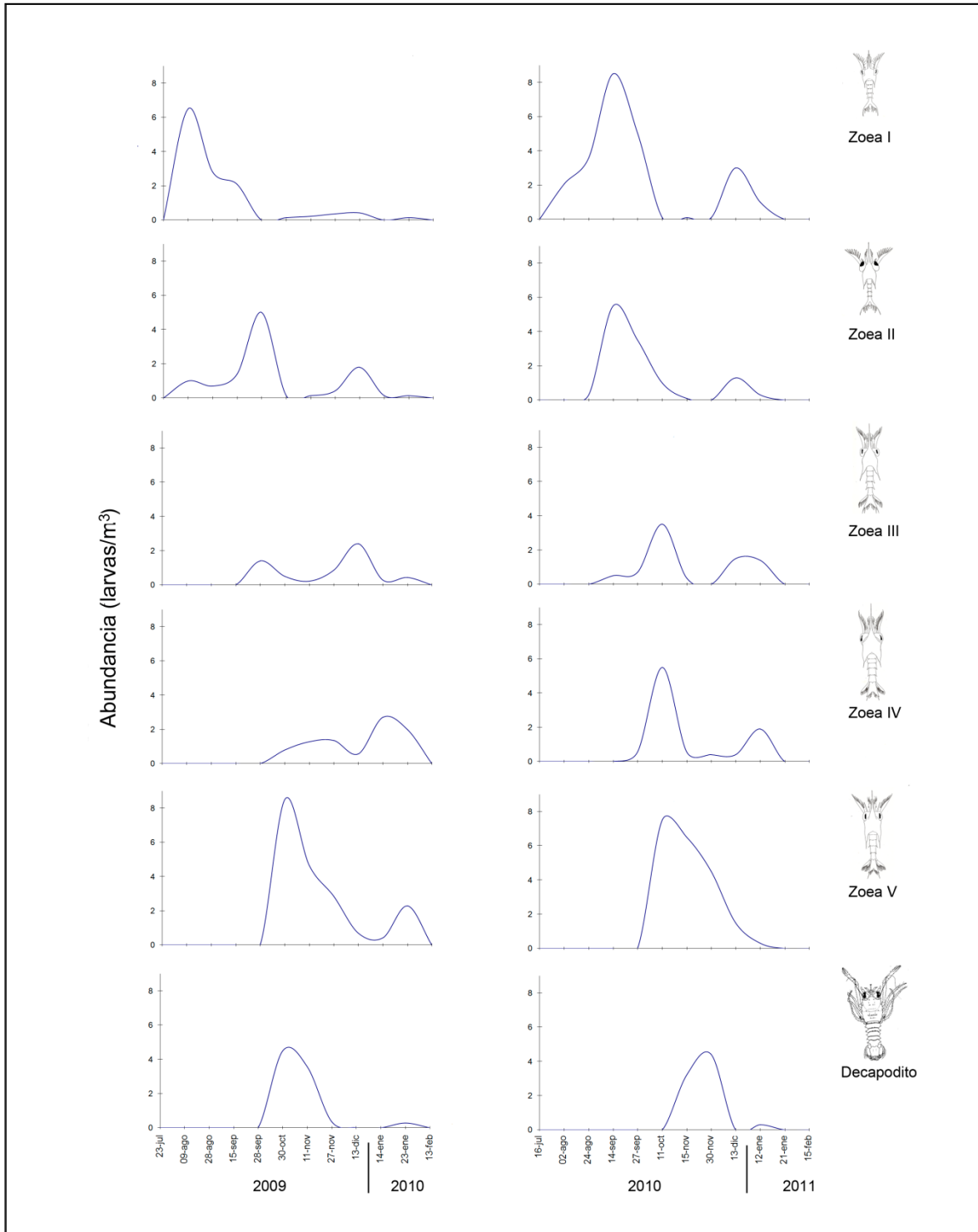


Figura 4. Abundancias de los estadios larvales de *Munida gregaria* durante dos periodos consecutivos en los que se observaron larvas de la especie en el plancton.

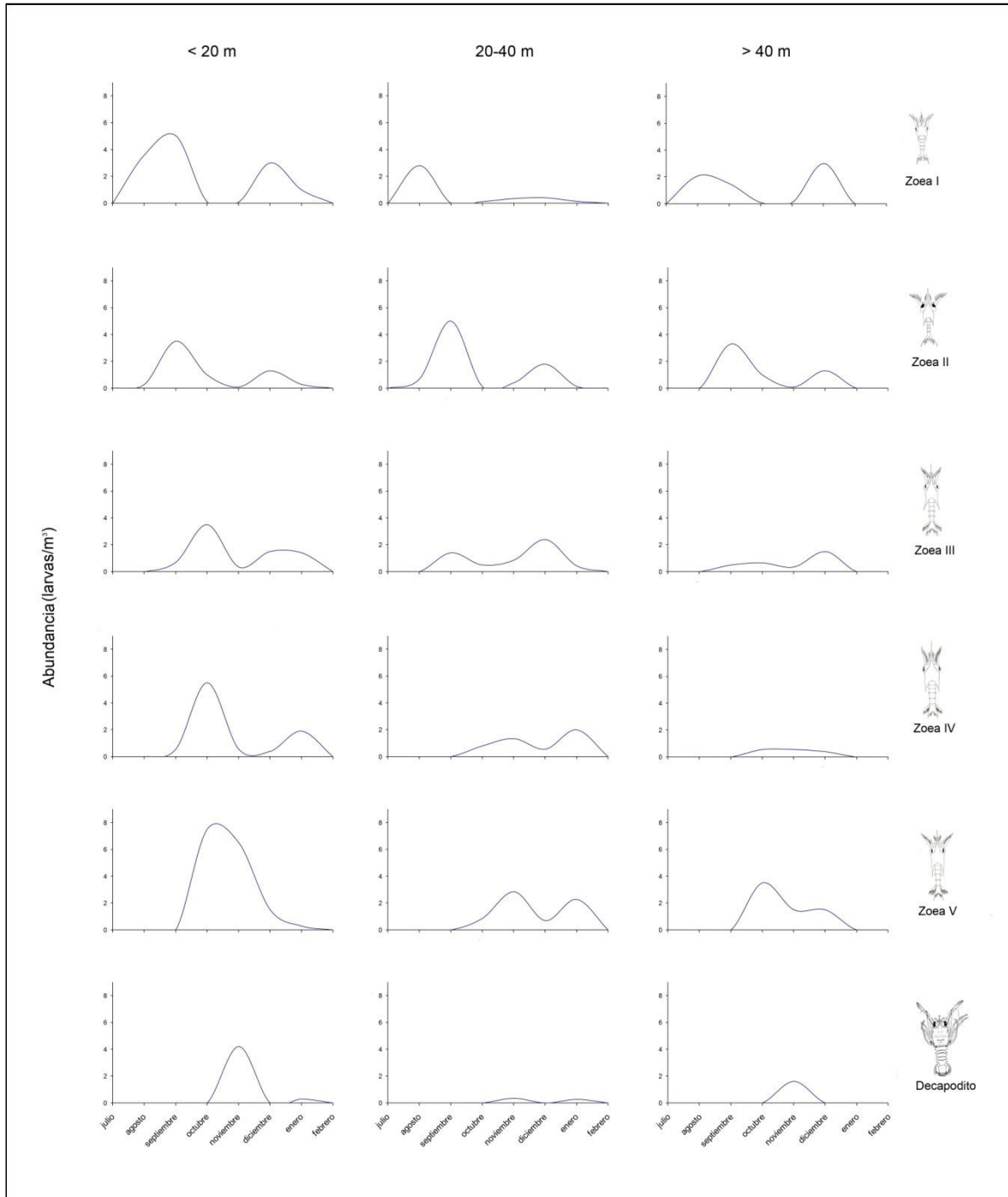


Figura 5. Estimaciones mensuales de la abundancia de larvas de *M. gregaria* en áreas con distintas profundidades en el área central del Golfo San Jorge.

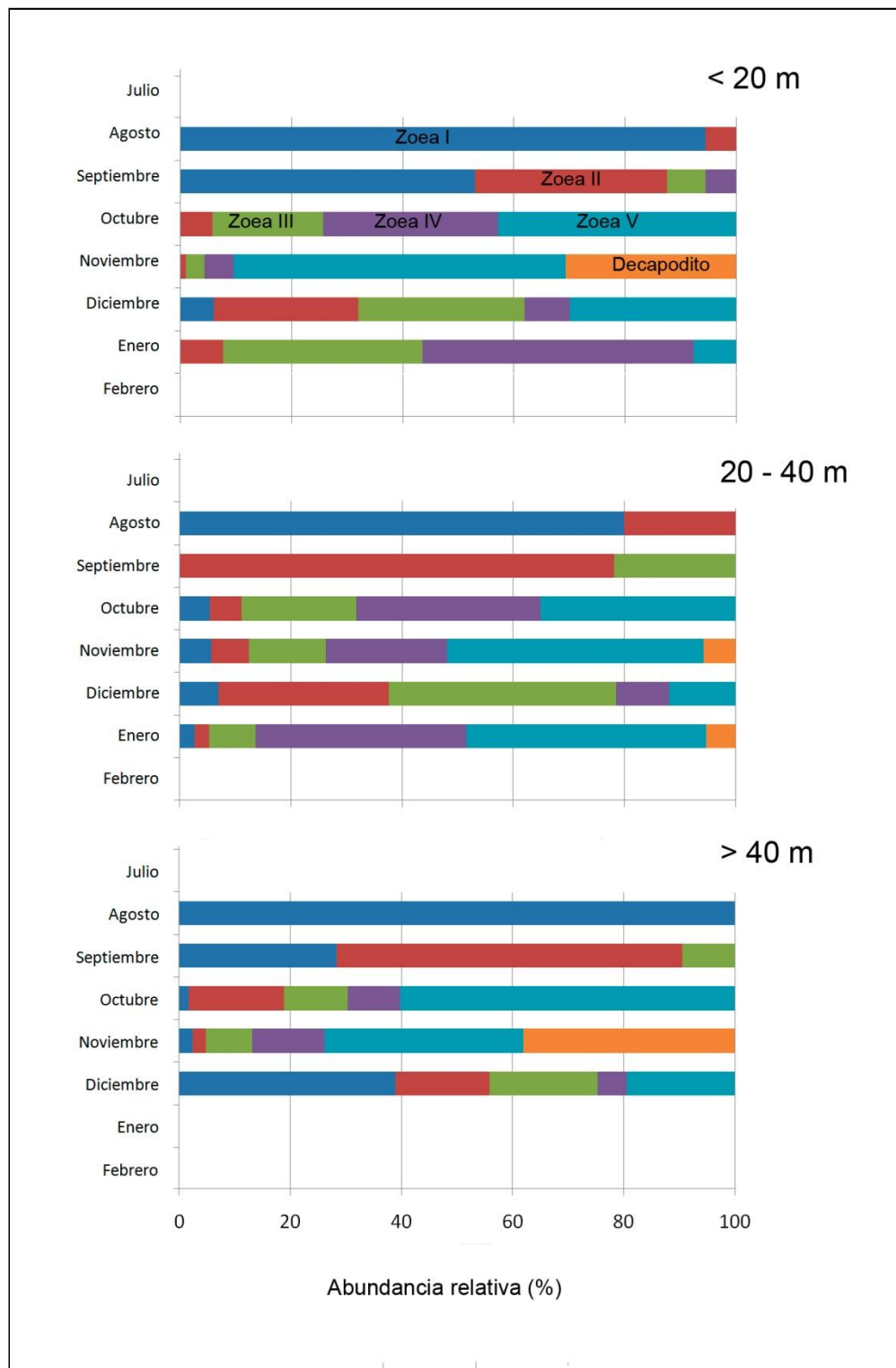


Figura 6. Abundancia relativa de los distintos estadios larvales de *M. gregaria* en áreas con distintas profundidades en el área central del Golfo San Jorge.

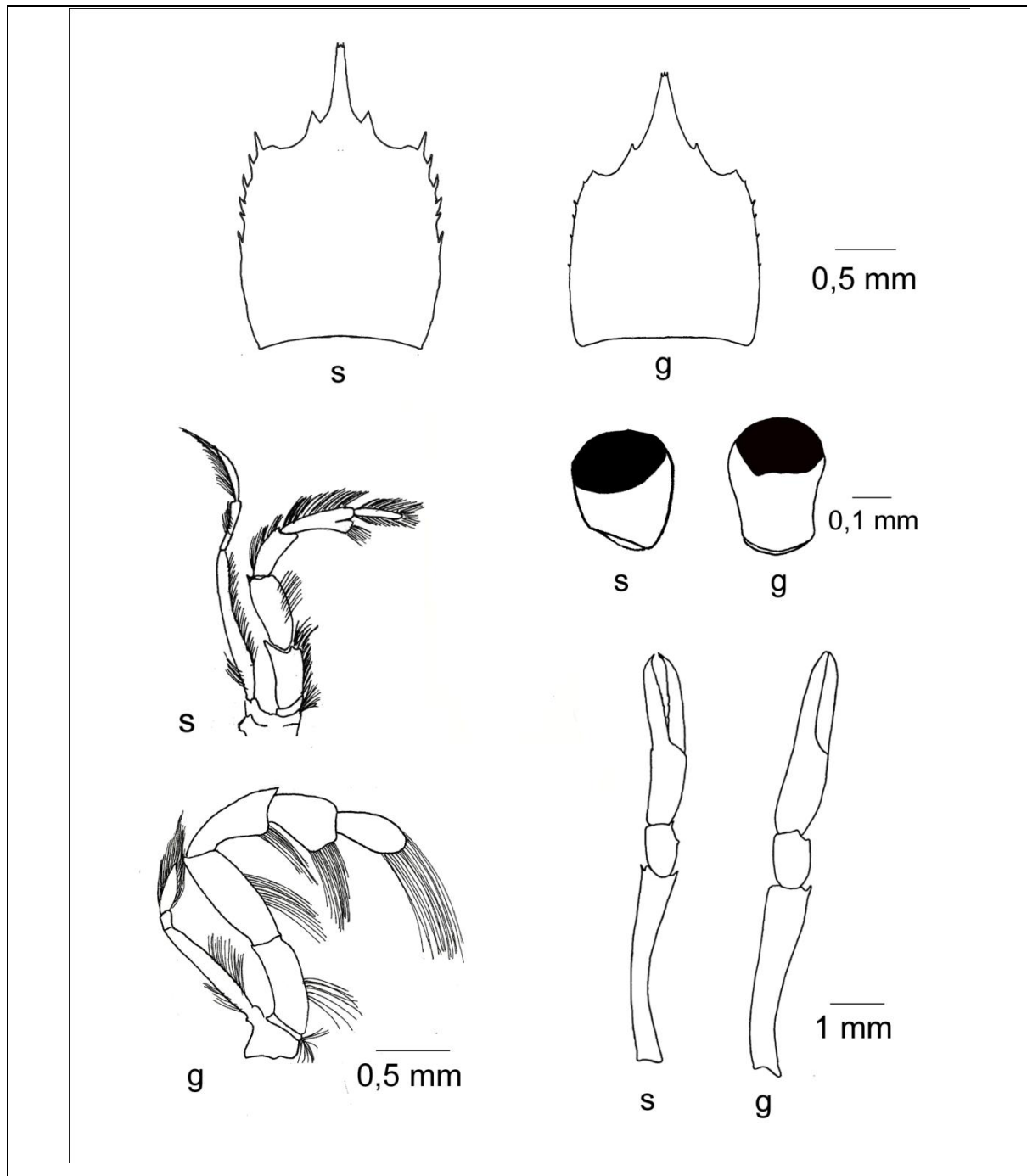


Figura 7. Caracteres morfológicos diferenciales en decapoditos de los morfos *gregaria* (g) y *subrugosa* (s).

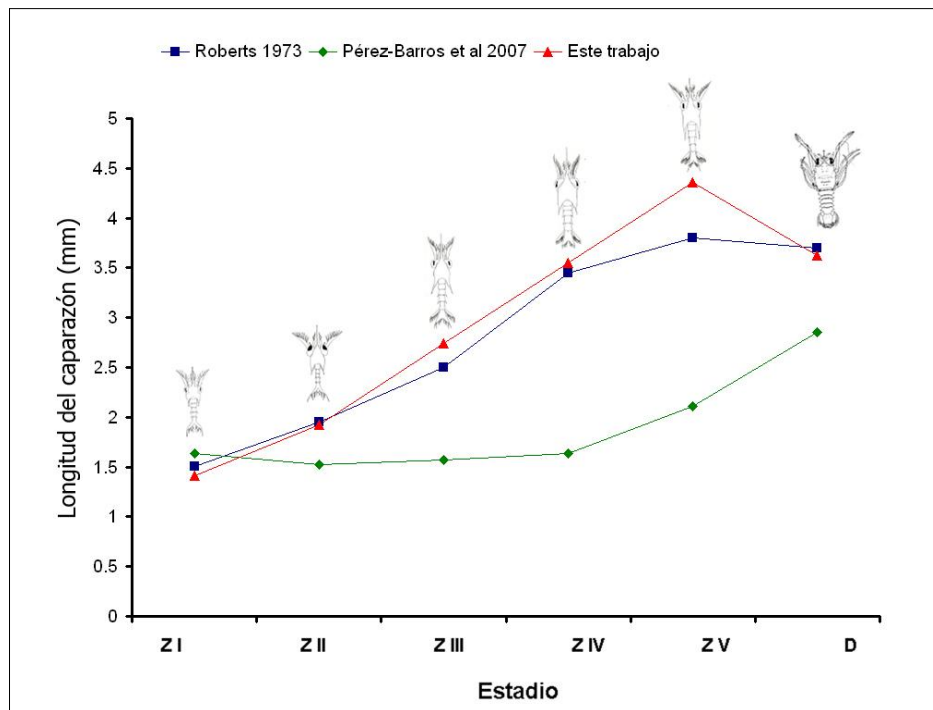


Figura 8. Longitud media del caparazón para los distintos estadios larvales de *Munida gregaria* en Nueva Zelanda (Roberts 1973), el Canal Beagle (Pérez-Barros *et al.* 2007, laboratorio) y el Golfo San Jorge. Z, zoea; D, decapodito.

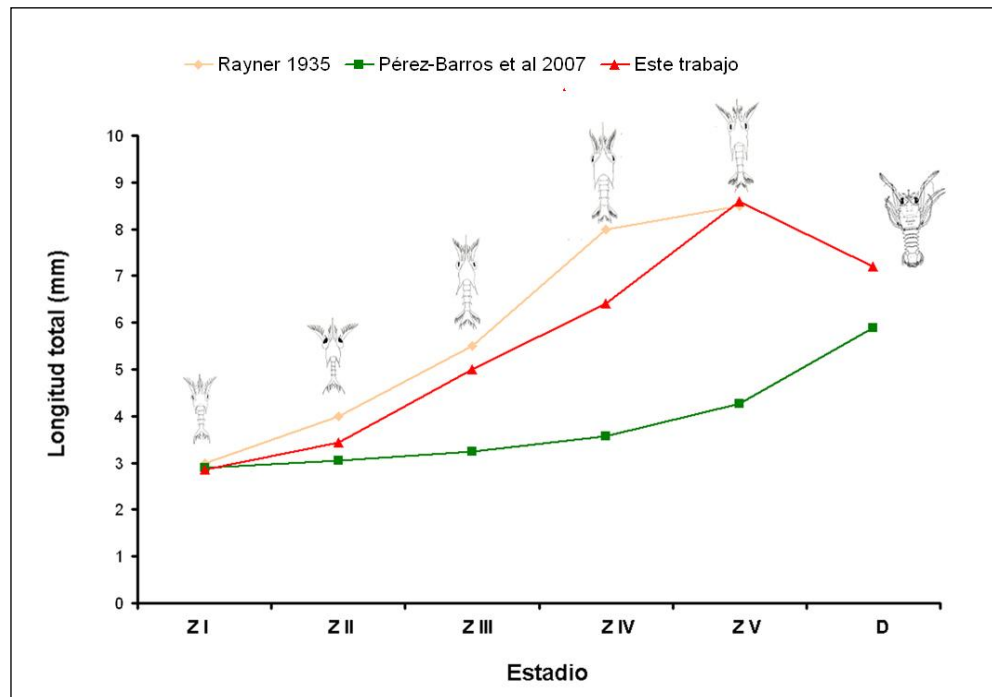


Figura 9. Longitud total para los distintos estadios larvales de *Munida gregaria* en cercanías de las Islas Malvinas (Roberts 1973), el Canal Beagle (Pérez-Barros *et al.* 2007, laboratorio) y el Golfo San Jorge. Z, zoea; D, decapodito.

Capítulo II

Ciclo de muda y crecimiento

Introducción

El crecimiento puede ser expresado como el incremento de las dimensiones de un organismo, sea la longitud, el volumen o el peso. La forma de evaluar el crecimiento más conveniente y utilizada es analizar los cambios en longitud del cuerpo. En este aspecto, el crecimiento de los crustáceos es un proceso discontinuo, caracterizado por la alternancia de periodos de muda y de intermuda (Hartnoll 1982). A pesar de este patrón de crecimiento, dos modelos básicos diferentes han sido descriptos en crustáceos: el crecimiento indeterminado, en los que el animal tiene mudas sucesivas aún luego de la madurez sexual y hasta su muerte; y el crecimiento determinado, donde las mudas cesan en forma definitiva, por lo común en una etapa con características morfológicas distintas. Dentro de estos dos modelos básicos es posible reconocer diferentes modalidades que dependen, en general, de sus características reproductivas, muy variables en los distintos grupos de decápodos.

En cada muda el animal pierde la conexión entre los tejidos vivos y la cutícula extracelular y luego absorbe agua para expandir el nuevo caparazón flexible. Posteriormente se produce el crecimiento tisular, producto del cual el agua absorbida durante la muda es remplazada por nuevas células (Chang 1995). Al calcificar el nuevo caparazón, las dimensiones del animal se mantienen constantes hasta la próxima postmuda. Sin embargo, un estiramiento del caparazón durante la intermuda ha sido observado en especies con el caparazón poco calcificado como el camarón *Crangon crangon* Bražnikov, 1907 y varios misidáceos (Mauchline 1973). El remplazo del caparazón es la manifestación más evidente del ciclo de muda, pero constituye el corolario de un largo proceso que puede demandar años (Chang 1995). Numerosos factores ambientales como la temperatura, el fotoperiodo, la disponibilidad de refugio y la provisión de alimento, regulan los ciclos de muda en las poblaciones naturales. La temperatura es el factor más importante en la regulación del crecimiento y la muda, y tiene importantes implicancias al afectar directamente el metabolismo (Conan 1985). Un incremento de la temperatura aumentaría la frecuencia de muda, mientras que tiene un efecto variable sobre el

incremento de tamaño en la misma (Hartnoll 2001). El fotoperiodo y la intensidad de luz también pueden afectar el desarrollo de la muda y el efecto de estos factores sobre la muda serían más importantes en estadios larvales (Chang 1995). La disponibilidad de sustrato o refugio, puede actuar como una señal ambiental para inducir la muda en la langosta *Jasus edwardsii* (Hutton 1875) y en *Cancer magister* Dana, 1852 (James *et al.* 2001). Así también, el incremento de CO₂ atmosférico y la consecuente acidificación del agua de mar conllevan un decrecimiento de la tasa de saturación de CaCO₃ (Feely *et al.* 2004) y ésta puede afectar también la frecuencia de muda. Experiencias llevadas a cabo en los camarones *Penaeus monodon* Fabricius, 1798, *Litopenaeus occidentalis* (Streets, 1871) y *Palaemon pacificus* (Stimpson, 1860) sustentan esta hipótesis (Wickins 1984, Kurihara *et al.* 2008).

La información sobre los patrones de crecimiento en Anomura es escasa (Hartnoll 1985). La única generalidad posible es que presentan un crecimiento de tipo indeterminado, lo cual implica que destinan recursos al crecimiento durante toda su vida (Hartnoll 1982). Los estudios realizados en galateidos muestran que existe una sincronización del ciclo de muda con la reproducción, en el cual las hembras mudan luego de la liberación de las larvas y, en general, los machos presentan un periodo de muda menos marcado, comenzando a mudar antes que las hembras (Brinkmann 1936, Hartnoll *et al.* 1992, Gramito y Frogliá 1998, Thiel y Lovrich 2011). En *Munida gregaria* también se observó que, en el Canal Beagle, las hembras comienzan a mudar luego de la eclosión de las larvas, en tanto los machos lo hacen más tempranamente (Tapella 2002).

El problema que surge en el estudio del crecimiento en crustáceos es que durante la muda se pierden todas las estructuras rígidas que permitirían la estimación de la edad. Se han desarrollado métodos como el seguimiento de los estadios modales en el tiempo, la marcación de animales o la cuantificación de lipofuscinas (Chang *et al.* 2012), pero estos métodos tienen limitaciones. El crecimiento de *M. gregaria* en el Estrecho de Magallanes fue analizado a través de la distribución de tallas (Rodríguez y Bahamonde 1986, Alarcón *et al.* 2003). En el Canal Beagle, el crecimiento fue estudiado combinando datos de la distribución de tallas en la población natural con valores de incremento obtenidos en laboratorio (Tapella 2002). En el Golfo San Jorge se carece de información referida al crecimiento de la especie. Además, teniendo en cuenta los casi 10° de latitud que separan al Golfo San Jorge de las poblaciones más australes mencionadas y considerando en el efecto de la temperatura sobre el crecimiento de los crustáceos (Kurata 1962, Hartnoll

2001), es de esperar que el modelo de crecimiento de la especie en el golfo difiera del observado en dichas poblaciones. Por ello, se plantea como objetivo general de este capítulo describir el crecimiento y ciclo de muda de la langostilla *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge. Los objetivos específicos son:

- 1- Determinar el/los periodo/s de muda de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge.
 - 1.1- Analizar variaciones en el ciclo de muda relacionadas con la talla y el sexo de los ejemplares de *M. gregaria*.
- 2- Evaluar el crecimiento de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge.
 - 2.1- Determinar la talla media del primer estadio postlarval de *M. gregaria*.
 - 2.2- Determinar la frecuencia de muda para distintos intervalos de talla de *M. gregaria*.
 - 2.3- Determinar el incremento por muda para distintos intervalos de talla de *M. gregaria*.
 - 2.4- Evaluar variaciones en la frecuencia de muda y el incremento por muda respecto del sexo de las langostillas
 - 2.5- Estimar el número de estadios modales a partir de la distribución de tallas de la población de *M. gregaria*.
 - 2.6- Estimar la edad de primera madurez sexual de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge.
 - 2.7- Estimar de forma indirecta la longevidad de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge.

En el presente capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

- ✓ Los ejemplares adultos mudan con una frecuencia bianual.
- ✓ La especie alcanza la madurez sexual en el primer año de vida.
- ✓ En el Golfo San Jorge, la especie tiene una longevidad inferior a la observada en poblaciones más australes.

Materiales y métodos

Muestreos

Los decapoditos empleados para determinar la talla del primer estadio postlarval (CI) fueron recolectados según los procedimientos indicados en el Capítulo I.

En el periodo junio de 2008 – diciembre 2009 se realizaron muestreos mensuales utilizando una red de arrastre de fondo de 2 m de boca con una malla de 20 mm en la manga y 10 mm en la bolsa. Adicionalmente, se muestrearon ejemplares obtenidos como fauna acompañante en lances de pesca de la flota costera. Una fracción de las capturas fue transportada viva hasta el laboratorio para analizar el estado de muda a través de la anatomía del flagelo del segundo maxilipedio y conducir los ensayos de incremento por muda. El resto de la captura fue fijada en formol 5 % en agua de mar, para análisis posteriores varios.

Procedimientos de laboratorio

Talla del primer estadio juvenil

Para determinar la talla del primer estadio juvenil (CI), 30 decapoditos de la especie fueron submuestreados de las muestras de plancton (capítulo I) y transportados vivos hasta el laboratorio. Los decapoditos fueron colocados en acuarios individuales de 400 cm³ con temperatura (8°C) y fotoperiodo (12 hs) ajustados a las condiciones ambientales. Los animales fueron alimentados con larvas *nauplius* de *Artemia persimilis* (Vitafish®) y alimento comercial para peces en pellets (Vitafish®). El agua fue remplazada dos veces por semana. Luego de la muda, en los CI se registró la longitud del caparazón desde el margen orbital posterior hasta la línea posterior media del caparazón. Para ello se utilizó un microscopio estereoscópico provisto de un ocular graduado ($\pm 0,01$ mm).

Ciclo de mudas y frecuencia de muda

El ciclo de muda de la población fue analizado mensualmente. Se seleccionaron 20 ejemplares de cada sexo correspondientes a los siguientes intervalos de talla empleados por Tapella (2002): (a) menores de 11 mm de longitud del caparazón (LC), (b) mayores de 11 mm y menores de 16 mm de LC y (c) mayores de 16 mm de LC. La longitud del caparazón fue medida desde el margen orbital posterior hasta el margen posterior medio del caparazón. Esta medida fue tomada con un calibre digital ($\pm 0,01$ mm). El sexo de los

individuos fue determinado por la ausencia o presencia de pleópodos en machos y hembras, respectivamente. Los estadios de intermuda se evaluaron mediante dos metodologías; la primera de ellas se basa en la dureza y coloración del exoesqueleto y la presencia de epibiosis, según una escala propuesta en la centolla (Vinuesa 1982) y adaptada para la especie:

- ✓ Postmuda (P): caparazón de color rojo brillante, blando y sin calcificar.
- ✓ Postmuda tardía (PT): caparazón rojizo, duro y sin epibiosis.
- ✓ Intermuda (IM): caparazón duro, rojizo o marrón rojizo. En general, con briozoos en caparazón y apéndices.
- ✓ Premuda (PM): caparazón duro color marrón rojizo, con el nuevo caparazón en formación debajo.

El segundo método se basa en la observación de los cambios en el extremo distal del flagelo del exopodito del segundo maxilipedio (Figura 1) y permite reconocer mejor los estadios próximos a la muda. Los animales empleados en esta actividad se mantuvieron vivos. A los ejemplares seleccionados se les extrajo el flagelo del exopodito del segundo maxilipedio y se observó bajo microscopio, definiendo los estadios intermuda según la escala propuesta por Tapella (2002):

- ✓ Postmuda: ejemplares con la epidermis cercana a la cutícula fina del caparazón. Pocos cromatóforos visibles. Presentan una mancha oscura longitudinal.
- ✓ Intermuda: ejemplares que no presentan retracción de la epidermis; la cutícula es de espesor normal, con varios cromatóforos visibles.
- ✓ Premuda temprana: animales que presentan la epidermis retraída en el extremo distal.
- ✓ Premuda avanzada: los flagelos presentan la epidermis retraída con las nuevas sedas en papilas o levemente extruídas.
- ✓ Muda: las nuevas sedas se encuentran completamente proyectadas fuera de las papilas y con bárbulas visibles.

Incremento por muda y frecuencia de muda en juveniles

Para determinar el incremento por muda, ejemplares de la especie fueron mantenidos vivos en acuarios de 6 l, en condiciones controladas de temperatura, salinidad y aireación.

Los acuarios están provistos de tabiques plásticos de red que permiten el movimiento del agua y mantienen aislados a los individuos (Figura 2). Los animales fueron alimentados *ad libitum* tres veces por semana empleando isópodos del género *Exosphaeroma*. Se realizaron cambios totales de agua una vez por semana. Se registró la LC antes y después de la muda, transcurridos 5-7 días desde la muda para permitir el endurecimiento y estabilidad de la talla del individuo. Estas dimensiones fueron medidas en aquellos individuos que mudaron dentro de los primeros 20 días de cultivo. De esta manera se minimizó el posible efecto del cautiverio en el incremento por muda, que ha demostrado ser una causa de variabilidad en la talla final de los animales. Los valores de LC previos (LC_{pre}) y posteriores (LC_{pos}) a la muda fueron empleados para calcular el incremento bruto (IB) y el incremento relativo (IR) según las siguientes fórmulas:

$$IB = LC_{pos} - LC_{pre}$$

$$IR = (LC_{pos} - LC_{pre}) / LC_{pre}$$

Se calculó también el crecimiento por muda según el método de Hiatt (Kurata 1962) que analiza la relación lineal entre la LC de postmuda y la LC de premuda.

Luego de la muda, los animales menores de 11 mm de LC, en los que se presume un periodo corto de intermuda, fueron mantenidos vivos hasta la próxima muda, a fin de estimar la frecuencia de muda.

Distribución de frecuencia de tallas

Se registró la LC y el sexo en los individuos de muestras fijadas. La estimación del número de estadios modales a partir de la distribución de tallas de la población se realizó en muestras obtenidas con red de arrastre de fondo. Para ello se aplicó el método de Bhattacharya, empleando el programa *FISAT II*, *FAO ICLARM Stock Assessment Tools* (Gayanilo *et al.* 2005). Los parámetros de crecimiento fueron calculados usando la rutina *ELEFAN* (*Electronic Length Frequency Analysis Method*) (Pauly y David 1981). Para estimar la edad de primera madurez sexual, se combinaron las tallas de madurez informadas por Vinuesa (2007) y la progresión de los estadios modales. La longevidad fue estimada en forma indirecta a partir de integrar la información de frecuencia de muda, incremento por muda y estructura de tallas de la población.

Resultados

Ciclo de mudas y frecuencia de muda

Los ejemplares menores de 11 mm de LC de ambos sexos presentaron actividad de muda durante un extenso periodo; esta actividad fue máxima en los meses de verano y decreció paulatinamente hasta el invierno. En los meses de julio-septiembre se observó una fracción importante de animales en intermuda. En febrero, más de 80% de los ejemplares de este intervalo presentaron actividad de muda. En animales > 11 mm de LC, la actividad de muda se incrementó luego del periodo de portación de huevos (junio-noviembre); siendo este periodo el de mayor actividad de muda del año. Las langostillas con tallas mayores a 11 mm de LC mostraron un incremento en la actividad de muda en marzo-abril. Los animales con LC > 16 mm que presentaban actividad de muda en marzo-abril corresponden mayoritariamente a langostillas con LC menores a 20 mm. La alta proporción de machos de tallas intermedias en premuda durante el mes de octubre sugiere que los machos mayores de 11 mm de LC comenzaron a mudar más tempranamente, luego del periodo en que las hembras portan huevos (Figura 3).

Los resultados obtenidos a partir del análisis de las variaciones en la coloración, dureza y epibiosis del caparazón son consistentes con el ciclo obtenido al analizar los cambios en la epidermis. En langostillas menores de 11 mm de LC no fue posible discriminar los estadios de muda a partir del aspecto general del caparazón. Los animales mayores de 11 mm de LC que aparecen blandos y aplastados en las muestras fijadas son asignados al estadio muda (Figura 4).

Los CI mantenidos en laboratorio volvieron a mudar al cabo de 20 días en promedio. Los ensayos de laboratorio mostraron que la duración del periodo de intermuda en ejemplares con tallas menores a 11 mm de LC aumenta conforme crecen los animales (Figura 5).

Incremento por muda

El incremento por muda de *M. gregaria* estuvo afectado por la talla y el sexo de los ejemplares. Las regresiones lineales entre la LC de premuda y las variables incremento bruto e incremento relativo, muestran cambios en torno a los 13 mm de LC. De acuerdo al criterio de Hiatt, las langostillas con tallas < 13 mm de ambos sexos presentaron crecimiento alométrico positivo ($b > 1$). Por encima de esta talla las hembras tuvieron

crecimiento alométrico negativo ($b < 1$), mientras que el crecimiento es isométrico ($b = 1$) en los machos con tallas > 13 mm de LC (Tabla 1) (Figura 6).

El IB varió según la talla y el sexo de los ejemplares. El IB aumentó con la talla hasta los 13 mm de LC aproximadamente, para machos y hembras. Por encima de esta talla, no se observó un efecto de la talla de premuda (LC_{pre}) sobre el IB de los machos; el incremento promedio en este intervalo fue de 0,79 mm. En las hembras > 13 mm de LC, el IB estuvo correlacionado negativamente con la talla y el incremento promedio fue de 0,61 mm (Tabla 2) (Figura 7).

No se obtuvieron regresiones significativas para el IR al discriminar langostillas mayores y menores de 13 mm de LC. El IR es máximo en animales juveniles, donde los animales pueden incrementar más del 20 % de su tamaño en cada muda. En tallas mayores el IR decrece según un modelo exponencial, tanto en machos como en hembras (Figura 8). Las curvas de regresión LC_{pre} - IR fueron linearizadas (\log_{10}) para realizar la comparación entre sexos, y no se observaron diferencias en el IR entre ambos sexos (Tabla 3).

Distribución de frecuencia de tallas

El primer estadio juvenil (CI) de *Munida gregaria* no fue detectado en muestras de campo, pero fue obtenido en laboratorio luego de la muda de los decapoditos. El CI tiene una talla media de 2,45 mm de LC; ($DE = 0,17$). No se realizó la determinación del sexo en los animales de esta clase modales.

En las muestras de campo, se reconocieron 18 estadios modales para los machos (Figura 9) y 19 para las hembras de *M. gregaria* (Figura 10). Para ambos sexos, ocho clases modales quedan comprendidas dentro del primer año de vida postlarval. En enero y marzo, se puede discriminar dos modas correspondientes a la clase anual de edad 0+.

Combinando la distribución de tallas con los datos de frecuencia de muda e incrementos, se propone el modelo de crecimiento que se detalla en la Tabla 4. A juzgar por los incrementos observados en los primeros estadios juveniles, el primer estadio modal observado en las muestras de campo correspondería a la clase modal III. Es interesante notar que la talla del estadio IV de los machos es superior a la observada en las hembras. Por ello, la diferencia de talla entre los estadios IV y V de la distribución de tallas de los machos podría estar subestimada. La distribución de frecuencias de las clases modales de mayor tamaño (> 20 mm LC) respondería a una frecuencia de muda anual para las langostillas de estas tallas. Los machos de la especie podrían vivir hasta 8 años en el Golfo

San Jorge, mientras que la longevidad de las hembras es estimada en 9 años. Sin embargo, si se considera una frecuencia de muda bianual para los ejemplares adultos la longevidad sería de 6 y 7 años para machos y hembras, respectivamente.

Discusión

El crecimiento es un proceso regulado por factores ambientales como la temperatura, fotoperiodo, disponibilidad de alimento y dependiente de procesos intrínsecos del animal como acumulación de reservas, control endócrino y asignación de recursos. La temperatura es el factor ambiental más importante en la regulación del crecimiento en crustáceos. En éstos, el incremento de la temperatura dentro de ciertos rangos puede acortar el periodo de intermuda y, en algunas especies, aumentar el incremento por muda (Hartnoll 2001). Teniendo en cuenta esto, son esperables variaciones latitudinales y ajustes locales en la frecuencia y el incremento por muda en especies con una amplia distribución latitudinal. Williams (1980) observó que juveniles pelágicos de *Munida gregaria* mudan dos veces en un periodo de 120 días. En el Canal Beagle, donde las temperaturas varían entre 5,4°C y 9,8°C, las langostillas con tallas menores de 11 mm de LC mudaron con una frecuencia de 60 días aproximadamente, considerando una frecuencia de muda uniforme para todo el intervalo (Tapella 2002). Sin embargo, este mismo autor describe nueve clases modales para el primer año, las cuales son consecuentes con los incrementos observados y determinarían una mayor frecuencia de muda en esa localidad. En este trabajo se determinó una frecuencia de muda inferior para las tallas más pequeñas del intervalo < 11 mm LC. Los CI mantenidos en laboratorio mudan a CII al cabo de 16 días en promedio, mientras que el periodo de intermuda en animales con tallas próximas a 5 mm LC fue de 30 días aproximadamente. En los ejemplares de mayor tamaño de este intervalo la frecuencia de muda fue de 50-60 días. Estos resultados sugieren que: (a) las frecuencias de muda observadas por Williams (1980) y Tapella (2002) corresponderían a frecuencias para estadios juveniles avanzados y (b) en el Golfo San Jorge, donde las temperaturas superficiales oscilan entre 4°C y 19°C en promedio, luego del asentamiento (noviembre/diciembre), los estadios juveniles mudarían siete veces hasta junio-julio, cuando se observó una merma en la actividad de muda, la cual se incrementa nuevamente en octubre. Estos resultados son consistentes con la progresión de los estadios modales

observada, en la que se identifican ocho clases modales para el periodo que abarca desde noviembre-diciembre hasta junio-julio. Es interesante notar que, si se consideran los primeros ocho meses luego del asentamiento y a partir de los datos de la distribución de tallas, el número de mudas (siete) es similar en las poblaciones del Canal Beagle y el Golfo San Jorge. Por ello, el hecho que la talla alcanzada por los ejemplares de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge en el primer año de vida es mayor a la informada para el Canal Beagle (Figura 11), se debería a diferencias en el incremento por muda y no en la frecuencia de mudas. En consecuencia, los valores de incremento por muda en estadios juveniles son levemente mayores en el golfo respecto del Canal Beagle.

Un crecimiento rápido determina que el tiempo requerido para alcanzar un determinado estadio del ciclo de vida sea menor (Hartnoll 2001). La edad en que un organismo alcanza la madurez sexual tiene un papel central en su historia de vida, ya que las presiones de selección cambian drásticamente. En galateidos, la edad (talla) en que las langostillas alcanzan la madurez sexual gonadal es similar en ambos sexos y está relacionada con la longevidad de la especie. La tendencia observada es que las especies más longevas requieren un mayor tiempo para llegar a la talla de madurez (Thiel y Lovrich 2011). Así también, la selección de la edad de madurez depende del balance costo-beneficio de comenzar la reproducción a esta edad, lo cual está afectado por las condiciones locales (Stearns 1992, Ramírez-Llodra 2002). En poblaciones más australes, la langostilla *M. gregaria* alcanza la madurez en su segundo año de vida, lo cual está principalmente determinado por un crecimiento más lento (Rayner 1935, Rodríguez y Bahamonde 1986, Tapella 2002). Teniendo en cuenta que en el Golfo San Jorge las hembras de *M. gregaria* alcanzan la madurez gonadal entre 9 y 12 mm de LC y en tanto los machos lo hacen entre 6 y 8 mm de LC (Vinuesa 2007), las tallas alcanzadas por los animales de edad 0+ sugieren que la especie alcanza la madurez sexual en el primer año de vida postlarval. Ejemplares de edad 0+ mantenidos en laboratorio desde abril a octubre muestran oocitos vitelogénicos bien desarrollados y espermatozoides en el vaso deferente (Vinuesa, inédito). La existencia de hembras ovígeras con tallas asignables a esta clase anual (véase Capítulo III) confirma que las hembras efectivamente se reproducen en el primer año. En el caso de los machos, si bien presentan gónadas maduras, se desconoce si éstos participan de apareamientos ya que los mecanismos implícitos en la selección de parejas en langostillas son desconocidos (Pérez-Barros *et al.* 2010, Thiel y Lovrich 2011).

En el Golfo San Jorge, la inversión en la producción de gametos tiene importantes implicancias en el crecimiento de la especie hacia el final del primer año de vida luego del asentamiento. De acuerdo con Hartnoll (1985) la inversión de energía en reproducción restringe el crecimiento dado que: (a) implica una reducción de los recursos disponibles para el crecimiento, (b) la incubación puede prolongar el periodo de intermuda en las hembras y (c) el comportamiento durante la incubación puede dificultar la alimentación. La disminución de la actividad de muda observada en invierno en ejemplares juveniles estaría relacionada con la derivación de energía a la reproducción y no con el descenso de la temperatura durante esta estación. En el Canal Beagle, donde los organismos menores de 11 mm de LC no se reproducen, éstos presentan actividad de muda todo el año, incluso durante el invierno (Tapella 2002). En el Golfo San Jorge se observa claramente, en términos generales, un periodo de asignación de recursos a la función de crecimiento (noviembre/diciembre-junio/julio), seguido de un periodo de asignación a la función reproductiva (agosto-octubre), para reanudar la muda inmediatamente después. Sin embargo, es probable que sólo una fracción de esta clase anual efectivamente destine recursos a la reproducción, ya que se observó actividad de muda en animales de este intervalo de tallas durante los meses de apareamiento. Es posible que una parte de la fracción de la clase anual que no se reprodujo, tenga suficientes recursos disponibles para explicar la ocurrencia de eventos de mudas con una frecuencia e incrementos similares a los observados en juveniles; y que esto determine la superposición de varias modas al final del primer año de vida poslarval, como se observa en la distribución de tallas. El hecho de que una fracción de la clase de edad 0+ se reproduzca determina una variación en la asignación de recursos dentro de la misma, que es consistente con la distribución bimodal de los estadios larvales (véase Capítulo I) y de la clase 0+ observada en los meses de enero (clases III y IV) y marzo (clases VI y VII). Los animales de la moda de mayor tamaño comenzarían tempranamente su maduración gonadal en detrimento de un aumento de talla en las mudas posteriores.

Machos y hembras juveniles de varias especies de decápodos no muestran diferencias en el crecimiento ya que no tienen que derivar recursos a la reproducción. Gramito y Frogliá (1998) indican que el crecimiento de *M. intermedia* en ejemplares de tallas entre 5 y 11 mm de LC es similar en ambos sexos. En *M. gregaria* no se observaron diferencias en el patrón de crecimiento de machos y hembras juveniles en cercanías de las Islas Malvinas, Nueva Zelanda (Rayner 1935) y en el Canal Beagle (Tapella 2002). El

ciclo de muda, las tallas modales y los parámetros empleados para caracterizar la muda de la langostilla en el Golfo San Jorge no muestra diferencias entre machos y hembras con tallas < 11 mm de LC. Teniendo en cuenta que, como ya se mencionó, las hembras pueden invertir en reproducción, la asignación de recursos para la producción de huevos y la incubación pueden limitar los recursos disponibles para las hembras en el evento de muda posterior (octubre-noviembre). En relación con esta afirmación, las diferencias en las tallas modales de machos y hembras aparecen los estadios modales IX-XX de la distribución de frecuencias de tallas, los cuales comprenden tallas hacia el final del primer año de vida luego del asentamiento.

Las especies de decápodos de aguas templado-frías muestran un modelo estacional de muda. Una marcada estacionalidad de la actividad de muda ha sido descrita en adultos de los anomuros *Lithodes santolla* (Molina, 1862), *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1847) en los canales fueguinos y de *Pleuroncodes monodon* y *Cervimunida johni* Porter 1903 en la costa chilena (Lovrich y Vinuesa 1995, Palma y Arana 1997, Lovrich *et al.* 2002). Además, en varias especies de galateidos, las hembras maduras muestran un periodo definido de muda, el cual está sincronizado con la reproducción. Las hembras de *Cervimunida johni*, *Munida sarsi*, *M. intermedia* y *M. tenuimana* mudan luego de la incubación de los huevos. En los machos de estas especies el periodo de muda es más amplio y en general comienzan a mudar antes que las hembras (Brinkmann 1936; Hartnoll *et al.* 1992, Wolf y Aroca 1995, Gramitto y Frogliá 1998). Esta última observación podría relacionarse con el mayor costo de la gametogénesis en las hembras y con el hecho que la muda no está restringida por la incubación de los huevos (Hartnoll 1985, Harrison 1990). En el Canal Beagle, los adultos de *M. gregaria* (> 13 mm) mudan principalmente en octubre y noviembre, en tanto un segundo periodo en la actividad de muda se observa en abril-mayo (Tapella 2002). De igual manera, ejemplares en premuda fueron hallados en las costas de Nueva Zelanda durante octubre-noviembre y marzo-abril (Williams 1980). Los animales maduros de *M. gregaria* presentan un ciclo de muda estacional en el Golfo San Jorge, en concordancia con las observaciones realizadas en otras localidades. Las hembras mudan en primavera luego de la eclosión de las larvas, mientras que los machos comienzan a hacerlo antes; la actividad de muda se mantiene durante todo el verano y se incrementa en el inicio del otoño.

De acuerdo con Mauchline (1977) varias especies de decápodos tienen incrementos muy bajos o nulos en mudas previas al desove. En las especies de galateidos que presentan

dos mudas por año, el incremento de los ejemplares es mayor en la muda de primavera. Esto podría estar relacionado con la inversión en gametogénesis hacia finales del verano e inicios del otoño. Las diferencias estacionales en los incrementos fueron particularmente demostradas para *M. gregaria* en el Canal Beagle (Tapella 2002). En el presente trabajo no ha sido posible comparar el incremento de tamaño entre estos periodos debido a que el número de ejemplares que mudaron en el laboratorio en primavera fue reducido. Es de esperar que el incremento en el otoño se halle limitado por la inversión reproductiva; Vinuesa (2007) ha señalado que en el Golfo San Jorge, durante abril, se observa una importante fracción de hembras adultas con los ovarios en desarrollo. Por ello, los valores de incremento por muda informados aquí para el golfo, pueden estar subestimados dado que están principalmente representados por valores de la muda de marzo-abril.

En los animales con crecimiento indeterminado, como son las langostillas, la fracción de energía asignada al crecimiento disminuye con la edad (Hartnoll 1985, Heino y Kaitala 1999, Chang *et al.* 2012). La reducción de la frecuencia de muda con la talla ha sido ampliamente registrada en decápodos y determina una reducción de la frecuencia de muda en los adultos (Hartnoll 1985, Petriella y Boschi 1997, Chang *et al.* 2012). Los adultos de la langostilla *Cervimunida johni* > 25 mm de LC mudarían sólo una vez al año en las costas chilenas (Wolff y Aroca 1995). Una frecuencia anual fue también descrita para los adultos de las langostillas *Munida sarsi* y *M. tenuimana* (Brinkmann 1936). En el Canal Beagle, la mayor actividad de muda en animales mayores de 11 mm de LC se registra en primavera y disminuye paulatinamente hasta fines del verano. Tapella (2002) concluye que en el verano mudarían los ejemplares que no lo hicieron en primavera, determinando una frecuencia anual para los animales adultos. Independientemente del sexo, el número de animales que registran actividad de muda en el Golfo San Jorge es mayor en la muda de primavera que en la muda de marzo-abril. En este punto, la progresión de clases modales observada sugiere que luego del primer año de vida los animales tendrían dos eventos de muda por año hasta alcanzar aproximadamente los 20 mm de LC y en tallas mayores los animales mudarían sólo una vez por año. Dicha muda ocurriría en primavera, dado que el principal evento de muda en distintas poblaciones de langostillas suele ser posterior a la eclosión de los huevos (Thiel y Lovrich 2011). Esto explicaría la menor actividad de muda en el inicio del otoño observada en el Golfo San Jorge.

La distribución de frecuencias de tallas ha sido empleada para estudiar el crecimiento en numerosas especies de decápodos (Chang *et al.* 2012). Hartnoll (1982) indica que la discriminación de una clase anual a partir de la distribución de tallas de una población es posible si cumple algunos prerequisites tales como, periodo reproductivo acotado, crecimiento anual significativo y ausencia de movimientos migratorios. Además, de acuerdo con Petriella y Boschi (1997) los métodos basados en la distribución de tallas tienen mayor certeza para evaluar el crecimiento en ejemplares juveniles y no en adultos, donde los incrementos por muda suelen ser más pequeños, determinando el solapamiento de las clases modales más grandes. A partir de las distribuciones de frecuencias de tallas, 19 y 21 estadios modales fueron descriptos para machos y hembras de la langostilla *Pleuroncodes monodon* en la costa chilena (Roa *et al.* 1995). Wolf y Aroca (1995), empleando el método de Bhattacharya estimaron 12 estadios modales para ambos sexos de *Cervimunida johni*; sin embargo, éstos pueden estar subestimados ya que la distribución de tallas no incluye ejemplares con $LC < 11$ mm (rostró incluido). La cantidad de clases modales en la langostilla *Munida gregaria* del Canal Beagle fue determinada por Tapella (2002) combinando una función de crecimiento obtenida en laboratorio con la distribución de tallas de la población. En esa localidad, 19 y 22 clases fueron observadas para machos y hembras, respectivamente. En el Estrecho de Magallanes, Rodríguez y Bahamonde (1986) determinaron 7 estadios modales para *M. gregaria*. El bajo número de clases modales en el Estrecho de Magallanes se debería a que el rango de tallas analizado no incluye los juveniles de 0+ (posiblemente 7/8 clases modales) y no se discriminó la distribución por sexos. Al integrar la frecuencia de muda y los incrementos con la distribución de frecuencias de tallas, los resultados obtenidos en este trabajo permiten inferir que existen 20 clases modales para los machos y 21 para las hembras, resultados similares a los observados en la población del Canal Beagle (Tapella 2002). Sin embargo, una gran superposición de clases modales de mayor talla se observó en el Canal Beagle, la cual no fue registrada en este trabajo; dado que la metodología empleada no permite identificar clases modales con una amplia superposición.

Una mayor longevidad es esperable en especies que habitan ambientes de altas latitudes, donde las bajas temperaturas determinan tasas de crecimientos bajas (Thorson 1950). En el Canal Beagle, la longevidad de *M. gregaria* es estimada entre 9 y 11 años para los machos y entre 12 y 14 años para las hembras (Tapella 2002). En Nueva Zelanda, Zeldis (1985) estimó que la langostilla viviría 2-3 años luego del asentamiento (12-13 mm

de LC). En cercanías de las Islas Malvinas, los machos requerirían 7 años para alcanzar la talla máxima observada; para las hembras este periodo sería de 6 años aproximadamente (Rayner 1935). Sin embargo, dadas las limitaciones de los métodos de los que disponía este último autor, es esperable que la longevidad haya sido subestimada. Los resultados obtenidos en este estudio indican que en el Golfo San Jorge la especie tiene una longevidad menor, entre 8 y 9 años, a la observada en el Canal Beagle.

En resumen, las diferencias observadas en ciclo de muda y crecimiento de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge y el Canal Beagle estarían relacionadas con diferencias en las temperaturas y se manifiestan principalmente durante las etapas tempranas de su historia de vida. Por otra parte, la inversión reproductiva tiene importantes implicancias en el crecimiento en el primer año de vida y es también responsable del crecimiento diferencial de machos y hembras luego de la madurez.

Tabla 1. Regresiones lineales entre la talla de posmuda (LC_{po}) y la talla de premuda (LC_{pre}). Función de Hiatt estimada para machos y hembras de *Munida gregaria* agrupados en dos clases de tallas: < 13 mm de longitud del caparazón (LC) y > 13 mm de LC. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| | Función | N | R^2 | F | P | Int. confianza (b) | Crecimiento |
|---------|----------------------------------|----|-------|--------|-------|--------------------|--------------|
| < 13 mm | | | | | | | |
| Machos | $LC_{po} = 1,12 LC_{pre} + 0,18$ | 26 | 0,98 | 2212,2 | <0,01 | (1,07 – 1,15) | Al. positivo |
| Hembras | $LC_{po} = 1,08 LC_{pre} + 0,40$ | 25 | 0,99 | 3712,0 | <0,01 | (1,05 – 1,11) | Al. positivo |
| > 13 mm | | | | | | | |
| Machos | $LC_{po} = 1,00 LC_{pre} + 1,09$ | 15 | 0,99 | 6860,3 | <0,01 | (0,97 – 1,02) | Isométrico |
| Hembras | $LC_{po} = 0,95 LC_{pre} + 1,32$ | 16 | 0,99 | 5425,1 | <0,01 | (0,92 – 0,97) | Al. negativo |

Tabla 2. Análisis de la covarianza y modelos de regresión entre la talla (LC_{pre}) y el incremento bruto por muda (IB) estimada para machos y hembras de *Munida gregaria* agrupados en dos clases de tallas: < 13 mm de longitud del caparazón (LC) y > 13 mm de LC. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| | Función | N | R^2 | F | P |
|-----------|--------------------------------|----|-------|-------|-------|
| < 13 mm | | | | | |
| Machos | $IB = 0,10 LC_{pre} + 0,33$ | 26 | 0,45 | 13,22 | <0,01 |
| Hembras | $IB = 0,08 LC_{pre} + 0,49$ | 25 | 0,31 | 8,46 | 0,01 |
| Pendiente | $H_0 b_{machos} = b_{hembras}$ | | | 0,31 | 0,58 |
| Ordenada | $H_0 a_{machos} = a_{hembras}$ | | | 0,14 | 0,70 |
| > 13 mm | | | | | |
| Machos | $IB = -0,001 LC_{pre} + 1,06$ | 15 | 0,06 | 2,05 | 0,17 |
| Hembras | $IB = -0,04 LC_{pre} + 1,32$ | 16 | 0,40 | 11,19 | <0,01 |
| Pendiente | $H_0 b_{machos} = b_{hembras}$ | | | 5,24 | 0,03 |

Tabla 3. Análisis de la covarianza y modelos de regresión entre el Log talla (LC_{pre}) y el Log incremento bruto por muda (IB) estimada para machos y hembras de *Munida gregaria*. N: número de ejemplares; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| | Función | N | R^2 | F | P |
|---------|---|----|-------|-------|-------|
| Machos | $\text{Log IR} = 1,67 \text{ Log } (LC_{pre}) + 0,65$ | 41 | 0,45 | 13,22 | <0,01 |
| Hembras | $\text{Log IR} = 1,66 \text{ Log } (LC_{pre}) + 0,59$ | 41 | 0,31 | 8,46 | 0,01 |
| | Pendiente $H_0 b_{machos} = b_{hembras}$ | | | 0,05 | 0,81 |
| | Ordenada $H_0 a_{machos} = a_{hembras}$ | | | 1,15 | 0,28 |

Tabla 4. Estadios modales de machos y hembras y edad estimada a partir de la frecuencia de muda de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge. En los estadios modales I y II no se efectuó la diferenciación de sexos.

| EM | Machos | | | EM | Hembras | | |
|-------|--------|------|-------------|-------|---------|------|-------------|
| | Media | SE | Edad (años) | | Media | SE | Edad (años) |
| I | 2,45 | 0,17 | 0 | I | 2,45 | 0,17 | 0 |
| II | 3,45 | 0,48 | 0,05 | II | 3,45 | 0,48 | 0,05 |
| III | 4,67 | 0,62 | 0,10 | III | 4,65 | 0,53 | 0,10 |
| IV | 6,05 | 0,71 | 0,19 | IV | 5,82 | 0,62 | 0,19 |
| V | 6,79 | 0,51 | 0,23 | V | 6,81 | 0,61 | 0,23 |
| VI | 8,40 | 0,68 | 0,31 | VI | 8,01 | 0,64 | 0,31 |
| VII | 9,15 | 0,63 | 0,49 | VII | 9,58 | 0,72 | 0,49 |
| VIII | 10,64 | 0,75 | 0,68 | VIII | 10,64 | 0,78 | 0,68 |
| IX | 12,56 | 0,44 | 1 | IX | 11,90 | 0,74 | 1 |
| X | 14,60 | 1,01 | 1,2 | X | 13,20 | 0,82 | 1,2 |
| XI | 16,21 | 1,01 | 1,4 | XI | 14,89 | 0,84 | 1,4 |
| XII | 17,63 | 1,03 | 1,9 | XII | 15,65 | 0,99 | 1,9 |
| XIII | 18,81 | 0,82 | 2,3 | XIII | 17,39 | 0,98 | 2,3 |
| XIV | 19,31 | 0,63 | 3 | XIV | 18,23 | 0,88 | 3 |
| XV | 20,41 | 0,89 | 3,4 | XV | 19,57 | 1,04 | 3,4 |
| XVI | 21,88 | 1,25 | 4 | XVI | 20,18 | 0,74 | 4 |
| XVII | 22,9 | 0,64 | 5 | XVII | 20,95 | 0,86 | 5 |
| XVIII | 24,4 | 0,64 | 6 | XVIII | 21,78 | 0,87 | 6 |
| XIX | 25,9 | 0,63 | 7 | XIX | 23,32 | 0,92 | 7 |
| XX | 27,25 | 0,67 | 8 | XX | 24,6 | 0,64 | 8 |
| | | | | XXI | 25,56 | 0,5 | 9 |

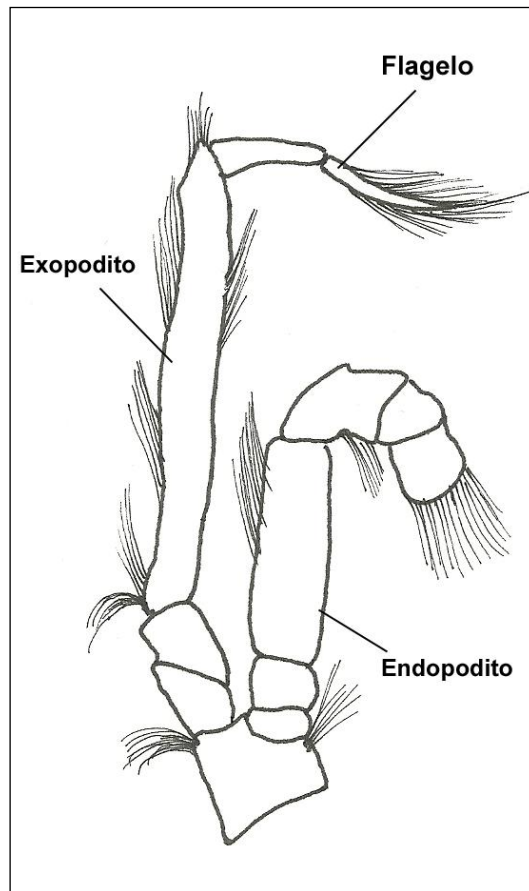


Figura 1. Endopodito y exopodito del segundo maxilipodio de *Munida gregaria*, se señala el flagelo del exopodito.



Figura 2. Acuarios climatizados donde fueron desarrolladas las experiencias de incremento por muda en *Munida gregaria*.

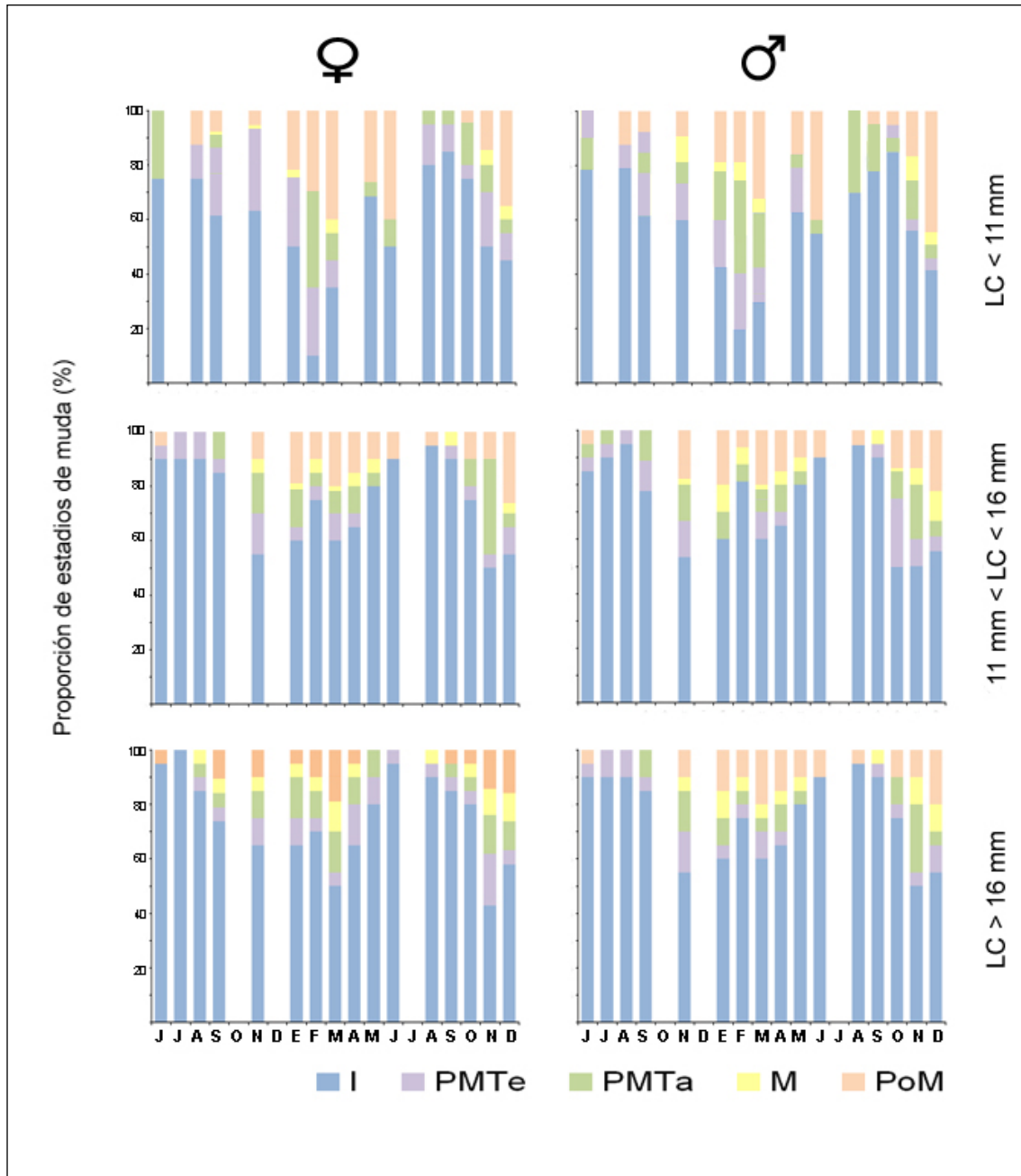


Figura 3. Estadios de muda de *Munida gregaria* a partir de los cambios en el extremo distal del exopodito del segundo maxilipedio. I, intermuda; PMTe, premuda temprana; PMTa, premuda tardía; M, muda y PoM, posmuda.

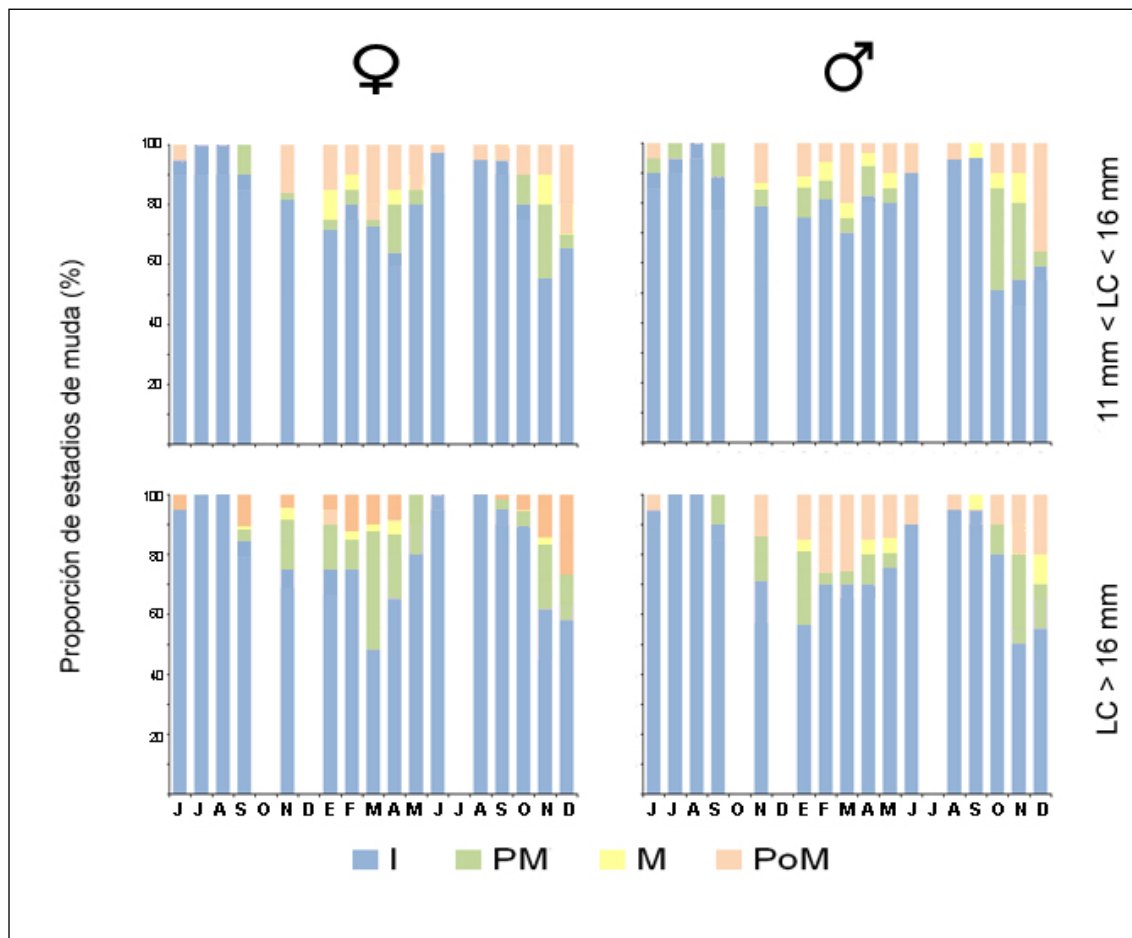


Figura 4. Estadios de muda de *Munida gregaria* a partir de los cambios en la coloración, dureza y epibiosis del caparazón. I, intermuda; PM, premuda; M, muda y PoM, posmuda.

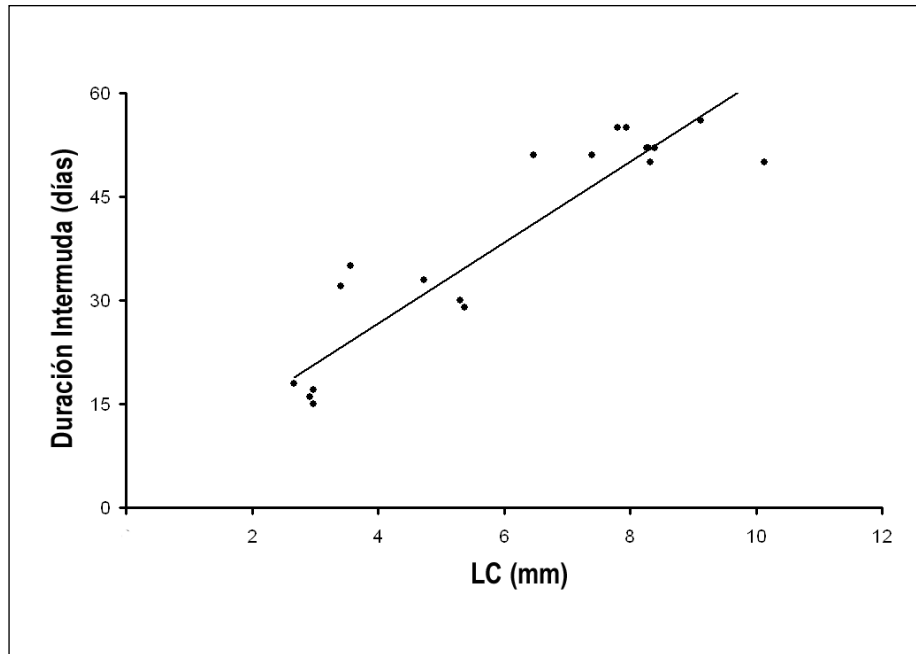


Figura 5. Duración del periodo de intermuda en función de la talla ($DI = 5,76 LC - 0,29$; $p < 0,01$; $R^2 = 0,86$) en ejemplares juveniles de *Munida gregaria* con tallas inferiores a 11 mm de longitud del caparazón (LC).

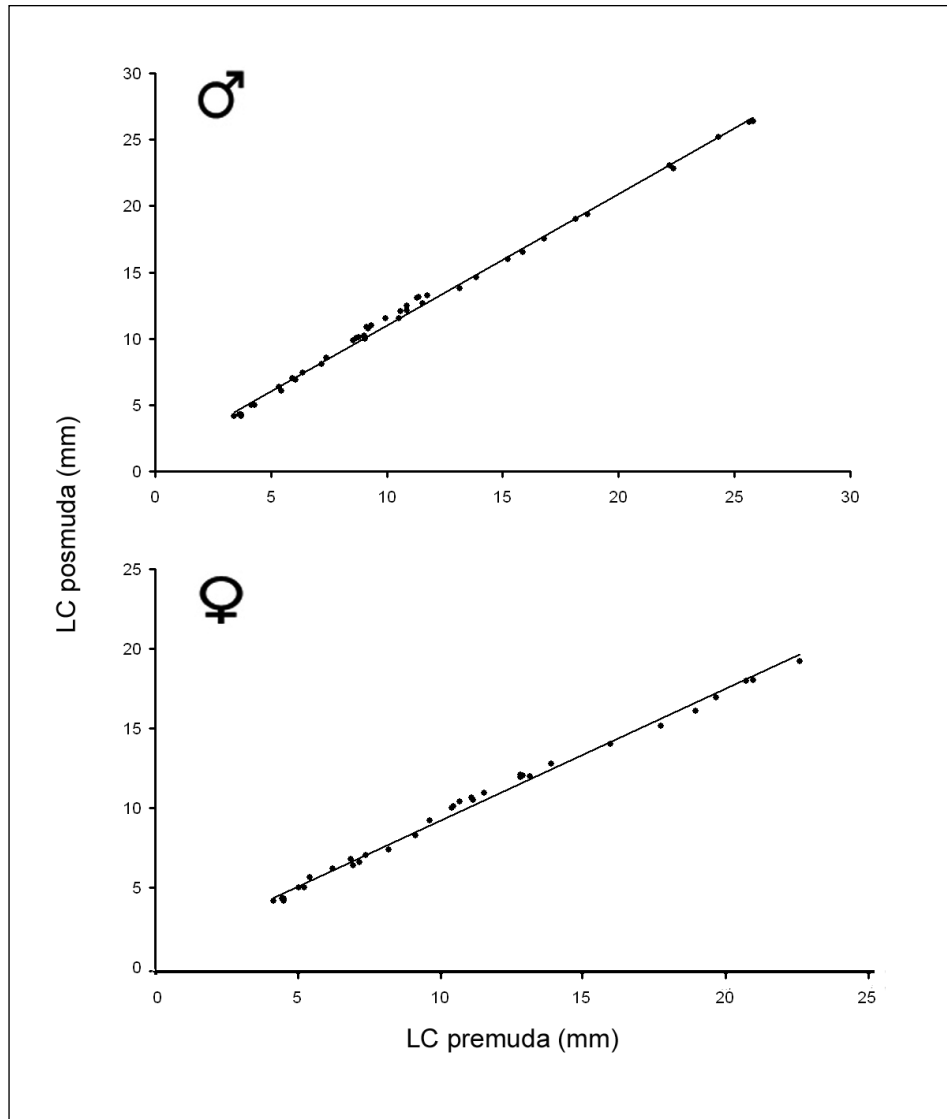


Figura 6. Diagrama de Hiatt para machos y hembras de *Munida gregaria*. Rectas de regresión entre la longitud del caparazón (LC) en premuda y la LC en postmuda.

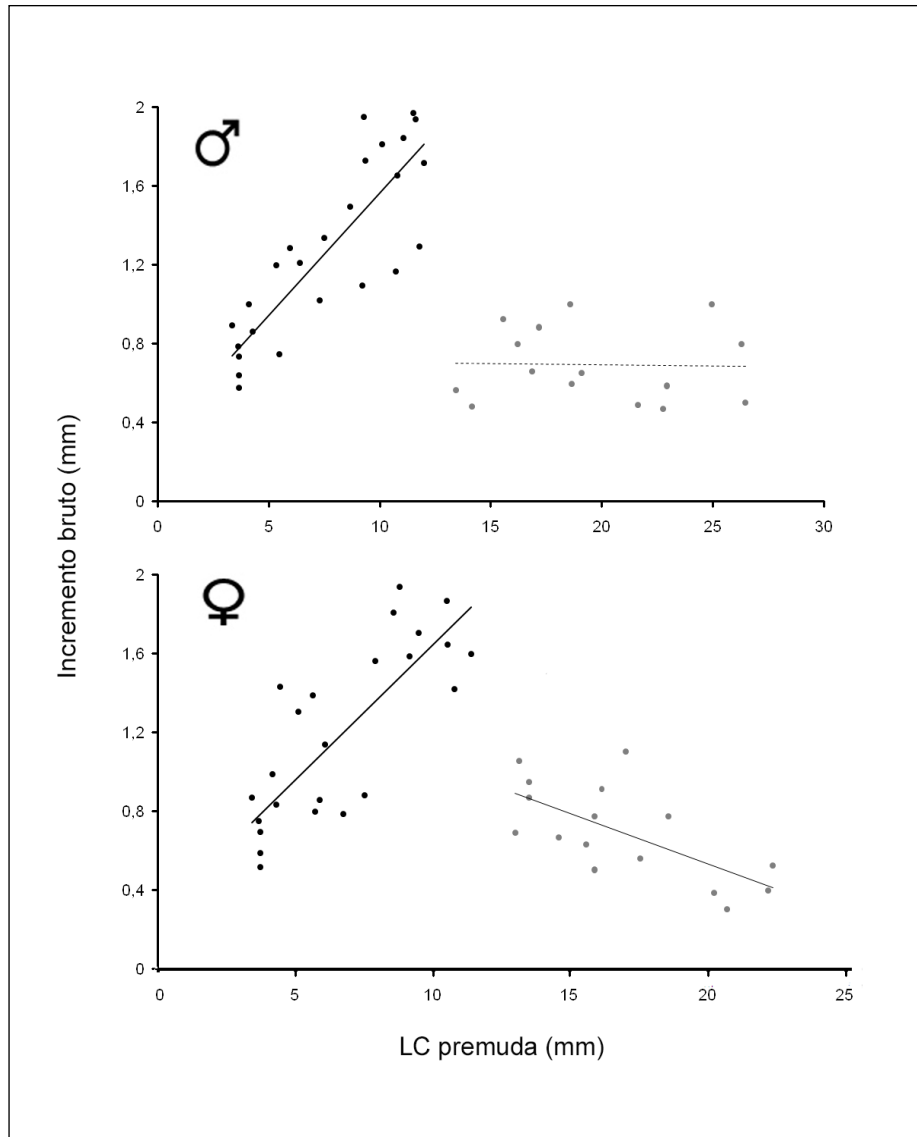


Figura 7. Rectas de regresión entre la longitud del caparazón (LC) en premuda y el incremento bruto por muda (mm). Los puntos negros y grises representan animales con tallas menores y mayores de 13 mm de LC, respectivamente.

La línea punteada representa una regresión no significativa ($P > 0,05$).

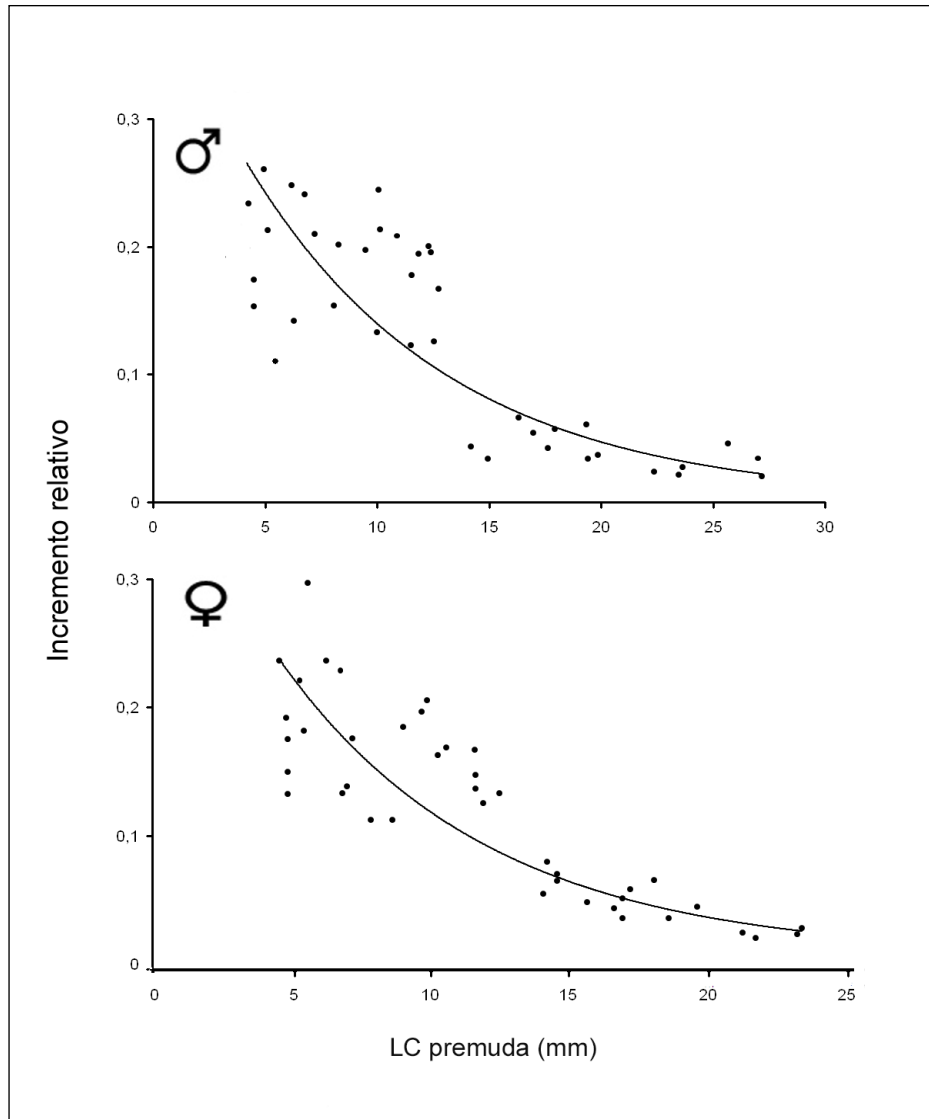


Figura 8. Regresión exponencial entre la longitud del caparazón (LC) en premuda y el incremento relativo por muda (mm) en machos y hembras de *Munida gregaria*.

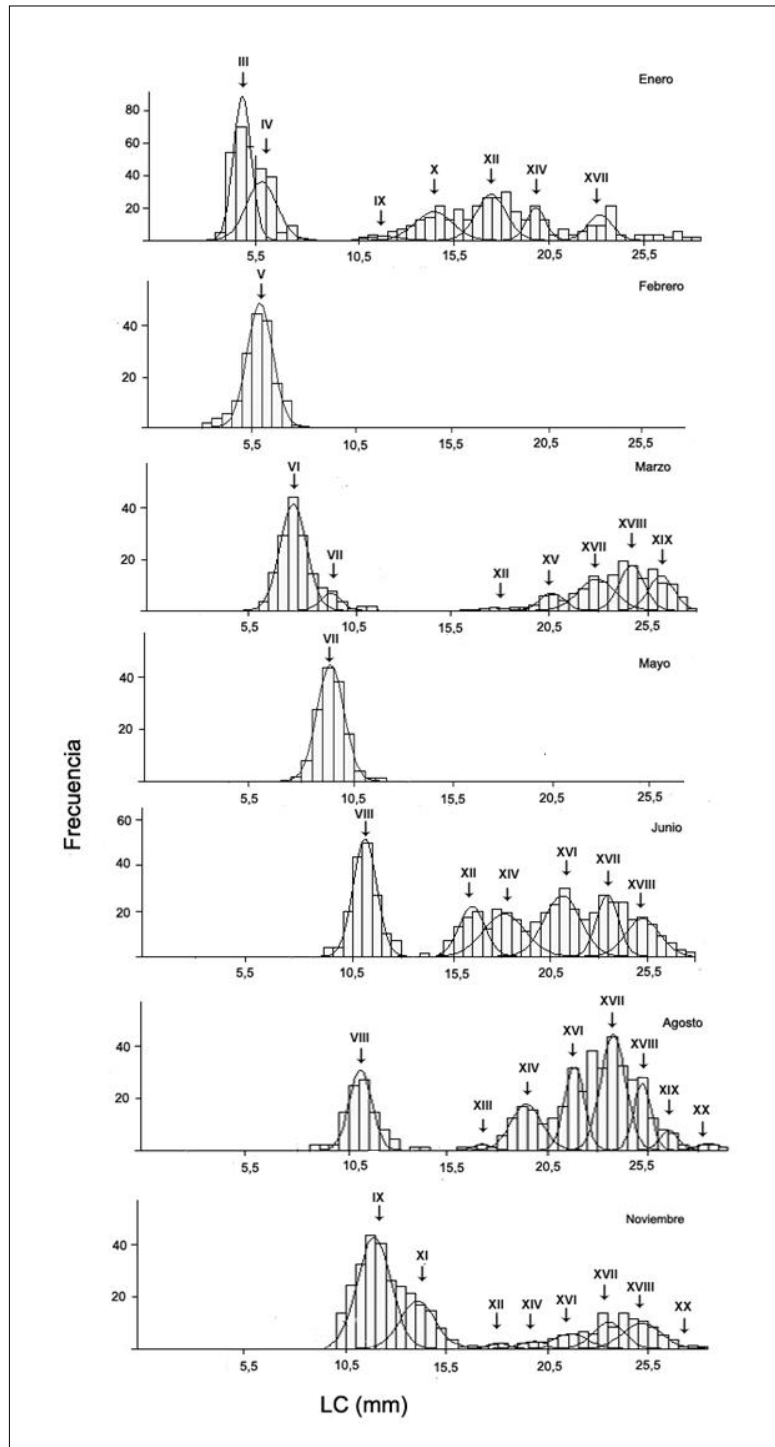


Figura 9. Distribución de frecuencias de tallas y clases modales identificadas para machos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge.

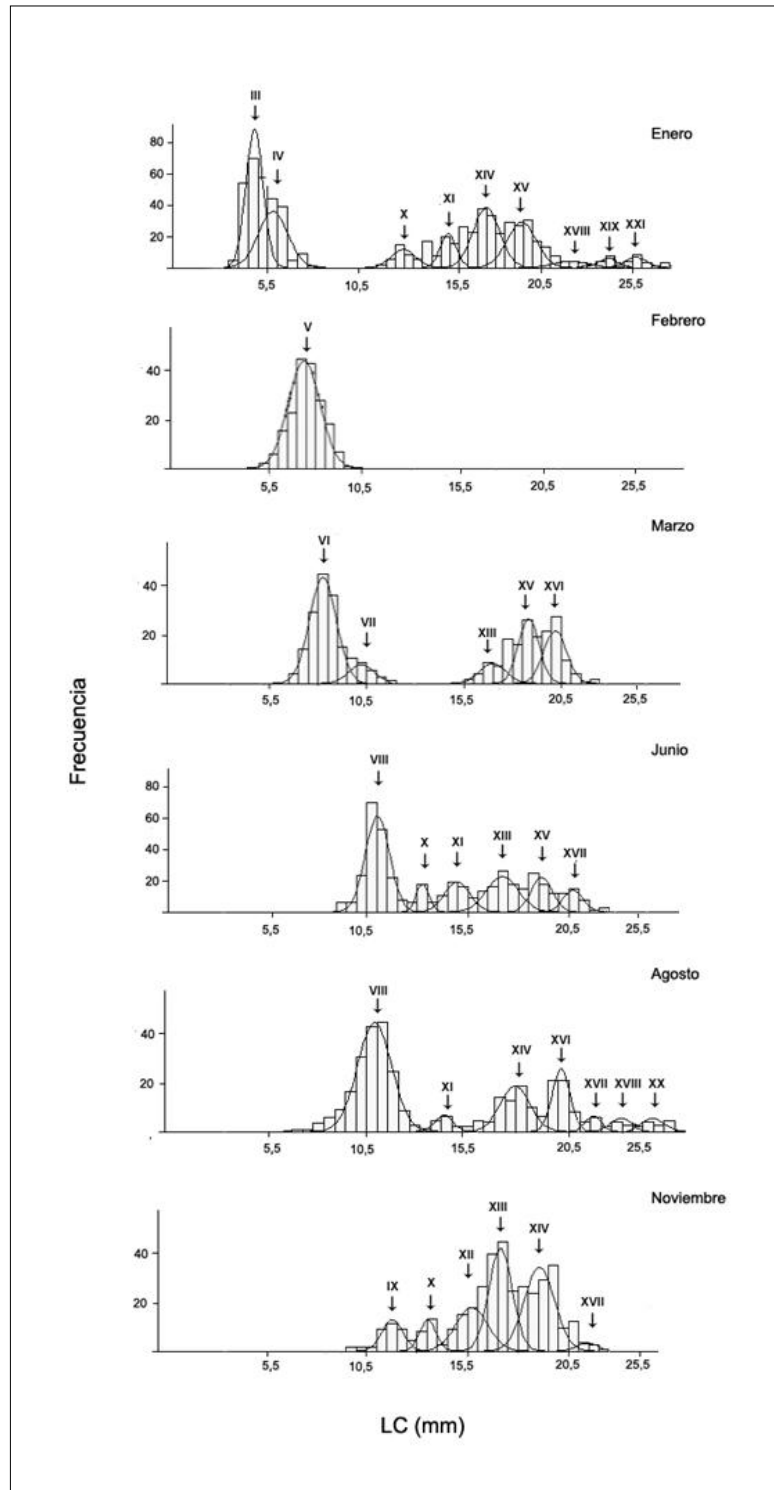


Figura 10. Distribución de frecuencias de tallas y clases modales identificadas para hembras de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge.

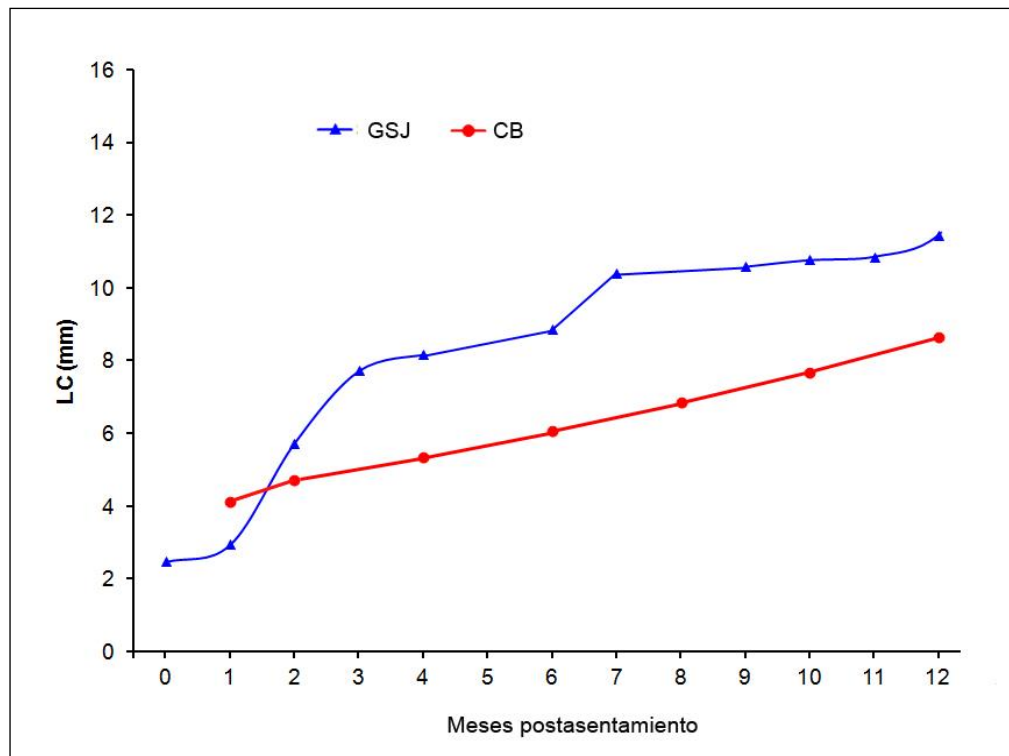


Figura 11. Crecimiento de juveniles de *M. gregaria* (ambos sexos agrupados) durante el primer año postasentamiento en el Canal Beagle (CB) (Tapella 2002) y el Golfo San Jorge (GSJ).

Capítulo III

Fecundidad, tamaño del huevo y aporte teórico de huevos

Introducción

La asignación de recursos a la reproducción es uno de los aspectos centrales en la historia de vida de una especie e implica una óptima partición y asignación de la energía (Ramírez-Llodra 2002). La inversión energética en la reproducción de una especie tiene importantes implicancias en la dinámica de sus poblaciones, en la biogeografía y en la continuidad misma de la especie (Kozłowski 1991, Giangrande *et al.* 1994). Además de aportar información importante sobre la biología de una especie, los estudios de la inversión reproductiva tienen un valor adicional en especies de interés comercial (Ramírez-Llodra 2002). En particular, aspectos como la producción de huevos y la fecundidad son fundamentales para asegurar la renovación natural de las poblaciones, estimar una tasa de recambio y efectuar una gestión adecuada de la actividad pesquera (Hernández y Palma 2003).

El número de huevos, su tamaño y el número de puestas por año son los principales componentes del esfuerzo reproductivo y la combinación de estos parámetros representa la suma de la energía asignada a la reproducción. Además, estos parámetros están estrechamente relacionados con otros aspectos de la estrategia reproductiva, como la edad o talla de madurez sexual y la duración del desarrollo embrionario (Ramírez-Llodra 2002). La interrelación entre estos rasgos permite optimizar la inversión energética y maximizar la adecuación de la especie a un ambiente dado (McGinley *et al.* 1987).

Como en otros aspectos de la historia de vida, los rasgos relacionados con la inversión reproductiva muestran variaciones en respuesta a gradientes latitudinales y batimétricos. Estas variaciones han sido analizadas a niveles supra- e intraespecíficos (Clarke *et al.* 1991, Gorny *et al.* 1992, Wehrtmann y Kattner 1998, Lardies y Castilla 2001, Bas *et al.* 2007). Existe una tendencia casi generalizada a producir un número bajo de huevos, pero con una mayor inversión energética por huevo, en ambientes de altas latitudes o de profundidad. En cambio, en latitudes medias y bajas las especies tienden a producir un mayor número de huevos, en detrimento del tamaño de los mismos (Thorson 1950). Estas diferencias tienen implicancias en la supervivencia de los primeros estadios y en la duración del desarrollo larval. De los huevos con mayor inversión energética -con

abundante vitelo- eclosiona una larva en un estado de desarrollo avanzado respecto de aquella que eclosiona de un huevo pequeño, lo cual incrementa sus posibilidades de sobrevivir en el corto plazo. En contraste, huevos pequeños y con bajo contenido de vitelo, dan origen a larvas en estadios tempranos de desarrollo (King y Buttler 1985). Cambios en estos rasgos asociados con un gradiente batimétrico se observa en los galateidos (Baba *et al.* 2011). En *Munida gregaria*, los estudios realizados hasta el presente mencionan y discuten diferencias en la inversión entre localidades distantes de la costa argentina. Diferentes componentes de la inversión reproductiva han sido estudiados en el Canal Beagle (Tapella 2002), el Golfo San Jorge (Vinuesa 2007) y el Golfo Nuevo (Dellatorre y Gonzalez-Pisanni 2011). Un gradiente latitudinal, consistente con la regla de Thorson (1950), se observa para el número de puestas anuales, la duración del desarrollo embrionario y el tamaño y contenido de materia orgánica de los huevos. Sin embargo, en términos de fecundidad no se observaron diferencias entre el Canal Beagle y el Golfo San Jorge (Tapella *et al.* 2005).

Diferencias estacionales o interanuales en la inversión reproductiva pueden reflejar variaciones en el estado reproductivo de la población y la disponibilidad de recursos (Bas *et al.* 2007, Urzúa *et al.* 2012). La dieta debe proveer energía y los nutrientes apropiados para hacer frente a la maduración gonadal y la puesta de huevos. Por ello, variaciones en la calidad y cantidad de alimento pueden afectar la inversión reproductiva de las hembras en crustáceos (Harrison 1990). Variaciones locales en la salinidad y otras variables ambientales pueden también acarrear cambios en la fecundidad (Mashiko 1990, Hancock *et al.* 1998). En *Munida gregaria*, variaciones locales o temporales de la inversión reproductiva no han sido evaluadas en ninguna de las localidades donde fuera estudiada la reproducción (Tapella 2002, Tapella *et al.* 2005, Vinuesa 2007, Dellatorre y Gonzalez-Pisani 2011). En el Golfo San Jorge, las hembras de la especie presentan dos periodos de extrusión de oocitos en el año un primer desove en junio y uno posterior en septiembre (Vinuesa 2007). El foco de este capítulo está puesto en comparar las variaciones temporales en la inversión reproductiva en el Golfo San Jorge. Considerando, además, la importancia de conocer aspectos relacionados con la producción de huevos y sus variaciones para el adecuado manejo de un recurso potencial, se plantean como objetivos de este capítulo:

1. Cuantificar el tamaño de los huevos de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge.

- 1.1 Evaluar cambios interanuales en el tamaño de los huevos en dos años consecutivos.
- 1.2 Comparar variaciones el tamaño de los huevos entre puestas de junio y puestas de septiembre.

2. Cuantificar la fecundidad de *M. gregaria* en el área central del Golfo San Jorge en el periodo 2009-2010.
 - 2.1 Evaluar cambios interanuales en la fecundidad de la especie en dos años consecutivos.
 - 2.2 Comparar la fecundidad en este periodo con aquella calculada en el año 1999.
 - 2.3 Evaluar variaciones en la fecundidad entre el inicio (junio, primera puesta) y el final (septiembre) del periodo reproductivo.
 - 2.4 Estimar la fecundidad en hembras primíparas de la especie.

3. Determinar el aporte teórico de huevos de la población de *M. gregaria*.
 - 3.1 Analizar variaciones interanuales en el aporte teórico de huevos.
 - 3.2 Determinar las clases de tallas que realizan el mayor aporte de huevos.
 - 3.3 Analizar el aporte teórico acumulado en la población estudiada.
 - 3.4 Cuantificar la contribución teórica de hembras primíparas.

El presente capítulo plantea las siguientes hipótesis:

- ✓ Existen diferencias estacionales en la inversión reproductiva de las hembras.
- ✓ Las hembras primíparas tienen una baja inversión reproductiva y un escaso aporte teórico de huevos

Materiales y métodos

Muestreo

Los ejemplares empleados en este capítulo fueron muestreados empleando una red de arrastre de fondo de 2 m de boca con una malla de 20 mm en la manga y 10 mm en la bolsa (véase Capítulo II) y durante operaciones de pesca de la flota costera. Los muestreos fueron conducidos en el inicio del periodo de apareamiento (junio) y al final de dicho

periodo (septiembre), en los años 2009 y 2010. La totalidad de las hembras capturadas fueron conservadas en una solución de formol diluido (4 %) en agua marina.

Procedimientos de laboratorio

Aproximadamente veinte huevos de cada hembra ovígera de una submuestra fueron separados de los pleópodos y clasificados según el avance del desarrollo embrionario, de acuerdo con los criterios propuestos por Vinuesa (2007). En los huevos recién extruidos (estadio I), se registró el diámetro de los mismos empleando un microscopio estereoscópico provisto con un ocular grillado ($\pm 0,01$ mm) y se calculó el diámetro medio para cada hembra ovígera.

En crustáceos decápodos, tres categorías de fecundidad pueden ser cuantificadas: (a) fecundidad potencial, definida como el número de oocitos en el ovario; (b) fecundidad realizada o pleopodal, la cual hace referencia al número de huevos en estadios tempranos que portan las hembras y (c) fecundidad real, definida como el número de larvas que eclosionan (Anger y Moreira 1998). En este capítulo se estimó la fecundidad realizada. Por otra parte, en el inicio de la temporada reproductiva las hembras de *M. gregaria* suele presentar puestas parciales caracterizadas por un bajo número de huevos (Tapella 2002, Vinuesa 2007, Thiel y Lovrich 2011). Las hembras ovígeras fueron clasificadas en base a las características de las puestas en completas o parciales de acuerdo con criterios de trabajos previos (Tapella 2002, Vinuesa 2007). Arbitrariamente, y dada la imposibilidad de discriminar las puestas, en hembras de tallas inferiores a 13 mm de longitud del caparazón (LC) las puestas fueron consideradas completas. Se registró la LC de las hembras usando un calibre digital ($\pm 0,01$ mm). Se registró también la masa fresca de las hembras (PA) mediante una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g). La totalidad de los huevos adheridos a los pleópodos fueron removidos y pesados (PH) luego de retirar el exceso de agua empleando un papel absorbente. En ejemplares que portaban menos de 300 huevos aproximadamente, éstos fueron contados en forma directa utilizando un microscopio estereoscópico. En hembras con puesta mayores, los huevos (P_sH) y la hembra (P_sA) fueron secados en una estufa de circulación forzada hasta obtener un valor de masa seca constante. Una fracción de la masa de huevos fue pesada nuevamente (M_f) en una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g) y se contabilizó el número de huevos de dicha fracción (NH_f). La fecundidad (F) se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$F = (M_sH \cdot NH_f) / M_f.$$

Análisis estadísticos

Se testearon variaciones en el diámetro de los huevos entre ambos años y entre el inicio y el final del periodo de apareamiento. A tal efecto se llevó a cabo un análisis de la varianza (ANOVA); la homogeneidad de las varianzas y la normalidad de la distribución fueron corroboradas previamente (Sokal y Rohlf 1995).

La relación entre dimensiones corporales (LC, PA, PsA) e indicadores del esfuerzo reproductivo (F, PH, PsH) fue testeada empleando análisis de regresión. Se comparó el número de huevos en puestas parciales y completas mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA) empleando la LC como covariable. Este análisis fue también empleado para evaluar variaciones interanuales y comparar la fecundidad entre el inicio y el final del periodo de apareamiento. En estas comparaciones se emplearon sólo puestas completas. Las fecundidades medias ajustadas fueron calculadas para cada año y periodo. La homogeneidad de las varianzas y la homogeneidad de las pendientes fueron testeadas previamente a cada análisis (Sokal y Rohlf 1995). En el final del periodo de apareamientos se encuentran hembras ovígeras de tallas menores a 13 mm de LC que no están representadas en el mes de junio; este intervalo de tallas está compuesto principalmente por hembras primíparas (Varisco y Vinuesa 2010; ver también Capítulo II). Esto podría afectar los resultados obtenidos por ANCOVA, ya que los intervalos de talla no están igualmente representados en ambos periodos (Quinn y Keough 2002). Por ello, se realizó un ANCOVA incluyendo sólo ejemplares mayores de 13 mm de LC, lo que determina un intervalo equivalente en ambos periodos. Adicionalmente, se calculó la fecundidad relativa ($F_R = \text{Fecundidad}/\text{LC}$) para intervalos de talla de 1 mm en cada periodo.

Las recta de regresión (log talla – log fecundidad) fue empleada para el cálculo del aporte teórico de huevos de acuerdo a la metodología descrita por Karlovac (1953). Este método consiste en multiplicar la frecuencia relativa de hembras de un determinado intervalo de talla por la fecundidad calculada para la marca de clase de dicho intervalo. Se empleó la distribución de hembras ovígeras de junio y septiembre de ambos años. La distribución del mes de junio fue empleada para calcular el aporte teórico en la primera puesta, mientras que la estructura de tallas de septiembre se utilizó para estimar el aporte en la segunda puesta.

Resultados

Tamaño del huevo y fecundidad

El tamaño de los huevos varió entre 0,60 y 0,66 mm. El diámetro no presentó variaciones interanuales, ni tampoco diferencias entre las puestas de junio y septiembre en ambos años (Tabla 1).

El intervalo de tallas de hembras ovígeras varió entre 8,93 y 24,20 mm de LC. Para dicho intervalo la fecundidad realizada osciló entre 22 (LC = 12,01) y 8.194 (LC = 19,61) huevos. Las regresiones lineales entre las dimensiones corporales y los indicadores mostraron que el mejor ajuste se obtuvo en la regresión LC – fecundidad (Tabla 2). Sin embargo, al utilizar un modelo potencial para describir la relación entre la talla y la fecundidad, se obtuvo un mejor ajuste ($R^2 = 0,89$) (Figura 1). El número de huevos de puestas parciales fue significativamente menor que el registrado en puestas completas. La fecundidad media ajustada (LC = 15,48) fue de 87 (± 12) y 1.352 (± 90) huevos para puestas parciales y completas, respectivamente. Para ambos tipos de puestas la fecundidad se correlacionó positivamente con la talla de la hembra (Tabla 3). No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la fecundidad entre los años analizados. La fecundidad media ajustada para una talla de 15,77 mm de LC fue de 1096 (± 118) y 1.261 (± 243) para 2009 y 2010, respectivamente (Tabla 4).

Al comparar la fecundidad entre la primera (junio) y la segunda (septiembre) puesta se obtuvieron resultados dispares. En 2009 las rectas de regresión para ambos meses tuvieron pendientes homogéneas, pero difirieron en el valor de la ordenada. La fecundidad ajustada fue mayor en el inicio del periodo de apareamiento respecto del final del mismo. Las medias ajustadas de la fecundidad fueron de 851,1 y 457,1 para junio y septiembre, respectivamente (LC = 14,45). En cambio, en 2010 las rectas difirieron tanto en la pendiente como en la ordenada. Dado que no se cumple con el supuesto de homogeneidad de las pendientes, la comparación de las medias ajustadas no fue adecuada para este año (Tabla 5). Ello se debería a que los intervalos de tallas entre 9 y 12 mm de LC, estuvieron bien representados sólo en el final del periodo de apareamiento. Teniendo en cuenta ésto, las comparaciones realizadas en hembras con tallas mayores a 13 mm de LC, indicaron que no existen diferencias en los modelos de regresión talla-fecundidad entre el inicio y el final del periodo de oviposición en ambos años (Tabla 6).

En hembras de tallas menores a 13 mm de LC, la fecundidad relativa es muy baja,

con una media de 11,50 (\pm 3,48); por encima de esta talla se observó un incremento importante de este indicador. La fecundidad relativa se incrementa con la talla independientemente de la puesta y del año analizado (Tabla 7).

Aporte teórico de huevos

El aporte teórico de huevos fue similar en ambos años. En 2009 el mayor aporte de huevos lo realizaron las hembras con tallas entre 19,00 y 19,49 mm de LC, las cuales aportaron cerca de 13 % del total de huevos. La mitad de los huevos de la población fue aportada por hembras con tallas inferiores a 18,75 mm de LC. Las hembras primíparas tuvieron una muy baja contribución teórica de huevos, aportando sólo 2,40 % aproximadamente (Figura 2). Por otra parte, en 2010 la mayor contribución la realizaron los ejemplares del intervalo 19,50-19,99, aportando 12,7 % del total. Las hembras con tallas menores de 19,75 mm de LC contribuyeron con 50 % de los huevos de la población, mientras que las hembras primíparas sólo aportaron 0,5 % (Figura 3). En ambos años se observan diferencias menores al comparar la contribución teórica entre la puesta de junio y las puesta de septiembre (Tabla 8).

Discusión

El tamaño del huevo es una medida de la inversión energética por huevo así como el resultado de la integración de limitantes evolutivas y ambientales. Es amplia la información sobre el efecto latitudinal y batimétrico en el tamaño de los huevos, el cual tiende a incrementarse en altas latitudes y mayores profundidades (Thorson 1950, Clarke 1987, Clarke *et al.* 1991). Este hecho ha sido informado en varias especies de decápodos (Gorny *et al.* 1992, Lardies y Castilla 2001, Lardies y Wehrtman 2001, Vinuesa y Balzi 2002, Bas *et al.* 2007, Hernández *et al.* 2011). Reafirmando los estudios previos, el diámetro de los huevos recién extruidos de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge es inferior al observado en el Canal Beagle, donde el diámetro medio de los huevos es de 0,69 mm (\pm 0,06) (Tapella *et al.* 2005) y superior al registrado en Golfo Nuevo, donde la media fue de 0,53 (\pm 0,02) (Dellatorre y Gonzalez-Pisani 2011).

Las variaciones locales en las condiciones como temperatura, cantidad y calidad del alimento disponible, pueden influenciar la inversión energética por huevo (Harrison 1990,

Ramírez-Llodra 2002). En el Golfo San Jorge no se encontraron diferencias en el diámetro de los huevos entre 2009 y 2010. Tampoco se encuentran diferencias con los diámetros informados por Vinuesa (2007) para los años 1999 y 2000. Al comparar el diámetro de los huevos en la primera y segunda puesta tampoco se encuentran diferencias, lo cual puede implicar que: a) la ausencia de diferencias interanuales o estacionales refleja una baja variabilidad de las condiciones del medio en el periodo de puesta; ó b) la inversión energética por huevo no es la variable de ajuste ante variaciones de las condiciones ambientales. En las hembras primíparas, donde la fecundidad relativa es marcadamente inferior, el tamaño de los huevos es similar, lo que sugiere que una menor energía disponible para la función reproductiva no acarrea cambios en la inversión por huevo. Sin embargo, una reducción en el diámetro de los huevos fue observada en langostillas parasitadas (véase Capítulo IV) lo que puede indicar que, ante una merma importante de los recursos disponibles para la reproducción, el tamaño de los huevos puede verse afectado.

La tendencia general a disminuir del número de huevos conforme aumenta la latitud ha sido documentada en varios grupos de invertebrados marinos como corales (Richmond 1987), gastrópodos (Gallardo y Penchaszadeh 2001) y crustáceos (Clarke *et al.* 1991, Gorny *et al.* 1992, Wehrtmann y Kattner 1998). Particularmente, esto fue descrito en las langostillas *Pleuroncodes monodon* (Milne-Edwards, 1837) (Hernández 2010) y *Munida gregaria* (Tapella *et al.* 2005). Sin embargo, las fecundidades máximas observadas en *M. gregaria* son mayores en el Canal Beagle, donde las hembras con puestas completas pueden portar hasta 10750 huevos, con un valor medio de 4232 huevos (Tapella 2002). En Golfo Nuevo el máximo número de huevos que portan las hembras es 7000 (Dellatorre y Gonzalez-Pisani 2011). En el Golfo San Jorge la fecundidad máxima registrada en este trabajo fue de 8194. Sin embargo, según Tapella *et al.* (2005) no se observan diferencias en el modelo de regresión talla-fecundidad entre el Golfo San Jorge y el Canal Beagle. Estas observaciones son *a priori* contradictorias respecto de la tendencia general, lo cual podría estar relacionado con el hecho del que el número de puestas anuales sí tiene un claro gradiente latitudinal. *Munida gregaria* presenta al menos tres puestas anuales en Golfo Nuevo (Dellatorre y Barón 2008). En el Golfo San Jorge, las hembras adultas tienen dos puestas por año, mientras que en el Canal Beagle ocurre una única puesta anual, lo cual determina que el número total de huevos por año sea menor en esta última localidad. Una característica común en las distintas poblaciones es la presencia de puestas incompletas en el inicio de la temporada reproductiva. Se postuló que estas puestas podían actuar como

señales químicas para atraer a los machos para el apareamiento, ó bien pueden ser el resultado de una estrategia de apareamientos múltiples (Tapella 2002, Vinuesa 2007, Thiel y Lovrich 2011). Pérez-Barros *et al.* (2011) indican que la presencia de puestas parciales está determinada por múltiples apareamientos de corta duración y no encuentran evidencia que estas puestas tengan un rol en la atracción de los machos. Los resultados obtenidos en este capítulo son consistentes con los informados en trabajos previos, en cuanto al rango de variación de la fecundidad para el Golfo San Jorge y la presencia de puestas incompletas, en tanto resultan coherentes con el patrón latitudinal de variación de la fecundidad en la costa argentina. Sin embargo, no se observaron puestas con huevos en distintos estadios que evidencien múltiples apareamientos, hecho que sí fue señalado para el Canal Beagle (Tapella *et al.* 2002, Pérez-Barros *et al.* 2011) y en el Golfo San Jorge (Vinuesa 2007).

La fecundidad es uno de los rasgos más flexibles de la historia de vida. En efecto: cambios en las condiciones ambientales, temperatura, cantidad y calidad de alimento, presencia de sustancias tóxicas, etc. pueden conducir a variaciones en la fecundidad, dentro de límites impuestos por la historia evolutiva de la especie (Stearns 1992). En consecuencia, variaciones interanuales de los factores ambientales pueden influenciar la fecundidad (Ramírez-Llodra 2002, Bas *et al.* 2007). Al comparar el modelo de regresión basado en muestras completas, obtenido por Vinuesa (2007) con los datos de este trabajo, se observan diferencias estadísticamente significativas. La fecundidad media ajustada a una talla de 16,59 mm de LC es de 1.648 huevos para el periodo 1999-2000 y de 1.819 huevos para 2009-2010. La fecundidad máxima registrada también fue mayor en este último periodo. El leve incremento en la fecundidad puede estar relacionado con un aumento de los recursos disponibles. La población de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge ha sufrido una importante explosión demográfica en los últimos años, tal como se evidencia en los incrementos de las abundancias relativas en los lances de pesca (véase Capítulo V). Coincidentemente, se observó la aparición del morfotipo *gregaria* en aguas del golfo, lo cual podría estar relacionado con el aumento de la productividad registrado en años recientes (Varisco y Vinuesa 2010). Excede los alcances de este estudio establecer relaciones causa-efecto entre la fecundidad y estos fenómenos, pero aun así constituyen una clara evidencia de que el estado reproductivo de la población es bueno. Es interesante consignar que la langostilla es una especie generalista, capaz de capitalizar el aporte de materia orgánica producido por el importante descarte en las pesquerías del golfo (Varisco y Vinuesa 2007). Esto constituye una vía económica para la obtención de energía, lo cual puede favorecer su capacidad reproductiva. No se observaron diferencias en el número de

huevos entre los años 2009-2010, si bien es posible que la resolución temporal de esta comparación no permita detectar diferencias. En los próximos años, deberá desarrollarse un monitoreo de la fecundidad con el objeto de determinar si el aumento observado entre 1999-2000 a 2009-2010 corresponde a un incremento de la inversión o bien a fluctuaciones interanuales de la fecundidad.

En las especies que tienen más de una puesta al año pueden existir diferencias en la asignación de energía entre ellas. En estos casos, las limitaciones pueden estar relacionadas con variables ambientales como ya se mencionara, ó con aspectos propios de la biología del animal, como la proximidad de una muda (Somerton y Meyers 1983) o agotamiento de las hembras (Palacios *et al.* 1999). En el Golfo San Jorge, la mayor parte de las hembras de langostilla tienen una primera puesta en junio y una segunda en septiembre (Vinuesa 2007). Esta generalización se cumple para hembras de edad 1+, las hembras del primer año de vida (primíparas) aun presentan actividad de muda en junio (véase Capítulo II). Por ello sólo intervienen en la segunda puesta, lo que determina diferencias en las rectas de regresión talla-fecundidad. Sin embargo, al excluir del análisis las hembras primíparas no se observaron diferencias en la fecundidad entre puestas. Estos resultados evidencian que la asignación de recursos de *Munida gregaria* es igual en ambas puestas. Esto también puede relacionarse con los hábitos alimenticios generalistas de la especie en el Golfo San Jorge, cuya provisión de alimento no está directamente asociada a los cambios estacionales (Varisco y Vinuesa 2007, Vinuesa y Varisco 2007).

La reproducción y el crecimiento son procesos antagónicos. El crecimiento requiere energía para el crecimiento tisular, afectando recursos que podrían destinarse a la reproducción. En especies con crecimiento indeterminado, los individuos alternan periodos de muda y reproducción. La asignación al crecimiento es más importante en los estadios juveniles, mientras que en individuos maduros la mayor inversión se realiza en reproducción (Hartnoll 1985). La proximidad entre las mudas y la extrusión de los oocitos pueden determinar que el individuo no almacene reservas suficientes para el momento de la puesta. Por ejemplo, las hembras primíparas de *Chionoectes bairdi* (Rathbun, 1924) tienen una menor fecundidad producto de que mudan con crecimiento efectivo previo a la extrusión de los huevos (Somerton y Meyers 1983). La fecundidad relativa en hembras primíparas de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge es muy inferior respecto de tallas superiores, lo que sugiere una menor inversión de estas hembras. Como ya se mencionara, las hembras de edad 0+ se asientan en noviembre y tienen sucesivas mudas hasta el mes de junio. Recién en septiembre se observa una fracción de hembras de esta cohorte con

oocitos vitelogénicos bien desarrollados (Vinuesa, inédito). La baja fecundidad relativa de las hembras primíparas de *Munida gregaria* puede ser explicada por la importante inversión en crecimiento de las hembras, que limita los recursos disponibles para la reproducción.

Identificar los intervalos de talla que realizan el mayor aporte de nuevas crías puede ser un dato valioso en especies de interés comercial ó sujetas a planes de manejo. El aporte teórico de huevos fue calculado en los galateidos *P. monodon* en la costa chilena (Palma y Arana 1997) y *M. gregaria* en el canal Beagle (Tapella 2002). En estos trabajos se observa una importante variación interanual del aporte, principalmente influenciado por la distribución de tallas. En este trabajo los resultados obtenidos son muy similares entre los años analizados. Dado que la fecundidad fue analizada sobre hembras con huevos recién extruidos, no se contempla la pérdida de huevos durante el desarrollo embrionario, por lo cual el número de huevos puede estar sobreestimado. Sin embargo, esto no supone ningún cambio importante en la contribución teórica (relativa) de huevos por clase de talla, dado que en las especies estudiadas no existe un efecto de la talla sobre la pérdida de huevos, por lo que el efecto de la pérdida de huevos sería similar en todos los intervalos (Figueiredo *et al.* 2008, Hernández *et al.* 2008).

Tabla 1. Diámetro medio (D) (mm) de los huevos recién extruidos de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge. Comparaciones interanuales e intranuales. DE, desvío estándar; N: número de ejemplares; F: estadístico de la prueba de análisis de la varianza; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| | D | DE | N | F | P |
|---|----------|-----------|----------|----------|----------|
| Junio 2009 | 0,63 | 0,030 | | | |
| Septiembre 2009 | 0,62 | 0,021 | | | |
| Junio 2010 | 0,64 | 0,017 | | | |
| Septiembre 2010 | 0,62 | 0,016 | | | |
| $H_o: D_{2009} = D_{2010}$ | | | 168 | 0,39 | 0,53 |
| $H_{o2009}: D_{junio} = D_{septiembre}$ | | | 78 | 1,12 | 0,29 |
| $H_{o2010}: D_{junio} = D_{septiembre}$ | | | 90 | 3,76 | 0,06 |

Tabla 2. Regresiones lineales entre dimensiones corporales (LC, MA, M_sA) e indicadores del esfuerzo reproductivo (F, MH, M_sH,) en *Munida gregaria*. Longitud del caparazón (LC); masa húmeda (MA) y masa seca (M_sA) del animal; fecundidad en puestas completas (F); masa húmeda (MH) y masa seca (M_sH) de la masa de huevos. N: número de ejemplares; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico de la regresión lineal; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia P < 0,05.

| | N | R ² | F | P | Ecuación |
|--|-----|----------------|--------|-------|-------------------------------|
| <i>MA – F</i> | 118 | 0,02 | 2,95 | 0,10 | $F = 165 MA + 1140$ |
| <i>MA – MH</i> | 118 | 0,37 | 53,13 | <0,01 | $MH = 0,12 MA - 0,09$ |
| <i>M_sA – F</i> | 118 | 0,18 | 26,9 | <0,01 | $F = 1214 M_{sA} + 392$ |
| <i>M_sA – M_sH</i> | 118 | 0,16 | 23,3 | <0,01 | $M_{sH} = 3,44 M_{sA} + 0,69$ |
| <i>LC – MH</i> | 155 | 0,21 | 40,84 | <0,01 | $LC = 0,03 MH - 0,22$ |
| <i>LC – M_sH</i> | 118 | 0,14 | 23,02 | <0,01 | $LC = 0,04 M_{sH} - 0,04$ |
| <i>LC – F</i> | 267 | 0,84 | 1404,9 | <0,01 | $LC = 431,5 F - 4449$ |

Tabla 3. Regresiones y análisis de la varianza entre puestas completas y parciales de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge. N: número de ejemplares; F: estadístico de la prueba de análisis de la varianza; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| Puesta | Función | N | R ² | F | P |
|-----------|---|-----|----------------|--------|-------|
| Parciales | Log F = 3,07 (Log LC) – 2,55 | 64 | 0,55 | 80 | <0,01 |
| Completas | Log F = 5,51 (Log LC) – 3,51 | 267 | 0,85 | 1404,3 | <0,01 |
| | Pendiente H ₀ b _{par} = b _{comp} | | | 2,47 | 0,11 |
| | Ordenadas H ₀ a _{par} = a _{comp} | | | 1,68 | <0,01 |

Tabla 4. Regresiones y análisis de la covarianza entre el logaritmo de la fecundidad realizada en dos años consecutivos y el logaritmo de la longitud del caparazón en hembras de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge. N: número de ejemplares; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| Año | Función | N | R ² | F | P |
|------|--|-----|----------------|--------|-------|
| 2009 | Log F = 5,70 (Log LC) – 3,74 | 132 | 0,86 | 1017,6 | <0,01 |
| 2010 | Log F = 5,11 (Log LC) – 2,98 | 135 | 0,75 | 397 | <0,01 |
| | Pendiente H ₀ b ₂₀₀₉ = b ₂₀₁₀ | | | 3,03 | 0,08 |
| | Ordenadas H ₀ a ₂₀₀₉ = a ₂₀₁₀ | | | 1,68 | 0,19 |

Tabla 5. Regresión y análisis de la covarianza entre el logaritmo de la fecundidad realizada y el logaritmo longitud del caparazón de hembras de *Munida gregaria* en el inicio y el final del periodo de apareamiento en el área central del Golfo San Jorge. N: número de ejemplares; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia P < 0,05.

| | Función | N | R ² | F | P |
|------------|---|----|----------------|-------|-------|
| 2009 | | | | | |
| Junio | Log F = 5,38 (Log LC) – 3,31 | 88 | 0,85 | 511,2 | <0,01 |
| Septiembre | Log F = 4,46 (Log LC) – 2,51 | 44 | 0,57 | 57,85 | <0,01 |
| | Pendiente H ₀ b _{junio} = b _{septiembre} | | | 0,001 | 0,09 |
| | Ordenada H ₀ a _{junio} = a _{septiembre} | | | 7,56 | <0,01 |
| 2010 | | | | | |
| Junio | Log F = 3,68 (Log LC) – 0,48 | 70 | 0,79 | 75,82 | <0,01 |
| Septiembre | Log F = 5,66 (Log LC) – 3,68 | 65 | 0,57 | 211,5 | <0,01 |
| | Pendiente H ₀ b _{junio} = b _{septiembre} | | | 29,37 | <0,01 |

Tabla 6. Regresión y análisis de la covarianza entre el logaritmo de la fecundidad realizada y el logaritmo de la longitud del caparazón (LC > 13 mm) en hembras de *Munida gregaria* en el inicio y el final del periodo de apareamiento en el área central del Golfo San Jorge. N: número de ejemplares; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico F; P: probabilidad asociada al valor de F. Fecundidad media ajustada (LC = 16,21).

| Función | | N | R ² | F | P | Media ajustada |
|------------|---|----|----------------|-------|-------|----------------|
| 2009 | | | | | | |
| Junio | Log F = 2,89 (Log LC) – 0,17 | 76 | 0,61 | 113,9 | <0,01 | 2118,5 |
| Septiembre | Log F = 2,31 (Log LC) + 0,55 | 23 | 0,44 | 16,51 | <0,01 | 2187,7 |
| | Pendiente H ₀ b _{junio} = b _{septiembre} | | | 2,09 | 0,15 | |
| | Ordenada H ₀ a _{junio} = a _{septiembre} | | | 7,56 | 0,07 | |
| 2010 | | | | | | |
| Junio | Log F = 2,24 (Log LC) + 0,69 | 69 | 0,41 | 51,6 | <0,01 | 2514,1 |
| Septiembre | Log F = 1,54 (Log LC) + 1,56 | 47 | 0,20 | 11,69 | <0,01 | 2649,3 |
| | Pendiente H ₀ b _{junio} = b _{septiembre} | | | 7,58 | 0,06 | |
| | Ordenada H ₀ a _{junio} = a _{septiembre} | | | 1,58 | 0,21 | |

Tabla 7. Fecundidades relativas (F_R) por clase de tallas de 1 mm de longitud del caparazón (LC) en hembras de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge. N: número de ejemplares del intervalo.

| LC (mm) | 2009 | | | | 2010 | | | |
|------------|---------|----|-------|---|---------|----|-------|----|
| | Inicial | | Final | | Inicial | | Final | |
| | F_R | N | F_R | N | F_R | N | F_R | N |
| 8 – 8,99 | - | - | 3,59 | 1 | - | - | - | - |
| 9 – 9,99 | - | - | 9,60 | 3 | - | - | 9,00 | 1 |
| 10 – 10,99 | 13,7 | 2 | 13,58 | 7 | - | - | 9,11 | 10 |
| 11 – 11,99 | 16,63 | 5 | 13,82 | 6 | - | - | 16,9 | 4 |
| 12 – 12,99 | 9,16 | 5 | 12,17 | 4 | 12,56 | 1 | 9,76 | 3 |
| 13 – 13,99 | - | - | 109,2 | 2 | 122,5 | 2 | - | - |
| 14 – 14,99 | 114,4 | 3 | - | - | 143,4 | 2 | 175,1 | 3 |
| 15 – 15,99 | 116,5 | 10 | 121,3 | 2 | 150,0 | 3 | 212,9 | 5 |
| 16 – 16,99 | 142,4 | 12 | 105,4 | 2 | 165,7 | 8 | 176,5 | 8 |
| 17 – 17,99 | 168,1 | 19 | 133,9 | 2 | 181,2 | 9 | 162,9 | 6 |
| 18 – 18,99 | 145,2 | 10 | 204,2 | 3 | 198,8 | 7 | 174,3 | 5 |
| 19 – 19,99 | 186,6 | 7 | 229,2 | 3 | 219,7 | 14 | 202,0 | 7 |
| 20 – 20,99 | 250,0 | 6 | 288,4 | 4 | 237,8 | 11 | 274,4 | 5 |
| 21 – 21,99 | 200,3 | 3 | 200,7 | 2 | 268,2 | 7 | 268,2 | 4 |
| 22 – 22,99 | 288 | 3 | 204,0 | 2 | 274,1 | 1 | 197,5 | 2 |
| 23 – 23,99 | 281 | 2 | 280,5 | 1 | 247,5 | 3 | 237,1 | 2 |
| 24 – 24,99 | 261 | 1 | - | - | 241,1 | 2 | - | - |

Tabla 8. Contribución teórica de huevos de *Munida gregaria* en la primera (junio) y segunda (septiembre) puesta en el área central del Golfo San Jorge. Entre paréntesis se indica la contribución de los intervalos con mayor aporte teórico.

| | Intervalo con mayor contribución teórica | Contribución (50 %) | Contribución primíparas (%) |
|-----------------|---|------------------------|--------------------------------|
| Junio 2009 | 18,50 – 18,99 (20 %) | < 19,25 | - |
| Septiembre 2009 | 20,50 – 20,99 (13,7 %) | < 19,75 | 5 |
| Junio 2010 | 18,00 – 18,49 (14,9 %) | < 19,75 | - |
| Septiembre 2010 | 19,50 – 19,99 (13,69 %) | < 18,75 | 1 |

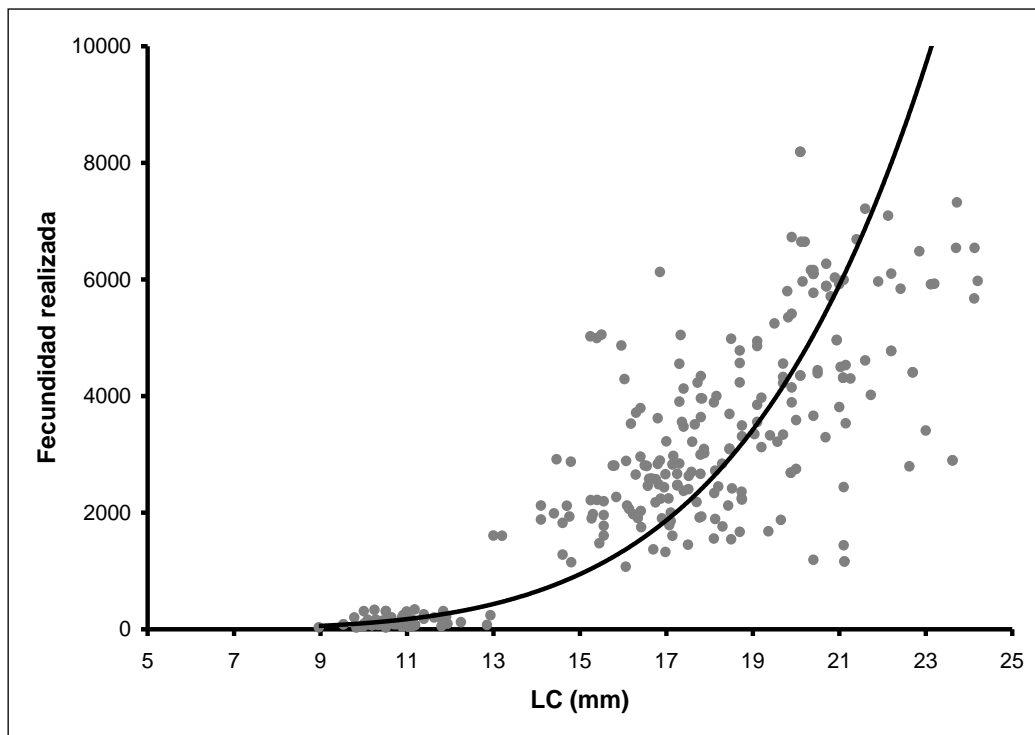


Figura 1. Regresión potencial ($F = 0,0004 LC^{5,4463}$) entre la fecundidad realizada (F) y la talla (LC) en hembras de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge.

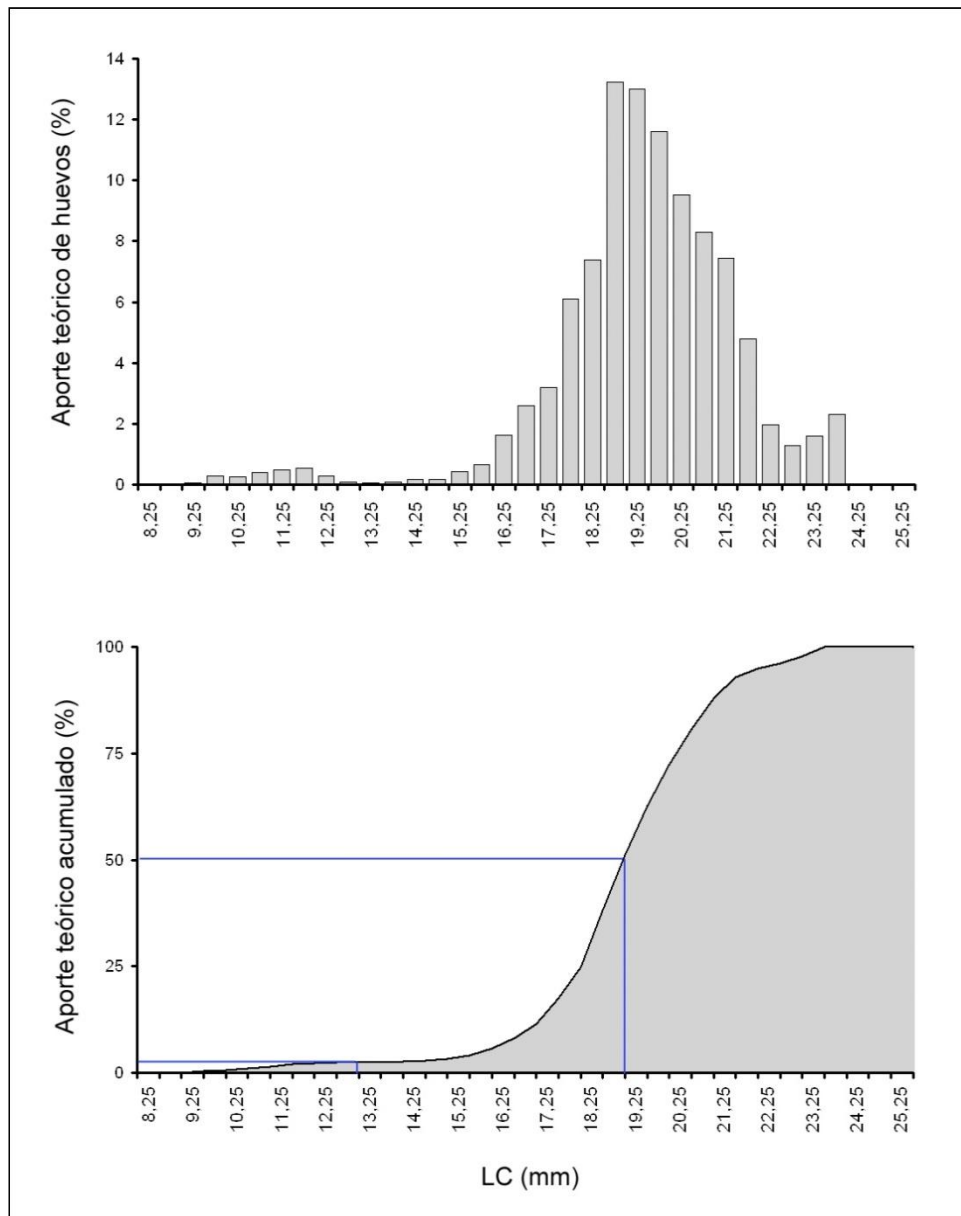


Figura 2. Aporte teórico de huevos de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge en el año 2009 y aporte acumulado donde se indica la contribución de 50 % de los huevos y el aporte de hembras primíparas (LC < 13 mm).

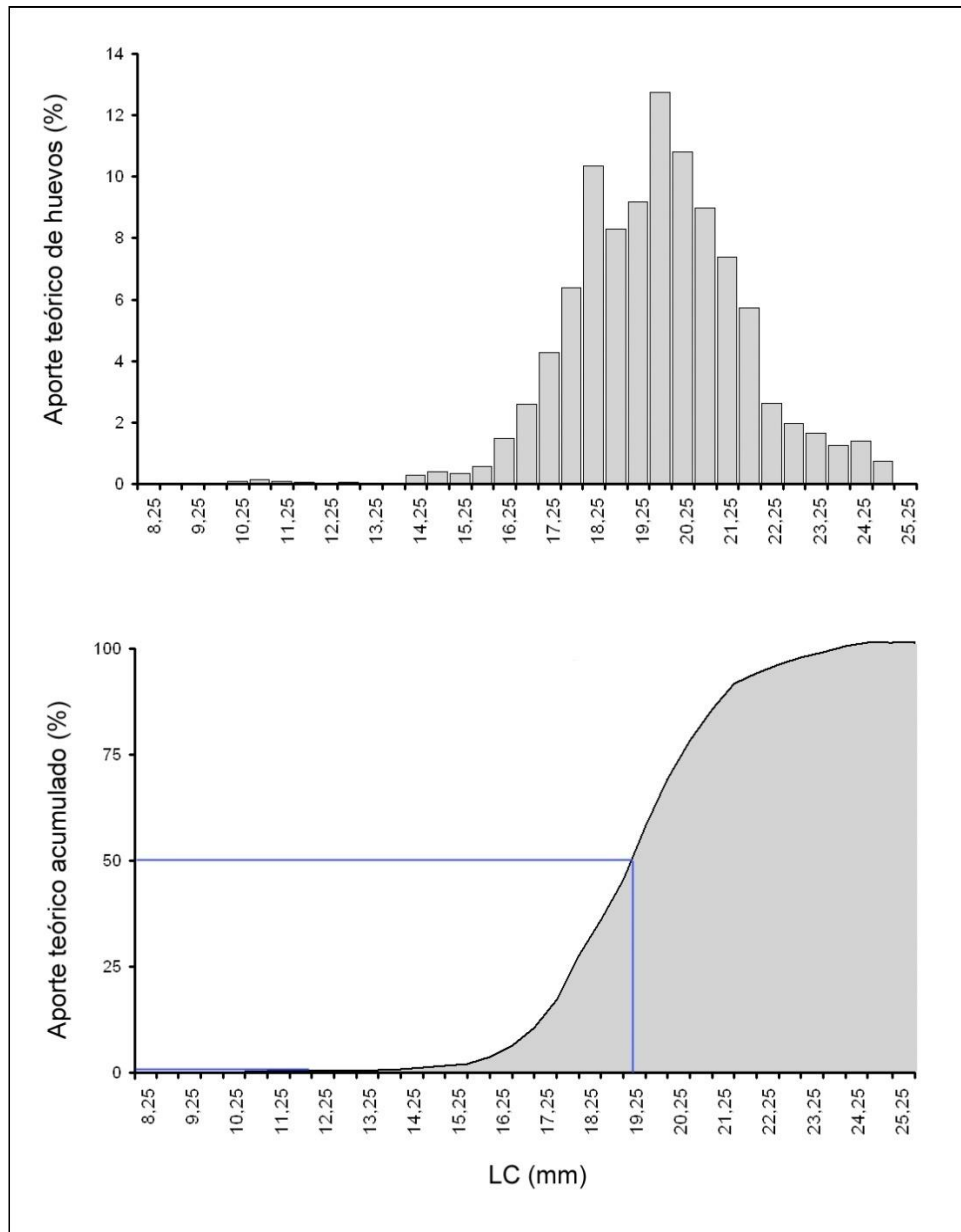


Figura 3. Aporte teórico de huevos de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge en el año 2010 y aporte acumulado donde se indica la contribución de 50 % de los huevos y el aporte de hembras primíparas (LC < 13 mm).

Capítulo IV

Prevalencia del parásito *Pseudione galacanthae* y efecto sobre el potencial reproductivo de *Munida gregaria*

Introducción

La familia Bopyridae está compuesta principalmente por ectoparásitos, tanto abdominales como branquiales de crustáceos decápodos, con excepción del género *Enthophilus* que es endoparásito de algunas especies del género *Munida* (Markham 1986, Boyko y Williams 2011). El ciclo vital de un bopírido típicamente incluye una larva “epicaridium” ectoparásita de copépodos calanoideos; dicha larva atraviesa dos estadios: “microniscus” y “criptoniscus”. Este último estadio abandona el cuerpo del copépodo y se fija en la cámara branquial del crustáceo decápodo. La primera larva en fijarse a la branquia se desarrollará como hembra y alcanzará una talla muy superior a la del macho, quien permanece adherido al abdomen de la hembra en la región dorsal. La hembra del parásito succiona la hemolinfa circulante por el filamento branquial al que se halla adherida (Beck 1980).

La familia Bopyridae es comúnmente separada en diez subfamilias, las cuales presentan importante grado de especificidad en el hospedador. Los representantes de las subfamilias Argeiinae, Hemiarthrinae y Bopyrinae parasitan principalmente camarones carideos, mientras que las especies de la subfamilia Ioninae y Athelginae son parásitos comunes de cangrejos braquiuros y pagúridos, respectivamente. En particular, los miembros de la subfamilia Pseudioninae tienen como principales hospedadores a crustáceos anomuros (Markham 1986), siendo aproximadamente 30 % de las especies de esta subfamilia parásitos de galateidos.

La interacción entre bopíridos y galateidos es ampliamente conocida, siendo estos últimos los más antiguos hospedadores de acuerdo al registro fósil (Markham 1986). Cerca de 60 especies de galateidos son hospedadoras de especies de Pseudioninae (Bourdon 1972). En particular, *Pseudione* y otros diez géneros de la subfamilia Pseudioninae son ectoparásitos de especies del género *Munida* (Román-Contreras y Boyko 2007). Valores de prevalencia de bopíridos fueron informados en varias especies de langostillas, como *M.*

rugosa (Fabricius, 1775) (Bourdon 1968), *M. tenuimana* Sars, 1872 (Mori *et al.* 1999), *M. intermedia* A. Milne Edwards & Bouvier 1899 (Gramito y Frogliá 1998), *M. longipes* A. Milne Edwards, 1880, *M. iris iris* A. Milne-Edwards, 1830 y *M. microphtalma* Milne Edwards, 1880 (Lewis-Wenner y Windsor 1979).

La infestación de *Munida gregaria* (Fabricius 1775) por *Pseudione galacanthae* (Hansen 1897) fue descrita por Rayner (1935). Posteriormente, esta interacción ha sido observada en varias localidades de la costa argentina como Puerto Deseado, Canal Beagle (Miranda-Vargas y Roccatagliata 2004) y Puerto San Julián (Varisco, inédito). Rayner (1935) estudió la prevalencia del parásito para una amplia área de la plataforma continental argentina, principalmente en torno a las Islas Malvinas. Dado que las prevalencias pueden estar afectadas por condiciones locales y variaciones estacionales (Muñoz y George-Nascimento 1999, Cañete *et al.* 2008, Vinuesa y Balzi 2010) entre otros factores, los valores de prevalencia informados por Rayner (1935) no serían extrapolables al área central del Golfo San Jorge.

La presencia del bopírido resulta en un detrimento de los recursos disponibles por el hospedador, pudiendo afectar el crecimiento, comportamiento y reproducción de los ejemplares parasitados. Astete-Espinoza y Cáceres (2000) observaron que en ejemplares parasitados del camarón *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards, 1837) se registra un importante descenso en la concentración de sustancias de reserva. Efectos asociados con una disminución de la masa corporal han sido informados también en distintas especies de decápodos, entre ellas las langostillas *Pleuroncodes monodon* (Milne-Edwards, 1837), *Cervimunida johni* Porter, 1903 (González y Acuña, 2004) y *Munida rutilanti* Zariquiey-Álvarez, 1952 (Petrić *et al.* 2011). Cambios en el comportamiento de los ejemplares parasitados fueron observados en el “camarón fantasma” *Upogebia pugettensis* (Dana, 1852) infestados por el bopírido *Orthione griffenis* Markham, 2004 (Smith *et al.* 2008). Sin embargo, tales resultados no fueron registrados en galateidos. Los efectos sobre la función reproductiva son variables y han sido estudiados en algunas especies de langostillas. Una pérdida total de la capacidad de producir huevos fue observada en ejemplares parasitados de *M. rutilanti* (Délye 1955, Petrić *et al.* 2010). La reducción de los caracteres sexuales secundarios como quelípedos y pleópodos en animales parasitados con bopíridos también fue observada en algunas especies de langostillas (Zariquiey-Álvarez 1958, Bourdon 1968, Mori *et al.* 1999).

A nivel poblacional, la infestación con bopíridos puede tener un papel importante en la regulación de algunas poblaciones de decápodos. Esto se produce en aquellas

poblaciones sujetas a valores altos de prevalencia o en las cuales los parásitos tienen un impacto negativo en el potencial reproductivo de la especie (para revisión, ver Kuris y Lafferty 1991). González y Acuña (2004) sugieren que el bopírido *P. humboldtensis* Pardo, Guisado y Acuña, 1998 tiene un efecto negativo considerable en las poblaciones de los galateidos comerciales *P. monodon* y *C. johni* en el norte de Chile. Importantes colapsos locales en poblaciones de *Upogebia pugettensis* han sido relacionados con la alta prevalencia del bopírido *Orthione griffenis* (Smith *et al.* 2008, Griffen 2009, Dumbauld *et al.* 2011). Hasta el presente no se han desarrollado investigaciones tendientes a determinar el efecto que *P. galacanthae* tiene sobre los ejemplares parasitados y sobre las poblaciones de la langostilla.

La langostilla *Munida gregaria* es una especie de suma importancia en la comunidad bentónico-demersal del Golfo San Jorge y es un potencial recurso pesquero para la cuenca (Vinuesa y Varisco 2007). Considerando que se desconocen valores locales de prevalencia y que no se cuenta con información acerca de los efectos asociados al parasitismo en *M. gregaria*, se plantean como objetivos de este capítulo:

- 1- Determinar la prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* en *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge.
 - 1.1 - Determinar cambios estacionales en la prevalencia.
 - 1.2 - Evaluar variaciones en la prevalencia asociadas con la profundidad.
 - 1.3 - Analizar cambios en la prevalencia relacionados con el sexo y la talla del hospedador.

- 2 - Analizar el efecto del parasitismo sobre la función reproductiva de la langostilla.
 - 2.1 - Determinar el efecto del parásito en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios de machos y hembras de *M. gregaria*.
 - 2.2 - Evaluar el efecto del parásito en el desarrollo de las gónadas masculinas del hospedador.
 - 2.3 - Analizar cambios en la fecundidad y tamaño de los huevos en hembras parasitadas.

- 3 - Determinar el intervalo de tallas en el que se produce infestación de las langostillas.

En el presente capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

- ✓ La prevalencia del parásito *Pseudione galacanthae* en *Munida gregaria* es baja, independientemente de la profundidad y estación del año.
- ✓ La presencia del parásito *Pseudione galacanthae* no determina la castración de la langostilla, ni afecta significativamente el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.
- ✓ La prevalencia de ese mismo parásito es mayor en estadios juveniles de la langostilla.

Materiales y métodos

Muestreo

Se trabajó sobre distintos tipos de muestras, todas recolectadas en el área central del Golfo San Jorge, a saber: (a) muestras esporádicas entre octubre 1997 y enero de 2002, obtenidas como fauna acompañante en las capturas de la flota costera cercana que opera en el área de esfuerzo restringido; (b) muestras de juveniles obtenidas en arribazones en distintas playas del área central del golfo (ver Varisco y Vinuesa 2010); y (c) muestreos mensuales según el procedimiento descrito en el Capítulo II. En todos los casos los animales fueron fijados en una solución de formol 4 % en agua marina.

Procedimientos de laboratorio

En cada ejemplar recolectado se determinó el sexo por la presencia de pleópodos en los segmentos III-V de las hembras y por la posición de los gonoporos en langostillas de tallas inferiores. Se registró la longitud del caparazón (LC) usando un calibre digital ($\pm 0,01$ mm). Empleando un microscopio estereoscópico, se revisaron ambas cámaras branquiales para determinar la presencia de parásitos. Se determinó la prevalencia (P) del parásito como:

$$P = (N_i/N_t) \cdot 100$$

Donde N_i es el número de langostillas parasitadas de la muestra y N_t es el número total de ejemplares de la muestra.

En los machos de *M. gregaria* parasitados se midió también la longitud de la quela derecha para evaluar el efecto sobre los caracteres sexuales secundarios. Se analizó el grado de desarrollo de los vasos deferentes a efectos de determinar los posibles efectos del parasitismo sobre el desarrollo gonadal. Los machos parasitados fueron disecados, se extrajeron los vasos deferentes y se constató la presencia de espermátóforos mediante el preparado de un frotis; los mismos fueron observados en un microscopio óptico (400x). Ambas tareas fueron realizadas en una submuestra de machos no parasitados con el objeto de poder realizar comparaciones.

En las hembras, se determinó la presencia de huevos por la simple observación del pleon. En las hembras parasitadas se registró la longitud de pleópodos de los segmentos III-V para evaluar el desarrollo de los caracteres secundarios. Se determinó el tamaño de los huevos y se calculó la fecundidad realizada según la metodología descrita en el Capítulo III. Estas tareas fueron también realizadas en una submuestra de hembras no parasitadas a efectos de poder realizar comparaciones.

Los parásitos hallados fueron medidos y se determinó el estadio de madurez de la hembra tomando como base el criterio de Torres-Jordá y Roccatagliata (2002). Las hembras inmaduras (HI) presentan los oostegitos desarrollados pero no forman un marsupio cerrado; las hembras maduras jóvenes (HMJ) muestran un marsupio constituido pero éste tiene aspecto aplanado; las hembras maduras avanzadas (HMA), por su parte, poseen un marsupio de tipo globular. La longitud total de los parásitos (LT) fue medida desde el margen anterior del cefalon hasta el margen posterior de los urópodos en las hembras y desde el margen anterior del cefalon hasta el margen posterior del pleotelson en los machos.

Análisis estadísticos

Se empleó el test de Chi cuadrado con corrección de continuidad de Yates (Sokal y Rohlf 1995) para comparar la prevalencia entre individuos capturados por debajo y por encima de los 45 m de profundidad. Estos dos estratos se discriminan ya que entre los 45 y 50 metros existe un cambio en la pendiente del fondo frente a las localidades de Comodoro Rivadavia y Caleta Córdova. Los ejemplares capturados durante los arribazones no fueron incluidos en este análisis. Las diferencias en las prevalencias entre estaciones fueron testeadas usando el Test exacto. Este test es una generalización de los procedimientos de Fisher y calcula un valor de probabilidad entre dos variables en tablas mayores a 2 x 2 (Agresti 1992). El test exacto fue usado para determinar diferencias en las prevalencias

asociadas con la talla. Las longitudes del caparazón fueron agrupadas en ocho intervalos de talla. Comparaciones *a posteriori* con corrección de Bonferroni entre los distintos intervalos de talla fueron llevadas a cabo. Para cada intervalo de talla, se testeó la independencia de la prevalencia y el sexo empleando el test Chi cuadrado con corrección de Yates (Sokal y Rohlf 1995).

El test de Chi cuadrado fue aplicado para determinar si la presencia del parásito puede ocasionar la castración de las hembras. Se comparó la prevalencia del parásito en hembras ovígeras y no ovígeras con $LC > 13$ mm, talla en que la totalidad de las hembras serían maduras (Vinuesa 2007). Para evaluar el efecto del parasitismo sobre el tamaño de los huevos, se comparó el tamaño de los mismos entre ejemplares parasitados y no parasitados. Esta comparación se realizó mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de una entrada. La normalidad y homogeneidad de varianzas fueron previamente testeadas usando los test de Kolmogorov-Smirnov y Cochran, respectivamente. Se utilizó un análisis de la covarianza (ANCOVA) para evaluar variaciones en la longitud del quelípedo de los machos, la longitud de los pleópodos III-V de las hembras y la fecundidad. La homogeneidad de pendientes fue previamente testada.

La relación entre el tamaño del hospedador y el tamaño del parásito fue analizada en machos y hembras del parásito por separado, usando un análisis de regresión.

Resultados

Infestación de *P. galacanthae*

Se analizó un total de 23.729 ejemplares de *M. gregaria*. Las langostillas parasitadas exhiben una marcada deformación lateral en el caparazón. La deformación de la cámara branquial es debida a la presencia de la hembra de *P. galacanthae*. Ésta se dispone con su cabeza en dirección al abdomen de la langostilla y su superficie dorsal en contacto con las branquias. En todos los casos el parásito ocupó la cámara branquial derecha (Figura 1). No se observaron casos de múltiples infecciones ni lesiones visibles en los filamentos branquiales. No se registraron animales con el caparazón deformado en ausencia del parásito.

Prevalencia

La prevalencia de *P. galacanthae* en *M. gregaria* fue baja a lo largo de todo el período de estudio, con un valor medio de 0,36 (límite del intervalo de confianza (95 %): 0,29-0,45). La mayor prevalencia registrada en una muestra fue de 1,71. Los valores de prevalencia de las muestras agrupadas en meses se muestran en la Tabla 1. No se registraron diferencias en la prevalencia relacionadas con la profundidad (χ corrección de Yates = 0,527; $p = 0,467$) (Tabla 2). Tampoco se observó una variación estacional en la prevalencia del parásito (χ corrección de Yates = 4,04; $p = 0,25$) (Tabla 3). La prevalencia difiere significativamente entre los distintos intervalos de talla ($\chi = 15,69$; $p = 0,01$). Los test *a posteriori* muestran que estas diferencias se deben principalmente a las altas prevalencias registradas en los ejemplares de 7,0-9,9 de LC ($\chi = 15,69$; $p = 0,01$). No se observaron diferencias significativas en la prevalencia entre machos y hembras en la mayoría de los intervalos de talla analizados, con excepción del intervalo que involucra ejemplares con LC > 25 mm (Tabla 4).

Efectos sobre la función reproductiva

La presencia del parásito no afecta el desarrollo del propodito del primer par de pereópodos (ANCOVA, g.l. = 1; $F = 2,82$; $p = 0,09$) (Figura 2). En los ejemplares machos parasitados se observaron testículos y vasos deferentes bien desarrollados en los meses previos al apareamiento. Ocho hembras ovígeras parasitadas fueron recolectadas durante este trabajo; todas presentaban puestas completas con huevos en estadios tempranos. No se encontraron diferencias en la prevalencia entre hembras ovígeras y no ovígeras (χ corrección de Yates = 1,26; $p = 0,261$) (Tabla 5). El desarrollo de los pleópodos III-V es similar en animales parasitados y no parasitados (Tabla 6). A pesar del bajo número de hembras ovígeras parasitadas, el análisis de la covarianza realizado muestra de forma preliminar que no existen diferencias en la fecundidad asociadas con la presencia del bopírido (ANCOVA, g.l. = 12; $F = 0,25$; $p = 0,62$). El tamaño de los huevos fue 0,59 mm ($\pm 0,17$) en hembras parasitadas y 0,63 mm ($\pm 0,20$) en hembras no parasitadas (ANOVA, g.l. = 1; $F = 5,85$; $p = 0,03$).

Relación entre el bopírido y la talla del hospedador

La hembra del parásito estuvo siempre presente en las langostillas que presentaron el caparazón deformado; sin embargo, los machos fueron hallados sólo en pocos casos (Figura 3). A pesar de la ausencia de los machos, la disposición de los pleópodos de la hembra sugiere que el macho estuvo presente. El tamaño de la hembra de *P. galacanthae*

está directamente relacionado con la talla de hospedador. La talla de los machos del parásito también estuvo relacionada con la talla de las langostillas (Figura 4). Parásitos con el caparazón blando (postmuda) fueron observados en ejemplares de *M. gregaria* que también se encontraban en postmuda.

Larvas *criptoniscus* y estadios inmaduros de la hembra de *P. galacanthae* fueron encontradas en langostillas de 7-9,99 mm de LC. En un ejemplar de este intervalo se observó la presencia de cinco larvas en el abdomen de la hembra del parásito. Estadios tempranos del parásito fueron registrados en marzo y abril, simultáneamente con una alta abundancia de juveniles de *M. gregaria*. No se observaron larvas del bopírido en langostillas con tallas inferiores a 7 mm de LC. Los ejemplares del resto de los intervalos de talla se hallaban infestados por hembras maduras del parásito (Figura 5). Hembras ovígeras de *P. galacanthae* fueron observadas durante todo el año.

Discusión

La marcada preferencia por una cámara branquial es una característica común de la subfamilia Pseudioninae (Markham, 1986). Roccatagliata y Lovrich (1999) sugieren que esta preferencia podría ser un mecanismo para evitar las infecciones múltiples. Esta relación fue observada en el parasitismo por bopíridos en la centolla *Lithodes santolla* Molina, 1882 (Vinuesa 1989; Cañete *et al.* 2008; Vinuesa y Balzi 2010) y el centollón *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1847) (Vinuesa 1989, Roccatagliata y Lovrich 1999). Por el contrario, en los galateidos *Pleuroncodes monodon* y *Cervimunida johni* en cercanías de Coquimbo (Chile) se observó una alta frecuencia de infecciones múltiples, coincidente con una baja preferencia por una cámara branquial (González y Acuña 2004). En ejemplares de *M. gregaria* del Océano Atlántico sudoccidental, Rayner (1935) observó que 92 % de los parásitos ocupaban la cámara branquial derecha y sólo en 3,3 % de los casos se registraban infecciones múltiples. La preferencia por la cámara branquial derecha y la ausencia de casos de infecciones múltiples encontrada en este trabajo es consistente con lo informado por Rayner (1935) y soporta la hipótesis de que ambos hechos están relacionados.

Varios autores indican que aquellos casos en que la cámara branquial se halla deformada pero sin la presencia del parásito, éste ha sido removido por el hospedador durante el desprendimiento de la exuvia en la muda (Sommers y Kirkwood 1991, Cash y

Bauer 1993, Roccatagliata y Lovrich 1999). En los anomuros *L. santolla* y *P. granulosa* se observaron ejemplares no parasitados que aún conservaban la deformación de la cámara branquial ocasionada por el parásito (Vinuesa 1989, Roccatagliata y Lovrich, 1999, Vinuesa y Balzi 2010). González y Acuña (2004) indican que sólo el 0,2 % de los ejemplares no parasitados de *C. johni* muestran la deformación típica del caparazón de las langostillas infestadas. Estos autores también señalan que en animales no parasitados de *P. monodon* no se observa esta deformación. De igual manera, en el Golfo San Jorge, no se observaron langostillas con el caparazón deformado en los que esté ausente el bopírido. Esto sugiere que los animales parasitados serían incapaces de remover el parásito.

Las especies del género *Munida* parasitadas por bopíridos presentan generalmente una baja prevalencia (Tabla 7). La infestación de *M. gregaria* por *P. galacanthae* en la cercanías a las Islas Malvinas mostró una prevalencia de 7,4 % en el morfotipo *subrugosa* y 3,7 % en el morfotipo *gregaria*. La baja prevalencia observada en el área central del Golfo San Jorge resulta similar a las de otras especies del género antes mencionadas. Sin embargo, son inferiores las registradas por Rayner (1935); estas diferencias pueden estar relacionadas con las distintas condiciones locales donde ambos trabajos fueron efectuados.

Las condiciones ambientales tienen un rol importante en la prevalencia de bopíridos que parasitan diversas poblaciones de decápodos. De acuerdo con Sloan (1985) la mayor retención larval que se produce en los fiordos es responsable de las elevadas prevalencias del cirripedio *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930 en la centolla *Lithodes aequispina* (Benedict, 1894) en Canada. Muñoz y George-Nascimento (1999) encontraron que la prevalencia de *Ionella agassizi* Bonnier, 1900 parasitando el camarón fantasma *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) es mayor en ambientes estuariales que en aguas abiertas. En el Estrecho de Magallanes, la alta frecuencia de *P. tuberculata* parasitando la centolla común *L. santolla* ha sido atribuida a una reducción del flujo de agua debida a la presencia de densos bosques de *Macrocystis pirifera* (L.) Agardh, 1820 (Cañete *et al.* 2010). Así también, Vinuesa y Balzi (2010) indican que las diferencias en la prevalencia de este bopírido en juveniles y adultos de la centolla en el Golfo San Jorge estarían determinadas por el drástico cambio de hábitat que experimenta la especie durante su ontogenia, pasando de hábitats costeros complejos a fondos blandos fangosos o fango-arenosos desprovistos de algas y refugios. El bopírido *P. humboldtensis* que parasita los galateidos *P. monodon* y *C. johni* presenta valores variables de prevalencia a lo largo de la costa chilena (González y Acuña 2004). Estos resultados sugieren que las prevalencias son mayores en ambientes que favorecen la retención larval, más aún si el ciclo del parásito

involucra hospedadores intermediarios como es el caso de los bopíridos. En el Golfo San Jorge, *M. gregaria* ocupa fondos blandos entre los 0 y los 100 m (Vinuesa 2005). Estos fondos, por lo general desprovistos de algas y de irregularidades marcadas, favorecen la dispersión de las larvas y, por ende, una baja prevalencia. En adición, dado que en ambos estratos de profundidad analizados la complejidad del ambiente es similar, la baja prevalencia en ambos estratos también es esperable.

Diferencias en la prevalencia entre los sexos en algunas especies de decápodos han sido atribuidas a la mayor inversión de las hembras en la función reproductiva, y la incapacidad de hacer frente a los costos de la reproducción y el parasitismo simultáneamente (Astete-Espinoza y Cáceres 2000). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la prevalencia relacionada con el sexo de los animales en las langostillas *M. iris iris* (Lewis-Wenner y Windsor 1979), *M. intermedia* (Gramito y Frogliá 1998), *M. rutllanti* (Petrić *et al.* 2010) y *C. johni* (González y Acuña 2004). De igual manera, en el Golfo San Jorge sólo se encontraron diferencias asociadas con el sexo en el intervalo que agrupa ejemplares de tallas grandes (LC > 25 mm). Estas diferencias podrían responder al reducido número de hembras de este intervalo. La infestación de *P. galacanthae* no ocasionaría una mortalidad diferencial de las hembras de *M. gregaria* que determine diferencias entre machos y hembras. La relación entre la prevalencia, la estación del año y la talla del hospedador es discutida más adelante.

El parasitismo por bopíridos tiene, en general, efectos negativos sobre la reproducción (*e. g.*, castración, bajo desarrollo gonadal y menor desarrollo de los caracteres sexuales secundarios) en numerosas especies de decápodos en general (Beck 1980, Schuldt y Rodrigues-Capítulo 1983, Muñoz y George-Nascimento 1999, Torres-Jordá y Roccatagliata 2002) y de de varios galateidos en particular (Boyko y Williams 2011). Reinhard (1956) encuentra que el parásito puede afectar el crecimiento de los caracteres sexuales de los machos, y señala que esto es esperable dado que la mayor inversión de los machos está destinada al desarrollo de los mismos. En consecuencia, algunos autores consignan la feminización de estos caracteres, pero una escasa afectación del desarrollo gonadal en machos parasitados (Beck 1980, Muñoz y George-Nascimento 1999). Sin embargo, en *M. rutllanti* la presencia del parásito afecta severamente el desarrollo de los testículos y puede determinar la castración de los machos (Délye 1955, Petrić *et al.* 2010) Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la presencia del parásito no determina cambios en el desarrollo de los quelípedos, ni tampoco cambios aparentes en el desarrollo del testículo y en la producción de espermátóforos. Sin embargo,

variaciones en la producción de esperma y cambios en el comportamiento reproductivo de los machos parasitados deberían ser analizados en el futuro para tener un mayor conocimiento de los efectos del parasitismo sobre la función reproductiva de los machos.

Según Reinhard (1956), el parasitismo determina cambios más importantes en el desarrollo gonadal de las hembras que en los caracteres sexuales secundarios de estas. Los efectos mencionados en la literatura incluyen, reducción del tamaño de los pleópodos, inhibición total o parcial del desarrollo del ovario, decrecimiento del tamaño de los huevos y reducción de la fecundidad. Ejemplares parasitados de *M. tenuimana* mostraron un menor desarrollo de los tres últimos pares de pleópodos (Zariquiey-Álvarez 1958, Bourdon 1968). No se observaron hembras parasitadas de la langostillas *M. iris*, y *P. monodon* que porten huevos, y sólo 0,6 % de las hembras ovígeras en *C. johni* se encontraban parasitadas, lo que sugiere que el bopírido induce la castración de las hembras en estas especies (Williams y Brown 1972 *fide* Thiel y Lovrich 2011, González y Acuña 2004). En *M. rutilanti*, la presencia del parásito produce la castración total de las hembras (Délye 1955, Petrić *et al.* 2010). Una reducción de 35-40 % en la fecundidad en las hembras parasitadas fue observada en *Munidopsis scobina* Alcock 1894 (Creasy *et al.* 2000). Las hembras infestadas de *M. gregaria* del Golfo San Jorge muestran un desarrollo de los pleópodos III-IV similar al de las hembras no parasitadas, lo que sugiere que la presencia del parásito no acarrea cambios en los caracteres sexuales secundarios de las hembras. La prevalencia similar entre hembras ovígeras y no ovígeras es evidencia que *P. galacanthae* no induce la castración de las langostillas y también, además, estas hembras son fecundadas. La fecundidad, si bien ha sido analizada en un número bajo de ejemplares, no muestra variaciones relacionadas al parasitismo. La disminución en el tamaño de los huevos en hembras parasitadas sugiere que una menor inversión reproductiva puede ocurrir en estos casos. Obtener resultados más robustos respecto de la fecundidad y el tamaño de los huevos requeriría emplear un mayor número de ejemplares parasitados en estas comparaciones lo cual, dada la baja prevalencia del parásito, es dificultoso. Los resultados obtenidos sugieren que el potencial reproductivo de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge no es afectado de manera importante por la presencia del parásito.

En otras especies de anomuros estudiadas la prevalencia de los bopíridos decrece con la talla y los valores más altos de prevalencia se registran en estadios juveniles tempranos del hospedador (Roccatagliata y Lovrich 1999, González y Acuña 2004, Vinuesa y Balzi 2010). La reducción de la prevalencia en estas especies puede ser consecuencia de la remoción del parásito en las sucesivas mudas o a una alta mortalidad inducida por el

bopírido. Así por ejemplo, la menor prevalencia de *P. humboldtensis* en tallas grandes de *C. johni* y *P. monodon* puede ser atribuida a una alta mortalidad o a una inhibición del crecimiento en los ejemplares parasitados que determina que éstos no alcancen grandes tallas (González y Acuña 2004). Tal como ya se mencionó previamente, no hay evidencia que *M. gregaria* pueda remover el bopírido de su cámara branquial y se desconoce la manera en que *P. galacanthae* afecta el crecimiento de langostilla. Una alta mortalidad en ejemplares juveniles parasitados podría explicar el decrecimiento en la prevalencia por encima de los 10 mm de LC. La prevalencia fue significativamente mayor en langostillas del intervalo 7- 9,99 mm de LC que en el resto de los intervalos de talla. El decrecimiento de la prevalencia que se observa en el siguiente intervalo de talla coincide con la aparición de hembras maduras del bopírido. La maduración del ovario de la hembra de *P. galacanthae* implica una mayor demanda de energía y un costo adicional para el hospedador que puede conducir a la muerte de éste y explicar la prevalencia menor en los estadios posteriores. La estabilización de la prevalencia en langostillas con LC > 10 mm indica una baja mortalidad inducida por el parasitismo

La presencia de estadios inmaduros del parásito en estadios juveniles del hospedador fue considerada evidencia de una infestación temprana (Roccatagliata y Lovrich 1999, Vinuesa y Balzi 2010). La ocurrencia de hembras inmaduras y larvas *criptoniscus* del parásito en ejemplares del intervalo 7- 9,99 mm de LC sugiere que la infestación comienza en este rango de tallas. Los estadios tempranos del parásito ocurren durante el verano e inicios de otoño, simultáneamente con la ocurrencia de juveniles de langostilla de 7-9,99 de LC. Esta sincronía entre el desarrollo del hospedador y el parásito ha sido también mencionada para otros anomuros como el porcelánido *Petrolisthes armatus* Gibes, 1850 (Oliveira y Masunari 2006), *Paralomis granulosa* (Roccatagliata y Lovrich 1999) y *Munida iris iris* (Lewis-Wenner y Windsor 1979). Además, la ocurrencia simultánea de parásitos y hospedador en postmuda y la relación lineal entre la talla de hospedador y parásito apoyan la idea de infestación temprana, crecimiento simultáneo, sincronización de la muda y una larga relación parásito-hospedador.

El amplio rango de tallas de las hembras ovígeras de *P. galacanthae* puede indicar que el parásito tiene múltiples puestas a lo largo de su vida. Varias especies de bopíridos son conocidas por realizar cuatro o cinco puestas durante su vida (Pike 1960). Las especies que habitan en bajas latitudes exhiben un prolongado periodo reproductivo (Román-Contreras y Romero-Rodríguez 2005, Oliveira y Masunari 2006). En el estuario del Río de la Plata, hembras ovígeras del bopírido *Leidyia distorta* (Leydi, 1855) fueron halladas casi

todo el año, con excepción de los meses invernales (Torres-Jordá y Roccatagliata 2002). Es de esperar que *P. galacanthae* presente un periodo reproductivo acotado en el Golfo San Jorge; sin embargo, hembras ovígeras del parásito ocurren en todos los meses del año. Este hecho no es consistente con el acotado periodo de infestación registrado en el golfo. Esta diferencia entre la distribución de hembras ovígeras y la duración del periodo de infestación fue también consignada por McDermott (1991) para el bopírido *Leidyia bimini* Pearse, 1951. Para explicar este comportamiento, Torres-Jordá y Roccatagliata (2002) sugieren que la larva *epicaridium* puede permanecer por un periodo variable en el copépodo intermediario hasta encontrar las condiciones favorables para infestar el hospedador definitivo.

El parasitismo puede desempeñar un rol importante en la regulación de algunas poblaciones de decápodos (González y Acuña 2004, Smith *et al.* 2008, Griffen 2009, Dumbauld *et al.* 2011). Kuris y Lafferty (1991) señalan que el parasitismo debe ser considerado al elaborar estrategias de manejo en poblaciones de crustáceos en las que la infestación tiene un impacto importante. Sin embargo, no sería el caso de aquellas especies del género *Munida* en las cuales fue estudiado el parasitismo (Bourdon 1968, Lewis-Wenner y Windsor 1979, Gramito y Frogliá 1998, Mori *et al.* 1999, Petrić *et al.* 2010). La prevalencia de *P. galacanthae* en *M. gregaria* es baja durante todo el período de estudio y no muestra diferencias estacionales ni batimétricas. La baja prevalencia del parásito, la ausencia de casos de infecciones múltiples y la baja influencia sobre el potencial reproductivo, sugieren que el parásito tiene un impacto menor en la población de *Munida gregaria* en el área central del Golfo San Jorge.

Tabla 1. Prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* en la langostilla *Munida gregaria* en el área costera central del Golfo San Jorge. N, número de ejemplares revisados.

| Fecha | N° parásitos | N | Prevalencia |
|--------|--------------|------|-------------|
| Oct-97 | 2 | 588 | 0,34 |
| Dic-97 | 5 | 596 | 0,84 |
| May-98 | 1 | 382 | 0,26 |
| Ago-98 | 1 | 464 | 0,22 |
| Dic-98 | 3 | 420 | 0,71 |
| Ene-99 | 2 | 441 | 0,45 |
| Feb-99 | 0 | 467 | 0,00 |
| Abr-99 | 1 | 342 | 0,29 |
| May-99 | 0 | 595 | 0,00 |
| Jun-99 | 3 | 688 | 0,44 |
| Jul-99 | 3 | 1067 | 0,28 |
| Ago-99 | 1 | 340 | 0,29 |
| Sep-99 | 3 | 310 | 0,97 |
| Oct-99 | 1 | 70 | 1,43 |
| Nov-99 | 1 | 545 | 0,18 |
| Dic-99 | 2 | 535 | 0,37 |
| May-00 | 4 | 2391 | 0,17 |
| Jul-00 | 3 | 226 | 1,33 |
| May-01 | 1 | 439 | 0,23 |
| Ago-01 | 1 | 504 | 0,20 |
| Oct-01 | 1 | 342 | 0,29 |
| Ene-02 | 7 | 952 | 0,74 |
| Jun-08 | 3 | 1301 | 0,23 |
| Ago-08 | 0 | 597 | 0,00 |
| Sep-08 | 0 | 83 | 0,00 |
| Nov-08 | 0 | 80 | 0,00 |
| Ene-09 | 2 | 714 | 0,28 |
| Feb-09 | 7 | 1813 | 0,39 |
| Mar-09 | 2 | 846 | 0,24 |
| Abr-09 | 1 | 530 | 0,19 |
| May-09 | 8 | 1494 | 0,54 |
| Jun-09 | 1 | 598 | 0,17 |
| Ago-09 | 2 | 329 | 0,61 |
| Sep-09 | 0 | 470 | 0,00 |
| Oct-09 | 0 | 104 | 0,00 |
| Nov-09 | 5 | 298 | 1,68 |
| Dic-09 | 3 | 175 | 1,71 |
| Ene-10 | 0 | 298 | 0,00 |
| Mar-10 | 2 | 555 | 0,36 |
| Abr-10 | 2 | 372 | 0,54 |
| May-10 | 1 | 178 | 0,56 |
| Jun-10 | 2 | 190 | 1,05 |

Tabla 2. Prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* en langostillas *Munida gregaria* capturadas en dos estratos de profundidad <45 m y >45 m. Los límites de los intervalos de confianza (95 %) se indican entre paréntesis.

| | <45 m | >45 m |
|-----------------|-------------|-------------|
| Parasitados | 34 | 42 |
| No parasitados | 8957 | 13285 |
| Prevalencia (%) | 0,37 | 0,31 |
| | (0,26–0,52) | (0,23–0,42) |

Tabla 3. Prevalencia del bopírido *Pseudione galacanthae* en langostillas *Munida gregaria* capturadas en las distintas estaciones del año. Los límites de los intervalos de confianza (95 %) se indican entre paréntesis.

| | Invierno | Primavera | Verano | Otoño |
|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Parasitados | 20 | 13 | 31 | 23 |
| No parasitados | 6284 | 2877 | 6380 | 8101 |
| Prevalencia (%) | 0,31 | 0,44 | 0,48 | 0,28 |
| | (0,19–0,47) | (0,24–0,74) | (0,33–0,67) | (0,18–0,41) |

Tabla 4. Prevalencia del bopírido *P. galacanthae* en distintos intervalos de talla de *M. gregaria*.

Para cada intervalo de talla se señala la probabilidad de rechazo de la hipótesis nula de independencia entre infestación y sexo. Significancia $P < 0,05$.

| LC (mm) | Hembras | | Machos | | Total | | | χ (p) |
|------------|---------|-------|--------|-------|-------|-----------|-------|------------|
| | N | P (%) | N | P (%) | N | Parásitos | P (%) | |
| < 7 | | | | | 497 | 0 | 0,00 | |
| 7–9,99 | | | | | 2455 | 19 | 0,77 | |
| 10–12,99 | 1856 | 0,16 | 1988 | 0,20 | 3844 | 7 | 0,18 | 0,92 |
| 13–15,99 | 1255 | 0,31 | 1290 | 0,23 | 2545 | 7 | 0,27 | 0,97 |
| 16–18,99 | 3432 | 0,34 | 1945 | 0,41 | 5377 | 20 | 0,37 | 0,90 |
| 19–21,99 | 2118 | 0,37 | 2990 | 0,30 | 5108 | 17 | 0,33 | 0,82 |
| 22–24,99 | 139 | 1,43 | 2655 | 0,41 | 2794 | 13 | 0,46 | 0,24 |
| ≥ 25 | 6 | 0 | 1103 | 0,36 | 1109 | 4 | 0,36 | <0,01 |

Tabla 5. Prevalencia de *P. galacanthae* en hembras ovígeras y no ovígeras de *M. gregaria*. Los límites de los intervalos de confianza (95 %) se indican entre paréntesis.

| | No ovígeras | Ovígeras |
|-----------------|---------------------|---------------------|
| Parasitados | 18 | 8 |
| No parasitados | 5538 | 1386 |
| Prevalencia (%) | 0,32 (0,19–0,49) | 0,57 (0,26–1,10) |

Tabla 6. Análisis de la covarianza para testear el efecto del parasitismo en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en hembras parasitadas (p) y no parasitadas (np) de *Munida gregaria*. N: número de animales analizados; F: estadístico de la prueba de análisis de la varianza; P: probabilidad asociada al valor de F. Significancia $P < 0,05$.

| Comparación | N | F | P |
|------------------------------|----|-------|------|
| Longitud pleópodo III | | | |
| Pendiente Ho: $b_p = b_{np}$ | 60 | 0,07 | 0,93 |
| Ordenada Ho: $a_p = a_{np}$ | 60 | 0,64 | 0,42 |
| Longitud pleópodo IV | | | |
| Pendiente Ho: $b_p = b_{np}$ | 60 | 0,005 | 0,98 |
| Ordenada Ho: $a_p = a_{np}$ | 60 | 0,1 | 0,75 |
| Longitud pleópodo V | | | |
| Pendiente Ho: $b_p = b_{np}$ | 60 | 0,01 | 0,96 |
| Ordenada Ho: $a_p = a_{np}$ | 60 | 0,06 | 0,79 |

Tabla 7. Especies del género *Munida* parasitadas por isópodos bopíridos con sus respectivos valores de prevalencia.

| Huésped | Parásito | Prevalencia (%) | Localidad | Cita |
|------------------------|---------------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| <i>Munida rugosa</i> | <i>Pleurocrypta porcellanae</i> | 1-2 | Atlántico nororiental | Bourdon (1968) |
| <i>M. iris iris</i> | <i>Anuropodione carolensis</i> | 2-5 | Atlántico noroccidental | Lewis-Wenner y Windsor (1979) |
| <i>M. microphtalma</i> | <i>Paragigantione americana</i> | 5,8 | Atlántico noroccidental | Lewis-Wenner y Windsor (1979) |
| <i>M. longipes</i> | <i>Munidion longipedis</i> | 5,5 | Atlántico noroccidental | Lewis-Wenner y Windsor (1979) |
| <i>M. intermedia</i> | No identificado | 0,06 | Mar Adriático | Gramito y Frogliá (1998) |
| <i>M. tenuimana</i> | <i>Pseudione crenulata</i> | 0,6 | Mar Tirreno | Mori <i>et al.</i> (1999) |
| <i>M. rutilanti</i> | <i>Pleurocripta</i> sp. | 7,85 | Mar Adriático | Petrić <i>et al.</i> (2011) |



Figura 1. Ejemplar de *Munida gregaria* parasitado por el bopírido *Pseudione galacanthae*.
Se observa la deformación de la cámara branquial derecha ocasionada por
la presencia del parásito.

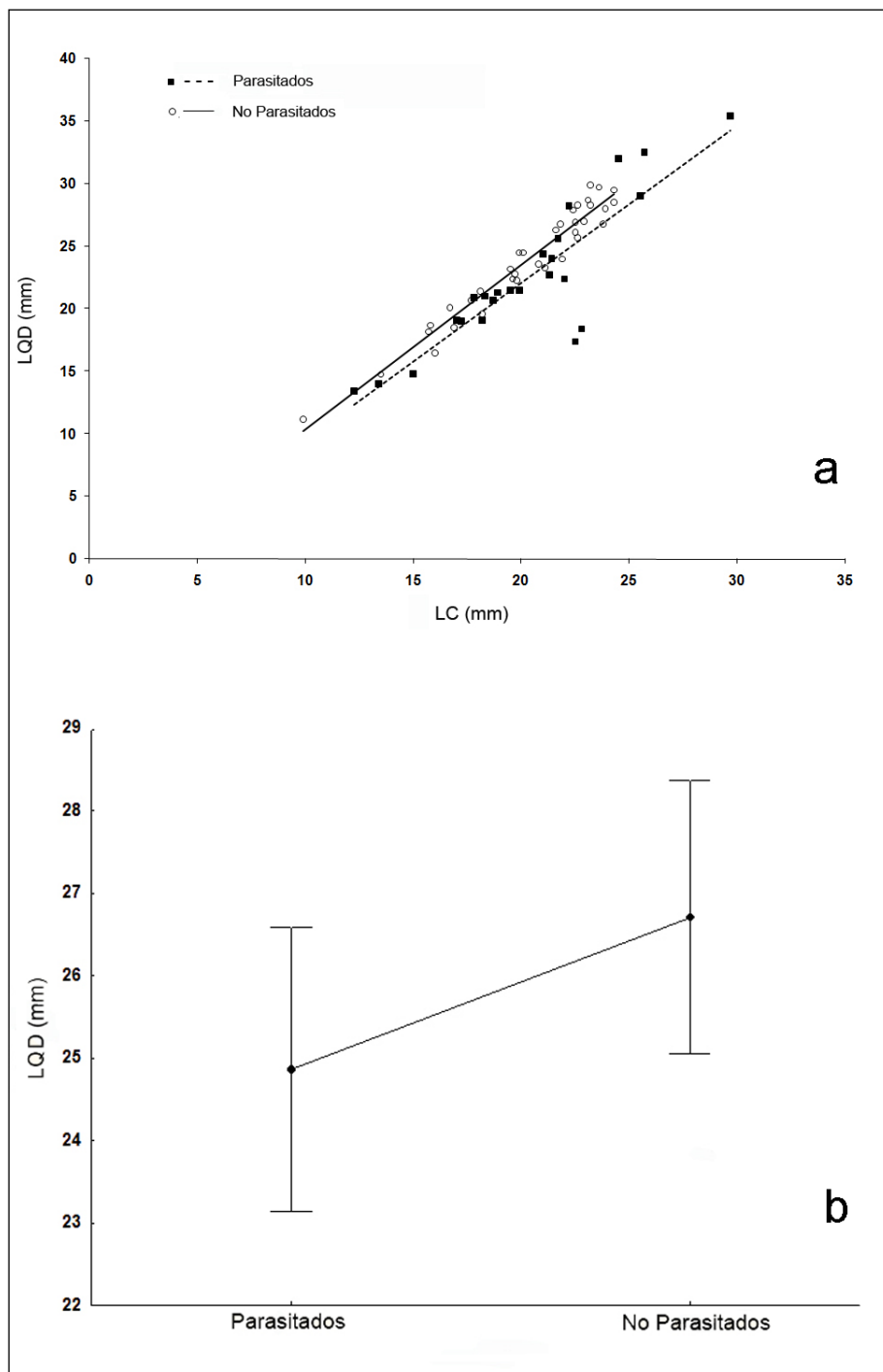


Figura 2. (a) Relación lineal entre la longitud de la quela derecha (LQD) y la longitud del caparazón (LC) en machos de *M. gregaria* parasitados ($LQD = 1,26 LC - 3,11$; $p < 0,01$; $R^2 = 0,75$) y no parasitados ($LQD = 1,31 LC - 2,74$; $p < 0,01$; $R^2 = 0,90$).
(b) Análisis de la covarianza en machos de *M. gregaria* parasitados y no parasitados (valor medio de la covariable $LC = 21,64$ mm).

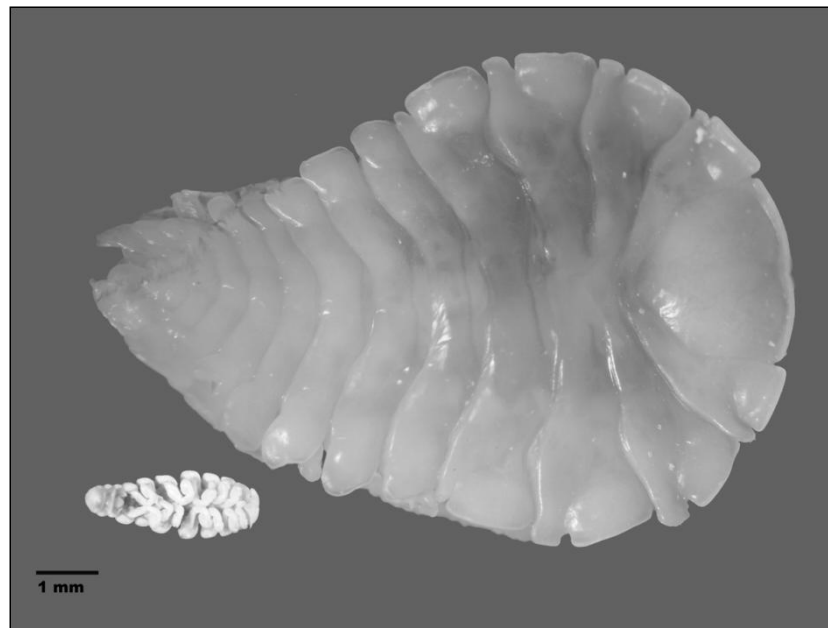


Figura 3. Ejemplar hembra y macho enano de *P. galacanthae*.

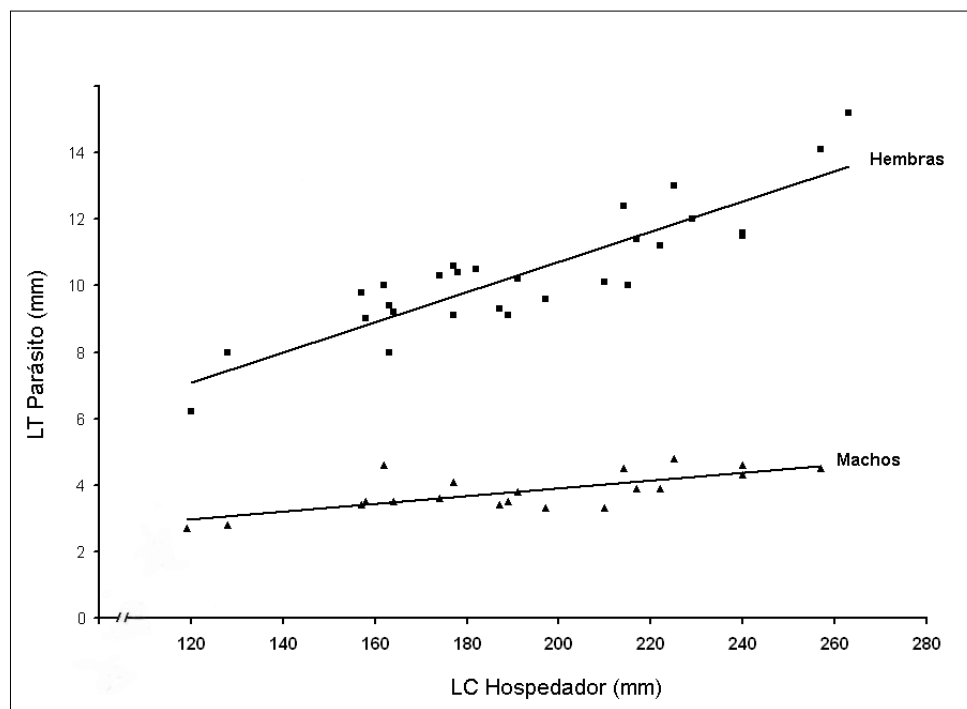


Figura 4. Relación lineal entre la longitud del caparazón (LC) de *Munida gregaria* y la longitud total (LT) del macho ($LT = 0,79 LC + 0,14$; $p < 0,01$; $R^2 = 0,69$) y la hembra ($LT = 1,58 LC + 0,60$; $p < 0,01$; $R^2 = 0,90$) de *P. galacanthae*.

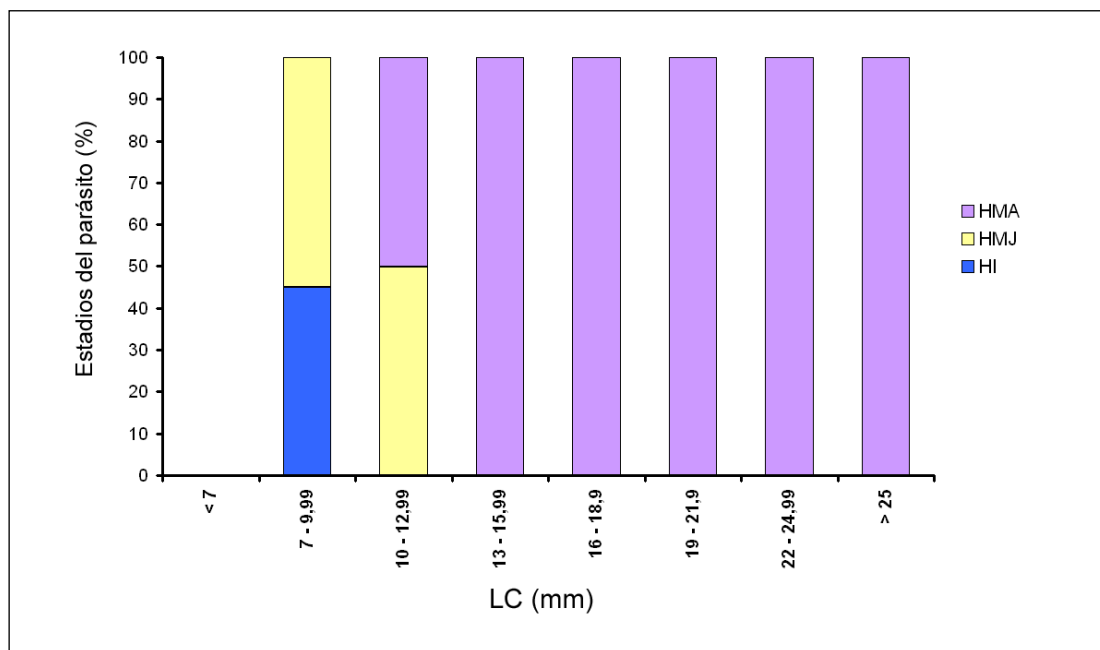


Figura 5. Relación entre la talla de las langostilla y el estadio de desarrollo de la hembra del parásito. HI: hembra inmadura, HMJ: hembra madura joven, HMA: hembra madura avanzada.

Capítulo V

Abundancia y distribución de las capturas de *Munida gregaria*

Introducción

Los galateidos son un grupo biológicamente diverso y ampliamente distribuido, tanto latitudinal como batimétricamente. En particular, las especies de galateidos que habitan aguas someras y de plataforma ocurren en grandes densidades y, a menudo, constituyen la fauna de decápodos mejor representada en términos de biomasa (Wenner 1982, Garm y Hoeg 2000, Tapella 2002). En el Océano Pacífico suroriental, la langostilla *Pleuroncodes monodon* (Milne Edwards, 1837) ocurre en densidades que pueden alcanzar los 100 ind./m² (Arana y Ziller 1990). Abundancias de 40 ind./m² fueron consignadas en *P. planipes* Stimpson, 1860 en México por Auriolles-Gamboa (1995). Las densidades de *Munida sarsi* Huus, 1935 y *M. tenuimana* Sars, 1872 no superan los 20 ind./m² y 0,05 ind./m², respectivamente (Hartnoll *et al.* 1992). Gramito y Frogliá (1998) estiman que la densidad de *M. intermedia* Edwards y Bouvier, 1899, en el Mar Adriático varía entre 0,05 y 0,21 ind./m². La langostilla *M. gregaria* ocurre en grandes concentraciones en el hemisferio sur (Williams 1980). En el Canal Beagle, las máximas densidades de *M. gregaria* registradas son de 5,9 ind./m² (Tapella 2002), mientras que en aguas someras del Estrecho de Magallanes alcanzan los 27 ind./m² (Gorny y Retamal 2000, *vide* Tapella 2002). De acuerdo con Roux y Piñero (2006), en el Golfo San Jorge la densidad máxima de la especie es 14,6 ind./m², con valores medios de 6,9 ind./m².

Dadas sus altas abundancias, varias especies de galateidos han sido consideradas como un potencial recurso pesquero (Longhurst 1968, Vinuesa 1990, Auriolles-Gamboa 1995, Lovrich *et al.* 1998, Alarcón *et al.* 2003, Gutiérrez-García 2003, Wehrtman y Acuña 2011). Así también, algunas especies de langostillas se hallan asociadas a importantes pesquerías. Las langostillas *Cervimunida jonhi* (Porter, 1903) y *P. monodon* son objeto de una pesquería comercial desde hace más de cinco décadas. Previo a ello fueron capturadas como fauna acompañante en la pesquería de merluza en el Pacífico chileno (Roa y Bahamonde 1993). Wehrtman y Acuña (2011) señalan que la langostilla *P. planipes* es una de las principales especies en la captura incidental de camarones de aguas profundas en Costa Rica. La langostilla *Munida rugosa* (Fabricius, 1775) es una de las especies más abundantes en la pesquería de langostas en Escocia (Bergmann y Poore 2001). En nuestro

país, la langostilla *M. gregaria* representa una importante fracción de la fauna acompañante en las pesquerías de merluza y langostino patagónico en el Golfo San Jorge (Villarino *et al.* 2002). En 2004, las capturas incidentales de la especie en la pesquería de langostino superaron las 3.000 toneladas (Cedepesca 2005).

La distribución y abundancia de una especie son datos de suma importancia ecológica e imprescindibles para el adecuado manejo de aquellas especies afectadas a una pesquería. Aspectos relacionados con la distribución y abundancia de *Munida gregaria* han sido estudiados con diversos enfoques y metodologías en distintas localidades de la costa argentina y los canales fueguinos (Gorny y Retamal 2000 *vide* Tapella 2002, Tapella 2002, Galván *et al.* 2008). En el Golfo San Jorge, la información sobre la abundancia y distribución de esta especie es escasa. Roux y Piñero (2006) indican que las concentraciones más importantes de langostillas ocurren en los sectores sur y centro del golfo. Ravalli *et al.* (2010) analizan la distribución diferencial de los morfotipos e indican que las mayores abundancias de la especie se registran en el sur y el norte del golfo. En este capítulo se analizan las capturas incidentales de *Munida gregaria* en la zona costera central del Golfo San Jorge, aportando información sobre su abundancia y distribución, además de brindar herramientas para el adecuado manejo de la especie ante una eventual explotación comercial. En adición, no existen trabajos previos tendientes a caracterizar las capturas incidentales de la especie en las pesquerías de la Argentina.

Los objetivos de este capítulo son:

- 1- Analizar la distribución espacial de las capturas incidentales de *Munida gregaria* en el área de esfuerzo pesquero restringido del Golfo San Jorge.
- 2- Estimar la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa de *M. gregaria* en lances de pesca efectuados en el área de de esfuerzo pesquero restringido del Golfo San Jorge.
 - 2.1- Evaluar variaciones en la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa relacionadas con la profundidad.
 - 2.2- Analizar variaciones estacionales en la frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa.
 - 2.3- Evaluar las variaciones en las frecuencias de ocurrencia y abundancia relativa relacionadas con la especie objetivo de la pesquería.

3. Determinar la estructura de tallas de las capturas incidentales de *M. gregaria*.
- 3.1- Analizar la proporción de sexos en las capturas en relación con la especie objetivo de las capturas.
- 3.2 - Evaluar la distribución de tallas en función la especie objetivo de la pesquería.
- 3.3- Determinar las tallas máximas capturadas en relación con las características del arte de pesca empleado.

En este capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

- ✓ La langostilla tiene una alta frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa en los lances de pesca de la flota costera.
- ✓ La abundancia de la langostilla es mayor cuando el langostino *P. muelleri* es la especie objetivo de la flota.
- ✓ Dada la abundancia y la estructura de tallas de las capturas incidentales de la especie, la langostilla es un potencial recurso para la flota costera en el Golfo San Jorge.

Materiales y métodos

Caracterización de la flota costera

La flota costera que opera en el Golfo San Jorge comprende embarcaciones con esloras entre 8 y 17 m (Figura 1). Estos barcos operan durante el día, pero pueden tener una autonomía máxima de 36 horas. En general, están desprovistos de equipo de frío y pueden llevar hasta seis tripulantes. Dentro del rango de esloras indicado, las embarcaciones menores poseen una red que es arrastrada por popa (poperos), mientras que los barcos más grandes pueden tener dos redes laterales similares a la de los barcos tangoneros. Estos barcos emplean una red de arrastre de fondo con mallas de 40 mm cuando el langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) es objeto de la pesquería o bien de 100 mm para la pesca de merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 o centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782). En Chubut, la flota costera está integrada por alrededor de 30 embarcaciones que operan alternativamente según la disponibilidad de los recursos. Los puertos utilizados por estos barcos en la provincia son: Rawson, Comodoro Rivadavia, Caleta Córdova y, ocasionalmente, Puerto Madryn y Camarones.

Distribución y abundancia de las capturas incidentales

Obtención de los datos

Para analizar la abundancia y distribución de las capturas de la especie se emplearon partes de pesca elaborados por el personal del “Programa de Observadores a Bordo de la Provincia de Chubut” (en adelante, POBCh) de la Secretaría de Pesca y datos propios obtenidos durante operaciones de pesca de la flota costera en el periodo 2008-2010. En estos partes se registra presencia o ausencia de la especie y se determina la abundancia relativa de la especie a partir de la siguiente escala elaborada por el POBCh:

- ✓ Dominante: la especie representa más de 50 % de la captura total. El aspecto general de la captura está dado por la presencia de la especie.
- ✓ Abundante: la especie representa entre 25 y 50 % de la captura total.
- ✓ Común: la especie representa entre 10 y 25 % de la captura total
- ✓ Rara: la especie representa menos de 10 % de la captura total.

En estas partes se consigna también el destino de las capturas incidentales de *M. gregaria*, según la siguiente escala:

- ✓ Encajonado: si la captura es totalmente encajonada y desembarcada, no arrojándose ejemplares al mar.
- ✓ Descarte parcial: sólo se encajona una fracción de los ejemplares capturados.
- ✓ Descarte total: no se encajonan ejemplares; el total de la captura es devuelta al mar.

Análisis de los datos

Se utilizaron test de independencia para comparar la frecuencia de ocurrencia ($FO = n^\circ \text{ de lances con } M. \text{ gregaria} / n^\circ \text{ total de lances}$) respecto de la profundidad y de la especie objetivo de la pesquería. Las variaciones en la frecuencia de ocurrencia respecto del año fueron testeadas utilizando el Test exacto; este test es una generalización del procedimiento de Fisher y calcula el valor de probabilidad entre dos variables para tablas mayores a 2×2 (Agresti 1992).

El uso de sistemas de información geográfica brinda importantes herramientas para el manejo y monitoreo de recursos pesqueros (Miller 1994). En este capítulo se elabora un SIG para el análisis de las abundancias relativas de las capturas. Se ha trabajado sobre la

carta náutica digital del Golfo San Jorge elaborada por el Servicio de Hidrografía Naval. Dicha carta tiene proyección de Mercator, una escala 1:400.000 y está georeferenciada en el sistema de referencia WGS84. Este sistema es usado para los datos provenientes de buques pesqueros y, por tanto, utilizado también en los trabajos del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Se elaboró una capa de batimetrías del área sobre la base de la misma carta y se mapeó sobre esta carta cada lance georeferenciado (WGS84) con su correspondiente valor de abundancia relativa.

Proporción de sexos y estructura de tallas de las capturas

Los ejemplares de *Munida gregaria* empleados para determinar la estructura de tallas de las capturas fueron obtenidos como fauna acompañante de lances de los barcos B/P “Juan Manuel”, B/P “Baffeta”, B/P “Hemos Triunfado”, B/P “Doña Ruth” y B/P “El Gauchito”. Los lances de pesca fueron submuestreados a bordo y los ejemplares fueron conservados en una solución de formalina en agua de mar 4 %.

En todos los animales se determinó el sexo y se registró la longitud del caparazón (LC) empleando un calibre digital ($\pm 0,01$ mm). La distribución de tallas obtenidas se empleó para la construcción de histogramas para cada lance, de manera independiente. Se compararon mediante análisis de la varianza las tallas retenidas por la red de langostino y la de merluza y se empleó un prueba de bondad de ajuste para analizar la proporción de sexos (1:1).

Resultados

Dinámica de la flota costera

Durante el periodo de estudio la flota costera operó principalmente desde el puerto de Caleta Córdova. El número de barcos que operaron simultáneamente en la zona de esfuerzo pesquero restringido (en adelante ZEPR) varió entre dos y siete, debido a que varias embarcaciones se trasladan a Rawson durante alguna etapa del año. En términos generales, la flota costera se abocó a la pesca de langostino en aguas someras durante los meses de febrero a abril. En los meses invernales, la especie objeto de la pesquería fue la merluza, cuya pesca se realiza en áreas más alejadas de la costa. En noviembre-diciembre algunas embarcaciones capturaron centolla, empleando para ello artes de arrastre similares

a las empleadas en la pesquería de merluza. A finales del invierno e inicios de primavera existen importantes limitaciones climáticas a la operatividad de la flota, lo que disminuye el esfuerzo pesquero en estos meses.

Distribución y abundancia de las capturas de *M. gregaria*

La frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa de la especie fue registrada en 1.147 lances durante todo el periodo abarcado. La frecuencia de ocurrencia de la especie, expresada en porcentaje, fue de 88,6 %. No se observaron variaciones en la frecuencia de ocurrencia relacionadas con la pesquería o la profundidad (Tabla 1). Los valores de frecuencia son menores en 2009, pero no difieren significativamente de los valores observados en los otros años (Test exacto; $\chi^2 = 1,41$; $p = 0,49$). En la ZEPR, la langostilla *M. gregaria* fue capturada durante todo el año, independientemente de la especie objetivo de la pesquería o la profundidad, pero las capturas incidentales estuvieron sujetas a la movilidad y esfuerzo pesquero de la flota (Figura 2).

Las abundancias relativas fueron mayores en aguas someras (<50m), donde la especie representó más de 25 % de la captura en más de la mitad de los lances efectuados en estas profundidades en todo el periodo analizado (Figura 3). En la pesquería de merluza las capturas de langostilla fueron reducidas; la categoría “rara” fue la mejor representada en términos de abundancia relativa. Un incremento en la abundancia relativa en esta pesquería se observó en los meses de junio y julio. Cuando la especie objetivo fue el langostino, predominaron los lances en que la especie representó más de 25 % de la captura total (Figura 4).

La tendencia observada respecto de la profundidad y la especie objetivo puede ser generalizada para todo el periodo de estudio. Sin embargo, en 2008 se observó un número importante de lances de la categoría “abundante” en áreas alejadas próximas al límite de la ZEPR. En 2009 predominaron los lances de la categoría “dominante”, los cuales se concentraron frente a Caleta Córdova en torno a la isobata de 50 m. En este año, los lances donde la especie representa menos de 10 % de la captura se ubican más allá de la isobata de 50 m, principalmente a lo largo del margen de la ZEPR. Las abundancias relativas del año 2010 fueron menores a la de años previos. El número de lances en aguas someras es muy bajo y, al igual que lo observado en otros años, los lances que se realizaron en áreas alejadas muestran bajas abundancias relativas de *M. gregaria* (Figura 5).

Independientemente de la época del año, la embarcación, la profundidad, el barco o la especie objetivo de la pesquería, la totalidad de las langostillas capturadas son descartadas al agua.

Proporción de sexos y distribución de tallas

Se analizó la proporción sexual y distribución de tallas en 56 lances de la flota costera, de los cuales 24 corresponden a pesca del langostino como especie blanco y 32 a la de merluza. La proporción de sexos en las capturas estuvo directamente relacionada con el arte de pesca empleado y, por tanto, con la especie objetivo. En las capturas provenientes de la pesca de merluza se observó, en general, un proporción sesgada hacia los machos 1,91:1 (M:H), la cual difiere significativamente de la relación sexual 1:1 ($\chi^2 = 152,12$; $p < 0,01$). La proporción sexual fue altamente variable, registrándose lances compuestos casi exclusivamente por machos ó con un alto predominio de hembras en las muestras de invierno. En la pesquería de langostino predominan las hembras 1:1,49 (M:H) y si bien la proporción de sexos se acercó más a la esperada, también estos valores difieren de la relación 1:1 ($\chi^2 = 81$; $p < 0,01$).

La talla de los ejemplares varió entre 12,54 y 32,40 mm de longitud del caparazón. El arte de pesca también influyó en la estructura de tallas de las capturas; en la pesquería de merluza, las tallas de machos y hembras fueron mayores respecto de las tallas de ejemplares capturados en la pesquería de langostino. Un aspecto similar en la distribución de tallas de las capturas radica en el hecho que en ambas pesquerías, 50 % de los ejemplares capturados tiene tallas superiores a 19,5 y 16,3 mm de LC para machos y hembras, respectivamente (Tabla 2). La distribución de tallas en las distintas pesquerías no muestra un patrón claro, se observó una distribución bimodal para las hembras en la pesquería de langostino, al igual que para los machos capturados en lances de merluza. En los machos y hembras capturados en la pesquerías de langostino y merluza, respectivamente, se observaron distribución de tallas unimodales (Figura 6).

Discusión

Los galateidos son muy abundantes en ambientes costeros y de plataforma en muchos mares del mundo. En el Mar Argentino, han sido descritas dos especies de esta familia, *Munida spinosa* Henderson, 1885 que se encuentra en aguas profundas hasta los

1000 m y *M. gregaria*, que ocupa aguas costeras del litoral argentino (Boschi *et al.* 1992). Esta última especie es particularmente abundante en los canales fueguinos y el Golfo San Jorge; en esta última área, varios autores destacan la abundancia de *Munida gregaria* y las importantes capturas incidentales de esta especie en las distintas pesquerías (Roux *et al.* 1995, Vinuesa 2005, Roux y Piñero 2006). En las capturas de la flota costera, la abundancia de langostilla es superior a la de langostino en muchos de los lances de la pesquería de este último. Esto reafirma que *M. gregaria* y el langostino son los crustáceos decápodos mejor representados en la comunidad bentónico-demersal de aguas costeras del golfo. En adición, la especie es dominante en una alta fracción de los lances realizados por la flota congeladora tangonera en otras áreas costeras del Golfo San Jorge (Vinuesa, inédito).

La abundancia de la langostilla en áreas de pesca de langostino del Golfo San Jorge ha sido destacada en trabajos previos (Vinuesa 2005, Roux y Piñero 2006). Esto podría estar relacionado con el importante aporte de materia orgánica en los fondos de pesca producto del descarte y el hábito generalista de la especie (Romero 2003, Vinuesa y Varisco 2007). Una adecuación de la dieta con relación al descarte pesquero fue demostrada para *M. gregaria* en el golfo (Varisco y Vinuesa 2007). Los resultados de este trabajo sugieren que el mayor solapamiento de estas especies estaría limitado al periodo febrero-abril, cuando el langostino se ubica en aguas de menor profundidad dentro del área estudiada.

Las abundancias relativas de las capturas incidentales de langostilla estarían afectadas principalmente por el área de pesca más que por el arte de pesca empleado. Estos dos factores se hallan interrelacionados, ya que la pesca de langostino se realiza en aguas someras, mientras que la merluza es capturada en zonas de mayor profundidad. También, durante septiembre de 2010 el B/P “Virgen de Itatí”, abocado a la pesca de merluza, efectuó lances en aguas someras frente a Caleta Córdova, donde *M. gregaria* resultó dominante. Los lances de pesca en los que la langostilla es dominante y que corresponden a profundidades mayores a 50 m, se hallan siempre próximos a la isobata de 50 m. En concordancia con estas observaciones, y como ya se mencionó en la flota congeladora tangonera donde el arte de pesca es similar, las mayores abundancias de langostilla se registran a menos de 50 m de profundidad (Vinuesa, información inédita).

Las variaciones en la abundancia relativa de las capturas incidentales de *M. gregaria* en el Golfo San Jorge pueden también estar relacionadas con movimientos de la población. Migraciones verticales relacionadas con el apareamiento y la muda fueron descritas en los

galateidos *Pleuroncodes monodon* (Palma y Arana 1997) y *P. planipes* (Serrano-Padilla y Auriol-Gamboa 1995). De acuerdo con Tapella (2002) los ejemplares de *M. gregaria* próximos a mudar tendrían un desplazamiento hacia aguas más profundas del Canal Beagle, lo cual reduciría la mortalidad por depredación. Este esquema de migración propuesto para el Canal Beagle no se ajusta a la dinámica observada en el Golfo San Jorge, donde toda la información obtenida hasta el presente sugiere que la especie mudaría en aguas someras. Según Vinuesa (2007), las langostillas se concentrarían en aguas de baja profundidad durante el periodo de apareamiento y muda; luego de estos eventos los individuos se dispersarían hacia aguas más profundas. Se ha observado que los arribazones de juveniles pelágicos son coincidentes con la muda de estos ejemplares, lo que sugiere que estos animales se acercarían a la costa para la muda (Varisco y Vinuesa 2010). Dos observaciones surgidas de los resultados obtenidos brindan soporte extra al esquema de migración batimétrica propuesto por Vinuesa (2007): (a) el periodo de pesca del langostino (febrero-abril), cuando se obtienen las mayores capturas de langostillas, es coincidente con un incremento de la actividad de muda (ver Capítulo IV) y (b) el incremento de la abundancia en las capturas en la pesquería de merluza cuando se inicia el periodo de apareamiento.

Las migraciones pueden también determinar cambios en la proporción de sexos y la estructura de tallas (Wenner 1972). Sin embargo, las variaciones de estos parámetros en las capturas incidentales estarían determinadas, en primera instancia, por el arte de pesca empleado. La malla utilizada para pescar langostinos es menor, por lo que resulta menos selectiva respecto de la talla de las langostillas. Esto determina que la proporción de sexos en esta pesquería se aproxime más a la esperada. En la pesquería de merluza, el mayor tamaño de la malla determina que sean retenidos mayor cantidad de machos, los cuales tienen un mayor tamaño que las hembras. Sin embargo, se han observado lances con un predominio de hembras ovígeras en los meses de junio y julio. Las hembras de varias especies de decápodos tienden a agregarse en aguas someras para el apareamiento (Werner 1967, Stevens *et al.* 1992, Vinuesa y Balzi 2002). En el Canal Beagle se observó una importante concentración de ejemplares en profundidades menores a 40 m en el periodo previo al desove (Tapella 2002). Este comportamiento explicaría el predominio de las hembras en determinados lances en el inicio del invierno en el Golfo San Jorge.

Las pesquerías de galateidos han tenido su mayor desarrollo en Chile, donde *P. monodon* y *C. jonhi* son capturados desde hace décadas con rendimientos dispares que han determinado el cierre de la pesquería durante un largo periodo (Roa y Bahamonde 1993).

El galateido *P. planipes* ha sido capturado en algunos años en países de América Central, como El Salvador, Panamá y Nicaragua (Wehrman y Acuña 2011). Estas capturas estuvieron alentadas por una merma en las capturas de camarones en océano Pacífico (Gutiérrez-García 2003). Las potencialidades de una pesquería comercial de la langostilla *M. gregaria* fueron evaluadas en el Estrecho de Magallanes, empleando trampas para su captura (Alarcón *et al.* 2003). En el resto de las localidades donde la especie está presente, no se han desarrollado análisis con enfoque pesquero. En el Golfo San Jorge, a pesar que la especie es fauna acompañante en las principales pesquerías, no se registra encajonado y desembarcos. Esto se debe a la imposibilidad de procesar y comercializar las capturas. Los siguientes aspectos resultarían beneficiosos para encarar la explotación comercial de este crustáceo en el golfo: (a) la especie es capturada durante todo el año en cantidades importantes; (b) la langostilla es capturada con las artes de pesca convencionales sin necesidad de introducir modificaciones en ellas y (c) las capturas más importantes se realizan en aguas costeras próximas al puerto de asiento de la flota (Caleta Córdova), lo que determinaría menores costos de operación en caso de una pesquería dirigida. Sin embargo las implicancias de este tipo de actividad son ecológicamente discutibles, lo que se encarará en el capítulo siguiente.

Tabla 1. Frecuencias de ocurrencia (FO) de *Munida gregaria* en lances de pesca de la flota costera en relación con el año, la pesquería y la profundidad de los lances. Se indica el valor de χ^2 y la probabilidad (p) de rechazo de la hipótesis de independencia entre la FO y los factores pesquería y profundidad.

| | Lances + | Total lances | FO (%) | χ^2 | p |
|-------------|----------|--------------|--------|----------|------|
| 2008 | | | | | |
| Pesquería | | | | | |
| Merluza | 61 | 64 | 95,3 | - | - |
| Langostino | 54 | 54 | 100 | 3,97 | 0,04 |
| Profundidad | | | | | |
| < 50 m | 15 | 15 | 100 | - | - |
| > 50 m | 100 | 104 | 96,1 | 1,04 | 0,30 |
| 2009 | | | | | |
| Pesquería | | | | | |
| Merluza | 160 | 193 | 82,9 | - | - |
| Langostino | 146 | 171 | 85,3 | 0,41 | 0,51 |
| Profundidad | | | | | |
| < 50 m | 71 | 78 | 91,0 | - | - |
| > 50 m | 234 | 286 | 81,8 | 3,82 | 0,05 |
| 2010 | | | | | |
| Pesquería | | | | | |
| Merluza | 48 | 48 | 100 | - | - |
| Langostino | 40 | 42 | 95,2 | 0,66 | 0,41 |
| Profundidad | | | | | |
| < 50 m | 7 | 7 | 100 | - | - |
| > 50 m | 81 | 85 | 95,2 | 0,14 | 0,70 |

Tabla 2. Estructura de tallas de la langostilla *Munida gregaria* en lances de pesca de la pesquería de merluza y langostino en la zona de esfuerzo pesquero restringido del Golfo San Jorge.

| | N | LC máx. (mm) | LC mín. (mm) | Media (mm) | Intervalo modal (mm) | Mediana (mm) |
|----------------------|-------|--------------|--------------|------------|----------------------|--------------|
| Pesquería langostino | | | | | | |
| Machos | 4.625 | 30,15 | 12,54 | 21,38 | 23–23,49 | 19,30 |
| Hembras | 3.096 | 22,47 | 12,30 | 18,23 | 19–19,49 | 16,23 |
| Pesquería merluza | | | | | | |
| Machos | 1.196 | 32,40 | 16,21 | 22,31 | 23,5–23,99 | 19,75 |
| Hembras | 323 | 22,69 | 15,51 | 18,64 | 19,5–19,99 | 16,30 |



Figura 1. Barco Pesquero (B/P) “Eterno San José” perteneciente a la flota costera que opera en la zona de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) del Golfo San Jorge.

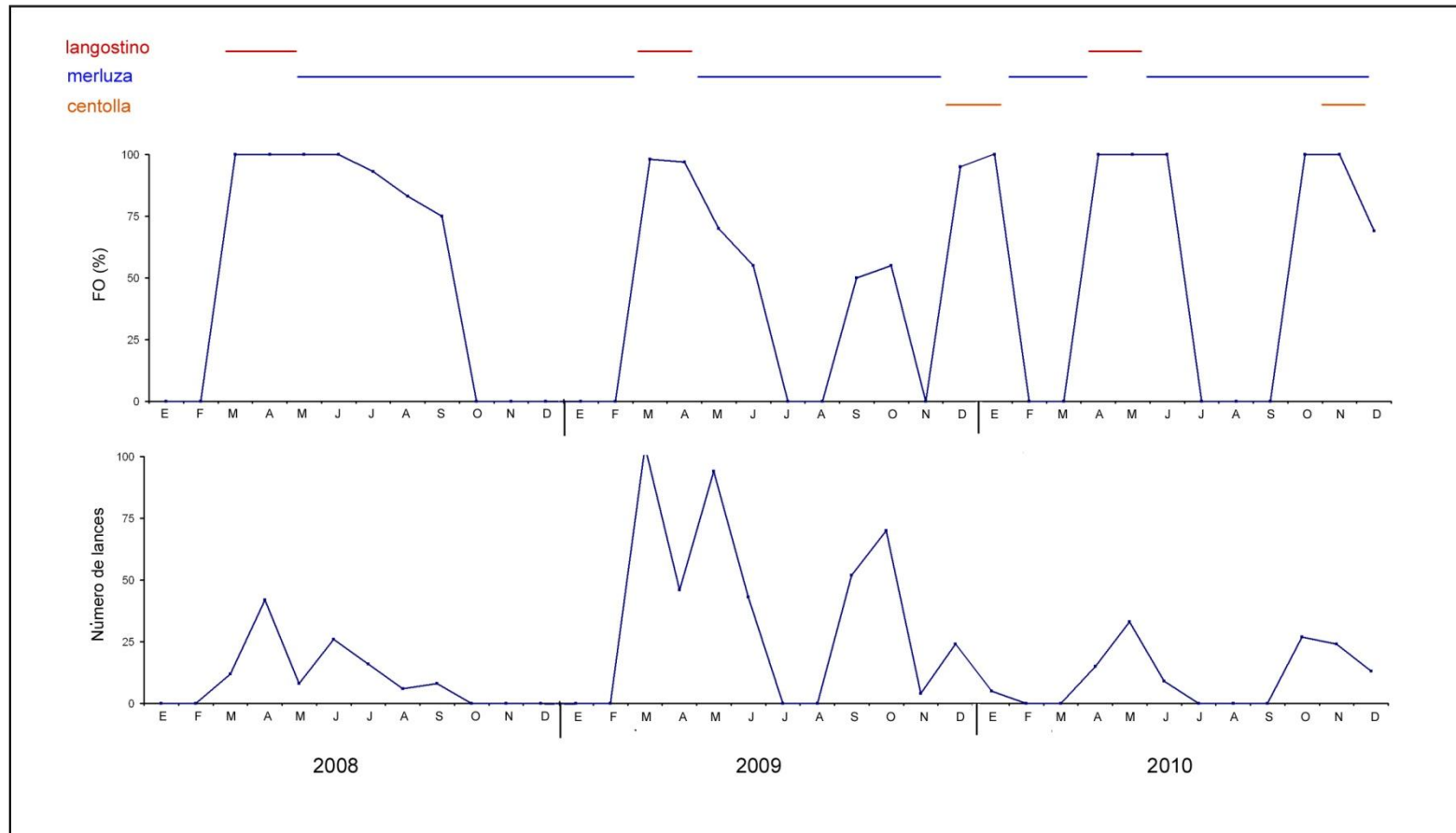


Figura 2. Frecuencia de ocurrencia de *Munida gregaria* con relación a la dinámica de operación de la flota costera en la zona de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) del Golfo San Jorge. En la parte superior se indica la principal especie objetivo de la flota

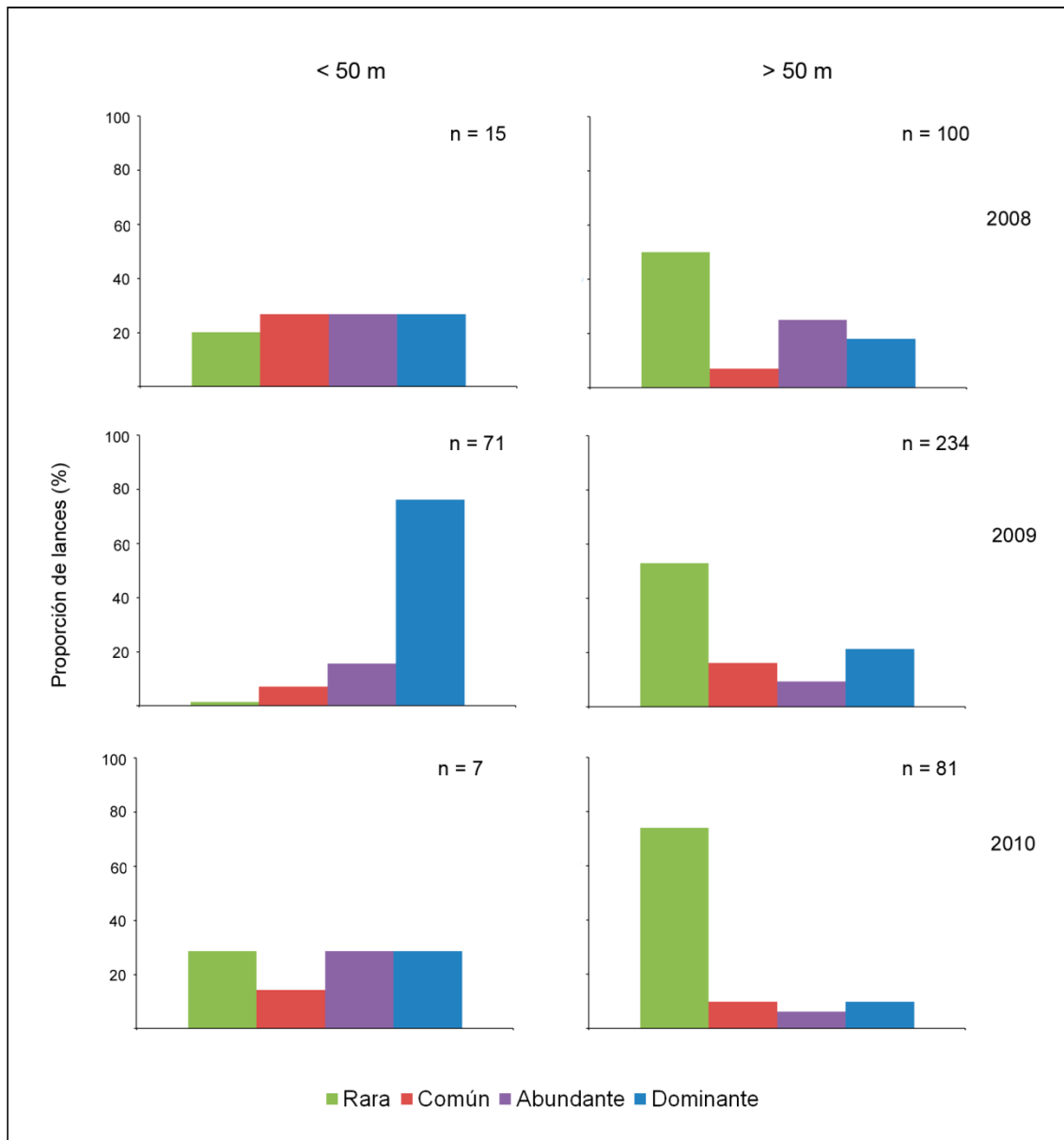


Figura 3. Abundancias relativas de *Munida gregaria* en la zona de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) del Golfo San Jorge, en relación con la profundidad. Se indica el número de lances registrados en cada caso.

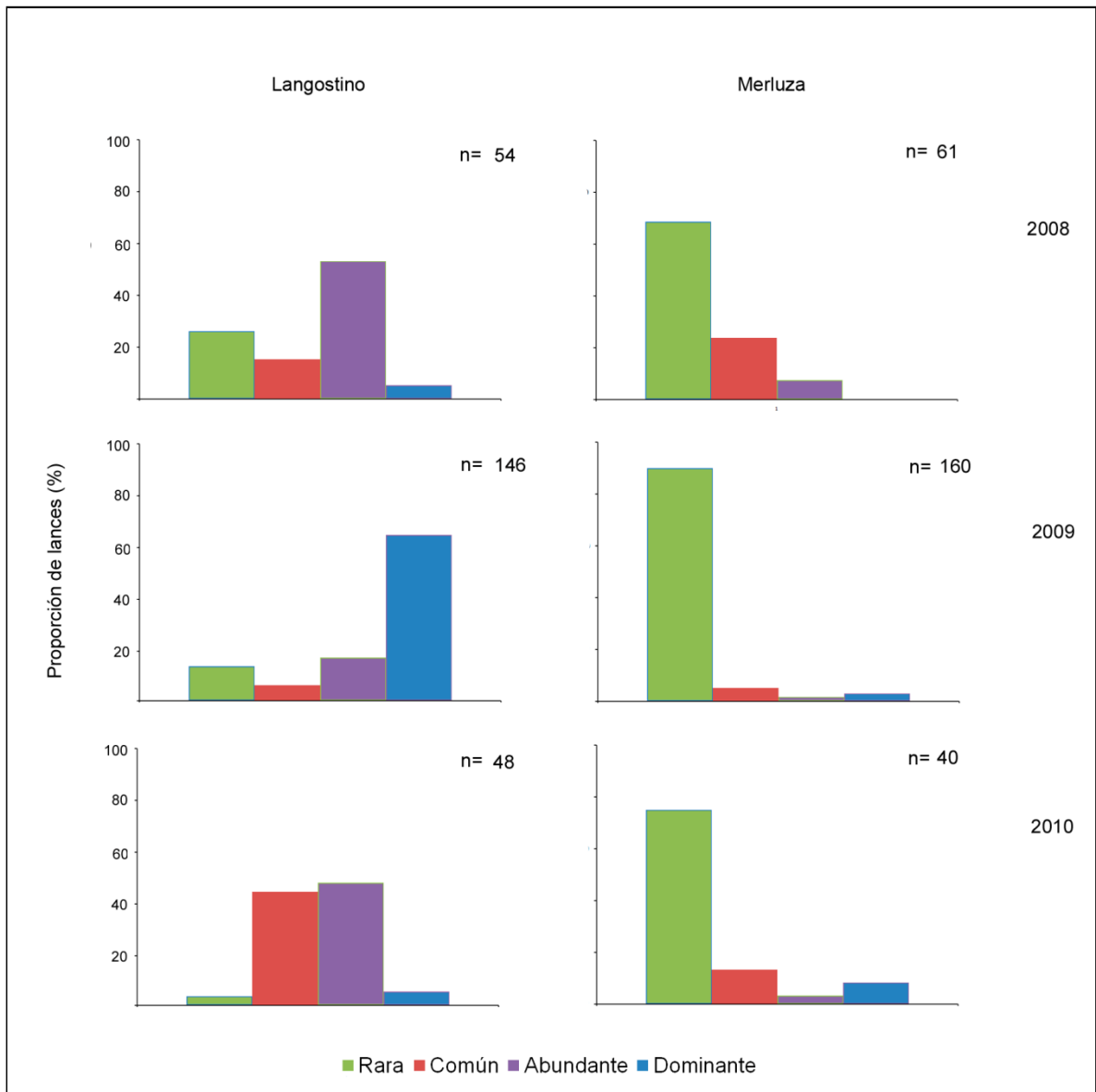


Figura 4. Abundancias relativas de *Munida gregaria* en la zona de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) del Golfo San Jorge, en relación con la especie objetivo de la pesquería. Se indica el número de lances registrados en cada caso.

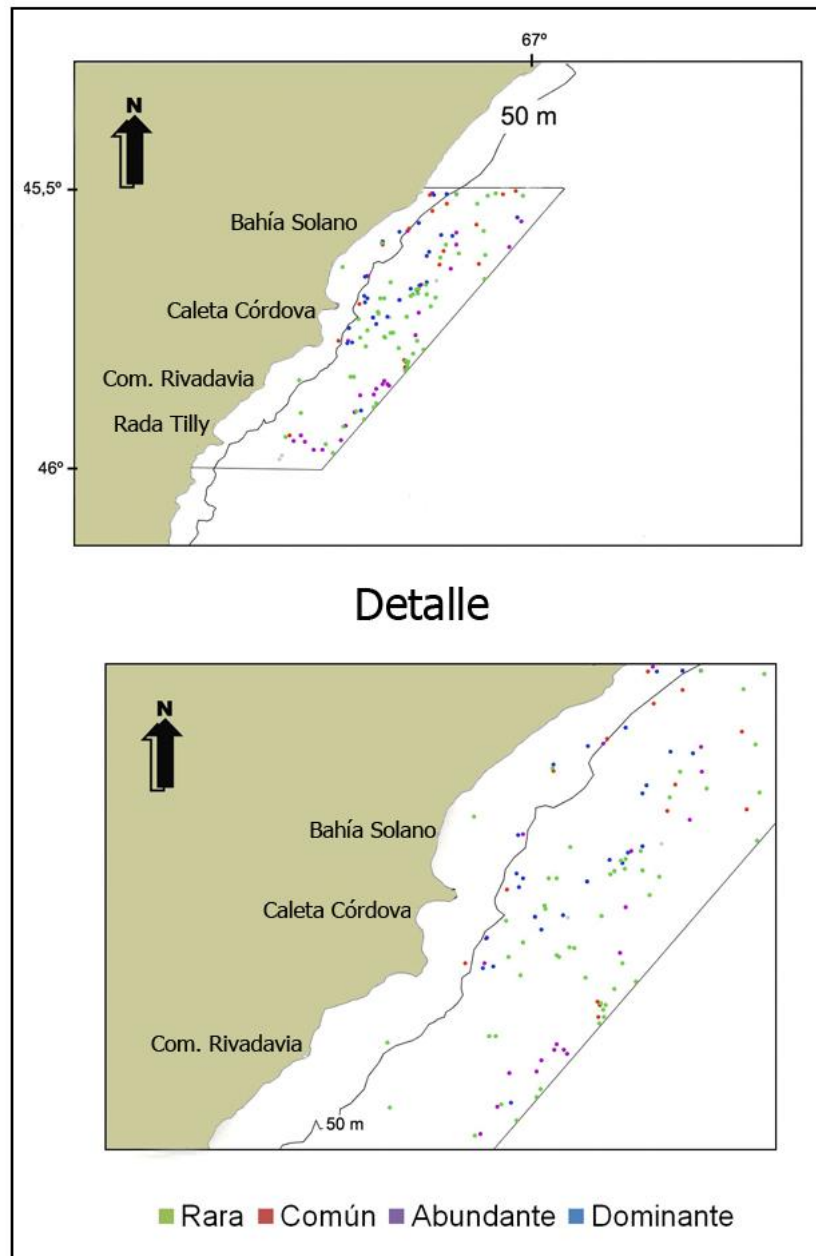


Figura 5a. Abundancia relativa de *Munida gregaria* en lances de pesca de la flota costera en el área de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) en el Golfo San Jorge durante 2008.

Detalle de las capturas en el área próxima al puerto de Caleta Córdova.

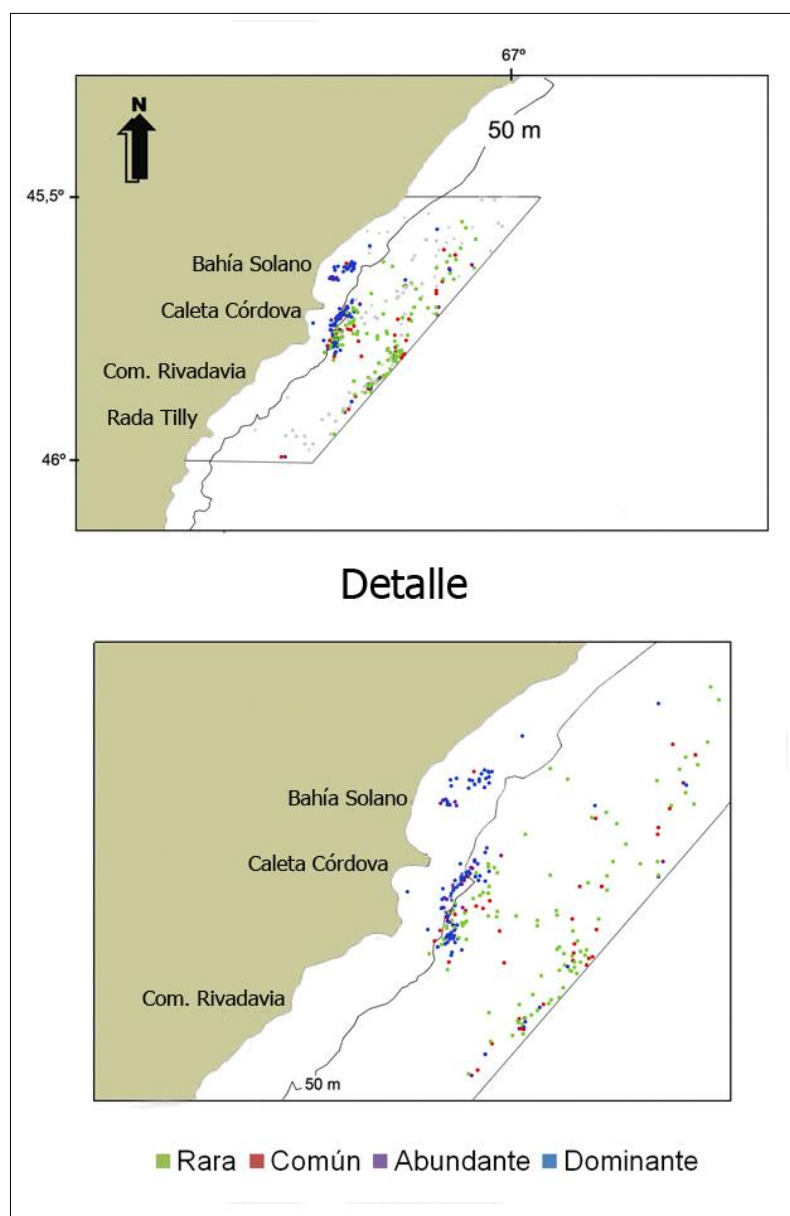


Figura 5b. Abundancia relativa de *Munida gregaria* en lances de pesca de la flota costera en el área de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) en el Golfo San Jorge durante 2009.
Detalle de las capturas en el área próxima al puerto de Caleta Córdova.

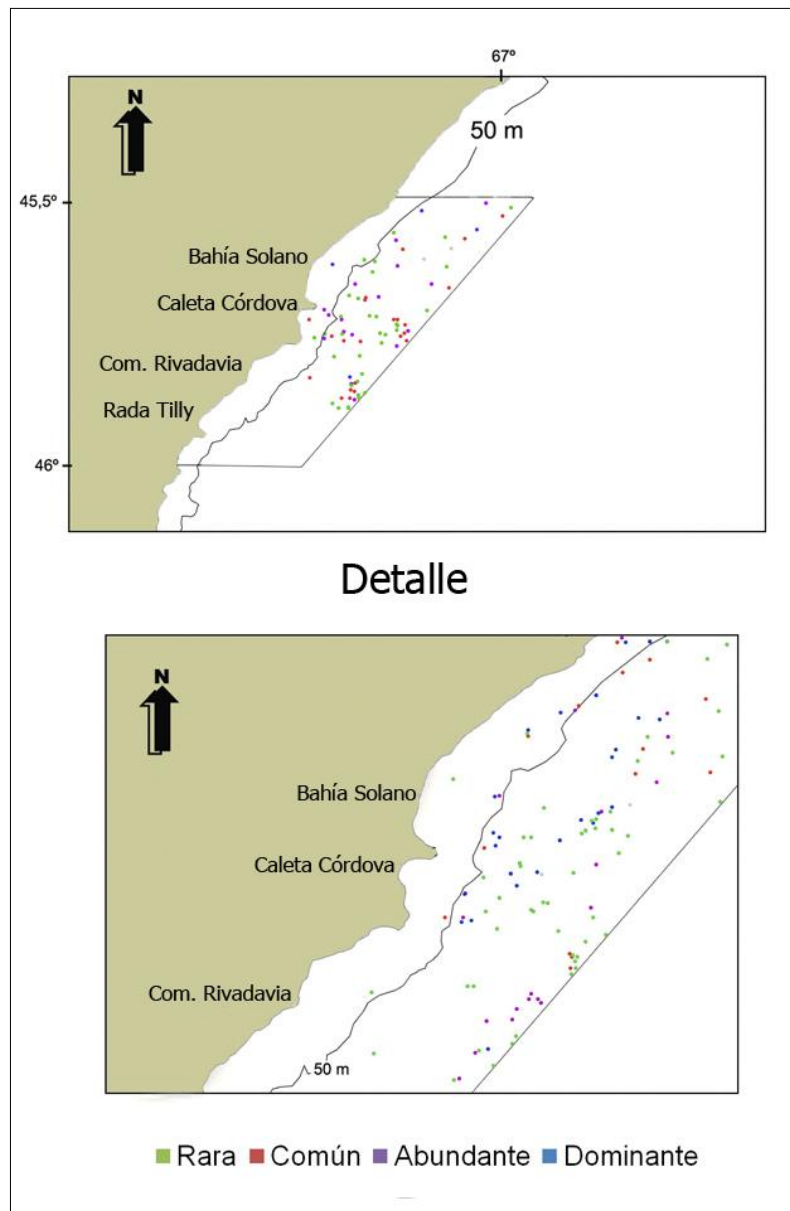


Figura 5c. Abundancia relativa de *Munida gregaria* en lances de pesca de la flota costera en el área de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) en el Golfo San Jorge durante 2010.

Detalle de las capturas en el área próxima al puerto de Caleta Córdova.

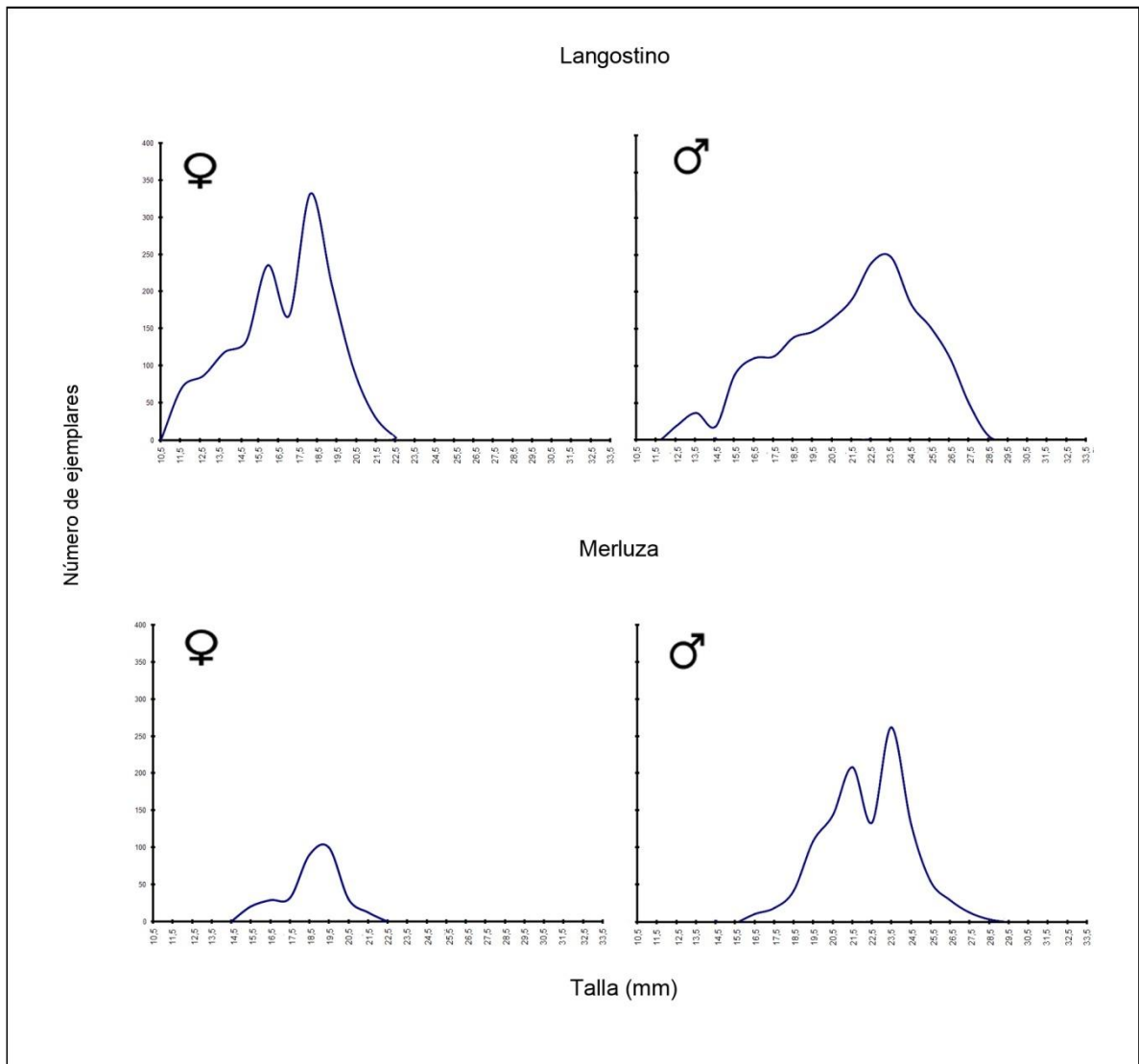


Figura 6. Distribución de tallas de los ejemplares de *Munida gregaria* en las capturas incidentales de las pesquerías de langostino y merluza en la zona de esfuerzo pesquero restringido (ZEPR) del Golfo San Jorge.

Capítulo VI

Discusión general y consideraciones finales

Caracterización bioecológica de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge

La explotación de un recurso demanda un amplio conocimiento de la biología de la especie sujeta a explotación comercial, así como sus interacciones y el efecto de las variables ambientales que afectan su distribución y abundancia. El conocimiento de estas variables brinda importantes herramientas para el monitoreo y adecuado manejo de la pesquería.

La langostilla *Munida gregaria* tiene un desarrollo larval que involucra cinco estadios zoeas y un estadio decapodito (megalopa). Larvas de la especie ocurren entre los meses de agosto y febrero. El aporte larvas al plancton es coincidente con el incremento de productividad que se registra durante la primavera. Según los resultados obtenidos, no existiría un patrón de deriva de los estadios larvales; importantes concentraciones de decapoditos fueron registrados en aguas de baja profundidad, lo que sugiere que el asentamiento ocurriría en fondos blandos en aguas someras. En los decapoditos se manifiestan las diferencias morfológicas que muestran los morfotipos de la especie; es posible que durante la zoea V se disparen los mecanismos fisiológicos que determinan la expresión final de los morfotipos. La disponibilidad de sustratos y alimento tendrían un rol central en la expresión del morfotipo (Chilton 1909, Varisco y Vinuesa 2010). En experiencias de laboratorio se observó que los decapoditos muestran una marcada preferencia de sustrato y que la disponibilidad de un sustrato adecuado es un importante condicionante de la muda (Vinuesa, inédito).

Luego de la muda de decapodito a juvenil I, los ejemplares tienen un crecimiento rápido durante todo el primer año de vida. Al final de este período, una fracción de la clase anual se reproduce. Esto determinaría que en el Golfo San Jorge las hembras pueden adoptar dos estrategias: (a) una madurez temprana asociada con una baja fecundidad y probablemente con un costo en el incremento de muda en la muda siguiente; o (b) una madurez tardía, probablemente asociada con una mayor inversión energética en crecimiento y una mayor fecundidad en puestas futuras. En los años siguientes los animales tendrían una frecuencia bianual de muda, con una muda en primavera y otra

durante el principio del otoño. En primavera los machos comienzan a mudar tempranamente, mientras que las hembras lo hacen luego de la eclosión de las larvas, dado que la incubación de los huevos restringe la muda. Los resultados obtenidos sugieren que en los animales con tallas mayores de 20 mm de LC la frecuencia de muda sería anual y se produciría en primavera. Hembras y machos de la langostilla muestran diferencias en el patrón de crecimiento sólo en estadios sexualmente maduros, por lo que estas diferencias estarían vinculadas al mayor costo de reproducción en las hembras, que puede incluir una disminución de la alimentación durante la incubación. La longevidad, estimada indirectamente a partir de la distribución de frecuencias de tallas, el ciclo de mudas y los datos experimentales de incremento por muda, es de 8 y 9 años para machos y hembras, respectivamente.

En el Golfo San Jorge, la langostilla tiene un período de apareamiento que se prolonga desde junio hasta septiembre, en el cual las hembras pueden realizar dos puestas (Vinuesa 2007). Esta generalidad, no se cumple para hembras primíparas en su primer año de vida postlarval. En el inicio del periodo reproductivo las hembras presentan puestas parciales e incompletas cuya función es desconocida, pero se ha indicado que las primeras pueden actuar como una señal química de atracción para los machos (Vinuesa 2007). La fecundidad máxima de la especie es de 8194 huevos. El tamaño de los huevos y la fecundidad no muestran diferencias entre las puestas de junio y las de septiembre. Sin embargo, sí se observó un incremento de la fecundidad entre 1999-2000 y 2009-2010.

La langostilla es parasitada por el bopírido *Pseudione galacanthae* (Hansen, 1897) (Rayner 1935). La prevalencia del parásito es baja y su presencia no produce la castración de los ejemplares parasitados. La fecundidad de animales parasitados fue analizada en un número reducido de ejemplares y no se observaron diferencias en el número de huevos que puedan ser atribuidas a la presencia del parásito. Sin embargo, sí se observaron diferencias en el tamaño de los huevos que portaban hembras parasitadas. El bopírido parasita estadios tempranos de la historia de vida de la langostilla (7-10 mm de LC). La ausencia de infecciones múltiples y la escasa afectación de la función reproductiva pero sobre todo la baja prevalencia del bopírido en la población de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge, sugieren que el parasitismo tiene un bajo impacto en dicha población.

En el Golfo San Jorge la langostilla desarrolla un papel clave en la estructuración de la comunidad bentónico-demersal del Golfo San Jorge. La especie presenta hábitos alimentarios generalistas y es presa de una amplia lista de especies. Varios peces, entre los que se cuenta la merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1933, crustáceos como la centolla

Lithodes santolla (Molina, 1782) o el langostino *Pleoticus muelleri* Bate, 1888 y algunos moluscos de interés comercial como el calamar *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) tienen como presa la langostilla. La posición trófica del crustáceo en estudio determina una vía eficiente de flujo de la energía entre los niveles basales y los predadores topos de esta comunidad (Varisco y Vinuesa 2007, Vinuesa y Varisco 2007). La explotación comercial de la langostilla podría tener un efecto negativo sobre las interacciones tróficas de la comunidad bentónico-demersal y sobre la biología de las especies que sustentan las principales pesquerías de la costa patagónica.

En los últimos años se ha registrado una mayor abundancia de la langostilla, tal como se desprende de los incrementos observados en los lances de pesca. Coincidentemente, se registró la presencia del morfotipo pelágico (*gregaria*), el cual no había sido registrado en trabajos previos en años recientes (Roux *et al.* 1995, Roux 2000, Vinuesa 2005, Varisco 2006, Vinuesa 2007). Registros de este morfotipo en aguas del golfo pueden encontrarse en los trabajos de Mathews (1932) y Rayner (1935). La aparición de este morfotipo fue relacionada con un incremento de la concentración de clorofila *a* en aguas del Golfo San Jorge. El incremento del alimento disponible en la columna de agua podría favorecer la persistencia de un hábito pelágico. El análisis de la dieta de juveniles pelágicos ha mostrado que la especie es capaz de capitalizar el incremento de fitoplancton (Varisco y Vinuesa 2010). Estas observaciones, además del incremento en la fecundidad observado en este estudio, constituyen evidencias de la existencia de condiciones ambientales favorables para la expansión demográfica de la especie. La menor abundancia de merluza, tal como se traduce de las capturas y el incremento del alimento disponible, tanto para estadios tempranos como estadios avanzados, pueden ser factores explicativos de la expansión demográfica de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge.

Pesquerías de galateidos

Los galateidos son un grupo ampliamente distribuido en todos los mares, y algunas especies del grupo son muy abundantes en algunas áreas. Sin embargo, la pesquería sostenida de galateidos está limitada sólo a Chile (Wehrtman y Acuña 2011). En ese país, el langostino amarillo *Cervimunida johni* Porter, 1903 fue inicialmente capturado como fauna acompañante en la pesquería de merluza y desde 1953 se comenzó con la pesquería dirigida. Años más tarde la pesquería se enfocó también al langostino colorado

Pleuroncodes monodon (Milne-Edwards, 1837). Desde entonces la pesquería de estas especies se ha desarrollado con rendimientos dispares que alcanzaron hasta 50.000 toneladas, pero que luego decayeron drásticamente (Aurióles-Gamboa 1995). La sobreexplotación y la falta de información biológica que permitiese el adecuado manejo de la pesquería, obligaron al cierre de la misma durante un período de tres años (Roa y Bahamonde 1993).

En América Central existen dos especies de interés comercial, *P. monodon* y *P. planipes* Stimpson, 1860. En El Salvador, la langostillas fueron capturadas comercialmente desde el 2000 hasta la declinación de las capturas y cierre del principal operador de la pesquería en 2009. En Nicaragua, el colapso de las pesquerías de camarones y las limitaciones al esfuerzo pesquero, alentó la explotación de la langostilla *Pleuroncodes planipes* (Gutiérrez-García 2003). En este país y en Panamá se registraron desembarcos pequeños pero constantes de la especie (Wehrtmann y Acuña 2011). En México, un amplio programa de investigación sobre la ecología y biología de *P. planipes* fue desarrollado con el objeto de aportar herramientas para el manejo de una potencial pesquería de la especie (Aurióles-Gamboa y Balart 1995), que no se ha desarrollado hasta el presente. En Costa Rica, la especie también es reconocida como un potencial recurso económico, pero aún no es del interés de los pescadores locales (Wehrtmann y Acuña 2011). Las langostillas *Munida quadrispina* Benedict, 1902 y *M. valida* fueron señaladas como potenciales recursos en Canadá (Burd y Jamieson 1986). En Escocia se han efectuado capturas comerciales de *M. rugosa* (Fabricius, 1775) como lo señalara Howard (1981). En España se desarrolla una campaña de promoción del consumo de especies del género *Munida* alentada por la Asociación de Armadores de Buques de Pesca del Gran Sol, el gobierno de ese país y el Fondo Europeo de Pesca.

En particular, la langostilla *M. gregaria* es considerada un recurso pesquero en Australia (Williams 1980), Nueva Zelanda (Zeldis 1985) y Chile (Bahamonde y Rodríguez 1985, Alarcón *et al.* 2003). Una amplio estudio que incluye aspectos económicos y operativos de la explotación de la especie fue realizado en la región magallánica chilena (Alarcón *et al.* 2003). En la Argentina, las poblaciones de Canal Beagle (Vinuesa 1990, Lovrich *et al.* 1998, Tapella 2002) y el Golfo San Jorge (Vinuesa y Varisco 2007, Varisco 2010), serían susceptibles de ser comercializadas, pero no han sido explotadas hasta el presente.

Aprovechamiento del recurso

La langostilla puede ser empleada en la alimentación humana como camarón coctelero (Aurioles-Gamboa y Balart 1995) o para la producción de productos derivados tipo surimi (Zeldis 1985). Alarcón *et al.* (2003) indican que la langostilla puede ser empleada con buena rentabilidad como sustituto de crustáceos menores, cuya principal línea de comercialización es el producto congelado. En este sentido, el rendimiento de carne de la especie en el Golfo San Jorge es similar al observado en otras localidades y en las especies de langostilla del Océano Pacífico que son actualmente comercializadas (Varisco 2010). El principal desafío para el aprovechamiento de la especie de este modo es ajustar los tiempos de decorticado. Sin embargo, Alarcón *et al.* (2003) concluyen que en Chile el procesamiento manual es rentable.

Las capturas de langostillas pueden ser empleadas para la elaboración de harinas en la producción de alimentos balanceados; la langostilla es una importante fuente de proteínas y astaxantinas, con un costo menor a las que se emplean en la actualidad. La astaxantina contribuye a mejorar la coloración de salmones y truchas cultivados comercialmente (Villareal 1995). El empleo de galateidos en la acuicultura ha sido sugerido en México (Villareal 1995) y en el Canal Beagle (Tapella 2002), quienes indican que los animales pueden ser suministrados enteros. En la zona cordillerana se desarrollan cultivos intensivos de truchas y salmones que pueden ser destinatarios de ejemplares enteros o de productos derivados para complemento del alimento balanceado.

Otros usos alternativos han sido sugeridos: (a) el empleo para la suplementación de la dieta en avicultura (Carrillo-Domínguez *et al.* 1995), (b) la obtención de proteasas digestivas para la elaboración de quesos (García-Carreño y Hernández-Cortés 1995) y (c) la extracción de quitina y quitosano, que son empleados en la industria médico-farmacéutica.

La reciente puesta en marcha del Proyecto de Investigación PICTO Golfo San Jorge N° 36972 “Bases para el aprovechamiento pesquero del descarte de langostilla en el Golfo San Jorge” (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica) permitirá la determinación de las características de la carne de la especie, el análisis de los potenciales usos y la rentabilidad y estructura de costos de la actividad.

La langostilla en las pesquerías del Golfo San Jorge

En el Golfo San Jorge operan tres flotas pesqueras con características distintivas: la flota congeladora tangonera, la fresquera de altura y la flota costera. Además, en fecha reciente se establecieron tres buques tramperos dirigidos a la pesca de centolla. La flota congeladora tangonera está compuesta por unas 80 embarcaciones con esloras de 23,5 a 53 m que tienen como especie objetivo al langostino patagónico. Estos barcos operan con una red de arrastre por cada banda, con un tamaño de malla de 45 mm en la bolsa de la red. Esta flota es responsable de 75 % de los desembarcos nacionales de langostino (Góngora *et al.* 2012), la pesca de langostino en aguas del golfo es la mayor pesquería comercial de crustáceos de la Argentina (Boschi 1997). La flota fresquera de altura que opera en el golfo está compuesta por unas 20 embarcaciones con esloras superiores a 21 m, que emplean una red de arrastre de fondo, con un tamaño de malla en la bolsa de la red de 100 a 120 mm. Esta flota suma 10 % de los desembarcos de merluza en nuestro país (Góngora *et al.* 2012).

La langostilla es la principal especie acompañante en la pesquería de langostino patagónico y en las capturas de la flota costera (Vinuesa 2005, Roux y Piñero 2006), la especie representa más de 50 % de la captura total en la mayoría de los lances que realiza la flota tangonera en áreas costeras. Esto sugiere que, en términos de biomasa, las mayores capturas incidentales de langostilla se producen en la pesquería de langostino (Vinuesa, inédito). Aun cuando se desarrollasen métodos de aprovechamiento del recurso económicamente rentables, la captura de *M. gregaria* por parte de la flota congeladora tangonera es desaconsejada dada la magnitud de esta flota y la importancia ecológica de la langostilla. Sin embargo, el desembarco de las capturas incidentales de la especie por parte de la flota costera, podría contribuir a paliar la crisis que atraviesa el sector. Es importante destacar que el aprovechamiento de las capturas incidentales de la especie por la flota costera es una actividad conservativa. El aprovechamiento de la especie por parte de esta flota tendría algunas ventajas, a saber:

- ✓ Dada la proximidad a los puertos, las características de las embarcaciones y la estructuración de las tripulaciones, esta flota tiene menores costos de operación respecto de congeladores tangoneros y fresqueros de altura. En este marco, los desembarcos de la langostilla capturada puede representar un aporte a la economía de los armadores pesqueros locales.

- ✓ El desembarco de esta especie obligaría a desarrollar nuevas prácticas de decortinado y manipulación de las capturas. Los desembarcos de la flota costera en el Golfo San Jorge son principalmente destinados a plantas pesqueras locales, las cuales -dada su pequeña magnitud, complejidad y volumen de capturas- tienen una mayor flexibilidad para adaptar sus prácticas de procesado.
- ✓ La langostilla tiene un rendimiento de carne similar al que presentan las langostillas comercializadas en Chile y los países centroamericanos. Sin embargo, el aprovechamiento integral de la especie (obtención de quitina, producción de harina, etc.) favorecería la rentabilidad de la actividad.

La información biológica de la especie con la que se cuenta hasta el presente permite elaborar algunas consideraciones que pueden ser de importancia para el manejo de la especie ante una eventual explotación comercial.

- ✓ El desembarco sólo de capturas incidentales minimizaría el efecto que la actividad extractiva tendría en la comunidad bentónico-demersal del golfo. Una pesquería dirigida no sería viable desde una perspectiva biológica dado que la langostilla tiene un rol trófico central en esta comunidad.
- ✓ A juzgar por la contribución teórica de huevos y la estructura de tallas de la captura, el desembarco de las capturas incidentales de langostilla por parte de la flota costera no comprometería de manera importante el aporte de larvas al plancton y el reclutamiento de la población. La mitad de los huevos es aportado por hembras menores a 19 mm de LC (aproximadamente), estas hembras representan poco más de la mitad de las hembras capturadas.
- ✓ Una menor afectación de la población se obtendría restringiendo los desembarques de hembras en los meses de invierno. Esto permitiría que las hembras tengan al menos un evento reproductivo en el año. Además en estos meses se efectúan las mayores capturas de merluza por parte de la flota costera, lo que reduciría el interés por las langostillas.

- ✓ El rápido crecimiento de la especie en la etapa juvenil y la madurez sexual temprana determinan una menor afectación de la población y favorece la recuperación de ésta ante una eventual explotación comercial.

- ✓ La explotación debería centrarse en los animales de mayor tamaño. Los animales con tallas > 20 mm de LC participaron en al menos dos temporadas reproductivas. Además esto supone una ventaja desde la perspectiva comercial, ya que el rendimiento en carne de estos animales es mayor,

- ✓ La presencia del parásito *P. galacanthae* no compromete el potencial reproductivo de la población en el Golfo San Jorge, por lo cual no es un factor de regulación importante.

Conclusiones

A partir de lo expuesto en apartados anteriores, se arriba a las siguientes conclusiones finales:

- ✓ Los estadios larvales de *Munida gregaria* en el Golfo San Jorge tienen una distribución temporal que va de agosto a febrero.
- ✓ La curva de abundancia de los distintos estadios es de tipo bimodal, siendo mayor la moda que se corresponde con el primer desove y que es coincidente con el pico fitoplanctónico de primavera.
- ✓ La totalidad de los estadios larvales ocurren en aguas costeras. En particular, los decapoditos son abundantes en ambientes submareales con profundidades menores de 20 m, lo cual sugiere que el asentamiento ocurriría en aguas someras.
- ✓ En los decapoditos se expresan varios caracteres diferenciales de los dos morfotipos descritos, pudiéndose observar diferencias en la morfología del caparazón, maxilipedios y pedúnculos oculares.
- ✓ Los juveniles de la especie presentan un crecimiento rápido, dado por una alta frecuencia de muda y un crecimiento relativo significativo, lo cual determina que alcancen la talla de madurez sexual en el primer año de vida postlarval. Una fracción de la clase anual 0+ se reproduce durante el primer año post-asentamiento, mientras que algunos ejemplares mantienen la actividad de muda y se reproducirán en el segundo año de vida postlarval.
- ✓ Los ejemplares adultos mudan dos veces al año; un período de muda ocurre durante la primavera, luego de la eclosión de los huevos y otro en el final del verano. Sin embargo, es posible que este esquema se ajuste a ejemplares adultos con tallas menores a 20 mm de LC; por encima de ella los ejemplares mudarían sólo una vez y durante la primavera.

- ✓ Los machos de *M. gregaria* comienzan a mudar más tempranamente que las hembras.
- ✓ Los machos de langostilla tiene una longevidad de 6-8 años, mientras que en las hembras la longevidad se estima en 7-9 años.
- ✓ En el Golfo San Jorge, la especie tiene una longevidad inferior a la observada en el Canal Beagle.
- ✓ No existen diferencias en la inversión reproductiva (fecundidad y tamaño de huevos) entre el inicio y el final del periodo de apareamiento, en hembras con tallas mayores a 13 mm de LC; las diferencias entre ambas puestas radican en el hecho que en la segunda participan hembras de edad 0+.
- ✓ Las hembras de edad 0+ tiene una fecundidad reducida y una escasa contribución teórica de huevos a la población.
- ✓ La infestación de *Pseudione galacanthae* tiene un impacto reducido en la población de langostilla en el Golfo, dada la baja prevalencia del parásito y la escasa influencia sobre el potencial reproductivo de la población.
- ✓ La infestación de las langostillas ocurre en el intervalo de tallas 7-9,99 mm LC. En éste, la prevalencia es significativamente mayor que en el resto de los intervalos de talla.
- ✓ La langostilla tiene una alta frecuencia de ocurrencia y abundancia relativa en los lances de pesca de la flota costera en la zona de esfuerzo pesquero restringido del Golfo San Jorge, durante todo el año.
- ✓ La especie es particularmente abundante en los lances efectuados en profundidades menores a 50 m.
- ✓ La langostilla es muy abundante en lances de pesca cuya especie objetivo es el langostino *Pleoticus muelleri*.

- ✓ Dada su abundancia, disponibilidad temporal y las tallas de los ejemplares capturados, la langostilla es un potencial recurso alternativo para la flota costera en el Golfo San Jorge. La explotación comercial debería centrarse en el aprovechamiento de las capturas incidentales.

Bibliografía citada

- Agresti A. 1992. A Survey of Exact Inference for Contingency Tables. *Statistical Science* 7: 131-177.
- 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.
- Alarcón R., M. Avellanal, C. Bravo y M. Gorny. 2003. Langostino de los canales (*Munida subrugosa*) una alternativa productiva en la Región de Magallanes. FONDEF D00I-1181. Universidad de Magallanes, Chile. 24 pp.
- Anger K. 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development* 49: 175-205.
- Anger K. y G. Moreira. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology* 18: 823-838.
- Arana P. M. 1992. Resurgimiento del langostino colorado. *Revista Chile Pesquero* 70: 29-33.
- Arana P. M. y V. S. Ziller. 1990. Distribución y abundancia del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) entre Constitución e Isla Mocha. Universidad Católica del Valparaíso, Chile. 70 pp.
- Astete-Espinoza L. P. y C. W. Cáceres. 2000. Efecto del parasitismo del isópodo bopírido *Ionella agassizi* (Isopoda: Epicaridea) (Bornier, 1900) sobre la fisiología respiratoria del nape *Neotrypaea uncinata* (M. Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 243-252.
- Aurioles-Gamboa D. 1995. Distribución y abundancia de la langostilla bentónica (*Pleuroncodes planipes*) en la plataforma continental de la costa oeste de Baja California, pp. 59-78. En: Aurióles-Gamboa D. y E. Balart (eds.) *La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.
- Aurioles-Gamboa D., E. Balart. 1995. *Biología, Ecología y Aprovechamiento*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.
- Aurioles-Gamboa D., E. Balart y J. L. Castro-Aguirre. 1995. Recomendaciones para la explotación y aprovechamiento de la langostilla, pp 221-233. En: Aurióles-Gamboa

- D. y E. Balart (eds.) La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.
- Baba K. 1988. Chirostyliid and galatheid crustaceans (Decapoda: Anomura) of the “Albatross” Philippine Expeditions 1907-1910. Researchs on Crustacea, Special number 2. 203 pp.
- Baba K. 2005. Deep-sea chirostyliid and galatheid crustaceans (Decapoda: Anomura) from the Indo-West Pacific, with a list of species. Galathea Reports 20: 1-317.
- Baba K., Y. Fujita, I. Wehrtmann y G. Scholtz. 2011. Developmental biology of squat lobster, pp. 105-148. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) The biology of squat lobsters. CSIRO Publishing: Melbourne y CRC Press, Boca Raton.
- Baba K., E. Macpherson, G. C. B. Poore, S. T. Ahyong, A. Bermudez, P. Cabezas, C. Lin, M. Nizinski, C. Rodrigues y K. Schnabel. 2008. Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura—families Chirostyliidae, Galatheidae and Kiwaidae). Zootaxa 1905: 1–220.
- Bahamonde R. y L. Rodríguez. 1985. Explotación del recurso langostino de las aguas interiores, Regiones XI y XII – Prefactibilidad. Instituto de Fomento Pesquero. Santiago, Chile. 239 pp.
- Barnes R. S. K. y K. H. Mann. 1991. Fundamentals of Aquatic Ecology. Blackwell Science Ltd., Oxford. 270 pp.
- Bas C., E. Spivak y K. Anger. 2007. Seasonal and interpopulation variability in fecundity, egg size, and elemental composition (CHN) of eggs and larvae in graspid crab, *Chasmagnatus granulatus*. Helgoland Marine Research 61: 225-237.
- Beck J. T. 1980. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. Biological Bulletin 159: 1-15.
- Bergmann M. y P. G. Poore. 2001. Survival of decapod crustaceans in the nephros fishery of the Clyde Sea area, Scotland. ICES Journal of Marine Science 58: 163-171.
- Bianchi A., M. Massoneau y R. M. Olivara. 1982. Análisis estadístico de las características T-S del sector austral de la plataforma continental argentina. Acta Oceanographica Argentina 3: 93-118.
- Boltovskoy E. 1970. Masas de agua (característica, distribución, movimientos) en la superficie del Atlántico Sudoeste, según indicadores biológicos. Publicación Servicio Hidrografía Naval H-643, Buenos Aires. 99 pp.

- Boltovskoy E. 1981. Masas de agua en el Atlántico Sudoccidental, pp. 227-237. En: Boltovskoy D. (ed.) Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata.
- Boschi E. E. 1981. Larvas de Crustacea Decapoda, pp. 699-718. En: Boltovskoy D. (ed.). Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata.
- Boschi E. E. 1997. Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. *Investigaciones Marinas* 25: 19-40.
- Boschi E. E., K. Fischbach y M. I. Iorio. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10: 7-94.
- Bourdon R. 1968. Les Bopyridae des mers europeennes. *Memoirs Museum Nationale de Histoire. Naturelle, Serie A, Zoologie* 50: 77-424.
- Bourdon R. 1972. Sur quelques Bopyridae (Crustacea, Isopoda) parasites de galathéides. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 3, Zoologie*, 52 : 817-838.
- Boyd C. M. 1960. The larval stages of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). *Biological Bulletin* 118: 17-30.
- Boyd C. M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crab *Pleuroncodes planipes*. *Pacific Science* 21: 394-403.
- Boyko C. y J. D. Williams. 2011. Parasites and other symbionts of squat lobsters, pp. 271-295. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton
- Brandhorst W. y J. P. Castello. 1971. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. I. Las condiciones oceanográficas, sinopsis de conocimiento actual sobre la anchoíta y el plan para su evaluación. *Proyecto de Desarrollo Pesquero FAO, Ocasional publications* 29: 1-63.
- Brinkmann A. 1936. Die nordischen *Munida* Arten und ihre Rhizocephalen. *Bergens Museums Skrifter* 18: 1-11.
- Burd B. J. y G. Jamieson. 1988. Biology and commercial potential of galatheid crabs in British Columbia. *Journal of Shellfish Research* 7: 112-113.
- Cañete J. I., C. A. Cárdenas, S. Oyarzún, J. Plana, M. Palacios y M. Santana. 2008. *Pseudione tuberculata* Richardson, 1904 (Isopoda: Bopyridae): a parasite of the king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Anomura: Lithodidae) in the Magellan Strait, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43: 265-274.

- Carrillo-Domínguez S., F. Pérez-Gil Romo, E. Avila-González y M. I. Castro-González. 1995. La langostilla en la acuicultura, pp 207-219. En: Aurióles-Gamboa D. y E. F. Balart (eds.) La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Centro de Investigaciones del Noroeste, La Paz, México.
- Cash C. E. y R. T. Bauer. 1993. Adaptation of the branchial ectoparasite *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae) for survival and reproduction related to ecdysis of the host *Palaemonetes pugio* (Caridea: Palaemonidae). Journal of Crustacean Biology 13: 111-124.
- Centro Desarrollo y Pesca Sustentable (CeDePesca). 2005. Dirección URL: http://www.cedepesca.org.ar/noticias/descartes_2004.html
- Chace F. A. 1942. The Anomura Crustacea. I. Galatheidea. Reports of the scientific results of the Atlantis Expeditions to the West Indies, under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University. Torreia 11: 1-106.
- Chang E. S. 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: an overview. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 193: 1-14.
- Chang Y. J., C. Sun, Y. Chen y S. Yeh. 2012. Modelling the growth of crustacean species. Review of Fish Biology and Fisheries 22: 157-187.
- Cheng J. Y., J. Vannier y D. Y. Huang. 2011. The origin of crustaceans: new evidence from the Early Cambrian of China. Proceedings of the Royal Society B (Biological Science) 268: 2181-2187.
- 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.
- Christiansen M. E. y K. Anger. 1990. Complete larval development of *Galathea intermedia* Lilljeborg reared in laboratory culture (Anomura: Galatheidae). Journal of Crustacean Biology 10: 87-111.
- Clarke A. 1987. Temperature, latitude and reproductive effort. Marine Ecology Progress Series 38: 88-99.
- Clarke A. 1992. Reproduction in the cold: Thorson revisited. Invertebrate Reproduction and Development 22: 175-184.
- 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.

- Clarke K. R. y R. M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Second Edition. Primer-E Ltd, Plymouth Marine Laboratory. 172 pp.
- Conan G. Y. 1985. Periodicity and phasing of molting, pp. 73-100. En: Wenner A. M. (ed.) Factors in adult growth. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Creasy S., A. Rogers, P. Tyler, J. Gage y D. Jollivet. 2000. Genetic and morphometric comparisons of squat lobster *Munidopsis scobina* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) populations, with notes on the phylogeny of the genus *Munidopsis*. Deep-Sea Research II 47: 87-118.
- Dellatorre F. G. y P. J. Barón. 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 X. González-Pisani. 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.
- Délye G. 1955. Action d'un Bopyrien sur les caracteres sexuels de *Munida iris* ssp. *rutilanti* Zariquiey (Decapode Anomoure). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord 46: 84-88.
- Diez M., P. Pérez-Barros, M. C. Romero, G. Scioscia, F. Tapella, A. Cabreira, A. Madirolas, A. Raya Rey y G. A. Lovrich. 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.
- Doflein F. y H. Balss. 1913. Die Galatheidean der deutschen Tiefsee-Expedition. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898-1899 20: 130-184.
- Dumbauld B., J. Chapman, M. Torchin y A. Kuris. 2011. Is the collapse of mud shrimp (*Upogebia pugettensis*) populations along the Pacific Coast of North America caused by outbreaks of a previously unknown bopyrid isopod parasite (*Orthione griffenis*)? Estuaries and Coasts 34: 336-350.
- Fagetti E. 1960. Huevos y el primer estadio larval del langostino (*Cervimunida johni* Porter, 1903). Revista Chilena de Historia Natural 55: 33-42.
- Fagetti E. y I Campodónico. 1971. Larval development of the red crab *Pleuroncodes monodon* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) under laboratory conditions. Marine Biology 18: 129-139.

- Feely R. A., C. L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleypas, V. J. Fabry y F. J. Millero. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science* 305: 362-366.
- Fernández M., A. Roux, E. Fernández, J. Caló, A. Marcos y H. Aldacur. 2003. Grain-size analysis of surficial sediments from Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 83: 1193-1197.
- Figueiredo J., G. Peña-Lopez, J. Anto, L. Narciso y J. Lin. 2008. Fecundity, brood loss and egg development through embryogenesis of *Armases cinereum* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Biology* 154: 287-294.
- Fujita Y. 2010. Larval stages of the crinoid-associated squat lobster, *Allogalatea elegans* (Adams and White, 1848) (Decapoda: Anomura: Galatheidae) described from laboratory-reared material. *Crustacean Research* 39: 36-52.
- Fujita Y. y S. Shokita. 2005. The complete larval development of *Sadayoshia edwardsii* (Miers, 1884) (Decapoda: Anomura: Galatheidae) described from laboratory-reared material. *Journal of Natural History* 39: 865-886.
- Gallardo C. S. y P. E. Penchaszadeh. 2001. Hatching mode and latitude in marine gastropods: revisiting Thorson's paradigm in the southern hemisphere. *Marine Biology* 138: 547-552.
- Galván D. E., A. M. Parma y O. O. Iribarne. 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.
- García-Carreño F. y M. P. Hernández-Cortés. 1995. Proteasas digestivas de la langostilla, pp. 207-219. En: Auriol-Gamboa D. y E. F. Balart (eds.). *La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento*. Centro de Investigaciones del Noroeste, La Paz, México.
- García-Flórez L. y P. Fernández-Rueda. 2003. Parámetros biológicos del centollo *Maja brachydactyla* (Brachyura: Majidae) procedente de capturas comerciales en la zona central de Asturias (España) y su aplicación a la gestión pesquera. *Naturalia Cantabricae* 2: 45-52.
- Garm A. y J. T. Høeg. 2000. Functional mouthpart morphology of the squat lobster *Munida sarsi*, with comparison to other anomurans. *Marine Biology* 137: 123-138.

- Gayanilo F.C., P. Sparre y D. Pauly. 2004. The FAO ICLARM Stock Assessment Tools II Windows Version (FISAT II) user's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) 8. 183 pp.
- 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.
- Gómez-Gutiérrez J. y C. A. Sánchez-Ortiz. 1995. Centros de eclosión y deriva larval y postlarval de la langostilla *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Galatheidae), en la costa occidental de Baja California Sur, pp. 35-57. En: Aurióles-Gamboa. D. y E. F. Balart (eds.) *La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento*. Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, México.
- Góngora M. E., D. González-Zevallos, A. Pettovello y L. Mendía. 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40: 1-11.
- González M. T. y E. Acuña. 2004. Infestation by *Pseudione humboldtensis* (Bopyridae) in the squat lobster *Cervimunida johni* and *Pleuroncodes monodon* (Galatheidae) off northern Chile. *Journal of Crustacean Biology* 24: 618-624.
- Gorny M., W. Arntz, A. Clarke y D. Gore. 1992. Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea. *Polar Biology* 12: 111-120.
- Gramito M. y C. Frogliá. 1998. Notes on the biology and growth of *Munida intermedia* (Anomura: Galatheidae) in the western Pomo pit (Adriatic Sea). *Journal of Natural History* 32: 1553-1566.
- Griffen B. D. 2009. Effects of a newly invasive parasite on the burrowing mud shrimp, a widespread ecosystem engineer. *Marine Ecology Progress Series* 391: 73-82.
- Guerrero R. A. y A. R. Piola. 1997. Masas de agua, pp. 107-118. En: Boschi E. E. (ed.) *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros 1*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.
- Gutiérrez-García R. 2003. Evaluación del langostino *Pleuroncodes planipes* en el Pacífico nicaragüense, por el método de área barrida. Junio de 2003. Centro de Investigaciones Pesqueras y Acuícolas. Managua, Nicaragua. 25 pp.
- Hancock M. A., J. M. Hughes y S. E. Bunn. 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.

- Harrison K. E. 1990. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review. *Journal of Shellfish Research* 9: 1-28.
- Hartnoll R. G. 1982. Growth, pp. 111-196. En: Bliss D. E. y L. G. Abele (eds.) *The biology of Crustacea. Volume 2. Embryology, morphology, and genetics.* Academic Press, New York.
- Hartnoll R. G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output, pp 101-128. En: Wenner A. M. (ed.) *Crustacean Issues. 3. Factors in adult growth.* A. A. Balkema, Rotterdam.
- Hartnoll R. G. 2001. Growth in Crustacea – twenty years on. *Hydrobiologia* 449: 111-122.
- Hartnoll R., A. L. Rice y M. J. Atrill. 1992. Aspects of the biology of the galatheid genus *Munida* (Crustacea, Decapoda) from the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic. *Sarsia* 76: 231-246.
- Heino M. y V. Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 423-429.
- Hernández P. 2010. Aspectos demográficos y distribución espacial de *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Decapoda, Anomura, Galatheidae) en el Pacífico de Costa Rica. Tesis de Maestría en Biología, Universidad de Costa Rica. 72 pp.
- Hernández P. y S. Palma. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas* 31: 35-46.
- Hernández P., S. Palma y I. S. Werhmann. 2008. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1925) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Hellgoland Marine Research* 62: 351-356.
- Hernández P., M. Tavares y F. Mantelatto. 2011. Egg production of galatheid species (Decapoda, Galatheidae) from Brasil. XIV Congresso Latino-Americano de Ciências do Mar. Balneário Camboriú, Brasil.
- Howard F. G. 1981. Squat lobsters. *Scottish Fisheries Bulletin* 46: 13-16.
- James P. J., L. Tong y M. P. Paewai. 2001. Effect of stocking density and shelter on growth and mortality of early juvenile *Jasus edwardsii* held in captivity. *Marine and Freshwater Research* 52: 1413-1418.

- Karas P., M. Gorny y R. Alarcón-Muñoz. 2007. Experimental studies on the feeding ecology of *Munida subrugosa* (White, 1847) (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Magellan region, southern Chile. *Scientia Marina* 71: 187-190.
- Karlovac O. 1953. An ecological study of *Nephrops norvegicus* (L.) on the high Adriatic. *Izvjirib. biol. Eksped. "Hvar"*, 5(2c): 1-50.
- Kashkina A. A. y N. I. Kashkin. 1994. Mexican red crab *Pleuroncodes planipes* Stimpson 1860 (Galatheidae) as an intermediate trophic link in the upwelling ecosistema along the shore of Baja California. *Oceanology* 33: 502-509.
- Kawamura A. 1976. A note on the surface swarm of lobster-krill, *Munida gregaria* (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 23: 13-18.
- King M. G. y A. J. Butler. 1985. Relationship of lifehistory patterns to depth in deep-water caridean shrimps (Crustacea: Natantia). *Marine Biology* 86: 129-138.
- Konishi K. y T. Saito. 2000. Larvae of the deep-sea squat lobsters, *Agononida incerta* (Henderson, 1888) and *Munida striola* Macpherson and Baba, 1993 with notes on larval morphology of the family (Crustacea: Anomura: Galatheidae). *Zoological Science* 17: 1021-1029.
- Kozłowski J. 1991. Optimall energy allocation models-an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. *Acta Oecologica* 12: 11-33.
- Krepper C. M. y A. L. Rivas. 1979. Análisis de las características oceanográficas de la zona austral de la plataforma continental argentina y aguas adyacentes. *Acta Oceanographica Argentina* 2: 55-82.
- Kurata H. 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bulletin of Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory* 24: 1-115.
- Kurihara H., M. Matsui, H. Furukawa, M. Hayashi, A. Ishimatsu. 2008. Long-term effects of predicted future seawater CO₂ conditions on the survival and growth of the marine shrimp *Palaemon pacificus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367: 41-46.
- Kuris A. M. y K. D. Lafferty. 1992. Modeling crustacean fisheries: effects of parasites on management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 327-336.
- Lange S. y F. Schram. 1999. Evolución y filogenia de los crustáceos. *Boletín SEA (Sociedad Entomológica Aragonesa)* 26: 235-254.

- Lardies M. A. y J. C. Castilla. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of commensal crab *Pinnaxodes chilensis* (Decapoda: Pinnotheridae) along the Chilean coast. *Marine Biology* 139: 1125-1133.
- Lardies M. A y I. S. Wehrtmann. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. *Ophelia* 55: 55-67.
- Lebour M. V. 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.
- León R., L. R. Castro y M Cáceres. 2008. Dispersal of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) larvae in Patagonian channels of southern Chile. *ICES Journal of Marine Science* 65: 1131-1143.
- Lewis-Wenner E. y N. T. Windsor. 1979. Parasitism of galatheid crustaceans from the Norfolk Canyon and Middle Atlantic Bight by bopyrid isopods. *Crustaceana* 37: 293-303.
- Longhurst A. R. 1968. The biology of mass occurrences of galatheid crustaceans and their utilization as a fisheries resource. En: Mistakidis M. N. (ed.) *Actas de la Conferencia Científica Mundial sobre la Biología y Cultivo de Camarones y Gambas*. FAO, Fisheries Reports 57: 95-110.
- Lovrich G. 1999. Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 63 (supl. 1): 347-354.
- 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. y M. Thiel. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters, pp. 183-222. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing: Melbourne y CRC Press: Boca Raton.
- Lovrich G. A. y J. H. Vinuesa. 1995. Growth of immature false southern king crab, *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae), in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 59: 87-94.
- Lovrich G. A., J. H. Vinuesa y B. D. Smith. 2002. Growth, maturity, and mating of male southern king crab (*Lithodes santolla*) in the Beagle Channel, Argentina, pp. 147-168. En: Paul A., E. Dawe, R. Elner, G. Jamieson, G. Kruse, R. Otto, B. Sainte-

- Marie, T. Shirley y D. Woodby (eds.) Crabs in cold water regions: biology, management and economics. University of Alaska Sea Grant, Fairbanks.
- Macpherson E. y K. Baba. 2011. Taxonomy of squat lobsters, pp. 77-72. En: Poore G. C. B., S. T. Ah Yong y J. Taylor (eds.) The biology of squat lobsters. CSIRO Publishing: Melbourne y CRC Press: Boca Raton.
- Markham J. C. 1986. Evolution and zoogeography of the Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda, pp. 143-164. En: Gore R. H. y K. L. Heck (eds.) Crustacean biogeography. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Martin J. W. y G. E. Davis. 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 39: 1-124.
- Mashiko K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). Journal of Crustacean Biology 10: 306-314.
- Matthews L. H. 1932. Lobster-krill. Anomuran Crustacea that are the food of whales. Discovery Reports 5: 467-484.
- Mauchline J. 1973. The broods of British Mysidacea (Crustacea). Journal of Marine Biological Association of United Kingdom 53: 569-572.
- Mauchline J. 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters – an assessment. Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer 37: 162-169.
- McDermott J. J. 1991. Incidence and host-parasite relationship of *Leidyia bimini* (Crustacea, Isopoda, Bopyridae) in the brachyuran crabs *Pachygrapsus transversus* from Bermuda. Ophelia 33: 71-95.
- McGinley M. A., D. Temme y M. A. Geber. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. American Naturalist 130: 370-398.
- Miers E. J. 1874. Crustacea, pp 1-5. En: Richardson J. y J. E. Gray (eds.) The zoology of the Voyage of H.M.S. Erebus & Terror under the command of Captain Sir James Clark Ross, R.N., F.R.S. during the years 1839 to 1843, London.
- Miller 1994. Mapping the diversity of nature. Chapman and Hall, London. 218 pp.
- Milne-Edwards A. 1891. Mission Scientifique du Cap Horn, 1882 - 1883. Zoologie. Crustacés. Gauthier - Villars Imprimeur - Libraire, Paris. 76 pp.
- Miranda-Vargas P. y D. Roccatagliata. 2004. A redescription and new host record for the parasitic isopod *Pseudione tuberculata* (Epicaridea: Bopyridae) from the Beagle Channel, Argentina. Cahiers de Biologie Marine 45: 157-166.

- Mori M., S. Orecchia y F. Biagi. 1999. The occurrence of the bopyrid parasite *Pseudione crenulata* G. O. Sars (Isopoda, Epicaridea) in the branchial chamber of *Munida tenuimana* G. O. Sars (Crustacea: Anomura) from North Tyrrhenian Sea. *Doriana* 7: 1-5.
- Muñoz G. I. y M. George-Nascimento. 1999. Comparaciones de los efectos recíprocos en la simbiosis entre camarones fantasmas (Decapoda: Thalassinidea) e isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea). *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 49-58.
- Oliveira E. y S. Masunari. 2006. Distribuição temporal de densidade de *Aporobopyrus curtatus* (Richardson) (Crustacea, Isopoda, Bopyridae), um parasito de *Petrolisthes armatus* (Gibbes) (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) na Ilha do Farol, Matinhos, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 1188-1195.
- Osawa M., C. W. Lin y T. Y. Chan. 2006. *Munidopsis* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the abyssal depths of Taiwan, with description of one new species. *Journal of Crustacean Biology* 26: 420-428.
- Palacios E., C. I. Pérez-Rostro, J. L. Ramírez, A. Ibarra y I. S. Racotta. 1999. Reproductive exhaustion in shrimp (*Penaeus vannamei*) reflected in larval biochemical composition, survival, and growth. *Aquaculture* 171: 309-321.
- Palma S. 1994. Distribución y abundancia de larvas de langostino colorado *Pleuroncodes monodon* frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigaciones Marinas* 22: 13-29.
- Palma S. y P. Arana. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837) frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigaciones Marinas* 25: 203-221.
- Pauly D. y N. C. David. 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length frequency data. *Meeresforschung* 28: 205-211.
- Pearse J. S., J. McClintock y I. Bosch. 1991. Reproduction of Antarctic Benthic Marine Invertebrates. *American Zoologist* 31: 65-80.
- Pérez-Barros P., J. A. Calcagno y G. A. Lovrich. 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 Marine Research* 65: 513-523.
- 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., S. Thatje, J. A. Calcagno y G. A Lovrich. 2007. Larval development of the subantarctic squat lobster *Munida subrugosa* (White, 1847) (Anomura: Galatheidae), reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 35-41.
- Peréz-Flores R. y D. Aurióles-Gamboa. 1995. Hábitos alimentarios de la langostilla bentónica en la plataforma continental de la costa oeste de Baja California sur, pp. 125-137. En: Aurióles-Gamboa D. y E. Balart (eds.) *La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.
- Petrić M., J. Ferri y I. Mladineo. 2010. Growth and reproduction of *Munida rutilanti* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) and impact of parasitism by *Pleurocrypta* sp. (Isopoda: Bopyridae) in the Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1395-1404.
- Petriella A. M. y E. E. Boschi. 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Investigaciones Marinas* 25: 135-157.
- Pike R. B. 1960. The biology and post-larval development of bopyrid parasites *Pseudione affinis* G. O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) (= *Phryxus abdominalis* Kroyer). *Journal of the Linnaean Society of London* 44: 239-251.
- Pike R. B. y D. I. Williamson. 1972. Crustacea Decapoda: Larvae X. Galatheidea. *Conseil International pour l'Explorations de la Mer Zooplankton Sheet* 139: 1-5.
- Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor. 2010. Introduction of the biology of squat lobster, pp. 1-38. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) *The biology of squat lobsters*. CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton.
- Quinn G. P. y M. J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologist*. 1a ed. Cambridge University Press. 537 pp.
- Ramírez-Llodra E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology* 43: 88-162.
- 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.
- Rayner G. W. 1935. The Falkland species of the crustacean genus *Munida*. *Discovery Report* 10: 211-245.
- Reinhard E. G. 1956. Parasitic castration of Crustacea. *Parasitology* 5: 79-107.

- Retamal M. A. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana* 44: 1-100.
- Richmond R. H. 1987. Energetic relationships and biogeographical differences among fecundity, growth, and reproduction in the Reef Coral *Pocillopora damicornis*. *Bulletin of Marine Science* 41: 594-604
- Rivera J. y E. Santander. 2005. Variabilidad estacional de la distribución y abundancia de larvas de langostino colorado en la zona norte de Chile (Decapoda, Anomura, Galatheidae). *Investigaciones Marinas* 33: 3-23.
- Roa R. 1993. Annual growth and maturity function of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 97: 156-167.
- Roa R. y R. Bahamonde. 1993. Growth and expansion of an exploited population of squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) after 3 years without harvesting. *Fisheries Research* 18: 305-319.
- Roa R., V. A. Gallardo, B. Ernst, M. Baltazar, J. I. Cañete y S. Enríquez-Briones. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 116: 47-54.
- Roberts P. E. 1973. Larvae of *Munida subrugosa* (White, 1847) from Perseverance Harbour, Campbell Island. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 3: 393-408.
- Roccatagliata D. y G. Lovrich. 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Chanel, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 19: 720-729.
- Rodríguez L. y R. Bahamonde. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White 1847) en la XII Región, Chile, pp. 283-296. En: Arana P. (ed.) *La pesca en Chile*. Universidad Católica de Valparaíso, Chile.
- Román-Contreras R. y C. Bokyo. 2007. A new genus and species of bopyrid isopod infesting the crab *Munidopsis depressa* (Anomura: Galatheidae) from the gulf of California with notes on its ecology. *Journal of Crustacean Biology* 27: 370-379.
- Román-Contreras R. y J. Romero-Rodríguez. 2005. Incidence of infestation by *Bopyrina abbreviata* Richardson 1904 (Isopoda: Bopyridae) on *Hippolyte zostericola* (Smith 1873) (Decapoda: Hippolytidae) in Laguna de Términos, Gulf of Mexico. *Nauplius* 13: 83-88.

- 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.
- 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., M. Fernández y C. Bremec. 1995. Estudio preliminar de las comunidades bentónicas de los fondos de pesca del Golfo San Jorge (Argentina). *Ciencias Marinas* 21: 295-310.
- 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.
- Samuelsen T. J. 1972. Larvae of *Munidopsis tridentata* (Esmark) (Decapoda, Anomura) reared in the laboratory. *Sarsia* 48: 91-98.
- Sánchez M. F. y Prensky L. 1996. Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 57-71.
- Sars G. O. 1890. Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. II. *Lithodes-Eupagurus-Spiropagurus-Galathodes-Galathea-Munida-Porcellana-(Nephrops)*. *Archiv für Mathematik og Naturvidenskab* 13: 133-201.
- Scelzo M. A. 1976. Larvas de los crustáceos decápodos anomuros identificadas en las aguas marinas argentinas. *Physis A* 35: 37-45.
- 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.
- Schram F. 1986. *Crustacea*. Oxford University Press. 593 pp.
- Schuldt M. y A. Rodrigues-Capítulo. 1985. Biological and pathological aspects of parasitism in the branchial chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by infestation with *Probopyrus cf. oviformis* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Invertebrate Pathology* 45: 139-146.

- Serrano A., F. Velasco, I. Olaso y F. Sánchez. 2003. Macrobenthic crustaceans in the diet of demersal fish in the Bay of Biscay in relation to abundance in the environment. *Sarsia* 88: 36-48.
- Serrano-Padilla V. y D. Aurióles-Gamboa. 1995. Ecología reproductiva de la langostilla, pp 109-123. En: Aurióles-Gamboa D. y E. Balart (eds.) *La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México.
- Sloan N. A. 1985. Life history characteristics of fjord-dwelling golden king crabs *Lithodes aequispina*. *Marine Ecology Progress Series* 22: 219-228.
- Smith A. E., J. W. Chapman y B. R. Dumbauld. 2008. Population structure and energetics of the bopyrid isopod parasite *Orthione griffenis* in mud shrimp *Upogebia pugettensis*. *Journal of Crustacean Biology* 49: 114-126.
- Sokal R. R. y F. J Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Third Edition. W. H. Freeman and Company, New York. 850 pp.
- Somerton D. A. y W. S. Meyers. 1983. Fecundity differences between primiparous and multiparous female Alaskan tanner crab (*Chionoecetes bairdi*). *Journal of Crustacean Biology* 3: 183-186.
- Sommers I. F. y J. P. Kirkwood. 1991. Population ecology of the grooved tiger prawn *Penaeus semisulcatus* in the Northwestern Gulf of Carpentaria, Australia: growth, movement, age structure and infestation by the bopyrid parasite *Epipenaeon ingens*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 42: 349-367.
- Stearns S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford, United Kingdom, Oxford University Press. 249 pp.
- Stevens B. G., W. Donaldson y J. A. Haaga. 1992. First Observations of Podding Behavior for the Pacific Lyre Crab *Hyas lyratus* (Decapoda: Majoidae). *Journal Crustacean Biology* 12: 193-195.
- Tabeta O. y S. Kanamaru. 1970. On the postlarvae of *Munida gregaria* (Crustacea, Galatheidae) in Peñas Bay, Chile, with reference to mass occurrence in 1969. *Science Bulletin Faculty Agriculture Kyushu University* 24: 227-230.
- 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, Argentina. 147 pp.
- Tapella F. y G. A. Lovrich. 2006. Morphological differences between “subrugosa” and “gregaria” morphs of adult *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the

- Beagle Channel, southern South America. Journal of 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. En: Paul A., E. Dawe, R. Elnor, G. Jamieson, G. Kruse, R. Otto, B. Sainte-Marie, T. Shirley y D. Woodby (eds.) Crabs in cold water regions: biology, management, and economics. University of Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks.
- Tapella F., M. Valiñas, G. A. Lovrich, J. H. Vinuesa y M. C. Romero. 2005. Reproductive output of *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura) from two localities of the Sub-Antarctic 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.
- Thatje S., S. Schiel y W. Arntz. 2003. Developmental trade-offs in Subantarctic meroplankton communities and the enigma of low decapod diversity of high southern latitudes. Marine Ecology Progress Series 260: 195-207.
- Thiel M., N. Espinosa-Fuenzalida, E. Acuña y M. Rivadeneira. 2012. Annual brood number and breeding periodicity of squat lobsters (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the continental shelf of the SE Pacific – Implications for fisheries management. Fisheries Research 123-130: 28-37.
- Thiel M. y G. A. Lovrich. 2010. Agonistic behaviour and reproduction biology of squat lobster, pp. 223-248. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) The biology of squat lobsters. CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton.
- Thomson 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.
- Torres-Jordá M. y D. Roccatagliata. 2002. Population dynamic of *Leidya distorta* (Isopoda: Bopyridae) infesting the fiddler crab *Uca uruguayensis* at the Río de la Plata estuary, Argentina. Journal of Crustacean Biology 22: 719-727.
- Urzúa A., K. Paschke, P. Gebauer y K. Anger. 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.

- Varisco M. 2006. Hábitos alimentarios de la langostilla *Munida subrugosa* en el Golfo San Jorge, Argentina. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina. 48 pp.
- Varisco M. 2010. La langostilla *Munida gregaria*: ¿Un potencial recurso pesquero para la flota costera en el Golfo San Jorge? pp. 807-816. Encuentros Binacionales de Jóvenes Investigadores, El Calafate, Argentina.
- Varisco M. y J. H. Vinuesa. 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 J. H. Vinuesa. 2010. Occurrence of pelagic juveniles of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) in San Jorge Gulf, Argentina. Crustaceana 83: 1147-1151.
- Vera V. y R. Bacardit. 1986. Larvas de Crustacea Decapoda del Atlántico sudoccidental. IV. Nuevas larvas del género *Munida* Leach (Anomura, Galatheidae). Physis A 44: 59-66.
- Villarino M. F., M. A. Simonati, M. A. Renzi y G. R. Cañete. 2002. Estimación de la captura de merluza *Merluccius hubbsi* y de la fauna acompañante obtenida como bycatch en la pesquería de langostino patagónica *Pleoticus muelleri* durante 2000. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Informe Técnico 62: 1-14.
- Villarreal H. 1995. Utilización de la langostilla en la acuicultura, pp. 207-219. En: Auriolles-Gamboa D. y E. F. Balart (eds.) La langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Centro de Investigaciones del Noroeste, La Paz, México.
- Vinuesa J. H. 1982. Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 161 pp.
- Vinuesa J. H. 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del canal Beagle. Physis A 47: 45-51.
- Vinuesa J. H. 1990. Los recursos marinos renovables de la Tierra del Fuego I. Moluscos y crustáceos. Contribución científica 11. Centro Austral de Investigaciones Científicas. 34 pp.
- 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 P. Balzi. 2002. Reproductive biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, pp. 283-304. En: Paul A., E. Dawe, R. Elner, G. Jamieson, G. Kruse, R. Otto, B. Sainte-Marie, T. Shirley y D. Woodby (eds.) Crabs in cold water regions: biology, management and economics. University of Alaska Sea Grant, Fairbanks.
- Vinuesa J. H. y P. Balzi. 2010. Infestation of *Lithodes santolla* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopiridae) in San Jorge Gulf, Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology Research* 6: 608-612.
- Vinuesa J. H., L. I. Comoglio y G. A. Lovrich. 1990. Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel, pp. 259-271. Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs.
- Vinuesa J. H. y M. A. Varisco. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas* 35: 25-34.
- Wehrtmann I. S. y E. Acuña. 2011. Squat lobsters fisheries, pp. 297-322. En: Poore G. C. B., S. T. Ahyong y J. Taylor (eds.) The biology of squat lobsters. CSIRO Publishing: Melbourne and CRC Press: Boca Raton.
- Wehrtmann I. S. y L. Albornoz. 2003. Morphological variability in the development of laboratory-reared *Nauticaris magellanica* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) larvae, with comparison to larvae collected from the plankton. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 83: 949-957.
- Wehrtmann I. S. y G. Kattner. 1998. Changes in volume, biomass and fatty acids of developing eggs in *Nauticaris magellanica* (Decapoda: Caridea): a latitudinal comparison. *Journal of Crustacean Biology* 18: 413-422.
- Wenner E. L. 1982. Notes on the distribution and biology of Galatheidae and Chirostylidae (Decapoda: Anomura) from the middle Atlantic Bight. *Journal of Crustacean Biology* 2: 360-377.
- Werner G. F. 1967. The life history of the mangrove tree crab, *Aratus pisoni*. *Journal of Zoology* 153: 321-335.
- White A. 1847. List of the specimens of Crustacea in the collection of the British Museum. London, 66 pp.
- Wickins J. F. 1984. The effect of hypercapnic seawater on growth and mineralization in penaeid prawns. *Aquaculture* 41: 37-48.
- Wilkens H., J. Parzefall y A. Ribowski. 1990. Population biology and larvae of the anchialine crab *Munidopsis polymorpha* (Galatheidae) from Lanzarote (Canary Islands). *Journal of Crustacean Biology* 10: 667-675.

- Williams B. G. 1973. The effect of the environment on the morphology of *Munida gregaria* (Fabricius). *Crustaceana* 24: 197-210.
- Williams B. G. 1980. The pelagic and benthic phases of post-metamorphic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 42: 125-141.
- Wolff M. y T. Aroca. 1995. Population dynamics and fishery of the Chilean squat lobster *Cervimunida johni* Porter (Decapoda: Galatheidae) off the coast of Coquimbo, northern Chile. *Revista de Biología Marina* 30: 57-70.
- Zariquiey-Álvarez R. 1958. Decápodos españoles. XII. Acción de un bopírido sobre los caracteres sexuales de dos especies del gén. *Munida* Leach. *Investigaciones Pesqueras* 11: 101-104.
- Zeldis J. R. 1985. Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* 22: 77-99.
- Zeldis J. R. 1989. A fishery for *Munida gregaria* in New Zealand and ecological considerations. *New Zealand Fisheries Technical Report* 14. 11 pp.
- Zeldis J. R. y J. B. Jillet. 1985. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves. *Journal of Plankton Research* 4: 839-857.
- Zheng J. 2008. Temporal changes in size at maturity and their implications for fisheries management for Eastern Bering Sea Tanner Crab. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 41: 137-149.