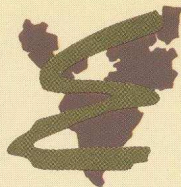


MINISTERO DEGLI AFFARI ESTERI
DELLA REPUBBLICA ITALIANA.
DIREZIONE GENERALE PER
LA COOPERAZIONE ALLO SVILUPPO



MINISTERIO
DE PLANIFICACION Y COOPERACION
DE LA REPUBLICA DE CHILE.
AGENCIA DE COOPERACION INTERNACIONAL

EULA

PROGRAMA INTERUNIVERSITARIO
DE INVESTIGACION CIENTIFICA APLICADA Y FORMACION

**GESTION DE LOS RECURSOS HIDRICOS DE LA CUENCA DEL RIO BIOBIO
Y DEL AREA MARINA COSTERA ADYACENTE**

ANALISIS TERRITORIAL Y PROPUESTA DE ORDENAMIENTO
PARA LA GESTION INTEGRADA DEL DESARROLLO SUSTENTABLE



SERIE : MONOGRAFIAS CIENTIFICAS VOL. 2°

ELEMENTOS BASICOS PARA LA GESTION DE LOS RECURSOS VIVOS MARINOS COSTEROS DE LA REGION DEL BIOBIO

V. A. GALLARDO - I. CAÑETE - S. ENRIQUEZ
R. ROA - A. ACUÑA - M. BALTAZAR

EDITORES: FRANCESCO FARANDA - OSCAR PARRA

EJECUTORES DEL PROGRAMA



Direzione Generale per la Cooperazione allo Sviluppo
D. G. C. S.



Università di Genova – Centro Interuniversitario per la Cooperazione Scientifica
Europa – America Latina
C. I. C. S. EULA – Italia



Istituto per la Cooperazione Universitaria – Italia



Universidad de Concepción – Centro Universitario Internacional Europa – América
Latina de Investigación y Formación en Ciencias Ambientales
Centro EULA – Chile

INSTITUCIONES FINANCIADORAS DEL PROGRAMA



Direzione Generale per la Cooperazione allo Sviluppo.
D. G. C. S. Ministero Degli Affari Esteri – Italia



Universidad de Concepción, Concepción, Chile

PROYECTO EULA – CHILE

*Elementos básicos para la gestión
de los recursos vivos marinos costeros
de la región del Biobío*

© 1992, Universidad de Concepción

Inscripción N° 85.494

I. S. B. N. 956-227-053-X

Editores

Oscar Parra – Francesco Faranda

Grupo Editor EULA

Fernando Torrejón G.

Ramón Muñoz C.

Begoña Gaete S. M.

Marcela Ibacache S.

Deysi Olmos P.

Primera edición

500 ejemplares

marzo de 1993

Producción e impresión

CONYRE Ltda.

Tenderini # 85 Of. 70

Tel.: 6324377

Fax: 6335927

HECHO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

**ELEMENTOS BASICOS PARA LA GESTION DE LOS
RECURSOS VIVOS MARINOS COSTEROS DE LA REGION
DEL BIOBIO**

INDICE

Presentación	11
Parte I	
BREVE RECOPIACION Y REVISION DE TEMAS RELACIONADOS CON LA DISPERSION Y EL RECLUTAMIENTO DE ORGANISMOS MARINOS	13
RESUMEN	15
ABSTRACT	15
INTRODUCCION	17
RESULTADOS	17
1. DISPERSION: DIFUSION Y ADVECCION	17
1.1. Difusión turbulenta	18
1.2. Advección	19
1.3. La ecuación de difusión-advección-mortalidad	19
1.4. Estudio de casos	20
2. RECLUTAMIENTO	24
2.1. ¿Qué se entiende por reclutamiento?	24
2.2. ¿Por qué estudiar el reclutamiento?	24
2.3. ¿Cómo estudiar el reclutamiento?	24
2.3.1. Fase planctónica	25
2.3.2. Fase bentónica	27
2.4. ¿Cuáles son las variables que se analizan en un estudio de reclutamiento?	28
2.5. Aspectos históricos	29
2.6. La curva de reclutamiento	30
2.7. Argumentos en contra sobre la utilización de curva de reclutamiento	30
3. PROCESOS OCEANOGRAFICOS A MICRO Y MESOESCALA Y SU EFECTO EN LA DINAMICA LARVAL Y POSTLARVAL DE ORGANISMOS MARINOS	31
3.1. Procesos a microescala	32
3.1.1. Frentes	32
3.1.1.1. Frentes mareales	32
3.1.1.2. Frentes del quiebre de la plataforma	34
3.1.1.3. Frentes de surgencias	34
3.1.1.4. Frentes estuarinos y plumas fluviales	35
3.1.1.5. Frentes de origen topográfico	37
3.1.2. Ondas internas	38
3.1.3. Células de Langmuir	40
3.2. Procesos a mesoescala	41
3.2.1. Procesos anulares de núcleo frío o caliente	41
3.2.2. Surgencias costeras	43

4. MORTALIDAD LARVAL: ALGUNAS FUENTES DE MORTALIDAD	46
4.1. Inanición	46
4.2. Depredación	47
4.3. Advección	47
4.4. Mecanismos para estimar mortalidad larval a través de muestras planctónicas	48
5. ASENTAMIENTO EN FONDOS BLANDOS	48
5.1. Asentamiento gregario	48
5.2. Selección de sitios por inductores específicos diferentes de la presencia de adultos coespecíficos	48
5.3. Asentamiento al azar	49
5.4. Inductores negativos	49
5.5. Asentamiento pasivo ("passive entrainment")	49
6. MECANISMOS DE RETENCION EN LARVAS DE INVERTEBRADOS Y PECES MARINOS	49
7. CARACTERISTICAS DE LAS ZONAS DE RESGUARDO LARVAL	50
8. LAS LARVAS DE CRUSTACEO COMO OBJETIVO DE ESTUDIO	51
9. DISCUSION Y CONCLUSIONES	51
10. AGRADECIMIENTOS	54
11. REFERENCIAS	54

Parte II

BIOLOGIA DEL LANGOSTINO COLORADO <i>Pleuroncodes monodon</i> H. MILNE EDWARDS, 1837 Y ESPECIES AFINES (CRUSTACEA, DECAPODA, ANOMURA, GALATHEIDAE): SINOPSIS	67
RESUMEN	69
ABSTRACT	69
INTRODUCCION	71
RESULTADOS DE LA REVISION	72
1. IDENTIDAD	72
1.1. Taxonomía	72
1.1.1. Definición	72
1.1.2. Status taxonómico	72
1.2. Nomenclatura	73
1.2.1. Nombres científicos válidos	73
1.2.2. Sinonimia	73
1.2.3. Nombres vulgares	75
1.3. Variabilidad general	75
1.3.1. Fragmentación subespecífica	75
1.3.2. Información genética	76

2. DISTRIBUCION	76
2.1. Area de distribución y caracterización	76
2.1.2. Area de distribución	76
2.1.3. Oceanografía	77
2.2. Distribución diferencial	79
2.3 Factores etológicos y ambientales que condicionan la distribución	81
3. CICLO DE VIDA	82
3.1. Reproducción	82
3.1.1. Sexualidad	82
3.1.2. Madurez	82
3.1.3. Modalidad de cruce	82
3.1.4. Fertilización	82
3.1.5. Fecundidad	83
3.1.6. Desove	83
3.1.7. Areas de desove	84
3.1.8. Huevos	85
3.2. Historia larval	86
3.2.1. Etapas de la vida larval y juvenil	86
3.3. Historia adulta	86
3.3.1. Longevidad	86
3.3.2. Resistencia a la manipulación (Hardiness)	87
3.3.3. Fauna acompañante y competidores	87
3.3.4. Depredadores	87
3.3.5. Parásitos y epizootos	94
3.4. Alimentación	94
3.5. Crecimiento	95
3.6. Comportamiento	97
4. POBLACION	98
4.1. Estructura	98
4.1.1. Proporción sexual	98
4.1.2. Composición por talla-edad	98
4.2. Talla	99
4.2.1. Cambios en la talla	99
4.3. Reclutamiento ecológico	99
4.4. Mortalidad	100
4.5. Relación de la población con la producción del ecosistema	101
5. EXPLOTACION	101
5.1. Equipamiento pesquero	101
5.2. Areas de pesca	103
5.3. Estaciones de pesca	103
5.4. Operaciones de pesca y resultados	104
5.5. Manejo y regulación de la pesquería	105
5.6. Cultivo, repoblamiento y otras intervenciones	107
6. AGRADECIMIENTOS	108
7. LITERATURA CITADA	109

PRESENTACION

El mar costero de Chile, y en particular el de la VIII Región del Biobío, es uno de los más productivos del mundo, contribuyendo por sí solo con alrededor del 6% de la biomasa pesquera mundial. De esta excepcional productividad dependen importantes actividades extractivas de recursos vivos marinos, actividades que han dado origen, sucesivamente en el tiempo, a un subsector pesquero artesanal y, más recientemente, a un dominante subsector pesquero industrial. Más recientemente aun, nace con cierta fuerza relativa en la VIII Región el subsector acuicultor basado en el cultivo de macroalgas principalmente.

Aparte de la dinámica misma y de los riesgos evidentes que se generan en la zona costera (contaminación industrial y municipal), se cierne además sobre estas actividades, de ingente importancia socioeconómica, el impacto que se genera por actividades propias del 'hinterland', tierra adentro, en la cuenca hidrográfica del río Biobío, i.e., actividad agroforestal (pesticidas y fungicidas), industrial (PCB's), y generación de energía hidroeléctrica (alteración de flujos y entradas de materia particulada al sistema marino costero), transporte y acopio de materias primas, etc.

Sin embargo, pese a que Chile es un país excepcionalmente constreñido espacialmente, y de intensa gradiente, en dirección este-oeste, donde las relaciones territorio/aguas continentales-mar costero podrían cobrar una especial significancia, es aun escasa la información científica que se tiene al respecto.

Los trabajos que componen esta Monografía pretenden iniciar un esfuerzo en este sentido, contribuyendo con información a estimular la investigación de aspectos que son fundamentales para la gestión sustentable, por un lado de los recursos suelos y aguas continentales, y por otro de los recursos vivos marinos costeros.

El primer trabajo de esta Monografía: «Breve recopilación y revisión de temas relacionados con la dispersión y el reclutamiento de organismos marinos», enfoca la problemática de la dispersión y el reclutamiento de organismos marinos, particularmente de invertebrados bentónicos, por ser ésta la fase más crítica en la conformación del bentos. Por su parte, se privilegia a los organismos del bentos por ser éste uno de los subsistemas bióticos marinos que más fuerte articulación posee con la región bajo estudio y sus componentes ecológicos y sociales.

*El segundo trabajo: "Biología del langostino colorado **Pleuroncodes monodon** H. Milne-Edwards, 1837, y especies afines (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheididae): Sinopsis", desciende hacia lo más particular y enfoca a uno de los recursos de invertebrados bentónicos de mayor importancia económica para la región, recurso cuyas principales poblaciones de importancia pesquera hoy en día se ubican precisamente frente a las desembocaduras de los ríos Biobío e Itata.*

La información generada por ambos trabajos constituye una importante contribución al conocimiento de las interacciones entre los sistemas continentales y marinos de la Región del Biobío.

Parte I

**BREVE RECOPIACION Y REVISION DE TEMAS
RELACIONADOS CON LA DISPERSION Y EL
RECLUTAMIENTO DE ORGANISMOS MARINOS**

RESUMEN

Se realiza una breve recopilación/visión de antecedentes relacionados con la dispersión y reclutamiento de las fases tempranas del ciclo de vida de invertebrados y peces marinos con énfasis en organismos bentónicos. En particular, se trata de orientar la discusión en torno a aspectos que permitan comprender la dispersión y el asentamiento de uno de los organismos bentónicos sublitorales de mayor importancia pesquera en la región, el 'langostino colorado' (*Pleuroncodes monodon*), especie que exhibe un comportamiento que lleva a relacionar varios elementos de la unidad ambiental terrestre, dulceacuícola (fluvial) y marina de la VIII Región del Biobío, donde actualmente se explota industrialmente.

ABSTRACT

A short compilation and revision of information related to dispersion and recruitment of the early life stages of marine invertebrates and fish, with particular emphasis on benthic organisms is done. In particular, we try to orient the discussion around aspects which might help understanding the dispersion and bottom settling of one of the benthic sublittoral organisms of major importance to the fisheries of the region, the 'langostino colorado' (*Pleuroncodes monodon*). This species exhibits a particular behaviour which leads to associate the various elements of the larger environmental unit conforming the VIII Región where is presently industrially exploited: the terrestrial, freshwater (fluvial) and marine components.

BREVE RECOPIACION Y REVISION DE TEMAS RELACIONADOS CON LA DISPERSION Y EL RECLUTAMIENTO DE ORGANISMOS MARINOS

J. I. Cañete¹, V.A. Gallardo,² A. Acuña,³ R. Roa,⁴ S. Enríquez¹ y M. Baltazar⁵

INTRODUCCION

El presente documento es una breve recopilación/revisión de antecedentes respecto a la dispersión y reclutamiento de las fases tempranas del ciclo de vida de invertebrados y peces marinos.

Algunas razones que han llevado a generar este documento son:

- la dispersión de la literatura;
- la creciente importancia atribuida al estudio de la distribución y reclutamiento de los recursos vivos marinos y los factores oceanográficos que los regulan;
- el interés de la Subsecretaría de Pesca y del Proyecto EULA en el estudio de los recursos bentónicos y de la producción terciaria de la plataforma continental de la VIII Región, respectivamente;
- el hallazgo durante campañas del Proyecto EULA al Golfo de Arauco, de juveniles recién asentados al bentos de "langostino colorado" (*P. monodon* H. Milne-Edwards, 1837), (Gallardo *et al.*, en preparación), lo que ha estimulado el interés de estudiar la biología y ecología temprana del crustáceo, una de cuyas principales poblaciones de importancia pesquera se ubica frente a la desembocadura del río Biobío, a ambos lados del cañón del mismo nombre, lo que ha llevado a presumir alguna relación de

tipo ecológico al interior de la unidad ambiental en estudio.

RESULTADOS

1. DISPERSION: DIFUSION Y ADVECCION

Entre los factores físicos mencionados más a menudo en la literatura relacionada con la dispersión se encuentran la *advección* y la *difusión*. Estos parámetros se han utilizado para realizar simulaciones acerca del efecto de la hidrodinámica de una masa de agua sobre la dispersión, retención de poblaciones de larvas y/o adultos, mortalidad y la fecundidad mínima para lograr sobreponerse a las pérdidas larvales en el plancton. En otras disciplinas han sido utilizados para estimar el potencial de dispersión de partículas tanto en el medio marino como en la atmósfera (Okubo, 1984).

La dispersión tiene dos componentes, la advección y la difusión. La advección representa el transporte de una masa larval dentro de un centroide desde el sitio de eclosión; la difusión representa el transporte de larvas o partículas al azar hacia afuera de este centroide (Fig. 1). Esta última es de dos clases, molecular y turbulenta; la más recurrida para este tipo de estudio es la difusión turbulenta (Okubo, 1984).

¹ Depto. de Oceanología, U. de Concepción, Concepción, Chile.

² Dpto. de Oceanología, U. de Concepción, Concepción, Centro EULA-Chile, U. de Concepción, Concepción, Chile.

³ Centro EULA-CHILE, U. Concepción, Chile.

⁴ Instituto de Fomento Pesquero, Talcahuano, Chile.

⁵ Depto. Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

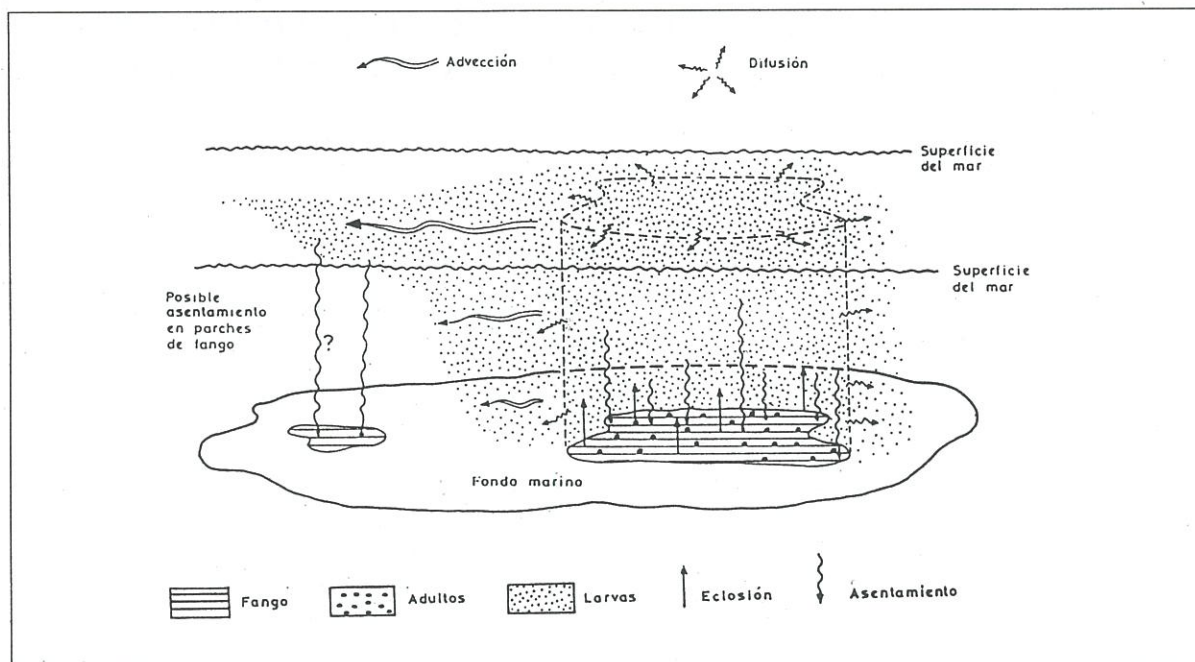


Fig. 1. Diagrama esquemático que representa algunos efectos de la dispersión (difusión y advección) en el reclutamiento de un animal bentónico con larvas planctónicas (de Hill y White, 1990).

1.1. La difusión turbulenta

Este tipo de difusión se presenta cuando existen flujos turbulentos (>10 cm/s) cuyo número de Reynolds (el cociente entre las fuerzas inerciales y las fuerzas viscosas) es $>10^6 - 10^7$. La turbulencia puede ser visualizada como un tipo de movimiento al azar en que se producen numerosos pequeños remolinos superpuestos; éstos se desplazan de un modo que es difícil de registrar e interpretar, de manera que sólo se pueden tener valores promedios acerca de las trayectorias de las partículas.

Algunas características de la difusión turbulenta en el mar, de acuerdo a Okubo (1980), son:

- El movimiento involucrado en los procesos de difusión en los océanos presenta escalas mucho mayores que las escalas descritas para la difusión molecular. La difusión turbulenta es más efectiva para predecir el transporte de partículas que la difusión molecular.

- Si bien la turbulencia en los océanos se compone de numerosos remolinos (pueden presentar una amplia gama de tamaños ($1\text{ mm} - 10^8\text{ cm}$), la escala de tamaño de los remolinos que participan en dicho evento varía con la magnitud del proceso que los origina.

- La turbulencia en los océanos, a excepción en aquellas zonas en que se generan remolinos <10 cm, es principalmente anisotrópica; es decir, la escala de difusión horizontal generalmente excede la escala vertical. Cuando el proceso de difusión ocurre en la misma magnitud, hacia ambos sentidos, la difusión se denomina isotrópica.

- Existen dos métodos para describir el movimiento de un fluido y con ello estimar el potencial coeficiente de difusión turbulenta de una porción de agua: la aproximación Euleriana (de Euler) y la aproximación Lagrangiana (de Lagrange). La primera describe el campo de velocidad, densidad o presión (u otras variables) en diferentes puntos del espacio ocupado

por el fluido, *e. g.* correntómetros; la segunda describe el movimiento de un fluido a través del seguimiento de la trayectoria de las partículas cada ciertos intervalos de tiempo después de su liberación, *e. g.* dispersantes químicos (Rodamina-B). Okubo (1984) propone un conjunto de ecuaciones para calcular el valor de los coeficientes de la difusión turbulenta a través de la aproximación Euleriana y Lagrangiana.

Actualmente, se recomienda el análisis Lagrangiano para los estudios de dispersión de huevos y larvas, y su efecto en el reclutamiento, puesto que permite, por un lado, describir las características hidrodinámicas de la zona de estudio, como también predecir la respuesta larval (Talbot, 1977; Boicourt, 1988; Wolf y Woods, 1988).

Existen tres tipos de difusión turbulenta: (1) La difusión Joseph-Sendner (la varianza en el plano horizontal tiende a aumentar en forma directa con la escala de la difusión; *e.g.* experimentos con liberación de tinciones (Rodamina-B) o dispersión de huevos de peces planos (Talbot, 1977)). (2) La difusión Ozmidov (la varianza en el plano horizontal se incrementa en $3/4$ en relación a la escala de difusión). (3) La difusión Fickiana (el flujo difundente es proporcional al gradiente de densidad; K_x y K_y son constantes en los ejes x e y , respectivamente. Esta última es la más utilizada y apropiada para describir la dispersión de larvas a grandes escalas. Su componente horizontal puede ser medido a lo largo de una superficie bidimensional observando los cambios en las distancias promedio entre los objetos dispersados (McGurk, 1989). La difusión tiene como unidades $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$.

La difusión turbulenta explica el distanciamiento que experimentan las larvas de una misma camada (*sensu* Strathmann, 1974). La tasa de difusión turbulenta y la posterior dispersión de las larvas con respecto a sus similares, como también la varianza en la duración de la permanencia planctónica, determinarán cuántas larvas de

la misma cohorte permanecerán juntas en el plancton y, posteriormente, en el sitio de asentamiento y/o reclutamiento. Sólo recientemente se ha hecho intentos por estimar ambos parámetros para huevos y larvas de peces como también larvas de invertebrados, entre estos últimos, de crustáceos (Talbot, 1977; Rothlisberg *et al.* 1983, Koslow *et al.* 1985, Munk *et al.* 1986, Bartsch *et al.* 1989, McGurk 1989, Hill 1990 y 1991).

1.2. La advección

La advección representa el transporte horizontal desde una zona a otra, el que puede estar relacionado a un régimen definido de corrientes y, en el presente contexto, está relacionado con el transporte de huevos y/o larvas respecto de un conjunto de coordenadas fijas. Estas coordenadas pueden representar el área de desove de los gametos o de eclosión, y otro conjunto de coordenadas puede representar la zona de asentamiento.

La advección representa el transporte de un conjunto de partículas desde un punto a otro en un intervalo de tiempo t . La advección tiene tres componentes: el componente x (eje dirigido hacia la costa), el componente y (eje dirigido hacia el norte o sur) y el componente z (eje dirigido en profundidad). La advección generalmente aparece como sinónimo de transporte.

Generalmente la advección ha sido visualizada o estudiada a través de diferentes procesos oceanográficos de micro- y mesoescala que tienden a producir los movimientos de una masa larval. Estos procesos serán analizados en capítulos posteriores. La advección tiene como unidades cm s^{-1} .

1.3. La ecuación de difusión-advección-mortalidad

Una forma matemática de describir el efecto de las características hidrodinámicas de una masa

de agua, *e.g.* difusión y advección, sobre la dinámica larval, es la ecuación de difusión-advección-mortalidad (o producción). Esta permite estimar el potencial de dispersión y su efecto en el posterior reclutamiento. Esta ecuación ha sido aplicada en forma uni-, bi- y tridimensional (uso de uno, dos o tres componentes). Inicialmente la ecuación fue aplicada en forma unidimensional sólo para la difusión y la advección, pero posteriormente se aplicó las formas bi- y tridimensional, incorporando un nuevo elemento, la producción o mortalidad. Esta ecuación se ha utilizado además para describir el movimiento de sustancias conservativas tales como sales o tintaciones en ríos (Diachishin 1963 *fide* McGurk 1989) y en océano abierto (Talbot y Talbot 1974, Okubo 1980), para evaluar el transporte de partículas en el sedimento como también en la atmósfera y para predecir las estrategias de migración y expansión poblacional de una serie de especies con este comportamiento.

La ecuación diferencial de advección-difusión-mortalidad presenta la siguiente conformación:

$$\frac{dC}{dy} + u \frac{dC}{dx} = K \left(\frac{d^2C}{dx^2} + \frac{d^2C}{dy^2} \right) - mC$$

(a) (b) (c) (d)

donde: (a) representa la tasa de cambio en el tiempo de la concentración larval en un punto determinado; (b) representa la advección horizontal que, por motivos de simplificación, está dirigida sólo en la dirección x (puede estar dirigida en las direcciones z e y) a una velocidad constante u. Las larvas son dispersadas en dos direcciones por difusión turbulenta horizontal (c) con difusividad turbulenta, K, constante, la cual se asume que es igual tanto para la dirección x como para la dirección y (turbulencia isotrópica). El término final (d) representa la reducción de la concentración larval (C) debido a mortalidad, a una tasa instantánea de mortalidad igual a m.

Las principales premisas que se deben tener en

cuenta para trabajar con simplicidad esta ecuación son:

– K_x y K_y son constantes en las direcciones x e y, respectivamente. Es decir, se comportan como una difusión Fickiana.

– La eclosión es instantánea en el tiempo $t = 0$, es decir todas las larvas eclosionan al mismo tiempo.

– Las larvas son retenidas en una capa de agua de profundidad constante H y se distribuyen de modo uniforme dentro de ésta.

La ecuación para obtener la concentración promedio de larvas en una zona y tiempo determinados toma la siguiente estructura:

$$N(y,x,t) = \frac{C}{4\pi H (K_x K_y t)^{1/2}} \exp \left[-\frac{(y-y_0-vt)^2}{4K_y t} - \frac{(x-x_0-ut)^2}{4K_x t} \right]$$

donde, $N(x,y,t)$ representa la densidad de larvas en las coordenadas x e y a la edad t; C es el número de larvas eclosionadas por unidad de volumen; y_0 es la distancia en el eje y entre el origen de las coordenadas y el sitio de eclosión, y x_0 representa la distancia en el eje x entre el origen de las coordenadas y el sitio de eclosión. A esta ecuación se le puede adicionar el término Zt al extremo derecho de los términos para representar la mortalidad durante la vida larval (McGurk, 1989).

1.4. Estudio de casos

Los autores que han utilizado los mencionados modelos han obtenido resultados consistentes con la realidad. Rothlisberg *et al.* (1983) analizaron el rol de la advección en la generación de patrones de inmigración a gran escala de larvas de crustáceos peneidos en el Golfo de Carpentaria en Australia, visualizando la interacción

entre migraciones verticales diurnas de las larvas con corrientes mareales y corrientes de origen eólico. Modelaron ocho esquemas de migración vertical, en los que tanto el inicio de la migración como la posición de las larvas en la columna de agua fueron modificados. Estos esquemas fueron acoplados a modelos bi- y tridimensionales de las corrientes del área de estudio para examinar el efecto de la advección larval. Los autores observaron que cuando las larvas migraban verticalmente dentro de un período diurno entre el fondo y la columna, podían ser transportadas superficialmente hasta 165 km durante su existencia planctónica de dos a tres semanas.

Hill (1991a) modeló, a través de una ecuación de difusión-advección-mortalidad, las posibles respuestas de la interacción entre el área de desove (en caso de desarrollo indirecto con larvas planctotróficas) y el área de reclutamiento (Fig. 2). Propuso diferentes ecuaciones para analizar el efecto de la difusión-advección-mortalidad en cada caso. El primer modelo (Fig. 2a) es aplicable a situaciones en que el desove ocurre en un punto muy localizado, cuya área es despreciable en comparación con el área de reclutamiento. Según Hill (1991a), la ecuación derivada de la ecuación diferencial general antes indicada tomaría la siguiente forma:

$$N_t = N_0 \alpha e^{-mt}$$

donde α = fracción de larvas que alcanzan el sitio de reclutamiento cuando la mortalidad (m) es producida sólo por efectos de la dispersión; N_t = número de larvas en cualquier momento, t ; N_0 = número inicial de larvas a $t = 0$; y t = tiempo. De acuerdo a Hill (1991a) esta ecuación explicaría en forma satisfactoria la dinámica entre las corrientes en la zona del English Channel y la respuesta larval del crustáceo *Nephrops norvegicus*.

El segundo modelo (Fig. 2b) es aplicable a especies que desovan en un área comparable en tamaño al área de reclutamiento. Según Hill

(1991a), la ecuación derivada de la ecuación diferencial general indicada anteriormente tomaría la siguiente forma:

$$N_t = (N_0 e^{-mt}) \frac{(K_x K_y)^{1/2}}{D_x D_y} t F(t) G(t)$$

donde, D = es uno de los lados de un rectángulo imaginario que representa la zona de eclosión o de reclutamiento; $D_x = X_2 - X_1$; y $D_y = Y_2 - Y_1$; K_x, K_y son coeficientes de difusión turbulenta en las direcciones x e y , respectivamente; m = tasa de mortalidad; y $F(t)$ y $G(t)$ son funciones que representan errores debido a la dispersión y pérdida de larvas en las direcciones x e y respectivamente (ver Hill 1991 a para conocer su modo de obtención y aplicación).

El tercer modelo (Fig. 2c) es similar al caso anterior, pero con una restricción de borde puesto que el área de reclutamiento está limitada por la línea costera, por lo tanto se aplica a especies que habitan la zona costera. Según Hill (1991a), la ecuación derivada de la ecuación diferencial general antes indicada tomaría una forma similar a la anterior, pero con una variación en la función $G(t)$ que se expande en dos términos: $G(t) + G_i(t)$. El término $G_i(t)$ se refiere al grado de reflexión por parte de un punto determinado de la costa, i , respecto de las larvas (puesto que éstas no pueden perderse hacia la tierra).

En este último modelo la presencia de una línea costera impone dos condiciones límites que deben ser consideradas:

– No existe flujo de agua perpendicular a la línea costera; sólo existe flujo paralelo ($u \geq 0$, $v = 0$),

– No existe flujo difundente de larvas en la dirección y esta condición requiere que $dC/dy = 0$ en el punto $y = -y_c$.

Un método menos complejo para estimar la variabilidad temporal de la concentración larval

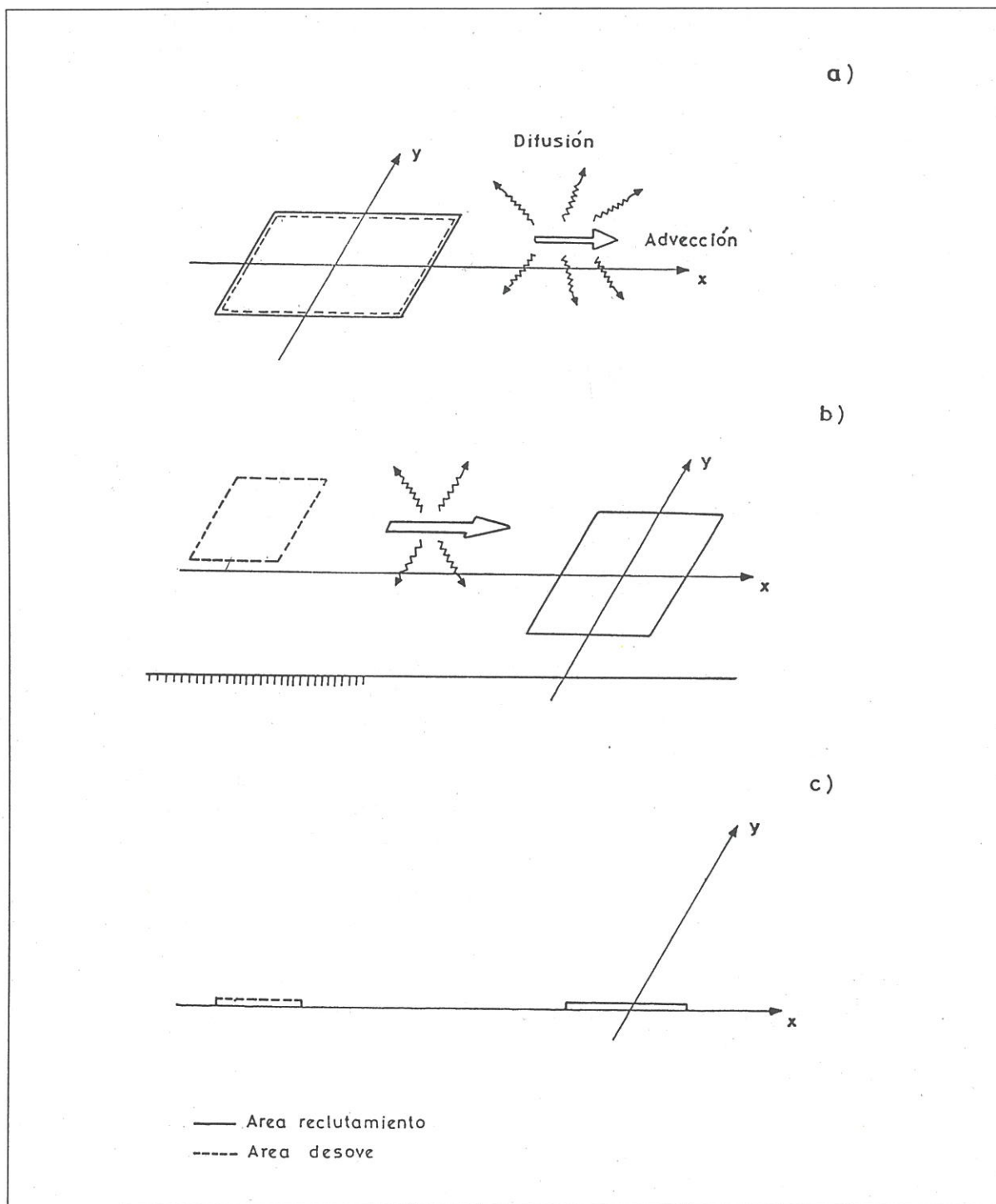


Fig. 2. Diagrama esquemático que representa tres posibles modos de interacción entre el área de desove (AD) y la área de reclutamiento (AR), utilizado para especificar las condiciones límites para aplicar la ecuación de difusión-advección-mortalidad a estudios de dispersión larval. a) caso en que AD se encuentra en la misma zona que AR; b) caso en que AD se encuentra en una zona oceánica y AR se localiza cerca de la costa; c) caso en que AD y AR se encuentran localizados a lo largo de una franja costera (de Hill, 1991).

del abalón de California *Haliotis rubra* de acuerdo a la variabilidad de las condiciones físicas de la columna de agua fue propuesta por Jackson (1986). Estas ecuaciones se basan en la teoría de la propagación de ondas. De acuerdo a estudios basados en la variabilidad temporal de la abundancia fitoplanctónica y con la ayuda de series de tiempo, Jackson propuso que un organismo planctónico podría permanecer en dicha área por una semana. Indica además que en una columna de agua bajo condiciones de velocidad de corriente constante (v), con una determinada concentración larval (C_0), las larvas se establecerían a una tasa proporcional al número de larvas remanentes en la columna de agua; la concentración larval en la porción de agua en un tiempo (t), después de encontrar el parche es:

$$C = C_0 e^{-kD/v}$$

donde, k es la tasa de asentamiento constante, D es la distancia al borde del parche, y la relación $D = vt$ ha sido utilizada reemplazando el tiempo. El flujo de larvas al sustrato rocoso R es igual a la tasa a la cual las larvas se establecen desde una columna de agua de profundidad z , o:

$$R = zkC = zk C_0 e^{-kD/v}$$

Esta función refleja una disminución exponencial del número de larvas en la medida que se aleja del parche.

McShane *et al.* (1988) modelaron la relación existente entre el proceso de reclutamiento del abalón *Haliotis rubra* y las características hidrodinámicas de algunos arrecifes pequeños de la costa del sureste de Australia. A través del estudio de los movimientos de las masas de agua, estos autores demostraron que las poblaciones de estos moluscos son altamente localizadas producto de una escasa dispersión larval. El modelo utilizado es un modelo numérico hidrodinámico bidimensional (2D) que incluye simulaciones del flujo mareal, los efectos de los gradientes térmicos o halinos, fuerza de Coriolis,

difusión turbulenta, momentum convectivo, fricción del fondo del mar y estrés del viento superficial, asociado a un modelo de transporte de partículas Lagrangiano larval denominado 2AD. Dicho modelo también ha sido utilizado para simular el efecto de la hidrodinámica en el proceso de reclutamiento del asteroídeo *Acanthaster planci* (Black y Moran, 1991).

Johnson y Hess (1990) realizaron una simulación a través de modelos numéricos para evaluar la relación entre el reclutamiento del crustáceo *Callinectes sapidus* (Chesapeake Bay, Virginia, costa E de los Estados Unidos) y factores ambientales tales como la circulación de la bahía y la plataforma continental, el ritmo mareal, la descarga de los ríos y la dirección e intensidad de los vientos para generar un modelo de deriva Lagrangiano (derivadores cercanos a la superficie). Al combinar el modelo de circulación numérico con el modelo de deriva larval y series de tiempo de los principales factores ambientales, encontraron que las componentes eólicas tenían la mayor influencia sobre el decrecimiento o incremento en los niveles de reclutas. El transporte de megalopas sería escaso a través de las corrientes de esta zona y no sería un mecanismo capaz de explicar el retorno de las postlarvas a las bahías. Sugieren que este crustáceo podría presentar dos mecanismos de reclutamiento: el primero, el más dominante, sería la exportación de larvas tempranas desde las bahías y estuarios hacia la plataforma y el posterior retorno de estas larvas a las bahías por efecto de las corrientes movilizadas por el viento superficial; la segunda estrategia sería la retención de larvas dentro de las bahías.

Los modelos mencionados también se han aplicado a especies pelágicas cuyo reclutamiento ocurre en zonas pelágicas y no bentónicas como en los casos anteriores. Davis *et al.* (1991) presentan una serie de modelos para examinar la importancia relativa del tamaño del parche y la turbulencia a microescala sobre el crecimiento y reclutamiento de una especie planctónica; el

análisis es aplicable a escala de cm y m (desde copépodos a larvas de peces) y se asumen condiciones limitadas de alimento. Uno de estos modelos revela que ante la presencia de amplias variaciones en el crecimiento poblacional debido a la turbulencia y microparches de alimento, aun cuando el efecto sea pequeño (<10%), puede provocar grandes fluctuaciones en el reclutamiento.

2. RECLUTAMIENTO

2.1. ¿Qué se entiende por reclutamiento?

En la literatura científica aparecen al menos dos definiciones de reclutamiento que varían en su significado según se trate de biólogos pesqueros o de ecólogos. De acuerdo al punto de vista pesquero, el reclutamiento puede ser definido como la adición de nuevos peces a la fracción vulnerable o explotable de una población por crecimiento de las clases etáreas de menor tamaño (Ricker, 1975). Otros la definen como la cantidad de individuos juveniles que han sobrevivido los estados del ciclo vital anteriores (huevos y larvas) permitiéndoles alcanzar un tamaño que los hace susceptibles de ser capturados por las artes de pesca en uso (Bakun 1985).

Los ecólogos marinos definen el reclutamiento como la cantidad de individuos, por regla juveniles, que han sobrevivido desde la fase de asentamiento hasta que un observador es capaz de registrar en el área de estudio su identidad específica, contarlos, medirlos y pesarlos (Keough y Downes 1982). En algunos casos, el reclutamiento es sinónimo de asentamiento correspondiendo a la etapa entre el término de la metamorfosis y la adhesión de las postlarvas al sustrato, en este caso, duro.

Si bien el asentamiento es un proceso biológico real, el reclutamiento en cambio, según los ecólogos, es un fenómeno más difícil de percibir y depende de la capacidad, o los medios de observación del investigador.

Algunos autores que han estudiado especies con segregación espacial entre diferentes grupos etáreos han definido el reclutamiento como la migración de los individuos juveniles hacia las zonas en que habitan los adultos (Sebens 1981).

2.2. ¿Por qué estudiar el reclutamiento?

Los principales objetivos al estudiar el reclutamiento han sido: (1) estimar la tasa de renovación anual de una población explotada; (2) evaluar el efecto de la reducción del stock desovante sobre el reclutamiento, y (3) estimar los factores que potencialmente pueden influir en la variabilidad del mencionado parámetro (Bakun, 1986; Pauly, 1986). Sin embargo, existen otras razones para estudiar el reclutamiento, a saber: (1) determinar el ciclo reproductivo de cualquier especie; (2) estimar el crecimiento de los individuos de una población a través del seguimiento de los individuos reclutados; (3) según el ciclo de reclutamiento, incorporar esta variable a medidas regulatorias de las pesquerías; (4) determinar el tamaño de las aberturas de las redes de las artes de pesca, evitando la captura de los individuos pequeños; (5) conocer si existe segregación espacial entre las áreas de pesca y áreas de reclutamiento; (6) en el caso de la acuicultura, permite determinar los períodos de puesta de colectores para la captura de "semillas"; (7) se puede diseñar programas de repoblamiento a través de la liberación de "semillas", previo conocimiento de las necesidades biológicas de los reclutas.

2.3. ¿Cómo estudiar el reclutamiento?

Los estudios sobre el reclutamiento en aquellas especies con larvas planctónicas y fases juveniles y adultas bentónicas muestran dos tendencias, dependiendo de si analiza lo que ocurre durante la vida planctónica o lo que ocurre en el bentos. Cada enfoque posee sus propias metodologías y limitaciones, que se analizan en el presente capítulo.

2.3.1. Fase planctónica

Los estudios en el plancton se han orientado principalmente a: (1) estimar la abundancia y conocer la distribución espacio-temporal del meroplancton; (2) evaluar el efecto de diferentes procesos oceanográficos en la abundancia, distribución y dispersión de las larvas; (3) evaluar la importancia de la migración vertical en la regularización de la distribución espacial de las especies, y además; (4) de evaluar las implicancias que tienen estos fenómenos en determinar la magnitud del reclutamiento.

Los instrumentos más utilizados para estimar la abundancia larval planctónica son las redes zooplanctónicas, existiendo una amplia variedad de modelos, con las cuales es posible muestrear diferentes zonas de la columna de agua. Entre éstas se encuentran las redes Clarke Bumpus equipadas con flujómetros, que pueden ser utilizadas en una amplia gama de profundidades. El tamaño de las tramas depende del tipo y tamaño de las larvas. Una breve revisión de los estudios de larvas de crustáceos indica que el tamaño de las tramas varía entre 200 y 800 μm , según se trate de larvas recién eclosionadas o de megalopas, respectivamente. En los casos en que los primeros estadios larvales se concentran en los primeros centímetros de la columna se utilizan redes neustónicas que pueden ser diseñadas con un marco de PVC duro, aluminio o acero y sostenida por flotadores laterales.

Ejemplos de la aplicación de estas redes se indican en los trabajos de Epifanio *et al.* (1984), quienes utilizaron una red Clarke-Bumpus de 0,3 m de diámetro de boca y una trama de 243 μm para coleccionar larvas del crustáceo *Callinectes sapidus*, específicamente zoea I; Clancy y Epifanio (1989), que utilizaron una red planctónica de 1 m de longitud y una trama de 335 μm para analizar el efecto de la distribución vertical de larvas de *Callinectes* y otros crustáceos en relación a la presencia de frentes mareales; Johnson (1985), que utilizó la misma

red anterior para estudiar la dispersión y el reclutamiento de 11 especies de crustáceos estuarinos. Asimismo, para analizar la abundancia y distribución en el plancton de las megalopas de *C. sapidus*, Lipicius *et al.* (1990) utilizaron una red con una trama de 750 μm , y Pillar *et al.* (1989) hicieron uso de una red planctónica tipo Miller (trama de 300 μm) para describir la distribución vertical y las migraciones ontogenéticas de las diferentes etapas larvales de *Euphausia lucens* en la zona sur de la Corriente de Benguela.

Otro instrumento utilizado comúnmente en la captura de larvas en el plancton es la motobomba, con la cual se puede absorber un gran volumen de agua por unidad de tiempo. Dicho instrumento (0,055 m² de abertura de manguera) ha sido utilizado por Lipicius *et al.* (*op. cit.*) para recolectar postlarvas de *Callinectes*, y por Tremblay y Sinclair (1990) para analizar la distribución vertical de larvas del bivalvo *Placopecten magellanicus*. Estos últimos autores utilizaron una motobomba FLYGT, modelo 2051 provista de un flujómetro, que succiona entre 250 y 400 l/min. Este mismo método ha sido utilizado por Emlet (1986) para estudiar la distribución larval de dos especies de equinoideos en un fiordo.

En larvas recién eclosionadas, que se caracterizan por ser altamente fotopositivas y que tienden a concentrarse en los primeros centímetros bajo la superficie de la columna de agua y en aquellas especies que presentan adaptaciones para flotar (bisos mucosos) en la superficie, se han utilizado redes neustónicas. Es el caso del estudio en larvas de cirripedios y crustáceos (Johnson, 1985; Shanks y Wright, 1987) y larvas del gastrópodo *Concholepas concholepas* (DiSalvo, 1988). En estos aparatos, generalmente, la trama de la red varía entre 200 y 400 μm y la proporción ancho:alto es 3:1.

La metodología utilizada para determinar el volumen de agua filtrada por una red varía de acuerdo al tipo de red y a los instrumentos

incluidos en ésta. Es así que Wolff (1988) analizando la abundancia de larvas del pectínido *Argopecten purpuratus* en la costa del Perú durante un evento del fenómeno "El Niño" estimó el volumen de agua filtrada (V) a través de la siguiente fórmula:

$$V = 3,1416 \times r^2 \times d$$

donde r es igual a 0,5 veces el diámetro de la red y d es la distancia del trayecto analizado. En este caso se colocaron dos boyas para indicar la distancia de 200 m y no se utilizó flujómetros.

Cuando se utilizan flujómetros colocados por delante de la boca de la red, las mediciones son más precisas, no obstante depende de la calibración previa realizada al equipo. En algunos casos, los investigadores sólo indican la distancia del recorrido y la velocidad a la cual se traslada la embarcación durante el lance (Epifanio *et al.*, 1984). Generalmente, la velocidad aplicada a la embarcación varía entre 1 y 3 nudos (Johnson, 1985; Wolff, 1988; Pillar *et al.*, 1989, entre otros).

Un problema derivado del uso de diferentes instrumentos para analizar el meroplankton es la estimación de la eficiencia de cada una de las artes de pesca. Tranter y Smith (1968) *fide* Johnson (1985) indican que, para resolver este problema fundamental, se debe calcular el índice de eficiencia teórica de filtración, y que en el caso de la red Clarke-Bumpus sería del 91%. Para las redes neustónicas este índice sería igual al 100% y para las rastras epibénticas sería igual al 85%.

Para analizar la dispersión larval de las especies se han utilizado diferentes metodologías, entre las cuales se destacan, los derivadores (tales como paracaídas, botellas y troncos); tinciones (Rodamina-B), la estructura y dirección de la pluma de los ríos evidenciada por el sedimento transportado, e incluso se ha observado el desplazamiento que experimentan las mareas rojas,

contaminantes químicos y organismos marinos con adaptaciones para flotar (Le Fèvre, 1986; Boicourt, 1988; y referencias citadas en ambos trabajos). Los derivadores han sido aplicados en una amplia gama de estudios sobre dispersión larval de invertebrados y peces marinos. Son liberados en el interior de bahías, en zonas cercanas y distantes de la costa, y con ello se obtienen antecedentes acerca de: 1) la posibilidad de retención larval dentro de una bahía y la magnitud de la retención, 2) la tasa de retorno, 3) el potencial de dispersión, y 4) el tiempo requerido para retornar al punto de liberación. En general el área de liberación de los derivadores y la zona potencial de llegada es dividida en una serie de cuadrículas de área definida (11,2 km por lado, en el caso de Johnson y Hess, 1990).

En los estudios de dispersión larval, las variables fundamentales corresponden a la velocidad y dirección del viento y corrientes marinas, el rango de mareas y el aporte de agua dulce por parte de ríos en el caso de zonas muy costeras (la salinidad y/o densidad) (Levin, 1983; Epifanio *et al.*, 1984; Johnson, 1985; Scheltema, 1986; Bartsch *et al.*, 1989; Johnson y Hess, 1990).

Al final de cada día de deriva simulada, la posición de cada derivador es analizada y se le asigna una categoría o índice. Para n días de tiempo simulado, al derivador j se le asigna el índice I de acuerdo a las siguientes categorías:

$I_{n,j} = 1$ si el derivador nunca deja la bahía (retención),

$I_{n,j} = 2$ si el derivador deja la bahía y no retorna (pérdida),

$I_{n,j} = 3$ si el derivador deja la bahía y retorna, o si el derivador se mantiene en la boca de la bahía y finaliza su trayecto dentro de la bahía (reinvasión).

Como cada partícula a la deriva representa un número distinto de larvas, una fracción de la

eclosión total o peso, w_j , se le asigna a cada derivador. Al final de cualquier día n , la fracción de derivadores en una categoría es:

$$R_{n:1} = \frac{\sum_{j=1}^p w_j d_{j1}}{\sum_{j=1}^p w_j}$$

donde: $d_{j1} = 1$ si $I_{nj} = i$, o 0 de otra manera, y p es el número de puntos donde los derivadores son liberados, $R_{n:1}$ es la suma de los pesos de los derivadores en la categoría 1, normalizado por el total de todos los pesos. Lo mismo se hace para las categorías 2 y 3. Al mismo tiempo, el reclutamiento neto es la suma de las fracciones en la categoría 1 y 2, es decir:

$$R_{n:w} = R_{n:1} + R_{n:3}$$

Actualmente, en los estudios de dispersión larval y reclutamiento, aplicando modelos de circulación, se da mayor importancia a los métodos Lagrangianos (seguimiento de la trayectoria de la partícula: uso de derivadores), que a los Eulerianos (análisis en zonas puntuales de la trayectoria de las partículas: uso de correntómetros), pues ofrecen una visión más real sobre la trayectoria y transporte de las partículas (Boicourt, 1988; Wolf y Woods, 1988). Además, permiten estimar el potencial de difusión y advección de una zona determinada.

Existen algunos modelos computacionales para simular la deriva larval. Johnson y Hess (1990) aplicaron un modelo de deriva Lagrangiano denominado LARTREK para simular el movimiento y la distribución de derivadores pelágicos, utilizando un campo de velocidad tridimensional calculado a través de un modelo de circulación tridimensional de superficies libres numéricas denominado MECCA. Dicho modelo utiliza aproximaciones de diferencias finitas para las ecuaciones de conservación de sales, la ecuación de conservación del momentum y la ecuación de continuidad de volumen, para simular el nivel de las mareas, la configuración

tridimensional de las corrientes y las salinidades a diez niveles de profundidad.

2.3.2. Fase bentónica

Para estudiar el reclutamiento en el bentos se utilizan mesocosmos, colectores artificiales o naturales, se limpian zonas previamente colonizadas por otros organismos, se realizan análisis de la estructura poblacional a lo largo de un período de tiempo o se muestrea el fondo azarosamente en búsqueda de los individuos de menor tamaño. Los mesocosmos pueden ser contruidos con cajas plásticas, de madera, tubos de PVC cortados o, simplemente, baldes. Estos se fijan a una zona del fondo a través de "muertos" de cemento o rieles de hierro. De acuerdo a los objetivos, se coloca un número determinado de ellos, y, posteriormente, se comienzan a extraer de acuerdo al patrón temporal de reclutamiento de la especie estudiada (patrón de reclutamiento continuo, unimodal, bimodal o al azar). Si la especie se recluta una vez al año, se pueden colocar doce muestras replicadas y se extrae 2-3 por mes, observando el tamaño y la abundancia de reclutas. Si el financiamiento lo permite, los experimentos se pueden colocar en distintas áreas para estudiar el reclutamiento en diferentes zonas de una bahía.

En el caso de los colectores artificiales o naturales se colocan a diferentes profundidades y localidades dentro de una bahía. Los primeros pueden ser contruidos de netlón, redes de pesca, placas de PVC, acrílico o fibra de vidrio, nylon, etc. Entre los segundos, ramas de árboles, raíces de mangle, conchas de otros bivalvos, algas, etc. En consideración de los problemas asociados con el uso de plásticos en el ecosistema marino, se debe preferir los colectores naturales, o los confeccionados con materiales degradables.

Este tipo de implemento ha sido utilizado como colector para estimar la abundancia de reclutas y la variabilidad espacio-temporal de dicha variable. En *Callinectes sapidus* ha sido utilizado

para determinar el patrón de asentamiento diario, mensual y anual de las megalopas (Van Montfrans *et al.*, 1990). En general, la abundancia de reclutas sobre estos colectores supera en forma significativa la abundancia de reclutas establecidos sobre el fondo bentónico, lo que ha llevado a sugerir que los colectores son un buen estimador de la abundancia de postlarvas planctónicas y, además, que habría una gran mortalidad durante los procesos de metamorfosis y de asentamiento. En general, los colectores comerciales son ampliamente utilizados para la colecta de "semillas" o postlarvas de pectínicos (Illanes *et al.*, 1985), mitílidos, ostreidos, etc., y como sustratos de crecimiento post-asentamiento, hasta que las "semillas" son "cosechadas" para ser trasladadas a otros implementos ("pearl-nets" y/o "linternas"), o bien, son utilizadas para repoblar los bancos bentónicos.

La limpieza de zonas previamente colonizadas por otros individuos, o la remoción de otras especies de mayor tamaño ha sido ampliamente aplicada por los ecólogos del intermareal y submareal rocoso para estudiar el reclutamiento de especies sésiles. Los límites de la zona son pintados con pintura "antifouling" para evitar el ingreso de otros organismos o se protegen con cajas. La estrategia de muestreo, *i.e.* número de réplicas, depende principalmente de los objetivos de cada estudio. En la zona intermareal se localizan rocas planas para establecer las zonas de estudio y las réplicas.

La captura de un gran número de individuos a los cuales se les miden estructuras duras que representan o indican crecimiento y/o tamaño y la posterior graficación de un histograma de frecuencia de tamaño ha sido la estrategia más utilizada para identificar los períodos y la magnitud del reclutamiento. Esta metodología se identifica más con la adopción del concepto ecológico de reclutamiento, debido a que se capturan y miden individuos que poseen varios meses de vida post-asentamiento. Esta estrate-

gia de estudio se ha visto reforzada con la aplicación de programas computacionales que permiten identificar los picos estacionales y la magnitud del asentamiento. Wolff (1988) utilizó el programa ELEFAN I para estudiar el reclutamiento a través de datos de estructura de tamaño en el pectínido *Argopecten purpuratus*. Prince *et al.* (1988) utilizaron el programa computacional MIX para descomponer los datos de frecuencia de talla del abalón australiano *Haliotis rubra*, que ajusta una serie de curvas normales a una distribución multimodal de frecuencia de longitud, estimando el promedio y desviación estándar de cada moda y la proporción de la muestra representada en cada una de las modas.

2.4. ¿Cuáles son las variables que se analizan en un estudio sobre reclutamiento?

En este capítulo se aportan antecedentes acerca de las variables biológicas más analizadas en los estudios de reclutamiento. En general, las más importantes son: (1) la morfología del individuo al establecerse y/o reclutarse; esto permite la identificación respecto de otras especies de morfología similar o parecida; (2) el tamaño del individuo al reclutarse; (3) el número de individuos potencialmente capaces de reclutarse; (4) la variabilidad espacial de la abundancia de reclutas; (5) la variabilidad temporal de la abundancia de reclutas; (6) el patrón de asentamiento espacial: agregado, uniforme o disperso; (7) el intervalo de tiempo entre el momento en que se encuentra la máxima abundancia de larvas en el plancton y el momento en que se encuentra la máxima abundancia de reclutas; (8) la posible existencia de relación entre la abundancia de reclutas y la abundancia del stock desovante; (9) la posible existencia de relación entre la abundancia de larvas planctónicas y la abundancia de reclutas; (10) la evaluación de las implicancias que tiene para el reclutamiento el hecho que las larvas realicen migraciones verticales o se concentren sobre o bajo la picnoclina, nutriclina o termoclina; (11) la estimación de la

mortalidad entre el período de asentamiento y el período de reclutamiento; (12) la evaluación del posible rol, como fuentes de variabilidad, procesos físicos tales como el viento, el grado de estratificación de la columna de agua, los componentes armónicos principales de las mareas, etc.

2.5. Aspectos históricos

El problema del reclutamiento, como lo entienden los biólogos pesqueros, comenzó hace casi un siglo con el trabajo pionero de Hjort (1914), el primero en sugerir que la sobrevivencia de los estadios tempranos del ciclo de vida de muchas especies marinas permitiría proyectar la amplitud o magnitud de las clases anuales en la fase de reclutamiento o post-reclutamiento. Hjort propuso que existirían dos factores, uno biótico y otro abiótico, que podrían explicar las variaciones en la magnitud del proceso de reclutamiento: la disponibilidad del alimento durante el período de la primera alimentación larval y la disponibilidad de corrientes para transportar las larvas desde las zonas de desove ("*hatch grounds*") a las zonas de crianza de post-larvas y estadios juveniles ("*nursery grounds*").

Sin embargo, hoy numerosos biólogos sostienen que el problema del reclutamiento no ha sido aún resuelto, pese a los importantes avances teóricos y prácticos sobre el tema en los últimos años (Pauly, 1986). Los aportes clásicos en los estudios del reclutamiento entregados por Ricker (1954 y 1975), Beverton y Holt (1957), Cushing (1973), Harris (1975), y recientemente, Shepherd (1982), han permitido un importante desarrollo de esta área.

Prueba del interés que suscita el reclutamiento son los recientes esfuerzos de la Comisión Oceanográfica Intergubernamental (COI), el Consejo Internacional para la Exploración de los Mares (ICES), la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agri-

cultura (FAO) y otros cuerpos internacionales para patrocinar o estimular programas internacionales tendientes a proveer de apoyo logístico, tecnológico y científico con el fin de suplir las deficiencias actuales en el estudio del reclutamiento (ICES, 1980; Bakun, 1985; IOC/FAO, 1986).

Según Pauly (1986), la aproximación clásica al problema del reclutamiento puede ser esquematizada del siguiente modo:

- (1) Derivación de un conjunto de mecanismos para predecir la interacción entre la fracción desovante de la población y su progenie, y la determinación de la naturaleza de la mortalidad pre-reclutamiento: denso-dependiente o denso-independiente.
- (2) Derivación de las ecuaciones que expresen los mecanismos indicados en (1), y de un método para ajustar las correspondientes curvas con los datos disponibles.
- (3) Obtener una serie de estimaciones anuales entre el stock desovante y la abundancia de reclutas a partir de los antecedentes de extracción obtenidos en un stock unitario monoespecífico.
- (4) Estimar los parámetros de las curvas de (2) de los datos obtenidos en (3) y realizar las inferencias necesarias para manejar la pesquería o formular hipótesis.

Este esquema, aplicado por numerosos investigadores en los últimos 40 años, ha tenido dos principales asunciones: (1) el tamaño del stock desovante (S) es el factor más importante que afectaría al reclutamiento (R), y (2) se utiliza un dato puntual entre la relación reclutamiento:tamaño del stock desovante.

El primer problema puede ser corregido realizando una expansión del ploteo entre $\log(R/S)$ v/s S en un análisis de regresión múltiple, donde

las variables adicionales se incluyen como otros factores que regularían en forma independiente el reclutamiento, en suma el tamaño del stock desovante (Ricker, 1975).

El segundo problema ha sido encarado por numerosos investigadores que han utilizado información intra-anual más que inter-anual. Los trabajos de Lasker (1975) y Parrish *et al.* (1981) son ejemplos de estas aproximaciones, como también algunas técnicas recientes desarrolladas para analizar la información sobre tamaño o longitudes (Pauly y Tsukayama, 1983). Dichas formulaciones han sido aplicadas principalmente para especies ícticas de altas latitudes y de zonas de surgencias.

2.6. La curva de reclutamiento

Muchos de los actuales modelos matemáticos se basan en la premisa que existe una relación entre la cantidad de reclutas y el stock desovante de la población en una unidad de tiempo, y tienen como objetivo predecir o estimar el número de reclutas producidos por la población cuando se conoce el tamaño del stock. Una forma gráfica de señalar dicha relación es la curva de reclutamiento. Los puntos sobre tales gráficos tienden a ser dispersos de modo que los principales trabajos han tenido como meta analizar la posible interacción entre los adultos y su progenie, y deducir la ecuación matemática que mejor podría explicar la curva promediada o ajustada a estas variables.

Algunas características generales deseables en una curva de reclutamiento (R) *versus* la fracción adulta desovante (S) son:

(1) La curva debería pasar por el origen, de modo que cuando no existe stock adulto no existen reclutas,

(2) El reclutamiento puede o no decrecer bajo condiciones de alta abundancia del stock

desovante, dependiendo de factores tales como canibalismo y competencia intraespecífica,

(3) La tasa de reclutamiento (dR/dS) siempre decrece al incrementar el stock parental (S), de manera constante o aceleradamente.

Las curvas de reclutamiento más conocidas y utilizadas son las de Ricker (1954, 1975) y Beverton y Holt (1957); sin embargo existen otras propuestas por Allen (1966), Chapman (1973), Cushing (1973) y Shepherd (1982), que han sido menos utilizadas o son menos conocidas. Una excelente revisión acerca de la teoría del reclutamiento desde el punto de vista pesquero ha sido recientemente publicada por Beyer (1989). En este trabajo aparecen diez comentarios y los respectivos ejemplos de cómo y cuándo utilizar estas ecuaciones. La presunción básica para aplicar estas ecuaciones radica en la existencia de una relación densodependiente entre la fracción desovante de la población y la abundancia de reclutas.

2.7. Argumentos opuestos a la utilización de curvas de reclutamiento

No todos los científicos aconsejan aplicar las curvas de reclutamiento. Algunos sostienen que no existiría una relación entre el stock desovante y el número de reclutas.

La crítica más válida al ajuste de curvas de reclutamiento en peces e invertebrados marinos ha sido publicada recientemente por Koslow (1992). En este trabajo se analizan poblaciones simuladas que obedecen a una curva stock/recluta tipo Beverton-Holt y se encuentra que sólo en el caso restrictivo de baja fecundidad y baja variabilidad de la mortalidad de los estadios tempranos de la historia de vida es posible definir la curva stock/recluta. Esta condición restrictiva prácticamente no se aplica a poblaciones de peces e invertebrados marinos. Estos resultados son muy importantes puesto que la prognosis de las pesquerías y los niveles de

captura permitidos por los organismos de administración en muchos países del mundo dependen críticamente de un pronóstico del reclutamiento. En este sentido, el mismo Koslow propone metodologías alternativas basadas en el pronóstico estadístico del reclutamiento. Esta puede aparecer como la alternativa científicamente más rigurosa de abordar el problema del pronóstico del reclutamiento.

Trabajos publicados en la década de los 80 han llamado la atención acerca de la importancia de numerosos procesos oceanográficos en la regulación de la sobrevivencia, dispersión y reclutamiento de un gran número de especies de peces e invertebrados marinos y han contribuido a entender y confirmar la importancia de los eventos que ocurren antes y ligeramente después del reclutamiento como agentes controladores de la dinámica poblacional (Legendre y Demers, 1984). La visión clásica de los ecólogos y biólogos pesqueros fue que las interacciones competitivas y la depredación a nivel de adultos eran los principales medios de regular la dinámica poblacional de las especies. Sin embargo, experimentos naturales como el ENSO ("El Niño" Southern Oscillation) han aportado un importante conjunto de evidencias que han demostrado que los procesos físicos son importantes reguladores de las poblaciones marinas a través de los eventos reproductivos tales como la dispersión larval y el reclutamiento (Rothschild, 1988).

3. PROCESOS OCEANOGRÁFICOS DE MICRO Y MESOESCALA Y SU EFECTO EN LA DINÁMICA LARVAL Y POSTLARVAL TEMPRANA DE ORGANISMOS MARINOS

Como se mencionó anteriormente, recientes trabajos publicados en la década de los 80 han llamado la atención acerca de la importancia de numerosos procesos oceanográficos en la regulación de la sobrevivencia, dispersión y recluta-

miento de un gran número de especies de peces e invertebrados marinos, permitiendo determinar la importancia de dichas variables como medio de control de la dinámica poblacional (Legendre y Demers, 1984). En el presente capítulo se indican algunos importantes y frecuentes procesos oceanográficos que han sido estudiados en relación a su posible rol como agentes controladores de la dispersión y reclutamiento de invertebrados y peces marinos, además de generar importantes errores en la estimación de la abundancia (Mackas *et al.*, 1985).

Entre los principales roles de dichos procesos oceanográficos se cuentan:

- efectos sobre la concentración de las larvas en diferentes lapsos del ciclo de vida planctónico,
- sobreposición de larvas de especies diferentes o de la misma especie pero de diferentes poblaciones,
- formación de asociaciones larvales de diferentes grupos de invertebrados,
- podrían ofrecer refugios reproductivos y de alimentación,
- limitan la dispersión del meroplancton,
- actúan como medios de transporte de larvas (podrían transportar larvas a zonas de gran concentración de alimento o carente de él).

Una importante fuente bibliográfica en que se pueden obtener antecedentes descriptivos y la formulación matemática de algunos de estos procesos hidrográficos es el trabajo de Mann y Lazier (1991).

A continuación se indican algunas características de estos procesos oceanográficos, y se señalan trabajos específicos que han analizado la relación con el meroplancton.

3.1. Procesos a microescala

Entre los procesos de microescala (< decenas de km) más mencionados en la literatura se encuentran las ondas internas, frentes costeros y células o celdas de Langmuir. Otros eventos oceanográficos que actuarían en forma paralela a los ya citados son la capa mínima de oxígeno del fondo, la deriva superficial producida por el viento, el transporte por ondas superficiales, las contracorrientes y la termoclina, los componentes armónicos de las mareas y el grado de estratificación de la columna de agua, todos los cuales pueden contribuir a la dinámica de los eventos de dispersión y reclutamiento.

3.1.1. Frentes (Figs. 3-8)

Este capítulo está referido a los frentes, un importante proceso oceanográfico que crea y cambia los patrones de distribución biológica. Estos flujos de agua a través de caracteres topográficos en el mar abierto producen patrones de circulación vertical que pueden reordenar de muchas formas los diferentes procesos vitales que ocurren en el mar. Tales patrones pueden también originarse independientemente de la topografía del fondo del mar a través de: a) confluencia de corrientes oceánicas, b) efectos eólicos aplicados en forma diferencial en escalas de espacio y tiempo, o c) del intercambio de calor entre el mar y la atmósfera. Los frentes pueden ocurrir en cualquier profundidad y pueden afectar a poblaciones de diferentes niveles tróficos, incluyendo formas bénticas de grandes profundidades como las de la zona litoral o formas pelágicas, entre ellas el meroplanton (el plancton compuesto de formas larvales que vivirán un lapso determinado de su vida en el ecosistema pelágico).

Las superficies frontales son zonas limítrofes entre dos masas de agua de diferente densidad, las que pueden ser reconocidas por una discontinuidad en el color del agua de mar, agregación de algas a la deriva o como una acumulación de

espuma flotante. La magnitud de la actividad frontal puede exceder de 10^3 km en frentes oceánicos persistentes o puede estar restringida a >10 km en frentes mareales estuarinos. Independiente de la escala, la circulación asociada con estos frentes se caracteriza porque siempre se produce un hundimiento de aguas más densas en una zona de encuentro con una masa de agua menos densa (Garvine, 1974).

La circulación frontal tiene importantes efectos sobre el plancton porque la corriente superficial convergente puede transportar organismos desde ambos lados del frente a la zona de hundimiento. Los organismos que pueden flotar o nadar hacia la superficie pueden ser concentrados en las cercanías de la superficie del frente. Así, muchas investigaciones han demostrado que los organismos planctónicos se acumulan a lo largo de estos frentes tanto en zonas oceánicas (Fournier *et al.*, 1979), en aguas adyacentes a la costa y en estuarios, involucrando a organismos fitoplanctónicos y zooplanctónicos (Pingree *et al.*, 1978; Tyler y Seliger, 1978; Zeldis y Jillett, 1982).

Una vez que los organismos han sido concentrados en las regiones frontales se encuentran sometidos a condiciones de disponibilidad de alimento, depredación y advección horizontal que pueden ser muy diferentes respecto de las condiciones encontradas por estos organismos en áreas no frontogénicas.

Owen (1981), Le Fèvre (1986) y Mann y Lazier (1991) sostienen la existencia de los siguientes tipos de frentes: a) frentes mareales, b) frentes del quiebre de la plataforma continental, c) frentes de surgencias, d) frentes estuarinos y e) frentes de origen topográfico.

3.1.1.1. Frentes mareales (Fig. 3)

Los frentes mareales son estructuras de escaso espesor, cuya picnoclina se ubica a pocos metros de profundidad, encontrados frecuentemente

en zonas donde las mareas generan una gran turbulencia tal como ocurre sobre el piso de la plataforma continental. Esta turbulencia es suficiente para destruir la estratificación vertical sobre el lado delgado del frente (Bowman e Iverson, 1978).

Los estudios del meroplancton encontrado en este tipo de frentes han demostrado que en los sitios frontogénicos la máxima abundancia de larvas de crustáceos se encuentra en profundidades mayores que la pycnoclina frontal, mientras que en zonas no frontogénicas la abundancia de las larvas no muestra relación con la profundidad (Clancy y Epifanio, 1989). Estos autores sugieren que la distribución frontal podría deberse a un balance entre el comportamiento natatorio hacia la superficie por parte de las larvas y el movimiento de inmersión de agua en la línea frontal.

La distribución larval sería controlada por la circulación frontal convergente. Epifanio (1987) propuso un modelo físico para explicar la existencia de altas concentraciones larvales en la superficie de la capa de agua menos densa de un frente mareal, pero se basó sólo en un frente. De modo contrario, Clancy y Epifanio (1989) demostraron, en un mayor número de zonas frontogénicas, que las larvas de cuatro especies de crustáceos se localizaban específicamente en la capa de agua más densa. Estos resultados contradictorios podrían deberse a que los crustáceos presentan adaptaciones morfológicas y conductuales que les permiten adquirir velocidades de natación no superadas por las larvas de otros invertebrados (Chia *et al.*, 1984; Sulkin, 1984), realizar migraciones verticales u horizontales, los cuales podrían producir patrones no esperados en relación al efecto de los procesos oceanográficos.

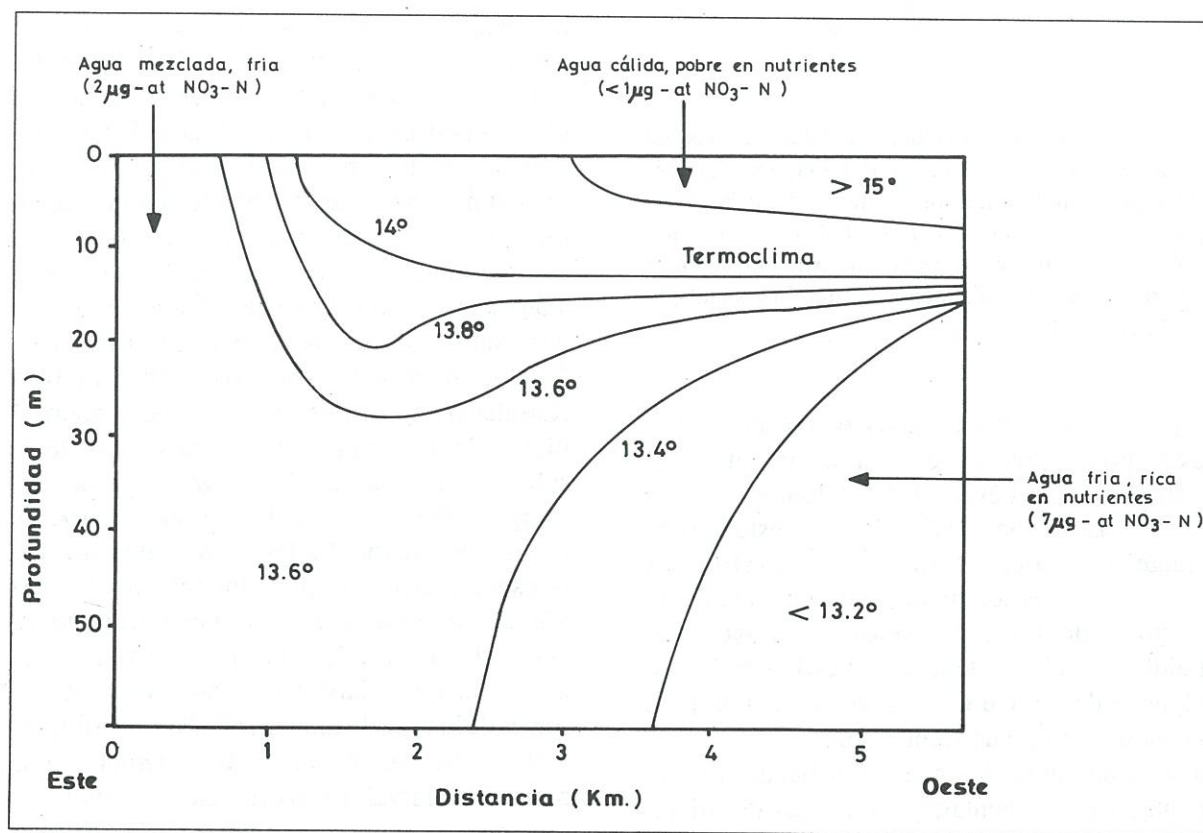


Fig. 3. Sección transversal con la distribución de las isotermas en un frente mareal (de Mann y Lazier, 1991).

3.1.1.2. Frentes originados en el quiebre de la plataforma continental (Fig. 4)

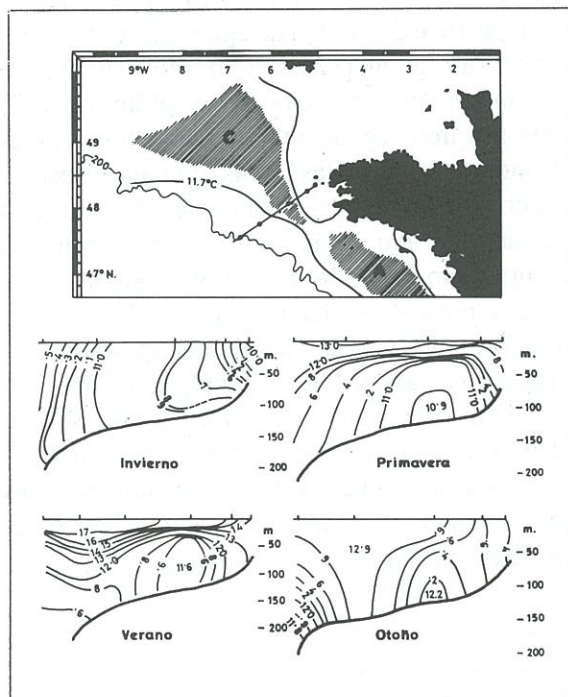


Fig. 4. Distribución horizontal de las isotermas del fondo en la costa de Bretaña, Francia, y su variabilidad estacional en una zona frontal del quiebre de la plataforma continental. C representa el mar Céltico y A el mar Armoricano, y el espacio en blanco entre ambos, representa el sistema frontal de Ushant (de Le Fèvre, 1986).

La mayoría de los estudios publicados sobre este tipo de frentes puede ser encontrado en el trabajo de Le Fèvre (1986), donde se citan varios casos de la costa de Europa; este tipo de frente ha sido caracterizado por su estructura física y la productividad primaria; además, la mayoría de los organismos estudiados son holoplanctónicos. De acuerdo a Le Fèvre (1986), algunas de las características necesarias para generar este tipo de frentes son:

a) una columna de agua estratificada; b) una pendiente continental; y c) mareas de origen barotrópico. Estas características han sido encontradas en los quiebres de las plataformas

continentales de los márgenes occidentales de los océanos, especialmente, entre las más estudiadas se encuentran las del Mar Celta, la costa del Atlántico de Norte América, y el mar de Bering.

3.1.1.3. Frentes de surgencias (Fig. 5)

Si bien se hará mención con más detalle al proceso de surgencia en capítulos posteriores, se debe señalar que, recientemente, Farrell *et al.* (1991) y Roughgarden *et al.* (in press) sostuvieron que los frentes de surgencias podrían ser importantes reguladores de la abundancia y distribución de larvas y postlarvas de cirripedios en las áreas de asentamiento de la costa de California. Según ellos, las larvas se concentrarían en un frente oceánico durante los períodos con vientos favorables para la generación de afloramiento. Cuando los vientos se relajan cesaría la surgencia, el frente se movería hacia la costa y liberaría las larvas en el sustrato rocoso. Esta hipótesis explicaría por qué las larvas se concentran en parches y cuándo los parches podrían llegar a la costa. Además, este tipo de estudio permitiría determinar la magnitud del proceso de asentamiento según la magnitud del proceso de surgencia. De hecho, estos autores han determinado una función de regresión lineal entre el índice de surgencias y la tasa de reclutamiento de los cirripedios (Farrell *et al.*, 1991). A similar proposición llegaron Rothlisberg y Miller (1983) relacionando el índice de surgencias con la magnitud de la sobrevivencia larval de *Pandalus jordani* y Lough (1976) en larvas de *Cancer magister* en la costa de Oregon. Bailey (1981), al analizar el transporte larval y el reclutamiento del pez *Merluccius productus* en la plataforma continental de la costa de California, sugirió que la advección de las larvas hacia áreas oceánicas, a través de la capa de Ekman, podría ser un importante mecanismo para regular la estructura y la mortalidad larval. La distribución de larvas hacia zonas oceánicas se correlacionó positivamente con el transporte de Ekman, mientras que

la composición de las clases anuales y el transporte de Ekman hacia zonas oceánicas durante el desove estaban negativamente correlacionados, resaltando el lado negativo de las surgencias. Bailey también encontró que la sobrevivencia larval era menor durante años fríos, de mayor frecuencia de vientos favorables para las surgencias y por ello de fuerte transpor-

te de Ekman hacia zonas oceánicas, posiblemente porque las larvas trasladadas a estas zonas podrían disponer de menor cantidad de alimento o porque el crecimiento era más lento. Si se confirmara, este fenómeno podría tener particular relevancia en nuestra región, donde se ubica una importante zona de afloramientos (Cáceres y Arcos, 1991).

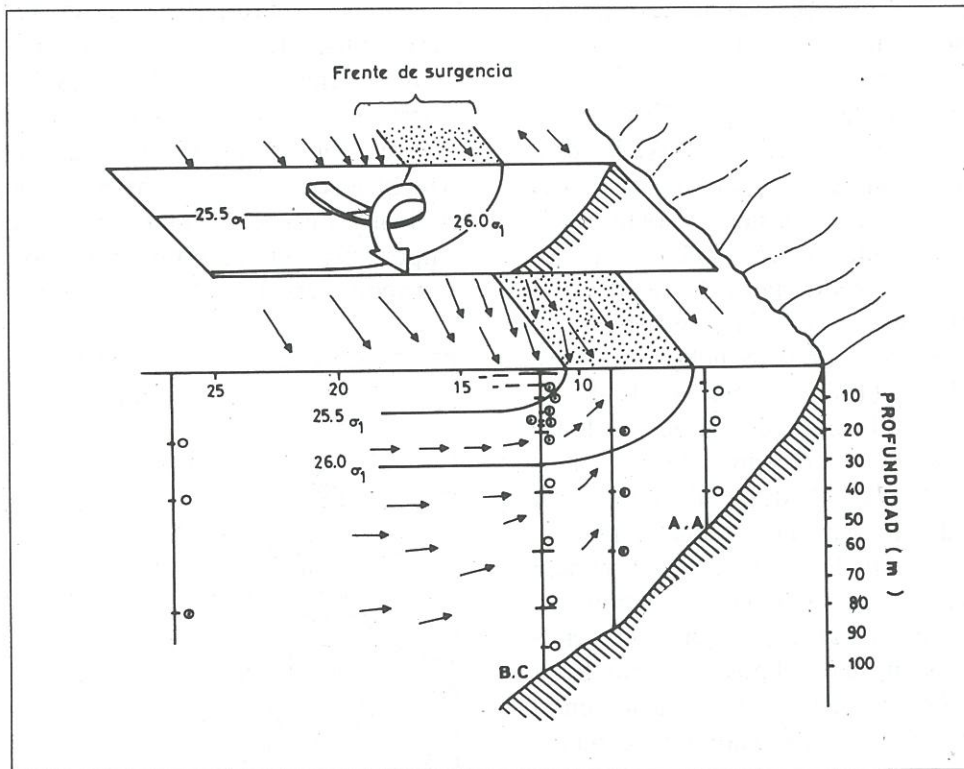


Fig. 5. Diagrama esquemático tridimensional indicando la distribución de las isopícnas y la localización del frente de surgencia durante un evento de afloramiento en la costa de Oregon (de Peterson *et al.*, 1979).

3.1.1.4 Frentes estuarinos y plumas fluviales (Fig. 6)

Los frentes estuarinos se generan por un importante transporte de agua dulce sobre áreas marinas costeras (Garvine y Monck, 1974; Owen, 1981), por la influencia de las características geomorfológicas (Pingree *et al.*, 1978) o como consecuencia de la circulación mareal (Simpson y Hunter, 1974). Este tipo de frente ha

sido estudiado principalmente durante los períodos de alta descarga de los ríos, ya que permite visualizar desde el aire la pluma de agua con importantes concentraciones de sedimento. Los frentes estuarinos son uno de los pocos casos en que la variable que produce el frente no es la temperatura, sino que la salinidad. El trabajo de Garvine y Monk (1974) modeló la dinámica física de un frente de este tipo en la desembocadura del río Connecticut, demos-

trando la existencia de una importante zona de convergencia en la cual se producía hundimiento del agua de mayor salinidad.

Algunos estudios han demostrado que los frentes estuarinos y las plumas fluviales son importantes áreas de concentración larval de invertebrados y peces. Mann (1988), a través de un estudio de campo y de experimentos de laboratorio, encontró que en el frente originado en el estuario del río James, Virginia, se producía acumulación de larvas tempranas (charnela recta y larva umbonada) del bivalvo *Crassostrea virginica*, y posteriormente, con la ayuda de un giro ciclónico existente en la zona, se produciría el hundimiento de los estados larvales más longevos hacia la masa de agua más salina. Esta masa de agua transportaría las larvas hacia la boca y dentro del estuario durante la pleamar. Fortier y Leggett (1983), Scheltema (1986), Stancyk y Feller (1986) y Boicourt (1988) resumen una serie de antecedentes acerca de las estrategias utilizadas por los animales estuarinos para aprovechar el patrón de circulación y evitar ser exportados a zonas no favorables para su supervivencia, entre las cuales se ha observado la migración vertical siguiendo los cambios en la altura de marea, transporte hacia el mar en la capa de baja salinidad y el posterior retorno en la cuña de agua salada y la localización en la zona de no movimiento ubicada entre la columna de agua dulce y salada.

Zeldis y Jillett (1982) y Jillett y Zeldis (1985) describen, a través de fotografías aéreas tomadas entre 300 y 1.070 m de altura, el efecto de la pluma fluvial de importantes ríos de la costa de Nueva Zelanda sobre la agregación de juveniles pelágicos del crustáceo Galatheidæ *Munida gregaria*. Destacan que estas agregaciones fueron observadas sobre el lado oceánico de la línea frontal, las cuales eran más oscuras, presumiblemente porque eran más densas, más frías y más salinas.

En las zonas estuarinas se ha observado que la distribución vertical de las larvas puede

influnciar significativamente el reclutamiento. Lagadeuc (1992) encontró que, durante períodos de baja turbulencia en la columna de agua y gran estratificación vertical, las larvas de *Pectinaria koreni* tendían a concentrarse bajo la haloclina; los estados tempranos se ubicaban en la parte superior de la columna y los longevos en las cercanías del fondo. Cuando la turbulencia es alta y se destruye la estratificación vertical, las larvas se distribuirían en forma uniforme en la columna. A través de este estudio se visualiza la importancia de la turbulencia, el grado de estratificación de la columna de agua y las migraciones ontogenéticas de las larvas. Thiébaud *et al.* (1992) encontró que dos de estas variables, turbulencia y migración vertical, eran importantes en determinar el potencial de transporte larval de *Owenia fusiformis*.

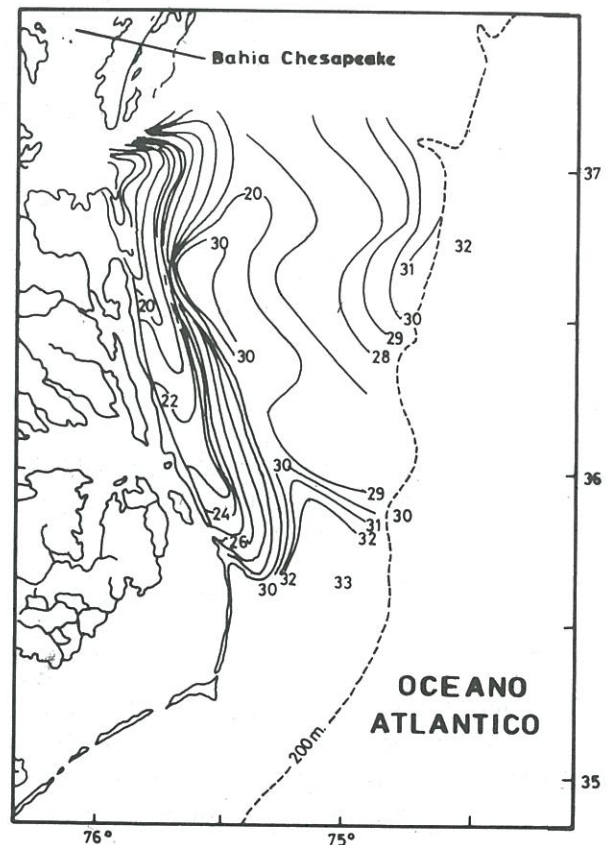


Fig. 6. Distribución horizontal de las isohalinas durante la generación de un frente formado por la intrusión de una pluma fluvial en la costa del Océano Atlántico (de Mann y Lazier, 1991).

3.1.1.5. Frentes de origen topográfico (Figs. 7 y 8)

Se originan cuando las corrientes interactúan con los rasgos topográficos del fondo del mar o la línea costera, siendo usual encontrar remolinos o estructuras que producen vorticidad *e.g.* vórtices de von Karman y frentes. Pingree *et al.* (1978) hicieron una revisión sobre la formación de frentes en las penínsulas continentales ("headland fronts"), y Bowman *et al.* (1986) analizaron la posible interacción entre las corrientes de origen mareal y la presencia de islas y otros rasgos del piso oceánico.

Wolanski y Hamner (1988) resumieron los antecedentes existentes acerca del efecto de los "headland fronts", islas y arrecifes en la generación de determinados patrones de circulación,

capaces de generar frentes caracterizables desde el punto de vista físico y biológico. Dichos frentes afectarían la distribución de los sedimentos y serían capaces de agregar huevos, larvas y plancton, en general.

Allredge y Hamner (1980) documentaron la formación de densas agregaciones de zooplancton en la zona de mayor turbulencia de un "headland front" cuando la capacidad de transporte de la corriente mareal obtenía su máximo valor. Oliver y Willis (1988) informan que altas concentraciones de huevos de corales permanecían como líneas cohesionadas después de producirse un desove multispecífico simultáneo.

Bakun (1986) hizo referencia al fenómeno de la columna de Taylor para explicar la gran capaci-

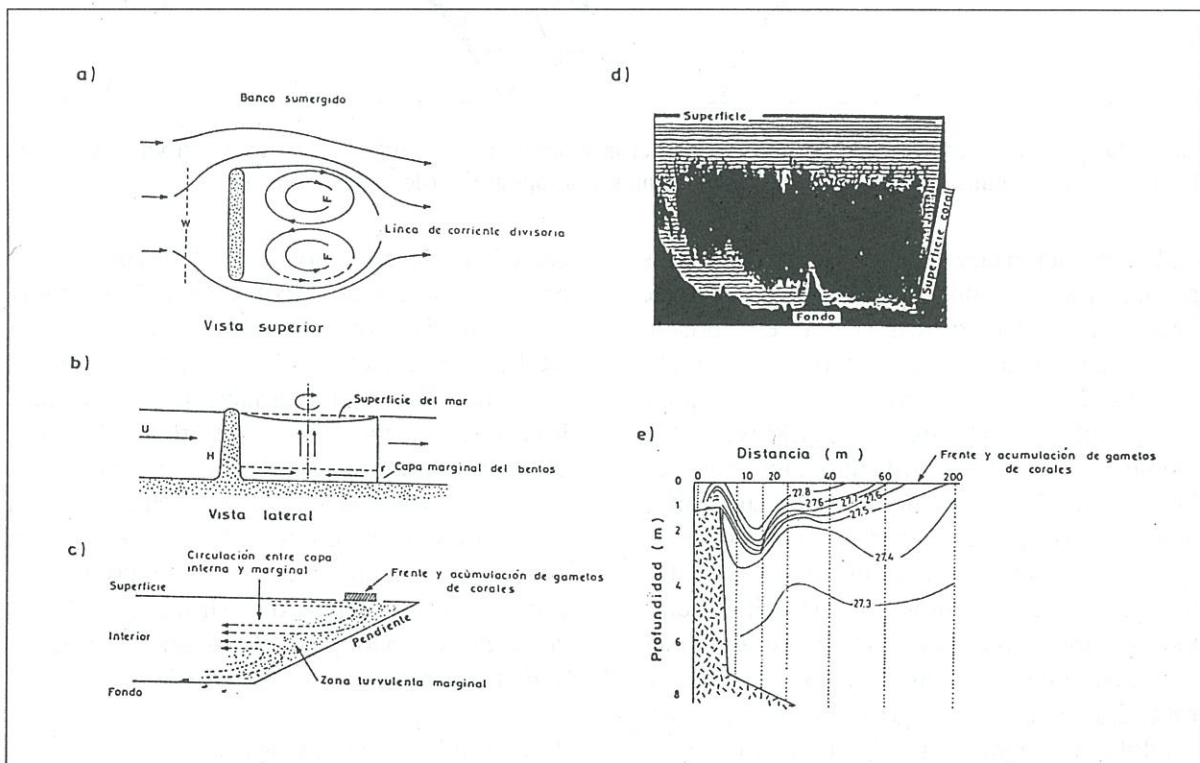


Fig. 7. Diagramas esquemáticos de la circulación interna en una isla o banco sumergido en zonas costeras someras, como ejemplo de generación de frentes topográficos. Los parámetros que determinan las características del "wake island effect" son: la velocidad predominante de la columna de agua (U), la profundidad de la columna (H) y el ancho de la isla (W) (de Wolanski y Hamner, 1988).

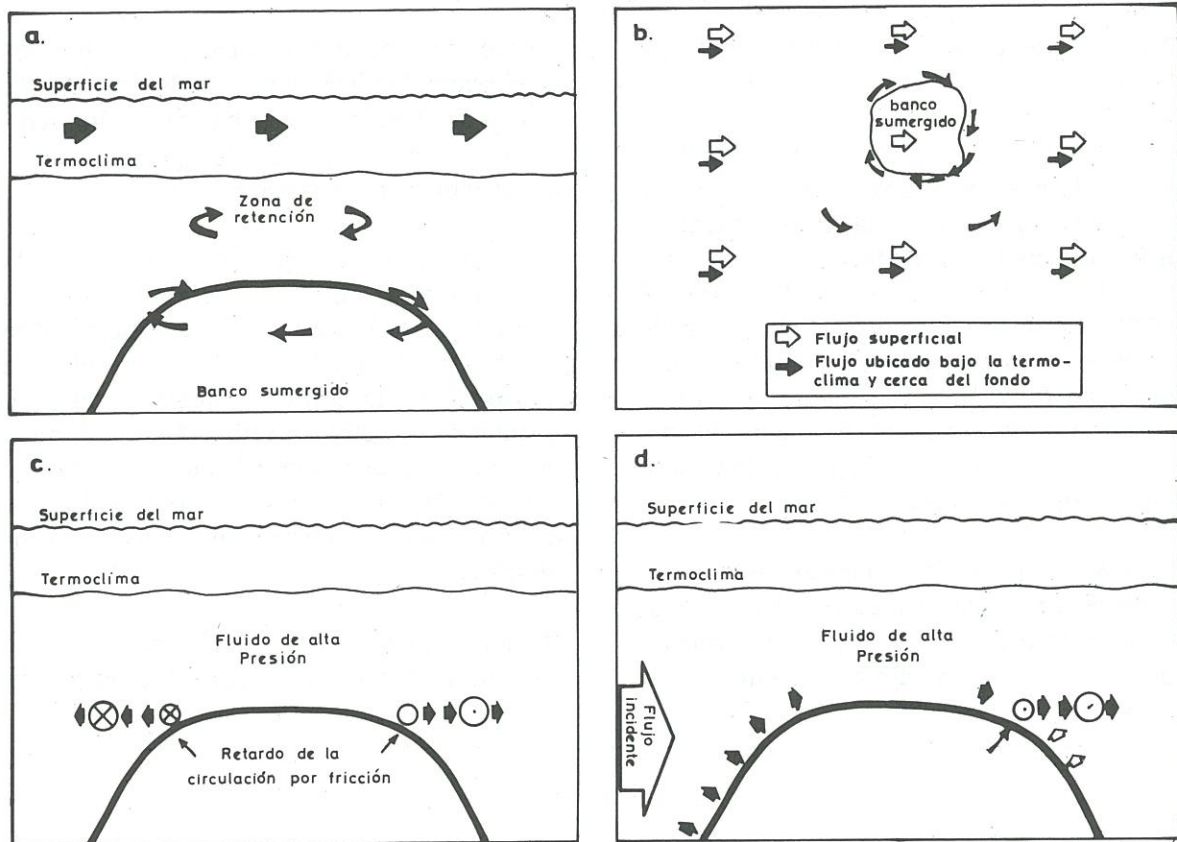


Fig. 8. Diagrama esquemático de la circulación interna sobre un banco sumergido y la respectiva columna de Taylor producida entre la interacción de las corrientes y la topografía (de Bakun, 1986).

dad de retención larval en las zonas subyacentes a bancos sumergidos. Según este autor, este hecho permitiría explicar el gran endemismo encontrado en diferentes grupos taxonómicos en islas oceánicas solitarias *e.g.* Isla de Pascua. Otros autores (Shomura y Barkley, 1980; Dooley, 1984) han sugerido que el fenómeno de la columna de Taylor podría explicar la gran abundancia de peces y larvas en zonas oceánicas, en cuyo fondo se encuentran elementos topográficos tales como bancos (Rockall Bank, George Bank), picos de montañas submarinas, arrecifes sumergidos, etc. Este proceso explicaría el gran interés que estas zonas concitan para las flotas pesqueras dedicadas a la extracción de recursos bentodemersales.

Según Dooley, sobre la columna de agua subyacente al banco de Rockall habría una importante

capacidad de retención y entrapamiento de agua por efectos de la columna de Taylor y la variabilidad interanual de este fenómeno podría explicar la variación del reclutamiento de importantes recursos. La variabilidad física y biológica de esta zona podría ser producida por la destrucción intermitente en la estructura del flujo de la columna de Taylor, lo cual induciría un recambio de agua. Bajo esta perspectiva, un evento de reclutamiento exitoso podría ser producto de la mantención de la integridad de la columna de Taylor por un lapso igual o superior al de la duración de la vida larval.

3.1.2. Ondas internas (Fig. 9)

Las ondas internas son una característica común de los océanos del mundo. Se producen a escalas temporales de períodos de ciclos mareales a

escalas de minutos. Han sido consideradas normalmente como importantes procesos que contribuirían a conformar agregados zooplanctónicos (Kamikowski, 1976; Haury *et al.*, 1983), a generar variabilidad espacial y temporal en la producción primaria y como una importante fuente generadora de errores en las estimaciones de abundancia (Haury, 1976).

Las ondas internas ocurren de muchas formas. Pueden ser generadas en la forma de paquetes de ondas por cambios de mareas, en conjunto a la interacción de la batimetría y grado de estratificación de la columna de agua. Dichas ondas se observan principalmente durante los períodos estivales cuando se forma una termoclina y la columna se encuentra estratificada (temperatura, salinidad y densidad).

Uno de los lugares en que más estudios ha suscitado este proceso es la bahía Massachussetts, Estados Unidos, donde han sido observadas visual y acústicamente, y con sensores registradores de temperatura, salinidad y velocidad (medidas con CTDs). Son predecibles espacial y temporalmente y tienen

características relativamente uniformes en cuanto a la velocidad, dirección, amplitud de onda y periodicidad.

La dinámica de las ondas internas costeras han sido registradas utilizando como plataforma de observación a barcos, avionetas y satélites (Ewing, 1950; Orr, 1981). En una sección vertical, las ondas internas pueden ser caracterizadas por isóneas ascendentes y descendentes, en forma de círculos, localizadas por sobre la termoclina. Caracteres típicos de las ondas internas son longitudes de ondas entre 30 y 4.000 m, velocidades de propagación que varían entre 0,19 y 0,50 m s⁻¹, deformación vertical de las picnoclinas que varían entre 2 y ca. 30 m, períodos que varían entre 420 y 1.902 s, velocidades promedios de deformación vertical que varían entre 0,21 y 10 cm s⁻¹ y profundidades de las picnoclinas que varían entre 7,4 y 100 m (Zeldis y Jillett, 1982). Estas pueden generarse en los quiebres de la plataforma continental, bancos de arena sumergidos y en arrecifes coralinos.

Zeldis y Jillett (1982) y Jillett y Zeldis (1985), en la costa occidental de Nueva Zelanda, foto-

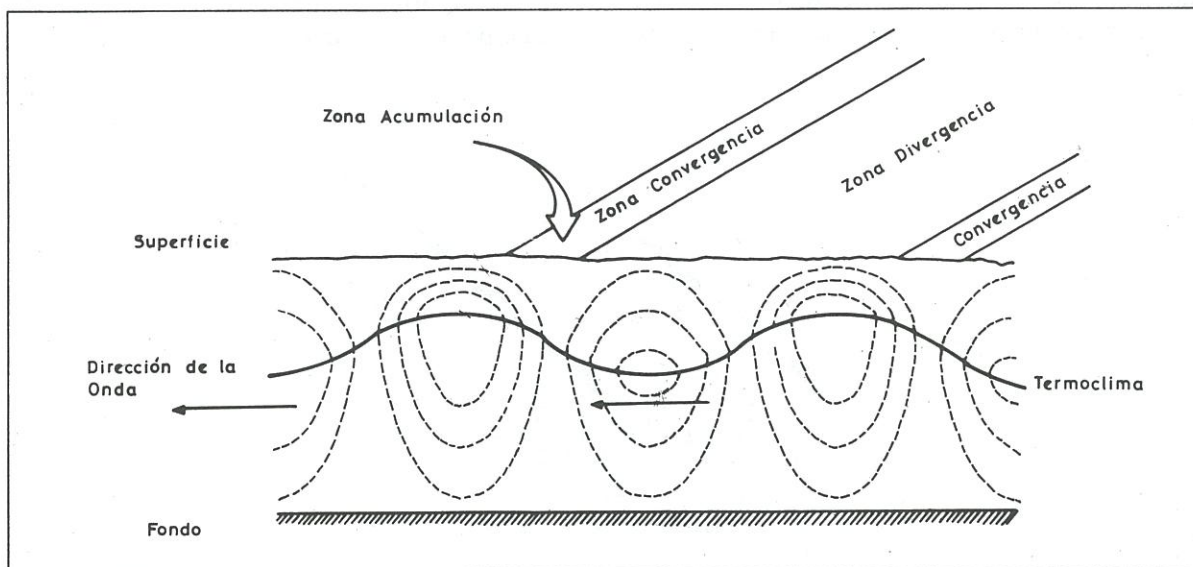


Fig. 9. Diagrama esquemático que indica el posible patrón de circulación en una columna de agua bajo la influencia de ondas internas. "Slicks" representan zonas de convergencias en las cuales tenderán a concentrarse los organismos (de Kingsford y Choat, 1986).

grafiaron desde un avión nueve sitios de actividad de ondas internas, las cuales estuvieron siempre ligadas a desembocaduras de ríos. Las ondas internas concentraron los juveniles pelágicos del crustáceo *Munida gregaria* en las zonas convergentes o divergentes de las ondas, sin embargo estos patrones distribucionales permanecieron poco tiempo, dispersándolos, posteriormente, de un modo azaroso. Las ondas internas se observaron desde el aire como bandas claras y oscuras orientadas en forma paralela a la línea costera; estas bandas no estaban orientadas por la dirección del viento predominante; el número de ondas varió entre 5 y 30.

Shanks (1983, 1985 y 1986) y Shanks y Wright (1987) encontraron que las larvas cıpris de cirripedios eran transportadas hacia la costa a través de las zonas de convergencias o "slicks" entre ondas internas; compararon la abundancia de larvas en la zona superficial (ca. 20 cm de profundidad) de las convergencias y divergencias. Se encontró que los cıpridos eran 13 veces más abundantes en las zonas de convergencias que en las divergencias. También, los autores antes citados, detectaron que otros invertebrados (megalopas de dos crustáceos y anfı́podos adultos) eran concentrados en estas zonas. Según los antecedentes presentados, las ondas internas, además de transportar larvas, podrían liberarlas

en diferentes cantidades a lo largo de la costa. Esto implicaría que se podría estimar la magnitud del reclutamiento conociendo la capacidad de transporte de la onda interna y la frecuencia con que se generan.

Kamykowski (1974) y Haury *et al.* (1983) han estudiado el efecto de las ondas internas generadas por cambios de mareas sobre el plancton y han sugerido que las ondas podrían afectar a las poblaciones planctónicas de tres modos: 1) dispersándolos, 2) concentrándolos y 3) liberándolos.

La periodicidad con que ocurren las ondas internas y las características que presentan llevaron a Haury (1976) a identificar a las ondas internas entre las posibles causales de amplias variaciones en la abundancia del zooplancton. Mackas *et al.* (1985) plantean que las ondas internas estarían entre los principales mecanismos para agregar, acumular y dispersar organismos en un rango que varía entre 0,1 y 10 km, y serían una de las principales fuentes de variabilidad en los resultados de abundancia.

3.1.3. Células de Langmuir (Fig. 10)

La circulación o células de Langmuir son generadas por la acción del viento (> 10 nudos) sobre

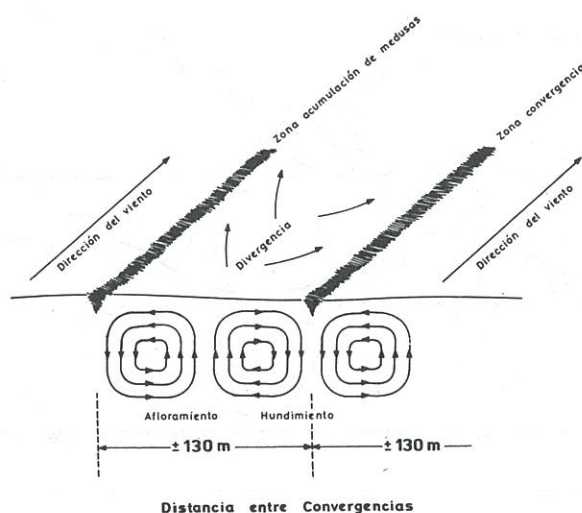


Fig. 10. Diagrama esquemático tridimensional que indica el patrón de circulación de una célula de Langmuir y su efecto sobre la distribución superficial de medusas (de Hamner y Schneider, 1986)

la superficie del mar y pueden ser observadas como bandas paralelas transportadas en la dirección opuesta, o perpendicular, a la dirección del viento. De un modo similar a las ondas internas, se observan zonas de convergencias y divergencias, siendo las primeras las zonas en las cuales se han detectado grandes concentraciones de macroalgas pardas a la deriva (Faller y Woodcock, 1964), medusas (Hamner y Schneider, 1986; Kingsford *et al.*, 1991), epilimnion (Barstow, 1983), gametos de corales (Oliver y Willis, 1987), larvas de peces (Kingsford y Choat, 1986; Kingsford *et al.*, 1991), juveniles pelágicos de *Munida* (Zeldis y Jillett, 1982; Jillett y Zeldis, 1985), *Daphnia* (Stavn, 1971) y tinciones trazadoras (Faller y Auer, 1988). La Fig. 10 muestra una representación esquemática del patrón de circulación interno de las celdas formadas durante el desarrollo de las células de Langmuir y su efecto sobre la distribución espacial de medusas (Hamner y Schneider, 1986).

3.2. Procesos de mesoescala

3.2.1. Procesos anulares de núcleo frío o caliente (Fig. 11)

Los procesos anulares o remolinos anticiclónicos de núcleo caliente (PANC) o frío (PANF) ("core-rings") presentan una excelente oportunidad para estudiar el efecto de los procesos oceanográficos en la distribución de larvas como de adultos, ya que ellos representan estructuras cerradas y son de tamaño definido. Estas características pueden disminuir las dimensiones o variables a considerar en un estudio sobre este tópico. Han sido identificados en las cercanías de la Corriente del Golfo, como también en el Mar de Tasmania (Andrews y Scully-Power, 1976), y la Corriente de Kuroshio (Tomosada, 1978). Los PA pueden tener diámetros de 200 a 300 km, y las isotermas se hunden bruscamente desde el borde del remolino hacia el centro (Fig. 11). Durante el invierno, el frío produce una

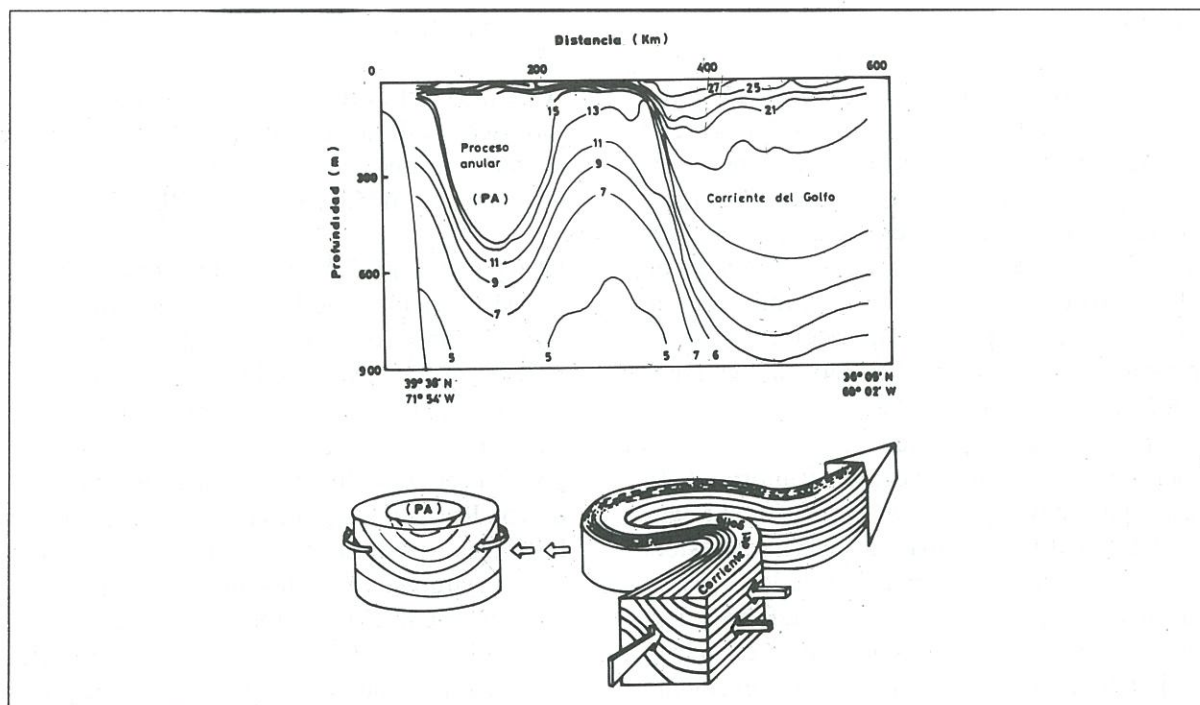


Fig. 11. Sección transversal de las isotermas de un proceso anular de corazón caliente ("core-rings") generado a partir de la Corriente del Golfo (de Mann y Lazier, 1991).

capa de mezcla profunda que puede extenderse hasta 360 m o más (Tranter *et al.*, 1980). Las corrientes superficiales de los remolinos pueden alcanzar a 2 m s^{-1} , pueden movilizarse casi 13 km día^{-1} y persistir por 18 a más meses (Nilsson y Cresswell, 1981). El ciclo de los nutrientes y el fitoplancton también difiere entre la zona del corazón y las masas de aguas circundantes (Scott, 1978).

La respuesta de organismos de altos niveles tróficos no se conoce en detalle, sin embargo, Brandt (1981) presentó antecedentes sobre el efecto de un PANC sobre la distribución y abundancia de peces adultos en el extremo sur de Australia, especialmente miembros de la familia Myctophidae. Otros estudios han demostrado que la distribución del micronecton a menudo está correlacionada con la estructura física de la masa de agua. En particular, los PANF generados por la Corriente del Golfo parecen ser responsables en gran medida del origen de la agregación espacial de especies en la costa del Atlántico nor-occidental (Ortner *et al.*, 1979).

Flierl y Wroblewski (1985) proponen un modelo para estimar el impacto de los PA sobre la abundancia y distribución de larvas de peces sobre la plataforma continental frente a George's Bank y Middle Atlantic Bight. Los autores mencionados, sobre la base de las diferencias en el campo de velocidad de los PA producidos en el quiebre de la plataforma continental, independiente de si eran dirigidos a las áreas oceánicas o hacia la costa, determinaron que producían tasas de pérdidas larvales diferentes (debido a difusión, advección y mortalidad). Estas pérdidas dependen de la velocidad relativa del flujo dirigido a lo largo de la línea costera y de la velocidad de traslación de los PA a lo largo de la pendiente de la plataforma. Las mayores pérdidas larvales ocurrieron cuando el flujo a lo largo de la plataforma fue levemente superior que la velocidad de traslación del PA. Sin embargo, algunos autores como Boicourt

(1988) dudan de estas conclusiones, pero reconocen que, a pesar de las simplificaciones de su modelo, estiman pérdidas larvales consistentes con la co-ocurrencia de bajos niveles de reclutamiento y apoyan la hipótesis que las pérdidas advectivas de las larvas pueden influenciar el proceso de reclutamiento.

Según Flierl y Wroblewski (1985), los PANC o PANF por su actividad de rotación y traslación podrían afectar a las larvas de tres modos: 1) transportando larvas fuera de la plataforma; 2) atrapando y transportando larvas a otras áreas, y luego devolverlas al punto de origen; y 3) trasladando las larvas fuera de la plataforma por un intervalo de tiempo superior al tiempo de competencia postlarval y asentamiento.

Larvas expatriadas de braquiuros tropicales se encuentran a veces sobre la plataforma de Escocia (Roff *et al.*, 1986), donde no pueden sobrevivir hasta la adultez. Estos autores sugieren que las larvas serían transportadas por la Corriente del Golfo, y luego un PA las transportaría a la plataforma.

Alternativamente, larvas teleplánicas de moluscos podrían ser incorporadas a los PA, y después de unos meses podrían retornar a la costa de origen (Cox y Wiebe, 1979).

Otro papel de los PA es el actuar como elementos de retención o de limitación del transporte larval y como zonas de resguardo larval. Lobel y Robinson (1986) sugieren que para islas oceánicas, el concepto de retención podría ser extendido a flujos de aguas profundos, como por ejemplo remolinos estacionarios o vórtices de von Karman los cuales permitirían dispersar las larvas y posteriormente retornar a las zonas de resguardo larval. Estos autores encontraron, además, que la distribución de larvas de peces y la circulación de las corrientes en los arrecifes de una zona protegida de Hawaii estaban íntimamente relacionadas con un remolino de escala intermedia (50-60 km de diámetro),

identificable geostróficamente, que estuvo presente por dos meses fuera de la costa del sur de esta isla. La distribución de larvas y de postlarvas llevó a que estos autores sugirieran que el remolino constituiría el área de crianza ("nursery ground") para los peces, los cuales, posteriormente, retornarían a la costa en forma de reclutas.

Recientemente, fueron publicados los resultados de un estudio interdisciplinario ejecutado entre científicos de Estados Unidos y Japón en que describen las principales características físicas, químicas y biológicas de los PA generados en la Corriente del Golfo y en la de Kuroshio (Joyce y Wiebe, 1992). Entre los principales temas discutidos por uno de los grupos de trabajo están: 1) la dinámica de los PA y su influencia sobre la productividad biológica; 2) la relación entre los PA y la formación de zonas de retención de interés pesquero; 3) el uso de datos físicos, químicos y biológicos para identificar el origen de las aguas atrapadas en los PA; 4) influencia de los PA en la estructura oceanográfica en las regiones occidentales de los océanos; 5) las interacciones entre PA y las corrientes que los generan y entre PA-PA; y 6) la interacción con la atmósfera.

3.2.2. Surgencias costeras (Figs. 12 y 13)

Las investigaciones realizadas en los ecosistemas de afloramiento costeros han demostrado que existe una variedad de efectos sobre la abundancia y distribución del meroplancton. Dicha variabilidad se encuentra determinada por la gran diversidad de subprocesos que se encuentran asociados a un evento de afloramiento costero. Entre éstos se tiene:

- La generación de una capa de Ekman que transporta larvas hacia zonas distantes de la costa por efectos del estrés del viento sobre la capa superficial.

- La existencia, en la mayoría de las zonas de surgencias analizadas, de un sistema de contra-

corrientes en la cual la capa superficial se dirige hacia el Ecuador y la capa profunda se dirige hacia los polos.

- El transporte de un gran volumen de agua desde la capa subsuperficial rica en nutrientes hacia la superficie, lo cual permite la existencia de importantes pesquerías en el mundo, tanto de recursos pelágicos como bentodemersales.

- La existencia, en el caso de la plataforma continental de Chile y California, de una masa de agua subsuperficial con reducidas concentraciones de oxígeno ($< 1 \text{ ml O}_2/\text{l}$), en la cual habitan muchas de las especies de crustáceos Galatheidæ conocidos actualmente en el mundo.

- En la superficie se genera una zona frontal en la cual tienden a concentrarse partículas, fitoplancton y zooplancton. En algunos casos, se ha determinado la existencia de células de circulación ciclónica en el margen costero del frente, y de una célula de circulación anticiclónica en el margen oceánico del frente, las cuales servirían como medios de retención larval y de persistencia poblacional del holoplancton (Peterson, *et al.* 1979; Wroblewski, 1982).

- Cambios en la estabilidad de la columna pasando de un sistema estratificado, existente durante los períodos de relajación, a un sistema de mezcla superficial, durante los períodos activos, lo cual genera turbulencia, dispersión del alimento, advección larval, etc.

Algunos autores sostienen que debido a esta diversidad de subprocesos debiera esperarse una variedad de respuestas en los organismos que habitan dichas zonas. Hasta ahora se ha analizado la relación que existe entre los afloramientos y el ictioplancton, larvas de peces (Bailey, 1981; Peterman y Bradford, 1987), e invertebrados netamente pelágicos tales como copépodos (Peterson *et al.*, 1979;

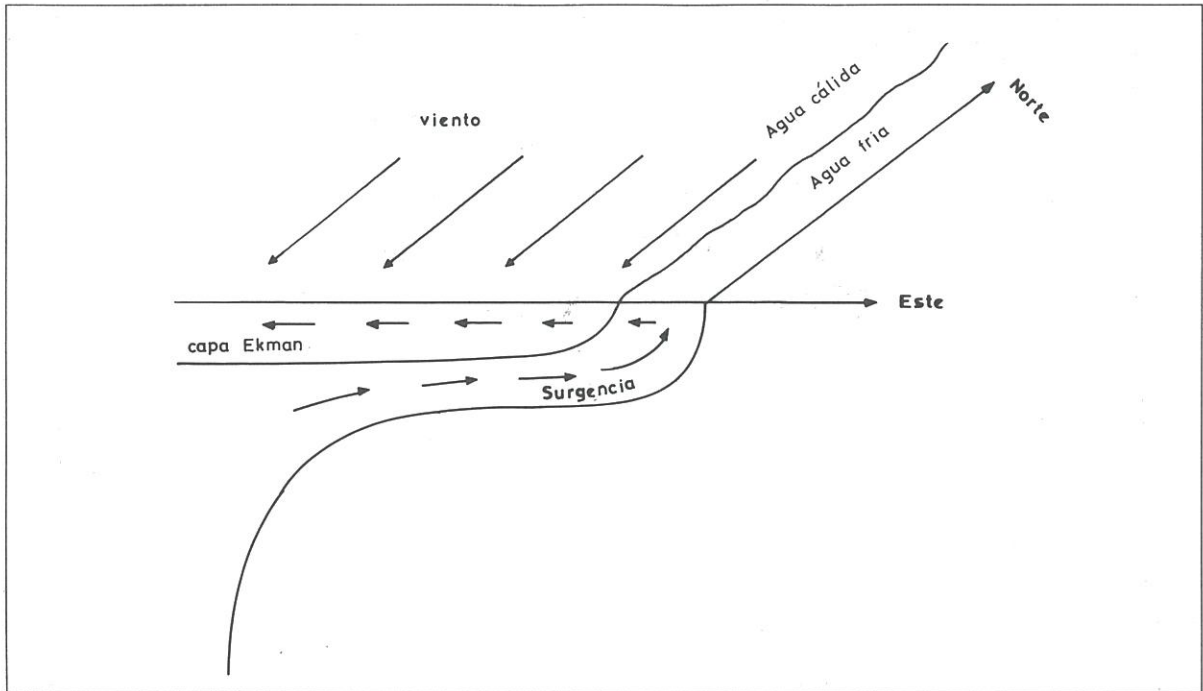


Fig. 12. Diagrama esquemático que representa el patrón de circulación sobre una plataforma continental cuando ocurren eventos de surgencia en el hemisferio norte (de Mann y Lazier, 1991).

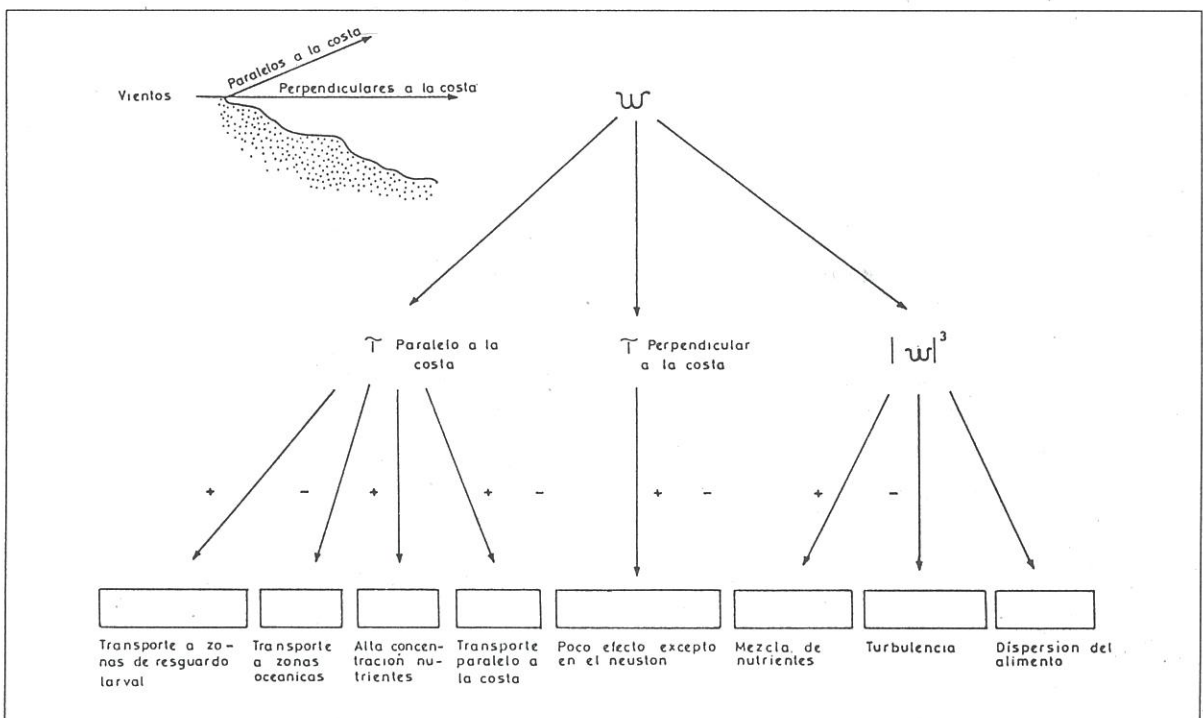


Fig. 13. Diagrama esquemático que indica los posibles efectos del viento (w) y estrés del viento (τ) sobre la sobrevivencia larval en una zona de surgencia (de Myers y Drinkwater, 1988/1989).

Wroblewski, 1982). Los estudios que relacionan los efectos de los afloramientos costeros con el meroplancton de invertebrados bentónicos son más escasos, siendo los trabajos de Lough (1976), Rothlisberg y Miller (1983), y los del grupo de trabajo de Roughgarden, en California, los principales aportes conocidos hasta la fecha.

Dichos estudios han demostrado que existen varios tipos de respuestas de las especies animales ante los subprocesos generados por un afloramiento costero (Fig. 13). En términos de mortalidad, los afloramientos costeros serían negativos porque la capa de Ekman transportaría larvas hacia zonas oceánicas en donde la concentración de alimento podría ser menor o la tasas de depredación ser superiores (Bailey, 1981). Otros autores consideran que las variaciones ambientales en la temperatura provocadas por el transporte de agua subsuperficial fría a la superficie podrían explicar por qué las tasas de crecimiento larval y las tasas de mortalidad son superiores en años de gran actividad cólica favorables para las surgencias respecto de años menos favorables para los afloramientos (años más cálidos o con la temperatura superficial promedio superior) (Rothlisberg y Miller, 1983).

Otros autores sostienen que la dinámica temporal y la magnitud de los procesos de surgencias no explicarían la variabilidad en la disponibilidad larval o en el reclutamiento porque las especies habrían adoptado, a escala de tiempo evolutivo, una serie de adaptaciones tendientes a disminuir o evitar el transporte de Ekman (Power, 1986; Myers y Drinkwater, 1988/1989). Algunas de estas adaptaciones son: 1) reproducción ovovivípara o estrategias reproductivas tendientes a una escasa dispersión (Parrish *et al.*, 1981); 2) anadromía; 3) adherencia

de los huevos a sustratos bentónicos; 4) desove o eclosión en meses o localidades con bajo potencial advectivo; 5) las larvas podrían localizarse cerca de la picnoclina donde existe baja capacidad de transporte (Winant y Olson, 1976); 6) podrían realizar migraciones verticales ontogenéticas diurnas o semidiurnas (Wroblewski, 1982; Rothlisberg *et al.*, 1983; Shanks, 1986b; Stephenson y Power, 1988; Pillar *et al.*, 1989; Tremblay y Sinclair, 1990) o podrían haber evolucionado huevos resistentes ("resting eggs"; Grice y Gibson, 1975; Uye *et al.*, 1979; Uye, 1985).

Entre las posibles adaptaciones reproductivas que presentan los organismos que habitan las zonas deficientes en oxígeno, ejemplificado por Galatheidae, en relación al efecto de las surgencias se encuentran:

- migración de las hembras grávidas desde los lugares profundos de los fiordos hacia la superficie (Burd y Brinkhurst, 1984),

- migración de las hembras grávidas desde el quiebre de la plataforma continental hacia zonas costeras (Palma y Arana, 1990; Auriol-Gamboa, 1992) para permitir que las larvas eclosionen en zonas costeras de alta productividad primaria,

- migraciones vía juveniles pelágicos (Boyd, 1967; Childress, 1975; Quetin y Childress, 1976; Williams, 1980; Burd y Brinkhurst, 1984),

- la masa de agua deficiente en oxígeno que aflora durante un proceso de surgencias podría transportar larvas y/o juveniles hacia zonas costeras, permitiendo colonizar las zonas en que la biota ha experimentado fuertes mortalidades por la brusca reducción de oxígeno (Burd y Brinkhurst, 1984).

4. MORTALIDAD LARVAL: ALGUNAS FUENTES DE MORTALIDAD LARVAL

Debido a las dificultades técnicas de observar las larvas en el plancton, la mortalidad larval ha sido el parámetro más difícil de determinar (Hines, 1986; Rumrill, 1990). La importancia de dicho parámetro radica en que: 1) es necesario para evaluar la relación entre la tasa de sobrevivencia y el presupuesto energético por larva entre especies con desarrollo directo e indirecto (Strathmann, 1985). 2) La dinámica poblacional de los individuos adultos bentónicos de muchas especies marinas se regula de acuerdo a las fluctuaciones que experimenta el reclutamiento; por ejemplo, Ebert (1983) encontró que distintos aportes de reclutas por parte de diferentes poblaciones del erizo *Strongylocentrotus purpuratus*, localizadas a lo largo de la costa occidental de América del norte, resultaba en cambios significativos en la estructura poblacional. La disponibilidad de larvas cipois en el plancton regula la densidad y distribución espacial de los cirripedios localizados en la costa de California (Gaines *et al.*, 1985) y la zonación vertical de las larvas cipois en la columna de agua va a regular la posterior localización de los individuos adultos en el litoral (Grosberg, 1982). El reclutamiento de larvas cifaonautas explicaría el 75% de la variación en el índice reproductivo neto (una medida de la abundancia poblacional) del bryozoo *Membranipora membranacea* (Yoshioka, 1986). 3) Muchas consideraciones teóricas acerca de la evolución de los ciclos de vida de las especies marinas se apoyan en la sobrevivencia como el parámetro más importante para predecir una determinada respuesta poblacional. La hipótesis de la selección r y k enfatiza la optimización del parámetro malthusiano, la tasa reproductiva neta, y la tasa reproductiva dependiente de la edad. 4) Además, se considera importante conocer los mecanismos que regulan la mortalidad y las tasas de mortalidad para predecir las respuestas originadas por los modelos de dispersión de especies de

interés ecológico y/o pesquero. Otros modelos referidos a la evolución de los ciclos de vida proponen que la sobrevivencia pre-reproductiva sería el parámetro más importante para predecir la respuesta de las poblaciones.

Bakun (1985) plantea la existencia de cinco mecanismos que controlarían la sobrevivencia de las etapas tempranas de los peces los que pueden ser extrapolados para otros organismos, *i. e.* la inanición, la depredación, la advección, problemas fisiológicos y las enfermedades. Consistentes con estas hipótesis, recientes investigaciones han demostrado que la supervivencia depende de: a) el éxito de la fertilización y de las características de los huevos desovados (Denny y Shibata, 1989); b) las consecuencias fenotípicas por efectos en la variabilidad de la nutrición larval (Boidron-Metairon, 1988; Hart y Scheibling, 1988); c) el efecto de la depredación sobre la supervivencia embrionaria y larval en el plancton (Pennington y Chia, 1984; Rumrill *et al.*, 1985); d) muerte total de la cohorte larval durante el período de asentamiento (Young, 1989); y e) la influencia de procesos hidrográficos en la dinámica de las cohortes larvales (Eckman, 1983; Shanks, 1986a; Butman, 1987, etc).

A continuación se indican algunos estudios que han evaluado el rol de estos mecanismos en regular la mortalidad larval de invertebrados y peces marinos.

4.1. Inanición

La falta de alimento podría tener cinco causas: 1) la mezcla turbulenta de la fracción de partículas finas no permitiendo su consumo; 2) áreas de baja productividad primaria; 3) la dispersión del alimento debido a la existencia de patrones de flujos divergentes; 4) descoordinación entre el máximo de alimento estacional y la aparición de las larvas provocando anomalías en las tasas de crecimiento; y 5) error en la selección del tipo de alimento disponible.

Para evaluar el efecto de la inanición sobre el desarrollo larval y la sobrevivencia larval se han propuesto técnicas morfométricas asociadas a estudios de la composición de constituyentes químicos. McGurk (1985) propuso un método para identificar las condiciones nutricionales de larvas de anchoveta a partir de datos morfométricos incluidos en una ecuación y clasificó el estado nutricional larval por las variaciones en la morfología corporal entre individuos mantenidos bajo condiciones normales e inanición. Este autor observó que los valores se contraían bajo condiciones de inanición y aumentaban cuando las larvas se encontraban bien alimentadas. Valores <0 implicaban que las larvas se están alimentando, y valores >0 indicaban que las larvas se encontraban en un estado de desnutrición reversible o irreversible. Anger y Dawirs (1981) determinaron que la inanición podría provocar importantes variaciones en la composición química y duración de cada una de las etapas del desarrollo larval del crustáceo *Hyas areneus*.

4.2. Depredación

La depredación de larvas planctónicas es un importante factor que podría regular la abundancia y distribución de especies marinas. Bakun (1985) sostiene que la depredación podría ser realizada por depredadores planctónicos pequeños, depredadores de gran tamaño, por peces adultos o por peces en la fase larval. Este factor podría provocar variaciones en la tasa de crecimiento al existir depredación dependiente del tamaño. La presión selectiva de la depredación se ha visto reflejada en adaptaciones anatómicas y conductuales de las larvas que tienden a protegerse del ataque de depredadores de mayor tamaño. Pennington y Chia (1984) observaron que las trocóforas del poliqueto *Sabellaria cementarium* se protegían con las largas setas que poseen contra el ataque de cuatro depredadores planctónicos. Rumrill *et al.* (1985) demostraron que los embriones y larvas del equinodermos *Dendraster excentricus* eran

consumidos por las zoeas del crustáceo *Cancer productus*. Arai y Hay (1982) y Westernhagen y Rosenthal (1981) han demostrado que las medusas y anfípodos hipéridos podrían ser importantes causas de mortalidad por depredación para las larvas de *Clupea harengus pallasii*.

4.3. Advección

La hipótesis del efecto de la advección sobre el control de la sobrevivencia de las larvas de invertebrados y vertebrados marinos se encuentra apoyada con numerosos antecedentes que demuestran que la reducida capacidad natatoria que presentan las larvas no sobrepasa la capacidad de transporte y velocidad de las corrientes. Los trabajos de Lough (1976), Bailey (1981), Rothlisber y Miller (1983), Rothlisberg *et al.* (1983), Bakun (1986), McGurk (1989), Barscht *et al.* (1989) y Hill (1990, 1991a y 1991b) han demostrado en una variedad de tipos larvales, que la velocidad de las corrientes puede regular en gran medida la distribución de las larvas. La advección a zonas desfavorables puede ser ocasionada por transporte de Ekman, células de Langmuir, ondas internas, procesos anulares, remolinos ("eddies"), frentes, etc.

McGurk (1989) encontró que la mortalidad larval de *Clupea* es altamente variable entre cohortes y estaría más ligada a la advección de las larvas hacia zonas oceánicas y a la densidad inicial de larvas que a la concentración o calidad del alimento. Similar situación encontraron Rothlisberg y Miller (1983) para las larvas de *Pandalus jordani*, quienes observaron que la abundancia, distribución y sobrevivencia larval era afectada negativamente por el transporte de Ekman. También, Lasker (1978) detectó que la masa de agua derivada de las surgencias dispersó el alimento de la anchoveta *Engraulis mordax*, reduciendo la disponibilidad de alimento a los niveles límites para sostener la sobrevivencia de las larvas.

Los otros dos mecanismos son poco conocidos y existen escasos trabajos sobre la forma que

ellos controlarían la sobrevivencia larval, de modo que no serán analizados con gran detalle.

4.4. Mecanismos para estimar mortalidad larval a través de muestras planctónicas

Existen escasas estimaciones de sobrevivencia larval (o mortalidad larval) en crustáceos. El medio más cómodo de estimar la mortalidad larval ha sido sostener que existe una sobrevivencia de dos juveniles por cada hembra durante la estación reproductiva o sostener que existe una mortalidad de 99,9999999% del total de larvas originales. Hines (1986) y Strathmann (1985) resumen antecedentes que indican que la tasa instantánea de mortalidad en zoeas de crustáceos decápodos podría variar entre 0,06 (*Halicarcinus* spp.) y 0,39 día⁻¹ (*Sergia lucens*). *Pandalus jordani* muestra una tasa de mortalidad de 0,047 día⁻¹, es decir, una sobrevivencia de 95% por día. En *Panulirus interruptus* se ha estimado una tasa de mortalidad igual a 0,018 día⁻¹, es decir, una sobrevivencia de 98% por día.

De acuerdo a Rumrill (1990) existirían tres modos de estimar la tasa de mortalidad: a) modelos teóricos en donde la tasa de mortalidad se correlaciona con determinados parámetros del ciclo de vida, tales como el diámetro del huevo, la esperanza de vida, etc.; b) observación, bajo condiciones de laboratorio, de la interacción presa-depredador; y c) analizar la relación entre la producción de gametos, la abundancia larval y la densidad de postlarvas durante el asentamiento, sustrayendo las pérdidas en cada una de estas etapas.

5. ASENTAMIENTO EN FONDOS BLANDOS

La mayor parte de la evidencia existente sobre el proceso de asentamiento o reclutamiento de

invertebrados pertenecientes a la infauna ha sido resumida por Woodin (1986) quien notó que existe un escaso número de trabajos sobre esta temática en comparación con la atención que ha recibido el mismo tema en aquellas especies pertenecientes a fondos duros o rocosos. Una generalización derivada de los escasos trabajos realizados en fondos blandos señala que casi todas las especies de estas zonas requieren de sedimento para que ocurra el asentamiento. Woodin sostiene que en la infauna de fondos blandos se presentarían al menos 5 formas de realizarse el asentamiento:

5.1. Asentamiento gregario

Este "patrón" de asentamiento ocurriría en respuesta a un inductor específico de naturaleza peptídica y de bajo peso molecular asociado a la presencia de individuos adultos. Se conocen tres especies que podrían ser incluidas dentro de esta categoría: *Urechis caupo* (Echiurida), *Golfingia misakiana* (Sipunculida) y *Dendraster excentricus* (Echinodermata) (Highsmith, 1982; Suer y Phillips, 1983; Rice, 1986).

5.2. Selección de sitios por inductores específicos diferentes de la presencia de adultos coespecíficos

Eckman (1983 y 1991) y Hannan (1984) han sostenido que, al menos algunas especies, pueden establecerse pasivamente sobre ciertas estructuras tales como tubos, las cuales pueden alterar las tasas de erosión y sedimentación de las partículas. En el caso de las larvas, estas estructuras determinarían distintos modos de agregación espacial durante el asentamiento induciendo una depositación diferencial de postlarvas sobre ellas, ya que actuarían como medio de retención o de oposición al flujo que las transporta. Sin embargo, se conoce un caso en que las larvas competentes (o postlarvas) responden positivamente a un inductor de tipo químico producido por la reducción de la materia orgánica en ambientes anóxicos. El ácido

sulfídrico producido estimularía el asentamiento del poliqueto *Capitella capitata* (Cuomo, 1984). Alternativamente, estos resultados pueden ser interpretados en el terreno como una deposición diferencial de postlarvas alrededor de tubos de otros individuos (Eckman *et al.*, 1981) o inmi-gración diferencial después del asentamiento (Wilson, 1983).

Sin embargo, otros autores han sostenido que los adultos podrían interferir con el asentamiento de las postlarvas produciendo segregación espacial entre diferentes grupos etéreos (Woodin, 1976; Elmgren *et al.*, 1986) o no produciendo ningún tipo de efecto (Maurer, 1983).

5.3. Asentamiento al azar

Luckenbach (1984) demostró que las larvas del bivalvo *Mulinia lateralis* se establecían al azar con respecto a grandes tubos del poliqueto *Diopatra cuprea*. Dicho patrón se generaría aparentemente, debido a una combinación de erosión diferencial por efectos de las corrientes como también a una mortalidad diferencial (Luckenbach, 1986).

5.4. Inductores negativos

Woodin (1985) ha demostrado que las larvas del poliqueto *Pseudopolydora kemp*i evitan establecerse en zonas colonizadas previamente por el poliqueto *Abarenicola pacifica*. Dicho patrón podría ocurrir cuando se presentase una alta y rápida mortalidad post-asentamiento.

5.5. Asentamiento pasivo ("passive entrainment")

Dicho patrón ocurre cuando el asentamiento de las postlarvas se produce sólo por causales físicas; las larvas se hunde pasivamente, tal como sucede con la precipitación de las partículas de sedimento (Eckman, 1983 y 1991). En este caso la tasa de reclutamiento disminuye en forma exponencial con la distancia desde el fondo y,

parámetros tales como la rugosidad del fondo, la difusión turbulenta, el tipo de flujo (laminar o turbulento), el gradiente de difusión y velocidad, la velocidad de precipitación larval, etc., serían importantes para determinar la magnitud y la localización del asentamiento.

6. MECANISMOS DE RETENCION LAR-VAL EN INVERTEBRADOS Y PECES MARINOS

Una de las más importantes interrogantes que persiste en el campo de la biología larval es: ¿cómo las larvas logran regular su desplazamiento y evitan ser exportadas a zonas no favorables para su sobrevivencia?

Los principales estudios han sido realizados en estuarios, sobre la plataforma continental y bajo condiciones experimentales de laboratorio y han demostrado que tanto en los invertebrados como los peces, las larvas poseen complejas estrategias conductuales y anatómicas que les permiten persistir en una determinada área. Esto ha llevado a plantear las interrogantes de si las larvas, cuyos adultos habitan determinados ambientes, poseen estrategias dispersivas o pasivas, o si el área permite la importación o la exportación de larvas (Boicourt, 1988).

Entre las larvas de invertebrados más estudiados en la zona de la plataforma continental se encuentran las de crustáceos y de peces, de cuyos estudios se han obtenido algunas importantes generalizaciones tales como:

Las larvas que poseen un período de desarrollo larval superior a semanas o meses presentan adaptaciones que les permiten regular su distribución horizontal y vertical, y en cierto modo su dispersión (Phillips, 1981; Cronin y Forward, 1979; Rothlisberg, 1982; Rothlisberg *et al.*, 1983; Sulkin, 1984; Forward, 1988). Algunas evidencias que demuestran esto son: 1) el hecho que, a

pesar que muchas larvas tienen un prolongado desarrollo larval, siempre se encuentran en forma abundante cerca de la costa (Lough, 1976; Reilly, 1983; Shanks, 1986b). 2) Un patrón característico de la dispersión de la mayoría de los crustáceos marinos con larvas planctónicas es el transporte hacia zonas oceánicas durante las fases tempranas hasta que adquieren el estado terminal, lapso en el cual se produce una inversión rápida y comienzan a ser transportadas hacia el litoral (Temple y Fisher, 1967; Phillips, 1981; Reilly, 1983; Epifanio *et al.*, 1984; Bostford, 1986; Shanks, 1986a; Boicourt, 1988).

Las larvas pueden influenciar la magnitud de la dispersión realizando migraciones verticales, fenómeno que es común también en el zooplancton encontrado sobre la plataforma continental (Longhurst, 1976). Las migraciones ocurren en ciclos diurnos (cada 24 horas), o en ciclos semidiurnos (cada 12 horas) (Shanks, 1986b; Forward, 1988; Stephenson y Power, 1988; Pillar *et al.*, 1989). Entre las razones propuestas para explicar la existencia de las migraciones verticales se encuentran: 1) evitar la depredación (Stich y Lambert, 1981); 2) ventajas bioenergéticas (Enright, 1977); 3) en presencia de corrientes marcales y contracorrientes serviría para regular la distribución horizontal (Peterson *et al.*, 1979; Wroblewski, 1982; Rothlisberg *et al.*, 1983; Shanks, 1986b; Pillar *et al.*, 1989); en este caso la posición horizontal sería la resultante de la integración entre la duración de la fase larval, la capacidad de transporte horizontal resultante de la dirección y velocidad de las corrientes y del tiempo de residencia en cada una de ellas.

Las migraciones ontogenéticas son un evento común en los crustáceos marinos, observándose en el caso de larvas de decápodos que los estadios tempranos tienden a realizar migraciones diarias o a permanecer en el neuston, mientras que en los estadios más desarrollados tienden a permanecer cerca del fondo (Phillips *et al.*, 1978

y Phillips *et al.*, 1981; Rothlisberg, 1982; Reilly, 1983; Shanks, 1986b; Kimmerer y McKinnon, 1987; Clancy y Epifanio, 1989; Pillar *et al.*, 1989). Similar situación se ha observado para larvas de bivalvos (Mann, 1988; Tremblay y Sinclair, 1990) y larvas de poliquetos (Lagadeuc, 1992; Thiébaud *et al.*, 1992).

7. CARACTERISTICAS DE LAS ZONAS DE RESGUARDO LARVAL

De lo antes expuesto se desprende, entonces, que las larvas podrían ser capaces de regular su distribución espacial de modo de permanecer en zonas favorables para su sobrevivencia que han sido denominadas zonas de resguardo larval ("spawning" y "nursery grounds"). De acuerdo a los trabajos de Iles y Sinclair (1982), Legendre y Demers (1984), Bakun (1986), Ennis (1986), Lobel y Robinson (1986), Pringle (1986), Boicourt (1988) y Sherman (1988) dichas zonas se caracterizarían por las siguientes particularidades:

- existe desove multiespecífico,
- son predecibles espacial y temporalmente,
- existen procesos hidrográficos de micro y meso que permiten la retención de gametos y/o larvas, los cuales permanecen por un tiempo superior al del desarrollo larval,
- existe gran disponibilidad de alimento,
- existen bajas tasas de depredación,
- el transporte advectivo es mínimo,
- son áreas en que se produce acopio de agua proveniente de la circulación residual de diferentes procesos oceanográficos,
- generalmente estas zonas presentan el núcleo con masas de aguas mezcladas y sus bordes están dominados por frentes térmicos, halinos o picnoclínicos o por fuertes estratificaciones,
- existen en zonas costeras en que se presentan importantes accidentes topográficos tales como bahías, golfos, penínsulas, cañones submarinos, bancos sumergidos, arrecifes coralinos, fiordos o estuarios.

8. LAS LARVAS DE CRUSTACEOS COMO OBJETIVO DE ESTUDIO

Aquí se indican algunas de las razones que han hecho de los crustáceos el grupo más estudiado a nivel del meroplancton, y a partir del cual se ha tratado de generalizar para la biología larval de otros invertebrados. De acuerdo a Chia *et al.* (1984), Sulkin (1984), Stancyk y Feller (1986) y Boucher (1988), las principales razones serían:

- muchas de las especies tienen un interés económico particular (langostas, langostinos, jaibas, camarones),
- muchas de las especies cumplen importantes roles ecológicos ya sea como depredadores tope o como parte de la dieta de otros organismos,
- suelen ser el grupo más representativo del meroplancton en términos de frecuencia y abundancia,
- a un gran número de especies se les ha descrito el desarrollo larval bajo condiciones de laboratorio, describiéndose cada una de las fases del desarrollo,
- facilidad para mantener larvas bajo condiciones de laboratorio.
- por la presencia de una cubierta quitinosa y dura, las larvas presentan una excelente preservación en comparación a las larvas de otros invertebrados,
- poseen mayor diversidad de estructuras identificables que las larvas de otros invertebrados, permitiendo, en el caso de destrucción parcial, obtener información de otros caracteres,
- determinados grupos de crustáceos tienen larvas que son altamente representativas de las familias y géneros,
- poseen mayor tamaño que el común de las larvas de otros invertebrados,
- poseen patrones de comportamiento y adaptaciones anatómicas que les permiten regular la distribución vertical en la columna de agua y alcanzar altas velocidades de natación en relación a las larvas de otros invertebrados.

9. DISCUSION Y CONCLUSIONES

La presente revisión se ha hecho en función del estudio del reclutamiento de *Pleuroncodes monodon* ("langostino colorado"), especie que exhibe un comportamiento que tiende a relacionar varios elementos de la unidad ambiental terrestre, dulceacuícola (fluvial) y marina de la VIII Región del Biobío, donde actualmente se explota.

La costa, el mar costero y la plataforma continental de la VIII Región presentan variadas características topográficas y oceanográficas *i.e.* bahías, estuarios, golfos, islas, cañones submarinos, surgencias, remolinos, frentes, chorros ("jets"). Además, se suman sustanciales aportes fluviales de las cuencas hidrográficas de los ríos Biobío e Itata, y con éstos: aportes de materia particulada en suspensión, nutrientes, e incluso contaminantes; todo lo que podría interactuar con la dinámica larval y con la fase bentónica adulta de *P. monodon*, de tal forma como para mantener los tres focos de poblaciones que describen Bahamonde *et al.* (1986). Coincidentemente, la plataforma continental adquiere en esta región su máxima anchura en Chile al norte del paralelo 42° S.

Estimamos que las surgencias podrían ser una importante veta de investigación en relación a la dinámica larval y adulta de *P. monodon*, puesto que es una especie característica de este biotopo (Rowe, 1986). A escala de tiempo evolutivo esta especie debiera haber logrado adaptaciones tales como las que señalan Myers y Drinkwater (1988/1989), como para explotar adecuadamente este proceso de surgencias. Este fenómeno de hecho podría ofrecerle un mecanismo para transportar las larvas hacia la costa, indirectamente aportar el alimento para el sostenimiento energético de los adultos y larvas y un medio de retención larval (giros ciclónicos generados en el frente durante el afloramiento, *i.e.* Peterson *et al.*, 1979; Wroblewski, 1982). Quizás muchas de las aseveraciones que se han señalado acerca

de las migraciones de los adultos de *P. monodon* podrían tener una explicación al analizar, con mayor cobertura espacial y temporal, este tipo de procesos y los factores anexos. Además, la aparición de un ciclo de bajo reclutamiento de *P. monodon* podría ser explicado conociendo las variaciones que han experimentado en el tiempo los índices de surgencia.

Otra importante zona que requiere ser investigada es el margen de la plataforma continental ubicado frente a la costa de la VIII Región. Se ha registrado con imágenes satelitales (Cáceres y Arcos, 1991) y con datos de T, S, y sigma-t (Bahamonde *et al.*, 1986) que las isolíneas de estas variables tienden a seguir el contorno topográfico del fondo, posiblemente indicando una importante estratificación de la columna de agua y la presencia de un frente en el quiebre. De ser así, la plataforma continental de la VIII Región podría ser una importante zona de resguardo larval de los principales recursos marinos pelágicos y bentodemersales que sostienen la pesquería de la región.

Otro punto de atención lo representa el hecho que los focos poblacionales de *P. monodon* de la VIII Región se encuentren localizados en las cercanías, o sobre los cañones submarinos del río Biobío y el río Itata, ríos que transportan anualmente una gran cantidad de sedimento y materia orgánica del sistema terrestre al sistema pelágico y bentónico. Esta observación permite plantearse la hipótesis de si la degradación de la población de *P. monodon*, localizada frente a la costa de Valparaíso, no pudo haber sido el producto de la construcción de las represas en el río Maipo, obra que obviamente debe haber retenido importantes aportes fluviales, tanto del punto de vista cuantitativo como cualitativo, aportes que de otro modo habrían llegado al mar.

También, habría que analizar el posible rol de estos ríos en la dinámica larval del "langostino", ya que algunos resultados obtenidos como parte

de una de las campañas oceanográficas realizadas por el Centro EULA-Chile, frente a la boca del Biobío han demostrado que existen concentraciones sustanciales de larvas en las proximidades del río (frentes). Esto sugiere la conveniencia de cambiar el esquema de trabajo respecto de ambos cañones submarinos aplicando estrategias de muestreo utilizadas en fiordos ya que, probablemente en la última glaciación, esta parte de la plataforma quedó al descubierto. Es posible que las escasas relaciones encontradas por algunos autores entre las variables oceanográficas y la abundancia del langostino se deban a esta causa.

De este artículo se evidencia claramente que la investigación oceanográfica en Chile, aplicada a problemas de dispersión y reclutamiento, se encuentra muy atrasada, siendo casi inexistente, a diferencia de la rica literatura publicada en otros países sobre este tema. También se desprende que las medidas regulatorias que se han propuesto para el manejo racional de *P. monodon* no serían las más adecuadas en el sentido que muchas de las variables de los modelos pesqueros se asumen constantes (mortalidad y reclutamiento) y asumen una estrecha densodependencia entre el "stock" desovante y la progenie.

La comunidad científica de Chile relacionada con la oceanografía aplicada a problemas de biología larval requiere modificar su esquema de trabajo, el cual hasta la fecha ha sido netamente descriptivo. En el caso especial del recurso *Pleuroncodes monodon*, las investigaciones han tenido como objeto evaluar, en forma rutinaria, la estructura de la fracción explotada, más que su dinámica, razón por la que no se han realizado estudios sobre el reclutamiento.

En Chile se requiere de mayor cantidad de trabajos relacionados con el modelaje numérico de los patrones de circulación en pequeños accidentes topográficos (bahías) asociado a la dinámica larval de numerosas especies. Se debería comenzar a trabajar con especies de escasa

capacidad de dispersión, corto ciclo de vida y que las larvas y/o postlarvas sean fáciles de distinguir del resto del meroplankton (por ejemplo el poliqueto *Romanchella pustulata* o el gastrópodo *Calyptraea trochiformis*; Cañete y Ambler, 1992; Cañete y Ambler, en revisión). Este campo sería muy fértil para la oceanografía física y biológica.

Si bien este tipo de estudios, en especial los realizados sobre la plataforma, son de un alto costo, se deberían realizar programas interdisciplinarios e interinstitucionales para evaluar los aspectos biológicos y físicos. Del mismo modo, se sugiere el uso común de las imágenes satelitales para estudiar procesos de mesoescala que ocurren en diferentes puntos de la costa de Chile.

Los estudios sobre la biología de *P. monodon* demuestran que existe un importante vacío respecto a la relación existente entre la dinámica poblacional y los procesos de surgencias. Este enfoque es clave para comprender el comportamiento poblacional a lo largo del año.

De acuerdo a esta nueva perspectiva, los investigadores relacionados al recurso *P. monodon* deben cambiar la estrategia de realizar evaluaciones a lo largo de toda la plataforma (e. g. Constitución-Isla Mocha) por estudios de menor cobertura espacial (Bahamonde y Roa, 1992), pero mayor cobertura temporal (anual), en los que se consideren todos los estratos poblacionales (larvas, juveniles y adultos).

De esta revisión bibliográfica se desprende que algunos aspectos importantes a conocer acerca de la dispersión y reclutamiento de *P. monodon* serían:

– Si los modelos numéricos de difusión-advección-mortalidad se ajustan o son capaces de explicar la actual distribución de los focos poblacionales.

– Si el gran sistema de circulación existente sobre la plataforma continental de la VIII Región es capaz de explicar la existencia de estos tres focos.

– Si la duración del desarrollo larval podría ser estimada conociendo el período de mayor abundancia de zoeas I y el período de mayor abundancia de zoeas V.

– ¿Cuál es el rol de las surgencias (el chorro, el frente y el transporte de Ekman), en la regulación de la dispersión y reclutamiento de esta especie?

– Si el modelo de retención propuesto para el holoplankton por Peterson *et al.* (1979) y Wroblewski (1982) podría ser aplicado a la dinámica larval de *P. monodon*. De ser así, debería esperarse que la abundancia de reclutas fuera mayor cerca de la costa.

– Conocer el intervalo de tiempo entre el período de máxima abundancia de zoeas I, zoeas V y los juveniles.

– Conocer un algoritmo que permita predecir en base a la abundancia de juveniles las futuras capturas.

– El tamaño y la edad durante el reclutamiento, desde el punto de vista ecológico, y lo mismo durante el reclutamiento desde el punto de vista pesquero.

– De acuerdo a lo que se conoce sobre los patrones de asentamiento para invertebrados de fondos blandos, podrían los organismos tubícolas y/o las bacterias del género *Thioploca* existentes sobre la plataforma continental de la VIII Región jugar un rol importante como sitios de resguardo larval o de "captura" de postlarvas planctónicas (Gallardo, 1977a y b; Meier y Gallardo, 1984a y b; Gallardo, 1985, Arntz *et al.* 1991).

10. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo financiero de las siguientes instituciones: al Centro EULA-Chile de la Universidad de Concepción (Sub-Proyecto 5), por el apoyo financiero de la publicación; a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Proyectos FONDECYT N°s 84/1219, 89/680 y 91/334), a la Dirección de Investigación (Proyecto Interno N° 20.37.21), a la Subsecretaría de Pesca del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, por los apoyos financieros que permitieron la preparación del presente trabajo. En las instituciones antes mencionadas agradecemos por su constante apoyo y estímulo a los Profs. Drs. Francesco Faranda, Director del CICS EULA-Italia y Oscar O. Parra, Director del Centro EULA-Chile y Director Científico del Proyecto EULA; al Prof. Dr. Ricardo Reich, Director de Investigación y al Ing. Sr. Marcelo Molina de la División de Asistencia Técnica de la Universidad de Concepción; y finalmente, aunque no menos importante, a la Ing. Pesq. Sra. Soledad Zorzano, oficial encargada de la pesquería del langostino colorado de la Subsecretaría de Pesca, por la revisión crítica del informe.

11. REFERENCIAS

- Allredge, A.L. y W.H. Hamner. 1980. Recurring aggregations of zooplankton by a tidal current. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 10: 31-37.
- Allen, K.R. 1966. Some methods for the estimations of exploited populations. *Journal Fishery Research Board of Canada* 23: 1553-1574.
- Andrews, J.C. y P. Scully-Power. 1976. The structure of an East Australian current anticyclonic eddy. *Journal Physical Oceanography* 6: 756-765.
- Anger, K., R.R. Dawirs, V. Anger y J.D. Costlow. 1981. Effects of early starvation periods on zoeal development of brachyuran crabs. *Biological Bulletin* 161: 199-212.
- Arai, M. y D.E. Hay. 1982. Predation by medusae on Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) larvae. *Canadian Journal Fishery and Aquatic Science* 39: 1537-1540.
- Arntz, W., J. Tarazona, V.A. Gallardo, L.A. Flores y H. Salzwedel. 1991. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. En R.V. Tyson and T.H. Pearson (eds.) 1991, *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*. Geological Society Special Publication 58:131-154.
- Auriolles-Gamboa, D. 1992. Inshore-offshore movements of pelagic red crabs *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific Coast of Baja California Sur, México. *Crustaceana* 62: 71-84.
- Bahamonde, N., G. Henríquez, A. Zuleta, H. Bustos y R. Bahamonde. 1986. Population dynamics and fisheries of squat lobsters, family Galatheidae, in Chile. *Canadian Special Publication of Fishery and Aquatic Science* 92: 254-268.
- Bahamonde, R. y R. Roa. 1992. Evaluación del grado de recuperación del langostino colorado: foco de abundancia de Achira. Informe Instituto de Fomento Pesquero, IFOP, Chile, Santiago, 60 pp. (mimeogr.).
- Bailey, K. M. 1981. Larval transport and recruitment of Pacific Hake *Merluccius productus*. *Marine Ecology Progress Series* 6: 1-9.
- Bakun, A. 1985. Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. *CALCOFI Report* 26: 30-40.

- Bakun, A. 1986. Local retention of planktonic early life stages in tropical reef bank demersal systems: the role of vertically-structured hydrodynamic processes. En: *IOC/FAO Workshop on recruitment in tropical coastal demersal communities*, México, 1986, pp. 15-32.
- Bartsch, J., K. Brander, M. Heath, P. Munk, K. Richardson y E. Svendsen. 1989. Modelling the advection of herring larvae in the North Sea. *Nature*, London, 340: 632-636.
- Barstow, S. F. 1983. The ecology of Langmuir circulation: a review. *Marine Environmental Research* 9: 211-236.
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1957. On the dynamics of fish populations. U.K. Ministry of Agriculture and Fishery Investigations (Ser. 2) 19, 533 pp.
- Beyer, J. E. 1989. Recruitment stability and survival-simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana* 7: 45-147.
- Black, K.P. y P.J. Moran. 1991. Influence of hydrodynamics on the passive dispersal and initial recruitment of larvae of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 69: 55-65.
- Boicourt, W.C. 1988. Recruitment dependence on planktonic transport in coastal waters. En: B. J. Rothschild (eds.). *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers, pp. 183-202.
- Boidron-Metairon, I.F. 1988. Morphological plasticity in laboratory-reared echinoplutei of *Dendraster excentricus* (Eschscholtz) and *Lytechinus variegatus* (Lamarck) in response to food conditions. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 119: 31-41.
- Bostford, L.W. 1986. Effects of environmental forcing on age-structured populations: northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. *Canadian Journal Fish and Aquatic Sciences* 43: 2345-2352.
- Boucher, J. 1988. Space-time aspects in the dynamics of planktonic stages. En: B. J. Rothschild (ed.). *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers, pp. 203-214.
- Bowman, M. J. y R. L. Iverson. 1978. Estuarine and plume fronts. En: M. J. Bowman y W. E. Esaias (eds.). *Oceanic fronts in coastal process*. Springer-Verlag, New York, pp. 78-86.
- Bowman, M.J., C.M. Yentsch y W.J. Peterson (eds.). 1986. Tidal mixing and plankton dynamics. Springer-Verlag, Berlín.
- Boyd, C.M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crab, *Pleuroncodes planipes*. *Pacific Science* 21: 394-403.
- Brandt, S. B. 1981. Effects of a warm-core eddy on fish distributions in the Tasman Sea off East Australia. *Marine Ecology Progress Series* 6: 10-33.
- Burd, B.J. y R. O. Brinkhurst. 1984. The distribution of the galatheid crab *Munida quadrispina* (Benedict 1902) in relation to oxygen concentrations in British Columbia fjords. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 81: 1-20.
- Butman, C.A. 1987. Larval settlement of soft sediment invertebrates: the spatial scale of patterns explained by active larval selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 25: 113-165.
- Cáceres, M.M. y D.F. Arcos. 1991. Variabilidad en la estructura espacio-temporal de una

área de surgencia frente a la costa de Concepción, Chile. Investigaciones Pesqueras, Chile, 36: 27-38.

Cañete, J.I. y R.P. Ambler. 1992. Desarrollo intracapsular del mesogastrópodo comestible *Calyptraea (Trochita) trochiformis* (Born, 1778), en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 255 - 266.

Cañete, J.I. y R.P. Ambler (en revisión). Determinación de algunas componentes del reclutamiento de *Romanchella pustulata* Knight-Jones, 1978 (Polychaeta: Spirobridae) en Bahía La Herradura, Coquimbo, Chile, y su relación con algunas variables ambientales. Gayana, Oceanología.

Chia, F.-S., J. Bucklands-Nicks y C. M. Young. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. Canadian Journal Zoology 62: 1205-1222.

Childress, J.J. 1975. The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. Comparative Biochemical and Physiology 50A: 787-799.

Clancy, M. y C. E. Epifanio. 1989. Distribution of crab larvae in relation to tidal fronts in Delaware Bay, USA. Marine Ecology Progress Series 57: 77-82.

Cox, J. y P.H. Wiebe. 1979. Origins of oceanic plankton in the Middle Atlantic Bight. Estuarine, Coastal, and Shelf Sciences 9: 509-527.

Cronin, T.W. y R.B. Forward. 1979. Tidal vertical migration: an endogenous rhythms in estuarine crab larvae. Science 204: 1020-1022.

Cuomo, M.C. 1985. Sulphide as a larval settlement cue for *Capitella* sp. I. Biogeochemistry 1: 169-181.

Cushing, D. H. 1973. Dependence of recruitment on parent stock. Journal Fishery Research Board of Canada 30: 1965-1976.

Davis, C.S., G.R. Flierl, P.H. Wiebe y P.J.S. Franks. 1991. Micropatchiness, turbulence and recruitment in the plankton. Journal Marine Research 49: 109-151.

Denny, M.W. y M.F. Shibata. 1989. Consequences of surf-zone turbulence for settlement and external fertilization. American Naturalist 134: 859-889.

Di Salvo, L.H. 1988. Observations on the larval and post-metamorphic life of *Concholepas concholepas* (Brugière, 1789) in laboratory culture. Veliger 30: 358-368.

Ebert, T.A. 1983. Recruitment in echinoderms. Echinoderm Studies, M. Jangoux y J.M. Lawrence (eds.), Balkema Press, Rotterdam, Vol. 1: 169-203.

Eckman, J.E. 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. Limnology and Oceanography 28: 241-257.

Eckman, J.E. 1990. A model of passive settlement by planktonic larvae onto bottom of differing roughness. Limnology and Oceanography 35: 887-901.

Eckman, J.E., A.R.M. Nowell y P.A. Jumars. 1981. Sediment destabilization by animal tubes. Journal Marine Research 39: 361-374.

Elmgren, R., S. Ankar, B. Marteleur y G. Ejdung. 1986. Adult interference with postlarvae in soft sediments: the *Pontoporeia-Macoma* example. Ecology 67: 827-836.

Emlet, R.B. 1986. Larval production, dispersal, and growth in a fjord: a case study on the larvae of the sand dollar *Dendraster excentricus*. Marine Ecology Progress Series 31: 245-254.

- Ennis, G.P. 1986. Stock definition, recruitment variability, and larval recruitment processes in the American lobster *Homarus americanus*: a review. *Canadian Journal Fishery and Aquatic Sciences* 43: 2072-2084.
- Enright, J.T. 1977. Diurnal vertical migration: adaptative significance and timing. Part 1. Selective advantages: a metabolic model. *Limnology and Oceanography* 22: 856-872.
- Epifanio, C.E., C.C. Valenti y A.E. Pembroke. 1984. Dispersal and recruitment of blue crab larvae in Delaware Bay, U.S.A. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 1-12.
- Epifanio, C. E. 1987. The role of tidal fronts in maintaining patches of brachyuran zoeae in estuarine waters. *Journal Crustacean Biology* 7: 513-517.
- Ewing, G. 1950. Slicks, surface films and internal waves. *Journal Marine Research* 9: 161-187.
- Faller, A.J. y A.H. Woodcock. 1964. The spacing of windrows of *Sargassum* in the ocean. *Journal Marine Research* 22: 22-29.
- Faller A.J. y S.J. Auer. 1988. The roles of Langmuir circulation on the dispersion of surface tracers. *Journal Physical Oceanography* 18: 1108-1123.
- Farrell, T. M., D. Bracher y J. Roughgarden. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnology and Oceanography* 36: 279-288.
- Flierl, G. R. y J. S. Wroblewski. 1985. The possible influence of warm core Gulf Stream rings upon shelf waters larval fish distribution. *Fishery Bulletin* 83: 313-330.
- Fortier, L. y W.C. Leggett. 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Canadian Journal Fish and Aquatic Science* 39: 1150-1163.
- Forward, R.B. 1988. Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behaviour. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 26: 361-393.
- Fournier, R. O., M. van Det, J. S. Wilson, y N. B. Hargraves. 1979. Influence of the shelf-break front off Nova Scotia on phytoplankton standing stock in winter. *Journal Fishery Research Board Canada* 36: 1228-1237.
- Gaines, S., S. Brown y J. Roughgarden. 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272.
- Gallardo, V.A. 1977a. Large benthic microbial communities in the sulfide biota under the Perú-Chile Subsurface Countercurrent. *Nature (London)* 268(5618): 331-332.
- Gallardo, V.A. 1977b. On the discovery of a large microbial community living in the soft bottoms of the continental shelf of Chile and Peru. *Anales Inst. Invest. Marinas, Pta. Betán, Colombia, Supl. 1*: 23-30.
- Gallardo, V.A. 1985. Efectos del fenómeno de El Niño sobre el bentos sublitoral frente a Concepción, Chile. En: W.Arntz, A. Landa y J. Tarazona (eds.) "El Niño y su impacto en la fauna marina". Instituto del Mar del Perú, Boletín Extraordinario, pp. 79 - 85.
- Garvine, R. W. 1974. Dynamics of small scale oceanic fronts. *Journal Physical Oceanography* 4: 557-569.
- Garvine, R. W. y J. D. Monck. 1974. Frontal structure of a river plume. *Journal Geophysical Research* 79: 2251-2259.

- Grice, G.D. y V.R. Gibson. 1975. Occurrence, variability, and significance of resting eggs of the calanoid copepod, *Labidocera aestiva*. *Marine Biology* 31: 335-337.
- Grosberg, R.K. 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* 63: 894-899.
- Hamner, W. M. y D. Schneider. 1986. Regularly spaced rows of medusae in the Bering Sea: role of Langmuir circulation. *Limnology and Oceanography* 31: 171-177.
- Hannan, C. A. 1984. Planktonic larvae may act as passive particles in turbulent near-bottom flows. *Limnology and Oceanography* 29: 1108-1116.
- Harris, J.G.K. 1975. The effects of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. *Journal Conseil International Exploration Mer* 3: 144-149.
- Hart, M.W. y R.E. Scheibling. 1988. Comparing shapes of echinoplutei using principal component analysis, with an application to larvae of *Strongylocentrotus purpuratus*. En: R.D. Burke, P.V. Mladenov, P. Lambert y L. Parsley (eds.). *Echinoderm biology*. Balkema, Rotterdam, pp. 277-284.
- Haury, L.R. 1976. Small scale pattern of a California Currents zooplankton assemblage. *Marine Biology* 37:137-157.
- Haury, L.R., P.H. Wiebe, M.H. Orr y M.G. Briscoe. 1983. Tidally generated high frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. *Journal Marine Research* 41: 65-112.
- Highsmith, R.C. 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator free sites: adult sand dollar beds. *Ecology* 63: 329-337.
- Hill, A.E. 1990. Pelagic dispersal of Norway lobster *Nephrops norvegicus* larvae examined using an advection-diffusion- mortality model. *Marine Ecology Progress Series* 64: 217-226.
- Hill, A.E. 1991a. Advection-diffusion-mortality solutions for investigating pelagic larvae dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 70: 117-128.
- Hill, A.E. 1991b. Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series* 75: 39-54.
- Hill, A.E. y R.G. White. 1990. The dynamics of Norway lobster (*Nephrops norvegicus* L.) populations on isolated mud patches. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 46: 167-174.
- Hines, A.H. 1986. Larval problems and perspectives in life histories of marine invertebrates. *Bulletin of Marine Science* 39: 506-525.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P. V. Reun.* 20: 1-228.
- ICES, 1980. The assesment and management of pelagic fish stocks. A. Saville (ed.), *Rapp. P. V. Reun. Cons. Int Explor. Mer* 177: 1-517.
- Illanes, J.E., Sh. Akaboshi y E. Uribe. 1985. Efectos de la temperatura en la reproducción del ostión del norte *Chlamys (Argopecten) purpuratus* en la Bahía Tongoy durante el fenómeno El Niño 1982-1983. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32: 167-173.
- Iles, T.D. y M. Sinclair. 1982. Atlantic herring stock discreteness and abundance. *Science* 215: 627-633.

- IOC/FAO Workshop on recruitment in tropical coastal demersal communities, ciudad del Carmen, Campeche, México, 21-25 April 1986, Intergovernmental Oceanographic Commission, Workshop Report No. 44-Supplement, 323 pp.
- Jackson, G. A. 1986. Interactions of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. *Bulletin of Marine Science* 39: 202-212.
- Jillet, J. B. y J. R. Zeldis. 1985. Aerial observations of surface patchiness of a planktonic crustacean. *Bulletin Marine Sciences* 37: 609-619.
- Johnson, D.F. 1985. The distribution of brachyuran crustacean megalopae in the water of the York River, lower Chesapeake bay and adjacent shelf: implication for recruitment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 20: 693-705.
- Johnson, D.F. y K. W. Hess. 1990. Numerical simulations of blue crab larval dispersal and recruitment. *Bulletin of Marine Science* 46: 195-213.
- Joyce, T.M. y P.H. Wiebe (eds.). 1992. Warm-core rings. *Interdisciplinary studies of Kuroshio and Gulf Stream rings. Deep-Sea Research* 39 (Suppl. 1a), S417 pp.
- Kamykowski, D. 1974. Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. *Journal Marine Research* 32: 67-89.
- Kamykowski, D. 1976. Possible interactions between plankton and semidiurnal internal tides: II deep thermocline and trophic effects. *Journal Marine Research* 34: 499-509.
- Keough, M.J. y B.J. Downes. 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54: 348-352.
- Kimmerer, W.J. y A.D. Mckinnon. 1987. zooplankton in a marine bay: vertical migration to maintain horizontal distribution. *Marine Ecology Progress Series* 41: 53-60.
- Kingsford, M.J. y J.H. Choat. 1986. Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Marine Biology* 91: 161-171.
- Kingsford, M.J., E. Wolanski y J.H. Choat. 1991. Influence of tidally induced fronts and Langmuir circulations on distribution and movements of presettlement fishes around a coral reef. *Marine Biology* 109: 167-180.
- Koslow, J.A. 1992. Fecundity and stock-recruitment relationship. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 210-217.
- Koslow, J.A., S. Brault, J. Dugas y F. Page. 1985. Anatomy of an apparent year-class failure: the early life history of the 1983 Brown Bank Haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Transactions of American Fishery Society* 114: 478-489.
- Lagadeuc, Y. 1992. Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale: influence sur le transport et le recrutement. *Oceanologica Acta* 15: 95-104.
- Lasker, R.L. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layer and successful first feeding. *Fishery Bulletin* 73: 452-453.
- Lasker, R.L. 1978. The relationship between oceanographic conditions and larval anchovy food in the Californian current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P. V. Reun. Conseil International Exploration Mer* 173: 212-230.

- LeFèvre, J. 1986. Aspects of the biology of frontal systems. *Advances in Marine Biology* 23: 164-299.
- Legendre, L. y S. Demers. 1984. Towards dynamics biological oceanography and limnology. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 2-19.
- Levin, S.A. 1983. Drift tube studies of Bay-Ocean water exchange and implications for larval dispersal. *Estuaries* 6: 364-371.
- Lipcius, R.N., E.J. Olmi, III y J. van Montfrans. 1990. Planktonic availability, molt stage and settlement of blue crab postlarvae. *Marine Ecology Progress Series* 58: 235-242.
- Lobel, P.S. y A.R. Robinson. 1986. Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep Sea Research* 33: 483-500.
- Longhurst, A.R. 1976. Vertical migration. En: A.R. Cushing y J. Walsh (eds.). *Ecology of the seas*. , Blackwell Scientific, Oxford, pp. 116-137.
- Lough, R.G. 1976. Larval dynamics of the Dungeness crab, *Cancer magister*, off central Oregon Coast, 1970-71. *Fishery Bulletin* 74: 353-375.
- Luckenbach, M. 1984. Settlement and early post-settlement survival in the recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). *Marine Ecology Progress Series* 17: 245-250.
- Luckenbach, M. 1986. Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamical processes and biotic activity. *Limnology and Oceanography* 31: 779-787.
- Mackas, D.L., K.L. Denman y M.R. Abbott. 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bulletin of Marine Sciences* 37: 652-674.
- Maier, S. & V.A. Gallardo. 1984. Nutritional characteristics of two marine *Thioplocas* determined by autoradiography. *Archives of Microbiology*, 139:218-220.
- Maier, S. & V.A. Gallardo. 1984. Description of *Thioploca araucae* sp. nov. and *Thioploca chileae* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol* 34(4):414-418.
- Mann, R. 1988. Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James river, Virginia. *Marine Ecology Progress Series* 50: 29-44.
- Mann, K.H. y J.R.N. Lazier. 1991. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Boston, 466 pp.
- Maurer, D. 1983. The effect of an inafaunal suspension feeding bivalve *Mercenaria mercenaria* (L.) on benthic recruitment. *P.S.Z.N.I Marine Ecology* 4: 263-274.
- McGurk, M.D. 1985. Multivariate analysis of morphometry and dry weight of Pacific herring larvae. *Marine Biology* 86: 1-11.
- McGurk, M.D. 1989. Advection, diffusion and mortality of Pacific herring larvae *Clupea harengus pallasii* in Bamfield Inlet, British Columbia. *Marine Ecology Progress Series* 51: 1-18.
- McShane, P.E., K.P. Black y M.G. Smith. 1988. Recruitment processes in *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) and regional hydrodynamics in southeastern Australia imply localized dispersal of larvae. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 124: 175-203.
- Munk, P., V. Christensen y H. Paulsen. 1986. Studies of a larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area. II. Growth, mortality and drift of larvae. *Dana Report* 6: 11-24.

- Myers, R.A. y K.F. Drinkwater. 1988/1989. Offshelf Ekman transport and larval fish survival in the northwest Atlantic. *Biological Oceanography* 6: 45-64.
- Nilsson, C. S. y G. R. Cresswell. 1981. The formation and evolution of East Australian current eddies. *Progress in Oceanography* 9: 133-183.
- Okubo, A. 1980. Diffusion and ecological problems: mathematical models. In: *Lecture notes in biomathematics*. Springer-Verlag, Berlín, Vol. 10.
- Okubo, A. 1984. Oceanic turbulent diffusion of abiotic and biotic species. In: *Lectures in biomathematics*, Springer-Verlag, Berlín, pp. 390-406.
- Oliver, J.K. y B.L. Willis. 1987. Coral-spawn slicks in the Great Barrier Reef: preliminary observations. *Marine Biology* 94: 521-529.
- Orr, M. H. 1981. Remote acoustic detection of zooplankton response to fluid processes, oceanographic instrumentation, and predators. *Canadian Journal Fish and Aquatic Sciences* 38: 1096-1105.
- Ortner, P.B., E. M. Hulburt y P.H. Wiebe. 1979. Phytohydrography, Gulf Stream, rings, and herbivore habitat constrast. *Journal Experimental of Marine Biology and Ecology* 39: 101-124.
- Owen, R. W. 1981. Fronts and eddies in the sea: mechanisms, interactions and biological effects. En: A. R. Longhurst (ed.) *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, London, pp. 197-233.
- Palma, S. y P. Arana. 1990. Aspectos reproductivos del langostino (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile. *Estudios y Documentos*, Universidad Católica de Valparaíso, 77 pp.
- Parrish, R.H., C.S. Nelson y A. Bakun. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biological Oceanography* 1: 175-202.
- Pauly, D. y I. Tsukayama. 1983. On the seasonal growth, monthly recruitment and monthly biomass of the Peruvian anchoveta from 1961-1979. En: G.D. Sharp (ed.). *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance species composition of neritic fish resources*, San José, Costa Rica, pp. 987-1004.
- Pauly, D. 1986. Towards appropriate concepts and methodologies for the study of recruitment in tropical demersal communities. En: *IOC/FAO Workshop on recruitment in tropical coastal demersal communities*, México, 1986, pp. 3-14.
- Pennington, J.T. y F.-S. Chia. 1984. Morphological and behavioral defense of trocophore larvae of *Sabellaria cementarium* (Polychaeta) against four planktonic predators. *Biological Bulletin* 167: 168-175.
- Peterson, W.T., C.B. Miller y A. Hutchinson. 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. *Deep Sea Research* 26: 467-494.
- Phillips, B.D.F. 1981. The circulation of the southeastern Indian Ocean and the planktonic life of the Western Rock Lobster. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 19: 11-39.
- Phillips, B.D.F., D.W. Rimmer y D.D. Reid. 1978. Ecological investigations of the late stage phyllosoma and puerulus larvae of the western rock lobster *Panulirus longipes cygnus*. *Marine Biology* 45: 347-357.
- Phillips, B.D.F., P.A. Brown, D.W. Rimmer y S.J. Braine. 1981. Distribution and dispersal of the Scyllaridae (slipper lobster) in the southeastern Indian Ocean. *Australian Journal Marine and Freshwater Research* 32: 417-437.

- Pillar, S.C., D.A. Armstrong y L. Hutchings. 1989. Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela currents. Marine Ecology Progress Series 53: 179-190.
- Pingree, R. D., M.J. Bowman y W. E. Esaias. 1978. Headland fronts. En: M. J. Bowman y W. E. Esaias (eds.). *Oceanic fronts in coastal process*. Springer-Verlag, New York, pp. 78-86.
- Power, J.H. 1986. A model of the drift of northern anchovy, *Engraulis mordax* larvae in the California current. Fishery Bulletin 84: 585-603.
- Prince, J.D., T.L. Sellers, W.B. Ford y S.R. Talbot. 1988. Recruitment, growth, mortality and population structure in a southern Australian population of *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda). Marine Biology 100: 75-82.
- Pringle, J.D. 1986. California spiny lobster (*Panulirus interruptus*) larval retention and recruitment: a review and synthesis. Canadian Journal Fish and Aquatic Science 43: 2142-2152.
- Quetin, L.B. y J.J. Childress. 1976. Respiratory adaptations of *Pleuroncodes planipes* to its environment off Baja California. Marine Biology 38: 75-82.
- Reilly, P.N. 1983. Dynamics of dungeness crab, *Cancer magister*, larvae off central and northern California. En: P.W. Wild y R.N. Tasto (eds.). *Life history, environment, and mariculture studies of the dungeness crab, Cancer magister, with emphasis on the central California fishery resources*. California Department of Fish and Game. Fishery Bulletin 172: 57-84.
- Rice, M.E. 1986. Factors influencing larval metamorphosis in *Golfingia misakiana* (Sipuncula). Bulletin of Marine Science 39: 362-375.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. Journal Fishery Research Board of Canada 11: 559-623.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin Fishery Research Board of Canada. 191: 382 pp.
- Roff, J.C., L.P. Fanning y A.B. Stasko. 1986. Distribution and association of larval crabs (Decapoda: Brachyura) on the Scotian shelf. Canadian Journal Fishery and Aquatic Sciences 43: 587-599.
- Rothlisberg, P.C. 1982. Vertical migration and its effects on dispersal of penaeid shrimps larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. Fishery Bulletin 80: 541-554.
- Rothlisberg, P. C. y Ch. B. Miller. 1983. Factors affecting the distribution, abundance, and survival of *Pandalus jordani* (Decapoda, Pandalidae) larvae off the Oregon coast. Fishery Bulletin 81: 455-472.
- Rothlisberg, P.C., J.A. Church y A.M.G. Forbes. 1983. Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. Journal Marine Research 41: 511-538.
- Rothschild, B.J. (ed.). 1988. *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers.
- Roughgarden, J., J. T. Pennington, D. Stoner, S. Alexander y K. Miller. (In press). Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. Acta Oecologica.
- Rowe, G.T. 1985. Benthic production and processes off Baja California, Northwest Africa

- and Peru: A classification of benthic subsystems in upwelling ecosystems. En: *Símposio Internacional sobre las áreas de afloramiento más importantes del oeste Africano (Cabo Blanco y Benguela)*. Instituto de Investigaciones Pesqueras, Barcelona, España, vol. 2, pp. 589-612.
- Rumrill, S.S. 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia* 32: 163-198.
- Rumrill, S.S., J. T. Pennington y F.-S. Chia. 1985. Differential susceptibility of marine invertebrate larvae: laboratory predation of sand dollar, *Dendraster excentricus* (Eschscholtz), embryos and larvae by zoeae of the red crab, *Cancer productus* Randall. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 90: 193-208.
- Scheltema, R. S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrate: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Sciences* 39: 290-322.
- Scott, B. D. 1978. Hydrological features of a warm core-eddy and their biological implications. Rep. Div. Fish. Oceanography C.S.I.R.O. Australia 100: 1-18.
- Sebens, K.P. 1981. Recruitment in a sea anemone population: juvenile substrate becomes adult prey. *Science* 213: 785-787.
- Shanks, A.L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13: 311-315.
- Shanks, A.L. 1985. Behavioral basis of internal-wave-induced shoreward of megalopae of the crab *Pachygrapsus crassipes*. *Marine Ecology Progress Series* 24: 289-295.
- Shanks, A.L. 1986a. Vertical migration and cross-shelf dispersal of larval *Cancer* sp. and *Randallia ornata* (Crustacea: Brachyura) off the coast of southern California. *Marine Biology* 92: 189-199.
- Shanks, A.L. 1986b. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *Biological Bulletin* 170: 429-440.
- Shanks, A.L. y W. G. Wright. 1987. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlates longshore differences in the settling rate of intertidal barnacle. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 114: 1-13.
- Shepherd, J.G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship fisheries and the construction of sustainable yield curves. *Journal Conseil International Exploration Mer* 40: 7-75.
- Sherman, K. 1988. Large marine ecosystems as global units for recruitment experiments. En: B.J. Rothschild (ed.). *Towards a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers, pp. 459-476.
- Shomura, R.S. y R.A. Barkley. 1980. Ecosystem dynamics of seamounts. A working hypothesis. *Proc. of 4th CSK Symposium*: 789.
- Simpson, J. H. y J. H. Hunter. 1974. Fronts in the Irish sea. *Nature, London*, 250: 404-406.
- Stancyk, S.E. y R.J. Feller. 1986. Transport of non-decapod invertebrate larvae in estuaries: an overview. *Bulletin of Marine Science* 39: 257-268.
- Stavn, R.H. 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulations and *Daphnia* distribution. *Limnology and Oceanography* 16: 453-466.

- Stephenson, R.L. y M.J. Power. 1988. Semi-diurnal vertical movements in Atlantic herring *Clupea harengus* larvae: a mechanism for larval retention? Marine Ecology Progress Series 50: 3-11.
- Stich, H.B. y W. Lambert. 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. Nature 293: 396-398.
- Strathmann, R.R. 1974. The spreading of sibling larvae of sedentary marine invertebrate. American Naturalist 108: 29-44.
- Strathmann, R.R. 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 339-361.
- Suer, A.L. y D.W. Phillips. 1983. Rapid, gregarious settlement of the larvae of the marine echinuran *Urechis caupo* Fisher y MacGinitie 1928. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 67: 243-259.
- Sulkin, S.D. 1984. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs. Marine Ecology Progress Series 15: 181-205.
- Talbot, J.W. 1977. The dispersal of plaice eggs and larvae in the Southern Bight to the North Sea. Journal Conseil International Exploration Mer 37: 221-248.
- Talbot, J.W. y G.A. Talbot. 1974. Diffusion in shallow seas and in English coastal and estuarine waters. Rapp. P. V. Reun. Int. Explor. Mer 167: 93-100.
- Temple, R.F. y C.C. Fisher. 1967. Seasonal distribution and relative abundance of planktonic-stage shrimps (*Penaeus* spp.) in the northwestern Gulf of México, 1961. Fishery Bulletin 66: 323-334.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin y Y. Lagadeuc. 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenetic vertical migration. Marine Ecology Progress Series 80: 29-39.
- Tomosada, A. 1978. A large warm eddy detached from the Kuroshio east of Japan. Bulletin Tokai. Reg. Fish. Res. Lab. 94: 59-103.
- Tranter, D. J., R.R. Parker y G. R. Cresswell. 1980. Are warmcore eddies unproductive? Nature, London, 284: 540-542.
- Tremblay, M.J. y M. Sinclair. 1990. Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on George Bank: vertical distribution in relation to water column stratification and food. Marine Ecology Progress Series 61: 1-15.
- Tyler, M.A. y H.H. Seliger. 1978. Annual subsurface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area: water circulation patterns and organism distribution in the Chesapeake Bay. Limnology and Oceanography 23: 227-246.
- Uye, Sh.-I. 1985. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. Bulletin of Marine Science 37: 440-449.
- Uye, Sh. -I., S. Kasahara y J.G. González. 1979. Calanoid copepod eggs in sea bottoms mud. IV. Effects of some environmental factors on the hatching of resting eggs. Marine Biology 51: 151-156.
- Van Montfrans, J., C.A. Peery y R.J. Orth. 1990. Daily, monthly and annual settlement patterns by *Callinectes sapidus* and *Neopanope sayi* megalopae on artificial collectors deployed in the York River, Virginia: 1985-1988. Bulletin of Marine Science 46: 214-229.
- Westernhagen, H. von y H. Rosenthal. 1976. Predator-prey relationship between Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*, larvae and a

predatory hyperiid amphipod, *Hyperoche medusarum*. Fishery Bulletin 74: 669-674.

Williams, B.G. 1980. The pelagic and benthic phases of postmetamorphic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). J. Experimental Marine Biology and Ecology 42: 125-141.

Wilson, Jr., W.H. 1983. The role of density dependence in a marine infaunal community. Ecology 64: 295-306.

Winant, C.S. y J.R. Olson. 1976. The vertical structure of coastal currents. Deep Sea Research 23: 925-936.

Wolanski, E. y W. M. Hamner. 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. Science 241: 177- 181.

Wolf, K. U. y J.D. Woods. 1988. Lagrangian simulations of primary production in the physical environment – the deep chlorophyll maximum and nutricline. En: B. J. Rothschild (ed.). *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Publishers, pp. 183-202.

Wolff, M. 1988. Spawning and recruitment in the peruvian scallop *Argopecten purpuratus*. Marine Ecology Progress Series 42: 213-217.

Woodin, S.A. 1976. Adult-larval interaction in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. Journal Marine Research 34: 25-41.

Woodin, S.A. 1985. Effects of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaetes juvenile in field experiments: selective settlement or differential mortality. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 87: 119-132.

Woodin, S.A. 1986. Settlement of infauna: larval choice? Bulletin of Marine Science 39: 401-407.

Wroblewski, J.S. 1982. Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone - a simulation. Deep Sea Research 29: 665-686.

Yoshioka, P.M. 1986. Chaos and recruitment in the bryozoan, *Membranipora membranacea*. Bulletin of Marine Science 39: 408-417.

Young, C.M. 1989. Larval depletion by ascidians has little effect on settlement epifaunal. Marine Biology 102: 481-489.

Zeldis, J. R. y J. B. Jillett. 1982. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves. Journal Plankton Research 4: 839-857.

Parte II

**BIOLOGIA DEL LANGOSTINO COLORADO *Pleuroncodes monodon* H.
MILNE EDWARDS, 1837 Y ESPECIES AFINES (CRUSTACEA,
DECAPODA, ANOMURA, GALATHEIDAE): SINOPSIS**

RESUMEN

El presente trabajo es una sinopsis bibliográfica sobre la biología del "langostino colorado", *Pleuroncodes monodon* H. Milne-Edwards, 1837, con comentarios sobre otras especies afines pertenecientes a la familia Galatheidae. En su preparación se ha seguido el modelo de las Fisheries Biology Synopsis de la FAO.

P. monodon es, sin duda, una de las formas de vida más exitosas del megabentos de la plataforma continental de Chile norte y central, donde ha mantenido con altos y bajos una pesquería importante, aunque lábil. Esta especie podría considerarse como característica del "bioma" de surgencias costeras del Pacífico Sudeste, aunque queda por averiguar su articulación con el sistema territorial-fluvial de la VIII Región de Chile.

ABSTRACT

This contribution is a bibliographical synopsis on the biology of the "langostino colorado", *Pleuroncodes monodon* H. Milne-Edwards, 1837, with comments on other related species of the Galatheidae family. In its design the model of the FAO Fisheries Biology Synopsis was followed.

P. monodon is one of the most successful forms of life of the megabenthos of the northern and central continental shelf of Chile, where, with ups and downs, it has maintained an important albeit frail, fishery. This species could possibly be considered as characteristic of the coastal upwelling "biome" of the Southeast Pacific, although much remains to be learned about its articulation with the terrestrial-fluviatic system of the VIII Region of Chile.

BIOLOGIA DEL LANGOSTINO COLORADO *Pleuroncodes monodon*
H. MILNE EDWARDS, 1837 Y ESPECIES AFINES (CRUSTACEA,
DECAPODA, ANOMURA, GALATHEIDAE): SINOPSIS

V.A. Gallardo¹, S. Enríquez⁴, R. Roa³, A. Acuña², I. Cañete⁴ y M. Baltazar⁵

INTRODUCCION

Pleuroncodes monodon H. Milne Edwards, 1837, comúnmente denominado "langostino colorado", es un recurso de innegable importancia socio-económica. No obstante este hecho, es difícil encontrar publicaciones que sintetizen los escasos conocimientos que se tienen de él o de las especies afines. Motivados por esta observación se presenta aquí el resultado de un primer intento en este sentido. En la preparación de esta sinopsis bibliográfica sobre la biología de *Pleuroncodes monodon* y otras especies afines, pertenecientes a la familia Galatheidac, se ha seguido el esquema de las **Fisheries Biology Synopsis** de la FAO.

P. monodon es, sin duda, una de las formas de vida más exitosas del megabentos de la plataforma continental de Chile norte y central, especialmente de esta última zona, donde ha mantenido, con altos y bajos, una pesquería importante. De hecho esta especie podría considerarse como característica del "bioma" de surgencias costeras del Pacífico Sudeste.

Lo que hasta ahora se conoce de la biología y ecología de esta especie apunta a adaptaciones particularmente estrechas entre esta especie y las peculiaridades del citado "bioma", concepto que sugiere una continuidad ambiental dentro de la unidad ambiental total, constituida en este caso por los varios subsistemas ambientales incluidos en el espacio geográfico en cuestión, *i.e.* *subsistema terrestre*, *subsistema acuático continental*, y *subsistema marino*. El "langostino colorado", es una de las especies del subsistema marino que, hasta donde se conoce al presente, demuestra en los diversos estadios de su ciclo vital, una "fina sintonización" con las ofertas de la unidad ambiental, tanto espacial como temporalmente. La importancia que a esta especie se la ha dado en el contexto del Proyecto EULA se encuentra en la distribución espacial de las poblaciones sujetas a pesca, las que se ubican en las cercanías de las desembocaduras del río Biobío y el río Itata, en la VIII Región. Las relaciones ecológicas entre esta especie y los fenómenos propios de las cuencas hidrográficas de los ríos mencionados, aunque aún no claramente determinadas, no pueden

¹ Dpto. de Oceanología, U. de Concepción, Centro EULA Chile, U. de Concepción.

² Centro EULA-CHILE, U. de Concepción.

³ Instituto de Fomento Pesquero, Talcahuano.

⁴ Depto. de Oceanología, U. de Concepción.

⁵ Depto. de Ciencias del Mar, U. Arturo Prat, Iquique.

descartarse y, por ende, es importante orientar estudios en esa dirección si se desea realizar un manejo apropiado del recurso.

Este estudio se ha realizado con el auspicio conjunto del Proyecto EULA de la Universidad de Concepción, de Proyectos del Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (FONDECYT 84/1219, 89/680 y 91/334), de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción (Proyecto: 20.37.21) y fundamentalmente de la Subsecretaría de Pesca.

El objetivo de este trabajo es aportar una síntesis de fácil uso para todo investigador que desee abordar el tema de la biología y ecología de *Pleuroncodes monodon* y de otros galateidos tanto de Chile como de otros países.

RESULTADOS DE LA REVISION

1. IDENTIDAD

1.1. Taxonomía

1.1.1. Definición

Los anomuros son un grupo de crustáceos decápodos compuesto de animales de ojos pedunculados, exoesqueleto duro, cuerpo comprimido dorso-ventralmente, algunos muy semejantes a los cangrejos braquiuros; pero con un abdomen que no está reducido; suelen presentar urópodos (Barnes 1984). El primer par de pereiópodos es grueso y desarrollado como un quelípodo. El quinto par de pereiópodos es reducido y dirigido lateralmente sobre el dorso del cefalotórax, cuya función en *Pleuroncodes monodon* podría ser la de limpiar la cámara branquial y, en las hembras ovíferas, mantenerían la ventilación homogénea de la masa de huevos.

Los galateidos, al igual que los cangrejos, presentan su abdomen simétrico plegado ventralmente, pero no es tan reducido como en

aquéllos, presentando un abanico caudal más bien desarrollado.

La distribución de los Galatheidae es amplia, desde mares tropicales hasta altas latitudes, y desde el intermareal hasta profundidades abisales formando parte de la comunidad bentónica de las fuentes hidrotermales (*thermal vents*, Corliss 1990).

1.1.2. Estatus taxonómico: Según Retamal (1981) el estatus taxonómico de *P. monodon* H. Milne Edwards, 1837, es el siguiente (Fig. 1):

Clase: Crustácea
Subclase: Malacostraca
Serie: Eumalacostraca
Superorden: Eucarida
Orden: Decapoda
Suborden: Reptantia
Sección: Anomura
Familia: Galatheidae
Género: *Pleuroncodes* Stimpson, 1860
Especie: *P. monodon* H. Milne Edwards, 1837.

Otros géneros y especies de la misma familia son los siguientes (Haig 1955):

Género: *Galathea* Fabricius, 1793
Especie: *G. lenzi* Rathburn, 1907
Género: *Cervimunida* Benedict, 1902
Especie: *C. johni* Porter, 1903
Género: *Munida* Leach, 1820
Especie: *M. gregaria* Fabricius, 1793
M. subrugosa White, 1847
M. curvipes Benedict, 1902
M. montemaris Bahamonde y López, 1962
Género: *Munidopsis* Whiteaves, 1874
Especie: *M. rostrata* A. Milne Edwards, 1880
M. antoni A. Milne Edwards, 1884
M. trifida Henderson, 1885
M. aspera Henderson, 1885
M. aculeata Henderson, 1888
M. opalescens Benedict, 1902
M. barrerae Bahamonde, 1964
M. villosa chilensis Bahamonde, 1964
M. hamata Faxon, 1885.

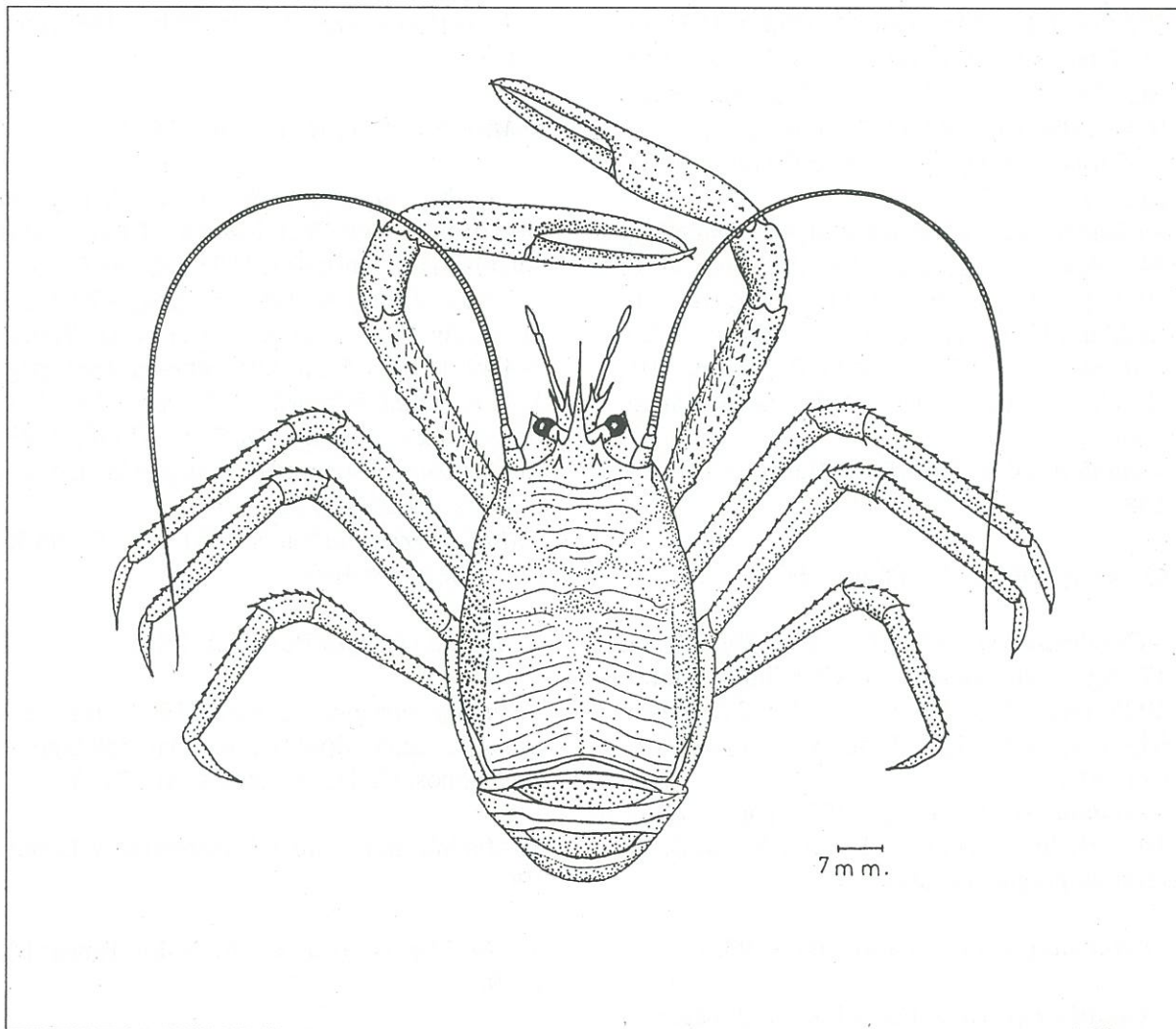


Fig. 1. Vista dorsal de *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837.

1.2. Nomenclatura:

1.2.1. Nombres científicos válidos:

Los presentados en el punto 1.1.2.

1.2.2. Sinonimia: según Haig (1955)

a) *Galathea lenzi* Rathbun, 1907.

– *Galathea latirostris* Lenz, 1902, pág. 742. No *G. latirostris* Dana.

– ?*Galathea* sp. Porter, 1906, pág. 130.

– *Galathea lenzi* Rathbun, 1907, pág. 49, pl. 3, fig. 1 (localidad tipo: Corral, Chile); 1910, pág. 601. Porter, 1916, pág. 96; 1916, pág. 112.

– *Galathea lenzii* Doflein & Balss, 1913, pág. 170. Balss, 1924, pág. 334.

b) *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards), 1837.

– ?*Grimotea gregaria* Guérin, 1831, pl. 3, figs. 1, 1A-D; 1838, pág. 32. No *Munida gregaria* (Fabricius).

– *Galathea monodon* Milne Edwards, 1837, pág.

276 (localidad tipo: costas de Chile); 1851, pl. 11, figs: 6-9. Milne Edwards & Lucas, 1844, pág. 35. Nicolet, 1849, pág. 203. No Spence Bate, 1868, pág. 447, pl. 21, figs. 2, 2c, 2k.

– ?*Grimothea duperreii* Milne Edwards, 1837, pág. 277.

– *Pleuroncodes monodon* Stimpson, 1860, pág. 245. Porter, 1903, pág. 151; 1906, pág. 130; 1916, pág. 97; 1916, pág. 113; 1925, pág. 320. Rathbun, 1910, pág. 602 (registrado en Chile).

– *Munida cokeri* Rathbun, 1910, pp. 559, 601, pl. 53, fig. 5 (localidad tipo: Bahía del Callao, Perú).

– *Munida cokeri* Doflein & Balss, 1913, pág. 168.

c) *Cervimunida johni* Porter, 1903.

– *Cervimunida johni* Porter, 1903, pág. 276, pl. 17, fig. 9 (localidad tipo: Coquimbo, Chile); 1905, pág. 17; 1916, pág. 97, fig. 27; 1916b, pág. 114; 1936, pág. 255, pl. 18. Rathbun, 1910, pág. 601.

– *Munida gregaria* Boone, 1938, pág. 267, pls. 106, 107 (descripción en Lengua de Vaca). No *Munida gregaria* (Fabricius).

d) *Munida gregaria* (Fabricius), 1793.

– *Galathea gregaria* Fabricius, 1793, pág. 473 (localidad tipo: Atlántico sur, 37°30'S).

– *Grimotaea gregaria* Leach, 1820, pág. 50.

– *Grimothea gregaria* Milne Edwards, 1837, pág. 277. White, 1847, pág. 66. No Guérin, 1831, pl. 3, figs. 1, 1A-D; 1838, pág. 32.

– ?*Galathea monodon* Spence Bate, 1868, pág. 447, pl. 21, figs. 2, 2c, 2k. No *Pleuroncodes monodon* (Milne Edwards).

– *Munida gregaria* Miers, 1881, pág. 73. Milne Edwards, 1891, pág. 32, pl. 2, figs. 1, 1a-c. Lenz, 1902, pág. 744. Benedict, 1903, pág. 308, figs. 45, 46. Rathbun, 1910, pág. 601. Ortmann, 1911, pág. 659. Doflein & Balss, 1912, pág. 33. Porter, 1916, pág. 99; 1916, pág. 115. Boone, 1838, pág. 267. No Boone, 1930, pág. 53, pl. 12, no Coventry, 1944, pág. 536.

– *Grimothea novae zelandiae* Filhol, 1885, pág. 426.

e) *Munida subrugosa* (White), 1847.

– *Galathea subrugosa* White, 1847, pág. 66 (localidad tipo: Rendezvous Cove, Islas Auckland). Cunnigham, 1871, pág. 495.

– *Munida subrugosa* Dana, 1852, pág. 479; 1855, pl. 30, fig. 7a-c. Targioni-Tozzetti, 1877, pág. 324, pl. 13, figs. 5, 5a-b. Henderson, 1888, pág. 124. A. Milne Edwards, 1891, pág. 36, pl. 2, figs. 2, 2a-c. Murray, 1895, pp. 1140, 1143, 1164, 1166. Ortmann, 1911, pág. 659. Doflein & Balss, 1912, pág. 33.

– *Munida gregaria* Miers, 1881, pág. 73. No *M. gregaria* (Fabricius).

f) *Munida curvipes* Benedict, 1902.

– *Munida curvipes* Benedict, 1902, pág. 254, fig. 6. (localidad tipo: frente al Archipiélago de los Chonos, Chile, 'Albatross' Sts. 2788).

g) *Munida montemaris* Bahamonde y López, 1962.

h) *Munidopsis rostrata* (A. Milne Edwards), 1880.

– *Galacantha rostrata* A. Milne Edwards, 1880, pág. 52 (localidad tipo: 'Blake' Sta. 236, Bequia).

– *Munidopsis rostrata* Smith, 1885, pág. 493.

– *Galacantha talismani* Filhol, 1885, pl. 3 (localidad tipo: frente a Marruecos).

– *Galacantha bellis* Henderson, 1885, pág. 418 (localidad tipo: Frente a Isla Más a Tierra, Archipiélago de Juan Fernández, Chile, 'Challenger' Sta. 300); 1888, pág. 167, pl. 19, fig. 6. Murray, 1895, pág. 1129.

– *Galacantha talismanii* Henderson, 1888, 0. 167, pl. 20, fig. 1.

– *Galacantha areolata* Wood-Mason en Wood-Mason & Alcock, 1891 (localidad tipo: Bahía de Bengala, 'Investigator' Sta. 97).

– *Galacantha investigatoris* Alcock &

Anderson, 1894, pág. 173 (localidad tipo: Mar de Laccadive, 'Investigator' Sta. 127).

– *Galacantha rostrata* var. *investigatoris* Alcock, 1901, pág. 276.

– *Galacantha faxoni* Benedict, 1902, 304.

i) *Munidopsis antoni* (A. Milne Edwards), 1884.

– *Galathodes antonii* A. Milne Edwards en Filhol, pág. 320, fig. 2.

– *Munidopsis antonii* Henderson, 1888, pág. 151, pl. 18, fig. 1. Murray, 1895, pág. 1129. A. Milne Edwards & Bouvier, 1900, pág. 321, pl. 4, fig. 2; pl. 30, figs. 21-25 (localidad tipo: Norte de las Azores, 'Talisman' Sta. 133).

– *Munidopsis antoni* A. Milne Edwards & Bouvier, 1894, pp. 198, 223, 225, 231, 275, figs. 5, 26.

j) *Munidopsis trifida* Henderson, 1885.

– *Munidopsis trifida* Henderson, 1885, pág. 415 (localidad tipo: Canal Sarmiento, Chile, 'Challenger' Sta. 310); 1888, pág. 156, pl. 16, fig. 2. Murray, 1895, pág. 1157. Benedict, 1902, pág. 329. No Alcock & Anderson, 1894, pág. 168.

– *Galathodes trifidus* A. Milne Edwards & Bouvier, 1894, pág. 278.

k) *Munidopsis aspera* (Henderson), 1885.

– *Elasmonotus asper* Henderson, 1885, pág. 416 (localidades tipo: Frente a Puerto Churruca, Estrecho de Magallanes, Chile, 'Challenger' Sta. 311, y frente a la costa de Brazil, Sta. 107); 1888, pág. 163, pl. 19, fig. 4. Murray, 1895, pág. 1161.

– *Munidopsis aspera* Faxon, 1893, pág. 188.

l) *Munidopsis aculeata* Henderson, 1888.

– *Munidopsis subsquamosa* var. *aculeata* Henderson, 1888, pág. 153, pl. 16., fig. 1 (localidades tipo: Oeste de la Isla de Chiloé, Chile, 'Challenger' Sta. 302., y entre Isla Marion y las

Crozets, Sta. 146). Murray, 1895, pág. 1135.

Munidopsis subsquamosa aculeata Faxon, 1895, pág. 86.

– *Munidopsis aculeata* Benedict, 1902, pág. 315.

m) *Munidopsis opalescens* Benedict, 1902.

– *Munidopsis opalescens* Benedict, 1902, pág. 287, fig. 31 (localidad tipo: Estrecho Collingwood, Chile, 'Albatros', Sta. 2781, y Canal Messier, Chile, Sta. 2785).

n) *Munidopsis barrerae* Bahamonde 1964.

o) *Munidopsis villosa chilensis*

Bahamonde 1964.

p) *Munidopsis hamata* Faxon 1885.

1.2.3. Nombres vulgares

Según (Retamal 1981).

– *Galathea lenzi*: "langostino de Juan Fernández" (Chile).

– *Pleuroncodes monodon*: "langostino colorado" (Chile), "múnida", "camaroncito rojo" (Perú).

– *Cervimunida johnei*: "langostino amarillo" (Chile).

– *Munida gregaria*: "langostino enano", "langostino de los canales" (Chile).

– *Munida subrugosa*: "langostino enano", "langostino de los canales" (Chile).

– *Munidopsis aspera*: "múnida" (Perú).

1.3. Variabilidad general

1.3.1. Fragmentación subespecífica

Existe un gran parecido entre *P. monodon* y *P. planipes* tanto en sus estadios adultos (Haig 1955) como en sus estadios larvales (Boyd 1960, y Fagetti y Campodónico 1971); sin embargo no se ha investigado mayormente esta semejanza

como para establecer una posible identidad taxonómica entre ambas especies.

Otro caso de semejanza entre especies se da en el langostino de los canales *Munida gregaria* y *M. subrugosa* (Rodríguez y Bahamonde 1986). Algunos autores consideran a éstas como dos especies diferentes, no obstante otros autores proponen que se trata de una sola especie con características variables. Williams (1980) sostiene esta última tesis sobre la base del desarrollo de especímenes en laboratorio y considera que la especie debe denominarse, por prioridad, *M. gregaria*.

1.3.2. Información genética

No se tiene información al respecto. En relación con la conservación de *Pleuroncodes monodon*, es urgente una investigación genética tendiente a dilucidar la existencia de poblaciones en cada foco de distribución del crustáceo.

2. DISTRIBUCION

2.1. Area de distribución y caracterización

2.1.2. Area de distribución

El langostino colorado (*P. monodon*) se ha encontrado entre Isla Lobos de Afuera en el Perú hasta Castro en Chile (Haig 1955). En Chile se le ha registrado entre 20 y 40 metros de profundidad en el área norte del país (Antofagasta) (Gutiérrez y Zúñiga 1977) (Fig. 2), y hasta 400 m de profundidad frente a Valparaíso (Arana y Pizarro 1970). Existen registros no publicados de la presencia de juveniles de esta especie a profundidades de 10 - 15 m frente a Dichato (VIII Región) (V.A. Gallardo com. personal) y de adultos 'gigantes' a 700 m (O. Aracena com. personal). Durante la Expedición Mar-Chile II, realizada en julio 1962, se colectó especímenes de esta especie entre Pta. Pichelo e Iquique en

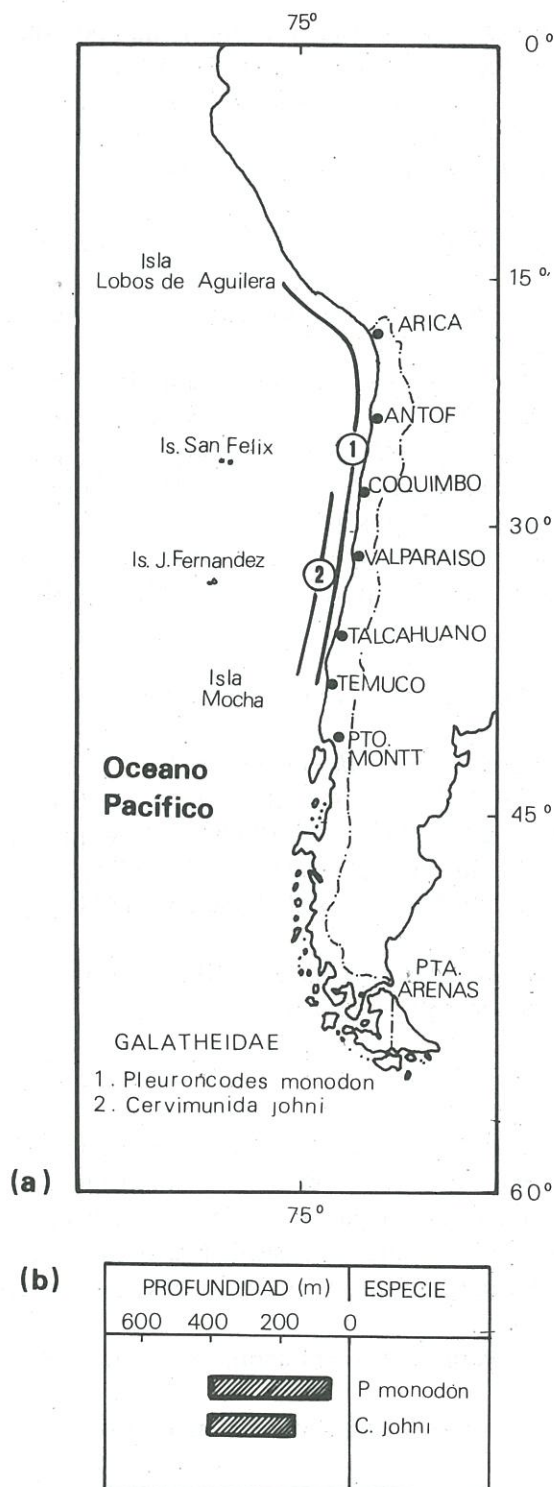


Fig. 2. Distribución latitudinal y batimétrica de *Pleuroncodes monodon* y *Cervimunida johni* (modificada de Rodríguez y Henríquez 1986).

rastreos realizados cerca de la costa (Gallardo 1963).

La distribución geográfica de *Cervimunida johni* ("langostino amarillo"), según Rodríguez y Henríquez (1986) (Fig. 2), está restringida sólo a Chile, desde Coquimbo a Isla Mocha, en profundidades que varían entre 200 y 400 metros; sin embargo, existe una pesquería industrial de esta especie en Caldera, donde también se puede capturar *P. monodon* en proporciones industriales (V.A. Gallardo com. personal).

El "langostino de los canales" (*Munida gregaria* y *M. subrugosa*) se ha encontrado en Chile entre el Canal de Chacao (41°40'S) hasta Bahía Orange (55°30'S), entre 0-180 m de profundidad (Rodríguez y Bahamonde 1986). Estas especies también se han capturado en Nueva Zelanda, Tasmania, sur de Australia, Argentina e islas subantárticas (Fig. 3).

2.1.3. Oceanografía

Las condiciones oceanográficas frente a Chile central han sido descritas por diversos autores, entre ellos Brandhorst (1963, 1971), Brandhorst e Inostroza (1965), Sievers y Silva (1975), Wooster y Gilmartin (1961), Wooster y Reid (1963) y Ahumada y Chuecas (1979). La influencia de masas de aguas particulares sobre el bentos de esta región ha sido sugerida por Gallardo (1963, 1968, 1975, 1977a, 1985), Frankenberg y Menzies (1968) y Arntz *et al.* (1991).

Según Ahumada y Chuecas (1979), frente a la costa chilena, en el estrato ubicado entre 0 y 1000 m de profundidad, se identifican tres masas de agua, a saber:

i) Aguas de origen subantártico (ASAA): en su trayectoria hacia el norte se les conoce también como Corriente del Perú, Chile-Perú o como sistema de la corriente de Humboldt. Estas aguas se originan en la región norte de la Convergen-

cia Antártica y forman parte de la circulación anticiclónica del Pacífico Sur, ascendiendo desde el sur hacia el norte de Chile. Ocupan la capa entre 0 y 200 m de profundidad, la que depende de la latitud y distancia de la costa. Las ASAA se caracterizan por presentar baja salinidad (menor que $34,3 \times 10^{-3}$) y concentraciones de oxígeno mayores que 4 ml O_2/l .

ii) Aguas de origen ecuatorial subsuperficial (AEES): conocidas también como aguas de la Corriente de Gunther o Contracorriente de Chile-Perú. Estas aguas se ubican frente a la costa central de Chile generalmente entre los 100 y 380 m de profundidad, con alto contenido de nutrientes, bajos contenidos de oxígeno (<1 ml O_2/l), con una salinidad aproximada de 34×10^{-3} y temperaturas de 13-15°C. La importancia de estas aguas radica en que afloran durante los eventos de surgencia, por acción del viento sur-suroeste que sopla paralelo a la costa, durante la estación primaveral-estival.

iii) Aguas intermedias antárticas (AIAA): se caracterizan por temperaturas entre 4-8°C, salinidades de $34,3-34,5 \times 10^{-3}$, y contenidos de oxígeno disuelto entre 1-3 ml O_2/l . Estas aguas se ubican entre los 350 y 900 m de profundidad.

Observando el rango de profundidades en que se ha registrado *P. monodon*, parece evidente que las masas de agua que más le afectarían son las ASAA y las AEES, no descartándose una eventual relación importante con las AIAA. La primera de estas masas de agua cubre la plataforma continental durante los meses de otoño e invierno, bajo la predominancia del viento norte; y la segunda, emerge hasta las áreas más someras de la plataforma continental durante los procesos de surgencia que ocurren durante la primavera y el verano, bajo la predominancia del viento sur-oeste. Las migraciones batimétricas sobre el talud y la plataforma continental de esta especie (Bahamonde *et al.* 1984) parecieran estar relacionadas en modos aun no determinados, con la presencia de las masas de

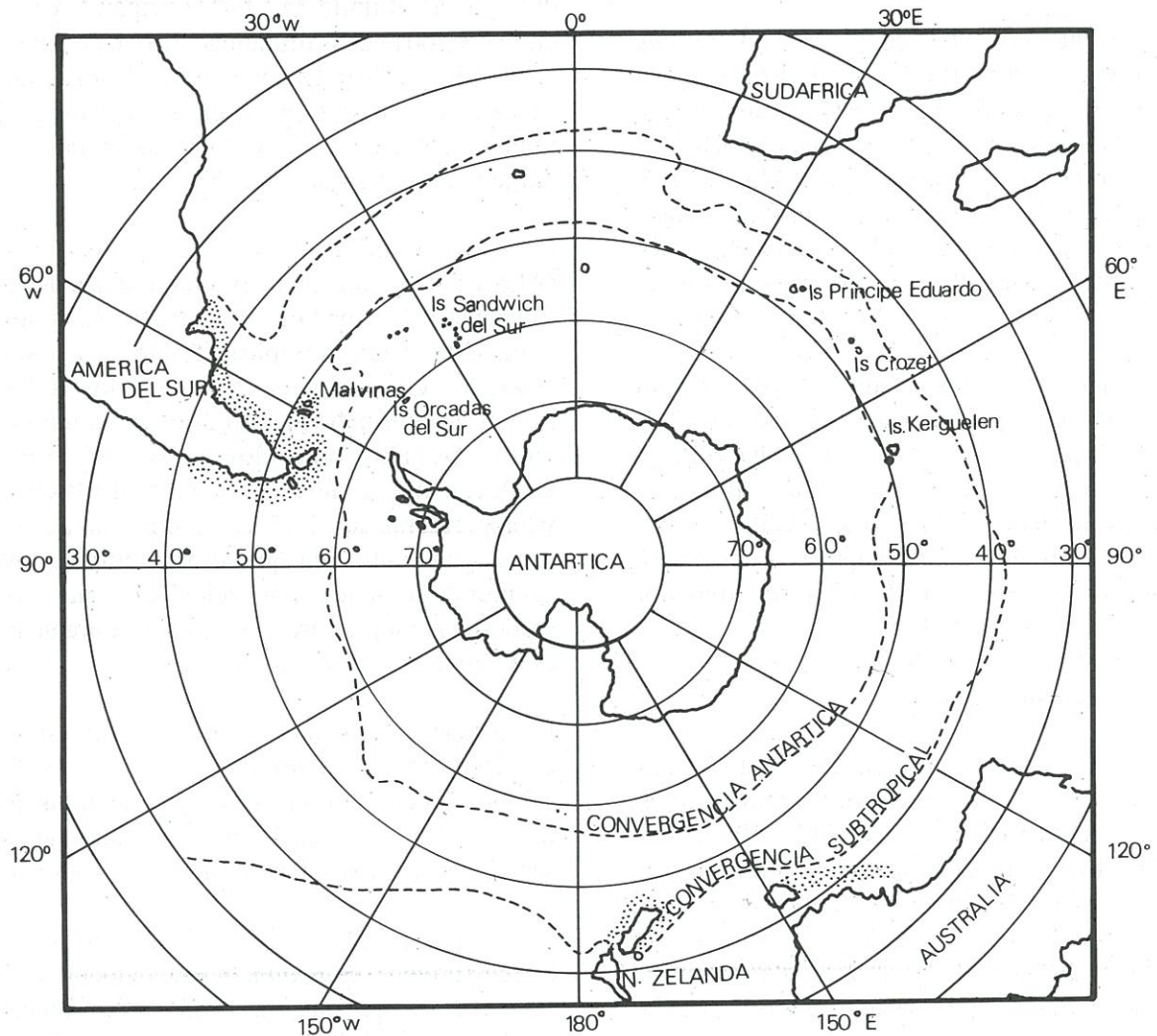


Fig. 3. Distribución latitudinal de *Munida gregaria* y *M. subrugosa* (modificado de Rodríguez y Bahamonde 1986).

agua descritas. Probablemente el contenido de oxígeno y los fenómenos biológicos y ecológicos asociados tienen mucha importancia en estas migraciones.

Lo mismo se propone para *C. johi* que habita entre 200 y 400 m de profundidad (Rodríguez y Henríquez 1986).

Pleuroncodes planipes habita entre 0 y 300 m de

profundidad en el Pacífico tropical oriental, bajo un rango de temperaturas entre 10-28°C y concentraciones de oxígeno que varían entre 0,1 ml O₂/l y la saturación de este gas en el agua de mar (Quetin & Childress 1976). Según Longhurst (1968a) esta especie habita la parte terminal sur de la Corriente de California y en el Golfo de California tanto en sus fases pelágica como bentónica (Fig. 4).

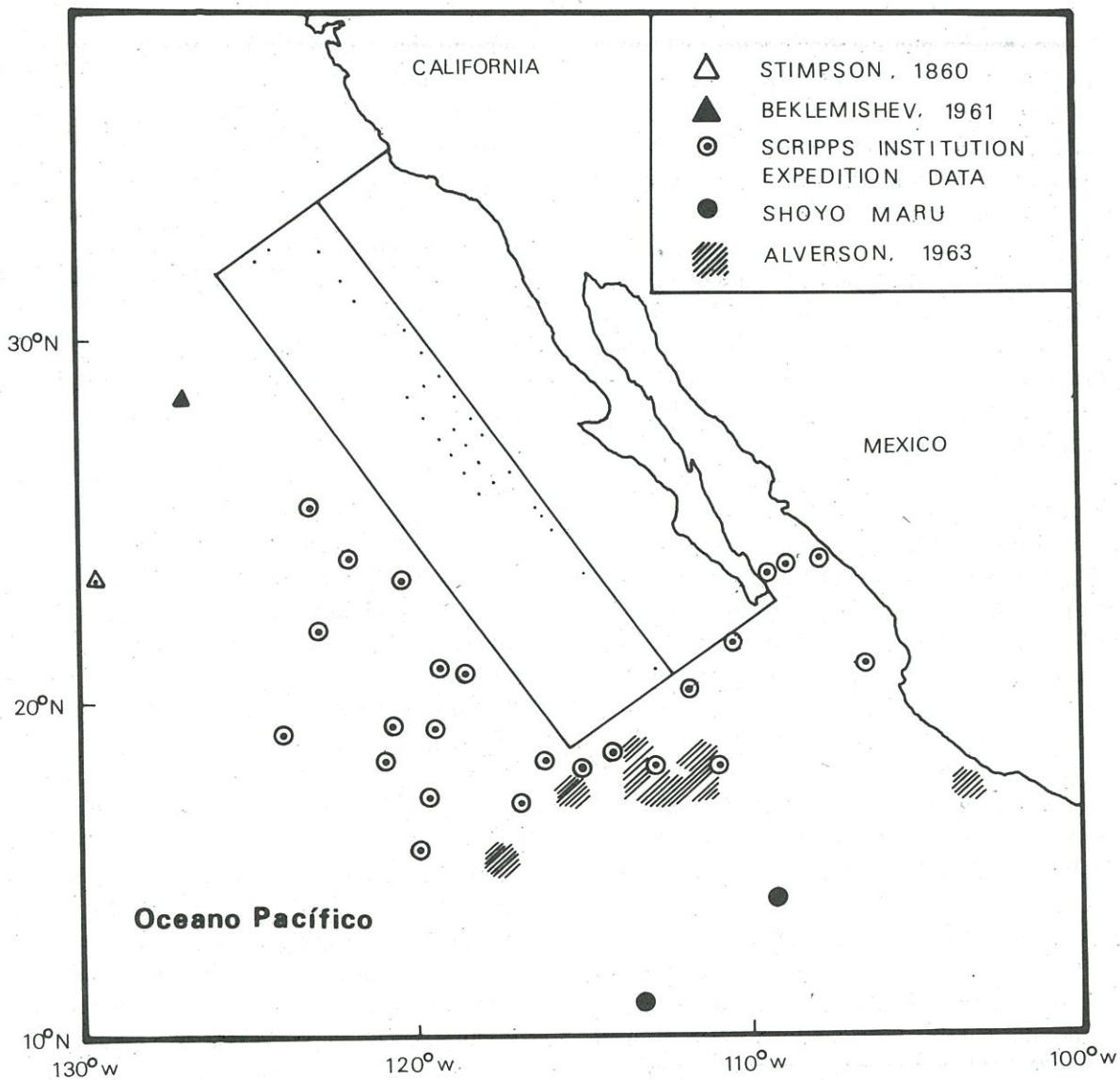


Fig. 4. Distribución de *Pleuroncodes planipes* en fase pelágica en la Corriente de California y Golfo de California (modificada de Longhurst 1968a).

2.2. Distribución diferencial

Los estadios larvales y los más desarrollados (juveniles y adultos) ocupan diferentes ambientes. Los primeros son meropláctónicos, es decir poseen un período de vida pelágica (que para *P. monodon* dura aproximadamente 50 días, [Fagetti y Campodónico 1971]). Luego de varias mudas ocurre un proceso de reclutamiento al sistema bentel, proceso que es inducido por

factores hasta ahora desconocidos, durante el cual los individuos pasan de la columna de agua (zona pelágica) al fondo marino (zona bentel), donde habitan los juveniles y adultos.

Peñailillo y Henríquez (1990b) detectaron una distribución batimétrica diferencial de hembras ovíferas de *P. monodon* (ver 3.1.7). No obstante señalan que todo lo referido a la distribución espacio-temporal del recurso es solamente des-

criptivo, puesto que los monitoreos realizados por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) no han sido acompañados por observaciones oceanográficas que permitan aclarar las relaciones entre las migraciones del crustáceo y las masas de agua.

Arana y Ziller (1990a) señalan para el área del Cañón del río Biobío una distribución diferencial por tallas para *P. monodon*. En la zona del norte del cañón encontraron individuos de ambos sexos de pequeña talla al centro del foco y los grandes en el borde de éste. En la zona sur del cañón encontraron las tallas máximas al centro del foco y los pequeños en la periferia, pero en ambas zonas las tallas medias mayores se encontraban en el borde del cañón. Durante las campañas del Proyecto EULA (Subproyecto 4), utilizando un "otter trawl" del tipo "semi-balloon", con mallas de trama de 40 mm, se observó juveniles y langostinos recién reclutados al bentos a profundidades de ca. 120 m en el área al sur del cañón, asociados a los tapices de *Thioploca*, y adultos en el área al norte del cañón (V.A. Gallardo com. personal, ver también Gallardo 1975 y 1977a,b).

En el área centro-sur de Chile, Bustos y Retamal (1985) observaron una migración batimétrica en la que, durante octubre y la segunda quincena de noviembre, los animales se concentraron entre 70 y 150 m de profundidad; en diciembre se encontraron entre 100-250 m, para luego reagruparse en enero, febrero y abril a 250-300 m. Posteriormente estos autores postulan el comienzo de una migración hacia aguas menos profundas, hasta alcanzar en septiembre una profundidad entre 70 y 150 m.

El último indicio de una distribución diferencial para el langostino colorado es dado por Bahamonde y Roa (1992) en el Foco de Achira. Estos autores reportan una expansión hacia el norte de la población siguiendo la isóbata de 100 y 150 m, alcanzando hasta los 35°23'S, lo cual significa un desplazamiento de 30 millas hacia

el norte con respecto a la información obtenida en el período 1979 a 1986. La distribución de la especie en esta área fue entre los 100 y 170 m de profundidad. Se observó, además, una estratificación latitudinal y batimétrica por talla, donde en la zona de expansión se encontró sólo ejemplares sobre los 32 mm LC, mientras que en la zona de distribución anteriormente conocida estos ejemplares se ubicaban a profundidades mayores de 190 m y los ejemplares de tallas menores estaban a menores profundidades.

Frente a las costas de Baja California, Blackburn (1977), por medio de investigaciones acústicas, registra para *P. planipes* variaciones en la biomasa pelágica, donde se encuentran principalmente los individuos de tallas menores de este crustáceo. Estas mediciones se hicieron de noche, ya que de día la mayor parte de la población se encuentra en el fondo. La biomasa varió a distintas profundidades pero presentó un promedio de 95 g/m². Según el autor esta variación de la biomasa no se debería a una migración activa desde el área, dado que este crustáceo no es un buen nadador y la comida, así como otros factores vitales, le es favorable en el área de estudio. En vista de esto, Blackburn (*op.cit.*) cree que la principal causa de variación de la biomasa pelágica sería la migración al bentos por parte de un grupo de la población.

Para *Munida subrugosa*, Bahamonde y Rodríguez (1985) registran una distribución batimétrica que varía con la estación del año. Esta especie migraría hacia aguas profundas luego de la muda y cópula (noviembre a marzo), para migrar hacia aguas someras a medida que se aproxima el período de eclosión de los huevos (octubre) (ver 3.1.7.).

Burd y Brinkhurst (1984) encontraron para *Munida quadrispina* de los fiordos de la Columbia Británica, una distribución de los adultos que varió en profundidad según la concentración de oxígeno del agua. Se reportó un

ascenso de estos ejemplares desde zonas profundas hacia áreas más someras a medida que ascendía la capa de mínima de oxígeno del fondo. Este comportamiento evita evidentemente la muerte por anoxia cuando la capacidad de soportar esta condición sobrepasa ciertos límites máximos.

2.3. Factores etológicos y ambientales que condicionan la distribución

Según Bahamonde *et al.* (1986) la abundancia y distribución de *P. monodon* puede ser influenciada por la dinámica de las AEES (Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales), de alta salinidad y bajo contenido de oxígeno, que se desplazan sobre la plataforma y talud superior. Otros autores, según Bahamonde *et al.* (*op.cit.*) sugieren que *P. monodon* habita fondos bajo la influencia de las AEES, sin embargo estos autores opinan que sería más lógico suponer que su asociación es con la zona adyacente a estas aguas y que sería la dinámica de las AEES la que induciría los movimientos en masa de la población de este crustáceo. Esta idea se fundamenta en antecedentes existentes sobre otros galateidos, i.e. *Munida quadrispina* (Burd & Brinkhurst 1984) y *P. planipes* (Quetin & Childress 1976), cuya distribución está relacionada con aguas oxígeno-deficientes de fiordos de la Columbia Británica y frente a Baja California, respectivamente. En ambos casos se pudo observar que, hasta cierto límite, existe una adaptación a las condiciones de bajo contenido de oxígeno en que habitan las especies.

Durante las campañas del Proyecto EULA al Golfo de Arauco, en una oportunidad (4 de diciembre 1990) se observó una cantidad significativa de peces (*Merluccius* sp.) en putrefacción a ca. 130 m de profundidad al sur del cañón del río Biobío. En la misma oportunidad se recolectó una cantidad significativa de caparzones vacíos de *P. monodon*, que también tenían olor putrefacto. Estas observaciones estarían indicando que los eventos de anoxia en los

fondos del área pueden ser tan súbitos como para no sólo afectar a poblaciones relativamente móviles como los elementos megafaunísticos, i.e., langostinos, sino que también a poblaciones mucho más móviles como peces.

Los fenómenos de mortandades masivas de peces son conocidos en este ecosistema marino (Falke 1950, Ahumada y Arcos 1976, Chuecas *et al.* 1988), pero no han sido descritos, por lo menos en Chile, para ambientes sublitorales. Brongersma-Sanders (1957) hace una revisión mundial de la literatura relativa al problema de las mortandades masivas por diversas causas y, precisamente, sugiere que no es cierto que todos los vertebrados que mueren flotan, sino que muchos permanecen en el fondo del mar.

En *P. planipes* se observó una capacidad de regulación del consumo de oxígeno aun a bajas concentraciones de oxígeno ambiental. Esta capacidad también se observa en *P. monodon* (Enríquez y Gallardo en prep.).

Williams (1980) observó para *Munida gregaria* de Nueva Zelandia que la distribución diferencial en la columna de agua y en el fondo, similar a la que ocurre con *P. planipes*, se relaciona con la densidad del cuerpo de los animales, siendo los individuos que se encuentran en el fondo, más densos, más calcificados y presentan menos setas en su cuerpo que aquellos que habitan en la columna de agua. Esta diferencia no se observa en *P. planipes*, donde tanto los individuos que viven en el fondo como los que habitan la columna de agua son similares morfológicamente (Boyd 1967 *vide* Williams 1980).

Williams (*op.cit.*) propone que la permanencia en la columna de agua aun después de haber metamorfoseado, conducta que entre los Galatheidae sólo se observa en *Pleuroncodes planipes* y *Munida gregaria*, sería una estrategia que permitiría disminuir la pérdida de larvas maximizando la cantidad de individuos que se

asientan en el fondo. Esto se logra ya que los individuos post-metamórficos tienen un poder de natación mayor que los estadios larvales, siendo menor la probabilidad de que sean arrastrados lejos de la costa donde no encontrarían sustratos adecuados para asentarse. De este modo pueden nadar hacia aguas someras y buscar el sedimento adecuado para su paso al hábitat bentónico.

3. CICLO DE VIDA

3.1. Reproducción

3.1.1. Sexualidad

Hasta el momento no se ha registrado casos de hermafroditismo o protandrismo. Tanto *P. monodon* como *C. johni* tienen sexos separados con un claro dimorfismo sexual. Entre los animales de tallas menores, los machos presentan el primer y segundo par de pleópodos adaptados como órganos copuladores y las hembras carecen de éstos. En los animales de tallas mayores, además de este carácter inconfundible, se presenta en los machos un robustecimiento de las quelas (primer par de patas) y además logran tallas mayores. Además, el poro genital de las hembras se ubica en la coxa del tercer par de pereopodos, y en los machos en la coxa del quinto par.

3.1.2. Madurez

Por convención la talla de primera madurez sexual se estima como la longitud cefalotorácica (LC) expresada en milímetros en la que el 50% de las hembras están portando huevos (hembras ovíferas) (Bustos y Retamal 1985). Según estos autores, trabajando en la zona centro-sur de Chile sobre individuos de *P. monodon*, esta talla fue de 21 mm. Esto fue corroborado con datos de laboratorio, donde las hembras ovíferas más pequeñas observadas tenían entre 16-17 mm LC.

En la misma zona y para la misma especie, Palma y Arana (1990) encontraron que la hembra ovífera más pequeña poseía 11,5 mm LC, y una talla de primera madurez sexual que variaba entre 22,8-30,7 mm LC. Según Arana (1990) esta talla fue de 25,6 mm LC en la zona de la VIII Región, área de la pesquería de *P. monodon*.

En el norte de Chile (Bahía de Mejillones), y para esta misma especie, Gutiérrez y Zúñiga (1977) informan que las hembras ovíferas más pequeñas encontradas poseían 19 mm LC, con una frecuencia máxima promedio de 27 mm, pero no presentan resultados sobre la talla de primera madurez sexual.

Alegría *et al.* (1963) trabajando con ejemplares de *C. johni* colectados desde el Mercado Central de Santiago, encuentran hembras ovíferas desde una LC de 31 mm, con un máximo de 40 mm. Mientras que Bahamonde *et al.* (1984) para la misma especie han reportado una talla mínima de extrusión de huevos en hembras de 25 mm LC.

Una talla de primera madurez sexual igual a 13,5 mm de LC, y de 11 mm para la hembra más pequeña observada portando huevos, fueron observadas por Rodríguez y Bahamonde (1986) en el "langostino de los canales", *Munida subrugosa*.

3.1.3. Modalidad de cruce

No se encuentran datos en la bibliografía respecto de la modalidad de cruce, pero se supone que ésta es al azar (*random mating*), desconociéndose la cantidad de veces que la hembra pueda ser fecundada en una misma oportunidad, es decir, si es monógama, polígama o promiscua.

3.1.4. Fertilización

Se sabe que para los braquiuros la fecundación es interna, y para el resto de los decápodos la fertilización ocurre al momento de la puesta de

los huevos (Barnes 1984). Se cree que el macho de los galateidos entrega a la hembra un espermátforo cuando ésta recién ha mudado por lo que su exosqueleto está blando (Arana 1990) y puede que ocurra una introducción de este espermátforo al abdomen de la hembra o que sea guardado hasta el momento de la extrusión de los huevos. Sobre esto último no existen antecedentes.

La muda que antecede a la cópula ocurre a fines de verano y comienzos de otoño (Arana *op.cit.*), la cópula ocurre por el mes de abril y la siguiente muda de las hembras sería luego de la liberación de las larvas, entre octubre y noviembre (ver 3.5. Crecimiento). Este ciclo reproductivo se basa en la observación de la frecuencia de mudas diferencial por tallas establecidos por Bustos *et al.* (1982) y Arana (*op.cit.*), quienes concluyen que individuos que han superado una cierta talla (16,0 y 25,6 mm LC, respectivamente para cada autor) mudan con menor frecuencia.

3.1.5. Fecundidad

Se conocen relaciones de la fecundidad con el tamaño de la hembra, principalmente para el "langostino colorado" (*P. monodon*). Bustos y Retamal (1985) trabajando sobre esta especie en la zona centro-sur de Chile encontraron la siguiente relación:

$$NH = 0,010 \times LC^{4,02}$$

donde, NH: número de huevos portados, LC: longitud cefalotorácica expresada en mm.

Palma y Arana (1990) trabajando en la misma zona y con la misma especie encontraron la expresión:

$$NH = 0,015 \times Lc^{3,844}$$

Esta ecuación (muy similar a la de Bustos y Retamal *op.cit.*) fue obtenida a partir de hembras de entre 22-44 mm LC portando entre

1.808-33.966 huevos cada una. Encontraron una gran variabilidad en el número de huevos portados por hembras de igual talla, con un aporte promedio de 6.122 crías por cada hembra, donde las hembras entre 25-29 mm de LC habrían contribuido con un 55% de las crías.

Estos mismos autores indican que *P. monodon* y *C. johni* tienen una alta tasa de fecundidad comparada con las demás especies de la familia Galatheidae. Por ejemplo, *C. johni* según Alegría *et.al.* (1963) tendría una fecundidad que varía con la talla y es de 3.400 a 6.900 huevos de diámetro medio de 0,621 mm para hembras de entre 31 y 40 mm LC; por otro lado cada hembra de *Munidopsis barrerae* de LC entre 16,5-19,5 mm porta entre 64-148 huevos, de diámetro entre 0,95-1,4 mm. Este diámetro es mayor que el observado para *P. monodon* (ver 3.1.8.), lo cual corroboraría la existencia de una relación inversa entre la fecundidad y el tamaño de los huevos.

Gutiérrez y Zúñiga (1977) en Bahía de Mejillones encontraron para hembras de *P. monodon* de entre 30-35 mm LC una cantidad promedio de 9.000 huevos, cantidad levemente inferior a la encontrada para la misma especie en la zona centro-sur de Chile, y para lo cual no hay una explicación inmediata.

3.1.6. Desove

Debemos decir respecto del desove que no se ha observado una definición clara de qué entienden por este término los diferentes autores. Quizás sea más adecuado hablar de un período de reproducción, el cual incluye la fertilización, la portación de huevos y, finalmente, la liberación o eclosión de las larvas.

Bustos y Retamal (1985) encontraron para *P. monodon* en la zona centro-sur de Chile una talla de primer desove (= extrusión) de 25,8 mm LC obtenida entre abril y septiembre. Esta es la talla media de la distribución, calculada en base

al porcentaje acumulado de hembras ovíferas (Mejías *et al.* 1973 *fide* Bustos y Retamal *op.cit.*). Además encontraron un período anual de desove (= eclosión) entre octubre y diciembre.

Bustos *et al.* (1982) encontraron, para esta misma especie, en el área de Punta Achira una talla de primer desove (=extrusión) de 25,7 mm LC (muy parecida a la de los autores anteriores), evento que se inicia en marzo, con un "peak" entre mayo y junio y la eclosión de las larvas entre septiembre y noviembre.

Palma y Arana (1990) encontraron que en la zona centro-sur de Chile las hembras de *P. monodon* presentan un período de portación de huevos principalmente concentrado entre mayo y fines de octubre, con la aparición de las primeras larvas de este crustáceo en la columna de agua desde junio hasta octubre, en que no se observaron más hembras ovíferas.

En el norte de Chile, Gutiérrez y Zúñiga (1977) observaron cuatro épocas de postura (= portación) anuales en *P. monodon*, con la más significativa entre junio y julio.

Respecto al ciclo reproductivo, Arana (1990) indica que el macho muda primero que la hembra, la que entraría en este proceso cuando el macho ha endurecido su caparazón. Luego tendría lugar la cópula cuando la hembra tiene aún el exosqueleto blando. Esta muda ocurriría a fines de verano y comienzos de otoño y el apareamiento sería en abril.

Bahamonde *et al.* (1984) reportaron una época de desove (=extrusión) para *Cervimunida johni* entre mayo y diciembre con porcentajes mayores al 50% entre julio y noviembre, encontrando una talla mínima de desove (=extrusión) de 25 mm LC.

Sobre la base de datos recopilados en muestreos realizados en el sur de Chile (XII Región), Bahamonde y Rodríguez (1985) señalan las

siguientes etapas para el ciclo reproductivo de *Munida subrugosa*: muda, cópula y desove (=extrusión): desde noviembre a marzo; portación de huevos: desde abril a noviembre; eclosión de huevos: desde octubre a diciembre. Estos autores finalmente señalan que estos períodos pueden sufrir variaciones espacio-temporales, ya que el proceso reproductivo está relacionado estrechamente con la temperatura del medio.

En el caso de *P. planipes*, Boyd (1960) encontró hembras ovíferas desde diciembre a marzo, con una estación reproductiva desde noviembre a abril. En la columna de agua se encontraron larvas de todos los estadios desde enero a julio. Longhurst (1968a y b) establece el período de desove (= extrusión) en los tres meses de invierno, especialmente en los tres primeros meses del año (invierno del hemisferio norte).

3.1.7. Areas de desove

Este proceso natural ocurriría para *P. monodon* (Bustos *et al.* 1982) en la plataforma continental, para lo cual los animales migran desde las profundidades, no habiendo estratificación por sexo desde abril a octubre, que es cuando existe actividad reproductiva y tiende a mantenerse la proporción sexual en 1:1.

Arana y Culquichicon (1990) encontraron que *P. monodon* exhibe una migración asociada al ciclo reproductivo que va desde el estrato 225-324 m al de 75-224 m de profundidad. Peñailillo y Henríquez (1990b) proponen una migración batimétrica de las hembras ovíferas de esta misma especie en el área centro-sur del país, donde en marzo comienzan a aparecer hembras ovíferas entre los 250-300 m de profundidad. En abril el 40% de la población de hembras se encontró portando huevos y en mayo la población se había expandido entre los 150-300 m. En junio, julio y agosto las hembras ovíferas se mantuvieron entre los 100-150 m con porcentajes totales que oscilan entre 30-90%. Luego co-

mienzan un proceso de profundización, para llegar a 200 m en septiembre y en octubre distribuirse entre 150-300 m, con un 85% de hembras ovíferas. Este es el momento cuando comienza el período de liberación de larvas, el cual precede a la muda.

Longhurst (1968a,b) indica que la cópula de *P. planipes* ocurre principalmente en unos pocos centros sobre la plataforma continental frente a Baja California, correspondiendo estos núcleos a centros de distribución de adultos. Luego, según Longhurst (1968b), habría un transporte de los estadios larvales finales costa afuera.

Munida subrugosa se ha capturado normalmente entre 11-180 m de profundidad en la zona sur de Chile. Rodríguez y Bahamonde (1986) piensan que en este estrato los individuos copulan y mudan entre noviembre y febrero para luego migrar a profundidades mayores. Al comenzar la eclosión entre octubre y enero, ascienden hacia aguas menos profundas.

3.1.8. Huevos

El estudio del desarrollo del embrión y del huevo que lo contiene se ha hecho de acuerdo a varias escalas que consideran aspectos morfológicos de la célula germinal. Fagetti (1960) estudiando el desarrollo larval del "langostino amarillo" (*C. johni*) estableció una escala de desarrollo en base a la coloración, forma y tamaño del huevo. Para el "langostino colorado" (*P. monodon*) Bustos *et al.* (1982) y Bustos y Retamal (1985) establecieron escalas en base a la homogeneidad del vitelo y coloración del huevo. No obstante, la escala que considera una mayor cantidad de aspectos es la de Palma y Arana (1990), la cual considera color, estado del vitelo, estructuras embrionales visibles y tamaño del huevo. Esta escala es la siguiente:

Estado 1: huevo color naranja pálido, totalmente inmaduro, con el vitelo distribuido homogéneamente sin estructuras ni células di-

ferenciadas. Diámetro promedio del huevo 0,545 +/- 0,043 mm.

Estado 2: huevo color naranja brillante, vitelo oscuro y granuloso que ocupa la mayor parte del volumen interior del huevo. En este estado comienza la diferenciación celular. Diámetro promedio del huevo 0,590 +/- 0,042 mm.

Estado 3: huevo color naranja oscuro y opaco. Se observa el inicio del desarrollo del embrión, esbozo de los glóbulos oculares que son alargados, presentando en su extremo distal una línea oscura que es el comienzo de la pigmentación ocular. Diámetro promedio del huevo 0,620 +/- 0,039 mm.

Estado 4: huevo color café oscuro. Embrión totalmente desarrollado, globos oculares grandes y ligeramente alargados con fuerte pigmentación negra. Se observan algunos cromatóforos rojizos en el dorso del abdomen. Diámetro promedio del huevo 0,687 +/- 0,066 mm.

Según estos autores el incremento del tamaño del huevo (aunque se sobreponen los extremos de los intervalos observados) sería debido al proceso de división celular y formación del embrión en el interior del huevo.

Según Bustos y Retamal (1985) el período de desarrollo embrionario duraría aproximadamente seis meses (desde abril a septiembre) de cada año, por su parte Palma y Arana (1990) estiman la duración del desarrollo embrional entre 90 y 120 días (3-4 meses). Considerando el comienzo de la portación de huevos para abril-mayo, las primeras larvas eclosionarían a comienzos de invierno (junio), momento en el cual aparecerían por primera vez estadios larvales en el plancton.

Según Bustos *et al.* (1982) la época de desove (= extrusión) comienza en marzo y la eclosión de las primeras larvas sería en septiembre-noviembre (6-8 meses).

3.2. Historia larval

3.2.1. Etapas de la vida larval y juvenil

Las larvas de *P. monodon*, como las de los demás galateidos, son mero-planctónicas alimentándose de microalgas y otros organismos que filtran del agua circundante. A partir de estudios de laboratorio, Fagetti y Campodónico (1971) encontraron que una alimentación basada sólo en microalgas produce una muerte prematura en los primeros estadios larvales, lo que demostraría la necesidad de una alimentación mixta.

Según las observaciones de Fagetti y Campodónico (*op.cit.*) el desarrollo larval del langostino colorado pasaría por ocho estadios y siete mudas, incluyendo cinco estadios larvales y el cuarto dividido en cuatro subestadios. El desarrollo larval efectuado en condiciones de laboratorio a 15°C demoró 55 días y produjo sólo pocos animales en el estadio final (V). En cambio a 20°C las larvas no pasaron por el último estadio (V) y requirieron de 48,3 días para su desarrollo (Fig. 5).

Bustos *et al.* (1982) obtuvieron estadios larvales diferentes para esta misma especie. Estas se presentan en las antenas, anténulas, maxila y telson, todo lo cual puede ser explicado por las diferentes condiciones abióticas (t° y salinidad) prevalecientes en ambas experiencias. Además, faltaría uno de los estadios larvales de Fagetti y Campodónico (1971), obteniéndose finalmente 10 zoeas y 1 megalopa. Se observó que los juveniles llegaron a medir 6 mm LC a los seis meses de edad, y 11 mm LC a los 10-12 meses de vida (Fig. 6). Fagetti (1960) había descrito el primer estadio larval del "langostino amarillo" (*C. johni*) y Rayner (1935 *fide* Fagetti y Campodónico *op.cit.*) había descrito cinco estadios larvales desde el plancton de las especies australes de nuestro país: *Munida gregaria* y *M. subrugosa*.

Las principales diferencias entre estos tres taxa están en las espinas laterales posteriores del

cefalotórax, las cuales son cortas en *Munida* sp., alcanzan sólo hasta el tercer segmento abdominal; en *P. monodon* son de mediana longitud, alcanzan hasta el cuarto segmento abdominal; y en *C. johni* son largas, alcanzan hasta el quinto segmento abdominal. Además, la denticulación de la rama furcal, del rostro y de la antena es más pronunciada en *C. johni*, intermedia en *P. monodon* y reducida en *Munida* sp.

Dentro de la familia Galatheidae, la especie más cercana a *P. monodon* es *P. planipes*, especie del hemisferio norte. *P. planipes* habita aguas tropicales y su larva fue descrita por Boyd (1960). Estas especies son muy similares tanto en sus estadios larvales como adultos. Las pequeñas diferencias radican, para todos los estadios, en la espinulación del rostro, antena y denticulación del telson (Fig. 7).

El cuidado parental es muy marcado durante el desarrollo embrional o período de portación de huevos de *P. monodon*. Durante este período se observó en el laboratorio un gran cuidado por mantener una buena circulación de agua entre los huevos por parte de la madre, la cual con el quinto par de pereopodos manipula la masa de huevos y realiza movimientos que asemejan caricias (S. Enríquez com. personal). Luego de eclosionadas las larvas, las hembras se desasocian totalmente de sus crías.

3.3. Historia adulta

3.3.1. Longevidad

Bustos y Retamal (1985) en el área centro-sur de Chile encontraron ejemplares de *P. monodon* de aproximadamente 45,6 mm y 49 mm LC de talla máxima para machos y hembras, respectivamente. Arana (1990) para esta especie y área, encuentra un tamaño máximo de 52,75 mm e indicó que la máxima longevidad de estos animales sería de 12,3 años de edad. Rodríguez y Bahamonde (1986) sugieren que la duración máxima del "langostino de los canales" (*Munida*

subrugosa) no pasaría de los 7-8 años con una longitud total máxima de 65-70 mm. Esto coincide con lo conocido para otros miembros de la familia (Burd y Brinkhurst 1984), i.e.: *Munida quadrispina* que alcanza una talla máxima de 70 mm de LC, lo mismo que *M. gregaria* (Williams 1973 fide Rodríguez y Bahamonde *op.cit.*) y *P. planipes* (Boyd 1967 fide Rodríguez y Bahamonde *op. cit.*).

3.3.2. Resistencia a la manipulación ("hardiness")

Es notable la resistencia de *P. monodon* a la manipulación y maltrato físico. Individuos que, luego de arrastres sobre el fondo, han permanecido en la red de pesca por períodos largos de tiempo, pueden aún escapar y nadar vigorosamente, o ser recuperados y mantenidos en acuarios por largos períodos. Es por lo tanto un material ideal de organismo bentónico profundo para la experimentación. Enríquez y Gallardo (en prep.) realizaron mediciones de consumo de oxígeno, para lo cual fue preciso transportar individuos adultos y juveniles dentro de una caja térmica de plástico con 30 litros de agua desde Concepción (VIII Región) hasta Valdivia (X Región), es decir, por ca. 500 km y ca. 8 horas de viaje, al cabo de las cuales ningún individuo pereció.

3.3.3. Fauna acompañante y competidores

Arana y Ziller (1990a) en el área de la VII y VIII regiones de Chile encontraron 48 especies como fauna acompañante de *P. monodon*, principalmente peces como la merluza común (*Merluccius gayi*), el "blanquillo" (*Prolatilus jugularis*), el "congrío negro" (*Genypterus maculatus*), el "lenguado de ojo chico" (*Paralichthys microps*) y el "lenguado de ojo grande" (*Hippoglossina macrops*). También hay algunos crustáceos como la "centolla falsa" (*Libinia clava*), la "jaiba limón" (*Cancer porteri*) y la "jaiba paco" (*Mursia gaudichaudi*).

Según Gallardo *et al.* (1980), *P. monodon* adulto es principalmente un filtrador secundario, es decir levanta partículas sedimentadas para luego filtrarlas, por lo que competiría con otras especies de hábitos alimentarios similares, principalmente otros crustáceos decápodos. Junto con este material, *P. monodon* puede ingerir tricomas de bacterias filamentosas existentes en el fondo (*Thioploca* spp.), restos de los cuales se ha observado en el contenido gástrico de esta especie. En acuarios se ha observado, sin embargo, que también puede alimentarse de carne fresca de bivalvos y de individuos muertos de su misma especie, todo lo cual indica que competiría con otros carroñeros de la comunidad bentónica.

En pescas de investigación de *P. planipes* se ha encontrado gran cantidad de peces (Blackburn 1977), pero el más abundante es la anchoveta (*Engraulis mordax* Girard), la cual también es un filtrador, por lo que podrían estar compitiendo.

3.3.4. Depredadores

P. monodon tiene varios depredadores, entre los cuales destacan la "merluza común" (*Merluccius gayi*), el "lenguado de ojo grande" (*Hippoglossina macrops*), el "congrío negro" (*Genypterus maculatus*) y el "jurel" (*Trachurus murphy*), también se mencionan las "rayas" (*Raja flavirostris* y *Bathyraxa* sp), los tiburones de profundidad (*Aculeola nigra* y *Centroscyllium nigrum*), el "peje rata" (*Coelorhynchus aconcagua*) y el "besugo" (*Epigonus crassicaudus*) (Arancibia *et al.* 1986). *Cervimunida johni* fue descrita por Porter en 1903 sobre especímenes encontrados en el contenido estomacal de un "congrío negro" capturado en Coquimbo, por lo que estas relaciones de depredación podrían ser válidas también para ésta y otras especies de galateidos.

Enríquez y Bahamonde (1964), estudiando el contenido gástrico del congrío negro (*Genypterus maculatus* Tschudi) en el área en-

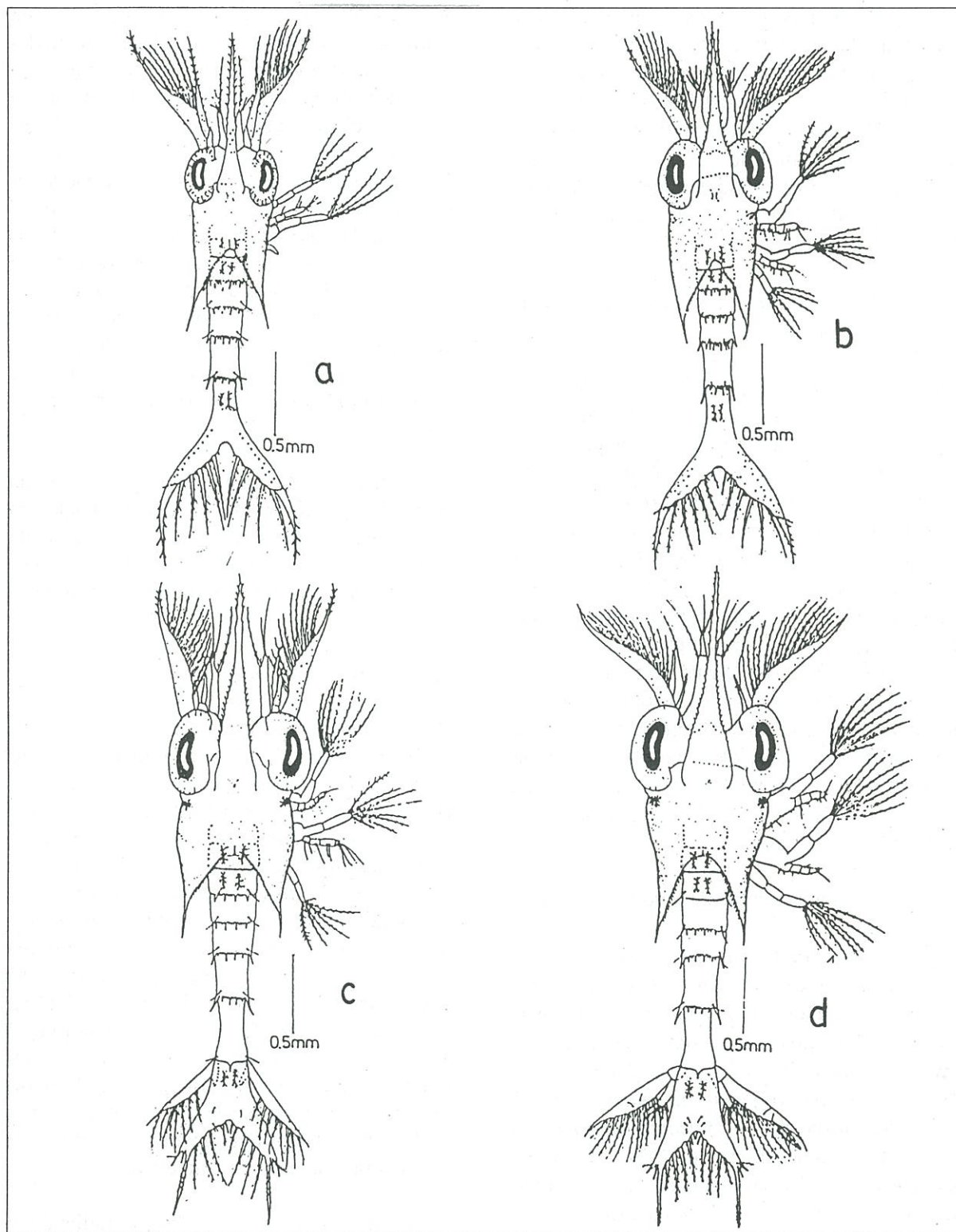


Fig. 5. Estadios larvales de *P. monodon*: (a) Estadio I, (b) Estadio II, (c) Estadio III, (d) Estadio IV (tomado de Fagetti y Campodónico 1971).

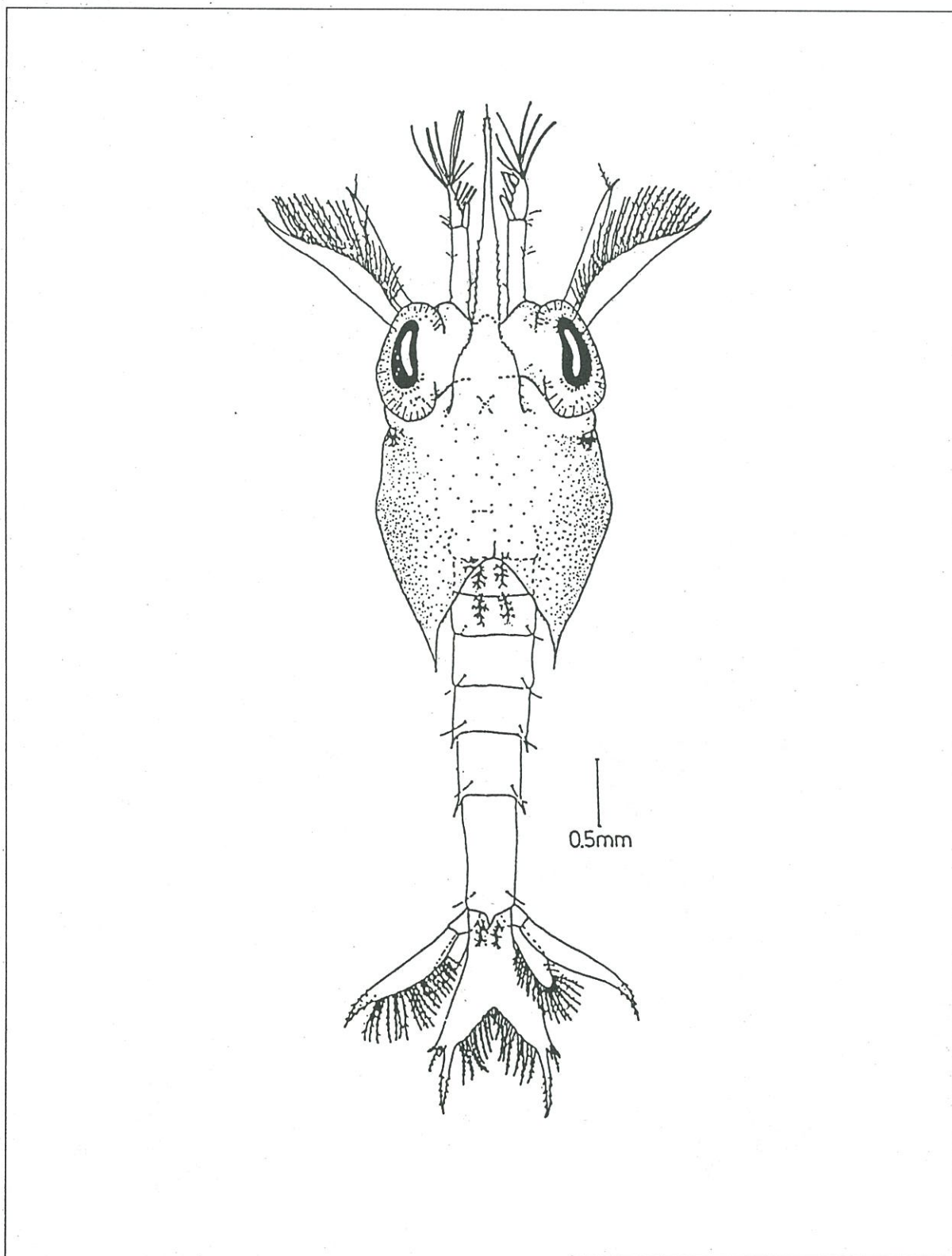


Fig. 5. (Continuación) Estadio V (tomado de Fagetti y Campodónico 1971).

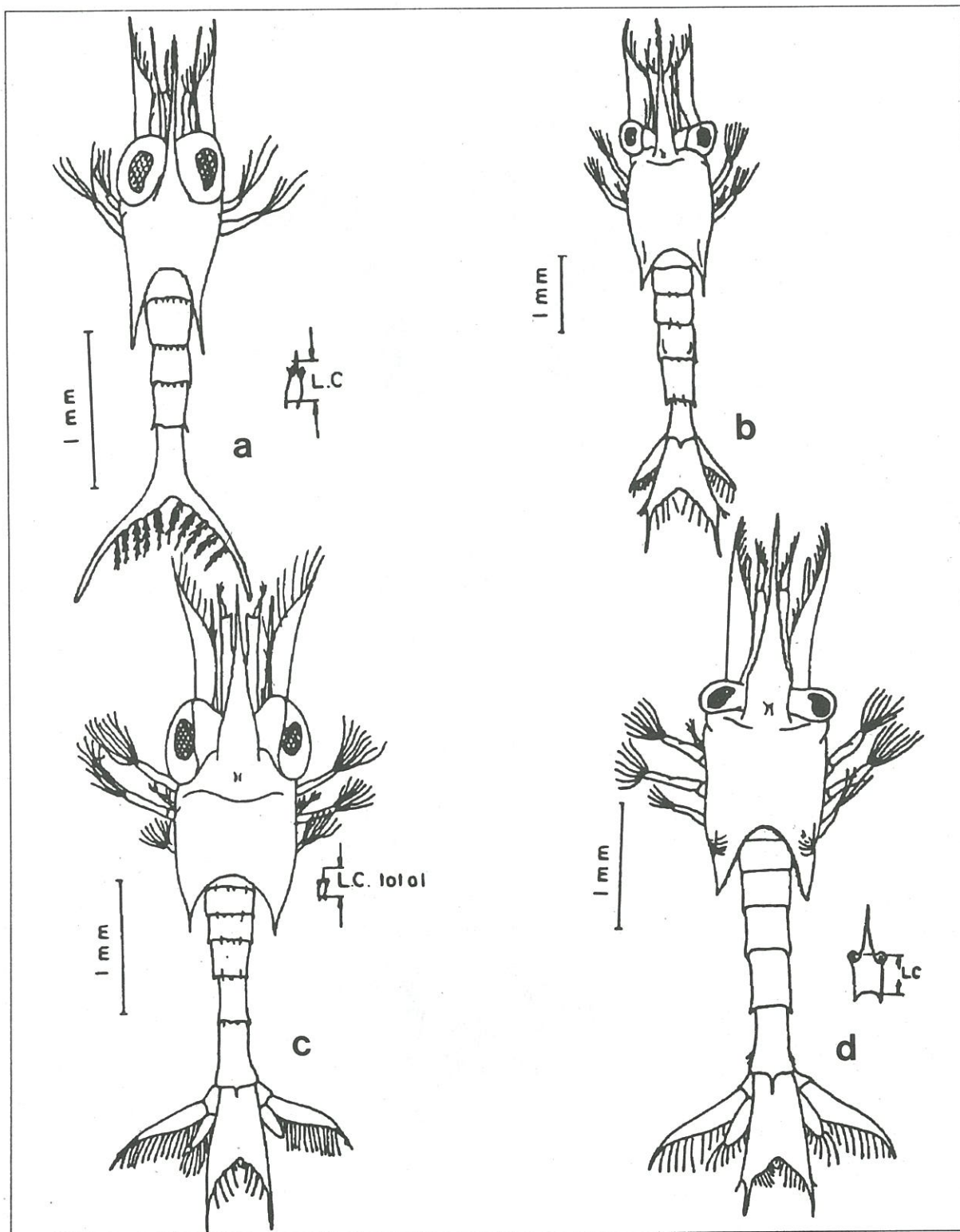


Fig. 6. Estadios larvales de *P. monodon*: (a) Zoea I, (b) Zoea III, (c) Zoea V, (d) Zoea VII (tomado de Bustos et al. 1982).

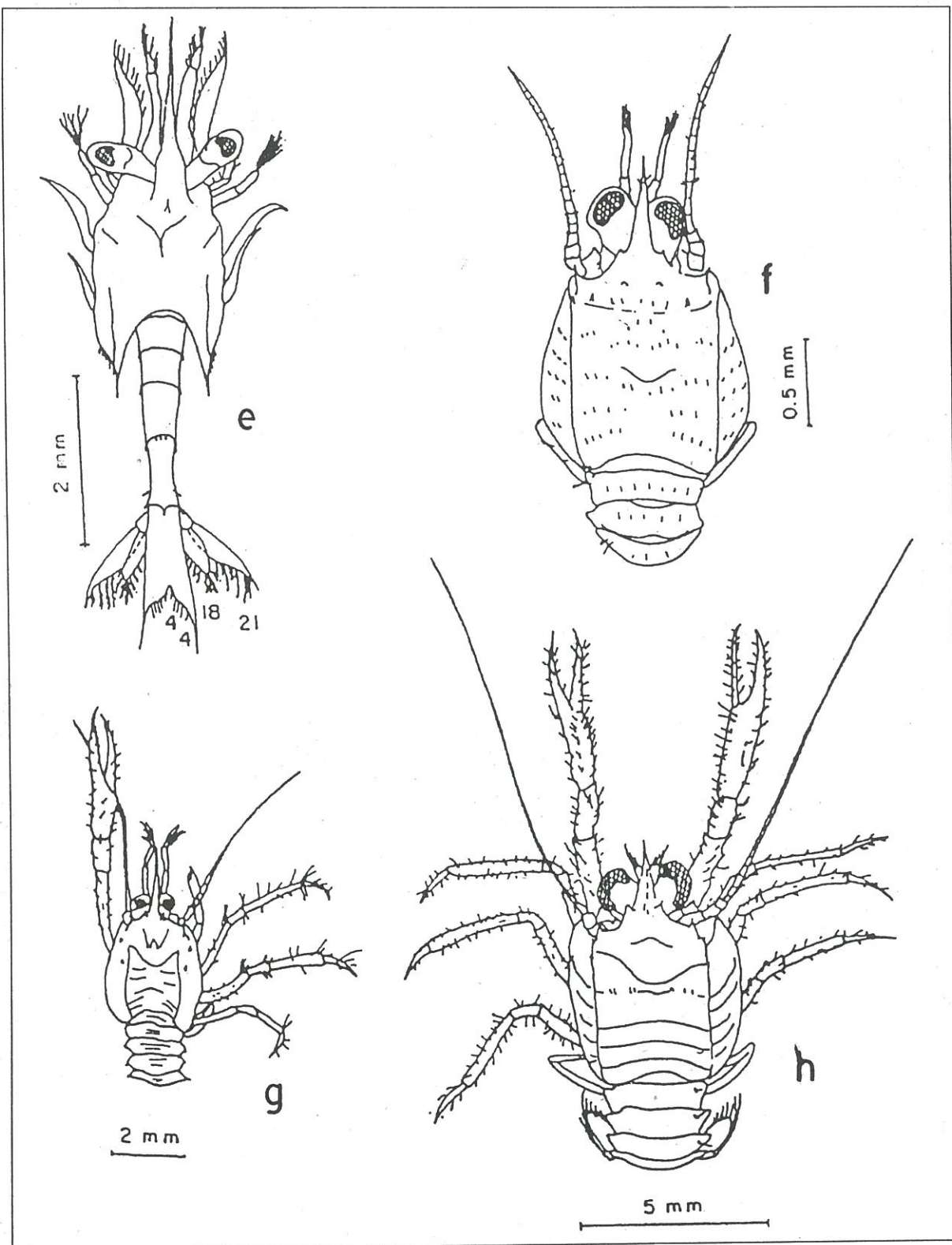


Fig. 6. (Continuación) (e) Zoea IX, (f) Megalopa, (g) Primer cangrejo, (h) Juvenil (tomado de Bustos *et al.* 1982).

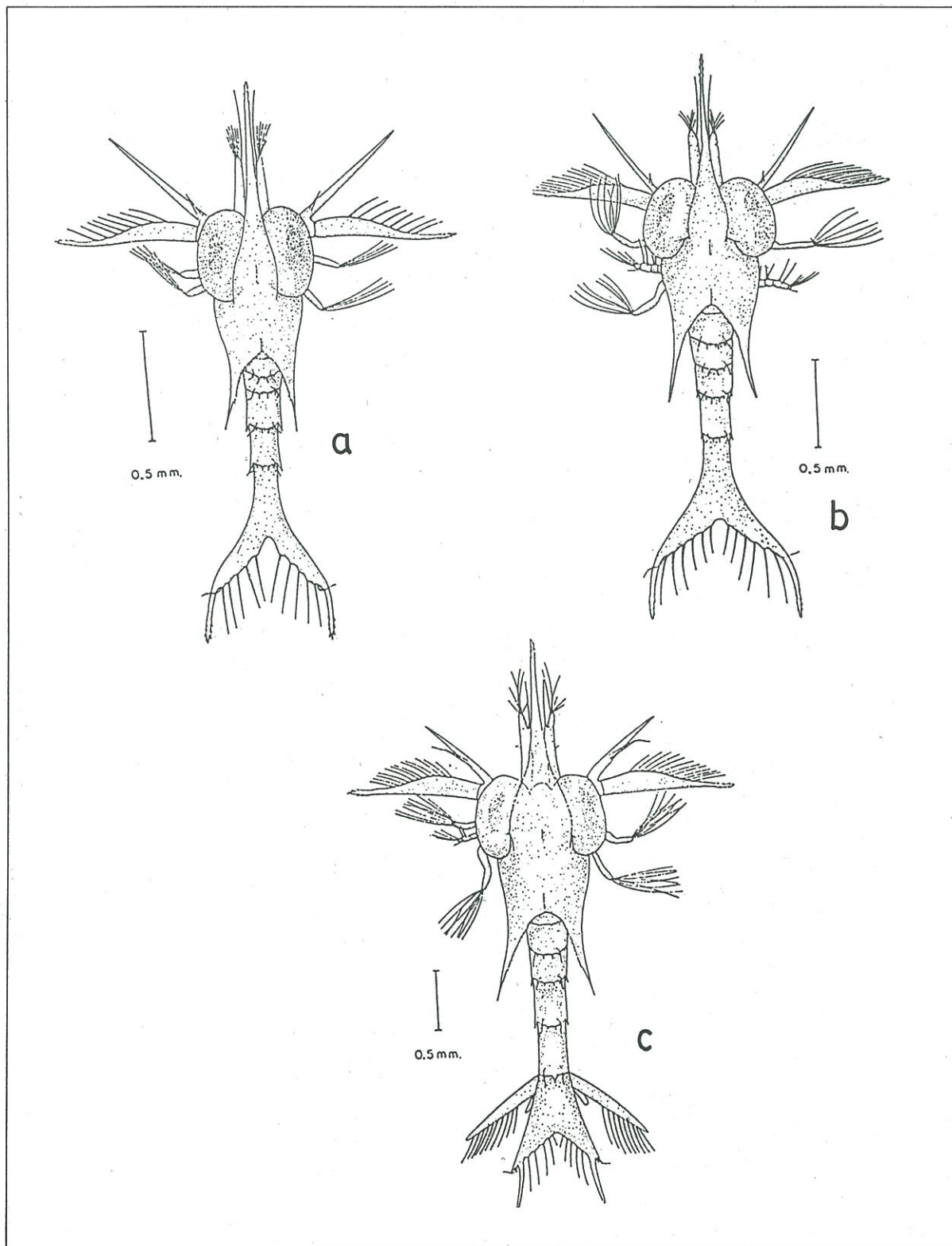


Fig. 7. Estadios larvales de *P. planipes*: (a) Estadio I, (b) Estadio II, (c) Estadio III (tomado de Boyd 1960).

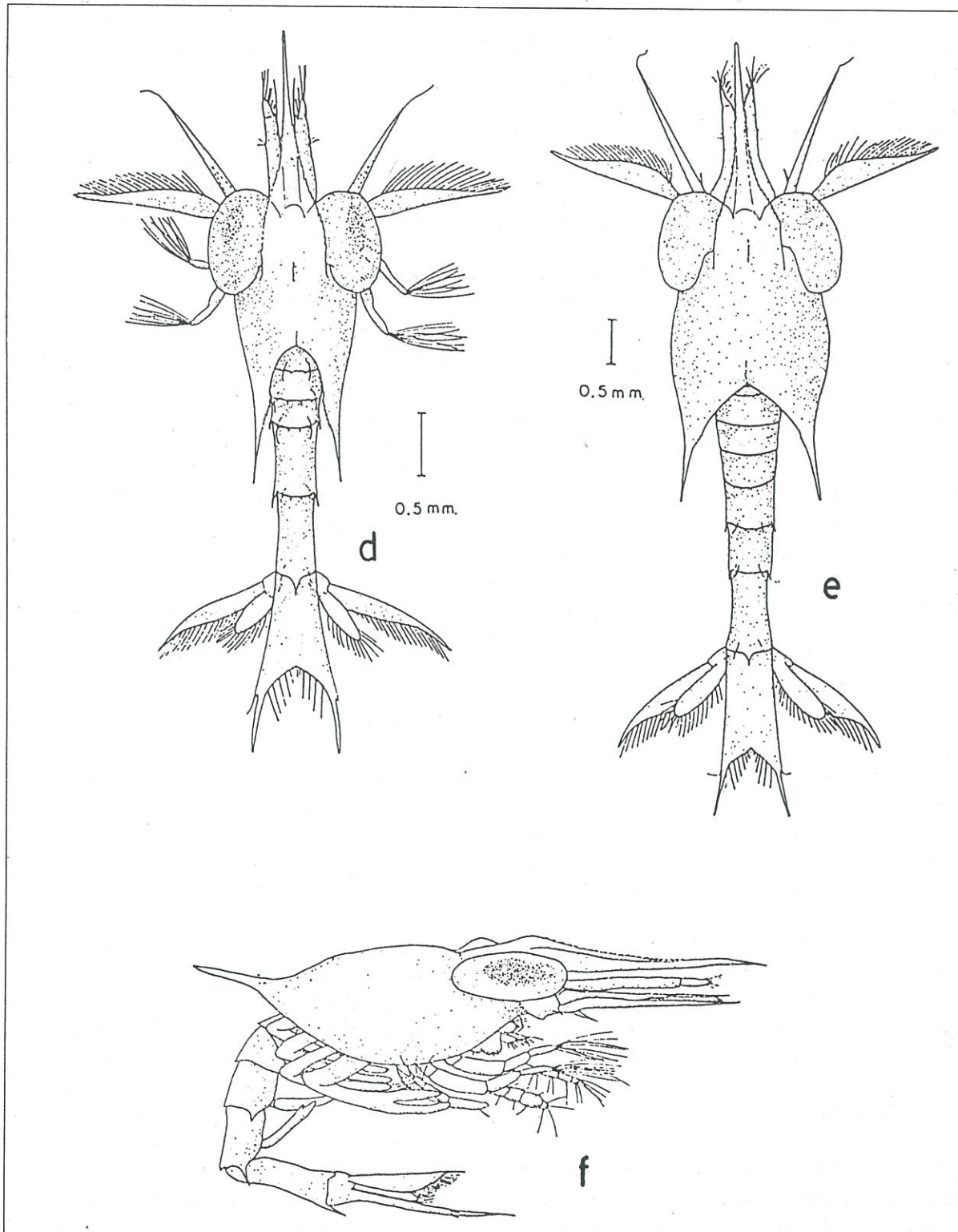


Fig. 7: (Continuación). (d) Estadio IV, (e) Estadio V (vista dorsal), (f) Estadio V (vista lateral) (tomado de Boyd 1960).

tre San Antonio y Constitución, encuentran que *Pleuroncodes monodon* constituye el ítem más importante de todo el contenido gástrico de este pez con un 75% sobre el total de estómagos con contenido, y además forma parte de su alimento durante prácticamente todo el año.

Por su lado *P. planipes* es depredado por varios peces como el "atún de aleta amarilla" (*Neothunnus albacares*), especies de los géneros *Thunnus*, *Katsuwonus*, *Coryphaena*, *Seriola*; algunas aves como *Larus*, *Phalacrocorax* y *Pelecanus* (Longhurst 1968a); algunos mamíferos como delfines, leones de mar y la ballena gris (*Eschrichtius gibbosus*) (Matthews 1932 *fide* Smith *et al.* 1975); e incluso tortugas marinas (Longhurst *et al.* 1967). Smith *et al.* (*op.cit.*) sobre la base de estimaciones de consumo de oxígeno del "atún de cola azul" (*Thunnus thynnus*), y el aporte calórico promedio de *P. planipes*, calcula que este pez debería comer 914 individuos por día de este invertebrado para mantenerse activo.

El "langostino de los canales" (*Munida subrugosa*) tiene varios depredadores (aproximadamente 27 especies), entre los que se mencionan la "centolla" (*Lithodes antarcticus*), el "pulpo" (*Octopus* sp.), "rayas y tiburones" (*Raja* sp. y *Schroederichtys chilensis*), el "pejegallo" (*Callorhynchus callorhynchus*), y peces como *Notothenia magellanica*, *Thyrstites atun*, aves como *Phalacrocorax* sp., y mamíferos como *Arctocephalus* sp. y *Otaria* sp. (Rodríguez y Bahamonde, 1986). Longhurst (1968a) sugiere que *M. gregaria* y *M. subrugosa* tenían una gran importancia en la alimentación de cetáceos en la época de explotación comercial de las ballenas "franca", "jorobada", "boba" y "azul".

3.3.5. Parásitos y epizoos

Enríquez y Gallardo (en prep.) registran el hallazgo de *Glyptonobdella antarctica* Sawyer y White 1969 (Piscicolidae), una nueva especie de hirudíneo para Chile, sobre *P. monodon*. *G. antarctica* había sido registrada previamente

sólo sobre el isópodo antártico *Glyptonotus antarcticus* de las Islas Orcadas del Sur (Sawyer y White 1969).

Bahamonde y Rodríguez (1985) mencionan que *Munida subrugosa*, al igual que otros decápodos, puede portar sobre su exosqueleto una fauna epizoótica variable que puede contener poliquetos serpúlidos. Rayner (1935 *fide* Bahamonde y Rodríguez *op.cit.*) además de encontrar serpúlidos registra *Alcyonidium* sp. (Bryozoa) para este mismo crustáceo en las islas Malvinas. Richardson (*fide* Bahamonde y Rodríguez *op.cit.*) cita al parásito *Pseudione galacanthae* sobre individuos de *M. subrugosa* capturados frente a la costa oriental de Tierra del Fuego. Este mismo parásito se reporta sobre ejemplares de la misma especie capturados en la XII Región de Chile por Bahamonde y Rodríguez (*op.cit.*). Estos autores señalan que *P. galacanthae* es fácil de detectar ya que produce una deformación en el cefalotórax de los animales. *P. galacanthae* ha sido encontrado también en *Munida quadrispina*.

3.4. Alimentación

Se carece de información sobre la alimentación de los estadios larvales de *P. monodon* y *C. johni*, así como también de los demás galateidos capturados en Chile. Presumiblemente esta debe ser predominantemente por filtración de microalgas y otros organismos planctónicos. Tampoco se conoce la nutrición de los estadios recién asentados al fondo, aunque se presume que alguna ventaja nutricional se derivaría de la calidad del sustrato o sistema bentónico sobre el cual se asentarían preferentemente, *i.e.* los "tapices" de *Thioploca* spp. Como ya se ha dicho los adultos son filtradores secundarios de partículas resuspendidas del sustrato. Estos además pueden ingerir en cautividad trozos de carne de bivalvos, peces e incluso hay un alto grado de canibalismo entre individuos mantenidos en acuarios (Enríquez com. personal). Bahamonde y Rodríguez (1985) señalan que en

general los galateidos de hábitos bentodemersales se presentan sobre fondos de abundante contenido orgánico, donde capturan su alimento por medio de sus piezas bucales, las cuales producen corrientes de agua que llevan el alimento hacia la boca, donde es retenido por estas mismas piezas.

P. monodon habita fangos verdes (Gallardo 1963) o fangos reducidos con una ligera capa amarillenta superficial (Gallardo 1975, 1977a, 1977b), en general con alto contenido orgánico. Gallardo *et al.* (1980) registran en el contenido estomacal de este langostino restos del anfípodo ampeliscido *Ampelisca araucana*, zoeas y huevos de crustáceos, diatomeas (*Chaetoceros*, *Biddulphia*, *Synedra*, *Coscinodiscus* y *Thalassiosira*), foraminíferos y filamentos bacterianos, abundante detritus orgánico y escamas de peces.

Blackburn (1977) indica que *P. planipes* es un herbívoro facultativo y que se presenta principalmente en las áreas de surgencia. Esto implica que es un filtrador en su etapa pelágica, pero no se tiene información acerca de su alimentación en el fondo. Longhurst *et al.* (1967) informan de una gran variedad de microalgas que integran la dieta de *P. planipes*, así como de algunos zooplancteres y que los principales items alimentarios de la fase pelágica son copépodos, diatomeas, dinoflagelados, eufáusidos, foraminíferos, radiolarios, quetognatos y silicoflagelados. Según Smith *et al.* (1975), *P. planipes* es primariamente un herbívoro, pero también come protistas y zooplancteres cuando el fitoplancton escasea. Longhurst (1968a) reporta la presencia de esta especie en fondos con grandes cantidades de detritus orgánico superficial y caracterizados por deficiencias en oxígeno. Este autor registra para *P. planipes* un comportamiento parecido al observado para *P. monodon*, en cuanto a que ambos pueden ser

filtradores y también pueden alimentarse de otros organismos del fondo.

Lorentzen *et al.* (1979 *fide* Bahamonde y Rodríguez 1985) sugieren que *Munida subrugosa* parece preferir los fondos cubiertos por el "luche" (*Ulva* sp.), donde se alimenta de pequeños organismos y animales que viven sobre el fondo o adheridos a la superficie de estas algas. Este mismo comportamiento se ha observado para *P. monodon* en Bahía Coliumo (Dichato) en profundidades de entre 10 y 15 m (Gallardo com. personal). Para *M. subrugosa*, Retamal (1977 *fide* Bahamonde y Rodríguez *op.cit.*) indica que en el contenido estomacal de este galateido encontró restos de crustáceos y setas de poliquetos.

3.5. Crecimiento

Bustos *et al.* (1982) encontraron para *P. monodon* de la zona frente a Punta Achira las siguientes ecuaciones de incremento por muda:

$$LC_{11-16 \text{ mm}} L_{n+1} = 1,1515 + 1,0288 L_n \quad r=0,96$$

$$LC_{17-31 \text{ mm}} L_{n+1} = 2,2969 + 0,9584 L_n \quad r=0,99$$

Donde, L_n = LC antes de mudar, y L_{n+1} = LC después de mudar, arribando finalmente a la siguiente relación de Von Bertalanffy para talla-edad:

$$L_t = 47,809 [1 - e^{-0,1087(t + 0,4246)}]$$

Donde, L_t = LC a la edad t (años).

Los mismos autores encontraron individuos blandos en tres períodos del año, de mayor a menor incidencia: noviembre-diciembre para todas las tallas; marzo-abril y junio, cuando mudaron tallas menores incluyendo algunos de 18-19 mm de LC, con un incremento por muda variable por talla que osciló entre 0,8-5 %.

Estos autores, a partir de animales mantenidos en acuarios e información de terreno obtuvieron el siguiente patrón: individuos de LC < 16 mm mudan tres veces al año; individuos entre 18-29 mm de LC mudan dos veces en el año y animales de talla >30 mm de LC sólo mudan una vez al año.

En la VIII Región de Chile, Bustos y Retamal (1985) encontraron individuos blandos de *P. monodon* durante todo el año, excepto en julio, con una frecuencia de muda mayor en animales de menor LC (20, 21 y 22 mm). Los autores indican que las tallas de 33-38 mm de LC sólo tienen dos períodos principales de muda: uno entre octubre y junio y otro entre septiembre y diciembre.

Para la misma especie y región (36°S-37°S), Arana (1990) estableció la siguiente relación de Von Bertalanffy, para los sexos separados:

Machos

$$L_t = 59,95 [1 - e^{-0,245 (t + 0,056)}]$$

Hembras

$$L_t = 59,92 [1 - e^{-0,244 (t + 0,066)}]$$

Donde, L_t = LC a la edad t (años).

En esta zona este autor encontró individuos blandos entre noviembre y junio, período en el que no se presentarían hembras ovíferas.

El ciclo reproductivo del "langostino colorado", propuesto por Arana (*op.cit.*) es el siguiente: la muda del macho adulto precede a la de la hembra, en seguida de producirse la muda en la hembra viene la cópula cuando aún están blandas. Poco tiempo después ocurre la extrusión de los huevos y aparecen las hembras ovíferas. La muda no ocurre durante la portación de huevos, realizándose nuevamente luego de liberarse todas las larvas. La muda que antecede a la cópula en

P. monodon ocurre a fines del verano y comienzos de otoño, y el apareamiento sería en abril. La portación de huevos ocurriría entre mayo y noviembre hasta antes de la siguiente muda. Se supone que los individuos que son inmaduros sexualmente (talla menor que 25,6 mm de LC) mudan frecuentemente. Una vez alcanzada la talla de primera madurez sexual (25,6 mm de LC, aproximadamente 2,5 años de edad) mudan tres veces al año. Individuos de talla mayor que 35 mm de LC realizan dos mudas por año y los de talla hasta 45 mm de LC mudan una vez al año.

Por medio del método del Diagrama de Crecimiento de Hiatt, Arana (*op.cit.*) obtuvo un coeficiente de regresión (b) de aproximadamente 1, lo que es indicativo de un crecimiento aritmético con un incremento por muda igual a 2,5 mm. En las capturas analizadas por este autor aparecen ejemplares de edad mínima de un año con 12 mm de LC, mudando luego 4, 3, 2, 2 y 1 veces cada año siguiente hasta cumplir los seis años. Los individuos en la región de Valparaíso medirían entonces 22, 28, 35, 40 y 45 mm de LC, respectivamente entre los 2 a 6 años de edad.

Henríquez y Bahamonde (1964) estudiaron la distribución de frecuencia de LC de *P. monodon* encontrado en el contenido gástrico del "congrío negro" (*Genypterus maculatus*) capturado entre San Antonio y Constitución. Considerando octubre como el mes de nacimiento los datos indican que a los seis meses de vida los animales miden 7-8 mm, luego a los 1,5 años miden 11 mm, a los dos años 19 mm y a los tres años de vida 25-28 mm.

Gutiérrez y Zúñiga (1977) sugieren tres períodos de muda al año para *P. monodon* para el norte de Chile, de mayor a menor importancia: octubre, enero y junio-julio e indican un incremento por muda constante de 2,5 mm.

Por su parte Peñailillo y Henríquez (1990b) para el langostino colorado del área entre Punta Achira y la desembocadura del río Biobío, determinaron la

longitud asintótica para machos y hembras de 59 y 55 mm, respectivamente. Así, las constantes de crecimiento (k) son 0,23 y 0,26, para machos y hembras.

Para el langostino de los canales *Munida subrugosa* Rodríguez y Bahamonde (1986) encontraron la siguiente relación de Von Bertalanffy por sexos separados:

Machos

$$L_t = 29,9 [1 - e^{-0,27(t-0,197)}]$$

Hembras

$$L_t = 26,6 [1 - e^{-0,30(t-0,56)}]$$

donde, L_t = LC a la edad t (años).

Utilizando el mismo método que Arana (1990), Bahamonde y Rodríguez (1985) encontraron un crecimiento aritmético en *M. subrugosa*, es decir, tiene un incremento por muda independiente de la longitud cefalotorácica de premuda.

Según Blackburn (1977), Boyd (1960) habría encontrado un estimado de crecimiento para *P. planipes* considerando el largo del caparazón estándar (LCE), es decir, desde la espina rostral hasta la línea media del final del caparazón. Este crecimiento sería para el rango de 15-20 y 20-25 mm de 1,5-2,1 mm y 0,8-1,1 mm por mes, respectivamente. En el trabajo de Blackburn (*op.cit.*) se encontró que para el grupo de moda 22 y 29 mm de LCE hubo un crecimiento de 2,2 y 0,7 mm por mes. Por su lado Longhurst (1968a) encontró estimados de crecimiento de individuos en etapa postlarval, obteniendo longitudes de 20 mm al final del primer año de vida, un poco menos de 30 mm al final del segundo año y sobre 35 mm al final del tercer año. Estas tasas de crecimiento sugieren que los animales que

viven en el bentos son principalmente de dos y tres años de vida (los del fondo serían los de mayor edad), mientras que los que viven en fase pelágica sobre la plataforma continental serían de entre 9-15 meses de vida, y el "stock" oceánico estaría dentro del primer año de vida.

3.6. Comportamiento

P. monodon presenta, al igual que otros galateidos, una migración batimétrica observada en las hembras, las que al acercarse la época de cópula y eclosión migran desde el talud continental hacia aguas menos profundas de la plataforma continental, donde habría más alimento para las larvas, aunque el tema requiere de más estudios (Bustos y Retamal 1985). Este problema se ha registrado en otros decápodos como: *Jasus lalandii* y *Heterocarpus reedi*; también en *Munida subrugosa* (Rodríguez y Bahamonde 1986).

Williams (1980), Zeldis y Jillet (1982) y Jillet y Zeldis (1985) informan sobre agregaciones de *Munida gregaria* nadando sincronizadamente (formando escuelas) cerca de la superficie principalmente en los meses de verano (octubre-noviembre y marzo-abril), en Nueva Zelanda.

Zeldis y Jillet (*op.cit.*) y Jillet y Zeldis (*op.cit.*) sugieren que estas agregaciones son una respuesta de comportamiento a desplazamientos verticales por hundimiento de agua ("downwellings"), por lo que se sugiere que el transporte por olas internas puede ser un potente mecanismo en el reclutamiento de larvas planctónicas en aguas cercanas a la costa.

En muestreos realizados sobre *Munida subrugosa* en la XII Región de Chile, Bahamonde y Rodríguez (1985) no encontraron un comportamiento de agregaciones tipo "school".

4. POBLACION

4.1. Estructura

4.1.1. Proporción sexual

Gutiérrez y Zúñiga (1977) encontraron para *P. monodon* de la zona norte de Chile proporciones sexuales que variaron entre los 20-40 m de profundidad, con importantes concentraciones de hembras entre septiembre y diciembre y de machos en junio y septiembre, en los otros meses existió una proporción sexual 1:1.

Bustos y Retamal (1985) registraron para la misma especie en el área centro-sur de Chile, alto predominio de machos en octubre y enero con una relación de machos/hembras desde 1,57:1 a 9,57:1. La profundidad máxima muestreada fue de 300 m, por lo que supone que las hembras estaban a profundidades mayores, en el talud. El ascenso en función del ciclo reproductivo de las hembras hacia la plataforma continental ocurriría entre febrero y septiembre de cada año. No obstante, por medio de una prueba estadística de Kolmogorov y Smirnov se obtuvo que la proporción sexual se mantuvo en 1:1, lo que indicaría que la mortalidad natural y por pesca es igual para ambos sexos. Esta última proposición es rechazada por Peñailillo y Henríquez (1990b) que plantean una mayor mortalidad de las hembras.

Bustos *et al.* (1982) encontraron para *P. monodon* en el área de Pta. Achira una alta proporción de hembras entre julio y agosto (73,3 %) y gran cantidad de machos en diciembre (71,7%).

Arana y Culquichicon (1990) encontraron para la misma especie en la Octava Región que la proporción de machos varió de 35,6% en agosto a 67,8% en febrero.

Peñailillo y Henríquez (1990b) proponen que la proporción sexual de *P. monodon* en el área centro-sur de Chile varió temporal y batimétricamente a través del año, lo cual está

relacionado con la distribución batimétrica diferencial. En general, estos autores observan una predominancia de machos entre octubre y mayo (50-92%), con predominio de hembras (60%) entre junio y agosto.

Alegría *et al.* (1963) reportan una variación de la proporción sexual de individuos de *C. johni* recolectados en el Mercado Central de Santiago. Los valores máximos de dominancia de machos ocurren en junio y agosto, llegando casi al 100%, mientras que en el caso de las hembras las máximas ocurren en julio y noviembre, con un 65% en ambos meses.

Luego de la cópula y de la muda (noviembre y febrero) se ha observado una migración batimétrica a altas profundidades en *M. subrugosa* (Rodríguez y Bahamonde 1986), lo que explica una desaparición de estos animales de los 11-180 m de profundidad entre marzo y abril. No obstante, la proporción sexual fue de 1:1 en primavera y verano, momento de la cruce y desove (=extrusión).

4.1.2. Composición por talla-edad.

Gutiérrez y Zúñiga (1977) observaron para *P. monodon* de Bahía de Mejillones durante un muestreo de 12 meses de duración entre los 20-40 m de profundidad, una distribución homogénea de talla, con una moda para las hembras entre 25-29 mm de LC y con dos modas para los machos, entre 25-31 y 29-31 mm de LC. Según las propias observaciones de laboratorio, estas tallas corresponden a organismos entre 2 y 3 años de edad (2 años= 23,5-25,5 mm, 3 años= 31-32,5 mm de LC).

Bustos y Retamal (1985) encontraron entre 150 y 300 m de profundidad una moda que varió entre 25 y 31 mm para machos, y entre 23 y 37 mm para hembras, pero en general la población tuvo una distribución polimodal.

Bustos *et al.* (1982) en el área de Pta. Achira encontraron organismos entre 9-44 mm, con muestras con una moda dominante y algunas bi- y trimodales.

Blackburn (1977) registró para individuos de *Pleuroncodes planipes* capturados en la columna de agua en el mes de abril (primavera en el hemisferio norte) dos modas principales. Una moda de 22 mm de LC o grupo I, cuya abundancia varió entre 83-97%, y una moda de 29 mm de LC o grupo II, con una abundancia que osciló entre 3-17%.

4.2. Talla

4.2.1. Cambios en la talla

Para *P. monodon*, Bustos *et al.* (1982) en la zona de Punta Achira observaron una distribución batimétrica diferencial por talla. Esto se traduce en que animales de menos de 20 mm de LC estaban a 70 m de profundidad en noviembre para luego desplazarse hasta los 100 m a mediados del mismo mes. En diciembre esta moda estaba entre 100-150 m, profundidades donde antes se encontraban los individuos más grandes. Durante enero-febrero hubo una migración hasta los 250 m para en marzo volver a los 150-200 m. Desde este mes desapareció este grupo de las muestras, apareciendo un nuevo grupo modal a 70-100 m en septiembre (reclutamiento ecológico). Las tallas intermedias (20-30 mm de LC) estuvieron presentes en octubre-noviembre a 100 m, en la segunda quincena de noviembre estaban a 150 m, para en diciembre aparecer a 150-200 m. En enero-febrero estaban a 300 m, en marzo a 250 m y en abril a 250-300 m. En junio la población aparece a 150-200 m comenzando su migración hacia aguas menos profundas y alcanzar en julio los 100-150 m. Finalmente en agosto la población estaba a sólo 100 m y no aparecieron en las estaciones muestreadas en septiembre. Las tallas > 31 mm de LC estaban en la segunda quincena de no-

viembre a 150 m, al mes siguiente a 250 m, en junio hubo pocos a 200 m, para en septiembre aparecer a 70-100 y 150 m de profundidad.

4.3. Reclutamiento ecológico

Si aceptamos, como lo sugieren la mayoría de los autores, que el período de portación de huevos (> 25% de las hembras son ovíferas), comienza en mayo y se mantiene hasta octubre, que el desarrollo embrional demora entre 90-120 días (Palma y Arana 1990) y que el desarrollo larval duraría 55 días a 15°C (Fagetti y Campodónico 1971) (temperatura más factible que 20°C en esta latitud), entonces las larvas eclosionarían en julio y permanecerían en el plancton hasta mediados de septiembre, cuando se iniciaría el proceso de reclutamiento ecológico.

Datos obtenidos en terreno por Bustos y Retamal (1985) indican que entre agosto y septiembre aparecieron juveniles de entre 16-21 mm de LC, pero fue imposible seguir el desplazamiento de la moda a través del tiempo por la alteración de la distribución de la tallas por el efecto de la pesca sobre la población.

Bustos *et al.* (1982) entregan información que indica que una moda menor que 20 mm de LC aparece en septiembre a 70 y 100 m de profundidad como un nuevo grupo modal que se integra a la población.

Según datos obtenidos en el proyecto FONDECYT 91-0334 (Gallardo y Enríquez en prep.) se pudo observar que en la zona de la plataforma continental frente a Bahía de Concepción a 100 metros de profundidad hay una importante fracción de individuos de LC menor que 15 mm desde julio a octubre, lo que podría indicar un reclutamiento en esta época. Posteriormente este grupo desaparece y luego aparecen individuos más pequeños (< 10 mm LC) entre enero y marzo entre los 40 y 100 m, coincidiendo con fondos de *Thioploca* spp. Williams (1980) informa para *Munida gregaria*

de Nueva Zelanda sobre la aparición en la superficie de individuos recientemente metamorfoseados de talla aproximada a 10 mm de LC en octubre-noviembre. La talla de éstos fue luego aumentando para desaparecer del lugar en marzo o abril cuando medían 16-17 mm de LC.

Burd y Brinkhurst (1984) encontraron en fiordos de la Columbia Británica, una relación entre el período de aparición de individuos pequeños o reclutamiento ecológico de *Munida quadrispina* y una disminución en la concentración ambiental de oxígeno. Observaron que en la primavera ocurre un ascenso de las masas de aguas profundas pobres en oxígeno, en este proceso mueren aquellos animales que no alcanzan a migrar hacia aguas más someras, quedando una franja desocupada de estos crustáceos. Es entonces que ocurrió una "colonización" de juveniles (reclutamiento) desde la columna de agua al fondo, ocupando el espacio que dejaron los adultos, luego la sobrevivencia de estos juveniles depende de las condiciones ambientales y la capacidad de ellos de enfrentarlas.

4.4. Mortalidad

La mortalidad total a la cual está sometida una población recurso se expresa como:

$$Z = M + F$$

donde Z = tasa de mortalidad total, M = tasa de mortalidad natural (depredación, senectud) y F = tasa de mortalidad por pesca.

En el caso de poblaciones recursos de importancia económica, tales como *P. monodon* y *C. johni*, se cuentan con registros de F, pero acerca de M la situación es distinta.

Peñailillo y Henríquez (1990b) proponen que como entre los 35° y 37° S la biomasa de los depredadores de *P. monodon* es alta, su mortalidad natural por depredación sería también alta.

Para la misma especie, Arancibia *et al.* (1986) estimaron la mortalidad por depredación por parte de la "merluza común: (*Merluccius gayi*) en el área de 35°45'S-37°10'S. Estos autores proponen que, debido a migraciones batimétricas del depredador, el mayor consumo es entre las 13 y 17 horas. Por otra parte se observa que el mayor consumo selectivo y mortalidad por depredación es sobre aquellos individuos de la población que aún no han cumplido un año de vida y concluyen que el consumo de "langostino colorado" por "merluza común" en 1984 fue de aproximadamente 3.074 toneladas. Con esta presión de mortalidad por depredación sobre este grupo de edad cero sólo el 8,4 % teórico de los animales eclosionados alcanza a cumplir un año de vida. Esto concuerda con lo propuesto por Gislason (1985 *fide* Arancibia *et al. op.cit.*) respecto a que la mortalidad por depredación es importante sólo en los grupos de edad muy jóvenes.

Peñailillo y Henríquez (1990b) estiman que un adecuado valor de la tasa instantánea de mortalidad natural para machos y hembras de *P. monodon* es de 0,64. Según el método de Pauly (1983 *fide* Peñailillo y Henríquez *op.cit.*), estos autores encontraron que la tasa instantánea de mortalidad total es de 1,60 para machos y de 2,00 para hembras. Esta mayor mortalidad para las hembras sería debida al mayor gasto energético que resulta del esfuerzo reproductivo mayor que despliegan las hembras durante el ciclo vital.

Una situación similar se da para *Munida subrugosa*. Rodríguez y Bahamonde (1986) estiman una tasa de mortalidad natural (M) de 0,85 para machos y de 1,33 para hembras de *M. subrugosa*, sobre la base de datos de capturas de red de arrastre y por el método de Pauly *et al.* (1981 *fide* Rodríguez y Bahamonde *op.cit.*). Estos autores sugieren además que estas tasas de mortalidad natural son relativamente altas posiblemente por el gran número de depredadores: 25 especies entre aves, mamíferos, moluscos, peces y otros crustáceos.

4.5. Relación de la población con la producción del ecosistema marino costero

Pleuroncodes planipes (Longhurst, 1968a) habita un área altamente productiva en la Corriente de California y frente a las costas de Baja California, áreas caracterizadas por la ocurrencia de fenómenos de surgencias ("upwellings"), que inducen altas tasas de productividad primaria. Este crustáceo se alimenta en su etapa pelágica de algas unicelulares filtradas por apéndices bucales especialmente adaptados (Longhurst *et al.* 1967). En su etapa de vida bentónica se alimenta del sedimento rico en detritus orgánico proveniente de la alta producción de la columna de agua (Longhurst 1968a). Debido a esto último estos organismos actúan como recicladores de materia orgánica sedimentada que está sufriendo un proceso de degradación bacteriana.

La importancia de *P. planipes* en su etapa pelágica está en que crea una cadena trófica extraordinariamente corta, conformada prácticamente por tres eslabones: el fitoplancton que realiza la fotosíntesis, luego el anomuro mismo que aprovecha parte de esta producción primaria, y finalmente los depredadores carnívoros (una gran cantidad de peces, aves y mamíferos). De esta corta cadena trófica resultaría un aprovechamiento óptimo de la energía. Según Smith *et al.* (1975) es posible hacer una comparación entre la importancia energética de *P. planipes* en el ecosistema de surgencias de la Corriente de California y la "anchoveta" (*Engraulis ringens*) en el sistema de surgencia peruano, debido a que ambos son herbívoros primarios insertos en un ecosistema altamente productivo.

Rowe (1985) realiza una estimación de la productividad secundaria de *P. planipes* en el fondo de la plataforma continental frente a Baja California. En este trabajo se asume una razón producción a biomasa (P/B) igual a 1 y que este crustáceo vive unos tres años. Con un peso

promedio de 5,58 g/indiv. se llega a una productividad de 1,86 g/indiv./año, lo que bajo una densidad observada de 41 indiv./m² sería igual 76 g/m² año. El autor no estimó la producción secundaria para los animales en la columna de agua.

5. EXPLOTACION

5.1. Equipamiento pesquero

En la pesca comercial de *P. monodon*, *C. johni* y de otros recursos bentodemersales se han utilizado embarcaciones del tipo arrastrero por popa. Para la evaluación del stock del recurso *P. monodon* se han usado embarcaciones de la Compañía Pesquera Camanchaca, cuyos barcos tipo presentan las siguientes características (Bustos *et al.* 1982):

Nombre de la embarcación: Rigel
Año de construcción: 1964
Tipo de barco: Arrastrero de popa
Eslora total: 22 m
Manga: 6,3 m
Puntal de la cubierta principal: 2,65 m
Material del casco: Acero
Toneladas de registro bruto: 320 toneladas
Motor principal: Normo 2-4, Noruego
Potencia: 280 HP

El arte de pesca comúnmente usado es una red de arrastre langostinera del tipo semibalón con portalones, de aproximadamente 30 m de relinga de flotadores y 35,4 metros de borlón. La altura de la boca varía entre 2,8 y 3,4 metros con trama de malla de 51 mm (2" = 51 mm) (Arana y Ziller 1990b) (Fig. 8).

Según Rodríguez y Henríquez (1986) la flota arrastrera operaba indistintamente sobre el "langostino colorado", el "langostino amarillo" y el "camarón", dependiendo de los períodos de

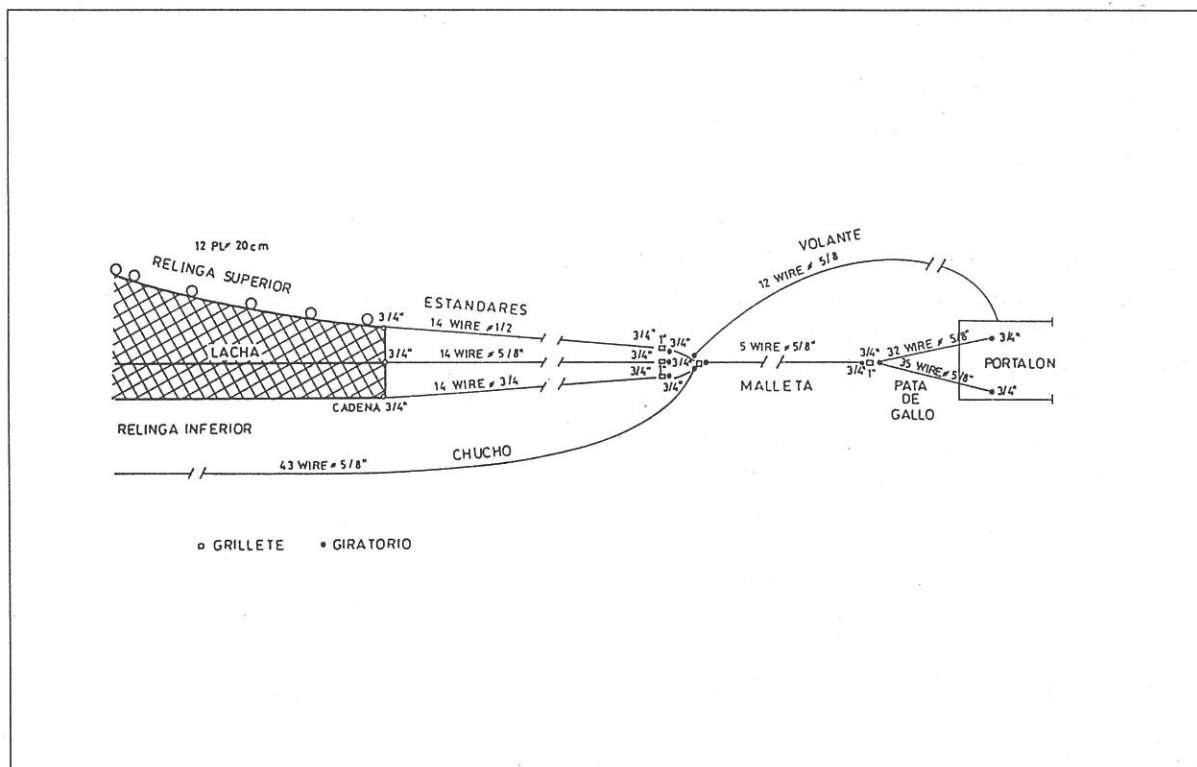


Fig. 8. (Contin.) Amarinamiento de la red langostinera de arrastre de fondo (extraído de Arana y Ziller 1990a).

mallas con relinga de flotadores de 18 m, capturándose animales de entre 10,00-11,56 mm de LC; también se usó trampas de fondo con carnada.

5.2. Areas de pesca

Las capturas de "langostino amarillo" (*C. johni*) comenzaron hacia 1953 (Bahamonde *et al.* 1984) y los puertos de desembarque eran Coquimbo, Valparaíso y San Antonio. Ante la disminución de la biomasa de este recurso en el área Coquimbo-Valparaíso, la flota migró hacia el sur pasando a capturar predominantemente "langostino colorado" (*P. monodon*). Los mejores caladeros se ubicaban entre los 29°S y 35°S (Fig. 9).

Actualmente existe un foco de distribución de "langostino amarillo" y de "langostino colorado" al sur de Caldera, frente a la desembocadura

del Río Copiapó, encontrándose bajo explotación sólo el primero (Gallardo com. personal), y cuatro focos de distribución de "langostino colorado" en la VIII Región de Chile (Arana y Ziller 1990 a):

1) Cabo Carranza - Punta Mela:	143,5 mn ²
2) Punta Coicoi - Caleta Burca:	6,3 mn ²
3) Norte del cañón del Biobío:	93,3 mn ²
4) Sur del cañón del Biobío:	40,2 mn ²

TOTAL	283,3 mn ²
-------	-----------------------

Munida subrugosa se encuentra principalmente en la XII Región (Estrecho de Magallanes) (Rodríguez y Bahamonde 1986).

5.3. Estaciones de pesca

No hay registros disponibles de la época del año en que se pescaba el "langostino colorado" en el

área del norte-centro de Chile; sin embargo, luego de la regulación del recurso mediante vedas, y desde 1982 a 1989, mediante un régimen de cuotas globales, la pesca se realizaba en un período restringido, por lo general entre junio y agosto de cada año.

Algunos autores como Palma y Arana (1990) sugieren circunscribir la pesca de *P. monodon* entre mayo y octubre, ya que en este período la especie no se reproduce masivamente. Sin embargo, es preciso recordar que esta es la época de portación de huevos por parte de las hembras, por lo que la pesca en este período podría estar vulnerando el potencial reproductivo del recurso.

5.4. Operaciones de pesca y resultados

En la Tabla I se entregan los valores de esfuerzo (BHP), captura (ton) y CPUE para la pesquería del "langostino colorado" entre 1968 y 1978 (Bahamonde *et al.* 1984).

Respecto del esfuerzo de pesca, Bustos *et al.* (1985 *fide* Rodríguez y Henríquez 1986) sugieren que la unidad más apropiada para la pesquería de crustáceos son las horas de arrastre; este parámetro sería más confiable que el número de viajes y días efectivos de pesca.

Un análisis de los datos de captura y esfuerzo disponibles reveló que entre 1970 y 1976 el recurso enfrentó un esfuerzo de pesca ascendente ante el cual respondió favorablemente, lo que se tradujo en un aumento de las capturas. Sin embargo, en 1977 se observó pérdida de esta proporcionalidad. Labra y Lederman (1980 *fide* Bahamonde *et al. op. cit.*) sugieren que esto debe interpretarse como un esfuerzo pesquero sobredimensionado. Luego, en 1978, las capturas llegaron a 29.400 toneladas para un esfuerzo de 1.700×10^3 BHP. Para entonces un 61% de la flota estaba trabajando en la zona de Punta Achira.

En relación a la pesquería de *Cervimunida johni*, Rodríguez y Henríquez (1986) señalan que no

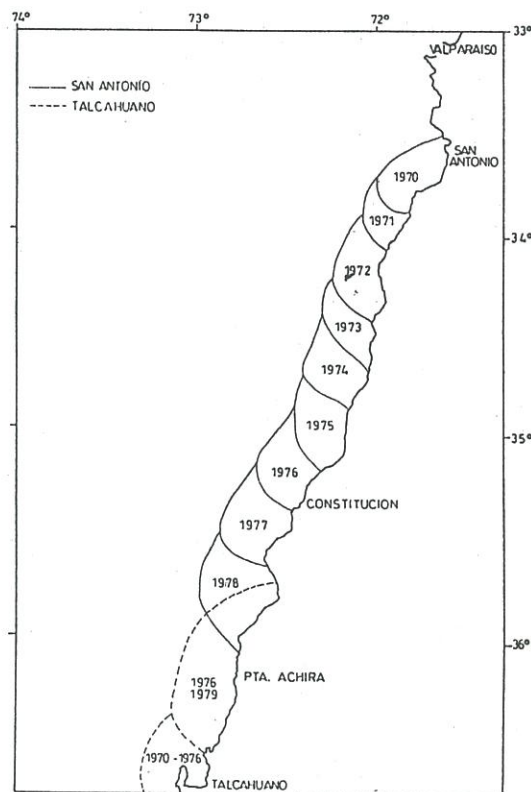


Fig. 9. Desplazamiento de las áreas de pesca de langostinos entre 1970-1979 (extraído de Bahamonde *et al.* 1984)

hay información confiable sobre esfuerzo y captura obtenible desde las bitácoras de los barcos pesqueros. Aún utilizando los datos existentes se ha podido observar una disminución de los rendimientos en relación a niveles históricos obtenidos desde fuentes bibliográficas.

Respecto del arte de pesca utilizado, Arana y Ziller (1990b) determinaron que las redes de pesca usadas para el "langostino colorado", con un tamaño de malla de 51 mm (2"), no son selectivas, y que la talla de primera captura con este tipo de red es de 20,4 mm LC. Al aumentar el tamaño de malla a 77 mm (3") la fracción juvenil en la captura disminuyó, pero no así la talla de primera captura, la que se mantuvo, por lo que concluyen que se deben de experimentar tamaños de malla mayores para proteger a los juveniles de la población.

Tabla I. Esfuerzo BHP (Break Horse Power) por día efectivo de pesca, captura y captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de *P. monodon* entre 1968 y 1978 (Bahamonde *et al.* 1984).

Años	Esfuerzo x 10 ³	Capturas (ton) (BHP)	CPUE
1968	576	9.961	17,29
1969	1.032	23.277	22,56
1970	1.257	37.678	29,97
1971	1.094	36.804	33,64
1972	830	32.971	39,72
1973	580	24.444	42,14
1974	723	28.305	39,15
1975	770	26.805	34,81
1976	1.329	49.729	36,67
1977	1.443	33.087	22,93
1978	1.700	29.403	17,30

Utilizando una red de 40 mm de malla se obtuvo un rendimiento promedio de 114 kg/km lineal (425 kg/hr a dos nudos) de *Munida subrugosa* en el Estrecho de Magallanes (Rodríguez y Bahamonde 1986). Estos autores estimaron una biomasa para el área estudiada de 216 kg/km lineal (741 kg/hr a dos nudos). Respecto de la selectividad de este arte se observó que permite una alta tasa de escape de ejemplares pequeños, reteniendo una moda entre 15-16 mm LC, lo que según el método de Pauly *et al.* (1981 *fide* Rodríguez y Bahamonde *op.cit.*) permite estimar una talla de selección al 50% de 15,6 y 15,4 mm LC para machos y hembras, respectivamente. El rendimiento con trampas fue de 0,3 kg/trampa x 24 hr.

Longhurst (1968a) logró capturar 250 kg/hr de *P. planipes* con una pequeña red de arrastre pelágica (30 m²), a una velocidad de 2,9 nudos (5,4 km/hr). Este rendimiento podría estar subestimado, sin embargo, por el método de cálculo de la densidad de este crustáceo en la columna de agua. Estimaciones para pesca de fondo dan

un rendimiento de 13,5 x 10³ kg/hr con una red de 10 m de ancho y a una velocidad de 2,9 nudos.

5.5. Manejo y regulación de la pesquería

La situación de la pesquería del langostino colorado en Chile se puede encuadrar en tres períodos de gestión desde:

- a) 1968 - 1979: libre acceso al recurso, sin regulación,
- b) 1980-1988: libre acceso, con regulaciones directas del esfuerzo de pesca (veda) e indirectas (cuotas de captura globales), y
- c) 1989-1991: veda total del recurso langostino colorado.

La primera etapa de esta situación trajo como consecuencias: una disminución drástica en los rendimientos por unidad de esfuerzo entre 1976 y 1979, lo cual indicaría una caída en la biomasa del stock; una disminución gradual de la talla

comercial durante 1973 y 1979 (Fig. 10); y un desplazamiento gradual de la actividad pesquera de la flota de Valparaíso y San Antonio hacia el sur.

Rodríguez y Henríquez (1986) señalan que la disminución de la LC de *P. monodon* también se presentó en *C. johni*, donde en 1965 se observaban animales de 43-50 mm LC, los cuales no aparecen ya en 1985. Se observa también una fracción de animales de 10-23 mm LC que no

aparecía en las capturas de 1965, lo que indicaría que se están pescando animales más jóvenes, quizás por una sobreexplotación de los animales de LC mayores o por otras causas que se desconocen.

Arana y Ziller (1990a) indican que entre 1979-1981 la biomasa del stock de *P. monodon* alcanzaría a no más de 26.000 ton, las que hacia 1983 habrían aumentado a 48.000 ton. Posteriormente, luego de una captura no reglamentaria

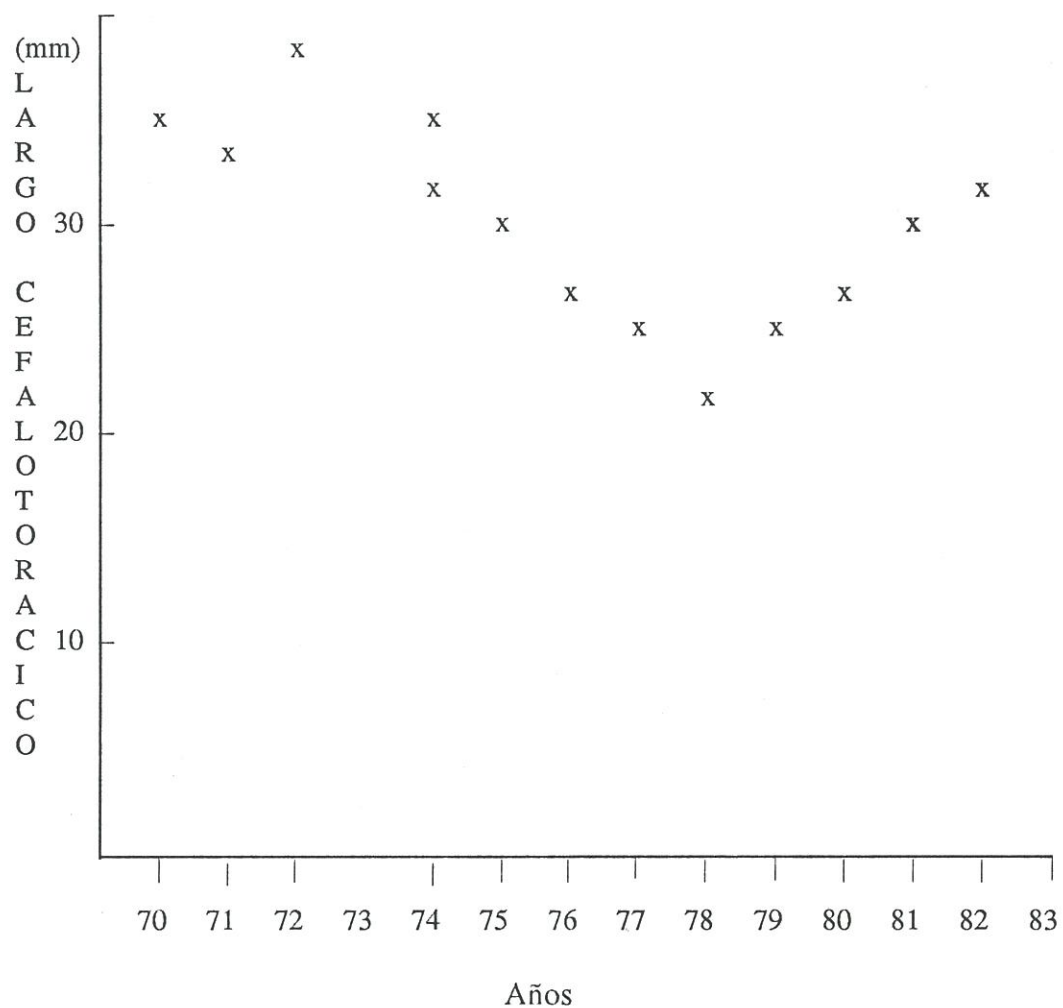


Fig. 10. Promedios anuales del largo cefalotorácico (LC) en mm para el "langostino colorado" (*P. monodon*) entre 1970 y 1983 (extraído de Bahamonde *et al.* 1984).

ria en 1985, se habría llegado a una biomasa de 28.000 ton y en 1986 a 37.000. En 1990 se estimó una biomasa de cerca de 40.000 ton.

Uno de los métodos más utilizados en el análisis de la información biológica pesquera de *P. monodon* es el Análisis de Reducción de Stock (ARS), método particularmente útil pues no requiere información de edad, la cual es difícil de obtener en crustáceos (Rodríguez y Henríquez 1986).

Rodríguez y Henríquez (1986) intentan definir el estado del recurso "langostino colorado" (*P. monodon*) usando el ARS y la información histórica disponible. Según este estudio se estima que al comienzo de la pesquería en 1967 habría existido una biomasa mínima de 200.000 ton (110.000 ton entre la V y VII Regiones y 90.000 ton en la VIII Región). La pesca efectuada en las Regiones V a VII entre 1967 y 1978 habría logrado el agotamiento del "stock" por lo que se intensificó la captura en la VIII región. Estos autores, basados en la gran similitud encontrada entre los estimados de biomasa efectuados por el ARS y el método del Area Barrida, efectuaron a través del ARS una proyección de la pesquería para un período de cinco años a partir de unas 37.000 ton en 1986, con cuotas de captura anuales de 0 (veda), 4.000, 7.000 y 12.000 ton de captura. Los resultados indicaron que con una veda (0 captura) el recurso tiende a recuperarse con una biomasa estimada para comienzos de 1991 de 48.000 ton. Con un nivel de captura de 4.000 ton, se contaría al sexto año con unas 38.500 ton, es decir un incremento mínimo respecto del inicial. Con cuotas de 7.000 y 12.000 ton, sin embargo, la biomasa descendería a 31.000 y 19.000 ton, respectivamente.

Peñailillo y Henríquez (1990a) presentaron un ejemplo de aplicación del método de Análisis de Reducción de Stock (ARS) a la pesquería de este mismo crustáceo considerando una biomasa virgen de 120.000 ton (Fig. 11). De acuerdo con éste y bajo el supuesto de una veda entre 1990-

92 y la aplicación de una cuota de captura de 6.000 ton desde 1993, se lograría una recuperación de 34.921 ton en 1995. Si se extrajeran 4.000 ton a partir de 1990, el stock no se recuperaría, manteniéndose en 29.000 ton en 1995 y quedando susceptible a cambios ambientales. Con capturas entre 6.000 y 8.000 ton el stock se reduciría de 25.793 ton en 1989 a unas 20.708 y 11.936 ton, respectivamente en 1995. Estos autores no observaron la similitud mencionada por Rodríguez y Henríquez (1986) entre los resultados obtenidos con este método y el del Area Barrida, por lo que recomendaron seguir con este último método de evaluación de biomasa.

Rodríguez y Henríquez (1986) aplicaron el ARS con un carácter exploratorio a la pesquería del "langostino amarillo" (*Cervimunida johni*). Considerando que Bustos *et al.* (1985 *vide* Rodríguez y Henríquez *op.cit.*) señalan que este langostino y el camarón tendrían una menor abundancia relativa que el langostino colorado, aplicaron una biomasa virgen de entre 60.000 y 70.000 ton. Según esta estimación la biomasa del "langostino amarillo" estaría entre 23.000 a 35.000 ton, o sea alrededor de un 38% y 50% de la biomasa original, luego de los 32 años de pesca que había soportado la especie hasta 1986.

Rodríguez y Bahamonde (1986) mencionan que para la pesca de *Munida subrugosa* no hay legislación que regule el tipo de arte usado, siempre que no los utilicen barcos factorías. Se estimó una biomasa para el área de la XII región de 5.260 ton para individuos de talla mayor que 15 mm LC.

5.6. Cultivo, repoblamiento y otras intervenciones

La única intervención registrada en la literatura es el intento de acelerar el crecimiento de "langostino colorado" por medio de la extirpación ocular (Rojas 1981). En esta experiencia se

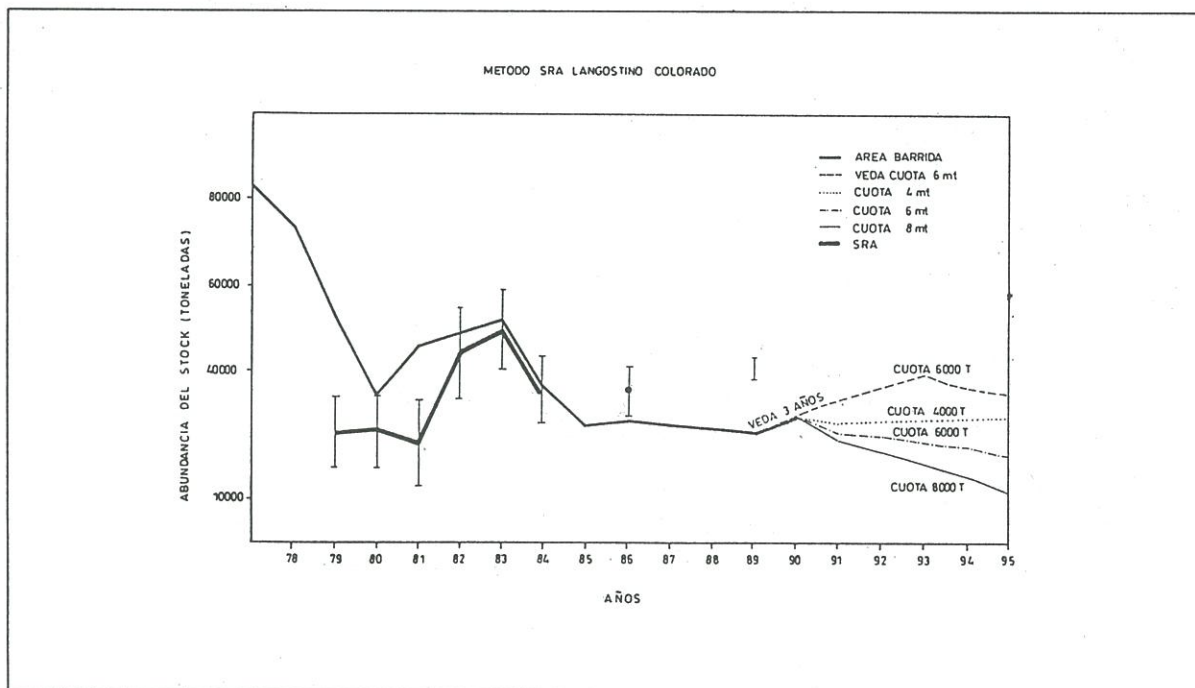


Fig. 11. Estimación de abundancia del stock de *P. monodon* (extraído de Peñailillo y Henríquez 1990a).

obtuvo un tiempo, desde que se extirpó el pedúnculo ocular hasta que mudó el animal, de entre 30-44 días, con un porcentaje de crecimiento para machos de 0,36%-7,6% con una media de 4,61% y para hembras de 0,35%-5,81% con una media de 2,95%. Luego, se acortó la interecdisis pero los animales morían en su mayoría, posiblemente debido a una alimentación inadecuada.

Respecto de *Munida subrugosa* así como de otros galateidos y quizás otros crustáceos, Bahamonde y Rodríguez (1985) plantean la posibilidad de utilizar los restos del procesado industrial de este tipo de crustáceos, especialmente el cefalotórax, para obtener astaxantina, el cual es un pigmento utilizado en la dieta de salmonídeos que permiten obtener la coloración de la carne, muy favorecida por el consumidor, pigmento que actualmente se importa.

6. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo financiero de las siguientes instituciones: la Dirección de Investigación (Proyecto Interno N° 20.37.21) y al Centro EULA-Chile de la Universidad de Concepción (Subproyecto 5); la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Proyectos FONDECYT Nos 84/1219, 89/680 y 91/334), y muy especialmente de la Subsecretaría de Pesca del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. Entre las personas con quienes tenemos una gran deuda de gratitud por su valiosa ayuda, deseamos mencionar a los componentes de la tripulación del B/C KAY KAY de la U. de Concepción, liderados por el Sr. Santos Ruiz y al laborante del Departamento de Oceanología Sr. Luis Aburto. En las instituciones antes mencionadas agradecemos por su constante apoyo y estímulo al Dr. Ricardo Reich,

Director de Investigación y al Sr. Marcelo Molina, de la División de Asistencia Técnica de la Universidad de Concepción; a los Drs. Francesco Faranda, Director del CICS EULA-Italia y Oscar O. Parra, Director del Centro EULA-Chile y Director Científico del Proyecto EULA; y finalmente, aunque no menos importante, a la Sra. Soledad Zorzano, oficial encargada de la pesquería del langostino colorado de la Subsecretaría de Pesca. Agradecemos también las revisiones críticas y sugerencias respecto del manuscrito realizadas por los siguientes especialistas, la Sra. Verónica Alegría, Prof. Nibaldo Bahamonde, Sr. Italo Campodónico y Sra. Soledad Zorzano, todos miembros del Comité Técnico Asesor para la Pesquería del Langostino Colorado de la Subsecretaría de Pesca.

7. LITERATURA CITADA

Ahumada, R. y D. Arcos. 1976. Descripción de un fenómeno de varada y mortandad de peces en la Bahía de Concepción, Chile. Rev. Com. Perm. Pacífico Sur. 5:101-111.

Ahumada, R. y L. Chuccas. 1979. Algunas características hidrográficas de la Bahía de Concepción (36°40'S; 73°02'W) y áreas adyacentes. Chile. Gayana Miscelánea, Universidad de Concepción. 8:56 págs.

Alegría, V.; Avilés, S. y N. Bahamonde. 1963. Observaciones preliminares sobre la madurez sexual del langostino (*Cervimunida johni* Porter, 1903) (Crustacea, Decapoda, Anomura). Inv. zool. chil. 9:133-159.

Arana, P. y M. Pizarro. 1970. Análisis de los parámetros biométricos de los langostinos amarillo (*Cervimunida johni*) y zanahoria (*Pleuroncodes monodon*) de la costa de Valparaíso. Inv. Mar. 1(12):285-316.

Arana, P. 1990. Crecimiento del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona

centro-sur de Chile. Est. Doc. Universidad Católica de Valparaíso. 8/90:79 págs.

Arana, P. y Z. Culquichicon. 1990. Estructura poblacional del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile. Est. Doc. Universidad Católica de Valparaíso. 7/90:56 págs.

Arana, P. y S. Ziller. 1990a. Distribución y abundancia del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) entre Constitución e Isla Mocha. Est. Doc. Universidad Católica de Valparaíso. 6/90:89 págs.

Arana, P. y S. Ziller. 1990b. Esquema selectivo y talla de primera captura del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona Centro-Sur de Chile. Est. Doc. Universidad Católica de Valparaíso. 3/90:38 págs.

Arancibia, H.; Toro, J.; Fernández, V. y R. Meléndez. 1986. Estimación de la mortalidad por depredación del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) por la merluza común (*Merluccius gayi*) en el área 35°45'S - 37°10'S. En P. Arana (ed.) *La pesca en Chile*. Escuela de Ciencias del Mar. Facultad de Recursos Naturales. Universidad Católica de Valparaíso. Págs: 57-67.

Arntz, W.; Tarazona, J.; Gallardo, V.A.; Flores, L. & H. Salzwedel. 1991. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. In Tyson, R.V. & T.H. Pearson (eds.) *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*. Geological Society Special Publication N° 58: 131-154.

Bahamonde, R. y L. Rodríguez. 1985. Explotación del recurso langostino de las aguas interiores. Regiones XI y XII. Prefactibilidad. IFOP. AP 86/7: 240 págs.

Bahamonde, N.; Henríquez, G.; Zuleta, A.; Bustos, H. y R. Bahamonde. 1984. Poblaciones y

pesquerías de langostinos en Chile (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). Manuscrito. 73 págs.

Bahamonde, N.; Henríquez, G.; Zuleta, A.; Bustos, H. & R. Bahamonde. 1986. Population dynamics and fisheries of squat lobsters, Family Galatheidae, in Chile. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 92:254-268.

Bahamonde, R. y R. Roa. 1992. Evaluación del grado de recuperación del langostino colorado: foco de abundancia de Achira. Instituto de Fomento Pesquero. Informe interno. 60 págs.

Barnes, R.D. 1984. Zoología de Invertebrados. 4^a Ed. Editorial Interamericana. México. 1157 págs.

Blackburn, M. 1977. Temporal changes in pelagic biomass of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off Baja California, México. Crustaceana 32(2):178-184.

Boyd, C.M. 1960. The larval stages of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). Biol. Bull. 118(1):17-30.

Brandhorst, W. 1963. Descripción de las condiciones oceanográficas en las aguas costeras entre Valparaíso y el Golfo de Arauco con especial referencia al contenido de oxígeno y su relación con la pesca. Segundas Jornadas Hidronómicas, Montemar, 1959; Min. Agric., Dir. Agric. y Pesca, Santiago, Chile. 55 págs.

Brandhorst, W. y H. Inostroza. 1965. Descripción gráfica de las condiciones oceanográficas de aguas chilenas en base a datos de las expediciones de la "William Scoresby" y "Chiper". Bol. Cient., Inst. Fom. Pesquero. 1(2):17-70.

Brandhorst, W. 1971. Condiciones oceanográficas estivales frente a la costa de Chile. Rev. Biol. Mar. 14(3):34-84.

Brongersma-Sanders, M. 1957. Mass mortality in the sea. In J.W. Hedgpeth (ed.) *Treatise on Marine Geology and Paleoecology*. Vol.1, Ecology, págs: 941-1010, Geological Society of America, Memoir 67.

Burd, B. & R. Brinkhurst. 1984. The distribution of the galatheid crab *Munida quadrispina* (Benedict 1902) in relation to oxygen concentrations in British Columbia fjords. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 81(1):1-20.

Bustos, H. y M. Retamal. 1985. Estudio biológico pesquero del langostino colorado *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837. Gayana (Zool.). 49(3-4):151-164.

Bustos, H.; Aracena, O.; Mora, S. y W. Palma. 1982. Estudio de crecimiento y edad en el recurso langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*, H. Milne Edwards, 1837). IFOP (mimeografiado). 120 págs.

Chuecas, L.; Stuardo, J.; Núñez, S.P.; Valdovinos, C.R. y V. Briano. 1988. Mortandad de organismos marinos, marzo 1988. Bahía de San Vicente, Chile. ¿Causas naturales o antrópicas? Resúmenes VIII Jornadas de Ciencias del Mar.

Corliss, J.B. 1990. Hot springs and the origin of life. Nature. 347(6294):624.

Enríquez, S. & V.A. Gallardo. (en prep.). Estudio de la fisiología respiratoria del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837) del Golfo de Arauco. 15 págs.

Enríquez, S. y V.A. Gallardo. (en prep.). Un nuevo hirudíneo para Chile: *Glyptonobdella antarctica* Sawyer & White, 1969 (Hirudinea: Piscicolidae) sobre el "langostino colorado" (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards,

1837) en el Golfo de Arauco (VIII región). 10 págs.

Fagetti, E. 1960. Huevos y el primer estadio larval del langostino (*Cervimunida johni* Porter 1903). Rev. Chilena Hist. Nat. 55:33-42.

Fagetti, E. & I. Campodónico. 1971. Larval development of the red crab *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Anomura, Galatheididae) under laboratory conditions. Marine Biology. 8:70-81.

Falke, H. 1950. Das Fischsterben in der Bucht von Concepcion (Mittel—Chile). Senckenbergiana. 31(1/2):57-77

Frankenberg, D. y R. J. Menzies. 1968. Some quantitative analyses of deep-sea benthos off Perú. Deep-sea Res. 15:623-626.

Gallardo, V.A. 1963. Notas sobre la densidad de la fauna bentónica en el sublitoral del norte de Chile. Gayana Zoológica. 8:3-15.

Gallardo, V.A. 1968. Observaciones sobre la fauna bentónica del Golfo de Arauco. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción. 40:145-160.

Gallardo, V.A. 1975. On the benthic sulfide system on the continental shelf of North and Central Chile. In J.C. Valle (ed.). Proceedings, International Symposium Coastal Upwelling. págs. 113-118.

Gallardo, V.A. 1977a. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile Subsurface Countercurrent. Nature. 268(5618):331-332.

Gallardo, V.A. 1977b. On the discovery of a large microbial community living in the soft

bottoms of the continental shelf of Chile and Peru. Anales Inst. Invest. Marinas, Pta. Betán, Colombia, Sipl. 1:23-30.

Gallardo, V.A.; Bustos, E.; Acuña, A.; Díaz, L.; Erbs, V.; Meléndez, R. y L. Oviedo. 1980. Relaciones ecológicas de las comunidades bentónicas y bento-demersales de la plataforma continental de Chile central. Informe División de Asistencia Técnica, Dirección de Investigación, U. de Concepción, a Subsecretaría de Pesca (mimeografiado). 325 págs.

Gallardo, V.A. 1985. Efectos del fenómeno de El Niño sobre el bentos sublitoral frente a Concepción, Chile. In W. Arntz, A. Landa y J. Tarazona (eds.). *El Niño y su impacto en la fauna marina*. págs. 79-85.

Gallardo, V.A. y Enríquez, S. (en prep.). Variación temporal y batimétrica de la megafauna bentónica frente a Bahía de Concepción: aspectos del reclutamiento del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards 1837). 30 págs.

Gutiérrez, M. y O. Zúñiga. 1977. *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards en la Bahía de Mejillones del Sur, Chile, Crustacea, Decapoda, Anomura. Rev. Biol. Mar. Dep. Ocean. Universidad de Chile. 16(12):161-169.

Haig, J. 1955. The crustacea anomura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 20:68 págs.

Henríquez, G. y N. Bahamonde. 1964. Análisis cuali y cuantitativo del contenido gástrico del congri negro (*Genypterus maculatus* [Tschudi]) en pescas realizadas entre San Antonio y Constitución (1961-1962). Rev. Universitaria (Universidad Católica de Chile). Año XLIX: 139-160.

Jillet, J.B. & J.R. Zeldis. 1985. Aerial observations of surface patchiness of a planktonic

crustacean. Bull. Marine Science. 37(2):609-619.

Longhurst, A.R. 1968a. The biology of mass occurrences of galatheid crustaceans and their utilization as a fisheries resource. FAO Fish. Rep. 2(50):95-110.

Longhurst, A.R. 1968b. Distribution of the larvae of *Pleuroncodes planipes* in the California Current. Limnol. Oceanog. 13(1):143-155.

Longhurst, A.R.; Lorenzen, C.J. & W.H. Thomas. 1967. The role of pelagic crabs in the grazing of phytoplankton off Baja California. Ecology. 8(2):190-200.

Palma, S. y P. Arana. 1990. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona Centro-Sur de Chile. Est. Doc. Universidad Católica de Valparaíso. 1/90:77 págs.

Peñailillo, T. y G. Henríquez. 1990a. Aplicación del método de análisis de reducción de stock (SRA) a la pesquería del langostino colorado. IFOP. 19 págs.

Peñailillo, T. y G. Henríquez. 1990b. Estudio de dinámica poblacional del recurso langostino colorado. IFOP. Proyecto 4, 77 págs.

Quetin, L. & J.J. Childress. 1976. Respiratory adaptations of *Pleuroncodes planipes* to its environment off Baja California. Marine Biology. 38:327-334.

Retamal, M.A. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. Gayana Zoológica. 44:110 págs.

Rodríguez, L. y R. Bahamonde. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. In P.

Arana (ed.) La pesca en Chile. Escuela de Ciencias del Mar, Univ. Católica de Valparaíso. Págs. 283-296.

Rodríguez, L. y G. Henríquez. 1986. Diagnóstico de las principales pesquerías nacionales demersales (crustáceos) zona central, 1985. IFOP. AP 86/55. 185 pp.

Rojas, V. 1981. Inducción de muda en *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards, 1837) (Crustacea, Decapoda, Anomura) por extirpación de pedúnculos oculares. Informe de Unidad de Investigación para optar al Grado de Licenciado en Biología Marina. Universidad de Concepción. 18 pps.

Rowe, G.T. 1985. Benthic production and processes off Baja California, Northwest Africa and Perú: a classification of benthic subsystems in upwelling ecosystems. En: Simposio Internacional sobre las áreas de afloramiento más importantes del oeste africano (Cabo Blanco y Benguela). Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona. Págs: 589-612.

Sawyer, T. & M. White. 1969. A new genus and species of marine leech *Glyptonobdella antarctica*, from an antarctic isopod. Br. Antarct. Bull. 22:1-14.

Sievers, H. y N. Silva. 1975. Masas de agua y circulación en el Océano Pacífico suroriental. Latitudes 18°S-33°S (Operación Oceanográfica "Mar-Chile VII"). Ciencia y Tecnología Mar. 1:7-67.

Smith, K.L.; Harbison, G.R.; Rowe, G.T. & C.H. Clifford. 1975. Respiration and chemical composition of *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Galatheidae): energetic significance in an Upwelling system. J. Fish. Res. Board Can. 32(9):1607-1612.

Williams, B.G. 1980. The pelagic and benthic phases of postmetamorphic *Munida gregaria*

(Fabricius) (Decapoda, Anomura). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 42:125-141.

Wooster, W.S. & M. Gilmartin. 1961. The Perú-Chile undercurrent. J. Mar. Res. 19:97-122.

Wooster, W.S. & J.L. Reid, Jr. 1963. Eastern boundary currents. In M.N. Hill, (ed.). *The Sea*. Vol. II, Interscience, N.Y.

Zeldis, J.R. & J.B. Jillett. 1982. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves. J. Plankton Res. 4(4):839-857.

Publicaciones del Programa

En base a lo programado se ha dado vida a las siguientes seis series de Publicaciones editadas directamente con fondos del Programa de Cooperación Italo-Chilena y de la Universidad de Concepción:

Monografías Científicas.

Análisis Territorial.

Actas de Seminarios Científicos.

Propuestas de Ordenamiento.

Publicaciones de Divulgación.

Tesis de Primer Ciclo del Doctorado en Ciencias Ambientales.

La serie "Monografías Científicas" consiste en publicaciones de trabajos científicos desarrollados en el contexto del Programa de Cooperación. Los trabajos presentados en esta serie son evaluados por un Comité de Pares.

La serie "Actas de Seminarios Científicos" contiene las conferencias y comunicaciones científicas presentadas en los "Seminarios" seleccionados entre los eventos que hayan sido promovidos y organizados en el marco de las actividades del Programa EULA.

La serie "Publicaciones de Divulgación Científica" consiste en monografías de carácter divulgativo sobre temas escogidos de la realidad ambiental de la Región del Biobío, cuya difusión a la comunidad se considera útil para incrementar la conciencia sobre las características y valor del territorio en el cual se vive.

Las series "Análisis Territorial" y "Propuestas de Ordenamiento" contiene la elaboración conclusiva del Programa en materia de uso y gestión del territorio, considerando su diversidad, articulación y desarrollo futuro.

Además se incluye en la actividad editorial del Programa EULA la publicación interna de "Data Report" periódicos que contienen todos los datos originados, no elaborados o parcialmente elaborados. También se publicarán los trabajos de investigadores del Programa que hayan enviado éstos a revistas nacionales e internacionales de su especialidad, en una serie de "Recolección de Trabajos Científicos".

Toda la producción científica generada en el Programa EULA es de propiedad exclusiva del mismo y como tal sujeta a una autorización para su uso y publicación, considerando, sin embargo, el derecho de propiedad intelectual de los autores.



EDICIONES UNIVERSIDAD DE CONCEPCION