

# Universidad Nacional del Comahue

Centro Regional Universitario Bariloche



Tesis Doctoral

## **Influencia de factores ambientales sobre la distribución y el asentamiento de larvas de cangrejos braquiuros y anomuros con potencial pesquero en Golfo Nuevo**

Autor

Fernando Gaspar Dellatorre

Director: Dr. Gustavo Lovrich

Co- director: Dr. Pedro Barón

Centro Nacional Patagónico  
Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

2009

## INDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>8</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>12</b>
<i>Organización de la tesis</i>	17
<b>CAPÍTULO I -- Variación estacional de la producción de embriones de <i>Munida gregaria</i>, <i>Ovalipes trimaculatus</i> y <i>Platyxanthus patagonicus</i></b>	<b>19</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>19</b>
<i>Objetivos</i>	21
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>22</b>
<i>Munida subrugosa</i>	22
<i>Ovalipes trimaculatus</i>	24
<i>Platyxanthus patagonicus</i>	26
<b>RESULTADOS</b>	<b>27</b>
<i>Munida subrugosa</i>	27
<i>Ovalipes trimaculatus</i>	29
<i>Platyxanthus patagonicus</i>	30
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>32</b>
<b>TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>37</b>
<b>CAPÍTULO II -- Patrones espaciotemporales de distribución de las larvas de <i>Munida gregaria</i>, <i>Ovalipes trimaculatus</i> y <i>Platyxanthus patagonicus</i></b>	<b>55</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>55</b>
<i>Objetivos</i>	59
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>59</b>
<i>Restricciones metodológicas</i>	67
<b>RESULTADOS</b>	<b>68</b>
<i>Estacionalidad</i>	68
<i>Distribución vertical y migraciones nictimerales</i>	70
<i>Serie de muestras costeras con alta resolución temporal (enero 2008)</i>	72
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>73</b>
<i>Estacionalidad</i>	73

<i>Distribución vertical y migraciones nictemerales</i>	75
<b>TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>80</b>
<b><i>CAPÍTULO III -- Patrones temporales de asentamiento de megalopas y juveniles de cangrejos braquiuros y anomuros sobre colectores artificiales</i></b>	<b>99</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>99</b>
<i>Objetivos</i>	102
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>102</b>
<b>RESULTADOS</b>	<b>108</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>112</b>
<b>TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>117</b>
<b><i>CAPÍTULO IV -- Variabilidad de parámetros meteorológicos y oceanográficos</i></b>	<b>129</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>129</b>
<i>Objetivos</i>	132
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>132</b>
<i>Registro de parámetros meteorológicos y oceanográficos</i>	132
Temperatura del agua de mar	133
Viento	134
Radiación solar incidente	134
Marea	135
Perfiles CTD	135
Corriente	136
<i>Análisis de datos</i>	137
Temperatura del agua	137
Viento	138
Marea	139
Corrientes	139
Radiación solar incidente	140
Perfiles CTD	140
Relaciones entre variables – evidencia de procesos costeros advectivos	141
<b>RESULTADOS</b>	<b>142</b>
<i>Relaciones entre variables – evidencia de procesos oceanográficos advectivos</i>	146
Radiación - Brisa	146
Marea - Corriente	146
Marea - Temperatura	147
Viento - Temperatura	149

<b>DISCUSIÓN</b>	<b>151</b>
<i>Evidencia de procesos costeros</i>	153
<b>TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>156</b>
<b><i>CAPÍTULO V -- Relación de las variables ambientales con la distribución espaciotemporal de larvas y el asentamiento de megalopas y juveniles</i></b>	<b>179</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>179</b>
<i>Objetivos</i>	182
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>183</b>
<i>Origen de los datos</i>	183
<i>Análisis</i>	184
<b>RESULTADOS</b>	<b>189</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>193</b>
<b>TABLAS Y FIGURAS</b>	<b>200</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b>	<b>209</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>213</b>

## **AGRADECIMIENTOS**

El primer agradecimiento es para mis directores. Pedro Barón, mi director ante el CONICET, ha sido guía permanente y cotidiana desde el inicio de mis trabajos, ha financiado parte de los gastos de campañas y equipamiento y ha sido rueda de auxilio inmediata en cualquier tipo de trabajo cada vez que fue necesario, sin reparar en tiempos o esfuerzos. Gustavo Lovrich, mi director ante el CRUB ha estado siempre atento a las necesidades del trabajo, aportando valiosas observaciones en cada paso. Supo acortar con total disposición, rapidez y humor, la distancia grande que hay entre Ushuaia y Puerto Madryn. Andrés Rivas, mi co-director ante el CONICET participó en la gestión y el análisis de la información oceanográfica y meteorológica, y aportó valiosas sugerencias desde su perspectiva de oceanógrafo. Agradezco también a los jurados de esta tesis, Dres. Alejandro Bortolus, Eduardo Spivak y Daniel Roccatagliata que aportaron valiosas sugerencias y correcciones.

Una parte del presente trabajo fue financiado por los proyectos

- PICT 14700 ANPCyT, Desarrollo de una pesquería de cangrejos braquiuros marinos en el norte de Patagonia: Evaluación del potencial pesquero y diseño de estrategias de manejo robustas. (2005-2007)
- Proyecto AB 08 - (PNUD ARG 02/018) ([www.medioambiente.gov.ar/Gef](http://www.medioambiente.gov.ar/Gef)). (2005-2007) “Introducción de especies exóticas en Patagonia: la reciente invasión del cangrejo verde europeo *Carcinus maenas* como modelo para el estudio del impacto ecológico y la planificación de estrategias de control”
- PIP CONICET 5835 “Biología reproductiva y correlato ambiental de los sistemas de apareamiento en cangrejos araña (Brachiura: Majidae) del Norte de Patagonia). (2005 – 2008).

Todos dirigidos por el Dr. Pedro Barón.

El CONICET financió mi estipendio mediante una beca doctoral durante estos cinco años.

A la Administración Portuaria de Puerto Madryn, al director del Muelle Luis Piedrabuena Sr. David Debunder y al personal del muelle: Lucas, Mario, Gustavo, Pelusa, Nazarena y otros que estuvieron por períodos más o menos breves, les agradezco la buena disposición para permitirme trabajar en el muelle casi sin restricciones, facilitándome todo lo que les fue posible y ayudándome cada vez que fue necesario. A la Prefectura Naval Argentina le agradezco el apoyo logístico en algunas campañas importantes y la buena disposición en todo momento.

A Nerina Figueroa, Laura Rojas y Viviana Milano estudiantes de biología, les agradezco el enorme trabajo que han hecho procesando muestras de plancton en laboratorio y analizando los datos. A Facundo Ursino le agradezco por su trabajo en la pesca de *O. trimaculatus* y los buenos buceos compartidos. A Juan Pablo Pisoni le agradezco la imprescindible ayuda para analizar la información meteorológica y oceanográfica. “Pinino” Orri y “Manolo” Savio construyeron la red de plancton usada en todos los muestreos del presente trabajo. Rodrigo Carracedo, “el Gaita” construyó la pluma y otros equipos para los muestreos en el muelle Piedrabuena. José Ascorti puso a disposición su motobomba para los muestreos de plancton. Miguel Arrascoyta y la Cooperativa Eléctrica de Puerto Madryn aportaron los tubos flexibles utilizados en los muestreos por bombeo en el muelle Piedrabuena. Una gran cantidad de personas colaboraron en los trabajos de muestreo y procesamiento en el laboratorio: Gustavo Leal, Gabriela Villanueva, Aníbal Lezcano, Augusto Crespi, Ximena Gonzalez-Pisani, Jimena Dima, Rodrigo Hernandez-Moresino, Mariano Cumplido, y Andreana Cadaillón. Agradezco especialmente la ayuda de la Dra. Rosa Baccardit en la identificación de las larvas de decápodos, su buena disposición hizo posible la parte de este trabajo más difícil para mí.

Agradezco especialmente al Servicio de Electrónica (Jorge Dignani) y al Servicio de Química (Jorge Cejas) del Centro Nacional Patagónico (CENPAT). Ambos hicieron un fantástico trabajo fabricando y calibrando el sistema Thernet utilizado para los registros continuos de temperatura del agua. Agradezco también al Servicio de Climatología del CENPAT (Oscar Frumento y “Negrita” Davies) que aportó la información meteorológica y colaboró en el análisis de la misma.

Agradezco al personal de los Servicios de Náutica y Automotores: “Hormiga” Díaz, “Bebo” Vera, Néstor Ortiz y Fabián Quiroga, con quienes hemos compartido cantidad de días y noches de trabajo, y que siempre ayudaron en todo lo posible para resolver cualquier inconveniente o limitación logística. También agradezco al resto del personal de apoyo del Centro Nacional Patagónico, que en algún momento ha colaborado con el trabajo.

Lobo Orensanz, Miguel Pascual, Julio Lancelotti, Javier Ciancio, Martín García Asorey y otros compañeros de trabajo aportaron críticas valiosísimas al inicio de este trabajo, que me pusieron a tiempo frente a algunos problemas.

Mis padres y mi familia estuvieron, desde Bolívar, dándome siempre más de lo que tienen. Para ellos esta dedicado esto.

## RESUMEN

La mayoría de los decápodos braquiuros y anomuros atraviesan una fase larvaria planctónica en las etapas tempranas de su ciclo de vida. Esta fase es una etapa crítica para la dinámica de las poblaciones básicamente por dos razones: 1) las mayores mortalidades de todo el ciclo de vida de los decápodos ocurren durante esta fase, y 2) las larvas son transportadas durante su vida planctónica, potencialmente lejos del ambiente parental. Una interacción entre el comportamiento de las larvas y procesos físicos determina el resultado de ese transporte y puede ser el factor responsable de buena parte de la variabilidad en la abundancia de las poblaciones. El conocimiento acerca del transporte larvario y la comprensión de los procesos que lo controlan tiene una importancia central en el diseño de estrategias de manejo y/o restauración de las especies de decápodos.

En este trabajo se investigaron diferentes aspectos de la ecología larvaria de decápodos braquiuros y anomuros de la costa Atlántica de la región Patagónica, con énfasis en los braquiuros *Platyxanthus patagonicus* y *Ovalipes trimaculatus*, y el anomuro *Munida gregaria*, tres de las especies con potencial pesquero de la región. La vida larvaria puede dividirse en tres etapas cuyas características las hacen objeto de diferentes presiones ambientales: 1) la generación de la larva; 2) la vida larvaria estrictamente planctónica y 3) el asentamiento del último estadio larvario (megalopa), previo a la muda de metamorfosis, que transforma el último estadio larvario en el primer estadio juvenil estrictamente bentónico. En el Capítulo I se resuelven patrones estacionales de desove y eclosión de las tres especies objetivo. El Capítulo II describe y analiza algunos patrones espacio-temporales de distribución de las larvas de braquiuros y anomuros en el golfo Nuevo. El Capítulo III estudia las variaciones en diferentes escalas temporales, del asentamiento de megalopas y juveniles de braquiuros y anomuros sobre colectores artificiales en el golfo Nuevo. El Capítulo IV describe y analiza series temporales de datos meteorológicos y oceanográficos, y define una



serie de procesos de importancia para el transporte larvario. En el Capítulo V se relacionan las variaciones temporales de distribución larvaria y el asentamiento con los patrones hidrodinámicos descriptos, en el marco de hipótesis alternativas sobre los mecanismos de transporte.

Las tres especies con potencial pesquero estudiadas, presentan una estacionalidad marcada en sus ciclos reproductivos. Las hembras de *M. gregaria* comienzan a desovar en junio y se encuentran hembras incubando huevos hasta diciembre. En el laboratorio, el desarrollo embrionario demora aproximadamente un mes a la temperatura del ambiente (11°C) y las hembras son capaces de producir puestas sucesivas dentro de una misma temporada. Las eclosiones secuenciales ocurren mayormente entre julio y diciembre. Las hembras de *O. trimaculatus* presentan un período reproductivo extenso con dos picos de desove consecutivos, seguidos por el desarrollo embrionario que concluye en períodos de eclosión en diciembre y febrero. El desarrollo embrionario en laboratorio demora aproximadamente 70 días a un régimen constante de temperatura de 11°C. Las hembras de *P. patagonicus* desovan entre abril y mayo y la eclosión se produce entre octubre y diciembre. La estacionalidad de la presencia de larvas de estas tres especies en el plancton se corresponde con la estacionalidad reproductiva. Las larvas de *P. patagonicus* presentan máximos de abundancia entre octubre y noviembre, las de *O. trimaculatus* presentan dos picos de abundancia de zoeas, uno entre noviembre y diciembre y el otro en febrero, y las larvas de *M. gregaria* son muy abundantes entre julio y octubre. Se describe además, la estacionalidad de la abundancia de los diferentes estadios larvarios de otras 6 especies de braquiuros y anomuros: *Pachycheles chubutensis*, *Leurocyclus tuberculatus*, *Leucippa pentagona*, *Halicarcinus planatus*, *Peltarion spinosulum* y el género *Cyrtograpsus*.

La distribución vertical de las zoeas de las nueve especies antes citadas no es homogénea en la mayoría de los casos. Las larvas de *M. gregaria* y *P. spinosulum* (que

presentan grandes abundancias en invierno) se distribuyen cerca de la superficie durante el día y una pequeña fracción de sus larvas migra hacia aguas profundas durante la noche. Las zoeas de *P. patagonicus* se distribuyen en estratos intermedios y profundos de la columna de agua durante el día y migran hacia la superficie en proporciones variables durante la noche. Los estadios iniciales de Zoea (I y II) de *O. trimaculatus* se distribuyen en aguas profundas durante el día, mientras que los estadios más avanzados (Zoea III y IV) se concentran en aguas superficiales. En horas nocturnas todos los estadios de Zoea de la especie se concentran en la superficie manteniendo pequeñas proporciones en aguas profundas. Se propone que algunas especies costeras como *P. chubutensis* desarrollarían estrategias de retención ubicándose -al menos durante parte del día- en aguas profundas para no ser advectadas lejos del ambiente parental, mientras que otras como *O. trimaculatus* y *Cyrtograpsus spp* se concentrarían en aguas superficiales para desarrollarse en aguas abiertas con menor presión de predación y regresar a la costa en el estadio megalopa. Varias especies se asentaron sobre los colectores artificiales, algunas durante la primavera (*P. spinosulum* y *M. gregaria*) y otras durante el verano (*P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp.*). En todas ellas el asentamiento fue marcadamente estacional, con picos de intensidad diferentes en años consecutivos. Las series temporales de asentamiento alternaron períodos en los que las variaciones fueron abruptas y períodos con variaciones graduales, y la correlación entre las densidades de las especies que se asentaron simultáneamente fue muy baja en todos los casos. Se probaron tres diseños diferentes de colectores (uno de ellos el utilizado en el resto del trabajo) colocados en diferentes sitios y en diferentes momentos del año para capturar megalopas de *O. trimaculatus* y *P. patagonicus* sin obtener resultados positivos.

Se registró y analizó información de diferentes variables meteorológicas y oceanográficas, a saber: intensidad y dirección de la corriente en diferentes estratos de la columna de agua, temperatura del agua en la superficie y el fondo en un área litoral de 15 m

de profundidad, intensidad y dirección del viento, intensidad de la radiación solar, altura de marea y fases lunares. Se identificaron cuatro procesos costeros con potencial para transportar larvas de decápodos hacia la costa: 1) surgencias de aguas profundas generalmente asociado a vientos fuertes del oeste, 2) hundimiento de aguas superficiales generalmente asociado a vientos fuertes del este, 3) ondas internas de marea (oscilaciones de la termoclina), asociadas a mareas amplias y gran estratificación térmica de la columna de agua, y evidenciadas por fuertes fluctuaciones de la temperatura del fondo, y 4) ondas internas forzadas por la brisa, con período diurno y asociadas a la estratificación térmica de la columna de agua y a la persistencia de la brisa marina. La relación entre la intensidad del asentamiento de las cuatro especies más abundantes y las variables ambientales estudiadas sugirió un efecto de estos cuatro procesos costeros en el transporte de las megalopas hacia la costa. El asentamiento de *M. gregaria* varió significativamente en relación con la fase lunar y la amplitud de marea, y en menor medida con la brisa marina. Se propone que sus larvas se concentrarían en aguas profundas y serían transportadas por ondas internas de marea o de brisa. El asentamiento de *P. spinosulum* se vió fuertemente incrementado en períodos con incidencia de la brisa marina y amplitudes intermedias de marea. Se propone que las megalopas de esta especie serían concentradas en la superficie y transportadas por la brisa hacia la costa. Las especies con hábitos litorales asentadas en los colectores (*P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp*) no parecieron afectadas por los procesos costeros de alta frecuencia (brisa y marea), y se propone que las megalopas de ambas especies se concentrarían en aguas intermedias o profundas, transportándose hacia la costa en períodos de surgencias.

## **ABSTRACT**

Most brachyuran and anomuran crustaceans develop a planktonic larval phase during the early stages of their life cycles. This phase is critical for their population dynamics for two reasons: 1) the largest levels of mortality through the life cycle occur during this period, and 2) planktonic larvae are transported away from their parental habitats. The interaction between larval behavior and physical processes determine the results of this transport and can result in part of the variability in abundance of individuals recruiting to the population. The understanding of larval transport and the processes controlling that, play a central role in the design of strategies for management and restoration of decapod crustacean populations.

This work describe the investigations conducted on different aspects of the larval ecology of brachyuran and anomuran crustaceans from the Atlantic coast of the Patagonian region, with particular emphasis on the brachyurans *Platyxanthus patagonicus* and *Ovalipes trimaculatus*, and the anomuran *Munida gregaria*, three of the species with fishing potential in the region. The larval phase can be divided in three stages whose characteristics makes them the object of different environmental pressures: 1) the generation of the larvae; 2) the strictly planktonic larval life, and 3) the settlement of the last larval stage (megalopa), previous to the molt of metamorphosis transforming it to the strictly benthonic first juvenile. In Chapter I seasonal patterns of spawning and hatching are resolved for the three species of interest. Chapter II describes and analyzes some of the spatial and temporal patterns of distribution of planktonic larvae of several brachyuran and anomuran species from Nuevo gulf. Chapter III studies the temporal variations in settlement of brachyuran and anomuran megalopae and juveniles on artificial collectors in Nuevo gulf. Chapter IV describes and analyzes temporal series of meteorological and oceanographic data, and defines a series of processes relevant for larval transport. Chapter V relates the temporal variations of larval

distribution and settlement to the hydrodynamic patterns observed, within the framework of alternative hypothesis on the mechanisms of larval transport.

The three species with fishing potential studied here present a marked seasonality in their reproductive cycles. Females of *M. gregaria* start to spawn in June and incubate their eggs until December. In the laboratory, embryonic development lasts approximately one month at an incubation temperature of 11°C, and females are capable to lay successive egg batches within a single reproductive season. Sequential hatch pulses occur mainly between July and December. Females of *O. trimaculatus* present an extended reproductive period with two consecutive spawning peaks, followed by embryonic development that concludes in hatching periods in December and February. Embryonic development in the laboratory lasted approximately 70 days at constant regime of temperature of 11°C. Females of *P. patagonicus* spawn between April and May, and hatching occur between October and December. Seasonality of the presence of larvae from these three species in the plankton agreed with the reproductive schedule. Larvae of *P. patagonicus* presented the highest abundances between October and November; those from *O. trimaculatus* showed two peaks of abundance, one between November and December and the other in February, and larvae from *M. gregaria* where very abundant between July and October. Also, the seasonality of abundance of different larval stages of other six species of brachyurans and anomurans: *Pachycheles chubutensis*, *Leurocyclus tuberculosus*, *Leucippa pentagona*, *Halicarcinus planatus*, *Peltarion spinosulum* and *Cyrtograpsus spp.* is analyzed.

The vertical distributions of the zoeae from the nine species cited in the previous paragraph are not homogeneous in most cases. Larvae of *M. gregaria* and *P. spinosulum* (showing high abundances in winter) concentrate close to the surface during the day and a small fraction is found in deep waters at night. The zoeae of *P. patagonicus* aggregate in mid and deep water levels during the day and are found near the surface in variable proportions

during the night. The early Zoea stages (I and II) of *O. trimaculatus* is found in deep water levels during the day, while more advanced stages (Zoea III and IV) concentrate near the surface. During the night hours all Zoea stages of this species concentrate near the surface, with low proportions remaining in deep waters. It is proposed that some coastal species like *P. chubutensis* would develop retention strategies, positioning their larvae at least during part of the day in deep waters to avoid being advected far away from the adult habitats, while other like *O. trimaculatus* and *Cyrtograpsus spp* would concentrate near the surface to develop off-shore under lower predation stress and would return to the coast later in the megalopa stage.

Early stages of several species settled on the artificial collectors, some during the spring (*P. spinosulum* and *M. gregaria*) and other during the summer (*P. chubutensis* and *Cyrtograpsus spp.*). In all of them, settlement was markedly seasonal and settlement intensity was different between consecutive years. Time series of settlement alternated periods with abrupt variations with periods of gradual variations, and correlation between larval densities of species settling simultaneously was very low in all cases.

Several meteorological and oceanographic variables were registered and analyzed, including: current speed and seawater temperature at surface and bottom in a litoral area 15 m deep, intensity and direction of wind, intensity of sun radiation, tidal height and lunar phase. Four coastal processes with potential to transport decapod crustacean larvae were identified: 1) upwelling of subsurface cold water, generally associated to strong western winds, 2) downwelling of surface warm water, generally associated to strong eastern winds, 3) internal tidal waves (oscillations of the thermocline) associated to high amplitude tides and high thermal stratification of the water column, evidenced by marked fluctuations in the bottom temperature, and 4) internal waves driven by the sea breeze, with daily period and associated to thermal stratification of the water column and to the presence of sea breeze. Settlement

variations were correlated with environmental fluctuations in different ways, suggesting the effect of coastal processes on shoreward megalopae transport. Settlement of *M. gregaria* seemed affected by the lunar phase and tide amplitude, and secondarily by the incidence of sea breeze. Its larvae would concentrate in deep waters and could be transported by internal tidal and sea breeze waves. Settlement of *P. spinosulum* is strongly increased during periods of high incidence of sea breeze and intermediate tidal amplitudes. It is proposed that megalopae from this species would concentrate near the surface and would be transported by sea breeze to the coast.

Settlement of littoral species (*P. chubutensis* and *Cyrtograpsus spp*) seemed not affected by high frequency coastal processes (sea breeze and tide), and it is proposed that their megalopae would concentrate in intermediate and deep waters, being transported to the coast during upwelling periods.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

El subphylum Crustacea, con alrededor de 50.000 especies conocidas, constituye el grupo más extenso de artrópodos acuáticos, tan importantes en el mar como los insectos en la tierra. Dentro del grupo, se reconocen numerosos recursos pesqueros con un elevado valor comercial en Argentina y otras regiones del mundo (Boschi, 1997; Caddy, 1989; Gardner, 1998), con capturas anuales que superan los seis millones de toneladas (FAO, 2008).

Con aproximadamente el 66% de las especies existentes, la clase Malacostraca es el grupo dominante y con más éxito adaptativo entre los crustáceos. Dentro de ésta, el orden Decapoda es el más numeroso y diverso (Bowman y Abele, 1982). El nombre del grupo se debe a que sólo cinco pares de apéndices torácicos tienen una estructura de pereiópodos o patas, y son los más evidentes (Meglitsch, 1981). Entre los decápodos, las especies que poseen vida adulta bentónica, clasificadas artificialmente en el pasado como “Reptantia” (Martin y Davis, 2002) y actualmente incluidos en el suborden Pleocyemata, se caracterizan por poseer adultos con caparazón cefalotorácico comprimido dorsoventralmente y pleópodos reducidos sin utilidad en la locomoción. Entre estos se reconocen seis infraórdenes, de los cuales los Anomura, y Brachyura son generalmente reconocidos vulgarmente como cangrejos, El primero es uno de los grupos de mayor variabilidad morfológica dentro del orden Decapoda, incluyendo algunas formas semejantes a langostas (Familia Galatheidae), otras con forma de cangrejo (Familias Lithodidae y Porcellanidae) e incluso algunas caracterizadas por poseer un exoesqueleto parcialmente descalcificado y habitar el interior de la concha de gasterópodos (cangrejos ermitaños, familias Paguridae y Parapaguridae). Por otro lado, el infraorden Brachyura comprende todos los cangrejos verdaderos y se caracteriza por poseer un caparazón aplanado dorsoventralmente, fuertes quelas en el primer par de pereiópodos y el abdomen reducido, simétrico y generalmente replegado debajo del cefalotórax.



Los mayoría de los decápodos son dioicos, aunque se conocen casos de hermafroditismo protándrico (Bauer, 2000; Subramoniam, 1981). Entre estos, los integrantes del suborden Pleocyemata presentan típicamente cuidado parental, incubando los embriones adheridos a los pleópodos hasta la eclosión. Este último evento da lugar a la liberación de una larva planctónica, reconocida como zoea, generalmente planctotrófica y más raramente lecitotrófica (Anger, 2001). Luego del estadio zoea, que puede atravesar varias mudas, las larvas metamorfosean al estadio decapodito o megalopa. En este estadio poseen capacidad de nadar y caminar alternativamente, y consecuentemente alternan hábitos pelágicos y bentónicos. La siguiente muda transforma la megalopa en el primer juvenil con hábitos generalmente bentónicos.

Numerosas especies de decápodos son sujeto de explotación pesquera, tanto costera como de altura. Entre estas cabe mencionar por la importancia del volumen de capturas a los camarones y langostinos, particularmente los pertenecientes a las familias Penaeidae, Pandalidae, Crangonidae y Palaemonidae; las langostas de las familias Nephropidae, Palinuridae y Scyllaridae; las centollas de la familia Lithodidae y una gran diversidad de cangrejos braquiuros. En el litoral Argentino, se destacan como recursos pesqueros importantes, el langostino *Pleoticus muelleri* y el camarón *Artemisia longinaris* y las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, con desembarcos totales que rondaron las 45.000 toneladas en 2006 (SAGPyA, 2008). Se reconocen además por su valor comercial algunas especies de decápodos con un nivel de explotación menor que las anteriores y capturas esporádicas, tales como los braquiuros *Chaceon notialis*, *Ovalipes trimaculatus*, *Platyxanthus patagonicus* y *P. crenulatus* (Wyngaard *et al.*, 2001), y otras con potencial valor comercial pero que al momento no son explotadas, como por ejemplo el anomuro *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*) (Lovrich *et al.*, 1998).

El tiempo de vida larvaria de muchos crustáceos decápodos oscila entre pocas semanas y varios meses (Anger, 2001), período durante el cual las larvas están sujetas a fuertes presiones ambientales que determinan niveles de mortalidad ampliamente variables, y pueden ser dispersadas por procesos hidrodinámicos a grandes distancias de los progenitores. Esto determina que las poblaciones de decápodos generalmente sean demográficamente abiertas, es decir que la fase larvaria dispersiva desacopla geográficamente la reproducción del reclutamiento. La escasa comprensión de la relación entre la producción de huevos y el reclutamiento, así como la impredecibilidad del reclutamiento debida a las fluctuaciones impuestas por forzantes ambientales, son algunas de las limitaciones más importantes para el manejo de pesquerías de crustáceos (Botsford, 1991). En consecuencia, el desarrollo de estrategias para la regulación de algunas de pesquerías importantes de cangrejos ha debido basarse sobre aspectos reproductivos tales como las tallas de primera madurez, el ciclo reproductivo y las particularidades de los sistemas de apareamiento (Siddeek *et al.*, 2004). Aún así, el estudio de la dinámica larvaria se ha transformado en los últimos años, en una herramienta relevante en el diseño de estrategias de manejo de recursos de valor pesquero y ecológico (Fogarty y Bostford, 2007; Pineda, 2000; Wing *et al.*, 1998).

Aquellas poblaciones de especies marinas que tienen estructuras espaciales complejas y variables en diferentes escalas, con algún estadio del ciclo de vida que las conecta, pueden ser consideradas metapoblaciones con subpoblaciones interconectadas (Hanski y Gilpin, 1997). La conectividad, o el intercambio de individuos entre poblaciones marinas ha sido un tópico central en la ecología marina de los últimos 20 años (Cowen y Sponaugle, 2009). Para la mayoría de las especies marinas bentónicas o demersales con ciclos de vida complejos, este intercambio de individuos entre poblaciones ocurre principalmente durante la fase larvaria planctónica (Roughgarden *et al.*, 1988). El pequeño tamaño de dichos estadios, sumado a la vasta complejidad del ambiente físico marino, dificultan las posibilidades de cuantificar la

dispersión y la conectividad. Aún así, el transporte y la dispersión no son procesos azarosos, y buena parte de los mecanismos que transportan las larvas planctónicas siguen patrones complejos y cíclicos (Epifanio y Garvine, 2001; Pineda, 1991; Shanks, 1988), generalmente asociados a comportamientos específicos de los organismos (Queiroga y Blanton, 2004).

Si se considera que los procesos responsables del transporte y la conectividad de las subpoblaciones pueden ser determinísticos, entonces es posible que ciertas subpoblaciones residan en hábitats “fuente” o “sumidero” (Crowder *et al.*, 2000) según su ubicación geográfica y el destino que sus larvas puedan alcanzar al final de su vida planctónica. Las poblaciones residentes en hábitats “sumidero” son incapaces de producir suficientes reclutas o reproductores para contrarrestar su propia mortalidad, mientras que aquellas poblaciones residentes en hábitats “fuente” contribuyen con un exceso de descendencia, suficiente para mantener su propia población y las poblaciones en los ambientes “sumidero” (Pulliam, 1988). Esto determina que la importancia relativa de los efectivos reproductores es geográficamente variable en relación a la capacidad (relacionada a los mecanismos de transporte) de producir descendencia viable para su propia subpoblación y/o de exportar reclutas a otras subpoblaciones. En este contexto, la comprensión de la estructura espacial de las metapoblaciones y de la conectividad entre las subpoblaciones que las conforman, adquiere una importancia central en el diseño de estrategias de manejo y/o restauración de las especies marinas (Lipcius *et al.*, 2008).

Son abundantes los estudios acerca de la biología, ecología y distribución de decápodos braquiuros y anomuros que habitan la costa Atlántica Argentina (Boschi, 1964; Boschi *et al.*, 1992; Spivak, 1997), aunque el conocimiento acerca de la dinámica de las poblaciones, y de los procesos relacionados con la vida larvaria, su dispersión y su reclutamiento, está particularmente sesgado hacia algunas especies costeras de gran importancia ecológica como *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*, *Cyrtograpsus*

*angulatus* y *C. altimanus* (Anger *et al.*, 1994; Luppi *et al.*, 2002; Luppi, 1999; Valero *et al.*, 1999). De las especies de decápodos braquiuros y anomuros con potencial pesquero presentes en nuestras costas, las pertenecientes a la familia Lithodidae producen los mayores niveles de desembarcos por pesca (SAGPyA, 2008) y han sido objeto de abundantes estudios acerca de aspectos pesqueros (Campodonico *et al.*, 1983; Lovrich, 1997), reproductivos (Lovrich y Vinuesa, 1999; Vinuesa, 1990), poblacionales (Bertuche *et al.*, 1990; Campodonico *et al.*, 1983; Vinuesa, 1982), y otros aspectos biológicos (Anger *et al.*, 2004; Campodónico, 1971; Campodonico y Guzman, 1981; Lovrich y Vinuesa, 1993; McLaughlin *et al.*, 2001). La biología y ecología de las larvas ha sido estudiada principalmente en laboratorio (Anger *et al.*, 2004; Anger *et al.*, 2003; Lovrich *et al.*, 2003), mientras que en el ambiente natural su captura es dificultosa (Lovrich, 1999). Por otra parte, el asentamiento de juveniles sobre colectores pasivos permitió determinar las preferencias de ambientes de dos especies de centollas comercialmente más importantes (Tapella y Lovrich, 2006).

Las otras especies con potencial pesquero han sido estudiadas en menor medida. *Munida subrugosa* (= *M. gregaria*) (Pérez-Barros *et al.*, 2008) ha sido descrita en sus fases larvales (Roberts, 1973), y diversos aspectos de su biología han sido estudiados (Romero *et al.*, 2004; Tapella, 2002; Tapella *et al.*, 2002a; Tapella *et al.*, 2002b; Vinuesa, 2007). El cangrejo rojo *Chaceon notialis* (Manning y Holthuis, 1989; Scelzo y Valentini, 1974) ha sido estudiado en algunos aspectos pesqueros (Defeo *et al.*, 1991), reproductivos (Delgado y Defeo, 2004; Farias, 2004) y de dieta y crecimiento (Farias, 2004). Acerca de *Platyxanthus crenulatus* se conoce su distribución (Spivak, 1997), y la morfología de sus estadios larvales (Menu-Marque, 1970), en tanto que de *P. patagonicus*, se conoce su distribución (Spivak, 1997; Vinuesa, 2005), la morfología de sus estadios larvales (Iorio y Boschi, 1986), y la fecundidad y el crecimiento relativo (Carsen *et al.*, 1996). *Ovalipes trimaculatus* tiene una distribución continua a lo largo de las latitudes medias (25°-45°) del hemisferio sur (Melo,

1985; Spivak, 1997) y sus larvas han sido descritas (Schoeman y Cockcroft, 1996). De las poblaciones de la costa Argentina se ha estudiado el ciclo reproductivo y la maduración sexual (Barón *et al.*, 2002a, b; Fenucci y Boschi, 1975) y el potencial pesquero (Fenucci y Boschi, 1975; Morsan, 2000).

El conocimiento de la estructura espacial de las poblaciones de decápodos anomuros y braquiuros con potencial pesquero de las costas argentinas es escaso (Gavio y Boschi, 2006). De los aspectos relacionados con la vida larvaria, su dispersión y transporte y la potencial conectividad entre diferentes poblaciones o subpoblaciones, sólo se conoce la descripción morfológica de las larvas de numerosas especies (Pohle *et al.*, 1999) y, en algunos casos su distribución estacional (Cervellini, 2001; Lovrich, 1999). En este contexto, la generación de conocimiento acerca de la distribución de las larvas en diferentes escalas espaciotemporales y del asentamiento de algunas de estas especies, es un paso necesario para la comprensión de la dinámica de las poblaciones y el desarrollo de estrategias de manejo robustas para estos recursos.

El objetivo general del presente trabajo fue estudiar la historia de vida temprana y la dinámica del asentamiento de megalopas de *Ovalipes trimaculatus*, *Munida gregaria* y *Platyxanthus patagonicus* e identificar los principales factores biológicos y ambientales que modelan estos procesos.

### ***Organización de la tesis***

En este trabajo se investigaron diferentes aspectos de la ecología larvaria de tres de las especies con potencial pesquero de la costa Atlántica de la región Patagónica. La vida larvaria puede dividirse en tres etapas cuyas características las hacen objeto de diferentes presiones ambientales: 1) la generación de la larva; 2) la vida larvaria estrictamente planctónica y 3) el asentamiento del último estadio larvario (megalopa), previo a la muda que transforma el

último estadio larvario en el primer estadio juvenil estrictamente bentónico. En el Capítulo I, se presentan resultados del análisis del ciclo reproductivo de las tres especies, la estacionalidad del desove, la duración del desarrollo embrionario y los patrones temporales de eclosión. En el Capítulo II, se describe la variación estacional de abundancia de larvas de braquiuros y anomuros (con énfasis en las especies con potencial pesquero) en el golfo Nuevo, sus patrones de distribución vertical asociados a migraciones circadianas de ritmo diario, y las variaciones de densidad larvaria de alta frecuencia asociadas a diferentes forzantes ambientales. En el Capítulo III se describen los patrones temporales de variación en la intensidad del asentamiento de las megalopas de braquiuros y anomuros sobre el fondo, sobre la base de registros regulares del asentamiento sobre colectores artificiales durante dos años consecutivos. Con el objeto de comprender los procesos físicos que determinan la distribución espacio-temporal de las larvas de las especies consideradas, en el Capítulo IV se caracterizan los patrones hidrodinámicos asociados a diferentes condiciones de los principales forzantes ambientales (intensidad y dirección del viento, ciclo de mareas) en una región puntual del golfo Nuevo, y en el Capítulo V se relacionan las variaciones temporales de distribución larvaria con los patrones hidrodinámicos descritos, en el marco de hipótesis alternativas sobre los mecanismos de transporte.

# **CAPÍTULO I -- Variación estacional de la producción de embriones de *Munida gregaria*, *Ovalipes trimaculatus* y *Platyxanthus patagonicus***

## **INTRODUCCIÓN**

La regulación de los recursos pesqueros marinos en general y de los decápodos en particular tiene como uno de sus objetivos principales preservar el potencial reproductivo de las poblaciones. A fin de poder evaluar este último resulta útil adquirir información sobre parámetros reproductivos poblacionales tales como: 1) las tallas de primera madurez (fisiológica, morfológica y comportamental) (Goshima *et al.*, 2000; Paul, 1992), 2) la fecundidad (Sainte-Marie *et al.*, 2002), 3) las estrategias de apareamiento (por ejemplo: tipo de cópula con exoesqueleto blando o calcificado, proporción operacional de sexos, número de inseminaciones en las espermatecas y tiempo de viabilidad de las mismas) (deRivera, 2003; Donaldson y Adams, 1989; Jennings *et al.*, 2000; Paul, 1984) y 4) la estacionalidad reproductiva (Carmona-Suarez, 2003; Cheung, 1969; Leal *et al.*, 2008; Mantelatto y Fransozo, 1999). La estacionalidad involucra algún grado de sincronía en los eventos reproductivos, generalmente más marcada con el aumento de la latitud. Esta sincronía puede ser explicada por ventajas adaptativas que adquiere cada especie para reproducirse exitosamente en las condiciones contrastantes de las diferentes estaciones del año en altas latitudes (Sastry, 1983) y esta regulada generalmente por factores fisiológicos y ambientales tales como el fotoperíodo y la temperatura (Yamahira, 2004). En latitudes medias y altas es frecuente observar picos de productividad primaria y secundaria temporalmente acotados, asociados a cambios estacionales en la estructura térmica de la columna de agua (Colebrook, 1984). En este caso, los ciclos reproductivos están sincronizados de tal manera que la eclosión ocurra en sincronía con la aparición de alimento en el medio, observándose patrones más

evidentes cuando las especies involucradas están ubicadas en niveles bajos de la trama trófica (Clarke, 1992).

El estudio de los parámetros mencionados en el párrafo previo permite diseñar medidas de regulación pesquera tales como la limitación de las capturas por sobre tallas mínimas o la imposición de vedas estacionales. En el caso de poblaciones cerradas en las que el reclutamiento de nuevas generaciones está fuertemente determinado por la realización de su propio potencial reproductivo estas medidas deberían preservar a las poblaciones explotadas. Sin embargo muchas de las poblaciones de decápodos que sustentan pesquerías son abiertas (Sale y Kritzer, 2003), es decir que la reproducción de los adultos y el posterior reclutamiento de los juveniles están espacialmente desacoplados por una fase larvaria dispersiva (Caley *et al.*, 1996). En este contexto, el estudio de la estructura espacial de las subunidades poblacionales y la comprensión de algunos parámetros biológicos y ecológicos de las larvas (por ejemplo, el tiempo de vida, patrones de distribución espacio-temporal, mecanismos de transporte) se tornan relevantes para entender la conectividad entre las poblaciones y para diseñar de medidas de regulación espacial con propósitos pesqueros o de conservación (Sale y Kritzer, 2003).

En las especies del suborden Pleocyemata (que incluye algunas especies de camarones y todas las de langostas y de cangrejos) (Martin y Davis, 2001) la fase dispersiva del ciclo de vida comienza con la eclosión y liberación de las larvas a la columna de agua. Durante esta fase los individuos sufren elevadas mortalidades y son transportados por las corrientes. Las características físicas y biológicas del medio que habitan las larvas varían estacionalmente, particularmente en latitudes medias y altas. Por lo tanto, es importante reconocer en qué época del año las larvas están presentes en la columna de agua para comprender qué procesos las afectan. Para conocer en qué períodos del año ocurre la eclosión (y el consecuente ingreso de las larvas a la columna de agua) es importante comprender la cronología de los eventos



reproductivos previos: maduración gonadal, el desove y el desarrollo embrionario de los progenitores. Una vez completadas estas etapas reproductivas, la eclosión puede ser más o menos sincrónica en diferentes escalas temporales respondiendo a diferentes estímulos ambientales tales como los ciclos diurno-nocturnos, mareales, lunares, semilunares o estacionales (Yamahira, 2004).

Los ritmos de eclosión asociados a ciclos mareales y lunares han sido intensamente estudiados debido a que en algunas especies costeras se observan patrones temporales muy marcados (Christy, 1978; Forward Jr., 1987; Morgan, 1996) asociados generalmente a estrategias para evitar la depredación y/o maximizar la dispersión de las larvas (Gove y Paula, 2000). La sincronía de la eclosión en una escala temporal mayor (ciclos estacionales) generalmente ha sido inferida a partir de la estacionalidad de la ocurrencia de larvas en la columna de agua (Lovrich, 1999) o de las variaciones en la proporción de hembras ovígeras y postovígeras en las poblaciones (Leal et al., 2008). Estas aproximaciones pueden ser válidas, pero existe la probabilidad de no detectar las larvas aunque éstas efectivamente estén presentes en la columna de agua (por distribución muy agregada, o muy estratificada) en el primer caso, o de no detectar los pulsos de eclosión en especies que pueden tener desoves múltiples durante una misma temporada reproductiva (Morgan *et al.*, 1983). En el presente capítulo se estudian algunos parámetros reproductivos que permiten inferir la estacionalidad de la eclosión de las tres especies objetivo de este estudio.

### ***Objetivo***

- Determinar la cronología de los eventos reproductivos (desove, desarrollo de los embriones y eclosión de las larvas) que determinan la producción de larvas de *Munida subrugosa*, *Ovalipes trimaculatus* y *Platyxanthus patagonicus*:

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para alcanzar el objetivo se tomaron muestras periódicas de adultos de *M. gregaria*, *O. trimaculatus* y *P. patagonicus*, registrándose diferentes variables relacionadas con la reproducción (presencia de huevos en los pleópodos, grado de desarrollo de los embriones, grado de madurez gonadal) de manera de evaluar su evolución estacional. Adicionalmente se mantuvieron hembras ovígeras en acuario para obtener evidencia de la duración del desarrollo embrionario en condiciones reproducibles. Las tres especies requirieron de técnicas de captura diferentes por lo que se describen separadamente.

### *Munida subrugosa*

Se tomaron muestras mensuales en la bahía Nueva (Puerto Madryn, 42,75°S; 65,00°O) (Figura 1:1) entre enero de 2005 y marzo de 2006. Los ejemplares fueron capturados con trampas cilíndricas plegables de 26cm de diámetro, 50cm de largo y 10mm de tamaño de malla, cebadas con restos de merluza (*Merluccius hubbsi*) (aproximadamente 500g de espinazos y cabezas) y caladas durante 1-2 días en fondos blandos con 15-25m de profundidad.

Todos los cangrejos capturados fueron inmediatamente fijados en solución al 6% de formol en agua de mar. En el laboratorio, los ejemplares de *M. subrugosa* fueron identificados (Figura 1:2) y el sexo fue determinado según la presencia de cuatro pares de pleópodos en el abdomen de las hembras y dos pares de gonopodos en el abdomen de los machos. Se registró la condición de desove, clasificando las hembras en ovígeras o no ovígeras según portaran o no huevos en los pleópodos. El largo del caparazón (CL) fue medido con calibre digital, desde el borde posterior del arco orbital hasta la parte central del margen posterior.

La madurez gonadal (OM) de las hembras fue clasificada en cuatro categorías considerando la morfología del ovario, su tamaño y su color (determinado mediante una

escala *ad hoc* establecida mediante el acuerdo entre tres observadores) (Tabla 1·1). Para validar la escala macroscópica de maduración ovárica se registró el diámetro de 80-150 ovocitos elegidos aleatoriamente de una submuestra de los ovarios de 37 hembras (5-11 hembras de las muestras de mayo, agosto, septiembre, octubre y noviembre). Los ovarios fijados en formol fueron extraídos, sumergidos en agua de mar en una cápsula de Petri y disgregados. Las mediciones fueron realizadas bajo lupa binocular, con aumento de 50X y una precisión de 15µm. En estas condiciones fue posible detectar y medir ovocitos con un diámetro mínimo aproximado de 45µm. Las hembras capturadas en diciembre y febrero presentaron ovarios con evidentes signos de atresia haciendo imposible la disgregación de los ovocitos en el agua.

Los conductos deferentes de 8-20 machos por muestra (todos mayores que 15mm CL) fueron examinados bajo lupa binocular con aumento de 25X. La presencia de espermatozoides en el conducto deferente fue considerada como evidencia de madurez gonadal. El estadio de desarrollo de los embriones (ED) incubados por las hembras ovígeras fue determinado considerando la proporción de vitelo, el tamaño relativo del embrión y la aparición de pigmentos (Tabla 1·2).

Para determinar la duración del desarrollo embrionario se mantuvieron 25 hembras recientemente desovadas (17 durante el invierno de 2006 y 8 durante el invierno de 2007) en acuarios con recambio del agua de mar cada dos días, aireación, salinidad de 33 ‰ y temperatura constante de 11°C. Periódicamente (cada 2-4 días) y hasta la eclosión, se extrajeron muestras de los embriones en desarrollo, los cuales fueron examinados bajo lupa binocular con 50X de aumento y clasificados en 5 estadios de desarrollo (Tabla 1·2). La segmentación de los huevos luego de la fecundación es completa y perfectamente visible a través del corion. Esta característica fue considerada como evidencia de una reciente extrusión

de huevos. Del total de 25 hembras, sólo 9 individuos presentaron segmentación visible al inicio de los experimentos.

Para determinar la temporada reproductiva se analizó la evolución mensual de la proporción de hembras ovígeras y de machos maduros. La relación entre OM y ED fue analizada gráficamente para determinar la potencial remaduración de los ovarios durante el período de incubación. La distribución de frecuencias de diámetros de los ovocitos (OD) presentó patrones modales (unimodales, bimodales y trimodales) en todos los especímenes estudiados. Para estimar la media, la varianza y la proporción de solapamiento de las diferentes componentes modales, los datos fueron analizados utilizando el módulo “Mclust” (Fraley y Raftery, 2007) bajo el entorno “R” de programación para cálculos estadísticos, version R-2.4.1 (<http://www.r-project.org/> - R Development Core Team, 2006). Los parámetros estimados fueron analizados gráficamente. Las medias estimadas de los mayores componentes modales de la distribución de frecuencia de OD de cada espécimen, fueron comparadas mediante la prueba Jonckheere–Tersptra (Jonckheere, 1954; Siegel y Castellan, 1988) para muestras sin distribución conocida.

### ***Ovalipes trimaculatus***

Se tomaron muestras mensuales entre julio de 2007 y julio de 2008, mediante buceo autónomo en playas arenosas sobre la margen suroeste del golfo Nuevo a profundidades de entre 1 y 6 m en bajamar. En el laboratorio se determinó el sexo de los ejemplares de *Ovalipes trimaculatus* (Figura 1·2) y se midió el ancho del caparazón (AC, ancho máximo entre las espinas anterolaterales) de todos los individuos capturados con un calibre digital al 0,1 mm. Además se clasificó a todos los especímenes en seis diferentes estadios de muda según una escala macroscópica establecida para la especie (Tabla 1·3). En los machos se determinó además el grado de madurez de los testículos, clasificándolos en cuatro estadios de madurez según su aspecto macroscópico (Tabla 1·4). En las hembras se midió el ancho máximo del

pleon y se registró la condición de madurez de los ovarios (OM), clasificándolos en una escala de 6 estadios según su tamaño relativo a la cavidad visceral, textura y color (determinado mediante una escala *ad hoc* establecida mediante el acuerdo entre tres observadores) (Tabla 1·4). La condición de desove fue determinada considerando la presencia/ausencia de huevos embrionados o restos del corion indicativos de la eclosión en los pleópodos, mediante observación bajo lupa binocular (25X). Sobre la base de tales observaciones se clasificó a las hembras en 5 estadios del proceso de desove: 1) preovígeras: sin restos huevos ni corion sobre los pleópodos, 2) ovígeras: con huevos embrionados sobre los pleópodos, 3) en eclosión: con presencia simultánea de embriones en desarrollo avanzado y restos de corion vacíos, 4) postovígeras tempranas: con abundantes restos de corion de color marrón claro en los pleópodos y 5) postovígeras tardías: con escasos restos de corion en los pleópodos. En el caso de las hembras ovígeras, los huevos fueron observados bajo lupa binocular con aumento de 50X y el grado de desarrollo de los embriones (ED) fue clasificado según características morfológicas en 5 estadios (Tabla 1·2). Con el objeto de verificar la sincronía del desarrollo de los embriones situados en diferentes regiones (interna y externa) de la masa ovígera (Fernández *et al.*, 2003), se registró el desarrollo de embriones adheridos a la parte interna proximal del primer par de pleópodos y a la parte distal del cuarto par de pleópodos de 71 hembras ovígeras. La proporción de estadios de desarrollo de los embriones en hembras ovígeras fue analizada a lo largo de la temporada reproductiva con el objeto de identificar picos de eclosión. La relación entre el estado reproductivo (postovígeras, preovígeras, ovígeras con embriones recientes o con embriones desarrollados) y el grado de madurez ovárica de las hembras fue analizada durante la primera mitad de la temporada reproductiva (octubre - diciembre) con el objetivo de verificar la remaduración de los ovarios.

Para determinar la duración del desarrollo embrionario, tres hembras recientemente desovadas (dos de ellas con la segmentación visible y la restante con el embrión apenas

visible) fueron mantenidas en acuario con recirculación, a temperatura constante de 11 °C y salinidad de 33 ‰, y alimentadas cada 4 días con pescado fresco. Una pequeña muestra de al menos diez embriones fue tomada cada 2-5 días, observada bajo lupa binocular (50X de aumento) y clasificada en uno de 5 estadios de desarrollo embrionario (Tabla 1·2).

### ***Platyxanthus patagonicus***

Se tomaron muestras de *P. patagonicus* (Figura 1·2) en varias localidades de los golfos norpatagónicos (San Matías, San José y Nuevo) entre 40° y 43°S a profundidades de entre 10 m y 96 m. Las capturas se realizaron mediante trampas cilíndricas plegables con las mismas características, tiempo de calado y carnada que los utilizados con *M. subrugosa*, y a bordo de botes semirrígidos con motor fuera de borda, la embarcación de investigación “CENPAT 1” del Centro Nacional Patagónico o embarcaciones pesqueras artesanales contratadas. Las muestras fueron colectadas mensualmente entre agosto de 2004 y mayo de 2006 y entre enero de 2007 y abril de 2008.

En laboratorio se registró el sexo de los especímenes sobre la base de la forma de su abdomen y se midió el ancho del caparazón (AC) como la máxima distancia entre las espinas anterolaterales. Los estadios de madurez gonadal de ambos sexos fueron determinados mediante la observación directa del volumen, la textura de las gónadas y el color (determinado mediante una escala *ad hoc* establecida mediante el acuerdo entre tres observadores) (Tabla 1·5). Luego de la observación de los pleópodos bajo lupa binocular con aumento de 25X, las hembras fueron clasificadas como: 1) preovígeras: con las sedas de los pleópodos limpias y sin restos de corion, 2) ovígeras: con huevos embrionados adheridos a los pleópodos y 3) postovígeras: con restos de corion adheridos a las sedas de los pleópodos.

En las hembras ovígeras capturadas entre mayo de 2005 y mayo de 2006 el color de la masa ovígera fue registrado como un indicador del grado de desarrollo de los embriones

(García-Guerrero y Hendrickx, 2004; Moriyasu y Lanteigne, 1998; Pinheiro y Hattori, 2003; Yosho, 2000) y clasificado en dos categorías subjetivas: 1) color violeta a terracota, y 2) color marrón a marrón-gris oscuro. En las hembras ovígeras capturadas entre enero de 2007 y abril de 2008, los embriones fueron examinados bajo lupa binocular con aumento de 50X y clasificados en 5 estadios de desarrollo: 1) huevos color violeta: sin embrión detectable, 2) huevos color violeta: con embrión detectable y ocupando menos que un cuarto del perímetro del corion, 3) huevos color violeta claro o marrón-violáceo: con el embrión ocupando más de un cuarto del perímetro, sin pigmentos detectables, 4) huevos color marrón claro: con los ojos de los embriones parcialmente pigmentados y 5) huevos color marrón oscuro: embriones con ojos totalmente pigmentados y muy poco o nada de vitelo remanente. La relación entre el estadio reproductivo de las hembras (preovígera, ovígera con embriones en diferentes estadios, o postovígera) y el estadio de madurez del ovario, así como la evolución de las proporciones de ED a lo largo de la temporada reproductiva fueron analizadas gráficamente.

Para determinar la duración del desarrollo embrionario se colocaron 6 hembras ovígeras con embriones en estadio 1 de desarrollo y 6 hembras preovígeras en un acuario con recirculación de agua, temperatura constante de 11 °C y alimentación con pescado fresco cada 4-6 días. Las hembras preovígeras fueron periódicamente revisadas para detectar un eventual desove. A cuatro de las hembras ovígeras se les tomaron muestras de embriones cada 4-6 días para determinar su desarrollo. Las dos hembras ovígeras restantes fueron mantenidas como testigo, sin provocarles estrés por la extracción de huevos de los pleópodos.

## **RESULTADOS**

### ***Munida subrugosa***

Se capturaron un total de 1470 ejemplares, 622 machos (11,36-23,85 mm de CL) y 848 hembras (11,5-22,72 mm de CL). La frecuencia de aparición de hembras ovígeras a lo

largo del año indica que la temporada reproductiva (época donde pueden encontrarse hembras incubando) se extiende de junio a diciembre. Esta proporción superó el 80% entre julio y octubre (Figura 1·2). Altas proporciones de machos mostraron signos de madurez gonadal entre mayo y noviembre (Figura 1·2).

A lo largo de la temporada reproductiva, las hembras que incubaban huevos recientemente extruídos (ED1) mostraron ovarios inmaduros o en maduración (OM1 y OM2) (Figura 1·3). Aquellas hembras que incubaban huevos en desarrollo más avanzado mostraron ovarios en madurez intermedia o avanzada (OM3 y OM4), mientras que el 76 % de las hembras que incubaban huevos con embriones prácticamente listos para eclosionar (ED5) mostraron ovarios completamente maduros y listos para desovar nuevamente (Figura 1·3). Durante la temporada reproductiva, sólo el 3 % de las hembras con ovarios maduros (OM4) no se encontraban incubando huevos.

La distribución de frecuencias de diámetro de los ovocitos (OD) presentó dos componentes modales (Figura 1·4) en la mayoría de las hembras. Prácticamente todos los ovarios presentaron una componente modal pequeña (con diámetros entre 60-200  $\mu\text{m}$ ). Los ovarios con estadio de madurez OM1 mostraron dos o tres modas con medias de OD estimadas entre 63-196  $\mu\text{m}$ , a excepción de una hembra con una baja proporción (3 %) de ovocitos grandes (ovocitos maduros, media estimada 617  $\mu\text{m}$ ). Aquellas hembras con ovarios en estadio OM2 de madurez presentaron una moda de ovocitos pequeños y otra moda de ovocitos de diámetro intermedio estimado entre 137-303  $\mu\text{m}$ . Tres de estos ovarios OM2 presentaron unos pocos (menos del 5% del total) ovocitos grandes con medias estimadas entre 447-783  $\mu\text{m}$ . La mayoría de los ovarios OM3 y OM4 presentaron dos modas claramente diferenciadas, una menor con medias estimadas entre 80-296  $\mu\text{m}$  y la otra con medias estimadas entre 303-488  $\mu\text{m}$  para OM3 y entre 435-620  $\mu\text{m}$  para OM4 (Figura 1·4). La componente modal mayor en todos los especímenes estudiados se incrementó



significativamente con el incremento en el estadio de madurez (Test de “Jonckheere-Terpstra”,  $p < 0,001$ ).

El desarrollo embrionario completo demoró en promedio 28,8 días (Tabla 1·6). Tres hembras sobrevivieron al desarrollo completo de sus embriones durante los experimentos (desde los estadios iniciales de segmentación del huevo hasta la eclosión completa). La duración del desarrollo embrionario en estos casos fue de 26, 27 y 29 días. Durante los experimentos en acuario se observó que: 1) las hembras ovígeras son perfectamente capaces de nadar activamente de manera similar a como lo hacen las hembras no ovígeras o los machos, 2) se registraron comportamientos frecuentes de limpieza y acondicionamiento de las masas ovígeras con el quinto par de pereiópodos, y de movimientos rítmicos del abdomen probablemente relacionados con la oxigenación de la masa ovígera, y 3) la eclosión tuvo lugar en períodos cortos de tiempo (menos de dos días) y, a diferencia de las otras dos especies estudiadas, los restos de corion y funículos se desprendieron completamente de los pleópodos al finalizar la misma.

### ***Ovalipes trimaculatus***

Se capturaron un total de 873 ejemplares, 480 machos y 393 hembras. La temporada de desove de *O. trimaculatus* se extendió desde octubre hasta abril (Figura 1·5). En el mes de marzo no se registraron hembras ovígeras, pero su ausencia podría deberse al reducido tamaño de la muestra de ese mes. La proporción de hembras ovígeras respecto del total de hembras adultas sólo superó el 50 % en los meses de noviembre y diciembre (72 y 73 % respectivamente) (Figura 1·5). La totalidad de los machos se encontraron con las gónadas completamente maduras a fines del invierno (en el mes de julio), mientras que la frecuencia de machos con gónadas maduras decreció durante la primavera y hasta fines del verano, aumentando las proporciones de machos con gónadas exhaustas y en recuperación (Figura 1·5).

Durante los meses de octubre y noviembre, en la primera mitad de la temporada reproductiva, las hembras preovígeras mostraron una alta frecuencia de ovarios en estadio de madurez avanzada (Figura 1·6). Las hembras ovígeras con embriones en estadios iniciales de su desarrollo mostraron alta frecuencia de ovarios exhaustos, mientras que aquellas ovígeras con embriones desarrollados mostraron una frecuencia superior al 70 % de ovarios con algún grado de maduración. La proporción de ovarios exhaustos decreció con el avance del desarrollo embrionario. Las hembras cuyos embriones han eclosionado (postovígeras recientes o tardías) mostraron mayormente ovarios en madurez avanzada y, en baja proporción, en madurez incipiente (Figura 1·6). Durante los meses de octubre y noviembre, una alta proporción de las hembras ovígeras portaban embriones en estadios iniciales del desarrollo (Figura 1·7). En diciembre, la frecuencia de hembras con embriones en estadios avanzados del desarrollo aumentó notablemente, aunque también se observó una frecuencia importante de hembras con huevos recientemente extruídos (Figura 1·7). En enero la mayoría de las hembras ovígeras portaron embriones en estadios intermedios del desarrollo, mientras que en febrero y abril los patrones fueron poco claros por el reducido tamaño de las muestras (Figura 1·7).

Ninguno de los tres especímenes mantenidos en acuario completó el desarrollo de los embriones durante el experimento en acuario. Las dos hembras que iniciaron el experimento con huevos recién extruídos (ED1) murieron antes de la eclosión. En tanto, la única hembra que inició el experimento con embriones visibles (ED2) sobrevivió hasta la eclosión. La duración del desarrollo de los embriones incubados a 11 °C se estimó entonces a partir de la suma de la duración de cada período en diferentes hembras (Tabla 1·7) y resultó de 69 días.

### ***Platyxanthus patagonicus***

Se capturaron un total de 2542 ejemplares, 1006 machos y 1536 hembras. Se registraron hembras ovígeras durante gran parte del período comprendido entre los meses de

agosto de 2004 y mayo de 2006, con excepción de los meses de verano (diciembre de 2004 - enero de 2005, y diciembre de 2005 - abril de 2006). Aún así, se distinguió claramente un período con alta frecuencia de aparición de hembras ovígeras que, con algo de variación, se sitúa entre mayo y noviembre (Figura 1·8). Durante el período enero de 2007 – abril de 2008 las capturas no fueron homogéneas en el tiempo, aunque la aparición de hembras ovígeras siguió el mismo patrón estacional (Figura 1·8).

El color de la masa ovígera varió a lo largo de la estación reproductiva (Figura 1·9). Entre mayo y agosto, la proporción de masas ovígeras con color violeta o terracota, fue superior al 80 %, mientras que en septiembre esta proporción cayó al 40 %. En octubre y noviembre más del 80 % de las masas ovígeras fueron de colores marrón a marrón-gris oscuro (Figura 1·9). La mayoría de las hembras ovígeras capturadas en junio de 2007 incubaban embriones en estadio inicial del desarrollo (ED1) (Figura 1·9), en tanto que al mes siguiente, la mayor proporción de las hembras ovígeras capturadas portaba embriones más desarrollados (ED2). En agosto las hembras ovígeras mostraron proporciones similares de embriones en ED2 y en ED4 y en septiembre la mayoría se encontró incubando embriones en estadio ED4 (Figura 1·9). En los meses de octubre y diciembre de 2007 sólo se capturó una hembra con evidencia de eclosión reciente en cada mes, y en el mes de noviembre se capturó sólo una hembra con huevos en estadio ED5.

Durante el período enero de 2007 - abril de 2008, todas las hembras que incubaban huevos en sus pleópodos mostraron ovarios exhaustos o en recuperación. Ninguna hembra presentó ovario maduro al momento de incubar huevos en sus pleópodos (Figura 1·12). Las hembras postovígeras recientes mostraron proporciones similares de ovarios exhaustos, en recuperación y maduros. Las postovígeras tardías y las preovígeras mostraron mayores proporciones de ovarios maduros (Figura 1·10).

Las seis hembras preovígeras capturadas el 21 de junio de 2007 y mantenidas en el acuario sobrevivieron sin desovar hasta el 27 de agosto de 2007 cuando se dio por terminado el experimento. De las seis hembras ovígeras capturadas en la misma fecha y llevadas a los acuarios cuatro murieron en la primera semana. De las dos restantes, ambas con embriones en estadio ED2 al inicio de la incubación, una sobrevivió 33 días y sus embriones no alcanzaron el estadio ED3 y la otra sobrevivió 67 días, alcanzando sus embriones el inicio del estadio ED3. El tiempo que demora el desarrollo embrionario no pudo ser estimado, aunque la información obtenida permite afirmar que, a 11 °C demoraría un período considerablemente mayor que 67 días, con lo que probablemente los embriones se desarrollen durante toda la temporada en que se registra alta proporción de hembras ovígeras (5-6 meses).

## DISCUSIÓN

Las tres especies estudiadas presentan una estacionalidad reproductiva marcada al igual que otros decápodos de la región (Ituarte *et al.*, 2004; Lovrich y Vinuesa, 1999). Estas observaciones son coherentes con las variaciones estacionales observadas en la abundancia de los estadios larvales de muchas especies de decápodos presentes en la costa Atlántica Sudoccidental (Baccardit, 1986; Boschi, 1981; Lovrich, 1999). Aún así, las tres especies muestran diferencias importantes en su estacionalidad. *M. subrugosa* y *P. patagonicus* pueden comenzar la extrusión de ovocitos y el desove respectivamente a fines del otoño, alcanzar una alta proporción de hembras ovígeras a inicios del invierno y es posible encontrar una proporción importante de hembras ovígeras hasta finales de la primavera. *O. trimaculatus* en cambio, desova a mediados de primavera y se encuentran hembras ovígeras hasta fines del verano.

En las tres especies estudiadas es posible encontrar hembras ovígeras durante aproximadamente 5 a 7 meses en el año. En las que incuban sus embriones durante el invierno

(*M. subrugosa* y *P. patagonicus*) la proporción de hembras ovígeras se mantiene alta durante el período reproductivo decreciendo al final (fines de primavera o inicio del verano). *O. trimaculatus* en cambio registra un descenso brusco en la proporción de hembras ovígeras a mitad de la temporada reproductiva (diciembre) y luego un posterior aumento. Esto parecería indicar que existe un pico de eclosión en diciembre y un segundo desove posterior que culminaría con la eclosión en febrero. Esta hipótesis es coherente con otras observaciones realizadas: 1) los embriones de las hembras ovígeras muestran un grado de desarrollo creciente en el período octubre-diciembre, un menor grado de desarrollo en enero, lo cual podría indicar un pulso de eclosión en diciembre; 2) durante los primeros meses de la temporada reproductiva una alta proporción de las hembras ovígeras remaduran sus ovarios mientras incuban los embriones, alcanzando la madurez luego de la eclosión y pudiendo potencialmente tener un nuevo desove; 3) experimentalmente, el desarrollo embrionario demoró poco más de dos meses en temperatura constante de 11 °C. La temperatura promedio del agua de mar en el mes de Octubre fue de 10,8 °C, pero el promedio de noviembre, diciembre, enero y febrero fue de 12,1 °C, 14,5 °C, 17,0 °C y 18,9 °C respectivamente (datos del capítulo IV). Esto indica que los embriones correspondientes al desove de inicios de la temporada (octubre-noviembre) atraviesan su desarrollo en una temperatura promedio superior a los 11 °C, por lo cual su desarrollo en el medio natural podría demorar menos que el estimado experimentalmente (Hamasaki, 2003). Esto permite plantear la hipótesis de que la alta proporción de hembras desovantes a fines de octubre, que incubaron durante noviembre podrían estar liberando larvas a mediados o fines de diciembre y además tener sus ovarios en maduración avanzada para producir un nuevo desove en enero. Para corroborar la hipótesis de que *O. trimaculatus* es capaz de desovar dos veces en la misma temporada sería necesario analizar también el contenido de las espermatecas de las hembras ovígeras de inicios de

temporada, y detectar momentos de apareamiento y muda (condición necesaria para volver a aparearse) en inicios del verano.

*P. patagonicus* y *M. subrugosa* tienen una temporada reproductiva similar, que comienza a fines de otoño y termina a fines de primavera. Aún así, las primeras larvas de *M. subrugosa* estarían reclutando a la columna de agua de mar durante el mes de Julio, mientras que *P. patagonicus* incubaría sus embriones hasta mediados de la primavera (octubre-noviembre). En el golfo Nuevo la duración estimada del desarrollo embrionario de *M. subrugosa* no es mayor que un mes, en tanto que el desarrollo embrionario de *P. patagonicus*, si bien no pudo ser estimado con precisión, demoraría varios meses (experimentalmente se mantuvieron hembras incubando por más de dos meses, con un desarrollo escaso de sus embriones).

En el caso de *M. subrugosa*, la estacionalidad reproductiva ha sido estudiada en el límite sur de su distribución (Tapella et al., 2002a) y coincide con la observada en el presente trabajo. También se ha estudiado la reproducción en la zona central de la plataforma Argentina (Vinuesa, 2007) donde se propone que la especie desova dos veces durante la temporada reproductiva. En el presente trabajo se observó claramente que la remaduración de los ovarios se produce durante el período de incubación en una alta proporción de las hembras. Los ovarios mantienen ovocitos pequeños (probablemente previtelogénicos) durante toda la temporada reproductiva y al avanzar en la maduración, una parte de estos incrementa su tamaño hasta alcanzar la madurez. Luego de cada desove, y mientras los embriones se desarrollan en los pleópodos, una parte de los ovocitos previtelogénicos comienza a madurar en el interior del ovario. La presencia simultánea de ovocitos de diferentes tamaños (previtelogénicos y vitelogénicos) en ovarios maduros ha sido observada en algunas especies de braquiuros (Gorny y George, 1997; Perovich et al., 2003) y en diferentes especies de peces y moluscos (Dadzie, 2007; Melo y Sauer, 1999). En *Ovalipes catharus* se han observado

simultáneamente ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos en ovarios maduros, aunque no se han encontrado evidencias de remaduración y desoves múltiples (Armstrong, 1988). Luego de la eclosión, los pleópodos se liberan rápidamente de los funículos y restos de corion y los ovarios están completamente maduros y listos para un nuevo desove. Considerando que la proporción de hembras ovígeras supera el 80 % durante al menos 4 meses y considerando además que la temperatura del mar durante la temporada reproductiva de *M. gregaria* no es muy diferente de la utilizada en los experimentos de desarrollo embrionario es posible concluir que esta especie podría producir tres o cuatro desoves durante la misma temporada. Por otra parte, las hembras ovígeras de *P. patagonicus* no mostraron signos de remaduración ovárica durante el desarrollo embrionario en ningún caso, el grado de desarrollo de los embriones fue creciendo constantemente a lo largo de la temporada reproductiva y se observó que el desarrollo embrionario es un proceso mucho más lento que en las otras especies estudiadas.

La información analizada en el presente capítulo permite concluir que *P. patagonicus* atraviesa un ciclo anual de reproducción con alta frecuencia de hembras incubando huevos entre los meses de mayo y noviembre, y con una sola puesta por hembra por año que eclosionaría principalmente entre los meses de octubre y diciembre. *O. trimaculatus* en cambio atraviesa su período reproductivo durante fines de la primavera y el verano, probablemente parte de las hembras de la población puedan efectuar dos desoves durante la temporada reproductiva y existirían dos picos de eclosión, uno a mediados del mes de diciembre y otro a fines de febrero. Por último, la temporada reproductiva de *M. subrugosa* comienza en junio, y en julio la totalidad de las hembras se encuentra incubando huevos en su abdomen. Durante este mismo mes comienza la eclosión de las primeras larvas y la eclosión, seguida de sucesivas puestas se prolongaría hasta el mes de diciembre.

Se concluye que *M. gregaria* produce puestas sucesivas entre junio y diciembre y que la eclosión de sus embriones se daría entre julio y diciembre-enero. Las hembras de *O. trimaculatus* desovan en octubre y remaduran sus ovarios durante el desarrollo de sus embriones. La eclosión se produce en diciembre, seguida de un nuevo desove, cuyos embriones eclosionarán en febrero. *P. patagonicus* desova a mediados del otoño e incuba sus embriones durante todo el invierno y parte de la primavera. La eclosión de sus embriones se produce entre octubre y diciembre.



## TABLAS Y FIGURAS

Variable morfológica	Estadio de madurez ovárica			
	OM1	OM2	OM3	OM4
Posición	Dos filamentos ventrolaterales al hepatopáncreas	Similar al estadio 1	Lateral al hepatopáncreas	Dorsolateral al hepatopáncreas
Tamaño relativo	Sólo detectables bajo lupa (50X)	Detectable a simple vista	Conspicuo en la cavidad cefalotorácica	Ocupando la mayor parte de la cavidad cefalotorácica
Color	Traslúcidos	Blanco	Amarillo-anaranjado*	Naranja*
Textura-consistencia	Textura suave, tejidos elásticos	Textura suave, tejidos elásticos	Textura suave, tejidos blandos y consistencia de puré	Textura granular y consistencia de puré

Tabla 1·1. Escala macroscópica de madurez del ovario de *Munida gregaria*. OM1-OM4 representan las categorías crecientes de madurez ovárica. \* color observado en los tejidos fijados con formol, en tejidos frescos las gónadas son de color verde.

Tabla 1-2. Características morfológicas de los diferentes estadios (ED1-ED5 en orden creciente) de desarrollo embrionario de *Munida gregaria* y de *Ovalipes trimaculatus*.

Estadios de desarrollo embrionario				
ED1	ED2	ED3	ED4	ED5
Desde la extrusión hasta la gástrula. Huevos esféricos color verde. Embrión no detectable. El clivaje puede ser observado desde el estado de dos células hasta la mórula.	Pequeños embriones traslúcidos ocupando menos de la mitad del perímetro del huevo en vista lateral	Huevos de forma ovoide. Embriones ocupando más de la mitad del perímetro del huevo en vista lateral. Pigmentos no detectables	Los pigmentos del ojo se pueden notar como una línea marrón. Aparecen los cromatóforos en el abdomen.	Ojos completamente pigmentados. Vitelo ocupando menos del 20% del huevo. Embriones listos para eclosionar o parcialmente eclosionados

Tabla 1-3. Características generales de los cangrejos de la especie *Ovalipes trimaculatus* durante las diferentes fases del ciclo de muda.

Estadio	Caracterización
Postmuda muy reciente	Recién mudado. Consistencia gelatinosa, débil, prácticamente sin movilidad. Color naranja
Postmuda reciente	Consistencia de cartón mojado, Escasa movilidad. Color naranja - marrón
Postmuda tardía	Consistencia de plástico. Movilidad ligeramente reducida. Color naranja - marrón
Intermuda reciente	Caparazón duro, sin epibiontes. Color violáceo claro. Parte inferior del cefalotórax (abdomen y esternitos) marrón clara y limpia
Intermuda tardía	Caparazón duro, puede tener epibiontes. Color violáceo oscuro. Parte inferior del cefalotórax marrón oscura. La epidermis puede estar parcialmente despegada debajo del caparazón
Premuda	Caparazón viejo descalcificado con características similares al estadio anterior. Nuevo caparazón en formación avanzada y prácticamente despegado del viejo

Tabla 1-4. Escala macroscópica de madurez de las gónadas (masculinas y femeninas) de *Ovalipes trimaculatus*.

Estadio madurez	Caracterización	
	Machos	Hembras
Inmaduro	Testículos no detectables a simple vista	Ovarios detectables como pequeños filamentos traslúcidos
En maduración temprana		Ovarios pequeños, tubulares con forma de H, color naranja muy claro.
En maduración intermedia	Testículos poco desarrollados color crema. Conductos deferentes blancos.	Ovarios lobulados, color naranja, cubren menos de un tercio del hepatopáncreas
En maduración avanzada		Ovarios lobulados, color naranja intenso, cubren la mayor parte del hepatopáncreas. Ovocitos no distinguibles a simple vista
Maduro	Testículos turgentes color blanco. Conductos deferentes turgentes y blancos en sus porciones anterior y media	Ovarios lobulados, color naranja intenso o pardos. Ovocitos distinguibles a simple vista
Exhausto	Testículos blanco grisáceo. Conductos deferentes flácidos	Ovarios lobulados, flácidos, de tamaño mediano y color naranja pálido

Tabla 1-5. Escala macroscópica de madurez de las gónadas (masculinas y femeninas) de *Platyxanthus patagonicus*.

Estado	Caracterización	
	Machos	Hembras
Inmaduro	Testículos no distinguibles a simple vista. Los conductos deferentes son filamentos translúcidos sólo distinguibles bajo lupa	Ovarios sólo distinguibles bajo lupa como filamentos translúcidos
En maduración	Testículos pequeños y conductos deferentes delgados distinguibles a simple vista	Los ovarios son filamentos color crema a rosado, distinguibles a simple vista
Maduro	Testículos más grandes, blancos y opacos. Conductos deferente gruesos con abundantes espermatóforos	Ovarios voluminosos y turgentes, color rosa oscuro a violeta. Contienen ovocitos en vitelogénesis detectables a simple vista
Exhausto	Testículos blancos grisáceos y laxos. Los conductos deferentes contienen pocos o no contienen espermatóforos	Ovarios laxos y aplanados, color crema. Contienen pocos o ningún ovocito vitelogénico
En recuperación	Testículos blancos y turgentes. Conductos deferentes laxos sin espermatóforos	Ovarios parcialmente turgentes color rosa claro. Contienen abundantes ovocitos vitelogénicos y algunos disgregados (atresicos)

Tabla 1-6. Duración (en días) de las diferentes fases del desarrollo embrionario (ED1-ED4 y Eclosión) de *Munida gregaria*, en laboratorio. N representa el total de observaciones hechas en acuarios con temperatura constante de 11 °C.

	Estadio de desarrollo embrionario			
	ED1	ED2	ED3	ED4- Eclosión
Duración promedio	5.2	8.5	7.5	7.6
Rango	4.5-6	7-10.5	6-9	5.5-10
Desvío estándar	0,50	1.02	0.89	1.47
N	9	18	16	10
Duración total del desarrollo embrionario			28.8	

Tabla 1-7. Duración (en días) de las diferentes fases del desarrollo embrionario (ED1-ED5) y la eclosión de *Ovalipes trimaculatus*, en laboratorio. N representa el total de observaciones hechas en acuarios con temperatura constante de 11 °C.

	Estadio de desarrollo embrionario					
	ED1	ED2	ED3	ED4	ED5	Eclosión
Duración promedio	9	21.7	13.5	18	7	4
Rango	9	19.5-24	13-14.5	18	7	4
N	1	3	3	1	1	1
Duración total del desarrollo embrionario	69.2					

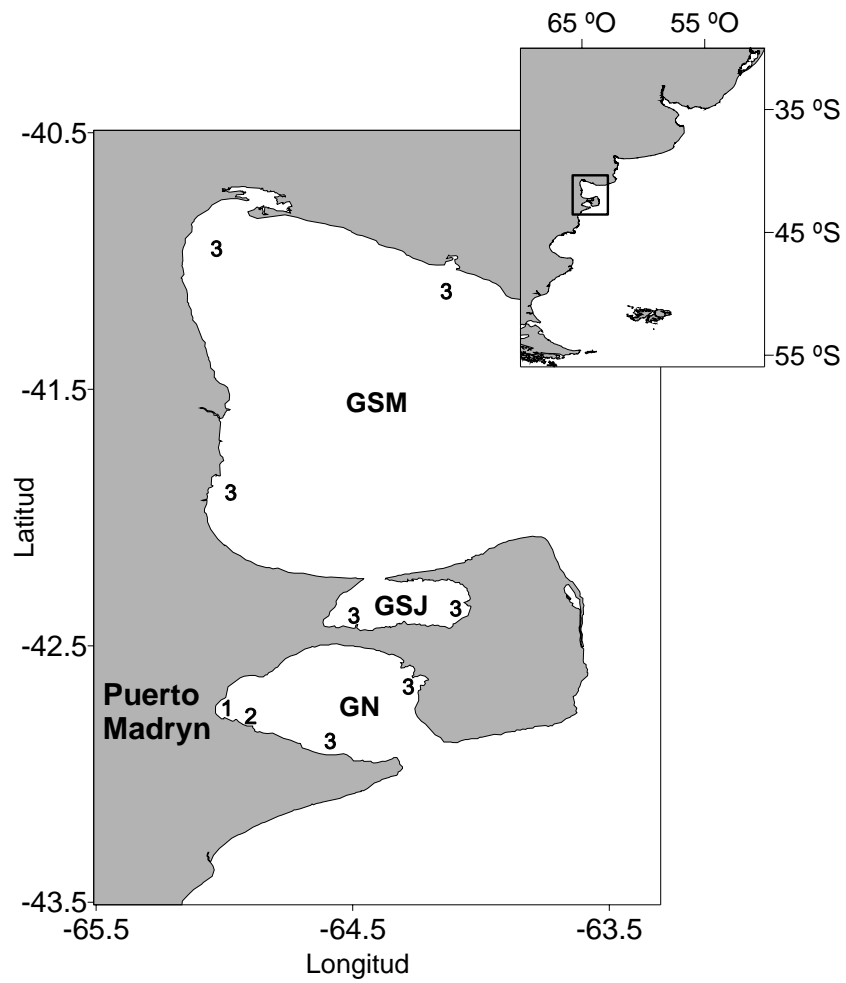


Figura 1·1. Mapa de la zona de estudio. Los números indican áreas de muestreo de las diferentes especies de cangrejos. *Munida gregaria* fue capturada en la bahía Nueva (1), *Ovalipes trimaculatus* fue también capturado en playa Paraná (1 y 2) y *Platyxanthus patagonicus* fue capturado en todos los sitios indicados en los tres golfos norpatagónicos (1, 2 y 3). GN: golfo Nuevo, GSJ: golfo San José GSM: golfo San Matías.



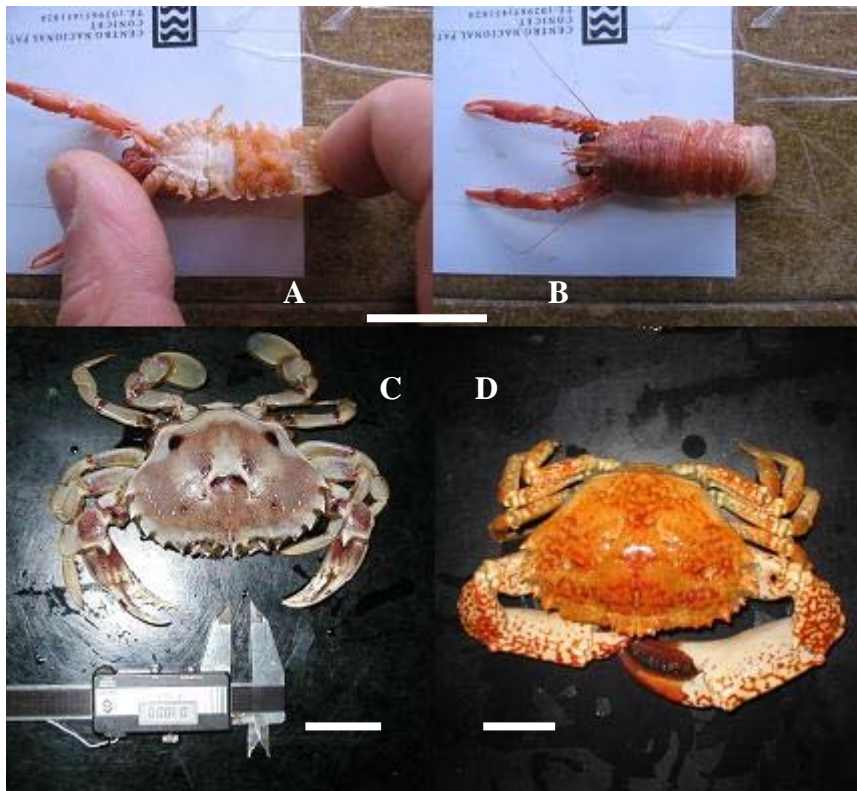


Figura 1:2. Vista ventral (A) y dorsal (B) de *M. gregaria* (hembra ovigera). Vista dorsal de un ejemplar de *Ovalipes trimaculatus* (C) y otro de *Platyxanthus patagonicus* (D) (macho). La barra blanca en las figuras A y B representa 2 cm. Las barras blancas en las figuras C y D representan 4 cm.

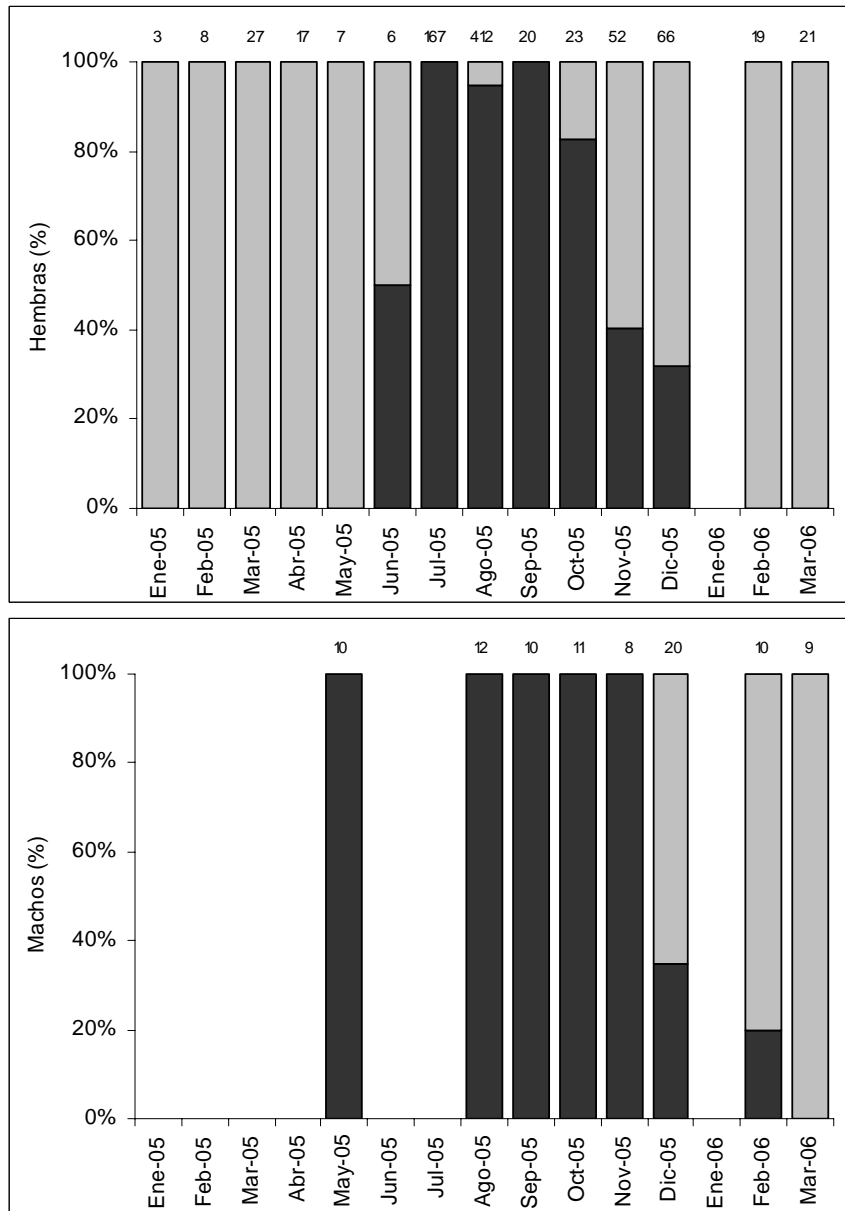


Figura 1-3. Variación mensual de las proporciones de hembras no ovígeras (barras grises) y ovígeras (barras negras) (gráfico superior), y de machos inmaduros (barras grises) y maduros (barras negras) (gráfico inferior) de *M. gregaria*. Los sectores del eje temporal sin valor representan meses sin muestras. Los números sobre cada barra indican el tamaño de la muestra.

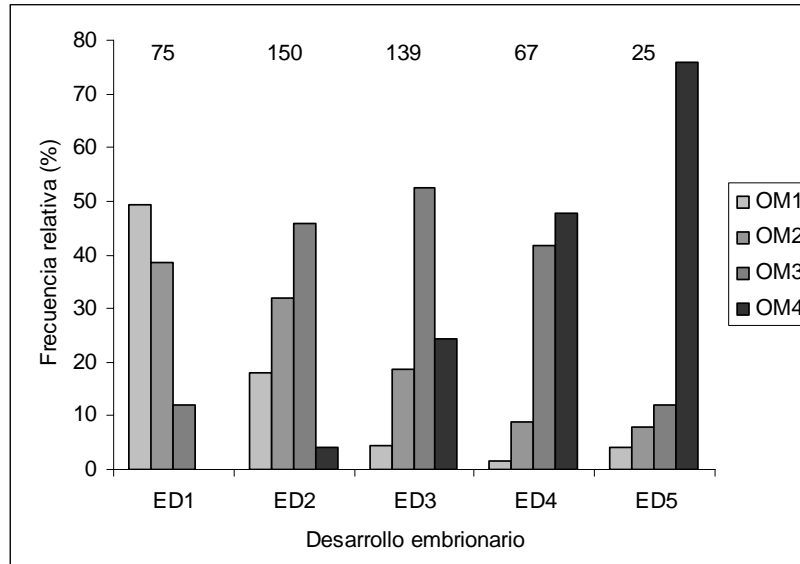


Figura 1·4. Frecuencia relativa de los diferentes estadios de de madurez ovárica (OM) en hembras de *M. gregaria* incubando embriones en diferentes estadios de desarrollo (ED). Los números sobre cada distribución de frecuencias indican el tamaño de la muestra.

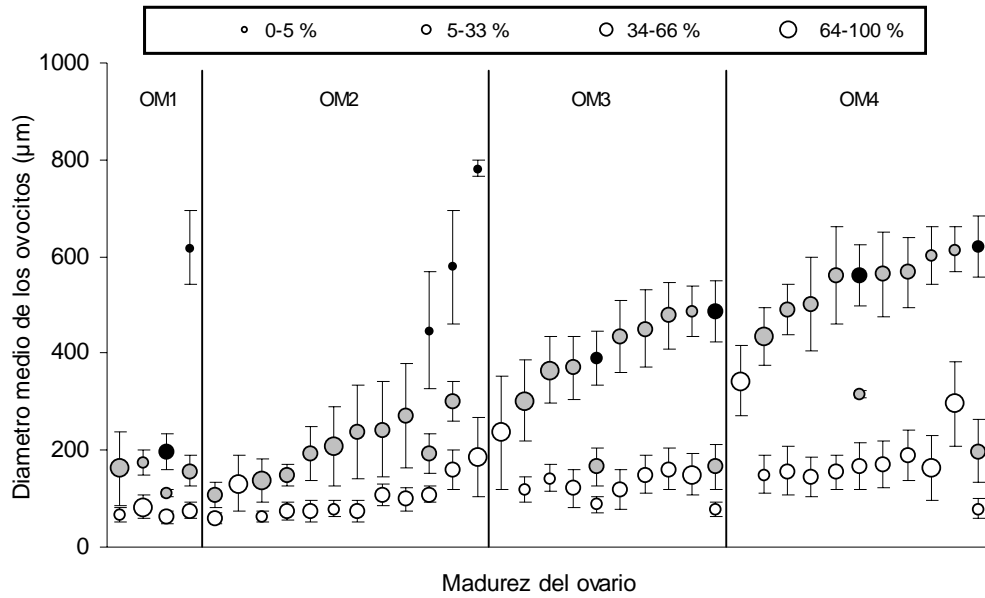


Figura 1·5. Distribución de tallas de ovocitos (OD) en ovarios de *M. gregaria* con diferentes estadios de madurez (OM). Los círculos blancos, grises y negros representan las medias de los componentes modales menores, intermedios y mayores de cada individuo, respectivamente. Las barras verticales representan la desviación estándar. El tamaño de los círculos representa cuatro rangos de importancia de cada componente modal relativa al total de los ovocitos.

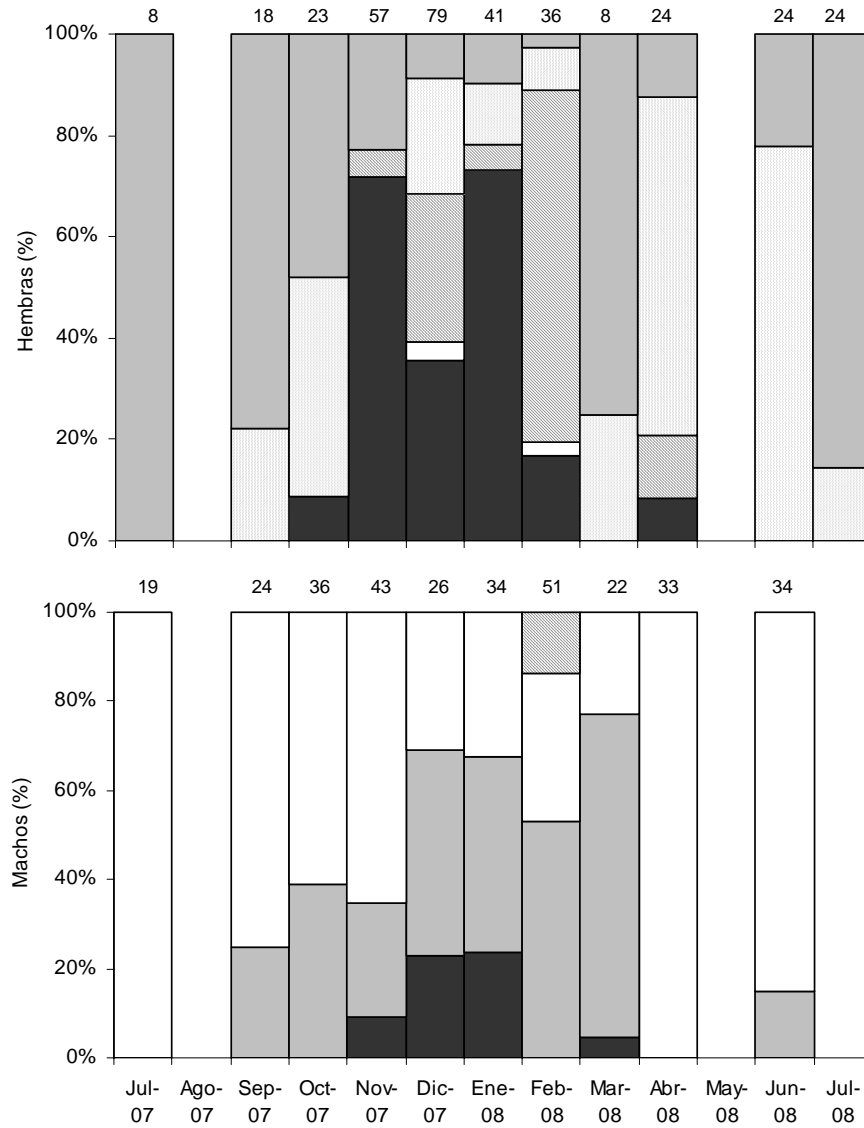


Figura 1·6. Variación mensual de la frecuencia relativa de hembras ovígeras, en eclosión, postovígeras recientes, postovígeras tardías y preovígeras (barras negras, blancas, rayadas, punteadas y grises respectivamente) (gráfico superior), y de machos inmaduros, en maduración, maduros y exhaustos (barras negras, grises, blancas y rayadas respectivamente) (gráfico inferior) de *O. trimaculatus*. Los números sobre las barras indican el tamaño de la muestra.

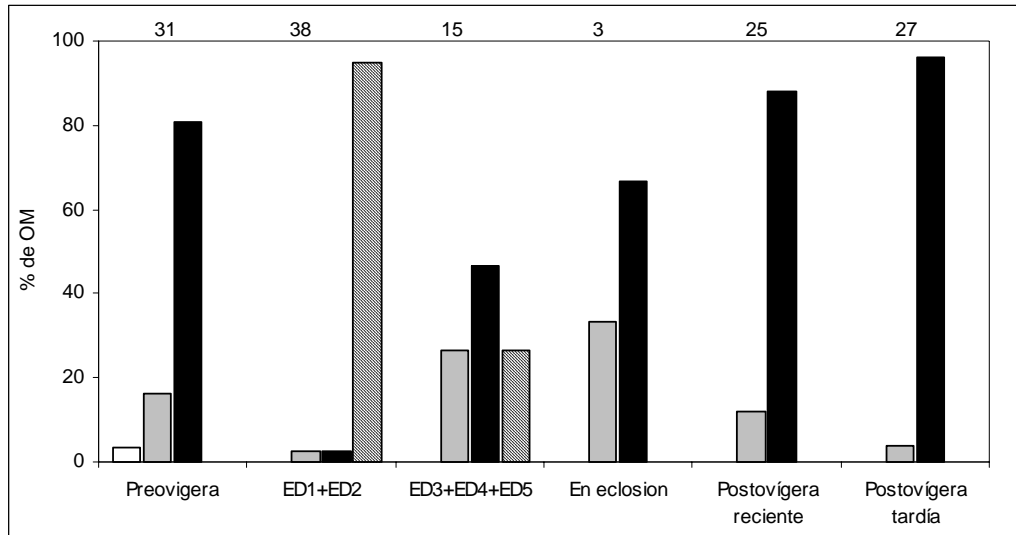


Figura 1·7. Proporción de estadios de madurez ovárica (OM) en hembras de *O. trimaculatus* en diferentes etapas de su ciclo reproductivo. ED: estadio de desarrollo embrionario. Las barras blancas, grises, negras y rayadas significan hembras con ovarios inmaduros, en maduración, maduros y exhaustos respectivamente. Los números en la parte superior indican el tamaño de cada muestra.

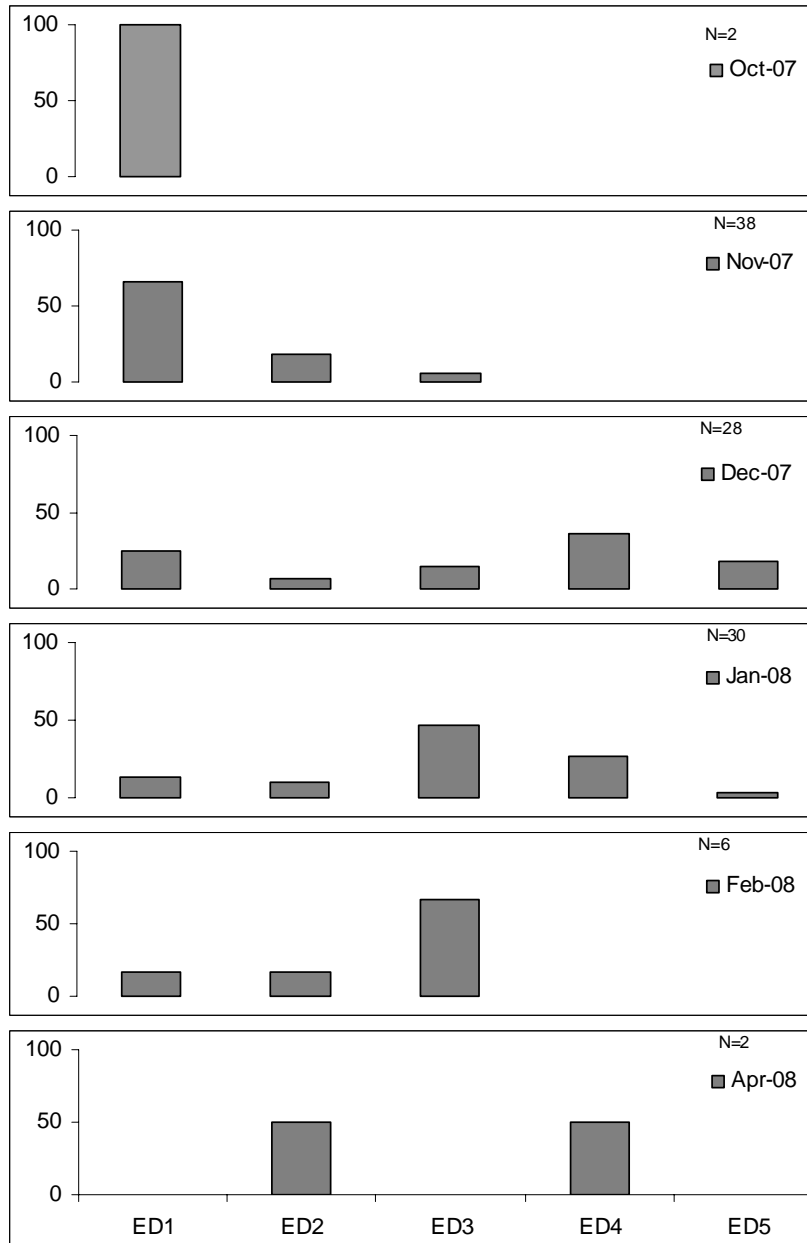


Figura 1-8 Proporción de hembras de *O. trimaculatus* incubando embriones en diferentes estadios de desarrollo (ED) en cada mes. N: tamaño de la muestra en cada mes

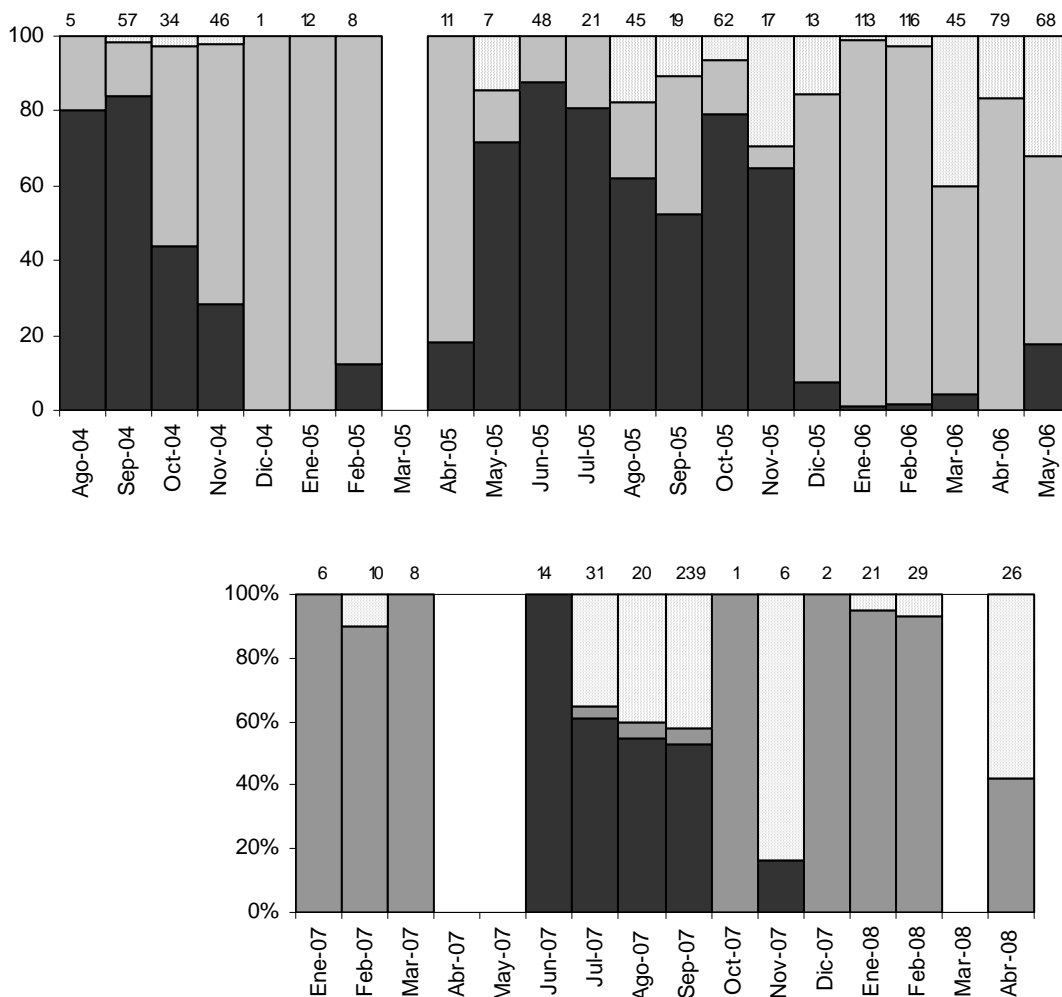


Figura 1-9. Variación mensual de la frecuencia relativa de hembras ovígeras, postovígeras y prevígeras (barras negras, grises y punteadas respectivamente) de *P. patagonicus*. Los números sobre las barras indican el tamaño de la muestra. Las barras vacías significan meses sin muestra.



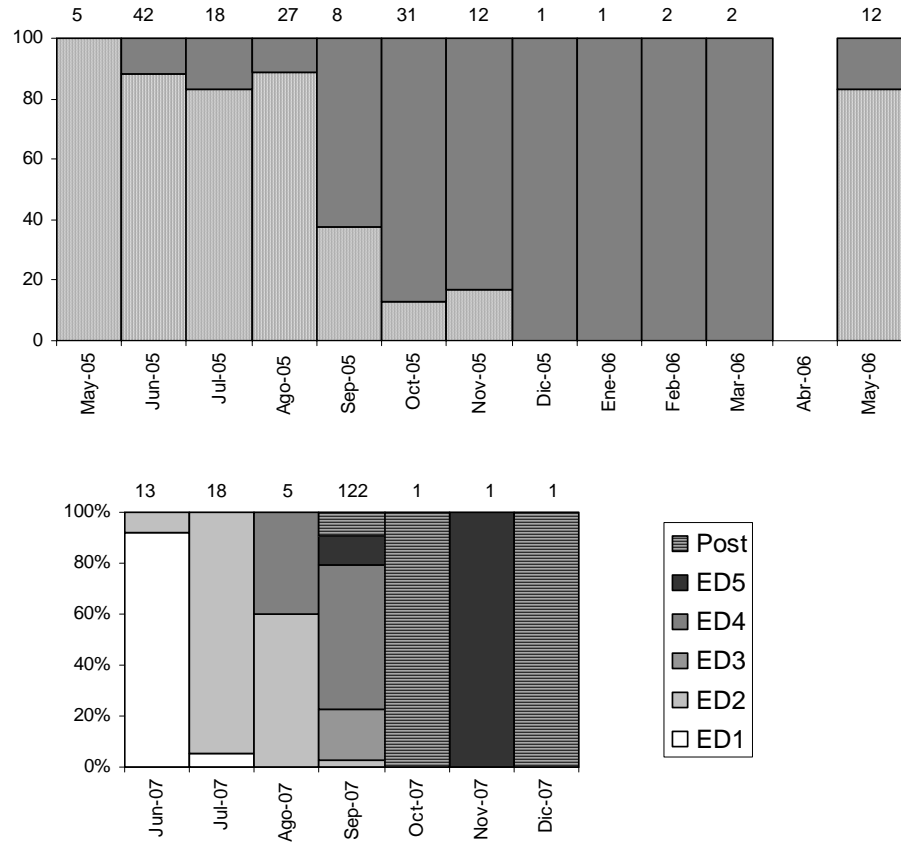


Figura 1·10. Variaciones en la proporción de los diferentes colores de las masas ovíferas de *P. patagonicus* durante el período Mayo de 2005 - Mayo de 2006 (gráfico superior). Las barras punteadas representan huevos color violeta a terracota y las barras grises representan huevos color marrón a gris oscuro. Variaciones en la frecuencia relativa de hembras de *P. patagonicus* con embriones en diferentes ED durante el período Enero de 2007 - Abril de 2008 (gráfico inferior).

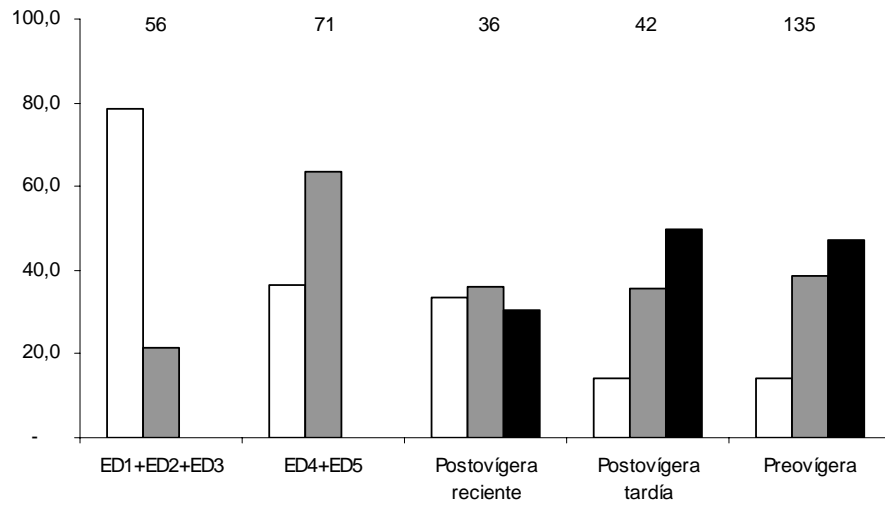


Figura 1·11 Proporción de estadios de madurez ovárica (OM) en hembras de *P. patagonicus* en diferentes etapas de su ciclo reproductivo. ED: estadio de desarrollo embrionario. Las barras blancas, grises y negras significan hembras con ovarios exhaustos, en recuperación y maduros respectivamente. Los números en la parte superior indican el tamaño de cada muestra.

# **CAPÍTULO II -- Patrones espaciotemporales de distribución de las larvas de *Munida gregaria*, *Ovalipes trimaculatus* y *Platyxanthus patagonicus***

## **INTRODUCCIÓN**

Las larvas de decápodos viven en la columna de agua durante períodos que pueden variar en extensión entre días y meses (Anger, 2001). Su capacidad de desplazamiento varía también con el tamaño (especie y tipo de larva) y el estadio o fase larvaria (Queiroga y Blanton, 2004). A excepción de casos aislados (Jeffs *et al.*, 2003; Kingsford *et al.*, 2002), los individuos no pueden sostener un desplazamiento horizontal significativo en relación al movimiento de las masas de agua, ya sea porque sus capacidades natatorias no les permiten vencer corrientes típicas de ambientes costeros o estuariales, o porque no son capaces responder a estímulos estables que orienten la natación en el plano horizontal (Queiroga y Blanton, 2004; Young, 1995).

El desplazamiento horizontal de las larvas es un factor clave para la comprensión de la dinámica de las poblaciones, ya sea con fines de manejo o de conservación, dado que este proceso conecta espacialmente (geográficamente) los efectivos reproductores con el reclutamiento de juveniles. Si se consideran las larvas de los decápodos como organismos pasivos en el desplazamiento horizontal (Epifanio y Garvine, 2001), su transporte estaría principalmente determinado por procesos oceanográficos (cíclicos en muchos casos, y no necesariamente advectivos). Sin embargo, el transporte de las larvas es regulado por la interacción de dichos procesos con respuestas biológicas tales como el cronograma de eclosión y presencia de las larvas en la columna de agua y la regulación selectiva de la

ubicación en estratos verticales de la misma mediante migraciones verticales (Marta-Almeida *et al.*, 2006; Queiroga y Blanton, 2004).

Los procesos oceanográficos pueden generar tanto concentración como advección de partículas en diferentes escalas espaciales y temporales (Epstein y Beardsley, 2001; Yamazaki *et al.*, 2002), variando drásticamente con los ciclos estacionales (Peliz *et al.*, 2007; Tapia *et al.*, 2004). Consecuentemente para entender el tipo de procesos oceanográficos que afectarán la distribución y el transporte de las larvas de decápodos es necesario en principio definir el período durante el cual las larvas están presentes en la columna de agua y de que manera son susceptibles de ser transportadas.

Las fuerzas que dominan el ambiente marino son predominantemente dispersivas. Aunque la distribución de las larvas puede ser agregada en su origen en casos donde los parentales están agregados y la eclosión es sincrónica (Natunewicz *et al.*, 2001), los “parches” de larvas tienden a dispersarse en las escalas de tiempo relevantes al transporte horizontal ((Natunewicz y Epifanio, 2001). Entonces esta primera parte de la deriva larvaria (luego de la eclosión) es predominantemente dispersiva y los comportamientos adaptativos tienden a minimizar la depredación y a optimizar la nutrición (Sulkin *et al.*, 1998). Al final de la vida larvaria, las diferentes especies tienen requerimientos de hábitat específicos para realizar la metamorfosis y continuar con la vida juvenil bentónica. El transporte durante esta etapa puede requerir de dos procesos diferentes, la concentración de los organismos y la advección de los mismos hacia los ambientes propicios. Ambos procesos están determinados principalmente por factores físicos, pero generalmente requieren de comportamientos específicos de los organismos (Amaral y Paula, 2007; Boylan y Wenner, 1993; Forward Jr. *et al.*, 1984; Jeffs *et al.*, 2003; Moksnes *et al.*, 2003). Este acople de procesos biológicos y físicos (ambos generalmente cíclicos en diferentes escalas temporales), determinan la dirección y la magnitud del transporte (Jeffs *et al.*, 2003; Queiroga y Blanton, 2004).

Los perfiles de corrientes en profundidad son raramente homogéneos, generalmente las corrientes tienen direcciones e intensidades diferentes en distintos sectores de la columna de agua, particularmente cuando la densidad es variable en relación con la profundidad. Estas diferencias, y sus variaciones en diferentes escalas temporales (mareal, diurna, estacional, etc.) pueden ser “aprovechadas” por las larvas, debido a que desarrollan evolutivamente patrones cíclicos de migración vertical acoplados con los ciclos de corrientes para ser transportadas en direcciones o magnitudes diferentes al flujo residual (promediado en el tiempo o en profundidad) (Luckenbach y Orth, 1992). Por ejemplo, el transporte de larvas de especies que desarrollan migraciones verticales con frecuencia mareal será fuertemente afectado por las corrientes de marea, mientras que el transporte de especies que desarrollan cambios ontogenéticos en la posición vertical será afectado por variaciones en escalas temporales mayores como los ciclos lunares o estacionales (Epifanio y Garvine, 2001). Esto determina que en algunos casos los procesos cíclicos que no son advectivos en escalas temporales amplias (como puede ser la marea) se transformen en poderosos mecanismos de transporte cuando las larvas realizan un patrón determinado de migraciones verticales relacionadas con ese período; por ejemplo, el transporte por corriente de marea selectiva o “selective tidal stream transport” (Forward *et al.*, 2003)

El transporte es algo difícil de observar directamente debido al pequeño tamaño de las larvas y las dificultades para identificarlas y eventualmente recapturarlas. Se han desarrollado técnicas de marcado de larvas con elementos traza que no afectan significativamente su supervivencia y permiten diferenciarlas de las larvas no marcadas (Anastasia *et al.*, 1998) Sin embargo, la dispersión y la mortalidad disminuyen enormemente la probabilidad de recaptura y hacen necesario marcar cientos o miles de millones de larvas para experimentar (Queiroga y Blanton, 2004). Otra técnica promisoría es identificar combinaciones específicas de concentraciones de diferentes elementos traza (“elemental fingerprinting”), asociados a la

dieta de una determinada población, lo cual permitiría distinguir diferentes orígenes (DiBacco y Levin, 2000). En algunos casos en los que la distribución de larvas es altamente agregada en su origen (luego de la eclosión), se han realizado estudios que determinan patrones geográficos de densidad (bidimensionales) y siguen su evolución en el tiempo (geográfica y poblacional) (Natunewicz et al., 2001) como una medida indirecta de su transporte. Además de estar restringidos a especies con eclosión altamente agregada y sincrónica, estos estudios requieren un esfuerzo de muestreo muy elevado.

La dinámica del transporte de larvas de decápodos ha sido generalmente estudiada sobre base de evidencia indirecta; por ejemplo, evaluando la posibilidad de que ocurran determinados patrones de variación espacial y temporal de la abundancia de las larvas (en diferentes escalas) bajo diferentes hipótesis de transporte (Pineda, 2000). Las variaciones en la abundancia de los diferentes estadios larvarios en diferentes escalas de tiempo pueden ser interpretadas como resultado de la importación o exportación de los organismos desde la zona en cuestión (considerando además nacimientos, crecimiento y mortalidad) mediante diferentes mecanismos de transporte.

Existen dos formas de estudiar la circulación de un fluido y el transporte asociado a la misma. El método Euleriano consiste en tomar volúmenes control “fijos” en el espacio, y convenientemente referidos a puntos conocidos y medir que ocurre en su interior, dando a continuación una interpretación del campo de velocidades de todo el dominio considerado; en contraste, el método Lagrangiano consiste en seguir un cierto número de volúmenes control, y en función de su comportamiento estimar el campo de velocidades del dominio (Alonso del Rosario, 2005). En el presente capítulo se estudió la dinámica larvaria desde una perspectiva Euleriana, observando cambios en la densidad larvaria en diferentes escalas de tiempo para determinar la distribución estacional por un lado, y evaluar variaciones de alta frecuencia relacionadas con algunas variables oceanográficas y sus forzantes meteorológicos. Además se

observaron los patrones de distribución vertical predominantes para las diferentes especies, y sus variaciones entre el día y la noche.

Dado que la captura de las larvas se realizó mediante arrastres con red de zooplancton, y que esta técnica de captura no es selectiva, se obtuvieron larvas de muchas de las especies de decápodos braquiuros y anomuros presentes en el golfo Nuevo (GN). El análisis de la información de estas especies puede servir para identificar procesos de transporte que podrían estar afectando a aquellas que constituyen el objetivo principal de este trabajo. Consecuentemente, la información relativa a todas las especies de decápodos braquiuros y anomuros es incluida en los resultados del presente capítulo.

### ***Objetivos***

Determinar la estacionalidad de la presencia de larvas de *M. subrugosa*, *O. trimaculatus* y *P. patagonicus* y de otras especies de decápodos anomuros y braquiuros en el golfo Nuevo.

Determinar los patrones de distribución vertical de los diferentes estadios larvarios y las variaciones de dichos patrones en la frecuencia diaria (migraciones de ciclo nictimeral).

Obtener una serie temporal de abundancia de larvas que permita discutir el efecto de variables oceanográficas y meteorológicas bajo diferentes hipótesis de transporte.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Para cumplir los diferentes objetivos se tomaron un total de 100 muestras de plancton en diferentes áreas del golfo Nuevo entre agosto de 2004 y enero de 2008. Del total de muestras, 70 fueron tomadas mediante el arrastre de una red de plancton cónica, de 70 cm de diámetro, con malla de 295  $\mu\text{m}$  de diámetro de poro, equipada con flujómetro marca Ogawa Seiki y un sistema de cierre por mensajero para muestreos estratificados por profundidad. Las

30 muestras restantes fueron tomadas mediante succión con una motobomba Honda de 5.5 HP, filtrando el agua bombeada a través de la misma red utilizada en los arrastres. El caudal de la motobomba fue calibrado cronometrando el tiempo requerido para llenar un tambor de 100 l colocado a una altura de 1m sobre la superficie. El caudal promedio estimado fue de  $1022 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$  (desvío estandar = 52, n = 4). Para evitar diferencias en el caudal asociadas a la altura de la bomba respecto de la columna de agua y al rozamiento en los tubos (de succión y de descarga), la bomba fue ubicada entre 1 y 2 m por sobre la superficie del agua en todas las muestras y los tubos utilizados fueron los mismos a lo largo de los muestreos.

Para cumplir con los objetivos propuestos en esta etapa del trabajo se realizaron diferentes programas de muestreo:

- Muestreos estacionales (2004-2005): para evaluar la estacionalidad de la presencia de los diferentes estadios larvarios de las especies bajo estudio en la columna de agua, entre agosto de 2004 y julio de 2005 se tomaron 24 muestras de plancton, distribuidas a lo largo del año completo en cinco meses con una muestra, tres meses con dos muestras, tres meses con tres muestras y un mes con cuatro muestras. Las mismas fueron obtenidas en diferentes sitios de la costa occidental del golfo Nuevo con profundidades entre 10 y 45m. Cada arrastre tuvo una duración de 15 minutos. Durante los primeros 5 minutos la red fue estabilizada en posición cercana al fondo. Luego se fue cobrando el cabo de la red hasta estabilizarla en la mitad aproximada de la columna de agua durante otros 5 minutos, manteniendo en todo momento a una velocidad de arrastre de aproximadamente 2 nudos. Finalmente se estabilizó la red cercana a la superficie durante los últimos 5 minutos de cada arrastre. Esto permitió capturar organismos presentes en los diferentes estratos de la columna de agua.



- Muestreos estratificados (2005-2006): con el objetivo de determinar los patrones verticales de distribución de las larvas en la columna de agua en condiciones contrastantes de incidencia de luz solar, se tomaron 46 muestras estratificadas de plancton en agosto de 2005, diciembre de 2005 y abril de 2006, a 3, 10, 30 y 70 m de profundidad, al menos una vez durante el día y otra durante la noche (una sola muestra por fecha-momento del día-profundidad, en la mayoría de los casos). Dado que no se conoce la distribución de las larvas en relación a la costa y a que es posible encontrar especies o estadios con distribución restringida a la zona costera, o a aguas profundas y alejadas de la costa, los arrastres fueron realizados en dos transectas previamente determinadas, una en un sitio distante 2.7 km desde la costa con una profundidad media de 35 m y la otra en un sitio distante 6.4 km desde la costa con una profundidad media de 80 m (Figura 2-1). Para tomar la muestra de cada estrato de la columna de agua, la red fue bajada abierta hasta la profundidad deseada sostenida por un cable de acero galvanizado de 3 mm de diámetro, con la boca mirando hacia la superficie, un peso de 0.4 kg amarrado al copo para mantener la verticalidad de la red, y la embarcación completamente detenida. Una vez que la red llegó a la profundidad deseada se comenzó el arrastre moviendo la embarcación y soltando la cantidad necesaria de cable para que la red permaneciera a la profundidad correspondiente, la cual fue calculada en función de la longitud de cable filado y el ángulo de arrastre registrado con un transportador. Al llegar al final de la transecta, la red fue cerrada mediante un sistema mecánico accionado con mensajero enviado por el cable e izada a cubierta donde cada muestra fue fijada y rotulada.

- Muestras por bombeo en el muelle Luis Piedrabuena (enero 2008): Entre el 12 y el 18 de enero de 2008 se tomaron 30 muestras con motobomba en el extremo del muelle Luis Piedrabuena (MLP) (Figura 2.1). Para obtener cada muestra, la motobomba fue suspendida desde el muelle hasta 1 m sobre la superficie del mar (independientemente de la altura de la marea), encendida luego de cebarla con agua de mar, y mantenida encendida sin filtrar durante un minuto para evitar la contaminación de la muestra con el contenido del agua de cebado o del caño colector. En cada caso se tomaron dos muestras consecutivas consistentes cada una en los organismos filtrados luego de 40 minutos de bombeo. Las muestras fueron obtenidas de a pares, una desde el metro superficial de la columna de agua y la otra desde un metro por sobre el fondo, para lo cual se acopló un caño semirrígido de 10,2 cm (4 pulgadas) de diámetro y 19 m de largo a una manguera plástica sujeta a la entrada de la bomba. Según el caso, el extremo libre de este último fue ubicado cercano al fondo o a la superficie. La altura entre la superficie del agua y la bomba y entre la bomba y el punto de descarga, así como la longitud de los caños que debía atravesar el agua fue mantenida constante durante todo el período de muestreos, por lo que el caudal de la motobomba se consideró constante durante dicho período. El volumen filtrado se calculó multiplicando el tiempo en minutos por 1000 l.

En todos los casos las muestras se fijaron en formol salino al 2% y mantenidas en envases PET de 500 cm<sup>3</sup>. En el laboratorio se identificaron los diferentes estadios larvarios de todas las especies de braquiuros y anomuros presentes en cada muestra.

El análisis de las muestras se dividió en dos etapas: 1) la primera consistió en separar las larvas de decápodos braquiuros y anomuros del resto de los componentes del plancton.

Para ello el contenido de las muestras fue tamizado para quitar el formol y observado bajo lupa binocular con aumento variable entre 6X y 50X. Para facilitar la inspección de la muestra completa minimizando el riesgo de no detectar algunas larvas, la observación se realizó en cubetas de tipo “Borovob” modificadas (Boltovskoy, 1981), que consistieron en pequeñas placas de policarbonato transparente de 10 x 17 x 1 cm, con una canaleta de 0.7 cm de profundidad calada en forma de zig-zag. En dicha canaleta fueron colocados pequeños volúmenes de muestra, frecuentemente diluidos, para ser inspeccionados cuidadosamente.

En algunos casos la elevada concentración de alguno de los componentes de la muestra (generalmente el primer estadio de zoea de *M. gregaria*) tornó impráctico el recuento de todas las larvas presentes en la muestra. Para evitarlo se tomaron submuestras, homogeneizando la muestra completa mediante burbujeo de aire en una probeta de 1000 ml de capacidad, tomando tres réplicas de 33 ml y luego identificando y contando todas las larvas de decápodos braquiuros y anomuros presentes en cada una. Posteriormente se revisó el volumen restante (aproximadamente 900 ml) separando todas aquellas especies/estadios cuya densidad promedio por submuestra hubiese sido menor a 10. La cantidad de cada ítem (especie/estadio cuya abundancia media superó los 10 individuos por submuestra) en la muestra se estimó extrapolando la cantidad contada en cada submuestra al volumen total de la probeta (1000 ml) y promediando entre las 3 submuestras.

2) La segunda etapa consistió en identificar y cuantificar las especies y estadios de todas las larvas presentes en la muestra. Las determinaciones específicas fueron realizadas bajo microscopio, acorde a las descripciones publicadas de los múltiples estadios larvales de las diferentes especies reportados para la zona (Tabla 2-1). A partir de las identificaciones realizadas bajo microscopio se seleccionaron características que permitieran diferenciar bajo lupa con un aumento máximo de 50X el primer estadio larvario (zoea I) de las diferentes

especies de braquiuros y anomuros presentes en la muestra. Con esa información se confeccionó una clave práctica para la identificación de las especies capturadas.

CLAVE DICOTÓMICA (para braquiuros y anomuros del golfo Nuevo sobre la base de la observación de la morfología del primer estadio larvario)

- 1– Cefalotórax aplanado dorsoventralmente.....2
  - Cefalotórax globoso o ligeramente aplanado lateralmente.....4
- 2 – Telson notablemente cóncavo, rostro ensanchado en la base, aserrado hacia el extremo, extremos anterolaterales agudos.....*Munida gregaria*
- 2´ – Telson aproximadamente triangular con el borde posterior ligeramente cóncavo, plano o convexo y los extremos posterolaterales redondeados..... 3
- 3 – Espina rostral más larga que el caparazón.....*Pachycheles chubutensis*
- 3´ – Espina rostral más corta que el caparazón.....*Paguridae spp*
- 4 – Espinas rostral, dorsal y laterales del caparazón siempre presentes.....7
  - 4´ – Algunas o todas las espinas ausentes.....5
- 5 – Sin espina dorsal ni espinas laterales en el caparazón.....*Halicarcinus planatus*
  - Espina rostral muy reducida o ausente.....6
- 6 – Las 6 espinas del margen posterior del telson están separadas en grupos de a 3 por una escotadura central.....*Leurocyclus tuberculatus*
- 6´ – Las 6 espinas del margen posterior del telson están equidistantes entre sí, no hay escotadura central.....*Leucippa pentagona*
- 7 – Segmento abdominal anterior al telson con expansiones laterales.....*Pinnoteridae spp*
- 7´ – Segmento abdominal anterior al telson cilíndrico.....8
- 8 – Sin espinas laterales en la parte anterior de los brazos furcales del telson.....9
  - Con espinas laterales en la parte anterior de los brazos furcales del telson.....10

-- Capítulo II --

- 9 – Espinas dorsal y rostral aproximadamente dos veces más largas que el caparazón, gran tamaño (~3mm de largo entre espinas dorsal y rostral).....*Braquiuro sp1*
- Espinas dorsal y rostral aproximadamente del mismo largo que el caparazón, tamaño pequeño (~0,9mm de largo entre espinas dorsal y rostral).....*Cyrtograpsus spp*
- 10 – Las espinas laterales de los brazos furcales del telson se orientan oblicuas a los brazos. Pequeñas espinas en el ángulo formado por ambas estructuras. Tamaño pequeño (~ 1mm de largo entre espinas dorsal y rostral).....11
- Las espinas laterales de los brazos furcales del telson se orientan aproximadamente paralelas al brazo. Tamaño grande (entre 2 y 3mm de largo entre espinas dorsal y rostral).....12
- 11 – Espinas laterales de los brazos furcales del telson de gran tamaño, tercer segmento abdominal con procesos laterales dirigidos posteriormente.....*Ovalipes trimaculatus*
- 11´ – Espinas laterales de los brazos furcales del telson de tamaño medio, tercer segmento abdominal sin procesos laterales.....*Pilumnoides hassleri*
- 12 –Espinas dorsal y rostral de largo aproximadamente igual al caparazón.....*Braquiuro sp2*
- 12´ – Espinas dorsal y rostral aproximadamente dos veces más largas que el caparazón.....13
- 13 – Procesos laterales del segundo somito abdominal curvados, con los extremos dirigidos anteriormente, espinas laterales del cefalotórax con un largo mayor a la mitad del ancho del cefalotórax.....*Peltarion spinulosum*
- 13´ –Procesos laterales del segundo somito abdominal sin curvatura, espinas laterales del cefalotórax con un largo menor a la mitad del ancho del cefalotórax.....*Platyxanthus patagonicus*

Las larvas de tres de las especies de cangrejo ermitaño reportadas en la región (dos especies pertenecientes a la familia Paguridae y una a la familia Diogenidae, ambas familias pertenecientes a la superfamilia Paguroidea; Tabla 2·1) no han sido descritas. Por lo tanto este conjunto de larvas fue identificado sólo a nivel de superfamilia (denominadas Paguroidea spp.) acorde a las descripciones disponibles (Scelzo, 1976), y no fue determinado ningún estadio de desarrollo larval. El status taxonómico de dos de las especies de la familia Galatheididae presentes en el golfo Nuevo (*M. gregaria* y *M. subrugosa*) (Tabla 2·1) está en

discusión y existe una creciente evidencia de que serían formas de la misma especie (Baba *et al.*, 2008; Pérez-Barros *et al.*, 2008), por lo cual todas las larvas del género, determinadas acorde a las descripciones de Roberts (1973) y Bacardit (1986), fueron registradas como *M. gregaria*. De la única especie de la familia Porcellanidae reportada en la región (*Pachycheles chubutensis*) sólo ha sido descrita la morfología de la primer zoea (Gonzalez-Pisani *et al.*, 2006). Dado que es el único porcelánido presente en el área, las zoeas y megalopas del género (fácilmente reconocibles del resto de los braquiuros y anomuros por el largo de su espina rostral y por la forma del cefalotórax en zoeas y megalopas respectivamente) fueron asignadas a esa especie. Sólo una especie perteneciente a la familia Pinnotheridae es reportada para el área (Spivak, 1997), y las larvas de dicha especie no han sido descritas. Consecuentemente la identificación se realizó a nivel de familia siguiendo las claves de Lovrich (1999) y de Pohle y colaboradores (Pohle *et al.*, 1999). Las larvas de las tres especies del género *Cyrtograpsus* (*C. angulatus*, *C. altimanus* y *C. affinis*) son muy similares (Spivak y Cuesta, 2000; Spivak y Schubart, 2003) por lo que fueron clasificadas a nivel de género como *Cyrtograpsus spp.*

La descripción de la estacionalidad de ocurrencia, así como la distribución vertical de los diferentes estadios larvales de las especies de decápodos braquiuros y anomuros, fue analizada gráficamente debido a la ausencia de réplicas en los muestreos de plancton. La serie temporal de muestras de plancton tomada en enero de 2008 también fue descrita y analizada gráficamente. La relación entre las fluctuaciones de las diferentes especies/estadios es informativa acerca de que procesos las ocasionan, y acerca de las similitudes o diferencias en los procesos de transporte que operan sobre las mismas (por ejemplo, si la densidad de las megalopas de dos especies está fuertemente correlacionada, es probable que los mecanismos que originan esas fluctuaciones sean similares). Para evaluar la correlación se calculó el coeficiente  $\tau$  de Kendall (Sokal y Rohlf, 1979) entre las densidades de cada par posible de especies/estadios a lo largo de las series temporales de muestras tomadas en superficie (n=16)

y en fondo (n=14). Se utilizó un análisis no paramétrico debido que la distribución de los datos no es normal (tampoco lo es la distribución de los mismos transformados mediante raíz cuadrada), y a que el interés que motiva el análisis es comparar el orden de las fluctuaciones (los picos de densidad) más que su magnitud. Dado que las muestras no fueron simultáneas y el período que transcurrió entre ellas fue variable, la correlación entre las densidades de cada especie/estadio en la superficie y en el fondo fue evaluada gráficamente.

### ***Restricciones metodológicas***

Los programas de muestreo que se ejecutaron en este estudio y las características de las muestras imponen algunas restricciones en el análisis. En primer lugar, la ausencia de réplicas en la mayoría de las muestras para evaluar la estacionalidad no permite probar estadísticamente las diferencias en la densidad de larvas entre los diferentes meses. Consecuentemente las conclusiones fueron alcanzadas mediante análisis gráficos, similares a los utilizados en trabajos anteriores que describen la estacionalidad de la ocurrencia de larvas de braquiuros y anomuros en el plancton (Cervellini, 2001; Dittel y Epifanio, 1982; Lovrich, 1999). También son notables las bajas densidades registradas de varios estadios larvales avanzados (en muchas especies completamente ausentes en las muestras). Esto puede deberse a que están presentes en densidades demasiado bajas o que se distribuyen en sectores específicos de la columna de agua (e.g., epibentónicas) que no son alcanzados por la red de plancton.

Las muestras tomadas para evaluar la distribución vertical también imponen limitaciones al análisis. En principio la ausencia de réplicas no permite la comparación estadística y limita a un análisis descriptivo de los resultados. Por otra parte, los muestreos estratificados en cada sitio y en cada momento del día (3 ó 4 dependiendo de la profundidad) demoraron aproximadamente 3-4 horas cada vez, debido a la dificultad de la operación en cada lance y a la imposibilidad de realizar lances simultáneos. Aunque dichos lances se

concretaron en horas de la mañana, tarde o noche según el caso, la distribución vertical reportada será el promedio de esas 3-4 horas suponiendo que no ocurren cambios significativos durante ese período. Además, a partir de esas muestras se describe la distribución vertical de algunas especies/estadios con un bajo número de larvas capturadas. Por último, los muestreos mediante bombeo brindan la posibilidad de obtener medidas con alta resolución temporal, pero estas medidas no son comparables con las realizadas mediante los arrastres de red, dadas las diferencias en las técnicas.

## RESULTADOS

### *Estacionalidad*

Para determinar la estacionalidad se analizaron 24 muestras distribuidas entre julio de 2004 y junio de 2005. En dichas muestras se identificaron 9254 larvas sobre un total de 3942m<sup>3</sup> de agua de mar filtrados, determinando estos valores una densidad promedio global de 235 larvas · 100 m<sup>-3</sup>. En todos los meses del año se detectaron larvas de decápodos braquiuros y/o anomuros. El mes con menor densidad de larvas fue junio, con sólo 8 zoeas · 100 m<sup>-3</sup> de la familia Paguridae . Varias de las especies reportadas para el área (Spivak, 1997) no fueron registradas en las muestras de plancton (Tabla 2·1). Asimismo, los adultos de la mayoría de esas especies fueron observados en bajas o nulas densidades tanto en muestreos con trampas o buceo autónomo (Tabla 2·1). Se registraron sólo 10 megalopas en las muestras mensuales de plancton y una de las cuales fue identificada como *Leurocyclus tuberculatus* (detectada en octubre) y dos como *Cyrtograpsus spp.* (detectadas en marzo y abril). De las 7 megalopas restantes, 5 correspondieron a tres formas diferentes no asociables a ninguna de las especies conocidas y las dos últimas no pudieron ser identificadas por poseer el caparazón dañado.



El primer estadio larvario (Zoea I) de *M. gregaria* fue registrado en densidades mayores a 100 individuos  $\cdot$  1000 m<sup>-3</sup> durante fines del invierno y principios de la primavera (Figura 2·2 A). Esta estacionalidad es esperable considerando el ciclo reproductivo anual (Capítulo I). También se detectaron Zoea II y III en bajas densidades durante el mismo período y Zoea I hasta abril (Figura 2·2 A). Las Zoea I y II de *O. trimaculatus* ocurrieron en densidades moderadas a fines de la primavera y del verano, con un descenso marcado de la densidad entre diciembre y enero (Figura 2·2 B). El resto de los estadios larvales de la especie no se encontraron en las muestras. Los tres primeros estadios zoeas de *P. patagonicus* fueron detectados a mediados y final de la primavera (Figura 2·2 C), mientras que el resto de los estadios larvales no fueron encontrados en las muestras. Las densidades registradas no fueron altas (sólo superaron los 100 ind  $\cdot$  1000 m<sup>-3</sup> en noviembre) y el período de presencia de larvas en el plancton fue el más corto de todas las especies registradas.

Abundante cantidad de larvas de otras especies fueron identificadas en las muestras. Algunas de estas especies fueron colectadas (en sus estadios megalopa y juvenil) sobre colectores artificiales (Capítulo III). El primer estadio Zoea de *Peltarion spinosulum* fue detectado en densidades medias y altas entre fines del invierno e inicios de primavera, mientras que la Zoea II mostró densidades medias sólo a fines del invierno (Figura 2·3 A). Los tres estadios Zoea de *Halicarcinus planatus* aparecieron en el plancton entre fines del invierno y principios del verano en densidades medias y altas (Figura 2·3 B). La Zoea I de *P. chubutensis* fue detectada a fines de la primavera y luego a fines del verano, mientras que la Zoea II sólo fue detectada a fines del verano (Figura 2·3 C). El primer estadio de Zoea de *Leucippa pentagona* fue registrado de manera continua entre mediados de la primavera y mediados del otoño (Figura 2·4 A). La Zoea I de *Leurocyclus tuberculatus* se observó prácticamente durante el mismo período, aunque con picos de abundancia a mediados de la primavera y a fines del verano (Figura 2·4 B). Las Zoea I del género *Cyrtograpsus* fueron

registradas en densidades medias y altas entre septiembre y mayo, los estadios más avanzados fueron registrados frecuentemente a finales de este período y se observaron megalopas en marzo y abril (Figura 2·4 C). Las zoeas de la superfamilia Paguroidea fueron observadas en densidades bajas o medias en todos los meses del año a excepción de agosto, enero y mayo. Por su parte, las zoeas de la familia Pinnotheridae fueron detectadas entre noviembre y mayo, en densidades generalmente altas (más de 7000 zoeas cada 1000 m<sup>3</sup> en diciembre). En las muestras 2004-2005 se reconocieron al menos dos formas diferentes de zoeas de esta familia, y es posible que sean atribuibles a al menos dos especies en aguas del golfo Nuevo, ya que se sospecha que en el área pueden distribuirse al menos 3 especies (Fenucci, 1975; Torres, 2006).

La densidad de larvas de las especies más abundantes mostró una marcada estacionalidad (Figuras 2·2, 2·3 y 2·4). En todas las especies el estadio más abundante fue la primer zoea. En las especies con desarrollo larval prolongado (aquellas con 5 o más estadios de zoea, incluyendo a *O. trimaculatus*, *P. patagonicus*, *M. gregaria*, *Cyrtograpsus spp*), los estadios más avanzados fueron detectados en muy bajas densidades o no fueron capturados (Figura 2·3).

### ***Distribución vertical y migraciones nictimerales***

En las muestras estratificadas tomadas en agosto y diciembre de 2005 se identificaron todas las especies que estuvieron presentes en los muestreos mensuales (Tabla 2·1) y además se sumaron dos especies de braquiuros que no pudieron ser asignadas a ninguna de las especies con presencia reportada en el área de estudio y morfología larval conocida (Tabla 2·2). Todas las especies identificadas en aguas profundas fueron también encontradas en aguas costeras. El primer estadio de zoea de *M. gregaria* fue capturado en altas densidades en las muestras estratificadas de agosto de 2005. Durante el día, la gran mayoría de las larvas (de los primeros cuatro estadios de zoea) se encontró cerca de la superficie, tanto en la zona

costera como aguas afuera (Figura 2·5, A y C). Durante la noche, la tendencia se mantuvo aunque con un porcentaje creciente de larvas cercanas al fondo. Esta proporción parece aumentar en los estadios más avanzados en la zona costera (Figura 2·5, B y D). En diciembre de 2005 los primeros estadios de zoea de *O. trimaculatus* (zoeas I y II) fueron detectados en aguas profundas durante el día, mientras que los estadios III y IV fueron más abundantes en la superficie (Figura 2·6, A y C). En la zona alejada de la costa, todos los estadios de zoea de *O. trimaculatus* ocurrieron en la superficie durante la noche (Figura 2·6, B), en tanto que en la zona costera se encontraron proporciones similares en el fondo y en superficie. (Figura 2·6, D). En el mismo mes, las zoeas de *P. patagonicus* se encontraron en la capa media y profunda de la columna de agua durante el día, tanto en la zona costera como aguas afuera (Figura 2·7, A y C), mientras que durante la noche, la distribución fue generalmente superficial aguas adentro y relativamente homogénea en la zona costera (Figura 2·7, B y D).

Otras especies registradas en las muestras estratificadas fueron *P. spinosulum*, en agosto, y *P. chubutensis* y el género *Cyrtograpsus* en diciembre de 2005, cuyas megalopas (de las tres especies citadas) se asentaron de manera abundante en los colectores artificiales (Capítulo IV). Consecuentemente, el conocimiento de su distribución vertical puede ser utilizado para la interpretación de los patrones de variación del asentamiento en relación con los forzantes ambientales. La mayoría de las larvas de *P. chubutensis* fueron encontradas en la zona media y profunda de la columna de agua (Figura 2·8) durante diciembre de 2005. Esta distribución vertical presentó pocas variaciones entre el día y la noche, así como entre la zona costera y aguas afuera. Las Zoea I a IV de *P. spinosulum* registradas en agosto de 2005 tuvieron una distribución predominantemente superficial durante el día y durante la noche en ambos sitios de muestreo (Figura 2·9).

En diciembre de 2005 las zoeas del género *Cyrtograpsus* mostraron una densidad creciente al aumentar la profundidad, tanto durante el día como durante la noche en la zona

costera (Figura 2·10, C y D), en cambio a 90 m de profundidad las zoeas se encontraron casi exclusivamente en la capa media de la columna de agua (30 m de profundidad) durante el día, y exclusivamente en superficie durante la noche (Figura 2·10, A y B). En las muestras de diciembre de 2005 también fueron identificadas zoeas de *H. planatus* con una distribución predominantemente superficial en ambas zonas y durante el día y la noche (Figura 2·11). Las zoeas de *L. pentagona* y *L. tuberculatus*, se distribuyeron en aguas profundas durante el día y predominantemente en las superficiales durante la noche en ambas zonas (Figuras 2·12 y 2·13).

En las muestras de abril de 2006 aparecieron pocas larvas de braquiuros y anomuros, y todas las especies identificadas estaban presentes en mayores concentraciones en las muestras de diciembre de 2005, por lo que la distribución vertical se evaluó sólo con los datos del mes de diciembre. Es destacable sin embargo el hallazgo en las muestras de abril de 2006, de 14 megalopas de *L. pentagona*, todas en superficie y la gran mayoría en la zona costera y de noche, y 2 megalopas de *Cyrtograpsus spp.* en las superficie durante la noche. Además se encontraron, en las mismas muestras nocturnas en superficie, 8 megalopas de 2 especies desconocidas.

#### ***Serie de muestras costeras con alta resolución temporal (enero 2008)***

En las 30 muestras de plancton tomadas en enero de 2008 se identificaron 4068 larvas de decápodos braquiuros y anomuros, sobre un total filtrado de 1045 m<sup>3</sup> de agua, lo que resulta en una densidad media de 389,3 · 100 m<sup>-3</sup>. Las especies identificadas fueron *M. gregaria* (17,7 % del total de larvas), *H. planatus* (1,2 %), *L. tuberculatus* (14,9 %), *L. pentagona* (10,6 %), *O. trimaculatus* (0,5 %) y *P. chubutensis* (3,1 %); además de larvas del género *Cyrtograpsus* (34,8 %), la familia Pinnotheridae (21,2 %) y la superfamilia Paguroidea (1,9 %). Entre las larvas predominaron los estadios tempranos de desarrollo (zoeas I y II). Se

registraron megalopas del género *Cyrtograpsus* en densidades que superaron los 500 ind · 1000 m<sup>-3</sup>, y de *P. chubutensis* en menores densidades (Figura 2·15).

Las series temporales de las diferentes especies/estadios mostraron grandes fluctuaciones entre el 11 y el 18 de enero de 2008 (Figuras 2·14 y 2·15). La densidad media de larvas fue similar en el fondo y en la superficie (3818 y 3972 larvas · 1000 m<sup>-3</sup> respectivamente). Las densidades de las diferentes especies/estadios en la superficie y en el fondo fluctuaron de manera similar (Figuras 2·14 y 2·15), aunque se pudieron observar algunas diferencias en las Zoea I de *O. trimaculatus* y *L. pentagona*.

La correlación entre la densidad de las diferentes especies/estadios fue significativamente diferente de 0 en algunos casos (Tabla 2·2). En todos ellos el coeficiente de correlación fue positivo (i.e. las variables varían conjuntamente, los picos de abundancia se dan en el mismo momento), a excepción de la correlación entre las Zoea I de *O. trimaculatus* y *M. gregaria* en superficie. Varias de las correlaciones significativamente diferentes de 0 se dieron en casos en que una de las dos especies/estadios a correlacionar apareció en baja densidad en las muestras (e.g. Zoea II de *H. planatus*, *L. pentagona*, *L. tuberculosus* y *P. chubutensis*) (Tabla 2·2). En muestras de superficie se puede destacar la correlación positiva y significativa entre las Zoea de la familia Pinotheridae con las Zoea I de *L. tuberculosus* y las Zoea I y II del género *Cyrtograpsus* (Tabla 2·2). En el fondo los casos con correlación significativa son más numerosos y es destacable la alta correlación entre la abundancia de las megalopas del género *Cyrtograpsus* y de *P. chubutensis*.

## **DISCUSIÓN**

### ***Estacionalidad***

La estacionalidad de las larvas de braquiuros y anomuros en general, fue menos marcada en el golfo Nuevo, que la registrada en estudios previos para otras áreas de la costa

Argentina (Cervellini, 2001; Lovrich, 1999). En el golfo Nuevo se registraron larvas durante todo el año y las densidades fueron bajas sólo en mayo y junio, mientras que en el canal Beagle (55°S) las mismas desaparecen de la columna de agua en marzo, en junio se encuentran bajas densidades de *M. gregaria* y el resto de las especies recién aparece a mediados de septiembre (Lovrich, 1999). Por otro lado, en el estuario de Bahía Blanca (39°S) las densidades de larvas de decápodos se reducen prácticamente a cero entre marzo y septiembre (Cervellini, 2001). Las especies de aguas frías (*M. gregaria*, *P. spinosulum* y *H. planatus*) (Spivak, 1997) no están presentes en el estuario de Bahía Blanca, eso podría explicar la ausencia de larvas en el invierno en ese área, dado que esas especies son las presentes en altas densidades en el presente trabajo entre julio y septiembre.

Las larvas presentes en las muestras pueden dividirse en dos grupos según la época de su aparición en el plancton. Un grupo de larvas “de invierno” incluyendo a *M. gregaria*, *P. spinosulum* y *H. planatus* aparece a mediados de esta estación y en general no permanece en el plancton más allá de la primavera (a excepción de *H. planatus*), y otro grupo “de primavera”, que abarca el resto de las especies (Tabla 2.1), que aparece a inicios o mediados de primavera, y permanece en el plancton todo el verano, y algunas de ellas una parte del otoño. Las larvas de las especies de invierno alcanzan su pico de abundancia entre agosto y septiembre. Entre finales de septiembre e inicios de octubre comienzan a asentarse sus megalopas (Capítulo III), pero en general este proceso se extiende hasta finales de noviembre o principios de diciembre. La abundancia de larvas de *M. gregaria* registrada a lo largo del año también es consistente con su ciclo anual reproductivo que incluye desoves múltiples (y consecuentemente eclosiones múltiples) entre junio y enero (Capítulo I).

Las larvas de *P. patagonicus* alcanzan sus máximas densidades en noviembre y prácticamente desaparecen de la columna de agua en diciembre, consistentemente con el ciclo estacional propuesto para el desove y la eclosión (Capítulo I) (Leal et al., 2008). Dado que el

desarrollo larval hasta la megalopa en laboratorio se completa en aproximadamente un mes a temperaturas típicas de fines de la primavera (Iorio y Boschi, 1986), es probable que el reclutamiento (que no fue detectado en los colectores artificiales utilizados en el Capítulo III) ocurra a principios del verano.

Las zoeas de *O. trimaculatus* fueron registradas en dos picos claramente marcados, uno en primavera y otro en verano. Esta observación concuerda con la hipótesis sobre la existencia de dos picos de desove por temporada (y consecuentemente dos eventos diferentes de eclosión) (Capítulo I). El reclutamiento de esta especie no fue registrado en los colectores artificiales (ubicados cerca de un área con grandes concentraciones de esta especie). Sin embargo, considerando la aparición de las larvas en el plancton y que el desarrollo larval desde la eclosión hasta el estadio megalopa demora aproximadamente 67 días en laboratorio a temperatura constante de 17,5°C (Schoeman y Cockcroft, 1996), se estima que el reclutamiento podría ocurrir entre enero y febrero, y probablemente un segundo pico en abril. Esta hipótesis es consistente con el registro recurrente de juveniles de entre 6 y 19mm de ancho de caparazón entre los meses de febrero y mayo (Barón, com. pers.).

### ***Distribución vertical y migraciones nictemerales***

La ubicación de las larvas en la columna de agua y los cambios que experimentan a lo largo de diferentes ciclos (diurno o mareal) es crítica para el transporte (Queiroga y Blanton, 2004). Los patrones de distribución, las migraciones, los mecanismos que las regulan y sus implicancias han sido ampliamente estudiados durante los últimos 30 años (Cronin y Forward Jr., 1979; Marta-Almeida et al., 2006; Queiroga y Blanton, 2004). Cuando las poblaciones parentales se concentran en hábitats específicos (por ejemplo un estuario, o zonas con surgencias y alta productividad) el transporte de los primeros estadios larvales se asocia generalmente a dos modelos: de retención o de exportación. Las larvas, mediante una distribución vertical agregada y fluctuante en asociación con las forzantes de la corriente,

evitan alejarse de los ambientes parentales (retención) (Cronin, 1982; Marta-Almeida et al., 2006; Tilburg *et al.*, 2007), o son rápidamente advectadas desde esos ambientes hacia aguas abiertas (exportación) (Natunewicz et al., 2001). En el área de estudio del presente trabajo ambas zonas, costera y profunda, pueden considerarse ambientes contrastantes para el desarrollo larvario. En el golfo Nuevo, especies como *O. trimaculatus*, *C. altimanus* o *P. chubutensis* requieren ambientes litorales para su vida postlarvaria y pueden adoptar estrategias que les permitan desarrollar su vida planctónica en áreas cercanas a la costa, o que les permitan desarrollar su vida larvaria en aguas abiertas y regresar a la costa al final de la misma. La distribución y las migraciones verticales pueden estar asociadas a diferentes estrategias y las evidencias acerca del tipo de estrategia utilizada por cada una de estas especies serán discutidas más adelante.

La distribución vertical de las larvas “de invierno” (observadas en agosto) presentó diferencias marcadas con la de las larvas “de primavera” (observadas en diciembre). Durante el día, las larvas de invierno se concentraron en la superficie mientras que en diciembre las larvas de primavera se concentraron principalmente en aguas intermedias y profundas. Durante la noche, las larvas “de invierno” se ubicaron sólo parcialmente cerca del fondo (especialmente los estadios larvales más avanzados), manteniéndose una proporción variable en superficie, en tanto que en general las larvas “de primavera” efectuaron migraciones nocturnas hacia la superficie. Las larvas pueden ejercer un control parcial de su transporte a través de migraciones verticales asociadas a ciclos de corrientes, aunque la posición en la columna de agua también implica situaciones diferentes respecto a las posibilidades de supervivencia, ya sea por el alimento disponible o por el riesgo de depredación (Morgan, 1987). De hecho, ambos tipos de condicionantes, transporte y supervivencia, actúan simultáneamente (Morgan y Anastasia, 2008; Sulkin et al., 1998). La distribución vertical del zooplancton y sus migraciones verticales han sido asociadas a la disponibilidad de alimento



(Clarke, 1934), a mecanismos de evasión de los predadores (Rhode *et al.*, 2001; Zaret y Suffern, 1976) o condicionantes físicos, principalmente la radiación ultravioleta (Ban *et al.*, 2007; Browman, 2003), que afectan directamente a los organismos, o a la calidad de su alimento (fitoplancton o zooplancton). La distribución y las migraciones diferenciales entre las larvas de invierno y las de primavera podrían explicarse por algunos de estos factores. Por un lado a fines de invierno se inicia un período de alta productividad primaria (bloom fitoplanctónico) (Helbling *et al.*, 2005) y la radiación incidente sobre la superficie es menor que en fines de la primavera. Consecuentemente la fotoinhibición y el efecto negativo de la radiación UV son menos intensos en superficie (Helbling *et al.*, 2005) y podrían afectar en menor medida la supervivencia, tanto del fitoplancton como de las larvas.

La corriente predominante en la porción austral de la plataforma del Océano Atlántico Sudoccidental, tiene una dirección predominante hacia el noreste (velocidades medias entre  $3,5$  y  $7\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ), está caracterizada principalmente por la descarga de aguas de menor salinidad desde el Estrecho de Magallanes, y condicionada por el viento y por la Corriente de Malvinas (Palma *et al.*, 2008). En su estructura vertical, el flujo es más intenso en superficie y tiene una dirección opuesta (suroeste) en cercanías del fondo. Tanto *M. gregaria* como *P. spinosulum* y *H. planatus* son especies de plataforma que pueden habitar profundidades mayores a 100 m (Spivak, 1997) (*H. planatus* puede también habitar el intermareal). La distribución predominantemente superficial de sus estadios larvarios las sometería a un transporte neto hacia el norte del orden de cientos de kilómetros desde el punto de eclosión (considerando velocidades medias de  $7\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$  y un desarrollo larvario de 40 días). Las migraciones al fondo podrían ser una estrategia de retención para permanecer cerca del ambiente parental (durante el día se desplazan hacia el noroeste y durante la noche, una fracción de las larvas vuelve hacia el sudeste).

En especies con larvas de primavera que habitan la plataforma continental, tales como *P. patagonicus*, *L. tuberculatus* y *L. pentagona*, las larvas ocuparían principalmente aguas superficiales durante la noche, migrando durante el día a estratos más profundos de la columna. Esta alternancia reduciría el transporte en plataforma, alternando períodos de deriva hacia el noreste con períodos de deriva en dirección contraria (suroeste) coincidentemente al momento en que las larvas están cercanas al fondo.

Las larvas de las especies de primavera y de hábitats litorales (*O. trimaculatus*, *P. chubutensis* y el género *Cyrtograpsus*) difieren en su distribución vertical. Las tres especies están restringidas a ambientes litorales para desarrollar su vida postlarvaria, por lo que su desarrollo larvario debe concluir cerca de la costa. En las regiones costeras las corrientes fluctúan estacionalmente (Palma et al., 2008) aunque es esperable que en general, el flujo superficial forzado principalmente por el viento predominante del cuadrante sudoeste, sea hacia el noreste también. Las diferencias en la distribución vertical probablemente se expliquen por diferentes estrategias: las larvas que se ubican en aguas predominantemente profundas (como *P. chubutensis*) probablemente desarrollen una estrategia de retención cerca de ambientes costeros, en tanto que las que pasan parte del tiempo en la superficie (como las del género *Cyrtograpsus* y *O. trimaculatus*) probablemente tengan una estrategia de exportación hacia aguas abiertas. Las megalopas de estas especies deberían regresar a la costa para realizar la metamorfosis. Los mecanismos específicos mediante los cuales podrían transportarse serán investigados en los Capítulos IV y V.

Las ventajas o desventajas de las estrategias de retención o exportación han sido explicadas en relación con parámetros fisiológicos, de nutrición y con la mortalidad. Las estrategias de exportación se explican principalmente por la evasión, por parte de las larvas, de organismos planctófagos abundantes en áreas costeras y estuariales (Morgan y Anastasia, 2008). En el caso del golfo Nuevo las larvas y juveniles de diferentes especies de pejerreyes

(de la Familia Atherinidae) planctófagos (Ciechomski, 1967) son muy abundantes en áreas costeras (Gosztonyi *et al.*, 1995) y podrían ejercer una fuerte presión de depredación sobre las larvas de decápodos. Las largas espinas de las larvas de *P. chubutensis* probablemente las protejan de algunos predadores (Morgan, 1987). Por tanto, la retención en aguas costeras les provocaría una mortalidad menor que a las larvas de *O. trimaculatus* y del género *Cyrtograpsus*, que son más pequeñas, con espinas cortas y que serían más susceptibles a la depredación en zonas litorales. Las series temporales de densidad de larvas del género *Cyrtograpsus* (tomadas en el muelle Luis Piedrabuena en enero de 2008) apoyan la hipótesis de que dicho género tiene una estrategia de exportación para su desarrollo larvario, mientras que los estadios iniciales de Zoea (I y II) y las megalopas son abundantes en la costa (con grandes fluctuaciones), los estadios de Zoea III, IV y V prácticamente no se encuentran en el área. La alta correlación entre la abundancia de megalopas del género *Cyrtograpsus* y de *P. chubutensis* podría indicar que los procesos que originan esas fluctuaciones en las densidades de megalopas son similares entre las dos especies (Tabla 2·2), en tanto que las fluctuaciones en las densidades de los estadios larvarios iniciales de las diferentes especies podrían estar afectadas tanto por la dinámica costera como por pulsos de eclosión que podrían ocurrir en el área. Las fluctuaciones de la concentración de megalopas en cambio, no pueden más que ser afectada por procesos costeros.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla 2-1. Listado de especies de braquiuros y anomuros reportadas para el área costera y de plataforma cercana al golfo Nuevo (Spivak, 1997) con las referencias bibliográficas donde se describen morfológicamente las larvas de cada especie. A modo de referencia, se reporta la presencia de adultos de varias especies en capturas realizadas con 419 trampas plegables caladas en diferentes sitios del golfo Nuevo entre agosto de 2004 y junio de 2006 (Leal et al., 2007). La ausencia de algunas especies podría explicarse por que las mismas no son capturadas por las trampas ó porque las trampas no fueron caladas en sitios con presencia de las mismas. La abundancia de larvas se expresa como densidad promedio (número de larvas · 100 m<sup>3</sup>) en las 24 muestras de plancton tomadas a lo largo del año para determinar estacionalidad. Se consideran conjuntamente las larvas de las especies pertenecientes a las familias Diogenidae, Paguridae y Parapaguridae (cuantificadas como Paguroidea en el texto), a la familia Varunidae y a la familia Galatheidae. 1. Especie capturada fuera del rango reportado de distribución. 2. Especies capturadas mediante buceo autónomo sin medidas comparables de densidad. 3. Adultos comensales dentro de la cavidad paleal de moluscos, echiuridos o equinodermos.

Especie	Descripción de las zoeas	Descripción de las megalopas	Ausencia / presencia adultos	Abundancia relativa de larvas
<b>Infraorden</b>				
<b>ANOMURA</b>				
<b>Diogenidae</b>				
<i>Dardanus arrosor</i>	---	---	Ausente	6,9
<i>insignis</i>				
<b>Lithodidae</b>				
<i>Paralomis formosa</i>	---	---	Ausente	Ausente
<i>Paralomis granulosa</i>	(Campodonico y Guzman, 1981)	(Campodónico y Guzman, 1981)	Ausente	Ausente
<i>Lithodes santolla</i>	(Campodónico, 1971)	(Campodonico, 1971)	Ausente	Ausente
<b>Paguridae</b>				
<i>Pagurus gaudichaudi</i>	---	---	Ausente	6,9
<i>Pagurus comptus</i>	---	---	Ausente	
<b>Parapaguridae</b>				
<i>Sympagurus dimorphus</i>	(Baccardit, 1985a)	(Lemaitre y McLaughlin, 1992)	Ausente	Ausente
<b>Albuneidae</b>				
<i>Blepharipoda doelloi</i> <sup>1</sup>	(Boschi et al., 1968)	(Boschi et al., 1968)	Ausente <sup>2</sup>	Ausente
<b>Galatheidae</b>				
<i>Munida spinosa</i>	---	---	Ausente	Ausente
<i>Munida gregria</i>	(Roberts, 1973)	(Roberts, 1973)	Presente	42,28
<i>Munida subrugosa</i>				
<b>Porcellanidae</b>				
<i>Pachycheles chubutensis</i>			Ausente <sup>2</sup>	0,61

Especie	Descripción de las zoeas	Descripción de las megalopas	Ausencia / presencia adultos	Abundancia relativa de larvas
<b>Infraorden BRACHYURA</b>				
<b>Leucosiidae</b>				
<i>Ebalia rotundata</i>	---	---	Ausente	---
<b>Majidae</b>				
<i>Libidoclaea granaria</i>	(Fagetti, 1969)	(Fagetti, 1969)	Ausente	Ausente
<i>Eurypodius latreillei</i>	(Baccardit, 1985b)	(Baccardit, 1985)	Ausente	Ausente
<i>Libinia spinosa</i>	(Boschi y Scelzo, 1968)	(Boschi & Scelzo, 1968)	Ausente	Ausente
<i>Rochinia gracilipes</i>	---	---	Ausente <sup>2</sup>	---
<i>Leucippa pentagona</i>	(Pohle y Marques, 2003)	(Pohle & Marques, 2003)	Presente	2,28
<i>Leurocyclus tuberculatus</i>	(Santana y Marques, sin publicar)	(Santana y Marques, sin publicar)	Presente	4,95
<b>Ateleciidae</b>				
<i>Peltarion spinosulum</i>	(Iorio, 1983)	(Iorio, 1983)	Presente	6,34
<b>Platyxanthidae</b>				
<i>Platyxanthus patagonicus</i>	(Iorio y Boschi, 1986)	---	Presente	3,35
<b>Xanthidae</b>				
<i>Pilumnoides hassleri</i>	(Luppi et al., en prensa)	(Luppi et al., en prensa)	Ausente <sup>2</sup>	Ausente
<b>Pinnotheridae</b>				
<i>Calyptraeotheres garthi</i>	---	---	Ausente <sup>3</sup>	125
<b>Gerionidae</b>				
<i>Chaceon notialis</i>	---	---	Ausente	---
<b>Portunidae</b>				
<i>Coenophtalmus tridentatus</i>	(Spivak y Luppi, 2004)	---	Presente	Ausente
<i>Ovalipes trimaculatus</i>	(Schoeman y Cockroft, 1996)	---	Presente	0,71
<b>Varunidae</b>				
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	(Rieger y Vieira, 1997)	(Rieger y Viera, 1997)	Ausente <sup>2</sup>	13,75

Espece	Descripción de las zoeas	Descripción de las megalopas	Ausencia / presencia adultos	Abundancia relativa de larvas
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	(Scelzo y Lichtschein de Bastida, 1978)	(Scelzo y Lichtschein de Bastida, 1979)	Presente	
<i>Cyrtograpsus affinis</i>	(Spivak y Cuesta, 2000)	(Spivak y Cuesta, 2000)	Ausente <sup>2</sup>	
<b>Hymenosomatidae</b>				
<i>Hallicarcinus planatus</i>	(Boschi <i>et al.</i> , 1969)	(Boschi <i>et al.</i> , 1969)	Ausente <sup>2</sup>	11,54

Tabla 2-2. Matriz de correlaciones ( $\tau$  de Kendall) entre la abundancia de las distintas especies/estadios en enero de 2008. Todos los coeficientes son positivos. \*:  $p < 0,05$ . \*\*:  $p < 0.01$ . -: estadio ausente en las muestras. La mitad inferior izquierda de la tabla representa la serie de muestras tomadas en el metro superior de la columna de agua ( $n = 16$ ) y la mitad derecha superior, la serie de muestras tomadas en el metro inferior (más cercano al fondo) de la columna de agua ( $n = 14$ ). En la fila superior y la columna izquierda el nombre de la especie/familia, el paréntesis siguiente contiene el estadio larval, y el paréntesis final el total de larvas capturadas en la serie de muestras.

Especie (estadio)	<i>M. gregaria</i> (Z I) (358)	<i>H. planatus</i> (Z I) (44)	<i>H. planatus</i> (Z II) (2)	<i>L. tuberculosus</i> (Z I) (240)	<i>L. tuberculosus</i> (Z II) (3)	<i>L. pentagona</i> (Z I) (203)	<i>L. pentagona</i> (Z II) (5)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z I) (485)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z II) (35)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z III) (7)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z IV) (3)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z V) (1)	<i>Cyrtograpsus</i> spp. (M) (25)	<i>O. trimaculatus</i> (Z I) (10)	Paguroidea spp. (47)	<i>P. chubutensis</i> (Z I) (70)	<i>P. chubutensis</i> (Z II) (15)	<i>P. chubutensis</i> (M) (4)	Pinnotheridae spp (452)
<i>M. gregaria</i> (Z I) (118)	■	*	*												*				
<i>H. planatus</i> (Z I) (4)		■	*		*	*	*			*			*			*			
<i>H. planatus</i> (Z II) (0)	-	-	■	*	*	*	*			*		*				*	*	*	
<i>L. tuberculosus</i> (Z I) (360)		*	-	■	*	*	*								*	*			
<i>L. tuberculosus</i> (Z II) (2)			-	*	■	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	
<i>L. pentagona</i> (Z I) (224)			-	*	*	■	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	
<i>L. pentagona</i> (Z II) (0)	-	-	-	-	-	-	■	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z I) (745)			-	-	*	-	-	■	*	*	*	*	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z II) (49)			-	*	*	-	-	*	■	*	*	*	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z III) (1)		*	-	*	*	-	-	-	-	■	*	*	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z IV) (3)		*	-	*	*	-	-	-	-	-	■	*	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (Z V) (0)		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	■	*		*	*	*	*	
<i>Cyrtograpsus</i> spp. (M) (63)			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	■		*	*	*	*	
<i>O. trimaculatus</i> (Z I) (7)	*		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	■	*	*	*	*	
Paguroidea spp. (29)			-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	■	*	*	*	
<i>P. chubutensis</i> (Z I) (34)		*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	■	*	*	
<i>P. chubutensis</i> (Z II) (2)			-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			-	■	*	
<i>P. chubutensis</i> (M) (1)		*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			-	-	■	
Pinnotheridae spp. (412)			-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						■

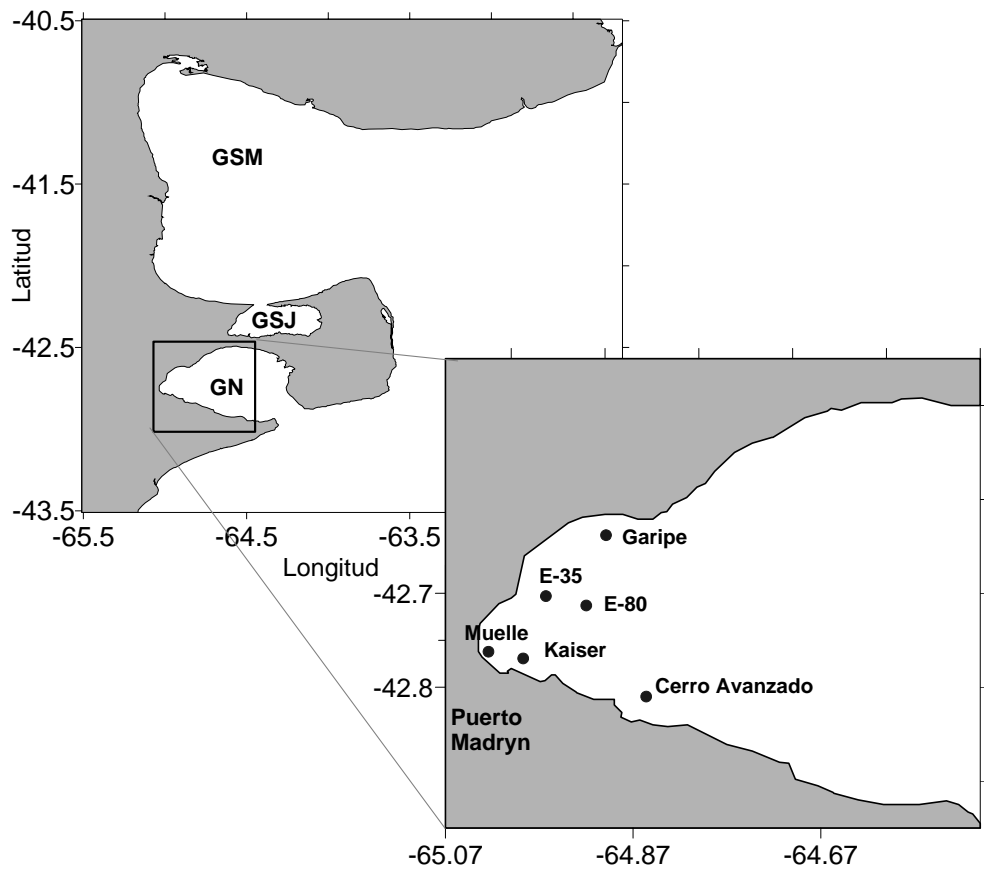


Figura 2-1. Mapa del área de estudio. Vista general de los golfos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN). Los puntos negros representan sitios de muestreo de plancton. E-35 y E-80 son los sitios donde se tomaron las muestras estratificadas.



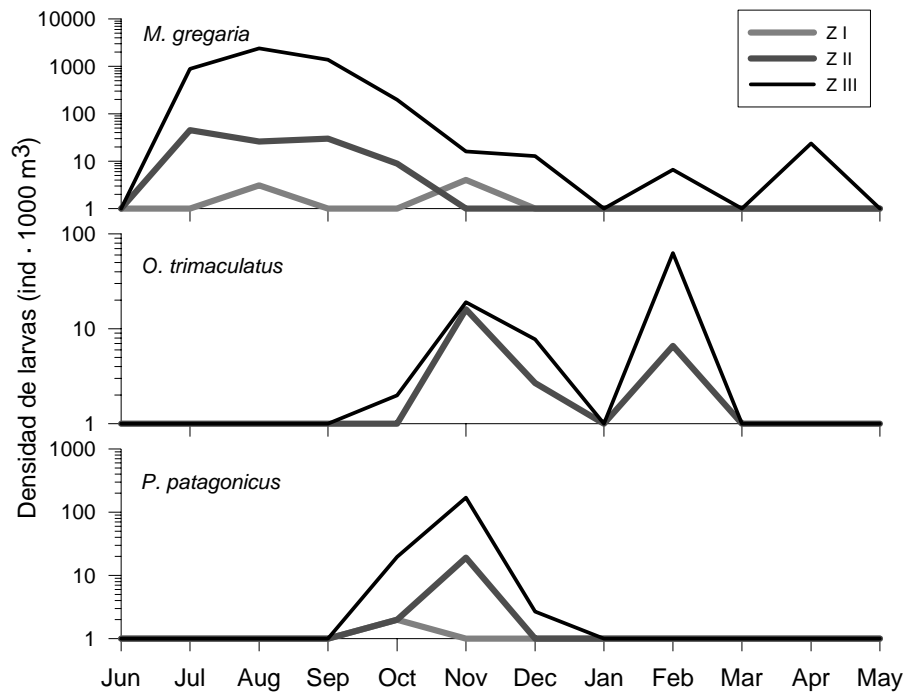


Figura 2:2. Variación de la abundancia (cantidad de larvas cada 1000 m<sup>3</sup>) de los diferentes estadios larvarios (Z I, Z II y Z III representan del primer al tercer estadio de zoea) de *Munida gregaria*, *Ovalipes trimaculatus* y *Platyxanthus patagonicus*, en cada mes del año. Nótese que la escala de densidad es diferente en (C).

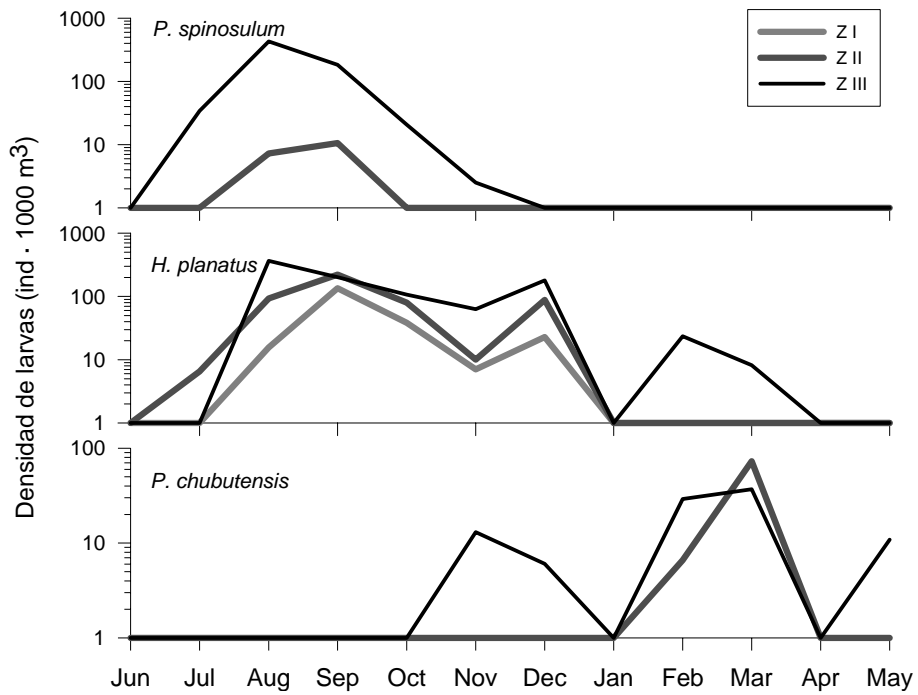


Figura 2-3. Variación de la abundancia (cantidad de larvas cada 1000 m<sup>3</sup>) de los diferentes estadios larvarios (Z I, Z II y Z III representan del primer al tercer estadio de zoea) de *Peltarion spinosulum*, *Halicarcinus planatus* y *Pachycheles chubutensis*, en cada mes del año. Nótese que la escala de densidad es diferente en (C).

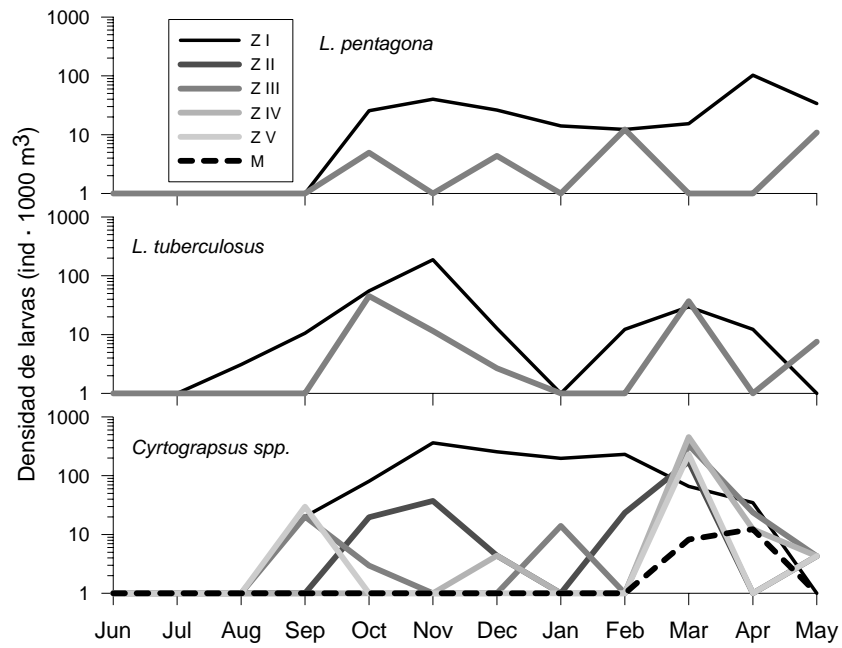


Figura 2-4. Variación de la abundancia (cantidad de larvas cada 1000 m<sup>3</sup>) de los diferentes estadios larvarios (Z I, Z II, Z III, Z IV y Z V representan del primer al quinto estadio de zoea; M representa las megalopas) de *Leucippa pentagona* (A), *Leurocyclus tuberculosus* (B) y *Cyrtograpsus spp.* (C), en cada mes del año.

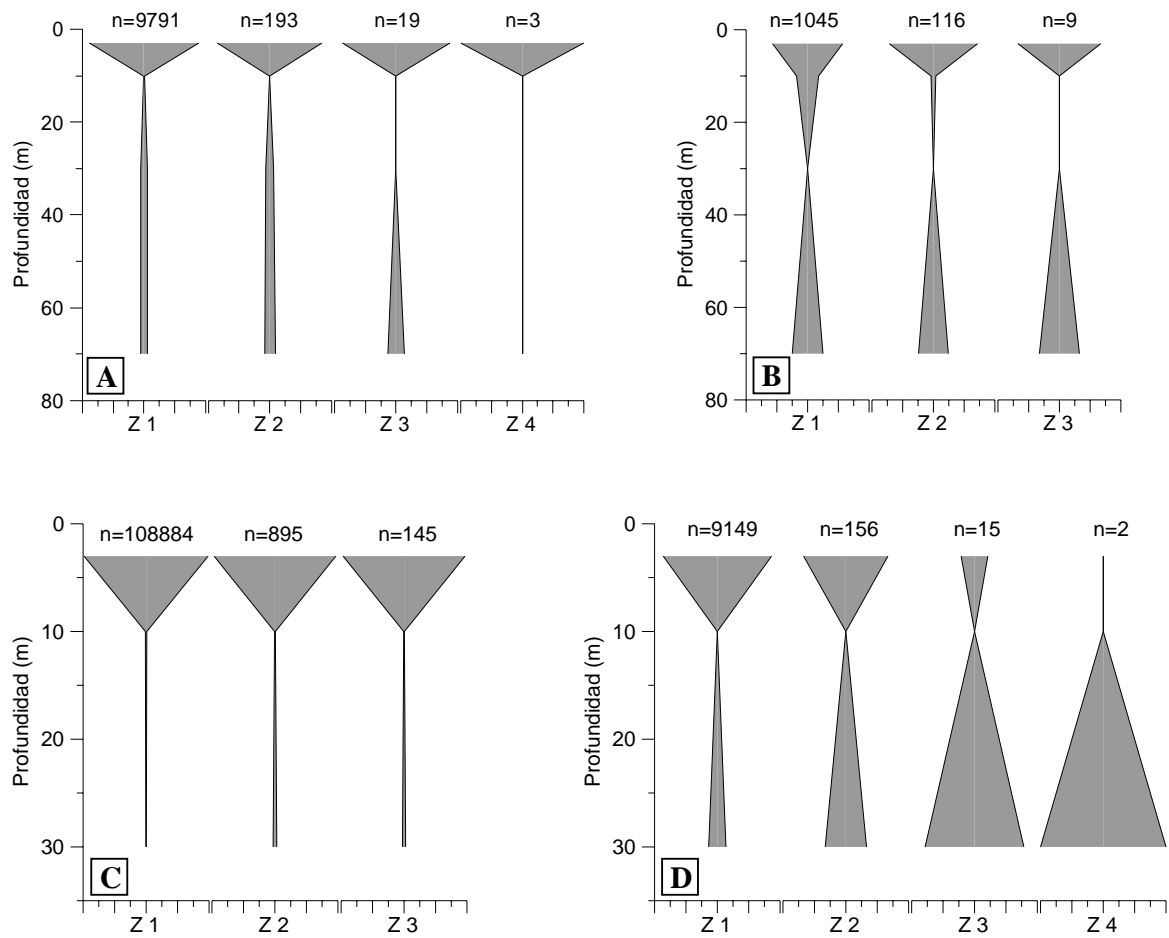


Figura 2.5. Agosto de 2005. Distribución vertical de larvas de *Munida gregaria* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). **n** representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

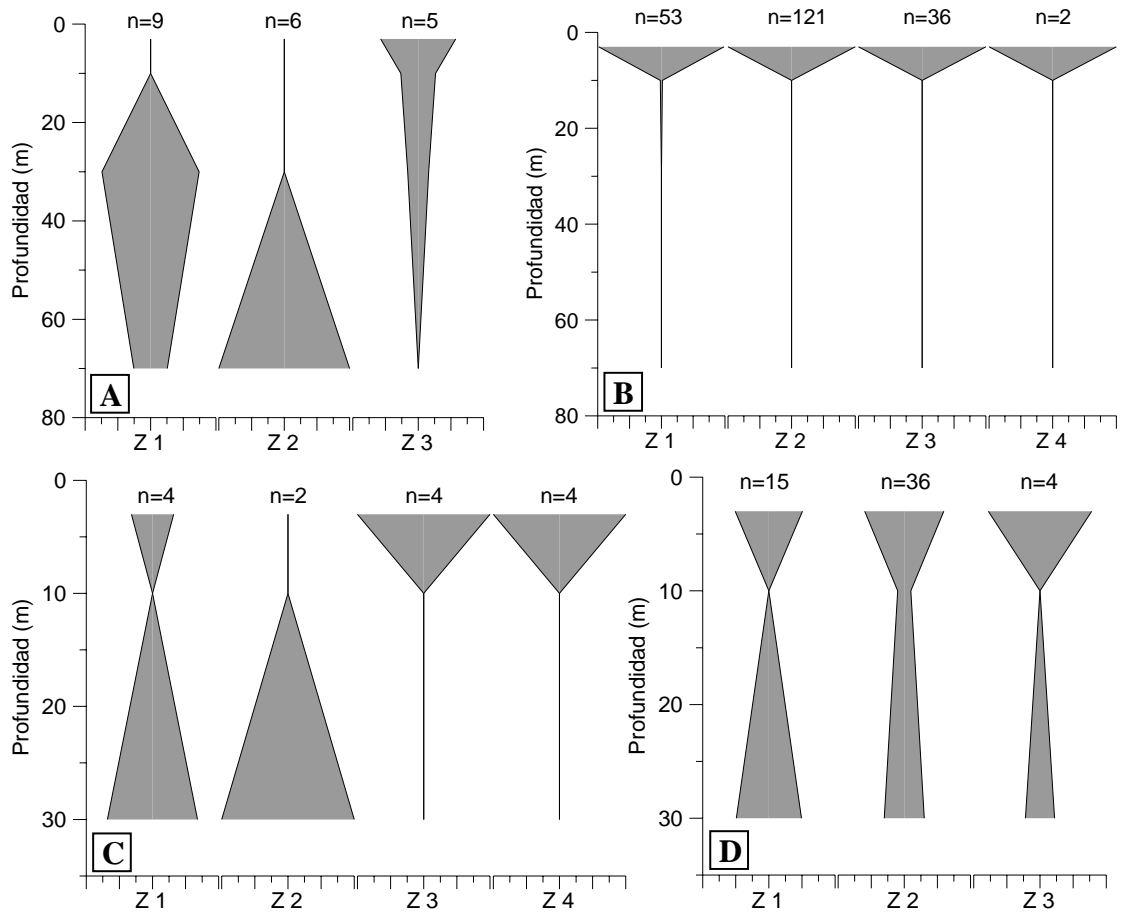


Figura 2-6. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Ovalipes trimaculatus* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). **n** representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

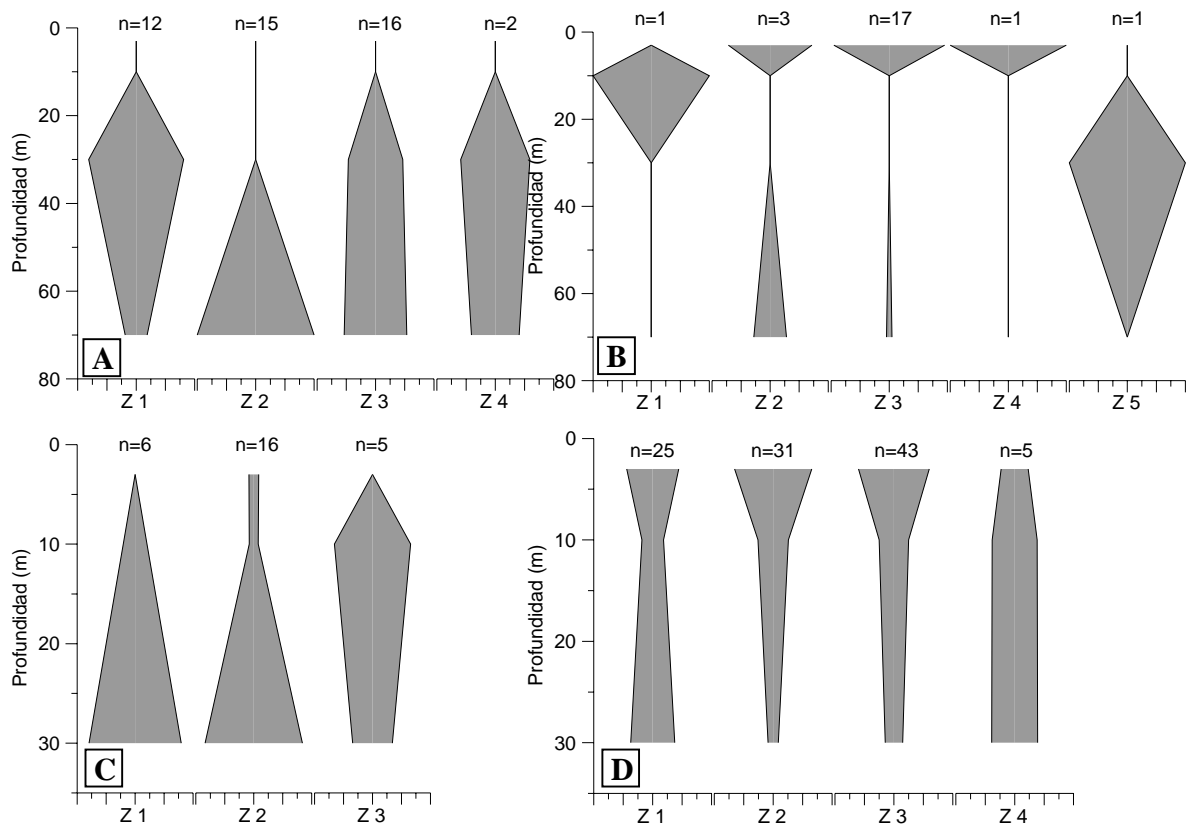


Figura 2.7. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Platyxanthus patagonicus* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). n representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

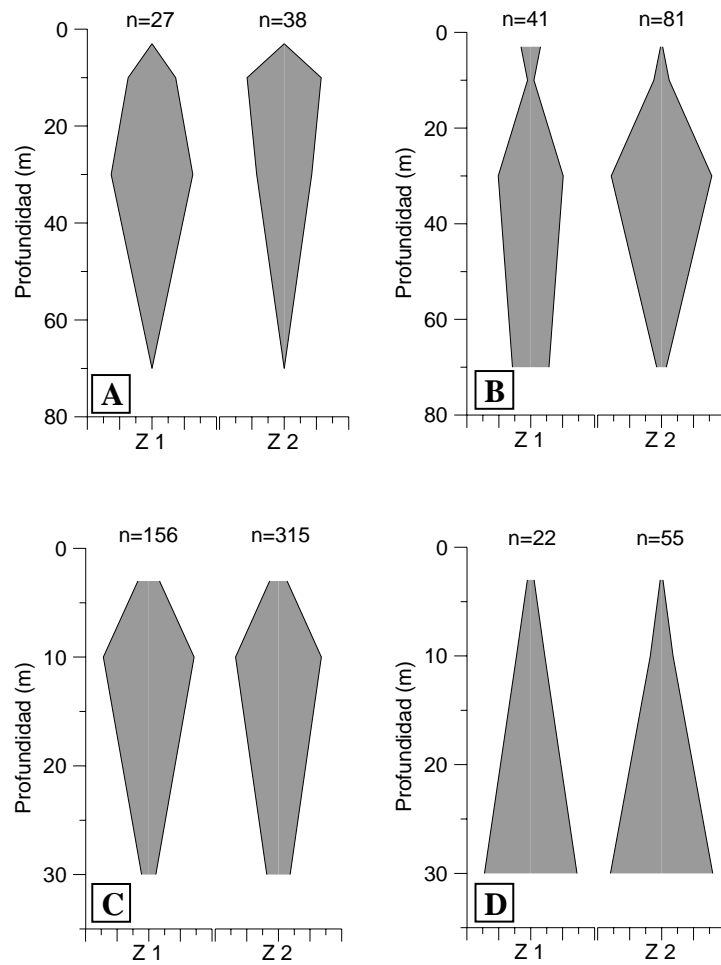


Figura 2-8. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Pachycheilus chubutensis* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). **n** representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

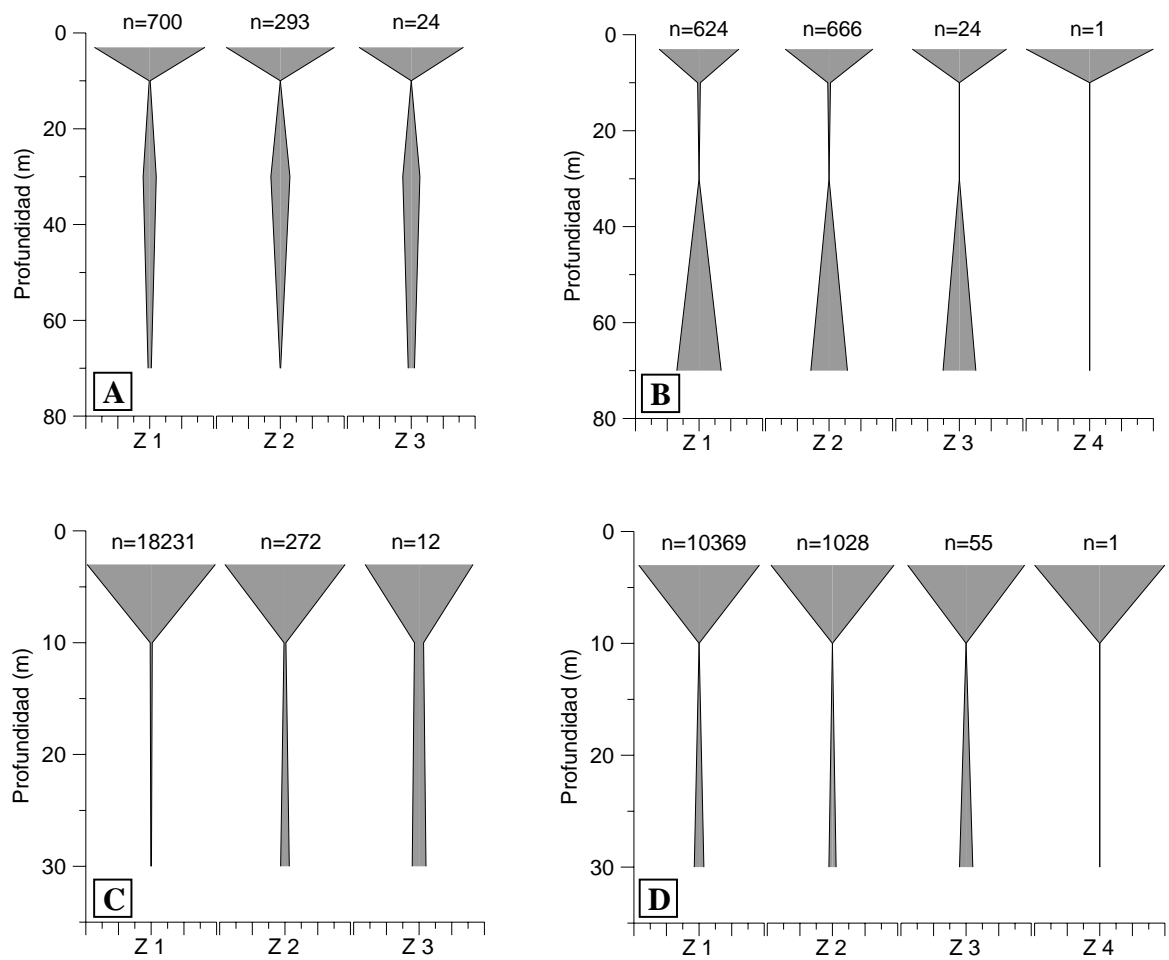


Figura 2-9. Agosto de 2005. Distribución vertical de larvas de *Peltarion spinosulum* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). **n** representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.



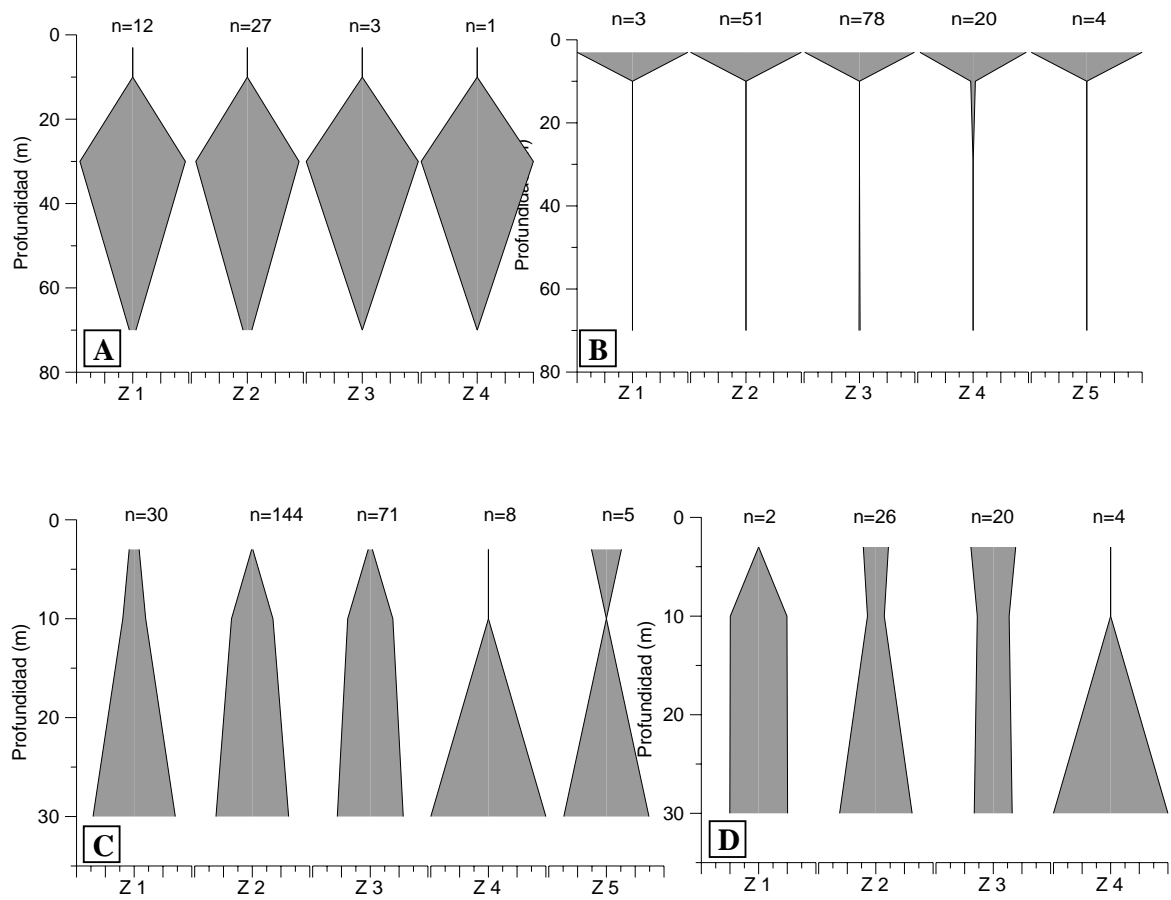


Figura 2-10. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Cyrtograpsus spp.* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de densidad de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). **n** representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

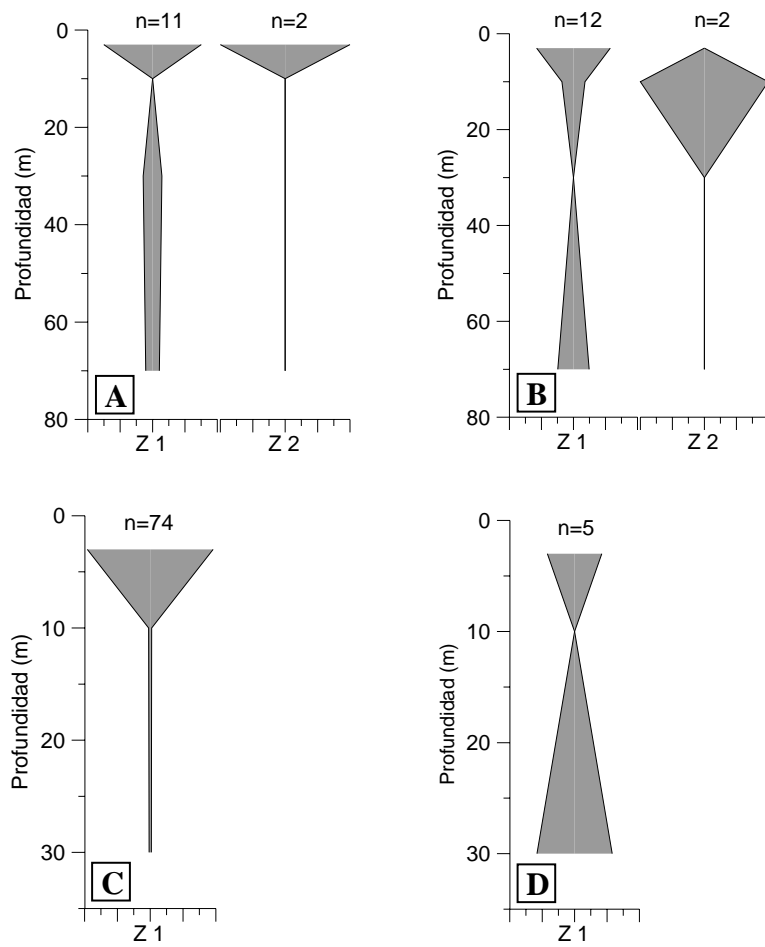


Figura 2-11. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Halicarcinus planatus* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). n representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

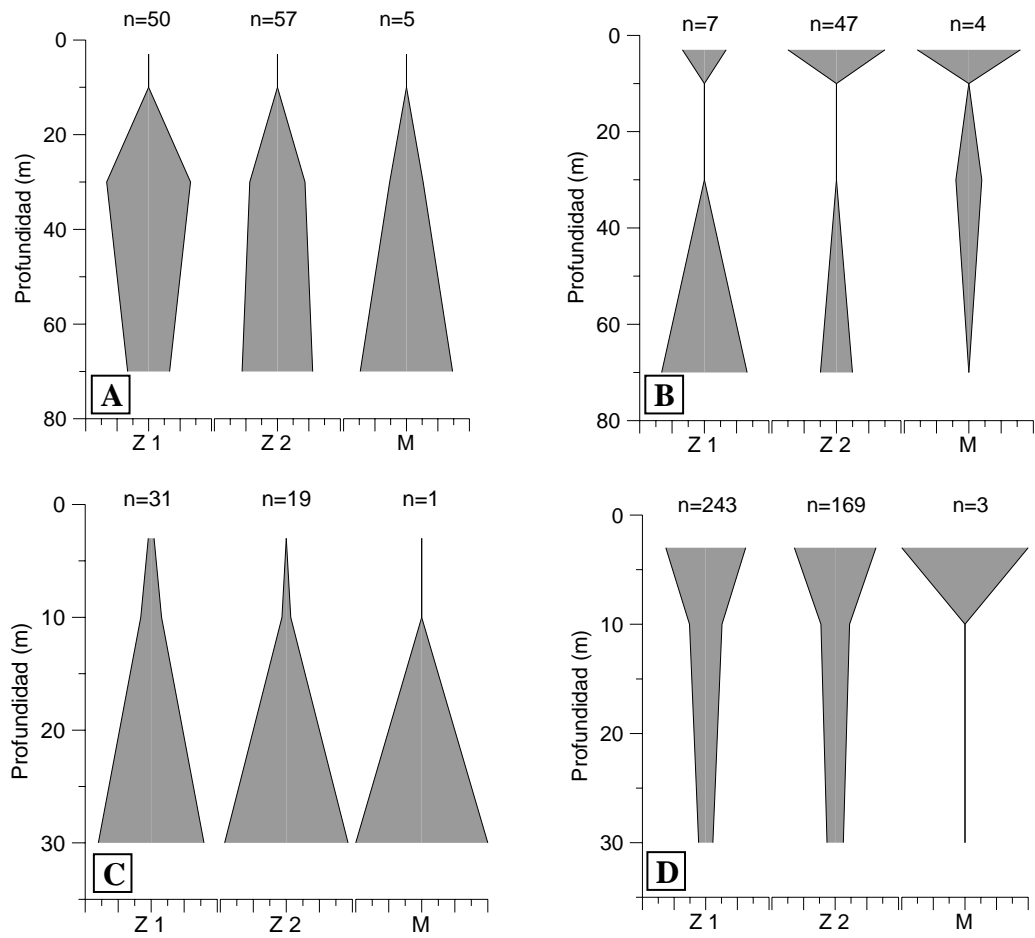


Figura 2-12. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Leurocyclus tuberculosus* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). n representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

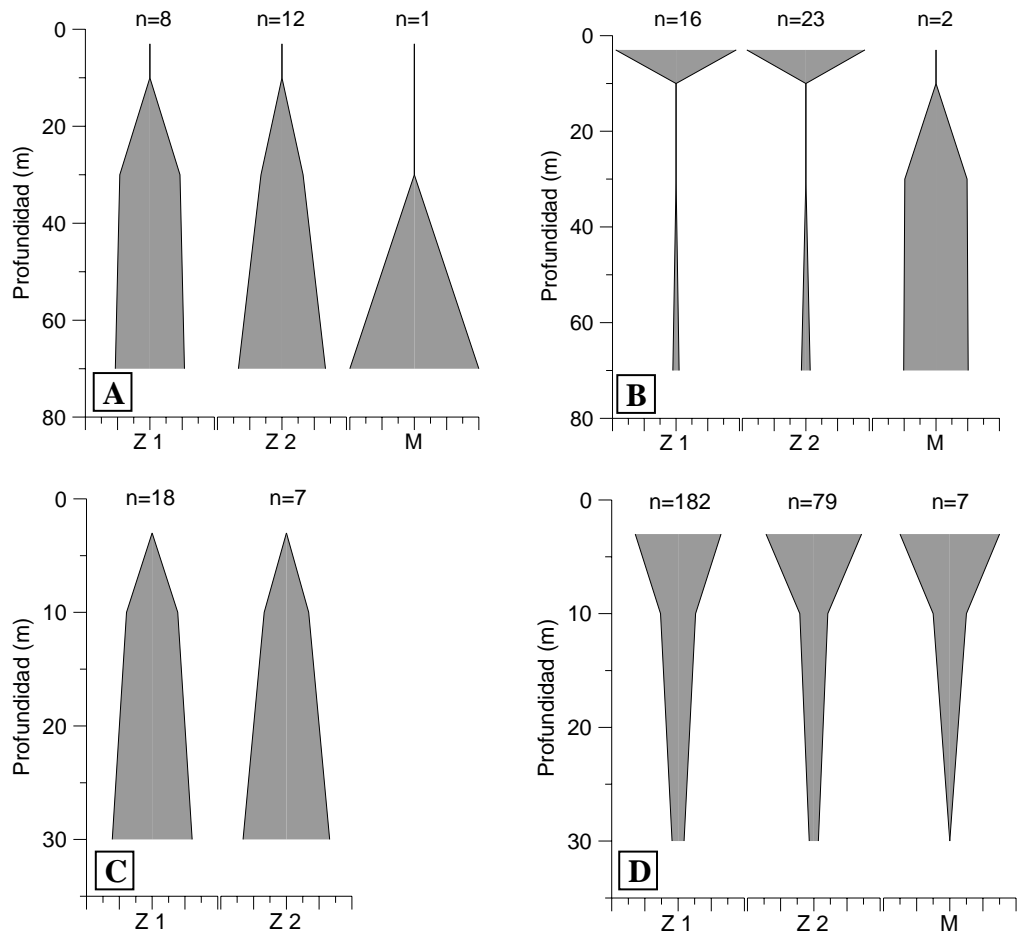


Figura 2-13. Diciembre de 2005. Distribución vertical de larvas de *Leucippa pentagona* en muestras estratificadas (en 3, 10, 30 y 70 m de profundidad) tomadas en sitios con 90 (A y B) y 35 m (C y D) de profundidad, durante la tarde (A y C) y durante la noche (B y D). Las figuras grises representan la distribución porcentual de cada estadio larval en la columna de agua (el eje de cada estadio representa el 100%). n representa el número total de larvas de cada estadio identificadas en toda la columna.

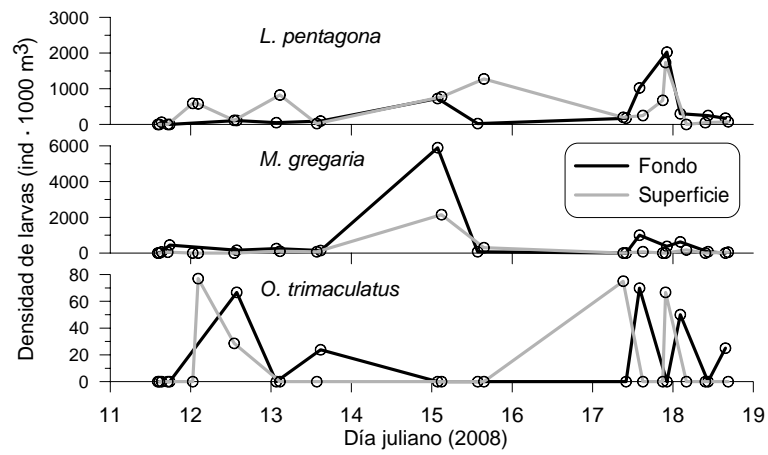


Figura 2-14. 11 al 18 de enero de 2008. Fluctuaciones de la densidad del primer estadio de zoea de *Ovalipes trimaculatus*, *Munida gregaria* y *Leucippa pentagona* en el extremo del muelle Luis Piedrabuena en la superficie y el fondo durante enero de 2008. Nótese las diferentes escalas en el eje de las ordenadas.

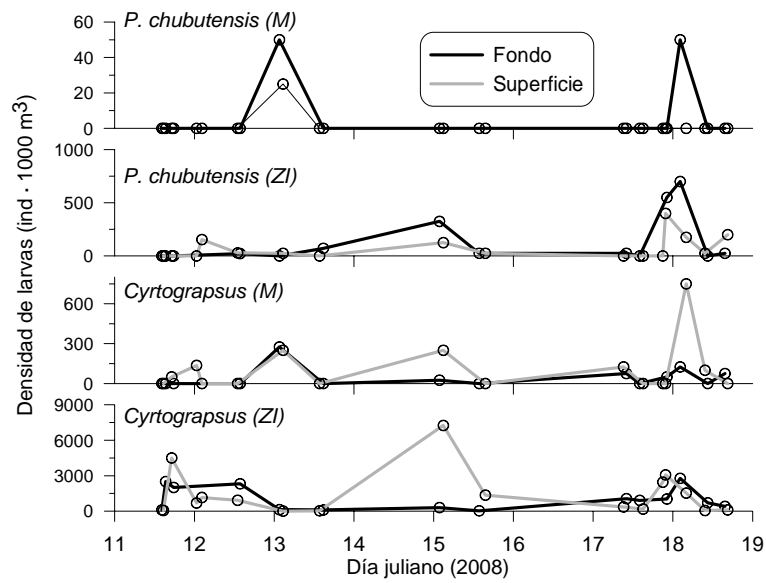


Figura 2-15. 11 al 18 de enero de 2008. Fluctuaciones de la densidad del primer estadio de zoea (ZI) y la megalopa (M) del género *Cyrtograpsus* y *Pachycheles chubutensis* en el extremo del muelle Luis Piedrabuena en la superficie y el fondo durante enero de 2008. Nótese las diferentes escalas en el eje de las ordenadas.

# **CAPÍTULO III -- Patrones temporales de asentamiento de megalopas y juveniles de cangrejos braquiuros y anomuros sobre colectores artificiales**

## **INTRODUCCIÓN**

Reclutamiento, definido en un sentido amplio, es la adición de nuevos individuos a las poblaciones o el pasaje de individuos de un estadio del ciclo de vida a otro posterior (por ejemplo la transformación de larvas en juveniles) dentro de una población. Este proceso es claramente importante para entender un abanico de fenómenos ecológicos, desde la estructura genética de una población, hasta la dinámica de la misma, o la estructura de la comunidad (Caley et al., 1996). Aunque el interés en el reclutamiento de especies marinas no es reciente, en las últimas tres décadas se han logrado avances importantes en este campo. Este resurgimiento se explica en parte por la aceptación general de que: 1) la mayoría de las poblaciones de organismos marinos son demográficamente abiertas y la reproducción y el reclutamiento están geográficamente desacoplados por una fase larvaria dispersiva y 2) las especies marinas están a menudo organizadas en comunidades fluctuantes, cuya estructura y dinámica dependen de la interacción de un conjunto de procesos bióticos y abióticos que afectan, tanto al reclutamiento como a la supervivencia post-recluta (Warner y Chesson, 1985). Consecuentemente, para las poblaciones marinas abiertas (Cowen *et al.*, 2000), el reclutamiento es definido más restrictivamente como la adición de individuos a las poblaciones mediante el asentamiento de las larvas pelágicas o planctónicas, y la transformación de las mismas (metamorfosis) en juveniles pelágicos o bentónicos. En este caso, el reclutamiento es análogo al nacimiento en las poblaciones cerradas (Caley et al.,

1996). Esta será la definición del término “reclutamiento” adoptada en el presente trabajo, por lo tanto reclutamiento y asentamiento serán considerados sinónimos.

En los organismos con fase larvaria planctónica, la reproducción y el reclutamiento están desacoplados espacialmente por el transporte de las larvas. La variación temporal de la tasa de reclutamiento contiene información importante acerca de los procesos de transporte larval en diferentes escalas temporales. En la escala anual, conocer la época del año en que las megalopas están aptas para la metamorfosis es importante para determinar el tipo de procesos oceanográficos predominantes que afectarán el transporte. En las escalas temporales menores (mensual, semanal o diaria) las series de tiempo de tasa de reclutamiento aportan información acerca de la importancia relativa de los procesos concentradores, difusivos o advectivos que afectan el transporte (Pineda, 2000).

El hábitat bentónico posee una variabilidad espacial que afecta las probabilidades de supervivencia y posterior desarrollo de las megalopas (Webley *et al.*, 2009). En las especies costeras en particular, el inicio de la vida planctónica suele darse en parches de larvas (generados por la agregación de hembras ovígeras y/o la eclosión sincrónica) (Gove y Paula, 2000; Tamaguchi, 2001; Ziegler y Forward, 2006) que generalmente son transportados hacia las aguas abiertas de plataforma, en donde la presión de depredación y las variaciones ambientales no son tan extremas. En general el transporte de los primeros estadios larvarios está dominado por procesos dispersivos (Natunewicz y Epifanio, 2001) que generan una distribución relativamente homogénea de las larvas en aguas abiertas ó “larval pool” según Pineda (2000). Las megalopas de muchas especies poseen la capacidad de reconocer una diversidad de estímulos que favorecen el asentamiento y la metamorfosis en ambientes específicos que maximizan posibilidades de supervivencia y desarrollo posterior (Forward y Rittschof, 1994; Young, 1995). Aún así, en el caso de que los ambientes que requieran estas especies para su reclutamiento sean costeros, las especies deben contar con mecanismos



específicos de transporte para regresar hacia la costa durante la última etapa de su vida larvaria. En la actualidad se reconocen varios de fenómenos oceanográficos con potencial para transportar las megalopas hacia la costa (Johnson *et al.*, 2001; Pineda, 1991; Pineda *et al.*, 2007; Shanks, 1983; Shanks y Brink, 2005). Aún así, para ser transportadas las larvas ajustan sus comportamientos (generalmente migraciones verticales con diferente periodicidad) acoplándose a los procesos oceanográficos (generalmente concentradores) que las transportan hacia la costa (Queiroga y Blanton, 2004).

El reclutamiento de juveniles a una población de crustáceos decápodos depende entre otros factores del suministro de megalopas al área ocupada por la misma. Este puede ser estimado a partir de diferentes medidas, más o menos directas. Por un lado es posible medir la concentración de diferentes estadios larvarios (particularmente las megalopas aptas para metamorfosear al primer estadio juvenil bentónico) en la columna de agua (Hasek y Rabalais, 2001; Lipcius *et al.*, 1990; Queiroga *et al.*, 2006). También es posible colocar sustratos artificiales, tanto en la columna de agua como en el fondo, para que sean utilizados como refugio (ocupados) por megalopas o juveniles (Little y Milano, 1980; Mense *et al.*, 1995; Metcalf *et al.*, 1995; Palma *et al.*, 2006; van Montfrans *et al.*, 1995), considerando la tasa de ocupación como una medida de la tasa de arribo de individuos a la zona y una estimación del reclutamiento. Por último, es posible medir la densidad de juveniles como una estimación del reclutamiento previo (Palma *et al.*, 2006). Cada una de las mediciones pueden realizarse mediante diferentes técnicas y la utilidad de las mismas depende particularmente de la especie objetivo y de los hábitos de sus megalopas y juveniles. El desarrollo o la adaptación de una técnica a una especie o a un conjunto de especies de una región determinada, es un paso previo indispensable para generar estimaciones del reclutamiento en poblaciones de decápodos.

La ecología larvaria de decápodos ha sido objeto de escasa atención en nuestra región (Baccardit, 1986), así como el reclutamiento y los procesos que lo afectan (Luppi et al., 2002). El presente trabajo es el primero en la región que estima el reclutamiento a partir del asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales, por lo que fue necesario adaptar técnicas y evaluarlas para las diferentes especies objetivo. El conocimiento de las características del ciclo de vida de las especies objetivo es relativamente básico (Carsen et al., 1996; Du Preez y McLachlan, 1984a, b; Tapella, 2002) y las preferencias de ambientes y sustratos de las megalopas, para asentarse y metamorfosear al primer estadio juvenil, así como la estacionalidad del reclutamiento, son aún desconocidas.

### ***Objetivos***

Obtener una serie temporal de asentamiento de megalopas y juveniles de decápodos braquiuros y anomuros que permita evaluar su estacionalidad y la correlación con algunas variables oceanográficas y meteorológicas, bajo diferentes hipótesis de transporte.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Para cumplir con los objetivos de este capítulo fue necesario desarrollar una técnica eficiente para coleccionar megalopas o juveniles de las especies objetivo, que genere información sobre el reclutamiento con una resolución temporal acorde a los procesos de transporte cuyos efectos se discutirán y que estuviese acorde con las capacidades logísticas. El viento y la marea son los principales forzantes de la hidrodinámica en el golfo Nuevo (Rivas, 1989), con períodos de variación entre algunas horas y algunos días (ver Capítulo VI). Las fluctuaciones son de aproximadamente 12 h en el caso de los ciclos mareales semidiurnos, de 24 h en el caso del viento en una zona costera (Frumento y Davies, 1999) de 1-7 días en el caso de los frentes meteorológicos de escala sinóptica, hasta 28 días en el caso del ciclo mareal de sicigia-cuadratura (Dutton, 1976). Considerando entonces que los forzantes cuyos

efectos se discutirán fluctúan con períodos que van desde  $\frac{1}{2}$  día hasta 28 días, y que además se pretende evaluar la estacionalidad del asentamiento, fue necesario desarrollar una técnica que permitiera muestrear el reclutamiento de decápodos por varios meses con una resolución temporal lo más cercana posible al  $\frac{1}{2}$  día. El aumento en la frecuencia de muestreos conlleva dificultades logísticas, en tanto que su disminución puede generar importantes subestimaciones del asentamiento debido a la emigración de las larvas desde los colectores (Moksnes y Wennhage, 2001). Dado que la subestimación del asentamiento que puede derivar de la permanencia de los colectores en el medio por períodos prolongados depende del ensamble de decápodos que se asienten sobre los mismos, se realizaron muestreos para comparar la intensidad del asentamiento sobre colectores sumergidos por diferentes períodos de tiempo. Se tomaron muestras de asentamiento sobre colectores mantenidos 1, 3, 7 y 15 días sumergidos. Además se identificaron las necesidades logísticas para las diferentes frecuencias de muestreo.

Los colectores artificiales como herramienta de muestreo para obtener medidas relativas del arribo de larvas (megalopas) o del reclutamiento (megalopas o juveniles) en zonas específicas no han sido utilizados en el litoral nordpatagónico, aunque se han desarrollado diferentes técnicas de colección en otras regiones (Mense et al., 1995; Metcalf et al., 1995; Van Montfrans et al., 1995; Moksnes y Wennhage, 2001; Palma et al., 2006, Tapella y Lovrich, 2006). La colección de muestras de plancton para capturar megalopas permite resolver problemas de escala temporal pero con dificultades logísticas difíciles de abordar: específicamente la navegación necesaria para tomar muestras de plancton con alta resolución temporal. Por otro lado, la falta de conocimiento de la distribución vertical y de las eventuales regiones de agregación (zonas costeras, profundas, superficiales, profundas, etc.) determinarían concentraciones promedio muy bajas y demandarían muestrear grandes volúmenes de agua para obtener muestras representativas. Asimismo, la captura de juveniles

para estimar la densidad requiere de transporte náutico y buceo, con un costo alto que dificulta también la buena resolución temporal. Tomando en cuenta estas consideraciones, se decidió utilizar colectores artificiales pasivos para estimar el reclutamiento, y se eligió el muelle Luis Piedrabuena (MLP), ubicado en la costa oeste del golfo Nuevo (Figura 1·1), para realizar los muestreos comparativos entre diferentes materiales y metodologías.

En general el funcionamiento de estos colectores se basa en el comportamiento tigmotáctico de las megalopas (tendencia a aferrarse de los objetos como respuesta al contacto) (Hasek y Rabalais 2001). Uno de los materiales más usados como colector en estos trabajos es un tipo de filtro de aire acondicionado conocido como “pelo de cerdo” (“hog’s hair” en inglés) (van Montfrans et al., 1995; Paula et al., 2001 y referencias allí), que se utilizó generalmente suspendido en la columna de agua en ambientes estuariales. Debido a que estos diseños de colectores han sido utilizados básicamente para captar megalopas de los braquiuros *Callinectes sapidus* y *Carcinus maenas*, que en nuestra región no hay antecedentes de experiencias de captación de megalopas de especies locales, y que el material de referencia no está disponible en el mercado y es costosa y dificultosa la adquisición desde mercados externos (Amaral y Paula, 2007), se decidió comparar la intensidad y la diversidad del asentamiento de megalopas en dos materiales similares y disponibles, ubicándolos en diferentes partes de la columna de agua y en sitios con diferentes profundidades, y manteniéndolos sumergidos por diferentes períodos.

Los colectores utilizados consistieron en:

- 1) Esponjas vegetales (fruto de la especie *Luffa cilíndrica*) suspendidas de un cabo ubicado verticalmente cercano al fondo (denominados en adelante colectores “E”). Las esponjas fueron amarradas distantes 40 cm entre sí, entre 1 y 2 m por sobre el fondo. A fin de obtener muestras comparables, se seleccionaron esponjas con diámetros similares (aproximadamente 10 cm) y se cortaron secciones del mismo largo (25 cm) (Figura 3·1).

2) Trozos de felpudos de rulos de PVC (material de tipo NOMAD<sup>®</sup> de la marca 3M) de 40 x 40 cm sujetos sobre bastidores de hierro con una malla plástica tipo mosquitero y apoyados sobre el fondo (denominados en adelante “N”). Este material tiene una estructura tridimensional similar al “hog’s hair” utilizado en trabajos previos (van Montfrans et al., 1990, 1995; Paula et al., 2006) y fue utilizado siguiendo la sugerencia de B. García-Calvo (Universidade da Coruña). La disposición de los colectores en el fondo fue igual a la utilizada por Paula y colaboradores (2006) (Figura 3·1).

Para evaluar la eficiencia de colección de los diferentes materiales mantenidos sumergidos por diferentes períodos, se llevaron a cabo dos programas de muestreos comparativos durante los meses de febrero y marzo de 2005. Estos se realizaron en el extremo del MLP en golfo Nuevo (Figura 1·1), sobre un fondo con sedimentos fangosos y 18 m de profundidad en bajamar. Durante febrero de 2005 se colocaron cuatro líneas, dos de ellas con 2 colectores de esponja vegetal y las otras dos con 3 colectores de felpudo en cada una. Los colectores en dos de las líneas (una con colectores E y la otra con colectores N) fueron reemplazados cada 3 días, mientras que los de las otras dos líneas fueron mantenidos en el agua durante todo el período de 15 días. Durante marzo de 2005 se colocaron cuatro líneas, dos de ellas con 3 colectores de esponja vegetal y las otras dos con 4 colectores de felpudo. Los colectores de dos líneas (una con colectores E y la otra con colectores N) fueron reemplazados diariamente mientras que los de las otras dos líneas permanecieron en el agua durante todo el período de 7 días.

Para comparar la intensidad y la diversidad del asentamiento de megalopas y juveniles de anomuros y braquiuros en relación con la profundidad, en abril de 2005 se colocaron dos líneas de 3 colectores N, una en el extremo del MLP y la otra al inicio del mismo, sobre un fondo de arena con 3 m de profundidad en bajamar. Los colectores de ambas líneas fueron recambiados cada 3 días durante un período de 15 días. En todos los casos, luego de

reemplazados, los colectores fueron lavados en el laboratorio con agua dulce a presión sobre un tamiz de 0,5 mm de malla. Las muestras fueron inmediatamente fijadas con formaldehído diluido al 4 % en agua de mar y posteriormente las megalopas y juveniles de braquiuros y anomuros obtenidas fueron clasificadas y contadas. La identificación de las megalopas a nivel específico se realizó siguiendo las claves de Pohle *et al.* (1999) y las descripciones publicadas de las larvas de cada especie o género (Boschi *et al.*, 1967; Boschi *et al.*, 1969; Iorio, 1983; Roberts, 1973; Spivak y Cuesta, 2000), en tanto que la identificación de los juveniles se llevó a cabo a nivel de especie empleando el catálogo de Boschi *et al.* (1992). El caso del género *Cyrtograpsus*, tres de cuyas especies habitan las costas del golfo Nuevo, constituye una excepción. El estatus taxonómico de dos de las especies del género (*C. affinis* y *C. altimanus*) está en discusión (Spivak y Schubart, 2003) y probablemente ambas formas correspondan a la misma especie. Las megalopas del género son difícilmente distinguibles (Spivak y Cuesta, 2000) por lo que fueron identificadas a ese nivel como *Cyrtograpsus spp.* Los juveniles presentaron forma de *C. affinis*, de *C. altimanus* o formas intermedias entre estas dos y fueron clasificados también como *Cyrtograpsus spp.*

La evaluación de la eficiencia de colección de los dos materiales se realizó sobre dos aspectos del asentamiento: uno cualitativo que incluyó la presencia de las especies objetivo de este estudio (*Munida gregaria*, *Ovalipes trimaculatus* y *Platyxanthus patagonicus*) y la cantidad de especies/estadios diferentes asentados y otro cuantitativo que comparó la intensidad del asentamiento de megalopas/juveniles de cada especie en cada tipo de colector. La evaluación cuantitativa se realizó comparando la cantidad promedio de megalopas de las especies/géneros más abundantes asentadas en cada tipo de colector durante todo el período, mediante respectivas pruebas no paramétricas “U” de Mann-Whitney. Se utilizó esta prueba tomando en cuenta que las variables no cumplieron con los supuestos de homoscedasticidad e independencia. Para comparar la intensidad del asentamiento en colectores sumergidos por

diferentes períodos de tiempo, la cantidad de megalopas y juveniles de las especies más abundantes asentadas sobre los colectores sin recambios (durante 7 o 15 días corridos) fue comparada con la suma de las megalopas y juveniles de cada especie asentados sobre los colectores con recambio (sumando la cantidad de larvas asentadas sobre un mismo colector durante todos los recambios y promediando entre todos los colectores de la línea) durante el período de cada muestreo, utilizando también pruebas “U” de Mann-Whitney.

Para cumplir con el objetivo del presente capítulo, se obtuvo una serie temporal de asentamiento de megalopas y juveniles de braquiuros y anomuros en el extremo del MLP (Figura 3·1) entre septiembre y abril en las temporadas 2005-2006 y 2006-2007. Se utilizaron los colectores de felpudo (N) descritos anteriormente, unidos de a tres en una línea cuyo cabo madre, al sumergir los colectores hasta el fondo, quedaba amarrado a la baranda de contención del muelle. Los colectores se retiraron del agua cada dos días (en algunos casos excepcionales cada tres o cuatro días), los felpudos fueron retirados del marco y guardados en bolsas plásticas. Otros felpudos limpios fueron colocados nuevamente en los marcos y sumergidos. En el laboratorio las muestras fueron procesadas de la manera descrita anteriormente.

Los datos de cantidad de megalopas/juveniles de cada especie por colector fueron expresados como  $N \cdot m^{-2} \text{ colector} \cdot \text{día}^{-1}$  y posteriormente fueron expresados en escala logarítmica. Estos datos fueron representados gráficamente para observar la variación temporal del asentamiento de las diferentes especies. La temporada de asentamiento de cada especie fue definida como el período comprendido entre el asentamiento del primer y el último ejemplar en cualquiera de los dos ciclos anuales estudiados (2005-2006 y 2006-2007). Para cada especie, la intensidad diaria promedio del asentamiento durante cada ciclo fue comparada entre los dos períodos de muestreo mediante una prueba no paramétrica “U” de Mann-Whitney dada la ausencia de homoscedasticidad en los datos. El grado de correlación

en el asentamiento de diferentes especies proporciona información acerca de si los procesos que influyen en su abundancia son similares o diferentes (Pineda, 2000). Para tener una medida estadística de esta asociación, se calculó el coeficiente de correlación entre las series temporales de asentamiento de las diferentes especies.

## RESULTADOS

Las especies/estadios asentadas durante los dos programas de muestreo realizados para comparar el desempeño de los sustratos y su eficiencia en relación al tiempo de inmersión, fueron idénticas en ambos tipos de colectores. Se capturaron megalopas de *Pachycheles chubutensis* (n=647) y del género *Cyrtograpsus* (n=106), y juveniles de *Leucippa pentagona* (n=4), *Halimacarcinus planatus* (n=56), *Peltarion spinulosum* (n=4) y del género *Cyrtograpsus* (n=244). El asentamiento promedio por colector fue mayor en los colectores de felpudo (N) que en los de esponja (E). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas en la mitad de los casos evaluados (Tabla 3·1). Además, la intensidad del asentamiento tuvo una gran variabilidad temporal (Figura 3·2) en ambos tipos de colector.

Las diferencias en la cantidad de megalopas/juveniles de braquiuros y anomuros, asentados sobre los dos tipos de colector (E y N) pueden deberse a una diferencia en el tamaño efectivo o en la ubicación de ambos colectores. De hecho es imposible, en el caso de las esponjas, saber con certeza si el tamaño del sustrato percibido por los organismos es proporcional a la superficie de la misma en contacto con la corriente, a su volumen o al peso de sus fibras, y en cualquier caso, éste puede ser variable respecto de las diferentes especies/estadios. Aún teniendo una estimación precisa del tamaño del sustrato, en el caso de las esponjas sería difícil asociar esa medida al tamaño de los sustratos en el ambiente natural. El felpudo, en cambio, tiene un espesor homogéneo, y al actuar sobre el fondo, es lógico pensar que el tamaño del sustrato efectivo es proporcional a su superficie (la cual es medida



con exactitud) y podría considerarse una estimación del reclutamiento por unidad de superficie en los sustratos naturales. Tomando en consideración entonces: 1) el mayor número de megalopas/juveniles asentados por colector N comparado con los colectores E, 2) que sobre ambos sustratos se asentaron las mismas especies/estadios, y 3) Los colectores N pueden brindar una medida de la intensidad del asentamiento de megalopas/juveniles, comparable con las medidas de asentamiento sobre los sustratos naturales ( $\text{individuos} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ); estos fueron utilizados como sustrato en todas las muestras posteriores.

En todos los casos, el asentamiento de megalopas/juveniles fue más intenso en aquellas líneas con colectores reemplazados frecuentemente (diariamente o cada 3 días) que en las que permanecieron por períodos más largos en inmersión (7 ó 15 días) (Tabla 3·2). Las diferencias entre los colectores con recambio cada tres días y los que permanecieron 15 días sin recambio, fueron estadísticamente significativas para la mayoría de las especies/estadios de interés en tanto que las diferencias de asentamiento entre los colectores reemplazados diariamente y los que permanecieron 7 días consecutivos no fueron estadísticamente significativas para la mayoría de las especies/estadios de interés (Tabla 3·2). La intensidad del asentamiento en los muestreos con diferentes frecuencias de recambio de colectores no es comparable debido a que fueron realizados en diferentes momentos.

Las variaciones en el asentamiento total en función de la periodicidad del recambio de los colectores han sido observadas previamente en otros diseños y otras especies (van Montfrans et al., 1990; Metcalf et al., 1995; Mosknes y Wennhage, 2001). Este efecto ha sido atribuido a diversas variables: 1) la emigración post asentamiento, ya sea porque el sustrato es sólo temporal para la megalopa o porque luego de mudar al primer estadio juvenil emigra del colector, 2) la mortalidad por depredación post-asentamiento, 3) los efectos denso-dependientes (por canibalismo por ejemplo) (Moksnes et al., 1997; Mosknes y Wennhage, 2001) y 4) la capacidad de carga, dada por el espacio disponible en el colector. Si bien en

todas las comparaciones el asentamiento fue mayor cuanto mayor fue la frecuencia de recambio de los colectores, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas en la relación entre recambios diarios y cada 7 días (Tabla 3·2), lo que indicaría que los efectos de la frecuencia de recambio no serían tan importantes en este rango de tiempo. Por otra parte, las densidades por colector más altas registradas fueron de 51, 9, 113 y 18 megalopas de *P. spinosulum*, *M. gregaria*, *P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp.* por colector respectivamente, lo cual equivale aproximadamente a 319, 56, 706 y 112 megalopas de cada especie por m<sup>2</sup> de colector. Considerando que estas densidades máximas registradas por colector son entre uno y dos órdenes de magnitud mayores que las densidades promedio, que variaron entre 0,3 y 13 ind · m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup> (Tabla 3·3), es probable que la capacidad de carga de los colectores y los eventuales efectos densodependientes no constituyan una limitante del asentamiento.

Tomando en consideración la información obtenida se decidió que en los muestreos posteriores el recambio de los colectores sería cada dos días. En los casos en que los colectores permanecieron tres o cuatro días sumergidos, los potenciales efectos del tiempo de colección no fueron considerados y la densidad diaria de asentamiento fue calculada dividiendo el total de megalopas/juveniles asentados por la cantidad de días de colección en todos los casos (2, 3 y 4 días).

Las especies/estadios asentados sobre los colectores N en aguas someras (3 m en bajamar) y en aguas más profundas (18 m en bajamar) fueron megalopas y juveniles de *P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp.*, y juveniles de *Halicarcinus planatus* y *Leucippa pentagona*. En los colectores en aguas profundas no se asentaron juveniles de *P. chubutensis* (en los de aguas someras sólo se asentaron 2 individuos) mientras que en aguas someras no se asentaron megalopas de esta especie (sólo 2 individuos se asentaron sobre los colectores de aguas profundas) (Figura 3·3). La intensidad del asentamiento fue mayor en aguas profundas a excepción de los juveniles de *P. chubutensis* y *L. pentagona*. Las diferencias sólo fueron

estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ) en el caso de los juveniles de *Cyrtograpsus spp.* (mayor en aguas profundas) y de *L. pentagona* (mayor en aguas someras).

En la serie temporal de asentamiento de largo plazo (dos períodos de aproximadamente 8 meses) se colectaron un total de 1126 megalopas y 2464 juveniles de cangrejos braquiuros y anomuros. *Peltarion spinulosum*, *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*), *Cyrtograpsus altimanus*, *Halicarcinus planatus* y *Pachycheles chubutensis*, representaron más del 99% del total de especies colectado. También fueron colectadas 5 megalopas de un cangrejo braquiuro no identificado. El asentamiento de megalopas y juveniles se caracterizó por una gran variabilidad, tanto en la escala temporal pequeña (días o semanas) como en escalas temporales mayores (estacionalidad y variabilidad interanual) (Tabla 3.3, Figuras 3·4 a 3·7).

El asentamiento de megalopas de *P. spinulosum* y *M. gregaria* ocurrió durante la primavera, y fue mayor en 2005 que en 2006 para ambas especies (Figuras 3·4 y 3·5), aunque las diferencias sólo fueron estadísticamente significativas para *P. spinulosum* (Tabla 3·3). El asentamiento de megalopas de *Cyrtograpsus spp.* y *P. chubutensis* ocurrió principalmente durante el verano (Figuras 3·6 y 3·7), y fue significativamente mayor en 2006-2007 que en 2005-2006 (Tabla 3·3). La abundancia de juveniles de *M. gregaria* fue mucho mayor durante la temporada 2005-2006 (superando los  $130 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$  en algún caso) que durante la temporada 2006-2007 (Figura 3·5), probablemente debido a diferencias en el asentamiento de las megalopas durante comienzos de la primavera en cada año. Aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas, el asentamiento de *M. gregaria* registrado sobre los colectores durante la primavera de 2005 duplicó al registrado durante la primavera de 2006 (Tabla 3·3). La correlación entre las series de asentamiento de las especies que se asentaron simultáneamente (*P. spinulosum* y *M. gregaria* por un lado y *P. chubutensis* y *Cyrtograpsus*

*spp.* por otro) fue muy baja en ambas temporadas (el coeficiente de correlación varió entre -0,05 y 0,2) (Figuras 3·8 y 3·9)

## DISCUSIÓN

La información registrada en el presente trabajo, aunque no permitió cuantificar la densidad de asentamiento en el ambiente natural, posibilitó identificar la época del año en que tiene lugar el asentamiento. Las cuatro especies más abundantes reclutaron en dos épocas bien definidas, dos de ellas durante el fin del invierno y la primavera (*Peltarion spinosulum* y *Munida gregaria*) y las otras dos durante el verano (*Cyrtograpsus spp.* y *Pachycheles chubutensis*). Esta estacionalidad está sincronizada con el cronograma de los eventos reproductivos de *M. gregaria* y de *C. altimanus* que incuban sus huevos durante el invierno y la primavera respectivamente (Capítulo I) (Spivak *et al.*, 1996) y cuyas larvas se encuentran en la columna de agua a partir de julio y de septiembre respectivamente (Capítulo II). De *P. spinosulum* y *P. chubutensis* se desconoce la cronología de la reproducción, aunque sus larvas se encontraron en la columna de agua entre julio y octubre y entre noviembre y marzo respectivamente (Capítulo II).

El asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales ha sido usado como una medida de arribo de larvas (megalopas), prontas a metamorfosearse a primer estadio juvenil bentónico, a un área determinada, (Little y Milano, 1980; Lipcius *et al.*, 1990; van Montfrans *et al.*, 1990, 1995; Paula *et al.*, 2001, 2006; Palma *et al.*, 2006). Se han utilizado diferentes diseños que, en general, intentan simular las características del ambiente natural de asentamiento o proveer un sustrato de estructura tridimensional compleja que estimule el comportamiento tigmotáctico de las megalopas (Paula *et al.*, 2006). Los ensambles de decápodos braquiuros y anomuros asentados sobre los diferentes tipos de colectores dependen de las características específicas de la técnica de colección y de las preferencias de las

especies locales. Es destacable la eficiencia que tuvieron ambos tipos de colector (E y N) para el asentamiento de megalopas de cuatro especies (Tabla 3.3). En muestreos realizados en el canal Beagle, colectores de felpudo de PVC dispuestos durante periodos prolongados de 3 y 6 meses no colectaron ninguna larva de decápodo ni ningún otro organismo (Tapella com. pers.). Sin embargo, otras estructuras tridimensionales colocadas en el mismo área tuvieron resultados parcialmente exitosos (Tapella y Lovrich, 2006). La presencia de larvas de *Ovalipes trimaculatus* y de *Platyxanthus patagonicus* en el plancton (Capítulo II) durante la primavera y el verano sugiere que el reclutamiento de dichas especies se daría durante ese mismo período. Dado que durante el mismo período sobre los colectores no se asentaron megalopas ni juveniles de dichas especies, será necesario buscar nuevos sustratos y diseñar otras técnicas para colectarlas.

La relación entre el arribo de las larvas a un área determinada y el reclutamiento puede variar con el estadio del ciclo de muda en el que se encuentren las larvas. En general las megalopas capturadas en el plancton o en colectores colocados en la columna de agua (es decir, separados del fondo) están en un estadio temprano del ciclo de muda y son, en algunos casos, incapaces de realizar la metamorfosis, en tanto que la tendencia se revierte para las megalopas capturadas con colectores bentónicos (artificiales o naturales) (Lipcius et al., 1990; Metcalf y Lipcius, 1992; Wolcott y DeVries, 1994). Por otra parte, los valores de asentamiento tomados mediante colectores artificiales sobre el fondo, difícilmente sean comparables con la intensidad del asentamiento sobre el sustrato natural, dado que se desconoce el estímulo que ejerce el sustrato artificial sobre las megalopas, y principalmente porque el mismo puede variar en relación a la disponibilidad de sustratos naturales en el área de colección, lo cual además de dificultar la extrapolación de la información al ambiente natural dificulta las comparaciones geográficas (Paula et al., 2006).

Las diferencias entre la intensidad promedio del asentamiento entre las dos temporadas puede tener múltiples interpretaciones. Por un lado la producción de larvas puede ser altamente variable entre años, ya sea por variaciones en el efectivo reproductor o en la producción de huevos por hembra (Botsford, 1991). Por otra parte la mortalidad de las larvas también puede ser variable entre años, resultando en que una producción similar de zoeas no se vea reflejada en abundancias similares de megalopas, ya sea por variaciones en la disponibilidad de alimento, por mortalidad o por variaciones en el transporte (Botsford, 1991). Las dos especies que reclutan en primavera (*M. gregaria* y *P. spinosulum*) se encuentran en el límite norte de su distribución costera (ambas llegan hasta Uruguay o el sur de Brasil, pero en aguas más profundas y frías) (Spivak, 1997), mientras que las dos especies que reclutan en verano están en el límite sur de su distribución (Spivak, 1997). Las larvas son más sensibles que los adultos a las variaciones en la temperatura del medio y estas diferencias en la biogeografía propia de cada especie podrían explicar los contrastes en la supervivencia o en la cronología de la reproducción. Las temperaturas superficiales medias mensuales del golfo Nuevo (en el área comprendida entre 42,65° S y 42,75° S, y entre 64,5° O y 64,6° O) fueron superiores en la primavera de 2006 respecto de la del 2005 (0,6 °C en octubre y noviembre y 1,0 °C en diciembre) (Información de temperatura superficial obtenida del satélite “AVHRR Oceans Pathfinder” a través del sitio <http://podaac.jpl.nasa.gov>). Aunque el asentamiento de las especies de aguas cálidas es mayor en el año con mayores temperaturas y el de las especies de aguas frías es mayor en el año más frío, el inicio del asentamiento de *M. gregaria* y *P. spinosulum* es más temprano en los años fríos y esto se contrapone al efecto de la temperatura (el año cálido las especies de aguas frías podrían adelantar su reclutamiento). Por último, algunos factores post-asentamiento, como por ejemplo el canibalismo o la depredación podrían afectar a los organismos inmediatamente luego del asentamiento e influenciar los registros de reclutamiento a los colectores. Las bajas intensidades de

asentamiento de megalopas de *Cyrtograpsus altimanus* y *Pachycheles chubutensis* registradas durante el verano de 2006 se podrían explicar por una elevada depredación por parte de los juveniles de *Munida gregaria*, muy abundantes durante ese mismo período. Aunque se sabe que los adultos de esta especie pueden ser depredadores, no se cuenta con información sobre los contenidos estomacales de los juveniles capturados en el presente trabajo y no es posible contrastar esta hipótesis.

Las series de tiempo de asentamiento proveen información relevante para comprender los mecanismos de transporte que afectan la dinámica larvaria (Pineda, 2000). Aunque no hay ningún procedimiento riguroso que permita identificar un proceso de transporte a partir de datos de asentamiento, ni aún asociándolos a datos oceanográficos, la evidencia indirecta puede utilizarse para formular hipótesis de transporte que luego deberán ser correctamente contrastadas con observaciones directas (Pineda, 2000). La suposición de una distribución homogénea de larvas en aguas profundas (“larval pool”, Pineda et al., 2007) ignora los procesos que afectan la generación de las larvas (por ejemplo la producción de huevos, la estructura metapoblacional del efectivo reproductor, la dispersión de los estadios iniciales, su nutrición y depredación) permitiendo simplificar algunos procesos irrelevantes al transporte de las megalopas hacia las áreas de asentamiento. Estas simplificaciones limitan las conclusiones (por ejemplo no es posible contemplar la conectividad entre subpoblaciones ni abordar interpretaciones sobre la estructura genética de las poblaciones) pero son muy útiles para contrastar hipótesis de transporte (Pineda, 2000). La correlación entre las series de asentamiento de *M. gregaria* y *P. spinosulum*, y entre las series de *P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp.* fue baja en ambas temporadas. Esto podría indicar que en ambos casos, la advección de las megalopas hacia la costa está dominada por procesos diferentes. En las gráficas se observan períodos de gran variabilidad alternados con períodos de poca variabilidad. La variabilidad en las curvas de asentamiento brinda información acerca del tipo

de procesos que intervienen en el transporte (Pineda, 2000). En este caso las características de las series podrían explicarse mediante efectos combinados de procesos costeros esporádicos que producirían picos de asentamiento y procesos difusivos que producirían variaciones suaves en las curvas de asentamiento (Pineda, 2000). La relación entre los forzantes o indicadores de estos procesos y la intensidad del asentamiento será estudiada en el Capítulo V del presente trabajo.



## TABLAS Y FIGURAS

Tabla 3-1. Comparación del asentamiento sobre colectores de felpudo (N) versus colectores de esponja (E). Significación estadística (Test “U” de Mann-Whitney) de las diferencias en la intensidad promedio del asentamiento de megalopas y juveniles de diferentes especies sobre los colectores E y N.

	Promedio por colector (E   N)		N (E)	N (N)	P
Muestreo de 15 días con recambios cada 3 días					
Megalopas de <i>P. chubutensis</i>	6,2	25,2	10	15	< <b>0,001</b>
Megalopas de <i>Cyrtograpsus spp.</i>	2,5	4,8	10	15	0,46
Juveniles de <i>Cyrtograpsus spp.</i>	0,5	1,6	10	15	<b>0,03</b>
Muestreo de 7 días con recambios cada 1 día					
Megalopas de <i>P. chubutensis</i>	0,52	0,44	21	27	0,36
Juveniles de <i>H. planatus</i> .	0,05	0,59	21	27	<b>0,05</b>
Juveniles de <i>Cyrtograpsus spp.</i>	0,14	4	21	27	< <b>0,001</b>

Tabla 3-2. Comparación del asentamiento en diferentes frecuencias de recambio. Significación estadística (Test “U” de Mann-Whitney) de las diferencias entre la cantidad promedio de organismos asentados por cada colector de felpudo con recambios (CR) (sumados en cada período de muestreo) y por cada colector de felpudo sin recambio (SR).

	Total (sin recambio   con recambio)		Promedio (SR)	Promedio (CR)	P
<b>Muestreo de 15 días con recambio cada 3 días</b>					
Megalopas <i>P. chubutensis</i>	125	378	41,7	126,0	<b>0,046</b>
Megalopas <i>Cyrtograpsus spp.</i>	0	72	0,0	24,0	<b>0,037</b>
Juveniles <i>Cyrtograpsus spp.</i>	25	28	8,3	9,3	0,825
<b>Muestreo de 7 días con recambio cada 1 día</b>					
Megalopas <i>P. chubutensis</i>	3	10	1,0	3,3	0,105
Megalopas <i>Cyrtograpsus spp.</i>	4	2	1,3	0,7	0,197
Juveniles <i>Cyrtograpsus spp.</i>	59	88	19,7	29,3	0,275
Juveniles <i>H. planatus</i>	3	15	1,0	5,0	<b>0,046</b>

Tabla 3-3. Duración de la temporada de asentamiento de las especies más abundantes (fechas de captura de la primera y la última megalopa en cualquiera de las dos temporadas). Intensidad promedio del asentamiento en las diferentes temporadas y significación estadística (test "U" de Mann-Whitney) de las diferencias entre temporadas

Especie	Temporada de reclutamiento		Asentamiento promedio (individuos · m <sup>-2</sup> · día <sup>-1</sup> )		
	Inicio	Fin	05 -- 06	06 -- 07	P
<i>Peltarion spinulosum</i>	19 de septiembre	17 de noviembre	12,9	0,5	< <b>0,001</b>
<i>Munida gregaria</i>	4 de octubre	5 de diciembre	2,1	1	0,52
<i>Pachycheles chubutensis</i>	22 de noviembre	14 de abril	1,4	11,1	< <b>0,01</b>
<i>Cyrtograpsus spp.</i>	7 de diciembre	20 de marzo	0,3	1,7	< <b>0,05</b>

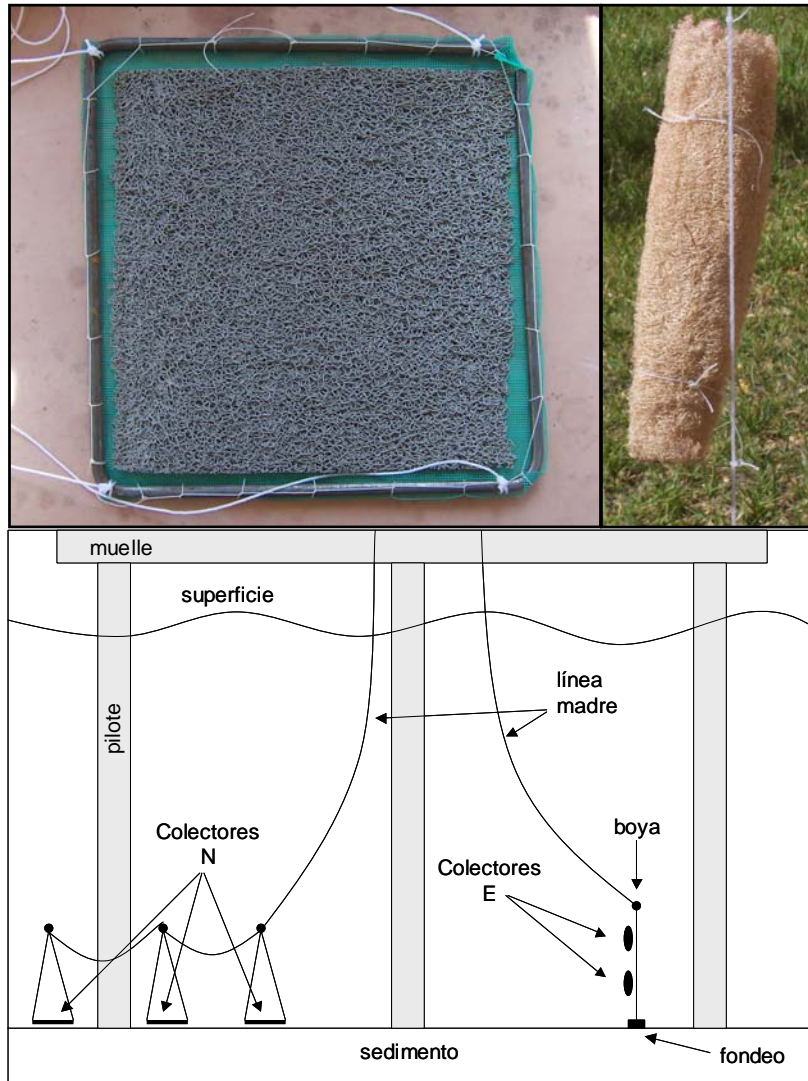


Figura 3-1. Detalle de los colectores de felpudo de PVC (A), y de esponja vegetal (B). Diagrama de la ubicación de los mismos (C) en el extremo del muelle Luis Piedrabuena (Puerto Madryn).

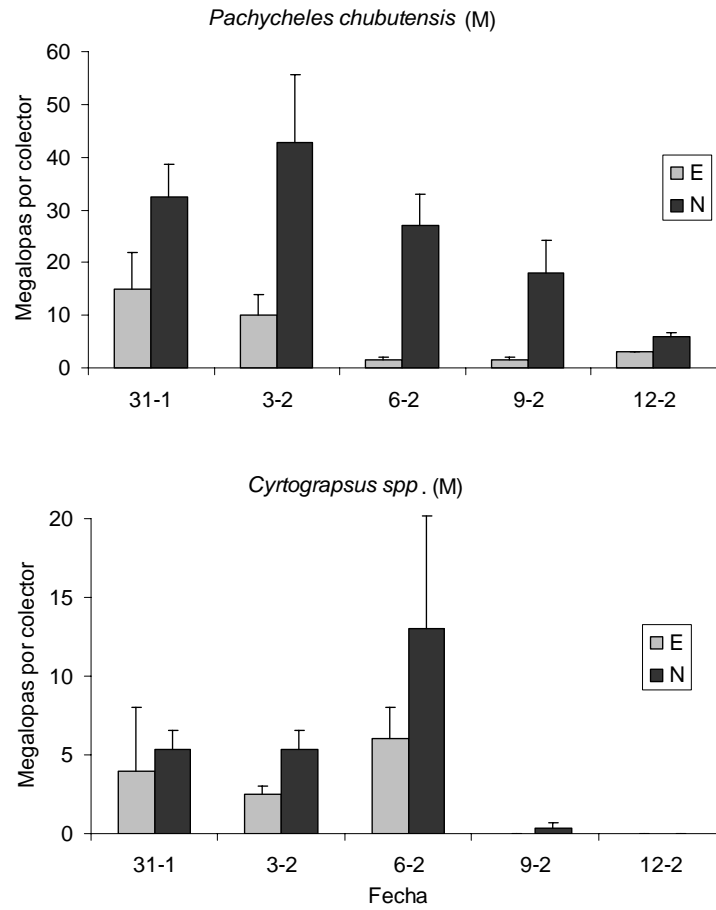


Figura 3-2. Asentamiento promedio por colector de esponja vegetal (E) y de felpudo de rulos de PVC (N), para las megalopas (M) de dos especies colectadas cada tres días en el período entre el 31 de enero y el 15 de marzo de 2005. Las líneas verticales representan el error estándar. En la ordenada de ambos gráficos, la fecha de colocación de los colectores.

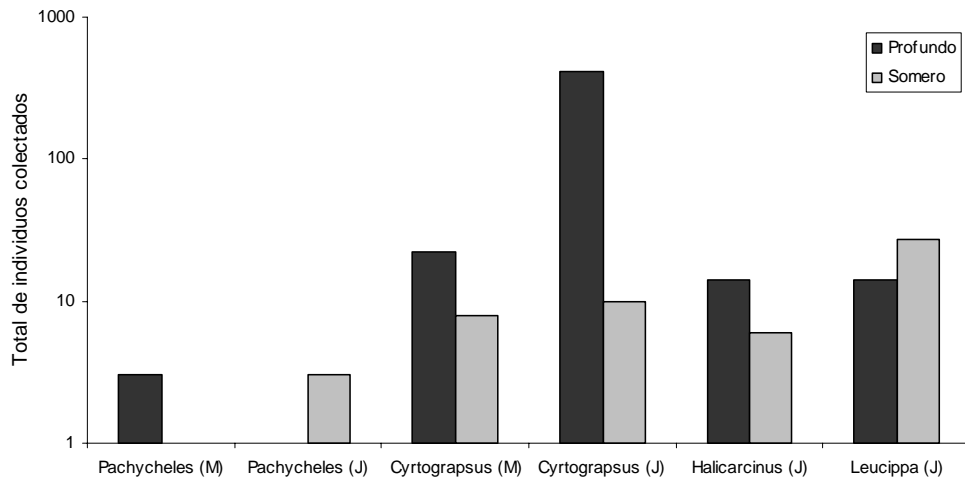


Figura 3-3 Cantidad de megalopas/juveniles de diferentes especies asentados en aguas someras (3 m) y profundas (18 m) durante abril de 2005.

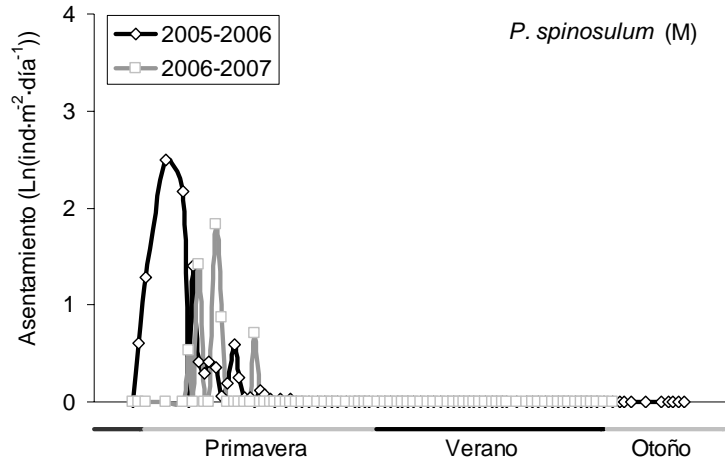


Figura 3-4. Variación temporal del asentamiento (cantidad de individuos asentados por día por metro cuadrado de colector) de megalopas (M) de *Peltarion spinosulum* durante las temporadas 2005-2006 y 2006-2007.

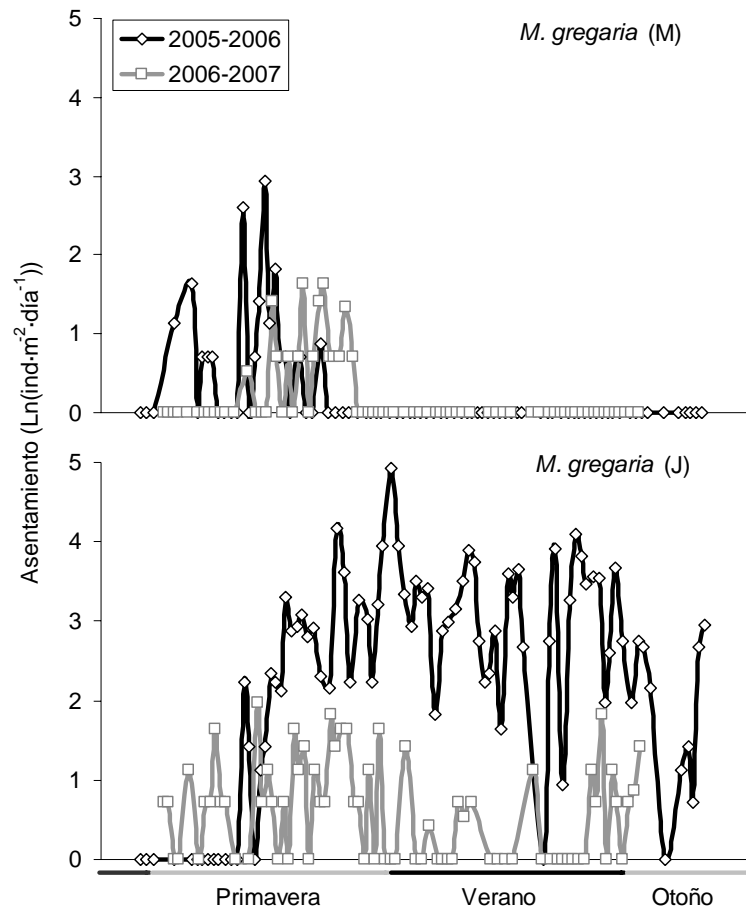


Figura 3-5. Variación temporal del asentamiento (cantidad de individuos asentados por día por metro cuadrado de colector) de megalopas (M) y juveniles (J) de *Munida gregaria* durante las temporadas 2005-2006 y 2006-2007.



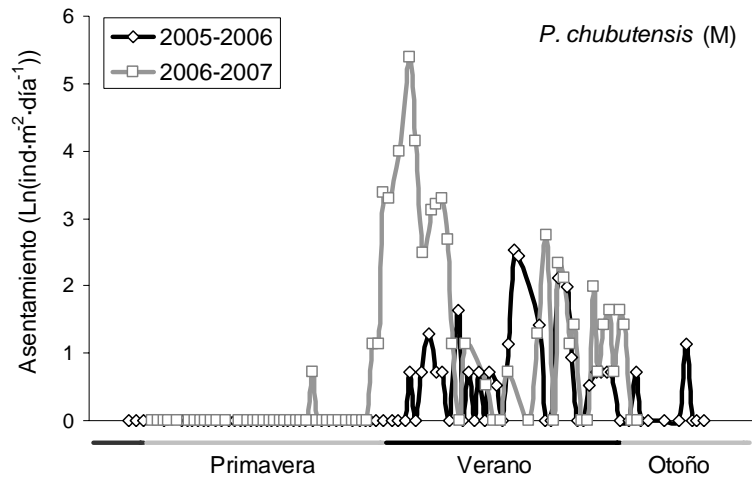


Figura 3-6. Variación temporal del asentamiento (cantidad de individuos asentados por día por metro cuadrado de colector) de megalopas (M) de *Pachycheles chubutensis* durante las temporadas 2005-2006 y 2006-2007.



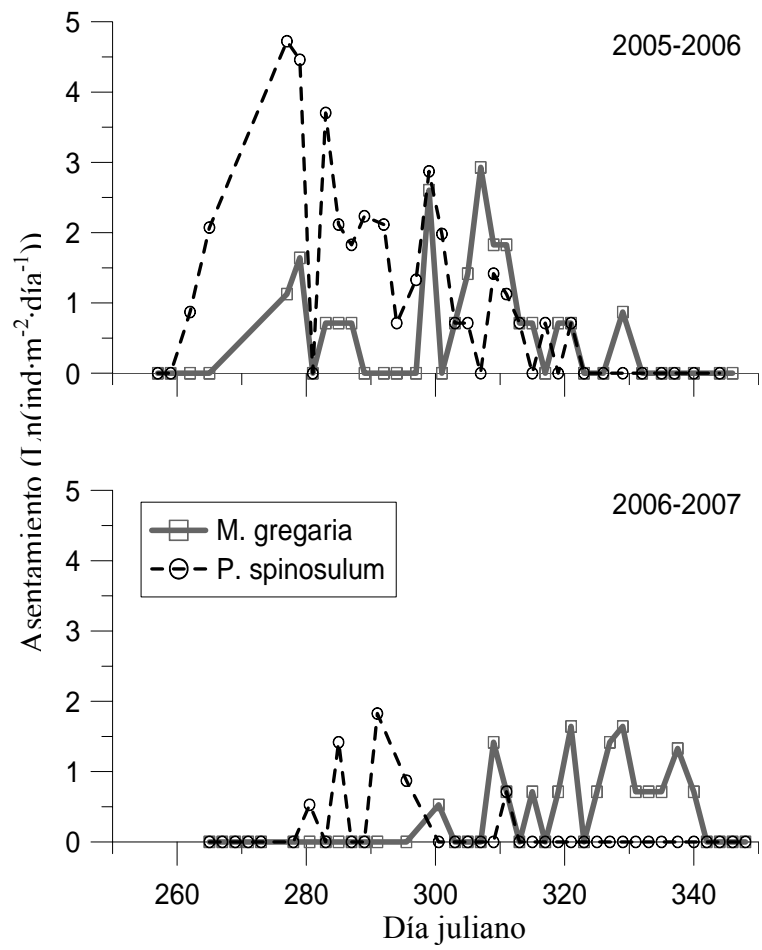


Figura 3-8. Variación simultánea de la intensidad del asentamiento de megalopas de *Munida gregaria* y *Peltarion spinosulum* durante las temporadas 2005-2006 y 2006-2007. El eje de las ordenadas representa el día juliano con inicio el 1 de enero de 2005 en el gráfico superior y el 1 de enero de 2006 en el inferior.

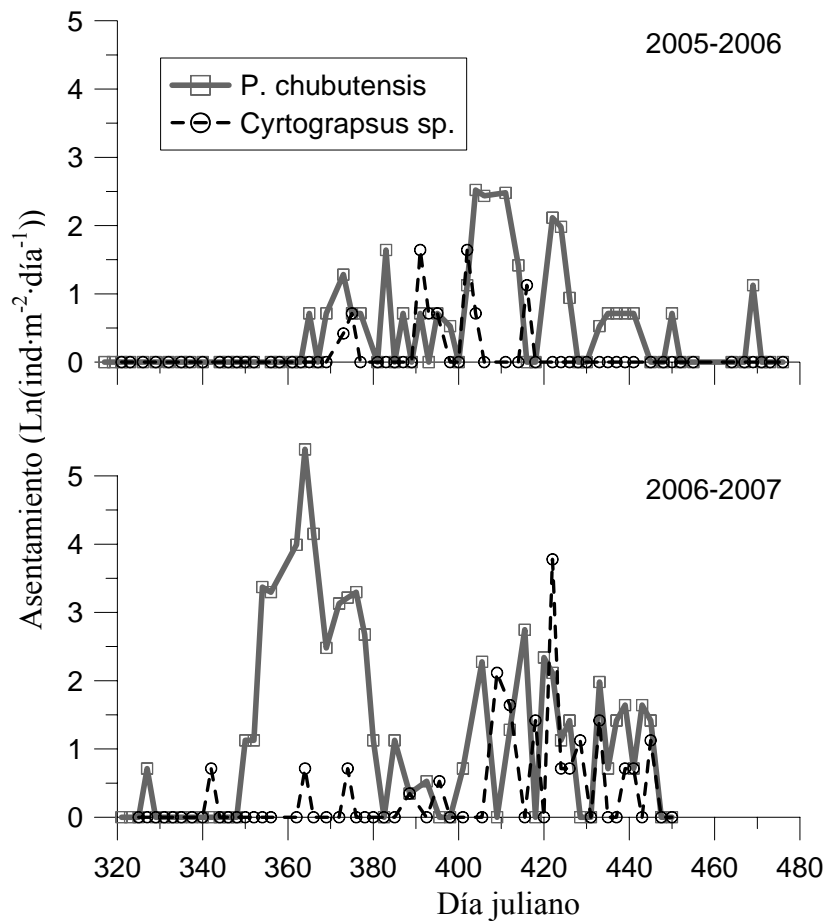


Figura 3-8. Variación simultánea de la intensidad del asentamiento de megalopas de *Pachycheles chubutensis* y del género *Cyrtograpsus* durante las temporadas 2005-2006 y 2006-2007. El eje de las ordenadas representa el día juliano con inicio el 1 de enero de 2005 en el gráfico superior y el 1 de enero de 2006 en el inferior.

# **CAPÍTULO IV -- Variabilidad de parámetros meteorológicos y oceanográficos**

## **INTRODUCCIÓN**

La mayoría de los invertebrados bentónicos marinos poseen una fase larvaria planctónica que ha sido considerada como el elemento dispersivo del ciclo de vida de cada especie, aunque las mismas deben balancear la necesidad de dispersión con la necesidad de encontrar al final del desarrollo larvario, un hábitat para asentarse, en donde la supervivencia y el desarrollo sean posibles (Bradbury y Snelgrove, 2001).

Las capacidades de natación de las larvas de decápodos pueden ser consideradas poco significativas en el plano horizontal, en escalas espaciotemporales relevantes para la vida larvaria. En este contexto, la hidrodinámica marina es el motor de la dispersión larvaria, aunque el comportamiento de las mismas juega un rol fundamental en dicho transporte (Epifanio y Garvine, 2001; Queiroga y Blanton, 2004; Cowen y Sponaughle, 2009).

En el contexto del transporte y la dispersión de larvas y de la conectividad de poblaciones de diferentes especies marinas, la circulación de las capas superficiales del mar sobre los márgenes continentales puede ser analizada principalmente en dos escalas espaciales y temporales. Por un lado, se estudia la circulación de plataforma (en una escala geográfica amplia), en donde los fenómenos de micro y mesoescala espacial son generalmente considerados irrelevantes, y generalmente las escalas temporales también pequeñas (fenómenos que ocurren con frecuencias mayores a 0,5 ciclos por día) (Epifanio y Garvine 2001). Los principales forzantes de ésta son el viento, la marea, las descargas de agua dulce y las corrientes oceánicas (en el caso de la plataforma continental del Océano Atlántico Sudoccidental, las corrientes de frontera oeste de Malvinas y de Brasil) (Palma et al., 2008). Por otro lado, se analiza la circulación costera, en donde las micro y mesoescalas espaciales

adquieren mayor importancia. Los forzantes son similares, aunque los fenómenos de escalas temporales breves (alta frecuencia) adquieren mucha mayor importancia. El efecto Coriolis y la circulación de Eckman tienen poca importancia, así como las corrientes oceánicas (como consecuencia de la poca profundidad). La interacción con la topografía (incluyendo la línea de costa como un accidente topográfico) adquiere también importancia (Pineda, 2000).

La mayoría de las especies de decápodos que se encuentran en el Atlántico Sudoccidental habitan ambientes relativamente costeros y someros, desde el intermareal hasta profundidades menores a 50 m (Spivak, 1997). La dinámica costera en general modela, no sólo los patrones de dispersión y la conectividad entre poblaciones de dichas especies, sino también la advección de los últimos estadios larvarios (competentes para la metamorfosis y el consecuente paso al hábito de vida bentónico ó nectónico) hacia los hábitats específicos en donde las diferentes especies pueden asentarse y desarrollarse (Epifanio y Garvine, 2001; Pineda et al., 2007).

En zonas costeras no estuariales, debido a las escalas espaciales reducidas, el efecto de Coriolis es despreciable y no existen grandes cambios en el campo de densidad. La circulación está generalmente dominada por la marea, los vientos y su interacción con la topografía (Rivas, 1989). Aunque la circulación costera no ha sido estudiada en detalle en esta región (Rivas, 1983, 1989), el golfo Nuevo no parece ser la excepción (Krepper y Rivas, 1979). Algunos procesos costeros relacionados con estos forzantes han sido identificados como transportadores de larvas hacia la costa. Los frentes térmicos superficiales producidos por las ondas internas de marea (*internal tidal bores*, Pineda, 1991) pueden generar un transporte hacia la costa (Shanks, 1983, 1985; Pineda, 1991). Por otra parte, la relajación de las surgencias producidas por los vientos provenientes de la costa provoca una concentración de partículas con flotabilidad positiva en el frente térmico que se desplaza hacia la costa provocando un transporte (Shanks y Brinks, 2005). En la temporada cálida el viento costero

puede tener marcadas fluctuaciones diurnas denominadas brisa marina (Haurwitz, 1947). Este forzante periódico puede, al igual que la marea, generar ondas internas (Cudaback y McPhee-Shaw, *in press*; Lerczak *et al.*, 2001). Los frentes térmicos generados en estas ondas internas (tanto las de marea como las de brisa marina) pueden manifestarse superficialmente (Shanks 1983, Pineda, 1991) o no (Pineda, 1991). Aún así, generan una circulación convergente similar, ya sea desplazándose en la superficie (*surface slicks*, Shanks 1983) o por el fondo, de manera que el transporte hacia la costa puede darse en ambas situaciones (Johnson *et al.*, 2001).

Las especies objetivo del presente trabajo tienen diferentes requerimientos de hábitat para las poblaciones adultas. *Munida gregaria* y *Platyxanthus patagonicus* habitan zonas relativamente profundas que pueden superar los 100 m (Leal *et al.*, 2008; Tapella *et al.*, 2002b), mientras que *Ovalipes trimaculatus* es abundante en fondos de arena del submareal somero, hasta los 20 m de profundidad (Boschi, 1992; Barón, datos no publicados). Se desconocen las preferencias de hábitat para el asentamiento de cada especie, pero todos los juveniles de *O. trimaculatus* han sido capturados sobre fondos de arena de entre 1 y 5 m de profundidad. Juveniles de *P. patagonicus* y *M. gregaria* han sido capturados en aguas poco profundas aunque no es posible especular con que su reclutamiento esté limitado a esas profundidades. La dispersión y la conectividad entre poblaciones de estas especies en la costa patagónica probablemente esté afectada por procesos oceanográficos de mesoescala y macroescala (transporte sobre la plataforma costera en escalas temporales de semanas a meses), aunque es posible que el arribo a zonas favorables para el asentamiento requiera procesos costeros que puedan eventualmente concentrar larvas y transportarlas hacia la costa.

El golfo Nuevo es un cuerpo de agua semicerrado con características particulares (tamaño relativamente pequeño, costas con pendiente pronunciada, gran profundidad, poco intercambio con la plataforma) (Rivas y Ripa, 1989). Estos rasgos hacen que el golfo sea poco

propicio para el estudio de procesos advectivos de gran escala cuyas conclusiones pudieran extrapolarse a la plataforma patagónica, aunque es adecuado para el estudio de procesos costeros de importancia para el transporte larvario y la dinámica de poblaciones de invertebrados marinos costeros.

### ***Objetivos***

Analizar la variabilidad de la temperatura del agua de la región costera oeste del golfo Nuevo en diferentes escalas temporales (desde variaciones en el orden de horas hasta variaciones interanuales).

Describir la variabilidad de alta y baja frecuencia de la intensidad y dirección del viento.

Describir la estructura vertical de la columna de agua por medio de perfiles de conductividad y temperatura sobre profundidad (CTD).

Determinar la relación entre los forzantes ambientales, como viento, marea e intensidad de la radiación, y los indicadores de la dinámica como la temperatura del agua y la corriente, en busca de evidencia de procesos costeros que afecten la dispersión larvaria.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### ***Registro de parámetros meteorológicos y oceanográficos***

La dinámica costera fue estudiada desde una perspectiva euleriana. Se observaron en un punto fijo las variaciones temporales de la corriente (velocidad y dirección en relación con la profundidad) durante un período breve (escala de días), y de la temperatura del agua de mar (en la superficie y en el fondo) durante períodos en escala de meses, como indicadores de la dinámica (Figura 4.1). Se registraron, también en un punto fijo, la intensidad de la radiación solar y el viento (velocidad y dirección) para evaluar su importancia como forzantes de la



dinámica. Con este mismo objetivo se utilizaron datos sin escala geográfica de las fases lunares y de altura de marea (Figura 4.1). Se realizaron también perfiles de conductividad (salinidad) y temperatura en profundidad (perfiles CTD). Estos son los únicos que contienen información en escala espacial y permiten visualizar la distribución de las principales características del agua respecto de la profundidad en transectas perpendiculares a la costa, y en diferentes momentos del ciclo estacional en diferentes zonas del golfo.

#### *Temperatura del agua de mar*

Se obtuvieron series temporales de la temperatura del agua en superficie y fondo en la zona costera de la bahía Nueva. Estas series son de gran interés por su utilidad como indicador de advección de masas de agua. Dos termómetros electrónicos fueron programados para almacenar cada 5 minutos el valor promedio de diez registros de temperatura. Estos fueron colocados en el extremo del muelle Luis Piedrabuena (EO, Figura 4.2) a 13 m de profundidad en bajamar. Uno de ellos fue amarrado a un fondeo para registrar la temperatura del fondo a 30 cm por sobre el sedimento mientras que el otro fue unido a una boya que lo mantuvo registrando la temperatura a 50 cm por debajo de la interfase mar-atmósfera independientemente de la altura de marea y del oleaje. Los termómetros fueron colocados en noviembre de 2006 y registraron datos de manera prácticamente continua hasta abril de 2008, exceptuando breves períodos en donde se interrumpió el suministro eléctrico al muelle, o en los que el sistema de flotación funcionó defectuosamente y no fue posible garantizar la ubicación del termómetro de superficie.

Los termómetros utilizados fueron diseñados por el servicio de electrónica del Centro Nacional Patagónico (CENPAT) (Ing. Jorge Dignani) y calibrados en colaboración con el Servicio de Química del CENPAT (Sr. Jorge Cejas). Los sensores de temperatura fabricados utilizaron un sistema radiométrico de medida con termistores NTC calibrados con una ecuación cúbica. La calibración se realizó utilizando un baño termostatzado entre 5 °C y 25

°C. Se utilizó como patrón un termómetro químico de mercurio con un rango de lectura de -10 a 60 °C, con 60 mm de inmersión, un largo de la escala de 350 mm, y con una precisión de 0,1 °C. La lectura de la escala del termómetro mediante una lupa fija permitió estimar la temperatura con precisión de 0,01 °C. La resolución de los sensores fue de 0,01 °C y su precisión mínima fue +/- 0,1 °C. Dado que el termómetro utilizado (ni ningún otro que pertenezca al CENPAT) no cuenta con patrones certificados de temperatura, se pudo obtener buena precisión en las lecturas relativas de temperatura aunque no se pudieron calibrar las medidas absolutas.

#### *Viento*

El viento es uno de los forzantes principales para la circulación y/o dinámica de las masas de agua. Dada la tensión que ejerce en la superficie, esta variable también puede ser analizada como indicador de diversos procesos advectivos. Los registros de viento fueron tomados por la estación meteorológica del Servicio de Física Ambiental del CENPAT (Figura 4-2). La serie temporal incluyó registros de intensidad (en  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) y dirección (en grados respecto del norte en sentido horario) del viento en promedio horario a partir de lecturas efectuadas cada 10 segundos. Se cuenta con datos para los períodos septiembre de 2005 – abril de 2006 y septiembre de 2006 – abril de 2008 (Figura 4-1).

#### *Radiación solar incidente*

La radiación solar incidente, o radiación de onda corta (medida en  $\text{watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hora}^{-1}$ ) fue registrada por la estación meteorológica del Servicio de Física Ambiental del CENPAT, con frecuencia horaria promediando lecturas instantáneas cada 5 minutos. Se cuenta con registros para el período octubre de 2006 – abril de 2008. Por funcionamiento defectuoso de los sensores, el registro presenta discontinuidades que suman un total de 68 días. Esta variable resulta *a priori* de interés por ser una de las señales ambientales más utilizadas por

las larvas de decápodos en relación a sus migraciones verticales, y por su probable influencia en el desarrollo de la brisa marina.

#### *Marea*

La variación en la altura de marea produce corrientes y es junto con el viento el principal forzante de la dinámica del golfo Nuevo. Se utilizó una serie horaria de altura de la marea (respecto del plano de reducción) abarcando el período septiembre de 2005 – abril de 2008. Los datos provienen de las predicciones realizadas por el programa WXTide32, versión 4.7 (<http://www.wxtide32.com/>). Las diferencias entre las alturas máximas y mínimas de marea calculadas por este software y las predichas por el Servicio de Hidrografía Naval (Tablas de Marea - [www.hidro.gov.ar/Oceanografia/Tmareas/Form\\_Tmareas.asp](http://www.hidro.gov.ar/Oceanografia/Tmareas/Form_Tmareas.asp)) tienen un promedio de 0,05 m y representan menos del 1% de la amplitud máxima de la marea.

#### *Perfiles CTD*

Los perfiles verticales de variables como la temperatura, la salinidad y la densidad (esta última derivada de las dos anteriores) resultan fundamentales para determinar la estructura vertical de la columna de agua. Poca variación vertical en estas variables indica que la columna de agua se encuentra bien mezclada y es por lo tanto homogénea, mientras que si existe una intensa pycnoclina (un patrón de cambio abrupto de la densidad respecto de la profundidad), la misma se encuentra estructurada en estratos estables. La estratificación en la columna de agua posibilita el desarrollo de procesos advectivos como las ondas internas (generadas por forzantes como las mareas o el viento) o las surgencias, que pueden ser detectados mediante mediciones de temperatura de alta resolución temporal.

Los perfiles CTD fueron registrados en diferentes localidades (Figura 4-2) y con dos equipos diferentes (con calibraciones certificadas de origen). Entre octubre de 2004 y febrero de 2005 se registraron 18 perfiles en diferentes sitios de golfo Nuevo con un equipo 3” Micro CTD (Falmouth Scientific Inc.). El 14 y el 16 de enero de 2008 se registraron 20 perfiles en

dos transectas perpendiculares a la costa, paralelas y distantes entre si unos 2 km (Figura 4-2) cuyas estaciones más distantes de la costa estuvieron situadas sobre una profundidad de 85 m aproximadamente, con un CTD marca Seabird (Modelo SBE 19plus SEACAT Profiler) perteneciente a la Estación de Fotobiología de Playa Unión (gentileza del Dr. Walter Helbling).

### *Corriente*

La variable fundamental que permite analizar movimientos de masas de agua y procesos advectivos que afecten la dispersión larvaria es la corriente. Los sensores de corriente de alta resolución (necesarios para detectar con precisión las corrientes dentro del golfo) son equipos sofisticados y sólo se pudo acceder a uno de ellos durante un período corto en relación a la extensión temporal de los demás relevamientos. La corriente fue registrada durante enero de 2008 (del 12 al 15 y del 16 al 18) utilizando un equipo ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) modelo Workhorse Sentinel fabricado por R. D. Instruments, cedido en colaboración por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) (gentileza del Dr. Raúl Guerrero). El ADCP fue colocado sobre el fondo marino a unos 50 m del extremo del muelle Luis Piedrabuena y 20 m de profundidad en la altura mínima de marea (EO, Figura 4-2). El mismo fue programado para registrar el vector velocidad de la corriente promediada en cada metro de la columna de agua cada 10 min. Los primeros tres metros desde el fondo (1 m desde el sedimento hasta el equipo y 2 m por sobre el mismo) no son registrados, en tanto que en la capa más cercana a la superficie (que varía con la marea y las olas) registra información poco confiable, por lo que se utilizaron datos de la región de la columna ubicada entre los 3 y los 17 m por sobre el fondo.

### **Análisis de datos**

#### *Temperatura del agua*

Se obtuvo una serie de registros simultáneos de temperatura de superficie (Ts) y de fondo (Tf) con una frecuencia de 5 minutos y una resolución de 0,01 °C, que comenzó en el día 2 de noviembre de 2006 y finalizó el día 13 de abril de 2008. Para depurar las series, se identificaron los períodos sin registro (cortes breves del suministro eléctrico o mantenimiento de los sensores). En aquellos períodos menores a 120 minutos, los datos faltantes fueron interpolados linealmente en tanto que los períodos sin datos de mayor duración fueron descartados.

Con el objetivo de observar las variaciones de la temperatura en la escala estacional e interanual, se construyó una nueva serie de tiempo de Ts y Tf con frecuencia horaria (cada una hora se le asignó, en caso de no existir un registro en ese momento exacto, el promedio de la temperatura de las dos lecturas más cercanas). Posteriormente se calculó el promedio móvil con amplitud de 56 días (dos ciclos lunares completos). Los datos horarios y el promedio móvil de Ts y Tf fueron analizados gráficamente para describir la estacionalidad, la variabilidad en los diferentes períodos, y las diferencias entre los dos períodos cálidos (veranos de los años 2007 y 2008). Con el fin de obtener la tasa de cambio de las temperaturas de superficie y fondo en función del tiempo se calcularon sus derivadas en cada momento por medio del método de diferencias finitas centradas según la Ec. 4.1:

$$\delta T_i = \frac{\partial T_i}{\partial t} = \frac{T_{i+1} - T_{i-1}}{t_{i+1} - t_{i-1}} \quad \text{Ec. 4.1}$$

donde  $\delta T_i$  es la derivada de la temperatura respecto del tiempo  $i$  ( $t_i$ ). De esta manera se obtuvieron dos variables nuevas ( $\delta T_s$  y  $\delta T_f$ ) que representan la variación temporal de las temperaturas. Valores positivos ó negativos de las mismas indican que la temperatura aumenta o disminuye) en ese momento. Para evaluar el aporte relativo de oscilaciones con

diferentes períodos (o frecuencias) a la variabilidad de la temperatura en superficie y en fondo ( $T_s$  y  $T_f$ ), se realizaron periodogramas sobre los datos de las diferentes estaciones del año

### *Viento*

Se analizaron los informes climatológicos del Laboratorio de Climatología del Centro Nacional Patagónico (Frumento y Davies, 1999) que reportan las estadísticas de vientos para el período 1989-1998 con el objetivo de evaluar los patrones medios de esta variable en la zona de estudio.

La serie temporal de registros de viento utilizada en el presente trabajo tiene frecuencia horaria y presenta datos faltantes para el período comprendido entre el 8 de enero y el 20 de marzo del 2007, debido al funcionamiento defectuoso de la estación meteorológica. Para posibilitar los análisis estadísticos, el vector viento (dirección en grados e intensidad en  $m \cdot s^{-1}$ ) fue transformado en sus componentes norte-sur ( $U_v$ ) y este-oeste ( $V_v$ ) (considerando a los vientos provenientes del sur y del oeste como positivos). Para analizar los vientos predominantes en las diferentes estaciones del año, se realizaron gráficos de tipo “rosa de los vientos” con las frecuencias en las diferentes direcciones (16 intervalos de  $22,5^\circ$  cada uno) y la frecuencia en las diferentes intensidades en los vientos de cada dirección. Además resultó de interés analizar la frecuencia de la brisa de mar en cada estación del año. Por tal motivo se realizaron los mismos gráficos que en caso anterior, con los datos de viento entre las horas 12 y 18 (período en el cual es más probable que se desarrolle la brisa marina) de cada día. Para ubicar los días en los cuales se produjeron brisas marinas durante el período otoño 2007-verano 2008, se elaboró un protocolo de detección automática que identificó aquellos días en los que se observó viento proveniente del cuadrante ubicado entre los  $30^\circ$  y  $120^\circ$  respecto del norte (noreste y este) durante al menos 2 h del período comprendido entre las horas 12 y 18, y con intensidades entre 3 y  $9 m \cdot s^{-1}$ , y que además cumplan con la condición de que el viento entre las horas 5 y 7 de la mañana hubiese proveniendo de otra dirección (fuera del cuadrante

entre 30° y 120°) o su intensidad hubiese sido menor a  $2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Además, sobre la misma base de datos se identificaron manualmente los días con brisa, mediante la observación del gráfico de ambas componentes del viento en función del tiempo. Los resultados obtenidos con ambos métodos fueron comparados.

De manera similar al análisis de la serie temporal de datos de temperatura y para evaluar el aporte relativo de oscilaciones con diferentes períodos (o frecuencias) a la variabilidad de los diferentes componentes del viento, se realizaron periodogramas para ambas componentes ( $U_v$  y  $V_v$ ) en las diferentes estaciones del año.

### *Marea*

Se analizaron datos de altura absoluta de la marea (respecto del plano de reducción) en cada hora, para el período comprendido entre el septiembre de 2005 y abril de 2008. Se generaron dos nuevas variables, la intensidad (o tasa de cambio) de la marea (IM) usando la aproximación de la Ec. 4.1 para la altura de marea, y la amplitud de la marea (AM) determinando la diferencia entre la máxima y la mínima altura en cada ciclo. Se analizó gráficamente la variación de la altura y la amplitud de marea en diferentes escalas temporales y su relación con el ciclo lunar.

### *Corrientes*

Los datos de corrientes en dirección zonal (E-O,  $U_c$ , positiva hacia el este) y meridional (N-S,  $V_c$ , positiva hacia el norte) registrados por el ADCP fueron promediados para cada hora. La información resultante fue analizada mediante un diagrama espacio-temporal de tipo “Hovmoller”, que fue alineado con las series de tiempo de las variables consideradas a priori como las principales forzantes de la corriente (viento y marea) y de una variable que puede aportar evidencia indirecta de la corriente cuando la columna de agua se encuentra estratificada (temperatura del agua).

Luego, ambas componentes de la corriente fueron promediadas por sector de la columna de agua, que fue dividida en una capa profunda (entre los 4 y los 8 m sobre el fondo), una intermedia (entre los 8 y los 13 m sobre el fondo) y otra superficial (entre los 13 y los 17 m sobre el fondo). La distribución de frecuencias de las diferentes intensidades fue graficada en histogramas para ambos componentes en los estratos profundo y superficial. Además, la relación entre ambos componentes de la corriente ( $U_c$  y  $V_c$ ) fue graficada para los tres estratos en el período del 12 al 15 de enero de 2008.

#### *Radiación solar incidente*

La radiación solar media diaria en el espectro visible ( $\text{watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ) del año 2007 fue graficada en función del tiempo, junto con la predicción de un modelo simple utilizado por Rivas (Rivas, 1985) para describir la variación de la radiación media diaria a lo largo del año, sin considerar albedo ni nubosidad. Se identificaron los valores de: 1) máxima radiación horaria y promedio diario registrados, 2) máximo y mínimo promedio diario predicho por el modelo. Para analizar la relación entre la radiación y el desarrollo de la brisa marina se construyeron dos nuevas variables derivadas de los datos originales, la radiación máxima (máxima radiación media horaria de cada día) y la radiación total acumulada hasta la hora 14 de cada día.

#### *Perfiles CTD*

Con los perfiles realizados en enero del 2008 en la transecta A-A' (Figura 4·2), se construyeron dos secciones verticales de la estructura de temperatura y de densidad ( $\sigma\text{-theta}$ ) de la columna de agua. Del resto de los perfiles realizados anteriormente, fueron graficados los más representativos y comparados con la información previa acerca de la estacionalidad de la estructura termohalina del golfo Nuevo (Rivas y Ripa, 1989).



*Relaciones entre variables – evidencia de procesos costeros advectivos*

Con el objetivo de evaluar si es más probable que se genere la brisa marina en días con radiación solar más intensa, se comparó la radiación solar incidente máxima y la acumulada hasta las 14 horas (normalizada, dividiéndola por el total diario teórico) entre los días con y sin brisa (para el período primavera 2007 - verano 2008) mediante un test “U” de Mann-Whitney (Zar, 1996). Además se analizó gráficamente la distribución de frecuencia de la radiación máxima registrada en los días con y sin brisa.

La relación entre cada componente de la corriente ( $U_c$  y  $V_c$ , medidos con el ADCP) en los diferentes niveles (superficial, medio y profundo) y la intensidad de la marea (IM, tasa horaria de cambio de la altura de la marea) fue analizada mediante diagramas de correlación cruzada, con el objetivo de evaluar la intensidad de la relación y el desfase temporal entre ambas variables.

Se analizó gráficamente la relación entre la temperatura ( $T_s$  y  $T_f$ ), el viento (sus componentes  $U_v$  y  $V_v$ ) y la altura de la marea en diferentes períodos para identificar patrones de variación conjunta. Para corroborar los patrones de variabilidad observados y evaluar la intensidad de la relación entre el viento y la temperatura y su desfase temporal se calcularon diagramas de correlación cruzada entre ambos componentes del viento ( $U_v$  y  $V_v$ ) y la variación de la temperatura ( $\delta T_s$  y  $\delta T_f$ ) para el período primavera 2007 - verano 2008.

Las derivadas de la temperatura de superficie y de fondo ( $\delta T_s$  y  $\delta T_f$ ) fueron graficadas (promediando los datos de la misma hora del día para todos los días considerados) en función de la hora del día para el período primavera 2007-verano 2008, con el fin de identificar un patrón de variabilidad que se pueda asociar exclusivamente al ciclo diario (y consecuentemente a la brisa marina). Además se calculó la anomalía de la temperatura de cada hora respecto del promedio del día correspondiente y se graficó la anomalía media y sus desvíos según la hora del día para el mismo período.

Con la intención de evaluar la relación entre la altura de marea y las oscilaciones térmicas, se calculó otra anomalía como la diferencia entre el promedio diario y la media móvil de 56 días de  $T_s$  y  $T_f$ . Posteriormente se analizó gráficamente la anomalía promedio para cada día del ciclo lunar (asociado a los ciclos de marea de sicigia y cuadratura) en la temporada cálida (primavera 2007- verano 2008).

## **RESULTADOS**

La temperatura mostró, tanto en la superficie como en el fondo, una gran variabilidad en diferentes escalas temporales. Estacionalmente se observa una diferencia de aproximadamente 8-10 °C entre las máximas y mínimas absolutas del promedio móvil de temperatura (Figura 4-3). La máxima temperatura registrada en superficie fue de 23,17 °C y la mínima registrada en el fondo fue de 8,81 °C. Las máximas absolutas del promedio móvil de temperatura fueron más altas en 2008 respecto de 2007 (aproximadamente 2 °C en superficie y 1 °C en el fondo).

En escalas temporales menores la temperatura mostró grandes fluctuaciones del orden de 1-2 °C · h<sup>-1</sup> en algunos casos particulares. Estas fluctuaciones de alta frecuencia no pueden producirse por calentamiento o enfriamiento de las masas de agua, sino por el desplazamiento de volúmenes con diferente temperatura que son registrados por los sensores de temperatura en diferentes momentos. El análisis de dicha variabilidad mostró dos períodos importantes, el diurno y el semidiurno (es decir, fluctuaciones periódicas con un ciclo diario y con dos ciclos diarios) (Figura 4-4). Este tipo de fluctuaciones se asocian al movimiento de masas de agua con temperaturas diferentes que ocurren principalmente en los momentos en los que la columna de agua está fuertemente estratificada, por eso es que la influencia de los períodos diurno y semidiurno fue más marcada en las estaciones cálidas (primavera y verano) (Figura 4-4). Durante el verano se aprecia una fuerte influencia de período semidiurno, es decir, dos

ciclos por día (*cpd*), en la temperatura de fondo no siendo tan evidente en superficie. Esto sugiere la probable influencia de ondas internas de marea sobre el sensor ubicado en el fondo.

En la cuenca del golfo Nuevo la principal componente de la marea es semi-diurna lunar (M2) cuyo periodo es de 12,42 h (Dragani et al., 1994) (Figura 4·5). La amplitud media para la serie de datos analizada es de 3,86 m mientras que las amplitudes máximas se observan en las mareas de sicigias con valores cercanos a los 5,99 m y las mínimas amplitudes ocurren en cuadratura con valores de 1,96 m. La segunda componente del ciclo mareal (sicigia y cuadratura) esta asociada al ciclo lunar (desfasada temporalmente unos 4-5 días) y tiene un período de 29 días aproximadamente (Figura 4·5).

Estadísticas realizadas sobre 10 años de datos medidos en la estación meteorológica del Centro Nacional Patagónico (EM, Figura 4·2) muestran que el viento predominante a lo largo del año en la región del golfo Nuevo proviene del cuadrante sudoeste con intensidades promedio de  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ; sin embargo los vientos más intensos provienen del sector norte (Frumento y Davies, 1999). Los meses de primavera son los que presenta mayores intensidades promedio, y durante la primavera y el verano aumenta la frecuencia de los vientos del cuadrante noreste y este, lo cual se corresponde con un aumento de la brisa marina (Haurwitz, 1947; Frumento y Davies, 1999).

Las estadísticas realizadas en el presente trabajo con datos del período otoño 2007-verano 2008 para cada estación muestran las mismas tendencias que las estadísticas climatológicas (Frumento y Davies, 1999): alta frecuencia de vientos del sudoeste en otoño e invierno y aumento de la frecuencia de vientos del este y del noreste en primavera y verano (Figura 4·6). Las frecuencias de los vientos provenientes del cuadrante noreste aumentan considerablemente en primavera y verano cuando las estadísticas son realizadas con los datos correspondientes al período entre las horas 12 y 18 de cada día (las horas en las que es más probable que se desarrolle la brisa marina) (Figura 4·7), y en todos los casos presentan

intensidades entre 3 y 9  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Esto indica que gran parte de los vientos del este y del noreste se desarrollan durante la tarde y se ajustan a la definición de brisa marina (Haurwitz, 1947). La periodicidad en la fluctuación del viento se reconoce claramente en los periodogramas (Figura 4·8), los cuales muestran una gran proporción de la varianza en la frecuencia diurna durante primavera y verano, generado fundamentalmente por la brisa. Según el criterio de detección de brisa considerado en este trabajo para la selección automática, durante la primavera 2007 y el verano 2008, en 102 de un total de 182 días (56%) se desarrolló la brisa marina (Tabla 4·1). La detección manual condujo a la identificación de una mayor cantidad de días con brisa (Tabla 4·1). Esto es razonable considerando que la brisa es un fenómeno local que está afectado por la circulación atmosférica en escalas espaciales mayores, lo que hace que los patrones de variación de los vientos sean complejos y difíciles de abarcar en una categorización estricta (Azorín-Molina, 2007). Por lo tanto la detección automática sacrifica eficiencia para lograr objetividad. Los periodogramas (Figura 4·8) muestran también un pico de importancia en el período semidiurno en la componente  $U_v$  en primavera y verano, esto podría indicar alguna asociación entre el viento y la marea, y podría ser un efecto de las mareas atmosféricas (Shuanggen *et al.*, 2008). Otros picos de importancia se encuentran en los períodos entre 2 y 3 días, y podrían estar indicando la variabilidad del viento en escala sinóptica.

La radiación media diaria mostró una evidente estacionalidad similar a la calculada a partir del modelo (Figura 4·9) (Rivas, 1985). Los días con medias menores a las modeladas probablemente se expliquen por no considerar la nubosidad en el modelo. La radiación (promedio diario) máxima y mínima estimada por el modelo es de 362 y 85,1  $\text{watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  respectivamente. La máxima intensidad horaria registrada fue de 1022  $\text{watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  el 21 de diciembre de 2007. Durante el mismo día se registró el máximo promedio diario, de 382  $\text{watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ .

En la bahía Nueva, sobre la transecta A-A' (Figura 4-2), la columna de agua mostró una marcada estratificación el 14 de enero de 2008, que disminuyó notablemente para el 16 del mismo mes (Figura 4-10), debido probablemente, a la mezcla vertical turbulenta generada por vientos intensos del cuadrante suroeste ( $> 10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ), registrados en gran parte del día 15 de enero del 2008. Tanto la estructura térmica como la de densidad fueron muy similares en ambas fechas, lo cual evidencia que las variaciones de densidad están fuertemente influenciadas por las variaciones de la temperatura, siendo la salinidad una variable secundaria. La termoclina se ubica entre los 10 y los 30 m de profundidad el día 14 de enero, y la temperatura de fondo ( $\approx 80 \text{ m}$  de profundidad) es aproximadamente  $3 \text{ }^\circ\text{C}$  más baja que en la superficie. El 16 de enero las diferencias entre la temperatura de fondo y de superficie son levemente más bajas, y la termoclina no es tan intensa, por lo cual la variación de temperatura se distribuye gradualmente en toda la columna de agua.

Los perfiles realizados en diferentes estaciones en el golfo Nuevo (Figura 4-11), muestran patrones con distintos grados de estratificación cuyas termoclinas se desarrollan a diferentes profundidades, lo que puede deberse a diversos factores tales como las diferentes distancias desde la costa, distintas profundidades a las que se realizaron los perfiles y/o diferentes momentos del año. Las estructuras verticales observadas son similares a las propuestas por Rivas y Ripa (1989), aunque los valores de temperatura están aproximadamente  $2 \text{ }^\circ\text{C}$  por encima de los registrados en dicho trabajo. Estas diferencias pueden deberse a la variabilidad interanual.

La corriente máxima horaria registrada en la bahía Nueva fue de  $13,3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  en dirección hacia el N-NE. Durante todo el período registrado la corriente media en superficie se dirigió hacia el N-NO ( $U_c = -1,68 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $V_c = 2,6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ), mientras que en el fondo se orientó hacia el O-NO ( $U_c = -1,3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $V_c = 0,24 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Figura 4-12). Estas orientaciones pueden estar asociadas con la batimetría de área.

### ***Relaciones entre variables – evidencia de procesos oceanográficos advectivos***

#### *Radiación - Brisa*

La intensidad de la radiación solar acumulada hasta la hora 14 fue significativamente mayor los días en que se desarrolló la brisa marina (Test “U” de Mann-Whitney;  $p < 0,001$ ). La máxima intensidad horaria registrada los días con brisa fue, en promedio, significativamente mayor que la registrada los días sin brisa (Test “U” de Mann-Whitney;  $p < 0,05$ ). La proporción de los días con brisa aumenta marcadamente cuando la radiación máxima diaria supera los  $800 \text{ watts} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hora}^{-1}$  (Figura 4·13).

#### *Marea - Corriente*

Una gran proporción de las intensidades de corriente registradas se encuentra entre valores de  $5$  y  $-5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (Figura 4·12). Las distribuciones de frecuencias de las intensidades muestran que la corriente perpendicular a la costa tiende a ser levemente negativa en el fondo y en la superficie, mientras que la componente paralela a la costa se orienta mayoritariamente hacia el norte (Figura 4·12).

El diagrama espacio-temporal de ambas componentes de la corriente (Figura 4·14) no muestra tendencias definidas en relación a las variables graficadas. Sin embargo, se aprecia una oscilación de período semidiurno en la orientación de la corriente superficial de la componente perpendicular a la costa ( $U_c$ ) en la primer parte de la serie (días 13 al 15 de enero del 2008). La componente paralela a la costa ( $V_c$ ) de la corriente es relativamente uniforme en profundidad (toda la columna fluye en la misma dirección). La componente perpendicular a la costa ( $U_c$ ) en cambio, alterna sectores de la columna de agua con corriente en sentidos opuestos (Figura 4·14). Las mayores intensidades se aprecian en la ( $V_c$ ) en dirección hacia al norte con valores que superan los  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  cerca de la superficie. La influencia de la marea puede observarse también en la relación entre ambos componentes de la corriente ( $U_c$  y  $V_c$ ) principalmente en el fondo y la capa media de la columna de agua (Figura 4·15) durante el

primer período de registro. Esta relación positiva indicaría que la mayor parte de las corrientes durante ese período fluyen en el sentido suroeste-noreste, principalmente en la capa media de la columna de agua, en donde las influencias del viento y de la topografía son mínimas. Ambos componentes de la corriente ( $U_c$  y  $V_c$ ) mostraron una alta correlación negativa (coeficiente de correlación entre -0,35 y -0,6) con la intensidad de la marea (IM) sin desfase temporal ( $\text{lag} = 0$ ) en todos los estratos (superficial, medio y profundo). Esta correlación indica que cuando la intensidad de la marea es positiva (marea creciente) ambos componentes de la corriente tienden a ser negativos (flujo neto hacia el sur-oeste), y cuando la intensidad de la marea es negativa (marea bajante) ambos componentes de la corriente tienden a ser positivos (flujo neto hacia el nor-este) lo cual confirma la influencia central de la marea en la corriente.

#### *Marea - Temperatura*

Las fluctuaciones con período semidiurno (entre 11,5 y 13 h) (Figura 4-4) explican una parte importante de la variabilidad de la temperatura, tanto en el fondo como en la superficie y están claramente asociadas a la marea. Esto se aprecia durante ciertos períodos con gran estratificación de la columna de agua (Figuras 4-16 y 4-21) en los cuales se observan abruptos ascensos de la  $T_f$  ( $> 2$  °C) en bajamar (cuando el viento es relativamente débil, menor que  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ), seguidos por descensos de similar magnitud. Estas oscilaciones de temperatura indican el desplazamiento vertical de la termoclina (desplazamiento horizontal diferencial de la capa de mezcla cálida respecto de las aguas más densas y frías de profundidad).y podrían estar asociadas a ondas internas de marea (Shanks, 1983; Pineda, 1991).

La relación entre las anomalías diarias de temperatura del agua en superficie y el momento del ciclo lunar (asociado al ciclo mareal de sicigia-cuadratura) muestra un patrón de anomalías positivas de gran magnitud ( $\sim 2$  °C) durante los días 10-16 del ciclo lunar (aproximadamente durante la luna nueva) y anomalías negativas aunque de menor magnitud

durante la luna llena (Figura 4·17). Las anomalías en la Tf mostraron un patrón menos claro con valores levemente negativos alrededor de la luna llena y valores positivos algunos días antes y después de la luna nueva (Figura 4·17).

Las amplitudes de las mareas varía en relación al ciclo lunar, las mareas de menor amplitud ocurren luego (3-5 días) de las fases de cuartos (creciente y menguante) y las mareas más amplias ocurren luego de las fases de luna nueva y luna llena (mareas de sicigia). Las sicigias pueden diferir en amplitud según si se generan en luna llena o nueva. Durante el período en el cual se encontraron las anomalías, luego de la luna llena las amplitudes de las mareas de sicigias fueron mayores que las mareas de sicigias luego de la luna nueva. A su vez las anomalías medias cercanas a la fase de luna llena muestra valores negativos en tanto que las cercanas a la luna nueva son considerablemente positivas (Figura 4·17). Este patrón podría deberse a las diferencias de amplitudes en ambos períodos de sicigias. Si la amplitud de marea es mayor en un caso que en otro, las corrientes de mareas serán más intensas. Estas tienden a romper la estratificación en la columna de agua debido a la tensión y mezcla turbulenta que ocurre en las zonas costeras. Por lo tanto la columna de agua se homogeniza disminuyendo la temperatura de la capa superficial, dando como resultado anomalías negativas. Por otro lado, si las corrientes de marea son intensas pero menores que en el caso anterior, la mezcla vertical no llega a romper la estratificación pero puede desplazar verticalmente la pycnoclina hacia la superficie dejando una capa superficial muy somera. De esta manera el calentamiento superficial se distribuye principalmente en esta capa superficial más delgada, aumentando la temperatura de superficie y produciendo anomalías positivas. Finalmente, durante las mareas de cuadratura las corrientes de mareas son relativamente débiles, por lo tanto, no llega a mezclar la columna de agua y el calentamiento superficial se distribuye en una capa de mayor espesor, dando por resultado anomalías más cercanas a cero.



*Viento - Temperatura*

Las variaciones horarias de las  $T_s$  y  $T_f$  (derivadas horarias de la temperatura de fondo y de superficie respectivamente) respecto de la hora del día (Figura 4-18), muestran un claro patrón diurno, con derivadas positivas (aumento de la temperatura) principalmente en horas de la tarde y de descensos durante el resto del día, con aumentos máximos a las horas 15 y 17 respectivamente en  $T_s$  y  $T_f$ . Además muestran un pequeño defasaje en el momento en que las temperaturas comienzan a aumentar (cuando la derivada cambia de signo). En la capa superficial la temperatura aumenta a partir de la hora 10:30 mientras que en el fondo lo hace a partir de la hora 12. El enfriamiento también está retrasado en el fondo en más de dos horas. Las anomalías horarias promedio respecto de la hora del día (Figura 4-19) muestran, una tendencia similar a la de la derivada, retrasada algunas horas. Las anomalías son positivas en horas de la tarde (resultado de las derivadas positivas de la tarde) y, en superficie, alcanzan su máximo alrededor de la hora 19 (Figura 4-19), justo cuando la derivada cambia de signo (Figura 4-18). Las anomalías de  $T_s$  y  $T_f$  son muy similares y también están desfasadas en aproximadamente 2 h. Estas anomalías difícilmente se puedan explicar por calentamiento/enfriamiento diurno considerando por un lado la gran inercia térmica del agua y por otro que las variaciones son más intensas en el fondo cuando el intercambio de calor se da en la superficie.

Durante ciertos períodos (fundamentalmente durante el verano), estas fluctuaciones diarias de temperatura se observan claramente, principalmente en el fondo, y parecen estar asociadas a la aparición sistemática de la brisa marina en horas de la tarde (Figuras 4-20 y 4-21). La brisa, proveniente del cuadrante noreste y que comienza aproximadamente al mediodía, empujaría el agua superficial, cálida y menos densa, hacia la costa provocando un aumento de la temperatura primero en superficie y luego en el fondo. Hacia el final de la tarde, la relajación o reversión de los vientos provenientes del mar, provocaría el efecto

contrario, y se observaría la disminución de la temperatura, primero en el fondo y eventualmente también en la superficie.

Los vientos provenientes del cuadrante suroeste, que son los más frecuentes en la región (Frumento y Davies, 1999), generan un descenso en la temperatura de superficie (Figura 4-22). Estos descensos pueden generarse por la surgencia, en zonas costeras, de agua relativamente fría desde zonas más profundas cuando el agua superficial más cálida y menos densa es empujada aguas adentro. Cuando la columna de agua está estratificada, las surgencias generan un frente superficial entre agua menos densa que ha sido advectada por el viento aguas adentro y agua más densa (con menor temperatura y que ha ascendido desde zonas profundas hacia la costa) (este fenómeno se denominará *surgencia* de aquí en adelante). Al relajarse (o revertirse) los vientos que originan la surgencia, el frente se desplaza hacia la costa hasta tomar contacto con ella, durante el desplazamiento se produce una circulación convergente en la capa de agua menos densa, que puede concentrar larvas de diferentes especies y transportarlas hacia la costa (Shanks, 2000, Epstein y Beardsley, 2001).

Un fenómeno inverso a la surgencia es provocado por vientos desde el mar que empujan el agua superficial hacia la costa provocando un hundimiento de la misma y desplazando las aguas más densas a mayores profundidades (este fenómeno se denominará *hundimiento* de aquí en adelante). Esto puede evidenciarse generalmente como un aumento de la temperatura de fondo (Figura 4-22), aunque a veces también se registra un aumento de la temperatura de superficie. Al relajarse (o revertirse) los vientos forzantes, la capa de agua superficial se desplaza nuevamente aguas adentro y el agua profunda más densa se mueve nuevamente hacia la costa. Este proceso puede transportar activamente larvas hacia la costa durante el hundimiento (transporta las larvas en aguas superficiales) o durante su relajación (transporta larvas de aguas profundas hacia la costa) (Shanks y Brink, 2005). Ambos procesos (surgencia y hundimiento) se observan claramente en diferentes períodos de las series

temporales, asociados a los vientos provenientes de la costa (O y SO) o del mar (E y NE) respectivamente (Figura 4-22)

## DISCUSIÓN

Se observó una marcada estacionalidad en prácticamente todas las variables meteorológicas y oceanográficas estudiadas (radiación solar, viento, temperatura del agua y estructura vertical de la columna de agua). Las fluctuaciones observadas de la temperatura del mar son similares a las reportadas previamente para el golfo Nuevo (Rivas y Ripa, 1989). La variación interanual entre el promedio en las dos temporadas cálidas es de 2 °C, esto representa el 25 % de la variación estacional media (Rivas y Ripa, 1989) y podría tener una influencia marcada en el ciclo reproductivo de diferentes especies que en estas latitudes está fuertemente influenciado por la temperatura (Giese, 1959). El calentamiento del agua (que se inicia durante la primavera) genera estratificación de la columna, que es relativamente estable a lo largo del golfo (Rivas y Ripa, 1989) y temporalmente variable, particularmente en las regiones costeras, con períodos de gran estratificación y períodos de homogeneización de la columna. Por un lado, la estratificación determina la energía de algunos procesos costeros (particularmente los relativos a las ondas internas), y por otra parte, las diferencias de temperatura entre las aguas superficiales y profundas nos permiten inferir la dinámica costera a partir de una serie temporal de registros de temperatura en diferentes puntos fijos.

La intensidad promedio de los vientos en la región es similar a la de otras regiones de la costa argentina (Guerrero *et al.*, 2004), aunque la característica distintiva de los mismos en la Patagonia es la persistencia (Frumento, datos no publicados) con frecuencias que rondan el 50% de vientos provenientes del cuadrante suroeste. En la temporada cálida (primavera y verano) aumentan considerablemente los vientos del cuadrante noreste. Estos vientos son producidos por un fenómeno de escala costera y son denominados brisa marina. La radiación

diaria genera un gradiente horizontal de temperatura (y consecuentemente de densidad y de presión atmosférica) entre la tierra y el mar que provoca la circulación atmosférica desde el mar (alta presión) hacia la tierra (baja presión) (Haurwitz, 1947). La brisa puede ser un forzante importante de la dinámica del agua, generando corrientes superficiales del orden de los  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-2}$  (Tapia et al., 2004).

La radiación fue analizada en el presente trabajo como un condicionante de las fluctuaciones en el viento y tomando además en consideración que la radiación es el factor ambiental dominante en el control de las migraciones verticales diarias de las larvas de decápodos (Forward et al., 1984; Queiroga y Blanton, 2004). Aunque se desconoce la respuesta a esta variable por parte de los diferentes estadios larvales de las especies de braquiuros y anomuros presentes en el golfo Nuevo, mayores niveles de radiación incrementan las posibilidades de que se desarrolle la brisa marina en un determinado día (Haurwitz, 1947). Consecuentemente se puede pensar que las larvas podrían desarrollar adaptativamente respuestas activas a ciertos umbrales de radiación, asociando estos comportamientos a las fluctuaciones diarias en la dinámica costera producidas por la brisa marina que podrían tener influencia en su transporte.

Las intensidades promedio de las corrientes medidas fueron del orden de  $1\text{-}2 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ . Estas corrientes son suficientemente intensas para transportar plancton en las escalas temporales relevantes para las larvas de decápodos (días a meses). Los desplazamientos diarios de las corrientes promedio serían del orden de 1,5 km. El transporte selectivo de las larvas -aprovechando patrones diferenciales de corriente en profundidad mediante la ubicación específica dentro de la columna de agua y las migraciones de alta frecuencia (mareales o nictimerales)- podrían ser aún mayores dado que las máximas intensidades registradas superan los  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-2}$ , y podrían generar transporte en el orden de los 8 km diarios. Los patrones de relación entre la marea y la corriente no son tan claros.

Probablemente el viento y la topografía dificulten la interpretación de esta relación. Aún así, ambas variables están estadísticamente correlacionadas y la relación entre ambas componentes ( $U_c$  y  $V_c$ ) indica que las corrientes de marea se desarrollarían en la dirección sudoeste-noreste.

Las variaciones de alta frecuencia de la temperatura del mar (escala temporal de horas a días) son de gran amplitud en los meses cálidos (primavera y verano) y disminuyen la amplitud durante el resto del año. Los períodos dominantes de esa variabilidad en la temporada cálida, son los períodos diurno (principalmente en superficie) y semidiurno (principalmente en el fondo). Generalmente estas oscilaciones se asocian a diferentes forzantes que actúen con frecuencias similares (Pineda, 1991; Lerczak et al., 2001), en este caso, la marea y la brisa marina podrían ser los causantes de esas oscilaciones. Tanto en primavera como en verano, los períodos de 3 días y de 5 a 7 días parecen tener alguna importancia, estos podrían estar influenciados por oscilaciones del viento de similar frecuencia (fluctuaciones de escala sinóptica) (Dutton, 1976).

#### ***Evidencia de procesos costeros***

Se registraron evidencias de cuatro tipos diferentes de procesos costeros advectivos forzados por el viento y la marea, y que tienen el potencial de transportar partículas en escalas espacial y temporalmente relevantes para las larvas de decápodos. Los mismos se pueden enumerar en:

- 1) Surgencia de aguas profundas: los vientos provenientes de la costa empujan las aguas superficiales (más cálidas y menos densas en primavera o verano) mar adentro generando un desequilibrio en las presiones que es compensado por el acceso de aguas más profundas (más frías y más densas) hacia la costa. A medida que progresa la surgencia, un frente térmico (zona con un intenso gradiente horizontal de temperatura) se encuentra a cierta

distancia de la costa, donde se encuentran el agua cálida de superficie y el agua fría de la surgencia. Al relajarse o revertirse los vientos favorables para la surgencia, el frente se mueve rápidamente hacia la costa concentrando partículas con flotabilidad positiva (potencialmente larvas de decápodos) y transportándolas hacia la costa (Shanks et al., 2000). Los descensos de la temperatura superficial como respuesta a vientos del cuadrante suroeste son claramente apreciables en ciertos períodos (Figura 4-22). Además, la correlación entre ambas componentes del viento ( $U_v$  y  $V_v$ ) y la temperatura de superficie es negativa en todos los casos, con coeficientes máximos de aproximadamente 0,3 y un desfase temporal de entre 0 y 3 horas.

2) Hundimiento de aguas superficiales: los vientos provenientes del mar, empujan el agua superficial hacia la costa, arrastrando las larvas que se encuentran en la superficie o en regiones cercanas de la columna (Farrell *et al.*, 1991; Shanks y Brink, 2005).

3) Ondas internas de marea: Las corrientes baroclínicas producidas por la marea forman ondas en la interfase entre las aguas menos densas superficiales y las aguas más densas del fondo (Shanks, 1983). Estas ondas internas se desplazan hacia la costa, dependiendo de las características de la misma, y de la topografía del fondo, pueden viajar como onda (internal tidal waves), o romperse en algún momento (internal tidal bores) generando un flujo neto hacia la costa en la capa cercana al fondo de la columna de agua (Winant, 1980; Winant y Bratkovich, 1981). Cuando las ondas se rompen pueden generar frentes reconocibles en la superficie como bandas angostas paralelas a la costa, con una rugosidad diferente (surface slicks). Estos frentes, al igual que los frentes de surgencia, concentran partículas con flotabilidad positiva y generan un transporte neto hacia la costa (Shanks, 1983; Pineda, 1991; Johnson et al., 2001). Cuando las ondas internas no se manifiestan en superficie, el frente térmico se genera contra el fondo, la circulación en este frente tiene las mismas características que en los frentes de superficie y, por lo tanto, aún sin

manifestaciones superficiales, las ondas internas tienen el potencial de transportar partículas (Johnson et al., 2001).

4) Ondas internas forzadas por la brisa marina: La brisa marina es un fenómeno climatológico común en muchas zonas costeras. En el golfo Nuevo, la persistencia de la brisa es superior al 50 % en primavera y verano, y los vientos con intensidades entre 3 y 9  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ , pueden generar corrientes intensas (Tapia et al., 2004). Por otra parte, la periodicidad con la que actúa este forzante puede generar un campo de ondas internas (en la temporada cálida cuando la columna de agua está estratificada) (Lerczack et al, 2001) que, al igual que las generadas por la marea, sean capaces de transportar organismos planctónicos pasivos (como larvas de invertebrados) (Cudaback y McPee-Shaw, in press) aunque esta hipótesis no ha sido demostrada todavía.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla 4-1. Incidencia de la brisa marina durante el período entre el 21 de marzo de 2007 y el 20 de marzo de 2008. Se analizaron las fluctuaciones del viento en todos los días de cada estación del año (N) mediante un método automática y uno de selección manual (ver detalles de cálculo en el texto).

	N	Días con brisa		Proporción (%)	
		Automático	Manual	Automático	Manual
Otoño	92	13	10	14	10
Invierno	92	17	18	18	19
Primavera	91	47	56	51	61
Verano	91	55	72	60	79



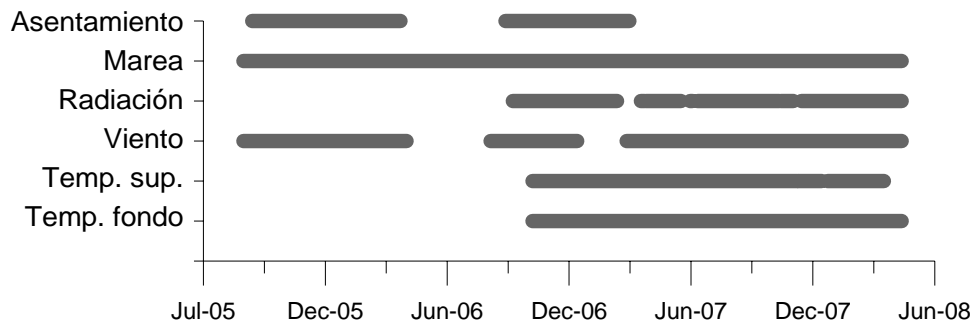


Figura 4-1. Períodos con información de las diferentes variables meteorológicas y oceanográficas y asentamiento.

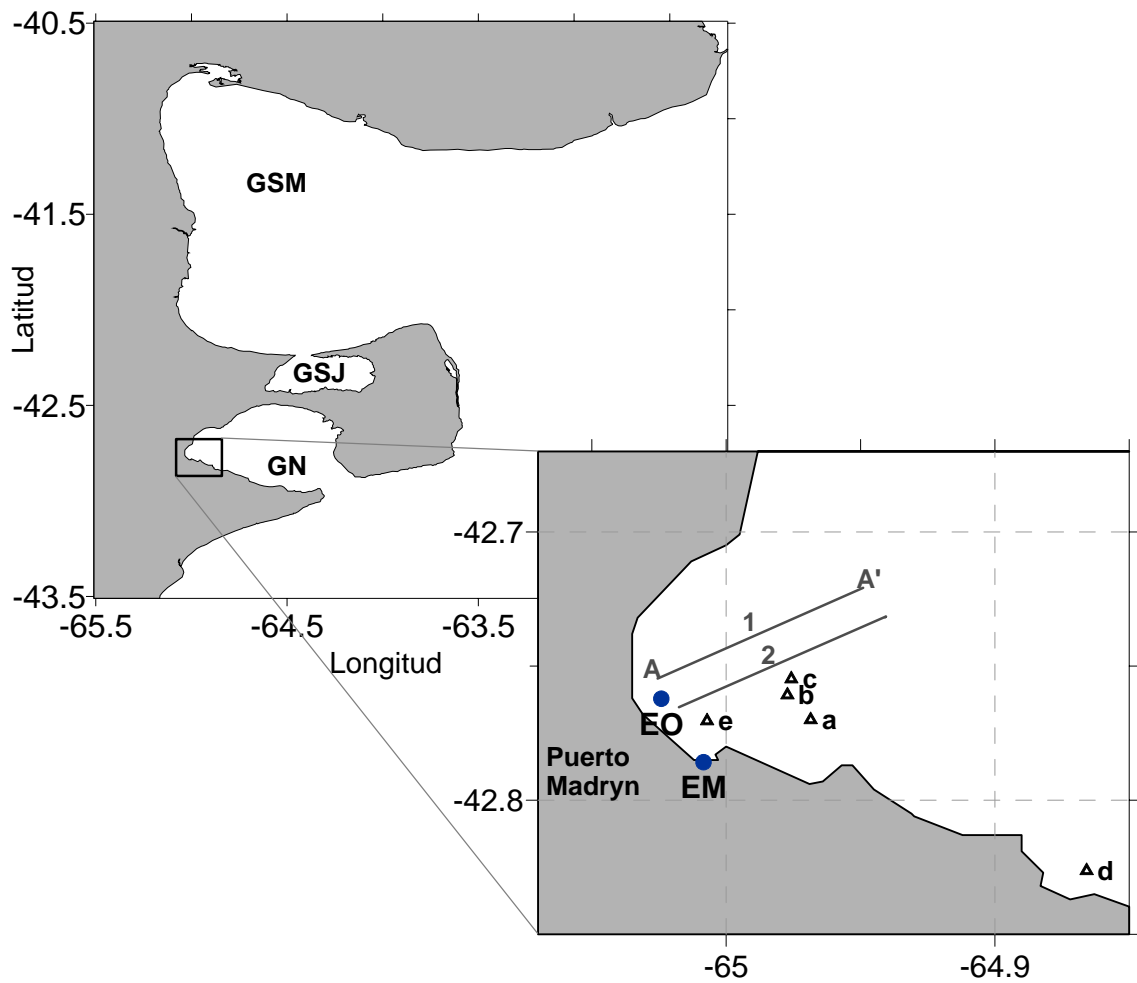


Figura 4-2. Mapa del GN con la ubicación de registro de las diferentes variables. GN: golfo Nuevo, GSJ: golfo San José, GSM: golfo San Matías, EO: ubicación de la estación oceanográfica (registros de temperatura y de corriente), EM: ubicación de la estación meteorológica (registros de viento y radiación), A-A' (1 y 2): transectas donde se realizaron perfiles de CTD, a-e: ubicación de lances complementarios de CTD.

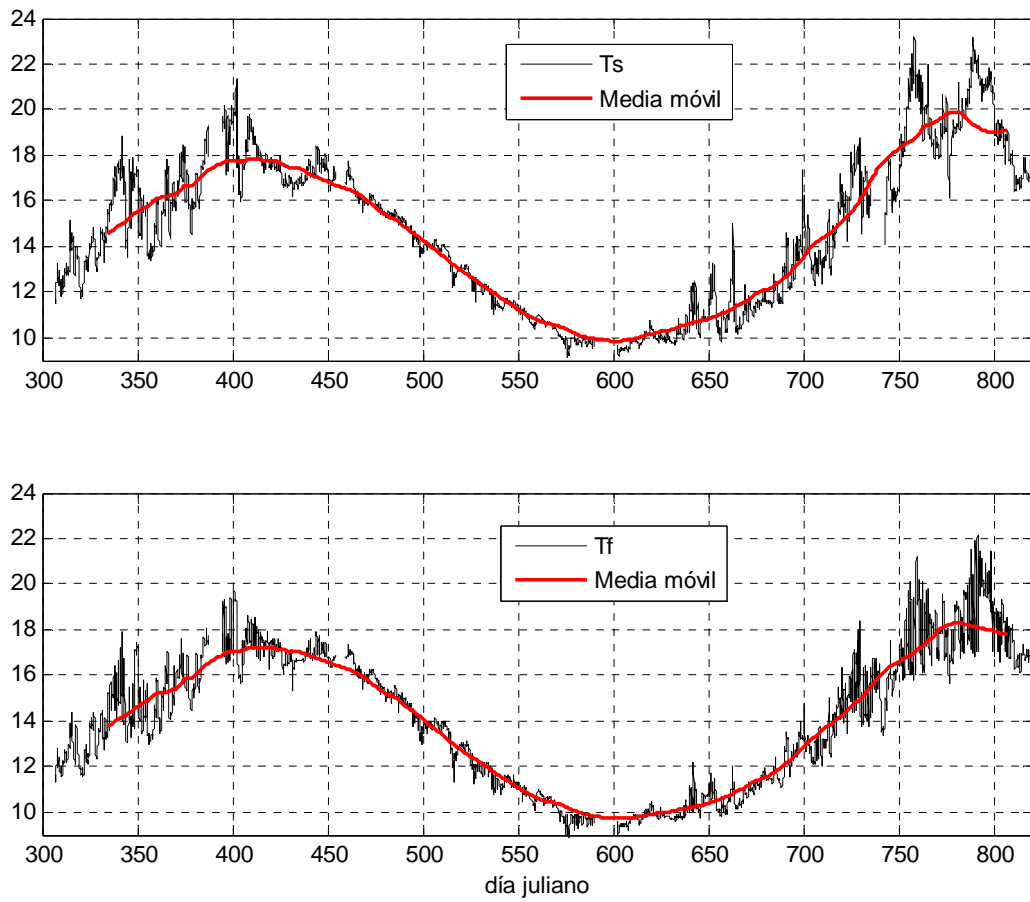


Figura 4-3. Evolución estacional de la temperatura del mar en superficie ( $T_s$ ) y en fondo ( $T_f$ ) en el extremo del Muelle Piedrabuena. La línea negra representa el promedio horario y la línea roja representa el promedio móvil de 56 días. El eje temporal representa los días consecutivos (días julianos) y considera como día 1 al primero de enero de 2006.

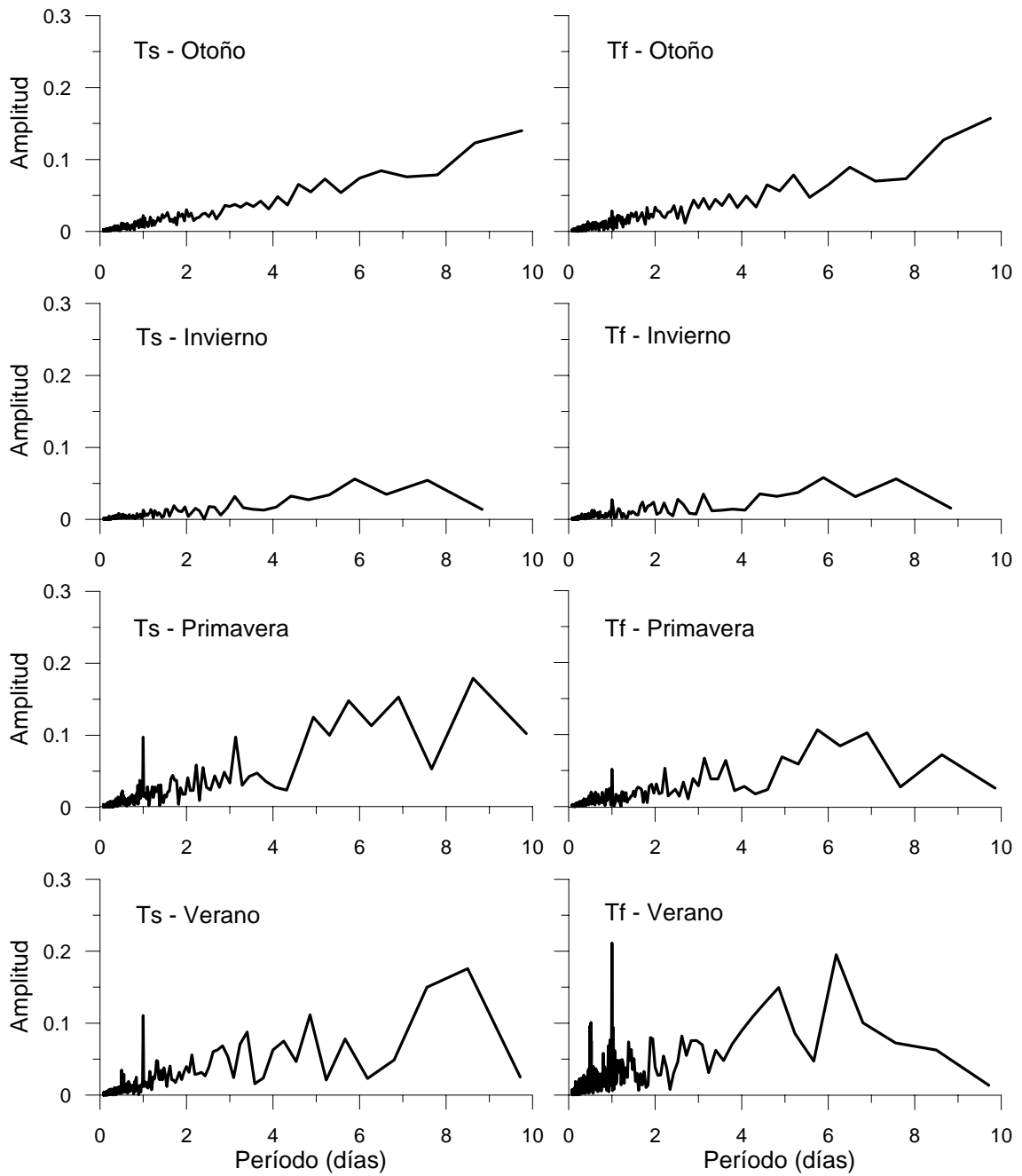


Figura 4-4. Periodogramas de la temperatura de superficie (Ts) y de fondo (Tf) en las diferentes estaciones del año. En el eje x se representan los diferentes períodos que componen la serie temporal, en la ordenada se representa la amplitud relativa de los mismos.

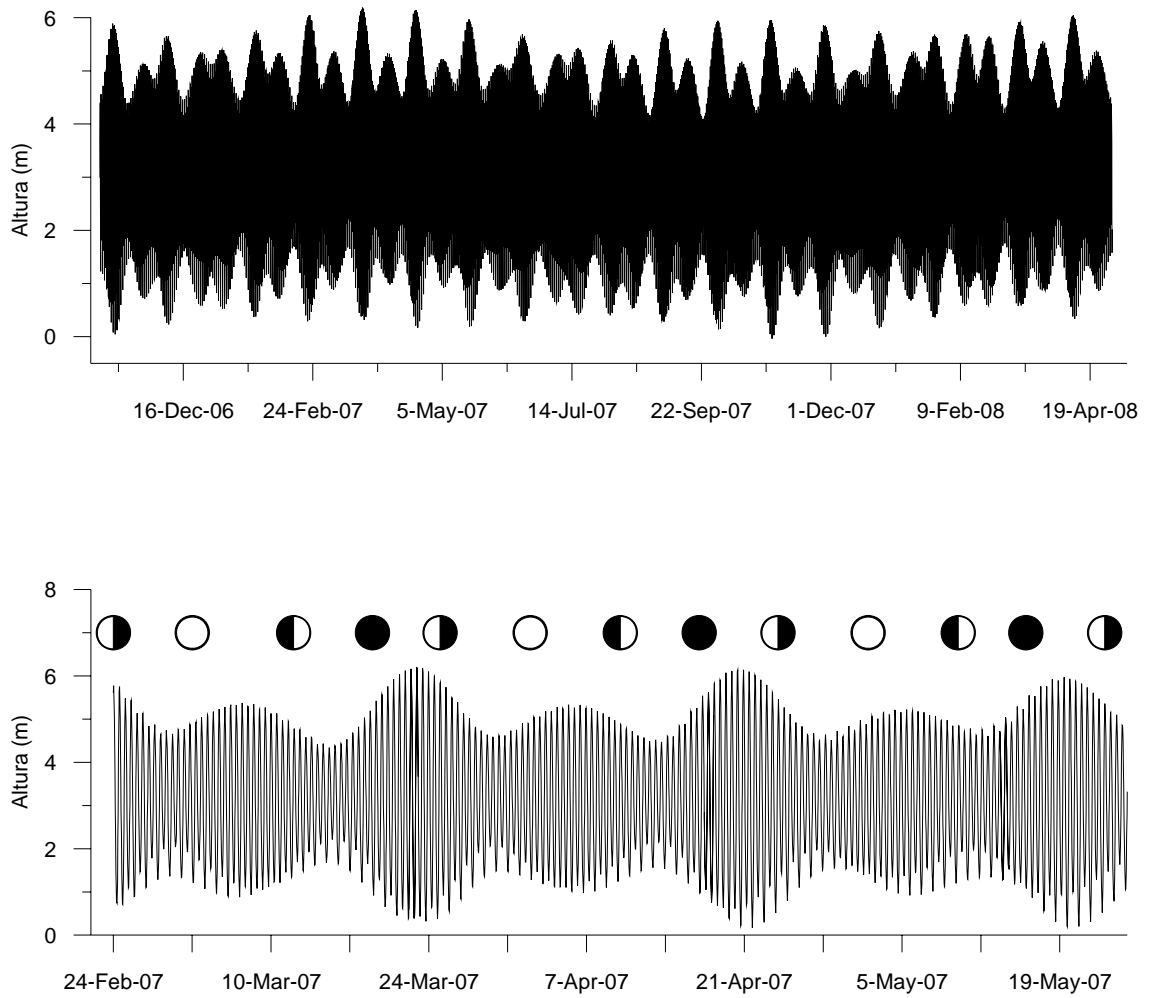


Figura 4-5. Altura de marea respecto del tiempo. El gráfico superior permite visualizar las variaciones anuales de la amplitud de marea. El gráfico inferior permite asociar estas fluctuaciones (ciclo de sicigia-cuadratura) con las fases lunares (círculos en la parte superior del gráfico)

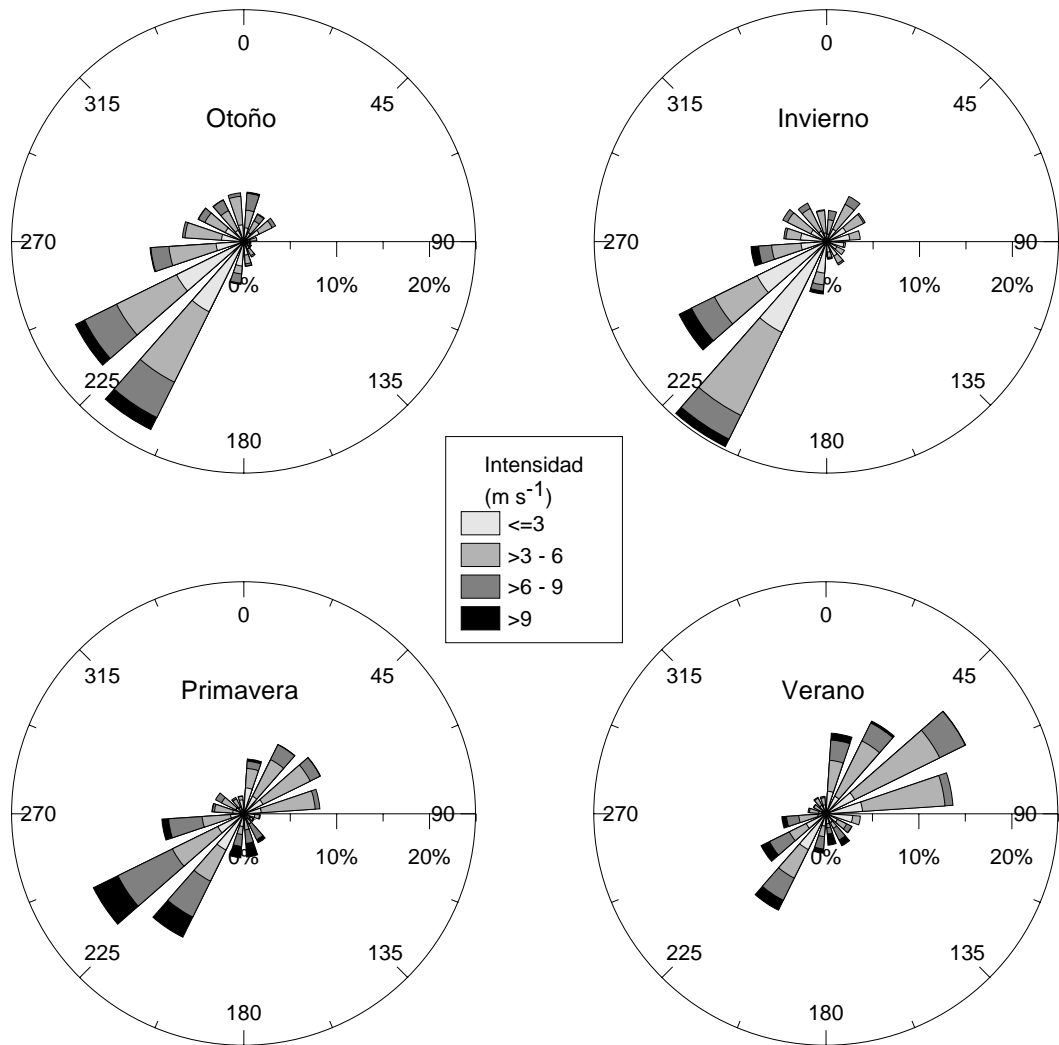


Figura 4-6. Rosas de los vientos para las diferentes estaciones del año, según los datos horarios registrados en la estación meteorológica del CENPAT, en Puerto Madryn. La ubicación de las barras radiales indica el cuadrante de origen del viento. El largo de las barras representa la frecuencia relativa de los vientos provenientes de cada cuadrante y la intensidad del gris representa las proporciones de diferentes rangos de intensidad.

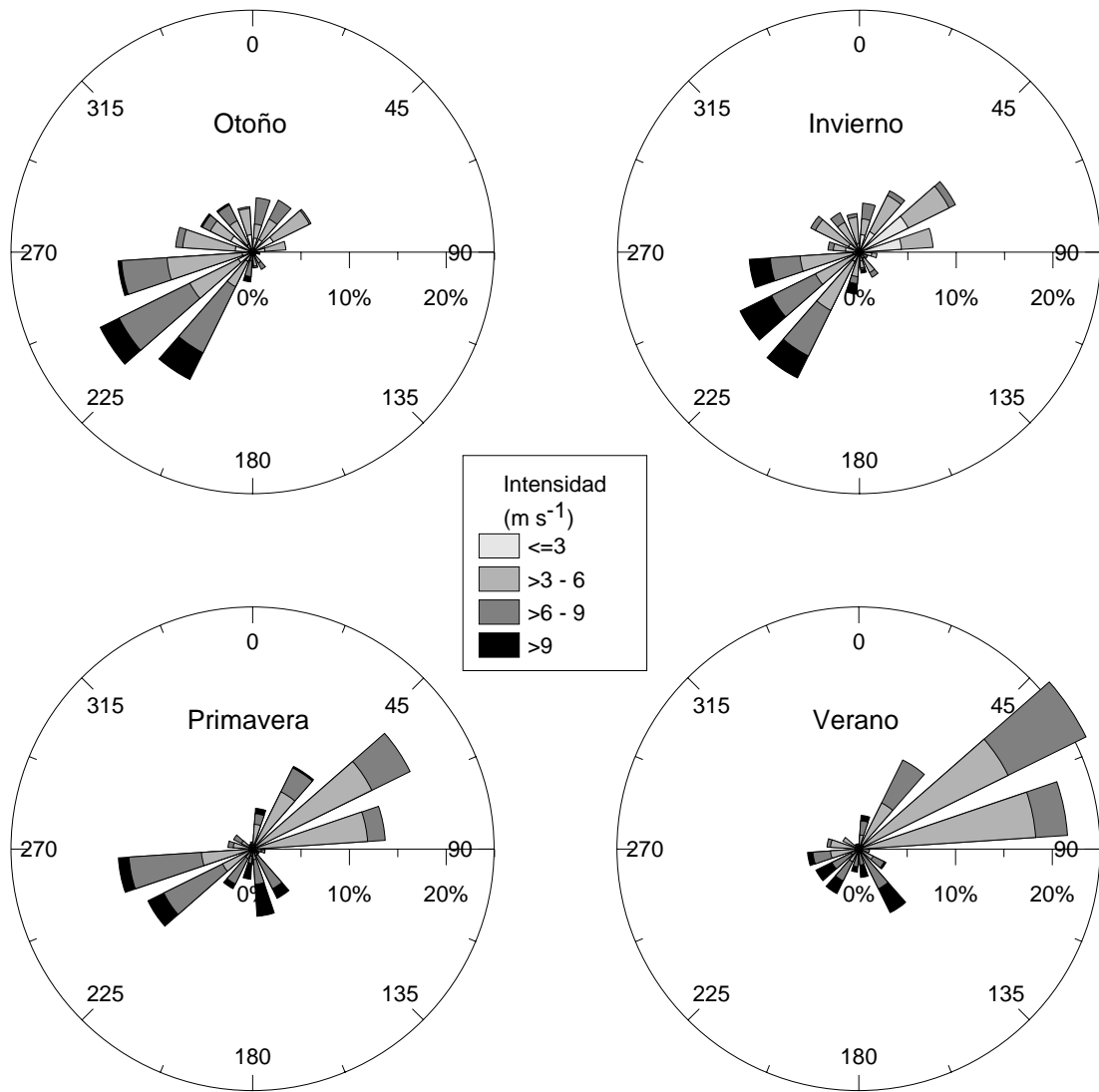


Figura 4.7. Rosas de los vientos para las diferentes estaciones del año, calculadas sólo con los datos horarios comprendidos entre las 12 y las 18 horas de cada día. La ubicación de las barras radiales indica el cuadrante de origen del viento. El largo de las barras representa la frecuencia relativa de los vientos provenientes de cada cuadrante y la intensidad del gris representa las proporciones de diferentes rangos de intensidad.

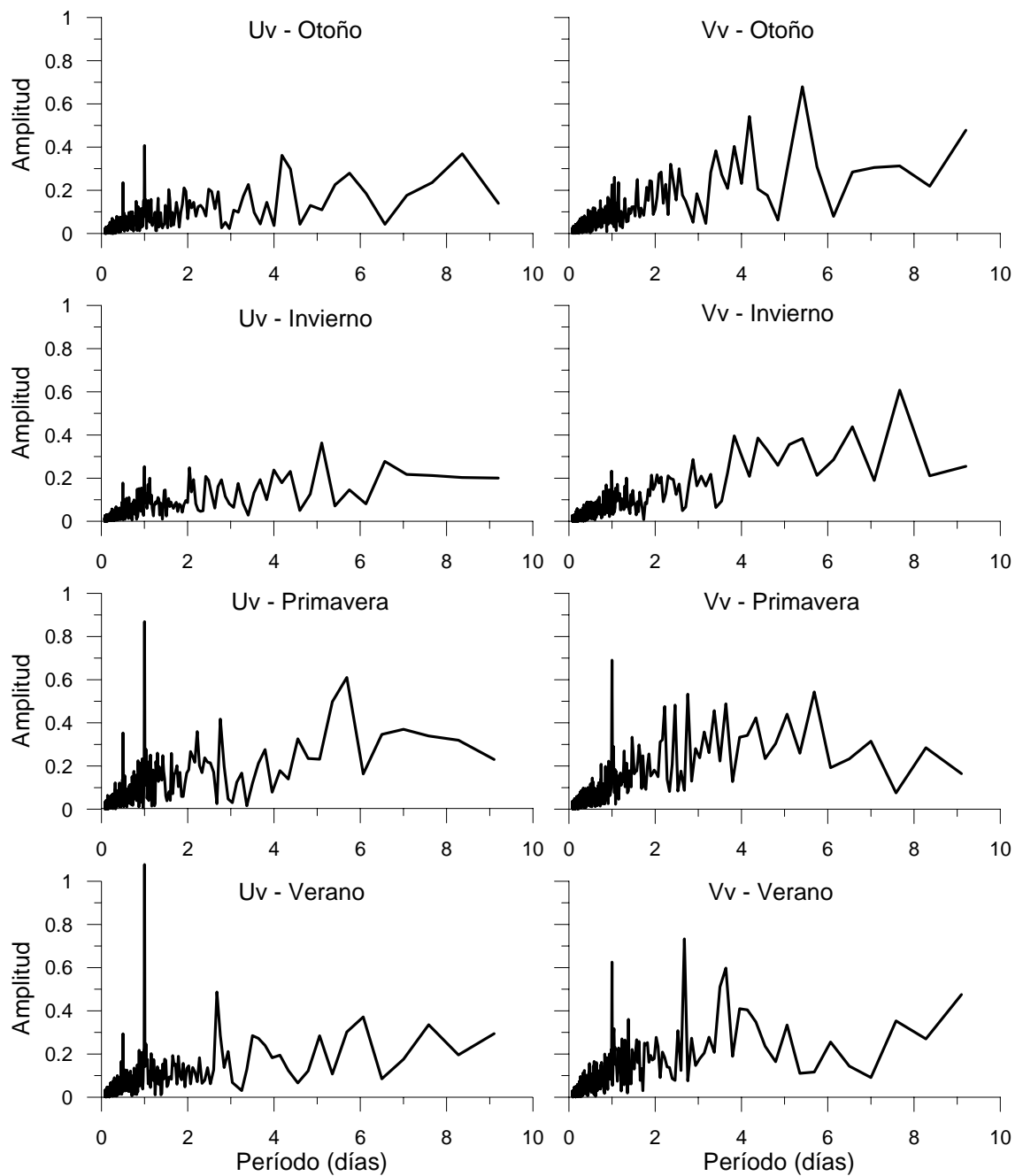


Figura 4-8. Periodogramas de las componentes zonal (Uv, dirección este-oeste) y meridional (Vv, dirección norte-sur) del viento. En el eje x se representan los diferentes periodos que componen la serie temporal, en la ordenada se representa la amplitud relativa de los mismos.



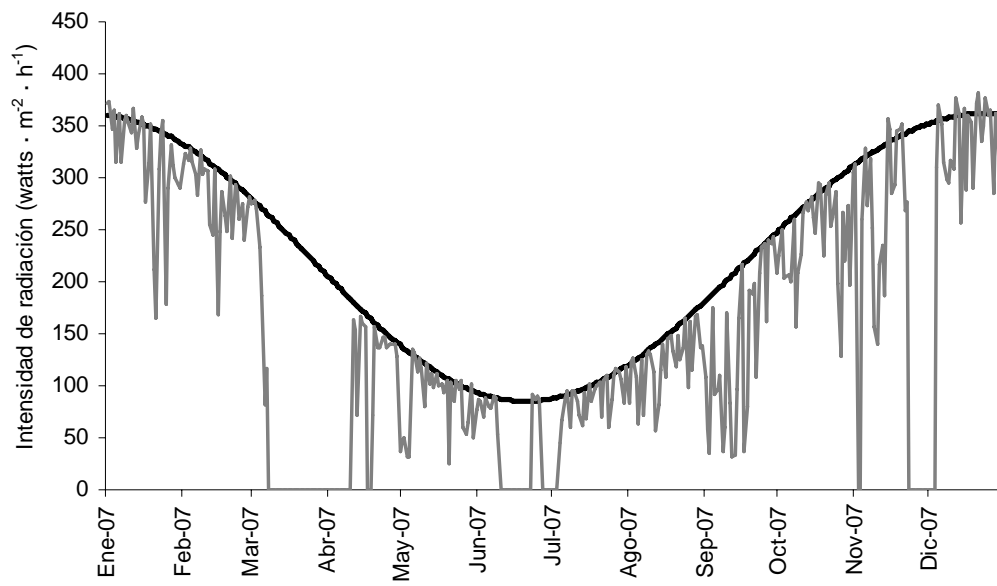


Figura 4-9. Promedio diario de la intensidad de radiación solar horaria incidente en Puerto Madryn. La línea negra representa los valores predichos por un modelo astronómico. La línea gris representa los valores medidos. Los valores iguales a cero representan períodos con mal funcionamiento del sensor.

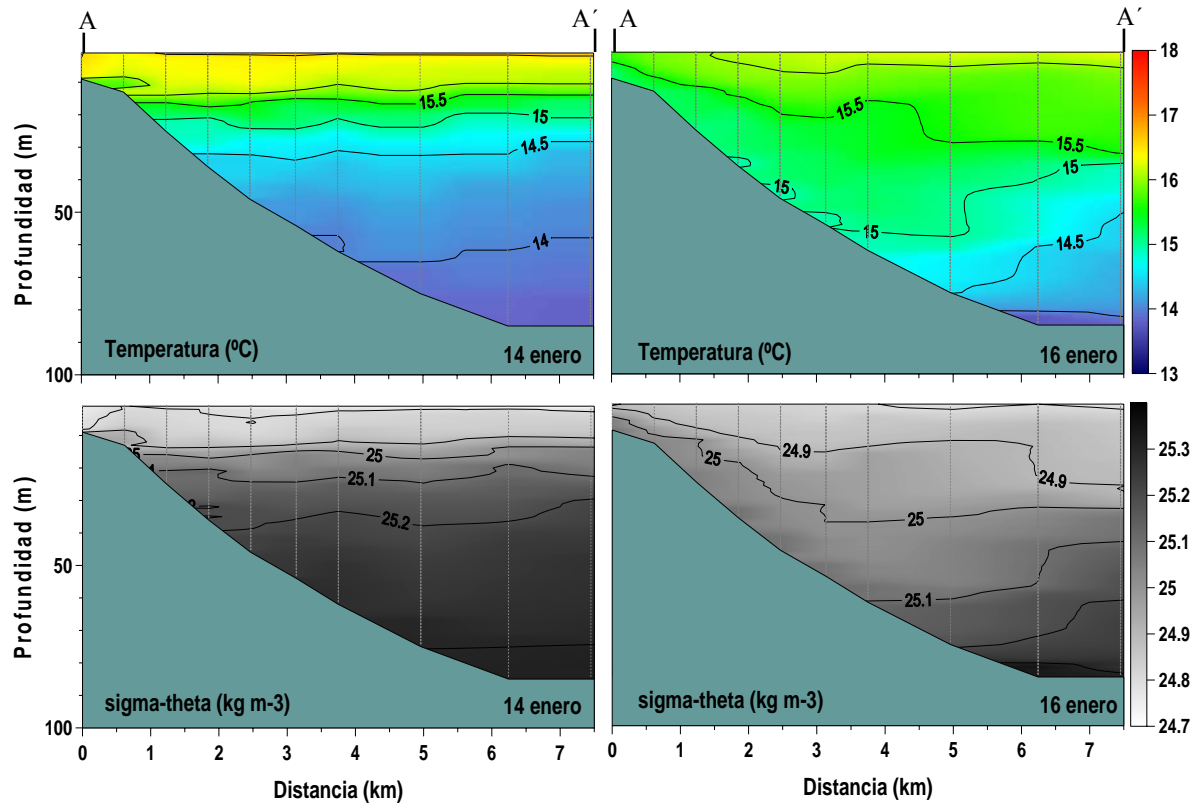


Figura 4-10. Estructura vertical, de temperatura (°C) y densidad (sigma-theta, kg · m<sup>-3</sup>), en la bahía Nueva el 14 y el 16 de enero de 2008. Sobre el eje x se representa la distancia desde la costa, sobre el eje y la profundidad. Las líneas punteadas grises representan los lugares de la transecta donde se realizaron perfiles de CTD.

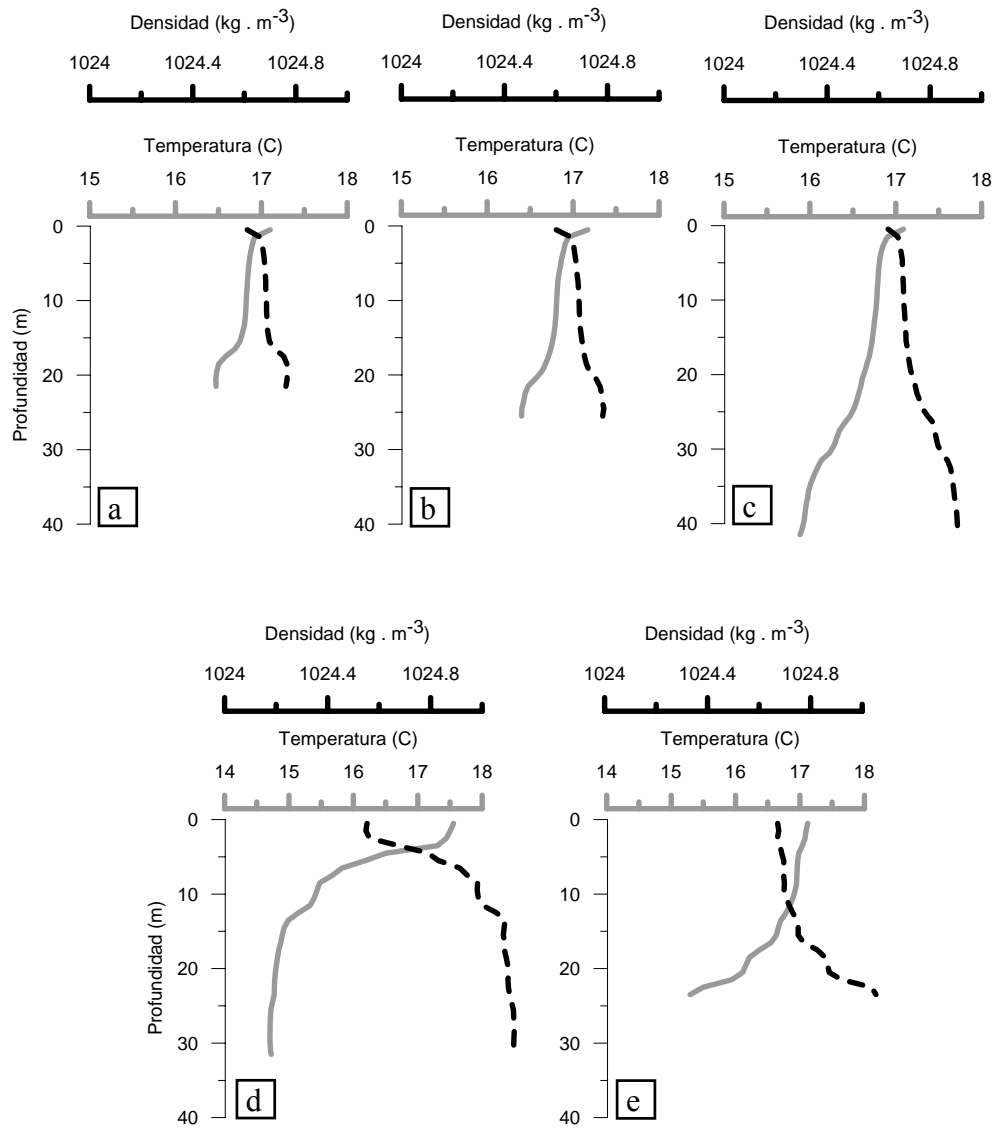


Figura 4-11. Perfiles de temperatura (línea gris) y densidad (línea punteada negra) en profundidad. a-c: perfiles realizados el 1 de febrero de 2005, d-e: perfiles realizados el 11 de enero de 2005.

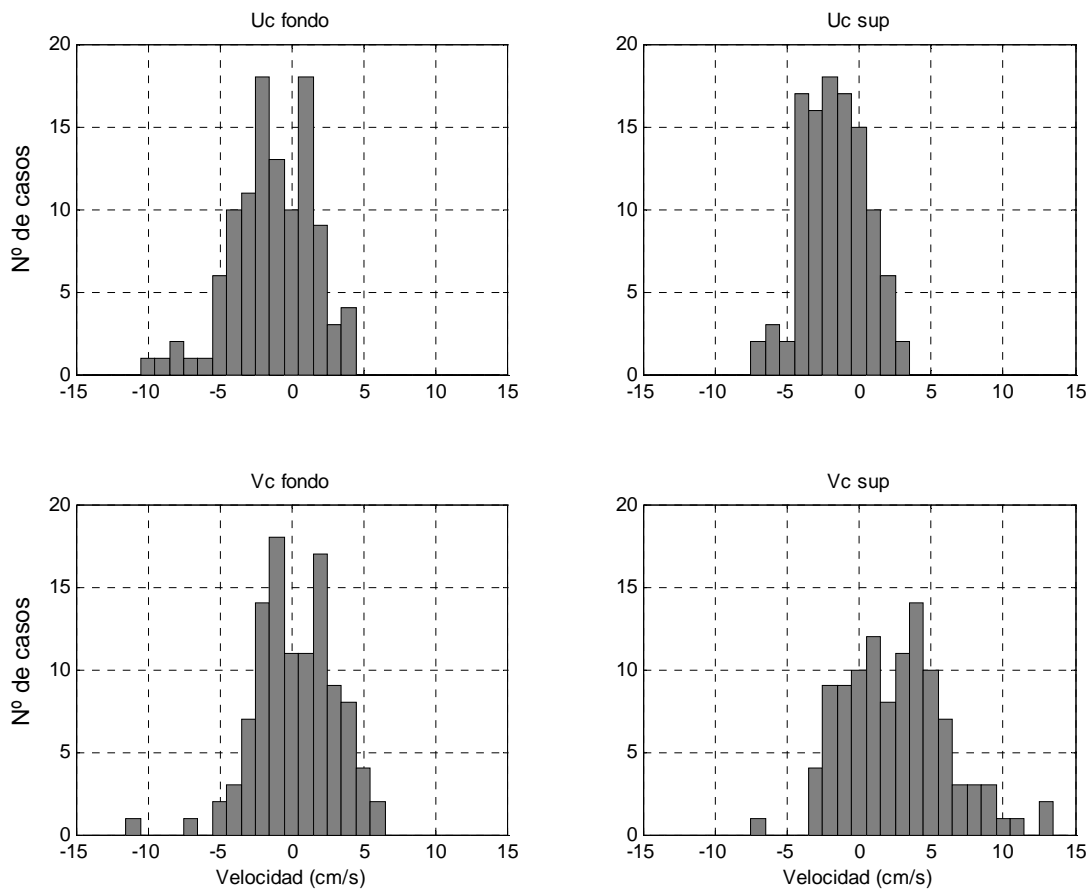


Figura 4-12. Distribución de frecuencia de intensidades de corriente en una capa profunda de la columna de agua (4 a 8 metros del fondo) y otra superficial (13 a 17 metros sobre el fondo). Uc representa la componente meridional (E-O) con los positivos hacia el este. Vc representa la componente zonal (N-S) con los positivos hacia el norte.

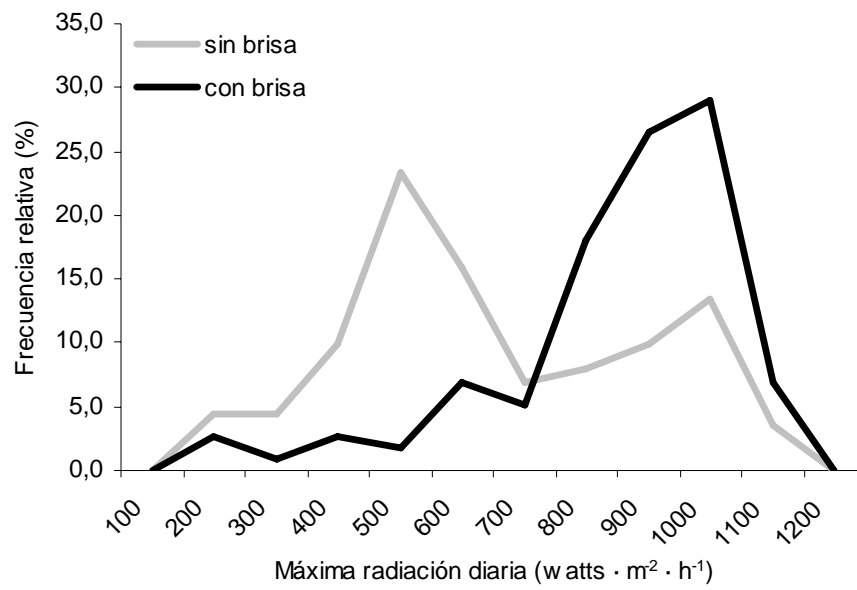


Figura 4-13 Distribución de frecuencias de intensidades máximas de radiación, en días con desarrollo de la brisa marina (línea negra) y en días sin desarrollo de la misma (línea gris).

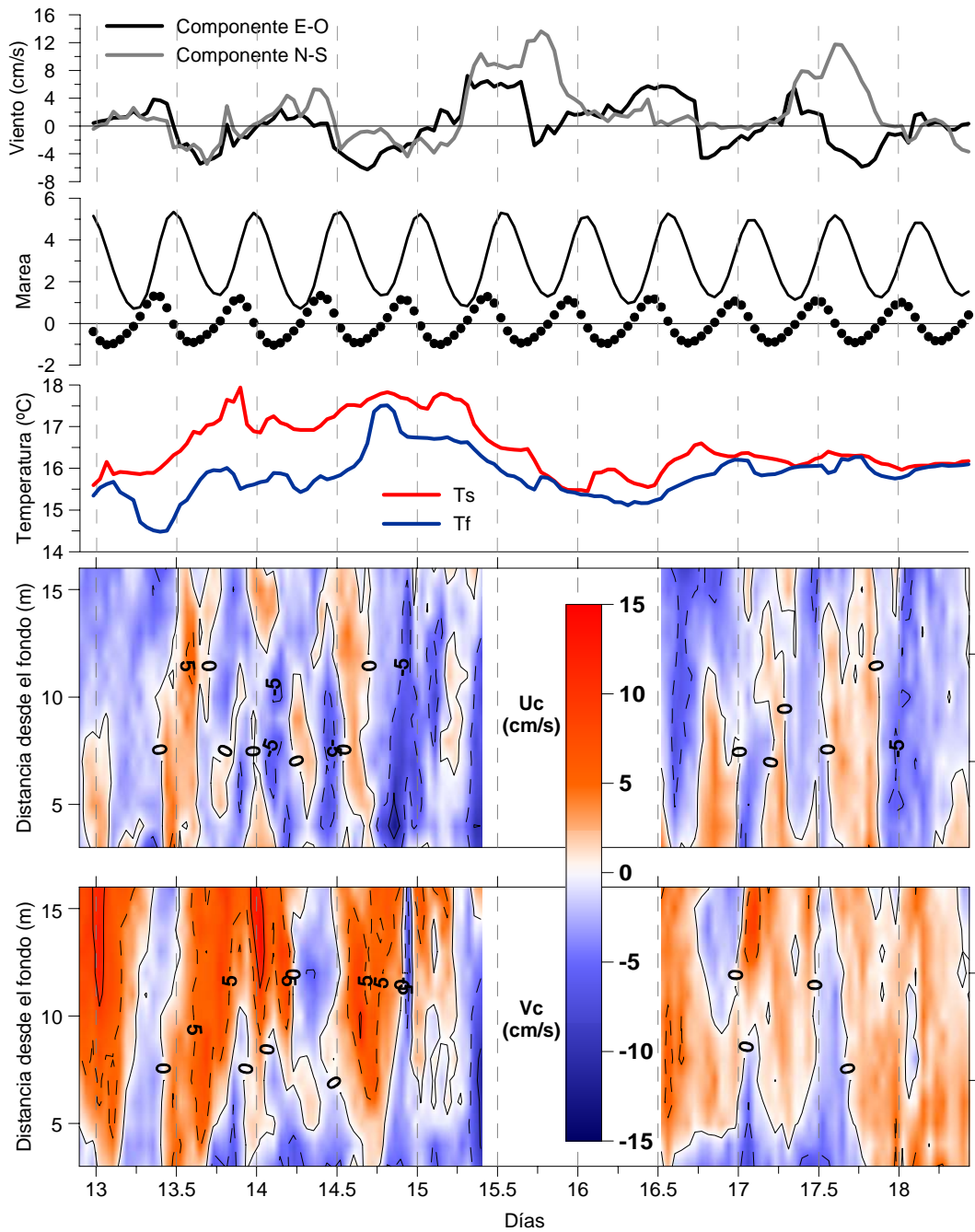


Figura 4-14. Diagrama de “Hovmoller” para las componentes  $U_c$  y  $V_c$  de la corriente en función del tiempo. Los colores rojo y azul representan corrientes (en cm/s) positivas y negativas de cada componente respectivamente (las líneas negras entre los colores representan corriente nula). Las líneas roja y azul representan la temperatura de la superficie y el fondo respectivamente. La línea negra representa la altura de la marea y la línea de puntos representa la intensidad horaria de la marea. Las líneas gris oscuro y gris claro representan las componentes  $U_v$  y  $V_v$  del viento.

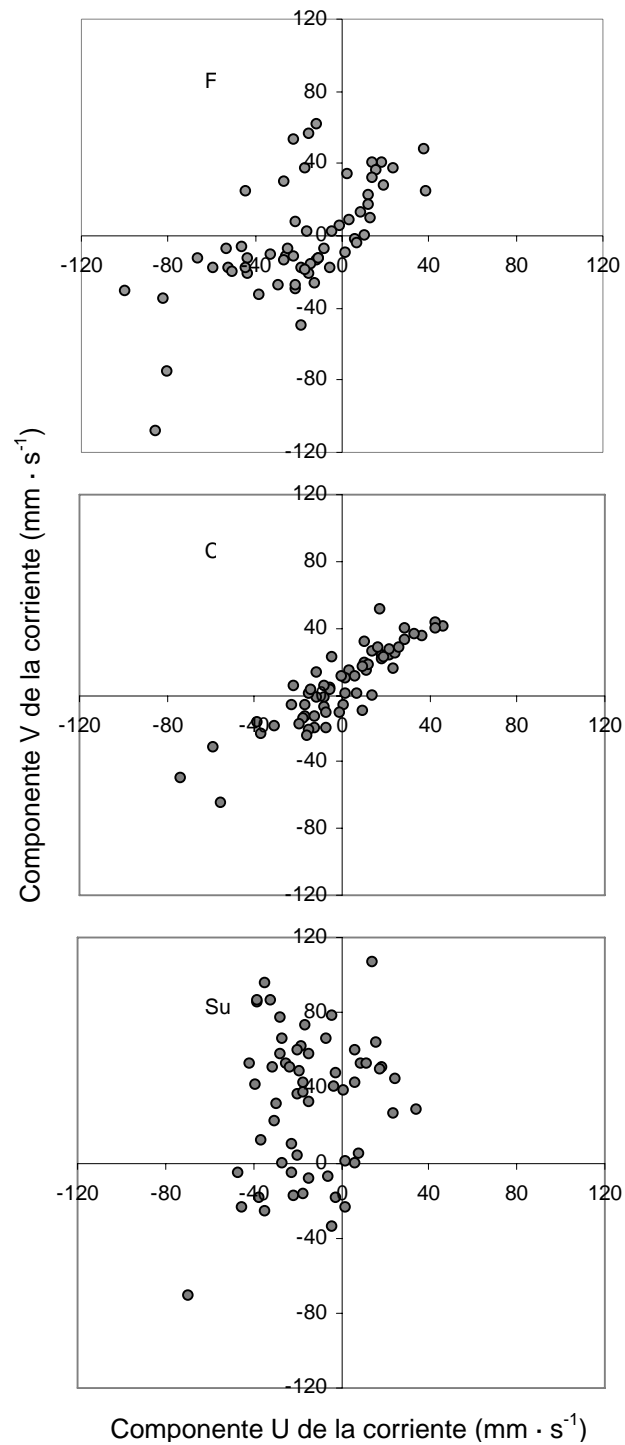


Figura 4-15. Relación entre ambos componentes de la corriente ( $U_c$  y  $V_c$ ) en las tres capas de la columna de agua para el período 13-15 de enero de 2008. F: fondo (4-7,99 m sobre el sedimento); C: parte central de la columna (8-12,99 m sobre el sedimento), Su: superficie (13-17 m sobre el sedimento)

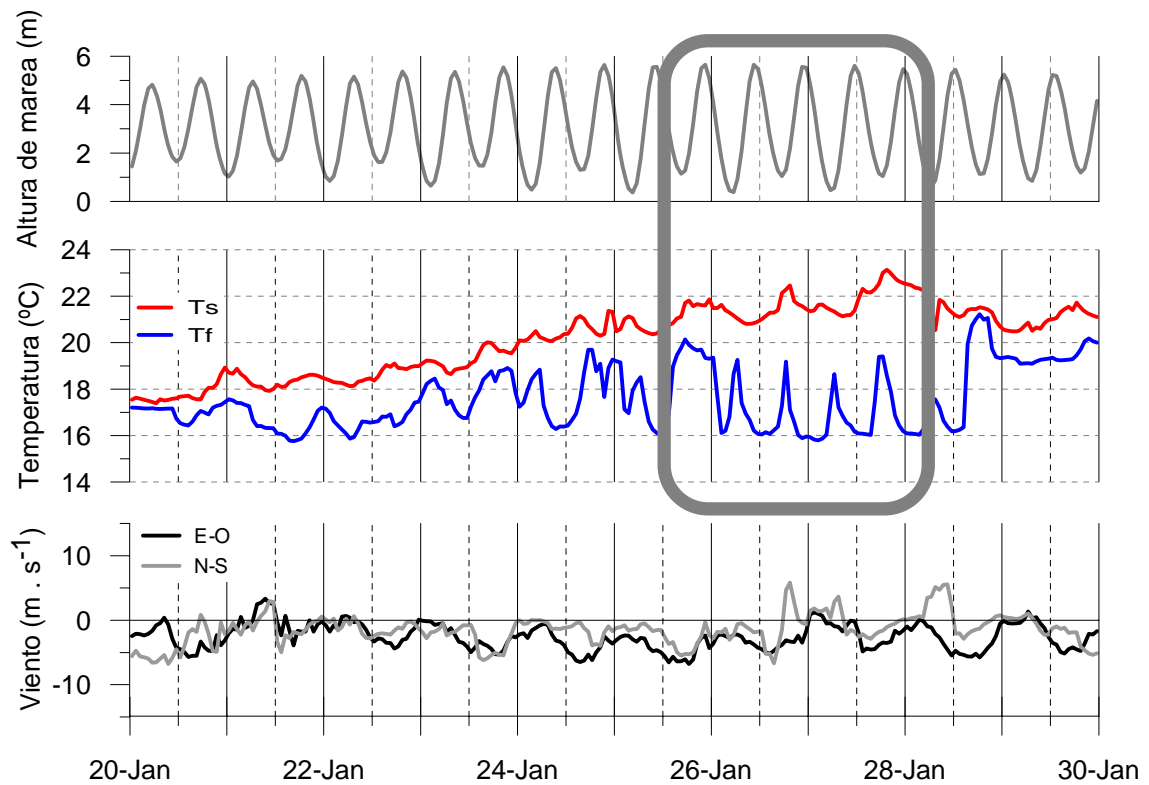


Figura 4.16. Altura de la marea, temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf), e intensidad del viento en sentidos E-O (Uv) y N-S (Vv) durante el período del 20 al 30 de enero de 2008. El recuadro gris encierra oscilaciones semidiurnas en la Tf asociadas a los momentos de marea mínima.



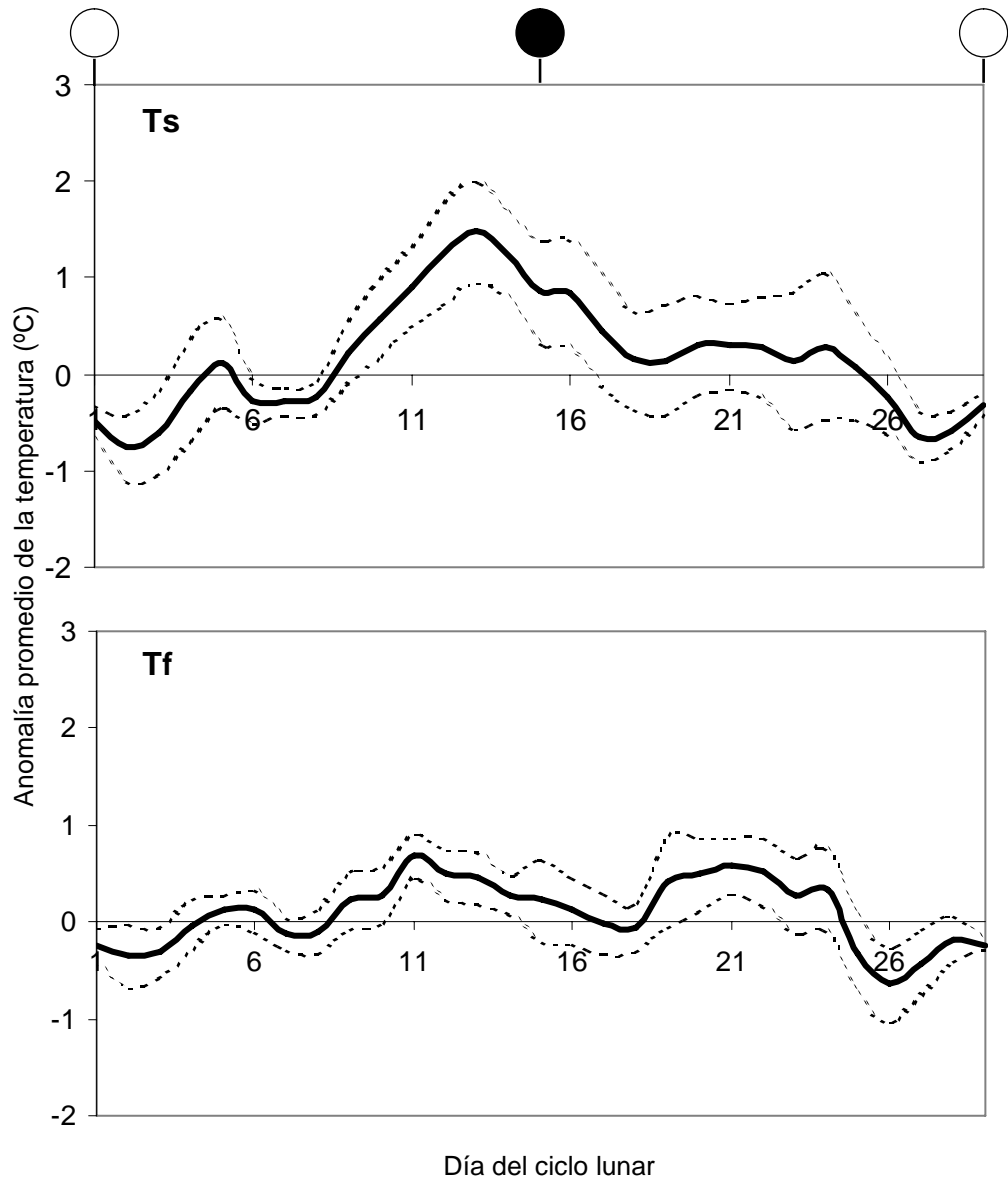


Figura 4-17. Anomalías (diferencia entre el promedio diario y la media móvil de 56 días) de la temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf respectivamente), respecto del día del ciclo lunar para el período primavera 2007 - verano 2008. El día 1 representa la luna llena. Las líneas de puntos representan el error estándar.

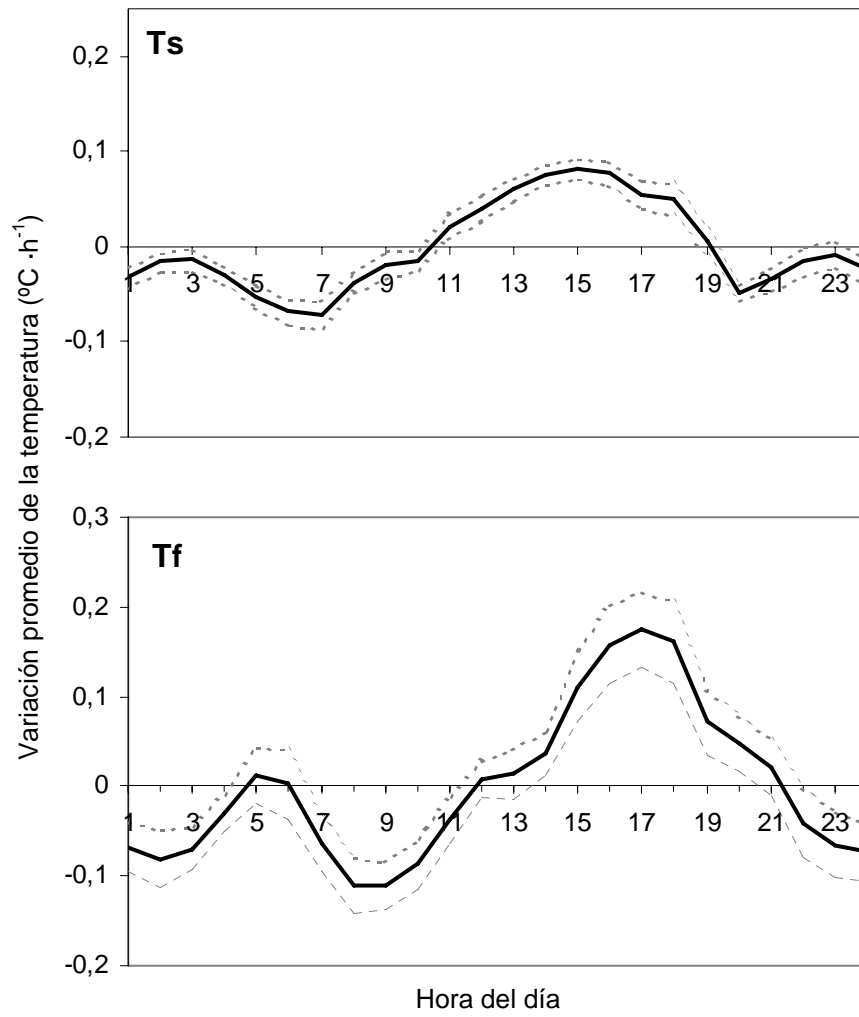


Figura 4.18. Promedio de la derivada horaria de la temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf respectivamente) en relación a la hora del día, para el período primavera 2007 - verano 2008. Las líneas punteadas representan el error estándar de los promedios.

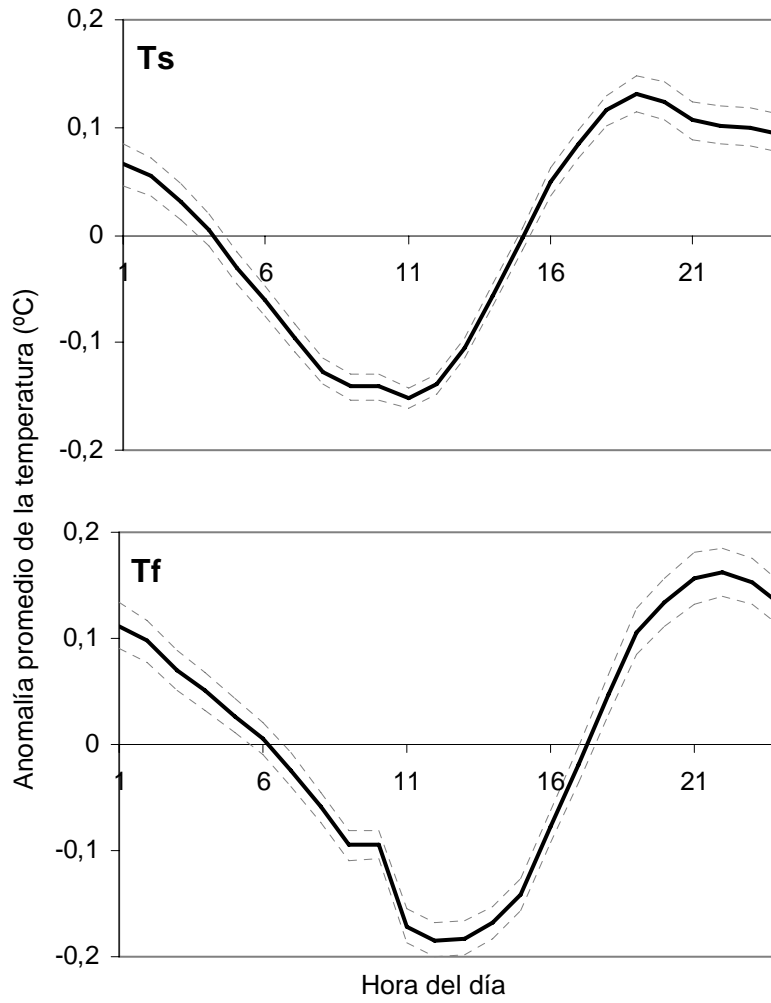


Figura 4-19. Anomalía promedio de la temperatura (diferencia entre la media horaria y la media diaria) de superficie y de fondo (Ts y Tf respectivamente) en relación con la hora del día para el periodo primavera 2007-verano 2008. Las líneas punteadas representan el error estándar.

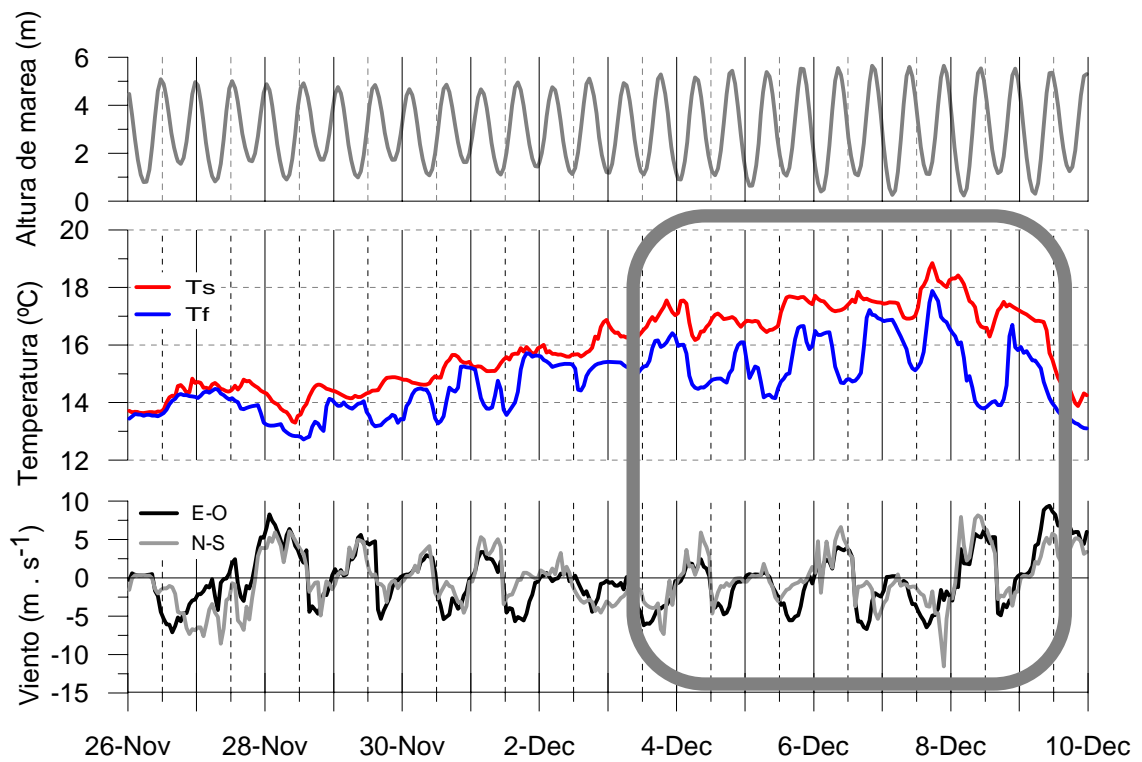


Figura 4-20. Altura de la marea, temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf), e intensidad del viento en sentidos E-O (Uv) y N-S (Vv) durante el periodo del 26 de noviembre al 10 de diciembre de 2006. El recuadro gris encierra grandes fluctuaciones diurnas en la temperatura de fondo y de superficie, asociadas al desarrollo de la brisa marina durante todo el periodo.

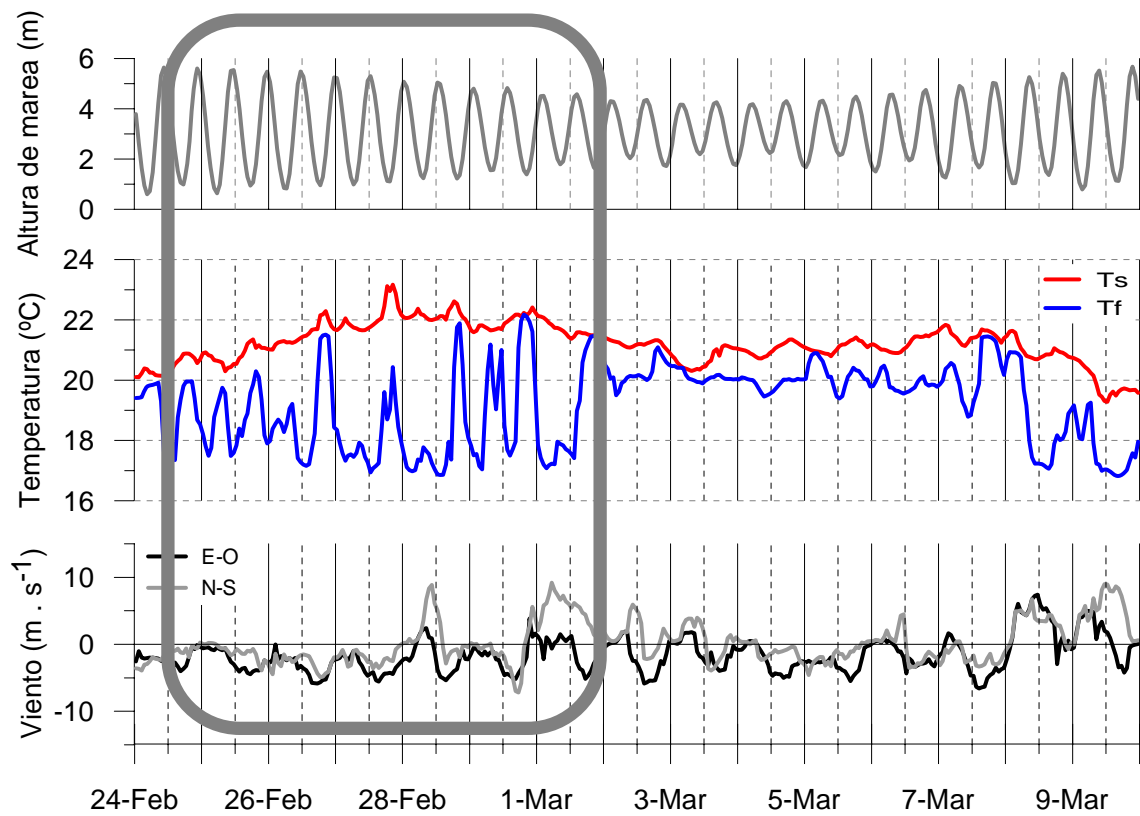


Figura 4-21. Altura de la marea, temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf), e intensidad del viento en sentidos E-O (Uv) y N-S (Vv) durante el periodo del 24 de febrero al 10 de marzo de 2008. El recuadro gris encierra grandes fluctuaciones semidiurnas y diurnas, asociadas a los momentos de marea mínima y al desarrollo de la brisa marina.

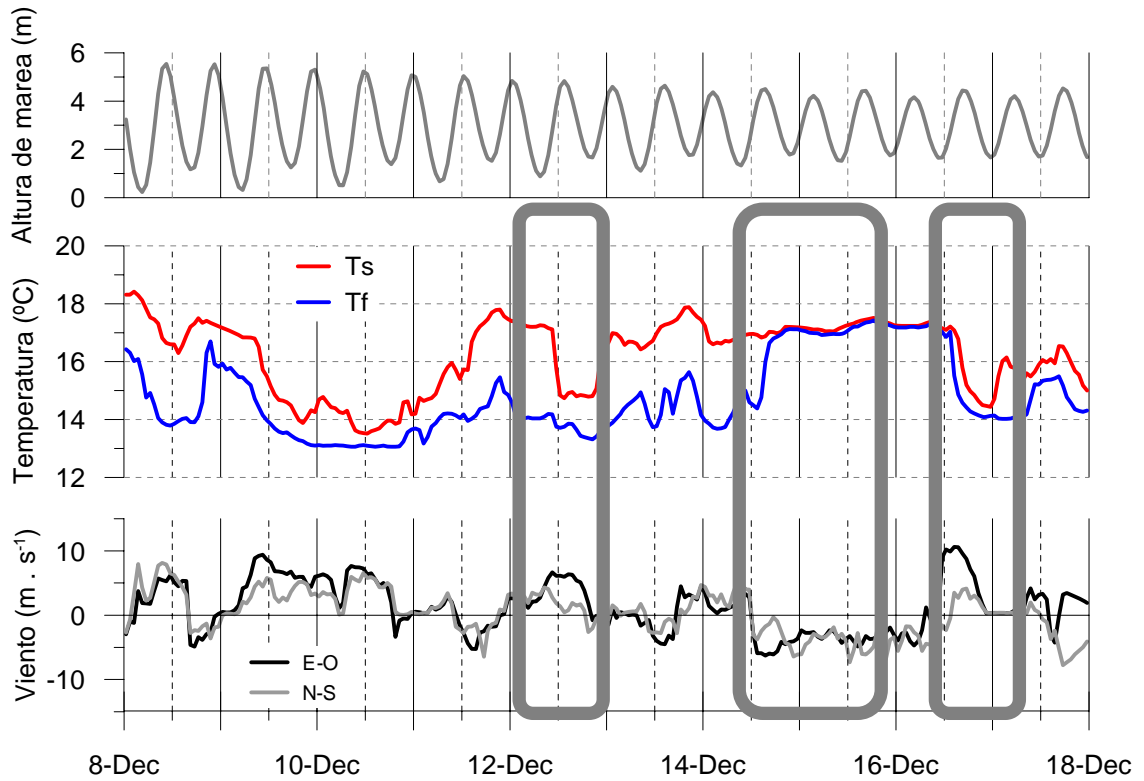


Figura 4-22. Altura de la marea, temperatura de superficie y de fondo (Ts y Tf), e intensidad del viento en sentidos E-O (Uv) y N-S (Vv) durante el período del 8 al 18 de diciembre de 2006. El primer recuadro encierra un descenso marcado de la temperatura de superficie (surgencia) como respuesta a vientos crecientes del cuadrante suroeste. El segundo recuadro encierra un aumento de más de 2 °C en la temperatura de fondo (hundimiento) como respuesta a vientos sostenidos del cuadrante noreste. El tercer recuadro encierra un descenso abrupto de unos 3 °C en la temperatura de fondo y de superficie como respuesta a intensos vientos del cuadrante suroeste.

# **CAPÍTULO V -- Relación de las variables ambientales con la distribución espaciotemporal de larvas y el asentamiento de megalopas y juveniles**

## **INTRODUCCIÓN**

Desde el inicio de su vida libre (al momento de la eclosión) hasta el asentamiento del último estadio, las larvas de decápodos permanecen en la columna de agua y, aunque tienen capacidad de natación, son generalmente transportadas por las corrientes. Durante este período, el comportamiento natatorio influye indirectamente en el transporte permitiendo la ubicación de los organismos en diferentes estratos de la columna de agua, pudiendo sincronizar estas migraciones con diferentes ciclos ambientales asociados a las corrientes (generalmente diarios y mareales) (Queiroga y Blanton, 2004). El transporte entonces está determinado por los patrones de corriente, variables en diferentes escalas espaciales (horizontales y verticales) y temporales, y el comportamiento de las larvas en relación con esos patrones. Además, otros parámetros biológicos como la supervivencia, la nutrición y una diversidad de respuestas comportamentales a estímulos ambientales (Young, 1995) interactúan con la física del mar determinando el éxito del transporte horizontal (Queiroga y Blanton, 2004).

El conocimiento acerca del transporte de las larvas desde su eclosión hasta el asentamiento constituye una herramienta fundamental para el diseño de estrategias de manejo y/o restauración de especies marinas. Para evaluar de manera directa el transporte es necesario conocer el origen, la trayectoria y el destino de las larvas, y simultáneamente los patrones de corriente que determinan esa trayectoria. La medición directa y simultánea de esas variables es prácticamente imposible, y por tanto el transporte larvario y la conectividad entre poblaciones -o subpoblaciones de una metapoblación- (Hanski y Gilpin, 1997) ha sido

estudiada mediante diferentes aproximaciones. Éstas pueden dividirse en dos etapas básicas: 1) la observación del transporte y 2) la explicación de los procesos biofísicos subyacentes a ese transporte. Una consecuencia de este análisis podría derivar en una tercer etapa de aproximación al transporte, que podría ser la que evalúa sus consecuencias en la estructura poblacional y su dinámica (Cowen y Sponaugle, 2009).

Seguir una larva para conocer su trayectoria durante el transporte es una tarea logísticamente compleja. Durante muchos años, el potencial de dispersión fue estimado básicamente por la evidencia de larvas de especies costeras en aguas alejadas de la costa (Scheltema, 1986). Posteriormente se han estimado distancias y trayectorias del transporte larvario basándose en modelos oceanográficos (Aiken *et al.*, 2007; Cowen *et al.*, 2006). En los últimos años se han desarrollado una diversidad de técnicas moleculares y geoquímicas que permiten asociar larvas o juveniles con sus orígenes (geográficos) ya sea por algunas características del ambiente que dejan su marca en los individuos o por características genéticas de la población (o subpoblación) de origen (revisión de Cowen y Sponaugle, 2009). Si se considera el pequeño tamaño y la gran mortalidad de las larvas, las técnicas de marcado y recaptura de larvas parecen logísticamente complejas. Aún así se han realizado algunos intentos exitosos en peces, marcando hembras en vitelogénesis con isótopos estables que son transferidos al vitelo y luego a las larvas (Thorrold *et al.*, 2006). Adaptaciones de esta técnica podrían ser aplicadas en decápodos.

La densidad de las diferentes fases del ciclo de vida de los decápodos -particularmente larvas y reclutas- es altamente variable en diferentes escalas espaciales y temporales. Predecir y de alguna manera manipular esta variabilidad es un objetivo central de las acciones de manejo. La comprensión de los procesos biológicos y físicos que modelan el transporte y la conectividad permiten interpretar los patrones de variabilidad aparentemente estocásticos (Cowen y Sponaugle, 2009). Los procesos físicos que afectan al transporte se resumen



básicamente en aspectos de oceanografía física de los diferentes ambientes, es decir, en el conocimiento de la circulación del agua de mar y sus forzantes en diferentes escalas espaciales y temporales. Este conocimiento es vasto en escalas espaciales y temporales amplias (órdenes de magnitud mayores a cientos de kilómetros y semanas o meses respectivamente) y en ambientes abiertos y oceánicos, y disminuye en escalas espacio-temporales menores y en ambientes costeros (Cowen y Sponaugle, 2009).

En crustáceos decápodos, el registro de series temporales de abundancia de larvas o de reclutamiento de megalopas y juveniles permite identificar procesos biofísicos transportadores de larvas, es decir aspectos biológicos como el comportamiento, asociados a patrones específicos de circulación que resultan en una mecánica de transporte (Forward y Tankersley, 2001). Estas series permiten proponer hipótesis y formular preguntas acerca de los procesos que originan sus fluctuaciones (Pineda, 2000). Para contrastar esas hipótesis es posible evaluar las relaciones entre la abundancia de larvas o el reclutamiento, y variables ambientales indicadoras de la circulación (como la corriente o la temperatura en ciertos casos) o los forzantes de dicha circulación (como por ejemplo el viento y la marea) (Natunewicz et al., 2001; Queiroga et al., 2006).

En el presente estudio se registraron series temporales de: 1) densidad de larvas durante un período de 7 días, tomando muestras de plancton cada medio día aproximadamente (Capítulo II), 2) asentamiento de megalopas durante dos períodos de aproximadamente 8 meses (integrando el asentamiento cada dos días; Capítulo III); y 3) variables indicadoras de la dinámica costera (corriente y temperatura del agua) y algunos de sus forzantes (viento, marea, radiación y fase lunar; Capítulo IV), que podían afectar la distribución de larvas y su asentamiento. La totalidad de la información fue registrada en el área costera oeste del golfo Nuevo. Sobre la base de la información oceanográfica y meteorológica, en este capítulo se

formulan hipótesis acerca de mecanismos costeros potencialmente transportadores de larvas y se contrastan dichas hipótesis con la información biológica disponible (Capítulos II y III).

Se identificaron cuatro procesos oceanográficos costeros asociados a diferentes forzantes que podrían funcionar como transportadores de larvas hacia la costa. Las surgencias costeras de aguas profundas y los hundimientos de agua superficial constituyen procesos físicos ampliamente estudiados (Pond y Pickard, 1978) que pueden ocurrir en diferentes escalas geográficas y temporales. Estos fenómenos pueden transportar larvas hacia la costa, tanto durante su generación como durante su relajación (Shanks y Brink, 2005; Queiroga et al., 2006). Las ondas internas también constituyen procesos oceanográficos bien estudiados (Gill, 1982) que pueden ocurrir en diferentes escalas y estar relacionadas a diferentes forzantes. Cierta tipo de ondas internas pueden ser importantes en el transporte costero de larvas planctónicas. Las ondas internas forzadas por la marea pueden ser no lineales (romper) en ciertas circunstancias (generalmente durante las mareas de mayor amplitud) y generar un transporte neto de larvas hacia la costa (Shanks 1983, 1988; Pineda, 1991). Las ondas internas pueden ser también generadas por los vientos costeros (brisa marina y brisa de tierra), y han sido descritas recientemente (Lerczack et al., 2001). Tanto la brisa marina (Tapia et al., 2004), como las ondas internas que aquella puede generar tendrían la capacidad de transportar larvas por mecanismos similares a los de las ondas internas de marea, aunque este potencial no ha sido extensivamente explorado todavía (Cudaback y McPee-Shaw, *in press*).

### ***Objetivos***

Describir la relación entre las variables oceanográficas (y sus forzantes meteorológicos) y las variables biológicas registradas (densidad de los estadios larvarios y asentamiento de megalopas/juveniles en escala espaciotemporal).

Evaluar estadísticamente relaciones entre variables indicadoras de los procesos costeros descritos anteriormente (surgencias, hundimientos, ondas internas de marea y ondas internas de brisa), y la intensidad del asentamiento de megalopas de cangrejos braquiuros y anomuros en la zona costera.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Origen de los datos*

Se dispuso de series temporales de variables biológicas (asentamiento de megalopas sobre sustratos artificiales y concentración de larvas en la columna de agua) y de variables ambientales (corriente y temperatura del agua de mar, altura de la marea, intensidad y dirección del viento y fase lunar). La información sobre el asentamiento de megalopas abarca los períodos comprendidos entre el 14 de septiembre de 2005 y el 21 de abril de 2006 y entre el 23 de septiembre de 2006 y el 27 de marzo de 2007. Cada muestra de la serie integra el asentamiento durante períodos que varían entre 2 y 4 días (Capítulo III). Se contó con una serie temporal adicional de datos de densidad larvaria y asentamiento de megalopas con resolución aproximada de 0.5 días para las muestras de plancton y de 1 día para las muestras de asentamiento (Capítulo II). Las series temporales de variables ambientales han sido detalladamente descritas y analizadas en el Capítulo IV y pueden clasificarse en dos grupos:

1) Variables oceanográficas indicadoras de la dinámica costera. Entre el 12 y el 18 de enero de 2008 se registró la corriente en diferentes estratos de la columna de agua en el extremo del muelle Luis Piedrabuena (MLP). Los registros fueron tomados con frecuencia horaria y resolución espacial de 1 m (promedio de la corriente en cada metro de la columna de agua). La temperatura del agua a 0,5 m del fondo y en la superficie fue registrada con frecuencia de 5 minutos y precisión de 0,01 °C, entre noviembre de 2006 y abril de 2008. En

el presente capítulo se utilizan los períodos entre el 3 de noviembre de 2006 y el 31 de marzo de 2007, y entre el 11 y el 19 de enero de 2008.

2) Variables meteorológicas forzantes de las corrientes. La intensidad y dirección del viento fue registrada con frecuencia horaria en la estación meteorológica del Centro Nacional Patagónico, durante todos los períodos con datos biológicos (a excepción del período entre el 8 de enero y el 21 de marzo de 2007). La altura de la marea y la fase lunar fueron obtenidas de las predicciones del programa WXTide32 versión 4.7 (<http://www.wxtide32.com/>) con frecuencia cada media hora y durante todos los períodos con datos biológicos.

### *Análisis*

La relación entre las variables biológicas (asentamiento de megalopas y densidad de larvas) y las diferentes variables ambientales registradas en el período del 11 al 18 de enero de 2008 fue analizada gráficamente. Las variables oceanográficas (corriente, temperatura del agua y altura de la marea) fueron graficadas sin modificar y con la mejor resolución temporal disponible. Cada registro de viento (vector viento definido por la dirección en grados e intensidad en  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) fue transformado en sus componentes este-oeste (U) y norte-sur (V), consideradas como las direcciones perpendicular y paralela a la costa respectivamente. Los valores positivos corresponden a los vientos provenientes del oeste y del sur respectivamente (Capítulo IV). Para el análisis gráfico y con las componentes del viento (U y V) se generaron dos variables nuevas,  $U_{sv}$  y  $V_{sv}$ , que son proporcionales a la tensión del viento sobre la superficie del agua (*wind stress*). Éstas se calcularon multiplicando el valor de cada componente por la intensidad del vector viento. Los valores de asentamiento y densidad de larvas fueron graficados en escala logarítmica cuando fue necesario observar variaciones de muy diferente magnitud.

La relación entre el asentamiento de megalopas y las diferentes variables ambientales registradas en el período entre el 14 de septiembre de 2005 y el 21 de abril de 2006 y entre el 23 de septiembre de 2006 y el 27 de marzo de 2007 fue analizada gráficamente y estadísticamente. La temperatura y el viento fueron graficados y analizados de la misma manera que en el caso anterior. La altura de la marea (que varía con un ciclo completo cada 12,4 h) pierde importancia respecto de la amplitud, que varía en ciclos de sicigia y cuadratura con períodos de aproximadamente 29 días. Consecuentemente se calculó la amplitud en todos los momentos de la serie temporal como la diferencia de altura entre la pleamar y la bajamar consecutivas más cercanas, y luego se calculó la media móvil de esta diferencia en un período de 24 h manteniendo la frecuencia de la serie original (media hora). En este caso, se graficaron dos variables adicionales: la fase lunar (indicando los días de luna nueva y de luna llena solamente) y la cantidad de días en los que se desarrolló la brisa marina durante los cinco días anteriores al recambio de los colectores. La autocorrelación y la periodicidad de las fluctuaciones en la intensidad del asentamiento de megalopas fueron analizadas mediante diagramas de autocorrelación y periodogramas para cada especie y en cada temporada. Estos análisis suponen la misma frecuencia de muestreo en toda la serie, por lo tanto son considerados exploratorios.

Para analizar estadísticamente la relación entre el asentamiento de megalopas y las variables ambientales fue necesario transformar estas últimas de manera de igualar la frecuencia de las observaciones. Esto es tener un valor de cada variable ambiental por cada valor de asentamiento. Además, fue necesario generar nuevas variables derivadas de las variables registradas, que tuvieran información acerca de los procesos costeros de interés. Se tomó como base la temperatura del agua en la superficie y en el fondo ( $T_s$  y  $T_f$  respectivamente) y se generaron dos nuevas variables para cada estrato:

- 1) Variación promedio: se calculó la temperatura promedio en superficie y en fondo para cada período de asentamiento de megalopas (el período entre la colocación y la extracción de los colectores del agua, generalmente dos y en algunos casos tres o cuatro días) y luego se le restó el valor del período anterior. Se espera que los valores negativos de esta variable en superficie se correspondan con períodos de surgencia y que valores positivos altos de esta variable en el fondo se correspondan con períodos de *downwelling*.
- 2) Variación horaria promedio: para cada registro de  $T_s$  y  $T_f$  se calculó la diferencia entre el valor siguiente y el valor anterior y se dividió por dos, generando una variable representativa de la tasa horaria de cambio de la temperatura en cada momento. Luego, el valor absoluto de estas variables fue promediado en cada período de asentamiento. Los valores altos de estas variables denotan grandes fluctuaciones de temperatura que se espera que se correspondan con períodos de gran estratificación térmica y ondas internas de gran intensidad.

Los datos de intensidad y dirección del viento fueron transformados como se indicó anteriormente. Las nuevas variables  $U_{sv}$  y  $V_{sv}$ , (proporcionales a la tensión del viento sobre la superficie del agua en los sentidos este-oeste y norte-sur respectivamente) fueron promediadas durante cada período de asentamiento. Los días en que se desarrolló la brisa marina fueron identificados gráficamente (Capítulo IV). Con esta información se generaron dos variables nuevas: el promedio de días con brisa durante el período de asentamiento y la cantidad de días consecutivos con brisa hasta el primer día del período de asentamiento. La amplitud de la marea se calculó según lo detallado anteriormente. Para transformar la fase lunar en una variable numérica se asignó un valor de 1 al periodo entre el día posterior a la luna llena y cuarto menguante, un valor de 2 entre el día posterior al cuarto menguante y la

luna nueva, 3 entre el día posterior a la luna nueva y cuarto creciente y 4 entre el día posterior al cuarto creciente y la luna llena. Para evaluar gráficamente la asociación entre las variables oceanográficas y meteorológicas y el asentamiento, se realizaron gráficos de dispersión de estas variables en relación a los datos de asentamiento (megalopas por colector) de cada una de las especies asentadas.

Todas las variables continuas (oceanográficas y meteorológicas) fueron transformadas en categóricas para ser incluidas en un análisis de la varianza (ANOVA) para la comparación de medias. No se realizó un análisis de tipo regresivo debido a que el objetivo de este trabajo no fue encontrar relaciones funcionales entre variables predictoras (variables oceanográficas y meteorológicas) y el asentamiento, sino identificar potenciales diferencias del asentamiento medio en diferentes niveles de las variables estudiadas que podrían causar (en el caso de los forzantes meteorológicos) o indicar (en el caso de las variables oceanográficas) la ocurrencia de ciertos procesos costeros que afectan el transporte de larvas y el asentamiento de megalopas. El rango de variación observado en cada variable fue dividido en diferente cantidad de niveles (entre 2 y 5) según su relación con la dinámica costera. El incremento promedio de la temperatura fue dividido en dos niveles arbitrarios. Los valores de  $T_s$  mayores y menores que  $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (los valores negativos posiblemente asociados a fenómenos de surgencia) y los valores de  $T_f$  mayores y menores que  $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (los valores positivos posiblemente asociados a fenómenos de hundimiento). La variación horaria promedio de la temperatura fue dividida en cuatro niveles,  $< 0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ , entre  $0,1$  y  $0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ , entre  $0,2$  y  $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $> 0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . La tensión del viento en sus dos componentes ( $U_{sv}$  y  $V_{sv}$ ), fue dividida en cinco niveles,  $< -22,5$ , entre  $-22,5$  y  $-7,6$ , entre  $-7,5$  y  $7,4$ , entre  $7,5$  y  $22,5$  y  $> 22,5$ . El promedio de brisa fue dividido en tres niveles,  $\leq 0,33$ , entre  $0,34$  y  $0,67$  y entre  $0,68$  y  $1$ . La cantidad de brisas marinas acumuladas fue dividida en tres niveles,  $\leq 2$ , entre  $3$  y  $5$  inclusive, y  $\geq 6$ . La

amplitud de marea fue dividida en cuatro niveles,  $\leq 3$  m, entre 3,01 y 4 m, entre 4,01 y 5 m y  $> 5$  m.

Los análisis fueron realizados sobre cada especie por separado debido a que la estacionalidad del asentamiento de cada especie es diferente. Dados los objetivos del análisis, no sería correcto incluir los períodos en donde el asentamiento específico es nulo por su estacionalidad (durante esos períodos el asentamiento nulo no es causado por los factores ambientales evaluados). Por consiguiente sólo se incluyeron en los análisis los períodos en los que el asentamiento acumulado porcentual fue superior al 5 % e inferior al 95 %. El tiempo fue incluido en el análisis como dos nuevas variables categóricas. Una de ellas para identificar la temporada (tomando valores diferentes para los datos de la temporada 2005-2006 y 2006-2007) y la otra para identificar el período dentro de cada temporada (tomando valores diferentes para los tercios inicial, medio y final del cada temporada de asentamiento).

Los datos de asentamiento (megalopas por colector en cada período) fueron transformados calculando

$$X' = \sqrt{X + \frac{3}{8}}$$

para aproximar a una distribución normal y homogeneizar la varianza (Anscombe, 1948). Los datos transformados no cumplieron los supuestos del ANOVA (normalidad, analizada mediante un test de Kolmogorov-Smirnov y homogeneidad de varianza, analizada mediante un test de Bartlett), por lo que se utilizó un test de Kruskal-Wallis (ANOVA no paramétrico de un factor) (Daniel, 1990) para comparar el asentamiento de las diferentes especies, en relación a cada variable meteorológica y oceanográfica.



## RESULTADOS

La fluctuación de la concentración de larvas de las diferentes especies/estadios durante el período 11-19 de enero de 2008 (Capítulo II, muestras por bombeo en el Muelle Luis Piedrabuena), muestra una tendencia general similar para todas ellas (Figura 5·1) (las correlaciones entre las series de datos de las diferentes especies/estadios son todas positivas tanto en la superficie como en el fondo, Tabla 2·2). Los dos momentos de bajas concentraciones se correspondieron con períodos con temperaturas bajas del mar registradas en el mismo sitio de muestreo tanto en la superficie (Ts) como en el fondo (Tf). La corriente en el sentido este-oeste parece mostrar una asociación con la marea (Capítulo IV) aunque no con las variaciones en la temperatura. En el período con mayor frecuencia de muestreos, similar a la de los ciclos mareales (días 17 y 18) la densidad de larvas no parece haber estado afectada en ningún momento por la altura de la marea. Los períodos de abundancia de estadios iniciales y de megalopas en el plancton fueron relativamente similares. No obstante, la característica más saliente es que los máximos de abundancia de megalopas en el plancton se correspondieron estrechamente con los de asentamiento de megalopas en los colectores artificiales.

El asentamiento de megalopas de *Peltarion spinosulum* (PS) entre septiembre y diciembre de 2005 mostró máximos de gran intensidad, mientras que el asentamiento de *Munida gregaria* (MG) fue menos intenso (Figura 5·2). Gráficamente, no se observan patrones definidos de fluctuación, ni de asociaciones con las variables ambientales seleccionadas. Las fluctuaciones aparentemente se dieron mediante cambios graduales a excepción de algunos descensos abruptos (días 282 y 302). Coincidentemente ambas especies (PS y MG) presentaron sus valores más altos de autocorrelación ( $>0,4$ ) desfasados sólo 1 y 4 períodos respectivamente (que equivalen aproximadamente a 2 y 8 días). El periodograma de PS presentó picos de amplitud en ciclos de 7 y 10 días, mientras que el de MG sólo mostró un

pico de amplitud en ciclos de 9 días. PS presentó tres momentos con descensos más o menos abruptos del asentamiento: cuyos días (282, 294 y 308) se correspondieron aproximadamente con las fases lunares de cuarto creciente y cuarto menguante y con períodos de baja incidencia de la brisa marina.

Entre noviembre de 2005 y abril de 2006, el asentamiento de megalopas de *P. chubutensis* (PC) y del género *Cyrtograpsus* (CY) fue escaso (Figura 5-3) en comparación con la primavera siguiente (Figura 5-5). La mayor parte de las megalopas de PC se asentaron en dos períodos de 6-8 días que se correspondieron con períodos de poca amplitud de marea y se dieron en fases de luna llena y nueva. Coincidentemente, la autocorrelación del asentamiento de esta especie fue alta ( $> 0.6$ ) con un desfase de sólo 2 días. Los períodos más relevantes en su serie temporal estuvieron aproximadamente entre 12 y 14 días. Los picos de asentamiento de CY fueron de muy baja intensidad ( $\sim 4 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) y se dieron generalmente en períodos con alta influencia de la brisa marina (por ejemplo los días 392 y 402). El periodograma de esta serie no mostró picos importantes y la autocorrelación es alta ( $> 0.6$ ) con un desfase de aproximadamente 10 días.

La intensidad del asentamiento de megalopas de PS y de MG durante la primavera de 2006 (entre septiembre y diciembre) (Figura 5-4) fue muy baja comparada con la de la primavera anterior (Figura 5-2). Los picos de asentamiento de PS se produjeron en períodos con alta incidencia de la brisa marina y con vientos suaves del noreste. Los máximos de asentamiento de MG ocurrieron generalmente en períodos con alta incidencia de la brisa marina, y con incrementos de la temperatura del agua, tanto en la superficie como en el fondo (Figura 5-4). En esos períodos la estratificación de la columna de agua fue baja y los dos períodos de descenso y ascenso de la temperatura (días 684-688 y 692-696) aparentemente se produjeron por los vientos predominantes del suroeste y su posterior relajación. PS no presentó picos de importancia en el periodograma y tampoco una alta autocorrelación con

desfasajes menores a 20 días (mayores desfasajes son difícilmente interpretables). MG en cambio presentó una correlación superior a 0,4 con un desfasaje de aproximadamente 8 días, aunque su periodograma tampoco mostró picos de importancia.

El asentamiento de megalopas de PC y de CY fue intenso entre noviembre de 2006 y abril de 2007 (Figura 5-5). El asentamiento en general aparentemente ocurrió en dos épocas diferentes, separadas por un período de bajo o nulo asentamiento, entre los días 750 a 770. Durante más de 25 días consecutivos (entre los días 720 y 745), el asentamiento de PC superó las 10 megalopas  $\cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ . Durante este período hubo un máximo de asentamiento que superó las 100 megalopas  $\cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$  en el día 730, que además ocurrió en un momento de nula influencia de la brisa marina y luego de un aumento de más de 2 °C en la temperatura del agua (tanto Ts como Tf). El período de asentamiento escaso estuvo caracterizado por un fuerte incremento de la temperatura con aumento en la estratificación (Figura 5-5) entre los días 760 y 766. Luego de un descenso abrupto de la temperatura (entre los días 766 y 770), comenzaron nuevamente asentamientos relativamente intensos de PC y CY. Durante este segundo período de asentamiento (después del día 770) la temperatura del agua mostró pocas fluctuaciones y baja estratificación. La serie temporal de asentamiento de PC presentó una alta autocorrelación con un desfasaje de aproximadamente 2 días, y el periodograma de dicha serie no mostró períodos importantes menores a 20 días. CY en cambio, presentó muy baja autocorrelación y el periodograma mostró picos de importancia en los períodos de aproximadamente 5 y 10 días.

Los diagramas de dispersión del asentamiento de megalopas de las diferentes especies respecto de las diferentes variables ambientales permiten visualizar las tendencias de las relaciones entre variables. Se realizaron 40 diagramas relacionando 11 variables ambientales con el asentamiento de 4 especies (el asentamiento de PS, se produjo en períodos sin datos de temperatura del agua por lo que los diagramas que relacionan estas variables no se realizaron).

La relación entre la variación de la temperatura media entre períodos consecutivos y el asentamiento de megalopas de MG y de CY muestra que en general, los máximos asentamientos ocurrieron en períodos de escaso aumento o descenso de la temperatura (Figura 5·6; Tabla 5·1). PC presentó picos de asentamiento en períodos con fuertes incrementos de la temperatura aunque la mayoría de los valores intermedios de asentamiento se dieron en períodos con variación negativa de la temperatura (Figura 5·6). La variación horaria promedio de la temperatura, particularmente en el fondo, permitió identificar períodos de fuertes fluctuaciones, que son evidencia del desarrollo de ondas internas (Capítulo IV). Los mayores asentamiento de MG y CY ocurrieron en períodos con variaciones horarias promedio de  $T_s$  bajas y  $T_f$  medias, mientras que las megalopas de PC se asentaron mayormente en períodos con variaciones horarias bajas en la  $T_f$  e en intermedias en la  $T_s$  (Figura 5·6). Esta última diferencia fue estadísticamente significativa (Tabla 5·1).

Las megalopas de PS se asentaron significativamente más en períodos con influencia media o alta de vientos del sur en la componente V ( $V_{vs}$ ) (Tabla 5·1) y muy baja tensión del viento en la componente U ( $U_{vs}$ ) (Figura 5·7). MG presentó altos valores de asentamiento en períodos con tensión intensa de vientos del oeste ( $U_{vs}$ ), y suave a intensa de vientos del sur ( $V_{vs}$ ), aunque estas diferencias no fueron significativas (Tabla 5·1). PC presentó un asentamiento más intenso en períodos con tensión media y alta de vientos del oeste y del sur (Figura 5·7). CY se asentó significativamente más en períodos con vientos del cuadrante suroeste (Tabla 5·1, Figura 5·7). Los picos de asentamiento de PS, PC y CY ocurrieron en períodos con amplitudes intermedias de marea, aunque estas diferencias fueron significativas sólo en PC. En cambio, MG presentó asentamientos significativamente mayores en amplitudes muy bajas y en amplitudes relativamente altas (Tabla 5·1, Figura 5·7). El asentamiento de las cuatro especies varió marcadamente en relación con la fase lunar. Tanto PS como MG se asentaron en forma significativamente más intensa en los períodos entre el

cuarto menguante y el cuarto creciente (Tabla 5·1, Figura 5·7), mientras que CY y PC mostraron asentamientos más altos entre el cuarto creciente y la luna llena.

El asentamiento de CY y de MG no mostró grandes variaciones en relación con la brisa marina (ni con el promedio de días con brisa, ni con la cantidad de días consecutivos con brisa)(Fig. 5·8). En cambio PS mostró asentamientos significativamente mayores en períodos con brisa marina entre 3 y 5 días consecutivos. Por el contrario, PC presentó las intensidades significativamente mayores de asentamiento en períodos con influencia casi nula de la brisa marina (Tabla 5·1, Figura 5·8). Los mayores asentamientos de PC y CY ocurrieron en períodos en los que la estratificación térmica de la columna de agua fue intermedia y baja respectivamente, con diferencias en PC estadísticamente significativas (Tabla 5·1). No se observó una relación clara entre el asentamiento de PS y MG y la estratificación térmica (Figura 5·8). El asentamiento promedio de PS fue significativamente mayor en la primavera 2005 que en la primavera 2006, y el asentamiento de PC fue significativamente mayor en el verano 2007 que en verano 2006 (Tabla 5·1). Estas diferencias confirman los resultados obtenidos en el Capítulo III.

## **DISCUSIÓN**

El efecto de los factores ambientales sobre la variabilidad en el reclutamiento de diferentes especies de invertebrados marinos ha sido estudiado en diferentes escalas espaciales y temporales, desde variaciones interanuales y del orden de miles de kilómetros (Botsford, 2001) hasta variaciones del orden de horas y decenas de metros (Pineda et al., 2007). En el presente trabajo se analizan algunos de los procesos que afectan el asentamiento en diferentes escalas temporales (desde procesos más frecuentes, que ocurren más de una vez por día como la marea y las migraciones diarias de las larvas, hasta las variaciones

estacionales de la abundancia de larvas, determinadas principalmente por los ciclos reproductivos y las variaciones interanuales).

Los procesos costeros identificados en el Capítulo IV actúan en escala de horas a días (ver “Evidencia de procesos costeros”). De las fluctuaciones que ocurren en escalas temporales mayores, la más marcada es la estacionalidad del asentamiento de las diferentes especies que se corresponde con la estacionalidad de la reproducción (Capítulo I) y la consecuente presencia de sus larvas en el plancton (Capítulo II). No obstante, el período de incubación de huevos de MG y el período en el que aparecen sus larvas en el plancton (superior a 6 meses en ambos casos) permiten prever un período de asentamiento más largo. Las larvas de MG del golfo Nuevo están en el límite norte de la distribución costera de la especie (c.f. Bacardit, 1986). Como estas larvas habitan generalmente la capa superficial (el estrato que más se calienta durante los meses de primavera), probablemente las mismas de esta especie sufran limitaciones térmicas al aumentar la temperatura del agua conforme avanza la primavera y el verano. Las larvas de PS se encuentran en el plancton durante un período relativamente breve, que se corresponde con un período corto de asentamiento. Las larvas de PC son abundantes en el plancton entre noviembre y diciembre y entre febrero y marzo, lo cual explicaría las dos modas en su serie temporal de asentamiento (Figura 5·5). Las marcadas diferencias interanuales en el asentamiento de megalopas de estas cuatro especies no se pueden explicar con la información ambiental y biológica recabada hasta el momento. Por último, la estrecha correspondencia entre las series temporales de asentamiento de megalopas de PC y CY sobre colectores artificiales y su abundancia en el plancton durante enero de 2008 (Figura 5·1) evidencia la correlación entre ambas variables y sugiere la utilidad de los colectores para medir el aporte de megalopas (al menos de las especies citadas) a un área determinada.

Las tendencias encontradas en la asociación de las variaciones de media y alta frecuencia del asentamiento de megalopas con factores ambientales no han sido tan marcadas como en otros estudios sobre decápodos (Paula *et al.*, 2001; Queiroga *et al.*, 2006). Probablemente el transporte de estas especies no esté dominado por procesos específicos como el “transporte selectivo por corrientes de marea” (Forward y Tankersley, 2001) o el movimiento de frentes de *surgencia* hacia la costa (Shanks *et al.*, 2000), sino que esté influenciado por varios factores a la vez, que dificultarían la interpretación de las series temporales. Las dos especies con asentamientos más intensos (PS y PC) mostraron fluctuaciones graduales en sus curvas de asentamiento. Esto podría indicar que los procesos de alta frecuencia tienen poca importancia en su transporte, ya sea porque las larvas completan su desarrollo en el mismo área, como podría ser el caso de PC (Pineda, 2000), o porque la advección de megalopas hacia el área de estudio ocurre en escalas espaciales y temporales mayores que las estudiadas en el presente capítulo.

A partir de la distribución vertical de las zoeas y sus migraciones diarias, en el Capítulo II se postuló que PS y MG podrían tener estrategias de exportación. La mayoría de estas larvas se distribuyeron en la superficie durante todo el día, pero una pequeña fracción de ellas migró hacia aguas profundas durante la noche y fueron retenidas cerca del ambiente parental. Los procesos costeros no debieran ser de gran importancia para PS y MG dada la distribución batimétrica reportada para los adultos (Spivak, 1997). La hipótesis previa acerca de estas especies fue que los procesos costeros tienen poco efecto en general sobre su asentamiento. La información analizada en el presente capítulo permite suponer un fuerte efecto de la brisa marina y de la fase lunar sobre la intensidad del asentamiento de PS. Los picos de asentamiento más importantes se dan también en momentos con mareas intermedias aunque estas diferencias no son estadísticamente significativas, probablemente por la forma de categorizar la variable (Figura 5·7). Las mareas intermedias generan una mayor

estratificación térmica de la columna de agua y probablemente una termoclina más cercana a la superficie (Capítulo IV), mientras que la brisa genera un transporte neto de agua superficial hacia la costa. Contrariamente a lo predicho por la hipótesis planteada en el Capítulo II, probablemente las megalopas de PS sean concentradas en la superficie particularmente en períodos cuando la capa de mezcla (agua superficial más cálida) sea angosta, y transportadas hacia la costa mediante las corrientes generadas por la brisa (Tapia et al., 2004). El asentamiento de MG también parece ser afectado por la amplitud de marea y la fase lunar, y en menor medida por la brisa marina. No obstante, los picos de asentamiento de esta especie ocurren en momentos con amplitudes de marea muy bajas ( $< 3$  m) o intermedias-altas (entre 4 y 5 m) y parecen ser más afectados por la cantidad de brisas acumuladas que por las brisas promedio durante el período de asentamiento. Es posible que las megalopas de MG se distribuyan cercanas al fondo (Lovrich com. pers.) y sean transportadas por ondas internas de marea, (cuando hay mareas medias o amplias) (Pineda 1994), por brisa (cuando hay mareas muy poco amplias y varios días consecutivos con brisa) (Cudaback y McPhee-Shaw, en prensa) o cuando hay surgimiento de aguas profundas por *surgencia* (en períodos con vientos intensos del cuadrante suroeste) (Shanks y Brink, 2005).

Sobre la base de la información analizada en el Capítulo II se propuso también que CY desarrollaría una estrategia de exportación, manteniendo sus larvas muy cerca de la superficie durante la noche y migrando a aguas intermedias durante el día, probablemente para minimizar la predación y los efectos negativos de la radiación. CY requiere ambientes litorales, aunque no intermareales, para su desarrollo postlarvario bentónico. Esta estrategia impondría a los últimos estadios larvarios la necesidad de transporte hacia la costa, y por tanto el desarrollo de patrones de migración asociados a los procesos costeros. La información analizada en este capítulo indica que los principales forzantes de los procesos costeros de alta frecuencia (brisa marina, y amplitud de marea, asociada a la fase lunar) tendrían poca



incidencia sobre el asentamiento de esta especie. El viento promedio en cambio, parece generar incrementos significativos en el asentamiento cuando proviene del cuadrante suroeste. Probablemente las megalopas de CY sean transportadas a la costa por la surgencia de aguas subsuperficiales en períodos con estos vientos, aunque no se observan asentamientos importantes cuando desciende la Ts (característico de un período de *surgencia*). Por tanto, es posible que el mecanismo por el cual las larvas son transportadas hacia la costa sea más complejo que el propuesto.

Los estadios Zoea de PC se mantienen en aguas intermedias, hecho que indicaría una mayor retención de sus larvas cerca de la costa (Capítulo II), potenciando el efecto de los procesos costeros sobre su abundancia en el área de estudio. Como en CY, la hipótesis previa acerca de PC fue que los procesos costeros tendrían efectos significativos de sobre el asentamiento de sus megalopas. En el presente capítulo se observó que prácticamente todas las megalopas asentadas lo hicieron en períodos sin el efecto de la brisa marina. Por otra parte, los asentamientos más intensos se registraron en períodos con luna creciente y con amplitudes intermedias de marea. La mayoría de los asentamientos de PC con intensidad media ocurrieron en períodos con diferencias negativas de la temperatura de superficie (indicador de *surgencia*), aunque los picos de asentamiento más importantes ocurrieron en períodos con un marcado aumento de la temperatura superficial y de fondo. El incremento de la temperatura simultáneamente en el fondo y en la superficie puede ser ocasionado por la relajación de un fenómeno de surgencia y las megalopas asentadas podrían haber sido transportadas por ese proceso. Posiblemente las megalopas de PC se concentren (al igual que el resto de sus estadios larvarios) en aguas intermedias o profundas, no sean afectadas en absoluto por la brisa y sean transportadas en las aguas subsuperficiales que acceden a la costa durante los períodos de *surgencia*, y probablemente también en períodos con ondas internas de marea.

Tanto los datos como su análisis estadístico presentan algunas limitaciones. Cada dato de cantidad de megalopas por colector integra el asentamiento durante un período de tiempo entre 2 y 4 días. Las fluctuaciones de la concentración de megalopas en el plancton pueden tener una frecuencia mucho mayor que la frecuencia de las muestras (Figura 5-1) y por lo tanto integrar uno o varios máximos, y así se pierde la información del momento exacto en que ocurre, su intensidad y duración. Por otra parte los procesos costeros aquí identificados ocurren en escalas temporales menores a la resolución de los datos de asentamiento, como por ejemplo ondas internas con períodos semidiurnos o diurnos, y *surgencias* o *hundimientos* que comienzan a evidenciarse a las pocas horas de iniciado un determinado viento (Capítulo IV). Aunque la falta de concordancia entre las frecuencias de muestras y de procesos podría ser superada si los procesos se dan de manera repetitiva, algo que se evidencia en algunas series temporales analizadas en el Capítulo IV, sería preferible una mejor resolución temporal de los datos biológicos (abundancia de larvas en el plancton o asentamiento sobre colectores), que a su vez normalmente tienen limitaciones logísticas.

Las variables ambientales, particularmente el viento y la temperatura, probablemente contengan información acerca de procesos que ocurren en escalas temporales más amplias, que no han sido definidos en el Capítulo IV y cuyos efectos no se han discutido en el presente capítulo. El efecto retardado (*lag* en inglés) de algunas variables ambientales sobre el asentamiento no ha sido investigado en el presente capítulo por dos razones: 1) el elevado número de factores y niveles para el análisis que complicaría su interpretación y 2) los procesos costeros estudiados son de alta frecuencia y no se encontraron razones para postular un efecto de retardo sobre el asentamiento. El efecto retardado deberá ser estudiado al considerar variables que actúen en escalas temporales más amplias. Por último, la estructura del error de los datos de asentamiento no sigue naturalmente una distribución Normal, dado que son valores de densidad en el tiempo, y es esperable que se distribuyan según Poisson

(Canavos, 1988). Si bien la transformación utilizada para aproximar a la distribución Normal podría ser aceptable, es preferible la realización de un análisis factorial del tipo de “Modelos Lineales Generalizados (GML), que flexibiliza los supuestos de distribución y permite utilizar datos distribuidos según Poisson. La utilización de GLM factorial no fue posible debido a la cantidad de datos no disponibles dentro de las series (períodos en donde los datos de temperatura del agua y de viento no pudieron ser registrados), y a la cantidad de niveles en el análisis en relación con el número de datos. No obstante no se descarta la posible resolución de esos problemas metodológicos y su utilización en futuros análisis de los datos aquí presentados.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla 5-1. Significación estadística (Test de Kruskal-Wallis) de las diferencias en el asentamiento medio de megalopas en los diferentes niveles de las variables ambientales estudiadas. **Variación:** indica la diferencia entre el promedio de temperatura en el período de muestreo (generalmente 2 días) y el promedio en el período anterior, tanto en superficie (Ts) como en el fondo (Tf). **Variabilidad:** indica el promedio del valor absoluto de la tasa horaria de variación de la temperatura durante cada período. **Estratificación:** indica la diferencia promedio entre Ts y Tf durante cada período. **Uvs** y **Vvs:** indican las componentes este-oeste (U) y norte-sur (V) del viento multiplicadas por la magnitud del vector viento y promediadas en cada período. **Brisa promedio:** es la cantidad media de días con brisa marina en cada período de asentamiento. **Brisa acumulada:** es la cantidad de días consecutivos con brisa hasta el primer día del período de asentamiento. **Amplitud de marea:** es la amplitud promedio de los ciclos de marea durante cada período. **Fase lunar:** representa cada una de las cuatro fases del ciclo lunar. **N:** cantidad de observaciones válidas para el análisis. **p:** probabilidad de que ocurran las diferencias en el asentamiento, observadas en diferentes condiciones de cada variable, bajo la hipótesis nula de igualdad de medias.

	<i>P. spinosulum</i>		<i>M. gregaria</i>		<i>P. chubutensis</i>		<i>Cyrtograpsus spp</i>	
	N	p	N	p	N	p	N	p
Temporada	52	<0.001	96	0.899	185	<0.001	74	0.237
Período	52	0.514	96	0.052	185	<0.001	74	0.122
Variación de Ts	-	-	44	0.178	93	0.151	43	0.890
Variación de Tf	-	-	44	0.367	93	0.162	43	<b>0.036</b>
Variabilidad de Ts	-	-	44	0.558	96	<b>0.045</b>	43	0.058
Variabilidad de Tf	-	-	44	0.803	96	<b>0.047</b>	43	0.080
Estratificación	-	-	44	0.488	96	<0.001	43	0.067
Uvs	52	0.159	96	0.108	106	0.112	31	<b>0.016</b>
Vvs	52	<b>0.031</b>	96	0.373	106	0.499	31	<b>0.015</b>
Brisa promedio	52	0.077	96	0.102	109	<0.001	31	0.182
Brisa acumulada	52	<b>0.045</b>	96	0.161	109	0.189	31	0.219
Amplitud de Marea	52	0.250	96	<b>0.002</b>	185	<b>0.023</b>	74	0.204
Fase lunar	52	<b>0.027</b>	96	<b>0.015</b>	185	0.586	74	0.462

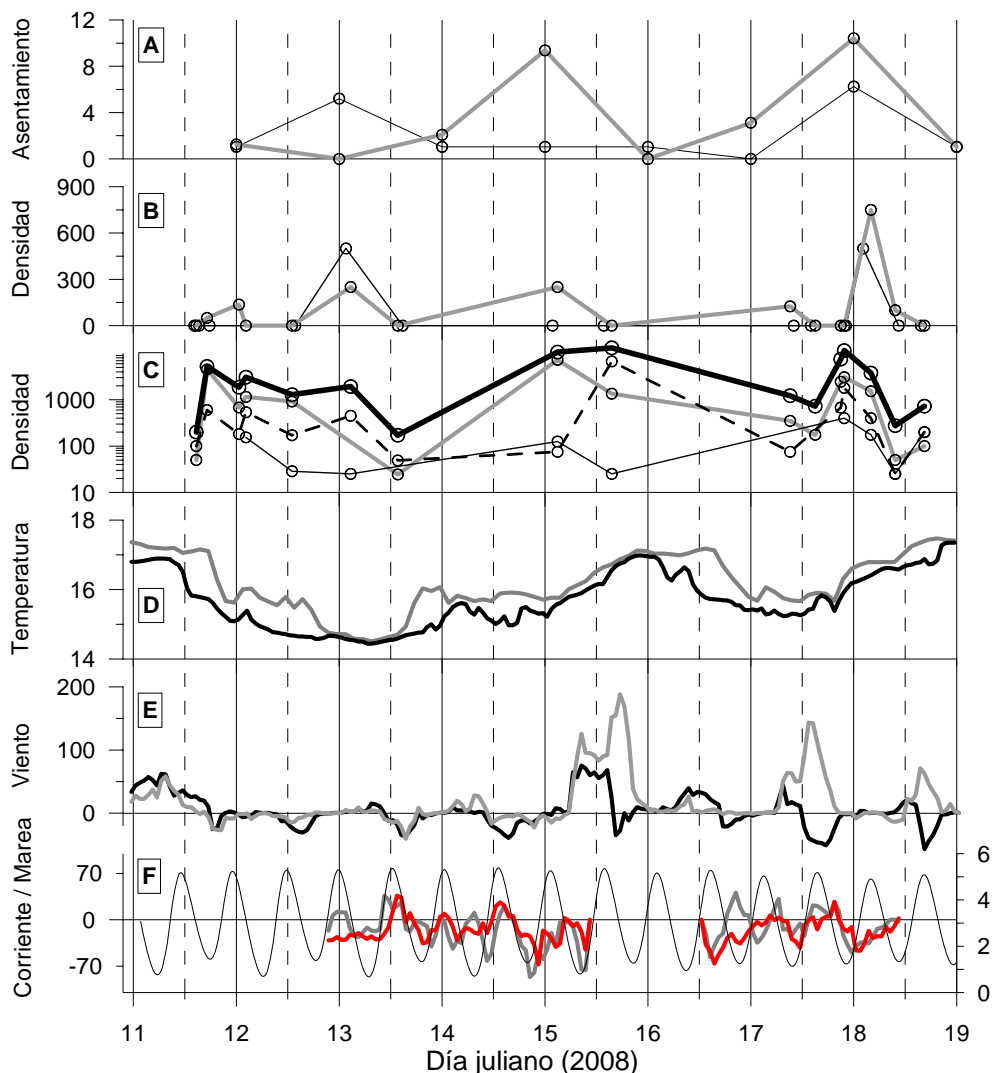


Figura 5-1. 11 al 19 de enero de 2008. Variaciones temporales de la densidad de larvas y el asentamiento de megalopas sobre colectores en relación con las variables ambientales. A: asentamiento de megalopas ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) de *Cyrtograpsus spp.* (línea gris) y de *P. chubutensis* (línea negra) sobre colectores artificiales. Cada punto indica el asentamiento durante el período comprendido aproximadamente entre el mediodía anterior y el mediodía siguiente. B: Densidad de megalopas ( $\text{ind} \cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ ) de *Cyrtograpsus spp.* (línea gris) y de *P. chubutensis* (línea negra) en el plancton. C: Densidad de larvas ( $\text{ind} \cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ ) de *Cyrtograpsus spp.* (Zoea I, línea negra fina), *P. chubutensis* (Zoea I, línea gris), Pinotheridae spp. (todos los estadios de zoea, línea negra punteada) y total en la muestra (línea negra gruesa). D: Temperatura del agua ( $^{\circ}\text{C}$ ) en superficie (línea gris) y en fondo (línea negra). E: Componentes U (línea negra) y V (línea gris) del viento, multiplicadas por la magnitud del vector viento (variables proporcionales a la tensión del mismo sobre la superficie del agua,  $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ). F: Componente U (este-oeste) de la corriente ( $\text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$ ) en los estratos entre 4 y 10 m sobre el fondo (línea gris) y entre 10 y 17 m sobre el fondo (línea roja). Altura de la marea (línea negra, eje en la derecha, en metros). Los valores del eje x indican la 00 h del día.

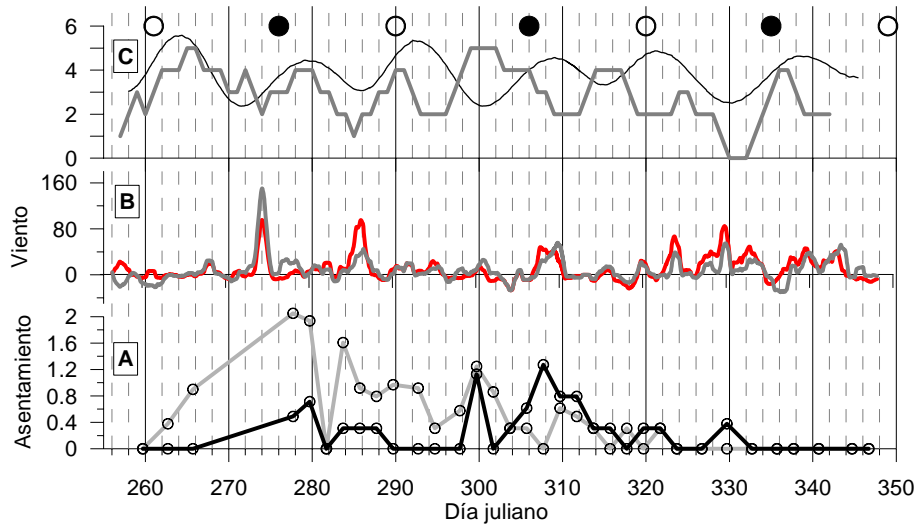


Figura 5.2. Asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales en relación a diferentes variables ambientales en el periodo comprendido entre el 12 de septiembre y el 16 de diciembre de 2005. A: Logaritmo en base 10 de la intensidad promedio del asentamiento ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) de megalopas de *Peltarion spinosulum* (línea gris) y de *Munida gregaria* (línea negra). B: Componentes U (línea roja) y V (línea gris) del viento, multiplicadas por la magnitud del vector viento ( $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ). C: Amplitud de la marea (m) (línea negra) y cantidad (días) de brisas en los cinco días previos a cada punto de la gráfica (línea gris). Los círculos llenos y vacíos representan los días de luna nueva y llena respectivamente.

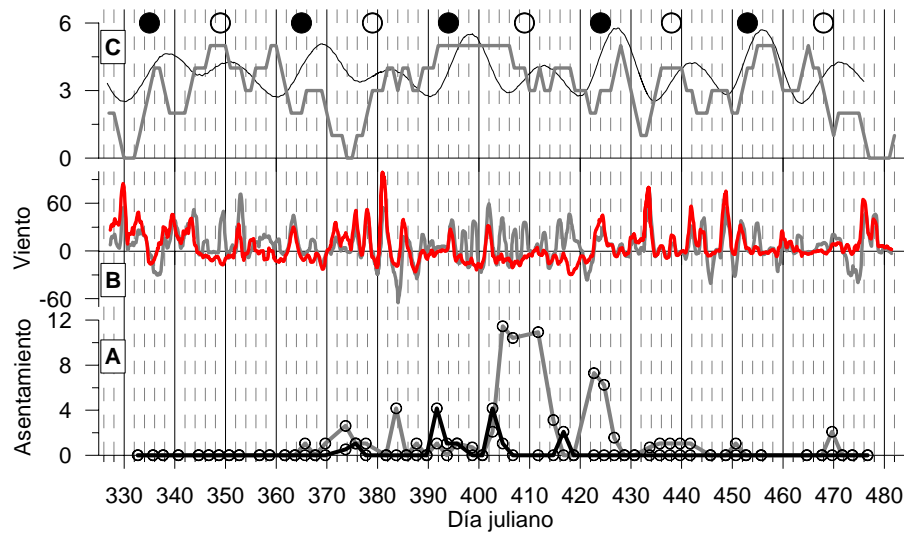


Figura 5.3. Asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales en relación a diferentes variables ambientales en el período comprendido entre el 21 de noviembre de 2005 y el 30 de abril de 2006. A: Intensidad promedio del asentamiento ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) de megalopas de *Pachycheles chubutensis* (línea gris) y del género *Cyrtograpsus* (línea negra). B y C: Idénticos al gráfico anterior.

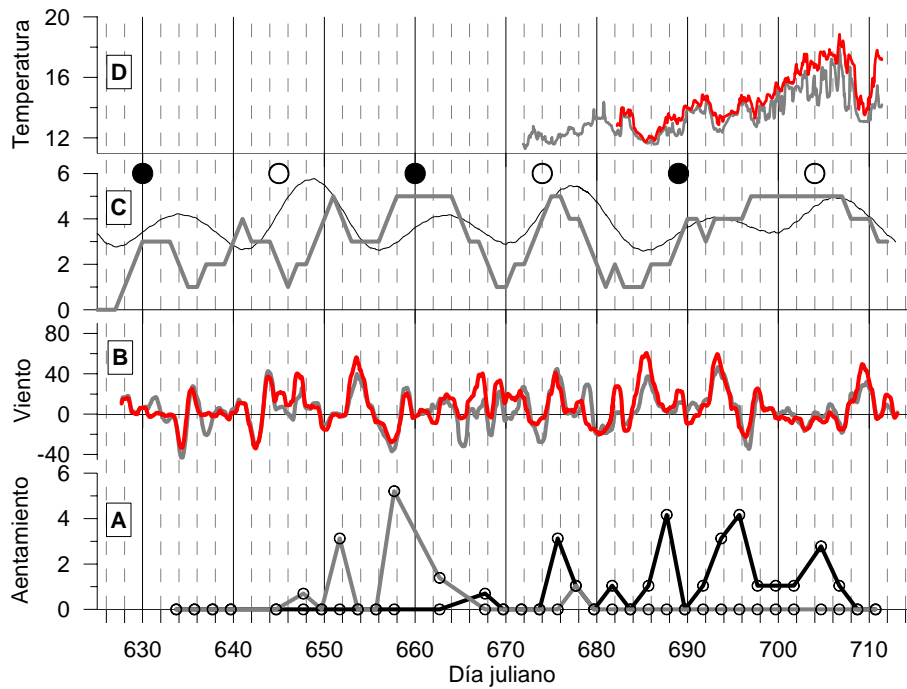


Figura 5-4. Asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales en relación a diferentes variables ambientales en el período comprendido entre el 17 de septiembre y el 16 de diciembre de 2006. A: Intensidad promedio del asentamiento ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) de megalopas de *Peltarion spinosulum* (línea gris) y de *Munida gregaria* (línea negra). B y C: Idénticos al gráfico anterior. D: Promedio horario de la temperatura del agua en la superficie (línea roja) y en el fondo (línea gris)



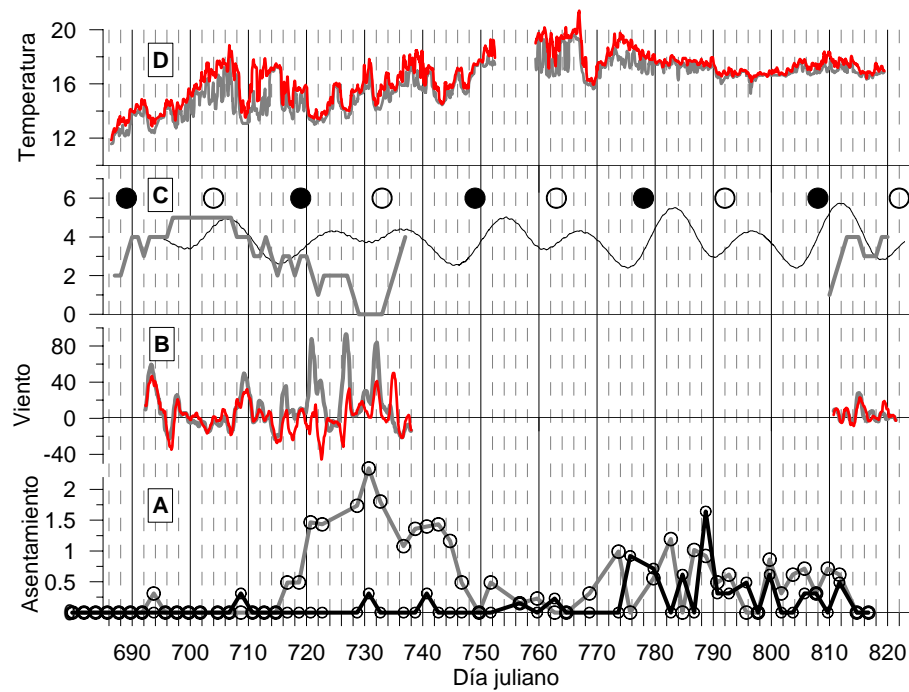


Figura 5-5. Asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales en relación a diferentes variables ambientales en el período comprendido entre el 16 de noviembre de 2006 y el 5 de abril de 2007. A: Intensidad promedio del asentamiento ( $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ ) de megalopas de *Pachycheles chubutensis* (línea gris) y del género *Cyrtograpsus* (línea negra). B, C y D: Idénticos a la figura anterior

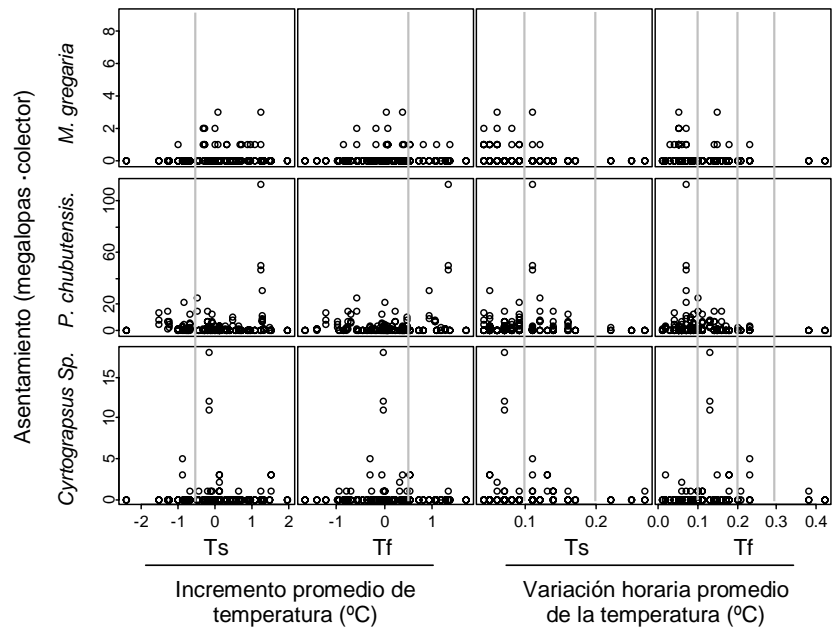


Figura 5-6. Gráficos de dispersión del asentamiento respecto de las variables ambientales (megalopas por colector). *Ts*: temperatura de superficie. *Tf*: temperatura de fondo. Las líneas grises indican aproximadamente los valores de corte utilizados para la categorización de las variables ambientales. El cálculo de cada variable es explicado detalladamente en el texto

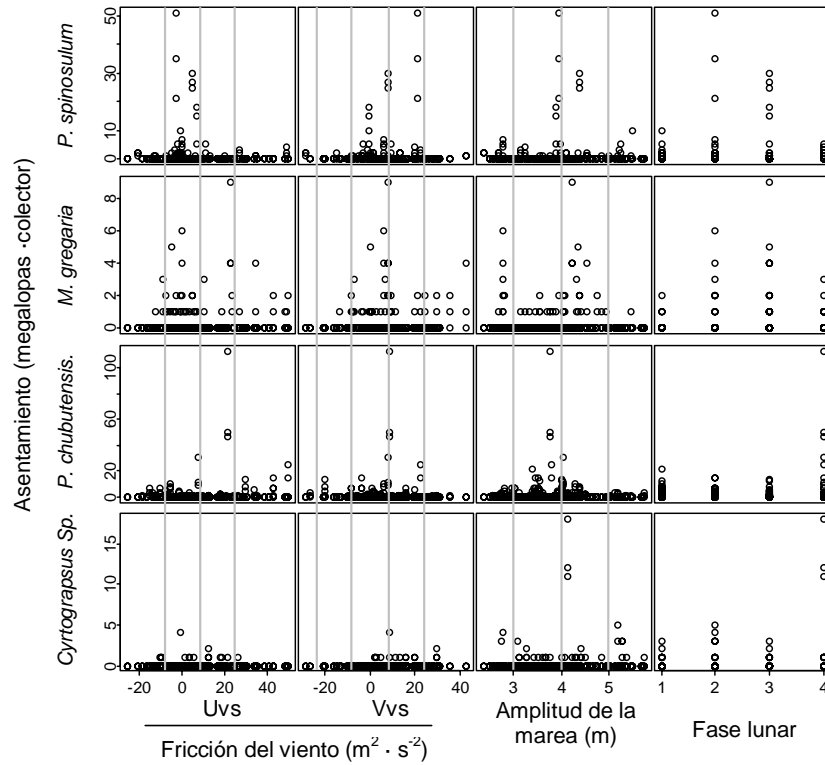


Figura 5-7. Gráficos de dispersión del asentamiento de las diferentes especies (megalopas por colector) respecto de las variables ambientales. Uvs y Vvs: representan las componentes U (este-oeste) y V (norte-sur) del viento multiplicadas por la magnitud del vector viento. Las líneas grises indican aproximadamente los valores de corte utilizados para la categorización de las variables ambientales. El cálculo de cada variable es explicado detalladamente en el texto

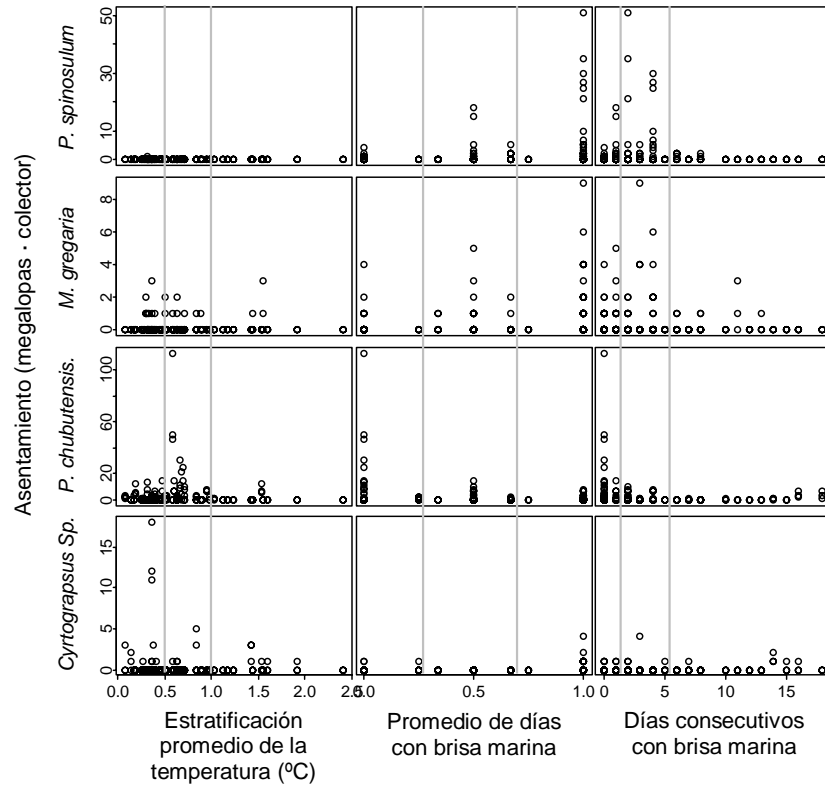


Figura 5-8. Gráficos de dispersión del asentamiento de las diferentes especies (megalopas por colector) respecto de las variables ambientales. Las líneas grises indican aproximadamente los valores de corte utilizados para la categorización de las variables ambientales. El procedimiento de cálculo de cada variable está detalladamente explicado en el texto.

## CONCLUSIONES GENERALES

Durante el presente trabajo se investigó la vida larvaria de cangrejos braquiuros y anomuros con potencial pesquero, analizándose además información de otras especies sin interés pesquero. El análisis realizado se basó en la cronología de los eventos larvarios y, en la medida de lo posible, en su asociación con variables ambientales indicadoras de la dinámica costera. Para abordar el estudio la vida larvaria fue dividida en tres etapas: La producción de las larvas (que incluyó el estudio del desarrollo embrionario), el desarrollo larvario plantónico y el asentamiento del último estadio larvario y la muda al primer estadio juvenil.

Los ciclos anuales de producción de larvas (desove y eclosión) fueron resueltos para las tres especies objetivo de este estudio. El estudio adicional de los ciclos estacionales de maduración ovárica permitió detectar casos de remaduración de los ovarios durante la incubación de los embriones, e inferir puestas múltiples durante la misma temporada. La temporada reproductiva de *Munida gregaria* se extendió por aproximadamente 7 meses (entre junio y diciembre), período durante el cual las hembras extruyeron más de una cohorte de oocitos (probablemente 3 o 4 puestas por hembra). Se observó evidencia de sincronía entre las hembras de la población, en la extrusión de oocitos y la eclosión al inicio del período reproductivo, aunque no es posible asegurar que esa sincronía se mantenga durante toda la temporada reproductiva. Las hembras de *Ovalipes trimaculatus* comenzaron a desovar en octubre, evidenciando rápidamente la remaduración de sus ovarios durante la incubación. El primer pico de eclosión se produjo durante diciembre y una gran proporción de las hembras desovó nuevamente. El segundo pico de eclosión se produjo durante el mes de febrero. El desove de *Platyxanthus patagonicus* comenzó en el otoño (entre abril y mayo) y el desarrollo de los embriones se prolongó por 6-8 meses y el pico de eclosión se produjo entre octubre y noviembre. La estacionalidad marcada en la reproducción es una característica frecuente en crustáceos que habitan latitudes medias y altas (Hartnoll, 1985; Sastry, 1983). No obstante el

hallazgo de remaduración ovárica y múltiples puestas dentro de una misma temporada reproductiva en dos de las especies estudiadas es novedoso y tiene implicancias claras en la estacionalidad de la aparición de larvas en la columna de agua (Capítulo II), y probablemente también en la cronología del reclutamiento, aunque no se han observado evidencias de ello en el presente trabajo.

La estacionalidad de la presencia de larvas de las especies bajo estudio en el plancton fue concordante con los períodos de eclosión propuestos. Las larvas de *M. gregaria* se observaron en el plancton durante 5 meses a partir de julio, las de *O. trimaculatus* mostraron dos máximos de abundancia concordantes con la eclosión de sus embriones y las zoeas de *P. patagonicus* fueron halladas en el plancton en sólo tres meses del año. Las larvas del resto de las especies de braquiuros y anomuros presentes en el plancton también fueron identificadas en virtud de la importancia que podría tener esa información para la posterior identificación de mecanismos de transporte. Estos constituyen los primeros resultados sobre la estacionalidad de la presencia de larvas de cangrejos braquiuros y anomuros en el golfo Nuevo. Los estadios avanzados de desarrollo (últimos estadios de Zoea y megalopa) generalmente no fueron capturados en las muestras de plancton. La distribución vertical fue resuelta para todas las especies presentes en el plancton. Las zoeas de *M. gregaria* se concentraron en la superficie durante el día y una fracción pequeña de las mismas migró hacia aguas profundas durante la noche. Las Zoea I y II de *O. trimaculatus* se distribuyeron en aguas subsuperficiales y profundas durante el día mientras que las Zoea III y IV se concentraron en la superficie. Durante la noche la distribución de todos los estadios fue superficial y en áreas costeras una fracción de las larvas se concentró cerca del fondo. Las zoeas de *P. patagonicus* se distribuyeron en zonas intermedias y profundas de la columna de agua durante el día mientras que durante la noche se concentraron en la superficie, manteniendo una fracción cercana al fondo en aguas costeras.

El flujo superficial neto en la costa patagónica sería en promedio hacia el noroeste, en tanto que en estratos profundos de la columna de agua tendría un sentido contrario (Palma et al., 2008). Se propone entonces que las especies costeras con distribución predominantemente superficial desarrollarían estrategias de exportación (por ejemplo *O. trimaculatus*), atravesando su desarrollo larvario en aguas alejadas de la costa y regresando en su estadio megalopa, en tanto que aquellas especies con distribución predominantemente profunda (por ejemplo *Pachycheles chubutensis*) serían retenidas cerca de la costa.

Sobre la base del análisis de información meteorológica y oceanográfica se identificaron cuatro procesos costeros con potencial para transportar larvas hacia la costa. Estos procesos fueron: 1) Surgencia de aguas profundas: desplazamiento de las aguas superficiales alejándose de la costa por tensión del viento y acceso hacia la costa de aguas subsuperficiales más frías, 2) Hundimiento de aguas superficiales: los vientos provenientes del mar, empujan el agua superficial hacia la costa, hundiendo las aguas frías subsuperficiales a mayor profundidad, 3) Ondas internas de marea: ondas en la interfase entre las aguas menos densas superficiales y las aguas más densas del fondo forzadas por las corrientes de marea, y que pueden romper en la costa generando transporte neto, y 4) Ondas internas forzadas por la brisa marina: similares al proceso anterior pero con periodicidad diurna y forzadas por la brisa marina.

Con el objetivo de identificar mecanismos costeros de transporte asociados a los procesos descriptos anteriormente se registraron series de asentamiento de megalopas sobre colectores artificiales. Se probaron tres diseños alternativos de colectores artificiales (uno de ellos utilizado durante todo el trabajo) colocados en diferentes sitios y épocas del año para lograr el asentamiento de megalopas de *O. trimaculatus* y *P. patagonicus*, sin obtener resultados positivos. Dos especies de cangrejos braquiuros (*Peltarion spinosulum* y *Cyrtograpsus altimanus*) y dos de anomuros (*M. gregaria* y *Pachycheles chubutensis*) se

asentaron sobre los colectores. La intensidad del asentamiento de las cuatro especies registradas estuvo asociada de diferentes maneras a las fluctuaciones de los diferentes parámetros ambientales registrados, sugiriendo efectos de los diferentes procesos costeros sobre el transporte de megalopas hacia la costa. El asentamiento de *M. gregaria* pareció ser afectado por la fase lunar y la amplitud de marea, y en menor medida por la incidencia de la brisa marina. Se propone que sus larvas se concentrarían en aguas profundas y serían transportadas por ondas internas de marea o de brisa. El asentamiento de *P. spinosulum* estuvo fuertemente incrementado en períodos con incidencia de la brisa marina y amplitudes intermedias de marea. Se propone que las megalopas de esta especie serían concentradas en la superficie y transportadas por la brisa hacia la costa. Las especies con hábitos litorales asentadas en colectores (*P. chubutensis* y *Cyrtograpsus spp*) no parecieron afectadas por los procesos costeros de alta frecuencia (brisa y marea), y se propone que las megalopas de ambas especies se concentrarían en aguas intermedias o profundas, transportándose hacia la costa en períodos de *surgencia*.



## BIBLIOGRAFÍA

- Aiken, C. M., Navarrete, S. A., Castillo, M. I. y Castilla, J. C. (2007) Along-shore larval dispersal kernels in a numerical ocean model of the central Chilean coast. *Marine Ecology Progress Series*. **339**: 13–24.
- Alonso del Rosario, J. J. (2005) Oceanografía ambiental: Física de la difusión turbulenta en el océano. Editorial Tebar. pp. 160
- Amaral, V. y Paula, J. (2007) *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura): Influence of artificial substrate type and patchiness on estimation of megalopae settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **346**: 21–27.
- Anastasia, J. R., Morgan, S. G. y Fisher, N. S. (1998) Tagging crustacean larvae: Assimilation and retention of trace elements. *Limnology and Oceanography*. **43**: 362–368.
- Anger, K. (2001) The Biology of Decapod Crustacean Larvae. In: Crustacean Issues, Vol. 14 (Vonk, R. ed). A. A. Balkema Publishers, Lisse - The Netherlands. pp. 420.
- Anger, K., Bas, C., Spivak, E., Ismael, D. y Luppi, T. (1994) Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgolander Meeresuntersuchungen*. **48**: 445–466.
- Anger, K., Lovrich, G. A., Thatje, S. y Calcagno, J. A. (2004) Larval and early juvenile development *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **306**: 217-230.
- Anger, K., Thatje, S., Lovrich, G. A. y Calcagno, J. A. (2003) Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes *Marine Ecology Progress Series*. **253**: 243-251.
- Anscombe, F. J. (1948) The transformation of poisson, binomial, negative binomial data. *Biometrika*. **35**: 246-254.
- Armstrong, J. H. (1988) Reproduction in the paddle crab *Ovalipes catharus* (Decapoda: Portunidae) from Blueskin Bay, Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. **22**: 529-536.
- Azorín-Molina, C. (2007) Methodological approach to the study of the daily persistence of the sea breeze in Alicante (Spain). *Atmósfera*. **20** (1): 57-81.
- Baba, K., McPherson, E., Poore, G. C. B., Ahyong, S. T., Bermúdez, A., Cabezas, P., Lin, C., Nizinski, M., Rodrigues, C. y Schnabel, K. E. (2008) Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura - families Chirostylidae, Galatheididae and Kiwaididae). *Zootaxa*. **1905**: 1-220.
- Baccardit, R. (1985a) Larvas de crustácea decapoda del Atlántico Sudoccidental. I. Primer estadio larval del género *Parapagurus Smith* (Anomura, Parapaguridae). *Physis Secc. A*. **43** (105): 73-77.
- Baccardit, R. (1985b) Larvas de crustácea decapoda del Atlántico Sudoccidental. II. Morfología de las larvas y postlarvas de *Eurypodius latreillei* Guerin (Brachyura, Majidae), provenientes de muestras de plancton del mar Argentino. *Physis Secc. A*. **43** (105): 79-89.
- Baccardit, R. (1986) Larvas de crustáceos Decápoda del mar patagónico, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Ban, S., Ohi, N., Leong, S. C. Y., Takahashi, K. T., Riser, C. W. y Taguchi, S. (2007) Effect of solar ultraviolet radiation on survival of krill larvae and copepods in Antarctic Ocean. *Polar Biology*. **30**: 1295–1302.

- Barón, P. J., Parma, A. M. y Orensanz, J. M. (2002a) Calendar of relevant life history events of *Ovalipes trimaculatus* in northern Patagonia. In: II Congreso Brasileiro sobre Crustáceos São Pedro (SP), Brazil.
- Barón, P. J., Parma, A. M. y Orensanz, J. M. (2002b) What morphometry can tell about the sexual maturity of the flying crab *Ovalipes trimaculatus*? In: II Congreso Brasileiro sobre Crustáceos São Pedro (SP), Brazil.
- Bauer, R. T. (2000) Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*. **20** (2): 116-128.
- Bertuche, D. A., Wyngaard, J. G., Fischbach, C. E. y Boschi, E. E. (1990) Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. INIDEP. N° 441. pp.
- Boltovskoy, D. (1981) Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. pp. 936
- Boschi, E. (1981) Larvas de Crustacea Decapoda. In: Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino (Boltovskoy, D. ed). INIDEP, Mar del Plata. pp. 699-718.
- Boschi, E. E. (1964) Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R.Argentina). Boletín del Instituto de biología Marina. N° Reporte 6. pp. 100
- Boschi, E. E. (1997) Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. *Investigaciones Marinas*. **25**: 19-40.
- Boschi, E. E., Fischbach, C. E. y Iorio, M. I. (1992) Catálogo ilustrado de los Crustáceos Estomatópodos y Decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo*. **10**: 7-94.
- Boschi, E. E., Goldstein, B. y Scelzo, M. A. (1968) Metamorphosis of the crustacean *Blepharipoda doelloi* Schmitt, from the waters of the Province of Buenos Aires (Decapoda, Anomura, Albuneidae). *Physis Secc. A*. **27** (75): 291-311.
- Boschi, E. E. y Scelzo, M. A. (1968) Larval development of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards, reared in the laboratory (Brachyura, Majidae). *Crustaceana*. **2**: 170-180.
- Boschi, E. E., Scelzo, M. A. y Goldstein, B. (1967) Desarrollo larval de dos especies de crustáceos Decápodos en el laboratorio *Pachycheles haigae* Rodrigues Da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathus granulata* Dana (Grapsidae). Boletín del Instituto de Biología Marina. N° Reporte 12. pp. 46
- Boschi, E. E., Scelzo, M. A. y Goldstein, B. (1969) Desarrollo larval del cangrejo *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomidae), en el laboratorio, con observaciones sobre la distribución de la especie. *Marine Science*. **19** (1): 225-242.
- Botsford, L. W. (1991) Crustacean egg production and fisheries management. In: Crustacean Egg Production (A. M. Wenner, E. ed). pp. 379-394.
- Botsford, L. W. (2001) Physical influences on recruitment to California Current invertebrate populations on multiple scales. *ICES Journal of Marine Science*. **58**: 1081-1091.
- Bowman, T. E. y Abele, L. G. (1982) Classification of the Recent Crustacea. In: The Biology of Crustacea 1 (Bliss, D. E. ed). Academic Press, New York. pp. 1-27.
- Boylan, J. M. y Wenner, E. L. (1993) Settlement of brachyuran megalopae in a South Carolina, USA, estuary. *Marine Ecology Progress Series*. **97**: 237-246.
- Bradbury, I. R. y Snelgrove, P. V. R. (2001) Contrasting larval transport in demersal fish and benthic invertebrates: the roles of behaviour and advective processes in determining spatial pattern. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **58** (4): 811-823.

- Browman, H. I. (2003) Assessing the Impacts of Solar Ultraviolet Radiation on the Early Life Stages of Crustacean Zooplankton and Ichthyoplankton in Marine Coastal Systems. *Estuaries*. **26** (1): 30-39.
- Caddy, J. F. (1989) Marine Invertebrate Fisheries. Their Assessment and Management. Wiley and Sons Inc., New York. pp. 752
- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P. y Menge, B. A. (1996) Recruitment and the dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **27**: 477-500.
- Campodónico, I. (1971) Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot en condiciones de laboratorio (Crustacea, Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Anales del Instituto de la Patagonia, Punta Arenas*. **3** (1-2): 181-190.
- Campodonico, I. y Guzman, L. (1981) Larval development of *Paramolis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Crustaceana*. **40**: 272-285.
- Campodonico, I., Hernández, M. B. y Riveros, E. (1983) Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XIIª Región. Informe consolidado: Recurso Centollón. *Inf. Inst. Pat.* **25**: 1-97.
- Carmona-Suarez, C. (2003) Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Scientia Marina*. **67** (1): 75-80.
- Carsen, A. E., Kleinman, S. y Scelzo, M. (1996) Fecundity and relative growth of the crab *Platyxanthus patagonicus* (Brachyura: Platyxanthidae) in Patagonia, Argentina. *Journal of Crustacean Biology*. **16**: 748-753.
- Cervellini, P. M. (2001) Variabilidad en la abundancia y retención de larvas de crustáceos decápodos en el estuario de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Investigaciones Marinas Valparaíso*. **29** (2): 25-33.
- Ciechomski, J. D. d. (1967) Food and feeding habits of *Austroatherina incisa* juveniles in the Mar del Plata area. *Revista del Museo La Plata (Nueva Serie) Sección Zoología*. **10**: 55-68.
- Clarke, A. (1992) Reproduction in the cold: Thorson revisited. *Invertebrate reproduction and development*. **22** (1-3): 175-184.
- Clarke, G. L. (1934) Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. *Biological Bulletin*. **67**: 432-455.
- Colebrook, J. M. (1984) Continuous plankton records: relationships between species of phytoplankton and zooplankton in the seasonal cycle. *Marine Biology*. **83** (3): 313-323.
- Cowen, R. K., Lwiza, K. M., Sponaugle, S., Paris, C. B. y Olson, D. B. (2000) Connectivity of Marine Populations: Open or Closed? *Science*. **287**: 857-859.
- Cowen, R. K., Paris, C. B. y Srinivasan, A. (2006) Scales of connectivity in marine populations. *Science*. **311**: 522-527.
- Cowen, R. K. y Sponaugle, S. (2009) Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*. **1**: 443-466.
- Cronin, T. W. (1982) Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **15**: 207-220.
- Cronin, T. W. y Forward Jr., R. B. (1979) Tidal vertical migration: an endogenous rhythm in estuarine crab larvae. *Science*. **205** (4410): 1020-1022.
- Crowder, L. B., Lyman, S. J., Figueira, W. F. y Priddy, J. (2000) Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science*. **66**: 799-820.
- Cudaback, C. N. y McPhee-Shaw, E. (in press) Diurnal Period Internal Waves in the Santa Barbara Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

- Cheung, T. S. (1969) The Environmental and Hormonal Control of Growth and Reproduction in the Adult Female Stone Crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Biological Bulletin*. **136** (3): 327-346.
- Christy, J. H. (1978) Adaptative significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science*. **199**: 453-456.
- Dadzie, S. (2007) Vitellogenesis, oocyte maturation pattern, spawning rhythm and spawning frequency in *Otolithes ruber* (Schneider, 1801) (Sciaenidae) in the Kuwaiti waters of the Arabian Gulf. *Scientia Marina*. **71** (2): 239-248.
- Daniel, W. W. (1990) Applied Nonparametric Statistics. PWS-Kent Publishing Company. pp. 635
- Defeo, O., Little, V. y Barea, L. (1991) Stock assessment of the deep-sea red crab *Chaceon notialis* in the Argentinian -Uruguayan Common Fishing Zone. *Fisheries Research*. **11**: 25-39.
- Delgado, E. y Defeo, O. (2004) Sexual maturity in females of deep-sea red crab *Chaceon notialis* (Brachyura, Geryonidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Invertebrate Reproduction and Development*. **46**: 55-62.
- deRivera, C. E. (2003) Causes of a male-biased operational sex ratio in the fiddler crab *Uca crenulata*. *Journal of Ethology*. **21**: 137-144.
- DiBacco, C. y Levin, L. A. (2000) Development and application of elemental fingerprinting to track the dispersal of marine invertebrate larvae. *Limnology and Oceanography*. **45**: 871-880.
- Dittel, A. I. y Epifanio, C. E. (1982) Seasonal Abundance and Vertical Distribution of Crab Larvae in Delaware Bay. *Estuaries*. **5** (3): 197-202.
- Donaldson, W. E. y Adams, A. E. (1989) Ethogram of Behavior with Emphasis on Mating for the Tanner Crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun. *Journal of Crustacean Biology*. **9** (1): 37-53.
- Du Preez, H. H. y McLachlan, A. (1984a) Biology of the three spot swimming crab, *Ovalipes punctatus* (De Haan) 3. Reproduction, fecundity and egg development. *Crustaceana* **47** (3): 285-297.
- Du Preez, H. H. y McLachlan, A. (1984b) Distribution of the portunid crab *Ovalipes punctatus* (De Haan) in Algoa Bay and salinity and temperature tolerances of its zoeae. *South African Journal of Zoology*. **19** (4): 302-304.
- Dutton, J. A. (1976) The ceaseless wind. McGraw-Hill Inc. pp. 579
- Epifanio, C. E. y Garvine, R. W. (2001) Larval Transport on the Atlantic Continental Shelf of North America: a Review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **52** (1): 51-77.
- Epstein, A. W. y Beardsley, R. C. (2001) Flow-induced aggregation of plankton at a front a 2-D Eulerian model study. *Deep-Sea Research II*. **48**: 395-418.
- Fagetti, E. (1969) The larval development of the spider crab *Libidoclaea granaria* H. Milne Edwards and Lucas under laboratory conditions (Decapoda Brachyura; Majidae, Pisinae). *Crustaceana*. **12**: 131-140.
- FAO. (2008) Fishstat Plus, V 2.30 Universal software for fisheries statistical time series. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat>
- Farias, N. (2004) *Chaceon notialis* (Brachyura, Geryonidae) en el sector argentino de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay /ZCPAU). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Farrell, T. M., Bracher, D. y Roughgarden, J. (1991) Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnology and Oceanography*. **36**: 279-288.
- Fenucci, J. L. (1975) Los crustáceos de la familia Pinnotheridae del litoral argentino (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Physis Secc. A*. **3** (88): 165-184.

- Fenucci, J. L. y Boschi, E. E. (1975) Contribución al conocimiento biológico del cangrejo comercial de las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, *Ovalipes trimaculatus* (de Haan) (Crustacea, Decapoda, Portunidae). *Physis Secc. A.* **4** (89): 291-308.
- Fernández, M., Ruiz-Tagle, N., Cifuentes, S., Pörtner, H. O. y Arntz, W. (2003) Oxygen-depend asynchrony of embryonic development in embryo masses of brachyuran crabs. *Marine Biology.* **142**: 559-565.
- Fogarty, M. J. y Bostford, L. W. (2007) Population Connectivity and Spatial Management of Marine Fisheries. *Oceanography.* **20** (3): 112-123.
- Forward Jr., R. B. (1987) Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overview. *Bulletin of Marine Science.* **41**: 165-176.
- Forward Jr., R. B., Cronin, T. W. y Stearns, D. E. (1984) Control of diel vertical migration: photoresponses of a larval crustacean. *Limnology & Oceanography.* **29**: 146-154.
- Forward, R. B. y Tankersley, R. A. (2001) Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* **39**: 305-353.
- Forward, R. B., Tankersley, R. A. y Welch, J. M. (2003) Selective tidal-stream transport of the blue crab *Callinectes sapidus*: an overview. *Bulletin of Marine Science.* **72** (2): 347-365.
- Forward, R. B. J. y Rittschof, D. (1994) Photoresponses of crab larvae in offshore and estuarine waters: implications for transport. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* **182**: 183-192.
- Fraley, C. y Raftery, A. (2007): Mclust: Model-Based Clustering / Normal Mixture Modeling. R package version 3.1-1.
- Frumento, O. A. y Davies, E. C. (1999) Estadísticas climatológicas: Frecuencia, dirección y velocidad del viento. CENPAT. N° 1930. pp.
- García-Guerrero, M. y Hendrickx, M. (2004) Embryology of decapod crustaceans I. embryonic development of the mangrove crabs *Goniopsis pulchra* and *Aratus pisonii* (Decapoda: Brachyura). *Journal of Crustacean Biology.* **24** (4): 666-672.
- Gardner, C. (1998) The Tasmanian giant crab fishery: A synopsis of biological and fisheries information. Tasmanian Department of Primary Industry and Fisheries. N° 43. pp. 40
- Gavio, M. A. y Boschi, E. (2006) Estructura de la población del cangrejo comercial *Ovalipes trimaculatus* (Crustacea: Decapoda: Portunidae) frente a la costa de Mar del Plata. In: VI Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn. Argentina.
- Giese, A. C. (1959) Annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology.* **21**: 547-576.
- Gonzalez-Pisani, X., Pastor de Ward, C. y Dupre, E. (2006) Descripción del primer estadio larvario de *Pachycheles chubutensis* (Boschi, 1963) (Crustacea, Decapoda, Anomura) en Patagonia. *Investigaciones Marinas.* **34** (2): 191-196.
- Gorny, M. y George, M. R. (1997) Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology.* **17**: 191-198.
- Goshima, S., Kanazawa, M., Yoshino, K. y Wada, S. (2000) Maturity in male stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodida) and its application for fishery management. *Journal of Crustacean Biology.* **20** (4): 641-646.
- Gosztonyi, A. E., Ré, M. E., Kuba, L., Elías, I., Monsalve, M. A. y Berón, J. C. (1995) Alimentación de los pejerreyes *Odontesthes smitti* y *O. nigricans* (Atherinidae) en aguas del golfo Nuevo y Península Valdés (Chubut, Argentina). In: VI CONGRESO LATINOAMERICANO DE CIENCIAS DEL MAR, Mar del Plata, Argentina.

- Gove, D. y Paula, J. (2000) Rhythmicity of larval release in three species of intertidal brachyuran crabs (Crustacea:Brachyura) from Inhaca Island (Mozambique). *Marine Biology*. **136**: 685-691.
- Guerrero, R. A., Molinari, G. N. y Jauregui, S. I. (2004) Protección ambiental del Río de la Plata y su frente marítimo: prevención y control de la contaminación y restauración de hábitats. Datos Meteorológicos y Climatología. PROYECTO PNUD/GEF RLA/99/G31. N° 1. pp. 13
- Hamasaki, K. (2003) Effect of temperature on the eggs incubation period, survival and Developmental period of larvae of the mud crab *Scylla serrata* (Forscal) (Brachyura: Portunidae) reared in the laboratory. *Aquaculture*. **219**: 561-572.
- Hanski, I. y Gilpin, M. (1997) Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution. Academic Press, London. pp. 504
- Hartnoll, R. G. (1985) Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Crustacean Issues, Vol. 3 (Wenner, A. ed). Balkema Press, Rotterdam. pp. 101-128.
- Hasek, B. E. y Rabalais, N. N. (2001) A comparison of molt states of blue crab megalopae, *Callinectes sapidus* (Rathbun), sampled with artificial collectors and plankton nets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **265**: 15-27.
- Haurwitz, B. (1947) Comments on the sea breeze circulation. *Journal of Meteorology*. **4**: 1-8.
- Helbling, E. W., Barbieri, E. S., Marcoval, M. A., Gonçalves, R. J. y Villafañe, V. E. (2005) Impact of Solar Ultraviolet Radiation on Marine Phytoplankton of Patagonia, Argentina. *Photochemistry and Photobiology*. **81** (4): 807-818.
- Iorio, M. I. (1983) Estadios larvales del cangrejo *Peltarion spinosulum* (White) (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Atelecyclidae). **41** (101): 143-156.
- Iorio, M. I. y Boschi, E. E. (1986) Studies on the larval stages of the crab *Platyxanthus patagonicus*, from laboratory-rearing and plankton samples. *Journal of the Aquaculture in the Tropics* **1**(1): 7-24.
- Ituarte, R. B., Spivak, E. D. y Luppi, T. (2004) Female reproductive cycle of the Southwestern Atlantic estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae). *Scientia Marina*. **68**: 127-137.
- Jeffs, A., Tolimieri, N. y Montgomery, J. C. (2003) Crabs on cue for the coast: the use of underwater sound for orientation by pelagic crab stages. *Marine & Freshwater Research*. **54**: 841-845.
- Jennings, A. C., Mc Lay, C. L. y Brokerhoff, C. L. (2000) Mating behaviour of *Macrophthalmus hirtipes* (Brachyura: Ocipodidae). *Marine Biology*. **137**: 267-278.
- Johnson, D. R., Weidemann, A. y Pegau, S. W. (2001) Internal tidal bores and bottom nepheloid layers. *Continental Shelf Research*. **21**: 1473-1484.
- Jonckheere, A. R. (1954) A Distribution-Free k-Sample Test Against Ordered Alternatives. *Biometrika* **41**: 133-145.
- Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A. L., Lindeman, K. C., Morgan, S. G. y Pineda, J. (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*. **70**: 309-340.
- Krepper, C. M. y Rivas, A. L. (1979) Dinámica de las aguas costeras en Golfo Nuevo, parte I: medición de corrientes con superficies derivantes. *Acta Oceanographica Argentina*. **2** (2).
- Leal, G. A., Dima, J. B., Dellatorre, F. G. y Baron, P. J. (2008) Schedule of reproductive events and maturity at size of the Patagonian stonecrab *Platyxanthus patagonicus* (Brachyura: Platyxanthidae). *Journal of crustacean Biology*. **28** (2): 262-269.
- Lemaitre, R. y McLaughlin, P. A. (1992) Descriptions of megalopa and juveniles of *Sympagurus dimorphus* (Studer, 1883), with an account of the Parapaguridae

- (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from Antarctic and Subantarctic waters. *Journal of Natural History*. **26**: 745-768.
- Lerczak, J. A., Hendershott, M. C. y Winant, C. D. (2001) Observations and modeling of coastal internal waves driven by a diurnal sea breeze. *Journal of Geophysical Research*. **106** (C9): 19715-19719.
- Lipcius, R. N., Eggleston, D. B., Schreiber, S. J., Seitz, R. D., Shen, J., Sisson, M., Stockhausen, W. T. y Wang, H. (2008) Importance of Metapopulation Connectivity to Restocking and Restoration of Marine Species. *Reviews in Fisheries Science*. **16** (1-3): 101-110.
- Lipcius, R. N., Olmi, E. J. y van Montfrans, J. (1990) Planktonic availability, molt stage and settlement of blue crab postlarvae. *Marine Ecology Progress Series*. **58**: 235-242.
- Little, E. J. y Milano, G. R. (1980) Techniques to monitor recruitment of postlarval spiny lobster, *Panulirus argus*, to the Florida Keys. *Florida Marine Research Publications*. **37**: 1-8.
- Lovrich, G. A. (1997) La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones Marinas Valparaíso*. **25**: 41-57.
- Lovrich, G. A. (1999) Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina*. **63**: 347-354.
- Lovrich, G. A., Casalnuovo, M. A., Molina, S. I., Cárcamo, C. y Pierotti, R. (1998) Las langostillas *Munida subrugosa* y *M. gregaria* (Decapoda: Anomura) como potencial recurso económico patagónico. *Naturalia Patagónica*. **6**: 89-92.
- Lovrich, G. A., Thatje, S., Calcagno, J. A., Anger, K. y Kaffenberger, A. (2003) Change in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **288**: 65-79.
- Lovrich, G. A. y Vinuesa, J. H. (1993) Reproductive biology of the false southern king crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. *US. Fisheries Bulletin*. **91**: 664-675.
- Lovrich, G. A. y Vinuesa, J. H. (1999) Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomunra: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina*. **63** (Supl. 1): 355-360.
- Luckenbach, M. W. y Orth, R. J. (1992) Swimming Velocities and Behavior of Blue Crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) Megalopae in Still and Flowing Water. *Estuaries*. **15** (2): 186-192.
- Luppi, T., A., Spivak, E. D., Anger, K. y Valero, J. L. (2002) Patterns and Processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachiura: Grapsidae) Recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina). *Estuarine Coastal and Shelf Science*. **55**: 287-297.
- Luppi, T. A. (1999) La coexistencia de dos especies de cangrejo en el ecosistema del cangrejal, estudio comparativo del asentamiento y el reclutamiento. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Manning, R. B. y Holthuis, L. B. (1989) Two new genera and nine new species of geryonid crabs (Crustacea, Decapoda, Geryonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **102** (1): 50-77.
- Mantelatto, F. L. M. y Fransozo, A. (1999) Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba Region, Sao Paulo, Brazil. *Crustaceana*. **72**: 63-76.

- Marta-Almeida, M., Dubert, J., Peliz, A. y Queiroga, H. (2006) Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*. **307**: 1–19.
- Martin, J. W. y Davis, G. E. (2001) An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles. pp. 124
- Martin, J. W. y Davis, G. E. (2002) An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles. pp. 124
- McLaughlin, P. A., Anger, K., Kaffenberger, A. y Lovrich, G. A. (2001) Megalopal and early juvenile development in *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura; Paguroidea: Lithodidae), with notes on zoeal variations. *Invertebrate Reproduction and Development*. **40**: 53-67.
- Melo, G. A. S. (1985) Taxonomia e padroes distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea : Decapoda) do litoral sudeste do Brasil. Tesis Doctoral, Universidade de São Paulo.
- Melo, Y. C. y Sauer, W. H. H. (1999) Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the coast of South Africa. *Marine Biology*. **135**: 307-313.
- Mense, D. J., Posey, M. H., West, T. y Kincheloe, K. (1995) Settlement of brachyuran postlarvae along the North Carolina coast. *Bulletin of Marine Science*. **57**: 793–806.
- Menu-Marque, S. A. (1970) Desarrollo larval del cangrejo *Platyxanthus crenulatus* (A. Milne Edwards, 1879) (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) en el laboratorio. *Physis*. **29** (79): 477-494.
- Metcalf, K. S. y Lipcius, R. N. (1992) Relationship of habitat and spatial scale with physiological state and settlement of blue crab postlarvae in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. **82**: 143–150.
- Metcalf, K. S., van Montfrans, J., Lipcius, R. N. y Orth, R. J. (1995) Settlement indices for blue crab megalopae in the York river, Virginia: temporal relationships and statistical efficiency. *Bulletin of Marine Science*. **57**: 781–792.
- Moksnes, P. O., Hedvall, O. y Reinwald, T. (2003) Settlement behavior in shore crabs *Carcinus maenas*: why do postlarvae emigrate from nursery habitats? *Marine Ecology Progress Series*. **250**: 215–230.
- Morgan, S. G. (1987) Morphological and behavioral antipredatory adaptations of decapod zoeae. *Oecologia*. **73**: 393–400.
- Morgan, S. G. (1996) Influence of tidal variation on reproductive timing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **206**: 237-251.
- Morgan, S. G. y Anastasia, J. R. (2008) Behavioral tradeoff in estuarine larvae favors seaward migration over minimizing visibility to predators. *PNAS*. **105** (1): 222-227.
- Morgan, S. G., Goy, J. W. y Costlow Jr, J. D. (1983) Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Journal of Crustacean Biology*. **3**: 542-547.
- Moriyasu, M. y Lanteigne, C. (1998) Embrio development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae) in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Canadian Journal Zoology*. **76**: 2040-2048.
- Morsan, E. M. (2000) Informe preliminar sobre la abundancia del cangrejo *Ovalipes trimaculatus* en la costa norte del Golfo San Matías. San Antonio Oeste, Argentina. IBMyP. N° 1. pp. 7
- Natunewicz, C. C. y Epifanio, C. E. (2001) Spatial and temporal scales of patches of crab larvae in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*. **212**: 217–222.
- Natunewicz, C. C., Epifanio, C. E. y Garvine, R. W. (2001) Transport of crab larval patches in the coastal ocean. *Marine Ecology Progress Series*. **222**: 143–154.



- Palma, A. T., Pardo, L. M., Veas, R., Cartes, C., Silva, M., Manriquez, K., Diaz, A., Muñoz, C. y Ojeda, F. P. (2006) Coastal brachyuran decapods: settlement and recruitment under contrasting coastal geometry conditions. *Marine Ecology Progress Series*. **316**: 139-153.
- Palma, E. D., Matano, R. P. y Piola, A. R. (2008) A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: Barotropic response to tidal and wind forcing. *J. Geophys. Res.* **109**.
- Paul, A. J. (1984) Mating Frequency and Viability of Stored Sperm in the Tanner Crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae). *Journal of Crustacean Biology*. **4** (3): 375-381.
- Paul, A. J. (1992) A Review of Size at Maturity in Male Tanner (*Chionoecetes bairdi*) and King (*Paralithodes camtschaticus*) Crabs and the Methods Used to Determine Maturity. *American Zoologist*. **32** (3): 534-540.
- Paula, J., Dray, T. y Queiroga, H. (2001) Interaction of offshore and inshore processes controlling settlement of brachyuran megalopae in Saco mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique). *Marine Ecology Progress Series*. **215** (251–260).
- Peliz, A., Marchesiello, P., Dubert, J., Marta-Almeida, M., Roy, C. y Queiroga, H. (2007) A study of crab larvae dispersal on the Western Iberian Shelf: Physical processes. *Journal of Marine Systems*. **68** (1-2): 215-236.
- Pérez-Barros, P., D'Amato, M. E., Guzmán, N. V. y Lovrich, G. A. (2008) Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biological Journal of the Linnean Society*. **94**: 421-434.
- Perovich, G. M., Epifanio, C. E., Dittel, A. I. y Tyler, P. A. (2003) Spatial and temporal patterns in development of eggs in the vent crab *Bythograea thermydron*. *Marine Ecology Progress Series*. **251**: 211-220.
- Pineda, J. (1991) Predictable Upwelling and the Shoreward Transport of Planktonic Larvae by Internal Tidal Bores. *Science*. **253** (5019): 548-549.
- Pineda, J. (2000) Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific*. **1**: 84-105.
- Pineda, J., Hare, J. y Sponaugle, S. (2007) Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography*. **20** (3): 22-39.
- Pinheiro, M. A. A. y Hattori, G. Y. (2003) Embryology of the mangrove crab *Ucides Cordatus* (brachyura: ocyropodidae). *Journal of Crustacean Biology*. **23** (3): 729-737.
- Pohle, G. y Marques, F. P. L. (2003) Zoéal stages and megalopa of *Leucippa pentagona* H. Milne Edwards, 1833 (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Epialtidae) obtained from laboratory culture and a comparison with other epialtid and majoid larvae. *Invertebrate reproduction & development*. **43** (1): 55-70.
- Pohle, G. W., Mantelatto, F. L. M., Negreiros-Fransozo, M. L. y Fransozo, A. (1999) Larval Decapoda (Brachyura). In: South Atlantic Zooplankton, Vol. 2 (Boltovskoy, D. ed). Backhuys Publishers, Leiden. pp. 1281-1351.
- Pulliam, H. R. (1988) Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist*. **132**: 652–661.
- Queiroga, H., Almeida, M. J., Alpuim, T., Flores, A. A. V., Francisco, S., González-Gordillo, I., Miranda, A. I., Silva, I. y Paula, J. (2006) Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*. **307**: 21–36.
- Queiroga, H. y Blanton, J. (2004) Interactions Between Behavior and Physical Forcing in the control of horizontal transport of Decapod Crustacean Larvae. *Advances in Marine Biology*. **47**: 107-214.

- Rhode, S. C., Pawlowski, M. y Tollrian, R. (2001) The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature*. **412**: 69-72.
- Rieger, P. y Vieira, R. R. (1997) Desenvolvimento larval de *Cyrtograpsus angulatus* Dana (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*. **14**: 601-623.
- Rivas, A. L. (1983) Análisis de la circulación costera en el Golfo Nuevo. *Acta Oceanográfica Argentina*. **3** (1): 49-66.
- Rivas, A. L. (1985) Balance estacional de calor y sal en Golfo Nuevo, Argentina. Tesis de Maestría, Centro de investigación científica y de educación superior de Ensenada, BC, Mexico.
- Rivas, A. L. (1989) Corrientes originadas por la acción del viento y la marea en el golfo Nuevo. *Geoacta*. **16** (2): 185-205.
- Rivas, A. L. y Ripa, P. (1989) Variación estacional de la estructura termohalina del golfo Nuevo. *Geofísica Internacional*. **28** (1): 3-24.
- Roberts, P. E. (1973) Larvae of *Munida subrugosa* (White), 1847, from Perseverance Harbour, Campbell Island. *Journal of the Royal Society of New Zealand*. **3**: 393-408.
- Romero, M. C., Lovrich, G. A., Tapella, F. y Thatje, S. (2004) Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **84** (359-365).
- Roughgarden, J., Gaines, S. y Possingham, H. (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*. **241**: 1460-1466.
- SAGPyA. (2008) Secretaría de Agricultura Ganadería Pesca y Acuicultura. [http://www.sagpya.mecon.gov.ar/SAGPyA/pesca/Pesca\\_Marítima/02-Desembarques/anio.php?anio=2006](http://www.sagpya.mecon.gov.ar/SAGPyA/pesca/Pesca_Marítima/02-Desembarques/anio.php?anio=2006)
- Sainte-Marie, B., Sévigny, J. M. y Carpentier, M. (2002) Interannual variability of sperm reserves and fecundity of primiparous females of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in relation to sex ratio. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **59** (12): 1932-1940.
- Sale, P. F. y Kritzer, J. P. (2003) Determining the extent and spatial scale of population connectivity: decapods and coral reef fishes compared. *Fisheries Research*. **65**: 153-172.
- Sastry, A. N. (1983) Ecological aspects of reproduction. In: Environmental adaptations, Vol. 8 (Vernberg, F. J. y Vernberg, V. B. eds). Academic Press, New York. pp. 179-270.
- Scelzo, M. y Lichtschein de Bastida, V. (1978) Desarrollo larval y metamorfosis del cangrejo *Cyrtograpsus altimanus* Rathbun, 1914 (Brachyura, Grapsidae) en laboratorio, con observaciones sobre la ecología de la especie. *Physis* **38**: 103-126.
- Scelzo, M. A. (1976) Larvas de los crustáceos decápodos anomuros identificadas en las aguas marinas argentinas. *Physis*. **90**: 37-45.
- Scelzo, M. A. y Valentini, A. (1974) Presencia de *Geryon quinquedens* Smith en aguas del Océano Atlántico Sudoccidental (Decapoda, Brachyura, Geryonidae). *Physis*. **33**: 557-567.
- Schoeman, D. S. y Cockcroft, A. C. (1996) A description of *Ovalipes trimaculatus* (De Haan, 1833) (Brachyura: Portunidae: Polybiinae) zoeae reared in the laboratory *South African Journal of Marine Science*. **17** (1): 113-134.
- 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. (1988) Further support for the hypothesis that internal waves can transport larvae of invertebrates and fish onshore. *Fisheries Bulletin*. **86**: 703-714.

- Shanks, A. L. y Brink, L. (2005) Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*. **302**: 1-12.
- Shuanggen, J., Wu, Y., Heinkelmann, R. y Park, J. (2008) Diurnal and semidiurnal atmospheric tides observed by co-located GPS and VLBI measurements. *Journal of atmospheric and solar-terrestrial physics*. **70** (10): 1366-1372.
- Siddeek, M., Sainte-Marie, B., Boutillier, J. y Bishop, G. (2004) Comparison of reference points estimated using a size-based method for two high-latitude crab species in the United States and Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **61** (8): 1404-1430.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill. New York. pp.
- Sokal, R. y Rohlf, F. J. (1979) Biometria : principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume Ediciones, Madrid. pp. 832
- Spivak, E. D. (1997) Los crustáceos decapodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas (Valparaíso)*. **25**: 69-91.
- Spivak, E. D., Anger, K., Bas, C. C., Luppi, T. A. y Ismael, D. (1996) Size structure, sex ratio, and breeding season in two intertidal grapsid crab species from Mar Chiquita Lagoon, Argentina. *Neritica*. **10**: 7-26.
- Spivak, E. D. y Cuesta, J. A. (2000) Larval development of *Cyrtograpsus affinis* (Dana) (Decapoda, Brachyura, Varunidae) from Río de la Plata estuary, reared in the laboratory. *Scientia Marina*. **64** (1): 29-47.
- Spivak, E. D. y Luppi, T. A. (2004) Morphology of *Coenophthalmus tridentatus* first zoea (Crustacea: Portunidae: Polybiinae) hatched in the laboratory. *Journal of Plankton Research*. **26** (1): 5-10.
- Spivak, E. D. y Schubart, C. D. (2003) Species status in question: a morphometric and molecular comparison of *Cyrtograpsus affinis* and *C. altimanus* (Decapoda, Brachyura, Varunidae). *Journal of Crustacean Biology*. **23** (1): 212-222.
- Subramoniam, T. (1981) Protandric hermaphroditism in a mole crab, *Emerita asiatica* (Decapoda, Anomura). *Biological Bulletin*. **160** (1): 161-174.
- Sulkin, S., Blanco, A., Chan, J. y Bryant, M. (1998) Effects of limiting access to prey on development of first zoeal stage of the brachyuran crabs *Cancer magister* and *Hemigrapsus oregonensis*. *Marine Biology*. **131**: 515-521.
- Tapella, F. (2002) Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura: Galatheididae) del canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Tapella, F. y Lovrich, G. A. (2006) Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. *Investigaciones Marinas (Valparaíso)*. **34** (2): 47-55.
- Tapella, F., Lovrich, G. A., Romero, C. y Thatje, S. (2002a) Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **82**: 589-595.
- Tapella, F., Romero, M. C., Lovrich, G. A. y Chizzini, A. (2002b) Life History of the Galatheid Crab *Munida subrugosa* in Subantarctic Waters of the Beagle Channel, Argentina. In: Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics (AK-SG-96-02., A. S. G. C. P. ed). pp. 115-134.
- Tapia, F. J., Pineda, J., Ocampo-Torres, F. J., Fuchs, H. L., Parnell, P. E., Montero, P. y Ramos, S. (2004) High-frequency observations of wind-forced onshore transport at a coastal site in Baja California. *Continental Shelf Research*. **24** (13-14): 1573-1585.

- Thorrold, S. R., Jones, G. P., Planes, S. y Hare, J. A. (2006) Transgenerational marking of embryonic otoliths in marine fishes using barium stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **63**: 1193–1197.
- Tilburg, C. E., Dittel, A. I. y Epifanio, C. E. (2007) Retention of crab larvae in a coastal null zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **72** (4): 570-578.
- Torres, E. R. (2006) Primer registro para Argentina de *Pinnixa valdiviensis* Rathbun, 1907 (Decapoda, Pinnotheridae). *Investigaciones Marinas Valparaíso*. **34** (2): 175-179.
- Valero, J., Luppi, T. A. y Iribarne, O. (1999) Size as indicator of swimming speed of crab megalopae. *Journal of Shellfish Research*. **18**: 663–666.
- van Montfrans, J., Epifanio, C. E., Knott, D. M., Lipcius, R. N., Mense, D. J., Metcalf, K. S., Olmi, E. J., Orth, R. J., Posey, M. H., Wenner, E. L. y West, T. L. (1995) Settlement of blue crab postlarvae in Western North Atlantic estuaries. *Bulletin of Marine Science*. **57** (3): 569-706
- Vinuesa, J. H. (1982) Biología de la reproducción y el desarrollo embrionario y larval de la centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinet, en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Vinuesa, J. H. (1990) Biología y pesquería de la centolla (*Lithodes santolla*). *Atlántica, Río Grande (Brasil)*. **13**: 233-244.
- Vinuesa, J. H. (2005) Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. **40** (1): 7-21.
- Vinuesa, J. H. (2007) The reproduction of *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheididae) in San Jorge Gulf, South-West Atlantic Ocean. *Journal of Crustacean Biology*. **27**: 437-444.
- Warner, R. R. y Chesson, P. L. (1985) Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *American Naturalist*. **125** (769-787).
- Webley, J. A. C., Connolly, R. M. y Young, R. A. (2009) Habitat selectivity of megalopae and juvenile mud crabs (*Scylla serrata*): implications for recruitment mechanism. *Marine Biology*. **156**: 891–899.
- Winant, C. D. (1980) Downwelling over the Southern California shelf. *Journal of Physical Oceanography*. **10**: 91-799.
- Winant, C. D. y Bratkovish, A. W. (1981) Temperature and currents on the Southern California shelf: a description of the variability. *Journal of Physical Oceanography*. **11**: 71-86.
- Wing, S. R., Botsford, L. W. y Quinn, J. F. (1998) The impact of coastal circulation on the spatial distribution of invertebrate recruitment, with implications for management. In: Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management, Nanaimo, British Columbia, Canada.
- Wolcott, D. L. y DeVries, M. C. (1994) Offshore megalopae of *Callinectes sapidus*: depth of collection, molt stage and response to estuarine cues. *Marine Ecology Progress Series*. **109**: 157–163.
- Wyngaard, J., Iorio, M. I. y Boschi, E. E. (2001) Es viable el desarrollo de pesquerías de cangrejos en Argentina? INIDEP. N° 101. pp. 1-9
- Yamahira, K. (2004) How do multiple environmental cycles in combination determine reproductive timing in marine organisms? A model and test. *Functional Ecology*. **18**: 4-15.
- Yamazaki, H., Mackas, D. y Denman, K. L. (2002) Coupling small-scale physical processes with biology. In: The Sea, Vol. 12 (Robinson, A. R., McCarthy, J. J. y Rothschild, B. J. eds). John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 51-112.
- Yoshio, I. (2000) Reproductive cycle and fecundity of *Chionoectes japonicus* (Brachyura: Majidae) off the coast of Central Honshu, Sea of Japan. *Fisheries Science* **66**: 940-946.

- Young, C. M. (1995) Behaviour and locomotion during the dispersal phase of larval life. In: Ecology of Marine Invertebrate Larvae (McEdward, L. ed). CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 249–277.
- Zar, J. H. (1996) Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. pp. 662
- Zaret, T. M. y Suffern, J. S. (1976) Vertical Migration in Zooplankton as a Predator Avoidance Mechanism. *Limnology and Oceanography*. **21** (6): 804-813