

Biología Pesquera

UNIVERSIDAD CATOLICA
DE LA SANTISIMA CONCEPCION

Nº 25



COMITE EDITOR

Dr. Juan Cancino
Director responsable

Dr. Mario George-Nascimento
Editor jefe
FAX 056-41-482506

COMITE ASESOR

Dr. Ramón Ahumada
U. Católica Ssma. Concepción

Ing. Patricio Arana
U. Católica Valparaíso

Dr. Hugo Arancibia
Universidad de Concepción

Prof. Nivaldo Bahamonde
U. de Chile

Lic. Italo Campodónico
Subsecretaría de Pesca

Dr. Juan Carlos Castilla
Pontificia U. Católica de Chile

Lic. Javier Chong
U. Católica Ssma. Concepción

Dr. Gonzalo Gajardo
U. de Los Lagos

Dr. Ricardo Galleguillos
Universidad de Concepción

Dr. Patricio Ojeda
Pontificia U. Católica de Chile

Dr. Bernabé Santelices
Pontificia U. Católica de Chile

Ing. Eleuterio Yáñez
U. Católica Valparaíso

Editor de producción: Sr. Christian Cáceres

© Universidad Católica de la Santísima Concepción. 1991. ISSN N° 0067-8767.
Todo manuscrito, solicitud de canje, compra y correspondencia en general debe ser
dirigida a:

Editor Jefe
Revista Biología Pesquera
Universidad Católica de la Santísima Concepción
Casilla 297 - Concepción. Fax 056-41-482506
CHILE

Subscription: US\$ 15 per issue, surface mail (US\$ 20 air mail).
Subscripción en Chile: \$ 6.000 Anuales.

Biología Pesquera

POLITICA EDITORIAL

BIOLOGIA PESQUERA es una revista científica que en el ámbito regional latinoamericano tiene por objeto publicar los resultados de investigaciones biológicas, pesqueras, ecológicas, limnológicas, oceanográficas y de ingeniería, orientadas a incrementar las bases científicas para el manejo y utilización de los recursos acuáticos vivos. Se publicarán preferentemente trabajos referidos al Pacífico Suroriental y Océano Austral (Antártica). Los idiomas de publicación son español e inglés.

La responsabilidad de la gestión editorial de BIOLOGIA PESQUERA recae en la Facultad de Ciencias de la Universidad Católica de la Santísima Concepción (Concepción, Chile) a contar del N° 20 (diciembre 1991).

EDITORIAL POLICY

BIOLOGIA PESQUERA is a scientific journal that in the Latin American region has the purpose of publishing results either from biological, fisheries, ecological, limnological, oceanographic or engineering research oriented to increase the scientific bases for the management and exploitation of aquatic living resources. The journal will give priority to publish manuscripts referring to both, the Southeastern Pacific and Antarctic Ocean. Submission can be made in Spanish or English.

The managing editorialship of BIOLOGIA PESQUERA is an effort of the Faculty of Sciences of the Universidad Católica de la Santísima Concepción (Concepción, Chile) since Number 20 (December 1991).



FONDO DE PUBLICACION
VICERRECTORIA ACADEMICA
UNIVERSIDAD CATOLICA DE LA SANTISIMA CONCEPCION

Biología Pesquera

UNIVERSIDAD CATOLICA
DE LA SANTISIMA CONCEPCION

ISSN 0067 - 8767



INDICE N° 25

1996

Eduardo Pérez y Omar Defeo

Estimación de riesgo e incertidumbre en modelos de producción captura-mortalidad.
Risk and uncertainty in capture-mortality production models 3 - 15

Humberto Cerisola y Marcelo González

Maduración ovocitaria en *Emerita analoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda: Anomura).
Oocytic maturation in Emerita analoga (Stimpson, 1857)(Decapoda: Anomura)..... 17 - 25

Marco A. Ortiz y Wolfgang B. Stotz

Distribución de juveniles recientemente asentados de *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmatidae) en tres Bahías de la Cuarta Región: variables físicas y químicas que le caracterizan. *Distribution of early settlement of Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmatidae) in three bays of the Fourth Region, Chile: Physical and chemical characterization 27 - 40

Carlos Gallardo y Alejandro Weber

Histología y ciclo gonadal de *Venus Antiqua* King y Broderip, 1835 (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) en Bahía Metri, seno de Reloncaví, Chile. *Histology and gonadal cycle of Venus Antiqua King & Broderip, 1835* (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) from Metri bay, Reloncaví Gulf, Chile 41 - 50

Laura Inés Comoglio y Oscar Antonio Amin

Natural diet of the Southern King crab *Lithodes santolla* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Dieta natural de la centolla patagónica Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina..... 51 - 57

Luis Oscar Bala

Edad y crecimiento de *Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846, en el golfo San José, Argentina. *Age and growth of Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846, in the San José gulf, Argentine 59 - 66

ESTIMACION DE RIESGO E INCERTIDUMBRE EN MODELOS DE PRODUCCION CAPTURA-MORTALIDAD

RISK AND UNCERTAINTY IN CAPTURE-MORTALITY PRODUCTION MODELS

Eduardo Pérez¹ y Omar Defeo^{1,2}

RESUMEN

Se exploran métodos dirigidos a estimar intervalos de confianza en algunos Puntos Biológicos de Referencia (*PBR*) obtenidos a partir de los modelos de excedentes de producción que relacionan la captura con la tasa instantánea de mortalidad total. Se empleó el método de remuestreo "bootstrap" en dos modalidades: (1) remuestreo aleatorio con reemplazo del grupo original de los *n* pares de datos anuales correspondientes a valores de captura y mortalidad total; (2) remuestreo aleatorio con reemplazo de los residuos generados por el ajuste de datos observados a los modelos empleados. Ambas técnicas resultaron útiles para estimar intervalos de confianza de los *PBR*, observándose diferencias importantes sólo en las colas de la distribución y una tendencia más conservadora de la segunda modalidad en la región central (mediana). La aplicación de los modelos "captura-mortalidad" permitió la estimación de *PBR* en condiciones de Máxima Producción Biológica, los cuales resultaron más conservadores que sus análogos de producción excedente basados en niveles de Captura Máxima Sostenible y por tanto se sugieren como *PBR* útiles en un contexto de manejo precautorio. Un segundo objetivo de este trabajo consistió en analizar los resultados obtenidos en el contexto de la Teoría de Decisión, a efectos de proponer un análisis de riesgo dirigido a formular estrategias precautorias de manejo: los conceptos Maximax, Maximin y Minimax se sugieren como criterios alternativos útiles para adoptar estrategias de manejo bajo un esquema de incertidumbre.

Palabras clave: Incertidumbre, manejo pesquero, puntos biológicos de referencia, bootstrap, análisis de decisión.

ABSTRACT

The paper explores the feasibility of different methods for evaluating uncertainty in some common Biological Reference Points (*BRPs*) derived from yield-mortality surplus production models. The bootstrap method was applied by resampling (a) the original data set and (b) the residuals from the model fit, in order to obtain confidence bounds. Both bootstrap approaches were very useful in estimating confidence intervals, but the former appears to be more conservative. Criteria for management related to the total production of the stock, such as the "Yield at Maximum Biological Production" and derived *BRPs*, resulted more conservative than those related to the Maximum Sustainable Yield level, and therefore are suggested as useful benchmarks in a context of precautionary fishery management. A simple approach towards the formulation of risk-averse management strategies was explored using Decision Theory. For this purpose, we introduced the concepts of Maximax, Maximin and Maximum Regret Criterion as alternative criteria for choice under uncertainty. We concluded that these criteria seem to be well adapted to formulation of risk-averse management strategies and precautionary fisheries management.

Key words: Uncertainty, fishery management, biological reference points, bootstrap, decision analysis

Fecha de recepción: 11 - 10 - 95. Fecha de aceptación: 25 - 5 - 96.

¹Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN Unidad Mérida, 97310 Mérida, Yucatán, México

²Instituto Nacional de Pesca, Casilla de Correo 1612, 11200 Montevideo, Uruguay

INTRODUCCION

La evidencia de sobreexplotación de los recursos pesqueros en todo el mundo ha originado la necesidad de buscar estrategias de manejo que minimicen la probabilidad de ocurrencia de dos hechos fundamentales (Mace, 1994): a) que el rendimiento pesquero se presente a un nivel más bajo que el máximo sustentable (riesgo de la pesquería); y b) que el stock caiga debajo de cierto nivel de biomasa (riesgo del stock). Una de las posibilidades para lograr estos objetivos es utilizar Puntos Biológicos de Referencia (*PBR*, e.g., *Captura Máxima Sostenible CMS*) y niveles de mortalidad por pesca (e.g., F_{RMS} , $F_{0.1}$), dentro del contexto de manejo precautorio de pesquerías (FAO, 1993; Caddy & Mahon, 1995). En este sentido, el Principio Precautorio (García, 1994: p. 102) y la aproximación precautoria de manejo basada en éste, sugieren el control de actividades pesqueras a fin de proteger cierta área marina o stock de los efectos nocivos de la pesca, aún antes de que una relación causal sea establecida por medio de una evidencia científica absolutamente clara (García, 1994; Caddy & Mahon, 1995).

Los *PBR* clásicos como la *CMS*, estimados fundamentalmente a partir de modelos de captura-esfuerzo (Schaefer, 1954; Fox, 1970) y de rendimiento por recluta (Beverton & Holt, 1957) han sido ampliamente utilizados a efectos de observar el comportamiento de una pesquería en el largo plazo. Sin embargo, la aplicación particular de los modelos de excedente de producción del tipo captura-esfuerzo está sujeta a fuentes de error de medida y estimación, en particular relacionados con el esfuerzo pesquero (Caddy, 1986). Asimismo, el coeficiente de capturabilidad q , que relaciona a ambas variables a modo de coeficiente de proporcionalidad, es sensible a factores conductuales del recurso (e.g., relación inversa entre q y densidad del stock), ambientales y tecnológicos (Caddy, 1979). Así, cambios progresivos y apenas detectables en q , debidos a un fuerte incremento en el poder de pesca de las embarcaciones, han ocasionado problemas en la estimación y estandarización del esfuerzo. Asimismo, existe cierto desfase temporal entre la respuesta de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), la cual es tomada como un índice de abundancia relativo de la biomasa poblacional, con respecto a

variaciones en la intensidad de esfuerzo ejercido. Esto se traduce en que las variaciones en el esfuerzo no se reflejarán en el mismo año sino en años posteriores. Dado este escenario, la elaboración de series anuales de datos captura-esfuerzo sin tomar en cuenta ese desfase implicará errores de estimación en los parámetros del modelo (Caddy, 1986).

Por los problemas antes mencionados, Caddy (1986, 1996) sugiere la posibilidad de usar modelos de excedente de producción del tipo "captura-mortalidad" (Csirke & Caddy, 1983; Caddy & Defeo, 1996), los cuales se basan en el uso de la captura C como variable dependiente y la tasa instantánea de mortalidad total Z como variable independiente. Este tipo de modelos ha sido poco explorado en la literatura, a pesar de que presentan las siguientes ventajas comparativas con respecto a los de captura-esfuerzo (Caddy & Defeo, 1996):

(1) Reconocen cambios imperceptibles de q que sesgan la estimación del esfuerzo, minimizando así los problemas de estimación en la variable independiente, y en consecuencia los hacen más robustos con respecto a violaciones del supuesto de equilibrio.

(2) El análisis de datos basados en frecuencias de longitudes permite en la actualidad una rápida e insesgada estimación de tasas de mortalidad a partir de curvas de captura longitud-convertidas, lo cual, unido a la fácil obtención de información sobre capturas, permite minimizar la incertidumbre asociada a los errores de medición y estimación de las variables que estructuran el modelo. Esto contrasta con la frecuente dificultad asociada con la estimación y estandarización del esfuerzo pesquero, variable independiente en los modelos de producción clásicos.

(3) Los valores medios anuales de tasas de mortalidad Z obtenidos de métodos basados en curvas de captura, u otros alternativos, representan el impacto de la pesca en el presente y pasado reciente en forma más cercana que las aproximaciones que emplean valores anuales de esfuerzo de pesca (Csirke & Caddy, 1983). El recíproco de la mortalidad promedio para las clases de edad plenamente reclutadas ($1/Z$) es en sí un estimador simple del número de clases de edad anuales que sobreviven de la explotación en años anteriores y que de una u otra forma constituyen la captura actual. Esto en

términos prácticos se traduce en un cierto grado de ajuste semiautomático de la mortalidad pasada en cada estimación individual anual de mortalidad (Caddy, 1986).

(4) Las bases de datos captura-mortalidad tienden a mostrar cierto grado de autocorrelación serial sin las fuertes oscilaciones desde la izquierda a la derecha de las curvas de rendimiento, características de muchos modelos de producción captura-esfuerzo, y por tanto con amplias desviaciones del equilibrio (Caddy & Defeo, 1996).

(5) Los modelos de producción captura-mortalidad proveen *PBR* alternativos a los derivados de modelos "captura-esfuerzo", tales como aquellos basados en el concepto de Máxima Producción Biológica (*MPB*). Este concepto fue originalmente propuesto por Caddy & Csirke (1983) y no ha recibido suficiente atención a pesar de su simplicidad. El razonamiento es el siguiente: se acepta que cuando no existe mortalidad por pesca, la captura es cero; sin embargo, una cantidad importante de biomasa es capturada por depredadores naturales. Al incorporar esta biomasa al modelo se obtiene un máximo a la izquierda del punto de *CMS*, el cual corresponde al punto de *MPB*. A partir de esta nueva curva es posible definir *PBRs* tales como las capturas a niveles de *MPB* (C_{MPB} y las tasas correspondientes de mortalidad total y por pesca (Z_{MPB} y F_{MPB} respectivamente). En primera instancia, estos *PBR* parecen ser más conservadores que sus análogos de rendimiento excedente (Caddy & Csirke, 1983) y por tanto resultan potencialmente útiles para formular estrategias de manejo aversas al riesgo (Caddy & Csirke, 1983; Caddy & Mahon, 1995; Caddy & Defeo, 1996).

Frecuentemente, los *PBR* derivados de los modelos de excedentes de producción no incluyen la varianza asociada a tal estimación (Caddy & Mahon, 1995), lo cual impide cuantificar los efectos que tiene la incertidumbre en los parámetros en el proceso de selección de la estrategia de explotación. Una de las aproximaciones más poderosas para el cálculo de intervalos de confianza en parámetros incluidos o derivados de modelos pesqueros es el bootstrap (Efron, 1982; Hilborn & Walters, 1992). Este tipo de estimación de variabilidad en los *PBR* obtenidos a partir de modelos "captura-mortalidad" ha sido empleado por Caddy & Defeo (1996),

quienes además utilizan los resultados derivados del remuestreo aleatorio en dos stocks de merluza, para proponer un análisis de riesgo simple tendiente a determinar esquemas precautorios de manejo. La obtención en algunos casos de amplios y asimétricos intervalos de confianza en los parámetros, así como la ocurrencia de valores negativos -sin sentido- en algunos *PBR*, hicieron sugerir como etapas futura de análisis la aplicación de dos modalidades de bootstrap (*i.e.*, remuestreo de datos originales o bien a base de remuestrear los residuos generados por el ajuste de los modelos, ver Hilborn & Walters, 1992) a efectos de evaluar su desempeño relativo (ver también Kizner, 1990).

Una vez estimados los intervalos de confianza de los diferentes *PBR* mediante distintos tipos de ajuste, es necesario emplear algún criterio objetivo para cuantificar el riesgo asociado a la selección de un determinado *PBR* con fines de manejo. Para ello es posible utilizar tablas de decisión (Hilborn *et al.*, 1993), mediante las cuales se evalúan, con probabilidades matemáticas estados alternativos de la naturaleza (hipótesis, *e.g.*, estimaciones de biomasa), conjuntamente con distintas posibles acciones de manejo (*e.g.* cuotas de captura). En ausencia de probabilidades matemáticas el proceso de toma de decisiones puede verse dificultado. Dado este contexto, la aplicación de herramientas desarrolladas en el ámbito del análisis costo-beneficio de proyectos públicos, puede resultar útil para evaluar diferentes estrategias de manejo. Schmid (1989) sugiere una alternativa en la cual no se asignan probabilidades a los posibles estados del sistema, sino la posibilidad de ocurrencia de las salidas puede ser jerarquizada en un sentido ordinal. Así, los administradores pueden seleccionar, considerando su propio grado de aversión al riesgo, diferentes alternativas de manejo en un contexto en donde el riesgo y la incertidumbre son explícitamente reconocidos.

En este trabajo ilustramos aspectos metodológicos relacionados con la estimación de riesgo e incertidumbre en modelos de producción "captura-mortalidad", siendo los objetivos: (1) estimar intervalos de confianza de diversos *PBR*, analizando en forma comparativa el desempeño de dos tipos de bootstrap en modelos de captura-mortalidad; y (2) aplicar aspectos de la Teoría de Decisión a fin de efectuar un análisis de riesgo que permita brindar elementos cuanti

y cualitativos de selección de diferentes acciones en un contexto de manejo precautorio. Los datos de capturas y mortalidad total empleados a tales fines provienen del reporte de Espino & Wosniza-Mendo (1984) referido a las hembras de merluza peruana *Merluccius gayi peruanus*.

MATERIALES Y METODOS

Teoría y aproximaciones al ajuste de los modelos

Los modelos captura-mortalidad se basan en el análisis conjunto de series de datos correspondientes a la captura comercial (variable dependiente) en función de la tasa instantánea de mortalidad total Z (variable independiente) (Csirke & Caddy, 1983). Los modelos utilizados para su análisis en este trabajo corresponden al logístico, en sus versiones de ajuste directo y linealizado (Csirke & Caddy, 1983), así como el modelo exponencial de Fox (1970) modificando por Caddy & Defeo (1996) a un modelo captura-mortalidad. Las ecuaciones básicas utilizadas en el presente trabajo fueron las siguientes (ver desarrollos *in extenso* en Csirke & Caddy, 1983; Caddy & Csirke, 1983 y Caddy & Defeo, 1996):

Modelo logístico

a) **Ajuste directo.** El clásico modelo logístico de crecimiento poblacional propuesto por Graham (1935) en condiciones de explotación pesquera (ver Ricker, 1975), fue expresado por Csirke & Caddy (1983) en términos del valor en equilibrio de la tasa de mortalidad anual Z . Así, en el largo plazo las capturas se relacionan con Z en base a las siguiente ecuación cuadrática:

$$C_i = aZ_i^2 + bZ_i + c_i \quad (1)$$

donde C_i es la captura correspondiente al año i y Z_i es la tasa instantánea de mortalidad total promedio en el año i .

Bajo los supuestos del modelo logístico, la ecuación (1) representa una parábola que intersepta la abscisa a la derecha del origen. Usando regresión múltiple, donde Z_i y Z_i^2 son las dos variables independientes, es posible estimar la curva que relaciona los valores anuales de captura con la mortalidad total. Dicho ajuste pro-

vee una estimación de la tasa instantánea de mortalidad natural M a través de la solución de esta ecuación para $Z = M$, siendo por tanto C_i y F_i iguales a cero (Csirke & Caddy, 1983).

Los parámetros del modelo logístico pueden obtenerse para los valores de Z correspondientes al nivel de captura máxima sostenible CMS , la cual es definida como (Csirke & Caddy, 1983):

$$Z_{CMS} = - \frac{b}{2a} \quad (2)$$

El nivel de mortalidad por pesca $CMS (F_{CMS})$, está dado por la substracción de M a Z_{CMS} , mientras que los otros parámetros del modelo logístico se determinan a través de las siguientes ecuaciones:

$$r = 2F_{CMS} \quad (3)$$

$$CMS = c - \frac{b^2}{4a} \quad (4)$$

$$B_{\infty} = \frac{4CMS}{r} \quad (5)$$

donde r es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y B_{∞} la biomasa virgen.

b) **Aproximación lineal.** Csirke & Caddy (1983) han sugerido una aproximación alternativa para el ajuste del modelo logístico, basada en el índice de abundancia (U_i , en número) según la siguiente expresión:

$$U_i = \frac{C_i}{(Z_i - M)} \quad (6)$$

el cual es analizado en relación a $(Z_i - M)$, de tal manera que:

$$\frac{C_i}{Z_i - M} = a - b(Z_i - M) \quad (7)$$

En este caso el procedimiento de estimación de M es iterativo, empleándose diferentes valores de M y seleccionándose aquél valor que provea el valor más alto de bondad de ajuste (e.g., coeficiente de determinación R^2) en la ecuación 7 (ver detalles en Caddy & Defeo, 1996). Una vez obtenido el mejor valor de M , los restantes PBR (e.g., CMS , F_{CMS} , Z_{CMS} , C_{MPBR} , Z_{MPBR})

F_{MPB}) de esta versión linealizada del modelo logístico son obtenidos según Caddy & Csirke (1983). La captura en la máxima producción biológica C_{MPB} fue estimada como (Caddy & Csirke, 1983):

$$C_{MPB} = CMS [1 - (M/r)^2] \quad (8)$$

La tasa de mortalidad por pesca F_{MPB} en la cual se maximiza la producción biológica (capturas más predación) bajo condiciones del modelo logístico, es expresada como:

$$F_{MPB} = 0,5 (r - M) \quad (9)$$

y la correspondiente mortalidad total Z_{MPB} como:

$$Z_{MPB} = 0,5 (r + M) \quad (10)$$

o bien, en términos de F_{CMS} (Caddy & Defeo, 1996):

$$F_{MPB} = 0,5 M + F_{CMS} \quad (11)$$

Modelo exponencial

La versión exponencial del modelo logístico para datos de captura y esfuerzo (Fox, 1970) puede ser expresada como:

$$C_i = f_i U_{-} e^{-b f_i} \quad (12)$$

donde la captura anual (C_i) y el esfuerzo (f_i) están relacionados en una forma exponencial, y U_{-} es el índice de abundancia correspondiente al stock virgen. Caddy & Defeo (1996) transformaron el esfuerzo en tasas de mortalidad analíticas, llegando a la siguiente expresión:

$$\frac{C_i}{Z_i - M} = B_{-} e^{-b'(z_i - M)} \quad (13)$$

donde B_{-} y b' pueden ser estimados por técnicas de regresión no lineal, usando procedimientos de minimización de errores (e.g., quasi-Newton, Marquardt) para la estimación de parámetros. En este trabajo se empleó la versión linealizada del modelo, la cual es fácilmente obtenida al tomar los logaritmos naturales de ambos miembros de la igualdad a ajustar una regresión lineal de la forma $Y_i = a - b X_i$

$$\ln \left(\frac{C_i}{Z_i - M} \right) = [\ln B_{-} + b'M] - b' Z_i \quad (14)$$

usando a $\ln (C_i / Z_i - M)$ y Z_i como variables dependiente e independiente, respectivamente. Como en el caso de la aproximación logística alternativa, el modelo es ajustado para diferentes valores de M , seleccionando aquel que maximice cierto criterio de bondad de ajuste; una vez obtenido el mejor valor de M , los parámetros de manejo restantes pueden ser calculados de acuerdo con Caddy & Defeo (1996).

Para este modelo los PBR de la curva de producción biológica (PB) fueron calculados ajustando esta curva y calculando Z_{MPB} como:

$$Z_{MPB} = -1/b'' \quad (15)$$

donde b'' es la pendiente de la curva de $PB \cdot F_{MPB}$ se calculó como:

$$F_{MPB} = Z_{MPB} - M \quad (16)$$

y C_{MPB} :

$$C_{MPB} = F_{MPB} B_{-} \exp (b' F_{MPB}) \quad (17)$$

Aplicación práctica de los modelos

Los datos de capturas y mortalidad total contenidos en este trabajo provienen del reporte de Espino & Wosnitza-Mendo (1984) referido a las hembras de merluza peruana *Merluccius gayi peruanus*. Debido a que básicamente lo que nos interesa es mostrar un mecanismo de manipulación e interpretación de la información, hemos analogado esta información parcial de la población de *Merluccius gayi peruanus* con una población hipotética donde se mezclan hembras y machos. Es preciso mencionar que las estimaciones de Z proporcionadas por Espino & Wosnitza-Mendo (1984) fueron obtenidas de un análisis de cohortes de Pope (1972), contándose con datos de capturas anuales en peso correspondientes al período 1971-1982.

Estimación de variabilidad

Para estimar la variabilidad de los PBR se utilizó el bootstrap (Efron, 1982). Tal como lo sugie-

ren Kizner (1990) y Caddy & Defeo (1996), existen dos alternativas para realizar el "bootstrapping": (1) sobre los datos originales, y (2) en base al remuestreo de los errores del modelo. Ambas aproximaciones fueron realizadas en este trabajo. Los datos originales fueron remuestreados siguiendo el mismo procedimiento empleado por Caddy & Defeo (1996). En el caso del bootstrap a los errores, el primer paso consistió en ajustar los datos de acuerdo a cada uno de los tres modelos y se determinó el valor de los residuos asociados al ajuste. En cada ciclo del remuestreo ($n=300$), los errores fueron reordenados aleatoriamente y sumados a los valores calculados por el modelo. Sobre esos valores se realizó un nuevo ajuste, luego de lo cual se calcularon los respectivos valores de los *PBR*. Para todos los parámetros poblacionales y de manejo se determinó la mediana y los percentiles 10 y 90, a efectos de englobar el 80% de la distribución de los valores obtenidos por bootstrap; éste fue considerado como el intervalo de confianza (ver además Caddy & Defeo, 1996).

Tal como hacen notar Caddy & Defeo (1996) el proceso de remuestreo produce aleatoriamente valores negativos de M , F_{CMS} , Z_{CMS} y/o CMS . Este resultado no es razonable, por lo que de los 300 grupos de *PBR* estos datos fueron eliminados. A partir de este criterio de selección se determinó el porcentaje de datos no negativos ("razonables") a fin de establecer en qué modelo (logístico ó exponencial), con qué tipo de ajuste (linealizado o directo) y con qué criterio de remuestreo (sobre los datos originales o sobre los errores) se producen los resultados más "satisfactorios". Las comillas se deben a que si bien existe un criterio "objetivo" para eliminar resultados negativos, no existe un criterio "objetivo" para eliminar valores positivos excesivamente altos o bajos de los parámetros.

Análisis de decisión

Para el análisis de decisión se procedió a determinar la captura a nivel de la *MPB* que resultaría si cada uno de los parámetros calculados fuera el correcto. Por ejemplo, si el valor calculado de F_{MPB} es b , entonces a dicho valor se le asocia un MPB_r que resultaría si el valor estimado de F_{MPB} fuese el correcto. Así se procedió para

todos *PBR*. Una vez obtenidos todos los valores de *MPB* para los respectivos *PBR*, se construyó una tabla de decisión en donde las columnas representaron los modelos y las filas a las aproximaciones metodológicas.

Tabla 1. Criterio de decisión Maximin. Consiste en seleccionar el máximo de los valores mínimos. En este caso de decisión a ser seleccionada corresponde a D2 (tomado de Schmid, 1989).

Maximin decision criterion. This method considers the maximum of minimum values (Schmid, 1989).

Decisión	S1	S2	Mínimo
D1	100	-20	-20
D2	90	30	30

En el caso de nuestra pesquería hipotética, los valores contenidos en dicha tabla de decisión corresponden a valores de *MPB* determinados en función de la mediana de cada *PBR*. La información así ordenada es posible procesarla mediante el proceso sugerido por Schmid (1989), aplicado en el análisis de costo-beneficio de proyectos. El método supone que en eventos inciertos (de distribución probabilística desconocida), hay más de un resultado posible. Ante la pregunta de cómo fijar una regla de decisión en estas condiciones, Schmid propone un procedimiento simple de aplicación basado en 3 criterios de aversión al riesgo: (1) El *Maximin*, cuya regla de decisión consiste en seleccionar la alternativa que produce el máximo de los mínimos resultados esperados (Tabla 1). (2) El *Minimax*, también averso al riesgo pero menos cauto que el anterior, se basa en minimizar las pérdidas máximas esperadas. En este caso la

Tabla 2. Criterio de decisión Minimax. Consiste en seleccionar aquel valor que minimiza el máximo lamento. En este caso la decisión a ser seleccionada corresponde a D2 (tomado de Schmid, 1989).

Minimax decision criterion. This method selects the value with minimum associated pain (Schmid, 1989).

Decisión	S1	S2	Máximo lamento
D1	100-100=0	30-(-20)=50	50
D2	100-90=10	30-30=0	10

pérdida máxima es definida como la diferencia entre el beneficio real y el que pudo ser si se hubiera tomado la decisión correcta. Para ello se construye una matriz denominada "matriz de lamentos" o "matriz de pérdida de oportunidad" (Tabla 2) y la regla de decisión empleada es aquella que minimiza el máximo lamento. (3) Finalmente, el criterio *Maximax* es el más optimista de los tres, y su correspondiente regla de decisión consiste en maximizar el máximo valor esperado.

RESULTADOS

Estimación de variabilidad

La Figura 1 muestra la relación entre valores anuales de captura y de Z para las hembras de merluza peruana, ajustada mediante los modelos logístico (ecuaciones 1 y 7) y exponencial (ecuación 14) sin utilizar bootstrap. Los valores de M , en el caso de la ecuación 1 estimada directamente y en los dos restantes por medio de la maximización de R^2 en la ecuación 7, fueron similares ($\approx 0,40 \cdot \text{año}^{-1}$).

El "bootstrap" sobre los residuos generó siempre una mayor cantidad de datos positivos en todos los modelos en comparación con su aplicación a los datos originales (Tabla 3). El modelo más consistente, en términos de datos no negativos producto del remuestreo, fue el exponencial, con un 99% y 95,3% de datos efec-

tivos para el bootstrap a los residuos y a los datos originales, respectivamente. Resultados más conservadores (i.e., más valores negativos) fueron obtenidos con la versión linealizada y con el ajuste directo del modelo de Csirke & Caddy (1983), en ese mismo orden (Tabla 3).

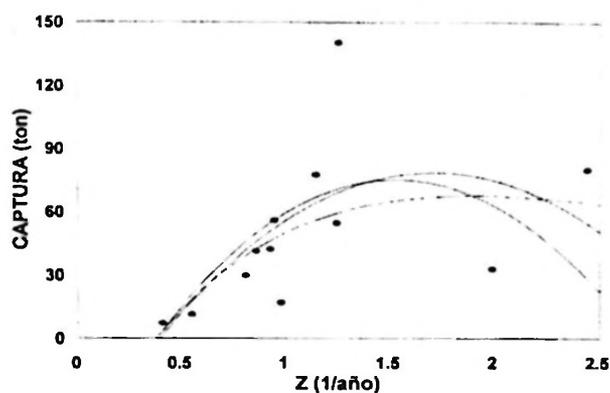


Figura 1. Curvas captura-mortalidad para las hembras de merluza *Merluccius gayi peruanus*. (a) Csirke & Caddy, ajuste directo (ecuación 1: línea sólida gruesa); (b) Csirke & Caddy, linealizado (ecuación 7: línea sólida delgada); (c) exponencial (ecuación 14: línea punteada).

Mortality catch graphs for the female of *Merluccius gayi peruanus*. (a) Direct fit model of Csirke & Caddy, solid line. (b) Lineal fit of Csirke & Caddy, thin line. (c) Exponential model, broken line.

Tabla 3. Intervalos de confianza al 80% para los parámetros poblacionales y de manejo. El porcentaje (%) de datos positivos es sobre un total de 300, como resultado del "bootstrapping". CMS y B_{∞} están dados en miles de toneladas, mientras que los parámetros de crecimiento y mortalidad están dados en una base anual.

Eighty per cent confidence intervals for populations and management parameters. The percentage (80%) for a total of 300 for bootstrapping method. CMS and B_{∞} in thousands ton, and the growth and mortality parameters in annual rate.

Modelo	Ajuste	Procedimiento Bootstrap	Datos positivos	%	M	Zcms	Fmcs	r	CMS	B_{∞}
Csirke & Caddy (1983)	Directo	Originales	256	85,3	0,28-0,57	1,38-2,12	0,89-1,83	1,78-3,66	62-110	77-199
		Residuos	274	91,3	0,26-0,59	1,58-2,23	1,10-1,85	2,20-3,69	62-105	89-166
	Linealizado	Originales	280	93,3		1,20-2,41	0,82-2,03	1,64-4,06	57-102	87-176
		Residuos	298	99,3		1,24-2,60	0,86-2,22	1,71-4,45	56-125	100-163
Exponencial	Linealizado	Originales	286	95,3		1,21-3,29	0,83-2,91		48-102	89-172
		Residuos	297	99,0		1,32-3,61	0,94-3,24		48-114	87-170

Mortalidad Natural

Las diferencias entre ambos criterios de bootstrap se observaron en la cola derecha de la distribución, mientras que en la cola izquierda y región central los resultados fueron similares (Fig. 2). La distribución observada genera que, al expresar los resultados en el intervalo de confianza dado por los percentiles 10 y 90 (Tabla 3), el intervalo sea ligeramente más amplio en el caso del remuestreo de los residuos, aunque la mediana resultó similar ($M = 0,42 \cdot \text{año}^{-1}$).

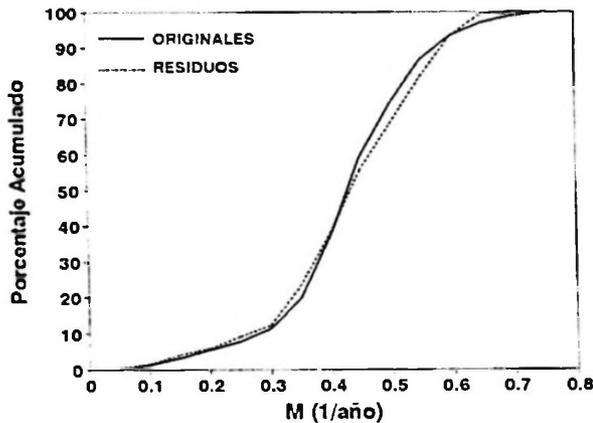


Figura 2. Distribución de los valores de M originada del bootstrap aplicado a los residuos y a los datos originales, según ajuste directo del modelo de Csirke & Caddy (1983).

M values distribution originated by bootstrap upon residuals and original data.

Mortalidad por Pesca, Mortalidad Total y Tasa de Crecimiento Poblacional

Las distribuciones de los parámetros Z_{CMS} , F_{CMS} y r presentaron la cola derecha más larga cuando el bootstrap fue aplicado a los residuos de los modelos y, en consecuencia, los intervalos de confianza estuvieron desplazados hacia la derecha (Fig. 3; Tabla 3); también aquí las medianas no mostraron diferencias importantes. En el caso específico de Z_{CMS} , el modelo que mostró resultados más conservadores fue el de Csirke & Caddy (1983) en su versión linealizada ($Z_{CMS} < 1,54 \cdot \text{año}^{-1}$), mientras que el que registró mayores valores fue el exponencial ($> 1,79 \cdot \text{año}^{-1}$).

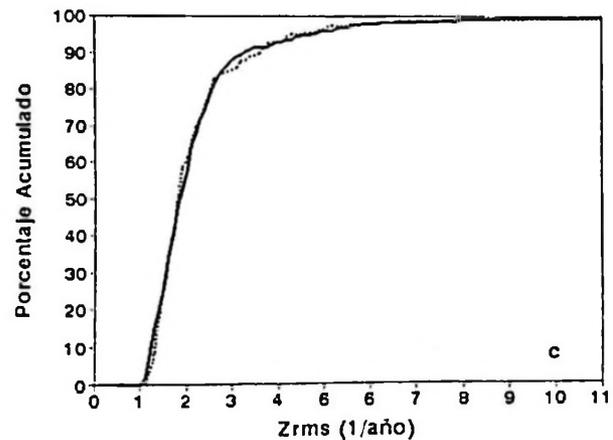
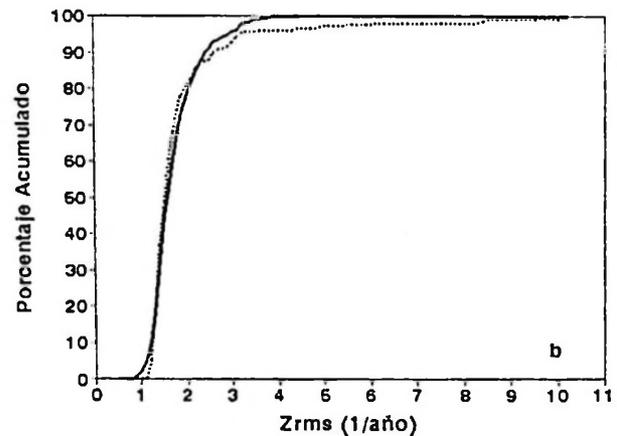
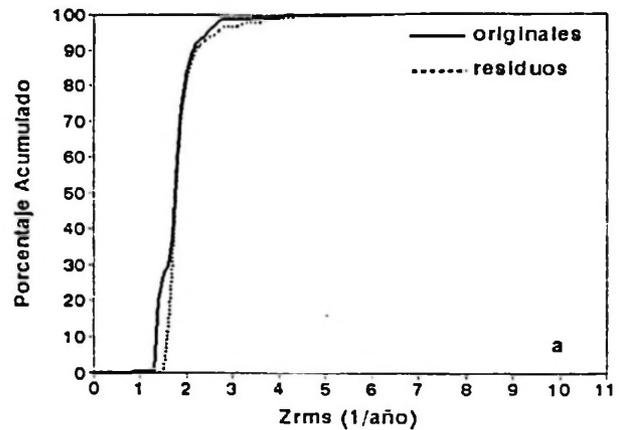


Figura 3. Distribución de los valores de Z_{CMS} para los distintos modelos y tipos de ajuste. (a) Csirke & Caddy, ajuste directo; (b) Csirke & Caddy linealizado y (c) exponencial.

Z_{CMS} distribution for (a) Direct fit model of Csirke & Caddy. (b) Linear fit of Csirke & Caddy. (c) Exponential model.

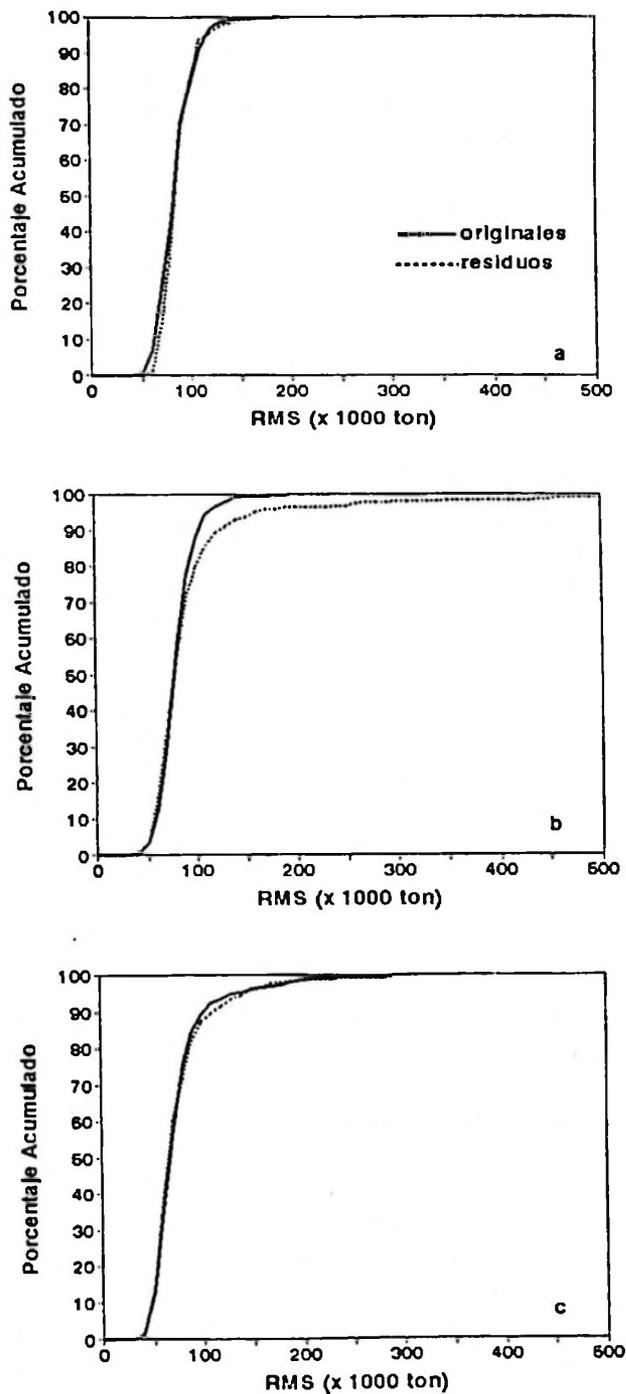


Figura 4. Distribución de los valores de CMS para los distintos modelos y tipos de ajuste. (a) Csirke & Caddy, ajuste directo; (b) Csirke & Caddy linealizado y (c) exponencial.

CMS distribution for (a) Direct fit model of Csirke & Caddy. (b) Linear fit of Csirke & Caddy. (c) Exponential model.

Captura máxima sostenible

Para el modelo exponencial propuesto por Caddy & Defeo (1996), las diferencias entre ambas aplicaciones de bootstrap fueron mínimas (Fig. 4). En el caso del ajuste directo del modelo de Csirke & Caddy (1983), las diferencias se registraron en la cola izquierda de la distribución, mientras que en el ajuste lineal las diferencias ocurrieron en la cola derecha. Los valores de la mediana de CMS para los tres modelos se ordenaron de la siguiente manera: $CMS_{\text{exponencial}} < CMS_{\text{Csirke \& Caddy lineal}} < CMS_{\text{Csirke \& Caddy directo}}$

Biomasa Virgen

Los resultados del bootstrap en sus dos versiones fueron similares en el modelo exponencial (Fig. 5), lo cual contrastó con lo observado para los ajustes de Csirke & Caddy (1983), para el cual el remuestreo sobre los ajustes al modelo tuvo consistentemente una cola más larga ha-

Tabla 4. Resultados del análisis de decisión para Z_{MPB} (1/año). La tabla superior contiene los resultados para el criterio Maximin y Maximax. La tabla inferior corresponde a la matriz de "máximo lamento" o de "pérdida de oportunidad" para el criterio Minimax. CCD= modelo de Csirke & Caddy en su versión de ajuste directo. CCL= modelo de Csirke & Caddy en su versión de ajuste linealizado. EXP= modelo exponencial.

Decision analysis results for Z_{MPB} (1 / year). The table above show the results for Maximin and Maximax. The bottom table show the matrix of "maximum pain" or "lost opportunity" for Maximax criterion. CCD = Direct adjust model of Csirke & Caddy. CCL = Lineal adjust of Csirke & Caddy. EXP = Exponential model.

Bootstrap/modelo	CCD	CCL	EXP	Mín.	Máx.
Originales	1,75	1,54	1,47	1,47	1,75
Residuos	1,78	1,51	1,40	1,40	1,78

	Máximo CCD	1,54 CCL	1,47 EXP	Máx. Lam.
Originales	,03	0	0	,03
Residuos	0	,03	,07	,07

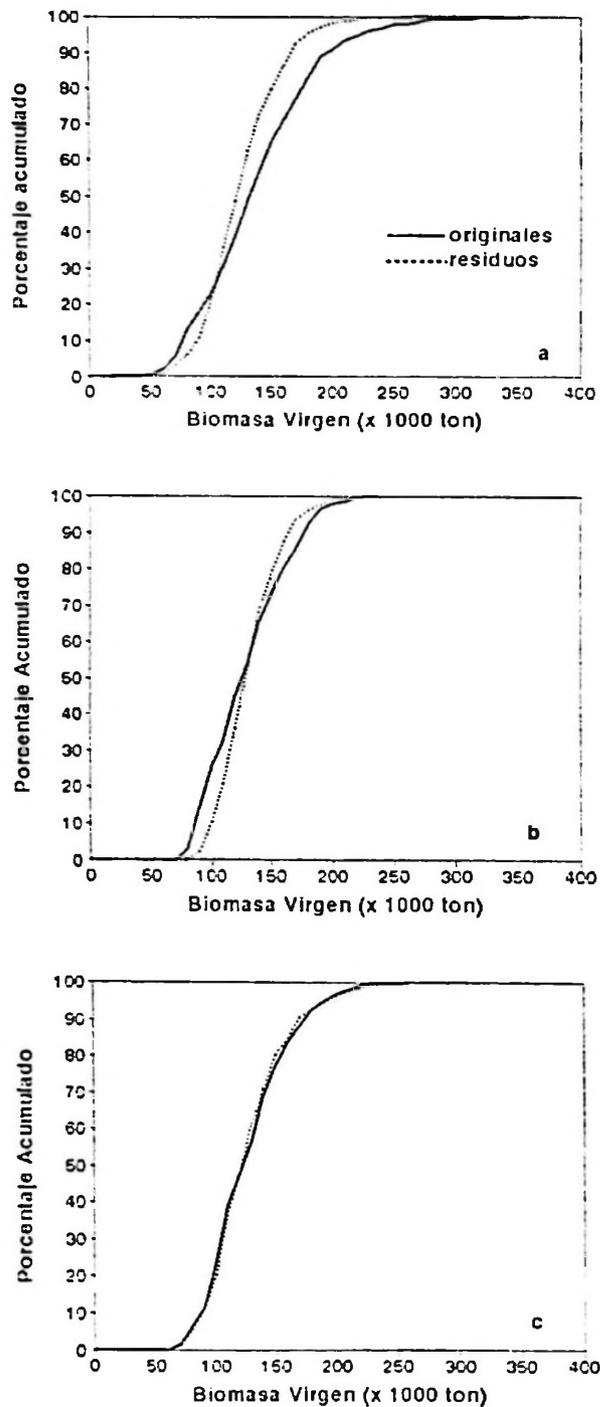


Figura 5. Distribución de los valores de biomasa virgen B_v para los distintos modelos y tipos de ajuste. (a) Csirke & Caddy, ajuste directo; (b) Csirke & Caddy linealizado; y (c) exponencial.

Virgin biomass distribution B_v (a) Direct fit model of Csirke & Caddy. (b) Linear fit of Csirke & Caddy. (c) Exponential model.

Tabla 5. Resultados del análisis de decisión para MPB (miles de toneladas). La tabla superior contiene los resultados para el criterio *Maximin* y *Maximax*. La tabla inferior corresponde a la matriz de "máximo lamento" o de "pérdida de oportunidad" para el criterio *Minimax*. CCD= modelo de Csirke & Caddy en su versión de ajuste directo. CCL= modelo de Csirke & Caddy en su versión de ajuste linealizado. EXP = modelo exponencial.

Decision analysis results for MPB (thousands ton). The table above show the results for Maximin and Maximax. The bottom table show the matrix of "maximum pain" or "lost opportunity" for Maximax criterion. CCD = Direct fit model of Csirke & Caddy. CCL = Lineal fit of Csirke & Caddy. EXP = Exponential model.

Bootstrap/modelo	CCD	CCL	EXP	Mín.	Máx.
Originales	81	74	65	65	81
Residuos	80	76	63	63	80

	Máximo CCD	76 CCL	65 EXP	Máximo Lamento
Originales	0	2	0	2
Residuos	1	0	2	2

cia la derecha de la distribución. A nivel de la mediana, el remuestreo sobre los errores fue más conservador.

Análisis de decisión

De los distintos PBR que pueden ser analizados, presentamos a modo de ejemplo los resultados de Z_{MPB} y MPB (Tablas 4 y 5, respectivamente). Al aplicar el Maximin como criterio de decisión, y teniendo a Z_{MPB} como PBR (Tabla 4), se obtiene un valor de $Z_{MPB} = 1,47 \text{ año}^{-1}$ del remuestreo de los datos originales en el modelo exponencial, el cual correspondería a una CMS de aproximadamente 60 mil $\text{ton} \cdot \text{año}^{-1}$ según la función de densidad probabilística de CMS con respecto a Z . La aplicación del criterio Minimax resultó en un valor de $1,75 \text{ año}^{-1}$ ($\text{CMS} \approx 61 \text{ mil ton año}^{-1}$), obteniendo a partir del modelo de Csirke & Caddy en su versión de ajuste directo y remuestreando los datos originales. En el caso de Maximax, el criterio de decisión consistiría en seleccionar un valor de Z_{MPB} igual a $1,78 \text{ año}^{-1}$ ($\text{CMS} \approx 86 \text{ mil ton año}^{-1}$) derivado del mismo

modelo y ajuste mencionados anteriormente, pero como resultado del remuestreo de los residuos.

Al usar la *MPB* como PBR (Tabla 5), la decisión de acuerdo al criterio Maximin entregó un valor de 65 mil ton \bullet año⁻¹, el cual correspondería a un $Z_{MPB} \approx 1.60$ año⁻¹, usando el modelo exponencial con remuestreo a los datos originales. En tanto, el uso del Maximax como criterio de decisión proporcionó una *MPB* de 81 mil ton \bullet año⁻¹ ($Z_{MPB} \approx 3.15$ año⁻¹), correspondiente al ajuste directo del modelo de Csirke & Caddy.

DISCUSION

Los resultados de la estimación de los parámetros biológico-pesqueros y de manejo corresponden a un típico caso de incertidumbre asociada al modelo (*sensu* Hilborn & Peterman, 1995). Esto es, al usar exactamente los mismos datos de entrada en distintos modelos de evaluación los resultados no son coincidentes. En consecuencia, se requiere definir el criterio de selección de un valor de referencia para Z , para la captura, u otro PBR.

El análisis presentado en este trabajo aplica aspectos relevantes de la teoría de decisiones en ausencia de probabilidades matemáticas para estados alternativos de la naturaleza, representados por los distintos modelos de evaluación. Aunque su uso es frecuente en análisis de costo-beneficio de proyectos públicos y privados (Schmid, 1989), en pesquerías no hay evidencia de su utilización en la toma de decisiones de manejo. Una de sus principales bondades es que no hay una solución explícita al nivel de capturar o Z a utilizar, sino que ésta es una decisión entregada al administrador, quien en base a su particular grado de aversión al riesgo y a su experiencia de la pesquería, determina la estrategia a seguir. Este procedimiento se ajusta a lo adelantado por Hilborn *et al.* (1993) en el sentido que no es función del evaluador excluir alguna estrategia de explotación en particular, sino proporcionar la mayor cantidad, y calidad, de herramientas de evaluación al administrador (ver también Serchuk & Grainger, 1992).

Un segundo aspecto es el ámbito en el cual se utilizan modelos que asumen condiciones de equilibrio. En este sentido, el concepto de CMS no constituye un buen objetivo de manejo de

largo plazo (Larkin, 1977), y los modelos dinámicos de biomasa parecen más adecuados para modelar la pesquería en tiempo real (Hilborn & Walters, 1992). Sin embargo, tal como lo hace notar Caddy (1996), los modelos de producción son útiles en el contexto de desarrollar "curvas de control" a fin de determinar puntos de referencia con fines de manejo precautorio. En este sentido, el nivel de CMS y *MPB*, y sus correspondientes Z_{CMS} y Z_{MPB} , constituyen puntos de referencia límites, es decir, un estado de la pesquería (o del recurso) no recomendable, el cual, de ser alcanzado, implica una inmediata puesta en práctica de mecanismos correctivos, definidos con anterioridad entre los involucrados en la pesquería (FAO, 1993; García, 1994; Caddy & Mahon, 1995). Como una aproximación precautoria se hace necesario definir algunos puntos de referencia objetivo (i.e. $F_{0.1}$, $F_{2/3}$), esto es, un estado deseable de la pesquería o del recurso. Estos puntos, más conservadores aunque arbitrarios, pueden ser estimados una vez definido el punto de referencia límite. Es en este sentido en donde los modelos basados en conceptos de equilibrio podrían ser adecuados para el manejo pesquero.

Aunque en este trabajo la aplicación de los modelos y de la técnica de remuestreo es hecha en términos de una pesquería parcialmente representada por los datos (i.e., sólo hembras de merluza), emergen algunas tendencias importantes:

(1) En el caso particular analizado, los modelos podrían ser ordenados desde el más conservador en la forma: Csirke & Caddy ^{Ajuste directo} > Csirke & Caddy ^{Ajuste lineal} > exponencial. Este patrón fue consistente tanto para *MPB* como para Z_{MPB} , por lo cual el modelo exponencial sería en este caso el recomendado en un contexto de manejo precautorio.

(2) Los dos tipos de remuestreo mostraron diferencias importantes en las colas de la distribución, no así en la región central, donde se observó una tendencia más conservadora del remuestreo sobre los residuos de los modelos.

(3) Los resultados del análisis de decisión mostraron que el criterio Maximax no conduce a estimaciones deseables en un contexto de manejo pesquero precautorio, y por lo tanto su uso no es recomendable. Maximin puede ser criterio de decisión adecuado para un administrador extremadamente averso al riesgo, mien-

tras que Minimax puede satisfacer a un administrador menos cauto.

(4) El uso de *PBR* basados en el concepto de *MPB* y analizados en el contexto de Teoría de Decisión, puede resultar en la definición de un marco de administración menos riesgoso que los *PBR* tradicionales (e.g. *MCS*). No obstante, su implementación representa un desafío institucional (Schmid, 1978), debido a que requiere del consenso entre los sectores involucrados en la pesquería a efectos de determinar los *PBR* objetivos y *PBR* umbrales (Caddy, 1994; Shotton, 1994, 1995; Garcia, 1994). Esto permitiría hacer operativas las medidas de regulación que impidan alcanzar *PBR* límites que pongan en peligro tanto a la pesquería como al recurso.

Las tendencias antes mencionadas, en especial las relacionadas con los puntos (1) y (2), deberán ser corroboradas bajo otras series de datos a efectos de brindarles carácter general.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se originó luego de leer varios trabajos del Dr. John Caddy, a quien le agradecemos su estímulo para presentarlo. Agradecemos valiosos comentarios de dos árbitros anónimos. E.P. manifiesta su reconocimiento a la Secretaría de Educación Pública de México por el financiamiento de sus estudios de postgrado, y agradece al Departamento de Recursos del Mar del CINVESTAV, Unidad Mérida, por las facilidades otorgadas durante su permanencia en México.

LITERATURA CITADA

- BEVERTON, R.J.H. & S.J. HOLT. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investigation, Series II*, 19: 1-533.
- CADDY, J.F. 1979. Some considerations underlying definitions of catchability and fishing effort in shellfish fisheries, and their relevance for stock assessment purposes. *Fishery Marine Service (Canada), MS Report N° 1489*, 19 pp.
- CADDY, J.F. 1986. Stock assessment in data-limited situations - the experience in tropical fisheries and its possible relevance to evaluation of invertebrate resources. En: *North Pacific Workshop on stock assessment and management of invertebrates*, Jamieson, G.S. & N. Bourne (eds.), *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 92: 379-392.
- CADDY, J.F. 1994. Checks and balances in the management of marine fish stocks: organizational requirements for a limit reference point approach. *ICES CM 1994/T.1*, 18 pp.
- CADDY, J.F. 1996. Regime shifts and paradigm changes: is there a place for equilibrium thinking? *Fisheries Research*, 25: 219-230.
- CADDY, J.F. & J. CSIRKE. 1983. Approximations to sustainable yield for exploited and unexploited stocks. *Océanographie Tropicale*, 18: 3-15.
- CADDY, J.F. & O. DEFEO. 1996. Fitting the exponential and logistic surplus yield models with mortality data: some explorations and new perspectives. *Fisheries Research*, 25: 39-62.
- CADDY, J.F. & R. MAHON. 1995. Reference points for fishery management. *FAO Fisheries Technical Paper N° 347*. 83 pp.
- CSIRKE, J. & J.F. CADDY. 1983. Production modelling using mortality estimates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 43-51.
- EFRON, B. 1982. The jackknife, the bootstrap and other resampling plans. *Society for Industrial and Applied Mathematics Philadelphia, Pennsylvania, USA.* 92 pp.
- ESPINO, M. & C. WOSNITZA-MENDO. 1984. El uso del modelo Csirke-Caddy para la merluza peruana (*Merluccius gayi peruanus*). *Boletín IMARPE*, 8: 191-205.
- FAO. 1993. Reference points for fishery management: their potential application to straddling and highly migratory resources. *FAO Fisheries Circular N° 864*. 52 pp.
- FOX, W.W. 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 99: 80-88.
- GARCIA, S.M. 1994. The precautionary approach to fisheries with reference to straddling fish stocks and highly migratory fish stocks. *FAO Fisheries Circular N° 871*. 23 pp.
- GRAHAM, M. 1935. Modern theory of exploiting a fishery and application to the North Sea trawling. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 10: 264-174.
- HILBORN, R. & C. WALTERS. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment*. Chapman & Hall, New York. 570 pp.
- HILBORN, R., E.K. PIKITCH & R.C. FRANCIS. 1993. Current trends in including risk and uncertainty in stock assessment and harvest decisions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 874-880.
- HILBORN, R. & R. PETERMAN. 1995. The development of scientific advice with incomplete information in the context of the precautionary approach. *Technical Consultation on the precautionary approach to capture fisheries*. Lysekil, Sweden 6-13 June 1995, 29 pp.
- KIZNER, Z.I. 1990. Bootstrap estimation of the confidence intervals of stock and TAC assessments with the use of dynamic surplus production models. *NAFO SCR Doc.* 90/108, 6 pp.
- LARKIN, P.A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106: 1-11.
- MACE, P.M. 1994. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 110-122.
- POPE, J.G., 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Research Bulletin ICNAF*, 9: 65-74.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of

- biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 191: 382 pp.
- SCHAEFER, M.B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries. Bulletin of the Inter-American Tropical Tunna Commission, 1: 27-56.
- SCHMID, A. A. 1978. Property, power, and public choice. An inquiry into law and economics. Praeger, New York. 316 pp.
- SCHMID, A.A. 1989. Benefit-cost analysis. A political economy approach. Westview Press, Boulder. 354 pp.
- SERCHUK, F.M. & R.J.R. GRAINGER. 1992. Development of the basis and form of ICES fisheries management advice: historical background (1976-1990) and the new form of ACFM advice (1991-??). C.M. 1992/ Assess: 20. 8 pp.
- SHOTTON, R. 1994. Attitudes to risk relative to decisions on levels of fish harvest. ICES C.M. 1994/T:54. 8 pp.
- SHOTTON, R. 1995. (How) can precaution be operationalized? Technical Consultation on the precautionary approach to capture fisheries. Lysekil, Sweden 6-13 June 1995, 4 pp.

MADURACION OVOCITARIA EN *EMERITA ANALOGA* (STIMPSON, 1857) (DECAPODA: ANOMURA)

OOCYTIC MATURATION IN *EMERITA ANALOGA* (STIMPSON, 1857) (DECAPODA: ANOMURA)

Humberto Cerisola y Marcelo González

RESUMEN

Se describen cambios morfológicos y bioquímicos ocurridos en el ovario de *Emerita analoga* durante su proceso madurativo. Considerando el tamaño y las principales características estructurales y ultraestructurales de las células germinativas ováricas, se caracterizaron las ovogonias y tres estados de maduración ovocitaria: ovocitos inmaduros, ovocitos vitelogénicos en maduración temprana y ovocitos en maduración avanzada. Los ovocitos vitelogénicos en maduración temprana son capaces de sintetizar su propio vitelo, ocurriendo posteriormente la incorporación de vitelo exógeno por micropinocitosis y que continúa hasta el estado de maduración avanzada. La caracterización lipídica del ovario en sus distintos estados de maduración indicó que existen variaciones cualitativas en la presencia de colesterol, fosfatidil-colina (FC), fosfatidil-serina (FS) y fosfatidil-etanolamina (FE). En el ovario inmaduro se identifica solamente FE y en el ovario maduro puede verse un predominio de FC. El perfil electroforético de proteínas de los ovocitos en diferentes estados de la vitelogénesis reveló que existe un patrón característico de polipéptidos que varían entre 92 y 135 kDa.

Palabras clave: Crustáceos, ovogénesis, vitelogénesis, ultraestructura.

ABSTRACT

Morphological and biochemical changes occurred during the maturation process in the ovary of *Emerita analoga* are described. Considering the size and the main structural and ultrastructural characteristics of the germinative ovarian cells, the oogonia and three oocytic maturation stages are characterized: immature oocytes, vitellogenic oocyte at early maturation, and oocyte at advanced maturation. The vitellogenic oocytes at early maturation stage are able to synthesize their own vitellus, incorporation of exogenous vitellus by micropinocytosis take place later and continues till the advanced maturation stage. The lipidic characterization of the ovary at its different stages of maturation shows qualitative variations of the presence of cholesterol, phosphatidyl-choline (PC), phosphatidyl-serine (PS), and phosphatidyl-ethanolamine (PE). Only PE is identified on the immature ovary, and predominance of PC can be seen on the mature ovary. The electrophoretic protein profile of the oocytes at different stages of the vitellogenesis, revealed the existence of a characteristic pattern of polypeptides ranging from 92 to 235 kDa.

Key words: crustaceans, oogenesis, vitellogenesis, ultrastructure.

Fecha de recepción: 6 - 10 - 95. Fecha de aceptación: 27 - 5 - 96.

INTRODUCCION

En diferentes crustáceos se han dado a conocer varios estados de maduración ovocitaria analizando su estructura y ultraestructura (Scana-

bissi & Trentini, 1979; Komm & Hinsch, 1985, 1987; Meussy & Payen, 1989), como también se ha estudiado el proceso de la vitelogénesis mediante microscopía electrónica (Beams & Kessel, 1963; Kessel, 1968; Hinsch & Cone, 1969; Schade & Schivers, 1980; Komm & Hinsch, 1985, 1987).

Emerita analoga (Stimpson, 1857) es uno de los principales componentes de la macrofauna

de la zona intermareal de las playas arenosas de las costas de Chile (Núñez *et al.*, 1974; Varela, 1983; Jaramillo *et al.*, 1993). También existe información que se refiere a su vida reproductiva en relación a la variación geográfica (Osorio *et al.*, 1967; Dugan *et al.*, 1991), pero no hay información respecto a los cambios que ocurren en el ovario de esta especie durante su proceso madurativo.

El propósito del presente estudio es caracterizar los estados de maduración ovárica en *Emerita analoga* en base a cambios estructurales de las células de la línea germinativa, proteínas presentes en los ovocitos en diferentes estados de maduración, y cambios en la composición lipídica que ocurren en el ovario durante su proceso madurativo.

MATERIALES Y METODOS

Material biológico

Los especímenes hembras de *E. analoga* se recolectaron en la zona intermareal de la costa de Valparaíso, en la localidad de Playa Amarilla (Con-Con) y mantenidos en agua de mar natural aireada (pH 8,4, 16°C).

Microscopía de luz y electrónica

Para la observación a microscopía de luz las muestras de tejido gonadal en distintos estados de maduración, se fijaron en Bouin. Se hicieron cortes histológicos de 5 µm y el teñido se realizó con hematoxilina eosina.

También se fijaron muestras en glutaraldehído al 2% en buffer cacodilato 0,2 M, pH 7,4 sucrosa 0,15 M final en agua bidestilada.

Las muestras se postfijaron con tetróxido de osmio 2% en buffer cacodilato 0,1 M a pH 7,4. Se deshidrataron en alcoholes de gradación creciente hasta acetona, para luego incluirlo en resina epóxica Medcast.

Secciones de tejido gonadal se realizaron mediante un ultramicrotomo Reichert OMU-2 y se analizaron bajo microscopía de luz y electrónica de transmisión.

Cortes de 1 µm de grosor se montaron en placas de vidrio y teñidas con azul de toluidina 1%. Las secciones ultrafinas para microscopía electrónica se tiñeron con acetato de uranilo al

2% y citrato de plomo al 2% y se examinaron en un microscopio electrónico de transmisión Zeiss EM-900.

Extracción de lípidos

El tejido gonadal se homogeneizó con una solución 0,53 M de KCl conteniendo 1 mM de EDTA (pH 7,0). El homogeneizado se centrifugó a 3.000 rpm por 4 min y luego se extrajo el sobrenadante y se procesó para extraer los lípidos totales mediante el método de Bligh y Dyer (1959).

Cromatografía en capa fina

Los lípidos se separaron mediante cromatografía en capa fina utilizando cromatoplasmas de Silica Gel 60 (Merck). Los lípidos secos se disolvieron en 5 µl de cloroformo: metanol (2:1). La separación se realizó utilizando una mezcla que contiene cloroformo: metanol: sol. de amoníaco al 25%: agua desionizada, en proporción de 6.0: 3.: 0,3: 0,4 a 4°C. Se utilizaron lípidos estándares (Sigma) para comparar las distancias de migración (Rf) de éstos con los de la muestra a analizar. Se detectó los lípidos totales por exposición a vapores de yodo. Se reveló los lípidos que contienen grupos amino en una solución de ninhidrina al 0,30% en butanol, conteniendo ácido acético al 3% visualizándolos después de 10 minutos a 60°C.

Electroforesis en gel de poli(acrilamida) (PAGE-SDS)

Ovocitos de diferentes tamaños fueron precipitados con ácido tricloroacético (TCA) al 15%, los precipitados se secaron en una cámara de vacío y posteriormente se disolvieron en solución cargadora con SDS. Se realizó la electroforesis según lo propuesto por Laemmli (1970) utilizando acrilamida a una concentración de 3% en el gel de concentración y de 10% en el gel de separación, aplicando un voltaje constante de 80 volts en el gel de concentración y 120 volts en el gel de separación por tres horas. Para visualizar las proteínas se tiñeron los geles con azul de Coomassie. Los marcadores de peso molecular fueron adquiridos en Sigma (USA). La determinación de proteínas se realizó según Lowry *et al.* (1951).

RESULTADOS

Anatomía del ovario

El ovario de *Emerita analoga* es un órgano pareado que se extiende desde el inicio de la región cefalotorácica hasta el primer segmento abdominal ubicado dorsalmente en relación al aparato digestivo (Fig. 1). Al examen macroscópico se presenta lobulado, manteniéndose el patrón de lobulación en los distintos estados de maduración variando solamente el tamaño de la masa gonadal. En su forma madura, se distinguen claramente dos grandes lóbulos anteriores, los cuales se comunican en su parte posterior por una gruesa unión transversal. Esta región se continúa hacia la parte posterior a través de dos cordones paralelos que denominaremos cordones centrales. Los oviductos se originan a cada lado de la región posterior de los cordones centrales y desembocan en las coxas del tercer par de periópodos. Caudalmente estos dos cor-

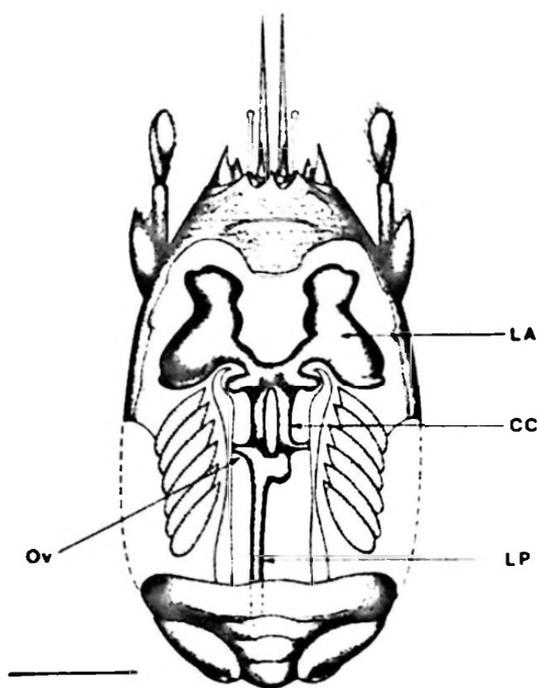


Figura 1. Diagrama del sistema reproductor en la hembra de *E. analoga*, vista dorsal. Se observa el lóbulo anterior del ovario (LA), cordón central (CC), lóbulo posterior del ovario (LP) y oviducto (Ov.) Barra = 1 cm.

Diagram of the reproductive system of female *E. analoga*, dorsal view. (LA) anterior lobule of ovary, (CC) central cord, (LP) posterior lobule and (OV) oviduct. Bar = 1 cm.

dones centrales se unen para formar un sólo lóbulo posterior, de aspecto más delgado que se extiende hasta el primer segmento abdominal.

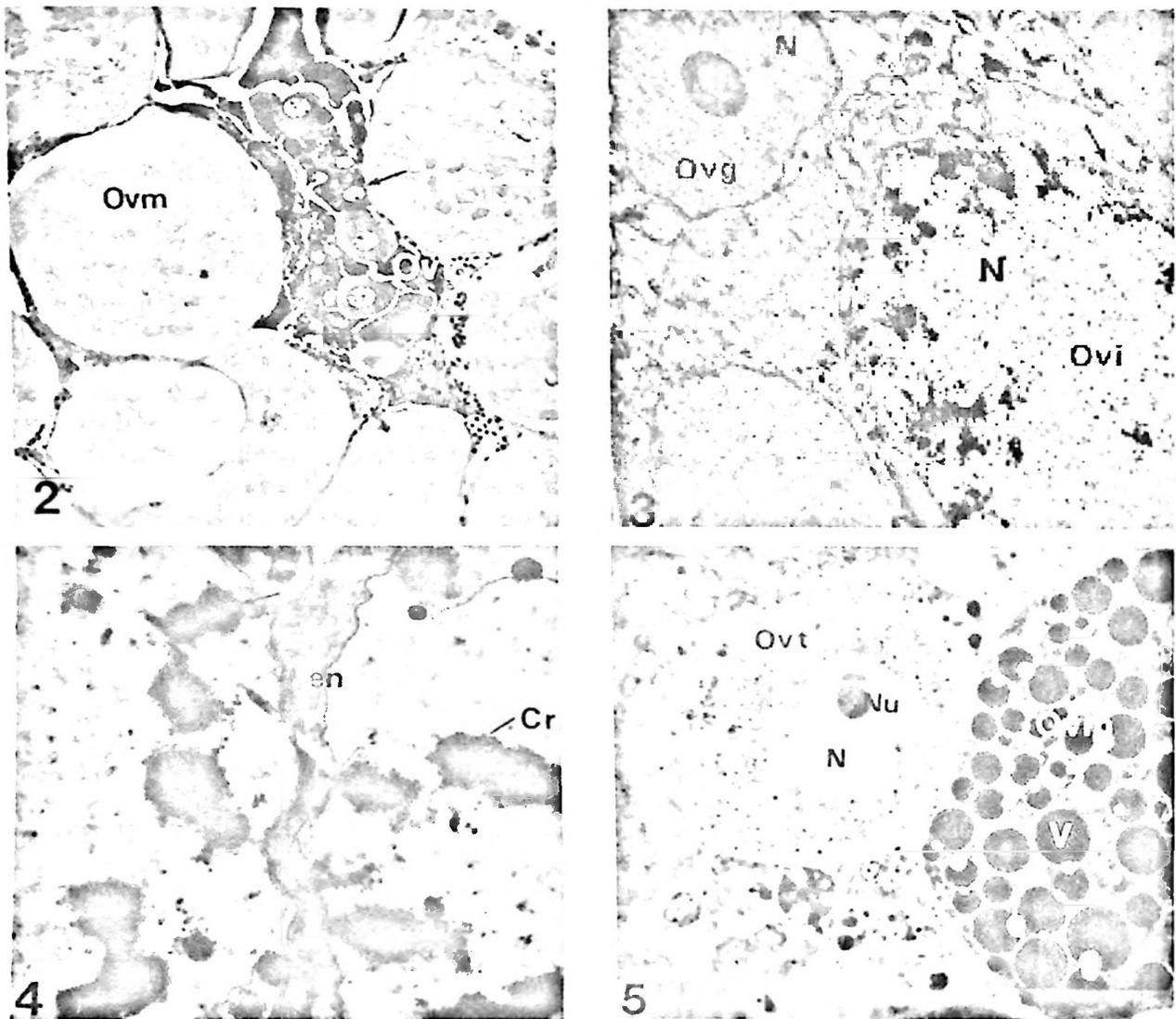
Estados de maduración gonadal y desarrollo ovocitario

La coloración de la gónada varía según su estado de maduración, reconociéndose tres coloraciones: un color blanco para la gónada inmadura, un color amarillo para el estado intermedio y un color naranja que indica un estado de maduración avanzada. Los diferentes estados de maduración de los ovocitos avanzan desde el centro a la periferia, encontrándose ovogonias y ovocitos en vitelogénesis temprana en el cordón central (Fig. 2).

Ovogonias: Los estados celulares más tempranos de la línea germinativa corresponden a las ovogonias. Miden aproximadamente 16 μm de diámetro, presentan un núcleo prominente que ocupa aproximadamente el 80% del volumen de la célula (Fig. 3). La cromatina en su interior es homogénea y presenta un nucléolo esférico y pequeño. El citoplasma de estas células es escaso.

Ovocitos inmaduros: Miden aproximadamente 25 a 30 μm de diámetro. Presentan un núcleo grande y redondo y su cromatina en algunas zonas aparece de consistencia filamentososa cerca de la envoltura nuclear (Fig. 3). Algunos de estos ovocitos se presentan en estado de zigonema/paquinema de la meiosis, los cuales se distinguen por la presencia de los complejos sinaptonémicos. Los cromosomas se encuentran unidos a la envoltura nuclear por medio de sus telómeros (Fig. 4). En varios lugares de la lámina externa de la envoltura nuclear se puede ver evaginaciones que contienen en su interior un material granular de tamaño variable.

Ovocitos vitelogénicos en maduración temprana: Miden aproximadamente 70-80 μm de diámetro, presentando un núcleo grande y esférico cuyo diámetro oscila entre 40 y 50 μm , con una heterocromatina y un nucléolo destacado (Fig. 5). La envoltura nuclear presenta ondulaciones que no habían sido observadas en el estado anterior. En el citoplasma cerca de la cara externa de la envoltura nuclear se presenta una



Figuras 2-5. Fig. 2. Vista general de ovario maduro seccionado longitudinalmente. Se observa un cordón central constituido por ovogonias (flecha), ovocitos vitelogénicos en maduración temprana (Ovt) y ovocitos maduros (Ovm). 100 X. Fig. 3. Microfotografía electrónica de transmisión (MET) del lóbulo anterior en la que se observa una ovogonia (Ovg) con un gran núcleo (N) y un prominente nucléolo (Nu). Se muestra además un ovocito inmaduro en profase meiótica en estado de zigonema/paquinema (Ovi) y la formación de evaginaciones en la envoltura nuclear conteniendo material granular denso (flecha) 4.300 X. Fig. 4. MET de un ovocito inmaduro en estado de zigonema/paquinema en el cual se observan los cromosomas (Cr) unidos a la envoltura nuclear (en) y la presencia de complejos sinaptonémicos (flecha). 9000 X. Fig. 5. Corte semifino de un ovocito vitelogénico en maduración temprana (Ovt) y un ovocito maduro (Ovm). El primero presenta en el núcleo (N) un nucléolo prominente (Nu) y en su citoplasma pequeños granulos de vitelo. El ovocito maduro contiene grandes vesículas de vitelo (V). 600 X.

Fig. 2. General view of mature ovary longitudinal section. We observe a central cord of oogonia (arrow), vitellogenic oocytes (Ovt), mature oocytes (Ovm). 100X. Fig. 3. Electronic microphotography (MET) of anterior lobule, we observe a oogonia (Ovg) with a large nucleus (N) and a conspicuous nucleoli (Nu). Fig. 4. MET of a immature oocyte 900X. Fig. 5. View of a vitellogenic oocyte (Ovt) and a mature oocyte (Ovm). 600X

acumulación de material electrónico denso, libre de membrana, o nuage (Fig. 6).

El citoplasma presenta una gran cantidad de vesículas de retículo endoplásmico que contienen material granular denso rodeado por membrana y la presencia de un aparato de Golgi cercano a las vesículas del retículo (Fig. 7) La superficie del ovocito presenta una gran cantidad de microvellosidades dirigidas hacia el espacio perivitelino y se observa también actividad micropinocitósica y presencia de vesículas recubiertas y cuerpos multivesiculares (Fig. 8), estos últimos van aumentando de tamaño a medida que progresa la maduración y formarán lo que se denomina vitelo de tipo exógeno (Fig. 9) Los ovocitos se encuentran asociados a células foliculares redondas y grandes, con ausencia de prolongaciones citoplasmáticas, con un núcleo que se caracteriza por tener la cromatina muy condensada en la periferia.

Ovocito maduro o en maduración avanzada: Tienen un tamaño que varía entre los 300 y 370 μm de diámetro, no se observa núcleo en esta etapa (Fig. 5). Los ovocitos se encuentran rodeados por células foliculares planas y alargadas. A la microscopía electrónica el vitelo se presenta constituido por vesículas muy grandes de vitelo endógeno. No se ven microvellosidades ni actividad micropinocitósica en estos ovocitos maduros se observa por la presencia de grandes gotas de lípidos (Fig. 10).

Caracterización fosfolipídica de la gónada: La composición lipídica también indica cambios en su maduración. Fue posible identificar tres tipos de fosfolípidos utilizando marcadores comerciales y tinciones específicas (Fig. 11). Se reconocieron fosfatidilcolina (FC), fosfatidilserina (FS), fosfatidiletalonamina (FE) y colesterol (C). En el estado inmaduro de la gónada es posible identificar solamente FE mediante la tinción con ninhidrina y vapores de Yodo. Otro fosfolípido, para el cual no tenemos un patrón de referencia, se ubica inmediatamente por encima de la banda correspondiente a FE, el cual no se tiñe específicamente con la ninhidrina, pero sí con los vapores de Yodo. Este fosfolípido aparece solamente en este estado de maduración de la gónada. En el estado intermedio, a la tinción con vapores de Yodo, aparecen solamente FE, FC, FS y colesterol, mientras que con ninhidrina

se identifican solamente FE y FS que corresponden a fosfolípidos con grupo amino. En la gónada madura se mantiene la presencia de los fosfolípidos anteriormente nombrados más colesterol pero puede verse que predomina FC. En este mismo estado, con la tinción de ninhidrina aparecen, además, cuatro fosfolípidos que contienen grupos aminos de los cuales no tenemos patrón de referencia y que presentan Rfs muy bajos, ya que se ubican muy cerca del origen. El colesterol en este estado aumenta considerablemente en relación a los estados anteriores.

Proteínas presentes durante la vitelogénesis: Se analizó el perfil electroforético de las proteínas extraídas de ovocitos de diversos tamaños y en diferentes estados de la vitelogénesis. Los tamaños de los ovocitos estudiados corresponden a: 0,12, 0,18 y 0,35 mm. El patrón electroforético de los ovocitos revela la presencia de numerosas bandas de polipéptidos. A medida que avanza en su crecimiento y en su vitelogénesis se puede apreciar la mantención de un patrón característico de 4 bandas que corresponden a polipéptidos de 135, 115, 108 y 92 kDa (Fig. 12).

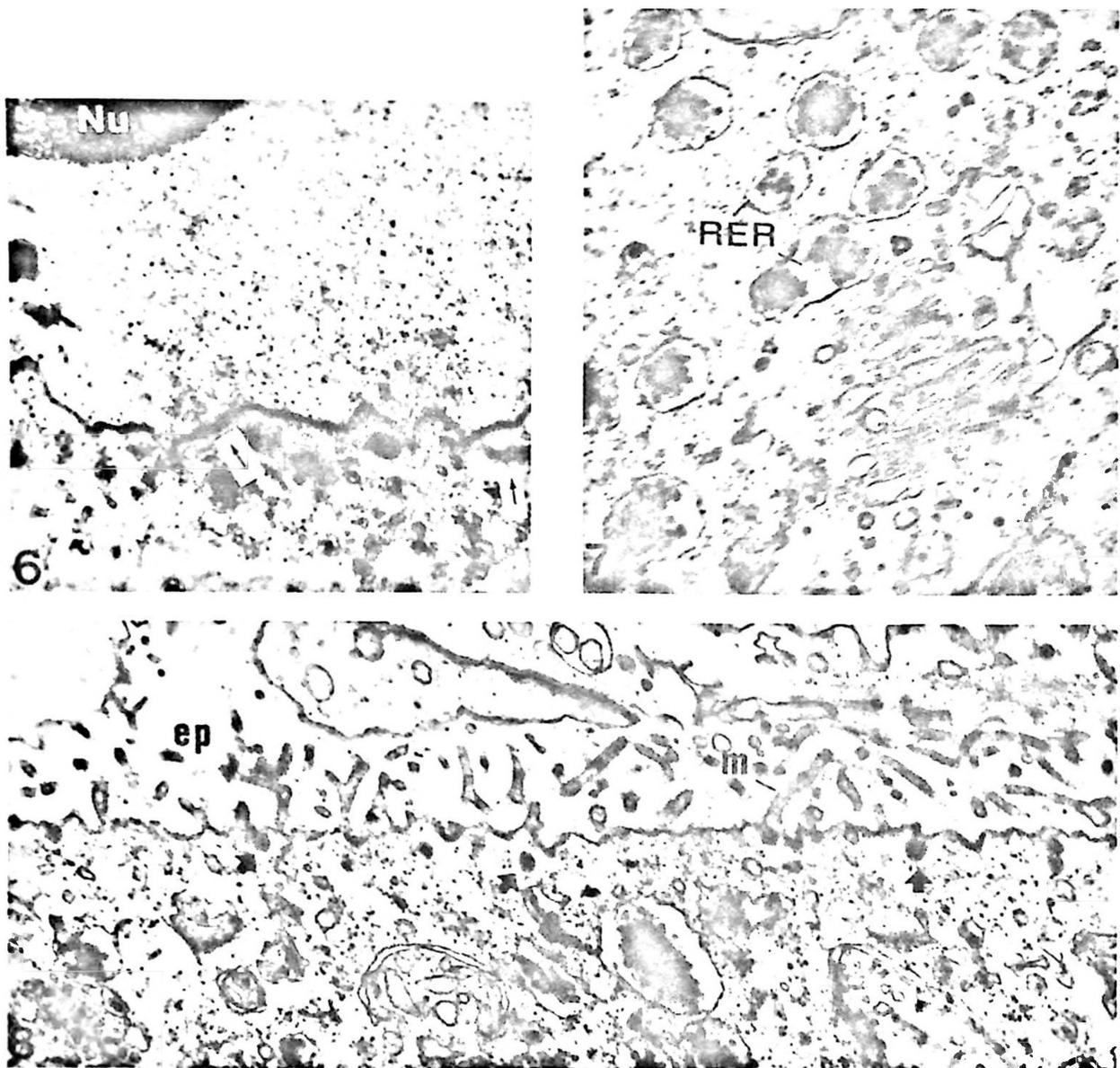
DISCUSION

Los resultados del presente estudio han permitido conocer algunas características del ovario de *Emerita analoga*, de las cuales no se tenía información hasta ahora, como es: la definición de los estados de desarrollo ovocitario, su caracterización fosfolipídica y algunas proteínas presentes durante la vitelogénesis ovocitaria.

El ovario de *E. analoga* posee una estructura semejante a la observada en *Emerita asiática* Milne Edwards por Subramoniam (1981) en cuanto a su lobulación, pero esta información se refiere especialmente a cambios gonadales durante la reversión sexual.

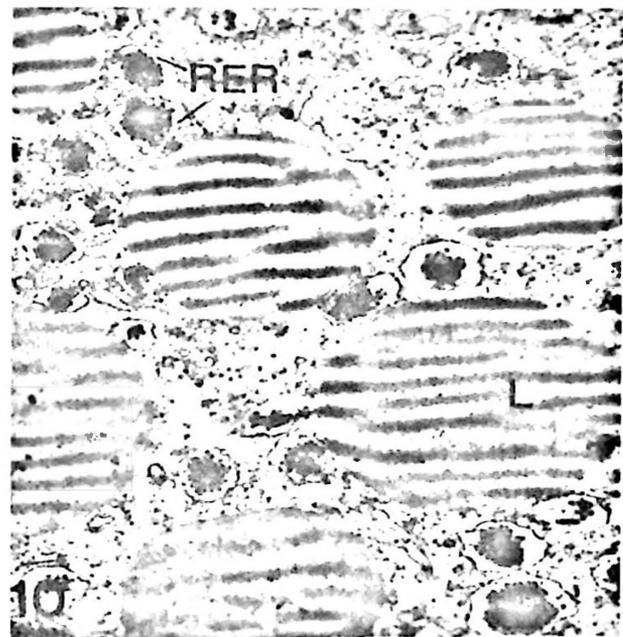
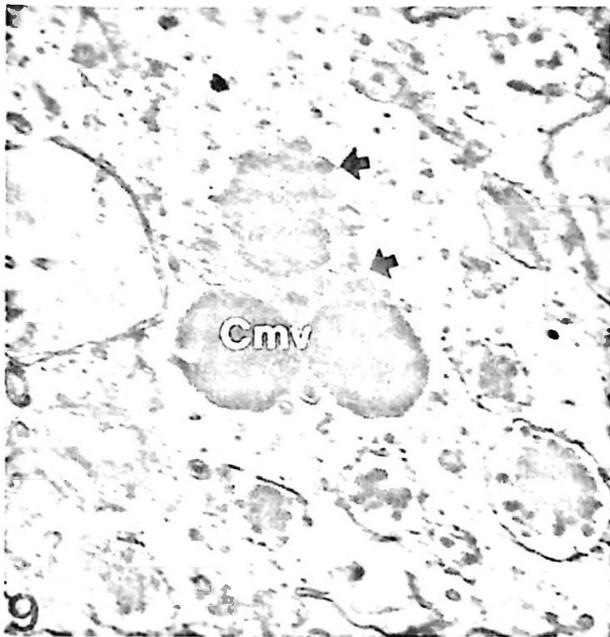
En la definición de los diferentes estados de maduración ovocitarias, se consideraron algunas características citoplásmicas, del vitelo y nucleares. Fue posible apreciar un predominio de ciertos estados de maduración ovocitaria sobre otros, indicándonos que se trata de un proceso de maduración sincrónica y parcial.

Las ovogonias agrupadas en cordones centrales se encuentran rodeadas por ovocitos



Figuras 6-8. Fig. 6. MET de un ovocito vitelogénico en maduración temprana. Se observa un nucléolo grande (Nu), la envoltura nuclear presenta ondulaciones y cerca de la cara externa de ésta, se presenta una acumulación de material electrónico denso (flechas). 7.300 X. Fig. 7. MET de un ovocito vitelogénico en maduración temprana que muestra la asociación entre las vesículas de retículo endoplásmico rugoso (RER) que contiene material electrónico denso y las vesículas del aparato de Golgi (G). 18.000 X. Fig. 8. MET que muestra una microvellosidad (m) en el espacio perivitelino (ep) y vesícula micropinocitóticas (flechas) en la superficie de un ovocito vitelogénico en maduración temprana. 20.000 X.

Fig. 6. MET of a vitellogenic oocyte in early maturation. We observe a large nucleolus (Nu). 7.300X. Fig. 7. MET of a vitellogenic oocyte in early maturation. Fig. 8. Microvilli (m). 20.000X.



Figuras 9-10. Fig. 9. MET de la formación de cuerpos multivesiculares (Cmv) a partir de la fusión de vesículas micropinocitóticas (flechas) en un ovocito vitelogénico en maduración temprana. 18.000 X. Fig. 10. MET en que se observa el citoplasma de un ovocito maduro con gran cantidad de gotas de lípidos (L) y vesículas de retículo endoplásmico rugoso (RER). 9.450 X.

Fig. 9. MET of vesicular bodies (Cmv) 18.000X. Fig. 10. MET of the cytoplasm of a mature oocyte. 9.450X.

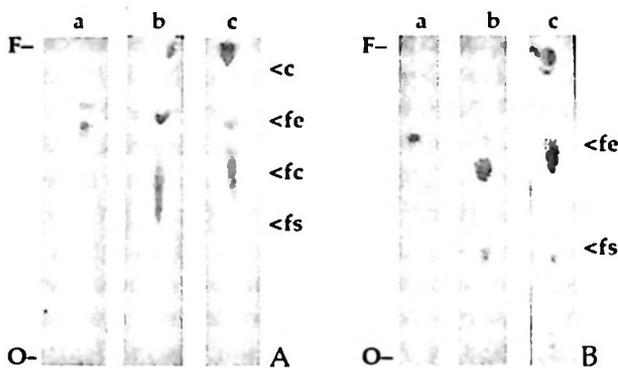


Figura 11. Cromatografía en capa fina de lípidos totales en los diferentes estados de maduración de la gónada. Gónada inmadura (a); gónada intermedia (b); gónada madura (c). a. Revelado con vapores de yodo. b. Revelado con ninhidrina. En el lado derecho se muestran las movilidades relativas de los marcadores c, fe, fc y fs. O = origen; F = frente del solvente.

Thin layer chromatography of total lipids in a gonad. (a) Immature gonad (b) Intermediate gonad (c) Mature gonad.

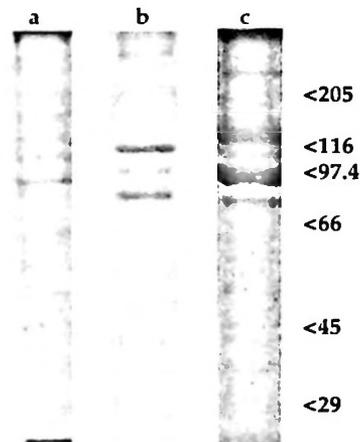


Figura 12. Electroforesis en gel de poliacrilamida en dodecil sulfato sódico (SDS) de ovocitos en diferentes estados de maduración. El diámetro de los ovocitos es: (a) 0,12 mm; (b) 0,18 mm; (c) 0,35 mm. Al lado derecho aparecen los pesos moleculares de los marcadores expresados en kDa.

Polyacrilamide gel electrophoresis in SDS of oocytes in different maturation stages, the diameter of oocyte is (a) 0.12mm (b) 0.18mm (c) 0.35mm.

previtelogénicos lo cual es semejante a lo observado en *Coenobita clypeatus* Herbst por Komm & Hinsch (1985), en cambio es diferente en *Orchestia gamarella* Pallas (Charniaux-Cotton 1960) en que este cordón se presenta a nivel cortical del ovario. Los ovocitos inmaduros se presentan por lo general, en un estado de profase meiótica. La formación de complejos sinaptonémicos sirve para caracterizar a esos ovocitos en un estado de paquinema-zigonema. Estos complejos sinaptonémicos han sido descritos por Scanabissi & Trentini (1979) en *Triops cancriformis* Bosc y por Komm & Hinsch (1985) en *Coenobita clypeatus*.

Teóricamente las vesículas de retículo endoplásmico se originarían a partir de las evaginaciones de la membrana nuclear externa en los ovocitos inmaduros, en este aspecto es similar a lo observado en *Cambarus* sp. y *Orconectes* sp. por Beams & Kessel (1963), en *Homarus* sp. y *Panulirus* sp. por Kessel (1968), en *Libinia emarginata* Leach por Hinsch & Cone (1969) y en *Coenobita clypeatus* por Komm & Hinsch (1985). Al respecto, Blades-Eckelbarger & Youngbluth (1984) en observaciones de ovocitos del copépodo *Labidocera aestiva* Wheeler, determinan que las vesículas de retículo endoplásmico contribuyen a formar esferas de vitelo en esta especie. Se supone que en *E. analoga*, dicho material granular estaría comprometido en la formación de vitelo, ya que tiene semejanza morfológica con el vitelo de los ovocitos de las especies citadas anteriormente.

El material electrónicamente denso y libre de membrana (nuage), que se presenta en el citoplasma de la región cerca al núcleo de los ovocitos vitelogénicos o en maduración temprana, también se presenta en ovocitos y espermatocitos primarios en *L. aestiva* (Blades-Eckelbarger & Youngbluth, 1982-1984) y en ovocitos de *Coenobita plypeatus* (Komm & Hinsch, 1987).

En los ovocitos en vitelogénesis temprana se incrementa notoriamente la cantidad de ribosomas libres y de retículo endoplásmico rugoso, estos datos son congruentes con lo observado en otros crustáceos (Beams & Kessel, 1963; Kessel 1968; Hinsch & Cone, 1969; Shade & Shivers, 198; Komm & Hinsch, 1985, 1987), lo cual nos sugiere que la abundancia de vesículas de retículo endoplásmico rugoso indicaría

que el ovocito, en una primera etapa, sería capaz de sintetizar su propio vitelo.

En los diversos estudios realizados sobre el proceso de la vitelogénesis, tanto en *Libinia emarginata* (Hinsch & Cone, 1969), como en *L. aestiva* (Blades-Eckelbarger & Youngbluth, 1984) y en *C. clypeatus* (Komm & Hinsch, 1987), se ha visto que existe una relación muy próxima entre la actividad realizada por el aparato de Golgi y el retículo endoplásmico rugoso, los cuales producen vesículas que se fusionan para formar el vitelo endógeno. Aunque en la presente investigación no se observó la fusión de vesículas de los organoides celulares mencionados, estimamos que podrían estar comprometidos en la formación de vitelo endógeno.

La incorporación de vitelo exógeno en *E. analoga* se produce por micropinocitosis y formación de vesículas recubiertas. Estos datos son similares a los informados por Schade & Shivers (1980) en langosta americana *Homarus americanus* Milneç Edwards y por Kessel (1968) para varios otros crustáceos.

En *E. analoga* se presenta, por lo tanto, la combinación de procesos intra y extra ovocitarios en la formación del vitelo, que será de vital importancia para el desarrollo embrionario después de la fecundación.

En los ovocitos maduros o en maduración avanzada la migración del núcleo hacia la periferia y el posterior rompimiento de éste, es concordante con lo planteado por Meusy & Payen (1988) y Yano (1988) en *Penaeus japonicus* Bate.

Las modificaciones morfológicas que experimentan las células foliculares en cuanto a su grosor son similares a los cambios que experimentan las mismas células en *Penaeus japonicus* (Yano, 1988) y *Macrobrachium rosenbergii* de Man (Chang & Shih 1995).

La caracterización lipídica de la gónada en sus distintos estados de maduración, demostró que existen variaciones cualitativas en la presencia de colesterol y fosfolípidos. El origen de estos componentes del vitelo ha sido atribuido al hepatopáncreas, a que tendría una función de síntesis según lo reportado por Shafir *et al.* (1992) en el camarón *Penaeus semisulcatus* de Haan y por Paulus y Laufer (1987) en los cangrejos *Carcinus maenas* Linnaeus y *Libinia emarginata*.

En el camarón *Rhynchocinetes typus* Milne

Edwards (Muñoz *et al.*, 1990) se determinó que FE se sintetiza en el ovario y que FC y FS pueden ser sintetizados en el hepatopáncreas. Estos tres fosfolípidos fueron determinados en la gónada e *E. analoga* en sus distintos estados de maduración y se indicó que FE aparece en el estado más inmaduro, lo que podría indicar su síntesis a partir del ovario, en cambio en el estado maduro aparecen varios fosfolípidos con grupos amino que probablemente podrían ser sintetizados externamente.

En *E. analoga* se identificó mediante PAGE-SDS cuatro polipéptidos característicos en los tres tamaños de ovocitos estudiados. Determinamos la existencia de un patrón característico de polipéptidos desde un estado de vitelogénesis temprana hasta un ovocito maduro, lo que indica que estas proteínas estarían formando parte del vitelo. Este tipo de análisis contribuye a mejorar la caracterización de los estados principales de la maduración ovocitaria en esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la valiosa colaboración prestada en el apoyo técnico a la señora Edith Méndez W. y al señor Juan Navia por su oportuna ayuda.

LITERATURA CITADA

- BEAMS H.W. & R.G. KESSEL. 1963. Electron microscope studies on developing crayfish oocytes with special reference to the origin of yolk. *Journal Cell Biology*, 18: 622-649.
- BLADES-ECKELBARGER, P.I. & M.J. YOUNGBLUTH. 1982. The ultrastructure of spermatogenesis in *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Morphology*, 174: 1-15.
- BLADES-ECKELBARGER, P.I. & M.J. YOUNGBLUTH. 1984. The ultrastructure of oogenesis and yolk formation in *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Morphology*, 179: 33-46.
- BLIGH, E.G. & W.J. DYER. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal Biochemistry Physiology*, 37: 911-917.
- CHANG, C.F. & T.W. SHIH. 1995. Reproductive cycle of ovarian development and vitellogenin profiles in the freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii*. *Invertebrate Reproduction Development*, 27: 11-20.
- CHARNIAUX-COTTON H. 1960. Sex determination. En: *The Physiology of Crustacea*. 1: 411-447. T.H. Waterman (ed.) Academic Press, New York.
- DUGAN, H.E., A.M. WENER & D.M. HUBBARD. 1991. Geographic variation in the reproductive biology of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, 150: 63-81.
- HINSCH, G.W. & M.V. CONE. 1969. Ultrastructural observations of vitellogenesis in the spider crab, *Libinia emarginata* L. *Journal Cell Biology* 40: 336-342.
- JARAMILLO, E. A. McLACHLAN & P. COETZEF. 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 110 (1-2): 105-118.
- KESSEL, R.G. 1968. Mechanisms of protein yolk synthesis and deposition in crustacean oocytes. *Zeitschrift für Zellforschung*, 89: 17-38.
- KOMM, B.S. & G.W. HINSCH. 1985. Oogenesis in the terrestrial hermit crab *Coenobita clypeatus* (Decapoda, Anomura). I Previtellogenic oocytes. *Journal of Morphology* 183: 219-224.
- KOMM, B.S. & G.W. HINSCH. 1987. Oogenesis in the terrestrial hermit crab, *Coenobita clypeatus* (Decapoda, Anomura): II Vitellogenesis. *Journal of Morphology*, 192: 269-277.
- LAEMMLI, U.K. 1970. Cleavage of structure proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227: 680-685.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSENBOUGH, A.L. FARR & R.J. RANDALL. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal Biological Chemistry*, 193: 265-275.
- MEUSY, J. & G. PAYEN. 1988. Female reproduction in Malacostracan Crustacea. *Zoological Science*, 5: 217-265.
- MUÑOZ, G., S. DONGHI & H. CERISOLA. 1990. Vitellogenesis in the crayfish *Rhynchocinetes typus*: Role of the hepatopancreas in the lipid yolk biosynthesis. *Cellular Molecular Biology*, 36(5): 531-536.
- NÚÑEZ, J., O. ARACENA & M.T. LÓPEZ. 1974. *Emerita analoga* en Llico, Provincia de Curicó (Crust. Dec. Hippidae). *Boletín Sociedad Biología de Concepción*, Tomo XLVIII, Pp. 11-22.
- OSORIO, C., N. BAHAMONDE & M.T. LÓPEZ. 1967. El limanche (*Emerita analoga*. Stimpson) en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 29(6): 61-116.
- PAULUS, J.E. & H. LAUFER. 1987. Vitellogenocytes in the hepatopancreas of *Carcinus maenas* and *Libinia emarginata* (Decapoda, brachyura). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 11: 29-44.
- SCANABISSI, S. & M. TRENTINI. 1979. Ultrastructural observations on the oogenesis of *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca). Early developmental stages of the oocyte. *Cell Tissue Research* 201: 361-368.
- SCHADE, M.L. & R.P. SHIVERS. 1980. Structural modulation of the surface and cytoplasm of oocytes during vitellogenesis in the lobster, *Homarus americanus*. An electron microscope-protein tracer study. *Journal of Morphology*, 163: 13-26.
- SHAFIR, S., M. OVADIA & M. TOM. 1992. In vivo incorporation of labelled methionine into proteins vitellogenin and vitellin in females of the penaeid shrimp *Penaeus semisulcatus* de Haan. *Biological Bulletin*, 183: 242-247.
- SUBRAMONIAN, T. 1981. Protrandric hemafroditism in a mole crab, *Emerita asiatica* (Decapoda: Anomura). *Biological Bulletin*, 160(1): 161-174.
- VARELA, C. 1983. Anfípodos de las playas de arena del Sur de Chile (Bahía de Maiquillahue, Valdivia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 18: 25-51.
- YANO, I. 1988. Oocyte development in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Marine Biology*, 99: 547-553.

DISTRIBUCION DE JUVENILES RECIENTEMENTE ASENTADOS DE *MESODESMA DONACIUM* (LAMARCK, 1818) (MOLLUSCA: BIVALVIA: MESODESMATIDAE) EN TRES BAHIAS DE LA CUARTA REGION: VARIABLES FISICAS Y QUIMICAS QUE LE CARACTERIZAN

DISTRIBUTION OF EARLY SETTLEMENT OF *MESODESMA DONACIUM* (LAMARCK, 1818) (MOLLUSCA: BIVALVIA: MESODESMATIDAE) IN THREE BAYS OF THE FOURTH REGION, CHILE: PHYSICAL AND CHEMICAL CHARACTERIZATION

Marco A. Ortiz y Wolfgang B. Stotz

RESUMEN

El presente estudio tiene como objetivo determinar los lugares de asentamiento del bivalvo *Mesodesma donacium*, el cual constituye un recurso pesquero de importancia económica en Chile. Para ello en dos períodos sucesivos de reproducción, correspondientes a los años 1993 y 1994, se tomaron muestras en 138 transectos en Bahía de Coquimbo, 86 en Bahía Guanaqueros y 112 en Bahía Tongoy. En cada transecto se tomaron muestras a 0, 1, 2 y 3 m de profundidad del submareal con un core de 2,4 dm³, tamizando en una malla de 0,5 mm de abertura. Para el submareal profundo (5 y 10 m de profundidad) se tomaron 16, 12 y 14 muestras en las Bahías de Coquimbo, Guanaqueros y Tongoy respectivamente, arrastrando en cada uno de ellos una red de fondo (0,5 m de largo y 0,5 m de diámetro de boca) 10 m paralelo a la costa. Cada bahía se caracterizó en cuanto a: presencia y caudal de los cursos de agua dulce, estado morfodinámico de playa (tipo de playa), características del sedimento (granulometría y materia orgánica) y la salinidad del agua. Se encontraron juveniles de *Mesodesma donacium* a lo largo de todas las playas en las tres bahías estudiadas, en densidades que fluctuaron entre 19 y 200 individuos/m². No se observaron juveniles sólo en áreas de las playas donde los sedimentos fueron predominantemente finos y con alto contenido de materia orgánica y/o con algas y fanerógamas, ya sea en suspensión o varados en la playa y finalmente en sectores cercanos a cursos de agua dulce. Las mayores abundancias de juveniles se encontraron entre el intermareal (0) y 1 m de profundidad. En el submareal profundo no se encontró ningún juvenil. De esta manera los juveniles aparecen segregados de la población de adultos, sugiriendo algún tipo de interacción entre ambos. Finalmente, basados en la metodología de muestreo del presente trabajo y dentro del desarrollo de una estrategia de manejo para la especie, se propone determinar un registro anual del reclutamiento, el cual permita describir la variabilidad interanual de éste.

Palabras clave: Macha, bentos, manejo, índice de reclutamiento.

ABSTRACT

The objective of the present study was to investigate the location of early settlement of the bivalve *Mesodesma donacium*, an important fishery resource in Chile. Studies focused on the beaches of Coquimbo, Guanaqueros and Tongoy bays (IV Región, Chile) during two successive reproductive seasons (1993-1994). Mid-littoral and subtidal transects (down to 3 m depth) were established as follows: 138 transects in Coquimbo Bay, 86 in Guanaqueros Bay and 112 in Tongoy Bay. Transects were separated by a distance of 130 m and cores were taken along each transect at depths of mid-littoral, 1, 2 and 3 m. A standard volume of sand (2.4 dm³) was obtained from each core and sieved using a 0.5 mm mesh. Subtidal samples were taken at a depth between 5 and 10 m using a drag net (0.5 x 0.5 m) towed parallel to the coast. In Coquimbo, Guanaqueros and Tongoy

Bays, respectively, tows were collected from 16, 12 and 14 locations. Each bay was characterized with respect to presence and magnitude of rivers, streams and others freshwater sources, beach morphodynamic state, sediment characteristics (size grain and organic content), and salinity. In all three bays studied juveniles of *Mesodesma donacium* were found along all parts of the beaches, with exception of areas with predominately fine sediment, high organic content, areas containing seaweeds and seagrasses in suspension or cast ashore, and areas adjacent to river streams, or other sources of freshwater. Observations of high juvenile densities between the mid-littoral and a depths of 1 m, and the absence of juveniles between depths of 5 and 10 m, suggest a possible spatial segregation between juveniles and adults of this species in the areas studied. The information is used for an index of recruitment.

Key words: surf-clam, benthos, management, recruitment index.

Fecha de recepción: 14 - 10 - 95. Fecha de aceptación: 10 - 6 - 96.

INTRODUCCION

El conocimiento del lugar y de la dinámica del asentamiento o reclutamiento, constituye la información básica para la comprensión de la historia de vida o dinámica poblacional de una especie bentónica (Hughes & Bourne, 1981; Stotz *et al.*, 1991). Esto es de particular importancia en especies que constituyen un recurso pesquero y para las cuales es necesario desarrollar medidas de manejo.

En el caso del molusco bivalvo *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmatidae), esta información es escasa. Esta especie, conocida también con el nombre vernacular de "macha", es un habitante característico de numerosas playas arenosas del país (Campusano & Cepeda, 1979; Jaramillo, 1987), constituyendo en la IV Región de Chile (29°-32° S y 70°-72° W) un importante recurso pesquero, el cual es explotado principalmente en Bahía de Coquimbo y seguido en menores magnitudes por las bahías de Tongoy y Guanaqueros (IFOP, 1994). Es así como los desembarques en la IV Región alcanzaron 2.483 toneladas durante 1993, correspondiendo aproximadamente al 39% del total a nivel nacional (SERNAP, 1994).

Campusano & Cepeda (1979) y Alarcón & Navea (1992), en sus estudios de estructura y dinámica poblacional de *M. donacium* en diversas bahías de la región entregaron antecedentes sobre el reclutamiento. No obstante, debido al tamaño de los individuos considerados como reclutas (> 24 mm de longitud máxima), estos autores se han referido a la dinámica de la población de adultos, más que al asentamiento o reclutamiento al bentos, objetivo de este trabajo.

El asentamiento de especies filtradoras habitantes de fondos blandos, como es el caso de *M. donacium*, es aparentemente afectado por diversos factores bióticos y abióticos, tales como la presencia de adultos conespecíficos (Woodin, 1976; Petersen & Andre, 1980; Williams, 1980; Andre & Rosemberg, 1991; Bachelet *et al.*, 1992; André *et al.*, 1993), la presencia de otras especies (Brenchley, 1982; Olafsson, 1988) características del sedimento (granulometría y contenido de materia orgánica) y salinidad del agua de mar (McLusky *et al.*, 1975; Hibbert, 1977; Defeo *et al.*, 1986; Wilson & Shelley, 1986; Long & Lewis, 1987).

Para las poblaciones de *M. donacium* en las bahías de Coquimbo, Guanaqueros y Tongoy, no existe información en cuanto a la distribución y abundancia de los juveniles durante los primeros estadios en el bentos, como tampoco con respecto a las características bióticas y abióticas que lo condicionan. De acuerdo a la distribución del banco de los adultos de *M. donacium* en las bahías citadas y considerando que las larvas permanecen aproximadamente 32 días en el plancton (Fuentes, 1988), es de suponer que los juveniles deberían asentarse en forma homogénea a lo largo de las playas existentes en estas bahías. Para evaluar esta hipótesis se realizó un muestreo que consistió en la búsqueda sistemática de juveniles de *M. donacium* en el intermareal y el submareal somero (hasta 10 m de profundidad) en las bahías antes señaladas. Además, en forma simultánea se determinaron los factores físicos, químicos y biológicos que caracterizan los lugares con y sin presencia de juveniles de asentamiento reciente.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en las bahías de Coquimbo (29° 56' S - 71° 21' W), Guanaqueros (30° 08' S - 71° 25' W) y Tongoy (30° 15' S - 71° 31' W), ubicadas en el norte de Chile y pertenecientes a la Cuarta Región de Coquimbo (Fig. 1).

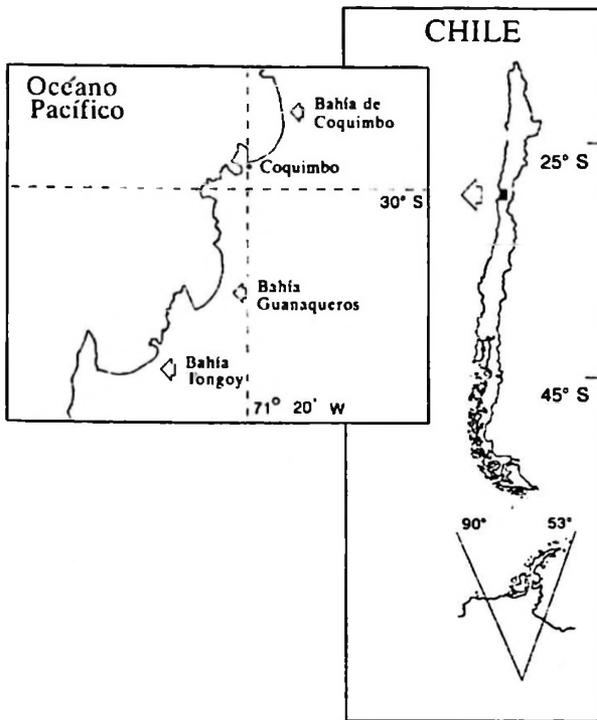


Figura 1. Mapa de las áreas de estudio correspondientes a las bahías de Coquimbo, Guanaqueros y Tongoy, todas pertenecientes a la IV Región, Chile.

Location of study areas along the beaches of Coquimbo, Guanaqueros and Tongoy bay, in the IVth Region, Chile.

Búsqueda de juveniles de asentamiento reciente

Se consideraron juveniles de asentamiento reciente de *Mesodesma donacium* a individuos de entre 1 y 15 mm de longitud máxima (eje antero-posterior de concha). De acuerdo a las claves talla-edad descritas por Campusano & Cepeda (1979) y Tarifeño (1984) un juvenil de 15 mm tendría una edad máxima aproximada de 5 y 8 meses, respectivamente.

Para determinar la distribución de los juveniles de *M. donacium* en las tres bahías antes señaladas, se realizaron dos búsquedas siste-

máticas en el intermareal y submareal somero hasta 3 m de profundidad y una búsqueda en el submareal entre 5 y 10 m de profundidad. La primera búsqueda en el intermareal y submareal somero se realizó entre marzo y junio de 1993 y la segunda entre enero y febrero de 1994. Las épocas de búsqueda se determinaron considerando que la "macha" se reproduce entre noviembre y abril (Campusano & Cepeda, 1979; Peredo *et al.*, 1987), y que las larvas permanecen aproximadamente 32 días en el plancton (Fuentes, 1988). Por tales razones se supone que el asentamiento ocurre entre diciembre y mayo de cada año.

El procedimiento de muestreo consistió en recolectar una muestra de sedimento mediante un core de 2,4 dm³ (equivalente aproximadamente a 500 cm²) en el mesolitoral superior, medio, inferior y a 0, 1, 2 y 3 m de profundidad, en transectos perpendiculares a la línea de costa, distribuidos uniformemente a lo largo de las tres bahías y separados aproximadamente por 130 m uno de otro. El contenido del core fue tamizado en una malla de 0,5 mm de abertura. Este muestreo se realizó durante el período de baja mar establecido en la Tabla de Mareas para los sitios de estudio (Instituto Hidrográfico de la Armada, 1993).

El muestreo en el submareal (5-10 m) se realizó en marzo de 1994, después de la segunda búsqueda por el intermareal y submareal somero. Para ello se arrastró, 10 m paralelo a la costa, una red de fondo en diferentes lugares de las tres bahías separadas entre 700 y 1000 m uno del otro (Fig. 2 a, b y c). Esta red tuvo en su boca un anillo de fierro de 50 cm de diámetro, el cual permitía enterrarse entre 10-15 cm en el sedimento, y una malla de 0,5 mm de abertura la cual retenía a los juveniles.

Los individuos recolectados se contaron y midieron (longitud antero-posterior) mediante un pie de metro con una precisión de 0,1 mm.

Caracterización de los lugares con y sin presencia de juveniles

La caracterización de las condiciones ambientales a lo largo de las tres bahías estudiadas se realizó entre febrero y marzo de 1994, durante períodos de baja mar establecidos en la Tabla de Mareas (Instituto Hidrográfico de la Armada, 1993). Para ello se determinó la presencia y

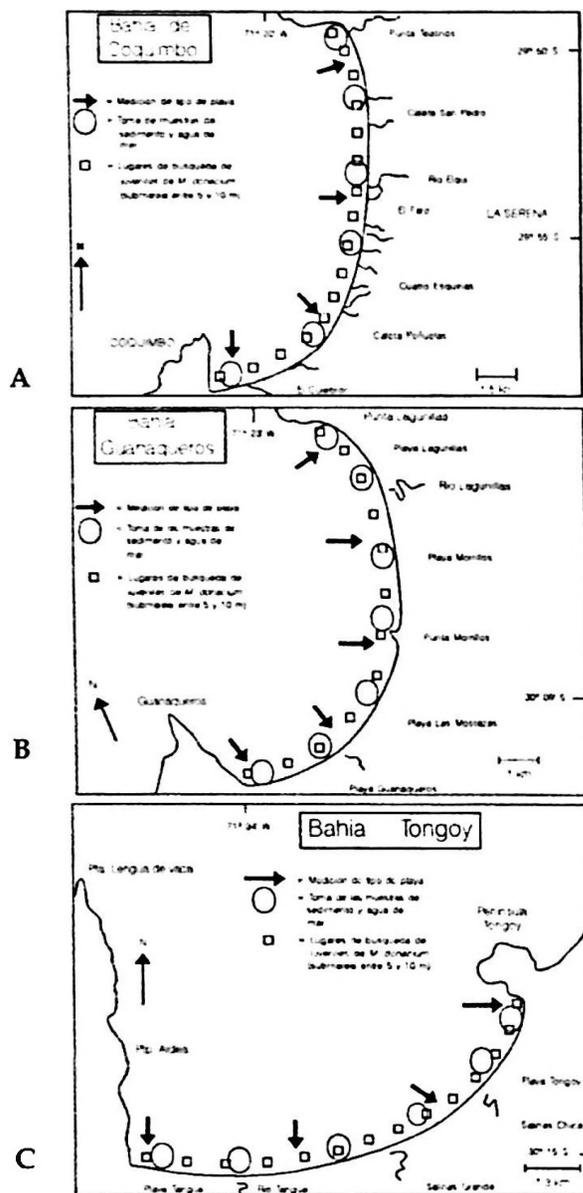


Figura 2. Muestra los lugares de A. Bahía de Coquimbo, B. Bahía Guanaqueros y C. Bahía Tongoy, donde se determinó el caudal de los cursos de agua dulce, el estado morfodinámico de playa (tipo de playa), el tamaño medio de la partícula de arena, el contenido de materia orgánica y la salinidad del agua de mar.

Study areas of A. Coquimbo Bay, B. Guanaqueros Bay and C. Tongoy bay, characterized by the presence and magnitude of freshwater sources, the beach morphodynamics state, sediment characteristics (size grain), organic content and salinity.

caudal de los cursos de agua dulce, el estado morfodinámico de la playa, la granulometría, el contenido de materia orgánica y la salinidad.

Para determinar el caudal de los cursos de agua dulce fue necesario conocer en un trayec-

to de éstos, de iguales pendientes, dos áreas transversales relativamente similares y separadas a una distancia conocida. Posteriormente se midió el tiempo en que demoraron gotas de tinta china en atravesar dicha distancia. Esta medición se repitió en 5 oportunidades, durante el día de estudio.

El estado morfodinámico de playa (tipo de playa) se determinó en 4 lugares de las bahías de Coquimbo y Tongoy y en 5 lugares de Bahía Guanaqueros. Para ello fue necesario conocer previamente la altura de las olas al momento de la rompiente (H), el período de las olas (T) y la velocidad de caída de la arena (W_s). Posteriormente, estas variables fueron usadas para determinar el Índice de Dean (Brown & McLachlan, 1990):

$$\text{Índice de Dean} = \frac{H}{W_s * T} \quad (*)$$

El índice de Dean toma valores entre 0,1 y 2,0 en playas de tipo reflectivo, entre 2, 1 y 5,0 en playas tipo de intermedio y superiores a 5,1 en playas de tipo disipativo (Brown & McLachlan, 1990).

La granulometría se determinó usando el método del tubo de Emery (Emery, 1938). Para ello se tomaron un total de 34, 40 y 30 muestras de sedimento en las bahías de Coquimbo, Guanaqueros y Tongoy, respectivamente, mediante un core de $0,6 \text{ dm}^3$, el cual se enterró 10-15 mm en el sedimento. La mitad de las muestras se tomaron en el intermareal y submareal somero ($< 3 \text{ m}$) y la otra mitad desde el submareal ($5 - 10 \text{ m}$).

El contenido de materia orgánica (%) se determinó mediante el método de combustión total. Para ello se utilizaron submuestras de las obtenidas para el análisis granulométrico. Las muestras fueron secadas durante 48 h, pesadas y luego calcinadas a $500 \text{ }^\circ\text{C}$. Finalmente, se determinó la relación porcentual entre el peso de la muestra y el peso de la materia orgánica. Para las mediciones de masa se utilizó una balanza analítica con una precisión de 0,1 mg.

La salinidad del agua de mar se determinó mediante un salinómetro portátil con una precisión del 0,001%. Para ello se tomaron un total de 16 muestras en las bahías de Coquimbo y Tongoy y 20 muestras en Bahía Guanaqueros, mediante botellas de 180 ml cada una. La mitad

de éstas se tomó en el intermareal y submareal somero (< 3 m) y la otra mitad desde el submareal (5 - 10 m).

La Fig. 2 a, b y c muestra los lugares, en las tres bahías estudiadas, donde se determinaron las variables antes mencionadas.

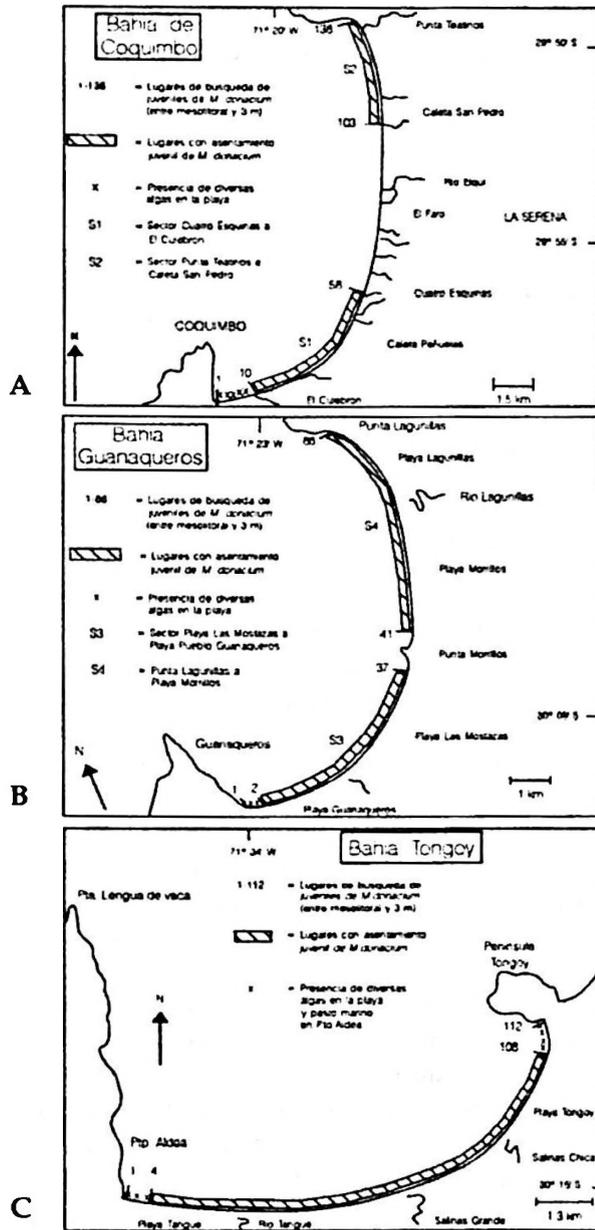


Figura 3. Ubicación de los lugares en a. Bahía de Coquimbo, B. Bahía Guanaqueros y C. Bahía Tongoy, donde se encontraron juveniles de *Mesodesma donacium*, entre el mesolitoral (0 m) y submareal somero (< 3 m).

Sites of A. Coquimbo Bay, B. Guanaqueros Bay, C. Tongoy Bay, in which juveniles of *Mesodesma donacium* were found.

Análisis estadístico de los datos

Para determinar la significancia estadística se utilizó un análisis de varianza (ANDEVA simple, $\alpha = 0,05$ y $0,01$) (Sokal & Rohlf, 1969) para cada una de las variables analizadas. Sin embargo, previamente se determinó la homogeneidad de las varianzas mediante la prueba de Bartlett ($\alpha = 0,05$ y $0,01$) (Sokal & Rohlf, 1969), debiendo normalizar las abundancias medias de juveniles de *M. donacium* por profundidad mediante $V_{y+0,5}$ la longitud media total entre las tres bahías mediante el \log_{10} y el contenido de materia orgánica (%) mediante la transformación del arcoseno (Sokal & Rohlf, 1969). Finalmente, se aplicó el análisis de comparaciones múltiples de las diferencias mínimas significativas (DMS) ($\alpha = 0,01$) (Steel & Torrie, 1988).

RESULTADOS

Se encontraron juveniles de asentamiento reciente de *M. donacium* prácticamente a lo largo de todas las playas en las tres bahías estudiadas, con excepción del extremo sur y región media de Bahía de Coquimbo, el extremo sur de Bahía Guanaqueros y ambos extremos de Bahía Tongoy (Fig. 3 a, b y c). Por otro lado, se encontraron juveniles entre 0 (mesolitoral inferior) y 3 m de profundidad. Las mayores abundancias se presentaron a 1 m, siendo sólo ésta significativamente diferente (ANDEVA, $F_{(11, 606)} = 26,6$; $p < 0,05$ y $0,01$), con respecto a las otras profundidades en las bahías de Coquimbo y Guanaqueros (Fig. 4 a, b y c). No se registraron juveniles de otras especies de bivalvos (2 - 10 mm de longitud) tales como *Mulinia* sp. y otras almejas, *Tagelus dombeii* y gastrópodos tales como *Oliva* sp. entre otros (Tabla 1).

Bahía de Coquimbo presentó los juveniles de *M. donacium* de mayores longitudes totales, siendo significativamente diferentes (ANDEVA, $F_{(2, 1912)} = 43,3$; $p < 0,01$) entre las tres bahías estudiadas (Fig. 5). Estas mayores longitudes de juveniles se observaron también al comparar la estructura de tallas determinadas en las tres bahías (Fig. 6 a, b y c). Bahía de Coquimbo presentó, a diferencia de las bahías de Guanaqueros y Tongoy, una más alta frecuencia de individuos de mayores longitudes. La longitud media total de juveniles de $6,47 \pm 3,41$ mm

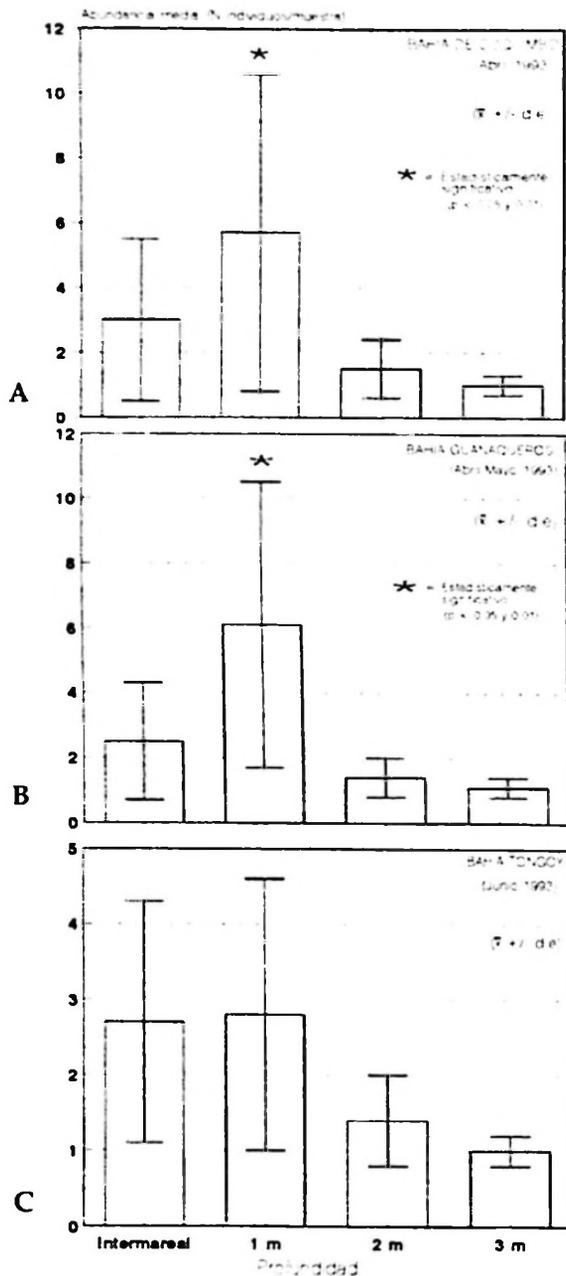


Figura 4. Abundancia media (N individuos/muestra) de juveniles de *Mesodesma donacium*, a diferentes profundidades en a. Bahía de Coquimbo, b. Bahía Guanaqueros y c. Bahía Tongoy.

Nota: Debido a que las muestras no fueron estrictamente cuantitativas, una medida aproximada del N individuos/m², se obtiene multiplicando el N individuos/muestra por un factor 19.

Mean abundance and standard deviation of *M. donacium* within each sample, at different depths in a. Coquimbo Bay, b. Guanaqueros Bay and c. Tongoy Bay.

Note: The abundance of *M. donacium* per m², is obtained by multiplying the number of *M. donacium* within each sample by 19.

observada en las tres bahías, correspondería a una edad máxima de entre 1 - 3 y 5 - 7 meses, según las claves de talla-edad descritas por Campusano & Cepeda (1979) y Tarifeño (1984), respectivamente.

En las bahías estudiadas se observaron frecuencias altas y bajas de juveniles a lo largo de las playas, en ambos años de estudio. En Bahía de Coquimbo las bajas abundancias y ausencias de juveniles coincidieron con aportes de agua dulce de diferente caudal. En cambio, las bahías de Guanaqueros y Tongoy no presentaron efluentes durante el período de estudio (Fig. 7 a, b; 8 a, b y 9 a, b). Sin embargo, también se observó ausencia de individuos en la boca de antiguos cauces de ríos, secos actualmente, o en sectores donde habitualmente, en épocas de lluvia, se abren cauces de agua dulce.

Por otra parte, las tres bahías presentaron igual estado morfodinámico de playa correspondiente al tipo intermedio (Figs. 7c, 8c y 9c), destacando la presencia de numerosos valles y cúspides en la topografía de la playa a lo largo de toda la extensión de las bahías.

Las Figs. 7d y 8d muestran que las bahías de Coquimbo y Guanaqueros presentaron dos tipos de arenas en el intermareal y submareal somero. Los sectores situados al sur presentaron arenas finas (2 a 3 Phi) (Folk, 1980) y los situados al norte arena mediana (1 a 2 Phi) (Folk, 1980). Sin embargo, Bahía Tongoy presentó a lo largo de toda su extensión arena fina (2 a 3 Phi, según Folk, 1974) (Fig. 9d). Por otra parte, el submareal (5 - 10 m) de las tres bahías presentó arena fina, a excepción del extremo sur de Bahía Tongoy, el cual presentó arena mediana (Figs. 7d, 8d y 9d). Cabe destacar que en las tres bahías estudiadas los ambientes sin juveniles de *M. donacium* ubicados en el extremo sur de las bahías de Coquimbo y Guanaqueros y en ambos extremos de Bahía Tongoy, presentaron predominantemente arena fina (Figs. 7e, 8e y 9e) y alto contenido de materia orgánica (Figs. 7f, 8f y 9f). El contenido de materia orgánica siempre fue significativamente más alto (ANDEVA, $F_{(18,33)} = 39,4$; $p < 0,01$) en sectores sin juveniles comparado a aquellos con juveniles.

En Bahía de Coquimbo se registraron las salinidades más bajas. El ambiente sin juveniles ubicado en el extremo sur de ésta presentó el valor más bajo (%), siendo estadísticamente

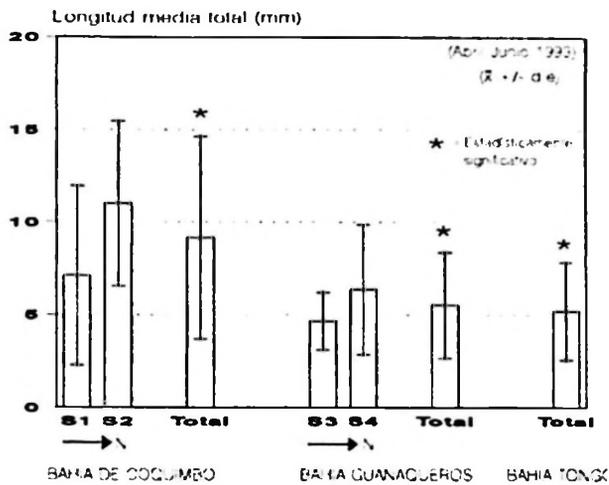


Figura 5. Longitud media total (mm) de los juveniles de *Mesodesma donacium*, entre los sectores determinados en las bahías de Coquimbo y Guanaqueros, y entre las tres bahías (total). (S1 = Cuatro Esquinas a El Culebrón, S2= Punta Teatinos a Caleta San Pedro, S3= Playa las Mostazas a Pueblo Guanaqueros, y S4= Punta Lagunillas a Playa Morrillos).

Mean shell length and standard deviation (mm) of *M. donacium*, between the study sites (S1 y S2) in Coquimbo and (S3 y S4) in Guanaqueros bays, and between the three bays.

Tabla 1. Juveniles de otras especies de bivalvos y gastrópodos capturados por la red de arrastre en el submareal entre 5 y 10 m de profundidad, en las tres bahías estudiadas.

Juveniles of other bivalves and gastropods captured by a drag net in the subtidal (5 and 10 m of depth), within the study areas.

BAHIAS	Bahía de Coquimbo	Bahía Guanaqueros	Bahía Tongoy
Juveniles de asentamiento reciente	<i>Tagelus dombeii</i> <i>Oliva sp</i> Otras almejas	<i>Oliva sp</i> Otros gastróp. Otras almejas	<i>Tagelus dombeii</i> <i>Mulinia sp</i> Otros gastrópodos

diferente (ANDEVA $F_{(18, 33)} = 14,9$ $p < 0,05$ y $0,01$) con respecto a las salinidades determinadas en el resto de la bahía, como también con respecto a las salinidades determinadas a lo largo de las bahías de Guanaqueros y Tongoy. En estas últimas bahías no se observó relación alguna entre las diferencias de salinidad y la presencia y ausencia de juveniles (Figs. 7g, 8g y 9g).

Finalmente, los sectores sin juveniles de *M. donacium* correspondientes a Playa Changa y

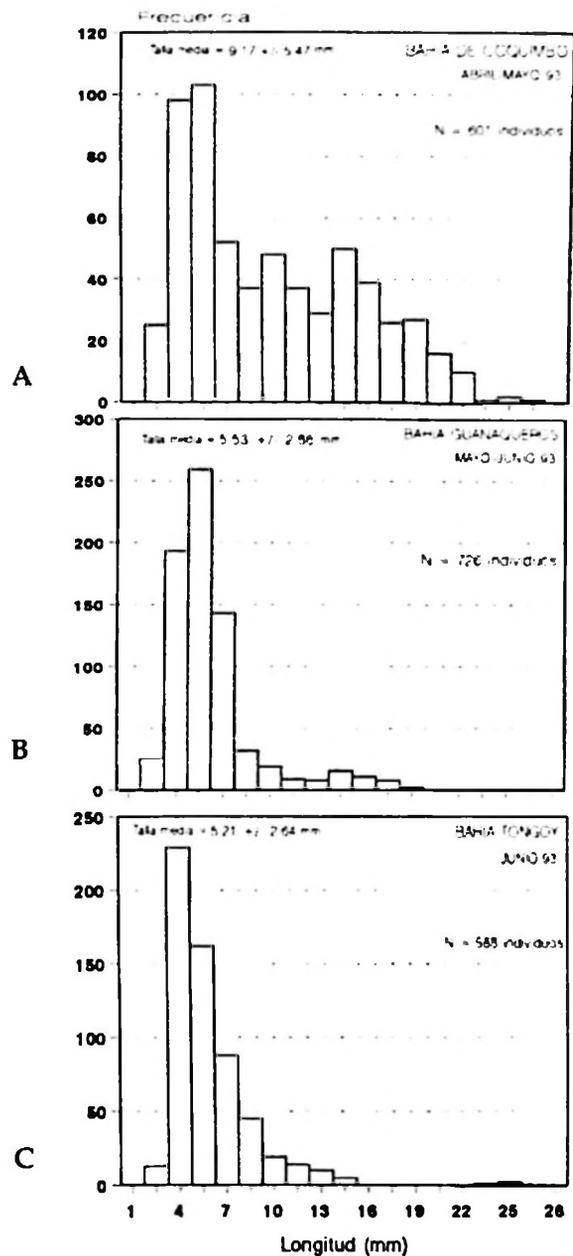


Figura 6. Estructura de tallas de los juveniles de *Mesodesma donacium* en a. Bahía de Coquimbo, b. Bahía Guanaqueros, y c. Bahía Tongoy.

Length frequency distribution of *M. donacium* in a. Coquimbo Bay, b. Guanaqueros Bay and c. Tongoy Bay.

los ubicados frente a los pueblos Guanaqueros, Tongoy y Puerto Aldea, se caracterizaron por presentar diversas algas varadas y/o flotando en la playa, tales como: *Gracilaria sp*, *Ulva sp*, *Rhodymenia howeana* (Dawson, 1941), *Gigartina chamissoi* (C. Agardh) (J. Agardh) y la fanerógama *Heterozostera tasmanica* (Martens ex.

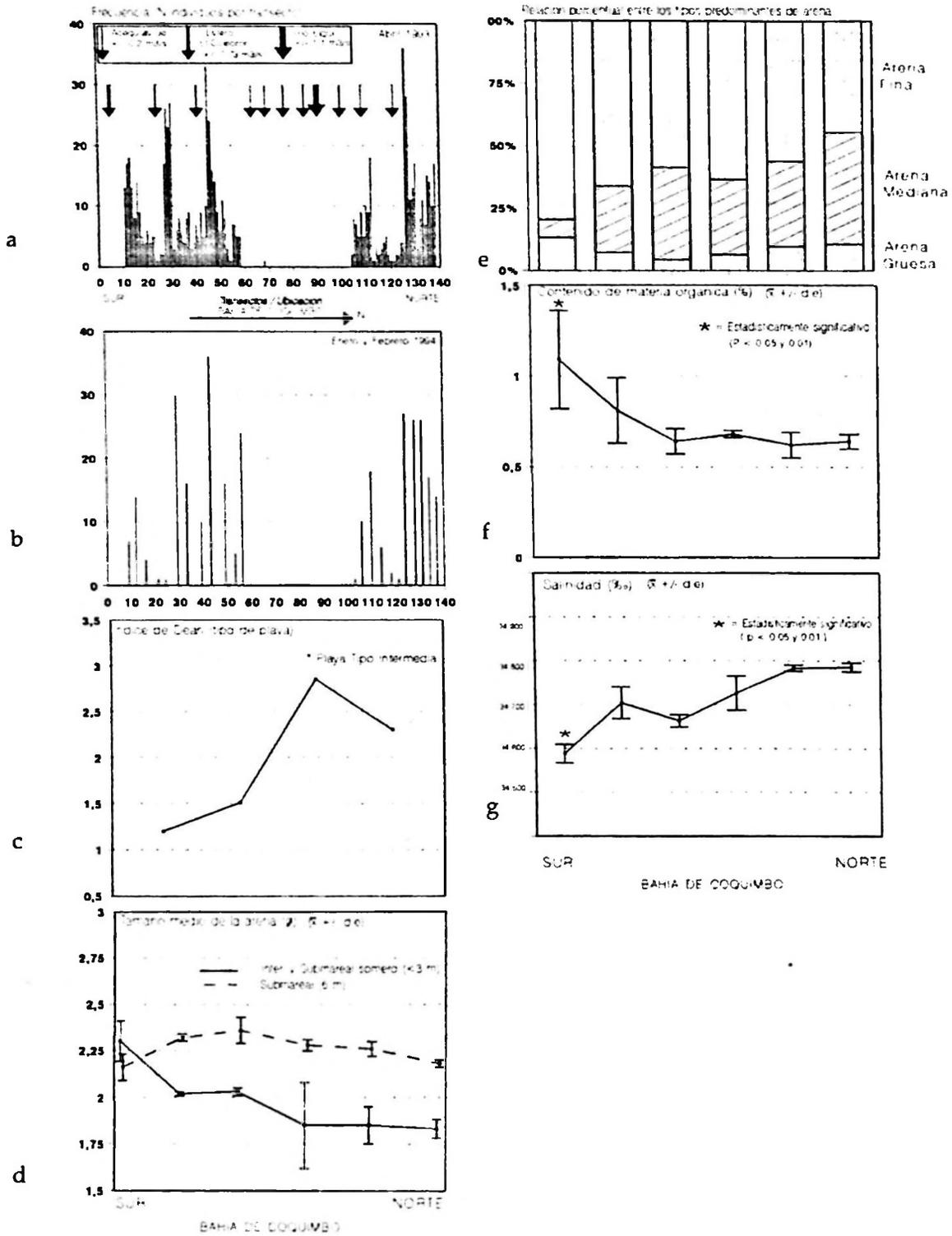


Figura 7. Resumen de los resultados obtenidos a lo largo de la Bahía de Coquimbo, en cuanto a: a. Abundancia de juveniles en la primera búsqueda, b. Abundancia de juveniles en la segunda búsqueda, c. Índice de Dean (Tipo de playa), d. Tamaño medio de la partícula de arena (ϕ), e. Relación porcentual entre los tipos predominantes de arena, f. Contenido de Materia Orgánica (%) y g. Salinidad del agua de mar.

Summary of the results obtained in Coquimbo Bay according to: a. Abundance of surf clam in April 1993, b. Abundance of surf clam between January and February 1994, c. Dean's index, d. Mean grain size and standard deviation (ϕ), e. Percent relationship between dominant sand types, f. Mean organic content and standard deviation (%) and g. Mean salinity of sea water and standard deviation.

Aschers.), este último sólo en Bahía Tongoy. Estas plantas se encontraron ya sea flotando en el agua o formando una extensa capa sobre la playa (mesolitoral medio) (Fig. 3a, b y c).

DISCUSION

Los 32 días que aproximadamente permanecen las larvas de *Mesodesma donacium* en la columna de agua antes del asentamiento (Fuentes, 1988), junto con las velocidades de las corrientes de fondo en Bahía de Coquimbo (Valle, 1980), Bahía Guanaqueros (Pacheco *et al.*, 1988) y Bahía Tongoy (Akaboshi & Illanes, 1983) parecen ser suficientes para lograr la dispersión y distribución de las larvas a lo largo de ellas. No obstante, si bien las larvas se pueden distribuir a lo largo de todas las bahías y eventualmente asentarse en forma homogénea en toda su extensión, la distribución de los juveniles aparece de manera no homogénea. Los juveniles, sólo presentes en aquellos en el intermareal y el submareal somero, están ausentes en aquellos sectores caracterizados por presentar predominantemente arena fina, alto contenido de materia orgánica, algas en suspensión o varadas en la playa y aportes importantes de agua dulce.

Los sedimentos constituidos por arenas finas y alto contenido de materia orgánica no parecen permitir el desarrollo de juveniles de *M. donacium*, similar a lo descrito por McLusky *et al.* (1975), para *Donax incarnatus* donde en aquellos sectores con arena fina se interrumpe la distribución espacial de esta especie. Esto podría ser debido a la resuspensión del sedimento fino que obstruiría su mecanismo alimenticio de filtración. Para especies del género *Mytilus*, Bayne *et al.* (1976) y Seed (1976) concluyeron que un fenómeno de esa índole puede ocasionar incluso la muerte. Por otra parte, según Sanders (1958) y Butman (1988) el asentamiento de moluscos bivalvos filtradores es favorecido en ambientes con bajo contenido de materia orgánica, puesto que en estos lugares existe un constante movimiento de agua, lo cual asegura una renovación permanente de alimento en suspensión. Estas razones explican la ausencia general de organismos filtradores, como *M. donacium*, en sedimentos finos con alto contenido de materia orgánica (Figs. 7 e, f; 8 e, f y 9 e; f), tal como han concluido McLusky

et al. (1975), Whitlatch (1977), Whitlatch (1981), Wilson & Shelley (1986), Long & Lewis (1987) y Skilleter (1992).

Por otra parte, las algas y las fenerógamas, tanto en suspensión como varadas en el mesolitoral (Fig. 3 a, b y c), también podrían impedir el asentamiento de los juveniles de *M. donacium*, no sólo actuando como filtro (Olafsson, 1988), sino además compactando el sedimento y, por lo tanto, evitando la excavación de los reclutas (Brenchley, 1982). También es importante indicar que las algas generan condiciones anóxicas bajo ellas, que producen una alta mortalidad en moluscos bivalvos (Olafsson, 1988; Everett, 1994).

Las variaciones en las frecuencias de juveniles de *M. donacium* observadas a lo largo de las tres bahías (Figs. 7 a, b; 8 a, b y 9 a, b) pareciera, por una parte, estar asociado a la presencia de cursos de agua dulce. En el caso de Bahía de Coquimbo corresponde a cauces actuales, en cambio en las bahías Guanaqueros y Tongoy corresponden a lechos secos de desembocaduras de canales que se forman en épocas de lluvias. Esto sugiere una fuerte asociación de la disminución de juveniles con bajas salinidades, tal como lo han observado Wade (1968), Olivier *et al.* (1971) Ansell *et al.* (1972), McLusky *et al.* (1975), Hibbert (1977), Hughes & Bourne (1981) y Defeo *et al.* (1986) para diversas especies de bivalvos de fondos blandos. Cabe señalar que si bien la medición de la salinidad no permitió detectar diferencias importantes, el efecto de la salinidad también se observó asociado a lechos secos de ríos. De tal manera que la ausencia de juveniles se debería a disminuciones ocasionales de salinidad, las cuales difícilmente se pueden detectar con un registro puntual tanto espacial como temporalmente, como es el que se realizó en el presente estudio. Por lo tanto, para detectar diferencias en la salinidad se requeriría de un registro continuo.

Por otro lado, la regularidad con que se suceden las altas y bajas frecuencias a lo largo de las playas, también sugiere una posible asociación con los valles y cúspides, topografía característica de las playas tipo intermedias. Esto es una posibilidad que aún requiere de estudio, mediante un diseño de muestreo específico.

La distribución batimétrica de los juveniles, con las mayores abundancias relativas en el mesolitoral inferior y a 1 m de profundidad

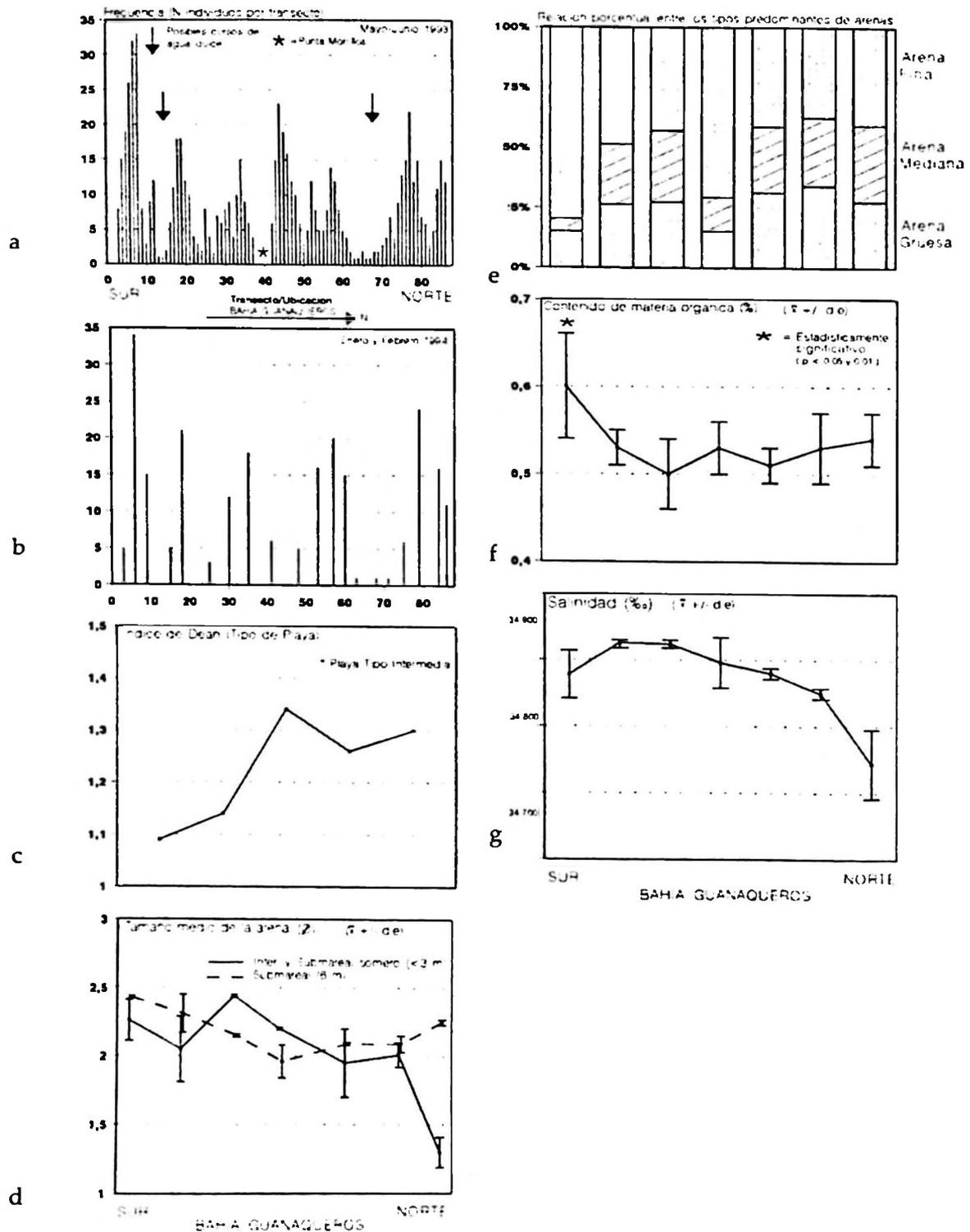


Figura 8. Resumen de los resultados obtenidos a lo largo de la Bahía Guanaqueros, en cuanto a: a. Abundancia de juveniles en la primera búsqueda, b. Abundancia de juveniles en la segunda búsqueda, c. Índice de Dean (Tipo de playa), d. Tamaño medio de la partícula de arena (ϕ), e. Relación porcentual entre los tipos predominantes de arena, f. Contenido de Materia Orgánica (%) y g. Salinidad del agua de mar.

Summary of the results obtained in Guanaqueros Bay according to: a. Abundance of surf clam between May and June 1993, b. Abundance of surf clam between January and February 1994, c. Deans's index, d. Mean grain size and standard deviation (ϕ) e. Percent relationship between dominant sand types, f. Mean organic content and standard deviation (%) and g. Mean salinity of sea water and standard deviation.

(Fig. 4 a, b y c), y por tanto, en el límite superior de la distribución batimétrica de la especie (Alarcón, 1979; Campusano & Cepeda, 1979), sugiere una posible exclusión espacial entre adultos y juveniles. Tarifeño (1984) y Jaramillo *et al.* (1994) también observaron una segregación entre juveniles y adultos para *M. donacium* en el sur de Chile. De la misma manera Olivier *et al.* (1971) y Defeo (1985) en sus estudios de *Mesodesma mactroides* y Wade (1968), Ansell & Lagardère (1980) y Bondsdorff & Nelson (1992) estudiando numerosas especies del género *Donax* (todas habitantes de sistemas de playa de arena) también determinaron una segregación espacial entre juveniles y adultos. La exclusión espacial entre ambos grupos podría explicarse como una forma de escape de los juveniles a la presión de depredación ejercida por los adultos (Woodin, 1976; Petersen & Andre, 1980). Esto último es apoyado por Williams (1980), André & Rosemberg (1991), Bachelet *et al.* (1992) y André *et al.* (1993), quienes han concluido, a partir de experiencias de laboratorio, que los adultos de *Tapes japonica*, *Mya arenaria* y *Cerastoderma edule* impiden o disminuyen el asentamiento juvenil debido al consumo de sus propias larvas mediante la filtración.

Sin embargo, Alarcón & Navea (1992) trabajando en bancos de *Mesodesma donacium*, en diferentes bahías de la IV Región, concluyen que el reclutamiento ocurre en cualquier sector del banco y, por lo tanto, en cualquier profundidad. No obstante, estos autores consideraron como reclutas a individuos mayores de 24 mm de longitud ántero-posterior. Dichos individuos tendrían una edad aproximada entre 7 y 11 meses, de acuerdo a las claves de talla-edad descritas por Campusano & Cepeda (1979) y Tarifeño (1984) respec-

tivamente, lo que junto a la dinámica de las playas permite sugerir que estos individuos no se encontrarían ya en el lugar original de asentamiento.

La mayor longitud media de juveniles observada en Bahía de Coquimbo (Fig. 5), podría hacer pensar que el asentamiento en esta bahía ocurre antes que en las otras bahías estudiadas. No obstante, dicha talla media también podría deberse al repoblamiento sistemático de individuos entre 15 y 30 mm de longitud aproximadamente, que llevan a cabo los mariscadores en el sector de Punta Teatinos, observado personalmente durante el período de estudio.

La fuerte presión de pesca ejercida sobre las poblaciones de *M. donacium* y su eventual sobreexplotación hacen necesario el desarrollo de una estrategia de manejo. En el desarrollo de esa estrategia debería considerarse el patrón de distribución batimétrica de los juveniles en relación a la explotación que los pescadores artesanales hacen desde la orilla. Esa modalidad de extracción del recurso podría estar afectando el desarrollo y supervivencia de los juveniles. No obstante, se deberá estudiar previamente hasta qué punto existe en esos niveles una coexistencia de adultos y juveniles. En el presente estudio, al tomar muestras sólo del estrato superficial del sedimento, no se realizó un registro de la abundancia de los adultos. De existir una coexistencia, debería limitarse la extracción a esos niveles en períodos posteriores al asentamiento.

Otro aspecto importante en el desarrollo de una estrategia de manejo es la posible variabilidad interanual del reclutamiento. Un registro anual, utilizando como base la metodología de muestreo del presente trabajo, permitiría describir esa variabilidad.

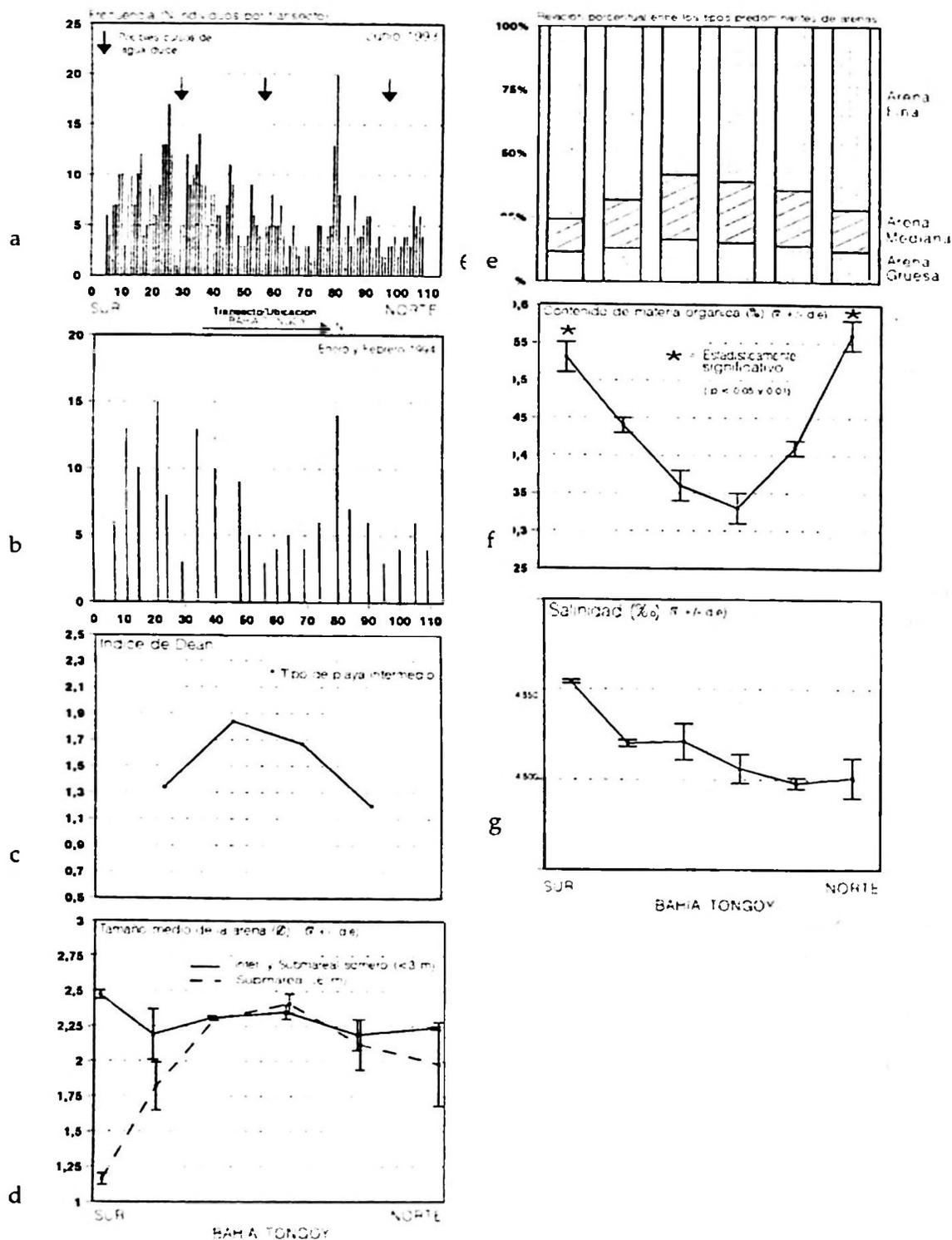


Figura 9. Resumen de los resultados obtenidos a lo largo de la Bahía Tongoy, en cuanto a: a. Abundancia de juveniles en la primera búsqueda, b. Abundancia de juveniles en la segunda búsqueda, c. Índice de Dean (Tipo de playa), d. Tamaño medio de la partícula de arena (ϕ), e. Relación porcentual entre los tipos predominantes de arena, f. Contenido de Materia Orgánica (%) y g. Salinidad del agua de mar.

Summary of the results obtained in Tongoy Bay according to: a. Abundance of surf clam in June 1993, b. Abundance of surf clam between January and February 1994, c. Dean's index, d. Mean grain size and standard deviation (ϕ), e. Percent relationship between dominant sand types, f. Mean organic content and standard deviation (%) and g. Mean salinity of sea water and standard deviation.

LITERATURA CITADA

- AKABOSHI, S. & J. E. ILLANES. 1983. Estudio experimental sobre la captación, pre-cultivo y cultivo, en ambiente natural de *Chlamys (Argopecten) purpurata*, Lamarck, 1819, en Bahía Tongoy, IV Región, Coquimbo. En: Symp. Int. Avances y Perspectivas de la Acuicultura en Chile, Universidad del Norte, Coquimbo, Chile, pp. 233-254.
- ALARCÓN, E., 1979. El Recurso de Machas (*Mesodesma donacium*, de la IV Región). Depto. Oceanografía Biológica. Informe. CIS. U. del Norte, Sede Coquimbo. 53 pp.
- ALARCÓN, E. & M. NAVEA. 1992. Estudio sobre el Recurso de Machas (*Mesodesma donacium*) en la IV Región. Informe Final. Depto. de Acuicultura, Fac. de Cs. del Mar, Universidad Católica del Norte y SERPLAC, 61 pp.
- ANDRÉ, C., P. JONSSON & M. LINDEGARTH. 1993. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series*. 97: 183-192.
- ANDRÉ, C. & R. ROSENBERG. 1991. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series*. 71: 227-234.
- ANSELL, A. & F. LAGARDERE. 1980. Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oléron (French Atlantic Coast). *Marine Biology*. 57: 287-300.
- ANSELL, A., P. SIVADAS, B. NARAYANAN & A. TREVALLION. 1972. The Ecology of Two Sandy Beaches in South West India. III. Observations on the *Donax incarnatus* and *D. spiculum*. *Marine Biology*. 17: 318-332.
- BACHELET, G., J. GUILLOU & P. LABOURG. 1992. Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule*: field observations and experiments. En: Colombo, G., Ferrari, I., Ceccherelli, V., Rossi, R. (eds.) Proc. 25 th Eur. mar. Biol. Symp. Olsen & Olsen, Fredensborg, pp. 175-182.
- BAYNE, B. L.; R. J. THOMPSON & J. WIDDOWS. 1976. Physiology I. En: *Marine Mussels their ecology and physiology*. B. L. Bayne (Editor), pp. 121-159.
- BONSDORFF, E. & W. NELSON. 1992. The Ecology of Coquina Clams *Donax variabilis* Say, 1822, and *Donax parvula* Philippi, 1849, on the East Coast of Florida. *The Veliger* 35 (4): 358-365.
- BRENCHLEY, G. 1982. Mechanisms spatial competition in marine soft-bottom communities. Elsevier Biomedical Press. 520 pp.
- BROWN, A. & A. McLACHLAN. 1990. Ecology of Sandy Shores. Elsevier. Amsterdam. 433 pp.
- BUTMAN, C., J. GRASSLE & C. WEEB. 1988. Substrate choices made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. *Nature* 333: 771-773.
- CAMPUSANO, L. & J. CEPEDA. 1979. Estructura de la Comunidad y Ecología Poblacional de la Macha (*Mesodesma donacium*, Lamarck, 1818), en la Bahía de Coquimbo. Informe Final. Universidad de Chile y SERPLAC. 150 pp.
- DEFEO, O. 1985. Aspectos Biocenológicos y Dinámica de la Población de "Almeja Amarilla", *Mesodesma mactroides* (Desh., 1854), en la zona de la Barra del Chuy. Departamento de Biología, Universidad de la República. Uruguay, 65 pp.
- DEFEO, O. C. LAYERLE & A. MASELLO. 1986. Spatial and structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Desh., 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente* 8(1): 48-57.
- EMERY, K. O. 1938. Rapid method of mechanical analysis of sands. *J. Sedim. Petrol.* 8: 105-111.
- EVERETT, R. A. 1994. Macroalgae in marine soft-sediment communities: effects on benthic faunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 175: 253-274.
- FOLK, R. L. 1980. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill Publishing Company, Austin, Texas: 282 pp.
- FUENTES, I. 1988. Desarrollo y Morfología externa comparada de larvas y post-larvas de *Mesodesma donacium* y *Mulinia* sp. (Bivalvia, Mactracea) cultivadas en laboratorio. Tesis de Pregrado y Título de Biólogo Marino. U. Católica del Norte.
- HIBBERT, C. J. 1977. Growth and Survivorship in a Tidal-Flat Population of the Bivalve *Mercenaria mercenaria* from Southampton Water. *Marine Biology*. 44 71-76.
- HUGHES, S. E. & N. BOURNE. 1981. Stock assessment and life history of a newly discovered Alaska surf clam (*Spisula polynyma*) resource in the southeastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 38: 1173-1181.
- INSTITUTO FOMENTO PESQUERO. 1994. Diagnóstico, Evaluación y Manejo de las Principales Pesquerías Bentónicas de la IV Región. Volumen I. 102 pp.
- INSTITUTO HIDROGRÁFICO DE LA ARMADA. 1993. Tabla de Mareas. Armada de Chile. 280 pp.
- JARAMILLO, E. 1987. Sandy beach macroinfauna from the Chilean coast: zonation patterns and zoogeography. *Vie Milieu*. 37 (3/4): 165-174.
- JARAMILLO, E., M. PINO, L. FILUN & M. GONZÁLEZ. 1994. Longshore Distribution of *Mesodesma donacium* (Bivalvia: Mesodesmatidae) on a Sandy Beach of the South of Chile. *The Veliger* 37(2): 192-200.
- LONG, B. & J. LEWIS. 1987. Distribution and community structure of the benthic fauna of north shore of the Gulf of St. Lawrence described by numerical methods of classification and ordination. *Marine Biology*. 95: 93-101.
- MCLUSKY, D. S., S. NAIR, A. STIRLING & R. BHARGAVA. 1975. The Ecology of a Central West Indian Beach, with Particular Reference to *Donax incarnatus*. *Marine Biology* 30: 267-276.
- OLAFSSON, B. 1988. Inhibition of larval settlement to a soft bottom benthic community by drifting algae mats: an experimental test. *Marine Biology* 97: 571-574.
- OLIVIER, S., D. CAPEZZANI, J. CARRETO, H. PENCHASZADEH. 1971. Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla (*Mesodesma mactroide*, Desh., 1854) en Mar Azul Pdo. de Gral. Madariaga, Bs. As., Argentina. Public. Proyecto Des. Pesq. N° 27.
- PACHECO A., J. OLIVARES Y M. BERRIOS. 1988. Reconocimiento de Corrientes de Mareas en Bahía Guaqueros. Informe Final. Depto. de Biología Marina, Universidad Católica del Norte. 38 pp.
- PEREDO, CH., E. PARADA & I. VALDEBENITO. 1987. Gametogenesis and Reproductive Cycle of the Surf Clam *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Bivalvia: Mesodesmatidae) at Queule Beach, Southern Chile. *The Veliger* 30(1): 55-68.
- PETERSEN, CH. & S. ANDRE. 1980. An experimental analysis of interspecific competition among marine filter feeders in a soft-sediment environment. *Ecology* 61(1): 129-139.

- SANDERS, H. L. 1958. Benthic studies of Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnology and Oceanography* 3: 245-258.
- SEED, R. 1976. Ecology. En: *Marine Mussels their ecology and physiology*. B. L. Bayne (Editor). 121-159 pp.
- SERVICIO NACIONAL DE PESCA. 1994. Anuario Estadístico de Pesca. Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile. 190 pp.
- SKILLETER, G. 1992. Recruitment of cerithiid gastropods (*Rhinoclavis* spp.) in sediments at One Tree Reef, Great barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156:1-21.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Company. San Francisco. 776 pp.
- STEEL, R. G. & H. TORRIE. 1988. *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. 1ª Edición en español. McGraw-Hill. 622 pp.
- STOTZ, W., P. DE AMESTI, D. MARTÍNEZ & E. PÉREZ. 1991. Lugares de asentamiento y desarrollo de juveniles tempranos de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) en ambientes inter y submareales de la IV Región, Coquimbo. *Revista Biología Marina, Valparaíso* 26(2): 339-350.
- TARIFEÑO, E. 1984. Manejo y Evaluación de la Macha *Mesodesma donacium*, en la provincia de Arauco, VIII Región. Informe Final. Pont. U. Cat. de Chile, sede Talcahuano y SERPLAC. 43 pp.
- Valle, J. C. 1980. Estudio de disposición final de las aguas servidas de La Serena y Coquimbo. Tomo 2. I.C.C.; C.I.S. Universidad del Norte y Dames & Moore. 297 pp.
- WADE, B. A. 1968. Studies on the biology the West Indian beach clam, *Donax denticulatus* (Linné). 1. Ecology. *Bulletin of Marine Science* 17:149-174.
- WHITLATCH R. B. 1977. Seasonal Changes in the Community structure of the Macrobenthos inhabiting the intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Biological Bulletin* 152: 275-294.
- WHITLATCH, R. B. 1981. Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: some determinants of deposit-feeding species diversity. *Journal of Experiments Marine Biology and Ecology* 53: 31-45.
- WILLIAMS, J. G. 1980. The influence of adults on the settlement of spat of the clam, *Tapes japonica*. *Journal of Marine Research* 38:739-741.
- WILSON, J. & C. SHELLEY. 1986. The distribution of *Nucula turgida* (Bivalvia: Protobranchia) from Dublin Bay, Ireland, and the effects of sediments organic content. *Journal Marine Biological association of the United Kingdom* 66:119-130.
- WOODIN, S.A. 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal Marine Research* 34:25-41.

HISTOLOGIA Y CICLO GONADAL DE *VENUS ANTIQUA* KING & BRODERIP, 1835 (MOLLUSCA: BIVALVIA: VENERIDAE) EN BAHÍA METRI, SENO DE RELONCAVI, CHILE

HISTOLOGY AND GONADAL CYCLE OF *VENUS ANTIQUA* KING & BRODERIP, 1835 (MOLLUSCA: BIVALVIA: VENERIDAE) FROM METRI BAY, RELONCAVI GULF, CHILE

Carlos S. Gallardo y Alejandro Weber

RESUMEN

El ciclo reproductivo de *Venus antiqua* fue estudiado durante 1991 en Bahía Metri, en la costa sureste cercana a Puerto Montt, Chile. La actividad reproductiva se estudió mediante análisis histológico de la gónadas basado en una descripción cualitativa de los estados de madurez gonadal, y en la frecuencia mensual de los mismos. La escala de madurez sexual utilizada comprende las fases de madurez, madurez máxima, en desove y estado desovado. En Bahía Metri, *Venus antiqua* mostró 2 períodos de desove a lo largo del año. El más importante tuvo lugar durante primavera (septiembre a octubre) incluyendo al 63% de los individuos muestreados. El segundo evento ocurre a fines de verano (marzo a abril) y comprende al 55% de los animales en la muestra mensual. En ambos sexos la madurez sexual comienza a manifestarse entre los 36 y 40 mm de longitud valvar. La razón sexual hembras/machos mostró un valor promedio de 1:0,9 a través del año. El uso de una prueba de Chi-cuadrado indicó que la mayoría de los valores mensuales de esta razón sexual, al igual que los valores mensuales considerados en conjunto (prueba de heterogeneidad de Chi-cuadrado), no se desviaban de la proporción teórica 1:1. El ciclo reproductivo que muestra esta almeja en Bahía Metri es similar con la de localidades aledañas, tales como Bahía Ancud y Bahía Yaldad en la Isla Grande de Chiloé. Se discuten también los factores que posiblemente influyen la periodicidad de este ciclo.

Palabras Clave: Reproducción, reproducción moluscos, moluscos, almejas.

ABSTRACT

The reproductive cycle of *Venus antiqua* was studied during 1991 at Bahía Metri, in the southeastern Pacific Ocean, near Puerto Montt, Chile. The reproductive activity of this clam was assessed by histological analyses of the gonads using a qualitative method describing the gonadal maturity stages, and their monthly frequency. A sexual maturity scale of four stages is described. It comprises the steps of maturity, maximal maturity, spawning and spawned stage. The reproductive activity of *Venus antiqua* at Bahía shows two spawning periods along the year. The most important takes place during spring (September through October) including 63% of the individuals in the samples. A second one occurs at the end of the summer (March through April) and comprises 55% of the animals. The size at first sexual maturity ranges between 36–40 mm in valve length in both sexes. The sex ratio showed a mean value of 1:0.9 throughout the year; using a Chi-square test, most monthly values, as well as monthly values all together (heterogeneity Chi-square test) do not deviate from the theoretical ratio 1:1. The annual reproductive cycle showed by this clam at Bahía Metri is compared with information available from other localities in the southern coast of Chile, particularly the populations at Bahía Ancud and Bahía Yaldad in Isla Grande de Chiloé. Possible factors influencing the timing of this cycle are also discussed.

Key words: Reproduction, reproduction of molluscs, molluscs, clams.

Fecha de recepción: 20 - 11 - 95. Fecha de aceptación: 5 - 7 - 96.

INTRODUCCION

A pesar de su importancia económica *Venus antiqua* King & Broderip 1835 es uno de los moluscos bivalvos cuya biología es poco conocida. La mayoría de los trabajos que se han publicado en décadas pasadas son de carácter taxonómico y/o referentes a su distribución geográfica (Osorio *et al.*, 1979). La carencia de información acerca de su crecimiento, reproducción y dinámica poblacional ha motivado diversos estudios. Destacan los estudios sobre la biología reproductiva de esta especie realizados por Lozada y Bustos (1984) en Bahía Ancud y más recientemente los trabajos de Stead (1992) y Clasing *et al.* (1994) que dan cuenta del asentamiento y dinámica poblacional de una población de Yaldad en Isla de Chiloé. En dichos estudios se concluye que mientras en Ancud la especie muestra al menos 3 desoves (primavera a otoño) en el caso de Yaldad esta actividad reproductiva parece concentrarse en un desove masivo que alcanza su máximo en diciembre.

Estos escasos antecedentes, hacen necesario contar con mayor información sobre el ciclo reproductivo de esta almeja, si consideramos que dicho fenómeno parece presentar variaciones tanto geográficas como temporales. Dichos estudios son particularmente relevantes en zonas de bahías y canales de lacosta sur-austral donde se encuentran las poblaciones más explotadas; dentro de esa zona se ubica Bahía Metri en la costa NE del Seno Reloncaví. Los objetivos de este estudio son establecer el ciclo gonadal de esta población determinando períodos de reposo, proliferación y crecimiento celular, y madurez máxima de la gónada a lo largo de un ciclo anual. Los resultados se comparan con estudios anteriores realizados en otros puntos de dicha zona, particularmente Ancud y Bahía Yaldad en Isla de Chiloé.

MATERIALES Y METODOS

Muestreo y procesamiento del material

Los ejemplares de *Venus antiqua* aquí estudiados proceden de un banco natural ubicado en el submareal de Bahía Metri (41° 36'S; 72° 43'W) en la costa oriental del Seno de Reloncaví. Me-

dante buceo autónomo se realizó un muestreo mensual para el período anual comprendido entre enero y diciembre de 1991. En cada muestra mensual los animales fueron examinados, separando la fracción de inmaduros (ausencia de diferenciación gonadal) de aquellos maduros o adultos. De la fracción adulta se separó al azar 30 individuos siendo estos medidos, sexados y tratados para el posterior examen histológico de la gónada. El tamaño de los individuos se midió como longitud valvar, estimada desde el borde anterior al posterior, con un pie de metro de precisión 0,05 mm.

Estudio histológico de las gónadas

Debido a la fragilidad del tejido gonadal, el estudio histológico se hizo prefijando por 12 h en Bouin Hollands las partes blandas del cuerpo excepto manto, branquias y sifones. De cada ejemplar prefijado se extrajo un pequeño trozo de gónada el que continuó en fijación por un período mínimo de 3 días. En seguida, las muestras fueron deshidratadas en una batería de alcoholes de graduación creciente (50°, 70°, 96° y 100°), tratadas con butanol e incluidas en Histosec. Se hicieron cortes de 7 µm de espesor y dichas secciones fueron desparafinadas en dos baños de xilol, hidratadas en una batería de alcoholes en graduación decreciente y teñidas con hematoxilina-eosina para ser finalmente montadas.

Para determinar la condición gonadal de *V. antiqua* se utilizó una modificación de la escala de madurez sexual propuesta por Lozada y Bustos (1984) que a su vez está basada en otras escalas elaboradas para especies afines tanto de nuestra costa (Lay, 1966) como del hemisferio norte (Ropes & Stickney, 1965; Ropes, 1968; Porter, 1974; Howard *et al.*, 1980). La escala de madurez sexual utilizada incluye cuatro estados en lugar de los seis descritos por Lozada y Bustos (1984). Ellos son: a) en madurez, b) madurez máxima, c) en desove y d) desovado.

RESULTADOS

Estado de madurez gonadal en las hembras

Estado I, En Madurez (Fig. 1a): Se caracteriza por gametogénesis activa. Folículos con paredes gruesas, abundancia de ovogonias y

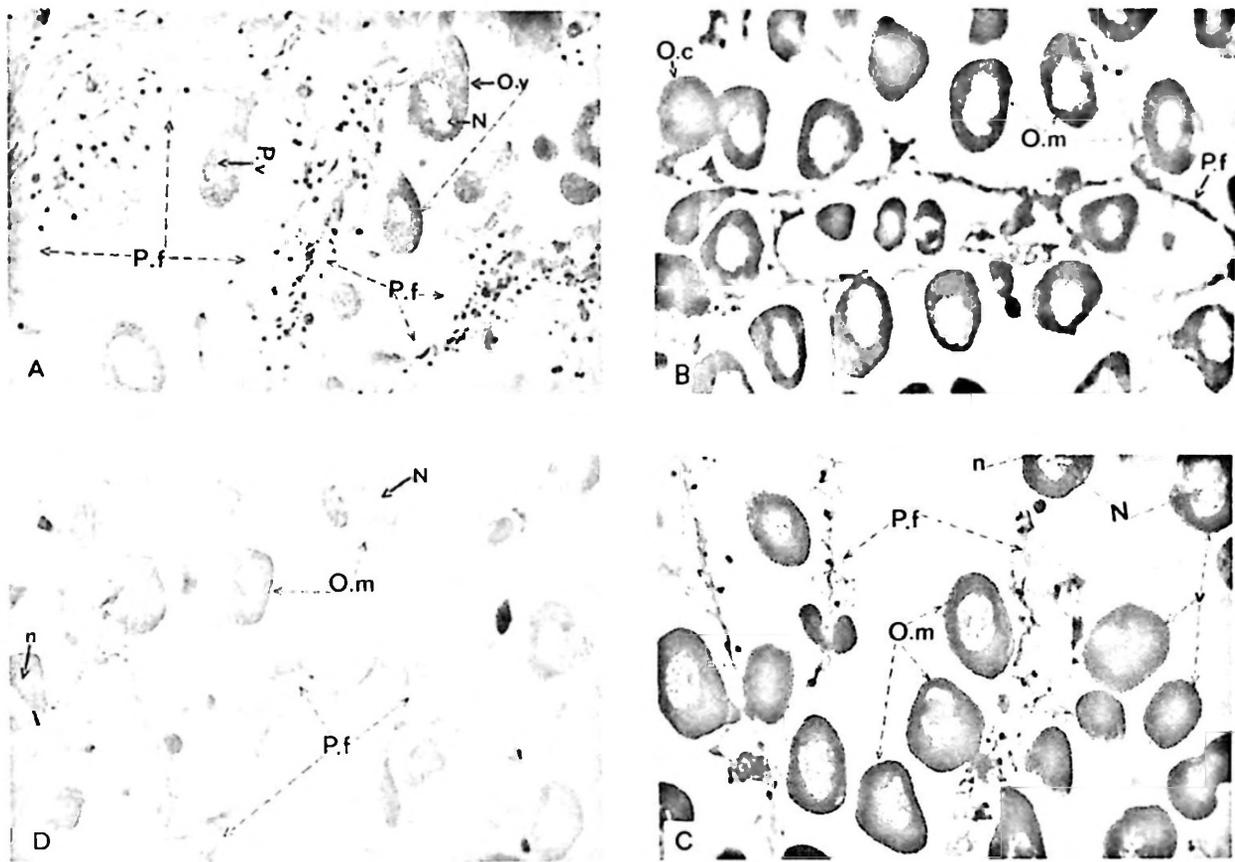


Figura 1: *Venus antiqua*. Microfotografías de cortes ováricos, en diferentes estados (400 X). A, en madurez; B, madurez máxima; C, en desove; D, desovada. P.F., pared folicular. P.V., plaquetas vitelinas, N, núcleo, n, nucléolo, v, vitelo.

Venus antiqua. Light micrographs of sectioned ovaries, at different gametogenic stages (400 X). A, active maturity; B maximal maturity; C., spawning; D, spent. O.v. vitellogenic oocytes. O.m., mature oocytes. O.c., growing oocytes. P.f., follicle wall. P.v., yolk.

plaquetas vitelinas. Lumen folicular con ovocitos en distinto grado de vitelogénesis, en su mayoría pedunculados y adosados a la pared folicular; hay presencia o no de algunos ovocitos maduros en el centro del lumen.

Estado II, Madurez Máxima (Fig. 1b): Los folículos invaden todo el tejido gonadal. Paredes foliculares nítidas y delgadas con ausencia de ovogonias. Ovocitos esféricos u ovalados, en vitelogénesis máxima y generalmente libres en el lumen; núcleo y nucléolo claramente visibles. Es frecuente encontrar nuevos ovocitos en formación adheridos a la pared folicular.

Estado III, En Desove (Fig. 1c): Hay vaciamiento parcial o total de los folículos mediante liberación progresiva de gametos. Paredes foli-

culares rugosas o laxas, a veces con ruptura. Tejido interfolicular más engrosado, con invasión de tejido conectivo y adiposo y gran cantidad de amebocitos.

Estado IV, Desovado (Fig. 1d): Las paredes foliculares aparecen laxas. Hay escasos ovocitos maduros residuales y presencia de abundantes amebocitos.

Estado de madurez gonadal en los machos

Estado I En Madurez (Fig. 2a): La gametogénesis es progresiva. Folículos espermáticos muestran una capa germinal gruesa, formada por espermatogonias, espermatoцитos primarios, secundarios y espermátidas. A veces se observan algunos espermatozoides en el lumen y gran

aporte de espermatogonias en el tejido interfolicular.

Estado II, Madurez Máxima (Fig. 2b): Espermiogénesis completa con túbulos seminíferos llenos. Pared de los túbulos poco delimitada o difusa. Paquetes compactos de espermatozoides repletan el tejido gonadal y numerosos gametos están libres en el lumen, listos para ser evacuados. Abundantes amebocitos en el tejido interfolicular.

Estado III, En Desove (Fig. 2c): Hay vaciamiento parcial por liberación progresiva de gametos. Pared de los túbulos muy delgadas y bien delimitadas. Conductos de vaciamiento orientados en direcciones definidas, con abundantes espermatozoides en evacuación.

Estado IV, Desovado (Fig. 2d): Vaciamiento parcial o total de los folículos espermáticos. Paredes de los túbulos claramente visibles, formando una trama cuando el desove es avanzado. Se encuentran muy pocos paquetes de espermatozoides residuales así como también espermatozoides libres en los túbulos. Hay invasión de tejido conectivo y adiposo.

Ciclo de madurez sexual

La frecuencia mensual de machos y hembras de *V. antiqua* en diferentes estados del ciclo gonadal se ilustra en la Fig. 3. La población de esta almeja en Bahía Metri, muestra dos eventos reproductivos importantes en el año. El desove de mayor magnitud se produce en primavera (entre septiembre y octubre), alcanzando a un 63% de los adultos examinados (Fig. 4).

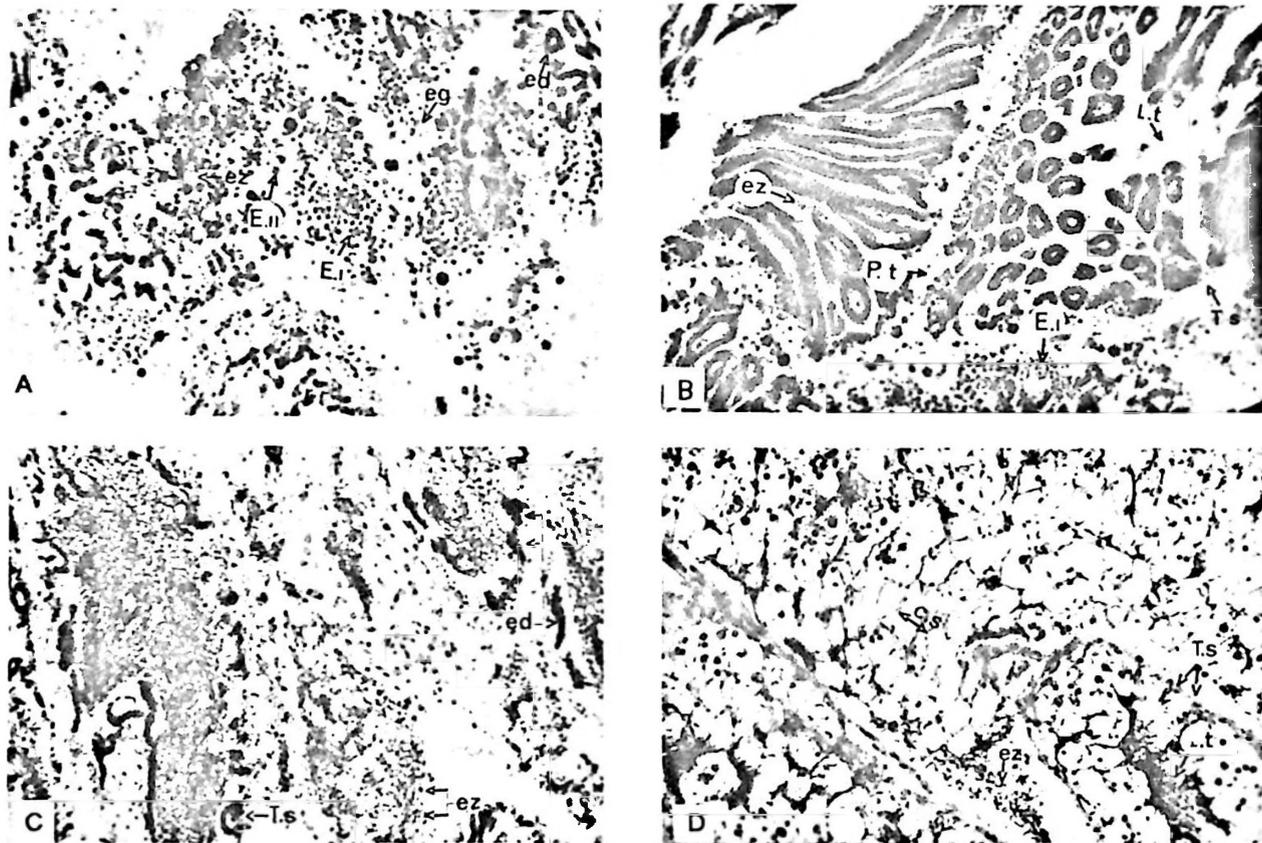


Figura 2: *Venus antiqua*. Microfotografías de cortes de testículo en diferentes estados (400 X). A, en madurez; B, madurez máxima; C, en desove; D, desovada, eg, espermatogonia, ed, espermatida, es, espermatozoide, E.I. espermatozocito I, E.II. espermatozocito II, ts, túbulo seminífero, L.t., lumen del túbulo, C.s, células sustentaculares.

Venus antiqua. Light micrographs of sectioned testes, at different gametogenic, stages (400 X). A, active maturity; B, Maximal maturity; C, spawning; D, spent. eg, spermatogonia, ed, spermatid, es, spermatozoa, E.I., spermatocyte I, E.II. spermatocyte II, T.s., seminifer tubules, L.t., tubule lumen, C.s, sustentacular cells.

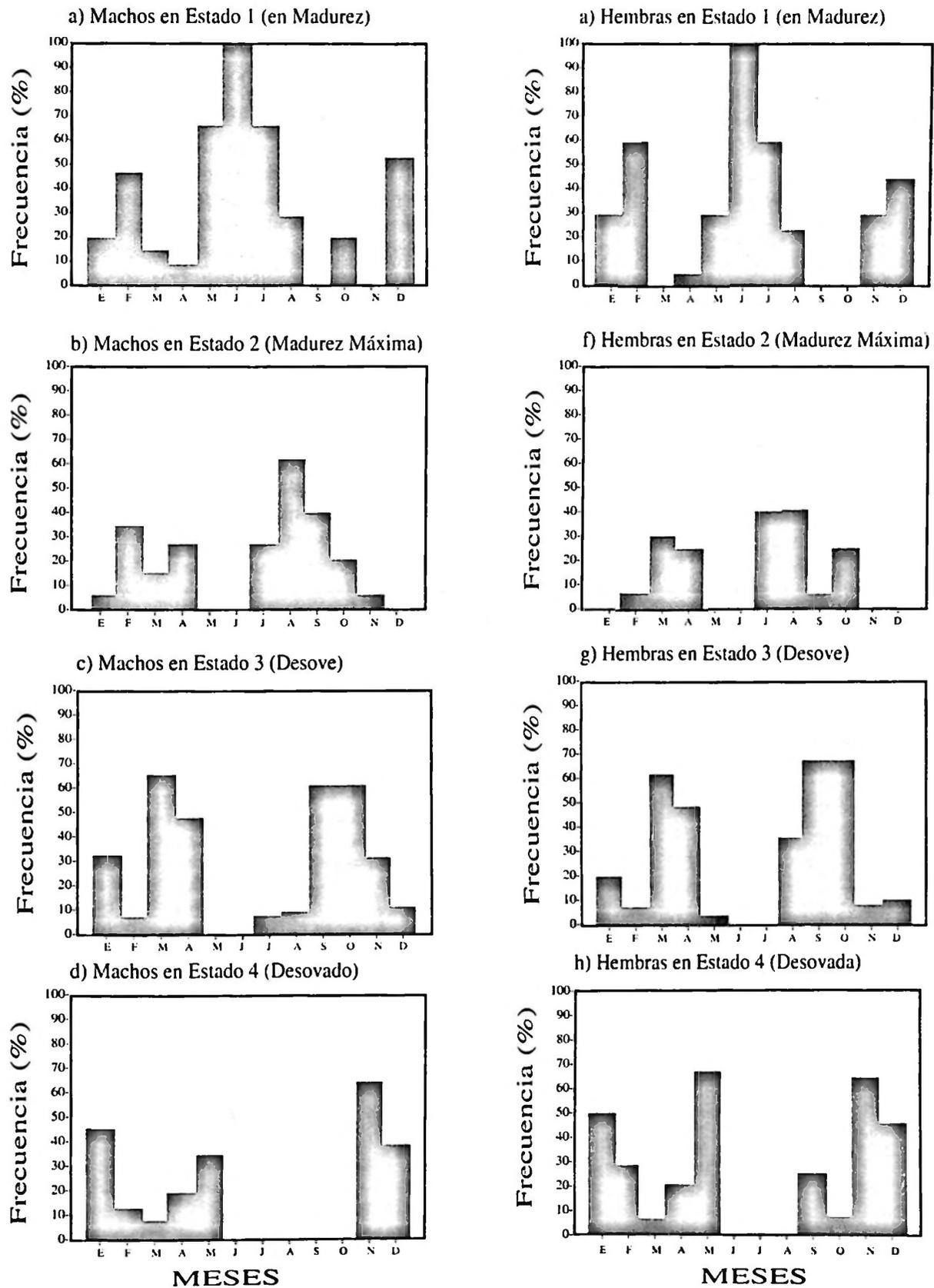


Figura 3: *Venus antiqua*. Frecuencia porcentual de machos y hembras en diferentes estados de madurez gonádica durante 1991 en Bahía Metri.

Venus antiqua. Percentage of males and females at different stages of gonad maturity during 1991 at Metri Bay.

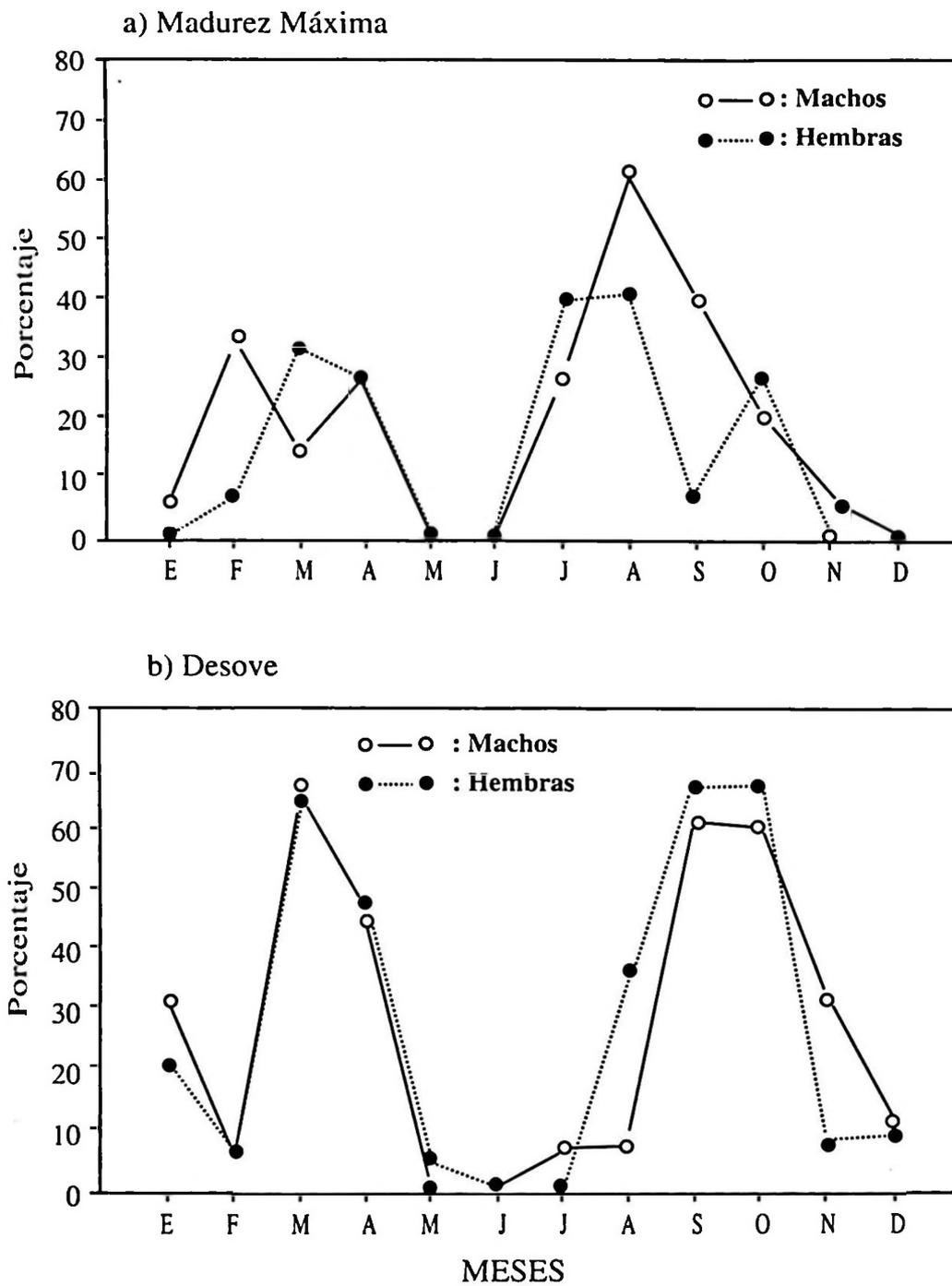


Figura 4: *Venus antiqua*. Variación porcentual de machos y hembras en estado de madurez máxima y desove a lo largo del año de estudio.

Venus antiqua. Percentage of males and females at gonad stages of maximal maturity and spawning throughout the year of study.

Este período se prolonga desde noviembre hasta enero con escasa liberación de gametos en ambos sexos. Un segundo desove, de menor intensidad, se produce a fines del verano, en un corto período que va de marzo a abril predominando el Estado III (en desove) en el 55% de los individuos muestreados. El comportamiento que muestra el ciclo gonadal en machos y hembras, de acuerdo a la escala de madurez empleada, se representa en la Fig. 3 y los resultados obtenidos con este análisis pueden resumirse de la siguiente manera:

Machos:

En el mes de enero, se observa predominio del Estado IV (Desovado) incluyendo el 44% de los machos, mientras la fracción restante presenta gónadas en Estado I (en madurez) y III (en desove). En febrero ocurre un incremento importante de los Estados I y II (madurez y madurez máxima) seguido de un desove masivo de fines de verano (marzo y abril) que comprende el 56% de los machos analizados. En mayo, la recuperación de las gónadas es rápida con más del 65% de los individuos en madurez mientras que el resto de los machos se presentan desovados. En junio, ya la totalidad de los machos se encuentra en madurez. En julio y agosto se

incrementa rápidamente la frecuencia del estado madurez máxima de modo que en septiembre y octubre ocurre el desove de primavera (60% de los machos, en desove). En noviembre, la mayor parte de la población se encuentra desovada mientras la fracción restante continúa con liberación de gametos. En diciembre se destaca una recuperación de las gónadas con un 50% de los machos en Estado I (en madurez).

Hembras:

La evolución de los ovarios en la muestra analizada revela un comportamiento muy sincronizado con la fracción masculina. En enero se observa un predominio de individuos desovados (Estado 4) que alcanza al 50%, en tanto que un 20% se encuentra aún en proceso de liberación de gametos y el resto de las hembras está en Estado I (en madurez). Este último estado se incrementa rápidamente en febrero demodo que en marzo y abril hay ya un predominio de hembras en desove con una fracción aún importante en madurez máxima. En mayo, dos tercios de los individuos analizados tienen ovarios desovados mientras que el tercio restante se encuentra en rápida recuperación gonadal. En junio la totalidad de las hembras analizadas se encuentran en estado de madurez, con ovocitos que varían claramente en tamaño (55-60 μm en promedio). En julio y agosto aparecen hembras en madurez máxima (40% de la muestra) con una fracción algo menor que comienza un desove parcial en este último mes. En septiembre y octubre (en sincronía con los machos), el 66% de las hembras están en desove masivo de primavera, con ovocitos cuyo diámetro promedio es de 70 μm . En noviembre, un porcentaje similar se encuentra desovado seguido de una recuperación parcial de la gónada en diciembre con presencia del Estado I (en madurez) en el 45% de las hembras muestreadas; el resto aparecen en su mayor parte como individuos desovados.

Talla de madurez y proporción de sexos

Los individuos inmaduros sobrepasaron levemente los 38 mm como longitud máxima mientras que los individuos maduros mostraron una talla mínima de 36 mm; es decir en el rango de talla 36 a 38 mm comienzan ya a aparecer

Tabla 1. *Venus antiqua*. Proporción sexual en cada muestra mensual obtenida en Bahía Metri durante el año 1991. n = 30 todos los meses. Suma de Chi-cuadrados parciales = 10,53. Chi-cuadrado de los totales = 0,90 (0,25 <P<0,50). Chi-cuadrado de heterogeneidad = 9,63 (0,50 <P<0,75).

Venus antiqua. Sex-ratio in each monthly sample from Metri Bay during 1991. n = 30 per monthly sample. Total Chi-square = 10.53. Chi-square of totals = 0.90 (0.25 <P<0.50). Heterogeneity Chi-square = 9.63 (0.50 <P<0.75).

Mes	Número machos	%	Número hembras	%	razón sexual (m/h)
Enero	16	53,3	14	46,6	1,1:1
Febrero	15	50,0	15	50,0	1:1
Marzo	14	46,6	16	53,3	0,9:1
Abril	11	36,6	19	63,3	0,6:1
Mayo	9	30,0	21	70,0	0,4:1
Junio	13	43,3	17	56,6	0,8:1
Julio	15	50,0	15	50,0	1:1
Agosto	13	43,3	17	56,6	0,8:1
Septiembre	15	50,0	15	50,0	1:1
Octubre	15	50,0	15	50,0	1:1
Noviembre	16	53,3	14	46,6	1,1:1
Diciembre	19	63,3	11	36,6	1,7:1

algunos individuos con rasgos de madurez sexual. Las proporciones de sexos para cada muestreo mensual, aparecen representadas en la Tabla 1. Del total de individuos muestreados en el año (360 ejemplares), el 47,5% eran machos y el 52,5% hembras. La proporción macho/hembra en cada muestra mensual varió de 0,4: 1 en el mes de mayo a 1,7: 1 en diciembre con una proporción general de 0,9: 1. Para someter a prueba si la proporción sexual total se ajusta estadísticamente al valor teórico de 1: 1, se aplicó una prueba de Chi-cuadrado para bondad de ajuste, previa realización de una prueba de heterogeneidad bajo cuyo resultado (ver Tabla 1) se acepta la hipótesis nula de que las muestras mensuales son entre si homogéneas. La prueba de Chi-cuadrado efectuada, permite concluir que la proporción de sexos obtenida para el total de las muestras en el año no es significativamente distinta de la razón sexual 1: 1.

DISCUSION

La población de *V. antiqua* estudiada en Bahía Metri presenta dos períodos de desove en el año: uno de primavera (en septiembre-octubre) de mayor duración y con mayor proporción de individuos desovando, y uno menor a fines de verano (marzo a abril). Este ciclo reproductivo anual difiere ligeramente con el observado por Lozada & Bustos (1984) para una población en Bahía Ancud. Estos autores observaron más bien 3 períodos de desove al año: uno en agosto (previo a la primavera), otro más masivo y prolongado entre noviembre y enero (con participación en diciembre-enero de adultos que desovan por primera vez) y tras una rápida recuperación gonadal viene un tercer evento en abril (otoño temprano). En general, la población de Ancud no mostró un marcado período de reposo gonadal sino más bien una rápida recuperación, frecuentemente con una alta proporción de individuos en estado 1 (en madurez).

El ovario muestra abundantes células germinativas con predominio de gonias, lo cual sugiere que un mismo individuo podría desovar más de una vez en el año, fenómeno ya observado en otros venéridos tales como la almeja *Mercenaria mercenaria* (Manzi *et al.*, 1985;

Heffernan *et al.*, 1989). Todo ello determina que ciertos niveles mínimos de actividad reproductiva pueden ocurrir con cierta continuidad en el año. Tal conducta potenciaría la capacidad de recuperación y persistencia en estas poblaciones sometidas a intensa pesquería en el área. Con respecto a información existente para otras poblaciones, un estudio del reclutamiento de esta almeja realizado por Stead (1992) en Bahía Yaldad, sugiere un desove amplio entre primavera-verano el cual alcanza su máximo en diciembre. Esta variación geográfica observada entre poblaciones de *V. antiqua* podría atribuirse a diferencias abióticas entre dichas localidades. El estudio en Yaldad se realizó con muestras provenientes de un banco intermareal, mientras que nuestros ejemplares de Metri proceden de un banco submareal cuyas condiciones físicas son relativamente menos fluctuantes. En general, se acepta que entre los factores abióticos que regulan la gametogénesis en algunos bivalvos, se cuenta a la temperatura, además de la disponibilidad de alimento y el fotoperíodo, entre otros (Newell *et al.*, 1982). Diversos autores le asignan un rol preponderante en tal sentido al primero de los factores citados, tanto para estudios en mitílidos (Seed & Brown, 1977; Ochoa-Báez 1985) como en otras especies de almeja (Porter, 1964; Brousseau, 1978). Al estudiar *Modiolus capax*, Ochoa-Báez (1985) encontró que los desoves coinciden con el alza de temperatura y lo considera como el factor exógeno que favorece o inhibe la maduración y desove. Seed (1969) encontró en mitílidos que el incremento primaveral de temperatura activa la gametogénesis, mientras en un estudio en *Mercenaria*, Manzi *et al.* (1985) señalan que el rango de temperatura puede ser determinante en la intensidad del desove. Por otro lado en pectínidos se ha encontrado que la madurez gonadal se alcanza sólo si se llega a un nivel específico de temperatura (Malachowski, 1988).

No sabemos en qué medida los factores ambientales afectan la madurez y desove de *V. antiqua* en Bahía Metri. En todo caso, los desoves ocurrieron cuando la temperatura superficial del agua descendió a 13,5°C en abril y aumentó a 11,5°C en septiembre. Los efectos interactivos de temperatura, salinidad y disponibilidad de alimento pueden ejercer una influencia importante. En el caso de *Mytilus edulis*. Emmet *et al.*

(1987) concluyen que diferencias cuantitativas temporales en el suministro de alimento tienen una mayor influencia sobre los ciclos reproductivos que la que podrían tener la temperatura o latitud, conclusión sostenida también por MacDonald & Thompson (1985) en el caso del ostión *Placopecten magellanicus*. Por otro lado, dado que algunos autores han probado influencia de cambios de salinidad en el desove de algunos bivalvos (Jonanovich & Marion, 1989), es posible que tal factor influya también en este proceso en el caso de *V. antiqua*. Con los pocos datos de salinidad existentes es difícil postular de qué modo este factor influencia dichos procesos. El área de estudio es un lugar de aguas someras con fuertes fluctuaciones de mareas (amplitud máxima cercana a 7 m), condiciones climáticas inestables y gran pluviosidad, haciendo que la salinidad fluctúe marcadamente a través del año.

La proporción sexual 1:1 mostrada por la población de Metri coincide con lo observado para esta almeja en otras áreas geográficas (Lozada & Bustos, 1984) y parece ser una norma más o menos generalizada entre muchos bivalvos gonocóricos tales como Mytilidae (Lozada & Reyes, 1981), Mesodesmatidae (Olivier *et al.*, 1971), y especies como *Mya arenaria* (ver Brousseau, 1987) y *Modiolus capax* (ver Ochoa-Báez, 1985), entre otras.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue financiada por DFG y BMZ (Alemania) bajo el Proyecto de Cooperación C90-5 (Universidad de Giessen, Alemania y Universidad Austral de Chile, Valdivia) y por el Proyecto DID-UACH S91-14.

LITERATURA CITADA

- ARENA, G. & E. HERTL. 1983. Estudio del ciclo reproductivo. En: Masello, A. & O. Defeo: determinación de la longitud de primera madurez sexual en *Mesodesma mactroides* (Deshayes 1854). Sección Recursos Bentónicos. Instituto Nacional de Pesca, Uruguay.
- BROUSSEAU, D.J. 1978. Spawning cycle, fecundity and recruitment in a population of the softshell clam *Mya arenaria* from Cape Ann, Massachusetts. *Fishery Bulletin*, 76: 155-166.
- BROUSSEAU, D.J. 1987. A comparative study of the reproductive cycle of the soft-shell clam *Mya arenaria* in Long Island Sound. *Journal of Shellfish Research* 1: 7-15.
- CLASING, E., T. BREY, R. STEAD, J. NAVARRO & G. ASENCIO. 1994. Population dynamics of *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneracea) in the Bahía de Yaldad Isla de Chiloe, Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 177: 171-186.
- EMMET B., K. THOMPSON & J.D. PHOPHAM. 1987. The reproductive and energy storage cycles of two population of *Mytilus edulis* (Linné) from British Columbia. *Journal of Shellfish Research* 6: 29-36.
- HEFFERNAN, P.B., R.L. WALKER & J.L. CARR. 1989. Gametogenic cycles of three bivalves in Wassaw Sound, Georgia (USA): I. *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research* 8: 51-60.
- HOWARD, M.F., J. HENDEE, P. HOLMES, G.J. MUELLER & A.J. PAUL. 1980. Examination of a reproductive cycle of *Protothaca stamine* using histology, wet weight-dry weight ratios and condition indices. *The Veliger* 22: 182-187.
- JOVANOVICH, M.C. & K.R. MARION. 1989. Gametogenic cycle of *Rangia cuneata* (Mactridae: Mollusca) in Mobile Bay, Alabama, with comments on geographic variation. *Bulletin of Marine Science* 45: 130-138.
- LAY, J. 1966. Escala de madurez sexual en *Eurhomalea rufa* (Lamarck, 1818). *Apuntes Oceanológicos*, Universidad de Chile, Antofagasta, 2: 21-24.
- LOZADA, E. & H. BUSTOS. 1984. Madurez sexual y fecundidad de *Venus antiqua antiqua* King & Broderip 1835 en la Bahía de Ancud (Mollusca: Bivalvia: Veneridae). *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 20: 91-112.
- LOZADA, E. & P. REYES. 1981. Reproductive behavior of a population of *Perumytilus purpuratus* at El Tabo, Chile (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae). *The Veliger* 24: 147-154.
- MACDONALD, B.A. & R.J. THOMPSON. 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Marine Ecology Progress Series* 25: 295-303.
- MALACHOWSKI, M. 1988. The reproductive cycle of the rock scallop *Hinnites giganteus* (Grey) in Humboldt Bay, California. *Journal of Shellfish Research*, 7: 341-348.
- MANZI, J., Y. BOBO, & V.G. BURRELL. 1985. Gametogenesis in a population of the hard clam, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus) in North Santee Bay, South Carolina. *The Veliger* 28: 186-194.
- NEWELL R.I., R. HILBISH, K. KOEHN & C.J. NEWELL. 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* from localities on the east coast of the U.S. *Biological Bulletin* 162: 299-310.
- OCHOA-BÁEZ, R. 1985. Antecedentes sobre el ciclo de reproducción de *Modiolus capax* (Conrad, 1837) (Bivalvia: Mytilidae) en la Bahía de La Paz, Baja California, México. *Investigaciones Marinas, CICIMAR*, 2: 86-103.
- OLIVIER, S., D. CAPEZZANI, J. CARRETO, H. CHRISTIANSEN V. MORENO, J. AISI'UN & P. PENCHASZADEH. 1971. Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) (Desh, 1854) en Mar Azul. *Serie Contribuciones del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, Argentina*, 122: 37-47.
- OSORIO, C., J. ATRIA & S. MANN. 1979. Moluscos marinos de importancia económica en Chile. *Biología Pesquera* (Chile), 11: 3-47.

- PORTER, H.J. 1964. Seasonal gonadal changes of adult clams *Mercenaria mercenaria* (L) in North Carolina. Shellfish. Assoc., 55-52.
- PORTER, R. 1974. Reproductive cycle of the soft-shell clam *Mya arenaria* of Skagit Bay Washington. Fishery Bulletin 72: 648-656.
- ROPES, J.W. 1968. Reproductive cycle of the surf clam *Spisula solidissima*, in offshore New Jersey. Biological Bulletin 135: 349-365.
- ROPES, J.W. & A.P. STICKNEY. 1965. Reproductive cycle of *Mya arenaria* in New England. Biological Bulletin 128: 315-327.
- SEED, A. 1969. The ecology of *Mytilus edulis* (Lamellibranchiata) on exposed shores. I. Breeding and settlement. Oecologia (Berl.) 3: 277-316.
- SEED, R. & R.A. BROWN. 1977. A comparison of the reproductive cycle of *Modiolus modiolus* (L.) and *Mytilus edulis* in Stranford Lough Northern Ireland. Ecology 30: 173-188.
- STEAD, R.A. 1992. Asentamiento de *Venus antiqua* (Bivalvia: Veneridae) en el intermareal arenoso de Bahía Yaldad, Chiloé. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 53 pp.

NATURAL DIET OF THE SOUTHERN KING CRAB *LITHODES SANTOLLA* (LITHODIDAE) IN THE BEAGLE CHANNEL, TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA

DIETA NATURAL DE LA CENTOLLA PATAGONICA *LITHODES SANTOLLA* (LITHODIDAE) EN EL CANAL BEAGLE, TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA

Laura Inés Comoglio and Oscar Antonio Amin

ABSTRACT

Stomach contents of 320 southern king crabs (*Lithodes santolla*) ranging from 40 mm to 100 mm in carapace length (CL) from Beagle Channel, near Ushuaia city, Argentina, were examined by the frequency of occurrence method of analysis and by the relative weight of stomach content. Of the total number of the crabs contained food (77.19%) 24 were damaged, so that they were excluded of the analysis. Molluscs (mainly gastropods) dominated in terms of frequency of occurrence; crustaceans and bryozoa were the second- and third- most important groups, respectively. The relative frequency of different prey groups varied in relation to the size class and season. No significant differences in the quantity of relative weight of food was observed between sexes, but significant differences were detected in the quantity of food consumed from different seasons and size groups. Consumption was greatest during winter in crabs <70 mm (CL). Generally small crabs (<60 mm CL) contained more food than did large crabs (>70 mm CL).

Key words: Feeding habits - centolla - stomach contents - crab.

RESUMEN

Se analizaron 320 contenidos estomacales de centolla (*Lithodes santolla*) comprendidos entre 40 mm y 100 mm de largo de caparazón (LC) provenientes del Canal Beagle, principalmente de la zona cercana a la ciudad de Ushuaia, Argentina. El análisis se basó en la frecuencia de ocurrencia de los grupos que conforman la dieta y el peso relativo del contenido estomacal. Del total de organismos con alimento en su estómago (77,19%) 24 estaban dañados por lo cual fueron excluidos del análisis. Los moluscos (principalmente gasterópodos) dominaron en términos de frecuencia de ocurrencia, siendo los crustáceos y briozoos los que siguieron en importancia. La frecuencia relativa de los diferentes grupos varió en relación a la talla y el período de muestreo. No se determinó diferencias significativas en la cantidad relativa de alimento consumido entre sexos, pero sí según épocas de muestreo y talla. El consumo fue mayor durante el invierno en los organismos <70 mm LC. Generalmente los cangrejos de talla menor (<60 mm LC) consumieron mayor cantidad de alimento que los de talla mayor (>70 mm LC).

Palabras clave: Hábito alimentario - centolla - contenido etomacal - cangrejo.

Fecha de recepción: 6 - 5 - 96. Fecha de aceptación: 2 - 10 - 96.

INTRODUCTION

The southern king crab *Lithodes santolla* (Molina) commonly named "centolla", is an important shellfish in Tierra del Fuego, Southern

South America. This species has been harvested commercially in the Beagle Channel since 1965, the largest catches of 316.6 mT being recorded during 1974, in Argentina.

This species is distributed from Chiloé to Tierra del Fuego, and along the South Atlantic coast, from the Magellan Strait to Uruguay (Macpherson, 1988). Boschi *et al.* (1984) reported that *L. santolla* usually inhabits the intertidal

Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET) CC 92 - (9410) Ushuaia, Tierra del Fuego, República Argentina.

zone up to more than 700 m, with maximum concentrations located between 10 and 50 m. Information concerning its natural diet is scarce. Buttini & Hernández (unpublished data) and Campodónico *et al.* (1982) addressed only the diversity of prey species from a small sample of predators in a single habitat. Comoglio *et al.* (1990) made a preliminary analysis of the natural diet of two species commercially harvested in the Beagle Channel, *L. santolla* and *Paralomis granulosa*, and compared them to determine a possible niche overlapping.

Crustacean feeding habits are difficult to quantify from gut content analysis of individuals freshly collected from the field, due to excessive maceration and fragmentation. Methods typically employed for the description of gut contents in crustaceans are based on the frequency of occurrence or estimation of gut content volume proportionately contributed by each prey taxon. Both of these methods will rank the more important prey species but are biased for or against certain types of foods (Williams, 1981). The aim of this study is to describe the natural diet of *Lithodes santolla* and improve the information available.

MATERIALS AND METHODS

Specimens of *Lithodes santolla* were collected during 1988-1990 (N=320) from 6 to 36 m in the Beagle Channel, by SCUBA diving. In the laboratory, crabs were measured (carapace length, CL hereafter, in mm) weighed (wet weight, in g) and sexed. Crabs with CL>70 mm were considered sexually mature based on size of morphometric maturity (Vinuesa, 1984).

Foreguts were isolated immediately and contents, when present, were removed and weighed to the nearest 0.01 g, then fixed in 10% buffered seawater formalin. Prey organisms were identified to the lowest possible taxonomic level. Sampling with dredges at each stations made it possible to obtain information on potential prey, and facilitated identification of stomach contents. Gastropoda, Bryozoa and Foraminifera groups were identified by specialists.

The percentage frequency of occurrence for each prey taxon identified in the foregut was calculated.

The Wilcoxon signed-rank test and the

Kruskal-Wallis test, were used in analysing the relative food weight of crabs (stomach content weight/body weight) by a classification factor. A P-value was calculated and, if found to be less than 0.05, a third procedure was employed to make multiple comparisons using the rank sums (Daniels, 1978).

RESULTS

General considerations

The crabs examined ranged from 40 mm to 100 mm in CL. The percentage of empty stomachs was 22.81%, mainly during spring (37.5%). Twenty four crabs with food in their stomachs were damaged, and were discarded in further analyses.

The percentage of females in the samples was 51.57%. There were no significant differences in the relative food weight between sexes (Table 1) and in the frequency of occurrence of the prey groups, without considering the subgroups for statistical analysis (Chi-square=13.13, d.f.=1 p=0.285, Table 2); thus, food data for both sexes were combined.

Table 1. Statistical results. Wilcoxon signed-rank test for *Lithodes santolla* relative food wt by sexes.

Prueba de Wilcoxon para el peso relativo del alimento según sexos.

Sex	Stomachs with food (N)	Rank sum of contents ^(a)	Average rank Sum of contents
Female	101	9898	98.0
Male	99	10202	103.05

^(a)Calculated test statistic=0.381. Calculated P-value=0.537.

Natural diet

Prey items belonged to 7 food groups (Table 3): Molluscs were the predominant food group (frequency of occurrence=70.4%) and the dominant subgroup were gastropods (63.2%); crustaceans (54.3%) and bryozoa (50.2%) were the second and third-most important food groups, respectively; followed by Echinoderms (43.9%), algae (41.3%), Foraminifera (39.5%) and Hydrozoa (27.8%).

Table 2. Natural diet of *Lithodes santolla* from Beagle Channel. Frequency of occurrence (%) of food groups in the stomachs of crabs by sexes.

Frecuencia de ocurrencia (%) de los grupos de alimento en los estómagos de los cangrejos según sexos.

Food Groups	Frequency of occurrence (in %)	
	Females	Males
Foraminifera	41.1	37.5
Hydrozoa	29.9	25.2
Bryozoa	51.4	48.7
Mollusca	68.2	73.0
Crustacea	51.4	56.5
Echinodermata	41.1	46.1
Algae	42.1	40.9
N° of stomach w/food	107	115

Mollusca identified were *Mytilus edulis chilensis*, *Aulacomya ater ater*, *Hyatella solida*, *Margarella violacea*, *Calliostoma nudum* and *Fisurella picta*. Among crustaceans, decapods were the most frequently found, especially *Munida sp.* (21.08%). Bryozoa was only represented by *Membranipora isabelleana* and

Echinodermata by *Pseudechinus magellanicus*. Foraminiferans were represented by 26 species, some of which were *Bucella peruviana*, *Cibicides sp.*, *Elphidium sp.*, *Discorbis peruvianus*, *Cribrostomoides sp.*, and *Trochammina sp.*, which are commonly found in this area (Lenna, 1966; Boltovskoy *et al.*, 1983).

Crab size and diet

Stomach contents of 223 southern king crabs from 6 size classes were examined (Table 3).

There were differences in the frequency of occurrence of food items among size classes, but there was not any exclusive food group. Mollusca showed higher frequencies in size classes between 50-89.9 mm CL. Crustaceans were present in all size classes with similar frequency of occurrence but there were more unidentified crustaceans in the <50 mm CL crabs and in crabs >90 mm CL.

Amphipoda, Copepoda and Isopoda were more frequently found in crabs <59.9 mm CL and Decapoda in crabs >60 mm CL. The

Table 3. Natural diet of *Lithodes santolla* from Beagle Channel. Frequency of occurrence (%) of food groups in the stomach of crabs.

Frecuencia de ocurrencia (%) de los grupos de alimento en los estómagos de los cangrejos.

Food Groups	Total	Frequency of occurrence (in %)					
		Size Classes (CL in mm)					
		40-49.9	50-59.9	60-69.9	70-79.9	80-89.9	90-99.9
Mollusca	70.4	51.5	75.0	81.4	76.3	75.0	45.0
Polyplacophora	17.5	6.1	22.7	16.3	25.4	16.7	5.0
Gastropoda	63.2	51.5	65.9	72.1	67.8	62.5	45.0
Pelecypoda	14.3	12.1	9.1	20.9	5.3	16.7	10.0
Crustacea	54.3	57.6	50	51.2	59.3	50	55.0
Cirripedia	0.5	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	0.0
Amphipoda	1.8	6.1	0.0	0.0	1.7	4.2	0.0
Copepoda	2.7	3.0	2.3	2.3	3.4	4.2	0.0
Isopoda	12.1	12.1	27.3	14.0	6.8	4.2	0.0
Decapoda	27.4	18.2	9.1	32.6	39.0	33.3	30.0
<i>Munida sp.</i>	21.1	15.2	2.3	23.3	32.2	25.0	30.0
<i>Pagurus sp.</i>	6.3	3.0	6.8	4.7	6.8	8.3	10.0
<i>Halicarcinus sp.</i>	3.6	0.0	0.0	4.7	5.1	8.3	5.0
Unidentified Crustacea	17.0	24.2	22.7	14.0	13.6	4.2	25.0
Bryozoa	50.2	51.5	40.9	37.2	67.8	54.2	40.0
Echinodermata	43.9	57.6	31.8	34.9	37.3	70.8	55.0
Algae	41.3	51.5	29.5	34.9	44.1	54.2	40.0
Foraminifera	39.5	69.7	40.9	41.9	27.1	33.3	25.0
Hydrozoa	27.8	36.4	20.5	30.2	25.4	33.3	25.0
Polychaeta	11.7	12.1	15.9	11.6	13.6	0.0	10.0
Unidentified	20.6	18.2	25.0	18.6	20.3	16.7	25.0
Sediment	5.8	12.1	6.8	4.7	3.4	8.3	0.0
N° of stomach w/food	223	33	44	43	59	24	20

presence of echinoderms was higher in crabs between 40-49.9 mm CL and 80-89.9 mm CL and the presence of algae was similar among size classes with frequencies between 29.5% and 54.2%. Foraminifera were more frequent among <50 mm CL crabs (69.7%).

A significant difference in the relative food weight of various size groups was detected (Table 4). Crabs <50 mm CL contained significantly more food than crabs >60 mm CL and crabs <60 mm CL contained significantly more food than crabs >90 mm CL.

Seasons

The natural diet of *L. santolla* was different between seasons (Table 5). During autumn, the presence of *Pseudechinus magellanicus* (66.7%) was the most frequent and the least was that of Foraminifera. In winter, a high frequency of Bryozoa (*Membranipora isabelleana*), which is associated with *Macrocystis pirifera* was observed, but algae were more important during summer. In spring, Crustacea had a higher frequency than in other seasons, principally Isopoda and *Munida sp.*

A significant difference was found in the relative amount of food in stomachs between seasons (Table 6). Crabs sampled in winter contained significantly more food than crabs sampled in other seasons. During winter,

immature crabs consumed more food, and no significant differences were found in mature crabs, Table 7).

Table 5. Natural diet of *Lithodes santolla* from Beagle Channel. Frequency of occurrence (%) of food groups in the stomachs of crabs in different seasons).

Frecuencia de ocurrencia (%) de los grupos de alimento en los estómagos de los cangrejos en las diferentes épocas del año.

Food Groups	Frequency of occurrence (in %) Sampling Period			
	Summer	Autumn	Winter	Spring
Mollusca	80.8	61.1	64.9	76.9
Polyplacophora	7.7	5.6	21.9	23.1
Gastropoda	78.8	61.1	56.1	64.1
Pelecypoda	15.4	5.6	13.2	20.5
Crustacea	50.0	44.4	50.9	74.4
Cirripedia	0.0	0.0	0.0	2.6
Amphipoda	5.8	0.0	0.9	0.0
Copepoda	7.7	0.0	1.8	0.0
Isopoda	1.9	0.0	10.5	35.9
Decapoda	28.8	22.2	23.7	38.5
<i>Munida sp.</i>	17.3	16.7	20.2	30.8
<i>Pagurus sp.</i>	11.5	5.6	4.4	5.1
<i>Halicarcinus sp.</i>	3.9	5.6	3.5	2.6
U. Crustacea	11.5	22.2	17.5	2.6
Bryozoa	32.7	33.3	74.6	10.3
Echinodermata	36.5	66.7	47.4	33.3
Algae	76.9	50.0	26.3	33.3
Foraminifera	48.1	11.1	39.5	41.0
Hydrozoa	23.1	27.8	23.7	46.2
Polychaeta	19.2	5.6	11.4	5.1
Unidentified	11.5	33.3	17.5	35.9
Sediment	15.4	0.0	3.5	2.6
N° of stomach w/food	52	18	114	39

Table 4. Statistical results. Kruskal-Wallis one-way ANOVA for *Lithodes santolla* food wt relative to crab size groups.

Prueba de Kruskal-Wallis para el peso relativo del alimento y los grupos de tamaño.

Carapace length (mm)	Stomachs with food (N)	Rank sum of contents ^{a)}	Average rank sum of contents
40-49.9	29	4093	141.17
50-59.9	40	4543	113.58
60-69.9	41	3529	86.07
70-79.9	49	4353	88.84
80-89.9	23	1833	79.69
90-99.9	14	954	68.14

Pairs significantly different ($P < 0.20$):^{b)}
 40-49.9 > 60-69.9; 70-79.9; 80-89.9; 90-99.9
 50-59.9 > 90-99.9

^{a)}Calculated test statistic = 29.1637. Calculated P-value = 2.1534E-5 assuming a χ^2 distribution with 5 DF.

^{b)}Multiple comparisons test (Daniels, 1978).

Table 6. Statistical results. Kruskal-Wallis one-way ANOVA for *Lithodes santolla* food wt relative to seasons.

Prueba de Kruskal-Wallis para el peso relativo del alimento y las épocas del año.

Season	Stomachs with food (N)	Rank sum of contents ^{a)}	Average rank sum of contents
Summer	51	3876	76.0
Autumn	18	1608	89.33
Winter	97	11548	119.04
Spring	35	3270	93.43

Pairs significantly different ($P < 0.20$):^{b)}
 Winter > Summer; Autumn; Spring

^{a)}Calculated test statistic = 20.069. Calculated P-value = 1.6424E-4 assuming a χ^2 distribution with 3 DF.

^{b)}Multiple comparisons test (Daniels, 1978)

Table 7. Statistical results. Kruskal-Wallis one-way ANOVA for *Lithodes santolla* food wt relative to seasons. i) Immature crabs ii) mature crabs.

Prueba de Kruskal-Wallis para el peso relativo del alimento y las épocas del año. i) Cangrejos inmaduros, ii) Cangrejos maduros.

i) Immature crabs (range = 40-70 mm CL)

Season	Stomachs with food (N)	Rank sum of contents ^{a)}	Average rank sum of contents
Summer	26	960	36.92
Autumn	2	29	14.50
Winter	52	3700	71.15
Spring	30	1416	47.20

Pairs significantly different ($P < 0.20$):^{b)}
Winter > Summer; Autumn; Spring

^{a)}Calculated test statistic = 26.67. Calculated P-value = 6.88138 E-6 assuming a χ^2 distribution with 3 DF.

^{b)} Multiple comparison test (Daniels, 1978)

ii) Mature crabs (range = 70 to - 100 mm CL)

Season	Stomachs with food (N)	Rank sum of contents ^{a)}	Average rank sum of contents
Summer	25	932	37.28
Autumn	12	594	49.50
Winter	44	2031	46.16
Spring	5	194	36.80

^{a)}Calculated test statistic = 3.10. $P = 0.376$ assuming a χ^2 distribution with 3 DF.

DISCUSSION

The percentage of occurrence is a measure of the regularity of inclusion of a food in the diet of a sample or population. This method is recommended when a broad description of the types of food eaten by a population or sample of crabs is required (Williams, 1981). Errors due to accumulation of material slowly digested or cleared by crabs are introduced by this method and that of estimated volume of foregut contents (Haefner, 1990). Most food ingested by crabs is finely fragmented although the extent of mastication varies with type of food and the way in which it is manipulated (Williams, 1981).

The frequency of occurrence is appropriate for most kind of foods (Haefner, 1990), but overestimates the importance of unidentifiable material, sand and small animals occurring

frequently, but in small amounts. This method is a technique used to assess feeding trends but often fails to give an accurate interpretation of the importance of a given food item. Those items with a high (or low) percent frequency of occurrence do not necessarily equate with a high (or low) percent food weight. For example in the present study, Foraminifera occurred in 39.5% of crabs and especially in crabs between 40-49.9 mm CL in 69.7%, but from 1 to 4 individuals per stomach and its importance in relation to the food intake is unknown and are presumably ingested incidentally while taking other prey items. Although there were no significant differences in the relative quantity of food consumed between seasons among mature crabs, during spring months the percentage of empty stomachs was higher. This period agreed with the established by Vinuesa (1984) as the spawning-molting-mating period of *L. santolla*.

For other crab species feeding generally takes place throughout the year, except during a few weeks of the molting-mating period, when feeding ceases or is at a minimum (Feniuk, 1945; Kun & Mikulich, 1954; Kulichkova, 1955; Cunningham, 1969; Jewett & Feder, 1982).

Cannibalism is a common phenomenon observed in other crab species *Chionoecetes* sp. (Paul *et al.*, 1979; Feder & Jewett, 1981), *Ovalipes catharus* (Wear & Haddon, 1987), *Lithodes murrayi* (Arnaud & Miquel, 1985), and *Cancer magister* (Stevens *et al.*, 1982), but was not recorded in the present study.

When *L. santolla* was examined according to size groups it was apparent that small crabs (40-60 mm CL) generally fed relative more than did larger crabs and especially during winter, may be that they feed more frequently and the chances of sampling a small crab with a full gut are greater. Taking into account that the principal period of molting for juveniles of *L. santolla* is during summer (Vinuesa *et al.*, 1990), these results indicate that crabs fed relative more during the intermolt.

Similarly, small crabs of *Chionoecetes bairdi*, *Chionoecetes opilio*, *Paralithodes camstchatica* (Cunningham, 1969; Tarverdieva, 1979; Jewett & Feder, 1982) fed more intensively than large ones did. This might be due to the fact that among small crabs molting frequency and the percentage increment per molt are greater, due to a greater energy demand.

Lithodes santolla has a diverse diet but Gastropods predominate. The composition of the diet changes in relation to size of the predator and season. This points to broad opportunistic foraging by crabs during their seasonal migrations. In the present study, similarities in food habits between sexes have been observed. In the same way, Kun & Mikulich (1954), Kulichkova (1955), McLaughlin & Hebard (1961) and Jewett & Feder (1982) have reported about these similarities in king crabs.

Buttini & Hernández (unpublished data) described the anatomy of the digestive system and mentioned the stomach contents of a few *Lithodes santolla*. Campodónico *et al.* (1982) analysed crabs of these species that ranged 15 to 43 mm CL, so that we could not compare with our results. These authors determined that the groups present in the stomach contents were algae, molluscs and crustaceans. This latter group was represented by Ostracoda, Amphipoda, Copepoda and Isopoda, a smaller number of crustacean types than in the present study. This result agrees with Stevens *et al.* (1982), who concluded that prey size was directly proportional to crab size and the optimum prey size increased with crab width.

To assign a food to a definite species category was not always possible, but it could usually be included in a general taxonomic group. Many stomachs contained food remains that were too fragmented or digested for identification. These were classified as unidentified remains as occurred in the present study with "unidentified crustaceans" in crabs <50 mm CL and >90 mm CL. Most authors concluded that crabs eat a representative selection of the benthos around them, that most feeding is opportunistic, and that little selection is evident (Stevens *et al.*, 1982). However, additional data are needed to clarify the feeding biology of this commercial crab in the Beagle Channel.

Furthermore, it is important to quantify the availability and productivity of the food resources utilized by southern king crabs in regions that traditionally have large commercial catches of crabs. The preceding information may contribute to a better understanding of the feeding of southern king crabs in Beagle Channel waters.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank to Lic. Violeta Totah, Dr. Guido Pastorino and Dr. Lopez Gappa for help in the identification of Foraminifera, Bryozoa and Gastropoda groups, respectively. We also grateful to P. Medina, M. García, C. Cantú, R. Pastorino and H. Monsalve for divind and help in the fieldwork. This study was supported by the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas (CONICET).

LITERATURE CITED

- ARNAUD, P.M. & J.C. MIQUEL. 1985. The trophic role of the stone crab, *Lithodes murrayi* in the benthic ecosystem of the Crozet Islands. In: Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs (ed. by W. R. Siegfried, P.R. Condy, and R.M. Laws). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 381-388.
- BOLTOVSKOY, E., G. GIUSSANI DE KAHN & S. WATANABE. 1983. Variaciones estacionales y standing crop de los foraminíferos bentónicos de Ushuaia, Tierra del Fuego. *Physis*, Secc. A, 41 (101): 113-127.
- BOSCHI E.E. D.A. BERTUCHE & J.G. WYNGARRD. 1984. Estudio biológico de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. INIDEP Contribución 441: 9-72.
- BUTTINI, M.M. & S.M. HERNÁNDEZ. Ms. Algunas observaciones biológicas de la centolla *Lithodes antarcticus* del mar Argentino referidas especialmente a las características del aparato digestivo, la nutrición y la fecundidad. Seminario Curso Oceanografía Biológica. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Buenos Aires, INIDEP, Argentina 22 p.
- CAMPODÓNICO, I., M.B. HERNÁNDEZ, M.B. & E. RIVEROS. 1982. Investigación, manejo y control de las pesquerías de centolla y centollón de la XII Región. I Etapa Temporada 1982-83 (febrero-abril). Informe Instituto de la Patagonia. 10: 41.
- COMOGLIO, L.I., J.H. VINUESA & G.A. LOVRICH. 1990. Feeding habits of southern King Crab, *Lithodes santolla* (Molina), and the False King Crab, *Paralomis granulosa*, Jacquinet, in the Beagle Channel. Proceedings International Symposium of King and Tanner Crabs, 1989: 315-325 (1990). Alaska Sea Grant College Program Rep. AK-SG-90-04.
- CUNNINGHAM, D.T. 1969. A study of the food and feeding relationships of the Alaskan King crab, *Paralithodes camtschatica*. Master's Thesis San Diego State College, 78p.
- DANIELS, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Ed. Houghton Mifflin Company. Boston. USA. 503p.
- FEDER, H.M. & S.C. JEWETT. 1981. Distribution, abundance, community structure and trophic relationships of the nearshore benthos of the Kodiak shelf. Reprint Institute of Marine Science University of Alaska (Fairbanks, Alaska) R81-1, 1-216.
- FENIUK, V.F. 1945. Analysis of stomach contents of king crab. *Izvestia Tikhookeansky Institut Rybnogo*

- Khozyaystva i Okeanografii (TINRO) 19: 71-78.
- HAEFNER, P.A. 1990. Natural diet of *Callinectes ornatus* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. *Journal of Crustacean Biology* 10 (2): 236-246.
- JEWETT, S.C. & H.M. FEDER. 1982. Food and feeding habits of the king crab *Paralithodes camtschatica* near Kodiak Island, Alaska. *Marine Biology* 66: 243-250.
- KULICHKOVA, V.A. 1955. Feeding of Kamchatka crabs during the spring-summer period on the shores of Kamchatka and Sakhalin. *Izvestia Tikhookeansky Institut Rybnogo Khozyaystva i Okeanografii (TINRO)*. 43: 21-42.
- KUN, M.S. & L.V. MIKULICH. 1954. Diet composition of far eastern crabs of commercial quality during the summer. *Izvestia Tikhookeansky Institut Rybnogo Khozyaystva i Okeanografii (TINRO)*. 41: 319-332.
- LENNA, H. 1966. Foraminíferos recientes de Ushauia (Tierra del Fuego, Argentina). *Ameghiniana* 4 (9): 311-322.
- MACPHERSON, E. 1988. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. Instituto del Mar, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. *Monografías de Zoología Marina* 2: 9-153.
- MCLAUGHLIN, P.A. & J.F. HEBARD. 1961. Stomach contents of the Bering Seaking crab. *International North Pacific Fisheries commission. Bulletin* 5: 5-8.
- PAUL, A.J., H.M. FEDER & S.C. JEWETT. 1979. Food of the Snow Crab, *Chionoecetes bairdi* Rathbun, 1924 from Cook Inlet, Alaska (Decapoda, Majidae) *Crustaceana*, Suppl. 5: 62-68.
- STEVENS, B.G., D.A. ARMSTRONG & R. CUSIMANO. 1982. Feeding habits of the Dungeness Crab *Cancer magister* as determined by the index of relative importance. *Marine Biology* 72: 135-145.
- TARVERDIEVA, M.I. 1979. Feeding of blue crab, *Paralithodes platypus*, in the Bering Sea. *Soviet Journal of Marine Biology* 1: 53-57.
- VINUESA, J.H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. In: *Estudio biológico-pesquero de la centolla (L. antarcticus) del Canal Beagle, Tierra del Fuego*. INIDEP Cont. 441: 75-95.
- VINUESA, J.H., G.A. LOVRICH & L.I. COMOGLIO. 1990. Growth of immature southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Beagle Channel. *Proceedings International Symposium of King and Tanner Crabs, 1989: 259-271 (1990)*. Alaska Sea Grant College Program Rep. AK-SG-90-04.
- WEAR, R.G. & M.HADDON. 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* (35): 39-49.
- WILLIAMS, M.J. 1981. Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea, Decapoda, Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. (52): 103-113.

EDAD Y CRECIMIENTO DE *MYTILUS EDULIS PLATENSIS* D'ORBIGNY, 1846, EN EL GOLFO SAN JOSE, ARGENTINA

AGE AND GROWTH OF *MYTILUS EDULIS PLATENSIS* D'ORBIGNY, 1846, IN THE SAN JOSE GULF, ARGENTINE

Luis Oscar Bala

RESUMEN

Se estudió la edad y el crecimiento del mejillón *Mytilus edulis platensis* D'Orbigny, 1846, en el golfo San José, Argentina (64° 36'S, 42° 24'W) utilizando el método de Petersen, el de animales marcados y el de lectura de anillos de crecimiento, ajustándose los valores a un modelo de Von Bertalanffy (Ricker, 1975): $L_{\infty} = 105,607 [1 - e^{-0,4517(t - 0,6262)}]$. Se comprobaron buenas correlaciones entre los métodos, observándose las limitaciones del método de Petersen cuando la discriminación de grupos monocoortes es difícil. Se discute la variabilidad observada en este estudio con respecto a trabajos anteriores.

Palabras clave: Mytilidae, mejillones, choritos, Patagonia, mar Argentino.

ABSTRACT

A study on the age and growth of the mussel *Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846 of the San José Gulf, Argentine (64° 36'S, 42° 24'W) was performed according to three techniques: a) Petersen method; b) marked animals; c) growth rings, fitting the data to the Von Bertalanffy model (Ricker, 1975): Total length = $105,607 [1 - e^{-0,4517(t - 0,6262)}]$. The methods were well correlated, although some constraints of the Petersen's method were constated when the discrimination of monocoort groups was difficult.

Key words: Mytilidae, mussels, Patagonia, Argentine sea.

Fecha de recepción: 11 - 11 - 95. Fecha de aceptación: 20 - 12 - 96.

INTRODUCCION

El estudio de la edad y crecimiento del mejillón de bancos infralitorales permite estimar uno de los parámetros más importantes relacionados con la explotación de esta especie, ya que permite la comparación del crecimiento del mejillón de bancos naturales, de aprovechamiento actual, con el obtenido en cultivos, cuya implementación se halla en etapa piloto. Si bien es abundante la literatura sobre estudios similares para diferentes especies del género

Mytilus, para mejillones de la costa de Argentina, en particular, el tema sólo fue abordado por Penchaszadeh (1971) para poblaciones circalitorales de la provincia de Buenos Aires, y por Trancart (1978), para mejillones del golfo San José. De los trabajos referidos, la estimación de edad y crecimiento realizada por Penchaszadeh (1971) se basó en el método de Petersen y de lectura de anillos de crecimiento, mientras que sólo este último fue el método utilizado por Trancart (1978). En el presente trabajo, además de las dos técnicas citadas se considera un análisis del crecimiento a partir del seguimiento de animales marcados, con lo que se pretende una estimación más precisa de los aspectos bajo estudio para mejillones de la Argentina.

MATERIALES Y METODOS

El estudio fue efectuado mediante tres técnicas complementarias: i) el desplazamiento de modas de las distribuciones de frecuencias de la longitud total, conocido como el método de Petersen (Ricker, 1975); ii) el seguimiento de animales marcados, y iii) el análisis de los anillos de crecimiento que forman los animales en sus valvas.

Los mejillones utilizados fueron recolectados mensualmente entre septiembre de 1982 y septiembre de 1984 en el banco infralitoral ubicado en la playa El Bote (Golfo San José), a una profundidad media de 5 metros en bajamar. La realización de muestreos mensuales suministró el material necesario para la aplicación del método de Petersen y la observación de anillos de crecimiento. Por otra parte, en septiembre de 1982 se colocaron en el mismo banco 100 mejillones de diferentes tallas previamente marcados mediante sierras con una pequeña ranura a 10 mm de su borde posterior (Theisen, 1975). A partir de la fecha citada, y cada dos meses, se procedió al remarcado de los individuos con la misma técnica hasta completar un período de doce meses, momento en el cual los animales se extrajeron para la medición de la talla alcanzada en cada período. Dado que los mejillones marcados representaban inicialmente un amplio espectro de tallas (entre 10 y 90 mm), para el análisis estadístico se procedió al agrupamiento de individuos, hecho que permitió disponer de información sobre el crecimiento de diferentes clases de talla a partir de una única experiencia anual. Se definió un primer subconjunto de mejillones (grupo A), cuyas tallas medias no mostraban diferencias con las del grupo de juveniles presentes en el banco natural en el mes de septiembre de 1982 (talla media=19,5 mm; DS=4,97; n=80). Luego y de acuerdo con las tallas medias alcanzadas por los individuos del grupo A al término de los doce meses, fue seleccionado un nuevo conjunto de animales marcados (grupo B) cuya distribución de tallas iniciales no diferiría con las tallas finales del grupo A. De modo similar, se definió un tercer grupo (C) formado a partir de mejillones cuyas tallas iniciales no mostraron diferencias estadísticas con las finales del grupo B.

Para el análisis del crecimiento con el méto-

do de Petersen, los grupos unimodales fueron definidos mediante la metodología descrita en Cappezzani & Staffa (1978) y Staffa (1978) para descomposición de distribuciones multimodales.

El modelo de crecimiento de Von Bertalanffy establecido (Ricker, 1975) fue calculado a partir del ajuste de los valores de tallas medias en que se forman los anillos de invierno. Considerando que el reclutamiento de los juveniles de mejillón ocurre en los meses de enero-febrero (Bala, 1989), se adoptó la siguiente terminología para considerar las diferentes clases de edad: 0+ para los mejillones reclutados que aún no tienen un año pero sí un anillo invernal; I+ a los que presentan dos anillos; II+ a los que presentan tres anillos, y así sucesivamente.

Para comparar los resultados obtenidos por los métodos de mejillones marcados (referidos al mes de septiembre) con respecto al de lectura de anillos (referidos a mayo-junio), se recurrió al cálculo de tallas teóricas para los meses de septiembre mediante el modelo de Von Bertalanffy. Con estos valores, se observó si el valor de talla calculado mediante el modelo quedaba incluido en el intervalo de confianza (95%) de las tallas medias de los mejillones marcados para el mismo período (Lison, 1976).

Todas las comparaciones de medias se realizaron mediante pruebas de Games y Howell (Sokal & Rohlf, 1981), dado que se verificaron medias con varianzas heteroscedásticas.

La medición de los mejillones se realizó con calibres con precisión de 0,1 mm. Para la observación de las líneas de crecimiento, las valvas fueron despojadas de su periostraco con hidróxido de sodio.

RESULTADOS

Estimación de crecimiento

Método de Petersen

Este método sólo fue aplicado cuando se registró un reclutamiento significativo dado que en tal circunstancia el grupo de animales juveniles queda netamente separado en el histograma de los mejillones de tallas mayores. Dicho seguimiento se realizó entre los meses de agosto de 1982 y septiembre de 1983 (Fig. 1; Tabla 1). De

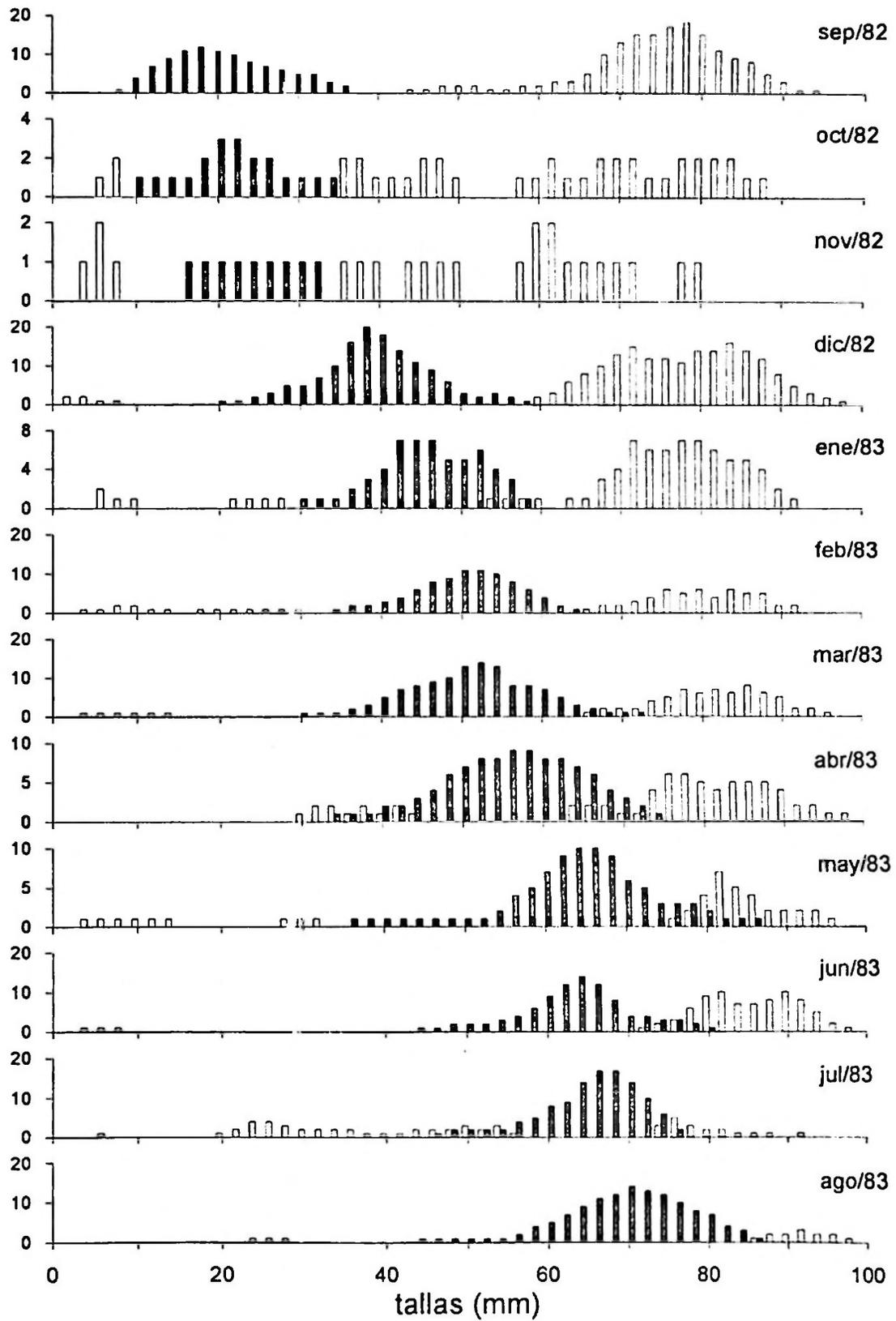


Figura 1: Distribución de tallas de *Mytilus platensis* en el banco natural de playa El Bote, entre sep/82 y ago/83. Se destaca (en gris) el grupo de individuos reclutados en 1982.

Body size distribution of *Mytilus platensis* in the belt of El Bote beach, between sept 82 - aug 83. The marked bars show the recruitment of 1982.

Tabla 1: Tallas medias (\bar{x} , en mm), desvíos estándar (de) estimados por el método de Petersen, para el grupo de mejillones reclutados en el banco natural en 1982, de acuerdo a los valores obtenidos mediante el análisis de componentes modales.

Average size (\bar{x} , in mm), standard deviation (de) estimated by the Petersen method, for a natural mussel bed recruited in 1982.

Mes	\bar{x}	de	n
Agosto 1982	19,13	3,20	16
Septiembre	19,50	4,97	80
Octubre	20,89	4,32	14
Noviembre	25,42	5,73	9
Diciembre	39,63	6,63	135
Enero 1983	45,46	8,63	59
Febrero	51,50	6,78	89
Marzo	50,85	7,92	121
Abril	55,47	9,26	100
Mayo	67,59	11,66	103
Junio	63,49	7,27	94
Julio	67,46	5,84	118
Agosto	70,28	8,78	133
Septiembre	70,83	3,56	40

acuerdo a los valores calculados, se infiere que los mejillones que en agosto de 1982 medían 19 mm, alcanzaron en el término de un año una talla media de 70 mm.

Animales marcados

Los valores de talla inicial y final de los grupos A, B y C y la comparación de sus medias se detallan en la Tabla 2 y Fig. 2, y Tabla 3, respectivamente.

A partir de los elementos citados es posible relacionar el crecimiento de los tres grupos,

Tabla 2: Tallas medias (mm) de los grupos de mejillones marcados. Período sep/82-sep/83.

Average size (mm) of the marked mussel between sep/82 - sep/83.

Grupos	sep/82	sep/83
A	$\bar{x} = 19,96$ $s = 4,00$ $n = 26$	$\bar{x} = 53,40$ $s = 4,57$ $n = 26$
B	$\bar{x} = 54,60$ $s = 2,95$ $n = 9$	$\bar{x} = 69,22$ $s = 4,25$ $n = 9$
C	$\bar{x} = 68,04$ $s = 4,50$ $n = 11$	$\bar{x} = 75,72$ $s = 4,77$ $n = 11$

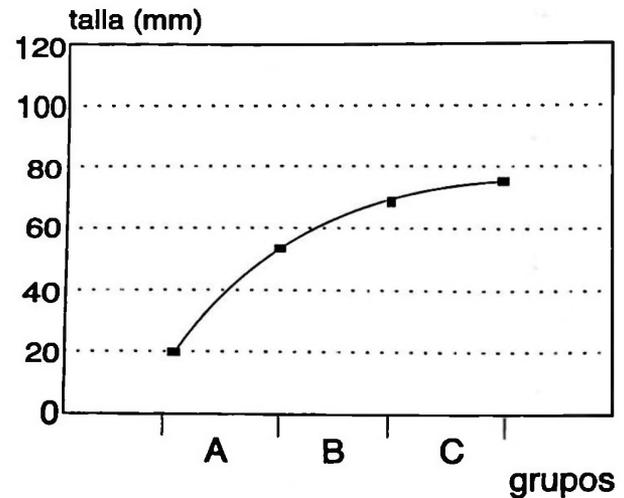


Figura 2: Crecimiento estimado para un período de tres años según la experiencia de animales marcados en *Mytilus platensis*.

Growth for a three years period, estimated for marked animals of *Mytilus platensis*.

Tabla 3: Resultados obtenidos por la prueba de comparación de medias por el método de Games & Howell. Medias comparadas: tallas finales del grupo A contra iniciales de B (1); tallas finales de B contra iniciales de C (2).

Results of a test of average contrast following the Games & Howell method. Averages compared: Final size of A group vs. initial size of B group (1); Final size of B vs. initial size of C (2).

Medias ordenadas de menor a mayor:

Grupo	n	\bar{x}	s^2
A	26	53,40	20,90
B	9	54,60	8,70

Prueba entre pares de medias:

Diferencia: 1,20

G. & H.: 0,90 N.S.

G.L.*: 21,98 (1)

Medias ordenadas de menor a mayor:

Grupo	n	\bar{x}	s^2
C	11	68,04	20,29
B	9	69,22	18,03

Prueba entre pares de medias:

Diferencia: 1,19

G. & H.: 0,60 N.S.

G.L.*: 17,59 (2)

agrupándolos consecutivamente de modo de obtener una estimación equivalente a tres años de crecimiento. De este modo, los individuos que en el mes de septiembre presentaban una talla media de 20 mm, alcanzaron en un año una talla de 54 mm, de 69 mm a los dos años y de 76 mm a los 36 meses.

Lectura de anillos

Pudo establecerse que los mejillones forman tres anillos conspicuos al año. De éstos, el correspondiente a la época invernal (mayo-junio, según el año) es el más notable; los dos restantes se corresponden a los meses de septiembre-octubre y diciembre-enero (según el año). Cabe mencionar que estos últimos anillos son apreciables hasta cierta talla, pues en mejillones de gran tamaño (dado su ritmo de crecimiento menor) ellos se confunden en un único anillo en una primera instancia, pudiendo no ser apreciables posteriormente. Los anillos considerados, entonces, son los producidos en el invierno, expresándose en la Tabla 4 las tallas promedio en las que se forman los mismos (Fig. 3).

Modelo de crecimiento

De acuerdo a las tallas medias en que se forman los anillos invernales, se calculó el modelo de crecimiento (Fig. 3):

$$\text{Largo total} = 105,607 \text{ mm} [1 - e^{-0,4517(t - 0,6262)}]$$

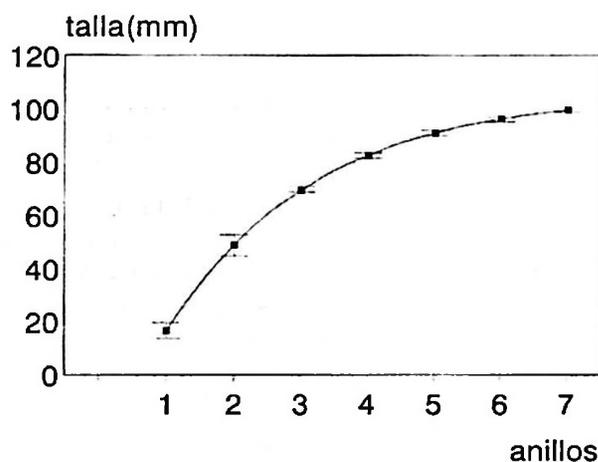


Figura 3: Tallas medias según número de anillos y ajuste del modelo de Von Bertalanffy. Las barras verticales representan un desvío estándar.

Average size estimated from ring numbers and a Von Bertalanffy model. The vertical bars show one standard deviation.

Tabla 4: Tallas promedio (mm) en que se forman los anillos de crecimiento invernales.

Average size (mm) of the marked mussels between sept/82 - sept/83.

Anillo	Edad	\bar{x}	s	n
1	0+	16,49	2,94	37
2	I+	48,72	3,96	58
3	II+	70,00	1,05	21
4	III+	82,58	0,99	26
5	IV+	91,00	1,05	10
6	V+	96,00	0,82	4
7	VI+	99,00	—	1

Correlaciones entre los métodos utilizados

Método de Petersen - Animales marcados

Dado que el método de Petersen está restringido a un intervalo de 12 meses, sólo se puede cotejar con el método de animales marcados, del cual se dispone de datos discriminados bimensualmente (Tabla 5).

Tabla 5: Tallas medias (mm) de mejillones obtenidas según los métodos de Petersen y de animales marcados para el período septiembre/82 - septiembre/83 y resultados de la comparación de medias según pruebas de Games & Howell.

Average size (mm) of mussels, calculated by the Petersen and marked animals methods for the period of September/82 - September/83 and results of the Games & Howell test.

Fecha	Petersen	Marcados	Compara. de medias
sep./82	\bar{x} 19,50 s 4,97 n 80	19,96 4,00 26	G. y H. = 0,476 N.S. G.L.* = 52,16
nov./82	\bar{x} 25,42 s 5,73 n 9	30,19 4,08 26	G. y H. = 2,305 N.S. G.L.* = 10,95
ene./83	\bar{x} 45,46 s 8,63 n 59	41,46 4,52 26	G. y H. = 2,794 N.S. G.L.* = 80,41
mar./83	\bar{x} 50,85 s 7,92 n 121	46,94 4,15 26	G. y H. = 3,597* G.L.* = 70,50
may./83	\bar{x} 67,59 s 11,66 n 103	51,81 4,41 26	G. y H. = 10,975** G.L.* = 108,39
jul./83	\bar{x} 67,46 s 5,84 n 118	52,43 4,39 26	G. y H. = 14,799** G.L.* = 46,73
sep./83	\bar{x} 70,83 s 3,56 n 40	53,40 4,57 26	G. y H. = 16,430** G.L.* = 44,19

No existen diferencias estadísticamente significativas entre las tallas estimadas por ambos métodos en los meses de septiembre y noviembre de 1982 y enero de 1983, mientras que éstas mostraron diferencias significativas para marzo, mayo, julio y septiembre de 1983.

Animales marcados - Anillos de crecimiento

Los resultados obtenidos (Tabla 6) muestran que, en todos los casos, las estimaciones de talla mediante el modelo se incluyen dentro de los límites del intervalo de confianza establecido por los animales marcados.

Tabla 6: Tallas medias e intervalo de confianza ($\alpha=0.05$) para mejillones marcados en un período de cuatro años y valores de tallas calculadas para los individuos en los meses correspondientes según el modelo de Von Bertalanffy.

Average size and confidence limits ($\alpha=0.05$) for mussels in a four years period and calculated sizes according to Von Bertalanffy.

Grupos	Animales marcados x	ic	Estimación Von Bertalanffy
A (inicial)	19,96	11,71-28,21	25,93
A (final)	53,40	43,98-62,82	54,89
B (final)	69,22	59,41-79,03	73,32
C (final)	75,72	65,07-86,36	85,06

DISCUSION

La comparación de los tres métodos utilizados permite concluir que existe uniformidad en los resultados para la estimación de tallas obtenidas por los métodos de animales marcados y de lectura de anillos. Esta afirmación es válida sólo parcialmente si se considera la comparación del método de Petersen con respecto al de marcaje.

El análisis de este último caso indica que los resultados no muestran diferencias en el período comprendido entre septiembre de 1982 y enero de 1983, pero que ellos resultan significativos a partir de marzo de ese año.

De acuerdo a los histogramas de frecuencias de tallas, base del método de Petersen, se puede observar que los mejillones analizados representan un grupo unimodal de reclutas netamente separado del conjunto de tallas

mayores entre septiembre de 1982 y enero de 1983 (Fig. 1). En marzo de 1983, el grupo de reclutas inicia la superposición con el de tallas mayores para ser generalizado el solapamiento de los grupos a partir del mes siguiente.

Esta circunstancia lleva a suponer que el método de separación de modas utilizado (Cappezzani & Staffa, 1978; Staffa, 1978) pierde eficacia para discriminar distribuciones unimodales cuando se verifican grupos con distribución superpuesta. En términos generales, las estimaciones de talla promedio se encuentran sobrestimadas por este método, con respecto al calculado por las otras técnicas utilizadas. Otro aspecto limitado del mismo, se verifica en ejemplos como el siguiente: las tallas medias calculadas para los meses de mayo, junio y julio de 1983 son iguales a 67,59; 63,49 y 67,46 mm, respectivamente y no concuerdan con un modelo lógico de crecimiento en el que dichos valores deberían seguir un orden creciente.

La objeción no apunta básicamente al método de Petersen, sino al utilizado para la identificación de grupos modales en el cual se basa el mismo. De no contar con una técnica mucho más estricta y confiable para identificar los grupos modales, el método de Petersen sólo sería aplicable en casos específicos (grupos de reclutas o poblaciones monocohortes).

Independientemente de lo recién señalado, la uniformidad de los resultados verificados entre los métodos de mejillones marcados y el de anillos de crecimiento y aún con el de Petersen (meses iniciales), permite sugerir que las estimaciones realizadas sobre edad e incremento en la talla de estos bivalvos son correctas.

Un punto que merece especial atención es la consideración de factores que influyen en la formación de anillos de crecimiento. Según Wilbur & Owen (1964), estas marcas se deben a variaciones en el ritmo de crecimiento que pueden estar relacionadas con épocas invernales o a la inhibición del crecimiento por temperaturas elevadas. Estos autores consideran, además, que la freza y disturbios físicos del ambiente (oleaje, por ejemplo) pueden estimular formación de anillos en ciertos moluscos. Seed (1976) afirma que los anillos se forman por suspensión del crecimiento, asociándose esto con temperaturas extremas, tormentas prolongadas o con el ciclo reproductivo.

Por otra parte, Le Gall (1970) establece para *Mytilus edulis* del Mediterráneo y del Canal de la Mancha, tres diferentes tipos de marcas: anillos de marea (2 anillos diarios), anillos de "aguas vivas" (producidos en días de mareas extraordinarias) y anillos anuales, los más conspicuos y formados en el invierno. Pese a ello, pone de manifiesto que también pueden formarse anillos muy marcados como consecuencia de altas temperaturas.

En cuanto al número de anillos formados periódicamente, Seed (1968) recopila diferentes opiniones acerca de la correspondencia entre anillos en función de la edad. Para *Mytilus edulis*, *Modiola modiolus*, *Margaritifera margaritifera* y Unionidae, la formación de anillos tiene frecuencia anual, aunque para *Mytilus californianus* no existe tal correspondencia. Este autor afirma que para *Mytilus edulis* el primer anillo se forma aproximadamente a los 6 meses de vida y, a partir de ese momento, la frecuencia de formación es anual. La formación de dicho anillo se ubica en el inicio de la primavera para el mejillón de costas inglesas (Seed, 1973).

Davenport *et al.* (1984) determinan marcas anuales para *Mytilus chilensis* del mesolitoral de las Islas Malvinas, afirmación que coincide con la determinada por Theisen (1973) para *Mytilus edulis* de Groenlandia.

A partir de cambios en la ultraestructura cristalina de las valvas de *Mytilus edulis* de Maine (EE.UU.), Lutz (1976) observa correspondencia entre las marcas con respecto a los períodos anuales.

Para mejillones de la costa de Argentina, Penchaszadeh (1971) cita anillos anuales claramente diferenciables para *Mytilus platensis* de la costa de la provincia de Buenos Aires, en el piso circalitoral. Sin embargo, dichos anillos son apreciables a partir de los dos años y medio de vida aproximadamente, circunstancia por la cual establece el crecimiento mediante el método de Petersen para la etapa inicial. Finalmente, Trancart (1978) menciona anillos anuales para *Mytilus platensis* del golfo San José, formados en la época invernal.

Como se aprecia, las causas por las que los mejillones reaccionan formando anillos pueden ser altamente variables. Asimismo, aún considerando a la misma especie *Mytilus edulis* del hemisferio norte, la marca anual se formaría en invierno, primavera temprana o prima-

vera tardía según el criterio de Le Gall (1970), Seed (1973) o Lutz (1976), respectivamente.

El crecimiento estimado en este estudio se diferencia de otros trabajos en mejillones de Argentina (Penchaszadeh, 1971 y Trancart, 1978) (Tabla 7), lo que puede atribuirse a que la población estudiada por Penchaszadeh (1971) se ubicaba en el piso circalitoral, nivel en el que las condiciones ecológicas difieren marcadamente con respecto a las de los mejillones del golfo San José. En cambio, el crecimiento mayor de nuestros resultados con respecto a los obtenidos por Trancart (1978), deben interpretarse como una apreciación diferente en la lectura de los anillos de crecimiento. En nuestra opinión, el autor debe haber considerado anillos de segundo orden como anuales, hecho que pondría en evidencia las diferencias registradas.

Tabla 7: Comparación de los valores de crecimiento observados (mm) para mejillones en Argentina. Los valores de Trancart (1978) y de observaciones propias, responden a los establecidos por los modelos de crecimiento respectivos.

Comparison among growth values (mm) for mussels in Argentina. The values of Trancart (1978) and our observations, according to growth models.

Edad Aprox. (años)	Penchaszadeh (1971) Pcia. Bs.As.	Trancart (1978) Go.S.José	Este trabajo Go.S.José
0-1	>25,0-30,0	33,17	16,41
1-2	30,0-38,7	54,17	48,83
2-3	47,0-52,0	60,98	69,46
3-4	56,1-66,1	70,41	82,61
4-5	65,6-74,3	77,72	90,96
5-6	72,1-80,6	83,39	99,28
6-7	76,0-83,0	87,78	99,67
7-8	83,0-86,5	91,20	101,83
8-9	83,5-87,5	93,85	103,20

LITERATURA CITADA

- BALA, L.O. 1989. Biología y ecología del mejillón (*Mytilus edulis platensis*) en el golfo San José, provincia del Chubut. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 287 pp.
- CAPPEZZANI, D.A.A. & G.O. STAFFA. 1978. Análisis de distribuições polimodais. I. Estimación de parámetros. *Atlantica*, 3(2): 1-25.
- DAVENPORT, J., J. DAVENPORT & G. DAVIES. 1984. A preliminary

- assessment of growth rates of mussels from the Falkland Islands (*Mytilus chilensis* Hupé and *Aulacomya ater* (Molina)). *Journal du Conseil International pour l'exploration de la Mer*, 41: 154-158.
- LE GALL, M.P. 1970. Méthode d'étude des stries de croissance de *Mytilus edulis* L. Mise en évidence du rythme et des modalités de leur formation. *Compte Rendu, Academie des Sciences de Paris*, 270: 509-511.
- LISON, L. 1976. Estadística aplicada a la biología experimental. Planificación de experiencias y análisis de los resultados. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires, 357 pp.
- LUTZ, R.A. 1976. Annual growth patterns in the inner shell layer of *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 56: 723-731.
- PENCHASZADH, P.E. 1971. Estudios sobre el mejillón (*Mytilus platensis*, D'Orb.) en explotación comercial del sector bonaerense, Mar Argentino. I. Reproducción, crecimiento y estructura de la población. *Contribuciones. Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, Argentina*, 153: 1-15.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191, 382 pp.
- SEED, R. 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 48: 343-357.
- SEED, R. 1973. Absolute and allometric growth in the mussel, *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia). *Proceedings of the Malacological Society, London*, 40: 343-357.
- SEED, R. 1976. Ecology. In: *Marine mussels: their ecology and biology*. B.L. Bayne (ed). Cambridge University Press: 13-65.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. 2nd ed. W. H. Freeman and Company, New York, 859 pp.
- STAFFA, G.O. 1978. Programa: descomposição de distribuições polimodais em componentes gaussianos. *Atlantica*, 3: 1-13.
- THEISEN, B.F. 1973. The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disco and Thule Districts, Greenland. *Ophelia*, 12: 59-77.
- THEISEN, B.F. 1975. Growth parameters of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) estimated from tagging data. *Meddelelser Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, N. S.*, 7: 99-109.
- TRANCART, M. 1978. Biologie et possibilites d'exploitation de *Mytilus platensis* (D'Orb.) dans le golfe San José, Peninsule Valdés, Argentine. *These de Doctorat de 3ème cycle. U.E.R. des Sciences de la mer et de l'environnement (Universite D'Aix-Marseille II)*, 86 pp.
- WILBUR, K.M. & G.N. OWEN. 1964. Growth. In: *Physiology of Mollusca*. 1: 211-242. K.M. Wilbur & C.M. Yonge (eds).

Biología Pesquera

UNIVERSIDAD CATOLICA
DE LA SANTISIMA CONCEPCION

ISSN 0067 - 8767



INSTRUCCIONES PARA LOS AUTORES

Los trabajos, escritos en idioma español o inglés deberán ser enviados al Editor en cuadruplicado (original y tres copias).

El texto, incluyendo referencias bibliográficas, tablas, notas al pie de página, y leyendas de figuras, deberá ser escrito a máquina a doble espacio, en hojas tamaño carta (21,5 por 28 cm.) con un margen de 2,5 cm por lado.

Numere correlativamente todas las páginas del manuscrito y coloque en la esquina superior derecha de cada hoja el apellido de los autores; en caso de múltiple autoría, se utilizará la forma *et al.* a continuación del primer autor.

Se sugiere que el manuscrito conste de las siguientes secciones:

a) Portada, b) Resumen y Abstract, c) Introducción, d) Materiales y Métodos, e) Resultados, f) Discusión, g) Agradecimientos (opcional), h) Literatura citada, i) Tablas y Figuras.

Comience en hoja separada cada una de las siguientes secciones:

a) Portada, b) Resumen y Abstract, c) Texto, incluyendo introducción, Materiales y Métodos, Resultados, Discusión y Agradecimientos, d) Literatura citada, e) Notas al pie de página, f) Leyendas de figuras, g) Cada una de las Tablas.

Portada. La portada debe incluir el título del trabajo, nombre completo de los autores, institución en que se efectuó el trabajo seguido de su dirección postal, y nueva afiliación institucional si es que corresponde. Proporcione también en la portada un encabezamiento de página (título acortado) de no más de 50 caracteres, incluyendo espacios y una lista de no más de cinco palabras claves (key words) que no estén incluidas en el título del trabajo. Si el trabajo se presenta en español al título debe seguir su traducción al inglés.

Resumen y Abstract. Todo trabajo deberá contar con un Resumen en español y uno en inglés. Este último debe presentar una descripción detallada del problema los objetivos del trabajo, los métodos usados, los resultados y las principales conclusiones de la investigación que se describe, sin necesidad de hacer referencia al resto del trabajo.

Texto. El texto debe incluir: Introducción, Materiales, y Métodos, Resultados, Discusión, Agradecimientos y Literatura citada.

En su manuscrito subraye sólo los nombres científicos (Género, subgénero, especie y subespecie).

Los nombres científicos deberán escribirse completos, incluyendo el nombre de su descriptor, al menos la primera vez que se mencionan en el texto.

Deberá evitarse el uso de abreviaturas no aceptadas internacionalmente, pero si son usadas, su significado debe ser explicado en el texto al ser usadas por primera vez.

Las unidades utilizadas deben ajustarse al International System of Units (SI).

Las referencias se indicarán en el texto por el apellido del autor, seguido del año de publicación. Si son dos los autores, se separarán por el signo &. Si son más de dos autores, se utilizará el apellido del primero seguido de *et al.* Si un mismo autor tiene varios trabajos en el mismo año se indicará cada uno con letras a, b, c, etc., después del año (e.g. Jones, 1981; Jones & Brown, 1976; Palmer et al., 1977; Smith, 1982a, 1982b).

Cite solamente trabajos publicados en la prensa. En este último caso, indique en la lista de Literatura Citada el nombre del autor o autores, las palabras "en prensa" entre paréntesis, la cita del título y la revista. Incluya en el texto entre paréntesis, o en una nota al pie de página, no en Literatura Citada, cualquier mención a "manuscritos en preparación", "comunicación personal". Las comunicaciones personales se citarán en el texto, señalando el o los autores, seguido entre paréntesis por "comunicación personal" indicando, si es posible, año de la comunicación.

Literatura Citada. En la sección Literatura Citada, anote solamente los trabajos citados en el texto, ordenados por orden alfabético de apellidos. Iniciales y apellido de los autores irán en mayúscula.

La cita de artículos de revistas debe seguir el siguiente orden: apellido del autor; coma; iniciales del o los nombres; punto; año de publicación; punto; título del artículo; punto; nombre completo de la revista; coma; volumen en números árabes subrayados, número de fascículo entre paréntesis; dos puntos; primera y última página del artículo separadas por un guión; punto. (e.g. PAINE, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103 (929): 91-93). Si la cita tiene más de un autor, a partir del segundo la inicial del nombre precede al apellido, y los autores irán separados por coma. Separe el último autor de esa cita del anterior por medio del signo &.

La cita de libros lleva el siguiente orden: Apellido del autor, coma, inicial del autor (seguido de la expresión ed. si se trata de editor); punto; año de publicación; punto; título; punto; número de la edición del libro (sólo a partir de la segunda edición); coma; Editorial; coma; ciudad de publicación; punto; páginas; punto.

Si se refiere a capítulo de un libro use el siguiente ejemplo: BIDDER, A.M. 1966. Feeding and digestion in Cephalopods. En: *Physiology of Mollusca*. 2: 97-124. K.M. Wilburn and C.M. Younge (ed.) Academic Press, New York.

Tablas y Figuras. Los gráficos, mapas, dibujos de línea y fotografías que se incluyan en el texto deben denominarse "figuras", y se abreviarán como Fig. en el texto. Las figuras se enumerarán en forma correlativa con números árabes. Cada figura debe ir acompañada por un título y una leyenda explicativa. Las leyendas de todas las figuras deberán escribirse en una misma hoja bajo el título "Leyendas de figuras". Cada leyenda debe describir la figura con suficiente detalle como para que ella sea comprensible sin referencia al texto.

Las tablas se enumerarán en forma correlativa con números árabes. Cada tabla debe tener un título, seguido de una leyenda que describa la tabla con suficiente detalle como para que ella sea comprensible sin referencia al texto. El encabezamiento de cada columna debe expresar claramente su contenido y la unidad.

La publicación del artículo en español requerirá que se agregue un resumen en inglés (Abstract), a continuación del resumen en español. Los trabajos en inglés requerirán un resumen en español a continuación del resumen en inglés (Abstract). En ambos tipos de artículos, las Tablas y Figuras llevarán sus leyendas en inglés y español, o viceversa, de acuerdo al idioma en que se encuentre el texto.

Las ilustraciones pueden ser dibujos originales o fotografías de muy buena calidad en papel brillante. Los dibujos originales deberán hacerse con tinta china en papel de buena calidad. El tamaño de los gráficos y de las letras y símbolos debe calcularse de manera que, una vez reducidos a un ancho de columna (7 cm) o doble columna, mantengan su legibilidad.

Cada copia del manuscrito deberá acompañarse de una copia de las Tablas y Figuras, cada una de las cuales no debe exceder 21,5 x 28 cm (hoja tamaño carta).

Se imprimirán sólo fotografías en blanco y negro. Gastos de impresión de fotografías en colores serán por cuenta de los autores, pero se aceptarán excepcionalmente.

Pruebas de imprenta y Apartados. Los autores recibirán una prueba de imprenta que deberán devolver corregida de inmediato. Estas correcciones se referirán sólo a errores de composición.

El autor recibirá gratuitamente 50 (cincuenta) apartados de su trabajo. Un número mayor debe cancelarlos anticipadamente. La cantidad adicional debe ser indicada al devolver la prueba de imprenta.

Biología Pesquera

UNIVERSIDAD CATOLICA
DE LA SANTISIMA CONCEPCION

ISSN 0067 - 8767



INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

Manuscripts written either in Spanish or English should be sent to the Chief Editor in one original and three copies.

Text, including literature cited, tables, foot-page notes and figure captions, should be typewritten, double-spaced on sheets of approximately 21.5x28 cm with a margin of 2.5 cm.

Manuscript's pages should be numbered correlatively with the author's name in the upper-right corner; in case of several authors use the form "et al", after the first author's name.

It is suggested that submitted papers should have the following sections:

- a. Title page.
- b. Abstract and Resumen and viceversa.
- c. Introduction.
- d. Material and Methods.
- e. Results.
- f. Discussion.
- g. Acknowledgments (optional).
- h. Literature cited.
- i. Tables and Figures.

Start on a separate page each of the following sections: a) Title page; b) Abstract and Resumen; c) Text, including Introduction, Material and Methods, Results, Discussion and Acknowledgments; d) Literature cited; e) Foot-page notes; f) Figure captions; g) Each of the Tables.

Title page. Title page should include the title of the paper, name of the author(s), name of the institution(s) and postal address where the work was done; and new institutional affiliation(s) and postal address if appropriate. Give also a running head not longer than 50 caracteres including spaces, and a list of key-words that do not appear in the paper's title with a maximum of five. In papers written in English, the title should be followed by its translation into Spanish.

Abstract and Resumen. All manuscripts should include an Abstract in English and a Resumen in Spanish (Abstract can be translated into Spanish by the Editors). Abstract and Resumen should record succinctly the main findings of the paper rather than making vague references to the results and discussion. Both Abstract and Resumen should be understandable without reference to the text.

Text. The text should include: Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Acknowledgments and Literature cited.

In the manuscript, underline only the scientific names (Genus, subgenus, species and subspecies).

The scientific names should be written in full including the descriptor's name when given for the first time (The descriptor's paper should not be cited in the Literature section).

The use of non standard international abbreviations, should be avoided. However, if necessary, their meaning have to be explained when used for the first time.

The units in the manuscript should follow the International System of Units (Système International d' unités, SI).

References should be indicated in the text by the name of the author, followed by the year of publication. If two authors collaborated in a same paper, their names should be separated by an ampersand (&). If there are more than two authors, the name of the first author should be followed by the form "et.al." In the case of citation of several works of the same author in a given year, use a, b, c, after the year to make the distinction among the different publications (e.g. Jones, 1981; Jones & Brown, 1976; Palmer et.al., 1977; Smith, 1982a, 1982b).

Cite only papers that have been published or in-press. In this last case in the Literature Cited section mention the name of the author, comma, the form "in-press" between parenthesis, the citation of the title, and the name of the journal. Do not include in the Literature Cited section references to "manuscript in preparation" or "personnal communication". In this case, it should be cited in the text, giving the name(s) of the author(s) followed by the form "Personnal communication" between parenthesis, and if possible, the year it took place.

Literature Cited. In this section cite only papers referred in the text in alphabetical order by first author's name. Use capital letters for initials and names.

Citation of papers should be made in the following order: name of the author; comma, initials, period, year of publication; period; title of the article, period; full reference of the journal's name; comma; volume number underlined in arabic numerals; issue number between parenthesis; colon; number of the first and last paper's page separated by an hyphen; period. [e.g. PAINE, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. American Naturalist, 103(929):91-93]. In case of citation with more than one author, the initials should precede the name of the second and following authors. Separate authors names by commas and the last one by an ampersand(&).

Citation of books should follow this sequence: Author's name; comma; author's inicial(s); period; followed by the form "ed" if it is the book editor's; period; year of publication; period; title; period; number of the edition (starting with the second edition); comma; Editorial name; comma; city of issue; period; number of pages; period.

To cite a book's chapter, use the following example: BIDDER, A.M. 1966. Feeding and digestion in Cephalopods. In: Physiology of Mollusca. 2:97-124.K.M. Wilburn and C.M. Yonge (ed.) Academic Press, New York.

Tables and Figures. Illustrations (either graphs, or maps, or drawings) and photographs included in the texts should be nominated "figures" and abbreviated as "Fig." in the text. Figures should be numbered correlatively with arabic numerals. Each figure should have a title and an explanatory caption. Figure captions should be typed together in the same sheet under the heading "Figure Captions". Each caption should give a detailed description of the figure, understandable without reference to the text.

Tables should be numbered correlatively with arabic numerals. Each table should have a title followed by a legend giving a detailed description of its content, understandable without reference to the text. The head of each column should clearly state its content and their units.

The publication of the article in Spanish will require the addition of an Abstract in English, after the Spanish Summary. Papers in English should have a Spanish Summary after the Abstract. In Spanish -or English- written articles, Tables and Figures should have their legends/captions in both Spanish and English.

Illustrations should be either originals or good quality glossy prints. Original drawings should be made in Indian ink on good quality paper. The size of graphs, letters and symbols should be calculated in such a way that once the Figure is reduced to the width of one column (7 cm) or double column, it should still be readable.

Each copy of the manuscript should be sent together with one copy of the set of figures and tables, in the appropriate format (21,5x28 cm, letter size). Only B/W photographs will be accepted. Color photographs will be exceptionally considered and printing costs will be charged to the author.

Galley proof and Reprints. Authors will receive galley proof to be returned within 72 hours. Corrections on galley proof should be only on printer's errors.

The authors will receive 50 reprints free of charge. Additional copies could be ordered with the returning galley proof enclosing payment.

Esta
publicación
se terminó de imprimir
en el mes de mayo de 1997
en los talleres de
EDITORIA ANIBAL PINTO S.A.,
Maipú 769, Concepción,
Chile

Biología Pesquera

UNIVERSIDAD CATOLICA
DE LA SANTISIMA CONCEPCION



INDICE N° 25

1996

Eduardo Pérez y Omar Defeo

Estimación de riesgo e incertidumbre en modelos de producción captura-mortalidad.
Risk and uncertainty in capture-mortality production models 3 - 15

Humberto Cerisola y Marcelo González

Maduración ovocitaria en *Emerita analoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda: Anomura).
Oocytic maturation in Emerita analoga (Stimpson, 1857)(Decapoda: Anomura) 17 - 25

Marco A. Ortiz y Wolfgang B. Stotz

Distribución de juveniles recientemente asentados de *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmatidae) en tres Bahías de la Cuarta Región: variables físicas y químicas que le caracterizan. *Distribution of early settlement of Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmatidae) in three bays of the Fourth Region, Chile: Physical and chemical characterization 27 - 40

Carlos Gallardo y Alejandro Weber

Histología y ciclo gonadal de *Venus Antiqua* King y Broderip, 1835 (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) en Bahía Metri, seno de Reloncaví, Chile. *Histology and gonadal cycle of Venus Antiqua King & Broderip, 1835* (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) from Metri bay, Reloncaví Gulf, Chile 41 - 50

Laura Inés Comoglio y Oscar Antonio Amin

Natural diet of the Southern King crab *Lithodes santolla* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Dieta natural de la centolla patagónica Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. 51 - 57

Luis Oscar Bala

Edad y crecimiento de *Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846, en el golfo San José, Argentina. *Age and growth of Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846, in the San José gulf, Argentine 59 - 66



FONDO DE PUBLICACION
VICERRECTORIA ACADEMICA
UNIVERSIDAD CATOLICA DE LA SANTISIMA CONCEPCION

EDITORA
anibal
pinto..