

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE
***PLEURONCODES PLANIPES* STIMPSON (DECAPODA, ANOMURA,**
GALATHEIDAE) EN EL PACÍFICO DE COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología para optar al grado de Magister Scientiae en Biología

PATRICIO HERNÁNDEZ BOVÉ

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2010

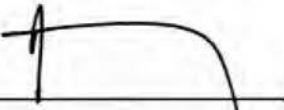
Cuando sientas que todo está perdido
Y pienses que lo único verdadero es el presente sombrío
Cuando veas tus manos cansadas de tanto martillar la roca
Y pienses que nada de lo realizado valió la pena
Cuando creas que la única salida es aceptarlo todo
Y con resignación aceptar tu triste destino
Es allí cuando debes pararte decidido frente a la vida
Y con rebeldía innata, luchar por tus sueños
La vida es tan breve
Que no vale la pena vivir en pos de lo que no amas
Sueña, nadie puede arrebatarte tus sueños

Patricio Hernández Bové

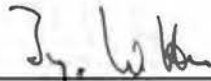
AGRADECIMIENTOS

Este documento está dedicado a mis hijos *Nicol, Vicente y Paula* quienes con su alegría me han devuelto la fe en el hombre y su destino. A mi compañera *Chechi* por apoyarme y acompañarme gran parte de mi formación profesional. Mis palabras de agradecimiento también están dirigidas a toda mi familia, con especial cariño a mi madre *Julia*, mis hermanas *Lorena, Patricia, Soledad y Celia*, mi gran hermano *Mario*, y a todas mis sobrinas y sobrinos. Durante mi permanencia en Costa Rica tuve la oportunidad de recibir la amistad de muchos compañeros, entre ellos *Jaime, Fresia, Yurlandy, Catalina, Edgar, Tayler, Vanesa, Pablo* por nombrar a algunos de ellos. A todos ellos mis agradecimientos. Asimismo quiero agradecer a mi tutor el *Dr. Ingo Wehrtmann* por toda su colaboración y apoyo durante el desarrollo de mi tesis, así también agradezco a los miembros de mi comisión de tesis *Dr. Álvaro Morales* y *M.Sc. Gerardo Umaña* por toda su colaboración. Al *Dr. Jorge Cortés* por facilitarme datos relevantes para el desarrollo de mi proyecto de investigación, a la empresa Rainbow S.A. Puntarenas, en la persona de su gerente *René Diers*, a sus capitanes “*Rigo*” y “*Mecate*” de las embarcaciones “*Onuva*” y “*Sultana*” con sus respectivas tripulaciones. A todo el pueblo de Costa Rica por permitirme trabajar en esta hermosa tierra. Mi agradecimiento es infinito para todos ellos.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae* en Biología”.

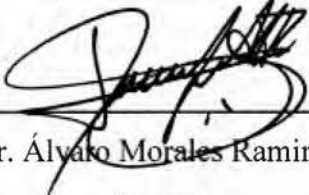


Dr. Manuel Murillo Castro
Representante de la Decana
Sistema de Estudios de Posgrado



Dr. Hugo S. Wehrtmann

Director de tesis

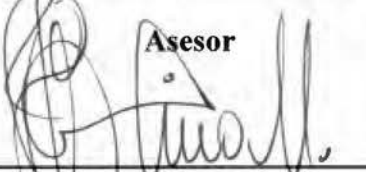


Dr. Álvaro Morales Ramirez

Asesor



M.Sc. Gerardo Umaña Villalobos



Asesor

M.Sc. Helena Molina Ureña

Representante del Director

Programa de Estudios de Posgrado en Biología



Patrio Hernández Bové

Candidato

ÍNDICE

	Página
Portada	i
Agradecimientos	iii
Hoja de aprobación	iv
Índice	v
Resumen general	vii
Lista de cuadros	viii
Lista de figuras	ix
Capítulo I: Periodicidad reproductiva y distribución espacial del langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> (Decapoda: Anomura: Galatheidae) en el Pacífico de Costa Rica	1
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	2
Metodología	4
Área de estudio	4
Dinámica poblacional	5
Mapeo espacial	6
Estimación de biomasa y estructura poblacional	7
Determinación de variables poblacionales	8
Resultados	10
Condiciones ambientales	10
Dinámica poblacional y reproductiva	10
Distribución espacial y abundancia	11
Discusión	13
Variación océano-climática de la costa del Pacífico de Costa Rica	13
Demografía poblacional y ciclo de vida de <i>P. planipes</i> en Costa Rica	13
Efecto de la surgencia costera sobre la periodicidad reproductiva y distribución espacial	18
Consideraciones pesqueras	21

Agradecimientos	22
Referencias	23
Cuadros	31
Figuras	33
Capítulo II: Madurez sexual y producción de huevos en el langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> Stimpson (Decapoda, Galatheidae) en el Pacífico de Costa Rica.....	46
Resumen	46
Abstract	47
Introducción	47
Metodología	49
Área de estudio	49
Madurez sexual	50
Producción de huevos	51
Resultados	52
Simetría de las quelas y madurez sexual	52
Producción de huevos	53
Discusión	53
Agradecimientos	57
Referencias	58
Cuadros	64
Figuras	68

RESUMEN GENERAL

El langostino colorado *Pleuroncodes planipes* es uno de los galateidos de aguas profundas más característicos y abundantes en la región del Pacífico central y norte de América. Durante varias décadas de investigación, diversos estudios realizados principalmente en la costa de México y El Salvador han permitido conocer algunos aspectos relacionados con su abundancia y distribución espacial lo cual ha contribuido a despertar un creciente interés pesquero por este recurso en toda la región. En países como El Salvador, *P. planipes* es extraído en forma comercial mientras que en México y Costa Rica, existe mucho interés por desarrollar una pesquería basada en este recurso. A pesar de su importancia ecológica y pesquera la información acerca de la biología reproductiva (e.g. estacionalidad reproductiva, producción de huevos, madurez sexual) y distribución espacial del langostino colorado es escasa o inexistente a lo largo de su rango de distribución geográfica.

Los antecedentes demuestran que la distribución vertical de *P. planipes* está limitada por una serie de procesos biológicos (migraciones ontogenéticas) y ambientales (surgencia) que influyen sobre su rango de dispersión. En este estudio se analizó la demografía poblacional y distribución espacial del langostino colorado en el Pacífico costarricense basado en dos hipótesis principales: (i) las hembras ovígeras se encuentran presentes durante todo el año; (ii) la población está espacialmente estructurada. Para probarlo se realizaron muestreos mensuales (febrero 2007 a enero 2008) entre 150 a 350 metros de profundidad y dos cruceros que abarcaron toda la costa del Pacífico de Costa Rica (agosto 2008 y mayo 2009). Los resultados indicaron que las hembras grávidas están presentes de forma estacional (noviembre a marzo), en una pequeña área geográfica (~9°-10° N). Este patrón reproductivo estaría asociado a la disminución de la temperatura superficial del mar producto de los eventos de afloramiento costero estacional del Golfo de Papagayo. El tamaño corporal se correlacionó positivamente con la latitud, lo que significó que los individuos más pequeños se encontraron distribuidos especialmente en la zona sur del país.

El análisis de crecimiento alométrico reveló que en las hembras y machos, los caracteres sexuales secundarios se expresan a los 26.9mm LC y 30.4mm LC, respectivamente. Considerando esta talla, gran parte de los individuos (>60%) se encontraron inmaduros al momento de ser capturados. Sin embargo la estimación de la talla de madurez fisiológica calculada en las hembras (23.4mm LC), reveló que éstas se encontraron aptas para reproducirse antes de alcanzar la madurez morfológica, lo cual reduce considerablemente (4%) el número de individuos inmaduros capturados en este sexo. Por otro lado, la producción de huevos estuvo correlacionada positivamente con la talla y las hembras que aportaron más crías a la población (>90%) fueron aquellas que midieron entre 24.1 y 29.0 mm LC. La estrategia reproductiva adoptada por *P. planipes* es típica de especies con desarrollo larval planctónico caracterizada por una producción alta de huevos (9810 ± 3515 huevos) pero de escaso volumen (0.039 ± 0.0106 mm³).

Finalmente, los resultados obtenidos sugieren que el patrón reproductivo y la distribución espacial de *P. planipes* están fuertemente influenciados por procesos oceanográficos como la surgencia costera. Basado en los antecedentes obtenidos en este estudio, se sugiere considerar estos aspectos para el futuro manejo sostenible de *P. planipes* en el país.

LISTA DE CUADROS

Capítulo I

Página

Cuadro 1. Promedio de la temperatura y salinidad del fondo marino durante el periodo de estudio (febrero 2007 a marzo del 2008). Proporción de machos y hembras por mes; asterisco indica diferencias significativas ($P < 0.05$; χ^2 test) desde la relación 1 : 1 TMF, temperatura promedio del fondo marino; TMS, temperatura media superficial del mar en la zona de bahía Culebra (Golfo de Papagayo)31

Cuadro 2. Presencia (+) y ausencia (-) de *Pleuroncodes planipes* en estaciones espacialmente similares a lo largo de la zona de estudio. La biomasa (kg/km^2) del langostino Colorado *Pleuroncodes planipes* fue clasificada de acuerdo con las siguientes categorías:“-“= ausencia total, “+”= ≤ 1.0 kg, “++”= desde 1.1 kg a 10.0 kg, y “+++”= > 10.0 kg32

Capítulo II

Cuadro 1. Análisis de regresión entre la longitud del propodio mayor (LP) y la longitud del caparazón (LC) de *Pleuroncodes planipes* del Pacífico de Costa Rica. En todos los casos la relación fue significativa ($p < 0.01$). El nivel alométrico está referido al ajuste de cada categoría al modelo de crecimiento isométrico (0), negativo (-) y positivo (+)64

Cuadro 2 Hembras ovígeras de *Pleuroncodes planipes* del Pacífico de Costa Rica. Ecuación alométrica para la estimación de la producción de huevos; R = coeficiente de correlación, R^2 = coeficiente de determinación, N = número de hembras analizadas, LC = longitud del caparazón, NH = número de huevos, LT = longitud total, PH = peso húmedo; * significancia estadística ($p < 0,05$)65

Cuadro 3. Rango y promedio del volumen del huevo (VH) a lo largo del desarrollo embrionario en *Pleuroncodes planipes* de Costa Rica. N: Número de individuos por estado de desarrollo embrionario, I→III: incremento de volumen durante la embriogénesis. La letra indica diferencias estadísticas significativas entre el volumen del huevo en los diferentes estados del desarrollo (test Tukey, $P < 0.05$)66

Cuadro 4. Rango de talla (mm), número y diámetro máximo promedio (mm) de los huevos producidos por algunos langostinos del género *Munida* y *Pleuroncodes*67

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I	Página
Figura 1. Distribución de las estaciones de muestreo para la campaña mensual y latitudinal de colectas de <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica (febrero del 2007 a enero del 2008)	33
Figura 2. Tamaño promedio de la longitud del caparazón (\pm desviación estándar) y porcentaje de individuos considerados juveniles o $\leq 20.0\text{mm LC}$ (Boyd 1967, Longhurst 1968) en el langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> durante el periodo de estudio (febrero 2007 a enero 2008)	34
Figura 3. Distribución de frecuencia-talla de <i>Pleuroncodes planipes</i> durante el periodo de estudio. Los meses mostrados corresponden a aquellos donde el número de individuos colectados fue mayor a 100	35
Figure 4. Peso húmedo promedio individual de los machos y hembras a través del periodo de estudio en el langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> en el Pacífico de Costa Rica	36
Figura 5. Variación mensual del porcentaje de hembras ovígeras en <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. También se muestra la variación mensual de la temperatura superficial mínima registrada en una zona próxima a la surgencia costera ubicada en el Golfo de Papagayo, norte de Costa Rica	37
Figura 6. Distribución espacial de las hembras ovígeras en <i>Pleuroncodes planipes</i> durante los monitoreos mensuales (febrero del 2007 – enero del 2008). También se muestra el estado de desarrollo de los embriones en las hembras grávidas encontradas cada mes..	38
Figura 7. Variación mensual de hembras con embriones en diferentes estados del desarrollo (ED-I, ED-II, ED-III) en <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica	39
Figura 8. Orientación espacial de la población de <i>Pleuroncodes planipes</i> en el Pacífico de Costa Rica durante época lluviosa (agosto 2008) y seca (mayo 2009). En ambos casos la dirección de las poblaciones fue nor-oeste siguiendo la línea de la costa. Las isolíneas representan valores de biomasa (kg/km^2)	40
Figura 9. Variogramas teóricos para la biomasa del langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> durante dos campañas oceanográficas realizadas a los largo de la costa del Pacífico de Costa Rica	41

Figura 10. Estimación de la distribución espacial de la biomasa (kg/km^2) en <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo del Pacífico de Costa Rica durante la época lluviosa (agosto 2008) y seca (mayo 2009). La escala de la izquierda es proporcional al valor de biomasa estimado por kriging	42
Figura 11. Distribución latitudinal de la talla promedio, tamaño máximo y mínimo de <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica	43
Figura 12. Distribución latitudinal de la proporción sexual en <i>Pleuroncodes planipes</i> a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. Machos (m) y hembras (h)	44
Figure 13. Comparación entre los periodos reproductivos de las dos especies del género <i>Pleuroncodes</i> en el Pacífico americano. Los datos de <i>P. monodon</i> (Chile) provienen del estudio reportado por Palma y Arana (1997) y la información sobre el periodo reproductivo de <i>P. planipes</i> corresponden al estudio actual realizado en Costa Rica	45

Capítulo II

Figura. 1. Distribución geográfica de los puntos de muestreo a lo largo del Pacífico de Costa Rica.	68
Figura 2. Distribución de frecuencia por clase de talla en la población de machos (a) y hembras (b) de <i>Pleuroncodes planipes</i> en la costa del Pacífico de Costa Rica. La gráfica del recuadro superior muestra la relación entre la longitud del propodio mayor (LP) versus la longitud del caparazón (LC) en ambos sexos. La flecha indica la talla en la cual los juveniles pasan a adultos	69.
Figura 3. Madurez fisiológica para las hembras ovígeras en <i>Pleuroncodes planipes</i> en la costa del Pacífico de Costa Rica. La línea segmentada muestra la talla en la cual el 50% de las hembras alcanzan la madurez fisiológica. El número indica la talla de mínima madurez sexual fisiológica	70
Figura 4 Relación entre la longitud del caparazón (LC) y número de huevos (NH) de hembras ovígeras en <i>Pleuroncodes planipes</i> de Costa Rica	71
Figura 5. Curva para el aporte teórico de crías por rango de tallas en el langostino colorado <i>Pleuroncodes planipes</i> de la costa Pacífico de Costa Rica. El recuadro representa el rango de talla en el cual se concentra el aporte del 90% de las crías producidas en un evento reproductivo en toda la población	72

CAPÍTULO I

PERIODICIDAD REPRODUCTIVA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL LANGOSTINO COLORADO *PLEURONCODES PLANIPES* (DECAPODA: ANOMURA: GALATHEIDAE) EN EL PACÍFICO DE COSTA RICA

RESUMEN La determinación del patrón de agregación espacial en decápodos marinos, es un factor clave en el manejo sustentable de especies consideradas recurso pesquero. En Centroamérica, el langostino colorado *Pleuroncodes planipes*, es un componente importante de la fauna de aguas profundas del Pacífico. Su distribución vertical está delimitada por una serie de procesos biológicos (migraciones ontogenéticas) y ambientales (surgencia) que regulan su rango de dispersión. A pesar de su importancia, la información acerca del patrón reproductivo y distribución espacial es escasa o inexistente a lo largo de su rango de distribución geográfica. En este estudio se analizaron estos aspectos en el langostino colorado del Pacífico costarricense. El patrón de agregación se evaluó basado en dos hipótesis: (i) las hembras ovígeras están presentes durante todo el año; (ii) la población está espacialmente estructurada. Para probarlo se realizaron muestreos mensuales (febrero 2007 a enero 2008) entre 150 a 350 metros de profundidad y dos cruceros que abarcaron toda la costa del Pacífico del país (agosto 2008 y mayo 2009). Los resultados indicaron que las hembras grávidas están presentes de forma estacional (noviembre a marzo), en una pequeña área geográfica (~9°-10° N). Aparentemente este patrón reproductivo estaría asociado a la disminución de la temperatura superficial del mar producto de los eventos de afloramiento costero estacional del Golfo de Papagayo. Asimismo, el tamaño corporal siguió cierta tendencia de incremento latitudinal. Los resultados obtenidos sugieren que el patrón reproductivo y la distribución espacial de *P. planipes* están fuertemente influenciados por procesos oceanográficos como la surgencia costera. Esta información constituye la primera contribución antes del desarrollo de una pesquería sostenible en el langostino colorado de Costa Rica

PALABRAS CLAVES Distribución espacial, periodicidad reproductiva, surgencia costera, *Pleuroncodes planipes*, Costa Rica

ABSTRACT Information about spatial distribution pattern plays an important role in the sustainable management of decapod populations, especially in commercially exploited species. The red squat lobster, *Pleuroncodes planipes*, is an important resource of the deepwater fishing in the Pacific coast of Central America. Vertical distribution of *P. planipes* is limited by various biological (ontogenetic migrations) and environmental processes (upwelling), which influence the distributional range of the species. Despite of their importance, information about reproductive patterns and spatial distribution of *P. planipes* along the Pacific coast is scarce or often absent. Here we analyzed these aspects in a population of red squat lobsters from Pacific Costa Rica. The spatial distribution was evaluated considering two hypotheses: (i) ovigerous females can be encountered year-round, (ii) spatial distribution of the population is geographically structured. During one year (february 2007 to january 2008), we collected monthly samples between 150m to 350m of depth. Moreover, we analyzed material obtained during two oceanographic campaigns (august 2008 and may 2009) covering the entire Pacific coast of Costa Rica. Ovigerous females were present only from November to March, and were encountered in a small geographic area (~9°-10° N). Apparently, this reproductive pattern may be associated with a decrease of surface temperatures of the sea during upwelling episodes of Papagayo Gulf. Spatial distribution of body size showed a latitudinal tendency. The results obtained suggest that reproductive patterns and spatial distribution of *P. planipes* in Costa Rica are strongly influenced by oceanographic processes such as seasonal upwelling. Information reported herein, is the first step do before developing of a sustainable fishery based on red squat lobster of Costa Rica.

KEY WORDS Spatial distribution, reproductive periodicity, coastal upwelling, *Pleuroncodes planipes*, Costa Rica

INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad del ambiente físico genera importantes procesos biológicos y ecológicos que influyen sobre el patrón de distribución espacial de las poblaciones marinas. Durante la última década, los estudios sobre esta materia (e.g. Dunning *et al.* 1995, Hanski y Simberloff 1997, Roa y Tapia 2000) han permitido alcanzar una visión más completa sobre

la dinámica de las poblaciones naturales, su distribución espacial y la relación que existe con el ambiente donde se desarrollan. Esto ha permitido que actualmente muchos investigadores abandonen la idea que los organismos ocupan el espacio geográfico en forma uniforme o al azar, lo cual ha servido para demostrar como la distribución de algunas especies obedece a un patrón agregado o en parches (e.g. Roa y Tapia 1998, 2000, Quiroz *et al* 2005, Emparanza 2007).

La integración de la información espacial y poblacional en modelos demográficos de evaluación biológica, ha posibilitado un gran avance en la conservación de los recursos (Quinn *et al.* 1998). Recientemente algunos investigadores han desarrollado modelos poblacionales holísticos que integran las características biológicas y ecológicas de una especie (Fournier *et al.* 1998, Pope *et al.* 2001). Sin embargo, a pesar de los logros alcanzados, el conocimiento sobre la dinámica espacial en la mayor parte de las poblaciones marinas sigue siendo limitado, especialmente en aquellas especies que habitan aguas profundas.

En Centroamérica y América del Norte, la pesca de aguas profundas tiene uno de sus principales recursos en el langostino colorado *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 (Galatheididae) (Longhurst 1967, Kato 1974, Auriolles-Gamboa 1992, Olivares *et al.* 2005, Hernández-Llamas *et al.* 2006). La distribución vertical de esta especie está limitada por una serie de procesos biológicos (migraciones ontogenéticas: Boyd 1967, Robinson y Gómez-Gutiérrez 1998, Robinson *et al.* 2004) y ambientales (surgencia: Auriolles-Gamboa 1992, Auriolles-Gamboa y Pérez-Flores 1997, Robinson *et al.* 2004) los cuales influyen sobre su rango de dispersión geográfico. Algunos estudios realizados en Baja California (México), indican que las poblaciones naturales del langostino colorado tienden a segregarse en zonas próximas a afloramientos costeros donde el alimento es mucho más abundante (Smith *et al.* 1975, Auriolles-Gamboa 1992, Gómez & Sánchez 1997, Gómez *et al.* 2000). No obstante, el efecto que tienen estos eventos oceanográficos sobre la distribución espacio-temporal y periodicidad reproductiva de esta especie es actualmente desconocida.

En Costa Rica, *P. planipes* es un componente importante de la fauna presente sobre la plataforma continental (Wehrtmann y Echeverría-Sáenz 2007). A pesar de su abundancia, actualmente no existe ningún tipo de estudio sobre el patrón de distribución

espacial o la dinámica poblacional de esta especie y su relación con eventos oceanográficos en el país. Como ya se evidenció en párrafos anteriores, la distribución vertical de *P. planipes* guarda relación con eventos de surgencia costera, lo que sugiere que los episodios de afloramiento estacional que ocurren en el Golfo de Papagayo ($\sim 10^{\circ}40'N - 85^{\circ}41'O$, norte de Costa Rica, Bianchi 1991, Gross 1993), podrían ejercer alguna influencia sobre el ciclo de vida del langostino colorado en Costa Rica. Por ello, la periodicidad reproductiva y distribución espacial del langostino colorado en Costa Rica fueron evaluadas basadas en las siguientes hipótesis: (i) las hembras ovígeras se encuentran presentes durante todo el año; (ii) la distribución espacial no se encuentra estructurada latitudinalmente. Para probar estas hipótesis se analizó la periodicidad reproductiva y distribución espacial del langostino colorado y su relación con la surgencia costera estacional en el Pacífico de Costa Rica. La información colectada fue utilizada para sugerir una estrategia de explotación pesquera basada en un criterio biológico de manejo sustentable.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Entre febrero del 2007 y enero del 2008 se realizaron monitoreos mensuales en la costa del Pacífico de Costa Rica para conocer la dinámica poblacional y reproductiva de *Pleuroncodes planipes* en el Pacífico de Costa Rica (Fig. 1). Igualmente fueron realizados dos cruceros oceanográficos (I: agosto 2008, época lluviosa; II: mayo 2009, época seca) los cuales abarcaron más del 90% del rango latitudinal que posee Costa Rica en la zona del Pacífico. Durante estos cruceros se colectaron especímenes del langostino colorado entre los $8^{\circ}13'N$ a $10^{\circ}37'N$ a diferentes profundidades (80 a 350 m, ver Fig. 1). Estas expediciones formaron parte del proyecto regional PUEDES (Programa Universidad Empresa para el Desarrollo Sostenible) y fueron realizadas para conocer la distribución espacial de los componentes de la población (e.g. machos, hembras no reproductivas, hembras ovígeras) a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica.

Los lances mensuales (monitoreo) y los lances estacionales (latitudinal) tuvieron una duración de 20 minutos y fueron realizados con redes de arrastre de fondo con abertura teórica de malla de 2.2 pulgadas ($\sim 5.5\text{cm}$) a bordo de los buques arrastreros P.A.M. Onuva

y Sultana pertenecientes a la empresa Rainbow Jewels S.A. Puntarenas. De cada lance positivo se procedió a colectar una muestra representativa para análisis poblacional (~20k), y en el caso de encontrarse hembras ovígeras, estos ejemplares fueron almacenados independientemente para su posterior análisis. Adicionalmente, se realizaron perfiles desde superficie a fondo para la determinación de la temperatura, salinidad y profundidad (sonda SEABIRD CTD-SBE 19PLUS) y así caracterizar el hábitat del langostino colorado. También se contó con información sobre la temperatura superficial del mar en la zona del Golfo de Papagayo la cual fue proporcionada por el Programa de Monitoreo de Bahía Culebra a cargo del Dr. Jorge Cortés (CIMAR-UCR) para documentar el afloramiento de aguas frías producto de la surgencia costera en el Golfo de Papagayo. Finalmente todas las muestras fueron transportadas al laboratorio de la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP) perteneciente al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad de Costa Rica, San José, donde fueron congeladas (-10° C) hasta su análisis.

Dinámica poblacional

Los especímenes colectados fueron sexados usando como criterio la presencia de pleópodos (machos: 1er y 2do par, hembras: 2do al 5to par) y la posición de los gonoporos (machos: coxa 5to par de patas, hembras: coxa tercer par de patas). Luego en cada ejemplar se realizaron las siguientes mediciones morfométricas (± 0.1 mm): longitud total (LT: desde el margen orbital hasta la región posterior del telson), longitud del caparazón (LC: desde el margen orbital a la región posterior del caparazón), longitud del propodio en el quelípodo mayor (LP), y peso húmedo (PH; ± 0.1 g). Adicionalmente se midió en las hembras el ancho del quinto somito abdominal (AS) y se observó la presencia de setas en los pleópodos. La LC fue considerada como variable independiente, y el ajuste de cada regresión fue analizado por el método de mínimos cuadrados (Sokal & Rohlf 1981). Todas estas mediciones fueron realizadas para conocer la estructura poblacional y composición de tallas, información relevante para el análisis de la dinámica poblacional en cualquier población natural (Bahamonde *et al.* 2004).

Cada individuo fue agrupado en una de las siguientes categorías: (1) MA: macho, (2) HSH: hembra sin huevos, y (3) HO: hembra ovígera. Debido a que en esta especie las

larvas, juveniles y adultos jóvenes son planctónicos (Boyd 1967), los juveniles no se encontraron frecuentemente en el material recolectado con las redes de arrastre utilizadas en este estudio. Los ejemplares de cada categoría se agruparon en clases de tamaño de 1mm (LC); con esta información se confeccionaron histogramas de frecuencia los cuales fueron utilizados en la descripción de la dinámica poblacional y reproductiva de la especie.

La proporción sexual fue analizada mensualmente, verificando las posibles diferencias entre el número de machos y hembras (test χ^2 , $p < 0,05$; Sokal & Rohlf 1981), con la finalidad de estimar alteraciones en la composición poblacional durante el proceso reproductivo. La periodicidad reproductiva fue determinada basada en el porcentaje de hembras ovígeras en relación al total de hembras colectadas cada mes. El periodo reproductivo fue definido como el mes donde más del 25% de todas las hembras colectadas portaron huevos (ver Hernández y Wehrtmann 2007). El estado de desarrollo (ED) fue determinado de acuerdo al criterio propuesto por Wehrtmann (1990), el cual se basa en la forma del huevo, y el desarrollo del abdomen y ojos en el embrión.

Mapeo espacial

La geoestadística es una técnica enfocada al modelamiento espacial de un conjunto de datos. A diferencia de la estadística clásica que ignora la estructura espacial (autocorrelación espacial), la geoestadística no evita la autocorrelación espacial incorporando la heterogeneidad del ambiente en sus análisis (Journel y Huijbregts 1978, Isaaks y Srivastava 1989, Rossi *et al.* 1992, Petitgas 1996). La población es analizada como un proceso estocástico (variables aleatorias e independientes) en el espacio incorporando la autocorrelación de los datos. Los datos colectados son considerados como parte de este proceso por lo cual son utilizados en la estimación. El análisis geoestadístico se compone de dos pasos principales. Primero, en el análisis estructural la correlación espacial entre las observaciones es modelada usando una medida de continuidad espacial, como el variograma. Segundo, el modelo generado es usado para interpolar valores sobre una grilla regular usando un algoritmo conocido como “kriging”. La capacidad del kriging de interpolar sobre localidades no observadas permite mapear el proceso estocástico, lo que equivale a obtener una visión más completa del proceso, sobre una región o todo el hábitat cubierto por las observaciones lo que en pesquerías corresponde a una evaluación directa (Roa & Tapia 2000). Esta técnica ha sido empleada exitosamente para el mapeo de

densidades de poblaciones bentónicas (Pelletier y Parma 1994, Maravelias *et al.* 1996) y/o para estimar biomasa o abundancia en una determinada área (Simard *et al.* 1992, Maynou *et al.* 1998). En este estudio, el análisis geoestadístico fue aplicado a la abundancia absoluta o biomasa y tamaño corporal con el fin de identificar algún tipo de agregación espacial o inferir algún patrón de dispersión dentro del área de estudio.

Estimación de biomasa y estructura poblacional

La distribución de la abundancia y biomasa se estimó por análisis variográfico usando el software Surfer (9.2) para todas las estaciones, definidas por latitud y longitud (espacio bidimensional) y que también consideró un análisis anisotrópico. El supuesto de segundo orden de estacionaridad fue cumplido, es decir, la covarianza entre dos estaciones adyacentes dependió solamente del intervalo de muestreo. En este sentido, el gráfico de la biomasa (kg/km²) y la densidad (individuos/km²) del langostino colorado por arrastre versus la distancia no mostró una tendencia lineal a lo largo de las componentes geográficas.

Debido a que la latitud y longitud no son un sistema cartesiano, la posición geográfica de las estaciones fue transformada a distancia basada en sistema métrico (Universal Transverse Mercator). Se utilizó un intervalo uniforme de 100m para el análisis variográfico, el cual constituye la mínima distancia entre dos estaciones consecutivas.

Se estimó un semivariograma experimental no direccional $\gamma(h)$ por agrupamiento de pares de observaciones, usando el estimador de Matheron (1965):

$$\gamma(h) = \frac{\sum_{i=1}^{N_h} \{Z(x_i+h) - Z(x_i)\}^2}{2N(h)}$$

Donde:

$Z(x_i)$ = valor de la variable en la estación x_i

$Z(x_i + h)$ = otro valor de abundancia separada de x_i por la distancia h (m)

$N(h)$ = N° de pares de observaciones

Los datos fueron transformados a la raíz cuadrada, debido a que no presentaron distribución normal. Para los propósitos de mapeo y proveer los estimados de abundancia en la escala aritmética original se re-transformaron a las expresiones originales.

Se ajustó varios modelos teóricos (Esférico, Exponencial, Gaussiano, Lineal) para el semivariograma experimental. Finalmente el modelo elegido para el semivariograma experimental fue el esférico (Cressie 1993) el cual ha sido el modelo frecuentemente usado en ciencias marinas (Roa y Tapia 2000, Bahamonde *et al.* 2004, Ortíz *et al.* 2006). El modelo que mejor representó la estructura espacial fue elegido de acuerdo a los siguientes criterios: (1) nugget o efecto pepita que corresponde a una varianza espacial residual no resuelta por el alcance resolutivo del muestreo (Petitgas 1993), (2) rango, que se define como la distancia a la cual cesa la densidad para ser autocorrelacionada, y (3) sill o umbral, que define el nivel asintótico de la semivarianza (ver Roa y Tapia 2000).

El kriging de puntos se utilizó para mapear la densidad del langostino colorado sobre una grilla de interpolación que cubrió toda el área del muestreo a lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica (~5700 Km²). Todo este proceso se realizó considerando la información obtenida durante las dos campañas oceanográficas o el equivalente a 27 celdas distribuidas a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica.

La densidad esperada $Z(X_0)$ entre las estaciones se estimó usando $Z(X_i)$ observando valores en la vecindad que los rodea, como sigue (Matheron, 1965):

$$Z(x_0) = \sum_i^n \lambda_i Z(x_i)$$

Donde λ_i es el vector densidad observado que minimiza el error de predicción.

El modelo elegido en el análisis del variograma y la interpolación kriging se evaluaron a través del mejor ajuste de los estimadores (Roa y Tapia 2000). Por último, las densidades observadas y estimadas se graficaron y ajustaron mediante una regresión lineal ($O = \alpha + \beta E$). La biomasa de *P. planipes*, se estimó por kriging en bloques (Matheron, 1965) dentro del polígono sobre el cual fue mapeada la especie analizada. La densidad promedio estimada se hizo en áreas discretas de 2007m por 2053m sobre los ejes latitudinales y longitudinales respectivamente. La abundancia global estimada se obtuvo a través de la suma de las biomásas estimada por interpolación de kriging a través del área total. La desviación estándar fue obtenida siguiendo el mismo procedimiento.

Determinación de variables poblacionales

En este estudio, el análisis geoestadístico fue aplicado a: (I) abundancia absoluta o biomasa, (II) tamaño máximo corporal, (III) proporción sexual, y (IV) proporción de hembras

ovígeras. Este análisis permitió identificar algún tipo de agregación espacial o inferir algún patrón de dispersión dentro del área de estudio.

Para el cálculo de la abundancia o biomasa se utilizó el método de área de barrido (Bahamonde *et al.* 2004, Quiroz *et al.* 2006). Este método supone que la abundancia (Ab, medida por el número de individuos) o biomasa (B) es una función lineal de la densidad poblacional (D, medida en peso o en número de individuos por unidad de área), para un área global de distribución del recurso (A) y donde se asume que el coeficiente de proporcionalidad es igual al de capturabilidad (q) (Ricker 1975). Esta relación tiene la siguiente fórmula:

$$B \cong AD \quad (1)$$

Donde el área de barrido es el producto de la abertura de la red (APA, apertura de punta de alas) y la distancia recorrida (DR, en unidades de distancia):

$$AB \cong APA \times DR \quad (2)$$

La distancia recorrida (DR) se calculó a partir de la posición geográfica de cada lance de pesca, corregida por Mercator (Quiroz *et al.* 2006).

$$DR = d - 60 * \sqrt{\left\{ (X_i - X_j)^2 + (Y_i - Y_j)^2 * \cos \left[\frac{\left(\frac{X_i + X_j}{2} \right) * \pi}{180} \right] \right\}^2} \quad (3)$$

Donde X_i y X_j son la latitud inicial y final del lance, Y_i e Y_j corresponden a la longitud inicial y final del lance.

El tamaño máximo corporal fue estimado como el percentil 95 de la distribución de frecuencia-talla, una medida menos proclive al sesgo que la obtenida por la talla mayor. La proporción sexual fue estimada como el número de hembras dividido por el número de machos. Las diferencias desde la razón 1:1 fueron analizadas estadísticamente usando el test exacto de χ^2 (Sokal & Rohlf 1981). La proporción de hembras ovígeras fue estimada como el número de hembras portando huevos dividido por el número total hembras.

RESULTADOS

Condiciones ambientales

La temperatura y salinidad del hábitat donde se colectó *P. planipes*, se mantuvo sin cambios importantes a lo largo del periodo de estudio. El rango de la temperatura de fondo fluctuó desde 11.4°C (marzo) a 13.2°C (mayo) siendo su valor promedio anual $12.6 \pm 0.81^\circ\text{C}$ (Cuadro 1). Por su parte, la salinidad de fondo fue muy estable con un promedio de 34.8 ± 0.09 ups, presentando una escasa variabilidad intra-mensual y anual (Cuadro 1). La temperatura y la salinidad fueron levemente mayores durante el periodo considerado como época lluviosa (mayo a noviembre: 12.6°C y 34.9ups, respectivamente) que en época seca (diciembre a abril: 12.3°C y 34.8ups). El análisis mensual de la temperatura superficial del mar en los sitios de muestreo, principalmente en la zona del Pacífico central, mostró una caída importante de la temperatura ($\sim 1^\circ\text{C}$) desde octubre hasta enero, a partir del cual la temperatura retomó un valor de entre 28.2 a 29.8°C durante el resto del año.

Dinámica poblacional y reproductiva

Durante el monitoreo mensual fueron analizados un total de 3,455 individuos, de los cuales 2,367 correspondieron a machos (69%) y 1,088 a hembras (31%). Este desbalance se reflejó en la proporción sexual mensual siendo los machos ampliamente más numerosos que las hembras durante la mayor parte de los meses (Cuadro 1). Los cambios en la proporción sexual se correlacionaron negativamente con el incremento de la salinidad (Pearson, $r_s = -0.61$, $P < 0.05$), pero no tuvieron relación con la temperatura del mar en el fondo (Pearson, $r_s = -0.31$, $P > 0.05$).

La talla promedio mensual fluctuó desde 26.2mm CL (julio 2007) a 30.5mm LC (agosto 2008) (Fig. 2). El ingreso mensual de individuos que midieron menos de 20mm LC (número total de individuos $< 20\text{mm LC} = 13$), se mantuvo por debajo del 2% excepto en agosto donde este valor fue de 10% (Fig. 2). La estructura de talla mensual fue unimodal durante todo el periodo de estudio y la mayor parte de los individuos ($\sim 70\%$) estuvieron agrupados entre los 25 a 31mm LC (Fig. 3). Los machos alcanzaron un tamaño promedio significativamente mayor que las hembras (machos: $28.2 \pm 2.21\text{mm LC}$, hembras: $26.2 \pm 1.78\text{mm LC}$, t-test: $F = 1.53$, $P < 0.01$), lo cual también ocurrió en el rango registrado para cada sexo (machos: 16.0 a 40.2mm LC, hembras: 16.3 a 37.9mm LC). El promedio

mensual del peso mostró un comportamiento similar en ambos sexos a lo largo del año (Fig. 4). Los meses donde se presentaron picos en el peso promedio mensual fueron marzo-abril y septiembre.

Hembras ovígeras de *P. planipes* fueron encontradas exclusivamente durante el periodo comprendido entre noviembre y marzo (Fig. 5). Revisiones exhaustivas realizadas en el momento de las capturas permitieron establecer la ausencia total de hembras ovígeras durante el periodo comprendido entre abril y septiembre. Esto fue posteriormente ratificado cuando se analizaron las muestras procedentes de los cruceros realizados a lo largo de toda la costa de Costa Rica (agosto 2008, mayo 2009), durante los cuales fue encontrada solo una hembra ovígera. El porcentaje de hembras ovígeras mensual estuvo correlacionado significativamente con la fluctuación mensual de la temperatura registrada en la zona del Golfo de Papagayo, bahía Culebra (Pearson: $r_s = -0.59$, $P < 0.05$; Fig. 5). La aparición de hembras ovígeras coincidió con la disminución de la temperatura superficial del mar, provocada por los eventos de surgencia estacional que ocurren entre diciembre y abril (datos proporcionados por el Programa de Monitoreo de Bahía Culebra). La ubicación espacial de las hembras grávidas estuvo remitida a una estrecha zona del Pacífico Central, aproximadamente a 63km del Golfo de Papagayo y en una zona cercana a la boca del Golfo de Nicoya (Fig. 6).

Al comienzo del periodo reproductivo (noviembre-diciembre) todas las hembras ovígeras colectadas (22.7 a 29.0mm LC) portaron embriones en estado inicial del desarrollo (ED-I = 100%, Fig. 7). A partir de enero, el porcentaje de hembras ovígeras con masas de huevos en estados más avanzados comenzó a aumentar progresivamente hasta febrero y marzo donde el 100% de las hembras portaron embriones en estado final del desarrollo (Fig. 7).

Distribución espacial y abundancia

El patrón de agregación espacial de *P. planipes* reveló la formación de tres grupos poblacionales principales cuyo posicionamiento espacial fue: (1) Pacífico sur, (2) Pacífico central, y (3) Pacífico norte (Cuadro 2). Este patrón se mantuvo relativamente estable a través de las dos campañas oceanográficas (agosto 2008 y mayo 2009). Durante el crucero realizado en época lluviosa (agosto 2008) y seca (mayo 2009), la orientación espacial de la

población fue en dirección nor-oeste siguiendo el mismo patrón de orientación de la línea de costa (Fig. 8).

Los resultados del variograma indicaron que la población total en *P. planipes* se encuentra espacialmente estructurada. La construcción del variograma omnidireccional permitió determinar que la mayor variabilidad de los datos se encontró a lo largo de un eje latitudinal (sur-norte). Los variogramas experimentales permitieron generar dos variogramas teóricos para ambas campañas oceanográficas (lluviosa y seca) con lo cual se explicó adecuadamente la distribución espacial de la biomasa en el langostino colorado de Costa Rica (Fig. 9).

La distribución de la biomasa mostró una alta variabilidad temporal (época lluviosa y seca) y espacial ($8^{\circ}13'$ - $10^{\circ}37'N$) (Fig. 10). Durante época seca, la biomasa alcanzó un valor promedio de 16.0 kg/km^2 (0.1 a 60 kg/km^2), mientras que en época lluviosa este valor fue notoriamente superior registrando un promedio de 713 kg/km^2 (0.1 a 5028 kg/km^2). Durante este último periodo la abundancia total para la zona de estudio y la abundancia global que involucró toda el área de la modelación, se estimó en un valor de $831\ 146$ individuos por un área de 348 km^2 , y de $1\ 034\ 567$ individuos por un área de 559 km^2 , respectivamente. La distribución espacial de la biomasa durante ambas épocas fue discontinua. En algunas zonas, *P. planipes* estuvo completamente ausente durante las dos campañas oceanográficas, mientras en otras zonas de la costa, esta especie registró un valor de biomasa superior a 10 kg/km^2 (ver Cuadro 2). Sin embargo los datos señalan que los individuos fueron encontrados principalmente entre los 250 a 350 metros de profundidad (47 ind/m^2).

El tamaño promedio de los individuos en ambos sexos se correlacionó significativamente con la latitud (Pearson, machos: $R_s = 0.53$, $P < 0.05$; hembras: $R_s = 0.55$, $P < 0.05$) (Fig. 11). Los individuos tendieron a ser más grandes hacia el norte y contrario a esta tendencia, los individuos más pequeños se encontraron en las estaciones localizadas más hacia el sur (Fig. 11). Un patrón similar fue observado en la proporción sexual de la población, manteniéndose una relación muy cercana a 1:1 en la zona del Pacífico sur lo cual varió a favor de los machos con el incremento de la latitud (Fig. 12). Durante las dos campañas oceanográficas realizadas a lo largo de toda la costa de Costa Rica (agosto 2008

y mayo 2009) fue detectada sólo una hembra ovígera en todos los individuos colectados ($n = 2,667$). Este hecho fue confirmado primeramente a bordo de las embarcaciones, especialmente en aquellos lances donde la captura fue superior a 2ton donde se hizo especial énfasis en revisar grandes cantidades de langostinos para verificar la presencia/ausencia de hembras ovadas.

DISCUSIÓN

Variación océano-climática de la costa del Pacífico de Costa Rica

La costa del Pacífico de Costa Rica ($\sim 7^{\circ}59'N$ a $11^{\circ}00'N$) está influenciada por una serie de procesos océano-climáticos que generan cambios importantes en las poblaciones marinas (Chacón y Fernández 1985, Bianchi 1991). Durante el periodo comprendido entre diciembre y abril, el ingreso por el noreste de los vientos alisios genera importantes periodos de surgencia costera estacional en la zona del Golfo de Papagayo ($\sim 10^{\circ}40'N$ - $85^{\circ}41'O$, norte de Costa Rica), disminuyendo el valor de la temperatura superficial del mar (Gross 1993). Durante el resto del año, la surgencia estacional desaparece pero las lluvias se hacen más intensas generando la descarga de grandes cantidades de nutrientes a través de los ríos (Guard 1986). Este patrón oceanográfico de carácter estacional afecta considerablemente la composición y abundancia planctónica (Bernarsky & Morales 2004), con un impacto hasta el momento desconocido sobre la distribución y el ciclo de vida de otros invertebrados marinos. Sumado a estos antecedentes, la información reportada por Cronin *et al.* (2002) indica la existencia de un gradiente térmico latitudinal asociado a la costa del Pacífico de Costa Rica lo cual tampoco ha sido considerado en los estudios de distribución espacial realizados en la región.

Demografía poblacional y ciclo de vida de *P. planipes* en Costa Rica

El langostino colorado es una de las pocas especies de decápodos que puede alternar cada fase de su ciclo de vida con periodos de natación pelágica (Boyd 1967, Longhurst 1968). Sin embargo, la información sobre el periodo y la frecuencia con que cada grupo de edad alterna la fase pelágica y bentónica es bastante confusa. Por ejemplo, se dice que durante su primer año de su vida (larva, juvenil y adulto joven), los individuos forman parte del micronecton marino (Boyd 1967, Longhurst 1968, Auriolles-Gamboa 1992, Auriolles-

Gamboa *et al.* 2003), aunque también pueden alternar esta fase pelágica con periodos de vida bentónica hasta los dos años de vida (~17 a 20 mm LC; Boyd 1967). Después de esta edad, los individuos considerados como adultos, pasan la mayor parte del tiempo en el bentos marino (Longhurst 1966, Boyd 1967), sin embargo se presume que también pueden realizar periodos de natación pelágica (ver Longhurst 1966). Al alcanzar los tres años (~32 mm LC) los adultos definitivamente se quedan entre los 200 a 500 metros de profundidad (Boyd 1967, Aurióles-Gamboa 1992). Los resultados obtenidos en este estudio señalan una ausencia de la fase pelágica para todos los individuos colectados. Durante todo el periodo de estudio, y durante las dos campañas oceanográficas no fue observada ninguna migración vertical de las poblaciones bentónicas. Observaciones realizadas durante la noche, periodo en el que las migraciones verticales hacia la superficie son mucho más frecuentes (Longhurst 1966, Boyd 1967), permiten afirmar que este tipo de desplazamientos no ocurrió en ninguno de los sitios visitados durante el periodo de estudio. De acuerdo a los resultados del presente estudio, el comportamiento presentado por la población del langostino colorado en Costa Rica, difiere completamente del señalado para la misma especie en la costa de México (Longhurst 1966, 1968, Boyd 1967, Aurióles-Gamboa 1992, Aurióles-Gamboa *et al.* 1994) y El Salvador (A. Olivares, com. pers.). Una hipótesis que explique esta diferencia, podría ser que los puntos de muestreo de la población de *P. planipes* en Costa Rica no coinciden con el área geográfica ocupada por la fase pelágica de dicha especie. Según Boyd (1967), *P. planipes* realiza migraciones pelágicas principalmente en la parte oceánica sur de Baja California (Boyd 1967). La población de Costa Rica se encuentra en el límite sur de dispersión de la especie, lo cual podría hacer cambiar el patrón de comportamiento del langostino colorado debido a diferencias en la condición del hábitat (e.g. temperatura, salinidad, etc). La información reportada en algunos cangrejos braquiuros sobre las diferencias latitudinales en el comportamiento parental de las hembras (*Cancer setosus*; Brante *et al.* 2003) y en la defensa de las madrigueras (*Chasmagnathus granulatus*; Bas *et al.* 2005) apoya esta hipótesis.

Algunas investigaciones basadas en la presencia de zoeas en el plancton marino, sugieren que la reproducción de *P. planipes* ocurre desde febrero a marzo (Longhurst 1968, Longhurst y Seibert 1971, Gómez-Gutiérrez y Sanchez-Ortíz 1997). Algo similar fue

reportado por Boyd y Johnson (1963) quienes en un estudio de laboratorio demostraron que el langostino colorado se reproduce desde diciembre a marzo. Por su parte Rodríguez-Jaramillo *et al.* (1995), analizaron histológicamente las gónadas de un grupo de hembras colectadas en septiembre, concluyendo que probablemente el periodo reproductivo de *P. planipes* se extienda desde septiembre a febrero-marzo. Sin embargo, es apropiado considerar que hasta este estudio, nunca antes se había evaluado mensual y espacialmente de forma directa la periodicidad reproductiva del langostino colorado en el ambiente natural. En este sentido, los resultados de este trabajo permiten confirmar las aproximaciones realizadas por otros autores con base en estudios puntuales y establecer que la población de *P. planipes* en Costa Rica se reproduce estacionalmente en un periodo que se extiende desde noviembre hasta marzo (Fig. 5). No obstante, es probable que este periodo comience en octubre, mes en el cual no fue posible obtener muestras.

Un tipo de reproducción estacional también fue reportada en el langostino colorado de Chile, *P. monodon*, la otra especie perteneciente al mismo género que se distribuye en el Pacífico de Sudamérica (Hendrickx y Harvey 1999). Según Palma y Arana (1997), este langostino presenta un patrón de reproducción estacional que se extiende desde mayo hasta octubre, aunque a diferencia de nuestros resultados, en Chile es posible encontrar durante todo el año cierto porcentaje de hembras con huevos. A pesar que el periodo de portación de huevos reportado para *P. monodon* de Chile (mayo a octubre, Palma y Arana *op cit.*) no coincide con los datos obtenidos en nuestro estudio (noviembre a marzo), ambos eventos reproductivos se relacionan estrechamente con la disminución de la temperatura superficial del mar. En Chile la temperatura superficial del mar disminuye considerablemente durante los meses de invierno (di Castri y Hajek 1976), justo durante el periodo cuando *P. monodon* se reproduce. En Costa Rica la época del año cuando aparecen las hembras ovígeras de *P. planipes* coincidió con la disminución de la temperatura superficial del mar (noviembre a abril) producto de la surgencia costera (Programa de Monitoreo de Bahía Culebra). Estos antecedentes podrían sugerir un pasado evolutivo común entre ambas especies, donde queda como muestra de ello una reproducción estrechamente ligada con la disminución de la temperatura o con la mayor disponibilidad de alimento durante eventos de surgencia que enfrían las aguas superficiales. Aún cuando estas especies se encuentran distribuidas en

zonas geográficamente distantes, los eventos reproductivos de una comienzan justo cuando los de la otra terminan (Fig. 13).

El inicio del periodo de portación de huevos en el langostino colorado de Costa Rica, fue un proceso sincrónico que involucró primeramente a una cohorte de hembras de entre 22.7 y 29.0mm LC (según datos de talla-edad reportados por: Longhurst 1966, Boyd 1967, Longhurst 1968, Auriolles-Gamboa 1992, Auriolles-Gamboa *et al.* 2003). Estas fueron las primeras hembras ovígeras observadas durante el año (noviembre), y su rango de talla coincidió con lo reportado por Rodríguez-Jaramillo *et al.* (1995) para hembras con ovocitos en estado I de la costa de México (21 a 32mm LC). Posteriormente en enero, el proceso se tornó asincrónico y un segundo grupo de hembras ovígeras de 25.1 a 27.9mm LC, comenzó a incubar sus embriones. Según varios autores (Boyd y Johnson 1963, Boyd 1967, Auriolles-Gamboa 1992), *P. planipes* busca aguas frías para reproducirse ($< 20^{\circ} \text{C}$), por lo cual el desfase observado en el inicio del periodo de portación de ambos grupos, podría estar asociada a alguna diferencia local en el valor de la temperatura. Es probable que las aguas más cercanas al Golfo de Papagayo, en este caso donde fueron colectadas las hembras de noviembre (ver Fig. 6), se enfríen primero que aquellas aguas donde fueron colectadas el resto de las hembras ovígeras. Gradientes similares en el ritmo reproductivo asociados a la temperatura, han sido reportados en muchas especies de invertebrados marinos (ver Sastry 1983).

Los datos de talla-edad reportados por diversos autores (Longhurst 1966, Boyd 1967, Longhurst 1968) permiten estimar que la edad de las hembras ovígeras en Costa Rica estaría entre los 2 a 3 años. Esto sugiere que la renovación de las poblaciones naturales en el país depende fuertemente del porcentaje de supervivencia de estas cohortes durante las primeras etapas de su vida y del posterior éxito reproductivo que estos individuos obtengan en estado adulto. La información publicada para *P. monodon* muestra una estructura similar, con tres cohortes ubicadas entre los 20 y 40 mm LC, dos de las cuales tienen mayor participación en los eventos reproductivos de esta especie (Roa y Tapia 1998). En el caso de Costa Rica, las hembras entre 21 y 30mm LC pertenecientes a una cohorte son las que estarían mayormente involucradas con la renovación natural de la población.

La relativa estabilidad de la temperatura en aguas profundas favorece una reproducción de tipo continua (Orton 1920). Aunque algunos estudios realizados en la zona

batial y abisal han demostrado que varios taxa no siguen el esquema de Orton (equinodermos: Schoener 1968; isópodos: George y Menzies 1967, 1968; cumáceos: Bishop y Shalla 1994; decápodos: Hartnoll y Rice 1985), el patrón comúnmente reportado para aguas profundas sigue siendo del tipo continuo (Tyler 1986). Los resultados de este estudio confirman que tanto la temperatura como la salinidad se mantuvieron relativamente estables a lo largo del año en el fondo marino donde ocurre *P. planipes*. El análisis temporal de ambas variables mostró una escasa variación de no más de 1.8° C y 0.3 ups a lo largo del periodo de estudio (ver Cuadro 1). Esto confirma la propuesta de Orton (1920) respecto a la estabilidad de estos ambientes, pero no explica el carácter estacional de la reproducción en el langostino colorado de Costa Rica. Sin embargo como se mencionó anteriormente, *P. planipes* es una de las pocas especies bentónicas que puede realizar migraciones verticales (Longhurst 1966, Boyd 1967), por lo tanto su ciclo de vida no solo está influenciado por el ambiente donde vive habitualmente, sino también por la condición física del hábitat transitorio que visita durante su fase pelágica, principalmente la temperatura superficial del mar (Boyd y Johnson 1963, Boyd 1967, Auriolles-Gamboa 1992). Aparentemente gran parte de los eventos más importantes del ciclo de vida en *P. planipes* (periodo de portación, desarrollo de las larvas), estarían conectados con los episodios de afloramiento costero que ocurren en la zona norte de Costa Rica y con la consecuente variación de la temperatura superficial del mar.

La duración del desarrollo embrionario reportada para otros galateidos americanos es de 90 a 120 días (*P. monodon*: Palma y Arana 1997, *Munida subrugosa*: Tapella *et al.* 2002:). Aunque se desconoce actualmente la duración del desarrollo embrionario en *P. planipes*, los datos obtenidos durante este estudio indican que gran parte de las hembras comenzaron a incubar sus embriones durante noviembre (94%). Posteriormente las primeras hembras con embriones en estadio-III aparecen en enero lo que sugiere que el desarrollo embrionario en el langostino colorado (dependiendo de la temperatura) podría demorar aproximadamente 60 días. Sin embargo, si se considera el mes donde no se obtuvieron muestras (octubre), el periodo de portación de los embriones podría durar más de 60 días. Por otro lado, la literatura no menciona el número de veces que *P. planipes* puede reproducirse durante una estación reproductiva. No obstante nuestros datos sugieren

que durante su fase bentónica, la posibilidad que un individuo se reproduzca dos veces durante un mismo evento reproductivo es bastante remota.

Efecto de la surgencia costera sobre la periodicidad reproductiva y distribución espacial

Los resultados reportados en este estudio proporcionan claras evidencias que demuestran como la reproducción y distribución espacial del langostino colorado están influenciadas por el patrón oceanográfico de la región. La concordancia entre el momento que aparecen las hembras ovígeras y la disminución de la temperatura superficial del mar (ver Fig. 5), junto con la distribución espacial de las tallas a lo largo de la costa de Costa Rica (Fig. 11), constituyen una señal de la estrecha relación entre estos aspectos del ciclo de vida en *P. planipes* y los eventos estacionales de afloramiento costero que ocurren en el Golfo de Papagayo, norte de Costa Rica (diciembre a abril, ver Chacón y Fernández 1985, Bianchi, 1991, Gross 1993).

Los ecosistemas de surgencia costera se caracterizan por ser altamente productivos (e.g., Summerhayes *et al.* 1995, Vásquez *et al.* 1998, Camus y Andrade 1999, Thiel *et al.* 2007). Esto favorece a las especies filtradoras que basan principalmente su dieta en células del fitoplancton, especialmente abundantes en este tipo de ambientes. Debido a su capacidad de alternar entre hábitats pelágicos y bentónicos (Boyd 1967), *P. planipes* puede pastorear de forma activa sobre el plancton marino convirtiéndose en uno de los consumidores herbívoros más importantes en los ecosistemas de surgencia costera de California (Longhurst *et al.* 1967, Smith *et al.* 1975). La información sobre la distribución vertical del langostino colorado en Costa Rica, no nos permite corroborar la importancia que poseen los afloramientos costeros como zona de alimentación para los adultos. El mapeo realizado (Fig. 6), sugiere la influencia que ejerce la zona de surgencia del Golfo de Papagayo sobre el patrón de distribución espacial de las hembras ovígeras. Los datos obtenidos muestran que la mayor parte de las hembras comienzan a incubar los embriones en una zona próxima al afloramiento del Golfo de Papagayo y que con el tiempo aparentemente se desplazan hacia la boca del Golfo de Nicoya donde liberan sus larvas. Esta estrategia podría estar relacionada con tres aspectos fundamentales: (i) durante el inicio del periodo de incubación, las hembras se mantienen en zonas cercanas a afloramientos costeros donde el alimento es más abundante, obteniéndolo a través de esporádicas migraciones verticales

(Rodríguez-Jaramillo *et al.* 1995), (ii) una vez grávidas, es importante para las hembras desplazarse hacia otros ambientes donde el transporte Ekman no traslade a las larvas hacia zonas oceánicas en las cuales el reclutamiento sea menos probable (Gaines & Roughgarden 1985, Roughgarden *et al.* 1988, Farrell *et al.* 1991, Alexander & Roughgarden 1996), y (iii) las zonas de surgencia costera son ambientes altamente dinámicos donde la depredación y competencia son factores que pueden reducir la supervivencia de las larvas (Broitman *et al.* 2001), por lo tanto las hembras se trasladan a la boca del Golfo de Nicoya hacia aguas más tranquilas para evitar que sus larvas ingresen a este tipo de ambientes. Estos aspectos son fundamentales en la estrategia desarrollada por las hembras ovígeras de *P. planipes* para asegurar un desarrollo adecuado y un futuro reclutamiento de su descendencia. Con base en los resultados obtenidos en el presente estudio, se postula que la incubación de los embriones ocurriría en una pequeña área geográfica del país ($\sim 9^{\circ}30'$ a $9^{\circ}60'$ N) y que la ubicación espacial de las hembras está ligada al estado de desarrollo de los embriones. Sin embargo esto se debe considerar con mucha precaución nuestros alcances, debido a que no sabemos lo que ocurre exactamente con la distribución espacial de las hembras ovígeras durante la época de afloramiento (diciembre a abril) debido a que los cruceros latitudinales fueron realizados en agosto y mayo.

Algunos estudios realizados en la costa de México sugieren que durante el mes de septiembre, los langostinos comienzan a almacenar energía para la reproducción (Aurioles-Gamboa y Pérez-Flores 1997, Aurioles-Gamboa *et al.* 2004). Aunque esta propuesta se basa en una serie de colectas puntuales (marzo y septiembre), los resultados corroboran que durante septiembre las hembras experimentaron un incremento en el peso del 17% respecto al mes anterior (Fig. 4). Este incremento podría ser el resultado de una alimentación eminentemente bentónica, ya que gran parte de la dieta del langostino colorado ($\sim 60\%$) se basa en el consumo de material orgánico particulado del bentos (Aurioles-Gamboa y Pérez-Flores 1997). Sin embargo, el incremento detectado entre febrero y abril fue mucho mayor que en septiembre (Fig. 4) lo cual sugiere otro origen para el alza manifestada durante este periodo. Según este mismo estudio, los langostinos aumentan considerablemente su peso durante su fase pelágica (diciembre a abril) producto de una alimentación rica en microalgas. Esto podría explicar el incremento en el peso promedio detectado en Costa

Rica durante los meses de febrero a abril, periodo que coincide con el desarrollo del afloramiento estacional de Papagayo (Gross 1993). Por lo tanto, es posible que la variación anual del peso individual esté ligado a dos de los eventos océano-climático más característicos de Costa Rica: (1) surgencia costera estacional del Golfo de Papagayo, y (2) descarga de grandes cantidades de nutrientes durante época lluviosa (Bednarsky y Morales-Ramírez 2004).

Algunos estudios ofrecen diferentes perspectivas sobre la variación de los rasgos poblacionales y los factores que determinan su forma. Por ejemplo en varias especies de decápodos el tamaño máximo individual parece aumentar hacia altas latitudes (Hernández y Palma 2003), lo cual apoya las predicciones que indican a la temperatura como el principal factor regulador del tamaño de los individuos (Atkinson y Sibly 1997, Angilleta y Dunham 2003, Rivadeneira *et al.* 2010). En el presente estudio, el tamaño de los individuos mostró una clara tendencia latitudinal: los individuos más pequeños fueron encontrados en el sur, mientras que los más grandes estuvieron asociados a la zona norte de Costa Rica (Fig. 11). Esta tendencia podría ser explicada por dos hipótesis: (i) la existencia de un área de crianza en alguna zona a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica; (ii) la disminución observada en la talla se asocia a un gradiente térmico-latitudinal que genera diferencias en la tasa de crecimiento de los individuos. Los datos sobre presencia de juveniles no son suficientes para señalar que existe un área específica de crianza en alguna zona de la costa, tal y como ha sido señalado en *P. monodon* para la costa de Chile (Roa *et al.* 1995). Sin embargo la distribución espacial de la talla (Fig. 10, 11) permite señalar que la población se encuentra estructurada latitudinalmente, por lo tanto la probabilidad que existan áreas de reclutamiento es bastante alta. Por otro lado, los datos de temperatura superficial del mar se encuentran sesgados (por motivos logísticos) a una franja que se extiende desde el Pacífico central (9°28'N) hacia el norte (10°37'N) en ambas campañas oceanográficas, lo que impide tener la seguridad de la existencia de un gradiente térmico-latitudinal a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica, tal como sugiere Cronin *et al.* (2002).

Costa Rica se ubica en la zona de convergencia intertropical (siglas en inglés: ITCZ), la cual se encuentra fuertemente influenciada por una serie de características oceanográficas: “domo térmico de Costa Rica” (~9°N - 90°O; Fiedler 2002), “vientos en chorro” que provocan afloramientos estacionales en el Golfo de Papagayo (McCreary *et al.*

1989, Chelton *et al.* 2000a, b) y la “corriente costera de Costa Rica” (Fiedler 1992). Esta última corriente se abre (~10° N; frente a Sámara) en dos ramas costeras; una con dirección nor-oeste y otra con dirección sur-oeste (ver Fiedler 2002, Xie *et al.* 2005). Este último aspecto oceanográfico podría explicar la presencia de individuos más pequeños en la zona sur y el clino latitudinal observado en el tamaño corporal (Fig. 11). Luego de eclosionar las larvas en la zona del Golfo de Nicoya, probablemente son transportadas por la corriente en dirección sur donde reclutan una vez transcurrida la fase pelágica (2 años = ~17 a 20 mm LC; Boyd 1967). Posteriormente los individuos a medida que van aumentando de edad comenzarían un desplazamiento bentónico en dirección norte donde las hembras grávidas incuban sus embriones en la zona cercana al Golfo de Nicoya (Fig. 6). Sin embargo se requieren de otros antecedentes para validar este argumento.

El patrón geográfico de la abundancia puede ser tamaño-dependiente (Wenner 1972) o diferir entre sexos produciendo un gradiente latitudinal en la proporción sexual (Defeo y Cardoso 2002). La proporción sexual estuvo cerca de la relación 1:1 en la zona sur de Costa Rica aunque los machos tendieron siempre a ser más abundantes con el incremento de la latitud (Fig. 12). En los crustáceos es común encontrar una desviación del valor esperado en la proporción de machos y hembras (Wenner 1972). Por ejemplo la pulga de playas de arena *Emerita brasiliensis* (Hippidae) muestra un incremento latitudinal similar al observado en *P. planipes* respecto a la proporción de machos (Defeo y Cardoso 2002). Sin embargo, para Costa Rica es la primera vez que se reporta el efecto de la latitud sobre algunos rasgos poblacionales en especies marinas.

Consideraciones pesqueras

El langostino colorado es considerado un recurso de relativa importancia pesquera en algunas zonas del Pacífico Central y Norte de América (Longhurst 1967, Kato 1974, Aurióles-Gamboa 1992, Gómez-Gutiérrez & Sánchez-Ortiz 1997, Olivares *et al.* 2005). En Costa Rica, esta especie es un componente importante de la fauna presente en la plataforma continental, donde es extraído de forma incidental en la pesquería de aguas profundas del camarón *Heterocarpus vicarius* Faxon (Wehrtmann & Echeverría-Sáenz 2007). Si bien en Costa Rica esta especie no se explota en forma comercial (Wehrtmann & Nielsen-Muñoz 2009), su presencia puede llegar a representar un 70% del total de las capturas en un

arrastre (Wehrtmann & Echeverría-Sáenz 2007), lo cual lo convierte en un recurso potencial, tal y como ocurre en las cercanías de El Salvador (Olivares *et al.* 2005).

Los antecedentes reportados en este estudio proporcionan una plataforma de conocimiento biológico adecuado para el futuro manejo sostenible de esta especie en el país. La información obtenida sobre la periodicidad reproductiva, distribución espacial de las hembras ovígeras y de la población en general permiten sugerir cuatro medidas para evitar el colapso de este recurso: (1) una veda estricta desde noviembre a marzo en la zona comprendida entre los 9°30' a 9°60'N que involucre todo el mar territorial de Costa Rica en esta franja, (2) extracción permitida en los caladeros centro y norte del país exceptuando los meses y zona de veda sugeridos anteriormente, (3) la intensificación de estudios sobre la distribución espacial de juveniles entre los 8°0' a 8°50' N para evaluar la existencia de un área de crianza en esta zona, y (4) implementación de un programa de monitoreo para poder detectar a tiempo cambios en la biomasa y la estructura de la población de *P. planipes*. Con estas medidas, se protegerá a las hembras ovígeras, y se apoyará la extracción sostenible del recurso.

AGRADECIMIENTOS

El autor de este documento agradece a la empresa Rainbow Jewels S.A., Puntarenas, por toda la colaboración prestada durante el desarrollo de este proyecto. Asimismo se hace extensivo este agradecimiento a los capitanes de las embarcaciones ONUVA y SULTANA, Rigo y Esteban, así como a sus respectivas tripulaciones quienes colaboraron con su experiencia y conocimiento a la obtención de las muestras durante el desarrollo de este estudio. También se agradece el apoyo logístico y técnico prestado por todo el personal de la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP-CIMAR-UCR) especialmente en la persona de Jaime Nivia y Fresia Villalobos quienes colaboraron durante la colección de los langostinos a bordo de las embarcaciones. Un especial agradecimiento a mi profesor tutor el Dr. Ingo Wehrtmann, quién me prestó todo el apoyo necesario durante el desarrollo de mi trabajo de tesis y durante el tiempo que estuve residiendo en Costa Rica. El presente estudio fue parcialmente financiada por la empresa Ristic A.G., Oberferrieden, Alemania, y la Universidad de Costa Rica a través de los proyectos de investigación N° 111-A4-508 y N° 001 (PUEDES Carcinofauna).

REFERENCIAS

- Alexander, S.E. & J. Roughgarden. 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. *Ecol. Monogr.* 66: 259–275.
- Angilletta, M.J. & A.E. Dunham. 2003. The temperature–size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *Amer. Nat.* 162: 332–342.
- Atkinson, D. & R.M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends Ecol. Evol.* 12: 235–239.
- Aurioles-Gamboa, D. 1992. Inshore-offshore movements of pelagic red crabs *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific coast of Baja California Sur, México. *Crustaceana* 62: 71-84.
- Aurioles-Gamboa, D. & R. Pérez-Flores. 1997. Seasonal and bathymetric changes in feeding habits of the benthic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific coast of Baja California Sur, México. *Crustaceana* 70: 272-287.
- Aurioles-Gamboa, D., M.I. Castro-González & R. Pérez-Flores. 1994 Annual mass strandings of pelagic red crabs, *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Anomura: Galatheidae), in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Fish. Bull.* 92: 464-470.
- Aurioles-Gamboa, D., A. Marín & S. Aguíñiga. 2003. Assimilation of pelagic crabs, *Pleuroncodes planipes*, by western gulls, *Larus occidentalis*. *California Fish and Game* 89: 146-151.
- Aurioles-Gamboa, D., M.I. Castro-González, F. Perez-Gil & J.L. Silencio-Barita. 2004. Quality differences in feeding areas of the red crab, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, as reflected from their lipid, fatty acids, and astaxanthin composition. *Crustaceana* 77: 163-176
- Bahamonde, R., B. Leiva, C. Canales, M.A. Barbieri, J. Cortés, J. Quiroz, P. Arana, A. Guerrero, M. Ahumada, T. Melo, D. Queirolo, C. Hurtado, P. Galvez & E. Molina. 2004. Evaluación directa del langostino Colorado y langostino Amarillo entre la II y VIII regiones, año 2003. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso. 325pp.

- Bianchi, G. 1991. Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 121-140
- Bishop, J.D.D. & S.H. Shalla. 1994. Discrete seasonal reproduction in an abyssal peracarid crustacean. *Deep Sea Res.* 41: 1789-1800
- Bernarsky, M. & A. Morales. 2004. Composition, abundance and distribution of macrozooplankton in Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Pacific coast of Costa Rica and its value bioindicator of pollution. *Rev. Biol. Trop.* 52: 96-105.
- Blackburn L. 1969. Conditions related to upwelling which determine distribution of tropical tunas of Western Baja California. *U.S. Fish. Wildlife Serv. Fish. Bull.* 68: 147-176.
- Blackburn, M. & R.E. Thorne. 1974. Composition, biomass and distribution of pelagic-nekton in a coastal upwelling area off Baja California, Mexico. *Tethys* 6: 281-290.
- Boyd, C.M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crabs, *Pleuroncodes planipes*. *Pacific Sci.* 21: 394-410.
- Boyd, C.M. & M.W. Johnson. 1963. Variations in the larval stages of a decapod crustacean, *Pleuroncodes planipes*, Stimpson (Galatheidae). *Biol. Bull. (Woods Hole)* 124: 142-152.
- Broitman, B.R., S.A. Navarrete, F. Smith & S.D. Gaines. 2001. Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 21-34.
- Camus, P.A. & Y.N. Andrade. 1999. Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 389-410.
- Chacón, E., & W. Fernández. 1985. Temporal and spatial rainfall variability in the mountain region of the Reventazón River basin, Costa Rica. *J. Climate.* 5: 175-188.
- Chelton, D.B., M.H. Freilich & S.K. Esbensen. 2000a. Satellite observations of the wind jets off the Pacific coast of Central America. Part I: case studies and statistical characteristics. *Monthly Weather Review* 128, 1993–2018.
- Chelton, D.B., M.H. Freilich & S.K. Esbensen. 2000b. Satellite observations of the wind jets off the Pacific coast of Central America. Part II: regional relationships and dynamical considerations. *Monthly Weather Review* 128, 2019–2043.

- Cressie N.A.C. 1993. Statistics for spatial data. John Wiley & Sons, New Cork.
- Cronin, M.F., N. Bond, C. Fairall, J. Hare, M.J. McPhaden & R.A. Weller. 2002. Enhanced oceanic and atmospheric monitoring underway in eastern Pacific. EOS, Transactions 83 (19), 205, 210–211.
- Defeo, O. & R.S. Cardoso. 2002. Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. Mar. Ecol. Progr. Ser. 239: 169–179.
- di Castri, E. & E. Hajek. 1976. Bio-climatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile. 119 pp.
- Dunning J.B., D.J. Stewart, B.J. Danielson, B.R. Noon, T.L. Root, R.H. Lamberson & E.E. Stevens. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. Ecol. Appl. 5: 3-11
- Empananza, E. 2007. Patterns of distribution of dominant porcelain crabs (Decapoda: Porcellanidae) under boulders in the intertidal of northern Chile. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 87: 523–531.
- Farrell, T.M., D. Bracher & J. Roughgarden. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. Limnol. Oceanogr. 36:279–288.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA Technical Report NMFS 109, 65pp.
- Fiedler, P.C. 2002. The annual cycle y biological effects of the Costa Rica Dome, Deep Sea Res. I. 49:321-338.
- Fournier, D., J. Hampton & J. Sibert. 1998. MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 2105-2116.
- Gaines, S.D. & J. Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 3707–3711.
- George, R.Y. & R.J. Menzies. 1967. Indication of cyclic reproductive activity in abyssal organisms. Nature 215:878-880.
- George, R.Y. & R.J. Menzies. 1968. Further evidence for seasonal breeding cycles in the deep-sea. Nature 220:80-81

- Gilman, S.E. 2006. The northern geographic range limit of the intertidal limpet *Collisella scabra*: a test of performance, recruitment, and temperature hypotheses. *Ecography* 29: 709–720.
- Gómez-Gutiérrez, J. & O. Sánchez-Ortíz. 1997. Larval drift and population structure of *Pleuroncodes planipes* (Simpson) (Crustacea, Galatheidae) off the southwest coast off Baja California, México. *Bull. Mar. Sci.* 61: 305–326.
- Gómez, J., E. Domínguez, C. Robinson & V. Arenas. 2000. Hydroacoustical evidence of autumn inshore residence of the pelagic red crab *Pleuroncodes planipes* at Punta Eugenia, Baja California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 208: 283-291
- Gross, M.G. 1993. *Oceanography: A view of Earth*. Prentice Hall, Englewood Cliffs. 446pp.
- Guard, C.P. 1986. Local and regional influences on the meteorology of Central America. Forecaster Memo (AWS/FM-86/002), Air Weather Service September, 1-23pp.
- Hanski I.A. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. p 5-26. *In*: Hanski I.A. & M.E. Gilpin (eds) *Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego,
- Hartnoll R.G. & A.L. Rice. 1985. Further studies on the biology of the deep-sea spider crab *Dorhynchus thomsoni*: instar sequence and the annual cycle. p 231-241. *In*: Gibbs, P.E. (ed) *Proc 19th Eur Mar Biol Symp.* Cambridge Univ Press,
- Hendrickx, M.E. & A.W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. *Belg. J. Zool.* 129: 363-389.
- Hernández, P. & S. Palma. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Invest. Mar. (Valparaíso)* 31: 35–46.
- Hernández, P. & I.S. Wehrtmann. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Rev. Biol. Trop.* 55: 141-152
- Hernández-Llamas, A., E.F. Balart, G. Ponce-Díaz & R. Civera-Cerecedo. 2006. Feasibility of a new fishery in Baja California, Mexico, based on the red crab *Pleuroncodes planipes*: preliminary economic evaluation and risk assessment. *Aquat. Living Resour.* 19: 173-179.

- Isaaks, E.H. & R.M. Srivastava. 1989. An introduction to applied geostatistics. Oxford University Press, New York.
- Journel, A.G. & C.J. Huilbregts. 1978. Mining geostatistics. Academic Press, London.
- Kato S., 1974. Development of the pelagic red crab (Galatheidae, *Pleuroncodes planipes*) fishery in the eastern Pacific Ocean. Mar. Fish. Rev. 36: 1-9.
- Longhurst, A. 1966. The pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Galatheidae) in the California Current. CalCOFI' Rep. 11: 142-154.
- Longhurst, A. 1967. The biology of mass occurrences of galatheid crustaceans and their utilization as a fisheries resource. Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns. FAO, Fish. Rep., 57: 95-110.
- Longhurst, A. 1968. Distribution of the larvae of *Pleuroncodes planipes* in the California Current. Limnol. Oceanogr. 13: 143-155.
- Longhurst, A. & D.L. Siebert. 1971. Breeding in an oceanic population of *Pleuroncodes planipes* (Crustacea, Galatheidae). Pacific Sci. 25: 426-428.
- Longhurst, A., C.J. Lorenzen & W.H. Thomas. 1967. The role of pelagic red crabs in the grazing of phytoplankton off Baja California. Ecology 48: 190-200.
- McCreary, J.P., H.S. Lee, & D.B. Enfield. 1989. The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with application to circulations in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo. J. Mar. Res. 47: 81-109.
- Maravelias, C.D., D.G. Reid, E.J. Simmonds & J. Haralabous. 1996. Spatial analysis and mapping of acoustic survey data in the presence of high local variability: geostatistical application to North Sea herring (*Clupea harengus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 1497-1505
- Maynou, F.X., F. Sarda & G. Conan. 1998. Assessment of the spatial structure and biomass evaluation of *Nephrops norvegicus* (L.) populations in the northwestern Mediterranean by geostatistics. ICES J. Mar. Sci. 55: 102-120.
- Olivares, A., J. Cárdenas & L. Orellana. 2005. Informe Interno. Programa de monitoreo Pesquería de "langostino" *Pleuroncodes planipes* en la costa salvadoreña, Unidad de Investigación y Desarrollo. Prestomar Pesquera del Sur. 66pp.
- Orton, J.H. 1920. Sea temperatures, breeding and distributions of marine animals. J. Mar. Biol. Assoc. UK, 12: 339-366.

- Palma, S. & P. Arana. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile. Invest. Mar. 25: 203-221.
- Pelletier, D. & A. Parma. 1994. Spatial distribution of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*): an application of geostatistics to longline survey data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1506-1518
- Petitgas, P. 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data. p 113-142. In: B.A. Megrey & E. Moksness (eds), Computers in fisheries research. Chapman & Hall, London,
- Pope J., P. Large & T. Jakobsen. 2001. Revisiting the influences of parent stock, temperature, and predation on the recruitment of the Northeast Arctic cod stock, 1930-1990. J. Mar. Sci. 58: 967-972.
- Quinn, T.J, C.T. Turnbull & C. Fu. 1998. A Length-Based Population Model for hard-to-age invertebrate populations. In Fishery Stock Assessment Models. F. Funk, T.J. Quinn II, J. Heifetz, J.N. Ianelli, J.E. Powers, J.F. Schweigert, P.J. Sullivan & C.I. Zhang (eds). Alaska Sea Grant Report 98-01, University of Alaska Fairbanks, p. 531-556.
- Quiroz, J.C., C. Montenegro, P. Baéz, F. Espíndola, C. Canales, H. Reyes, O. Magnere, O. Yáñez, J. Tapia, R. Bahamonde, G. Arriagada & P. Gálvez. 2006. Dinámica y Estructura Poblacional del Langostino Colorado III y IV regiones. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso. 340pp.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 191: 1-382.
- Rivadeneira, M.M., P. Hernández, J.A. Baeza, S. Boltaña, M. Cifuentes, C. Correa, A. Cuevas, E. del Valle, I. Hinojosa, N. Ulrich, N. Valdivia, N. Vásquez, A. Zander & M. Thiel. 2010. Testing the abundant-centre hypothesis using intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: linking abundance and life-history variation. J. Biogeogr. 37: 486-408.
- Roa R. & F. Tapia. 1998. Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 167: 185-196.

- Roa R. & F. Tapia. 2000. Cohorts in space: geostatistical mapping of the age structure of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* population off central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 196: 239-251.
- Roa, R., V.A. Gallardo, B. Ernst, M. Baltazar, J.I. Cañete & S. Enríquez-Brionnes. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 47-54.
- Robinson, C. & J. Gómez-Gutiérrez. 1998. The red crab bloom of the west coast of Baja California, México. *J. Plankton Res.* 20: 2009-2016.
- Robinson, C.J., V. Anislado & A. López. 2004. The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. *Deep-Sea Res. II* 51: 753-766.
- Rodríguez-Jaramillo, M.C., V. Serrano-Padilla & D. Aurióles-Gamboa. 1995. La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. In Aurióles-Gamboa, D. & E.F. Balart (eds) Capítulo 6. Biología reproductiva de la langostilla en la costa occidental de Baja California Sur. 93-107pp.
- Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel & E.H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol. Monogr.* 62: 277-314.
- Roughgarden, J., S.D. Gaines & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460–1466.
- Schoener, A. 1968. Evidence for reproductive periodicity in the deep-sea. *Ecology* 49: 81-87.
- Simard, Y., P. Legendre, G. Lavoie & D. Marcotte. 1992. Mapping, estimating biomass, and optimizing sampling programs for spatially autocorrelated data: case study of the northern shrimp (*Pandalus borealis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 32-45
- Smith, K., G. Harrison, G. Rowe, & C. Clifford. 1975. Respiration and chemical composition of *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Galatheidae): energetic significance in an upwelling system. *J. Fish. Res. Bd Canada* 32: 1607–1612.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1981. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* Freeman, New York. 859 pp.
- Summerhayes, C.P., K.C. Emeis, M.V. Angel, R.L. Smith, & B. Zeitzchel. 1995. *Upwelling in the ocean. Modern Process and Ancient Records.* Wiley, UK, 418 pp.

- Tapella, F., G.A. Lovrich, M. C. Romero & S. Thatje. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 82: 589-595.
- Thiel M., E. Macaya, E. Acuña, W. Arntz, H. Bastias, K. Brokordt, P. Camus, J.C. Castilla, L. Castro, M. Cortés, C. Dumont, R. Escribano, M. Fernandez, J. Gajardo, C. Gaymer, I. Gomez, A. González, H. Gonzalez, P. Haye, J.E. Illanes, J.L. Iriarte, D. Lancellotti, G. Luna-Jorquera, C. Luxoro, P. Manríquez, V. Marín, P. Muñoz, S.A. Navarrete, E. Pérez, E. Poulin, J. Sellanes, H. Sepúlveda, W. Stotz, F. Tala, A. Thomas, C. Vargas, J. Vásquez & A. Vega. 2007. The Humboldt Current System of northern and central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 45: 195–344.
- Tyler, P.A. 1986. Studies of a benthic time-series: reproductive biology of benthic invertebrates in the Rockall Trough. *Proc. R. Soc. Edinb.* 88: 175-190.
- Vásquez, J.A., P.A. Camus & F.P. Ojeda. 1998. Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 479-499.
- Wehrtmann, I.S. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Rev. Biol. Trop.* 38: 327–329.
- Wehrtmann, I.S. & S. Echeverría-Sáenz. 2007. Crustacean fauna (Stomatopoda, Decapoda) associated with *Heterocarpus vicarius* (Decapoda, Pandalidae) along the Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 55: 133-141.
- Wehrtmann, I.S. & V. Nielsen-Muñoz. 2009. The deepwater fishery along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 543-554.
- Wenner, A.M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *Amer. Nat.* 106: 321–350.
- Xie S.P., H. Xu, W.S. Kessler & M. Nonaka. 2005. Air-Sea Interaction over the Eastern Pacific Warm Pool: Gap Winds, Thermocline Dome, and Atmospheric Convection. *J. Climate.* 18(1): 5-18.
- Zacherl, D., S.D. Gaines & S.I. Lonhart. 2003. The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *J. Biogeogr.* 30: 913–924.

Cuadro 1. Promedio de la temperatura y salinidad del fondo marino durante el periodo de estudio (febrero 2007 a marzo del 2008). Proporción de machos y hembras por mes; asterisco indica diferencias significativas ($P < 0.05$; χ^2 test) desde la relación 1 : 1 TMF, temperatura promedio del fondo marino; TMS, temperatura media superficial del mar en la zona de bahía Culebra (Golfo de Papagayo).

Mes	TFM (°C)	Salinidad (ups)	Proporción sexual (M:H)	χ^2	TSM (°C)
Febrero	12.4 ± 0.03	34.8 ± 0.01	33:52	4.2*	27.4 ± 1.75
Marzo	11.4 ± 0.11	34.6 ± 0.54	506:53	367.1*	25.8 ± 2.42
Abril	13.1 ± 0.05	34.9 ± 0.03	107:10	80.4*	28.1 ± 1.54
Mayo	13.2 ± 0.30	34.9 ± 0.02	2:9	4.5*	28.8 ± 1.06
Junio	12.6 ± 0.23	34.8 ± 0.02	369:290	9.5*	27.4 ± 0.97
Julio	13.1 ± 0.01	34.9 ± 0.02	185:217	2.5	28.2 ± 1.04
Agosto	11.8 ± 0.02	34.8 ± 0.03	4:6	0.4	28.7 ± 0.97
Septiembre	11.8 ± 0.02	34.8 ± 0.01	391:109	159.0*	28.1 ± 0.75
Octubre	---	---	---	---	27.7 ± 0.90
Noviembre	13.0 ± 0.02	34.9 ± 0.03	532:180	174.0*	24.7 ± 1.83
Diciembre	12.6 ± 0.08	34.8 ± 0.01	119:60	19.4*	25.8 ± 1.25
Enero	11.9 ± 0.06	34.8 ± 0.10	119:102	1.3	25.6 ± 1.81
Total	12.6 ± 0.81	34.8 ± 0.09	2367:1088	473.5*	27.2 ± 1.35

* diferencias estadísticamente significativas desde la relación 1:1

Cuadro 2. Presencia (+) y ausencia (-) de *Pleuroncodes planipes* en estaciones espacialmente similares a lo largo de la zona de estudio. La biomasa (kg/km²) del langostino Colorado *Pleuroncodes planipes* fue clasificada de acuerdo con las siguientes categorías:“-“= ausencia total, “+”= ≤ 1.0 kg, “++”= desde 1.1 kg a 10.0 kg, y “+++”= > 10.0 kg.

Crucero agosto 2008 (época lluviosa)			Crucero mayo 2009 (época seca)		
Estación (°N)	Profundidad (m)	Biomasa	Estación (°N)	Profundidad (m)	Biomasa
8°13'30"	347	++	8°13'02"	293	+++
8°18'46"	256	+	8°18'34"	247	++
8°20'60"	155	-	8°21'11"	155	-
8°21'58"	256	-	8°22'04"	238	-
8°23'31"	347	-	8°23'52"	302	+
8°24'11"	256	-	8°24'08"	238	-
8°27'00"	155	-	8°27'17"	146	-
8°30'54"	256	-	8°30'49"	247	+++
8°35'07"	347	+++	8°48'35"	256	+++
8°48'51"	256	-	8°49'50"	183	-
8°49'58"	183	-	9°15'38"	260	+++
9°14'29"	155	-	9°19'05"	165	-
9°15'26"	274	+++	9°25'43"	329	-
9°23'47"	347	+++	9°28'39"	219	-
9°28'11"	256	++	9°28'52"	347	+++
9°28'50"	347	+++	9°29'55"	256	-
9°29'39"	256	+	9°30'50"	347	++
9°33'56"	155	-	9°32'41"	247	-
9°37'45"	165	-	9°33'35"	161	-
9°41'42"	256	+	9°36'27"	146	-
9°44'30"	247	+	9°41'20"	247	-
9°54'25"	165	-	9°43'50"	219	-
10°05'56"	256	+++	9°54'53"	146	-
10°10'60"	183	-	10°04'60"	247	+
10°13'21"	256	+++	10°09'40"	192	-
10°36'58"	183	+++	10°12'11"	247	+
10°37'25"	155	+	10°36'14"	146	+++
--	--	--	10°37'29"	146	+++

Figura 1. Distribución de las estaciones de muestreo para la campaña mensual y latitudinal de colectas de *Pleuroncodes planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica (febrero del 2007 a enero del 2008).

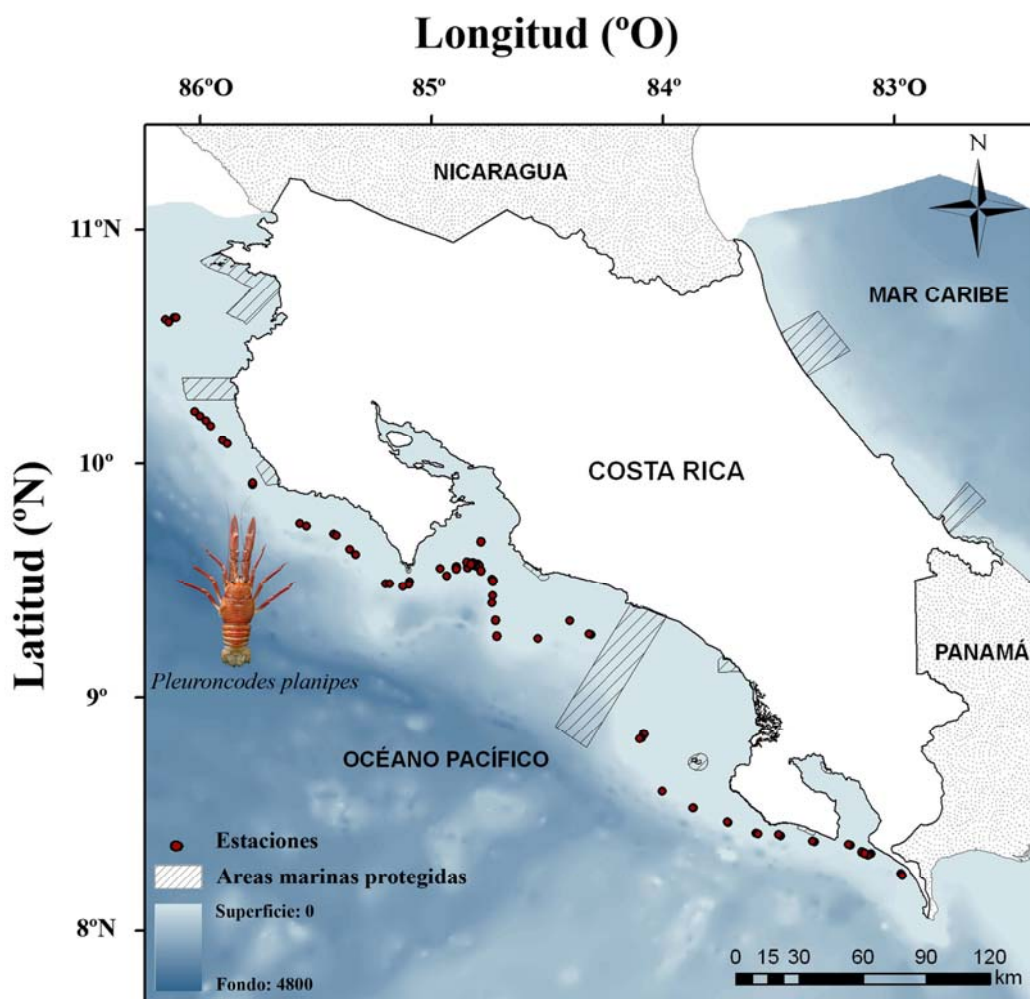


Figura 2. Tamaño promedio de la longitud del caparazón (\pm desviación estándar) y porcentaje de individuos considerados juveniles o ≤ 20.0 mm LC (Boyd 1967, Longhurst 1968) en el langostino colorado *Pleuroncodes planipes* durante el periodo de estudio (febrero 2007 a enero 2008).

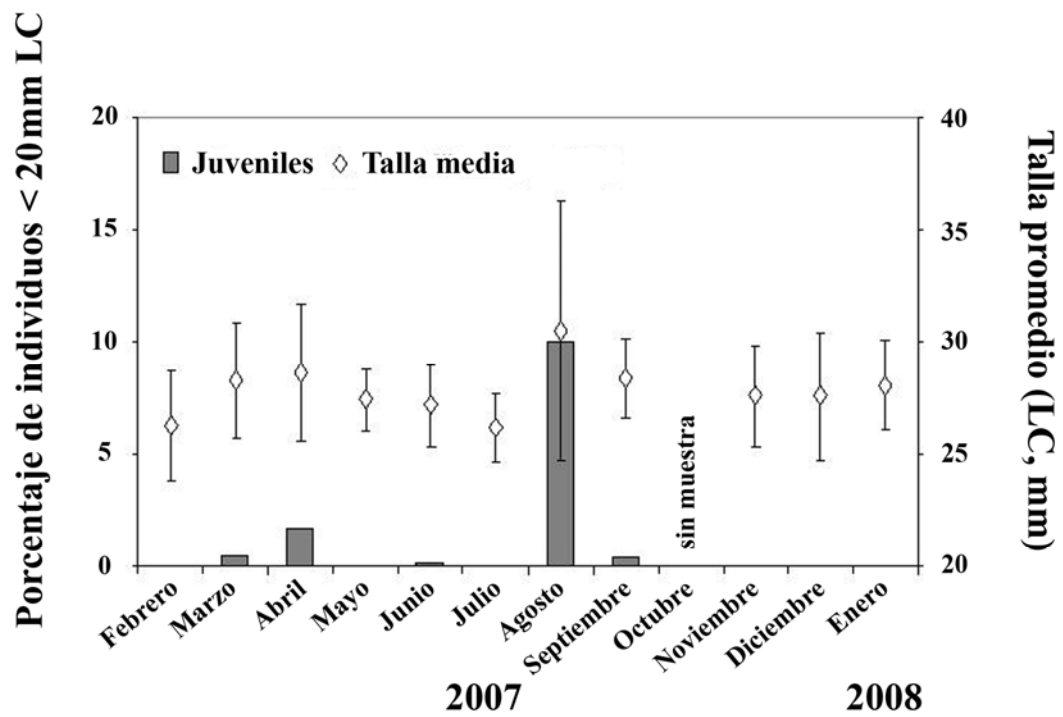


Figura 3. Distribución de frecuencia-talla de *Pleuroncodes planipes* durante el periodo de estudio. Los meses mostrados corresponden a aquellos donde el número de individuos colectados fue mayor a 100.

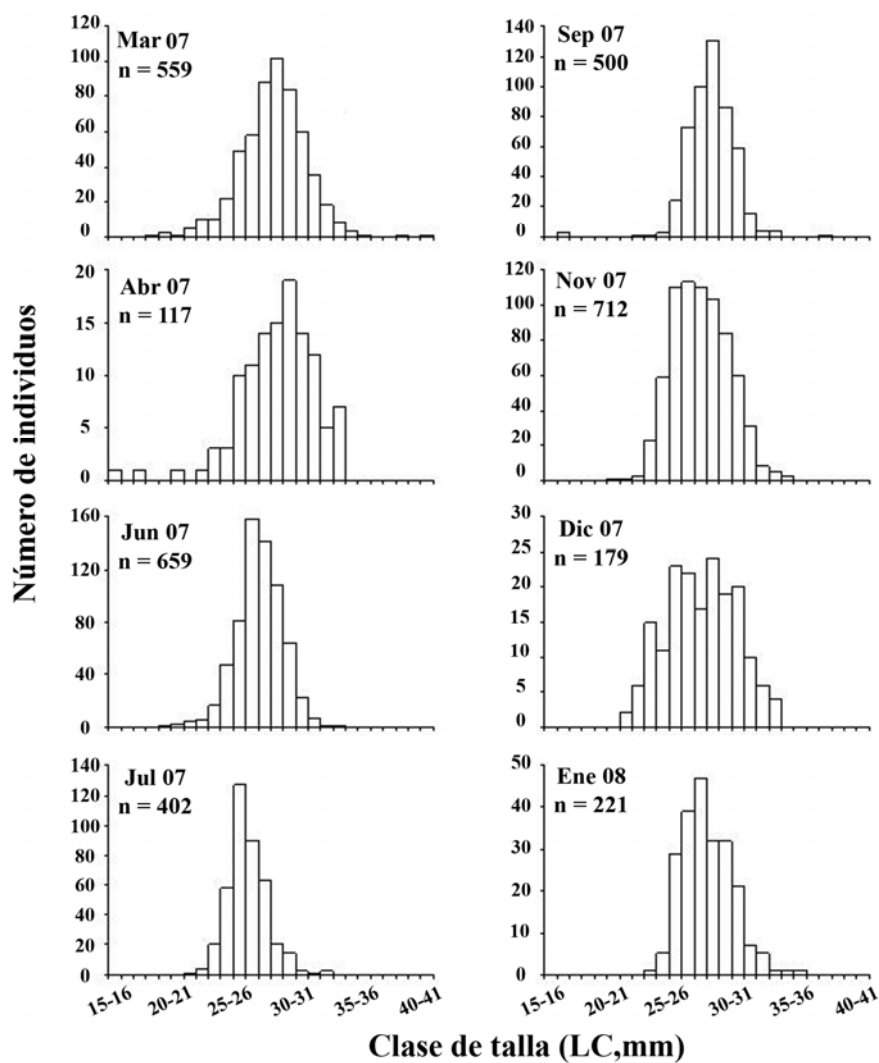


Figure 4. Peso húmedo promedio individual de los machos y hembras a través del periodo de estudio en el langostino colorado *Pleuroncodes planipes* en el Pacífico de Costa Rica.

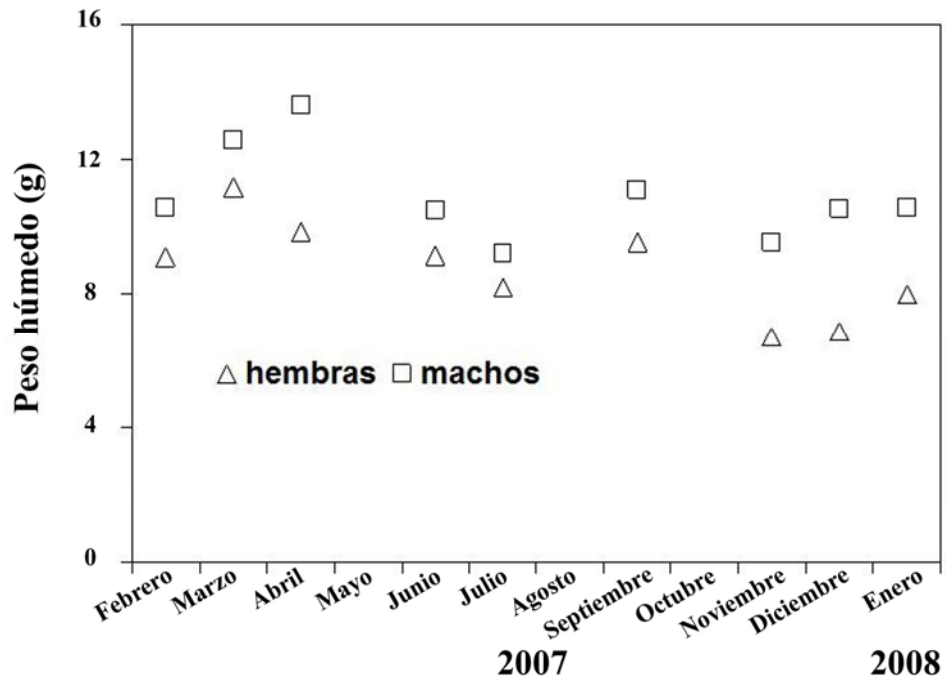


Figura 5. Variación mensual del porcentaje de hembras ovígeras en *Pleuroncodes planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. También se muestra la variación mensual de la temperatura superficial mínima registrada en una zona próxima a la surgencia costera ubicada en el Golfo de Papagayo, norte de Costa Rica.

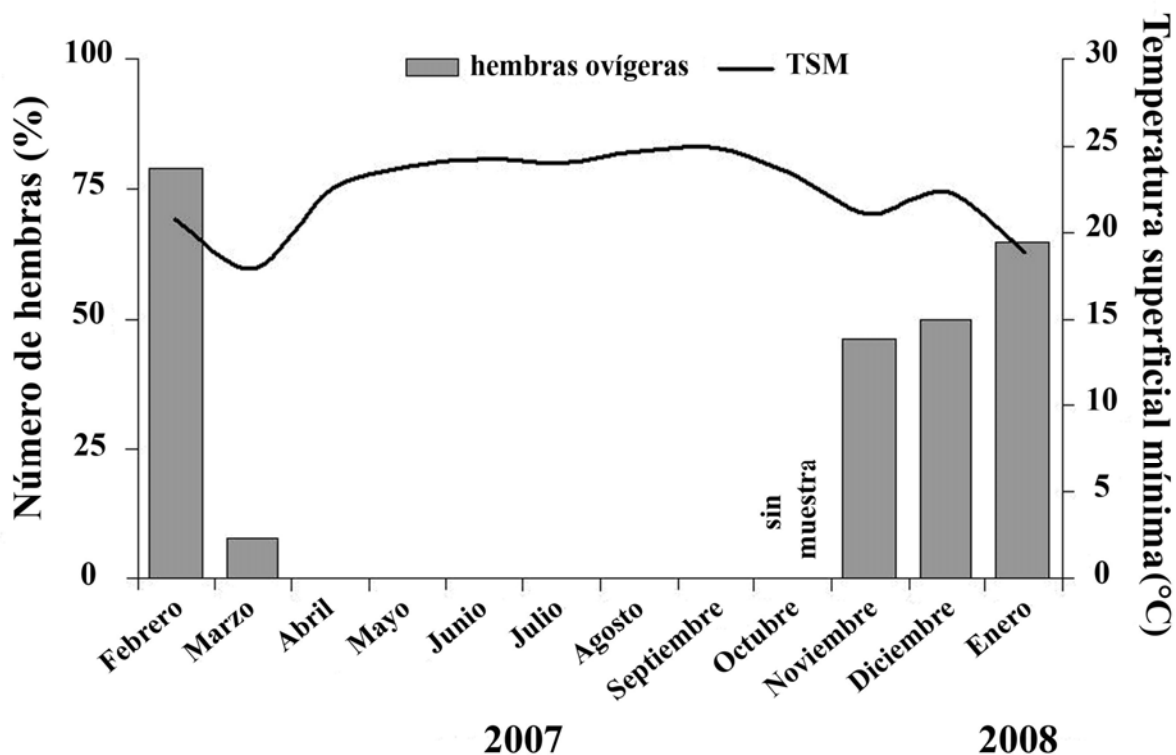


Figura 6. Distribución espacial de las hembras ovígeras en *Pleuroncodes planipes* durante los monitoreos mensuales (febrero del 2007 – enero del 2008). También se muestra el estado de desarrollo de los embriones en las hembras grávidas encontradas cada mes.

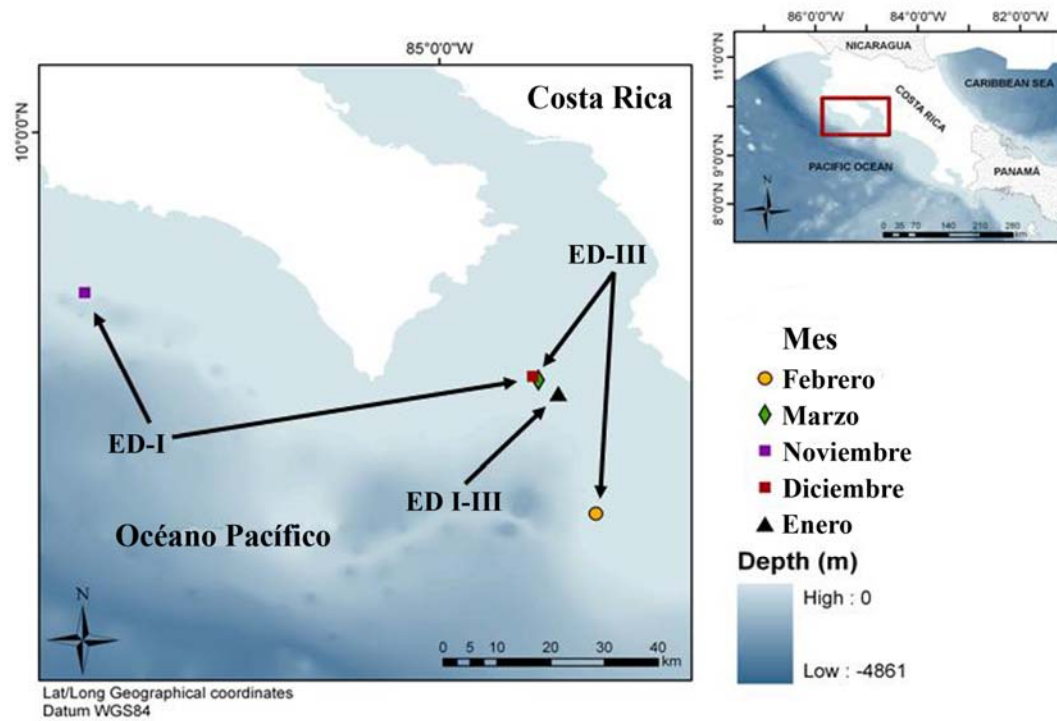


Figura 7. Variación mensual de hembras con embriones en diferentes estados del desarrollo (ED-I, ED-II, ED-III) en *Pleuroncodes planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. El número sobre la barra indica la fecha en la cual fueron colectados los individuos.

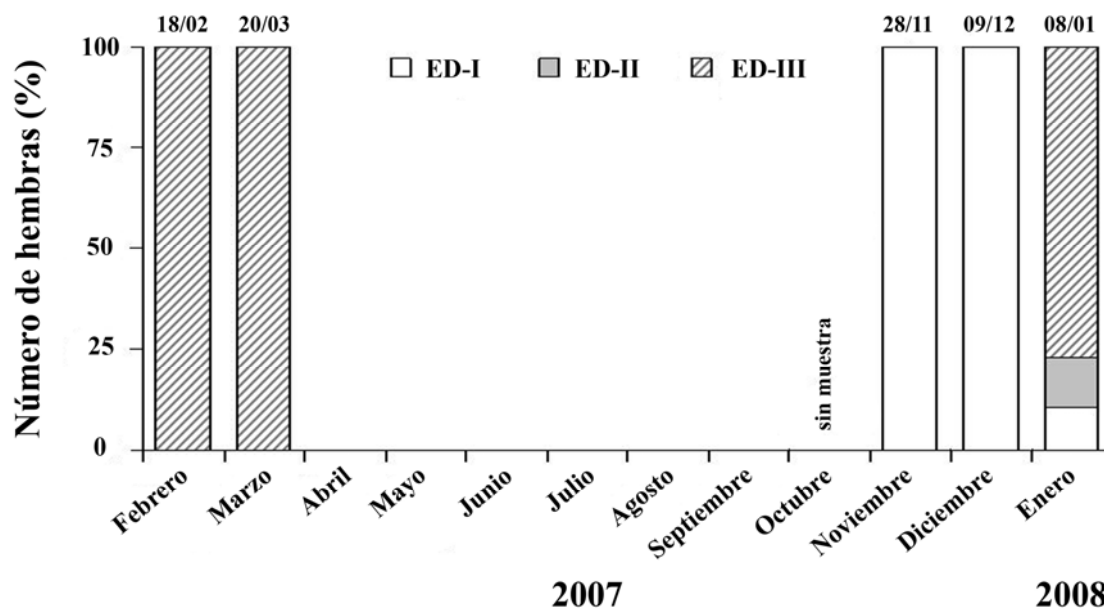


Figura 8. Orientación espacial de la población de *Pleuroncodes planipes* en el Pacífico de Costa Rica durante época lluviosa (agosto 2008) y seca (mayo 2009). En ambos casos la dirección de las poblaciones fue nor-oeste siguiendo la línea de la costa. Las isolíneas representan valores de biomasa (kg/km^2).

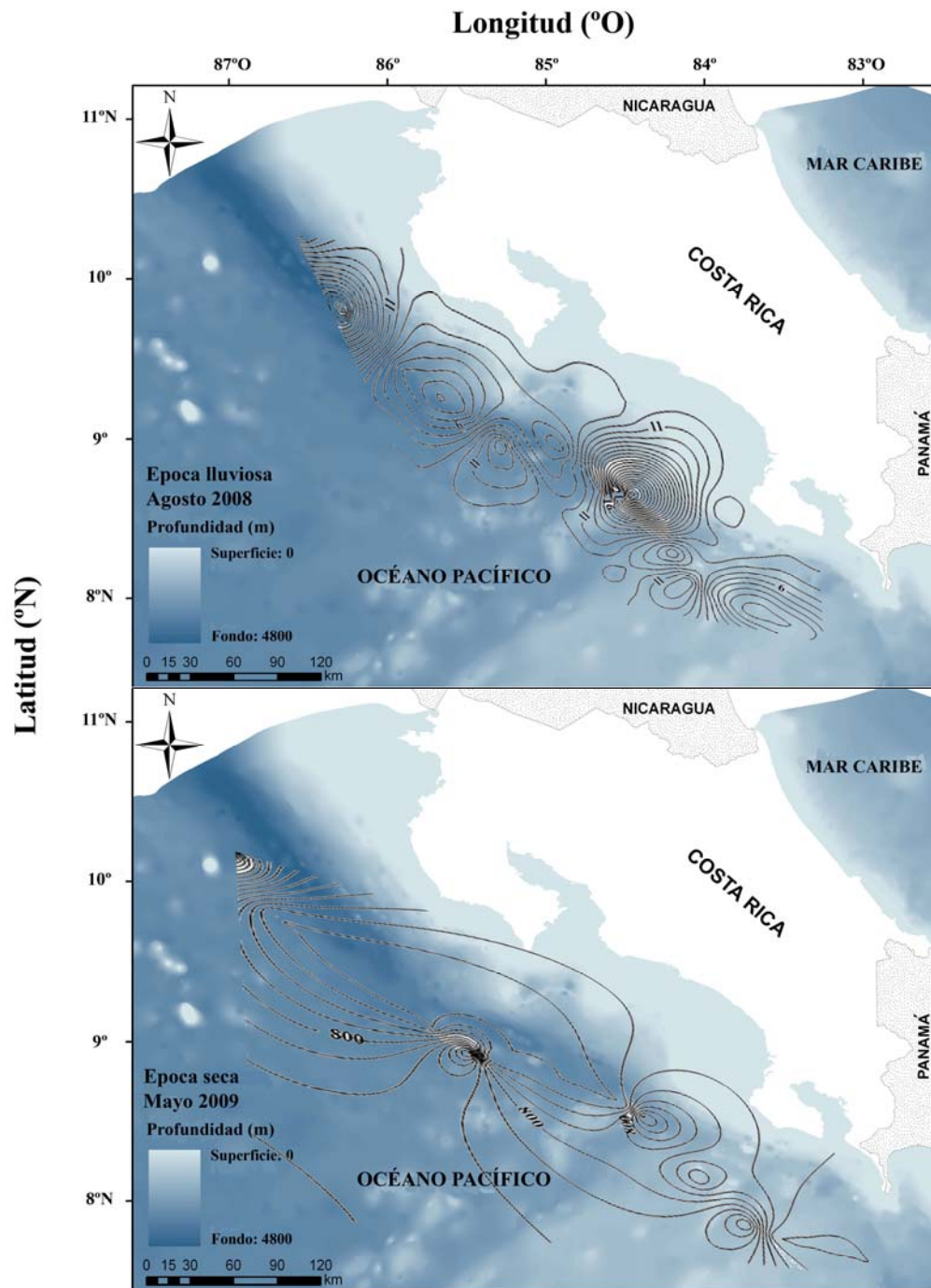


Figura 9. Variogramas teóricos para la biomasa del langostino colorado *Pleuroncodes planipes* durante dos campañas oceanográficas realizadas a los largo de la costa del Pacífico de Costa Rica.

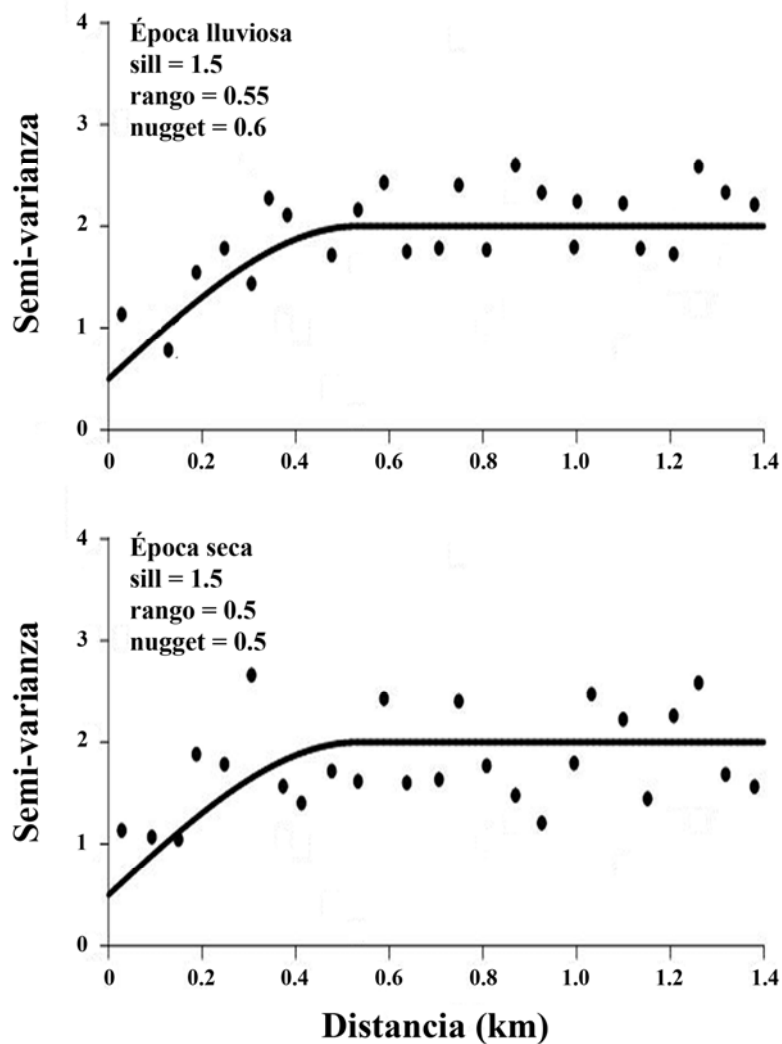


Figura 10. Estimación de la distribución espacial de la biomasa (kg/km^2) en *Pleuroncodes planipes* a lo largo del Pacífico de Costa Rica durante la época lluviosa (agosto 2008) y seca (mayo 2009). La escala de la izquierda es proporcional al valor de biomasa estimado por kriging.

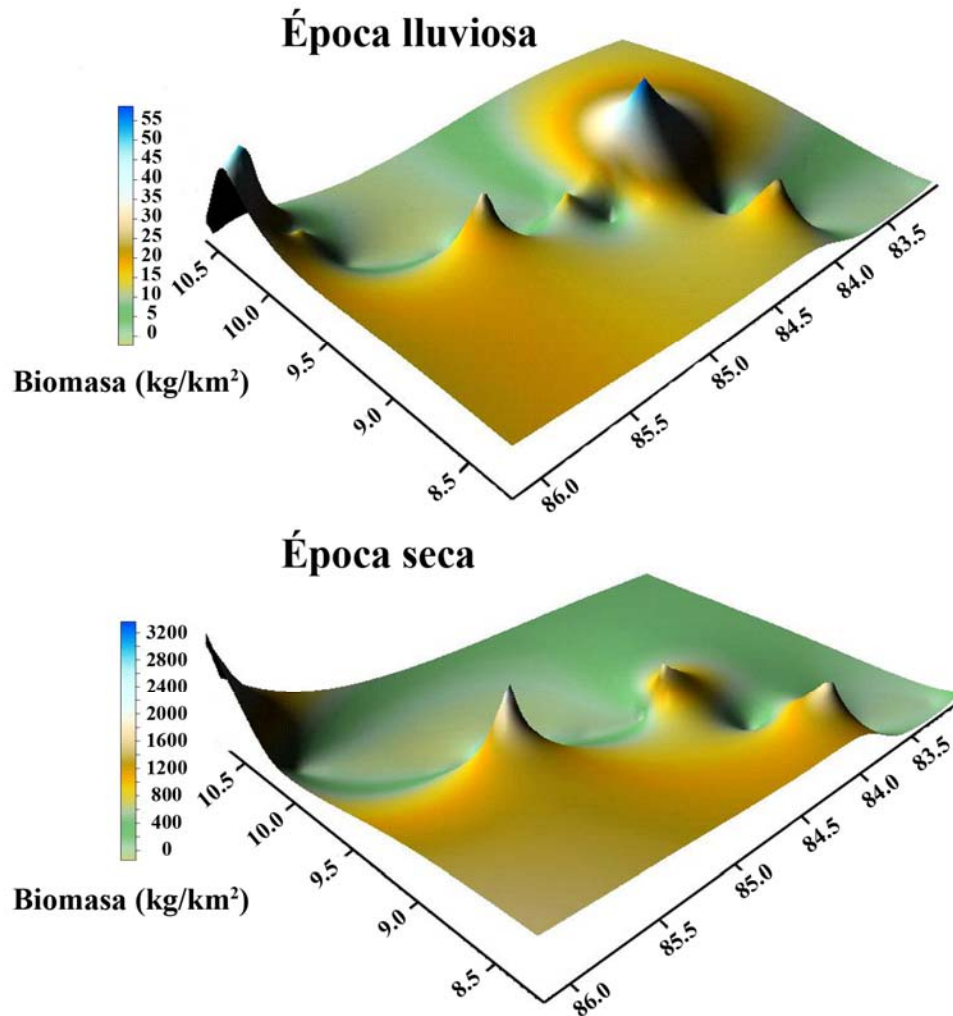


Figura 11. Distribución latitudinal de la talla promedio, tamaño máximo y mínimo de *Pleuroncodes planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. La talla máxima y mínima de machos y hembras fue calculada a partir del percentil 95 y 5, respectivamente.

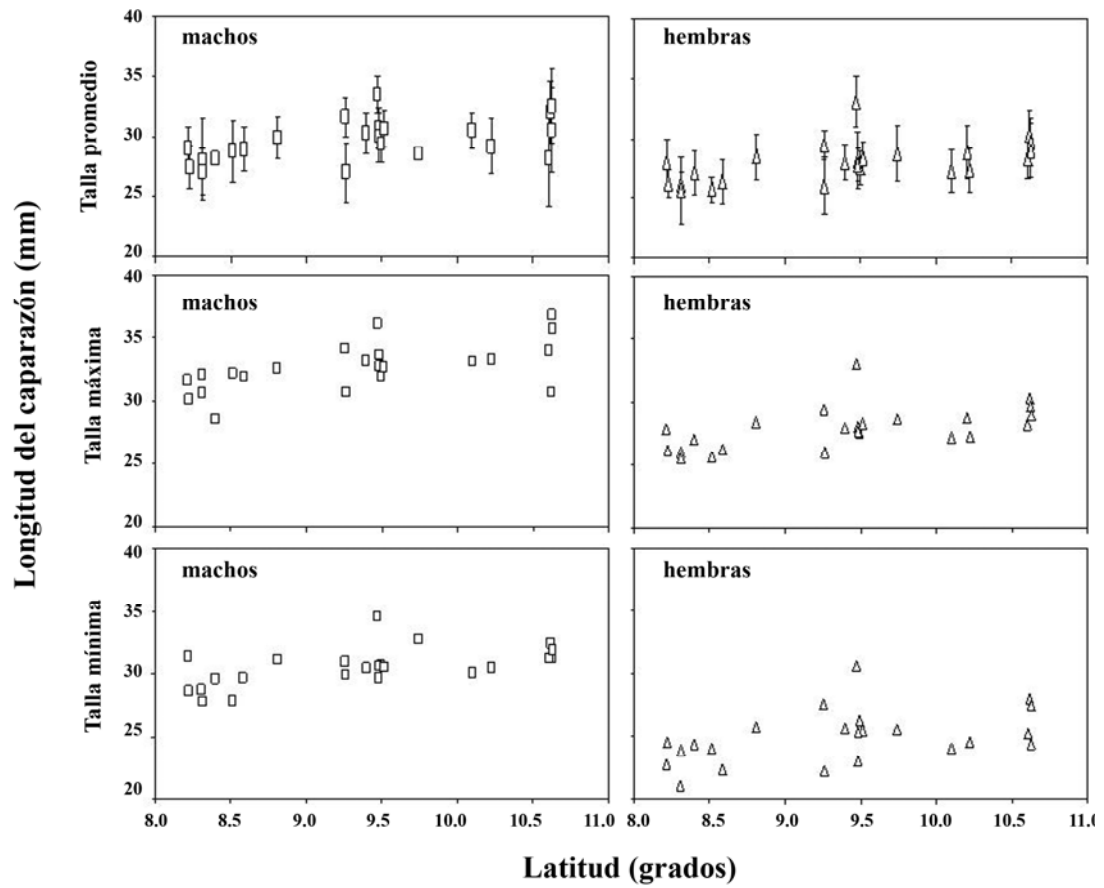


Figura 12. Distribución latitudinal de la proporción sexual en *Pleuroncodes planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. Machos (m) y hembras (h).

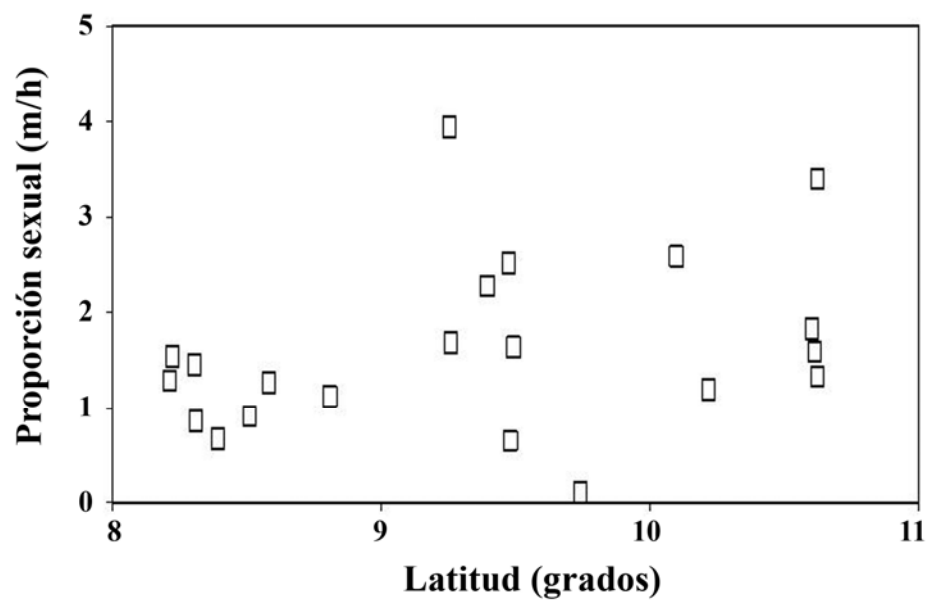
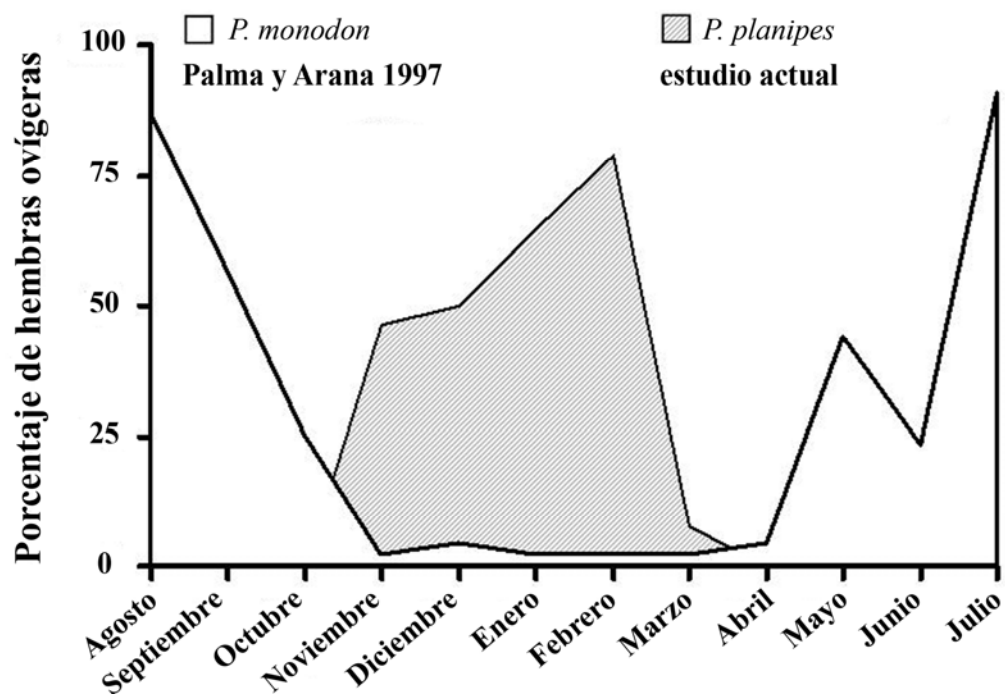


Figure 13. Comparación entre los periodos reproductivos de las dos especies del género *Pleuroncodes* en el Pacífico americano. Los datos de *P. monodon* (Chile) provienen del estudio reportado por Palma y Arana (1997) y la información sobre el periodo reproductivo de *P. planipes* corresponden al estudio actual realizado en Costa Rica.



CAPÍTULO II

MADUREZ SEXUAL Y PRODUCCIÓN DE HUEVOS EN EL LANGOSTINO COLORADO *PLEURONCODES PLANIPES* STIMPSON (DECAPODA, GALATHEIDAE) EN EL PACÍFICO DE COSTA RICA

RESUMEN El langostino colorado *Pleuroncodes planipes* es uno de los galateidos más característicos y abundantes en la pesca de aguas profundas del Pacífico central y norte de América. Esta especie constituye un recurso de importancia comercial en algunos países de la región, sin embargo la información sobre su madurez sexual y producción de huevos sigue siendo un enigma. Basado en especímenes colectados desde arrastres comerciales, se procedió a examinar estas características en *P. planipes* del Pacífico de Costa Rica. El análisis de crecimiento alométrico reveló que las hembras y los machos alcanzaron la madurez morfológica a los 26.9 y 30.4mm LC, respectivamente. La talla de madurez morfológica permitió estimar que gran parte de los individuos se encontraron inmaduros al momento de ser capturados (>60%). Sin embargo se comprobó que fisiológicamente las hembras pueden reproducirse antes de alcanzar esta talla, lo que redujo considerablemente el porcentaje de individuos inmaduros capturados para este sexo (4%). Por otro lado, la producción de huevos estuvo correlacionada positivamente con la talla, pero las hembras que aportaron más crías a la población (>90%) fueron aquellas que midieron entre 24.1 y 29.0 mm LC. La estrategia reproductiva adoptada por *P. planipes* es típica de especies con desarrollo larval planctónico caracterizada por una producción alta de huevos (9810 ± 3515 huevos) pero de escaso volumen ($0.039 \pm 0.0106 \text{ mm}^3$). La información obtenida en este estudio corrobora la necesidad de contar con antecedentes biológicos en aquellas especies explotadas comercialmente sobretodo para el desarrollo de una pesquería en Costa Rica basada en un manejo sostenible.

PALABRAS CLAVES reproducción, madurez sexual morfológica, fecundidad, volumen del huevo, *Pleuroncodes planipes*, Costa Rica

ABSTRACT Red squat lobster *Pleuroncodes planipes* is one of the most common and abundant galatheid species in the deep water fishing from Pacific coast of Central and North America. This species is considered an important commercial resource in some countries of the region, nevertheless, information about sexual maturity and egg production is still limited. Based on commercial catches, we analyzed these aspects in *P. planipes* along the Pacific coast of Costa Rica. Analyses of allometric growth revealed that females and males reached their morphological sexual maturity at 26.9 y 30.4mm CL, respectively. However, we found evidence that females can reproduce before reaching their morphological maturity. Size of sexual maturity indicated that the majority of individuals (>60%) were morphologicallyimmature when they were caught by trawlers. On the other hand, egg production was positively correlated with body size; females that measured between 24.1 and 29.0 mm CL were those that contributed roughly 90% to the offspring production of the population. Reproductive strategy adopted by *P. planipes* is typical for species with planktonic larval development which is characterized by high egg production (9810 ± 3515 eggs) but small volume (0.039 ± 0.0106 mm³). Information reported herein, confirm the need to obtain biological information in commercially exploited species, especially when considering the development of a sustainable fishery in Costa Rica.

KEY WORDS reproduction, morphological sexual maturity, fecundity, egg volume, *Pleuroncodes planipes*, Costa Rica

INTRODUCCIÓN

El langostino colorado *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 es uno de los galateidos más característicos y abundantes en la costa del Pacífico centro y norte de América. Su distribución latitudinal comprende las costas de San Francisco (EEUU) hasta Panamá (Longhurst 1967, Mathews *et al.* 1974, Hendrickx 1993), y en algunos países como México y El Salvador, esta especie es considerada un recurso de relativa importancia comercial (Longhurst 1967, Kato 1974, Auriolles-Gamboa 1992, Olivares *et al.* 2005, Hernández-Llamas *et al.* 2006). Durante varias décadas de investigación se ha logrado conocer algunos

aspectos relativos a su distribución espacial (Boyd 1967, Gómez-Gutiérrez *et al.* 2000, Robinson y Gómez-Aguirre 2004, Robinson *et al.* 2004), ecología y desarrollo larval (Boyd 1962, Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortíz 1997), y comportamiento de esta especie (Longhurst 1967, Aurióles-Gamboa 1992, Aurióles-Gamboa *et al.* 1994, Aurióles-Gamboa *et al.* 2004, Tulipani y Boudrias 2006). Sin embargo la información sobre su madurez sexual y producción de huevos sigue siendo todo un enigma.

En el caso de especies aprovechadas comercialmente, la estimación de la talla de madurez sexual representa uno de los aspectos poblacionales más importantes para un manejo y desarrollo pesquero sostenible (Knudsen 1960, Kwei 1978, Campbell y Eagles 1983, Pinheiro y Fransozo 1998). El estudio de este atributo poblacional permite minimizar el impacto que causa el arte de pesca sobre el estado natural de la población y así proveer de una talla de captura coherente con la biología reproductiva de la especie. De igual manera, la obtención de información sobre la producción de huevos (número y tamaño de los huevos e inversión de energía en la reproducción), permite conocer el tipo de estrategia reproductiva que ha sido mayormente favorecida por procesos de selección natural durante el camino evolutivo de una especie (Sastry 1970, McEdward 1997). Desde el punto de vista del manejo de los recursos, el conocimiento de la fecundidad de una especie es necesario para estimar el número de crías que aportará cada individuo a la población así como para establecer la tasa de mortalidad en cada una de las etapas previas al ingreso de los individuos al stock pesquero (Caddy 1989).

En los decápodos, la mayor parte de estas investigaciones han sido realizadas en especies de importancia comercial y generalmente desarrolladas después de comenzada la fase de explotación pesquera (e.g. Arana y Tiffou 1970, Crocos y Kerr 1983, Pinheiro y Fransozo 1998, Lozano-Álvarez *et al.* 2007). La historia pesquera del langostino colorado es toda una excepción. Primero porque se trata de una especie que se extrae comercialmente hace más de una década en las costas de México (Hernández-Llamas *et al.* 2006) y El Salvador (Olivares *et al.* 2005), y segundo porque a pesar de ello actualmente no existe ningún antecedente publicado donde se haya dado a conocer las relaciones morfométricas y la biología reproductiva para cualquier población de *P. planipes* en el Pacífico americano.

En Costa Rica, el langostino colorado es un componente importante de la fauna asociada a la plataforma continental (Wehrtmann y Nielsen-Muñoz 2009). En algunos arrastres comerciales, *P. planipes* puede llegar a representar un 70% del total de las capturas (Wehrtmann & Echeverría-Saenz 2007), lo que lo convierte en una especie de gran potencial pesquero. Sin embargo a pesar de su abundancia, el langostino colorado no es considerado un recurso comercial en el país, por lo tanto actualmente no existe ninguna presión de extracción pesquera sobre esta especie. En este sentido, el estado poblacional del langostino colorado en Costa Rica, ofrece una buena oportunidad para evaluar su biología reproductiva en una población que aún no ha sido intervenida por la actividad pesquera comercial. Considerando todos estos antecedentes, el presente estudio analiza la madurez sexual y biología reproductiva de *P. planipes* a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica. Adicionalmente, se muestra información sobre el tamaño del huevo y la inversión de energía en la reproducción como una forma de aportar al escaso conocimiento de la biología reproductiva de este importante galateido.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Desde Febrero del 2007 hasta Febrero del 2008 fueron realizados 13 monitoreos mensuales con el propósito de coleccionar ejemplares del langostino colorado *P. planipes* en la costa del Pacífico de Costa Rica. Los individuos fueron coleccionados por medio de barcos de arrastre comercial vinculados a la pesca de camarones de aguas profundas del país. Cada monitoreo mensual fue realizado dentro de la zona comprendida entre los 8° a 11°N desde los 80 a 350 m de profundidad. Esto permitió cubrir más del 90% de la distribución latitudinal y batimétrica de esta especie (Hendrickx 1995, Wehrtmann y Echeverría-Sáenz 2007, Fig. 1). Los lances tuvieron una duración de 20 minutos y fueron realizados con redes de arrastre de fondo con abertura teórica de malla de 2.2 pulgadas. De cada lance se procedió a coleccionar tres submuestras de ~20kg cada una, las cuales fueron examinadas para separar los langostinos y almacenar independientemente las hembras que portaron huevos. Una vez realizado esto, los langostinos y las hembras ovígeras fueron congelados y transportados al laboratorio de la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura localizada en el Centro de

Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica, San José, hasta su análisis.

Madurez sexual

Los especímenes colectados fueron sexados usando como criterio la presencia de pleópodos (machos: 1er y 2do par, hembras: 2do al 5to par) y la posición de los gonoporos (machos: coxa 5to par de patas, hembras: coxa tercer par de patas) (ver descripción en Baba *et al.* 2009). Luego en cada ejemplar se realizaron las siguientes mediciones morfométricas (± 0.1 mm): longitud total (LT: desde el margen posterior del arco orbital hasta la región posterior media dorsal del telson), longitud del caparazón (LC: desde el margen posterior del arco orbital a la región posterior media dorsal del caparazón), longitud del propodio en el quelípodo mayor (LP: desde la región anterior al límite posterior del propodio) y peso húmedo (PH; ± 0.1 g). Adicionalmente en las hembras se midió el ancho del quinto somito abdominal (AS: desde la pleura izquierda hasta la pleura derecha del quinto somito abdominal) y se anotó la presencia de setas en los pleópodos.

La madurez morfológica en machos y hembras fue estimada a partir de la relación biométrica entre LP x LC. La ecuación alométrica ($y = ax^b$) fue ajustada a cada fase de crecimiento para obtener la constante de alometría “b” y así determinar el patrón de crecimiento (ver Somerton 1980). El análisis de la constante de crecimiento alométrico (b) ofrece información acerca del incremento de una dimensión biométrica en relación a otra; donde crecimiento isométrico fue considerado cuando el valor de b estuvo entre 0.90 y 1.10, crecimiento alométrico negativo con $b < 0.90$ y alométrico positivo con $b > 1.10$ (Kuris *et al.* 1987, Pinheiro y Fransozo 1993, Hernáez y Wehrtmann 2007). La madurez fisiológica fue estimada a partir de la talla a la cual la mitad de las hembras ovígeras portaron huevos. Para el ajuste de la curva de madurez sexual se empleó una función logística lineal definida por la ecuación $TMS_{LC} = 1 / (1 + e^{(-a-b*LC)})$. Donde TMS_{LC} , talla de madurez sexual; a y b , intercepto y pendiente obtenidos de la regresión; LC , punto medio de cada clase de talla (Pinheiro and Fransozo 1998). Una vez ajustado el modelo de regresión, se estimó la talla a la cual el 50% de las hembras alcanzan la madurez sexual ($LC_{50\%} = a/b$). Todos los individuos incompletos fueron excluidos del análisis de madurez morfológica y de la determinación de la primera talla de madurez sexual.

Producción de huevos

Para estimar la fecundidad, se extrajo la masa total de huevos de la hembra y luego se tomaron tres submuestras de 100 huevos cada una. Posteriormente, las submuestras fueron secadas por 48 hrs a 65°C junto con el resto de la masa de huevos. Luego las submuestras y la masa restante de huevos fueron pesadas en una balanza analítica (Sartorius; $\pm 0,1$ mg). El peso del huevo y el número total de huevos fueron calculados a partir de la ecuación propuesta por Hernández *et al.* (2008):

$$E = S / 100 \quad (1)$$

$$NE = OM / E \quad (2)$$

Donde E = peso del huevo, S = peso promedio de la submuestra, NE = número total de huevos; OM = peso total de la masa de huevos.

Los huevos en *P. planipes* fueron clasificados en tres estados de desarrollo (Estado I – III) considerando la forma y el desarrollo de abdomen y ojos tal como lo describe Wehrtmann (1990). Para la estimación del volumen, se separó arbitrariamente 20 huevos desde la masa ovígera y se midió el ancho y largo de cada huevo bajo un microscopio equipado con un ocular graduado. Los datos fueron usados para calcular el volumen del huevo (VH) de acuerdo a la fórmula propuesta por Turner y Lawrence (1979) para cuerpos esferoides: $VH = 1/6 (a \cdot b^2 \cdot \pi)$, donde “a” representa la longitud y “b” el ancho. Un Análisis de Covarianza (ANCOVA; Zar 1999) fue aplicado a la relación entre el volumen del huevo y el estado de desarrollo usando como covariable la longitud del caparazón. El incremento en volumen durante el periodo de incubación fue calculado usando la ecuación propuesta por Kobayashi y Matsuura (1995).

La energía invertida en el proceso reproductivo fue estimada por medio del rendimiento reproductivo (RO) de las hembras, considerando solo a las hembras con huevos recientemente producidos (Estado I). Las hembras y su correspondiente masa de huevos fueron desecadas a 60°C por 24 h, y los datos resultantes fueron usados en la fórmula propuesta por Clarke *et al.* (1991): $RO = \text{peso seco de la masa de huevos} / \text{peso seco de la hembra sin huevos}$.

La relación entre la fecundidad y el tamaño de la hembra fue descrita por un modelo alométrico, el cual ha sido ampliamente usado para este propósito en otros estudios similares (e.g. Hines 1991, Corey y Reid 1991, Hernández y Palma 2003). Un Análisis de

Covarianza (ANCOVA; Zar 1999) fue aplicado a la relación entre el número de huevos y la longitud del caparazón (covariable = estado de desarrollo) para estimar la pérdida de huevos a lo largo del desarrollo embrionario. En caso de diferencias significativas ($P < 0.05$), se aplicó un test *a posteriori* de Tukey para establecer la similitud entre cada par de estados (Zar 1999).

RESULTADOS

Simetría de las quelas y madurez sexual

Se analizaron un total de 3213 individuos, de los cuales 2250 (70%) correspondieron a machos y 963 (30%) a hembras. El rango de talla de los langostinos analizados fue de 19.9 a 40.2 en los machos y de 16.3 a 34.8 en las hembras. La talla promedio alcanzada por los machos fue significativamente mayor ($t_s = 23.60$, $P < 0.05$) que la de las hembras (28.1 ± 2.19 versus 26.3 ± 1.84 mm LC). Una comparación realizada entre la longitud del propodio (LP) de ambas quelas, demostró que los machos (N= 876) y las hembras (N= 407) poseen quelípodos asimétricos (*t-test* pareado, machos: $t_s = 4.45$, $P < 0.05$; hembras $t_s = 2.76$, $P < 0.05$), por lo tanto, la madurez morfológica en *P. planipes* fue estimada usando aquella que midió más entre ambas.

En los machos, la talla de madurez morfológica o el momento en el cual los individuos pasaron de subadulto a adulto fue alcanzada a los 30.4 mm LC, mientras que en las hembras este punto se ubicó a los 26.9mm LC (Fig. 2). Durante la fase de subadulto, la longitud del propodio en machos y hembras no aumentó de forma sustancial respecto al cefalotórax (crecimiento alométrico negativo, Cuadro 1). Esta situación cambió cuando los individuos ingresaron a la fase adulta, registrándose un crecimiento isométrico en las hembras y uno alométrico positivo en los machos (Cuadro 1).

De las muestras obtenidas, solo durante 3 meses (Noviembre, Diciembre, Enero) fue posible disponer de forma simultánea una cantidad representativa de hembras ovígeras y no ovígeras. Basado en estas muestras, la madurez fisiológica fue estimada a los 23.4 mm LC (Fig. 3). La hembra más pequeña portando huevos midió 21.4mm LC.

Producción de huevos

El número de huevos portados por una hembra varió desde 1938 a 23451 huevos (9810 ± 3515) para un rango de talla de 21.4 a 31.0 mm LC (26.0 ± 1.59 mm LC). La fecundidad aumentó significativamente con el tamaño (LC y LT) y el peso de la hembra (PH), sin embargo la variable que describió de mejor forma la producción de huevos fue la LC ($R_2=86\%$, Cuadro 2, Fig. 4). Todas las relaciones analizadas para explicar la producción de huevos en *P. planipes* tendieron a ser alométricas (Cuadro 2). Un análisis del aporte de crías por clase de talla, indicó que las hembras que midieron entre 24.1 a 29.0 mm LC aportaron más del 90% de los embriones producidos por toda la población durante un año (Fig. 5).

Durante el periodo de incubación, la cantidad de huevos portados por *P. planipes* dependió principalmente del tamaño de la hembra (ANCOVA, $f = 1275.41$; $P < 0.001$) y no del estado de desarrollo de sus embriones. En consecuencia, la pérdida de huevos a lo largo de la embriogénesis no fue significativa (ANCOVA, $f = 2.31$; $P > 0.05$). Durante la incubación de los embriones, el volumen del huevo aumentó desde 0.034 ± 0.0059 ($N = 189$) a 0.057 ± 0.0073 mm³ ($N = 94$), representando un incremento total de 67.0% respecto al inicio (Cuadro 3). Las hembras invirtieron en promedio 7.5 ± 3.16 % de su peso seco en la producción de huevos, y el RO varió entre 1.5 y 15.2%.

DISCUSIÓN

La determinación de la talla de primera madurez sexual, es fundamental para implementar sistemas de pesca adecuados que minimicen la posibilidad de capturar individuos sexualmente inmaduros. Algunos estudios realizados en decápodos de importancia comercial (e.g. Arana y Tiffou 1970, Crocos y Kerr 1983, Pinheiro y Fransozo 1998, Lozano-Álvarez *et al.* 2007), demuestran la necesidad de contar con este tipo de información para evaluar el impacto de cualquier pesquería sobre el estado natural de una población. Los resultados obtenidos en este estudio, indican que gran parte de los machos y hembras capturados, se encontraron bajo la talla de madurez morfológica. Esta situación fue especialmente grave en los machos cuyo porcentaje de individuos inmaduros capturados superó el 80% del total (Cuadro 1, Fig. 2a). Sin embargo la madurez

morfológica solo implica que el individuo está estructuralmente funcional para la reproducción, lo cual es independiente de la posibilidad de alcanzar la madurez fisiológica antes que se expresen los caracteres sexuales secundarios (Fernández-Vergaz *et al.* 2000). Por lo tanto en *P. planipes* un individuo macho clasificado morfológicamente como inmaduro podría perfectamente producir gametos en sus gónadas antes de la aparición de los caracteres sexuales secundarios (Pinheiro y Fransozo 1998). Esta idea es apoyada por la tendencia observada en las hembras, cuya talla de madurez fisiológica ocurrió antes que los individuos alcanzaran su madurez morfológica (ver Fig. 2b y Fig. 3). Cualquiera que sea la talla a la cual maduran fisiológicamente los machos, este estudio provee suficientes evidencias que obligan a revisar la selectividad de las redes en el caso que en un futuro se desee implementar una pesquería con los aparejos actuales que se está utilizando actualmente en la pesca comercial de los camarones de aguas profundas en Costa Rica. Nuestros resultados indican que con el diámetro de poro actual (~5.5 cm) el porcentaje de individuos inmaduros capturados en ambos sexos es demasiado alto para pensar en un manejo sostenible en una eventual pesquería comercial de *P. planipes* en Costa Rica.

En la mayoría de los decápodos ocurren cambios morfológicos durante la ontogenia. Uno de los cambios más característicos está relacionado con la madurez sexual y el consecuente crecimiento de ciertos segmentos de los quelípodos durante la adultez (Warner 1977). Este dimorfismo sexual ocurre principalmente en los machos (e.g. Ocypodidae: Crane 1957, Corystidae: Hartnoll 1968, Candridae: Hartnoll 1982, Portunidae: Pinheiro y Fransozo 1993, Callianassidae: Hernáez y Wehrtmann 2007) y es una consecuencia evolutiva del amplio uso de las quelas en el combate territorial y también de su uso durante el despliegue y cortejo reproductivo (Hartnoll 1974). En *P. planipes* el propodio del primer par de quelas de los machos creció de forma alométrica solo en individuos > 30 mm LC (Fig. 2a). Este patrón de crecimiento involucró a una pequeña fracción de todos los machos (~18%) lo que podría significar que solo los individuos más grandes tienen verdadero éxito durante la competencia sexual debido a quelípodos mucho más desarrolladas que individuos más pequeños o considerados subadultos. En el caso de las hembras, la aparición de las características sexuales secundarias tuvo relación con el desarrollo de abundantes setas en los pleópodos (P. Hernáez, *obs. pers.*) más que con algún cambio en las

relaciones biométricas durante la adultez (e.g. quelípodos/ancho abdomen v/s longitud del caparazón). Esto ocurrió principalmente en hembras que midieron más de 21 mm LC y probablemente se deba a la necesidad de otorgar protección y fijación a la masa de huevos durante la embriogénesis tal y como ha sido observado en otros decápodos (Finney y Abele 1981, Hartnoll 1982).

Los estudios sobre biología reproductiva contribuyen a ampliar el conocimiento existente sobre una especie. Esto es fundamental en organismos de interés pesquero y para quienes reconocen la necesidad de integrar este tipo de información biológica con un adecuado manejo de la actividad extractiva. En la actualidad, el langostino colorado se extrae en las costas de México (Longhurst 1967, Kato 1974, Auriolos-Gamboa 1992, Hernández-Llamas *et al.* 2006) y El Salvador (Olivares *et al.* 2005), pero en ninguno de estos países existe algún tipo de regulación pesquera que integre la información sobre su biología reproductiva simplemente porque esta información no existe. El análisis de la distribución de frecuencia-talla de las hembras ovígeras, reveló que casi todo el potencial reproductivo de la población de hembras está concentrado en un estrecho rango de talla (Fig. 5): las hembras distribuidas entre los 24.1 a 29.0 mm LC, aportan ~90% del total de las crías producidas durante un año por la población, algo muy diferente a lo reportado en *P. monodon* para la costa de Chile donde ~57% de las crías son incubadas por hembras de similar rango de talla (Palma y Arana 1997).

Al igual que en gran parte de los crustáceos (Sastry 1983), la producción de huevos en *P. planipes* estuvo correlacionada positivamente con una determinada dimensión corporal. El coeficiente de correlación (0.92) fue similar al reportado en otros galateidos como *P. monodon* (0.94: Palma y Arana 1997) y *Munida subrugosa* (0.92: Tapella *et al.* 2002). Sin embargo en el langostino colorado la producción de huevos aumentó a un valor exponencial mucho mayor ($b = 5.29$) que en estas dos especies (Palma y Arana 1997: *P. monodon* $b = 3.84$; Tapella *et al.* 2002: *M. subrugosa*, $b = 4.7$), demostrando que existe un gran aumento en la producción de huevos en las hembras de mayor talla. Esto podría reflejar un brusco aumento de ciertas estructuras corporales (e.g. abdomen) durante la maduración sexual (Somers 1991) o la expresión normal de una población que no está

siendo explotada comercialmente como es el caso de *P. monodon* en Chile y *M. subrugosa* en Argentina.

En los decápodos, la cantidad de huevos portados está limitada por el espacio disponible bajo el abdomen, por lo tanto las hembras contienen una determinada cantidad de embriones según la forma y tamaño de los huevos y su tamaño corporal (Hines 1982, Reid y Corey, 1991). De acuerdo a esto, *P. planipes* produjo mucho más huevos que otros galateidos aunque el tamaño de sus huevos fue el menor de todas las especies donde esta información está disponible (Cuadro 4). Los datos de tamaño de las hembras y tamaño del huevo (Cuadro 4) muestran que la especie que alcanza un mayor tamaño (*P. monodon*) es la segunda en producir más huevos, solo superada por *P. planipes* cuyos huevos son ~30% más pequeños. Esto corrobora la idea que el tamaño de las hembras y de los huevos influye directamente sobre la capacidad de incubar cierto número de embriones (Corey y Reid 1991). Sin embargo, la considerable variabilidad observada en la fecundidad y el tamaño del huevo de estos galateidos (Cuadro 4) podría indicar importantes diferencias en la estrategia reproductiva de las hembras asociada al desarrollo de las larvas.

El tamaño del huevo está correlacionado con la duración del desarrollo embrionario y con el tipo de larva que eclosiona (Steele y Steele 1975; Wehrtmann y López 2003). De esta manera huevos pequeños son asociados a un estilo de vida planctónico en el cual la larva pasa un gran periodo de tiempo en el medio acuático antes de su metamorfosis (Thorson 1950). El tamaño del huevo reportado en este estudio fue relativamente bajo (0.04 mm^3) lo que coincide con el tipo de desarrollo larval con cinco estados de zoea que posee esta especie (Boyd 1962) y otras especies de galateidos que producen huevos pequeños (e.g. *Galathea rostrata* 0.20 mm^3 : van Dover y Williams 1991; *M. subrugosa* 0.10 mm^3 : Roberts 1973).

Las hembras de *P. planipes* invirtieron una energía similar en la reproducción (7.5%) que la reportada en otras especies de decápodos (cangrejos braquiuros: 3-22%, Hines 1991, Brante *et al.* 2004; cangrejos anomuros: 3-10%, Lardies y Wehrtmann 1996, Hernáez y Palma 2003; camarones talasínidos: 14-20%, Thessalou y Kiortsis 1997, Hernáez y Wehrtmann 2007). La estrategia adoptada por el langostino colorado estuvo basada en una alta producción de huevos pero de pequeño tamaño, los cuales fueron elaborados con una inversión de energía del 7.5% del peso seco de la hembra. Esta cantidad

de energía destinada a la reproducción fue suficiente para asegurar el completo desarrollo de los embriones, y obtener una pérdida de huevos no significativa durante la incubación (ver resultados). Aparentemente esta etapa del ciclo de vida del langostino colorado no sería tan compleja para los embriones, por lo tanto las hembras no requieren invertir mayor cantidad de energía en la producción de vitelo o en otras estructuras del huevo tendientes a proteger y asegurar el desarrollo exitoso de los embriones. Sin embargo es necesario mayor cantidad de información para validar esta proposición, por lo tanto los antecedentes recopilados en este estudio solo permiten asegurar que la energía destinada a la reproducción por las hembras de *P. planipes* es suficiente para asegurar el éxito ecológico de una de las especies de galateidos más abundantes en la costa del Pacífico de Costa Rica.

AGRADECIMIENTOS

El autor de este documento agradece a la empresa Rainbow Jewels S.A., Puntarenas, por toda la colaboración prestada durante el desarrollo de este proyecto. Asimismo se hace extensivo este agradecimiento a los capitanes de las embarcaciones ONUVA y SULTANA, Rigo y Esteban, así como a sus respectivas tripulaciones quienes colaboraron con su experiencia y conocimiento a la obtención de las muestras durante el desarrollo de este estudio. También se agradece el apoyo logístico y técnico prestado por todo el personal de la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP-CIMAR-UCR) especialmente en la persona de Jaime Nivia y Fresia Villalobos quienes colaboraron durante la colección de los langostinos a bordo de las embarcaciones. Un especial agradecimiento a mi profesor tutor el Dr. Ingo Wehrtmann, quién me prestó todo el apoyo necesario durante el desarrollo de mi trabajo de tesis y durante el tiempo que estuve residiendo en Costa Rica. El presente estudio fue parcialmente financiada por la empresa Ristic A.G., Oberferrieden, Alemania, y la Universidad de Costa Rica a través de los proyectos de investigación N° 111-A4-508 y N° 001 (PUEDES carcinofauna).

REFERENCIAS

- Arana, P. & M. Tiffou. 1970. Madurez sexual, sexualidad y fecundidad del camarón nylon (*Heterocarpus reedi*). Invest. Mar. 1: 261-284.
- Aurioles-Gamboa, D. 1992. Inshore-offshore movements of pelagic red crabs *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific coast of Baja California Sur, México. Crustaceana 62: 71-84.
- Aurioles-Gamboa, D., M.I. Castro-Gonzalez & R. Perez-Flores. 1994. Annual mass strandings of pelagic red crabs, *Pleuroncodes planipes* (Crustacea: Anomura: Galatheidae), in Bahía Magdalena, Baja California Sur Mexico. Fish. Bull. 92: 464-470.
- Aurioles-Gamboa, D., M.I. Castro-Gonzalez, F. Perez-Gil Romo & J.L. Silencio-Barita. 2004. Quality differences in feeding areas of the red crab, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, as reflected from their lipid, fatty acids, and astaxanthin composition. Crustaceana 77: 163-176.
- Baba, K., E. Macpherson, G.C.B. Poore, S.T. Ahyong, A. Bermudez, P. Cabezas, C-W. Lin, M. Nizinzki, C. Rodrigues and K.E. Schnabel. 2009. Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura- families Chirostylidae, Galatheidae and Kiwaidae). ZOOTAXA 1905, Magnolia Press. Auckland, New Zealand. 220p.
- Boyd, C.M. 1962. The larval stages of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 118: 18-30.
- Boyd, C.M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crabs, *Pleuroncodes planipes*. Pacific Sci. 21: 394-410.
- Brante A., S. Cifuentes, H.O. Pörtner, W. Arntz & M. Fernández. 2004. Latitudinal comparisons of reproductive traits in five brachyuran species along the Chilean coast. Rev. Chil. Hist. Nat. 77:15–27
- Caddy, J.F. 1989. Marine invertebrate fisheries. Their assessment and management. John Wiley & Sons, New York, 752 pp.
- Campbell, A. & M.D. Eagles. 1983. Size at maturity and fecundity of rock crabs, *Cancer irroratus*, from the Bay of Fundy and southwestern Nova Scotia. Fish. Bull. U.S. 81: 357-362.
- Clarke, A., C.C. Hopkins, & E.M. Nilssen. 1991. Egg size and reproductive output in the deep water prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. Funct. Ecol. 5: 724-730.

- Corey, S. & D.M. Reid. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. I. The fecundity of thirty tree species of nine families of caridean shrimps. *Crustaceana* 60(3): 270-294.
- Crane, J. 1957. Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). *Zoologica*, New York 42: 69-82.
- Crococ, P.J. & J.D. Kerr. 1983. Maturation and spawning of the banana prawn *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea, Penaeidae) in the Gulf of Carpentaria, Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 69: 37-59.
- van Dover, C.L. & A.B. Williams. 1991. Egg size in squat lobsters (Galatheoidea): constraint and freedom. *In: Crustacean Egg Production* (ed. A. Wenner and A. Kuris), pp. 143-156. Rotterdam: A.A. Balkema. [Crustacean Issues, no. 7].
- Fernández-Vergaz, V, L.J. López Abellán & E. Balguerías. 2000. Morphometric, functional and sexual maturity of the deep-sea red crab *Chaceon affinis* inhabiting Canary Island waters: chronology of maturation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204: 169-178.
- Finney, W.C. & L.G. Abele. 1981. Allometric variation and sexual maturity in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). *Crustaceana*. 41: 113-130.
- Gómez-Gutiérrez, J, & O. Sánchez-Ortíz. 1997. Larval drift and population structure of *Pleuroncodes planipes* (Simpson) (Crustacea, Galatheididae) off the southwest coast off Baja California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 61(2): 305–326
- Gómez-Gutiérrez, J., E. Domínguez, C. Robinson & V. Arenas. 2000. Hydroacoustical evidence of autumn inshore residence of the pelagic red crab *Pleuroncodes planipes* at Punta Eugenia, Baja California, Mexico. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 208: 283-291
- Hartnoll, R.G. 1968. Reproduction in the burrowing crab, *Corystes cassivelaunus* (Pennant, 1977) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 15: 165-170.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth patterns??? between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 27: 131-136.
- Hartnoll, R.G. 1982. Growth. *In: L.G. Abele* (ed), *The Biology of Crustacea*, 5, Embryology, Morphology and Genetics, 2: 111-196. New York, Academic Press.

- Hartnoll, R.G., A.L. Rice & M.J. Attrill. 1991. Aspects of the biology of the galatheid genus *Munida* (Crustacea, Decapoda) from the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic. *Sarsia* 76: 231-246.
- Hendrickx, M. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. In: *Biodiversidad Marina y Costera de México*. (ed.) Salazar y González. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO México. 271-318.
- Hendrickx, M.E. 1995. Camarones. In Fischer *et al.* (eds) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental Vol. I: Plantas e Invertebrados. 646pp.
- Hernández, P. & S. Palma. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Invest. Mar. Valparaíso* 31: 35-46
- Hernández, P. & I.S. Wehrtmann. 2007. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda, Thalassinidea, Callianassidae) in northern Chile. *Rev. Biol. Trop.* 55: 141-152.
- Hernández, P., S. Palma & I.S. Wehrtmann. 2008. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Helgoland Mar. Res.* 62: 351-356.
- Hernández-Llamas, A., E.F. Balart, G. Ponce-Díaz & R. Civera-Cerecedo. 2006. Feasibility of a new fishery in Baja California, Mexico based on the red crab *Pleuroncodes planipes*: preliminary economic evaluation and risk assessment. *Aquat. Living Resour.* 19:173-179.
- Hines, A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Mar. Biol.* 69: 309-320
- Hines, A.H. 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 267-275.
- Kato, S. 1974. Development of the pelagic red crab (Galatheidae, *Pleuroncodes planipes*) fishery in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Fish. Rev.* 36: 1-9.
- Kobayashi, S. & S. Matsuura. 1995. Egg development and variation of egg size in the Japanese Mitten Crab *Eriocheir japonicus* (de Haan). *Benthos Res.* 48: 29-39.

- Knudsen, J.W. 1960. Reproduction, life history, and larval ecology of the California Xanthidae, the pebble crabs. *Pacific Sci.* 14: 3-17.
- Kuris, A., Z. Ravanan, A. Sagi & D. Cohen. 1987. Morphotypic differentiation of male Malaysian giant prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *J. Crust. Biol.* 7:219-237.
- Kwei, E.A. 1978. Size composition, growth and sexual maturity of *Callinectes latimanus* (Rathbun) in two Ghanaian lagoons. *Zool. J. Linn. Soc. London* 64: 151-175.
- Lardies, M.A. & I.S. Wehrmann. 1996. Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). I. Reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. *Arch. Fish. Mar. Res.* 43: 121-135.
- Longhurst, A. 1967. The pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Galatheidae) in the California Current. *CalCOFI Rep.* 11: 142-154.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán, A. Gracia & A.R. Vásquez-Bader. 2007. Relative growth and size at first maturity of the deep water shrimp, *Heterocarpus ensifer* (Decapoda, Pandalidae) from the southern gulf of Mexico. *Crustaceana* 80: 555-568.
- McEdward, L.R. 1997. Reproductive strategies of marine benthic invertebrates revisited: facultative feeding by planktotrophic larvae. *Amer. Natur.* 150: 48-72.
- Mathews, C.P., J.L. Granados & S.J. Arvizu-Martínez. 1974. Results of the exploratory cruises of the Alejandro de Humboldt in the Gulf of California. *CalCOFI Techn. Rep.* 17: 101-111.
- Olivares, A., J. Cárdenas & L. Orellana. 2005. Informe Interno. Programa de monitoreo Pesquería de “langostino” *Pleuroncodes planipes* en la costa salvadoreña, Unidad de Investigación y Desarrollo. Prestomar Pesquera del Sur, El Salvador. 66 pp.
- Palma, S. & P. Arana. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile. *Invest. Mar.* 25: 203-221.
- Pinheiro, M.A.A. & A. Fransozo. 1993. Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura: Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Crustaceana* 65: 377-389.

- Pinheiro, M.A.A. & A. Fransozo. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Ubatuba littoral, São Paulo state, Brazil. *Crustaceana* 71: 434-452.
- Reid, D.M. & S. Corey. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. II. The fecundity of fifteen species of anomuran and brachyuran crabs. *Crustaceana* 61: 175–189.
- Roberts, P. 1973. Larvae of *Munida subrugosa* (White, 1847), from Perseverance Harbour, Campbell Island. *J. Roy. Soc. New Zealand* 3: 393-408.
- Robinson, C.A. & S. Gomez-Aguirre. 2004. Tidal stream use by the red crab *Pleuroncodes planipes* in Bahia Magdalena, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 308: 237-252.
- Robinson, C.J., V. Anislado & A. López. 2004. The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. *Deep-Sea Res. II* 51: 753-766.
- Sastry, A.N. 1970. Reproductive physiological variation in latitudinally separated populations of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Biol. Bull.* 138: 56-65.
- Sastry, A. 1983. Ecological aspects of reproduction, 179-270. *In*: F.J. Vernberg & W.B. Vernberg (ed.). *The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations*. New York, Academic Press, Vol. 8: 383 p.
- Somerton, D. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1488-1494.
- Somers, K. 1991. Characterizing size-specific fecundity in crustaceans. *In*: *Crustacean Issues*, (ed. F.R. Schram) pp. 357-378. Balkema, Rotterdam.
- Steele, D.H. & V.J. Steele. 1975. Egg size and duration of embryonic development in Crustacea. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 60: 711–715
- Tapella, F., G.A. Lovrich, M. C. Romero & S. Thatje. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 82: 589-595.
- Thessalou M. & V. Kiortsis. 1997. Estimation of the reproductive output of the burrowing shrimp *Callinassa tyrrhena*: a comparison of three different biometrical approaches. *Mar. Biol.* 127: 435–442

- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1–45.
- Tulipani, D.C. & M.A. Boudrias. 2006. Behaviors of the pelagic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) observed in captivity. In: *Biology of Anomura II* A. Asakura (ed). *Crust. Res.* 6: 67-79.
- Turner, R.L. & J.M. Lawrence. 1979. Volume and composition of echinoderm eggs: implications for the use of egg size in life history models. In *Reproductive ecology of marine invertebrates* (ed. S.E. Stancik), pp 25–40. The Belle W. Baruch Library of Marine Science, University of South Carolina Press, Columbia.
- Warner, G.F. 1977. *The biology of crabs: 1-202*. Eleck Science, London.
- Wehrtmann, I.S. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Rev. Biol. Trop.* 38(2A): 327-329.
- Wehrtmann, I.S. & G.A. López. 2003. Effects of temperature on the embryonic development and hatchling size of *Betaeus emarginatus* (Decapoda, Caridea, Alpheidae). *J. Nat. Hist.* 37: 2165–2178
- Wehrtmann, I.S. & S. Echeverría-Sáenz. 2007. Crustacean fauna (Stomatopoda: Decapoda) associated with the deepwater fishery of *Heterocarpus vicarius* (Decapoda: Pandalidae) along the Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 55: 121-130
- Wehrtmann, I.S. & V. Nielsen-Muñoz. 2009. The deepwater fishery along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 543-554.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, New Jersey

Cuadro 1. Análisis de regresión entre la longitud del propodio mayor (LP) y la longitud del caparazón (LC) de *Pleuroncodes planipes* del Pacífico de Costa Rica. En todos los casos la relación fue significativa ($p < 0.01$). El nivel alométrico está referido al ajuste de cada categoría al modelo de crecimiento isométrico (0), negativo (-) y positivo (+).

Variable	Categoría	N	Ecuación	r^2	Nivel alométrico
LP	MJ	716	$LP = 1.53 LC^{0.90}$	0.73	-
	MA	160	$LP = 0.17 * LC^{1.56}$	0.61	+
	MT	876	$LP = 0.95 * LC^{1.05}$	0.86	0
	HJ	252	$LP = 1.81 * LC^{0.90}$	0.81	-
	HA	155	$LP = 0.79 * LC^{1.08}$	0.70	0
	HT	407	$LP = 1.78 * LC^{0.83}$	0.80	-

MJ = machos juveniles; MA = machos adultos; MT = machos totales; HJ = hembras juveniles; HA = hembras adultas; HT = hembras totales.

Cuadro 2 Hembras ovígeras de *Pleuroncodes planipes* del Pacífico de Costa Rica. Ecuación alométrica para la estimación de la producción de huevos; R = coeficiente de correlación, R² = coeficiente de determinación, N = número de hembras analizadas, LC = longitud del caparazón, NH = número de huevos, LT = longitud total, PH = peso húmedo; * significancia estadística (p<0,05).

Ecuación	R	R²	N
Fecundidad versus tamaño/peso húmedo			
1.- $\ln \text{NH} = 2.00 * 10^{-4} + 4.35 \ln \text{LT}$	0.71	0.51	290*
2.- $\ln \text{NH} = 3.00 * 10^{-4} + 5.29 \ln \text{LC}$	0.93	0.86	290*
3.- $\ln \text{NH} = 2500.20 + 0.67 \ln \text{PH}$	0.58	0.33	196*
Peso húmedo versus tamaño corporal			
4.- $\ln \text{PH} = 7.00 * 10^{-6} + 3.39 \ln \text{LT}$	0.63	0.40	196*
5.- $\ln \text{PH} = 4.00 * 10^{-4} + 2.99 \ln \text{LC}$	0.61	0.37	196*

Cuadro 3. Rango y promedio del volumen del huevo (VH) a lo largo del desarrollo embrionario en *Pleuroncodes planipes* de Costa Rica. N: Número de individuos por estado de desarrollo embrionario, I→III: incremento de volumen durante la embriogénesis. La letra indica diferencias estadísticas significativas entre el volumen del huevo en los diferentes estados del desarrollo (test Tukey, $P < 0.05$).

Estado de desarrollo	Volumen del huevo (mm ³)			
	N	Rango	Media ± DE	I→III (%)
Estado I	189	0.021-0.052	0.034a ± 0.0059	
Estado II	07	0.042-0.060	0.049b ± 0.0079	
Estado III	94	0.045-0.073	0.057c ± 0.0073	
Total	290	0.021-0.073	0.039 ± 0.0106	67

Cuadro 4. Rango de talla (mm), número y diámetro máximo promedio (mm) de los huevos producidos por algunos langostinos del género *Munida* y *Pleuroncodes*.

Especie	Longitud del caparazón (mm)	Número de huevos	Tamaño de los huevos (mm)	Referencias
<i>Munida gracilipes</i>	12.2-19.5	1259	0.56	Hernández <i>et al.</i> (en prep.)
<i>M. sarsi</i>	~10.0-32.0	2780	0.73	Hartnoll <i>et al.</i> 1991
<i>M. subrugosa</i>	11.2-25.7	4332	0.69	Tapella <i>et al.</i> 2002
<i>M. tenuimana</i>	-----	630	0.86	Hartnoll <i>et al.</i> 1992
<i>Pleuroncodes monodon</i>	20.0-43.9	6112	0.54	Palma y Arana 1997
<i>P. planipes</i>	21.4-31.0	9810	0.41	estudio actual

~ obtenido a partir de la ecuación publicada en el documento

Figura 1. Distribución geográfica de los puntos de muestreo a lo largo del Pacífico de Costa Rica. Cada punto representa un lance positivo donde fue colectado *P. planipes*.

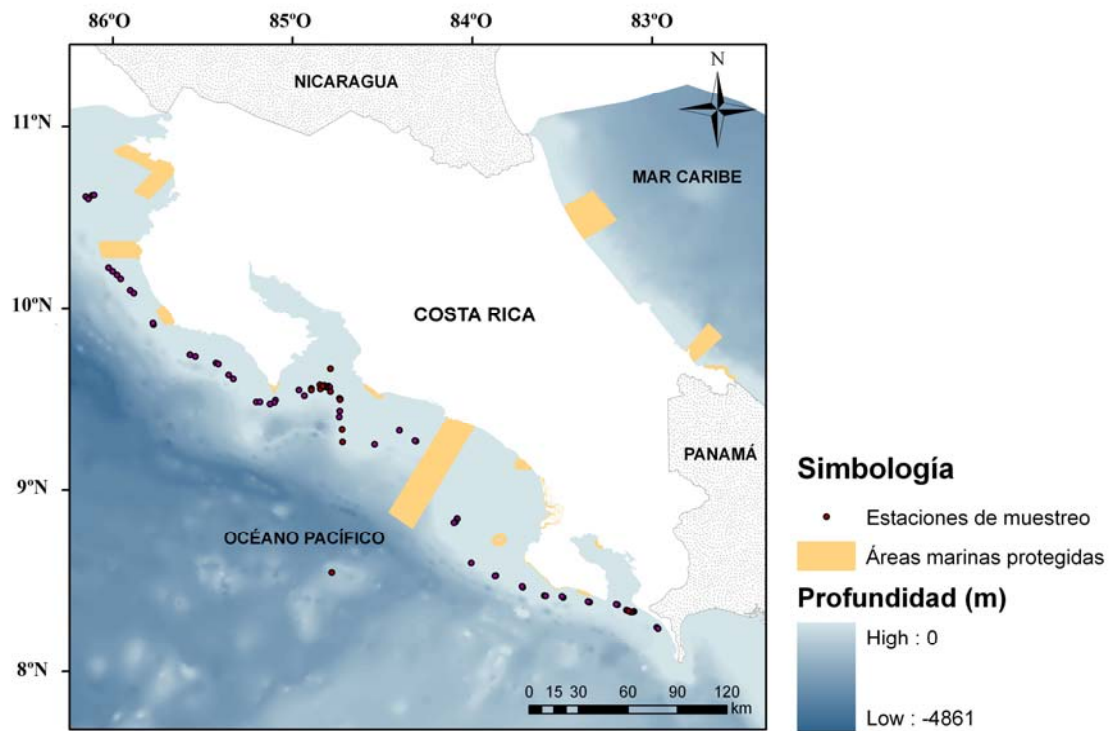


Figura 2. Distribución de frecuencia por clase de talla en la población de machos (a) y hembras (b) de *Pleuroncodes planipes* en la costa del Pacífico de Costa Rica. La gráfica del recuadro superior muestra la relación entre la longitud del propodio mayor (LP) versus la longitud del caparazón (LC) en ambos sexos. La flecha indica la talla en la cual los juveniles pasan a adultos.

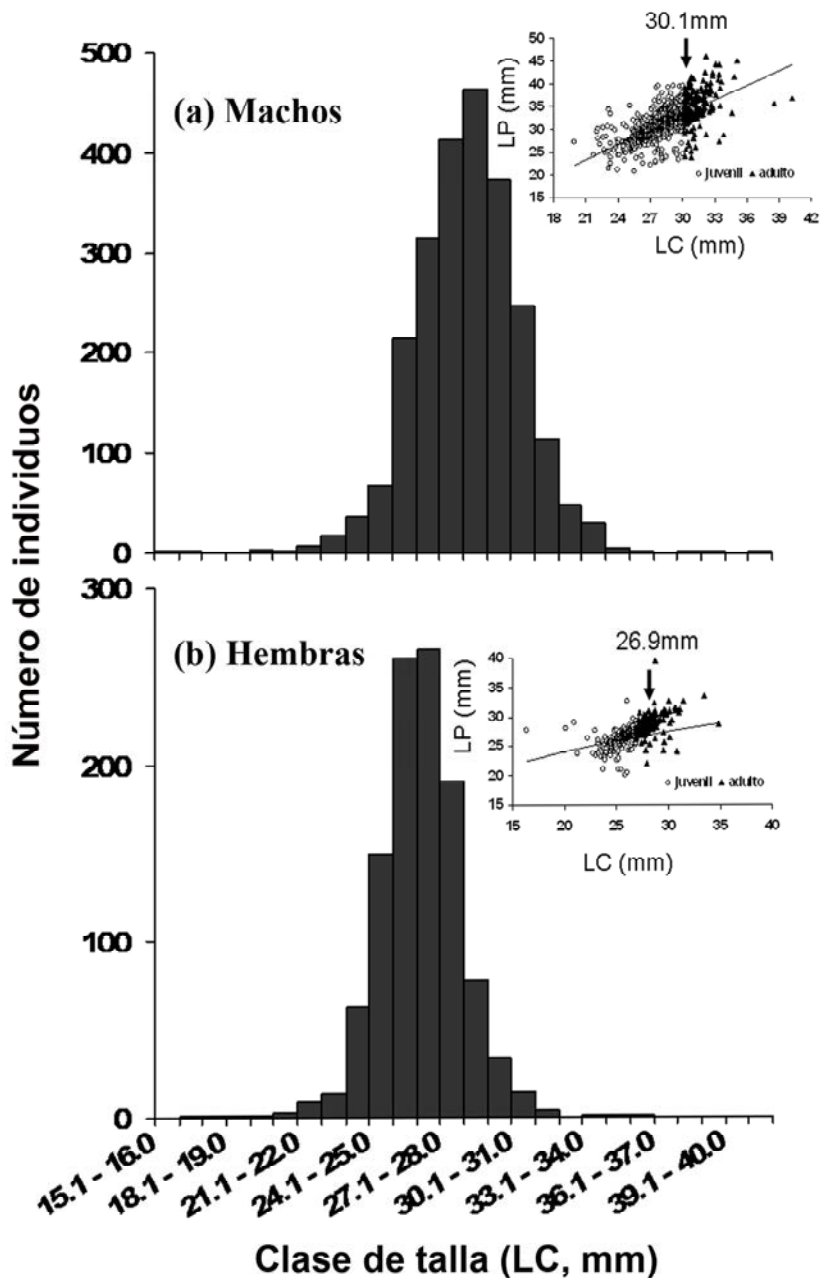


Figura 3. Madurez fisiológica para las hembras ovígeras en *Pleuroncodes planipes* en la costa del Pacífico de Costa Rica. La línea segmentada muestra la talla en la cual el 50% de las hembras alcanzan la madurez fisiológica. El número indica la talla de mínima madurez sexual fisiológica.

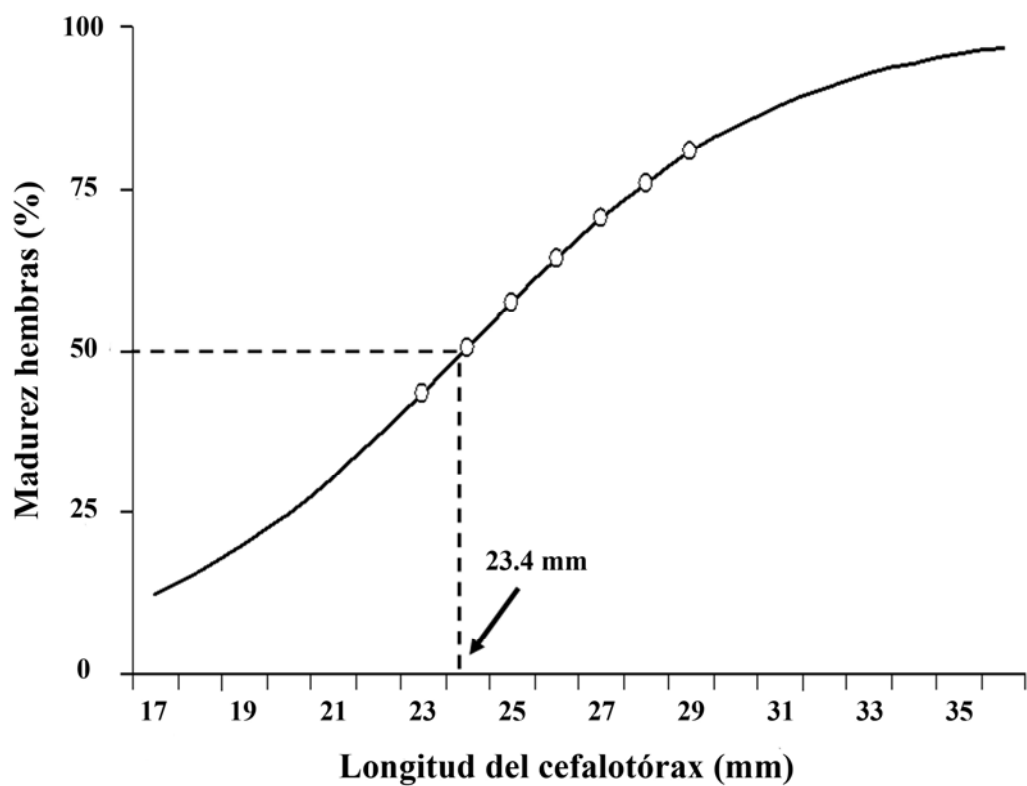


Figura 4 Relación entre la longitud del caparazón (LC) y número de huevos (NH) de hembras ovígeras en *Pleuroncodes planipes* de Costa Rica.

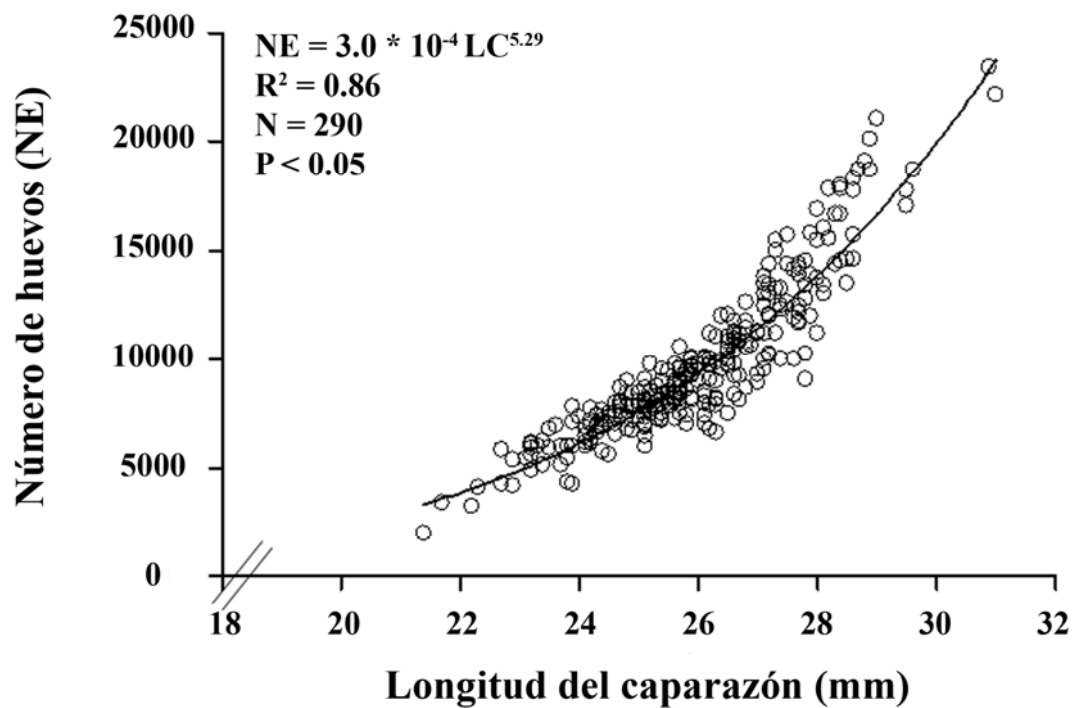


Figura 5. Curva para el aporte teórico de crías por rango de tallas en el langostino colorado *Pleuroncodes planipes* de la costa Pacífico de Costa Rica. El recuadro representa el rango de talla en el cual se concentra el aporte del 90% de las crías producidas en un evento reproductivo en toda la población.

