

Tesis Doctoral

Estrategias reproductivas de las especies de peces óseos más conspicuas y abundantes en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte

Villanueva Gomila, Gabriela Luján

2015-03-23

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Villanueva Gomila, Gabriela Luján. (2015-03-23). Estrategias reproductivas de las especies de peces óseos más conspicuas y abundantes en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Villanueva Gomila, Gabriela Luján. "Estrategias reproductivas de las especies de peces óseos más conspicuas y abundantes en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-23.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**Estrategias reproductivas de las especies de peces óseos más conspicuas y abundantes
en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área: CIENCIAS BIOLÓGICAS

Gabriela Lujan Villanueva Gomila

Director de tesis: Dr. Martín D. Ehrlich

Director asistente: Dr. Leonardo A. Venerus

Consejera de estudios: Dra. Graciela Esnal

Centro Nacional Patagónico (CENPAT – CONICET)

Buenos Aires, 2015

Fecha de referencia: 23 de marzo de 2016

Estrategias reproductivas de las especies de peces óseos más conspicuas y abundantes en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte

Resumen

Los peces exhiben una gran diversidad de patrones reproductivos en comparación con el resto de los vertebrados. Los rasgos reproductivos que presentan todos los individuos de una misma especie constituyen su estrategia reproductiva, mientras que las tácticas reproductivas son aquellas variaciones del patrón típico que los individuos llevan a cabo en respuesta a las condiciones locales. Estas estrategias y tácticas en los peces de arrecife presentan características particulares. Los arrecifes rocosos de los golfos norpatagónicos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN), ofrecen grietas, cuevas y aleros que un ensamble de peces particular, de alrededor de 30 especies, utilizan como refugio. El objetivo general de esta tesis es caracterizar las estrategias reproductivas de las cuatro especies de peces óseos más conspicuas y abundantes que habitan los arrecifes rocosos costeros en la Patagonia norte: mero *Acanthistius patachonicus* (Jenyns 1840), salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier 1829), escrófalo *Sebastes oculatus* Valenciennes 1833 (en Cuvier y Valenciennes 1833) y turco *Pinguipes brasilianus* (Cuvier 1829). Los objetivos particulares incluyen: la descripción de los primeros estadios de *A. patachonicus*, desde el huevo hasta el juvenil post-transicional (Capítulo I); el estudio de los patrones espacio-temporales de presencia de larvas de *P. semifasciata* y *S. oculatus* en el GSJ (Capítulo II), así como el patrón temporal de presencia de los juveniles post-transicionales en GSJ y GN (Capítulo III); y la caracterización de la biología reproductiva de *P. brasilianus* (Capítulo IV). Sobre la base de los resultados obtenidos y de la información preexistente recopilada se corroboró que las cuatro especies presentan características reproductivas comunes a otras de aguas templadas. Sin embargo, difieren en otros aspectos, tal como se discute a lo largo de esta tesis, lo que da lugar a estrategias diferentes que representan respuestas adaptativas alternativas igualmente exitosas frente a presiones ambientales similares.

Palabras claves. Arrecifes rocosos; estrategias reproductivas; golfos norpatagónicos; peces óseos; tácticas reproductivas.

Reproductive strategies of the most conspicuous and abundant reef fish species in Northern Patagonia

Abstract

Marine fishes have several different reproductive strategies compared to other vertebrates. The reproductive pattern of a species is its reproductive strategy, while reproductive tactics are variations in the pattern as a response to local conditions. These strategies and tactics in the reef fishes present special characteristics. Rocky reefs of Northpatagonian gulfs, San Matias (SMG), San José (SJG) and Nuevo (NG) have cracks, caves and eaves used as shelter by an assemblage of about 30 species of fish. The most conspicuous and abundant species that inhabit these reefs are *Acanthistius patachonicus* (Argentine sea bass), *Sebastes oculatus* (Patagonian redfish), *Pseudoperca semifasciata* (Argentine sandperch) and *Pinguipes brasilianus* (Brazilian sandperch). The general objective of this thesis was to characterize the reproductive strategies of those species. The particular objectives were to describe the early stages of *A. patachonicus* from eggs to post-transitional juveniles (Chapter I); to describe the spatio-temporal pattern of larval distribution in *P. semifasciata* y *S. oculatus* in SJG (Chapter II) and the temporal pattern of presence in post-transitional juveniles in SJG and NG (Chapter III), and to characterize the reproductive biology of *P. brasilianus* (Chapter IV). Based on our results and on previous information, we corroborated that the four species have reproductive characteristics similar to species from temperate waters. However, they differ in other aspects, which are discussed throughout this thesis. Those differences confer them alternative and equally successful adaptive responses to similar environmental pressures.

Keywords. Rocky reef; reproductive strategy; Northpatagonian gulfs; bony fishes; reproductive tactics.

Agradecimientos

Muchas son las personas a las que quiero agradecer por el apoyo y ayuda que me dieron a lo largo del doctorado. Comenzando por mis directores Leo y Martín, de los dos aprendí en muchos aspectos ayudándome a crecer. A Pedro Barón por aceptarme como becaria. A mis amigas que sin ellas, y más que nada en el último tiempo me hubiese sido imposible seguir adelante Luciana, Nadia, Nora, Romina millones de gracias por aportar en el inglés, la estadística y más que nada el cuidado de mi pequeño! algo que siempre les agradeceré. También a Emi, Bel, Marian y Sofi que de una u otra forma siempre están para lo que precise. A Ana Parma por aceptarme como una especie de “nieta” en la ciencia como alguna vez me describió. A los chicos del laboratorio por todos los datos que me dieron muy valiosos para mi tesis y por acordarse de avisarme, sacar fotos y filmar cuando veían juveniles David, Gastón y Alejo mil gracias!. A Pedrito por la gran ayuda y por hacer que la estadística parezca simple. A todos los que me acompañaron en las campañas y se mataron literalmente haciendo fuerza y aportando ideas para mejorar la maniobra: Leo V., Néstor Ortiz (gracias por los nudos!), Rodrigo Hernández Moresino, Rodrigo Falcón, Pedro Fiorda, Manuel Córdoba, Fernando Martínez, Mariángeles López, Ignacio D’Ercole, Gastón Trobbiani, Mariano Moris, Daniel Remenar, Chochi Owen, Miguel Camarero, Leo Getino, David Galván, “Pelado” Díaz. A Ariel y familia de playa Larralde por la buena predisposición en cada campaña. A Miguel Camarero (padre) por ayudarme con el diseño y armado del raño. Ma. Paula Sgarlatta, Mariano Cuestas, María Vusica, Mariángeles López, Nelson Bovcon, Ma. Eva Góngora y Alejo por los turcos. A Silvina Van der Molen por la lupa y cámara. A Norma Luján y Gabriela Williams por enseñarme sobre los mundos de la histología y de las imágenes satelitales, respectivamente. También quiero agradecer a las instituciones que permitieron llevar adelante este trabajo: Centro Nacional Patagónico y sus áreas de servicios (Automotores, Náutica, Computación, Electrónica, Biblioteca), Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Secretaría de Pesca del Chubut, Dirección General de Conservación de Áreas Protegidas del Chubut, Universidad de Buenos Aires, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. El trabajo de campo fue financiado gracias al generoso apoyo de tres proyectos: uno de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (BID PICT-2010-2461), uno de Conservation, Research and Education Opportunities International (CREOi) y el tercero de

Fondo iBOL Argentina. Las tareas de campo fueron realizadas dentro de un área declarada Patrimonio Natural de la Humanidad por UNESCO, y aprobadas por la Dirección General de Conservación de Áreas Protegidas del Chubut. Agradezco enormemente a mis padres por haberme apoyado siempre aunque no entendieran como pase de las ballenas a las larvas, a mis hermanos y cuña por la ayuda y apoyo en todo lo que hago, a mis sobrinos que los adoro!. Y además de agradecer quiero dedicar esta tesis a mis dos amores, Igna y Nico que se bancaron mis ausencias, malos momentos, desganos y estuvieron al lado mío como dos motorcitos para empujarme cuando lo necesitaba, los amo con todo el corazón.

Índice

Introducción general	9
Capítulo I. Descripción de huevos, larvas y juveniles post-transicionales del mero <i>Acanthistius patachonicus</i>.	
1.1. Introducción.....	14
1.2. Materiales y métodos.....	15
1.2.1. <i>Obtención de las muestras</i>	15
1.2.2. <i>Descripción de los primeros estadios de <u>Acanthisitus patachonicus</u></i> ..	17
1.3. Resultados.....	18
1.3.1. <i>Huevos y larvas vitelogénicas de <u>Acanthistius patachonicus</u></i>	18
1.3.2. <i>Morfología y desarrollo larvario y de los juveniles post-transicionales de <u>Acanthistius patachonicus</u></i>	18
1.3.3. <i>Abundancia y distribución de larvas de <u>Acanthistius patachonicus</u></i>	23
1.4. Discusión.....	24
Capítulo II. Patrones de distribución espacio-temporal de larvas de peces de arrecife en el golfo San José	
2.1. Introducción.....	40
2.2. Materiales y métodos.....	41
2.2.1. <i>Área de estudio</i>	41
2.2.2. <i>Obtención de las muestras</i>	42
2.2.3. <i>Análisis estadístico</i>	43
2.2.4. <i>Datos in situ e imágenes satelitales de temperatura superficial</i>	46
2.3. Resultados.....	47
2.3.1. <i>Características ambientales del área de estudio</i>	47
2.3.2. <i>Presencia de larvas en el plancton del GSJ</i>	48
2.3.2.1. <i>Patrón temporal</i>	49
2.3.2.2. <i>Patrón espacial</i>	50

2.4. Discusión.....	54
Capítulo III. Patrones espacio-temporales en la presencia de juveniles post-transicionales de peces de arrecife en los golfos norpatagónicos San José y Nuevo.	
3.1. Introducción.....	77
3.2. Materiales y métodos.....	79
3.2.1. <i>Información preliminar sobre la presencia de juveniles post-transicionales</i>	79
3.2.1.1. <i>Encuestas</i>	79
3.2.1.2. <i>Campaña oceanográfica CONCACEN</i>	80
3.2.2. <i>Muestreos específicos</i>	80
3.3. Resultados.....	83
3.3.1. <i>Presencia de juveniles post-transicionales</i>	83
3.3.1.1. <i>Estacionalidad y áreas de asentamiento</i>	83
3.4. Discusión.....	86
Capítulo IV. Biología reproductiva de <i>Pinguipes brasilianus</i> Cuvier 1829 en arrecifes rocosos de la costa norpatagónica de Argentina	
4.1. Introducción.....	102
4.2. Materiales y métodos.....	103
4.2.1. <i>Obtención de las muestras</i>	103
4.2.2. <i>Ciclo reproductivo</i>	104
4.2.3. <i>Talla de primera madurez</i>	105
4.2.4. <i>Fecundidad y patrón de desove</i>	105
4.2.5. <i>Análisis estadísticos</i>	107
4.3. Resultados.....	107
4.3.1. <i>Desarrollo de las gónadas</i>	107
4.3.2. <i>Ciclo reproductivo y talla a la madurez gonadal</i>	108
4.3.3. <i>Frecuencia de desove y fecundidad parcial</i>	110
4.4. Discusión.....	111
Conclusiones generales	129

Referencias bibliográficas.....135

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los peces exhiben una gran diversidad de patrones reproductivos en comparación con el resto de los vertebrados (Helfman et al., 1997; 2009; Taborsky, 2008). La mayoría de las especies de teleósteos es gonocórica (*i.e.*, los sexos están separados), ovípara, y presenta fecundación externa. En cada puesta se produce un gran número de huevos pequeños, en la que prevalece la cantidad sobre la calidad de la progenie (Leis, 1991; Wootton, 1998). Sin embargo, existe una gran variedad de excepciones a este plan general, las que incluyen hermafroditismo secuencial, simultáneo y partenogénesis, en lo que respecta al sistema de género; y ovoviviparidad y viviparidad, dependiendo del tipo de cuidado materno (Balon, 1975). A la vez, el desove puede ser total (o isócrono), cuando los oocitos o espermatozoides liberados por un pez en una temporada se desarrollan de manera sincrónica; o parcial (o heterócrono), en el caso contrario, lo que conduce a un alargamiento de la estación reproductiva (Agger et al., 1974), y a un aumento en las probabilidades de éxito reproductivo en sistemas cambiantes y/o heterogéneos. Los rasgos reproductivos que presentan todos los individuos de una misma especie, definidos inicialmente por la historia evolutiva del acervo genético al que pertenecen, constituyen una estrategia reproductiva. Dichas estrategias, en combinación con otros caracteres más plásticos determinados en gran medida por las condiciones ambientales imperantes, modelan las tácticas reproductivas (Gross, 1996; Wootton, 1998; Helfman et al., 2009) de manera de maximizar la capacidad de dejar descendencia reproductivamente activa (Wootton, 1984; Helfman et al., 2009).

Sea cual fuere la estrategia particular que despliega cada especie, a lo largo de su desarrollo ontogenético los peces pasan por estadios embrionarios y larvales, la mayoría de las veces pelágicos (Leis, 1991), hasta metamorfosearse en juveniles que presentan características morfológicas similares a las de los adultos. La aparición de estos primeros estadios en el mar se relaciona íntimamente con el ciclo anual de maduración sexual de los adultos, de manera que su estudio puede arrojar luz sobre los aspectos temporales y espaciales de la reproducción (cuándo, dónde y con qué frecuencia se produce; Leis, 1991). Por otro lado, dada la gran influencia que tienen los rasgos maternos (fecundidad, calidad de los huevos, edad, talla) sobre el reclutamiento (Helfman et al., 2009; Beer et al., 2013),

el estudio de la biología reproductiva resulta fundamental para entender la dinámica de las poblaciones de peces.

Los peces de aguas templadas y tropicales exhiben, en general, características reproductivas que los diferencian de aquellos que se distribuyen en aguas más frías: suelen ser desovantes múltiples, con reclutamiento continuo de oocitos por extensos períodos de tiempo, y tener fecundidad indeterminada (presencia de oocitos en diferentes estados vitelogénicos en un mismo ovario). En cambio, los peces de aguas frías son comúnmente desovantes totales que liberan sus gametas en cortos períodos de tiempo, y suelen presentar fecundidad determinada (presencia de oocitos, dentro de un mismo ovario, en el mismo estado vitelogénico) (Hunter y Golberg, 1980; Hunter, et al., 1985; Hunter y Macewicz, 1985; Murúa y Saborido-Rey, 2003).

Los peces que viven asociados a arrecifes, sean estos coralinos o rocosos, presentan una fuerte fidelidad a los mismos y una movilidad más o menos limitada (*e.g.*, Gunderson et al., 2008; Craig et al., 2011), observándose una gran variación intraespecífica en su organización social asociada a la distribución y variabilidad de los recursos (Sale, 1991; Coleman et al., 2000). En consecuencia, desarrollaron diferentes tipos de sistemas reproductivos, complejos en su mayoría, asociados estrechamente al uso particular del hábitat, que comprenden diferentes sistema de género, desde gonocorismo hasta hermafroditismo en distinto grado (Pankhurts y Conroy, 1987; Coleman et al., 2000; Sadovy y Liu, 2008; Collins y McBride, 2011); ocurrencia de cortejo (Sjölander et al., 1972; Donaldson, 1995); comportamientos territoriales (Sale, 1991; Helfman et al., 2009); diversos sistemas de apareamiento: mono y poligámicos (Berglund, 1997) relacionados con la formación de agregaciones reproductivas (McClenachan, 2009; Sadovy y Erisman, 2012) o harenes (Sano, 1993; Ohnishi et al., 1997); y diversos tipos de fecundación (Sadovy y Domeier, 2005; Shaw et al., 2012). En el marco de una hipótesis general que establece que las estrategias reproductivas actuales representan respuestas adaptativas alternativas igualmente exitosas frente a presiones ambientales similares, los peces de los arrecifes norpatagónicos proveen un ejemplo interesante acerca de cómo especies que coexisten en un mismo ambiente, solapándose ampliamente en el uso de recursos como la alimentación y el refugio (Galván, 2008; Galván et al., 2009b), pueden presentar estrategias y tácticas reproductivas muy diversas. Las especies de interés para este trabajo de tesis son las más

conspicuas y abundantes que habitan los arrecifes rocosos de los golfos norpatagónicos de Argentina: el mero *Acanthistius patachonicus* (Jenyns 1840), el escrófalo o cabrilla *Sebastes oculatus* Valenciennes 1833 (en Cuvier y Valenciennes 1833), el salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier 1829) y el turco o chanchito *Pinguipes brasilianus* Cuvier 1829 (Galván et al., 2009a; Irigoyen et al., 2013). Este grupo incluye una especie ovovivípara (*S. oculatus*); una ovulípara con posibles migraciones estacionales y formación de agregaciones reproductivas (*A. patachonicus*); y otra (*P. semifasciata*) con dimorfismo y dicromatismo sexual, perteneciente a una familia en la que son habituales el hermafroditismo y la monopolización del acceso al refugio o a las hembras por parte de los machos (e.g. Stroud, 1982; Walker y McCormick, 2009). Prácticamente no existe información previa sobre la reproducción del otro pinguipédido (*P. brasilianus*).

Para contribuir a llenar el vacío en el conocimiento de la biología reproductiva en estas especies y aportar información útil al momento de diseñar estrategias de manejo para los peces de los arrecifes norpatagónicos, en esta tesis se plantearon los siguientes objetivos:

Objetivo general

Caracterizar las estrategias reproductivas de las cuatro especies de peces óseos más conspicuas y abundantes que habitan los arrecifes rocosos costeros en la Patagonia norte: *Acanthistius patachonicus*, *Pseudoperca semifasciata*, *Sebastes oculatus* y *Pinguipes brasilianus*.

Objetivos particulares

- Describir el desarrollo de *A. patachonicus*, desde los huevos hasta los juveniles post-transicionales y compararlos con otras especies del género *Acanthistius*.
- Estudiar los patrones espacio-temporales de presencia de larvas de *P. semifasciata* y *S. oculatus* en el golfo San José, relacionándolos con características oceanográficas.
- Estudiar los patrones espacio-temporales en la presencia de juveniles post-transicionales para las cuatro especies; identificar áreas de asentamiento y caracterizar el hábitat ocupado por las distintas especies.
- Describir la biología reproductiva de *P. brasilianus*.

Área de estudio y breve reseña sobre las especies de interés

Los golfos norpatagónicos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN) (~40°–43°S) se encuentran en una zona de transición entre dos provincias biogeográficas: la Provincia Biogeográfica Argentina (cálido-templada), con especies cuyos rangos de distribución se extienden desde Río de Janeiro hasta el norte de Patagonia, y la Provincia Biogeográfica Magallánica (templado-fría), con especies típicas de latitudes más altas, por encima de los 40°S (López, 1964; Balech y Ehrlich, 2008; Galván et al., 2009a). En particular, los golfos Nuevo y San José revisten gran interés turístico debido a la variedad de recursos faunísticos, principalmente aves y mamíferos marinos. Esto condujo a la Provincia del Chubut a declarar el GSJ Parque Marino Provincial (Ciocco, 1995). Con posterioridad, la región de Península Valdés, que incluye al GSJ y parte del GN, fue declarada Patrimonio Natural de la Humanidad por UNESCO en 1999, y más recientemente, en el 2014, Reserva de Biosfera, debido a su valor como reservorio de biodiversidad.

Los arrecifes rocosos que se encuentran esparcidos sobre los fondos predominantemente blandos de los golfos norpatagónicos son parches aislados de sustrato duro o semi-duro, de génesis diversa, que alcanzan hasta unos pocos cientos de metros de extensión (Parker et al., 1997; Venerus, 2006). Estas áreas, conocidas localmente como *salmoneras* (Venerus, 2006; 2010), presentan un relieve irregular y ofrecen grietas, cuevas y aleros que un ensamble de peces particular, de alrededor de 30 especies, utiliza como refugio (Galván et al., 2009a). Estas especies sostienen múltiples actividades comerciales, recreacionales y deportivas (como el buceo, la pesca de altura y la caza submarina), y han servido para promover el interés turístico de localidades como Puerto Madryn y Puerto Pirámides desde mediados de los años 50's (Venerus, 2006; 2010).

Acanthistius patachonicus, perteneciente a la familia Serranidae (aunque Craig y Hastings, 2007; y Smith y Craig, 2007, sugirieron excluir el género de los Serranidae y considerarlo *insertae sedis* en base a evidencias genéticas), es una especie longeva de crecimiento lento (San Román, 1980; Rubinich, 2001) que se distribuye desde los 23°S en Brasil hasta los 48°S sobre la plataforma Argentina, y ocupa desde áreas costeras hasta profundidades cercanas a los 100 metros (San Román, 1980; Cousseau y Perrota, 2000;

Irigoyen et al., 2008). Además del interés comercial y deportivo que presenta esta especie dentro de los golfos, aguas adentro es capturado por las flotas costeras y de altura, principalmente como captura incidental en las pesquerías dirigidas a otras especies comerciales como la merluza *Merluccius hubbsi* Marini 1933 y el langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (Góngora, 2011).

Sebastes oculatus (Sebastidae) se distribuye en el Atlántico sur desde el golfo San Matías hasta las costas de Perú, incluyendo las Islas Malvinas (Rocha-Olivares et al., 1999; Galván et al., 2009a). La ausencia de diferencias morfológicas marcadas entre las especies del género *Sebastes* del hemisferio sur llevó a algunos autores a considerarlos una única especie: *S. capensis* (Gmelin, 1789) (Rocha-Olivares et al., 1999; Venerus et al., 2013), lo que produjo confusión en la literatura científica. Sin embargo, en la actualidad se considera la existencia de dos especies válidas para este hemisferio, estando *S. capensis* restringido a las islas de Tristan da Cunha y Gough, y la costa de Sudáfrica (Eschmeyer y Hureau, 1971; Rocha-Olivares et al., 1999b). *Sebastes oculatus*, por su parte, presenta dos fenotipos cromáticos en el Mar Argentino, segregados batimétricamente, el morfotipo “oscuro”, que habita aguas costeras <50 m, y el morfotipo “claro”, que habita aguas más profundas >80–100 m (Venerus et al., 2013).

La familia Pinguipedidae esta representada dentro de los golfos norpatagónicos por dos especies: *P. semifasciata* y *P. brasilianus*. *Pseudoperca semifasciata* es una especie longeva de crecimiento lento, endémica de las aguas costeras del suroeste del Océano Atlántico, se distribuye desde los ~23°S en Brasil hasta los ~47°S en Argentina (Menni y Gosztonyi, 1982; Cousseau y Perrotta, 2000). *Pseudoperca semifasciata*, la especie de mayor tamaño del ensamble, presenta gran interés deportivo en la región y constituye un recurso económico relevante. En Camarones, por ejemplo, desde el año 1981 se desarrolla la competencia de pesca de altura más importante de la provincia, la “Fiesta Nacional del Salmón de Mar”, dirigida principalmente a esta especie (Venerus, 2010). *Pinguipes brasilianus* es la especie que ha recibido menos atención desde el punto de vista científico. Se distribuye desde Río de Janeiro, Brasil (22°S), hasta el golfo San Jorge, Argentina (46°S) (Galván et al., 2009a). Aunque considerada endémica para el Atlántico Sudoccidental, Orsi Relini (2002) reportó la presencia de esta especie en el mar Mediterráneo.

CAPÍTULO I

Descripción de huevos, larvas y juveniles post-transicionales del mero *Acanthistius patachonicus*

1.1. Introducción

El género *Acanthistius* Gill, 1862, incluido en la familia Serranidae (Nelson, 2006; ver sin embargo Smith y Craig, 2007), está representado por 2 especies en el océano Atlántico sudoccidental: *Acanthistius brasiliensis* (Cuvier, 1828) y *Acanthistius patachonicus*. *Acanthistius brasiliensis* se distribuye desde los 15°S (Brasil) hasta los 36°S (Uruguay) (Irigoyen et al., 2008), mientras que *A. patachonicus*, ocupa desde los 23°S en Brasil hasta los 48°S sobre la plataforma Argentina (Irigoyen et al., 2008), en un rango de profundidades que va de los 0 a 100 m (Cousseau y Perrotta, 2000). Hasta hace unos pocos años, los ictiólogos argentinos identificaban a *A. patachonicus* como *A. brasiliensis*, generando confusión en la literatura. Irigoyen et al. (2008) aclararon el estatus taxonómico de las especies del género en el Atlántico sudoccidental, y elaboraron una clave diagnóstica para discriminar ambas especies.

Acanthistius patachonicus es la especie más abundante en los arrecifes rocosos costeros de la Patagonia norte, Argentina, (Galván et al., 2009a), donde sustenta actividades comerciales, recreacionales y deportivas como el buceo, la pesca de altura y la caza submarina. En aguas de plataforma es capturado además por la flota pesquera, en parte como fauna acompañante en las pesquerías de merluza *Merluccius hubbsi* y del langostino patagónico *Pleoticus muelleri*. Los desembarques anuales de *A. patachonicus* decrecieron entre 1989 (14.509 toneladas métricas) y 2013 (2.462 toneladas métricas) (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, 2013). Pese a su gran valor económico y recreativo, la información sobre la ecología reproductiva y el comportamiento de esta especie es escasa. *Acanthistius patachonicus* es una especie longeva (la edad máxima registrada para ejemplares de aproximadamente 47 cm de largo total fue 40-41 años, ver Rubinich, 2001), de crecimiento lento, que alcanza 65 cm de largo y 4 kg de peso (Irigoyen et al., 2008). Esta

especie es un desovante parcial con fecundación externa. Su estación reproductiva abarca desde septiembre hasta diciembre en la costa de la provincia de Buenos Aires y el norte de Patagonia (Ciechomski y Cassia, 1976; Dell’Arciprete et al., 1987), donde al menos una fracción de su población forma agregaciones reproductivas (Irigoyen, comunicación personal).

En este capítulo se describe el desarrollo de los primeros estadios de *A. patachonicus*, desde los huevos al juvenil post-transicional (sensu Vigliola y Harmelin-Vivien, 2001), y se comparan sus rasgos distintivos con los de otras especies del género *Acanthistius*. Más allá del interés netamente científico, la identificación de los primeros estadios de *A. patachonicus* permitirá identificar los patrones espacio-temporales en la reproducción, y al mismo tiempo contribuirá a la localización de las áreas reproductivas y de cría para esta especie.

1.2. Materiales y métodos

1.2.1. Obtención de las muestras

Los huevos y larvas vitelogénicas fueron obtenidos en un experimento de fertilización *in vitro*. Los adultos maduros fueron capturados con redes de arrastre cerca de la boca del GSM (41°45’S, 63°28’O), el 11 de noviembre de 1978 a bordo del R/V “Walther Herwig”, a cargo del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, Mar del Plata) durante una campaña de investigación en el marco de un convenio de cooperación bilateral entre Argentina y Alemania. Los oocitos hidratados y el esperma fueron mezclados en un recipiente con agua de mar. Luego, los huevos fertilizados fueron lavados y guardados en recipientes de dos litros conteniendo agua marina a 18°C. Durante una semana, cada dos horas, se extrajo un número variable de huevos (entre 16 y 39) y de larvas vitelogénicas en diferentes estados de desarrollo, los que fueron fijados en formaldehído 5%.

Por otro lado, durante la campaña de investigación “CONCACEN 2009”, a cargo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), el Centro Nacional Patagónico (CENPAT) y el Servicio de Hidrografía Naval, se recolectaron 41 muestras de zooplancton (Tabla 1.1 y Figura 1.1). La misma se realizó sobre la plataforma

Argentina en noviembre de 2009 a bordo del B/O “Puerto Deseado”. Además, se realizó un muestreo de plancton con periodicidad mensual que abarcó la primavera y el verano, durante 2 años consecutivos, sobre una grilla de 25 estaciones dispuestas regularmente en el GSJ a bordo de la lancha cabinada CENPAT I (7,8 m de eslora) y de un bote semirrígido (5,5 m de eslora). En total se recolectaron 210 muestras de plancton; el primer año se muestrearon entre 17 y 25 estaciones por mes, entre octubre de 2011 y marzo de 2012, y el segundo año, entre 16 y 20 estaciones, entre septiembre de 2012 y abril de 2013 (Tabla 1.1 y Figura 1.1). Debido a condiciones meteorológicas adversas (*e.g.*, vientos superiores a 15 nudos) y a dificultades logísticas no se obtuvieron muestras en los meses de enero y noviembre del 2012.

Además, se recolectaron otras 105 muestras de zooplancton durante 2 campañas oceanográficas realizadas por el INIDEP: CC-01/08 y EH-05/11, llevadas a cabo en diciembre de 2008 y noviembre de 2011 a bordo del B/P “Capitán Canepa” y el B/P “Eduardo Holmberg”, respectivamente.

Los arrastres de zooplancton fueron realizados con una red Hensen de 70 cm de diámetro de boca (CONCACEN, GSJ), una red Multinet (CC-01/08) con área de boca cuadrada (50 × 50 cm), y una red Bongo de 60 cm de diámetro de boca (EH-05/11), todas ellas recubiertas con una malla de 300 µm. Sobre la boca de cada red se montó un flujómetro General Oceanics (Miami, Estados Unidos), Hydro-Bios (Altenholz, Alemania) o T.S.K. (Tsurumi-Seiki Co., Ltd., Yokohama, Kanagawa, Japón), dependiendo de la campaña que se tratara, para estimar el volumen de agua filtrada. La velocidad de arrastre se mantuvo entre 1,5 y 3 nudos. Durante la campaña CONCACEN 2009 se realizaron dos arrastres de plancton por estación, uno oblicuo (profundidad muestreada: 5–172 m) y otro horizontal (1–20 m). En el GSJ los arrastres fueron oblicuos (6–52 m) u horizontales (3–28 m), dependiendo de la profundidad de fondo, con el fin de incrementar el volumen de agua muestreada. Los arrastres horizontales se realizaron a pocos metros por debajo de la superficie a bordo del BO “Puerto Deseado” y cerca del fondo dentro del GSJ. En la campaña CC-01/08 los arrastres fueron horizontales (0–57 m), y en EH-05/11, oblicuos (9–60 m). En cada lance de plancton se registraron la profundidad y la temperatura mediante un sensor adosado a la red (en las campañas CONCACEN y en el GSJ) o con un CTD (en las campañas CC-01/08 y EH-05/11, la temperatura del agua fue registrada con

un SBE 25 Sealogger CTD y SBE 19 SeaCAT Profiler CTD [Sea-Bird Electronics, Bellevue, WA], respectivamente).

En todos los casos las muestras fueron fijadas inmediatamente después de ser colectadas, y preservadas en formaldehído al 5%. La abundancia de larvas fue expresada como número de larvas/1000 m³. Para describir el juvenil post-transicional se contó con un único ejemplar. El mismo fue capturado cerca de la ciudad de Mar del Plata en diciembre de 1963 con una red camaronera, a una profundidad menor a 30 m (colección de ictioplancton, INIDEP, no catalogado).

1.2.2. Descripción de los primeros estadios de Acanthistius patachonicus

Para describir los rasgos morfométricos y merísticos, la pigmentación (melanóforos) y el desarrollo de las espinas en la cabeza se utilizó un total de 170 huevos, 48 larvas vitelogénicas (rango de largo total [LT]: 1,1 a 2,9 mm LT), 31 larvas en preflexión (2,2 a 6,1 mm LT), 16 larvas en flexión (4,9 a 7,6 mm LT), 4 larvas en postflexión (7,2 a 8,4 mm LT), y un juvenil post-transicional (13,1 mm LT). La descripción de los huevos se basó en caracteres específicos que incluyeron tamaño y forma, presencia y número de gota oleosa, ancho del espacio perivitelino y rasgos distintivos en vitelo y/o gota oleosa. La toma de medidas sobre las larvas, la asignación de categorías de proporciones del cuerpo, y la terminología estuvieron basados en el trabajo de Neira et al. (1998):

- Largo total (LT): distancia entre la punta del hocico y el final de la notocorda (en larvas en preflexión y flexión), y el margen posterior de los huesos hipurales (para larvas en postflexión y juvenil post-transicional);
- Diámetro del ojo (DO): diámetro mayor del ojo;
- Largo del hocico (LH): distancia entre la punta del hocico y el margen anterior del ojo;
- Largo de cabeza (LC): distancia entre la punta del hocico y el margen posterior del opérculo;
- Altura del cuerpo (AC): distancia vertical sobre la base de la aleta pectoral;
- Largo preanal (LP): distancia entre la punta del hocico y la cloaca.

Todas las medidas relativas son referidas al LT. Las medidas morfométricas fueron calculadas como proporción de LT con excepción del DO y LH que fueron calculados como proporción del LC. Los especímenes fueron medidos al 0,1 mm inferior sobre fotografías tomadas con una cámara digital Cyber-shot DSC-W200 (Sony Corp., Tokio), acoplada a una lupa Wild M3 (Leica Geosystems AG, St. Gallen, Suiza), y procesadas con el programa Axió Vision LE versión 4.1 (Zeiss, Oberkochen, Alemania). Siempre que fue posible se contabilizó el número de miómeros, y de espinas y radios en las aletas dorsal, pectoral, pélvica, anal y caudal de cada larva. Tanto las medidas como los conteos merísticos se realizaron del lado izquierdo de los individuos. Para describir las espinas de la cabeza y la secuencia del desarrollo opercular, así como otros rasgos osteológicos, se tiñeron con alizarina y *alcian blue* 21 larvas en preflexión, 11 en flexión, 3 en postflexión y el juvenil post-transicional. Para eso se modificaron las técnicas propuestas por Potthoff (1984) y Taylor y Van Dyke (1985). Los distintos estadios de desarrollo fueron ilustrados siguiendo a Trnski y Leis (1991).

1.3. Resultados

1.3.1. Huevos y larvas vitelogénicas de *Acanthistius patachonicus*

Los huevos pelágicos de *A. patachonicus* son esféricos y tienen un diámetro medio de 1,1 mm (desviación estándar [DE] = 0,1 mm). No presentan pigmentación y tienen una gota oleosa de color amarillo claro (diámetro medio de la gota \pm DE = $0,2 \pm 0,1$ mm). El vitelo es claro y segmentado (Figura 1.2), el espacio perivitelino es delgado y no presenta pigmentación (media \pm DE = $0,2 \pm 0,1$), y el corion es translúcido.

La larva al eclosionar tiene un pequeño saco vitelino ovoide que representa el 17% del largo del cuerpo, con una gota oleosa localizada anteriormente. Las larvas vitelogénicas carecen de pigmentación en los ojos y la boca no está aún formada (Figura 1.3A).

1.3.2. Morfología y desarrollo larvario y de los juveniles post-transicionales de *Acanthistius patachonicus*

Se depositaron cuatro larvas como *vouchers* en la colección ictiológica del Centro Nacional Patagónico: CNPICT 2009/21, flexión, larva quebrada, 41°25'S, 63°19'O;

CNPICT 2009/22-1, postflexión, 7,6 mm, 41°20'S, 63°00'O; CNPICT 2009/22-2, flexión, 7,5 mm, 41°20'S, 63°00'O; CNPICT 2011/7, preflexión, 5,0 mm, 42°17'S, 64°21'O.

Forma del cuerpo

La menor larva colectada se encontraba en preflexión y midió 2,2 mm. Sus ojos eran redondos y su pigmentación incipiente; el vitelo había sido consumido por completo y su boca se encontraba abierta y en posición terminal (Figura 1.3B). El tracto digestivo es evidente desde la preflexión. La flexión de la notocorda comienza cerca de los 4,9 mm y se completa a los 7,6 mm.

El desarrollo de las larvas es un proceso gradual. Sin embargo, se observaron algunas discontinuidades en las proporciones del cuerpo entre las larvas de 2,2–3,0 mm y los individuos más grandes (Figura 1.4). El LC fue moderado, con un valor de ~23% del LT en larvas <4,2 mm, 28–35% en larvas entre 4,2–8,4 mm, 34% en el juvenil post-transicional y alcanzó el 39% en adultos (los valores de referencia para adultos se obtuvieron de Nakamura et al., 1986) (Figura 1.4A). La AC también fue moderada, su valor medio oscila entre 22–26% del LT en larvas <4,2 mm, entre 27–33% en larvas entre 4,2–8,4 mm, 35% en el juvenil post-transicional y 28% en adultos (Figura 1.4B). El LP fue moderado en larvas <4,2 mm (44–46%), y largo en las larvas más grandes (54–62%), en el juvenil post-transicional (62%) y en adultos (57%) (Figura 1.4C).

En relación a la cabeza, el LH se incrementó del 30% al 40% en larvas <4,2 mm y se mantuvo estable en las larvas mayores a esa talla y en el juvenil post-transicional (Figura 1.5A), mientras que el DO decreció marcadamente entre 41% y 24% (Figura 1.5B). El tamaño de la boca se incrementó suavemente a lo largo de desarrollo y a los ~6 mm se observaron dientes cónicos en la mandíbula superior.

El juvenil post-transicional fue identificado por sus similitudes morfológicas con el adulto (Figura 1.3G). El hocico es corto y redondeado, la boca terminal alcanzó el margen anterior del ojo, observándose en ambas mandíbulas dientes caniniformes únicamente.

Desarrollo de los caracteres merísticos

La mayoría de los rasgos merísticos de las larvas de *A. patachonicus* se desarrollan entre los ~6 y los 8,4 mm (en los estados de flexión y postflexión) (Tabla 1.2). Se contabilizaron entre 23 y 26 miómeros totales (moda = 25 miómeros): entre 7 y 12 fueron

preanales y entre 13 y 18, postanales. Esta fórmula no sufrió cambios con el desarrollo. La larva en preflexión tiene sólo una aleta embrionaria indiferenciada y un par de primordios en las aletas pectorales (Figura 1.3 B–D). La secuencia de formación de los radios de las aletas comenzó con el desarrollo de la dorsal, continuó por la pectoral, caudal y pélvica durante la flexión, y se completó entre los 8,4 y 13,1 mm; los elementos de las aletas alcanzan el complemento completo en el juvenil post-transicional. Las espinas fueron lisas en todos los casos.

Tres radios branquiostegales se observan en larvas de 4,4 mm; 6 en larvas de 6,8 mm y 7 (su número definitivo) en ejemplares de 7,7 mm (Tabla 1.2).

Formación de las aletas

La aleta embrionaria en larvas vitelogénicas y preflexión es simétrica alrededor de la notocorda (Figura 1.3 A–C). En la aleta caudal, el primer radio ventral a la notocorda se forma a los 5,5 mm y en las larvas mayores el número de radios crece simétricamente en los lóbulos superior e inferior (Figura 1.3D). Las larvas en postflexión tienen la aleta caudal homocerca con contorno redondeado, con ~8 radios en cada lóbulo. El complemento completo de los adultos, 9 radios ramificados en el lóbulo superior y 8 en el lóbulo inferior, se encuentra desarrollado a los 13,1 mm (Tabla 1.2 y Figura 1.3G).

La larva preflexionada más pequeña estudiada presentó aletas pectorales embrionarias (Figura 1.3B). A los 6 mm se observan entre 2 y 5 radios en la parte superior de la aleta pectoral, y 1 espina y 3 radios en la aleta pélvica (Figura 1.3E). Los radios en la aleta pectoral se agregan ventralmente (Figura 1.3F).

La aleta dorsal embrionaria indiferenciada se extiende desde la región posterior a la cabeza hasta la región caudal en larvas <6,1 mm. Las espinas y radios comenzaron a aparecer durante la flexión y se agregaron desde la región anterior hacia la posterior, entre los 6,1–6,9 mm se formaron las 2 primeras espinas, y entre 7,0–7,6 mm se formaron los 3 primeros radios. Los radios de la aleta anal no estaban aún desarrollados en larvas <8,4 mm (Tabla 1.2 y Figura 1.3F).

El complemento de radios y espinas en las aletas se completa prácticamente en el juvenil post-transicional: la aleta pélvica tiene 1 espina y 4 radios; la pectoral tiene 17 radios; la dorsal tiene 12 espinas y 16 radios; y la anal tiene 2 espinas y 9 radios (Tabla 1.2

y Figura 1.3G). La primera y segunda espina dorsal fueron más cortas que la tercera y cuarta, y los 2 primeros radios dorsales interneurales estuvieron separados sosteniendo a las primeras 2 espinas. La primera espina de la aleta anal era más corta que la segunda, y ambas estuvieron sostenidas por 2 interhemales separados.

Esqueleto axial

El proceso de osificación de la columna vertebral se inició en la primera vértebra y avanzó en dirección posterior. Este proceso comenzó a los 6,1 mm, alrededor de los 7,0 mm, 11 vértebras ya estaban osificadas, y cerca de los 7,7 mm, todos los componentes de la columna vertebral estaban osificados, con excepción de los últimos 8 y el urostilo. Cada espina neural y el primer arco neural fueron los primeros en osificarse, seguidos por el centro, el arco hemal y su espina. Las costillas pleurales no se observaron osificadas en ninguna de las larvas ni en el juvenil post-transicional.

El complejo de la aleta caudal en el juvenil post-transicional es típico de los perciformes (Figura 1.6). El esqueleto caudal tiene 3 epurales, el urostilo, un pequeño uroneural dorsal al urostilo, 4 hipurales y 2 arcos hemales autógenos sobre la antepenúltima y penúltima vértebras. Además presenta 15 radios segmentados ramificados soportados por los hipurales, distribuidos de la siguiente forma: 6 ventrales sobre los hipurales 1 y 2, y 9 dorsales sobre los hipurales 3 y 4. Cuatro radios dorsales y 7 ventrales no ramificados aparecen adyacentes a los radios segmentados.

Desarrollo de las espinas de la cabeza y del complejo opercular

El número y localización de las espinas en la cabeza permitió reconstruir la serie del desarrollo larval en *A. patachonicus* y presentó un gran valor taxonómico. Todas las espinas de la cabeza son lisas. En las larvas en preflexión temprana, el preopérculo aparece como una lámina triangular parcialmente osificada con una incipiente punta que luego se desarrolla en espina, y con un margen anterior ligeramente engrosado (Figura 1.7A). En las larvas en preflexión más avanzada, el preopérculo aparece completamente osificado y su margen anterior comienza a engrosarse, 2 diminutos forámenes y 1 espina bien definida orientada postero-ventralmente se observan en desarrollo en el margen posterior del preopérculo (Figura 1.7B). El opérculo se encuentra parcialmente osificado y tiene un margen engrosado.

Las larvas en flexión temprana presentan 2 espinas preoperculares anteriores y 3 posteriores (Figura 1.7C). La espina central es la más larga, seguida en tamaño por la dorsal, mientras que la ventral es diminuta. El opérculo tiene forma triangular, esta completamente osificado y articulado con el hiomandibular en este estadio. El subopérculo se presenta incipiente y localizado debajo del opérculo, y el interopérculo está situado debajo de la espina media preopercular. Durante la flexión avanzada, el preopérculo mantiene su forma pero se incrementa en tamaño (Figura 1.7D), el opérculo presenta una proyección anterior y una espina posterior, el subopérculo, osificado con forma de “U”, ocupa la totalidad del espacio entre el opérculo y el interopérculo, y el supracleitro es evidente y sostiene una espina única. En la flexión tardía, todos los elementos aparecen completamente osificados (Figura 1.7E). El margen preopercular tiene 3 espinas; la del medio es la más larga y se extiende hasta el cleitro, y el interopérculo alcanza la espina preopercular ventral posterior.

En postflexión (Figura 1.7F) el preopérculo forma un ángulo recto con 3 pequeñas espinas anteriores y 6 posteriores. Las 4 espinas posteriores inferiores son más largas (la espina en el ángulo es la más larga) y 3 de estas están orientadas ventralmente. El supracleitro tiene 3 espinas y el interopérculo, 2. El opérculo tiene 3 espinas, la del medio tiene forma de cresta y el subopérculo, en forma de “V”, presenta 4 vértices agudos.

En larvas >7,5 mm son evidentes, además, una cresta supraocular y 2 espinas posttemporales (Figura 1.3 E–G).

Patrón de pigmentación

El patrón de pigmentación en las larvas formolizadas de *A. patachonicus* consiste en unos pocos melanóforos que se encuentran en posiciones específicas. Las larvas vitelogénicas no presentan pigmentación (Figura 1.3A). A los 3,9 mm las larvas en preflexión tienen un melanóforo en forma de punto en el ángulo de la mandíbula inferior, y otro igual en el margen posterior y dorsal del ojo (Figura 1.3B), además de un pequeño punto en la base de la aleta pectoral, anterior al cleitro (Figura 1.3C). En las larvas en flexión y postflexión (Figura 1.3 E y F) se observa además un grupo de melanóforos externos en forma de estrella, localizados en la región parietal, y otro grupo interno por debajo de la espina preopercular más larga. Sobre el parietal aparece un parche de melanóforos que se incrementa en tamaño en el juvenil post-transicional (Figura 1.3F). Las

larvas en preflexión avanzada presentan un gran melanóforo interno en la base del cleitro (Figura 1.3 C–F).

Un número considerable de pigmentos internos presentes sobre el área dorsal a la cavidad digestiva y sobre la vejiga natatoria incrementan su número a lo largo del desarrollo, mientras que unos pocos melanóforos internos se observan en el margen ventral al tubo digestivo (Figura 1.3 B–F).

En larvas de entre ~5 y 7,5 mm (Figura 1.3 C–E) se observaron unos pocos pigmentos pequeños y aislados sobre la línea antero-lateral del cuerpo. A lo largo de la línea media ventral los pigmentos consisten en una serie corta de 3–4 pequeños puntos (Figura 1.3 B–F). A lo largo del desarrollo de los radios de la aleta caudal un grupo de pigmentos se hace cada vez menos notorio en el centro del margen del hipural (Figura 1.3 E y F).

1.3.3. Abundancia y distribución de larvas de Acanthistius patachonicus

Las larvas de *A. patachonicus* fueron colectadas desde mediados de noviembre hasta mediados de marzo (durante los años descriptos previamente) entre los 40°31'S y 42°28'S, hasta una profundidad máxima de 52 m (Tabla 1.1 y Figura 1.1). En las estaciones donde las larvas fueron capturadas, la temperatura media del agua osciló ampliamente entre 10,5 y 17,9 °C. En general, tanto la frecuencia de ocurrencia como la densidad de larvas en estaciones positivas fue baja: entre 1 (2,16 larvas/1000 m³) y 111 larvas (750,62 larvas/1000 m³) fueron colectadas en arrastres poco profundos al este de la boca del GSM y dentro del GSJ, predominantemente en su dominio este (*sensu* Amoroso y Gagliardini, 2010) (Tabla 1.1). El patrón de distribución de las larvas en preflexión fue el mismo que el observado para todas las larvas de *A. patachonicus* en el área de estudio.

En el Capítulo II de esta tesis se aborda el estudio de los patrones espacio-temporales en la presencia de larvas en el GSJ. El bajo número de larvas de *A. patachonicus* colectado en ese golfo (n = 22) impidió realizar un análisis cuantitativo, de manera que en este Capítulo se presenta un análisis únicamente cualitativo de dichos patrones, que incluye todas las estaciones muestreadas en las que se capturaron larvas de esta especie.

1.4. Discusión

Los huevos y larvas vitelogénicas utilizados en este trabajo provienen de experimentos de fertilización, lo que permitió confirmar la identidad de la especie. Los rasgos morfológicos descriptos: desarrollo del complejo opercular, espinas de la cabeza, secuencia de desarrollo de los caracteres merísticos, y posición y tamaño relativo de los melanóforos en preflexión, flexión y postflexión, permiten reconstruir la serie de desarrollo e identificarlos individuos estudiados como *A. patachonicus*.

Hasta el presente se describió únicamente el desarrollo larval de 2 de las 11 especies del género *Acanthistius*. Baldwin y Neira (1998) estudiaron las larvas de *A. serratus* (Cuvier, 1828) del oeste de Australia y Brownell (1979) describió los huevos y larvas de *A. Sebastoides* (Castelnau, 1861) del sur de la costa de África. En este estudio se consideró que la descripción para la “especie de Perciforme 1” de Brownell (1979) pertenece a *A. Sebastoides* (Brownell¹, comunicación personal; Baldwin y Neira, 1998; Heemstra, 2010). Algunos caracteres morfológicos observados en los primeros estadios de *A. patachonicus* son similares a los encontrados en otras especies del mismo género. Los huevos, por ejemplo se parecen a aquellos descriptos para *A. Sebastoides*, los cuales fueron pelágicos, midieron ~0,9 mm de diámetro y presentaron una gota oleosa de 0,2 mm (Brownell, 1979). El rango del número de miómeros, espinas y radios en *A. patachonicus* es similar al de las larvas de otras especies de *Acanthistius* (Brownell, 1979; Baldwin y Neira, 1998). Las espinas del preopérculo en *A. patachonicus* fueron más grandes que las de *A. serratus* y *A. Sebastoides*, y la espina preopercular del ángulo posterior fue la más larga de las 3 especies. Tanto *A. serratus* como *A. patachonicus* presentan dos espinas post-temporales.

Sin embargo, otras características incluyendo la pigmentación y la secuencia de formación de los elementos de las aletas, difirió entre estas especies. El número de pigmentos en la cabeza y tronco de *A. patachonicus* fue menor que el observado en larvas de *A. serratus* y *A. Sebastoides* (Brownell, 1979; Baldwin y Neira, 1998). Por otra parte, la flexión de la notocorda en *A. patachonicus* y *A. serratus* comienza a un tamaño similar pero finaliza a un tamaño mayor en *A. patachonicus* (4,9–7,5 mm; *A. serratus* 4,1–5,3 mm:

¹ Brownell, C. L. 1979. Comunicación personal. Oceanic Institute, Waimanalo, HI 96795.

Baldwin y Neira, 1998). En esta especie los radios de la aleta anal comienzan a formarse después de la flexión de la notocorda, mientras que en *A. serratus* los radios de la aleta dorsal y anal comienzan a formarse simultáneamente durante la flexión (Baldwin y Neira, 1998), aunque el desarrollo de la aleta anal no se completa hasta la postflexión (7,5 mm LT).

El rasgo más relevante que permitió reconstruir la serie de desarrollo larval y ligar el estado post-transicional con el adulto en *A. patachonicus* fue el complejo opercular, para el cual se describieron los cambios morfológicos en el preopérculo, opérculo, subopérculo, interopérculo y supracleitro, y el desarrollo de las espinas de estas estructuras desde la aparición del preopérculo, en larvas en preflexión <3,1 mm LT. En el juvenil post-transicional (13,1 mm LT) el preopérculo y el opérculo permiten ligar el estado de postflexión con la etapa adulta ya que ambos coinciden con la descripción osteológica realizada para los adultos de la especie (Gosztonyi y Kuba, 1996; Irigoyen et al., 2008).

Por otra parte, las espinas en la cabeza y la pigmentación fueron de gran utilidad para distinguir las larvas de *A. patachonicus* de otras especies morfológicamente similares presentes en el Mar Argentino (Sánchez, 1991). A diferencia de *A. patachonicus*, *Trachurus lathami* Nichols, 1920 presenta un gran número de espinas preoperculares (Sánchez-Ramírez y Flores-Coto, 1993), mientras que las larvas de *Sebastes oculatus* disponen de 2 grandes espinas en el parietal, a partir de los 5,3 mm LT (Sánchez y Acha, 1988). El patrón de pigmentación de *A. patachonicus* también difirió de los de *T. lathami*, *S. oculatus* y *Polyprion americanus* (Bloch y Schneider, 1801); *T. lathami* tiene numerosos melanóforos sobre la cabeza y a lo largo de la línea media dorsal y ventral (Sánchez-Ramírez y Flores-Coto, 1993), *S. oculatus* tiene la aleta pectoral muy pigmentada durante todo el desarrollo larval (Sánchez y Acha, 1988) y *P. americanus* presenta grandes melanóforos estrellados distribuidos en todo el cuerpo (Sparta, 1939). En *P. americanus*, la boca grande y oblicua alcanza el margen posterior del ojo, lo que permite diferenciar sus larvas de las de *A. patachonicus* (Figura 1.3). Por otro lado, las larvas de *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), otro serránido que habita el Mar Argentino, tiene espinas dorsales y pélvicas aserradas y pigmentadas, las que distinguen claramente a esta especie de *A. patachonicus* (Cunha et al., 2013).

La estación reproductiva de *A. patachonicus* se extiende por 4 meses (desde septiembre hasta diciembre) entre ~ 36 y 43°S (Ciechowski y Cassia, 1976; Dell'Arciprete et al., 1987). La presencia de larvas planctónicas de *A. patachonicus* colectadas entre noviembre y marzo en el período 2008-2013, estuvo ligeramente desfasada en relación con la estación reproductiva. Dado que los muestreos llevados a cabo fuera del GSJ no fueron específicamente diseñados para el estudio de la distribución espacio-temporal de esta especie, y que el número de larvas capturadas dentro del GSJ (con este fin) fue muy bajo, las conclusiones sobre los patrones de distribución y abundancia a partir de los datos disponibles son limitadas. En base a un exhaustiva serie de datos pesqueros, Irigoyen (2006) reportó altas concentraciones de *A. patachonicus* en la plataforma Argentina (profundidades <90 m) durante la estación reproductiva. A su vez, la ocurrencia de larvas en áreas costeras al este y al norte de la boca del GSM, coincidió con los patrones de distribución de adultos maduros (Irigoyen, comunicación personal¹).

Si bien *A. patachonicus* es la especie más abundante en los arrecifes norpatagónicos de Argentina, entre ~ 40 y 45°S (Irigoyen et al., 2008), la presencia de larvas en esta área fue escasa: únicamente se capturaron en el 17% de los arrastres llevados a cabo de noviembre a marzo entre los años 2009-2013. El patrón de distribución observado es consistente con la ocurrencia de las agregaciones reproductivas de los adultos de esta especie (Irigoyen¹). En la mayoría de los arrastres se capturó una única larva (Tabla 1.1 y Figura 1.1). Este bajo número, sumado a la ausencia en el plancton de larvas >8.4 mm LT, sugiere un periodo de duración larval corto (ver Acha et al., 2012). Además, el juvenil de 13,1 mm LT ya estaba metamorfoseado, lo que indica que los individuos de esta especie podrían adoptar hábitos demersales a tallas pequeñas, de alrededor de 13 mm LT.

De forma similar, la duración media en el plancton de las larvas de algunos serránidos oscila entre 18 y 33 días, por ejemplo, para los géneros *Paralabrax*, *Epinephelus* y *Serranus* (McClearn, 1999; Macpherson y Raventos, 2006; Allen y Block, 2012), y 3 especies del género *Paralabrax* se asientan en el bentos a tallas que oscilan entre los 9,1 y 10,2 mm LT (Allen y Block, 2012). Además, Baldwin y Neira (1998) reportaron que *A. serratus* se asentaría entre los 10,5 y los 23,0 mm LT, y Brownell (1979) registró un individuo de *A. Sebastoides* de hábito bentónico y con su coloración modificada a los 9,0 mm de largo estándar.

Otra posible explicación al bajo número de larvas capturadas radicaría en su capacidad de evitación de las redes de plancton, especialmente durante las horas de día. Por lo tanto, para determinar con mayor exactitud la talla de esta especie al asentarse sería necesario utilizar otras técnicas de muestreo (por ejemplo, trampas de luz, redes de arrastre, o estaciones de vídeo; Harasti et al., 2014) y diseños de muestreo específicos que permitan colectar peces más grandes (por ejemplo, entre los 8,4 y 13,1 mm LT).

La identificación de los primeros estadios de *A. patachonicus* es el primer paso hacia un mejor entendimiento de su comportamiento y ecología reproductiva, los patrones de conectividad de la especie y su capacidad dispersiva, los que podrían ser utilizados para hacer un manejo apropiado de sus poblaciones en el Mar Argentino.

Tablas y figuras

Tabla 1.1. Datos de los lances en los que se capturaron larvas de *Acanthistius patachonicus* en el mar Argentino. Campaña de investigación CONCACEN 2009 (CENPAT-CONICET), muestreo en el golfo San José (GSJ) entre los años 2011-2013, y campañas CC-01/08 y EH-05/11, realizadas por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero en 2008 y 2011, respectivamente. Se realizaron tres tipos de arrastres: superficial horizontal (SH), horizontal en profundidad (HP) y oblicuo (O). Las estaciones en las que la columna de agua estuvo estratificada se indica con el signo positivo (+); la temperatura media del agua por encima y por debajo de la termoclina en esos casos se muestra entre paréntesis. s/d: sin datos.

Campaña	Estación	Tipo de arrastre	Fecha	Hora	Lat. S	Long. O	Temperatura media del agua (°C)	Profundidad (m)	Máxima profundidad muestreada (m)	Número de larva's	Abundancia (larva's/1000 m ³)
CC-01/08	20	HP	17 Dic 2008	11:20	42°28'	63°17'	10,5	62	52	10	56,98
CONCACEN	7	SH	16 Nov 2009	01:06	40°45'	60°49'	12,7	54	8	1	5,37
	7	O	16 Nov 2009	01:35	40°45'	60°50'	12,7	55	20	3	25,52
	8	SH	16 Nov 2009	12:34	41°11'	62°25'	13,9	52	s/d	1	2,85
	8	O	16 Nov 2009	13:08	41°10'	62°27'	14,1	23	5	1	2,16
	9	O	16 Nov 2009	19:00	41°20'	63°00'	13,3	33	17	12	25,12
	10	SH	17 Nov 2009	00:14	41°25'	63°19'	13,0	33	4	1	4,93
	17	O	20 Nov 2009	11:20	41°38'	63°40'	12,7	50	26	2	5,35
EH-05/11	583	O	26 Nov 2011	18:49	40°51'	61°48'	17,0	35	28	111	750,62
	591	O	28 Nov 2011	09:35	40°31'	61°04'	14,3	44	41	19	174,82
SJG	11	O	30 Nov 2011	15:50	42°17'	64°21'	14,5	72	s/d	2	16,88
	15	HP	19 Dic 2011	16:57	42°15'	64°15'	16,0	31	s/d	1	15,44
	5	O	20 Dic 2011	17:07	42°17'	64°27'	16,0	34	s/d	1	Presencia

1	HP	12 Mar 2012	13:26	42°19'	64°33'	16,7	19	13	1	9,26
23 ⁺	O	14 Mar 2012	11:24	42°21'	64°09'	(17,1 – 16,2)	58	50	1	4,80
21 ⁺	O	14 Mar 2012	12:44	42°17'	64°09'	(17,0 – 16,6)	55	44	1	5,39
20	HP	23 Dic 2012	12:43	42°15'	64°09'	14,0	24	s/d	2	16,53
17 ⁺	O	14 Feb 2013	14:53	42°19'	64°15'	(15,9 – 15,4)	65	43	1	32,46

Tabla 1.2. Desarrollo de los caracteres merísticos de *Acanthistius patachonicus*. Los datos para los adultos fueron obtenidos de Nakamura et al. (1986) e Irigoyen et al. (2008). Con asterisco se indica el rango de tallas en el que se produce la flexión de la notocorda, s/d: sin datos, n: número de ejemplares.

Largo del cuerpo (mm)	n	Aleta dorsal		Aleta pélvica		Radios de la aleta pectoral	Aleta anal		Radios branquiostegales	Miómeros totales	Vértebras	Radios de la aleta caudal	
		Espinas	Radios	Espinas	Radios		Espinas	Radios				Sup.	Inf.
2,0 – 2,9	3	–	–	–	–	–	–	–	–	25	–	–	–
3,0 – 3,9	4	–	–	–	–	–	–	–	–	25	–	–	–
4,0 – 4,9	14	–	–	–	–	–	–	–	3 – 4	22 – 25	–	–	–
5,0 – 5,9*	16	–	–	–	–	–	–	–	3 – 4	23 – 26	–	–	–
6,0 – 6,9*	5	II	–	–	3	2 – 5	I	–	2 – 6	24 – 25	5 – 13	3 – 6	3 – 9
7,0 – 7,9*	8	II – V	3	–	3	3 – 7	I	–	4 – 7	23 – 26	10 – 16	3 – 8	3 – 8
8,0 – 8,9	1	VI	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	7
13,0 – 13,9	1	XII	16	I	4	17	II	9	7	–	25	9	8
Adultos	s/d	XII – XIII	15 – 16	I	5	17	II – III	8 – 10	7	–	25	9	8

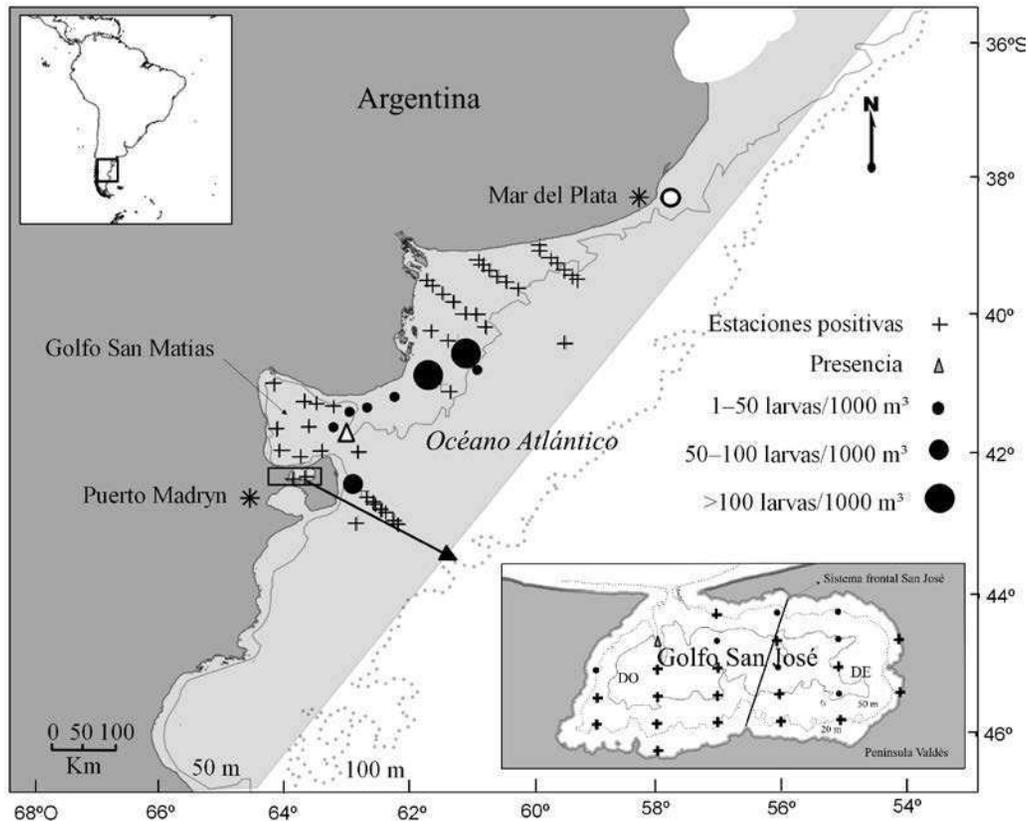


Figura 1.1. Distribución de larvas de *Acanthistius patachonicus* colectadas en la plataforma Argentina entre los años 2008-2013. El área gris indica el rango de distribución de la especie según Cousseau y Perrotta (2000). Se incluyeron únicamente las estaciones de muestreo que se encontraron dentro de esta área. El tamaño de los círculos es proporcional a la abundancia en cada estación. El triángulo blanco indica el sitio donde fueron capturados los adultos maduros utilizados para el experimento de fertilización. El círculo blanco indica el área donde se capturó el juvenil post-transicional, DO y DE: dominios oeste y este del golfo San José (ver Amoroso y Gagliardini, 2010).

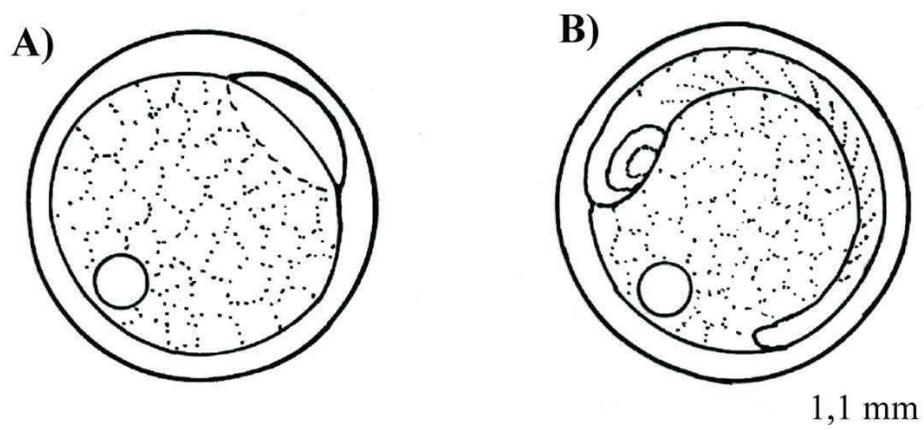


Figura 1.2. Huevos de *Acanthistius patachonicus*. A) Etapa temprana del huevo con blastómeros, 12 horas después de la fertilización, y B) Etapa tardía con embrión que rodea la yema (aproximadamente 270°), 60 horas después de la fertilización.

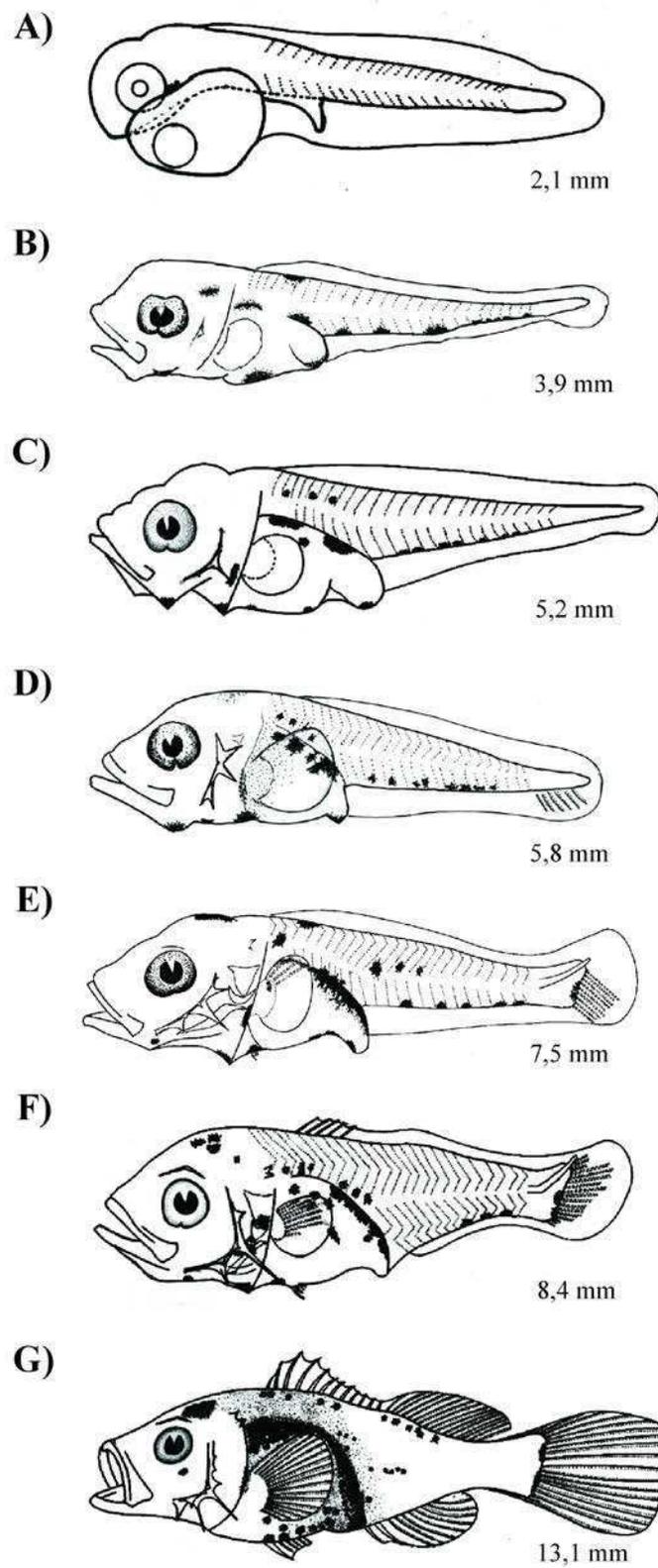


Figura 1.3. Desarrollo larval de *Acanthistius patachonicus*. A) Larva vitelogénica (2,1 mm,

largo total [LT]), Larvas en preflexión: B) 3,9 mm LT, C) 5,2 mm LT y D) 5,8 mm LT; larva en flexión: E) 7,5 mm LT); larva en postflexión: F) 8,4 mm LT; Juvenil post-transicional: G) 13,1 mm LT.

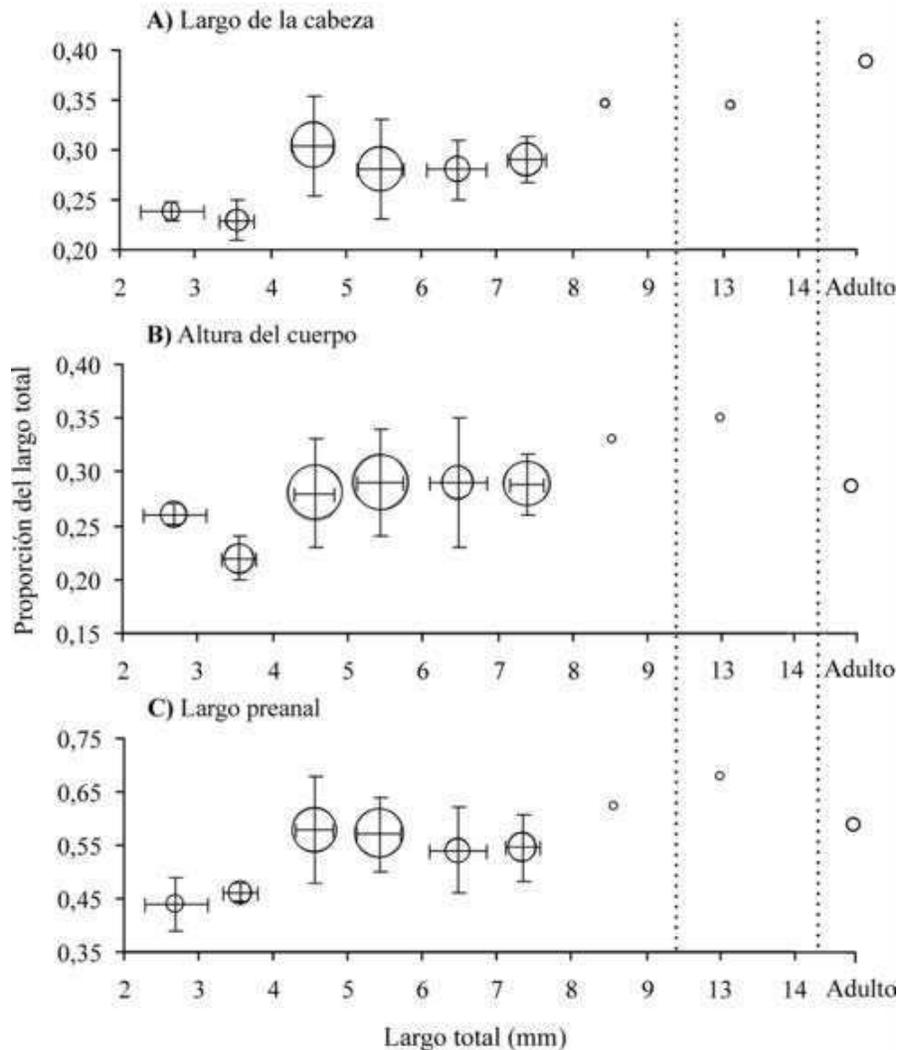


Figura 1.4. Proporciones de A) largo de la cabeza, B) altura del cuerpo y C) largo preanal, respecto del largo total para larvas de *Acanthistius patachonicus* colectadas en la plataforma Argentina entre los años 2008-2013. El tamaño de las burbujas en cada cuadro es proporcional al número de larvas en cada rango de tallas (entre 1 y 14 larvas). Las barras sobre las burbujas indican el desvío estándar para el largo del cuerpo promedio (LT) y para la proporción de LT. Las proporciones de adultos fueron tomados de Nakamura et al. (1986). Las líneas de punto verticales indican discontinuidad en el eje de abscisas.

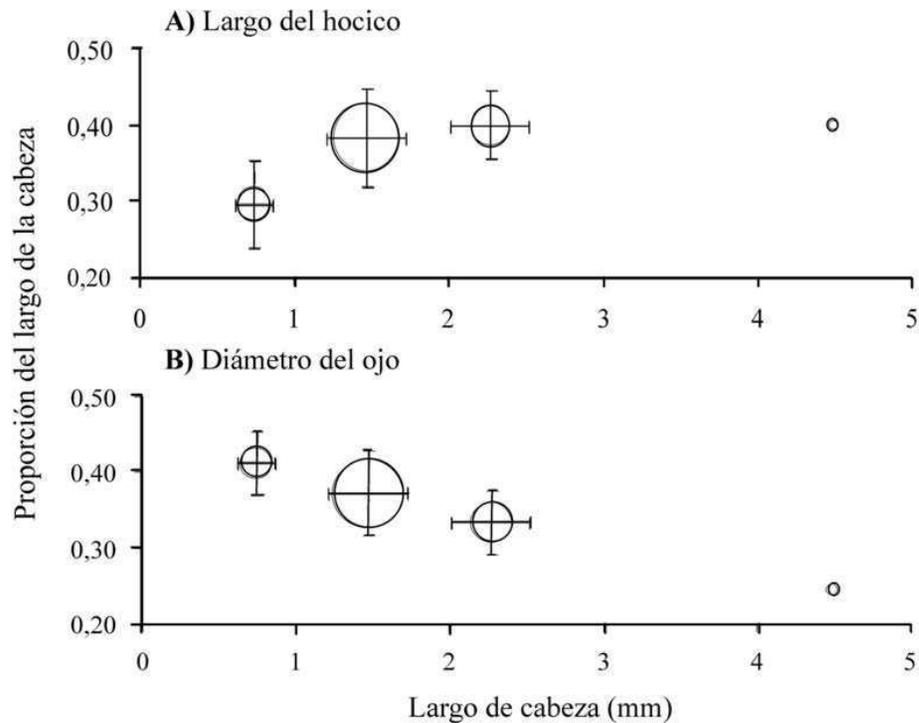


Figura 1.5. Proporciones del A) largo del hocico y B) diámetro del ojo respecto del largo de la cabeza (LC) en larvas de *Acanthistius patachonicus* colectadas en la plataforma Argentina entre los años 2008-2013. El tamaño de las burbujas en cada cuadro es proporcional al número de larvas en cada rango de tallas (entre 1 y 30 larvas). Las barras sólidas sobre las burbujas indican el desvío estándar para el LC promedio y para la proporción de LC.

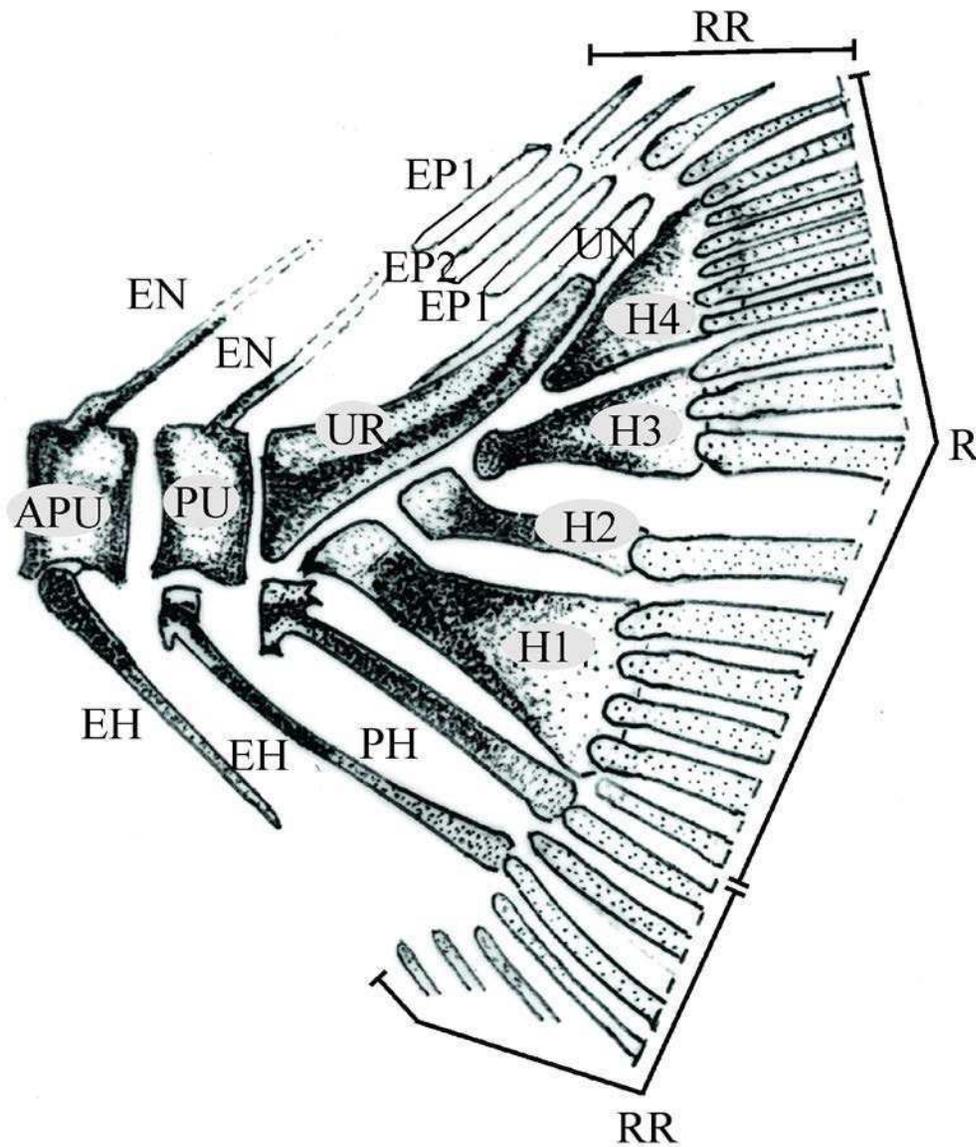


Figura 1.6. Esqueleto caudal del juvenil post-transicional de *Acanthistius patachonicus* (13,1 mm LT). Este ejemplar fue capturado cerca de Mar del Plata, Argentina, en diciembre de 1963. Antepenúltima vértebra (APU), radios ramificados (RR), epurales 1–3 (EP), espina hemal (EH), hipurales 1–4 (H), espina neural (EN), parahipural (PH), penúltima vértebra (PU), raylets (R), uroneural (UN), y urostilo (UR).

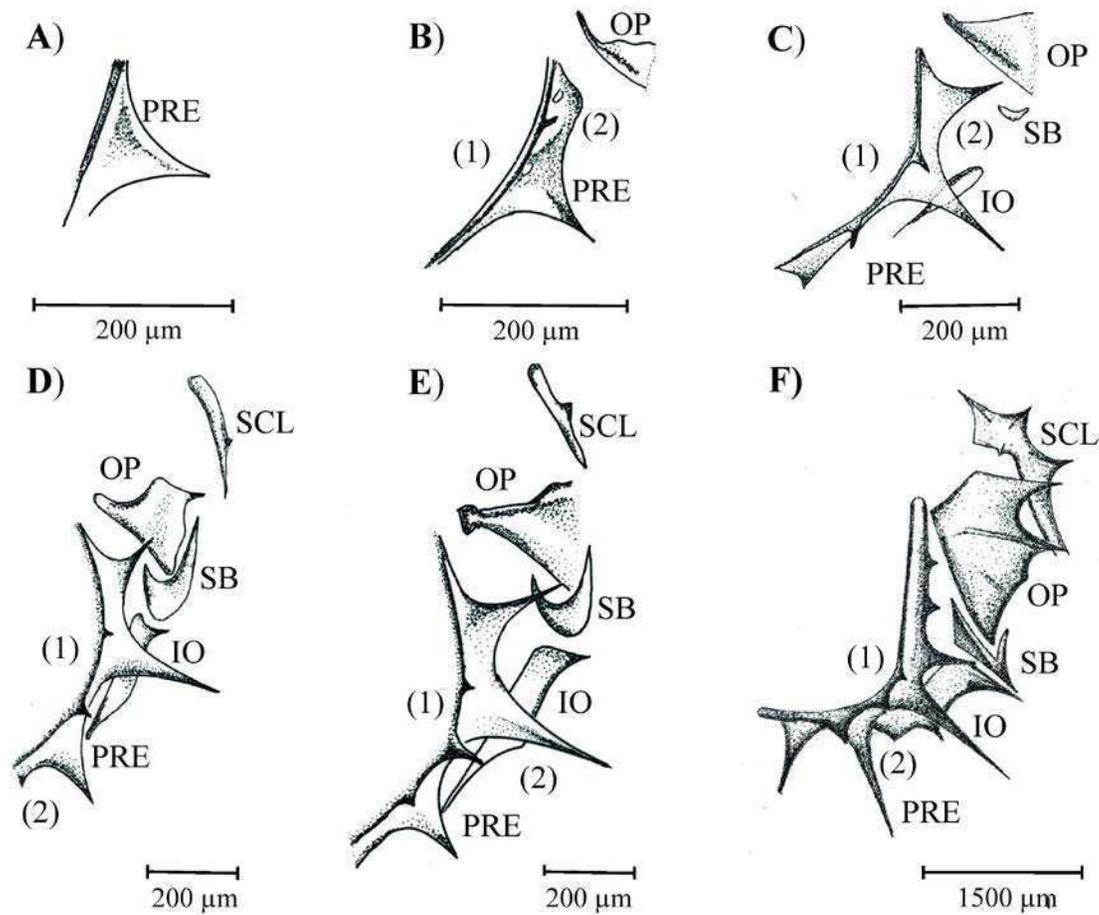


Figura 1.7. Vista lateral izquierda del desarrollo del complejo opercular en *Acanthistius patachonicus* para los siguientes medidas de largo total (LT): A) 3,0 mm LT; B) 4,5 mm LT; C) 5,4 mm LT; D) 6,8 mm LT; E) 7,0 mm LT y F) 13,1 mm LT. IO: interopérculo; OP: opérculo; PRE: preopérculo, margen (1) anterior y (2) posterior; SB: subopérculo; SCL: supracleitro.

CAPÍTULO II

Patrones de distribución espacio-temporal de larvas de peces de arrecife en el golfo San José

2.1. Introducción

La gran mayoría de las especies de peces arrecifales presenta dos fases bien diferenciadas en sus ciclos de vida: la fase larval, pelágica y potencialmente dispersiva, y la fase juvenil/adulta, que ocupa los arrecifes (Leis, 1991; Lecchini et al., 2007). Estos estadios larvales presentan patrones espacio-temporales de distribución y abundancia que están inicialmente influenciados por factores biológicos, entre los cuales se encuentran la localización en tiempo y espacio del desove y/o fecundación, el modo de desove, y su propio comportamiento (Castro et al., 2000; Ward et al., 2003; Leis et al., 2009; Patrick y Strydom, 2014); y por factores físicos como las corrientes oceánicas, los vientos, vórtices (*eddies*), la estratificación de la columna de agua, existencia de ondas internas, etc. (Norcross y Shaw, 1984; Kingsford, 1990; Kingsford y Choat, 1986; Hernández-Miranda et al., 2003). Estos últimos operan a diferentes escalas espaciales y temporales (Denman y Gargett, 1983; Kingsford, 1990; Gray et al., 1992) dadas por la dinámica de los sistemas marinos. Las características hidrográficas dominantes en el momento del desove y/o de la eclosión determinan el destino de los huevos y larvas. Por ejemplo, muchas especies de peces se agregan de manera transitoria para reproducirse en sitios con características oceanográficas particulares tales como áreas de frentes marinos (Sadovy y Domeier, 2005; Acha et al., 2012). Estas zonas, asociadas a una alta productividad, confieren hábitats importantes para la alimentación de los primeros estadios y para la reproducción, actuando muchas veces como sitios de retención larval (Bakun, 1996; Sabatini y Martos, 2002; Bogazzi et al., 2005). En el Mar Argentino existen varios sistemas frontales (Sabatini y Martos, 2002) a los que se asocian especies de peces tales como: *Merluccius hubbsi* (Machinandiarena et al., 2006), *Engraulis anchoita* (Sato et al., 2011), *Cynoscion guatucupa* (Macchi, 1998), y *Percophis brasiliensis* (Militelli y Macchi, 2001). También se ha reportado la asociación entre especies arrecifales y sistemas frontales: *A. patachonicus*

(Militelli et al., 2012) y *P. semifasciata* (Venerus et al., 2005) en la plataforma Argentina. Por lo expuesto, conocer los patrones de abundancia y distribución de las larvas y su relación con las características oceanográficas a escalas pequeñas puede proveer información sobre la actividad reproductiva, y el transporte y la retención de dichos estadios en relación con la distribución de los adultos (Ciechowski, 1981; López-Sanz et al., 2009).

El golfo San José (GSJ), en la Patagonia norte, es un área interesante para analizar los patrones de distribución larval, y su relación con las características oceanográficas y con aspectos reproductivos de las especies de interés. Esto es debido a la existencia de un frente térmico que lo divide en dos dominios netamente definidos (Amoroso y Gagliardini, 2010), y a su pequeño tamaño y fácil acceso, que lo vuelven abordable aún con una logística moderada. La presencia de larvas de peces en distintas zonas del golfo podría revelar patrones de preferencia de los adultos por zonas particulares dentro del mismo. Además, podría evidenciar la existencia de mecanismos activos (*e.g.*, migración vertical, ver Kingsford et al., 2002) que los estadios larvales aprovechan para transportarse y permanecer en áreas determinadas, como respuesta adaptativa para maximizar su supervivencia. Por otro lado, el estatus de conservación que presenta actualmente el GSJ (la región de Península Valdés fue declarada Patrimonio Natural de la Humanidad en 1999 y Reserva de Biosfera en 2014) requiere la identificación y caracterización de áreas sensibles para asegurar su protección, entre las cuales podrían incluirse las áreas reproductivas y/o de cría de peces.

El objetivo de este capítulo es estudiar los patrones espacio-temporales de presencia de las larvas de *Pseudoperca semifasciata* y *Sebastes oculatus* en el golfo San José, relacionándolos con características oceanográficas. Tal como se explicó en el Capítulo I de esta tesis, el bajo número de larvas de *A. patachonicus* colectadas dentro del GSJ ($n = 22$) impidió realizar un análisis cuantitativo de los patrones de distribución para esa especie.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Área de estudio

El GSJ es un cuerpo de agua somero de contorno semi-elíptico (profundidades media y máxima: 40 m y 82 m, respectivamente). Está localizado en el margen noreste de la Península Valdés (Figura 2.1) y es el más pequeño de los golfos norpatagónicos (817 km²). El GSJ se abre al golfo San Matías (GSM) a través de una pequeña boca de 6,9 km de ancho por donde se intercambia hasta un 15% del agua del golfo en cada ciclo de mareas (Estévez et al., 1986; Rivas, 1990). Este golfo presenta un régimen de marea semidiurno con una amplitud media de 6,01 m (rango: 0,01-8,91 m)². Entre las características oceanográficas particulares que favorecen la retención y supervivencia larval en el GSJ se incluyen el ingreso de una pluma de agua rica en nutrientes provenientes del frente de Península Valdés (Amoroso, 2012), y la formación de un frente de turbidez y temperatura que lo divide en 2 dominios hidrográficos (Este y Oeste), con marcadas diferencias en la tasa de recambio y en su estructura vertical (Amoroso, 2004; Gagliardini et al., 2004; Amoroso y Gagliardini, 2010). Se ha sugerido que en el dominio oeste (DO) la presencia de fuertes corrientes de marea a través de la boca induce la mezcla vertical de la columna de agua y produce grandes giros superficiales dentro del dominio, que generan mecanismos de transporte advectivo y promueven el intercambio de organismos planctónicos con el GSM. Mientras que en el dominio Este (DE) la baja tasa de recambio existente permite la formación de una termoclina bien marcada en los meses de primavera-verano y funciona como un área de retención larval (Amoroso y Gagliardini, 2010; Crespi-Abril et al., 2014).

2.2.2. Obtención de las muestras

Se realizó un muestreo de plancton con periodicidad mensual que abarcó la primavera y el verano, durante 2 años consecutivos, sobre una grilla de 25 estaciones dispuestas regularmente en el GSJ a bordo de la lancha cabinada CENPAT I (7,8 m de eslora) y de un semirrígido (5,5 m de eslora). En total se recolectaron 210 muestras de plancton; el primer año se muestrearon entre 17 y 25 estaciones por mes, entre octubre de 2011 y marzo de 2012, y el segundo año, entre 16 y 20 estaciones, entre septiembre de 2012 y abril de 2013 (Tabla 2.1). Debido a condiciones meteorológicas adversas (*i.e.*, vientos superiores a 15

² Servicio de Hidrografía Naval Argentino, 1983, Secretaría de ciencia tecnología y producción, Ministerio de Defensa. http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/tmareas/form_tmareas.asp

nudos) y a dificultades logísticas no se obtuvieron muestras en los meses de enero y noviembre del 2012.

Los lances de plancton se realizaron durante el día (en general entre las 11:00 y las 17:00 hs). Los mismos consistieron en arrastres escalonados si la profundidad del sitio era mayor a 30 m (profundidad muestreada: 6–52 m) u horizontales de fondo si era menor (3–28 m). Los lances escalonados comenzaban con un arrastre horizontal de fondo durante 5', luego del cual se cobraba 30 m de cabo (la red subía aproximadamente 10 m) y se continuaba arrastrando a profundidad constante por otros 5'. Este procedimiento se repetía hasta cubrir toda la columna de agua. Tanto los arrastres horizontales de fondo como los escalonados tuvieron una duración aproximada de 15'. Todos los arrastres fueron realizados a una velocidad promedio de 2 nudos.

El zooplancton fue recolectado con una red Hensen de 300 μm , con boca de 70 cm de diámetro y 3 m de largo, equipada con un flujómetro General Oceanics R2020 (Miami, Estados Unidos), dispuesto excéntricamente en la boca de la red para estimar el volumen de agua filtrada. La profundidad del fondo en cada lance se registró con una ecosonda Garmin Fishfinder 140. Adicionalmente, se obtuvieron datos de temperatura y profundidad durante los arrastres mediante la utilización de un *data-logger* adosado a la boca de la red (diseñado por el Ing. Jorge Dignani, del Laboratorio de Electrónica del CENPAT). Esos datos fueron utilizados para construir perfiles de temperatura-profundidad. La resolución de los sensores de temperatura y profundidad del *data-logger* fue de 0,06° C y 0,05 m, respectivamente (Figura 2.2). Este aparato fue programado para obtener un dato cada 3 segundos. Debido a algunas fallas durante la puesta a punto del *data-logger*, que se resolvieron luego de varios muestreos (*e.g.*: ingreso de agua marina), no se dispone de datos para noviembre de 2011 en el dominio oeste, ni para diciembre de ese año.

Las muestras fueron fijadas inmediatamente con formol al 5% diluido en agua marina. Las larvas de peces fueron separadas e identificadas en el laboratorio utilizando una lupa bifocal (Wild M3 [Leica Geosystems AG, St. Gallen, Suiza]). Para la identificación de las especies se utilizaron las descripciones de los primeros estadios de Venerus et al. (2005) para *P. semifasciata*, y de Sánchez y Acha (1988) para *S. oculus*.

2.2.3. Análisis estadístico

Los datos provenientes de muestreos de ictioplancton suelen tener una gran proporción de ceros (Grüss et al., 2014; Kitchens y Rooker, 2014) debido al alto grado de agregación que presentan los individuos en el plancton. Además, las capacidades evasivas de los distintos estadios (Boltovskoy, 1981) hace que las artes de arrastre no resulten igualmente eficientes para capturar ejemplares de todo el rango de tallas. Las larvas presentan capacidad dispersiva tanto horizontal como verticalmente en la columna de agua (Fisher y Bellwood, 2002). Al no contar con registros ecoicos que permitieran identificar la posición en la columna de agua de las agregaciones de plancton (*e.g.*, Álvarez Colombo et al., 2011), las estimaciones de abundancia de los pláncteres pueden resultar poco robustas. Esto se ve agravado en el presente trabajo por el hecho de haber realizado 2 tipos de arrastre, dependiendo de la profundidad. Por lo expuesto, se decidió analizar los patrones temporales y espaciales de distribución de larvas en el GSJ en base a la presencia/ausencia, y no a la densidad de las mismas (Boltovskoy, 1981). Para ello se utilizaron en el análisis los datos binarios no agrupados, y se asignó un 0 a la variable respuesta en los lances en que no se capturaron larvas y un 1 cuando al menos una larva fue capturada en la muestra de plancton.

Para determinar la probabilidad de presencia de larvas de *S. oculatus* y *P. semifasciata* se ajustaron una serie de modelos aditivos generalizados (GAMs, por sus siglas en inglés; Hastie y Tibshirani, 1990) con estructura de error binomial. A pesar de que en Zuur et al. (2009) se recomienda la función enlace cloglog para series de datos con abundantes ceros, se probaron también las funciones logit y probit. Estos modelos utilizan funciones suavizantes no paramétricas o *smoothers* (Guisan et al., 2002; Wood, 2006), que permiten modelar relaciones no lineales entre la variable respuesta y múltiples variables predictoras (Hastie y Tibshirani, 1990), sin asumir una distribución paramétrica dada (Guisan et al., 2002).

Debido a que se realizó únicamente un lance por estación oceanográfica en cada mes de muestreo, fue necesario separar el análisis en dos modelos para cada especie, uno con énfasis en la distribución espacial de la presencia de larvas en el GSJ, y el otro, con énfasis en la variación temporal. Para el modelo espacial se evaluaron potenciales variables explicativas que no mostraran una estacionalidad evidente (ver detalles en Tabla 2.2). Así, puede considerarse que los lances realizados en las mismas estaciones oceanográficas

representan réplicas. Análogamente, para el modelo temporal se utilizaron variables predictivas que no variaran espacialmente (ver detalles en Tabla 2.2). En este caso, las estaciones oceanográficas muestreadas en un mismo mes representan las réplicas. Previo al ajuste de los modelos se chequeó multicolinealidad entre las potenciales variables explicativas. Se consideró que 2 variables estaban correlacionadas si el coeficiente de correlación de Pearson era $\geq |\pm 0,6|$ (Zuur et al., 2009). También se chequeó el grado de autocorrelación espacial (univariada) en los datos mediante la función `spline.correlog` de la librería ‘`ncf`’ (Bjornstad, 2008) del programa R 3.1.3 (R Development Core Team, 2014).

Los GAMs fueron ajustados utilizando la librería ‘`mgcv`’ (Wood, 2006) incluida en el programa R 3.1.3 (R Development Core Team, 2014). En todos los casos se partió de un modelo completo y se extrajeron las variables de a una, hasta llegar a un modelo mínimo adecuado (*sensu* Crawley, 1993), en el que todas las variables fueran significativas (Zuur et al., 2009). En los casos en que se verificó colinealidad entre variables, y debido a que no es correcto incluir variables correlacionadas en un mismo modelo (Zuur et al., 2009), se partió de una serie de modelos completos. Se utilizaron diversos criterios para realizar la selección de los modelos, los que incluyeron: a) eliminar aquellos términos que no presentaron un efecto; b) verificar que los grados de libertad efectivos para cada término (en inglés, *effective degrees of freedom* o *edf*, ver Wood, 2006) sean mayores a 1 (lo que indica que el término no es lineal); y c) utilizar el valor de la validación cruzada generalizada (GCV) como indicador de la calidad del ajuste (Wood y Augustin, 2002; Wood, 2006). Aquellas covariables que mostraron una relación lineal ($edf = 1$) con la variable dependiente fueron incluidas en el modelo como un término lineal. Las coordenadas geográficas ‘Latitud’ y ‘Longitud’ (Tabla 2.2) fueron incluidas en los modelos espaciales como una interacción, mediante una función suavizada “`ts`” (*thin plate regression spline with shrinkage*; Wood, 2006), la cual es utilizada cuando se incluyen en los modelos *smoothers* bidimensionales con variables en las mismas unidades de medida. Durante el ajuste de los modelos se probaron diferentes números de secciones para la función “`ts`” (valor *k*). El resto de las covariables fueron modeladas mediante una función suavizada “`tp`” (*thin plate regression spline*; Wood, 2006). La única interacción entre variables evaluada durante el ajuste de los modelos fue *mes*×*año*. Además, se realizó un análisis de residuales para verificar la validez de los modelos (Sarkar et al., 2011). Para ello se realizaron *plots* de residuales *deviance*

versus valores predichos, y se ajustó a los mismos una regresión polinómica local (con la función ‘loess’ del programa estadístico R) con sus correspondientes errores estándar mediante un código *ad-hoc*³ (e.g. Cadigan y Bratney, 2003). Finalmente, una vez obtenido los modelos ajustados para analizar el patrón espacial se construyeron mapas de probabilidad mediante la utilización de la función *vis.gam* de la librería ‘mgcv’ (Wood, 2006).

2.2.4. Datos *in situ* e imágenes satelitales de temperatura superficial

Como se mencionó anteriormente, debido a la existencia de algunos huecos en la serie de datos de temperatura *in situ*, se decidió reconstruir una serie completa de temperatura superficial del mar para todo el período de estudio, con el fin de incorporar esta variable como una potencial variable explicativa en los modelos aditivos generalizados (GAMs). Para ello se descargaron imágenes satelitales de Temperatura Superficial del Mar (TSM) provenientes del sensor MODIS-Aqua. Estas imágenes pueden ser descargadas en nivel L2 con formato hdf desde la página *web* de NASA “Ocean Color”⁴, y tienen una resolución temporal de 24 hs. y espacial de 1,1 km. Los archivos descargados fueron importados con el programa libre SeaDAS 7.1⁵ y las capas correspondientes a TSM fueron reproyectadas al sistema WGS 84.

Con el objetivo de comparar y evaluar la correspondencia entre los datos *in situ* y los estimados por el sensor MODIS se procedió a construir pares de datos que tuvieran la misma ubicación espacial y una aproximación horaria de ± 6 horas. Los datos *in situ* representan el promedio de los valores de temperatura correspondientes a los 10 m superficiales de la columna de agua, obtenidos al cobrar la red en cada estación. Para asegurar la buena calidad de los datos satelitales utilizados en la comparación se utilizaron las etiquetas (*flags*) presentes en los productos MODIS, y se seleccionaron solamente los píxeles con un “qual_sst” menor a 2 (Franz, 2006). Los datos correspondientes a una imagen fueron excluidos cuando más del 50% de los píxeles dentro de la ventana de 3x3 fueron identificados como “nublado”.

³ Modificado del blog <http://freakonometrics.hypotheses.org/8210>

⁴ <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>

⁵ <http://seadas.gsfc.nasa.gov>

Los pares de datos fueron analizados mediante un modelo de regresión lineal tipo II “*Standard Major Axis (SMA)*” (McArdle, 1988; Sokal y Rohlf, 1995). Este análisis provee un mejor estimador de la relación entre las 2 variables que la regresión lineal ordinaria ya que la varianza residual es minimizada para ambas dimensiones x - y , y no para y únicamente (Sokal y Rohlf, 1995). El coeficiente de determinación (r^2_{SMA}) indica el grado de asociación lineal entre los datos de temperatura *in situ* y los obtenidos del satélite; además se estimaron la pendiente, la ordenada al origen y la diferencia media (DM) y su desvío estándar (DE), los cuales también fueron utilizados para evaluar la comparación entre los registros satelitales y los tomados *in situ*. Estos parámetros se definen como:

$$\overline{DM} = \frac{\sum_{n=1}^N (x_{sat} - x_{situ})}{N}$$

$$DE = \sqrt{\frac{\sum (DM - \overline{DM})^2}{N}}$$

Donde: x_{sat} : valores obtenidos de los registros satelitales, x_{situ} : valores obtenidos de las mediciones *in situ*, y N: número total de pares de datos analizados, DM: diferencia media entre los datos x_{sat} y x_{situ} .

El análisis estadístico SMA fue realizado mediante la utilización del software libre SMATR (versión 1, Falster et al., 2006⁶).

Para cada mes donde se realizaron lances de plancton se calculó el promedio de TSM correspondiente a una ventana de 3x3 píxeles centrada en la ubicación del dato *in-situ* a partir de las imágenes diarias. Solo se consideraron los píxeles no nublados disponibles para ese período de tiempo.

2.3. Resultados

2.3.1. Características ambientales del área de estudio

Los datos de TSM obtenidos a partir de las imágenes satelitales y los obtenidos mediante la utilización del dispositivo estuvieron altamente correlacionados ($n = 30$; $r^2 =$

⁶ <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>

0,79; $P < 0,05$). La pendiente de la regresión fue 1,16, y la DM entre los datos de TSM satelitales y la temperatura *in situ* fue de $1,80^{\circ}\text{C}$ ($\pm 1,11^{\circ}\text{C}$), valor que se encuentra comprendido en el rango de DM obtenido para otras áreas costeras de Argentina (ver Williams et al., 2014) (Figura 2.3). Las mayores diferencias entre series de temperaturas se verificaron en el mes de enero, en el cual la TSM promedio obtenida a partir de las imágenes satelitales estuvo $3,70^{\circ}\text{C}$ por encima de la temperatura medida *in situ*. Las tendencias medias mensuales para ambos métodos de obtención de datos fueron similares, con un rango de diferencias de temperatura entre $0,87^{\circ}\text{C}$ – $2,23^{\circ}\text{C}$ (Figura 2.4). La TSM promedio presentó variación interanual dentro del GSJ para el periodo de estudio (Figura 2.5). Durante el primer año de muestreo la TSM promedio aumentó $6,16^{\circ}\text{C}$ entre los meses de octubre y febrero y luego disminuyó unas décimas de grado en marzo, mientras que durante el segundo año, la TSM fue menor, presentando un aumento de $4,61^{\circ}\text{C}$ entre octubre y febrero para luego disminuir bruscamente $3,72^{\circ}\text{C}$ en marzo/abril. Cabe destacar que la TSM promedio en octubre de 2011 fue $1,28^{\circ}\text{C}$ mayor que la de octubre de 2012, aunque en diciembre se invirtió esta diferencia y la TSM promedio en 2012 fue $2,32^{\circ}\text{C}$ menor que la del mismo mes correspondiente al 2011 (Figura 2.6A).

La amplitud de marea varió entre 3,79 m y 8,71 m para todo el período de estudio. Las profundidades reales de los sitios muestreados oscilaron entre 7,3–86 m aunque en general, la profundidad máxima alcanzada por la red fue mucho menor a la del fondo en las estaciones más profundas.

2.3.2. Presencia de larvas en el plancton del GSJ

Se colectó un total de 2813 larvas de peces: 2356 (12.681 m^3 totales de agua filtrada) en el primer año de muestreo y 457 (9.159 m^3 totales de agua filtrada) en el segundo. Se capturaron en total 246 larvas de *P. semifasciata* (214 durante el primer año de muestreo y 32 durante el segundo), encontrándose en su mayoría (80%) en preflexión. En las estaciones donde se capturó a *P. semifasciata* la profundidad máxima de arrastre estuvo entre los 7 y los 23 m, y la TSM osciló entre $10,8^{\circ}\text{C}$ y $18,9^{\circ}\text{C}$ (TSM media \pm DE = $15,66^{\circ}\text{C} \pm 2,17^{\circ}\text{C}$) (Figura 2.6 A y B). El número total de larvas de *S. oculatus* capturadas fue 244 (162 se capturaron durante el primer año de muestreos y 82 durante el segundo). El 86% de los ejemplares estaba en preflexión. En las estaciones con presencia de *S. oculatus* la

profundidad de muestreo varió entre 3 y 56 m, mientras que la TSM media osciló entre 10,7°C y 19,0°C (TSM media \pm DE = 12,45°C \pm 1,88°C) (Figura 2.6 A y C).

Las larvas de *P. semifasciata* fueron capturadas prácticamente durante todo el período muestreado (septiembre a abril), en ambos años. En los meses de noviembre y diciembre, el porcentaje de estaciones con larvas de *P. semifasciata* fue máxima, alcanzando el 76% y el 68% de las estaciones muestreadas, respectivamente, para el 2011, y sólo el 35% (diciembre) en el 2012 (Figura 2.6B). Las larvas de *S. oculatus*, en cambio, fueron capturadas entre septiembre y diciembre (en este último sólo en el 2012), y el porcentaje máximo de estaciones con larvas de esta especie, que se alcanzó en octubre, rondó el 83% (2011) y el 63% (2012) (Figura 2.6C).

2.3.2.1. Patrón temporal

El análisis de multicolinealidad mostró una elevada correlación (*i.e.*, $\geq |\pm 0,6|$) entre el día juliano y las variables mes y TSM, y entre año y fecha de manera que las mismas no pueden estar incluidas en un mismo modelo (Figura 2.7). Por ello para realizar la selección de modelos fue necesario partir de un conjunto de modelos completos diferentes.

El modelo seleccionado para describir el patrón temporal de presencia de *P. semifasciata* en el GSJ incluyó a las variables día juliano y tipo de muestreo:

Modelo PST1: Presencia de larvas de P. semifasciata \approx s(DOY) + Tipo de muestreo

La función de enlace seleccionada fue probit. El modelo explicó el 36,4% de la variación en los datos. El efecto del día juliano tuvo forma de domo; la presencia de larvas de *P. semifasciata* se incrementó entre los 60 y 130 días julianos, contados desde el 1 de septiembre (lo que corresponde al período noviembre – enero) (Tabla 2.3 y Figura 2.8A). A su vez, la presencia en términos de la variable respuesta, fue menor con un arrastre oblicuo que con uno horizontal (0,34 vs. 0,42, respectivamente) (Tabla 2.4). En el análisis de los residuales *deviance*, la función polinómica local no se apartó en gran medida del 0, lo que indica que el modelo es aceptable (Figura 2.8B).

En el caso de *S. oculatus*, 2 modelos explicaron un alto porcentaje de la variación en los datos. La diferencia en el tamaño muestral entre los mismos no permitió su comparación

con las herramientas utilizadas. Para cada modelo se identificaron 2 variables significativas (Tabla 2.3):

Modelo SOT1: Presencia de larvas de S. oculatus $\approx s(DOY) + s(\text{amplitud de marea})$

Modelo SOT2: Presencia de larvas de S. oculatus $\approx s(TSM) + \text{Año}$

En el modelo SO1 la función de enlace seleccionada fue cloglog. Este modelo explicó el 61,2% de la variación en los datos. La presencia de las larvas de *S. oculatus* en las muestras de plancton se mantuvo prácticamente constante durante los primeros días (<100 días, correspondientes a septiembre-noviembre) (Figura 2.9A) y disminuyó a partir de entonces. Por su parte, con amplitudes de marea <5,5 m la presencia de *S. oculatus* en las muestras de plancton fue menor (Figura 2.9A). En el modelo SO2 la función de enlace seleccionada fue probit. Este modelo explicó el 49,4% de la variación en los datos. La tendencia general indicó una reducción en la presencia de *S. oculatus* con el aumento de la TSM (Figura 2.10A). En términos de la variable respuesta, la presencia de larvas fue mayor para el primer periodo de muestreo (octubre de 2011 – marzo de 2012) que para el segundo (septiembre de 2012 – abril de 2013) (0,36 vs. 0,15, respectivamente) (Tabla 2.4). Respecto de los gráficos de residuales *deviance* versus valores predichos, en ninguno de los dos casos la función polinómica local se apartó de manera importante del 0, indicando que ambos modelos son adecuados (Figura 2.10B).

Una diferencia a destacar entre ambas especies es que la presencia de larvas de *P. semifasciata* no estuvo prácticamente influenciada por la temperatura del agua (el modelo que solo incluyó una función suavizada de la TSM para el salmón de mar explicó únicamente el 3,4% de la variación en los datos), mientras que la TSM fue una de las variables más importantes que condicionó la presencia de *S. oculatus*.

2.3.2.2. Patrón espacial

En este caso, la correlación entre variables fue alta (*i.e.* $\geq |\pm 0,6|$) entre la longitud y el dominio, y entre la profundidad y la profundidad alcanzada por la red durante el muestreo, de manera que las mismas no pueden estar incluidas en un mismo modelo (Figura 2.11). Por ello, para realizar la selección de modelos fue necesario partir de modelos completos

diferentes. Se decidió mantener en todos los análisis la interacción latitud*longitud. Además los datos no presentaron autocorrelación espacial.

En términos generales, los modelos que representaron la variación espacial en la presencia de larvas en el GSJ explicaron un menor porcentaje de la variación contenida en los datos respecto de los modelos con énfasis en el patrón temporal.

El modelo seleccionado para describir el patrón espacial de presencia de larvas de *P. semifasciata* incluyó a las variables profundidad y año. El término de interacción Latitud×Longitud no fue incorporado en el modelo mínimo adecuado debido a que no permitió reducir la *deviance* residual, y además no generó ningún efecto en relación con la distribución espacial de la presencia, a pesar de haber probado con diferentes valores de k (Tabla 2.3):

Modelo PSE1: Presencia de larvas de P. semifasciata \approx s(Profundidad) + Año

La función de enlace seleccionada en este caso fue probit. El modelo explicó el 8,1% de la variación de los datos. El efecto de la profundidad tuvo forma de domo; la presencia de larvas de *P. semifasciata* se incrementó entre los 25 y 40 m, y se redujo por encima de los 55 m (Figura 2.12A). En términos de la variable respuesta, la presencia de larvas fue mayor para el primer periodo de muestreo (octubre de 2011 – marzo de 2012) que para el segundo (septiembre de 2012 – abril de 2013) (0,35 vs. 0,25, respectivamente) (Tabla 2.4). La función polinómica local ajustada a los residuales *deviance* para el rango de valores predichos no se apartó de forma importante del 0, lo que indica que el modelo seleccionado es adecuado (Figura 2.12B).

El modelo mínimo adecuado que describe el patrón espacial de presencia de larvas de *S. oculatus* en el golfo San José incluyó a las variables: latitud×longitud, amplitud de marea y año:

SOE1: Presencia de larvas de S. oculatus \approx s(lat×long) + s(amplitud de marea) + Año

La función de enlace seleccionada fue probit. El modelo explicó en este caso el 25,4% de la variación observada en los datos. La presencia de larvas de *S. oculatus* fue menor con mareas cuya amplitud no alcanzó los 5 m (Figura 2.13A). Nuevamente y tal como se observó en el caso del salmón de mar y con la tendencia en el número de larvas totales, la presencia de larvas, en términos de la variable respuesta, fue mayor para el primer periodo de muestreo que para el segundo (0,36 vs. 0,24, respectivamente) (Tabla 2.3). Aunque el término latitud×longitud no redujo significativamente la *deviance* residual (Tabla 2.3), hubo un efecto en la presencia de larvas en función del sitio en que se realizaron los lances en el golfo. Dado que el objetivo de esta serie de modelos es justamente evaluar la distribución espacial de la presencia de larvas en el GSJ, en este caso se retuvo ese factor. La presencia de larvas de *S. oculatus* se incrementó en el dominio oeste del golfo, en particular en la zona de la boca (Figura 2.14). El análisis de residuales no mostró que la función polinómica local se apartara demasiado del 0 (Figura 2.13B).

2.4. Discusión

En este capítulo se describieron los patrones espaciales y temporales de presencia de larvas de *P. semifasciata* y *S. oculatus* en el golfo San José, y su relación con algunas variables oceanográficas. Estas dos especies se colectaron en cantidad suficiente como para realizar un análisis cuantitativo. Las larvas de *A. patachonicus*, en cambio, fueron raras (sólo se capturaron 10 ejemplares en un total de 210 lances), y por este motivo sólo se presentaron algunas consideraciones cualitativas sobre su distribución y abundancia en el Capítulo I de esta tesis.

Los peces de aguas templadas se reproducen generalmente durante la primavera y el verano, cuando las condiciones ambientales son favorables para el crecimiento y la supervivencia larval (Sponaugle et al., 2006; Helfman et al., 2009). La mayor presencia de larvas en el plancton del GSJ coincide con la temporada reproductiva de ambas especies en la región norpatagónica. *Pseudoperca semifasciata* presenta un pico reproductivo hacia fines de la primavera: en noviembre y diciembre en la región norpatagónica (Elias y Burgos, 1988; Macchi et al., 1995) y en octubre en el golfo San Matías (González, 1998). La presencia de larvas de esta especie en el GSJ fue mayor en noviembre y diciembre, en

coincidencia con lo reportado por Venerus et al. (2005) para otras áreas de la plataforma Argentina. Por su parte, el pico de parición de *S. oculatus* se produce entre septiembre y noviembre (Marcinkevicius, 2015), observándose hembras grávidas y larvas en el plancton hasta el mes de enero en el golfo San Jorge, en proximidades de Comodoro Rivadavia (Cassia y Booman, 1985; Sánchez y Acha, 1988). Si bien en este estudio las larvas de *S. oculatus* fueron encontradas sólo hasta diciembre, el desfase temporal entre ambas zonas (*i.e.* golfos San Jorge y San José) podría indicar una variación latitudinal en la estacionalidad del período reproductivo (Sánchez y Acha, 1988; Landaeta et al., 2015a), tal como ocurre en otras especies de peces del Mar Argentino (*e.g.*, Pájaro y Macchi, 2001; Machinandarena et al., 2004; Venerus et al., 2005).

La TSM mostró una relación negativa significativa con la presencia de larvas de *S. oculatus*, al igual que ocurre con esta especie en el océano Pacífico (Chen, 1975; Sabatés y Olivar, 1990; Landaeta et al., 2015b). Esto la diferencia claramente de *P. semifasciata*, ya que la TSM en este caso no fue una variable determinante para predecir su presencia. Probablemente la aparición de larvas de *P. semifasciata*, que ocupa un rango amplio de temperaturas (~12–19°C medida a 10 m de profundidad: Venerus et al. [2005]), esté asociada con otros factores que inducen por ejemplo, la maduración gonadal en los adultos (*e.g.* fotoperiodo) (Helfman et al., 2009; Capítulo IV de esta tesis).

La variación estacional en la presencia de larvas de *S. oculatus* podría estar asociada a otros factores como la productividad secundaria, a su vez relacionada con las variables DOY y TSM (Carreto et al., 1981; Landaeta et al., 2015b). Ramírez (1981), y Sánchez y Acha (1988), por ejemplo, asociaron la presencia de las larvas de esta especie con la de copépodos calanoideos.

Aunque es de esperar que el desove o la liberación de larvas (en especies ovovivíparas), en tiempo y espacio, estén asociados a fenómenos oceanográficos particulares, como por ejemplo, áreas de transición entre masas de aguas con características diferentes, de frentes o con formación de termoclina (Helfman et al., 2009), estos fenómenos no tendrían relación con la presencia de larvas de *S. oculatus* (Bustos et al., 2011; Landaeta et al., 2015a). Eliminando el efecto de otras variables sobre el patrón espacial de presencia de las larvas de *S. oculatus* en el GSJ, el modelo mínimo adecuado SOE1 predice una mayor proporción de larvas en la zona de la boca (Figura 2.14). Los procesos oceanográficos más importantes

en esa área, y que podrían estar afectando la dispersión larval de *S. oculatus* incluyen la advección horizontal (Rivas, 1990) y la formación de vórtices a través de los cuales se produce un flujo continuo con el sur del golfo San Matías y menos frecuente con el norte del DE (Amoroso, 2012), en este último en particular durante la primavera y el otoño, y con amplitudes de marea que superan los 5 m.

Las larvas de *P. semifasciata* se capturaron mayormente en las estaciones más someras dentro del GSJ. Esto coincide con la hipótesis de que las dos especies de pinguipédidos que habitan el Mar Argentino, *P. semifasciata* y *P. brasilianus*, se reproducen en o cerca de los arrecifes (González, 1998; Venerus et al., 2008; 2014; Capítulo IV de esta tesis), los cuales se encuentran localizados principalmente en áreas costeras (Haller, 1981; Zaixso et al., 1998). Por otro lado, la probabilidad de capturar larvas de *P. semifasciata* en lances horizontales prácticamente duplicó a la de los lances escalonados. En concordancia con estos resultados, Silvoso y Sylvester (2007), quienes realizaron 23 lances costeros, horizontales y cercanos al fondo en el GSJ, reportaron mayores densidades de larvas de *P. semifasciata* que las obtenidas en este estudio (alrededor de 3 veces mayores).

La mayor fracción de larvas colectadas, tanto de *P. semifasciata* como de *S. oculatus*, estaban en preflexión (80% y 86%, respectivamente). En parte, esto corrobora la selección de los métodos convencionales de muestreo de larvas de peces, en detrimento de los ejemplares más avanzados, próximos al asentamiento, los que muestran una mayor evitación de las redes principalmente en lances diurnos (Leis, 1982; Brander y Thompson, 1989; Chícharo et al., 2009; Catalán et al., 2014). El bajo número de larvas colectadas en flexión y postflexión podrían además estar indicando que el tiempo de duración de las mismas en el plancton es breve, en particular para *P. semifasciata*, cuya talla de asentamiento se estimó rondaría los 20 mm del largo del cuerpo (Venerus et al., 2005). Dado que el periodo de duración de los estadios larvales es considerado un predictor de la dispersión larval (Sabatés y Olivari, 1990; Macpherson y Raventos, 2006; López-Sanz et al., 2009), un periodo corto estaría asociado a una mayor proximidad entre las áreas de desove y la franja costera del golfo, en las que fueron capturadas la mayor parte de las larvas de esta especie.

La variable ‘año’ fue incorporada en los modelos que describen la distribución espacial para ambas especies (PSE1 y SOE1), así como en SOT2, que describe la variación temporal

en *S. oculatus* (Tabla 2.3). El bajo número de larvas de peces en general y de las especies de interés en esta tesis, en particular, que fueron capturadas durante el segundo año de muestreos en relación con el primero se correlaciona con una importante variación interanual en la TSM del GSJ (Figura 2.5). Esto posiblemente sea producto de la gran influencia del calor atmosférico y el flujo advectivo horizontal de la boca (Rivas, 1990; Pisoni, comunicación personal⁷).

Los resultados de este capítulo permiten inferir algunas diferencias en los patrones espacio-temporales de presencia de *P. semifasciata* y *S. oculatus*, que estarían relacionadas con sus rasgos reproductivos.

⁷ Juan Pablo Pisoni, CESIMAR, CENPAT – CONICET.

Tablas y Figuras

Tabla 2.1. Cronograma de campañas y números de estaciones muestreadas en el golfo San José, entre octubre de 2011 y marzo de 2013.

Fecha	Número de estaciones relevadas
4, 5, 13 y 20 Oct. 2011	25
11, 26 y 30 Nov. 2011	17
19, 20 y 21 Dic. 2011	19
1, 8 y 15 Feb. 2012	23
12 y 14 Mar. 2012	19
17 y 25 Sep. 2012	16
16 y 19 Oct. 2012	19
23 y 26 Dic. 2012	20
10 y 17 Ene. 2013	16
7 y 14 Feb. 2013	16
26 Mar. 2013 y 8 Abr. 2013	20

Tabla 2.2. Descripción de las variables utilizadas en el ajuste de los modelos que describen los patrones espacial y temporal de presencia de larvas de *Pseudopercis semifasciata* y *Sebastes oculatus* en el golfo San José. Los números entre paréntesis indican el número de niveles en cada factor.

Modelo	Variable explicativa	Descripción
Patrón temporal	Día juliano (DOY)	Numérico. Número de días transcurridos contados desde el 1 de septiembre de cada temporada de muestreo.
	Mes	Factor (8). Con niveles: Enero, Febrero, Marzo, Abril, Septiembre, Octubre, Noviembre y Diciembre.
	Temperatura superficial del mar (TSM)	Numérico. TSM del sitio muestreado.
	Fecha	Factor (11). Combinación de las variables mes y año.
Patrón espacial	Latitud	Numérico. Coordenada geográfica.
	Longitud	Numérico. Coordenada geográfica.
	Dominio	Factor (2). Con niveles Oeste y Este, correspondientes a los dominios definidos por Amoroso y Gagliardini (2010).
	Profundidad	Numérico. Profundidad del sitio muestreado
	Profundidad muestreada	Numérico. Profundidad alcanzada por la red en cada lance.
	Anomalía térmica	Numérico. Diferencia entre la TSM media mensual para el GSJ y la TSM del sitio muestreado.
Ambos	Año	Factor (2). Con niveles primera y segunda temporada. La primera temporada de muestreo se extendió desde el 4/10/2011 hasta el 14/03/2012, y la segunda, desde el 17/09/2012 hasta el 08/04/2013.
	Amplitud de marea	Numérico. Valor extraído de la tabla de mareas (http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/tmareas/form_tmareas.asp), correspondiente a la diferencia entre la pleamar/bajamar que incluyó el horario en que se efectuó cada lance.
	Volumen filtrado	Numérico. Valor estimado a partir de la lectura del flujómetro.
	Tipo de muestreo	Factor (2). Con niveles: Horizontal o Escalonado.

Tabla 2.3. Resultados de los modelos aditivos generalizados que modelan la presencia de larvas de *Pseudopercis semifasciata* y *Sebastes oculatus* en el golfo San José. Se muestran el tamaño muestral (n), porcentaje de *deviance* explicada y la validación cruzada generalizada (GCV) son mostradas para ambas especies. DOY: días julianos. NS: no significativo; *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001.

Patrón	Modelo	VARIABLES seleccionadas	Función de enlace	n	<i>Deviance</i> explicada (%)	GCV
Temporal	PST1	s(DOY)*** + Tipo de muestreo**	probit	209	36,4	0,741
	SOT1	s(DOY)* + s(Amplitud de marea)*	cloglog	209	61,2	0,526
	SOT2	s(TSM)*** + Año*	probit	191	49,4	0,676
Espacial	PSE1	s(Profundidad)* + Año*	probit	208	8,1	1,004
	SOE1	s(lat×long) ^{NS} + s(Amplitud de marea)*** + Año*	probit	209	25,4	1,025

Tabla 2.4. Resultados de la parte paramétrica de los modelos aditivos generalizados que modelan la distribución espacio-temporal de *Pseudoperca semifasciata* y *Sebastes oculatus* en el golfo San José.

Análisis	Modelo	Nivel	Coefficiente	Error estándar	P
Patrón temporal	PST1	Intercepto	-0,6577	0,1649	<<0,001
		Muestreo oblicuo	-0,7753	0,2521	<<0,001
	SOT2	Intercepto	-0,5630	0,2381	0,019
		Segundo año	-1,1415	0,3425	0,001
Patrón espacial	PSE1	Intercepto	-0,6247	0,1385	<<0,001
		Segundo año	-0,4841	0,2080	0,021
	SOE1	Intercepto	-0,6111	0,2394	0,012
		Segundo año	-0,5354	0,2368	0,025

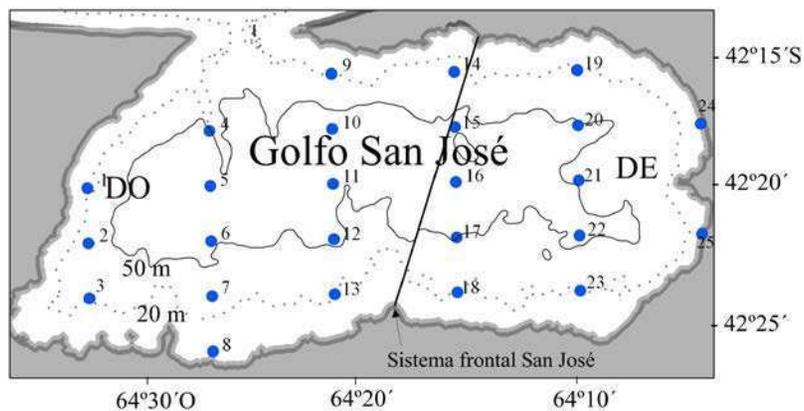


Figura 2.1. Diagrama de las 25 estaciones de plancton dispuestas regularmente en el golfo San José. La línea continua indica la posición aproximada del Sistema Frontal San José, que divide al golfo en los dominios Este (DE) y Oeste (DO) (ver Amoroso y Gagliardini, 2010).



Figura 2.2. Detalle de la red de plancton. 1) *data-logger* con los sensores de temperatura y profundidad, y 2) flujómetro, ambos montados en la boca de la red Hensen.

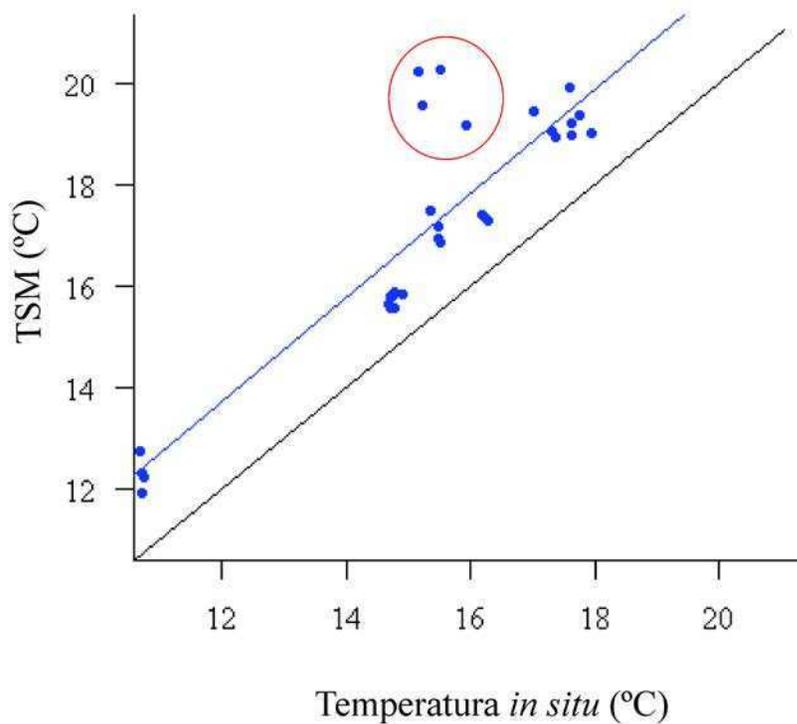


Figura 2.3. Relación entre la temperatura superficial del mar (TSM), obtenida a partir de las imágenes satelitales, y la temperatura medida *in situ* con el *data-logger* (ver detalles en el texto). La línea azul indica el ajuste de los datos y la línea negra, una recta con pendiente =1 y ordenada al origen = 0. El círculo rojo muestra los datos obtenidos para el 10 de enero de 2013, mes en el cual la TSM estuvo, en promedio, 3,7°C por encima de los datos *in situ*.

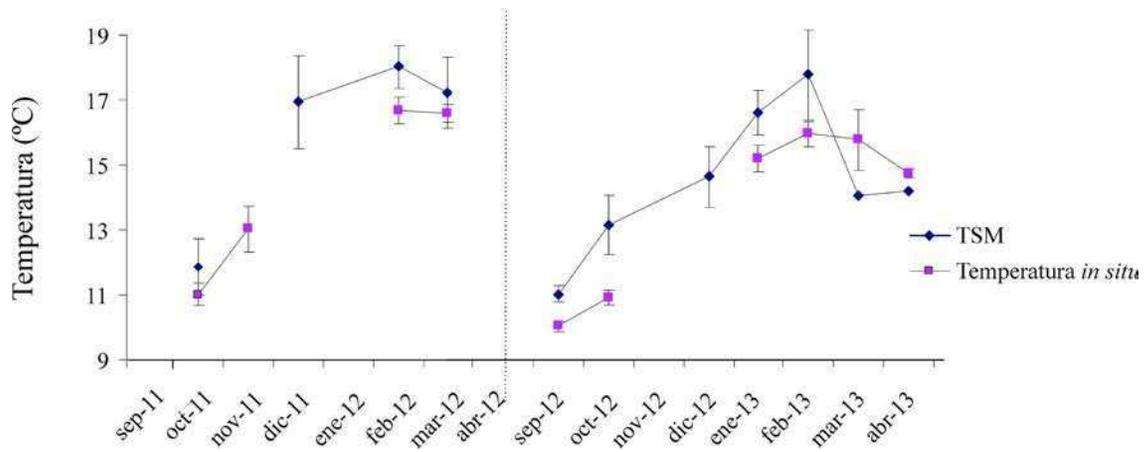


Figura 2.4. Tendencia media mensual de la temperatura *in situ* y la temperatura superficial del mar (TSM) para el golfo San José durante el período de estudio (desde octubre de 2011 hasta marzo de 2012, y desde septiembre de 2012 hasta abril de 2013). Las barras sobre los puntos indican el desvío estándar. La línea de punto vertical indica discontinuidad en el eje x.

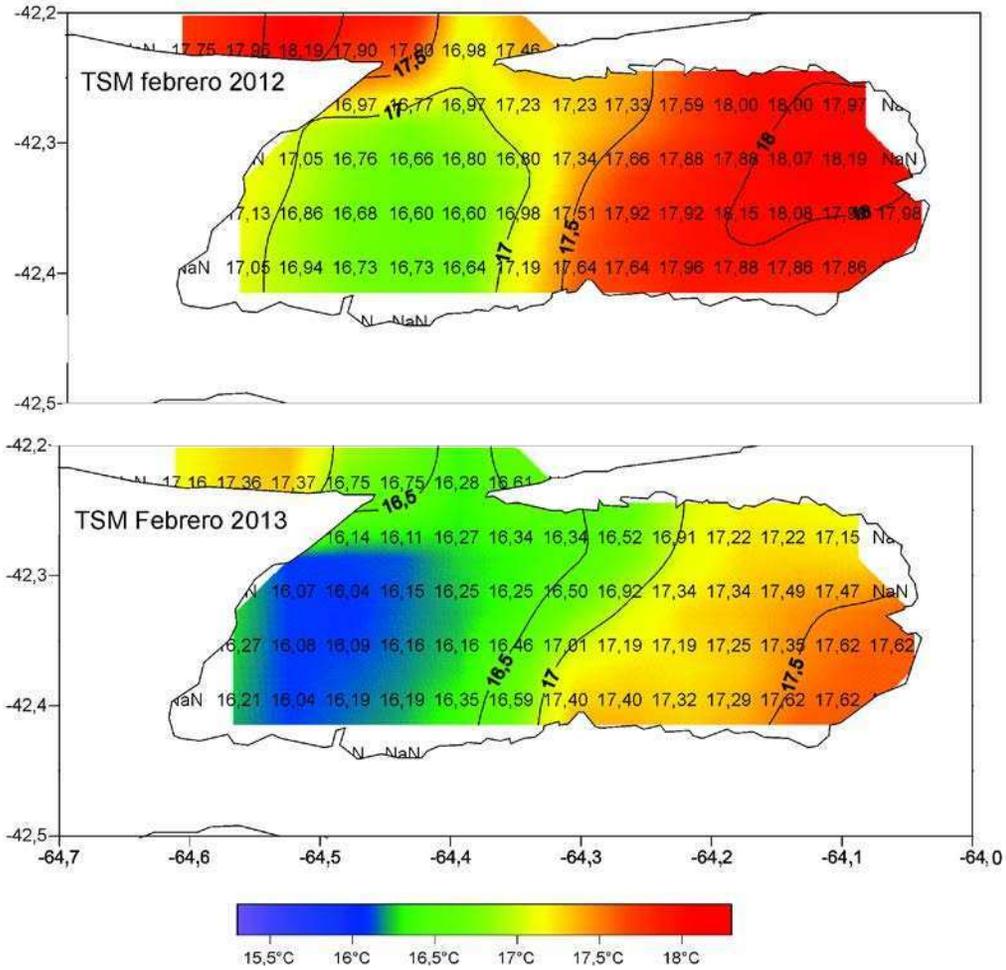


Figura 2.5. Variación interanual de la temperatura superficial del mar (TSM) obtenida a partir de imágenes satelitales. Juan Pablo Pisoni y Andrés Rivas, comunicación personal.

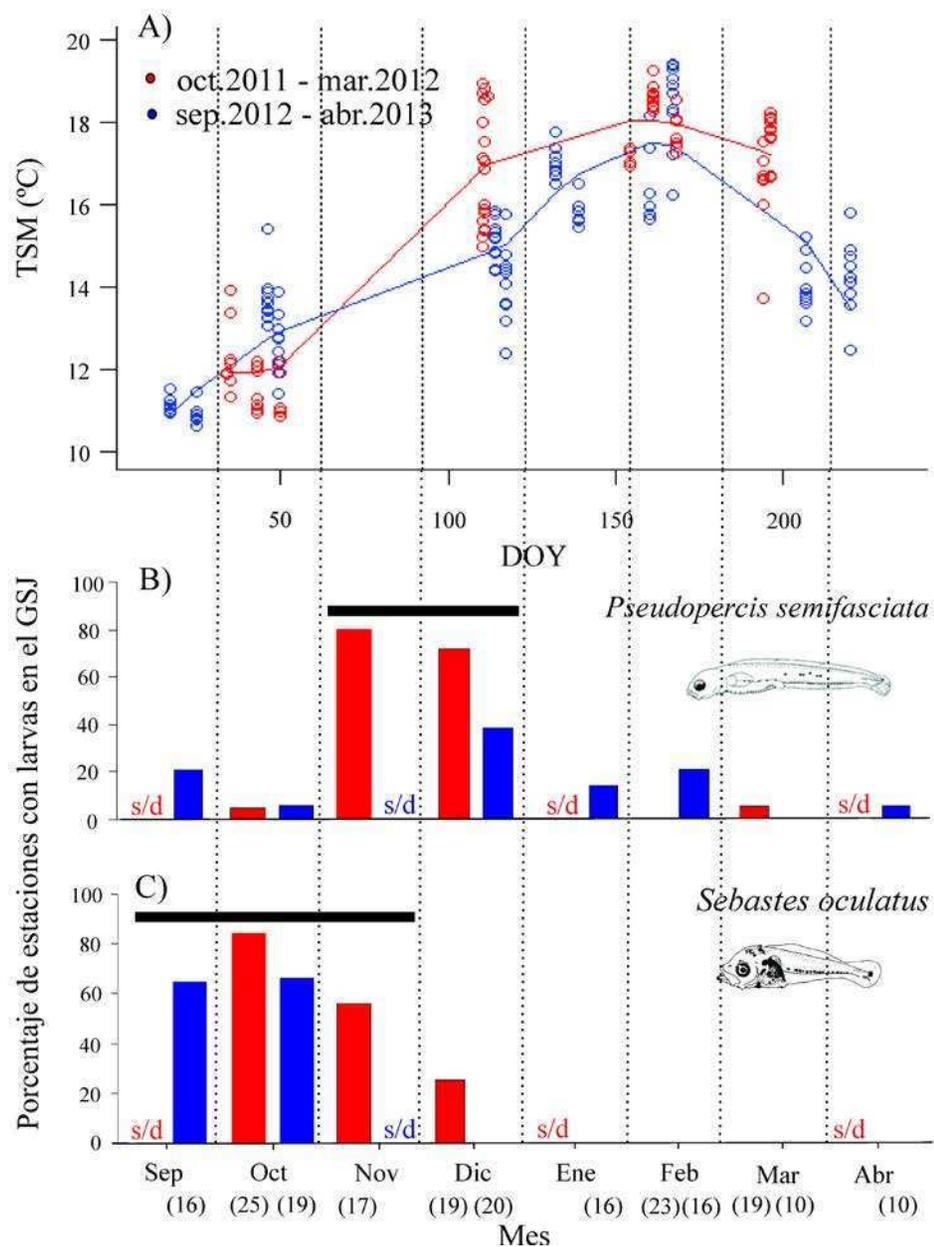


Figura 2.6. Variación mensual de la temperatura superficial del mar (TSM) en el golfo San José para el período de estudio (septiembre – abril) (a); y del porcentaje de estaciones en las que se recolectaron larvas de *Pseudoperca semifasciata* (b) y *Sebastes oculatus* (c). s/d: sin datos. Los círculos indican los datos crudos de TSM y las líneas continuas, una función polinómica local ajustada a los mismos, para cada período de muestreo (estimada mediante

la función 'loess' del programa R). El número de estaciones muestreadas para cada mes se detalla entre paréntesis. Las barras negras indican el periodo de desove o parición para *P. semifasciata* y *S. oculatus*, respectivamente.

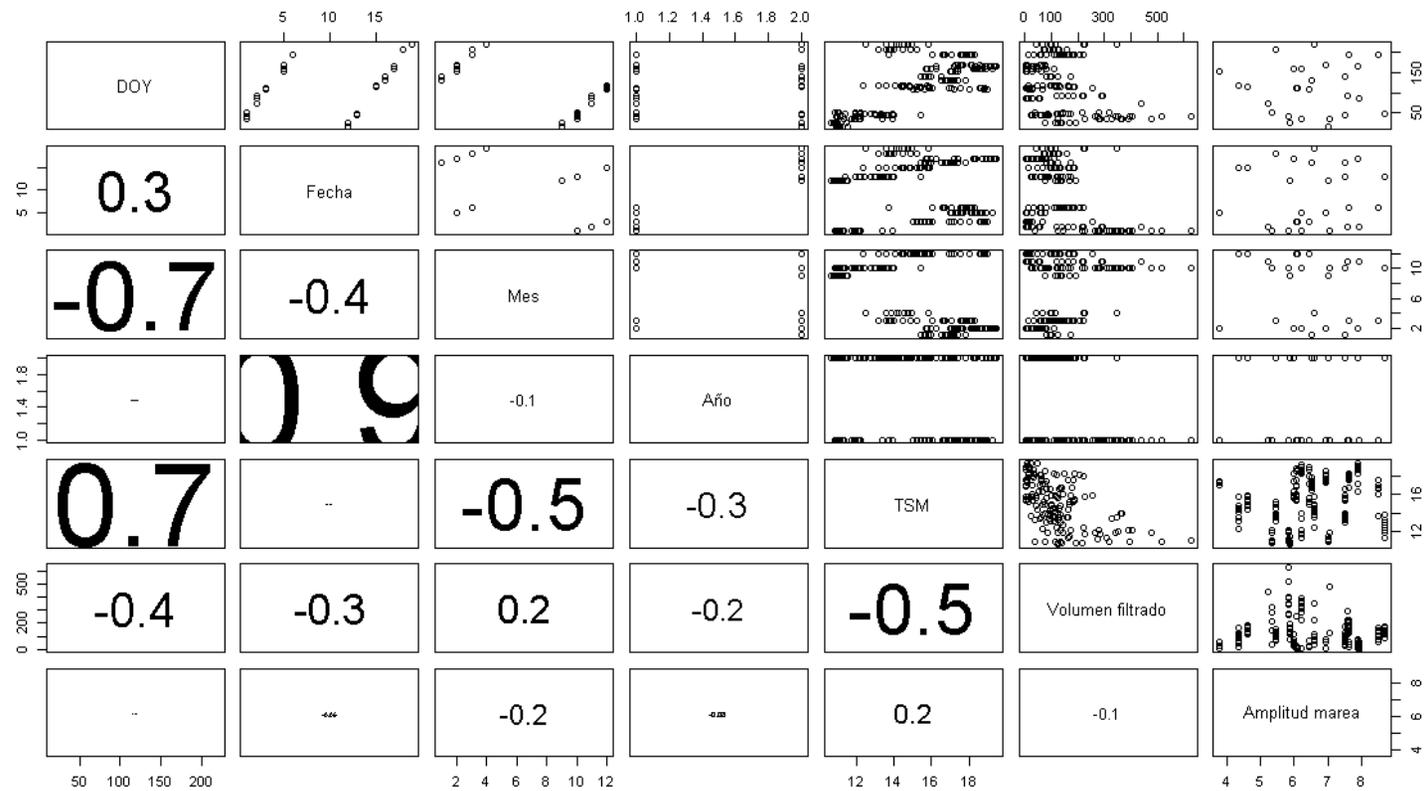


Figura 2.7. Análisis de colinealidad entre pares de variables incluidas en los modelos para el patrón temporal de la presencia de larvas en el plancton. Por debajo de la diagonal se indican los valores de correlación, cuyo tamaño de fuente es proporcional al valor absoluto del coeficiente de correlación estimado.

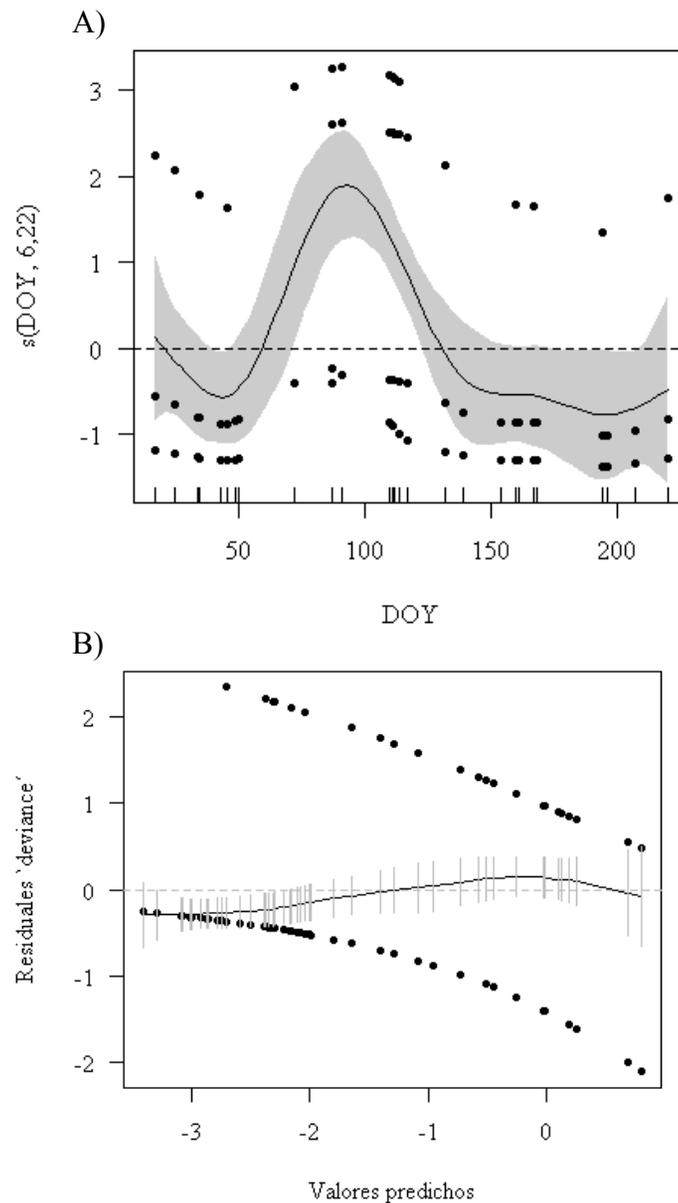


Figura 2.8. A) Efecto de la variable ‘Día juliano’ (DOY) sobre la presencia de larvas de *Pseudoperca semifasciata* en el modelo PST1. Los puntos indican los residuales parciales, las líneas verticales en el eje x los valores que tomó la variable DOY en los datos. El grado de libertad estimado (edf) para la función suavizada del DOY se muestra entre paréntesis en el eje y , que representa la contribución de la función suavizada al ajuste. La línea continua representa la función suavizada y el área gris, las bandas de confianza del 95% para la misma. B) Residuales *deviance* versus valores predichos para el modelo aditivo generalizado que describe el patrón temporal de presencia de larvas de *Pseudoperca*

semifasciata en el golfo San José (modelo PST1). La línea continua representa una regresión polinómica local ajustada a los residuales (obtenida con la función ‘loess’ del programa estadístico R), y las barras grises, sus correspondientes intervalos de confianza del 95%.

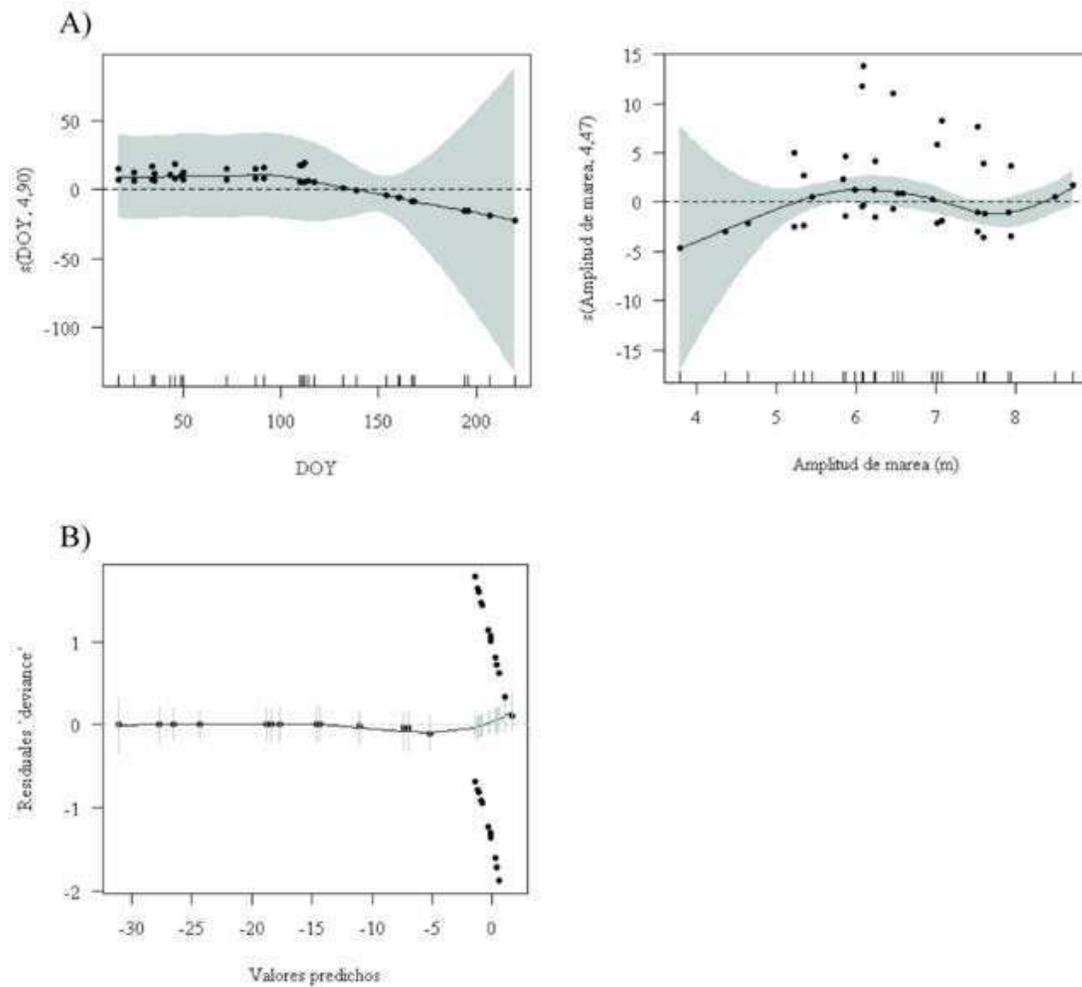


Figura 2.9. A) Efectos de las variables ‘Día juliano’ y ‘Amplitud de marea’ sobre la presencia de larvas de *Sebastes oculatus* en el modelo SOT1 (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8A) y B) Residuales *deviance* versus valores predichos para el modelo aditivo generalizado que describe el patrón temporal de presencia de larvas de *S. oculatus* en el golfo San José (modelo SOT1) (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8B).

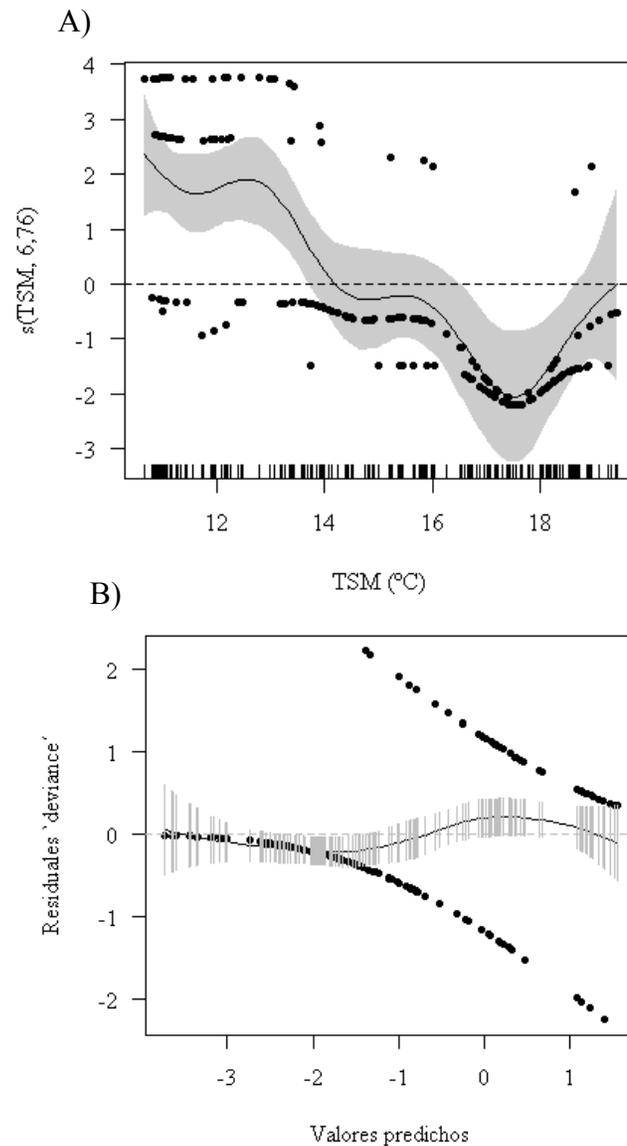


Figura 2.10. A) Efectos de las variables ‘Temperatura superficial del mar’ sobre la presencia de larvas de *Sebastes oculatus* en el modelo SOT2 (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8A). B) Residuales *deviance* versus valores predichos para el modelo aditivo generalizado que describe el patrón temporal de presencia de larvas de *S. oculatus* en el golfo San José (modelo SOT2) (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8B).

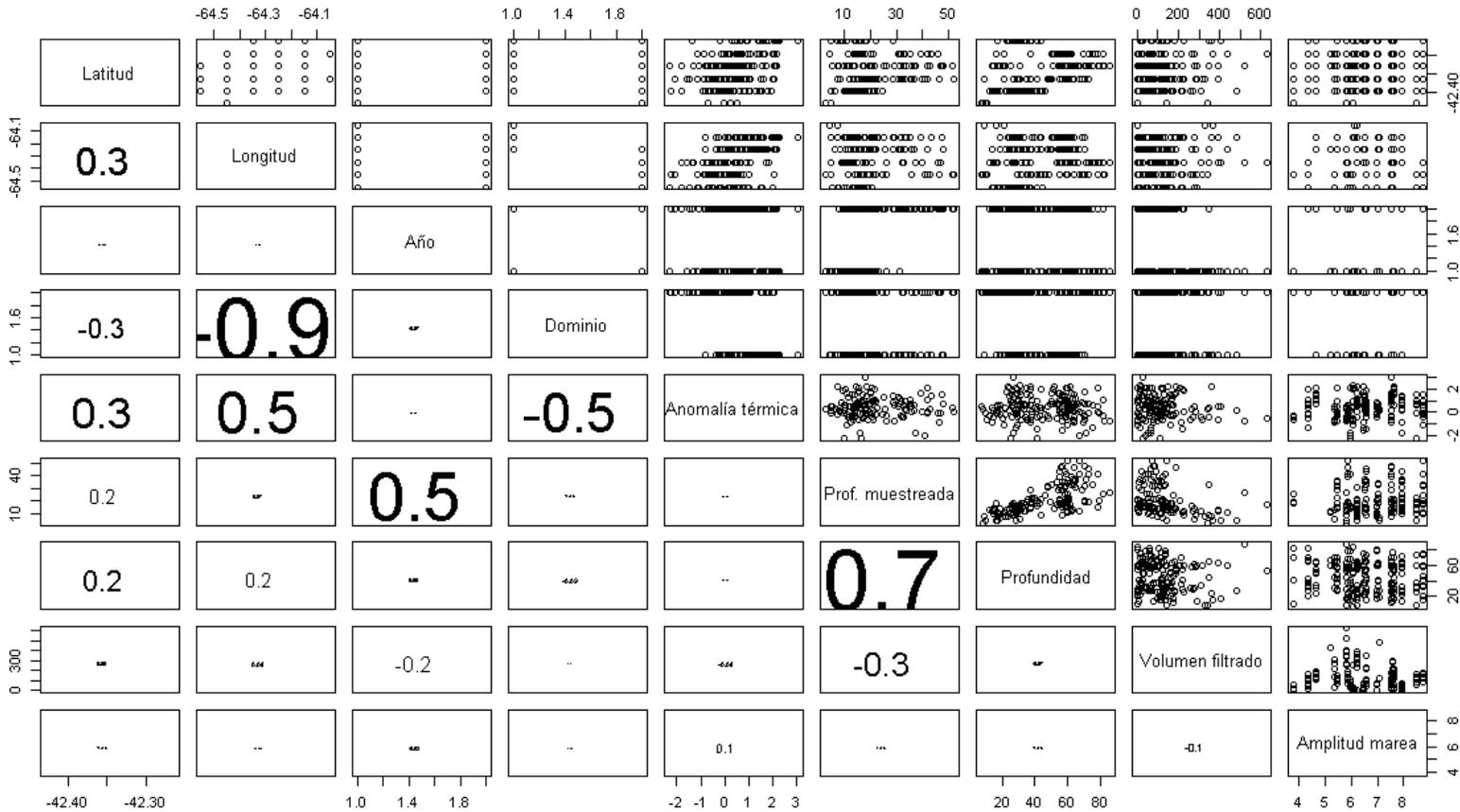


Figura 2.11. Análisis de colinealidad entre pares de variables incluidas en los modelos para el patrón espacial de la presencia de larvas en el plancton. Por debajo de la diagonal se indican los valores de correlación, cuyo tamaño de fuente es proporcional al valor absoluto del coeficiente de correlación estimado.

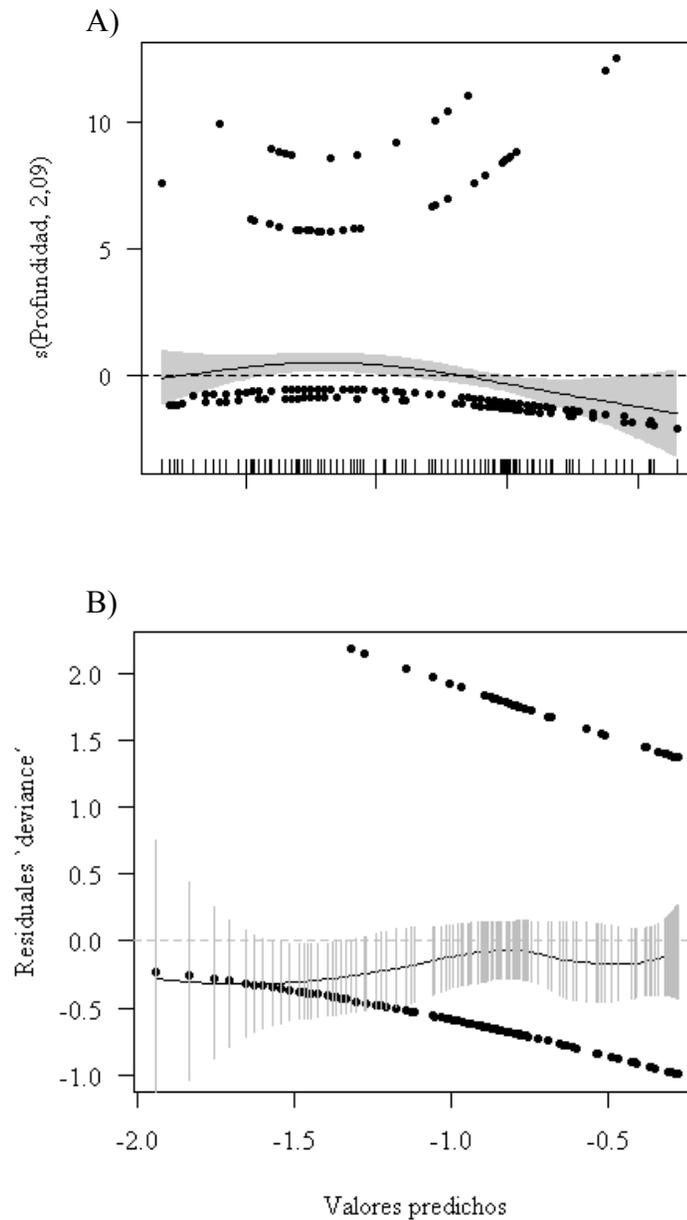


Figura 2.12. A) Efecto de la ‘profundidad’ sobre la presencia de larvas de *Pseudoperca semifasciata* en el modelo PSE1 (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8A). B) Residuales *deviance* contra valores predichos para el modelo aditivo generalizado que describe el patrón espacial de presencia de larvas de *Pseudoperca semifasciata* en el golfo San José (modelo PSE1) (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8B).

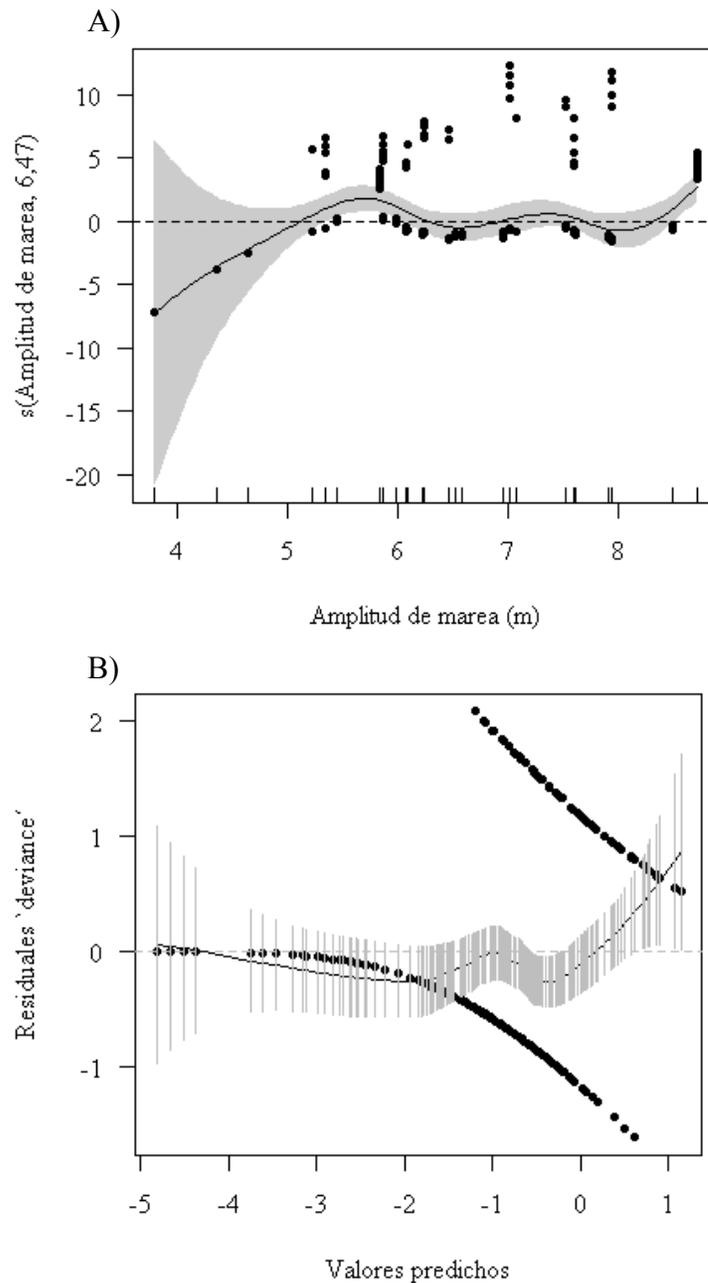


Figura 2.13. A) Efectos de las variables ‘Amplitud de marea’ sobre la presencia de larvas de *Sebastes oculatus* en el modelo SOE2 (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8A). B) Residuales *deviance* versus valores predichos para el modelo aditivo generalizado que describe el patrón espacial de presencia de larvas de *S. oculatus* en el golfo San José (modelo SOE2) (ver detalles del Plot en el epígrafe de la figura 2.8B).

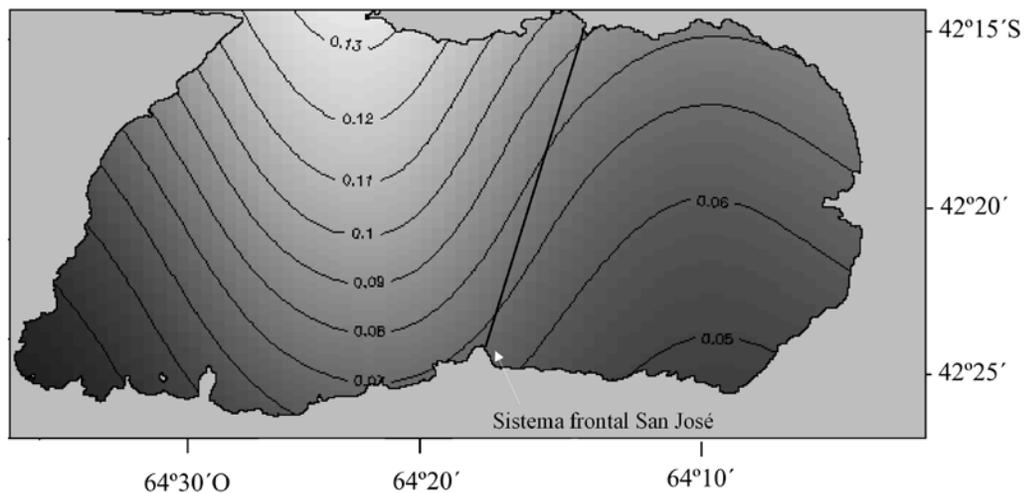


Figura 2.14. Mapa de probabilidad de presencia de larvas de *Sebastes oculatus* estimadas a partir de un modelo aditivo generalizado. Se muestran isoclinas de probabilidad dentro del golfo San José.

CAPÍTULO III

Patrones espacio-temporales en la presencia de juveniles post-transicionales de peces de arrecife en los golfos norpatagónicos San José y Nuevo

3.1. Introducción

Las larvas de muchas especies de peces arrecifales, tanto de aguas subtropicales como templadas, se desplazan durante la fase planctónica hacia áreas de cría o *nurseries*, antes de reclutarse a los arrecifes. Estas áreas son parches de hábitats estructuralmente complejos que ofrecen sitios de forrajeo y refugio frente a predadores, y en las que los estadios postlarvales se encuentran en altas densidades (Beck et al., 2001; Gillanders et al., 2003; Coker et al., 2012). Beck et al. (2001) definieron un hábitat particular como *nursery* para los juveniles de una especie cuando su contribución por unidad de área en la producción de individuos que reclutan a las poblaciones de adultos es mayor, en promedio, que la producción de otros hábitats en los que se puede encontrar juveniles. Las características de las áreas de cría de peces de arrecifes de coral y los que habitan arrecifes rocosos en aguas templadas en general difieren. Las primeras incluyen praderas de algas, manglares, corales (Shapiro, 1991; Baldwin y Leis, 2007; Barnes et al., 2011; Berkström et al., 2012; Olds et al., 2013) y, en menor medida, bosques de macroalgas (Evans et al., 2014), mientras que en los arrecifes templados predominan las áreas con rocas, aleros, praderas, y bosques de macroalgas que, a diferencia de sus análogos tropicales, suelen variar estacionalmente en estructura (Carr, 1994; Guidetti y Bussotti, 2000; Auster et al., 2003; Morton y Shima, 2013). En las áreas de cría las larvas se asientan y adquieren las primeras adaptaciones al ambiente bentónico, produciéndose así un juvenil transicional (Vigliola y Harmelin-Vivien, 2001), cuya primer metamorfosis ocurre a la brevedad, a veces incluso a las pocas horas de asentado (Victor, 1991). En muchos textos el término asentamiento es utilizado como sinónimo de metamorfosis. Sin embargo, ambos son diferentes ya que el primero hace referencia a un cambio de hábitat, mientras que el segundo representa un cambio en la forma y función, y ambos no necesariamente ocurren de manera simultánea. La adaptación

morfológica completa al ambiente bentónico es lo que define a un juvenil post-transicional (*sensu* Vigliola y Harmelin-Vivien, 2001). Dada la dificultad de diferenciar los juveniles transicionales y post-transicionales, y a que se espera que el primer estado sólo perdure por un período de tiempo breve (ver discusión en Vigliola y Harmelin-Vivien, 2001), a lo largo de este capítulo se hará referencia únicamente a juveniles post-transicionales.

Los estadios pelágicos dispersivos en peces de arrecife presentan gran movilidad en relación con la de los adultos residentes, lo que implica que las diversas fuentes de variación que afectan el proceso de reclutamiento a las poblaciones adultas inciden directa y notoriamente sobre la persistencia, dinámica y estructura de las mismas (Sale, 1980; Doherty y Williams, 1988; Carr y Syms, 2006). La dispersión y supervivencia de larvas y juveniles, así como el éxito en la transición entre el ambiente pelágico y el bentónico durante la fase de asentamiento, definen los patrones de distribución y abundancia en estos peces (Carr, 1989; Ammann, 2004; Carr y Syms, 2006; Di Franco et al., 2015). Por otra parte, los patrones temporales en el asentamiento de las larvas varían ampliamente entre regiones y especies (Doherty, 1991), pudiendo ocurrir en forma estacional o persistir a lo largo del año (Robertson, 1992; Wilson, 2001; Paiva et al., 2015). Por ello, conocer los patrones espacio-temporales en el asentamiento de los peces de arrecife, sus fluctuaciones, y los efectos de las mismas sobre la dinámica poblacional es relevante para la conservación y la definición de estrategias de manejo espacial adecuadas (Victor, 1986; Doherty y Fowler, 1994). Dichas estrategias incluyen el uso de herramientas como la sectorización con fines diversos, la identificación y el mapeo de ambientes sensibles, y el diseño de reservas marinas, entre otras (Gunderson et al., 2008; Venerus et al., 2008).

En hábitats costeros los procesos que determinan los patrones de asentamiento han sido, hasta el momento, escasamente estudiados (Hixon, 2011; Nash y Geffen, 2012; Félix-Hackradt et al., 2013a, b; Catalán et al., 2014). En particular, aunque algunos arrecifes someros (<20–25 m de profundidad) localizados en los golfos norpatagónicos San José (GSJ) y Nuevo (GN) han sido monitoreados mediante censos visuales y a través de la utilización de video-cámaras en los últimos 15 años, los registros de individuos de tallas pequeñas (<10 cm LT) en los sitios ocupados por los adultos de las especies en estudio son escasos. Esto, sumado a que en ninguna época del año se registraron incrementos explosivos en el número de juveniles en los arrecifes, sugiere que podría existir una

segregación espacial entre juveniles post-transicionales y adultos, al menos para algunas especies (*e.g. Pseudoperca semifasciata*: Venerus et al., 2008).

El objetivo de este capítulo es indagar acerca de los patrones espacio-temporales en la presencia de juveniles post-transicionales para las cuatro especies de peces arrecifales más comunes y conspicuas que habitan los golfos norpatagónicos: *Acanthisitus patachonicus*, *Pseudoperca semifasciata*, *Sebastes oculatus* y *Pinguipes brasilianus*, y discutir, a través de los mismos, la existencia de potenciales áreas de asentamiento y/o cría de esas especies.

3.2. Materiales y métodos

Aunque la revisión bibliográfica realizada indicó que la metodología más adecuada para muestrear los estadios de interés de este capítulo es la captura con trampas de luz (Fisher y Bellwood, 2002; Félix-Hackradt et al., 2013b; Lecchini et al., 2013), limitaciones logísticas y presupuestarias no permitieron aplicar esa técnica, la cual incluía desarrollar y/o adaptar un modelo de trampa de bajo costo a las realidades locales. Dada la escasa información disponible para las especies de interés, y a la dificultad para localizar peces durante su pasaje del hábito planctónico al bentónico-demersal (Sánchez et al., 1999; Hunt et al., 2011; Harasti et al., 2014), como primera aproximación al problema se entrevistó a buzos profesionales que trabajan en el Centro Nacional Patagónico (CONICET) para indagar acerca de dónde y cuándo deberían buscarse estos estadios mediante técnicas de muestreo específicas (*e.g.*, redes de arrastre, trampas y censos visuales). Además, se utilizó información obtenida durante muestreos exploratorios realizados por el Laboratorio de Ecología de Peces de Arrecifes Rocosos del CENPAT a bordo del B/O “Puerto Deseado”, en el GSJ, en noviembre de 2009 (Campaña CONCACEN), como una fuente de información adicional.

3.2.1. Información preliminar sobre la presencia de juveniles post-transicionales

3.2.1.1. Encuestas

Se realizaron siete encuestas a buzos con más de cinco años de experiencia en observación de peces de arrecife en los golfos norpatagónicos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN), a quienes se les preguntó si alguna vez habían visto ejemplares

pequeños de *A. patachonicus*, *P. semifasciata*, *S. ocellatus* o *P. brasilianus*, en lo posible menores a 5 cm de largo total (LT) (los que se especuló pertenecerían a la clase de edad 0). En caso de brindar una respuesta afirmativa se registró la siguiente información adicional: fecha (o mes) del registro, sitio (nombre de la playa o paraje de referencia, o posición con detalle de latitud y longitud), profundidad estimada, especie, talla aproximada de los ejemplares y número de ejemplares observados. Cabe destacar que no todos los entrevistados disponían de experiencia previa en estimación visual de tallas de peces, ni se realizó una evaluación de la calidad de las estimaciones o de las identificaciones con posterioridad a la encuesta. Además se les pidió a los entrevistados que aportaran fotos o filmaciones que permitieran documentar sus observaciones. Finalmente, se les solicitó que registraran esas variables en caso de realizar nuevas observaciones de individuos <5 cm LT de alguna de las cuatro especies de interés. Aunque es evidente que esta información presenta un sesgo dado que el conocimiento de las áreas está limitado a las zonas visitadas por los buzos entrevistados, cuyo rango de acción comprendió zonas costeras (<25-30 m de profundidad), sobre la base de la información recabada en las entrevistas se definieron los sitios donde se llevaron a cabo muestreos específicos con redes y trampas, y censos visuales (ver Sección 3.2.2).

3.2.1.2. Campaña oceanográfica CONCACEN

La segunda fuente de información a la que se recurrió para planificar una serie de muestreos más específicos fue la campaña oceanográfica CONCACEN, realizada por el B/O “Puerto Deseado” en noviembre de 2009. Durante la misma se realizaron 30 muestreos de bentos con red “Piloto” (red demersal de pequeñas dimensiones, similar a la que se usa en los tangoneros para detectar concentraciones de langostino) y 41 lances de plancton, oblicuos y sub-superficiales (Crespi-Abril et al., 2009). La red Piloto midió 6 m de largo; sus relingas superior e inferior, 6 m, y el tamaño de la malla fue 25 mm en las alas y 10 mm en el copo. Para las muestras de plancton se utilizó una red Hensen con un diámetro de boca de 70 cm y malla de 500 µm (ver Capítulo I para más detalles).

3.2.2. Muestreos específicos

Para identificar el patrón temporal de presencia de juveniles post-transicionales de las especies de interés se definieron los sitios y épocas donde realizar los muestreos con raño y

colectores, y los censos visuales, a partir de la información previamente recolectada. Dado que los buzos entrevistados señalaron la dificultad de registrar ejemplares menores a 5 cm LT de manera confiable, debido a que además de ser crípticos estos peces se escabullen rápidamente en pequeñas cuevas o entre piedras ante la presencia de los mismos, lo que impide realizar una determinación confiable, se decidió utilizar SMURFs (del inglés: “*Standard Monitoring Units for the Recruitment of temperate reef Fishes*”, ver Ammann, 2004; Figuras 3.1 A y B) y raños (Figuras 3.1 C y D) para intentar recolectarlos. Además, se aplicó una técnica de censos visuales adaptada al relevamiento de especies crípticas y de pequeño tamaño (Beldade y Gonçalves, 2007) (Tabla 3.1). Finalmente, se realizó una búsqueda en la colección ictiológica del Centro Nacional Patagónico para localizar individuos de las especies en estudio, de tallas menores a 5 cm LT, independientemente del sitio de colección.

- SMURFs: Se construyeron SMURFs con malla de 20 mm de diámetro, rellenos en su interior con un polímero plástico plegado, cuya malla era de 40×35 mm (Netlon®, que permite el *biofouling* o incrustamiento). Los SMURFs fueron colocados en las cercanías a Puerto Madryn (uno en el naufragio Río de Oro y otros tres en el Muelle “Almirante Storni”, Tabla 3.1 y Figura 3.2), a 3 metros sobre el fondo marino, unidos mediante un cabo a una base construida con cemento. A todos los SMURFs se los examinó a los tres días de colocados, y a los fondeados en el muelle además, a la semana, y a los cinco, 11 y 15 meses.

- Raño: Se realizó un muestreo de bentos con raño sobre una grilla regular en el GSJ (Tabla 3.1, ver materiales y métodos del Capítulo II para más detalles). De forma oportunista se completaron siete arrastres de 5 minutos en los meses de octubre de 2011, abril y mayo de 2012, con un raño que midió $2,5 \text{ m} \times 0,8 \text{ m}$ (apertura de boca) $\times 3 \text{ m}$ de largo. Debido a que este arte resultó inmanejable desde las embarcaciones neumáticas disponibles para el muestreo, se reemplazó por uno de menores dimensiones: $0,4 \text{ m} \times 0,6 \text{ m}$ (apertura de boca) $\times 1,5 \text{ m}$ de largo. Con el raño más pequeño se realizaron 27 lances de 5 minutos entre junio y julio de 2013 sobre la misma grilla regular (Tabla 3.1). El mallero en el copo para ambos raños fue de 10 mm.

- Censos visuales subacuáticos: Entre los meses de marzo y abril de 2012, y entre noviembre de 2013 y enero de 2014, se realizaron censos visuales “con interferencia” (CVI, por las siglas en inglés: “*Interference Visual Census*”: Beldade y Gonçalves, 2007) en tres

áreas del GN, definidas en base a los resultados de las entrevistas (Tabla 3.1 y Figura 3.2). Este tipo de censo consiste no sólo en contar todos los peces visibles, sino también en realizar una búsqueda minuciosa de ejemplares ocultos, por ejemplo, debajo de las piedras o entre las algas, mediante la utilización de una linterna. Las áreas censadas para las cuales se adaptó un esquema de censo particular fueron:

- Muelle “Almirante Storni”: se siguió una transecta de 35 m de largo ubicada entre los pilotes del muelle, y se volvió al punto de inicio a lo largo de una segunda transecta, separada un metro de distancia de la primera. Al finalizar se revisaron las paredes de los pilotes, cubiertas de invertebrados incrustados, desde el fondo del mar (8 m) hasta la superficie. El muelle fue censado por única vez en enero del 2013.

- Arrecifes artificiales fondeados en cercanías del naufragio B/P “Albatros”. Se revisaron una serie de 20 arrecifes artificiales (16 denominados “chicos” y 4 denominados “grandes”) fondeados en agosto de 2012. Los mismos consistieron en dos chapas galvanizadas superpuestas de 0,15 m × 1,1 m para los arrecifes “chicos” y de 1,1 m × 1,1 m para los arrecifes “grandes”, dispuestas sobre bloques de hormigón, con una distancia entre ellas de 0,05 y 0,20 m, respectivamente (Figura 3.3). La colocación de estas estructuras estaba destinada al estudio de la segregación espacial en peces arrecifales de distintas tallas. Se revisaron los arrecifes artificiales de manera oportunista en marzo de 2012 y en marzo, abril y agosto de 2013. Entre noviembre de 2013 y enero de 2014 se realizaron censos mensuales con excepción de diciembre. En todos los casos se revisaron los arrecifes y las áreas adyacentes mediante el uso de una linterna.

- Parque Punta Este: se recorrió un alero de relieve bajo (entre 0,3 y 0,8 m) de 50 m de largo. Los peces fueron buscados con una linterna dentro del alero. La vuelta al punto de partida se realizó a una distancia de 4 metros desde el alero, y los peces se buscaron a ambos lados (tanto hacia el alero como hacia el lado contrario).

Los censos visuales fueron realizados por David Galván y Gastón Trobbiani, investigadores y buzos profesionales pertenecientes al Laboratorio de Ecología de Peces de Arrecifes Rocosos del CENPAT, quienes tienen amplia experiencia en el reconocimiento de los peces de la región.

3.3. Resultados

3.3.1. Presencia de juveniles post-transicionales

3.3.1.1 Estacionalidad y áreas de asentamiento

Los buzos entrevistados reportaron la presencia de juveniles post-transicionales de las especies en estudio en varios sitios dentro de los golfos GSM, GSJ y GN: Puerto Lobos y playas de San Antonio Oeste y Las Grutas (GSM) (Tabla 3.2 y Figuras 3.4A), Fondeadero San Román (GSJ), Punta Pardelas (GN), Playa Colombo (GN), Playa Casino (GN), Playa Gaviota (GN), B/P “Albatros” (GN), Punta Este (GN) y Bahía Cracker (GN), (Tabla 3.2 y Figura 3.4B). Además, dos de los buzos registraron la presencia de grupos de juveniles muy pequeños sobre los pilotes del muelle “Almirante Storni”, los que están cubiertos por cirripedios (*Balanus glandula*) y mitílicos (*Aulacomya atra* y *Mytilus* spp.) (Schwindt et al., 2014).

Las especies mencionadas con mayor frecuencia en las entrevistas fueron *S. oculatus* y *A. patachonicus*. Los juveniles post-transicionales <5 cm LT de estas dos especies fueron observados en sitios de bajo relieve refugiados dentro de cuevas de pulpo, debajo de aleros desmoronados o de intersticios entre grandes rocas, chapas, valvas, etc. (Figura 3.5 A-D), así como sobre aleros o matas de algas. Dos de los buzos registraron juveniles de ~5 cm LT de *S. oculatus* en arrecifes de relieve alto junto con adultos de la misma especie.

Dado que los buzos observaron juveniles post-transicionales <5 cm LT entre diciembre y abril, se realizaron muestreos específicos en ese período (Tabla 3.2). Peces de tallas mayores a las buscadas (<10 cm LT) fueron registradas durante todo el año para las cuatro especies.

De las tres metodologías llevadas a cabo para definir las áreas y épocas de asentamiento: SMURFs, raños, y censos visuales, el SMURF fue el único con el que no se logró capturar juveniles post-transicionales. El raño pequeño capturó un individuo de *S. oculatus* y dos de *A. patachonicus*, de tallas un tanto mayores a las buscadas (6,7 cm LT y 6,8-7,7 cm LT; respectivamente), en zonas profundas (61 m) del GSJ (Tabla 3.3 y Figura 3.4). Las capturas de *S. oculatus* con este arte provienen de un fondo cubierto por semillas de vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*), mientras que los individuos de *A. patachonicus* fueron pescados frente a Playa Fracasso, en el mismo sitio en el que se realizó

el muestreo durante la campaña CONCACEN (E20). El raño grande no capturó peces de tallas pequeñas en ninguno de los muestreos. Durante los censos visuales se localizó e identificó un mayor número de juveniles post-transicionales: entre uno y 21 *S. oculatus* (rango de tallas: 3–10 cm LT), seis *P. brasiliensis* (~6 cm LT) y entre 10 y 23 *A. patachonicus* (rango de tallas de 5-10 cm LT) (Tabla 3.4 y Figura 3.4).

Sebastes oculatus

Juveniles post-transicionales de esta especie fueron registrados por los buzos entrevistados y durante los censos realizados en áreas costeras de Puerto Lobos, Playa Pardelas, Bahía Craker, y Playa Casino, y en el B/P “Albatros”, durante todo el período relevado (noviembre – abril) (Tablas 3.2, 3.4 y 3.6, y Figuras 3.4). En los censos realizados en noviembre, enero, marzo y abril se registraron ejemplares aislados y pequeños grupos de hasta cinco individuos ($n = 5$), alcanzándose un máximo de 21 ejemplares juntos. En un solo censo realizado en Punta Este en marzo de 2013, a una profundidad de 11 m, se contaron ejemplares >5 cm junto al alero, y distanciados ~ 4 m sobre fondo de arena individuos <5 cm.

Pequeños juveniles pelágicos de *S. oculatus* ($n = 6$; 2,1-2,7 cm LT) fueron capturados con la red Hensen en la columna de agua durante la campaña CONCACEN (noviembre de 2009), en áreas costeras del noroeste del GSM y del este del GSJ. Esto indica que *S. oculatus* ocupa el ambiente planctónico hasta aproximadamente 3 cm LT (Tabla 3.3).

En la colección ictiológica del Centro Nacional Patagónico se encontraron además tres juveniles post-transicionales colectados en el GN. Dos individuos, de 3 y 6 cm LT, fueron capturados en abril de 1983 (a 134 m y 65 m de profundidad, respectivamente; CNPICT/1983) y un tercero, de 5,8 cm LT, fue recolectado en febrero de 1999 (CNPICT1999/4).

Acanthistius patachonicus

Juveniles post-transicionales <5 cm LT de esta especie fueron observados por los buzos encuestados desde los meses de verano hasta marzo/abril en Playa Gaviota, Punta Este, en las playas de San Antonio Oeste y Las Grutas, y en los arrecifes artificiales fondeados en cercanías del B/P “Albatros”, desde el intermareal y hasta los 30 m de profundidad (Tabla 3.2 y 3.5, y Figuras 3.4). En este último sitio, durante un censo realizado en marzo de 2013

se registraron juveniles de ~5 cm LT en los arrecifes “chicos”, y ejemplares ~10 cm LT en los arrecifes “grandes” (Tabla 3.5 y Figura 3.3). Además, uno de los buzos encuestados reportó la presencia de juveniles de edad 0 en los canales de marea de la bahía de San Antonio, ocultos en paños de redes abandonadas, y en el intermareal, entre la boca de la bahía y Las Grutas, durante el verano. En este último sitio se los ve debajo de rocas, cerca de la línea de bajamar.

En el mes de noviembre, durante la campaña CONCACEN, se capturaron con una red Piloto cientos de peces juveniles frente a Playa Fracasso (Est. #20; profundidad: 57,5 m; área barrida: 2166 m), incluyendo algunas especies típicamente arrecifales y de otro tipo de ambientes, entre los que se encontraron *A. patachonicus* (n = 10, rango de tallas = 10,0-12,0 cm LT), *P. brasilianus* y *P. semifasciata* (Tabla 3.3 y Figura 3.4B). Otras especies de arrecife fueron *Agonopsis chiloensis*, *Congiopodus peruvianus*, *Dules auriga*, y *Ribeiroclinus eigenmanni*. Entre las especies demersales o asociadas a fondos blandos estuvieron *Merluccius hubbsi*, *Paralichthys isosceles*, *Symphurus trewavasae*, y *Xystreuris rasile*. En esta área, dominada por tubos de poliquetos del género *Phyllochaetopterus*, se recolectaron además diversas especies de invertebrados marinos, entre ellos: braquiópodo *Magellania venosa*, calamarcito *Semirossia tenera*, cangrejo *Platixanthus patagonicus*, langostino *Pleoticus muelleri*, pulpo *Eledone massyae*. Aunque las tallas de los ejemplares capturados de las especies de interés fueron superiores a las buscadas, la abundancia de peces juveniles podría indicar que este tipo de hábitat es utilizado por ese conjunto de especies como área de cría o *nursery*.

Pinguipes brasilianus

La información recolectada para esta especie fue escasa y provino principalmente de las encuestas. A través de las mismas se registró la presencia de juveniles post-transicionales en los meses de marzo y abril en: Playa Gaviota, Punta Este, Playa Colombo y B/P “Albatros” (Tabla 3.2 y Figura 3.4B). Durante los censos se contabilizaron juveniles post-transicionales de ~6 cm LT en los arrecifes artificiales fondeados alrededor del B/P “Albatros”, en los mismos meses en que su presencia fue reportada por los buzos encuestados (marzo, n = 2 y abril, n = 4) (Tablas 3.4 y 3.5). Además, como se mencionó en la sección anterior, en la Est. #20 de la campaña CONCACEN se capturaron cinco juveniles de entre 8,5 cm TL y 14,6 cm LT (Tabla 3.3 y Figura 3.4B).

Pseudopercis semifasciata

El único registro de ejemplares <5 cm LT para esta especie lo constituye la observación de seis individuos en el fondeadero San Román (GSJ), en abril de 2012 (Tabla 3.5 y Figuras 3.4B y 3.5, E y F). No se capturaron juveniles post-transicionales <5 cm LT, ni fueron registrados durante los censos. Con los arrastres con raño pequeño se logró capturar un solo individuo de 7,8 cm LT a 63 m, mientras que en la Est. #20 de la campaña CONCACEN se capturaron 11 juveniles de *P. semifasciata* (rango de tallas = 8,4-16,9 cm LT), junto a ciento de peces juveniles de otras especies, como se mencionó previamente (Tabla 3.3 y Figura 3.4B).

3.4. Discusión

En los peces, el pasaje del ambiente pelágico al bentónico se produce en general en la noche y, al igual que la metamorfosis, ocurre en un lapso de tiempo breve (Victor, 1991). Esto, sumado a que los individuos son crípticos y pequeños, hace que muestrear y estudiar estos procesos sea extremadamente complejo (Frank, 1988; Brander y Thompson, 1989; Suthers y Frank, 1989; Carr y Syms, 2006). Por este motivo, en el presente estudio se probaron diferentes artes de pesca previendo que la capturabilidad de los individuos varía entre las mismas (Reiss et al., 2006; Ehrich et al., 2007). Además se realizaron censos visuales ya que si bien la captura con trampas y redes representa un método más preciso para definir qué especies habitan una zona y cuáles son sus rangos de tallas, los censos han tenido amplia aceptación dado que no modifican el ambiente ni generan disturbios en su biota (Baron et al., 2004). Por otra parte, la estimación visual de la talla es una técnica no invasiva, y permite obtener gran precisión en los programas de monitoreo que cuentan con buzos experimentados, más aún cuando el objeto de estudio son peces pequeños (Edgar et al., 2004).

Si bien las especies de pinguipédidos presentes en los golfos norpatagónicos difieren en la forma de su cabeza y en el patrón de pigmentación (Venerus et al., 2005), el bajo número de *P. semifasciata* obtenido puede deberse a que sean confundidos por los buzos encuestados con *P. brasiliensis*. En *P. semifasciata* la cabeza tiene forma más convexa que en *P. brasiliensis* y en este, las barras verticales son menos visibles y se extienden por

debajo de la línea media del cuerpo, mientras que en *P. semifasciata* son más definidas en la base de la aleta dorsal en individuos de ~5 cm LT (Venerus et al., 2005). Por su parte, los juveniles de *A. patachonicus* podrían ser confundidos a tallas muy pequeñas con los de *S. oculatus*. Sin embargo, estos difieren principalmente en su patrón de coloración ya que *A. patachonicus* presenta las bandas oscuras laterales típicas de esta especie (Militelli et al., 2012) mientras que los juveniles de *S. oculatus* presenta coloración marrón con manchas blancas semejantes a lunares en la zona dorsal.

Este trabajo aporta información novedosa sobre las épocas del año y los tipos de ambiente que ocupan los juveniles post-transicionales de *S. oculatus* y *A. patachonicus*. En los meses de noviembre y diciembre aún se observan larvas de estas especies en el plancton, en distintos estadios de desarrollo (Capítulos I y II de esta tesis) para *S. oculatus* y para *A. patachonicus*. En esos mismos meses comienzan a aparecer los primeros juveniles post-transicionales de *S. oculatus*, con hábito bentónico. En marzo-abril es posible encontrar tanto juveniles post-transicionales de *A. patachonicus* como individuos de tallas un poco más grandes a las buscadas de *S. oculatus* (entre 5 y 10 cm LT), lo que sugiere que estas especies se asientan en los golfos norpatagónicos de Argentina durante el verano. La aparición de juveniles post-transicionales a fines de verano y principios de otoño, en coincidencia con el aumento de la temperatura del agua (Williams et al., 2010), también fue reportada para otras especies de peces arrecifales de aguas subtropicales y templadas (e.g. *Ophthalmolepis lineolatus*, *Notolabrus gymnogenis*, *Achoerodus viridis*, *Pictilabrus laticlavus*, *Austrolabrus maculatus*, *Eupetrichthys angustipes*: Morton y Gladstone, 2011; *Choerodon rubescens*: Cure et al., 2015).

En los golfos norpatagónicos, los juveniles post-transicionales de *S. oculatus* y de *A. patachonicus* utilizan como refugio diversas estructuras duras como rocas, valvas de caracol, aleros, etc., tal como ocurre en algunas especies de *Sebastes* (Auster et al., 2003; Rooper et al., 2012). Otras especies del género, así como muchos serránidos, utilizan bosques de algas o estuarios como áreas de cría o *nursery*, e incluso en algunos casos fueron registrados debajo de objetos flotantes (Carr, 1989; Carr, 1991; Carr y Reed, 1992; Eggleston, 1995; Deudero y Morales-Nin, 2000; Dahlgren y Eggleston, 2001; Gillanders et al., 2003). A partir de las diversas fuentes de información colectada se observa que *S. oculatus* presenta juveniles post-transicionales a partir de ~3 cm, por lo que se puede

determinar esa como la talla de asentamiento para esta especie, similar a la registrada para otras especies del mismo género (Moser y Butler, 1981; Kendall y Lenarz, 1986). En *A. patachonicus* el hecho de haberse encontrado larvas pelágicas de una talla máxima de ~0,9 cm y un individuo de 1,5 cm ya metamorfoseado (Capítulo I) sugiere que esta especie podría alcanzar el hábito demersal dentro de este rango de tallas.

Ambas especies de pinguipédidos presentan un patrón de coloración claro el cual posiblemente se desdibuja en los fondos arenosos, arcillosos (típicos de esta zona) o cubiertos de tubos de poliquetos (Figura 3.5 E y F). Esto podría asociarse con los escasos registros obtenidos mediante censos visuales y encuestas para *P. semifasciata* y *P. brasilianus*. Además, los juveniles post-transicionales de *P. semifasciata* han sido reportados asociados a bancos de cholgas (*Aulacomya ater*) en el GSM y sobre la plataforma en profundidades que oscilaron entre 29 y 65 m (Venerus et al., 2005) y también a fondos cubiertos por poliquetos del género *Phyllochaetopterus* a profundidades cercanas a los 60 m. Dado que en este estudio gran parte de la información se basa en observaciones visuales por parte de buzos y que los mismos pueden alcanzar una profundidad máxima de 30 m, esta sería una limitante al momento de realizar buceos en búsqueda de juveniles de *P. semifasciata*. *P. brasilianus* es la especie para la que menos información se tiene registrada, ya que además de no encontrarse descrito sus estadios larvarios, los juveniles post-transicionales observados fueron de ~4 cm los cuales ya estaban metamorfoseados y presentaban el mismo patrón de pigmentación que los adultos.

Futuros estudios sobre épocas y áreas donde se asientan los juveniles transicionales de *S. oculatus*, *A. patachonicus*, *P. brasilianus* y *P. semifasciata*, deberían tener en cuenta no solo ambientes rocosos de baja altura como los encontrados en este estudio sino también áreas con estructura compleja debido a presencia de invertebrados como por ejemplo: poliquetos (*e.g. Phyllochaetopterus*), moluscos, briozoos, esponjas como se observó en la E20 de la campaña CONCACEN, ya que podrían ofrecer alimento y refugio a peces juveniles (Nalesso et al., 1995; Obenat et al., 2001). El asentamiento es una de las fases menos conocidas dentro del proceso de reclutamiento en los peces ya que las larvas y juveniles pelágicos varían ampliamente en tamaño, morfología y comportamiento (Moser, 1981) por lo que si bien la información obtenida en este estudio es de carácter preliminar,

se puede considerar como base para la comprensión de la dinámica de asentamiento, que es un aspecto relevante para la gestión y conservación de los ecosistemas de arrecifes.

Tablas y figuras

Tabla 3.1. Cronología de los muestreos de juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus*, *Acanthistius patachonicus*, *Pinguipes brasilianus* y *Pseudoperca semifasciata*. n: número de estaciones muestreadas.

Metodología	Fecha	Profundidad (m)	Sitio
SMURFs	30/03/2012	3	Naufragio Río de Oro
	16/04/2012	5	Muelle “Almirante Storni”
	15/02/2013	7	Muelle “Almirante Storni”
	12/06/2013	7	Muelle “Almirante Storni”
Raño grande	04/10/2011	16-36	golfo San José (n = 3)
	23/04/2012	28-70	golfo San José (n = 3)
	12/05/2012	24-35	golfo San José (n = 2)
Raño pequeño	10/06/2013	20-73	golfo San José (n = 11)
	26/06/2013	26-65	golfo San José (n = 10)
	11/07/2013	10-86	golfo San José (n = 7)
Censos visuales	06/03/2012	5,6	Punta Este
	07/03/2012	6	Punta Este
	16/04/2012	30	Naufragio B/P “Albatros”
	09/01/2013	8	Muelle “Almirante Storni”
	08/03/2013	11	Punta Este
	08/03/2013	30	Naufragio B/P “Albatros”
	22/04/2013	32	Naufragio B/P “Albatros”
	11/08/2013	30	Naufragio B/P “Albatros”
	08/11/2013	33	Naufragio B/P “Albatros”
	30/11/2013	32	Naufragio B/P “Albatros”
	16/12/2013	32	Naufragio B/P “Albatros”
17/01/2014	30	Naufragio B/P “Albatros”	

Tabla 3.2. Presencia de juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus*, *Acanthistius patachonicus*, *Pinguipes brasilianus* y *Pseudoperca semifasciata* en los golfos San Matías (GSM), San José (GSJ) y Nuevo (GN), inferida a partir de las entrevistas realizadas a buzos profesionales. s/d: Sin dato.

Especie	Fecha	Talla (cm)	Número de peces	Profundidad (m)	Sitio
<i>Sebastes oculatus</i>	20/12/2011	5-6	grupo	s/d	Playa Pardelas (GN)
	15/04/2012	<5	grupo	s/d	Bahía Cracker (GN)
	16/04/2012	<5	grupo	s/d	Playa Pardelas (GN)
	16/04/2012	~ 8	grupo	~30	Nafragio B/P “Albatros” (GN)
	08/01/2013	<5	grupo	3-10	Puerto Lobos (GSM)
	15/02/2013	~ 3	grupo	s/d	Playa Casino (GN)
<i>Pinguipes brasilianus</i>	05/03/2012	5	1	s/d	Playa Gaviota (GN)
	10/04/2012	<5	grupo	s/d	Punta Este (GN)
	16/04/2012	~ 8	grupo	~30	Nafragio B/P “Albatros” (GN)
	06/03/2013	<5	grupo	18	Colombo (GN)
<i>Acanthistius patachonicus</i>	verano	<5	grupo	0	San Antonio Oeste y Las Grutas ⁸ (GSM)
	05/03/2012	5	grupo	s/d	Playa Gaviota (GN)
	10/04/2012	<5	grupo	s/d	Punta Este (GN)
	16/04/2012	~ 8	grupo	~30	Nafragio B/P “Albatros” (GN)
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	13/04/2012	4	6	s/d	Fondeadero San Román (GSJ)

⁸ Raúl A. C. González Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni, comunicación personal.

Tabla 3.3. Detalle de capturas de juveniles pelágicos y juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus*, *Acanthistius patachonicus*, *Pinguipes brasilianus* y *Pseudoperca semifasciata*. Capturados en el golfo San José (GSJ) y sobre la Plataforma Argentina.

Especie	Arte de pesca	Fecha	Talla (cm)	Número de peces	Profundidad (m)	Latitud S	Longitud O	Sitio
<i>Sebastes oculatus</i>	Hensen	17/11/2009	2,1-2,7	5	41	40°57'	64°48'	Plataforma Argentina
		19/11/2009	2,1	1	43	42°21'	64°13'	GSJ
	Raño	26/06/2013	6,7	1	61	42°19'	64°09'	GSJ
<i>Pinguipes brasilianus</i>	Piloto	19/11/2009	8,5-14,6	5	58	42°21'	64°15'	GSJ
<i>Acanthistius patachonicus</i>	Piloto	19/11/2009	10-12	10	58	42°21'	64°15'	GSJ
	Raño	26/06/2013	6,8-7,7	2	61	42°21'	64°15'	GSJ
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	Piloto	19/11/2009	8,4-16,9	11	58	42°21'	64°15'	GSJ
	Raño	10/06/2013	7,8	1	63	42°21'	64°21'	GSJ

Tabla 3.4. Juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus*, *Acanthistius patachonicus*, *Pinguipes brasilianus* y *Pseudopercis semifasciata* registrados mediante los censos visuales con interferencia (CVI), realizados en el golfo Nuevo.

Especie	Fecha	Talla (cm)	Número de peces	Profundidad (m)	Sitio
<i>Sebastes oculatus</i>	08/03/2013	5	21	30	Naufragio B/P “Albatros”
	08/03/2013	5-10	5	11	Punta Este
	08/03/2013	<5	4	11	Punta Este
	22/04/2013	5	1	32	B/P “Albatros”
	30/11/2013	3	1	32	B/P “Albatros”
	17/01/2014	4	2	30	B/P “Albatros”
<i>Pinguipes brasilianus</i>	08/03/2013	6	2	30	B/P “Albatros”
	22/04/2013	6	4	32	B/P “Albatros”
<i>Acanthistius patachonicus</i>	08/03/2013	5	10	30	B/P “Albatros”
	08/03/2013	5-10	23	30	B/P “Albatros”

Tabla 3.5. Resumen de los muestreos de juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus* (*S. ocul*), *Pinguipes brasilianus* (*P. bra*) y *Acanthistius patachonicus* (*A. pat*). Los meses muestreados con las diferentes metodologías se indican en gris, y la presencia/captura de ejemplares, con el nombre de la especie.

	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Censos visuales	<i>S. ocul</i>		<i>S. ocul</i> <i>P. bra</i> <i>A. pat</i>	<i>S. ocul</i> <i>P. bra</i>							<i>S. ocul</i>	
SMURFs												
Raño						<i>S. ocul</i> <i>A. pat</i>						

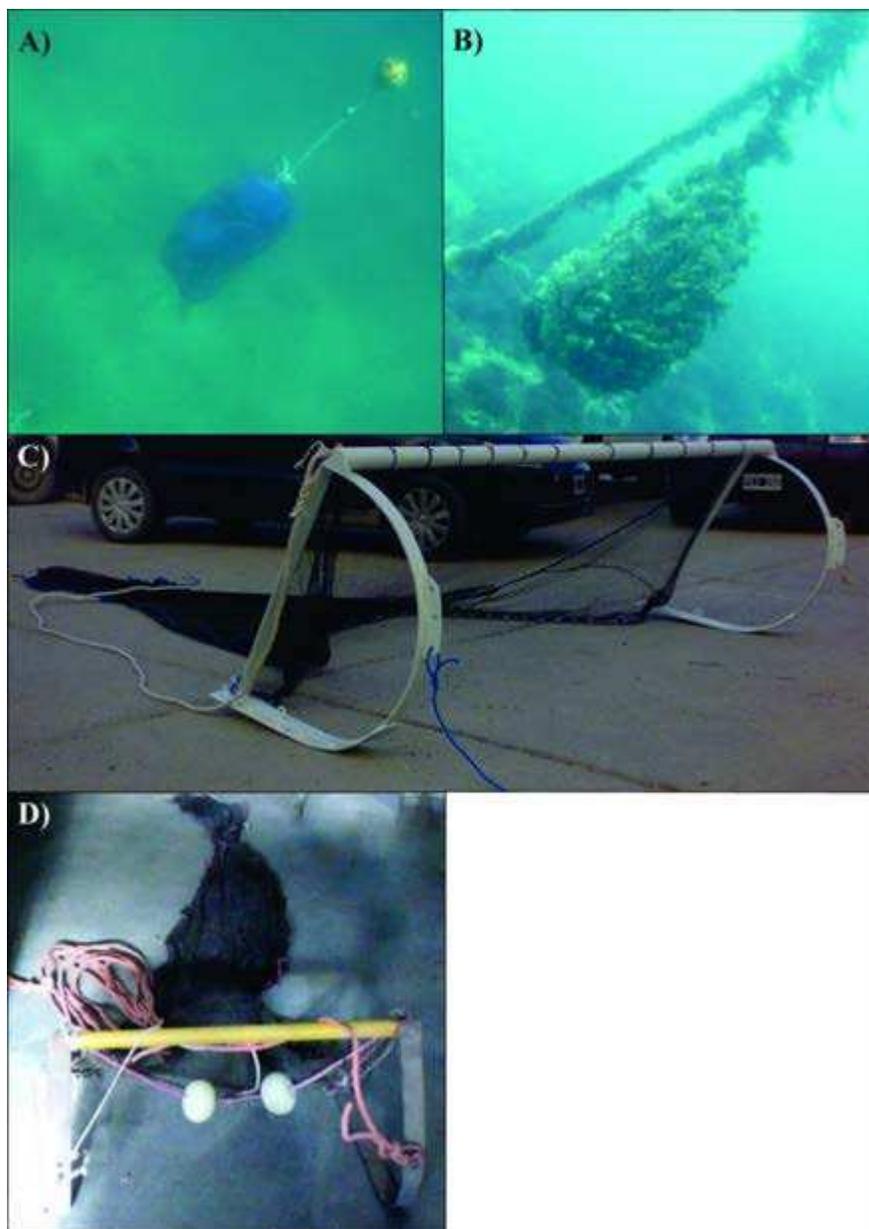


Figura 3.1. Artes de pesca utilizadas en los muestreos. A y B: SMURF recién fondeado (A) y luego de 5 meses (B), C: raño grande, D: raño pequeño.

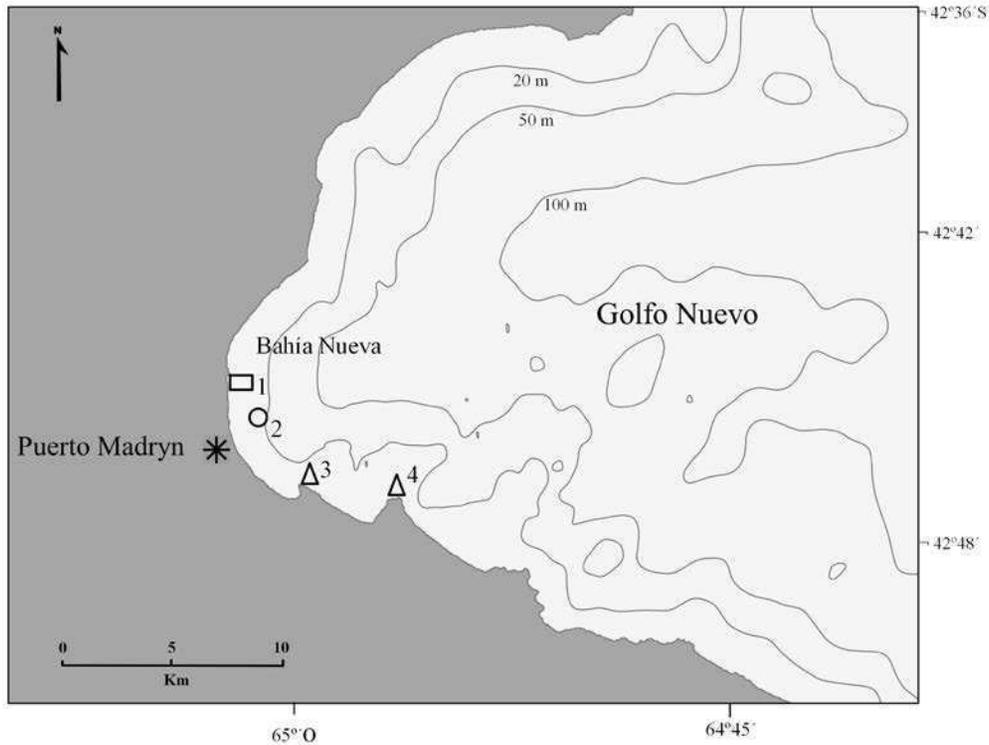


Figura 3.2. Sitios donde se colocaron SMURFs y se realizaron censos visuales con interferencia para localizar juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus*, *Acanthistius patachonicus*, *Pinguipes brasilianus* y *Pseudopercis semifasciata*: (1) Muelle “Almirante Storni”, (2) Naufragio Río de Oro, (3) Naufragio B/P “Albatros” y (4) Punta Este. Rectángulo: se realizaron ambos tipos de muestreo; círculo: sólo SMURFs; triángulo: sólo censos.

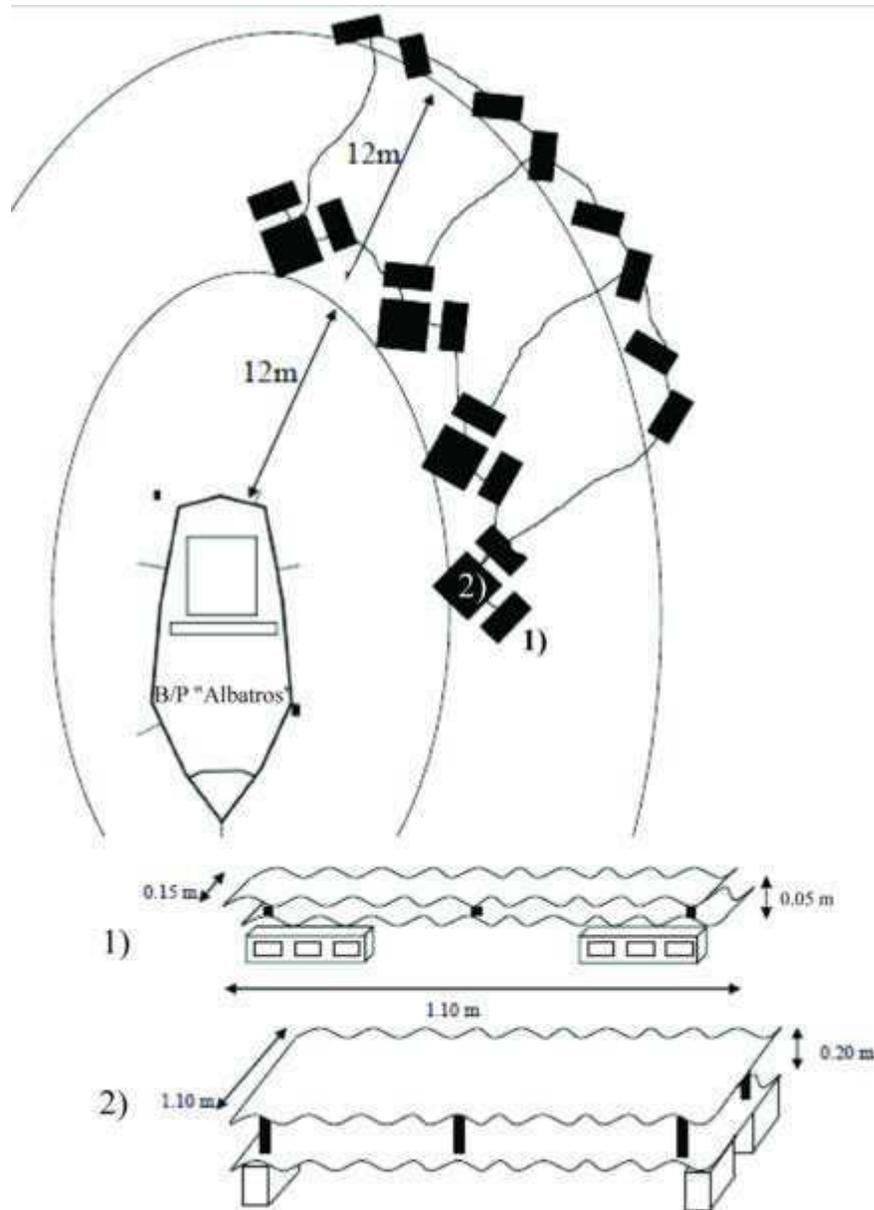


Figura 3.3. Diagrama ilustrativo mostrando la ubicación y el diseño de los arrecifes artificiales fondeados por David Galván en los alrededores del naufragio B/P “Albatros”, en agosto de 2012. 1) arrecifes “chicos” y 2) arrecifes “grandes”.

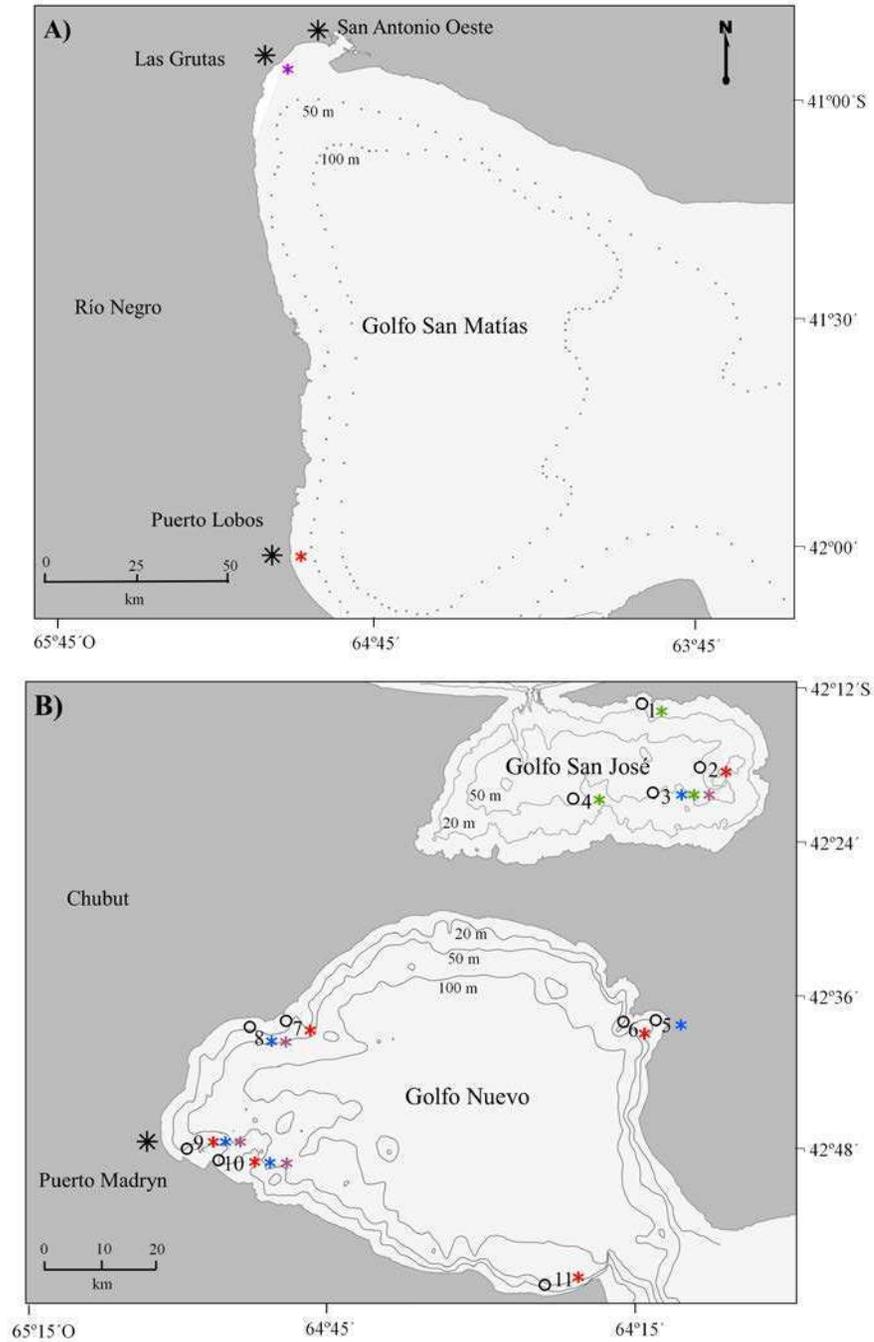


Figura 3.4. Sitios en los que se determinó la presencia de juveniles post-transicionales de *Sebastes oculatus* (*), *Acanthistius patachonicus* (*), *Pinguipes brasilianus* (*) y *Pseudoperca semifasciata* (*) a partir de las encuestas realizadas a buzos profesionales, muestreos de bentos con red Piloto y raño, y censos visuales, en los golfos A) San Matías, y B) San José y Nuevo. (1) Fondeadero San Román; (2) estación #21 del muestreo de

plancton en el GSJ (Capítulo I de esta tesis); (3) estación #20, muestreada en la campaña CONCACEN 2009; (4) estación #12 del muestreo de plancton en el GSJ (Capítulo I de esta tesis); (5) Playa Colombo; (6) Punta Pardelas; (7) Playa Casino; (8) Playa Gaviota; (9) Naufragio B/P “Albatros”; (10) Punta Este; y (10) Bahía Cracker.

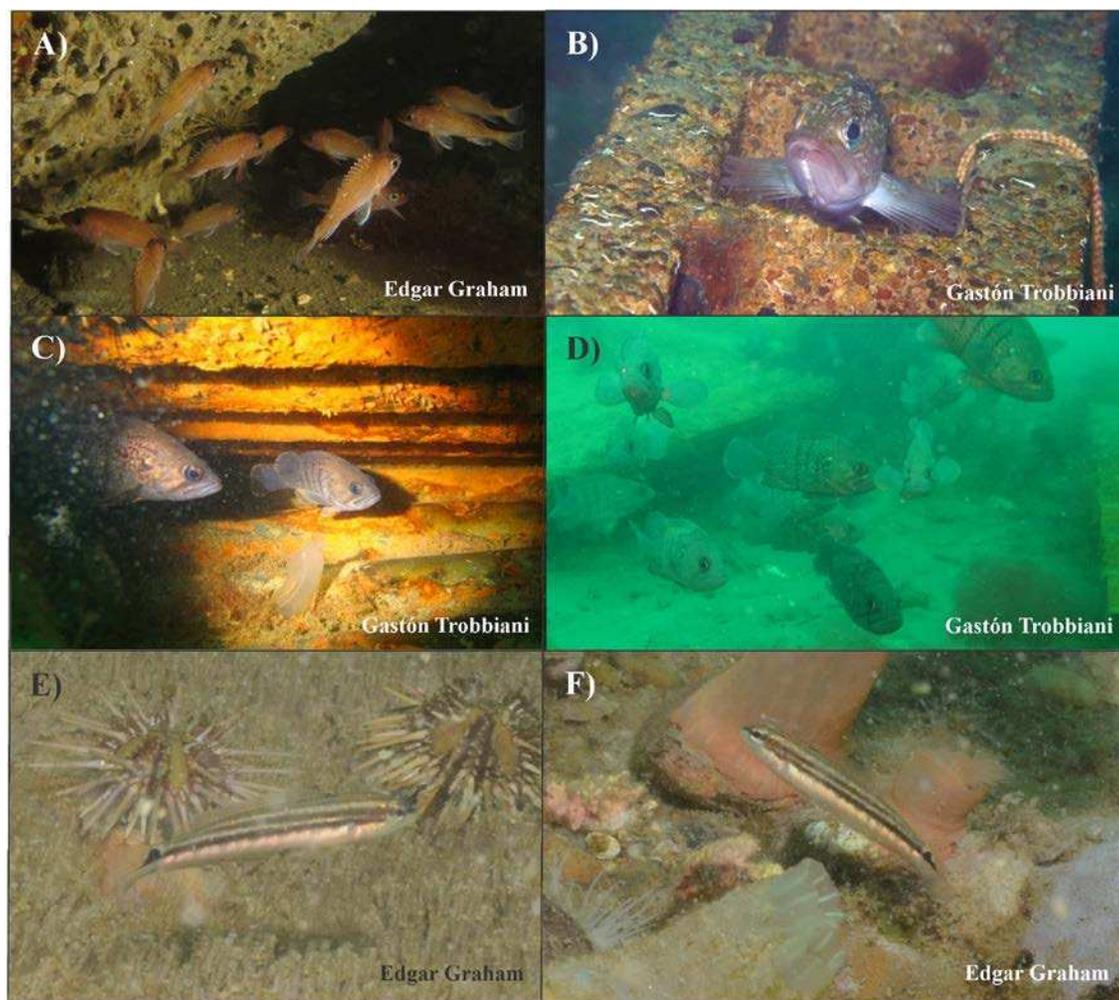


Figura 3.5. Juveniles post-transicionales de A) y B) *Sebastes oculatus*, C) y D) *Acanthistius patachonicus* y E) y F) *Pseudopercis semifasciata* en distintos ambientes demersales de los golfos San José y Nuevo. En las imágenes B)-D) se observan los arrecifes artificiales construidos de chapa y fondeados en los alrededores del Naufragio B/P “Albatros” (GN). Las fotografías fueron tomadas por Edgar Graham (Universidad de Tasmania) y Gastón Trobbiani (CESIMAR, CENPAT – CONICET).

CAPÍTULO IV

Biología reproductiva de *Pinguipes brasilianus* Cuvier 1829 en arrecifes rocosos de la costa norpatagónica de Argentina

4.1. Introducción

La familia Pinguipedidae, representada mayormente por especies de peces marinos demersales de aguas tropicales y templadas, se distribuye en las costas del océano Atlántico y Pacífico de Sudamérica, la costa atlántica de África y el Indo Pacífico (incluyendo Nueva Zelanda y Hawai) (Nelson, 2006). En aguas sudamericanas esta familia está representada por tres géneros endémicos: *Pinguipes* Cuvier, 1829; *Prolatilus* Gill, 1865; *Pseudopercis* Miranda Ribeiro 1903 y por una única especie de *Parapercis* (Bleeker, 1863) (Nelson, 2006). A su vez, el género *Pinguipes* está representado únicamente por dos especies: el rollizo *P. chilensis* Valenciennes 1833 el cual se distribuye desde Tumbes, Perú (3°34'S) hasta Magallanes, Chile (52°00'S) (Rosa y Rosa, 1997; González Kother, 2001) y el turco *P. brasilianus*, el cual se distribuye desde Río de Janeiro, Brasil (22°30'S) hasta el golfo San Jorge, Argentina (45°50'S) (Galván et al., 2009a).

La información disponible sobre la biología reproductiva para la familia Pinguipedidae (Perciformes) consiste principalmente en estudios realizados sobre unas pocas especies de los géneros *Parapercis*, *Pseudopercis* y *Pinguipes*, los que incluyen el modo reproductivo (Stroud, 1982; Macchi et al., 1995), la frecuencia de desove (Stroud, 1982; Beer et al., 2013), la duración de la estación de desove y la evolución estacional del índice gonadosomático (IGS) (Macchi et al., 1995; González, 1998; González y Oyarzún, 2002). La información disponible para el género *Pinguipes* se basa principalmente en *P. chilensis*, una especie dioica con fecundación externa y estación reproductiva prolongada (González Kother, 2001). Al igual que otras especies de la familia, el rollizo tiene fecundación parcial (Stroud, 1982; Macchi et al., 1995; González y Oyarzún, 2002; Beer et al., 2013), pero difiere en los altos valores del IGS que presentan los machos (rango medio: 0,96%–3,37%,

ver González Kother, 2001) en relación con lo observado en otros pinguipédidos (en general <1%; por ejemplo, González, 1998; Carbines, 2004).

Aunque *P. brasiliensis* es una de las especies más abundantes dentro de los golfos norpatagónicos junto con *Acanthistius patachonicus* (Galván et al., 2009a), esta especie ha recibido poca atención desde el ámbito científico. Estudios previos se focalizaron en el análisis de su biomasa como potencial recurso pesquero (Otero et al., 1982), rasgos morfológicos y osteológicos (Herrera y Cousseau, 1996; Rosa y Rosa, 1997), fauna parasitaria (Timi et al., 2010), dieta (Galván et al., 2009b) y dinámica espacio-temporal (Galván, 2008; Irigoyen et al., 2013).

El objetivo del presente capítulo es describir la biología reproductiva de *P. brasiliensis* de la costa norpatagónica y proveer descripciones macroscópicas e histológicas del desarrollo gonadal, así como estimaciones de la fecundidad. Los resultados son relevantes para identificar medidas apropiadas de manejo para esta especie en los arrecifes rocosos norpatagónicos.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Obtención de las muestras

Los peces fueron capturados con línea o arpón en los golfos norpatagónicos San Matías, San José y Nuevo (entre los 41°23'S y 42°57'S), y desde barcos arrastreros que desembarcan en el puerto de Rawson (y operaron entre los 43°15'S y 43°45'S). Otras muestras provienen de las pesquerías deportivas (con línea y arpón) que se desarrollan en esos golfos. Aunque las muestras fueron colectadas entre agosto del 2009 y julio del 2013, para los análisis se las agrupó por mes de captura, mas allá de procedencia y fecha, debido al bajo número de individuos obtenidos en cada muestreo. En total se utilizaron 165 hembras, entre 5 y 25 individuos por mes (con un rango de tallas entre 11,5–42,5 cm de largo total, LT) y 236 machos, entre 14 y 41 individuos por mes (con un rango de talla entre 12,5–44,5 cm LT), cubriendo un ciclo anual completo (Tabla 4.1).

Para cada ejemplar se registró el largo total, al medio centímetro inferior, y el peso total (PT) \pm 1,0 g. Los especímenes fueron disecionados para la determinación del sexo, las gónadas fueron pesadas (PG) \pm 0,1 mg y fijadas en formol 10%. Una porción transversal de

alrededor de ~1 g de muestra fue extraída de una de las gónadas de cada individuo para luego ser deshidratada en etanol por 3 horas, transparentada en xilol durante otras 3 horas y posteriormente embebida en parafina durante 24 hs. Estas porciones fueron luego cortadas con un micrótopo (Yamato PR-50) en láminas de 5 µm de espesor, y teñidas con hematoxilina de Harris seguido por eosina de contraste (García del Morral Martín, 1993).

4.2.2. Ciclo Reproductivo

El ciclo reproductivo se determinó a partir de la proporción de gónadas en distintos estados de madurez y de la evolución del índice gonadosomático $IGS = \frac{100 PG}{(PT - PG)}$ (Cailliet et al., 1986) a lo largo del ciclo anual. La clasificación de la madurez gonadal se realizó en 147 hembras (rango de tallas: 14,0–42,5 cm LT) y 188 machos (rango de tallas: 12,5–44,5 cm LT) (Tabla 4.1), y estuvo basada en un esquema microscópico modificado del propuesto por Brown-Peterson et al. (2011). Se definieron cinco estados microscópicos para cada sexo, basados en el estado gamético más avanzado y en algunos rasgos distintivos de las gónadas de *P. brasiliensis* (Tabla 4.2). Para determinar la fracción mensual de peces capaces de desovar se calculó el intervalo de confianza del 95% (IC) para una distribución binomial mediante el método de Clopper y Pearson (1934).

Los valores del IGS fueron calculados únicamente para individuos maduros, lo que incluye peces >21,0 cm LT (se asume que son maduros, ver resultados) y <21,0 cm LT categorizados como maduros a partir de los análisis histológicos. En total se utilizaron 111 hembras (en un rango de tallas entre 14,5–42,0 cm LT) y 180 machos (en un rango de tallas entre 12,5–43,5 cm LT) (Tabla 4.1). La tendencia estacional del IGS fue evaluada para cada sexo mediante la utilización de modelos de mínimos cuadrados generalizados (GLS, acrónimo de *Generalized Least Squares*, Zuur et al., 2009), incorporando las variables ‘LT’ y ‘mes’ como potenciales variables explicativas. Este análisis permite incorporar heterogeneidad en la varianza (Zuur et al., 2009), como la que se observó al inspeccionar los datos crudos.

Además, se analizó la relación entre la temperatura del agua y el fotoperiodo con el IGS mediante el ajuste de dos modelos lineales generalizados, uno para cada variable (McCullagh y Nelder, 1989; Zuur et al., 2009). Se utilizaron gráficos de residuales

estandarizados versus valores ajustados para seleccionar las estructuras del error (se evaluaron las distribuciones gama y normal) y las funciones de enlace más apropiadas. Las funciones de enlace utilizadas para los modelos gama fueron: identidad $g(\mu) = \mu$, logarítmica $g(\mu) = \log(\mu)$ e inversa $g(\mu) = \frac{1}{\mu}$, mientras que para el modelo normal se usó solo la función identidad. Los datos de temperatura superficial media mensual del mar (TSM) para los sitios de muestreo (golfsos San Matías, San José y Nuevo, y para el área cercana al puerto de Rawson) fueron usados únicamente como referencia para describir la estacionalidad. La TSM fue estimada a partir de datos de nivel 3 colectados por MODIS – Aqua desde 2003 hasta 2013, descargados de la página web de NASA Giovanni⁹. El fotoperiodo se determinó a partir de la diferencia horaria entre la salida y la puesta del sol. Los valores medios mensuales fueron estimados a partir de datos diarios para Punta Delgada, Península Valdés (42°46'S, 63°38'O)¹⁰.

4.2.3. Talla de primera madurez

La talla a la que el 50% de las hembras estuvieron maduras (L_{50}) fue estimada mediante el ajuste de una serie de modelos lineales generalizados con estructura de error quasibinomial, que permite incorporar la sobredispersión, y función de enlace *logit*

$g(\mu) = \left(\frac{\mu}{1 - \mu} \right)$ a la proporción de hembras maduras ($n = 145$, rango de tallas: 14,0–42,5

cm LT, Tabla 4.1). Los tamaños de los peces se agruparon en clases de 2, 3, 4 y 5 cm (*e.g.*, International Council for the Exploration of the Sea [ICES], 2008). El ajuste que producía la menor incertidumbre alrededor de la estimación de L_{50} fue elegido como el mejor modelo. La proporción de hembras maduras fue ponderada en base al tamaño muestral.

4.2.4. Fecundidad y patrón de desove

Para el estudio de la fecundidad se utilizaron 10 hembras maduras que no habían desovado recientemente (rango de tallas: 24,0–42,0 cm LT, Tabla 4.1). Esas características fueron inferidas a partir de la presencia de oocitos hidratados y de la ausencia de folículos

⁹ <http://daac.gsfc.nasa.gov/giovanni/>

¹⁰ <http://www.hidro.gob.ar/observatorio/Sol.asp>

postovulatorios (FPO) (Murua y Saborido-Rey, 2003). Se obtuvieron entre 1 y 3 muestras de ~1 g de cada uno de 10 ovarios de distintas hembras ($n = 21$). Para evitar posibles sesgos debido a potenciales diferencias en el desarrollo de los oocitos a lo largo del ovario, se comparó el número de oocitos hidratados por gramo de gónada entre las regiones anterior, media y posterior de 5 ovarios seleccionados aleatoriamente (Hunter et al., 1985), mediante la prueba no paramétrica de Quade (Quade, 1979). Se utilizó una prueba no paramétrica debido a que el bajo número de muestras no permitió poner a prueba adecuadamente el supuesto de normalidad.

Dado que la selección del método para estimar fecundidad depende del patrón de desarrollo oocitario (*i.e.* fecundidad determinada o indeterminada), se analizó la distribución de frecuencias del tamaño de los oocitos en 3 hembras, previo a decidir qué tipo de enfoque debería aplicarse en *P. brasilianus* (Hunter et al., 1985). Los oocitos >100 μm fueron separados de los ovarios y medidos macroscópicamente en una orientación aleatoria a partir de fotografías digitales (5,5 Mpx). Para ello se utilizó el software libre ImageJ. En los oocitos que no eran perfectamente esféricos se midió el diámetro mayor. Luego, se agruparon en clases de 100 μm y se infirió el patrón de desove a partir de la inspección visual de la distribución resultante (West, 1990). Debido a que la distribución de frecuencias de tamaños de oocitos resultó multimodal (ver resultados), se estimaron la fecundidad parcial siguiendo el método de los oocitos hidratados descrito por Hunter et al. (1985), y la fecundidad relativa para cada hembra mediante las expresiones:

$$FP = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{n_i}{P_i} \right)}{N} PT \quad (1)$$

donde: FP = Fecundidad parcial, n = número de oocitos hidratados en cada muestra i , P_i = peso de cada muestra de ovario i , N = número de ovarios muestreados y PT = peso de ambos ovarios; y

$$FR = \frac{FP}{PT_{so}} \quad (2)$$

donde: FR = fecundidad relativa y PT_{so} = peso total sin los ovarios.

Por último se describió la relación entre las fecundidades parcial y relativa, y la talla, ajustando funciones potenciales y exponenciales:

$$F_p = aLT^b \quad (3), \text{ y}$$

$$F_E = c \exp(LTd) \quad (4)$$

donde los subíndices P y E representan el tipo de función ajustada (potencial y exponencial, respectivamente) y a , b , c y d son los parámetros del modelo. Los modelos se ajustaron mediante mínimos cuadrados no lineales., Los datos fueron ponderados en base al número de muestras de ovarios utilizados para estimar cada valor de fecundidad.

4.2.5. Análisis estadísticos

Los modelos se ajustaron con los paquetes ‘nlme’ (Pinheiro et al., 2014), ‘nls2’ (Grothendieck, 2007), ‘stats’ y ‘boot’, incluidos en el programa R (R Development Core Team, 2014). Para ajustar los modelos GLS y GLM se usaron las funciones gls y glm, respectivamente; para las funciones potenciales y exponenciales se utilizó la función nls2. La función quade.test del paquete ‘stats’ se usó para correr la prueba no paramétrica de Quade. La selección de modelos se hizo en base al Criterio de Información de Akaike corregido (AICc, siglas en inglés de *Akaike Information Criterion*: Burnham y Anderson, 2004), con excepción del modelo quasibinomial para el cual no está definido (ver Zuur et al., 2009). Para analizar la evolución del IGS, para lo cual fue necesario realizar múltiples comparaciones entre los coeficientes del modelo seleccionado, se corrigieron los valores de P mediante la prueba de rechazo secuencial de Bonferroni (Holm, 1979). Esto se hizo con la función p.adjust (R Development Core Team, 2014).

4.3. Resultados

4.3.1. Desarrollo de las gónadas

Pinguipes brasilianus es una especie dioica, sus gónadas son elongadas, simétricas y están localizadas en la región anterodorsal de la cavidad peritoneal. Los testículos son blancos, de sección triangular y estructura lobular. Luego del periodo de puesta se vuelven grisáceos. Los ovarios tienen sección circular y su color cambia de naranja a rojo luego de la puesta.

En las hembras inmaduras se observaron únicamente oocitos de crecimiento primario (OCP) (Tabla 4.2 y Figura 4.1A). La aparición de oocitos con alvéolos corticales (OAC)

indica que los peces han alcanzado la madurez sexual. Se considera que las gónadas cuyos oocitos más avanzados presentan alvéolos corticales se encuentran en la etapa de desarrollo, la que comprende además a las gónadas con oocitos vitelogénicos (OVtg) (Figura 4.1B), o con signos de desoves previos. La fase de desove, definida por la presencia de oocitos en hidratación, ovulación o con folículos postovulatorios (FPOs), indica que la liberación de las gametas es inminente, o que el desove ocurrió recientemente (Figura 4.1C). La fase siguiente, en regresión, se caracteriza por la presencia de abundantes atresias. La última fase del ciclo reproductivo es la de reposo, caracterizada por la presencia de OCP y una gruesa túnica que envuelve el ovario (Figura 4.1E). En este último estado las hembras están maduras pero reproductivamente inactivas.

No se capturaron machos inmaduros. Los machos en desarrollo temprano se caracterizaron por la presencia de espermatogonias (Eg) y espermatocitos primarios (Ec1) (Tabla 4.2 y Figura 4.2A). Durante la fase de desarrollo los ejemplares presentaron Ec1, espermatocitos secundarios (Ec2), espermatidas (Et) y espermatozoides (Ez) dentro de los cistos, en los testículos (Figura 4.2B). En la fase de desove, las células germinales más abundantes fueron los Ez (Figura 4.2C). La fase en regresión se caracterizó por la ausencia de Ez en los ductos espermáticos y en el lumen de los lóbulos, el cese de la espermatogénesis y una reducción en el número de espermatocitos (Figura 4.2D). Durante la fase de reposo, al igual que en las hembras, los peces son sexualmente maduros pero reproductivamente inactivos (Figura 4.2E).

4.3.2. Ciclo reproductivo y talla a la madurez gonadal

Tanto el análisis histológico como la evolución de los valores de IGS indicaron que *P. brasiliensis* presenta una extensa estación reproductiva que abarca los meses de primavera y verano en los golfos norpatagónicos. Prácticamente todas las hembras fueron encontradas en fase de desove entre noviembre (media: 89%; IC 95%: [65%–99%]) y febrero (media: 86%; IC 95%: [64%–97%]), en coincidencia con los meses en los que los ovarios presentaron la mayor proporción de oocitos hidratados. Sin embargo, en agosto (media: 46%; IC 95%: [19%–75%]), septiembre (media: 50%; IC 95%: [21%–79%]) y octubre (media: 33%; CI 95%: [12%–62%]), se encontró una proporción importantes de ejemplares en esta fase (Figuras 4.3A y 4.4A). El final de la estación reproductiva estuvo marcada por

la presencia de hembras en fases de regresión y reposo, principalmente durante marzo (86%) y abril (80%), respectivamente. Por otro lado, cabe aclarar que no se encontraron hembras en fase de desove durante el mes de julio (Figura 4.3A).

En los machos el ciclo reproductivo estuvo menos marcado debido a que los ejemplares maduros, en fase de desove y en desarrollo predominaron durante todo el año, particularmente entre agosto y marzo (Figuras 4.3B y 4.4B). Los machos en regresión y en reposo se registraron únicamente entre marzo y agosto.

Los valores medios mensuales del IGS oscilaron entre 0,73% y 5,51% en hembras, y entre 0,11% y 0,75% en machos (Figura 4.5). La evolución de este índice coincidió con el patrón inferido a partir de la maduración gonadal. Los modelos que describen las variaciones en el IGS que fueron seleccionados para cada sexo incluyeron las variables explicativas LT y mes (Tabla 4.3):

$$IGS \approx LT + mes$$

La heterogeneidad de varianza fue incorporada en los modelos al permitir que cada mes tenga una varianza diferente. Independientemente del sexo, el IGS se incrementó suavemente con la talla de los peces (hembras: pendiente = 0,052; t de Student = 4,50; $P << 0,001$; machos: pendiente = 0,006; t de Student = 3,34; $P < 0,001$). Aunque los contrastes múltiples entre meses no mostraron un patrón muy claro (Figura 4.5), ambos sexos mostraron valores medios del IGS más altos durante la primavera y el verano, entre octubre y febrero aproximadamente. Mientras que los machos mantuvieron un valor de IGS promedio bajo entre marzo y septiembre, las hembras mostraron valores intermedios de este índice entre agosto y octubre, y un máximo en enero (media \pm desvío estándar [DE] = 5,51% \pm 2,48%).

La relación entre el IGS y el fotoperiodo, y entre el IGS y la TSM fue evaluada mediante modelos gama con función de enlace logarítmica. El IGS se incrementó con el fotoperiodo en ambos sexos (hembras: pendiente = 0,21; t de Student = 8,04; $P < 0,001$; machos: pendiente = 0,29; t de Student = 11,70; $P < 0,001$) (Figura 4.6) y con la TSM (hembras: pendiente = 0,08; t de Student = 3,54; $P << 0,001$; machos: pendiente = 0,09; t de Student = 4,45; $P << 0,001$) (Figura 4.7). Los modelos seleccionados redujeron significativamente la *deviance* residual y explicaron el 32,6% y 39,4% (fotoperiodo), y 8,0% y 7,8% (TSM) de la variabilidad en los datos para hembras y machos,

respectivamente. El rango de horas de luz para el área de estudio fue de 14,5 horas a 15,0 horas entre noviembre y febrero, en tanto que la TSM osciló entre 13,5°C y 19,0°C. Entre agosto y octubre, cuando aproximadamente la mitad de las hembras se encontraba en desove, las horas de luz oscilaron entre 10 horas y 13 horas, mientras que la TSM varió entre 10,5°C y 12,0°C.

La estimación más precisa para el L_{50} se obtuvo al agrupar las tallas en clases de 3 cm LT. El mejor modelo explicó el 97% de la variabilidad en la proporción de hembras maduras. El valor estimado de L_{50} fue $15,22 \pm 0,43$ cm LT ($F = 230,42$; $P < 0,001$) (Figura 4.8). La hembra madura más pequeña muestreada midió 14,0 cm LT, mientras que a los 20,5 cm LT todas las hembras muestreadas estuvieron maduras. Aunque para los machos no fue posible estimar el parámetro L_{50} debido a la falta de datos, el individuo maduro más pequeño midió 12,5 cm LT, en tanto que la talla del ejemplar inmaduro más grande muestreado fue 33 cm LT.

4.3.3. Frecuencia de desove y fecundidad parcial

La distribución multimodal de frecuencias de diámetros oocitarios en hembras grávidas evidenció la coexistencia de camadas de oocitos en diferentes estados de desarrollo (Figura 4.9). Dada la compatibilidad entre esto y un patrón de fecundidad anual indeterminada, se decidió estimar la fecundidad parcial en *P. brasiliensis*. Los oocitos hidratados (*i.e.* >700 μ m) estuvieron distribuidos uniformemente a lo largo del ovario (F de la prueba de Quade = 3,28; $P = 0,091$). La mayoría de las hembras grávidas muestreadas presentaron simultáneamente oocitos hidratados y POFs.

La fecundidad parcial media \pm DE fue 16.328 ± 14.826 oocitos hidratados, y fluctuó entre 342 (en una hembra de 24,0 cm LT) y 47.949 (en una hembra de 42,0 cm LT). La fecundidad parcial se incrementó de manera no lineal con el LT. Ambos modelos, tanto el potencial como el exponencial, se ajustaron adecuadamente a los datos, y las pequeñas diferencias en AIC entre ambos no permitieron seleccionar uno sobre el otro (AIC = 154,8 y 154,7 para el modelo potencial y exponencial, respectivamente). Los parámetros estimados fueron $a_{FP} = 1,09 \text{ e-}07 \pm 4,33 \text{ e-}07$ y $b_{FP} = 7,16 \pm 1,07$ para la función potencial, y $c_{FP} = 17,38 \pm 18,66$ y $d_{FP} = 0,19 \pm 0,03$ para la función exponencial (Figura 4.10A). La fecundidad media relativa \pm DE para peces de entre 24,0 y 40,0 cm LT fue $23,24 \pm 17,42$

oocitos hidratados/g, y osciló entre 2,04 y 43,90 oocitos hidratados/g. La fecundidad media relativa también se incrementó con el LT (Figura 4.10B) y, nuevamente, el AIC no permitió elegir el mejor modelo entre la función potencial y la exponencial (AIC = 34,4 y 34,8, respectivamente). Los parámetros estimados en este caso fueron: $a_{FR} = 3,40 \text{ e-}07 \pm 2,29 \text{ e-}06$ y $b_{FR} = 5,07 \pm 1,85$ para la función potencial y $c_{FR} = 0,16 \pm 0,31$ y $d_{FR} = 0,14 \pm 0,05$ para la función exponencial (Figura 4.10B).

4.4. Discusión

Algunos rasgos de la biología reproductiva en los peces, incluyendo la duración de la estación reproductiva, la dinámica de maduración oocitaria, el tipo de fecundidad y su valor, etc., modelan la dinámica de poblaciones de una especie al afectar la disponibilidad de estadios tempranos. En el presente capítulo se presentan por primera vez algunas características de la biología reproductiva de *P. brasiliensis*, una de las dos especies de pinguipédidos que habitan las aguas costeras de Argentina. Aunque no se obtuvieron muestras para algunos meses del otoño (mayo y junio) ni juveniles <15,0 cm LT, debido a que no fueron seleccionados por las artes de pesca utilizadas o al hecho de que los peces <10,0 cm LT posiblemente se encuentren segregados de los adultos (como ocurre en *Pseudoperca semifasciata*, Venerus et al., 2008), los datos obtenidos cubren la mayor parte del ciclo anual y permiten inferir sobre el patrón general de la especie estudiada. Por otra parte, dado que los peces provienen de un área costera restringida (41°–43°S), se asumió que no existen diferencias importantes en los parámetros reproductivos de las poblaciones muestreadas, y por ello todos los datos disponibles fueron incluidos en una serie única.

Pinguipes brasiliensis comparte sus rasgos reproductivos generales con otras especies de pinguipédidos del extremo sur de Sudamérica, *P. chilensis* y *P. semifasciata*: es una especie dioica que presenta fecundidad externa, y libera varias camadas de oocitos a lo largo de un extenso periodo de desove (Macchi et al., 1995; González, 1998; González y Oyarzún, 2002). Esto último, junto con la coexistencia de oocitos en distintos estados de desarrollo indica que *P. brasiliensis* es un desovante múltiple. Además, la ocurrencia de oocitos hidratados y POFs en la mayoría de las hembras grávidas muestreadas en este estudio señala una alta frecuencia de desove en esta especie. La temporada reproductiva

para *P. brasilianus* en aguas de la Patagonia norte presenta picos entre octubre y febrero, aunque algunas hembras fueron muestreadas en estado de desove durante los meses previos (entre agosto y octubre). Como ocurre en otros pinguipédidos, los valores de IGS en machos fueron bajos (la media mensual osciló entre 0,11% y 0,75%). El largo en el que el 50% de las hembras estuvieron maduras (\pm DE) fue $15,22 \pm 0,43$ cm LT y la fecundidad relativa osciló entre 2 y 44 oocitos/g para individuos entre 24,0 y 40,0 cm LT.

Los bajos valores de fecundidad parcial en hembras y del IGS promedio en machos de *P. brasilianus* son consistentes con un sistema de apareamiento que incluya proximidad entre los sexos al momento de desovar, cortejo, reproducción en parejas y/o dentro de refugios, tal como se hipotetizó para *P. semifasciata* (Macchi et al., 1995; González, 2006; Venerus et al., 2008). En peces con ciclos reproductivos estacionales, la inversión relativa de machos en la espermatogénesis, medida a través del IGS, se correlaciona tanto con la intensidad de la competencia espermática (Stockley et al., 1997; Taborsky, 1998) como con el comportamiento reproductivo (Suquet et al., 1994). La ocurrencia de altos valores de IGS (e.g.: IGS máximo $\geq 5\%$) es común en especies con desoves comunales, donde la competencia espermática puede ser alta, como se observa en algunos serránidos (Erisman y Allen, 2006). Por el contrario, los valores bajos de IGS en machos están asociados a especies que desovan en parejas (Warner, 1997), donde la competencia espermática está reducida o ausente (e.g.: IGS máximo $< 2\%$ para algunos serránidos del género *Cephalopholis* Bloch y Schneider 1801, Erisman et al., 2007). Los machos de la mayoría de las especies de pinguipédidos tienen bajos valores de IGS, lo que se asocia a la ocurrencia de sistemas de apareamiento harémicos y/o comportamientos territoriales, por ejemplo, el IGS máximo = $\sim 0,8\%$ en *Parapercis colias* (Forster 1801) (extraído de la Figura 1 de Pankhurst y Conroy, 1987), y osciló entre 0,09% y 0,31% en *P. cylindrica* (Bloch 1792) (Walker y McCormick, 2004), y entre 0,02% y 0,14% en *P. semifasciata* (González, 1998). El IGS medio en machos de *P. brasilianus* alcanzó un máximo de 0,75%, y aunque ese valor estuvo en el mismo orden de magnitud que el de otras especies de la familia, fue menor que el de *P. chilensis*, lo que sugiere que podrían existir diferencias en el comportamiento reproductivo entre ambas especies, pese a pertenecer al mismo género.

La talla de primera madurez para las hembras también difirió considerablemente entre *P. brasilianus* y *P. chilensis*: mientras que en este capítulo se estimó un $L_{50} = \sim 15$ cm TL

para *P. brasilianus*, González Kother (2001) reportó 30 cm para *P. chilensis*. Sin embargo, la hembra más pequeña capturada en ese estudio midió 28 cm LT, de manera que la falta de hembras pequeñas en las muestras de Chile podría haber conducido a una sobreestimación de ese parámetro (González Kother, 2001), teniendo en cuenta además que el criterio utilizado para determinar el tamaño a la madurez en *P. chilensis* (González Kother, 2001) estuvo basado en el mayor incremento porcentual en el IGS medio entre grupos de tamaños consecutivos (e.g. Finucane y Collins, 1984).

Los valores de fecundidad relativa en *P. brasilianus* fueron bajos comparados con otras especies del Atlántico sur como la merluza (*Merluccius hubbsi*: 85–1040 oocitos/g para peces entre 29 y 95 cm TL: Macchi et al., 2013) y sciaénidos (entre 150–200 oocitos/g: Militelli et al., 2013). Como regla general, la fecundidad en peces decrece con el incremento del tamaño del huevo y se incrementa con los cuidados parentales (Wootton, 1998; Helfman et al., 2009). Por ejemplo, en los sciaénidos que habitan la costa de Buenos Aires Militelli et al. (2013) encontraron evidencia que corrobora este supuesto ya que *Pogonias cromis* (Linnaeus 1766), la única especie con una pequeña fecundidad relativa media que oscila entre 75 y 98 oocitos/g, tiene oocitos grandes (1100–1400 μm de diámetro), en comparación con las 6 especies restantes estudiadas, cuyo diámetro oocitario osciló entre 750 y 900 μm . Sin embargo, esta relación inversa entre el tamaño del huevo y la fecundidad no se verificó en el género *Pinguipes*: *P. brasilianus* tiene alta fecundidad parcial y relativa (Figura 4.10 A y B) y oocitos más grandes que *P. chilensis* (entre 700 y 1100 μm en *P. brasilianus* versus <500 μm en *P. chilensis*, González Kother, 2001). No obstante, *P. brasilianus* mostró una fuerte relación no lineal positiva entre la fecundidad relativa y el LT, lo que sugiere posibles efectos maternos. Sin embargo, dado que esta conclusión se basa en información limitada, esta posibilidad debería ser investigada con mayor profundidad. Con respecto al cuidado parental, a pesar de haber reunido cientos de horas de observaciones subacuáticas *in situ* de *P. brasilianus* a lo largo del ciclo anual (Irigoyen et al., 2013) no hay evidencias que sustenten esta hipótesis; aunque frecuentemente se registraron comportamientos territoriales, nunca se registraron despliegues asociados a comportamientos reproductivos, al menos durante las horas de luz.

La estacionalidad reproductiva en peces de ambientes templados está principalmente relacionada con la temperatura del agua, el fotoperiodo y la disponibilidad de alimento

(McKaye, 1984; Payne, 1986). En ambientes subtropicales, sin embargo, el fotoperíodo parece ser la variable más importante que controla el ciclo reproductivo (*e.g.* Giora y Bernhardt Fialho, 2009; Oliveira et al., 2010). En este estudio, aunque ambos, el fotoperíodo y la TSM, estuvieron relacionados con las variaciones en el IGS, el fotoperíodo resultó un mejor predictor para el IGS que la TSM. En cuanto a la madurez gonadal, más del 85% de las hembras fueron encontradas en desove entre noviembre y febrero, cuando el total de horas de luz excedió las 13,5 horas y la TSM, los 14,5°C. Sin embargo, alrededor de la mitad de las hembras estudiadas se encontraron en desove durante agosto y septiembre, y un tercio en octubre, con una reducida cantidad de horas de luz y bajos valores de TSM, mientras que una proporción significativa de machos en desove fue observada a lo largo de todo el año (Figura 4.4). Un patrón similar fue reportado por González y Oyarzún (2002) para *P. chilensis*.

La principal diferencia en la estación reproductiva entre las especies del género *Pinguipes* es que el pico reproductivo de *P. brasilianus* se extiende entre la primavera tardía y verano, mientras que *P. chilensis* desova principalmente en verano y otoño. En aguas argentinas, la estación reproductiva de *P. brasilianus* se solapa parcialmente con las de otras especies que habitan los arrecifes rocosos norpatagónicos, como *P. semifasciata*, cuya actividad reproductiva tiene un pico entre octubre y diciembre (Elías y Burgos, 1988; Macchi et al., 1995; González, 1998), y *A. patachonicus*, que se reproduce entre septiembre y diciembre (Ciechowski y Cassia, 1976; Dell'Arciprete et al., 1987). Esto es coincidente con la formación estacional de los frentes de marea presentes sobre la Plataforma Argentina (*e.g.* sistema frontal Patagonia Norte, ver Sabatini y Martos, 2002; y frente de marea del golfo San José, ver Amoroso y Gagliardini, 2010), los que producen un aumento de la productividad y proveen mecanismos de retención que aseguran diversas oportunidades tróficas para larvas y juveniles de peces (Sabatini y Martos, 2002).

Los resultados del presente capítulo proporcionan un buen punto de partida para una investigación más profunda sobre la ecología y el comportamiento reproductivo de *P. brasilianus*, lo que contribuirá a llenar un vacío en la literatura para las especies de pingüipédidos que no pertenecen al género *Parapercis* y que son imprescindibles al momento de tomar medidas de manejo.

Tablas y figuras

Tabla 4.1. Números de ejemplares utilizados en cada análisis, categorizados por sexo y mes de captura. Entre paréntesis se muestra el rango de tallas (LT, en cm). La mayoría de los peces muestreados en verano (entre enero y marzo) provienen del monitoreo de la pesca recreativa; en esos casos no se pudo pesar los individuos por lo que fue imposible estimar el IGS. s/d: sin datos.

Mes	Fecundidad	IGS		Análisis histológico y estimación de L ₅₀ (sólo para hembras)		Número total de peces muestreados	
	Hembras	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Ene	4 (34,0–42,0)	4 (28,5–40,0)	9 (14,0–41,0)	19 (16,0–42,0)	22 (14,0–43,0)	21	24
Feb	s/d	15 (15,5–29,0)	21 (12,5–35,0)	22 (15,5–40,5)	24 (12,5–43,0)	25	36
Mar	1 (27,0)	s/d	13 (23,0–41,0)	16 (14,5–42,5)	21 (25,0–44,5)	17	23
Abr	s/d	5 (27,5–34,5)	10 (24,0–36,0)	5 (27,5–34,5)	10 (24,0–35,5)	5	14
Jul	s/d	19 (22,0–41,0)	18 (24,0–41,0)	18 (22,0–41,0)	18 (24,0–41,0)	19	19
Ago	s/d	13 (28,5–42,0)	16 (24,0–43,5)	13 (28,5–42,0)	13 (24,0–43,5)	13	17
Sep	s/d	14 (25,0–37,5)	39 (23,0–42,0)	13 (20,5–37,5)	32 (23,0–42,0)	18	41
Oct	2 (33,5–36,0)	15 (17,5–37,5)	17 (18,0–42,0)	15 (17,5–37,5)	16 (18,0–42,0)	17	21
Nov	3 (24,0–33,5)	19 (14,5–37,5)	17 (23,5–42,0)	19 (14,0–36,0)	16 (23,5–39,5)	21	19
Dic	s/d	7 (17,5–38,0)	20 (15,0–40,0)	7 (17,5–36,0)	16 (15,0–40,0)	9	21
Total	10	111	180	147	188	165	236

Tabla 4.2. Clasificación de la maduración gonadal en *Pinguipes brasilianus* basada en una modificación del esquema propuesto por Brown-Peterson et al. (2011). Ec1: espermatocono primario; Ec2: espermatocono secundario; EG: epitelio germinal; Eg: espermatogonia; Et: espermátidas; Ez: espermatozoides; FPO: folículo postovulatorio; OAC: oocito con alvéolos corticales; OCP: oocito en crecimiento primario; OH: oocito hidratado; OVtg: oocito vitológico.

Estado	Histological features	
	Ovarios	Testículos
Inmaduro	Ovarios pequeños con túnica delgada. OCP presentes.	Sólo Eg. presentes en los lóbulos.
Desarrollo	OAC y OVtg, únicamente.	En los cistos puede haber presencia de Ec1, Ec2, Et, y Ez. EG continuo.
Desove	FPO y OH.	<i>Subfase desarrollo temprano:</i> Eg y Sc1 únicamente Abundantes Ez en lumen de los lóbulos y en ductos espermáticos.
Regresión	Abundantes atresias de OVtg.	Ez residuales presentes en el lumen de los lobulos y en los ductos espermáticos. Ec2, Et, Ez.
Reposo	OCP, ovario con túnica gruesa.	Proliferación de Eg y EG continuo a lo largo de los testículos. Pequeña cantidad de Ez residuales.

Tabla 4.3. Coeficientes del modelo de mínimos cuadrados generalizado (GLS), errores estándar (EE) e intervalos de confianza del 95% (IC) para el índice gonadosomático en hembras (a) y machos (b) de *Pinguipes brasilianus*. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre cada nivel y el nivel de referencia para cada término incluido en el intercepto.

Nivel	Coefficiente	EE	IC (95%)
a) Hembras			
Intercepto	3,655 *	1,220	1,135; 5,917
Feb	-1,245	1,269	-3,732; 1,242
Abr	-4,506 *	1,160	-6,780; -2,232
Jul	-4,169 *	1,151	-6,425; -1,913
Ago	-2,742 *	1,216	-5,125; -0,359
Sep	-3,265 *	1,176	-5,570; -0,960
Oct	-2,239	1,236	-4,670; 0,191
Nov	-0,053	1,269	-2,540; 2,434
Dic	-0,689	1,586	-3,805; 2,427
Largo (LT)	0,052 *	0,012	0,028; 0,076
b) Machos			
Intercepto	0,445	0,157	0,154; 0,769
Feb	-0,198	0,153	-0,495; 0,101
Mar	-0,479 *	0,151	-0,775; -0,183
Abr	-0,551 *	0,147	-0,839; -0,263
Jul	-0,540 *	0,145	-0,822; -0,254
Ago	-0,493 *	0,146	-0,776; -0,204
Sep	-0,447 *	0,146	-0,730; -0,162
Oct	-0,207 *	0,156	0,258; 0,468
Nov	0,005	0,162	-0,312; 0,324
Dic	0,101	0,182	-0,256; 0,458
Largo (LT)	0,006 *	0,002	0,002; 0,010

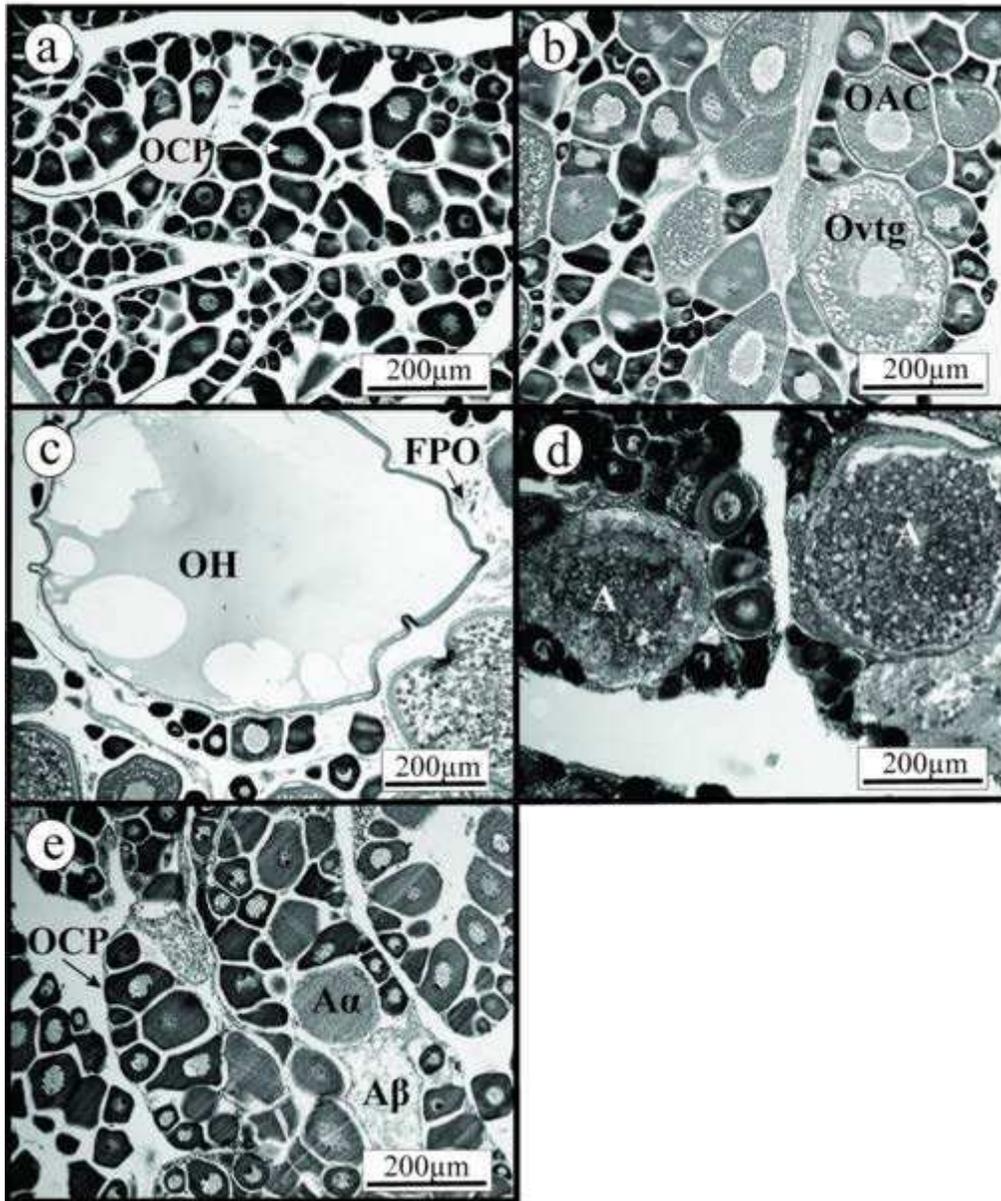


Figura 4.1. Cortes histológicos de ovarios de *Pinguipes brasilianus* en diferentes estados de maduración. A) inmaduro, B) en desarrollo, C) en desova, D) en regresión y E) en reposo. A: atresia (α y β); FPO: folículo postovulatorio; OAC: oocito con alvéolos corticales; OCP: oocito en crecimiento primario; OH: oocito hidratado; Ovtg: oocito vitelogénico.

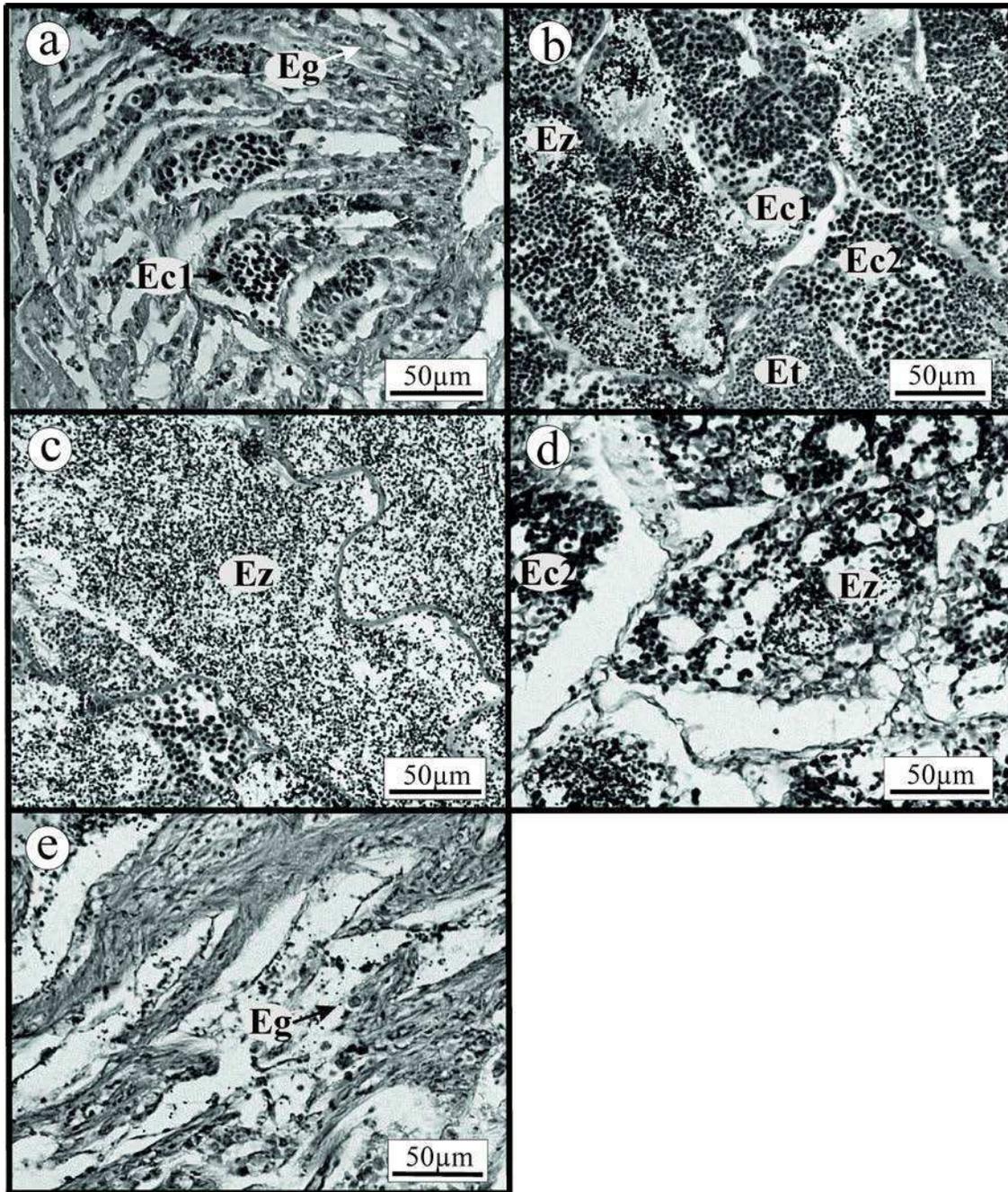


Figura 4.2. Cortes histológicos de testículos de *Pinguipes brasilianus* en diferentes estados de maduración. A) desarrollo temprano, B) en desarrollo, C) en desove, D) en regresión y E) en reposo. Ec1: espermatocono primario; Ec2: espermatocono secundario; EG: epitelio germinal; Eg: espermatogonia; Et: espermátidas; Ez: espermatozoides

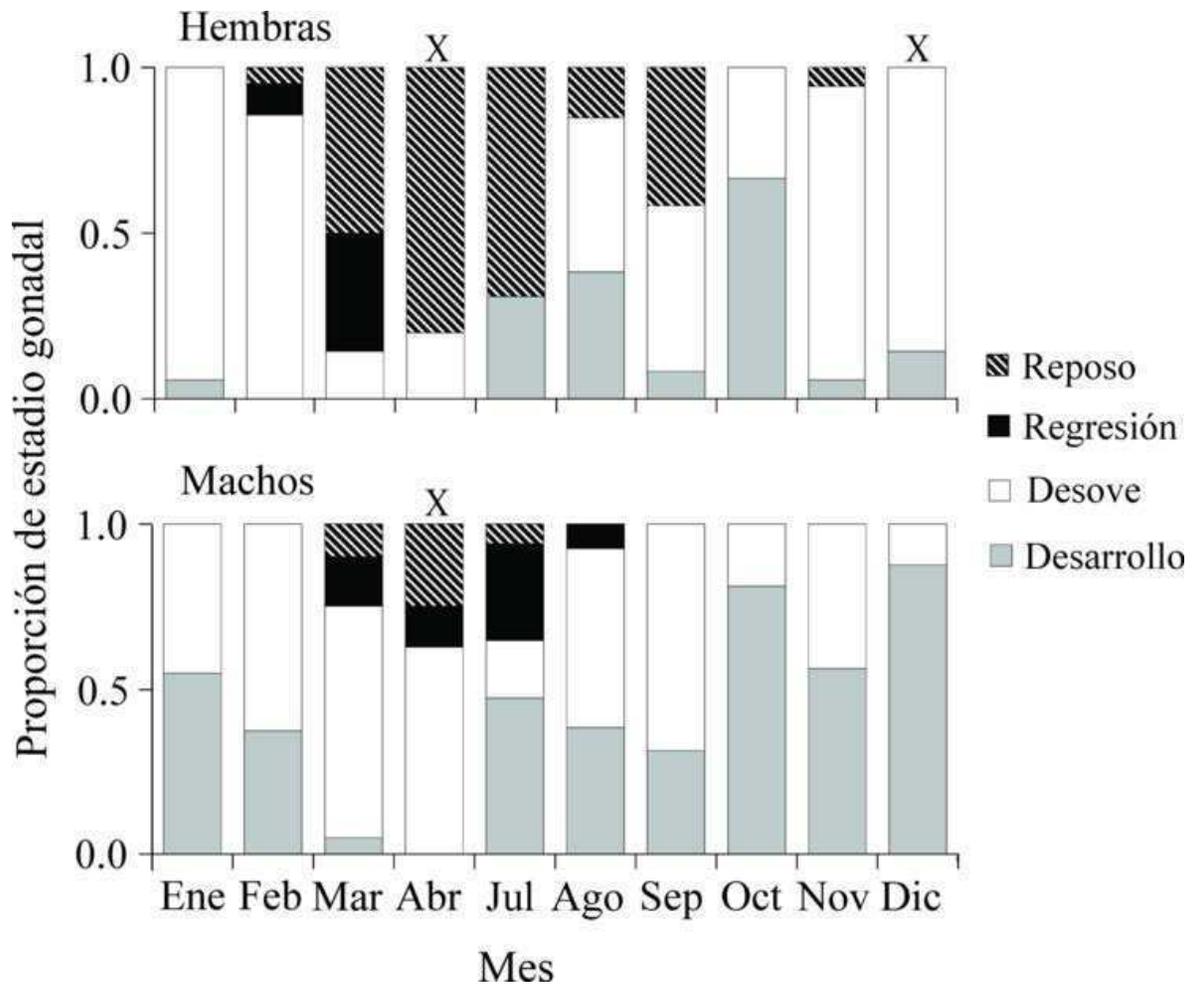


Figura 4.3. Evolución mensual de la proporción de los estados gonadales para hembras ($n = 147$) y machos ($n = 188$) de *Pinguipes brasilianus*. La letra X sobre las barras indica aquellos casos en los que se clasificaron ≤ 10 gónadas.

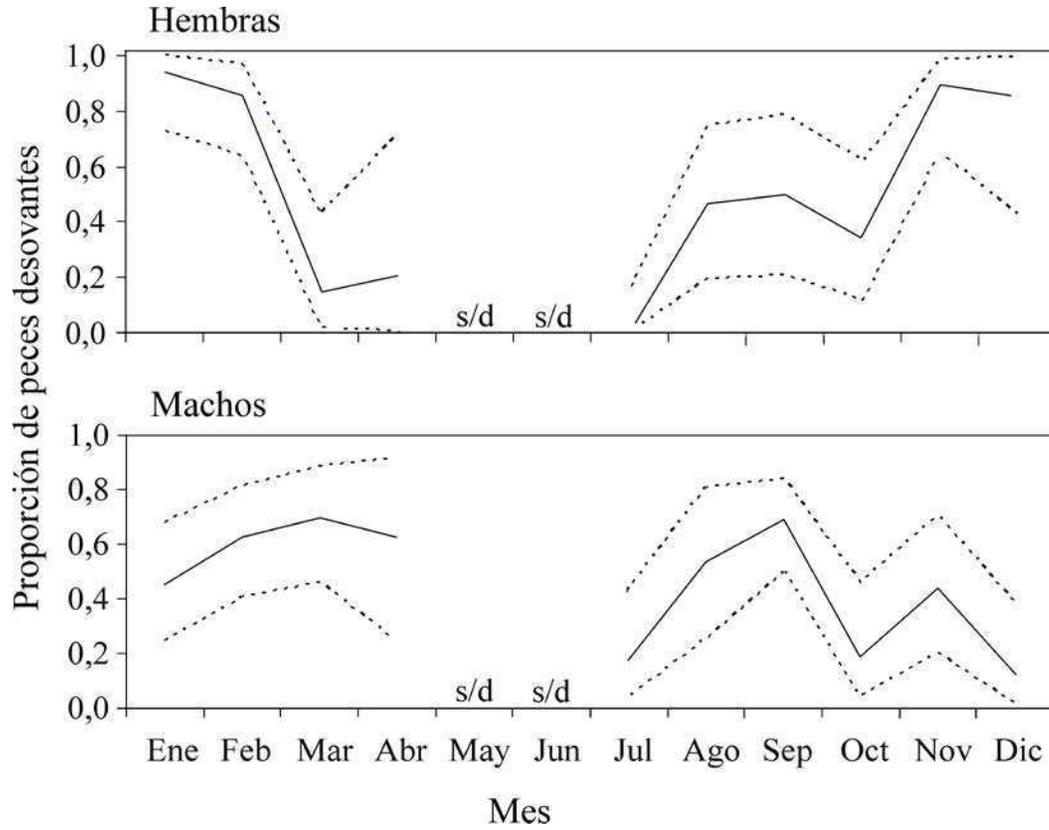


Figura 4.4. Evolución de la proporción de hembras y machos en desove de *Pinguipes brasilianus* a lo largo del ciclo anual. Las líneas de puntos muestran el intervalo de confianza del 95% estimado según el método de Clopper y Pearson (1934). s/d: sin datos.

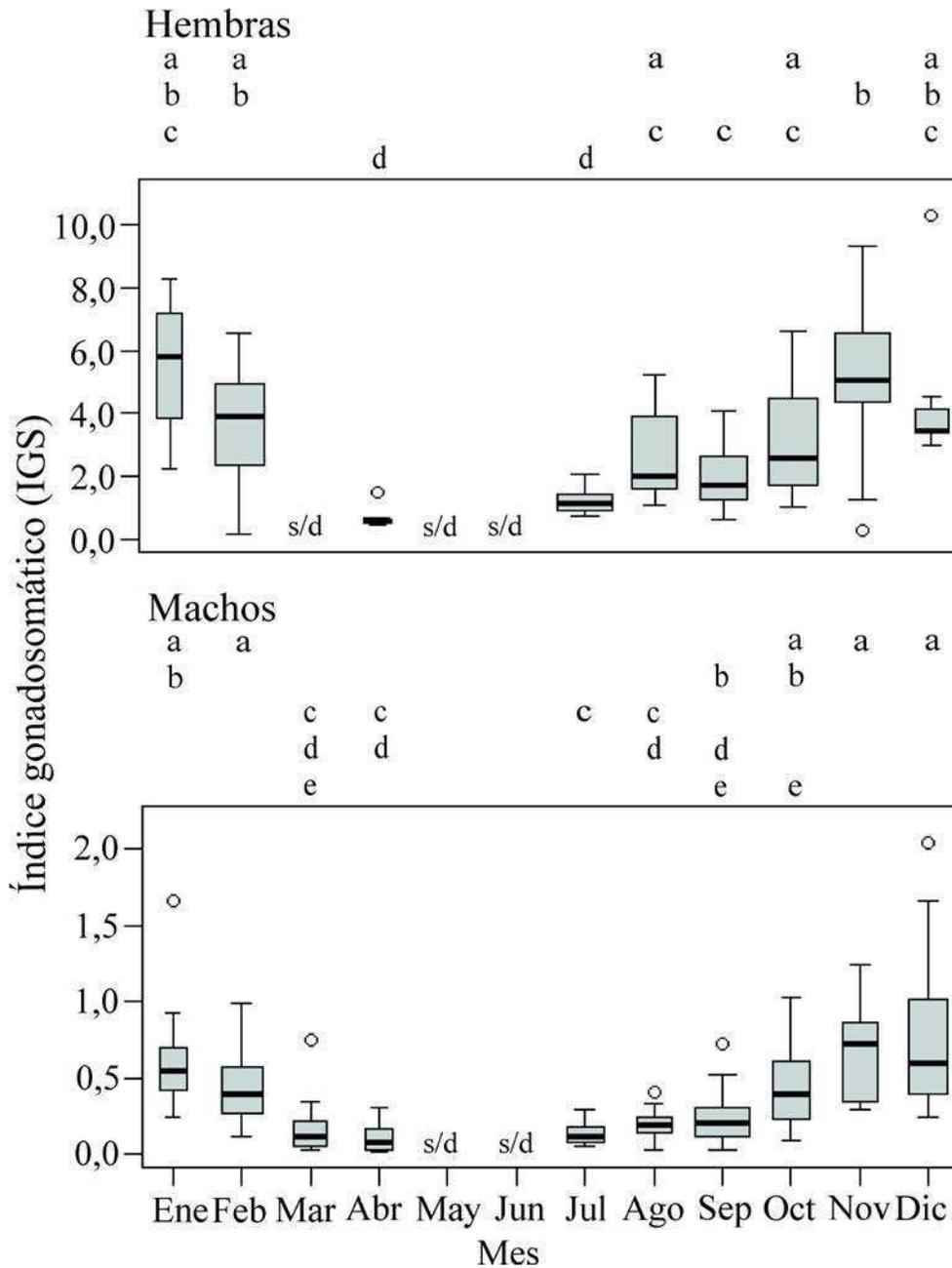


Figura 4.5. Distribución mensual del índice gonadosomático para hembras y machos de *Pinguipes brasilianus*. Las letras minúsculas identifican grupos homogéneos basados en los contrastes de rechazo secuencial de Bonferroni entre niveles para el factor “mes” (obtenidos a partir del paquete multcompView, del programa R [R Development Core Team, 2014]). s/d: sin datos.

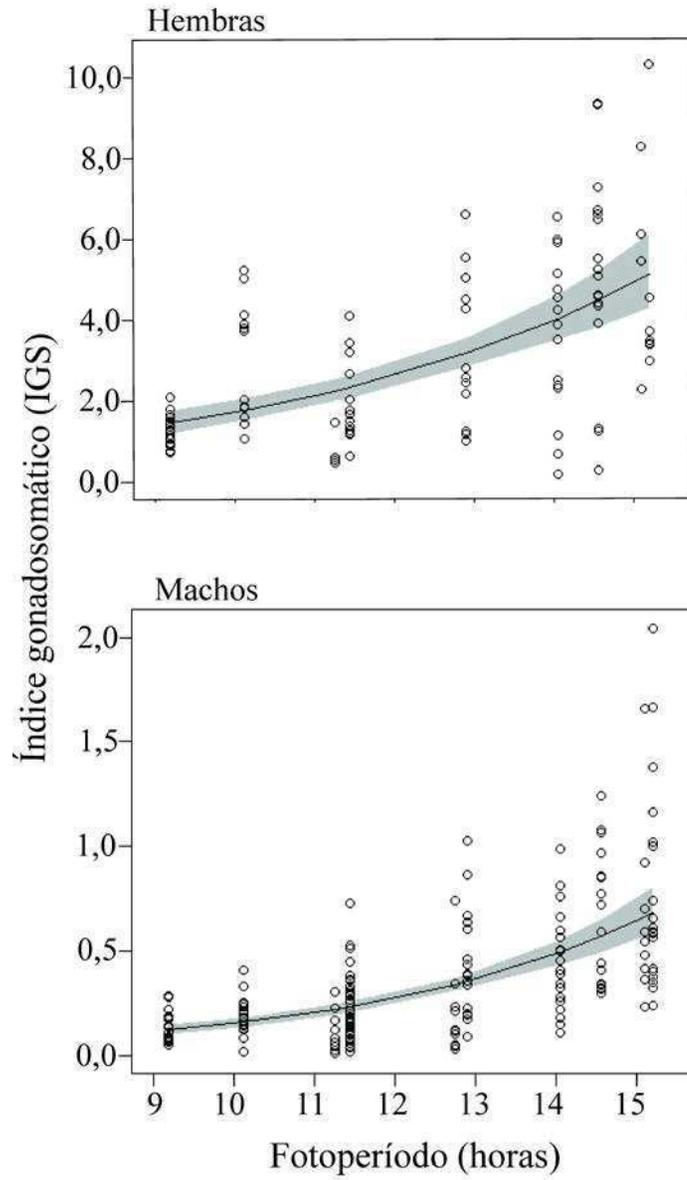


Figura 4.6. Relación entre el índice gonadosomático y el fotoperíodo en hembras y machos de *Pinguipes brasilianus* para los golfos norpatagónicos. Las áreas grises indican la región de confianza del 95% y los círculos representan los datos crudos.

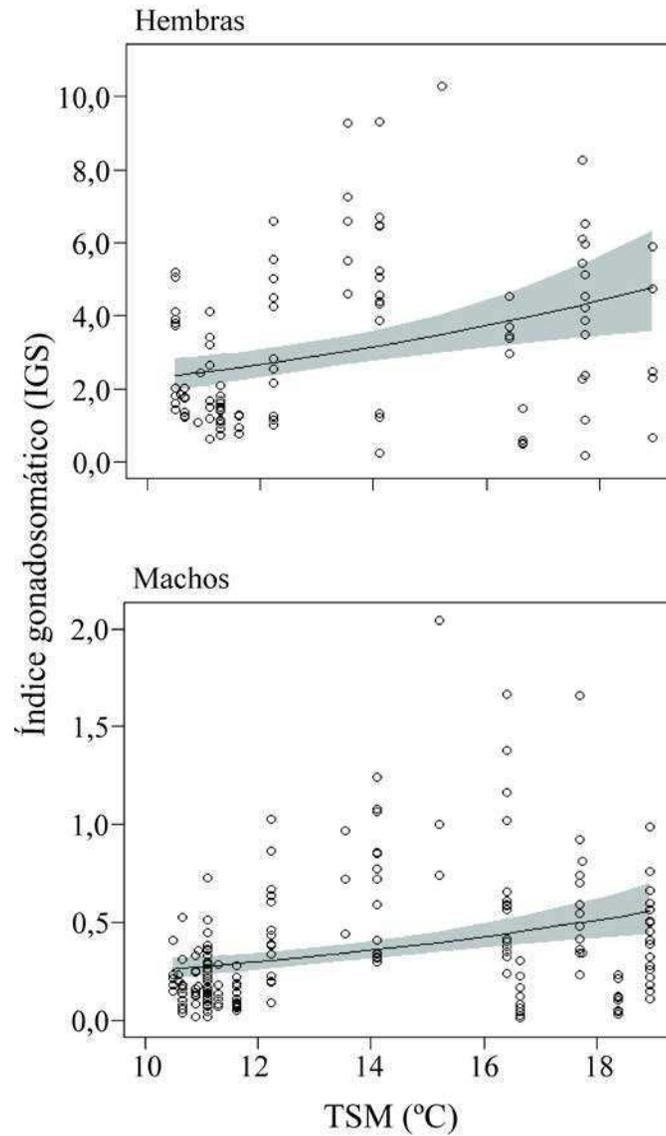


Figura 4.7. Relación entre el índice gonadosomático (IGS) y la temperatura superficial del mar (TSM) en hembras y machos de *Pinguipes brasilianus* para los golfos norpatagónicos. Las áreas grises indican la región de confianza del 95% y los círculos representan los datos crudos.

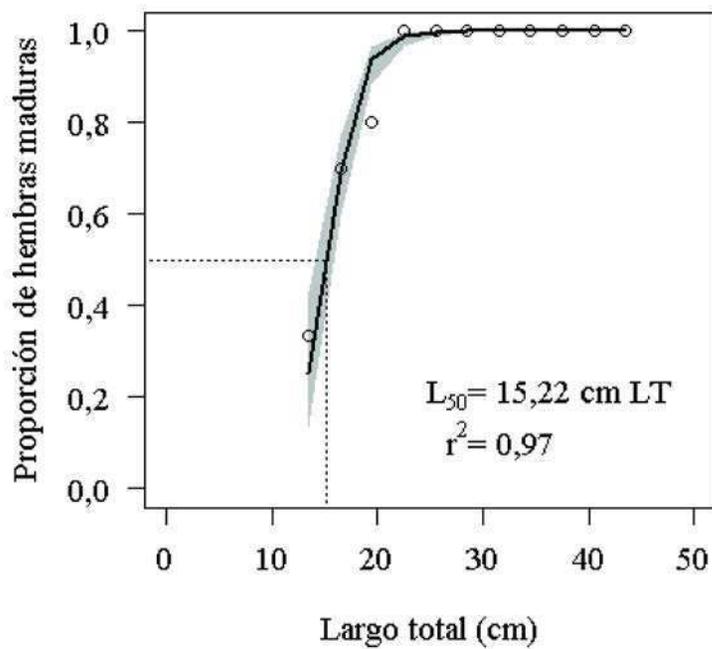


Figura 4.8. Proporción de hembras maduras en clases de talla de 3 cm en *Pinguipes brasilianus*. El área gris representa la región de confianza del 95% y la línea de puntos indica el largo a la que el 50% de las hembras estuvieron maduras (L_{50}).

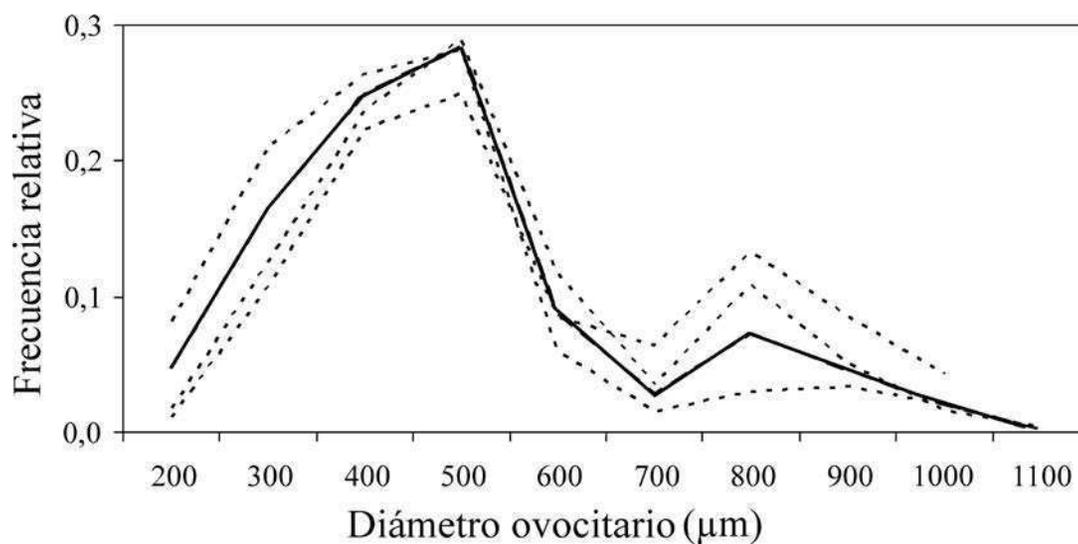


Figura 4.9. Distribución de frecuencias de diámetro oocitario agrupados cada 100 μm para hembras de *Pinguipes brasilianus* en desove. Las líneas de puntos muestran las frecuencias relativas para 3 ejemplares distintos, y la línea sólida, la distribución obtenida para la totalidad de los datos

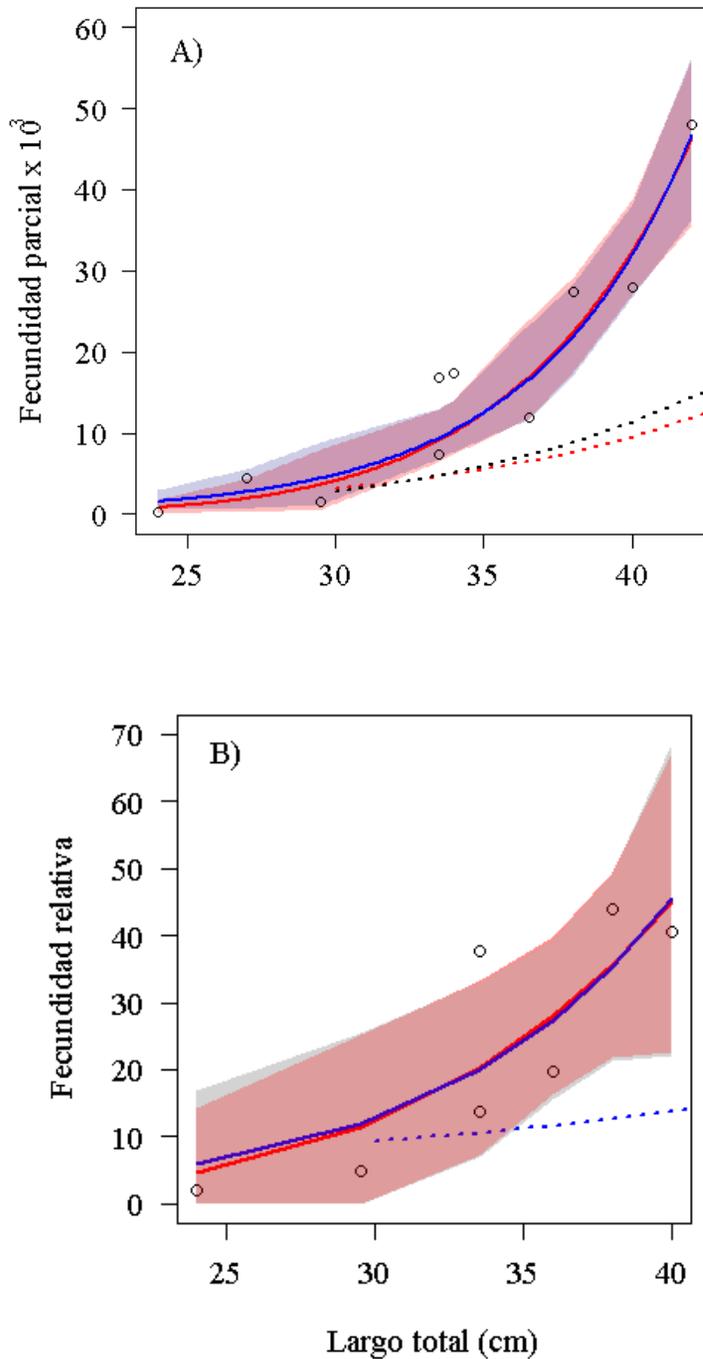


Figura 4.10. Relaciones potenciales (líneas rojas) y exponenciales (líneas azules) entre la fecundidad parcial y el largo total (LT) (A), y la fecundidad relativa y el LT (B). Las áreas sombreadas (roja y azul respectivamente) indican las regiones de confianza del 95%. Los datos crudos están representados con círculos. Las líneas de punto muestran las mismas funciones para *P. chilensis*, basados en los parámetros obtenidos por González Kother (2001).

CONCLUSIONES GENERALES

Los peces presentan diferentes estrategias y tácticas reproductivas que los llevan a maximizar su descendencia reproductivamente activa (Oliveira et al., 2008; Helfman et al., 2009). Las estrategias representan el patrón reproductivo de los individuos de una especie mientras que las tácticas les confieren plasticidad ante, por ejemplo, cambios en la intensidad de la explotación pesquera, fluctuaciones ambientales, variación latitudinal, competencia intraespecífica, etc. (Wootton, 1984; 1990; Roff, 1996, Abookire y Macewicz, 2003; Grift et al., 2003). En este trabajo se generó una línea de base que permite complementar la información existente y delinear las estrategias reproductivas de cuatro de las especies más abundantes y conspicuas que habitan los arrecifes rocosos de la Patagonia norte: el mero *Acanthistius patachonicus*, el salmón de mar *Pseudoperca semifasciata*, el turco *Pinguipes brasilianus* y el escrófalo *Sebastes oculatus* (Tabla 1). Estas cuatro especies presentan superposición en sus nichos ecológicos en aspectos tales como la alimentación y el uso de refugios (Galván, 2008), pero difieren ampliamente en sus estrategias reproductivas, aún cuando ocupan un mismo ambiente. Todas son dioicas y tienen una estación reproductiva relativamente extensa. *Acanthistius patachonicus*, *P. semifasciata* y *P. brasilianus* tienen fecundación externa y son desovantes múltiples (Ciechomski y Cassia, 1976; Dell'Arciprete et al., 1987; Macchi et al., 1995; Capítulo IV de esta tesis). En *S. oculatus*, en cambio, la fecundación es interna con una única parición (Sánchez y Acha, 1988; Marcinkevicius, 2009).

Pseudoperca semifasciata presenta dimorfismo sexual y dicromatismo¹¹, con los machos exhibiendo un mayor tamaño que las hembras (González, 2006). González (1998; 2006) hipotetizó que los machos grises o “parentales” mostrarían un comportamiento territorial monopolizando el acceso a las hembras, mientras que los amarillos funcionarían como *sneakers* o “satélites” (e.g., Gross, 1984), los que accederían oportunísticamente a las áreas de puesta aprovechando su similitud con las hembras para fertilizar así parte de los

¹¹ Las hembras de *P. semifasciata* exhiben el fenotipo amarillo, el que conservan durante toda su vida. Los machos, en cambio, presentan el fenotipo amarillo cuando son juveniles, y adquieren el fenotipo gris principalmente alrededor de los 55-60 cm TL (González 1998, 2006; Venerus et al. 2008, 2014).

oocitos. Sin embargo, la evidencia empírica que sostiene este modelo es limitada, aunque es probable que opere un mecanismo reproductivo complejo que involucre una monopolización del acceso a determinados recursos (*i.e.*, refugio) o a las hembras, por parte de los machos grises (González, 1998; 2006; Venerus, 2006; Venerus et al., 2008; 2014). Por otra parte, la elevada fidelidad a los arrecifes, incluso a nivel de los refugios dentro de los mismos, particularmente en los machos grises (Venerus et al., 2014), y la ausencia de migraciones reproductivas (Venerus et al., 2005; 2008) sugieren que el desove se produciría en áreas cercanas a los arrecifes o dentro de las cuevas o refugios (González, 1998; Macchi et al., 1995; Venerus et al., 2005; 2008). Tanto *P. semifasciata* como *P. brasiliensis*, el otro pinguipédido que habita el Mar Argentino, presentan rasgos reproductivos que se asocian a un tipo de desove en parejas: ovocitos grandes, y bajos valores de fecundidad y del índice gonadosomático (IGS) en machos (Macchi et al., 1995; González, 1998; Capítulo IV de esta tesis). Aunque *P. brasiliensis* también presenta patrones de coloración diferencial entre los adultos, estas variaciones cromáticas no han podido correlacionarse con el sexo (Irigoyen, comunicación personal).

A diferencia de lo que se observa en las especies anteriores, *A. patachonicus* no muestra un patrón de coloración diferencial ni dimorfismo sexual (Getino, 2012). A su vez, tanto la fecundidad como el IGS en los machos son elevados (Dell'Arciprete et al., 1987; López et al., 2015), lo que es consistente con la formación de agregaciones reproductivas, cuya existencia se postuló para esta especie (Militelli et al., 2012; Irigoyen, comunicación personal). En este estudio se verificó la presencia de larvas de *A. patachonicus* en áreas costeras próximas a zonas donde se capturaron adultos fluyentes, por ejemplo, El Rincón (entre los 38°30'S y 41°30'S), y la boca del golfo San Matías, ambas asociadas a la formación de frentes marinos (Bogazzi et al., 2005; Militelli et al., 2012; Irigoyen, comunicación personal). La distribución altamente parcheada de las larvas de *A. patachonicus* es también consistente con la existencia de agregaciones reproductivas y de desoves comunales (Capítulo I de esta tesis).

La liberación de oocitos en camadas en *P. brasiliensis*, *A. patachonicus* y *P. semifasciata* (Dell'Arciprete et al., 1987; Macchi et al., 1995) se produce a lo largo de períodos de tiempo prolongados (de entre 3 y 5 meses). Esta es una característica común en las especies de aguas templadas ya que de esta forma aumentan las posibilidades de que al

menos alguna cohorte de larvas eclosiona en las condiciones ambientales óptimas, considerando las fluctuaciones propias del ambiente, lo cual redundará en un incremento del crecimiento y de la supervivencia de las mismas (Hjort, 1914; Cushing, 1975; Platt et al., 2003). Los huevos de al menos dos de estas especies (*P. semifasciata* y *A. patachonicus*) son pelágicos (Venerus et al., 2005; Capítulo I de esta tesis), dado que contienen gota oleosa. Sus larvas también lo son, y se encuentran en el plancton en los meses de la primavera y el verano, momento del año en el que existe una gran disponibilidad de alimento generada por una alta productividad (Erisman, 2007; Williams et al., 2010).

Sebastes oculatus es la única de las cuatro especies estudiadas que presenta fecundación interna y ovoviviparidad (Sánchez y Acha, 1988). La fecundación se produciría entre agosto y noviembre y la parición, entre los meses de septiembre y diciembre (Marcinkevicius, 2009; Marcinkevicius, 2015). Esto coincide con el patrón temporal de presencia de sus larvas en el plancton del golfo San José (Capítulo II de esta tesis). El análisis de la distribución temporal de las larvas de *S. oculatus* en ese golfo indicó que esta especie es la primera de las cuatro estudiadas en aparecer en el plancton, a principios de la primavera, y por un período de tiempo más breve que cubre unos 2 meses (Capítulo II de esta tesis). La aparición temprana de *S. oculatus* en relación con el resto de las especies estudiadas presentes en el plancton, posiblemente esté asociada a que es una especie típica de aguas templado frías (Galván et al., 2009a). *Pseudopercis semifasciata*, *A. patachonicus* y *P. brasiliensis* son, en cambio, especies de aguas cálido-templadas cuyas distribuciones alcanzan los 30-32°S en Brasil.

La segregación temporal en el desove evita la competencia entre la prole de las especies que habitan una misma área (Grote et al., 2012), y esto se traduce en la aparición en el plancton de las larvas en distintos momentos del año. A su vez, estas especies también diferirían en el periodo de duración larval (PDL) ya que, como se presentó para *A. patachonicus* en el Capítulo II de esta tesis, la pequeña talla del juvenil post-transicional encontrado (13 mm LT) podría estar asociada a un PDL breve. Esta relación entre el asentamiento a tallas pequeñas y PLD breves fue reportada para otras especies de serránidos (McClean, 1999; Macpherson y Raventos, 2006; Allen y Block, 2012), como se discute en el Capítulo II de esta tesis. Por su parte, *S. oculatus*, presenta un periodo de

duración larval relativamente prolongado, al menos en las costas chilenas (~39 días; Landaeta et al., 2015b).

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis y de la información preexistente puede afirmarse que las cuatro especies que habitan los arrecifes rocosos de Patagonia norte presentan características comunes a otras de aguas templadas (*i.e.* periodos relativamente extensos de desove, fecundidad indeterminada, desoves múltiples a lo largo de la estación reproductiva). Sin embargo, difieren entre sí en los modos reproductivos, los que representan respuestas adaptativas alternativas igualmente exitosas que se desarrollaron frente a presiones ambientales similares (Fischer y Petersen, 1987). Los rasgos de historia de vida de una especie están también influenciados por la historia evolutiva del linaje al que pertenece. En consecuencia, las características que presentan las especies en la actualidad no necesariamente reflejan las condiciones actuales, sino que responderían a escenarios pasados de adaptación y presiones de selección (Helfman et al., 2009).

Tabla 1. Principales características de las estrategias reproductivas para las cuatro especies en estudio: *Acanthistius patachonicus*, *Pseudoperca semifasciata*, *Sebastes oculatus* y *Pinguipes brasilianus*.

Rasgos de las estrategias reproductivas		Especies estudiadas			
		<i>Acanthistius patachonicus</i> (Serranidae)	<i>Pseudoperca semifasciata</i> (Pinguipedidae)	<i>Sebastes oculatus</i> (Sebastidae)	<i>Pinguipes brasilianus</i> (Pinguipedidae)
Biología reproductiva	Sistema de género	Dioico (1)	Dioico (7)	Dioico (13)	Dioico (1)
	Tipo de desove	Múltiple (2; 3)	Múltiple (7)	Única parición (14) ¹²	Múltiple (1)
	Fecundación	Externa	Externa	Interna	Externa
	Características sexuales secundarias	No tiene (4)	Dimorfismo sexual (7)	Órgano copulador en macho	No descripto
	Época de desove	Sep-Dic. (2; 3)	Oct.-Dic. (7; 8). Desde Sep. en GSM (9)	Sep.-Nov. (14) ²	Oct.-Feb. (1)
	Comportamiento reproductivo	Formación de agregaciones reproductivas en áreas costeras (4; 5)	Posiblemente en áreas confinadas (7; 9; 10; 11)	No descripto	Posiblemente en áreas confinadas (1)
	Fecundidad	Alta (3; 6)	Baja (7; 9)	No descripto	Baja (1)
Tamaño de los oocitos hidratados	540-780 µm (2), y ~535 µm (3)	Oocitos entre 500-650 µm entre 42° y 44° S (7) y entre 650 y 900 µm para el GSM (9) ¹³	No descripto	Oocitos entre 700 a 1100 µm (1)	
Talla de la primera madurez	29 cm (3)	37 cm (8)	No descripto	15 cm (1)	
Características de los primeros estadios	Huevos	Con gota oleosa (1)	Con gota oleosa (12)	-	No descriptos
	Larvas	Planctónica (1)	Planctónica (10)	Planctónica, con periodo de duración larval: 39 días (16)	No descriptas

¹² En *S. oculatus* la fecundación es interna. El desove en este caso (*sensu* Sánchez y Acha, 1998) se refiere a la expulsión de las larvas del ovario.¹³ Las diferencias en las tallas de oocitos hidratados entre los trabajos de Macchi et al. (1995) y González (1998) podrían deberse, según este último autor, a un efecto del fijador.

Estacionalidad de larvas en el plancton	Entre Nov. y Mar. (1)	Oct./Nov.-Ene. (1; 10;12)	Sep.-Nov. (1) y Oct.-Ene. (15)	No descripto	
Rango de temperatura	Entre 10,5 y ~18°C (1)	Entre 11 y 19°C (1; 10;12)	Entre ~11 y 14°C (1) y entre 11,4 y 13,8°C (entre los 40° y 54° S) (15)	No descripto	
Juveniles post-transicionales	Talla al ocupar el ambiente bentónico	~13 mm (1)	~ 20 mm (10)	~ 30 mm (1)	< 40mm (1)

(1) Este estudio; (2) Ciechomski y Cassia (1976); (3) Dell'Arciprete et al. (1987); (4) Irigoyen comunicación personal; (5) Militelli et al., (2012); (6) López et al. (2015); (7) Macchi et al. (1995); (8) Elías y Burgos (1988); (9) González (1998); (10) Venerus et al. (2005); (11) Venerus et al. (2014); (12) Sylvester et al. (2008); (13) Sánchez y Acha (1988); (14) Marcinkevicius (2009); (15) Marcinkevicius (2015); (16) Landaeta et al (2015b).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abookire A. A., Macewicz B. J. 2003. Latitudinal variation in reproductive biology and growth of female Dover sole (*Microstomus pacificus*) in the North Pacific, with emphasis on the Gulf of Alaska stock. *Journal of Sea Research*, 50: 187–197.
- Acha E. M., Orduna M., Rodrigues K., Militelli M. I., Braverman M. 2012. Caracterización de la zona de “El Rincón” (Provincia de Buenos Aires) como área de reproducción de peces costeros. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 21: 31–43.
- Agger P., Bagge O., Hansen O., Hoffman E., Holden M. J., Kesteven G. L., Knudsen H., Raitt D. F. S., Saville A., Williams T. 1974. *Manual of Fisheries Science Part 2 – Methods of resource investigation and their application*. FAO Fisheries Technical Paper 115, 255p.
- Allen L. G., Block H. E. 2012. Planktonic larval duration, settlement, and growth rates of the young-of-the-year of two sand basses (*Paralabrax nebulifer* and *P. maculatofasciatus*: fam. Serranidae) from Southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 111: 15–21.
- Álvarez-Colombo G., Dato C., Macchi G., Palma E., Machinandiarena L., Christiansen H. E., Betti P., Derisio C., Martos P., Castro-Machado F., Brown D., Ehrlich M., Mianzan H., Acha E. M. 2011. Distribución y comportamiento de las larvas de la merluza argentina: Evidencias de un mecanismo biofísico de autorreclutamiento en aguas de la plataforma continental norte de la Patagonia. *Ciencias Marinas*, 37: 633–657.
- Ammann A. J. 2004. SMURFs: standard monitoring units for the recruitment of temperate reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299: 135–154.
- Amoroso R. O. 2004. Heterogeneidad espacial en la dinámica de la metapoblación de vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) del golfo San José. Chubut, Argentina. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Argentina, 55p.
- Amoroso R. O. 2012. Dinámica poblacional de una metapoblación explotada y sus implicancias para el desarrollo de estrategias robustas de manejo: el caso de la vieira

- tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) del golfo San José (Chubut, Argentina). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina, 193p.
- Amoroso R. O., Gagliardini D. A. 2010. Inferring complex hydrographic processes using remote-sensed images: turbulent fluxes in the Patagonian gulfs and implication for scallop metapopulation dynamics. *Journal of Coastal Research*, 26: 320–332.
- Auster P. J., Lindholma J., Valentine P. C. 2003. Variation in habitat use by juvenile Acadian redfish, *Sebastes fasciatus*. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 381–389.
- Bakun A. 1996. Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. Sea Grant, La Jolla, 323p.
- Baldwin C. C., Leis J. M. 2007. *Rainfordia opercularis*, a liopropomin serranid (Teleostei: Serranidae: Epinephelinae): corroborative evidence from settlement-stage larvae. *Ichthyological Research*, 54: 193–197.
- Baldwin C. C., Neira F. J. 1998. Serranidae (Anthiinae): Sea basses, sea perches, wirrahs. Pags. 288–291. En: Larvae of Temperate Australian Fishes. Laboratory Guide for Larval Fish Identification. Neira F. J., Miskiewicz A. G., Trnski T. (eds.). University of Western Australia Press, Nedlands.
- Balech E., Ehrlich M. 2008. Biogeographic scheme of the Argentine Sea. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19: 45–75.
- Balon E. K. 1975. Reproductive guild of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32: 821–864.
- Barnes L., Bellwood D. R., Sheaves M., Tanner J. K. 2011. The use of clear-water non-estuarine mangroves by reef fishes on the Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 159: 211–220.
- Baron R. M., Jordan L. K. B., Spieler R. E. 2004. Characterization of the marine fish assemblage associated with the nearshore hardbottom of Broward County, Florida, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60: 431–443.
- Beck M. W., Heck K. L., Able K. W., Childers D. L., Eggleston D. B., Gillanders B. M., Halpern B., Hays C. G., Hoshino K., Minello T. J., Orth R. J., Sheridan P. F., Weinstein M. P. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, 51: 633–641.

- Beer N. A., Wing S. R., Carbines G. 2013. First estimates of batch fecundity for *Parapercis colias*, a commercially important temperate reef fish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 47: 587–594.
- Beldade R., Gonçalves E. J. 2007. An interference visual census technique applied to cryptobenthic fish assemblages. *Vie et Milieu*, 57: 61–65.
- Berkström C., Gullström M., Lindborg R., Mwandya A. W., Yahya S. A. S., Kautsky N., Nyström M. 2012. Exploring “knowns” and “unknowns” in tropical seascape connectivity with insights from East African coral reefs. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 107: 1–21.
- Bjornstad O. N. 2008. ncf: spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-1. <http://onb.ent.psu.edu/onb1/R>
- Bogazzi E., Baldoni A., Rivas A., Martos P., Reta R., Orensanz J. M., Lasta M., Dell’Arciprete P., Werner F. 2005. Spatial correspondence between areas of concentration of Patagonian scallop (*Zygochlamys patagonica*) and frontal systems in the southwestern Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 14: 359–376.
- Boltovskoy D. 1981. Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, 936p.
- Brander K., Thompson A. B. 1989. Diel differences in avoidance of three vertical profile sampling gears by herring larvae. *Journal of Plankton Research*, 11: 775–784.
- Brown-Peterson N. J., Wyanski D. M., Saborido-Rey F., Macewicz B. J., Lowerre-Barbieri S. K. 2011. A Standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3: 52–70.
- Brownell C. L. 1979. Stages in the early development of 40 marine fish species with pelagic eggs from the Cape of Good Hope. *Ichthyological Bulletin of the JLB Smith Institute of Ichthyology*, 40: 1–84.
- Burnham K. P., Anderson D. R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33: 261–304.

- Bustos C. A., Landaeta M. F., Balbontín F. 2011. Ichthyoplankton spatial distribution and its relation with water column stratification in fjords of southern Chile ($46^{\circ}48' - 50^{\circ}09'S$) in austral spring 1996 and 2008. *Continental Shelf Research*, 31: 293–303.
- Cadigan N. G., Brattey J. 2003. Semiparametric Estimation of Tag Loss and Reporting Rates for Tag-Recovery Experiments Using Exact Time-at-Liberty Data. *Biometrics*, 59: 869–876.
- Cailliet G. M., Love M. S., Ebeling A. W. 1986. *Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history*. Belmont, California, Wadsworth Publishing, 194p.
- Carbines G. 2004. Age, growth, movement and reproductive biology of blue cod (*Paraperca colias* - Pinguipedidae): implications for fisheries management in the South Island of New Zealand. Tesis Doctoral, University of Otago, Dunedin, New Zealand, 224p.
- Carr M. H. 1989. Effects of macroalgal assemblages on the recruitment of temperate zone reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 126: 59–76.
- Carr M. H. 1991. Habitat selection and recruitment of an assemblage of temperate zone reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 113–137.
- Carr M. H. 1994. Effects of macroalgal dynamics on recruitment of a temperate reef fish. *Ecology*, 75: 1320–1333.
- Carr M. H., Reed D. C. 1992. Conceptual issues relevant to marine harvest refuges: examples from temperate reef fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2019–2028.
- Carr M. H., Syms C. 2006. Recruitment. Pags. 411–427. En: *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters*. Allen L. G., Pondella D. J., Horn M. H. (eds.). University of California Press, Berkeley.
- Carreto J. I., Ramírez F., Dato C. 1981. Zooplankton y producción secundaria. Parte II. Distribución y variación estacional de la biomasa zooplanctónica. En: *Campañas de investigación pesquera realizadas en el Mar Argentino por los B/I "Shinkai Maru" y "Walther Herwing" y el B/P "Marburg" años 1978 y 1979*. Angelescu V. (ed.). Contribución Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, 383: 213–232.

- Cassia M. C., Booman C. I. 1985. Distribución del ictioplancton en el Mar Argentino en los años 1981-1982. *Physis*, 43: 91–111.
- Castro L. R., Salinas G. R., Hernández E. H. 2000. Environmental influences on winter spawning of the anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 197: 247–258.
- Catalán I. A., Dunand A., Álvarez I., Alós J., Colinas N., Nash R. D. M. 2014. An evaluation of sampling methodology for assessing settlement of temperate fish in seagrass meadows. *Mediterranean Marine Science*, 15: 338–349.
- Chen L. 1975. The rockfishes, genus *Sebastes* (Scorpaenidae), of the Gulf of California, including three new species, with a discussion of their origin. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 40: 109–141.
- Chícharo L., Faria A., Morais P., Amaral A., Mendes C., Chícharo M. A. 2009. How to sample larval fish for taxonomical and ecophysiological studies in shallower temperate coastal ecosystems? *Cahiers de Biologie Marine*, 50: 311–318.
- Ciechomski J. D. 1981. Ictioplancton. Pags. 829–860. En: Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplanton marino. Boltovskoy D. (ed.). Publicación Especial INIDEP: Mar del Plata.
- Ciechomski J. D., Cassia M. C. 1976. Características de la reproducción y fecundidad del mero, *Acanthistius brasiliensis*, en el Mar Argentino (Pisces; Serranidae). *Physis*, 35: 27–36.
- Ciocco N. F. 1995. Marisquería mediante buceo en el golfo San José. Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica (PNUD-GEF). Informe Técnico 2. Puerto Madryn, Argentina. 39p.
- Clopper C. J., Pearson E. S. 1934. The use of confidence or fiducial limits illustrated in the case of the binomial. *Biometrika*, 26: 404–413.
- Coker D. J., Graham N. A. J., Pratchett M. S. 2012. Interactive effects of live coral and structural complexity on the recruitment of reef fishes. *Coral Reefs*, 31: 919–927.
- Coleman F., Koenig C., Huntsman G., Musick J., Eklund A., McGovern J., Chapman R., Sedberry G., Grimes C. 2000. AFS Policy Statement. Long-lived reef fishes: the grouper-snapper complex. *Fisheries*, 25: 14–20.

- Collins A. B., McBride R. S. 2011. Demographics by depth: spatially explicit life-history dynamics of a protogynous reef fish. *Fishery Bulletin*, 109: 232–242.
- Cousseau M. B., Perrotta R. G. 2000. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca, 2^{da} ed., Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata. 167p.
- Craig M. T., Hastings P. A. 2007. A molecular phylogeny of the groupers subfamily Epinephelinae (Serranidae) with a revised classification of the Epinephelini. *Ichthyological Research*, 54: 1–17.
- Craig M. T., Sadovy Y. J., Heemstra P. C. 2011. Groupers of the world. A field and market guide. NISC, Grahamstown, Sudáfrica, 356p.
- Crawley M. J. 1993. GLIM for Ecologists. *Methods in Ecology Series*. Cambridge: Blackwell Science Ltd., 379p.
- Crespi-Abril A., Villanueva Gomila L., Venerus L., Barón P. 2014. Spatial distribution of cephalopod paralarvae in San José Gulf (Northern Patagonia, Argentina): the role of tidal circulation in larval dispersal. *Fisheries Research*, 152: 13–20.
- Crespi-Abril A. C., Delpiani M., Fernández Alfaya J. E., Ré M. E., Siless G., Venerus L. A., Zabala M. S. 2009. Sub-proyecto: Estudio de la diversidad y distribución del plancton y el bentos, con énfasis en moluscos y peces (por orden alfabético). En: Campaña CONCACEN, Informe Preliminar, 66p.
- Cunha M. E., Ré P., Quental-Ferrerira H., Gavaia P. J., Pousao-Ferreira P. 2013. Larval and juvenile development of dusky grouper *Epinephelus marginatus* reared in mesocosms. *Journal of Fish Biology*, 83: 448–465.
- Cure K., Hobbs J. P. A., Harvey E. S. 2015. High recruitment associated with increased sea temperatures towards the southern range edge of a Western Australian endemic reef fish *Choerodon rubescens* (family Labridae). *Environmental Biology of Fishes*, 98: 1059–1067.
- Cushing D. H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge, 278p.
- Dahlgren C. P., Eggleston D. B. 2001. Spatio-temporal variability in abundance, size and microhabitat associations of early juvenile Nassau grouper *Epinephelus striatus* in an off-reef nursery system. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 145–156.

- Dell'Arciprete P., Christiansen H. E., Díaz de Astarloa J. M. 1987. Observaciones sobre el ciclo reproductivo del mero, *Acanthistius brasiliensis* (Serranidae, Pisces). Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 7: 67–84.
- Denman K. L., Gargett A. E. 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. Limnology and Oceanography, 28: 801–815.
- Deudero S., Morales-Nin B. 2000. Occurrence of *Polyprion americanus* under floating objects in western Mediterranean oceanic waters, inference from stomach contents analysis. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 80: 751–752.
- Di Franco A., Calò A., Pennetta A., De Benedetto G., Planes S., Guidetti P. 2015. Dispersal of larval and juvenile seabream: Implications for Mediterranean marine protected areas. Biological Conservation, 192: 361–368.
- Doherty P. J. 1991. Spatial and Temporal Patterns in Recruitment. Pags. 261–230. En: The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Sale P.F. (ed.). San Diego, Academic Press.
- Doherty P., Fowler T. 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. Science, 263: 935–939.
- Doherty P. J., Williams D. McB. 1988. The replenishment of coral reef fish populations. Oceanography Marine Biology Annual Review, 26: 487–551.
- Donaldson T. J. 1995. Courtship and spawning behavior of the pygmy grouper, *Cephalopholis spiloparaea* (Serranidae: Epinephelinae), with notes on *C. argus* and *C. urodeta*. Environmental Biology of Fishes, 43: 363–370.
- Edgar G. J., Barrett N. S., Morton A. J. 2004. Biases associated with the use of underwater visual census techniques to quantify the density and size-structure of fish populations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 308: 269–290.
- Eggleston D. 1995. Recruitment in Nassau grouper *Epinephelus striatus*: post-settlement abundance, microhabitat features, and ontogenetic habitat shifts. Marine Ecology Progress Series, 124: 9–22.
- Ehrich S., Adlerstein S., Brockmann U., Floeter J., Garthe S., Hinz H., Kröncke I., Neumann H., Reiss H., Sell A. F., Stein M., Stelzenmüller V., Stransky C., Temming A., Wegner G., Zauke G. P. 2007. 20 years of the German Small-Scale Bottom Trawl Survey (GSBTS): a review. Senckenb Marit, 37: 13–82.

- Elías I., Burgos G. 1988. Edad y crecimiento del “salmón de mar”, *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Osteichthyes, Pinguipedidae) en aguas norpatagónicas argentinas. *Investigación Pesquera*, 52: 533–548.
- Erisman B. E., Allen L. G. 2006. Reproductive behaviour of a temperate serranid fish, *Paralabrax clathratus* (Girard), from Santa Catalina Island, California, U.S.A. *Journal of Fish Biology*, 68: 157–184.
- Erisman B. E., Buckhorn M. L., Hastings P. A. 2007. Spawning patterns in the leopard grouper, *Mycteroperca rosacea*, in comparison with other aggregating groupers. *Marine Biology*, 151: 1849–1861.
- Eschmeyer W. N., Hureau J. C. 1971. *Sebastes mouchezi*, a senior synonym of *Helicolenus tristanensis*, with comments of *Sebastes capensis* and zoogeographical considerations. *Copeia*, 3: 576–579.
- Esteves J. L., Solis M., Cejas J., Vera R. 1986. Golfo San José: resultados de las campañas oceanográficas 1984/1985. Technical Report. Chubut Province Administration, Chubut, Argentina, 27p.
- Evans R. D., Wilson S. K., Field S. N., Moore J. A. Y. 2014. Importance of macroalgal fields as coral reef fish nursery habitat in north-west Australia. *Marine Biology*, 161: 599–607.
- Falster D. S., Warton D. I., Wright I. J. 2006. SMATR: Standardised major axis tests and routines, ver 2.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>.
- Félix-Hackradt F. C., Hackradt C. W., Treviño-Otón J., Pérez-Ruzafa A., García-Charton J. A. 2013a. Temporal patterns of settlement, recruitment and post-settlement losses in a rocky reef fish assemblage in the South-Western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 160: 2337–2352.
- Félix-Hackradt F. C., Hackradt C. W., Treviño-Otón J., Segovia-Viadero M., Pérez-Ruzafa A., García-Charton J. A. 2013b. Environmental determinants on fish post-larval distribution in coastal areas of south-western Mediterranean Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 129: 59–72.
- Finucane J. H., Collins L. A. 1984. Reproductive biology of cero, *Scomberomorus regalis*, from the coastal waters of South Florida. *Northeast Gulf Science*, 7: 101–107.

- Fisher R., Bellwood D. R. 2002. A light trap design for stratum-specific sampling of reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269: 27–37.
- Frank K. T. 1988. Independent distribution of fish larvae and their prey: natural paradox or sampling artifact. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 48–59.
- Franz B. 2006. Implementation of SST Processing Within the OBPG. http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/DOCS/modis_sst/S.
- Gagliardini D. A., Amoroso R. O., Dell’Arcipriete P., Yorio P., Orensanz J. M. 2004. Detection of small-scale coastal oceanographic processes through LANDSAT TM/ETM+ Images: implications for the study of biological processes along the Patagonian coasts of Argentina. *Gayana*, 68: 194–200.
- Galván D. E. 2008. Ensamblajes de peces en los arrecifes norpatagónicos: diversidad, abundancia y relaciones tróficas y con el hábitat. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina, 129p.
- Galván D. E., Venerus L. A., Irigoyen A. J. 2009a. The reef fish fauna of the Northern Patagonian gulfs, Argentina, Southwestern Atlantic. *The Open Fish Science Journal*, 2: 90–98.
- Galván D. E., Botto F., Parma A. M., Bandieri L., Mohamed N., Iribarne O. O. 2009b. Food partitioning and spatial subsidy in shelter-limited fishes inhabiting patchy reefs of Patagonia. *Journal of Fish Biology*, 75: 2585–2605.
- García del Moral Martín R. 1993. Laboratorio de anatomía patológica. Madrid, Mc Graw-Hill, Interamericana de España, 657p.
- Getino L. N. 2012. Evaluación de la distorsión óptica y del efecto de arqueo en la captura de datos morfogeométricos. El mero *Acanthistius patachonicus* (Jenyns 1842) como caso de estudio. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina, 52p.
- Gillanders B. M., Able K. W., Brown J. A., Eggleston D. B., Sheridan P. F. 2003. Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series*, 247: 281–295.
- Giora J., Bernhardt Fialho C. 2009. Reproductive biology of weakly electric fish *Eigenmannia trilineata* López and Castello, 1966 (Teleostei, Sternopygidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52: 617–628.

- Góngora M. E. 2011. Dinámica y manejo de la captura incidental de peces en la pesquería del langostino patagónico (*Pleoticus muelleri*). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina, 253p.
- González R. A. C. 1998. Biología y explotación pesquera del salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Pinguipedidae) en el Golfo San Matías, Patagonia, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, 135p.
- González R. A. C. 2006. Age and growth of the Argentine sandperch *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) Berg, 1899 in the San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). Fisheries Research, 79: 120–128.
- González Kother P. A. 2001. Biología reproductiva y conducta trófica de *Pinguipes chilensis* Valenciennes, 1833 (Perciformes: Pinguipedidae). Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Concepción, Chile, 158p.
- González P., Oyarzún C. 2002. Variabilidad de índices biológicos en *Pinguipes chilensis* Valenciennes 1833 (Perciformes, Pinguipedidae): ¿Están realmente correlacionados?. Gayana, 66: 249–253.
- Gosztanyi A. E., Kuba L. 1996. Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe técnico n° 4. Fundación Patagonia Natural, Chubut, Patagonia, Argentina, 29p. URL: <http://www.patagonianatural.org/publicaciones/archivos/informes-tecnicos/item/1172-pmzcp-1-informe-tecnico-n-4>.
- Gray C. A., Otway N. M., Laurenson E. A., Miskiewicz A. G., Pethebridge R. L. 1992. Distribution and abundance of marine fish larvae in relation to effluent plumes from sewage outfalls and depth of water. Marine Biology, 113: 549–559.
- Grift R. E., Rijnsdorp S. B., Barot S., Heino M., Dieckmann U. 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. Marine Ecology Progress Series, 257: 247–257.
- Gross M. 1984. Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. Pags. 55–75. En: Fish reproduction: strategies and tactics. Potts G. W., Wootton R. J. (eds.). London, Academic Press.

- Gross M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution (TREE)*, 11: 92–97.
- Grote B., Stenevik E. K., Ekau W., Verheye H. M., Lipiński M. R., Hagen W. 2012. Spawning strategies and transport of early stages of the two Cape hake species, *Merluccius paradoxus* and *M. capensis*, in the southern Benguela upwelling system. *African Journal of Marine Science*, 34: 195–204.
- Grothendieck G. 2007. nls2: Non-linear regression with brute force. R package version 0.1-2. <http://CRAN.R-project.org/package=nls2>
- Grüss A., Drexler M., Ainsworth C. H. 2014. Using delta generalized additive models to produce distribution maps for spatially explicit ecosystem models. *Fisheries Research*, 159: 11–24.
- Guidetti P., Bussotti S. 2000. Fish fauna of a mixed meadow composed by the seagrasses *Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii* in the Western Mediterranean. *Oceanologica Acta*, 23: 759–770.
- Guisan A. 2002. Semi-quantitative response models for predicting the spatial distribution of plant species. Pags. 315–326. En: *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Scott J. M., Heglund P. J., Samson F., Haufler J., Morrison M., Raphael M., Wall B. (eds.). Island Press, Covelo, CA.
- Gunderson D. R., Parma A. M., Hilborn R., Cope J. M., Fluharty D. L., Millar M. L., Vetter R. D., Heppell S. S., Greene H. G. 2008. The challenge of managing rocky reef resources. *Fisheries*, 33: 172–179.
- Haller M. 1981. Descripción geológica de la hoja 43h; Puerto Madryn, provincia de Chubut. Servicio Geológico Nacional Buenos Aires, 184: 1–40.
- Harasti D., Gallen C., Malcolm H., Tegart P., Hughes B. 2014. Where are the little ones: distribution and abundance of the threatened serranid *Epinephelus daemeli* (Günther, 1876) in intertidal habitats in New South Wales, Australia. *Journal of Applied Ichthyology*, 30: 1007–1015.
- Hastie T., Tibshirani R. 1990. *Generalized additive models*. Chapman and Hall, London. 352p.

- Heemstra P. C. 2010. Taxonomic review of the perciform fish genus *Acanthistius* from the east coast of southern Africa, with description of a new species and designation of a neotype for *Serranus sebastoides* Castelnau, 1861. *Zootaxa*, 2352: 59–68.
- Helfman G. S., Collette B. B., Facey D. E. 1997. The diversity of fishes. Blackwell Science, Inc.: Massachusetts. 528p.
- Helfman G. S., Collette B. B., Facey D. E., Bowen B. W. 2009. The diversity of fishes. Biology, evolution, and ecology. 2nd ed. Chichester, UK, Hoboken, N.J., Wiley-Blackwell. 720p.
- Hernández-Miranda E., Palma A. T., Ojeda F. P. 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 1075–1092.
- Herrera M. E., Cousseau M. B. 1996. Comparación del esqueleto óseo de dos especies de peces de la familia Pinguipedidae. *Naturalia Patagónica (Ciencias Biológicas)*, 4: 95–110.
- Hixon M. A. 2011. 60 Years of coral reef fish ecology: Past, present, future. *Bulletin of Marine Science*, 87: 727–765.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe, viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International Pour L'Exploration de la Mer*, 20: 1–228 .
- Holm S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6: 65–70.
- Hunt T. L., Ford J. R., Swearer S. E. 2011. Ecological determinants of recruitment to populations of a temperate reef fish, *Trachinops caudimaculatus* (Plesiopidae). *Marine and Freshwater Research*, 62: 502–509.
- Hunter J. R., Goldberg S. R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin U.S.*, 77: 641–652.
- Hunter J. R., Macewicz B. 1985. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 21: 139–149.

- Hunter J. R., Lo N. C. H., Leong R. J. H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. Pags. 67–77. En: An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. Lasker R. (ed.). NOAA Technical Report NMFS, 36.
- International Council for the Exploration of the sea (ICES). 2008. Report of the Workshop on Maturity Ogive Estimation for Stock Assessment (WKMOG), 3-6 June 2008, Lisbon, Portugal. Copenhagen, ICES, 68p. (ICES CM2008/ACOM:33. ICES WKMOG Report 2008) <http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/a com/2008/WKMOG/WKMOG08.pdf>
- Irigoyen A. J. 2006. Distribución espacial y temporal del mero (*Acanthistius brasiliensis*) en la plataforma Argentina. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina, 54p.
- Irigoyen A. J., Cavaleri Gerhardinger L., Carvalho-Filho A. 2008. On the status of the species of *Acanthistius* (Gill, 1862) (Percoidei) in the South-West Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 1813: 51–59.
- Irigoyen A. J., Galván D. E., Venerus L. A., Parma A. M. 2013. Variability in abundance of temperate reef fishes estimated by visual census. *PLoS ONE*, 8: e61072.
- Kendall A. W., Lenarz W. H. 1986. Status of early life history studies of northeast Pacific rockfishes. *Proceedings of the International Rockfish Symposium*. Anchorage, University of Alaska. Pags. 99–128
- Kingsford M. J. 1990. Linear oceanographic features: a focus for research on recruitment processes. *Australian Journal of Ecology*, 15: 391–401.
- Kingsford M. J., Choat J. H. 1986. Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. *Marine Biology*, 91: 161–171.
- Kingsford M. J., Leis J. M., Shanks A., Lindeman K. C., Morgan S. G., Pineda J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70: 309–340.
- Kitchens L. L., Rooker J. R. 2014. Habitat associations of dolphinfish larvae in the Gulf of Mexico. *Fisheries Oceanography*, 23: 460–471.

- Landaeta M. F., Bustos C. A., Contreras J. E., Salas-Berríos F., Palacios-Fuentes P., Alvarado-Niño M., Letelier J., Balbontín F. 2015a. Larval fish feeding ecology, growth and mortality from two basins with contrasting environmental conditions of an inner sea of northern Patagonia, Chile. *Marine Environmental Research*, 106: 19–29.
- Landaeta M. F., Contreras J. E., Bustos C. A., Pérez-Matus A. 2015b. Growth and condition of larval rockfish in a Patagonian fjord-type inlet: role of hydrographic conditions and food availability. *Aquatic Ecology*, 49: 573–584.
- Lecchini D., Osenberg C. W., Shima J. S., St Mary C. M., Galzin R. 2007. Ontogenetic changes in habitat selection during settlement in a coral reef fish: ecological determinants and sensory mechanisms. *Coral Reefs*, 26: 423–432.
- Lecchini D., Waqalevu V. P., Holles S., Lerohellec M., Brie C., Simpson S. D. 2013. Vertical and horizontal distributions of coral-reef fish larvae in open water immediately prior to reef colonization. *Journal of Fish Biology*, 82: 2135–2140.
- Leis J. M. 1982. Nearshore distribution gradients of larval fish (15 taxa) and planktonic crustacean (6 taxa) in Hawaii. *Marine Biology*, 72: 89–97.
- Leis J. M. 1991. The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. Pags. 183–230. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale P. (ed.). Academic Press: California.
- Leis J. M., Piola R. F., Hay A. C., Wen C., Kan K. 2009. Ontogeny of behaviour relevant to dispersal and connectivity in the larvae of two non-reef demersal, tropical fish species. *Marine and Freshwater Research*, 60: 211–223.
- López R. B. 1964. Problems in the geographic distribution of the South- American marine fishes. *Boletín del Instituto de Biología Marina Mar del Plata*, 7: 57–62.
- López-Sanz A., Vert N., Zabala M., Sabatés A. 2009. Small-scale distribution of fish larvae around the Medes Islands marine protected area (NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 31: 763–775.
- López S., Militelli M. I., Riestra C. 2015. Actividad reproductiva del mero (*Acanthistius patachonicus*) en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires. Resultados de muestreos de desembarque del puerto de Quequén/Necochea años 2012 y 2013.

- Informe Técnico de Investigación n°19. Dirección Nacional de Investigación del INIDEP.
- Macchi G. J. 1998. Preliminary estimate of spawning frequency and batch fecundity of striped weakfish, *Cynoscion striatus*, in coastal waters off Buenos Aires province. *Fishery Bulletin*, 96: 375–381.
- Macchi G. J., Elias I., Burgos G. E. 1995. Histological observations on the reproductive cycle of the Argentinian sandperch, *Pseudoperca semifasciata* (Osteichthyes, Pinguipedidae). *Scientia Marina*, 59: 119–127.
- Macchi G. J., Leonarduzzi E., Díaz M. V., Renzi M., Rodrigues K. 2013. Maternal effects on fecundity and egg quality of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fishery Bulletin*, 111: 325–336.
- Machinandiarena L., Brown D. R., Ehrlich M. D., Pájaro M., Dorado J., Teso V. 2006. Distribución de huevos, larvas y prerreclutas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en la zona común de pesca argentino-uruguaya. Período 1999-2001. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 18: 21–32.
- Machinandiarena L., Ehrlich M. D., Brown D., Pájaro M., Leonarduzzi E. 2004. Distribución y abundancia de huevos y larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el litoral norpatagónico. Período diciembre 2000 a marzo – abril 2001. Informe Técnico Interno DNI-INIDEP n°29.
- Macpherson E., Raventos, N. 2006. Relationship between pelagic larval duration and geographic distribution of Mediterranean littoral fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 327: 257–265.
- Marcinkevicius M. S. 2009. Ciclo Reproductivo del esgrófalo, *Sebastes oculatus*. 2^{da} Conferencia Latinoamericana sobre Cultivo de Peces Nativos, Chascomús, Argentina.
- Marcinkevicius M. S. 2015. Análisis histológico del desarrollo gonadal del Mero Austral, *Sebastes oculatus*. 4° Simposio Argentino de Ictiología, Mar del Plata Argentina.
- McArdle B. H. 1988. The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 2329–2339.

- McClellan A. M. 1999. Patterns of settlement of juvenile kelp bass (*Paralabrax clathratus*) at Catalina Island during the summers of 1997 and 1998. Tesina de maestría. California State University, Northridge, California, United States. 70p.
- McClenachan L. 2009. Historical declines of goliath grouper populations in South Florida, USA. *Endangered Species Research*, 7: 175–181.
- McCullagh P., Nelder J. A. 1989. *Generalized linear models*, 2nd ed. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC (Monographs on Statistics and Applied Probability 37) 511p.
- McKaye K. R. 1984. Behavioural aspects of ciclid reproductive strategies: patterns of territoriality and brood defence in Central American substratum spawners and African mouth brooders. Pags. 245–273. En: *Fish reproduction: strategies and tactics*. Potts G. W., Wootton R. J. (eds.). London, Academic Press.
- Menni R. C., Gosztonyi A. E. 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 17: 1–29.
- Militelli M. I., Ignacio S., Juguera Canteloup J. H. 2012. Áreas de desove, fecundidad y calidad ovocitaria del mero (*Acanthistius patachonicus*) en la zona de El Rincón. Resultados de la campaña de investigación costera OB03/2012. Informe n° 78, 14p.
- Militelli M. I., Macchi G. J. 2001. Reproducción del pez palo (*Percophis brasiliensis*) en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 14: 5–21.
- Militelli M. I., Macchi G. J., Rodrigues K. A. 2013. Comparative reproductive biology of Sciaenidae family species in the Río de la Plata and Buenos Aires Coastal Zone, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 413–423.
- Morton J. K., Gladstone W. 2011. Spatial, temporal and ontogenetic variation in the association of fishes (family Labridae) with rocky-reef habitats. *Marine and Freshwater Research*, 62: 870–884.
- Morton D. N, Shima J. S. 2013 Habitat configuration and availability influences the settlement of temperate reef fishes (*Tripterygiidae*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449: 215–220.

- Moser H. G. 1981. Morphological and functional aspects of marine fish larvae. Pags. 89–131. En: Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. Lasker R. (ed.). University of Washington Press, Seattle, Washington, United States.
- Moser H. G., Butler J. L. 1981. Description of reared larvae and early juveniles of the calico rockfish, *Sebastes dallii*. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 22: 88–95.
- Murua H., Saborido-Rey F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 33: 23–31.
- Nakamura I., Inada T., Takeda M., Hatanaka H. 1986. Important fishes trawled off Patagonia. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo. 369p.
- Nalesso R. C., Duarte L. F. L., Pierozzi Jr. I., Enumo E. F. 1995. Tube epifauna of the Polychaete *Phyllochaetopterus socialis* Claparède. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 41: 91–100.
- Nash R. D. M., Geffen A. J. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa L.*)?. Journal of Marine Systems, 93: 58–68.
- Neira F. J., Miskiewicz A. G., Trnski T. 1998. Methods. Pags. 11–19. En: Larvae of temperate Australian fishes. Laboratory guide for larval fish identification. Neira F. J., Miskiewicz A. G., Trnski T. (eds.). University of Western Australia Press, Nedlands.
- Nelson J. S. 2006. Fishes of the world. 4th ed. Hoboken, N. J., Wiley J. & Sons, 601p.
- Norcross B. L., Shaw, R. F. 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. Transactions of the American Fisheries Society, 113: 153–165.
- Obenat S., Ferrero L., Spivak E. 2001. Macrofauna associated with *Phyllochaetopterus socialis* aggregations in the Southwestern Atlantic. Vie et Milieu, 51: 131–139.
- Ohnishi N, Yanagisawa Y, Kohda M. 1997. Sneaking by harem masters of the sandperch, *Parapercis snyderi*. Environmental Biology of Fishes, 50: 217–223.
- Olds A. D., Albert S., Maxwell P. S., Pitt K. A., Connolly R. M. 2013. Mangrove-reef connectivity promotes the effectiveness of marine reserves across the western Pacific. Global Ecology and Biogeography, 22: 1040–1049.

- Oliveira C. L. C., Fialho C. B., Malabarba L. R. 2010. Reproductive period, fecundity and histology of gonads of two cheirodontines (Ostariophysi: Characidae) with different reproductive strategies - insemination and external fertilization. *Neotropical Ichthyology*, 8: 351–360.
- Oliveira R. F., Taborsky M., Brockmann H. J. (eds). 2008. *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press, 519p.
- Orsi Relini L. 2002. Occurrence of the South American fish *Pinguipes brasilianus*, Cuvier in Cuvier and Valenciennes, 1829 (Pinguipedidae), in the Mediterranean. *Cybium*, 26: 147–149.
- Otero H., Bezzi S. I., Renzi M., Verazay G. 1982. Atlas de los recursos pesqueros demersales del Mar Argentino. Mar del Plata, INIDEP, Contribución Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), n° 423. 248p.
- Paiva M. I., Mendes L. F., Lins-Oliveira J. E., Alencar C. E. R. D., Torquato F. O. 2015. Temporal and spatial patterns on the settlement of reef fish larvae in a South Atlantic reef, Bahia, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 10: 19–28.
- Pájaro M., Macchi G. J. 2001. Distribución espacial y estimación de la talla de primera maduración del stock patagónico de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el período de puesta diciembre 2000 – abril 2001. Informe Técnico Interno DNI INIDEP N°100/01, 14p.
- Pankhurst N. W., Conroy A. M. 1987. Seasonal changes in reproductive condition and plasma levels of sex steroids in the blue cod, *Paraperis colias* (Bloch and Schneider) (Mugiloididae). *Fish Physiology and Biochemistry*, 4: 15–26.
- Parker G., Paterlini M. C., Violante M. A. 1997. El fondo marino. Pags. 65–88. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Boschi E. E. (ed.). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Argentina.
- Pattick P., Strydom N. A. 2014. Larval fish variability in response to oceanographic features in a nearshore nursery area. *Journal of Fish Biology*, 85: 857–881.
- Payne A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. Chichester, New York, J. Wiley & Sons, 301p.

- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Development Core Team. 2014. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. <http://CRAN.Rproject.org/package=nlme>
- Platt T., Fuentes-Yaco C., Frank K. T. 2003. Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature*, 423: 398–399.
- Potthoff T. 1984. Clearing and staining techniques. Pags. 35–37. En: Ontogeny and systematics of fishes. Moser G., Richards W. J., Cohen D. M., Fahay M. P., Kendall A.W., Richardson S. L. (eds.). American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication, Lawrence.
- Quade D. 1979. Using weighted rankings in the analysis of complete blocks with additive block effects. *Journal of the American Statistical Association*, 74: 680–683.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Reiss H., Kröncke I., Ehrich S. 2006. Estimating catch efficiency of a 2 m beam trawl for sampling epifauna by removal experiments. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1453–1464.
- Rivas A. L. 1990. Análisis estacional de la estructura termo-halina en el golfo San José, Argentina. *Geoacta*, 17: 37–48.
- Robertson D. R. 1992. Patterns of lunar settlement and early recruitment in Caribbean reef fishes at Panamá. *Marine Biology*, 114: 527–537.
- Rocha-Olivares A., Rosenblatt R. H., Vetter R. D. 1999. Cryptic species of rockfishes (Sebastes: Scorpaenidae) in the Southern Hemisphere inferred from mitochondrial lineages. *The Journal of Heredity*, 90: 404–411.
- Roff D. A. 1996. The evolution of threshold traits in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 71: 3–35.
- Rooper C. N., Boldt J. L., Batten S., Gburski C. 2012. Growth and production of Pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) in nursery habitats of the Gulf of Alaska. *Fisheries Oceanography*, 21: 415–429.

- Rosa I. L., Rosa R. S. 1997. Systematic revision of the South American species of Pinguipedidae (Teleostei, Trachinoidei). *Revista Brasileira de Zoologia*, 14: 845–865.
- Rubinich J. P. 2001. Edad y crecimiento del mero *Acanthistius brasilianus* (Pisces, Serranidae) en el golfo San Matías, Argentina. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina, 44p.
- Sabatés A., Olivar M. P. 1990. Early development and spawning of *Sebastes capensis* in the Southeast Atlantic. *Marine Biology*, 107: 389–395.
- Sabatini M., Martos P. 2002. Mesozooplankton features in a frontal area off Northern Patagonia (Argentina) during spring 1995 and 1998. *Scientia Marina*, 66: 215–232.
- Sadovy Y., Domeier M. 2005. Are aggregation-fisheries sustainable? Reef fish fisheries as a case study. *Coral Reefs*, 24: 254–262.
- Sadovy Y., Erisman B. 2012. Fishery and Biological Implications of Fishing Spawning Aggregations, and the Social and Economic Importance of Aggregating Fishes. Pags. 225–284. En: *Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management*. Sadovy de Mitcheson Y., Colin P. L. (eds.). Fish & Fisheries Series 35.
- Sadovy de Mitcheson Y., Liu M. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish and Fisheries*, 9: 1–43.
- Sale P. F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 18: 367–421.
- Sale P. F. (ed.). 1991. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, Inc. Publ., San Diego, California, 754p.
- San Román N. A. 1980. Biología, distribución y crecimiento de *Acanthistius brasilianus* (Valenciennes, 1826) Jordan and Eigenmann 1896. Tesis Doctoral, Universidad de Hamburgo, Alemania, 44p.
- Sánchez R. P. 1991. Current state of marine ichthyoplankton research in Argentina and Uruguay. *Atlantica*, 13: 215–231.
- Sánchez R. P., Acha M. 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and juveniles of *Sebastes oculatus* with referente to two Southwest Atlantic

- Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni*. Meeresforschungen, 32: 107–133.
- Sánchez R. P., Espinaca R. A., Sakurai Y., Tanaka M., Brunetti N., Morioka S., Sakai M. (Coordinadores) 1999. Hipótesis vigentes sobre el reclutamiento de calamares y peces marinos. Pags. 215–219. En: Avances en métodos y tecnología aplicados a la investigación pesquera. Seminario Final del Proyecto INIDEP – JICA sobre evaluación y monitoreo de recursos pesqueros 1994 – 1999. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.
- Sánchez-Ramírez M., Flores-Coto C. 1993. Desarrollo larvario y clave de identificación de algunas especies de la familia Carangidae (Pisces) del sur del Golfo de México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 20: 1–24.
- Sano M. 1993. Foraging activities and diets of males and females in a harem sandperch (Pisces: Pinguipedidae). Marine Ecology Progress Series, 98: 55–59.
- Sarkar S. K., Midi H., Rana S. 2011. Detection of outliers and influential observations in binary logistic regression: an empirical study. Journal of Applied Sciences, 11: 26–35.
- Sato N. E., Hernández D., Viñas M. D. 2011. Feeding habits of *Engraulis anchoita* (Hubbs & Marini, 1935) larvae in coastal waters off Buenos Aires Province, Argentina. Latin American Journal of Aquatic Research, 39: 16–24.
- Schwindt E., López Gappa J., Raffo M. P., Tatián M., Bortolus A., Orensanz J. M., Alonso G., Diez M. E., Doti B., Genzano G., Lager C., Lovrich G., Piriz M. L., Méndez M. M., Savoya V., Sueiro M. C. 2014. Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. Marine Environmental Research, 99: 60–68.
- Shapiro D. Y. 1991. Intraspecific variability in social systems of coral reef fishes. Pags. 331–355. En: The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Sale P. F. (ed.). Academic Press, San Diego, California, 92101.
- Shaw F. R., Morado J. F., Lowe V. C., McDermott S. F. 2012. An atlas of reproductive development in rockfishes, genus *Sebastes*. NOAA Professional Paper NMFS 14, 77p.

- Sjölander S., Larson H. O., Engström J. 1972. On the reproductive behavior of two labrid fishes, the Ballan wrasse (*Labrus bergylta*) and Jago's goldsinny (*Ctenolabrus rupestris*). *Revue Comporte Animale*, 6: 43–51.
- Smith W. L., Craig T. M. 2007. Casting the percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percid fishes. *Copeia*, 1: 35–55.
- Sokal R., Rohlf F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York. 408p.
- Sparta A. 1939. Contributo alla conoscenza dello sviluppo nei percidi. Uova, stadi embrionali e post-embrionali di *Polyprion cernium*. Consiglio Nazionale delle Ricerche. R. Comitato talassografico italiano. Memoria CCLIX.
- Sponaugle S., Grorud-Colvert K., Pinkard D. 2006. Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series*, 308: 1–15.
- Stockley P., Gage M. J. G., Parker G. A., Moller A. P. 1997. Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics. *The American Naturalist*, 149: 933–954.
- Stroud G. J. 1982. The taxonomy and biology of fishes of the genus *Parapercis* (Teleostei: Mugiloididae) in Great Barrier Reef waters. Tesis Doctoral, James Cook University of North Queensland, Townsville, Australia, 555p.
- Suquet M., Billard R., Cosson J., Dorange G., Chauvaud L., Mugnier C., Fauvel C. 1994. Sperm features in turbot (*Scophthalmus maximus*): a comparison with other freshwater and marine fish species. *Aquatic Living Resources*, 7: 283–294.
- Suthers I. M., Frank K. T. 1989. Inter-annual distribution of larval and pelagic juvenile cod (*Gadus morhua*) in southwestern Nova Scotia determined with two different gear types. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 591–602.
- Sylvester M., Silvano J., Ehrlich M., Venerus L. A. 2008. Composición estival del ictioplancton en el Parque Marino golfo San José, Península Valdés. III Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad. Depto. de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN, UBA y Dirección Nacional de Ordenamiento Ambiental y Conservación de la Biodiversidad, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Buenos Aires, Argentina.

- Taborsky M. 1998. Sperm competition in fish: “bourgeois” males and parasitic spawning. *Trends in Ecology and Evolution (TREE)*, 13: 222–227.
- Taborsky M. 2008. Alternative reproductive tactics in fish. Pags. 251–299. En: *Alternative reproductive tactics. An integrative approach*. Oliveira R. F., Taborsky M., Brockmann H. J. (eds.). Cambridge University Press.
- Taylor W. R., Van Dyke G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9: 107–119.
- Timi J. T., Lanfranchi A. L., Luque J. L. 2010. Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasilianus* in the southwestern Atlantic: infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *International Journal for Parasitology*, 40: 243–254.
- Trnski T., Leis T. M. 1991. A beginner’s guide to illustrating fish larvae. Pags. 198–202. En *Larval Biology*. Hancock D.A. (ed.). Australian Government Publishing Service. Bureau of Rural Resources Proceedings, Canberra.
- Venerus L. A. 2006. Dinámica espacial del salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Pinguipedidae) – Implicancias para el uso sustentable de sistemas de arrecifes rocosos. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, 182p.
- Venerus L. A. 2010. La delicada situación de los sistemas de arrecifes rocosos en la Patagonia norte. *Ciencia e Investigación*, 60: 38–45.
- Venerus L. A., Ciancio J. E., Riva Rossi C., Gilbert-Horvath E. A., Gosztonyi A. E., Garza J. C. 2013. Genetic structure and different color morphotypes suggest the occurrence and bathymetric segregation of two incipient species of *Sebastes* off Argentina. *Naturwissenschaften*, 100: 645–658.
- Venerus L. A., Irigoyen A. J., Galván D. E., Parma A. M. 2014. Spatial dynamics of the Argentine sandperch, *Pseudoperca semifasciata* (Pinguipedidae), in temperate rocky reefs from northern Patagonia, Argentina. *Marine and Freshwater Research*, 65: 39–49.
- Venerus L. A., Machinandiarena L., Ehrlich M. D., Parma A. M. 2005. Early life history of the Argentine sandperch *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) off northern Patagonia. *Fishery Bulletin*, 103: 195–206.

- Venerus L. A., Parma A. M., Galván D. E. 2008. Annual occupation pattern of temperate rocky reefs by the Argentine sandperch *Pseudoperca semifasciata* in San José Gulf Marine Park, Argentina. *Fisheries Management and Ecology*, 15: 217–229.
- Victor B. C. 1986. Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral reef fish population. *Ecological Monographs*, 56: 145–160.
- Victor B. C. 1991. Settlement strategies and biogeography of reef fishes. Pags. 231–260. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale P. F. (ed.). Academic Press, Inc. Publ., San Diego, California.
- Vigliola L., Harmelin-Vivien M. 2001. Post-settlement ontogeny in three mediterranean reef fish species of the genus *Diplodus*. *Bulletin of Marine Science*, 68: 271–286.
- Walker S. P. W., McCormick M. I. 2004. Otolith-check formation and accelerated growth associated with sex change in an annual protogynous tropical fish. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 201–212.
- Walker S. P. W., McCormick M. I. 2009. Sexual selection explains sex-specific growth plasticity and positive allometry for sexual size dimorphism in a reef fish. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3335–3343.
- Ward T. M., Staunton-Smith J., Hoyle S., Halliday I. A. 2003 Spawning patterns of four species of predominantly temperate pelagic fishes in the sub-tropical waters of southern Queensland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 1125–1149.
- Warner R. R. 1997. Sperm allocation in coral reef fishes: strategies for coping with demands on sperm production. *BioScience*, 47: 561–564.
- West G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*, 41: 199–222.
- Williams G., Sapoznik M., Ocampo-Reinaldo M., Solis M., Narvarte M., González R., Esteves J. L., Gagliardini D. 2010. Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. *International Journal of Remote Sensing*, 31: 4531–4542.
- Williams G. N., Zaidman P. C., Glebocki N. G., Narvarte M. A., González R. A. C., Esteves J. L., Gagliardini D. A. 2014. Comparison between remotely-sensed sea-surface temperature (AVHRR) and in situ records in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42: 192–203.

- Wilson D. T. 2001. Patterns of replenishment of coral reef fishes in the nearshore waters of the San Blas Archipelago, Caribbean Panama. *Marine Biology*, 139: 735–753.
- Wood S. N. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. CRC Press, London. 384p.
- Wood S. N., Augustin N. H. 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 157: 157–177.
- Wootton R. J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. Pags. 1–12. En: *Fish reproduction: strategies and tactics*. Potts G. W., Wootton R. J. (eds.). Academic Press, new York.
- Wootton R. J. 1990 *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, London, 386p.
- Wootton R. J. 1998. *Ecology of teleost fishes* (2nd ed.). Fish and Fisheries Series 24. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland, 386p.
- Zaixso H., Lizarralde Z., Pastor C., Gomes-Simes E., Romanello E., Pagnoni G. 1998. Distribución espacial del macrozoobentos submareal del golfo San José (Chubut, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 33: 43–72.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A., Smith G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, Springer, 574p.