TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DEL PULPITO, *OCTOPUS TEHUELCHUS*, EN TRES AMBIENTES DEL GOLFO SAN MATÍAS

por

Biol. Lorena Pía Storero

Directora: Dra. Maite Andrea Narvarte

San Antonio Oeste

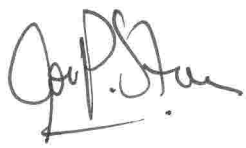
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Córdoba, Argentina
2010

Autorización para Publicar en un E-Repositorio de Acceso Abierto

Apellido y nombres: Storero, Lorena P.
DNI: 28.1173252
Correo electrónico: lorestorero@gmail.com

AUTORIZO por la presente a la Biblioteca del Instituto de Biología Marina y Pesquera "Almirante. Storni" a publicar en texto completo el trabajo final de Tesis de mi autoría que aquí se presenta para los usuarios que lo soliciten con fines de investigación y estudio.

Firma: 

Fecha: 26/08/2013

COMISIÓN ASESORA

Dr. Ricardo Bastida, Universidad Nacional de Mar del Plata.

Dr. Ricardo Sahade, Universidad Nacional de Córdoba.

Dra. Maite Andrea Narvarte, Universidad Nacional del Comahue.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma: …….. Aclaración: …….

Firma: …….. Aclaración: …….

Firma: …….. Aclaración: …….

Dedicatoria

A Mati, mi mamá y mi papá.

A mi otro yo.-

Agradecimientos

A Mati por compartir cada momento de mi vida. Por ser mi colega, mi amigo, mi amor, mi cómplice, y todo.

A mi mamá y mi papá por el amor y apoyo incondicional que mi brindan en cada etapa de mi vida. Y a mis hermanos y mis sobrinas por hacerme reir a carcajadas.

A Tutu por hacerme alegres y relajados los momentos de mayor locura.

A mi otro yo, por no abandonarme en el camino y estar siempre dispuesto a abrir la puerta para salir jugar a la playa.

Gracias especiales a Maite Narvarte por hacer sencillo y divertido el proceso de aprender. Por las charlas y discusiones, y sobre todo por ser, además de mi directora, una gran amiga.

A Raúl González por apoyarme en todas las ideas e incoherencias que se me ocurrían y por los años de trabajo y amistad compartidos.

A Suncho y Cacho, mis pulperos de confianza, por las caminatas en silencio en la restinga y los miles de pulpitos capturados.

A los miembros de la Comisión Asesora Dr. Ricardo Sahade y Dr. Ricardo Bastida, por las sugerencias durante el proceso de realización de la tesis.

Al Dr. Oscar Iribarne por permitirme utilizar sus datos de 1980 y al Dr. Enrique Morsan por los datos de temperatura superficial del mar.

A Cristian Schneider por ayudarme con las líneas de costa y los análisis espaciales, y estar siempre dispuesto a darme una mano.

A Néstor Dieu, Sandro Acosta, Pablo Sacco y Kelo Camarero, por las miles de salidas a la costa y por los momentos compartidos en cada salida.

A los técnicos del IBMPAS: Andrea Amestoy, Marcela Williams, Roxana Soler, Marcelo Gavensky y Marcelo San Martín, por ayudarme a medir miles de pulpitos, huevos, presas, estómagos verdaderos y “seudoestómagos”. Y a todas aquellas personas que se acercaron a darme una mano durante los largos días de muestreo.

A Cali y Guille Soria por sacarme del apuro con los mapas y posters.

A todos mis amigos y colegas que hicieron divertidas las horas de trabajo y que aportaron con sus ideas a esta tesis: Andrea Roche, Alonso Medina, Soledad Avaca, Marianela Gastaldi, Guillermo Svendsen, Alejandra Romero, Matías Maggioni, Erica Oherens, Paula Zaidman, Socorro Doldan, Elena Guerrero Sanchez Guerrero y Mariano Soria.

A mis amigas de toda la vida por darme ánimo cuando todo parecía grisáceo.

A las instituciones: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PID 371), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional del

Comahue, Universidad Nacional de Córdoba. Especialmente gracias al Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni y todo su personal por brindarme las herramientas para desarrollar esta tesis.

Finalmente mi más sincero agradecimiento a todos los que me acompañaron e hicieron posible que completara esta etapa de mi vida.

Un día de pulpeada…

Imaginemos un día de pesca con un pulpero. Tendríamos que levantarnos muy temprano, incluso antes de que amanezca, porque "la marea no espera", nos diría él. Pondríamos el gancho, el balde blanco y las zapatillas gastadas en el jeep junto con un tacho con hielo para quedarnos algunos días en la enramada.

No es muy largo el trayecto hasta la zona de El Fuerte, la principal zona de pesca, pero los camiones con turistas de excursión se encargan de que el camino se vuelva toda una travesía. Los cañadones embarrados complican la llegada hasta la costa para las camionetas envejecidas.

La restinga, con sus cangrejos y mejillines, es el sitio preferido por los pulpitos para alimentarse y reproducirse. Esa franja de intermareal rocoso que se entremezcla con charcos y espartina permite cosechar los mejores pulpos de la temporada. Sólo es necesario un gancho y la humilde certeza de saber que los restos de alimento dejados en la entrada de la cueva determinan exactamente cuales están ocupados.

Hace más de 60 años se pulpea en el Golfo San Matías. Los pescadores aprendieron a utilizar el gancho cuando eran niños, casi como una tradición o una sabiduría que se trasmite de padres a hijos. Las familias se trasladaban a la costa durante el verano para pasar la temporada pulpeando. Los acopiadores se encargaban de llevar el hielo y retirar la captura. En otras épocas se realizaban verdaderos viajes de pesca, con decenas de personas hacia el sur de El Fuerte, a las zonas de "Toto Ortiz", "El Fume", "la Isla" o "los Roldán", pero en la actualidad son muy pocos los que se aventuran a llegar hasta esas playas atravesando alambrados.

Después de dos o tres horas de pesca, la marea indica que hay que regresar y descansar a la sombra. Según cuán habilidoso sea el pulpero puede pescar hasta 20 kilos en un par de horas, y si el día lo permite, se podrá aprovechar la próxima marea antes de que caiga el sol.

Luego el trabajo continúa a la sombra, hay que quitarse las zapatillas mojadas y limpiar uno por uno los pulpitos recolectados. Y cuando el cielo comienza a tornarse rojizo será el momento de hacer un fuego y descansar bajo las estrellas hasta el próximo día. Mientras, debajo del agua, los pulpitos se precipitan a salir de sus refugios y aprovechar las horas de pleamar para alimentarse y completar su ciclo de vida.

Listado de publicaciones derivadas de la tesis

Storero L, Ocampo-Reinaldo M, González R, Narvarte M. (2010) Growth and life span of the small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia): three decades of study. Marine Biology 157(3):55-564.

Storero L, Narvarte M, González R (2010) Marine Protected Areas: management effect or natural variability? The Patagonian octopus case. En revisión.

Índice

1. INTRODUCCIÓN: PROBLEMÁTICA Y OBJETIVOS 6

2. EL SISTEMA DE ESTUDIO: el pulpito patagónico *Octopus tehuelchus* y su hábitat 11

2.1. El Golfo San Matías y su zona costera 11

2.1.1. Bahía de San Antonio **12**

2.1.2. El Fuerte **13**

2.1.3. Complejo Islote Lobos **14**

2.2. El pulpito patagónico 15

2.2.1. Estudios previos **15**

2.2.2. La pesquería del pulpito en el Golfo San Matías **17**

3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES 20

3.1. Recolección de las muestras 20

3.1.1. Sector intermareal

3.1.2. Sector submareal

3.2. Muestreos en laboratorio 21

3.3. Registro de las características ambientales 22

4. CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES DEL PULPITO 23

4.1. Introducción 23

4.2. Materiales y métodos 24

4.3. Resultados 27

4.3.1. Distribución de frecuencia de pesos 27

4.3.2. Proporción de sexos 32

4.3.3. Reclutamiento 35

4.3.4. Densidad y distribución espacial 36

4.4. Discusión 53

5. CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS PARTICULARES 58

5.1. Introducción 58

5.2. Materiales y métodos **59**
5.3. Resultados **60**
5.3.1. Relaciones morfogravimétricas **60**
5.3.2. Evolución de índices gonadosomáticos (IGS) y de condición (ID) **62**
5.3.3. Alimentación. Principales ítems presa **65**
5.3.4. Niveles de infestación parasitaria **69**
5.4. Discusión **71**

6. CICLO DE VIDA Y CRECIMIENTO **76**
6.1. Introducción **76**
6.2. Materiales y métodos **77**
6.3. Resultados **78**
6.3.1. Estadios de madurez **79**
6.3.2. Determinación de edad y estimación de crecimiento individual **81**
6.4. Discusión **85**

7. ESTRATEGIA REPRODUCTIVA **90**
7.1. Introducción **90**
7.2. Materiales y métodos **92**
7.3. Resultados **94**
7.3.1. Talla de primera madurez **94**
7.3.2. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias **100**
7.3.3. Relaciones ovocitarias **106**
7.3.3.1. Comparación entre sitios y estadios de madurez **106**
7.3.3.2. Relación entre el número y la talla de los ovocitos **108**
7.3.3.3. Número de ovocitos y peso total de la hembra **110**
7.3.4. Experimentos en cautiverio **111**
7.4. Discusión **112**

8. CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PESQUERAS **118**
8.1. Introducción **118**
8.2. Materiales y métodos **119**
8.3. Resultados **126**
8.3.1. Características oceanográficas **126**

8.3.2. Características estructurales (complejidad y heterogeneidad) **129**
8.3.3. Evaluación de los refugios **133**
8.3.3.1. En ambiente natural **133**
8.3.3.2. Selectividad en cautiverio **138**
8.3.4. Disponibilidad de presas **138**
8.3.5. Niveles de explotación e incidencia de la pesquería **142**
8.3.5.1. Bahía de San Antonio **142**
8.3.5.2. El Fuerte y Punta Colorada **145**
8.4. Discusión **146**

9. RELACIONES AMBIENTE-PULPITO **153**
9.1. Introducción **153**
9.2. Materiales y métodos **154**
9.3. Resultados **154**
9.4. Discusión **168**
9.4.1. La variabilidad observada y los factores que la explicarían **168**
9.4.2. Medidas de manejo **170**

10. CONCLUSIONES GENERALES **173**

11. BIBLIOGRAFÍA **181**

Abreviaturas

GSM: Golfo San Matías

BSA: Bahía de San Antonio

EF: El Fuerte

IL: Complejo Islote Lobos

LT: Largo total

LDM: Largo dorsal del manto

PT: Peso total

Pt: Peso testículo

PO: Peso ovario

Pneed: Peso complejo de Needham

Pglov: Peso glándula oviductal

PD: Peso glándula digestiva

DFP: Distribución de frecuencias de pesos

IGS: Índice gonadosomático

ID: Índice digestivo o de condición

APM: Análisis de progresión modal

MCOVB: Modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy

IC: Intervalo de confianza

ACP: Análisis de componentes principales

nMDS: Escalamiento multidimensional no métrico

Resumen

Los ecosistemas marinos costeros son altamente variables, y los factores bióticos y abióticos inherentes de estos ambientes pueden influir en las características bio-ecológicas de las poblaciones de cefalópodos residentes. En los sectores costeros del Golfo San Matías (Patagonia), la presencia del pulpito *Octopus tehuelchus* es aprovechada desde hace más de 60 años por pescadores artesanales. El objetivo general del presente estudio es evaluar la capacidad de cambio en el ciclo de vida del pulpito y los factores que determinarían estos cambios, en tres ambientes costeros del Golfo San Matías, con distintas características físicas, ambientales, ecológicas y pesqueras.

El estudio se llevó a cabo en la bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos. Se realizaron campañas mensuales (octubre 2005-2007) en la zona intermareal de cada sitio, en las cuales se realizaron transectas colectando todos los pulpos presentes. Con el fin de evaluar las características biológicas y poblacionales, se registraron las características morfogravimétricas de cada individuo, y se analizaron los contenidos estomacales y ovarios. Además, en cada sitio se evaluaron las características oceanográficas, estructurales, ecológicas, y pesqueras.

La plasticidad fenotípica en respuesta a las condiciones ambientales particulares de cada sector, pareciera ser una de las características inherentes del pulpito. En Islote Lobos las menores tallas y ciclo de vida más corto, lo cual está relacionado con la menor talla de primera madurez y menor fecundidad, serían una consecuencia de la menor temperatura registrada en la zona sur del golfo. Esto determina tasas de crecimiento más lentas, que en combinación con la menor disponibilidad de presas, origina individuos más pequeños que en los otros sitios. Por otra parte, la mayor incidencia de parásitos, afecta la condición de los individuos, lo que sumado a la alta presión de depredación, disminuiría la probabilidad de supervivencia y duración del ciclo de vida de los pulpitos de Islote Lobos.

En El Fuerte los pulpitos presentan las mayores tasas de crecimiento, lo cual origina individuos de gran tamaño, con altos índices gonadosomáticos y de condición durante la época de maduración y puesta. En este sitio se observan las mayores tasas de reclutamiento, que serían favorecidas por una alta probabilidad de supervivencia, debido a la baja presión de depredación y baja prevalencia de parásitos. A su vez, el incremento de la temperatura durante el verano, junto con la alta disponibilidad de presas y de refugios, favorecería las altas tasas de crecimiento y densidad, factores que permiten una alta intensidad de explotación pesquera.

En contraposición con los otros sitios, los amplios rangos de temperatura y salinidad observados en la bahía de San Antonio favorecen la aparición de cohortes sub-anuales con distinto patrón de crecimiento dependiendo de la época de eclosión de los huevos. A su vez, ésto se manifiesta en un comportamiento diferente de los índices gonadosomáticos y de condición, y ocasiona tallas de primera madurez disímiles entre sexos. Por otra parte, la menor disponibilidad de refugios para el pulpito, junto con las altas densidades durante los meses de verano, promueven el desarrollo de una pesquería con refugios artificiales de gran intensidad en los últimos años.

A partir de los resultados obtenidos, se recomienda que se elabore una estrategia de manejo que garantice la sustentabilidad del recurso y su ecosistema, considerando las interacciones de esta pesquería con otras actividades costeras, así como las características biológicas y poblacionales propias del pulpito en cada ambiente particular.

Summary

Coastal marine ecosystems are highly variable and the inherent biotic and abiotic factors of these environments can influence the bio-ecological characteristics of the living cephalopods. The presence of the small octopus "pulpito" *Octopus tehuelchus* in the coastal environments of San Matías Gulf has been exploited by artisanal fishermen for more than 60 years. The aim of this study is to evaluate the variations in the life cycle of the pulpito, and the factors that could account for these variations in three different coastal environments of San Matías Gulf, with differences in the physical, ecological and fisheries characteristics.

This study was developed in San Antonio bay, El Fuerte and Islote Lobos. Monthly samplings (October 2005-2007) in the intertidal sector of each study site were done, and all the octopuses present along transects were collected. To evaluate the biological and population characteristics, morphogravimetic measures were taken of each individual, and the stomach contents and ovaries were analyzed. Also, the oceanographic, structural, ecological and fisheries characteristics of each site were recorded.

Phenotypic plasticity in response to environmental variability seems to be one of the main characteristics of the pulpito. In Islote Lobos the smaller sizes and short life span, which is related with small size at maturity and low fecundity, could be a consequence of the low temperature in the south sector of the gulf. This determines lower growth rates, and jointly with the lower prey availability, produce smaller octopuses than the ones observed in other sites. Moreover, the high parasitic infection affects the octopus's condition. The last, together with the high predation pressure, would diminish the survival and life span of the pulpito in Islote Lobos.

In El Fuerte the pulpito presents the highest growth rates, which originates larger octopuses with high gonadosomatic and condition indices during the maturing and spawning season. In this site, the highest recruitment rates were observed, which could be favoured by high survival due to low predation pressure and low parasitic infection. Also, increasing seawater temperature during summer, jointly with high prey and refuges availability would favour the high growth rates and densities, which allow high fishery exploitation.

In contrast with the other sites, the wide temperature and salinity ranges observed in San Antonio bay, promote the development of two sub-annual cohorts with different growth pattern depending on the date of birth. This also causes a different pattern in

gonadosomatic and condition indices, and different sizes at maturity between sexes. On the other hand, the lower refuge availability jointly with high densities during summer months, favour the development of a pot-longline fishery of high intensity in the last few years.

These results suggest that a specific management strategy that ensures the sustainability of the populations and its ecosystems should be elaborated. Also, in this strategy, interaction of fisheries with other coastal activities and the particular biological and population characteristic of the pulpito in each environment should be taken in to account.

1. INTRODUCCIÓN: PROBLEMÁTICA Y OBJETIVOS

Los cefalópodos, comúnmente pulpos, calamares y sepias, comprenden una clase bien definida dentro del phyllum Mollusca. Comparten la organización básica del cuerpo con los bivalvos, gasterópodos y quitones, y retienen algunas de las características más destacables como la presencia de rádula y la habilidad de secretar una conchilla (Boyle y Rodhouse 2005). Además, son fácilmente reconocidos por las características anatómicas y biológicas que no comparten con otros moluscos, y generalmente la ecología de los cefalópodos es comparada de manera más realista con la de peces que con la de otros moluscos bentónicos (Boyle y Rodhouse 2005).

Numerosas especies de pulpos se encuentran presentes en los ecosistemas marinos de todo el mundo, cumpliendo roles ecológicos cruciales como depredadores y presas (Mangold 1983, Hanlon y Messenger 1996). Generalmente los octópodos son considerados especies de vida corta, rápido crecimiento y oportunistas ecológicos (Forsythe y Van Heukelem 1987, Caddy y Rodhouse 1998), que pueden sufrir grandes fluctuaciones en la abundancia de sus poblaciones en cortos períodos de tiempo (Balguerías et al. 2002). Además, los pulpos constituyen importantes recursos alimenticios en numerosos países de todo el mundo, siendo fuertemente explotados por pesquerías artesanales e industriales (FAO 2008).

A pesar de la importancia ecológica para los ecosistemas donde habitan y su importancia como recurso pesquero, existen numerosos aspectos de la historia de vida de los pulpos que continúan siendo desconocidos. Las características biológicas y ecológicas particulares determinan que los procesos como el crecimiento y la reproducción estén fuertemente influenciados por la temperatura y disponibilidad de alimento (Caddy y Rodhouse 1998). Como resultado, las poblaciones de pulpos, generalmente constituidas por una sola generación anual, pueden exhibir grandes fluctuaciones en su abundancia, siendo afectadas por los cambios ambientales en mayor medida que las poblaciones con generaciones superpuestas (Boyle 1990, Rocha et al. 2001). Esto implica que no tienen un *buffer* en la población frente a años de reclutamiento pobre (Caddy 1983), lo que combinado con el impacto de la pesca puede afectar negativamente la distribución, abundancia y productividad de la población (Moltschaniwskyj y Pecl 2003).

Debido a todo lo mencionado anteriormente, existen grandes dificultades en establecer generalizaciones útiles acerca de las poblaciones de cefalópodos en general y de pulpos en particular (Boyle y Boleztky 1996). Uno de los aspectos más importantes y aún no

comprendidos acabadamente es el conocimiento de la edad y crecimiento individual de los pulpos en ambiente natural (Semmens et al. 2004). Comprender cómo crecen los individuos es un componente fundamental de las investigaciones biológicas y pesqueras, como información esencial para la evaluación de *stocks* y el desarrollo sustentable de las pesquerías (Pecl et al. 2004). Con respecto a ésto, si bien la estructura de la mayoría de las poblaciones de cefalópodos explotadas es bastante simple, esta aparente simplicidad puede incorporar un complejo patrón subyacente de reclutamientos periódicos o sucesivos (Boyle y Boletzky 1996). Caddy (1991) menciona la necesidad de precaución en la interpretación de las estructuras talla/edad de las poblaciones de cefalópodos en general, debido a su extrema variabilidad en el crecimiento y supervivencia en respuesta a las condiciones ambientales, la presencia de micro-cohortes debidas al reclutamiento sucesivo de distintas camadas, y el efecto de las migraciones y/o emigraciones (Boyle y Boletzky 1996).

Los ecosistemas marinos costeros son altamente variables, y los factores bióticos y abióticos inherentes de estos ambientes pueden influir en las características bio-ecológicas de las poblaciones residentes. Las características poblacionales incluyendo densidad, distribución espacial, frecuencia de tallas, estructura de edades y reclutamiento así como el crecimiento somático y reproductivo, el ciclo reproductivo y la mortalidad, pueden ser influenciadas por los factores específicos del hábitat (Beddingfield y McClintock 2000). La plasticidad de los octopódidos ante diversas condiciones ambientales ha merecido la atención de numerosos autores, que han puesto en evidencia la importancia de la temperatura y la disponibilidad de alimento en la regulación del crecimiento y reproducción de los pulpos. Por ejemplo, Forsythe (1993) describió la influencia de la temperatura estacional en la variabilidad del crecimiento de cefalópodos, explicando la variación en talla dentro de una misma generación. Ambrose (1988) describió la influencia de las variaciones térmicas sobre la duración y estacionalidad del ciclo reproductivo, y en particular, la sincronización en la eclosión de las puestas para *Octopus bimaculatus*. Caverivière et al. (1999) realizaron observaciones de la influencia de la temperatura en el desarrollo embrionario de *Octopus vulgaris,* y Zúñiga et al. (1995) analizaron la influencia de la luz en la maduración sexual de las hembras de *Octopus mimus*.

Hasta hace poco tiempo, se consideraba a todos los cefalópodos como organismos semélparos, que realizaban la postura de sus huevos en un único evento, luego del cual morían. En la actualidad, numerosos autores señalan que en este grupo taxonómico existen diversas estrategias reproductivas, desde semélparo propiamente dicho (desovador terminal simultáneo) hasta iteróparo (organismos que desovan más de una vez en la vida) y que la

dificultad radica en definir patrones de estrategias reproductivas. Rocha et al. (2001) realizaron una revisión de la información con el objetivo de definir estos patrones reproductivos basándose en el tipo de ovulación, el patrón de desove y la existencia de crecimiento somático entre puestas. En relación a la estrategia reproductiva es necesario considerar además, que dependiendo del lugar donde son depositados los huevos, los embriones y juveniles tendrán diferentes chances de supervivencia, independientemente del cuidado parental brindado por la hembra (Boyle y Boletzky 1996).

La causalidad entre las variables ambientales y biológicas de las poblaciones son difíciles de establecer, y la forma precisa de los mecanismos subyacentes generalmente no está clara, pero lo que es evidente, es que en los cefalópodos existe un complejo juego entre las condiciones ambientales, la abundancia y las estrategias de crecimiento y maduración de las generaciones (Pierce et al. 2005). Por otra parte, en la actualidad numerosas investigaciones en ecología se han focalizado en la importancia de la estructura del hábitat como modelador de las comunidades (Beck 1998, Downes et al. 2000, García-Charton y Pérez-Ruzafa 2001, Le Hir y Hily 2005), entre otros factores no menos importantes como la competencia, depredación y disturbio físico. En las costas rocosas, la influencia de la topografía de la superficie sobre la abundancia, distribución y comportamiento de los organismos ha sido ampliamente estudiada (Beck 1998, Beck 2000, Johnson et al. 2003); sin embargo, son pocos los estudios (Snover y Commito 1998, Commito y Rusignuolo 2000, García-Charton y Pérez-Ruzafa 2001, García-Charton et al. 2004) que han logrado determinar cuál es el factor que mejor describe el ambiente y se encuentra afectando la abundancia y distribución de las comunidades.

En Argentina la pesca de pulpos es reducida y sólo presenta importancia regional (FAO 2008). Entre las especies capturadas se encuentra el pulpito patagónico o tehuelche *Octopus tehuelchus* que se pesca artesanalmente en el sector intermareal y submareal somero. El principal sitio de extracción de esta especie se encuentra en el Golfo San Matías (provincia de Río Negro), donde las capturas han oscilado desde 100-300 toneladas (durante el periodo 1965-1978), a menos de 50 toneladas en los años siguientes (Iribarne 1991a).

En el Golfo San Matías el pulpito tehuelche ha sido objeto de estudios científicos desde hace más de dos décadas (biología y ecología -Castellanos y Menni 1969, Pujals 1986, Ré 1989, Iribarne 1990a-, explotación pesquera y conservación -Narvarte et al. 1996, 2006, Osovnikar et al. 2006). Sin embargo, a pesar de la abundante información con

la que se cuenta, pocos estudios han sido abordados teniendo en cuenta las relaciones entre las especies, los ambientes y la explotación que se hace de ellos.

Un pormenorizado análisis de la información disponible de *O. tehuelchus*, permite deducir que diversos aspectos relevantes de la biología y ecología, no han sido aún suficientemente estudiados, principalmente las relaciones entre la plasticidad de la especie y su hábitat. La obtención de información sobre estos aspectos, y en especial la estimación de diversos parámetros a nivel individual y poblacional que permitan evaluar la abundancia y el estado de las poblaciones explotadas en diversos sectores, resultan necesarios para el desarrollo de planes de manejo y conservación de esta especie, habida cuenta de su importancia regional como recurso pesquero.

Con el presente estudio se espera contribuir al conocimiento de la biología, ecología y pesquería del pulpito, especialmente en lo relativo a las variaciones en los patrones de historia de vida en diferentes ambientes. La importancia de este trabajo está relacionada con la necesidad de contribuir a la conservación de esta especie y su hábitat y a la sustentabilidad de este recurso, permitiendo mejorar el manejo y conservación de esta pesquería artesanal histórica.

En función del marco teórico y la problemática presentada, la hipótesis de este trabajo es que *O. tehuelchus* presenta variaciones en su ciclo de vida según las características físicas, ambientales, ecológicas y pesqueras, de los ambientes en los que se desarrolla. En este sentido, las variaciones ambientales en los diferentes sitios inducirían cambios en el ciclo de vida y reproductivo de esta especie. El crecimiento, la época de desove, la extensión de la temporada de incubación y la época de eclosión estarían afectados por estos factores. La disponibilidad de refugios y presas determinarían variaciones en los parámetros biológicos individuales y en la estructura demográfica. Además, las diferentes presiones de pesca y los distintos artes utilizados inducirían variaciones en las estructuras poblacionales de cada sitio.

El objetivo general del presente estudio es evaluar la capacidad de cambio en el ciclo de vida del pulpito patagónico y los factores que determinarían estos cambios, en tres ambientes costeros del Golfo San Matías, con distintas características físicas, ambientales, ecológicas y pesqueras.

Los objetivos específicos son:

1. Evaluar las características biológicas de la especie (crecimiento, reproducción, alimentación, niveles de infestación parasitaria) en los tres ambientes.

2. Describir la estructura poblacional en cada ambiente (distribución de frecuencias de tallas/pesos, distribución espacial y densidad, proporción de sexos, reclutamiento).

3. Caracterizar los tres sitios respecto de su estructura (complejidad y heterogeneidad), características ambientales (Tº, salinidad, OD, pH, etc.) y disponibilidad de presas potenciales.

4. Evaluar la estrategia reproductiva utilizada por el pulpito patagónico.

5. Evaluar los niveles de explotación de pulpito y la incidencia de la pesquería en los distintos ambientes.

6. Establecer potenciales relaciones entre las características ambientales y pesqueras y las poblacionales de la especie.

7. Relacionar y aplicar la información obtenida, en el contexto de la estrategia de manejo utilizada para esta especie en la pesquería artesanal.

2. EL SISTEMA DE ESTUDIO: el pulpito patagónico *Octopus tehuelchus* y su hábitat

2.1. El Golfo San Matías y su zona costera

El Golfo San Matías (GSM) es el más extenso de los golfos norpatágonicos, ubicado entre las latitudes 40º45´ S y 42º14´ S, abarca una superficie total de aproximadamente 19.700 km^2. Constituye una cuenca marina semi-cerrada delimitada al norte por Punta Bermeja (provincia de Río Negro) y al sur por Punta Norte (provincia de Chubut) (Fig. 2.1).

Desde el punto de vista oceanográfico, el golfo se caracteriza por la existencia de fuertes patrones estacionales, los cuales durante los meses cálidos se manifiestan en la formación de un gran frente termohalino, el cual divide al golfo en dos masas de aguas bien diferenciadas. Una correspondiente al sector norte del golfo, con aguas más cálidas y de mayor salinidad; y otra al sur, de aguas más frías y menos salinas, fuertemente influenciada por las aguas de la plataforma (Piola y Sacasso 1988, Gagliardini y Rivas, 2004). Además, el GSM presenta la particularidad de ser el límite entre las regiones biogeográficas Argentina y Magallánica, lo que determina la presencia de especies pertenecientes a ambas zonas y, por otra parte, patrones particulares y diferentes respecto de los de cada región biogeográfica (Martínez y Del Río 2002).

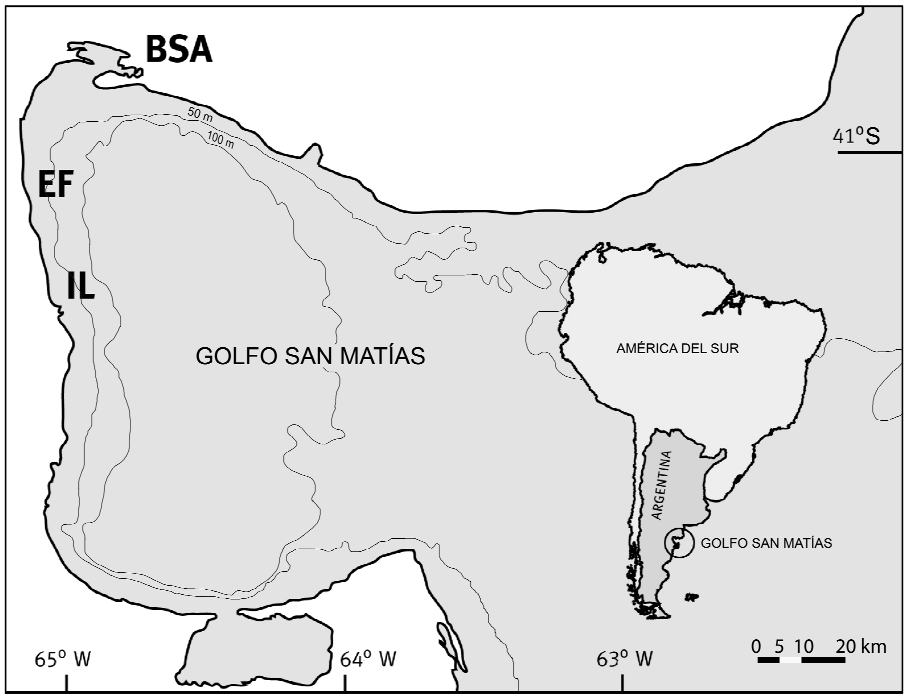


Fig. 2.1. El Golfo San Matías y las zonas de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

La morfología de la zona costera del sector norte del GSM se caracteriza por la presencia de acantilados bien desarrollados y playas de arena o canto rodado de escasa pendiente (Escofet et al. 1977). Particularmente en el sector noroeste se encuentra la bahía de San Antonio caracterizada por ser una depresión o bajo donde el mar se interna en el continente y forma extensas marismas. En la zona oeste del GSM se distinguen plataformas de abrasión en forma continua a lo largo de toda la costa, que conforman restingas de calizas duras cuyo ancho varía entre 500 y 1.500 m (Escofet et al. 1977). Las zonas rocosas de restinga presentan pendiente suave y superficie muy recortada e irregular, con numerosas pozas de marea de profundidad variable. Además, el sistema hidrológico está fuertemente influenciado por un régimen de mareas semidiurno de gran dinámica, con variaciones de amplitud del orden de los 6 a 9 metros y corrientes de gran intensidad (Aliotta et al. 2000). Escofet et al. (1977) describen el litoral rocoso de la siguiente manera: el piso supralitoral está ocupado por *Spartina-Salicornia-Limonium* y/o por el liquen *Verrucaria* sp. El piso mediolitoral presenta una considerable extensión debido a la gran amplitud de mareas, y puede subdividirse claramente en tres horizontes (superior, medio e inferior). El límite superior del mediolitoral está señalado por la resaca y detrito acumulado cerca de la playa y generalmente incluye cianoficeas o *Salicornia*. El horizonte medio del mediolitoral incluye extensos mejillinares (conformados por *Brachidontes rodriguezi* y *Perumytilus purpuratus*) acompañados por algas verdes (e.g. *Ulva* sp, *Enteromorpha* sp). En el horizonte inferior del mediolitoral se desarrolla la comunidad mejillín-mejillón acompañada por algas rojas (*Corallina-Jania-Leathesia-Polysiphonia*). El límite inferior del piso mediolitoral está dado por el crecimiento de *Codium* (Olivier et al. 1966).

Este estudio fue realizado en tres zonas intermareales (en todos los horizontes del mediolitoral, Figs. 2.2-2.4), seleccionadas principalmente por ser sitios tradicionales de pesca del pulpito, éstas fueron: bahía de San Antonio (BSA), sector del cerro El Fuerte (EF) y sector del Complejo Islote Lobos (IL).

2.1.1. Bahía de San Antonio

La bahía de San Antonio está localizada en el sector noroeste del GSM (40°42' S - 40°50' S / 64°43' O - 65°07' O) y posee una superficie aproximada de 127,72 km^2 (Fig. 2.2). La bahía de San Antonio es un ecosistema marino costero caracterizado por una alta riqueza de especies y diversidad biológica, declarada Área Natural Protegida en 1993 (Ley Nº 2.670 de la provincia de Río Negro). Es un estuario de características ambientales particulares, de escasa profundidad y extensas marismas, en el cual pueden distinguirse

planicies de marea (en el horizonte medio del mediolitoral) cubiertas por vegetación halófila (*Spartina* y/o *Salicornia* acompañada por *Neohelice* (*Chasmagnathus) granulata*); bancos de arena en la zona central de la bahía (se discriminan diferentes sectores según la granulometría del sustrato, con varias especies de moluscos y poliquetos asociadas), y canales y arroyos de marea en el extremo sur de la bahía, cubiertos por mejillinar. Además, en estos intermareales fango-arenosos las personas de la zona urbana aledaña, colectan pulpos mediante refugios artificiales (usualmente botellas, caños, ladrillos, etc.) y en los últimos cinco años se ha desarrollado una pesquería artesanal con líneas con refugios artificiales en la zona submareal (Osovnikar et al. 2006).

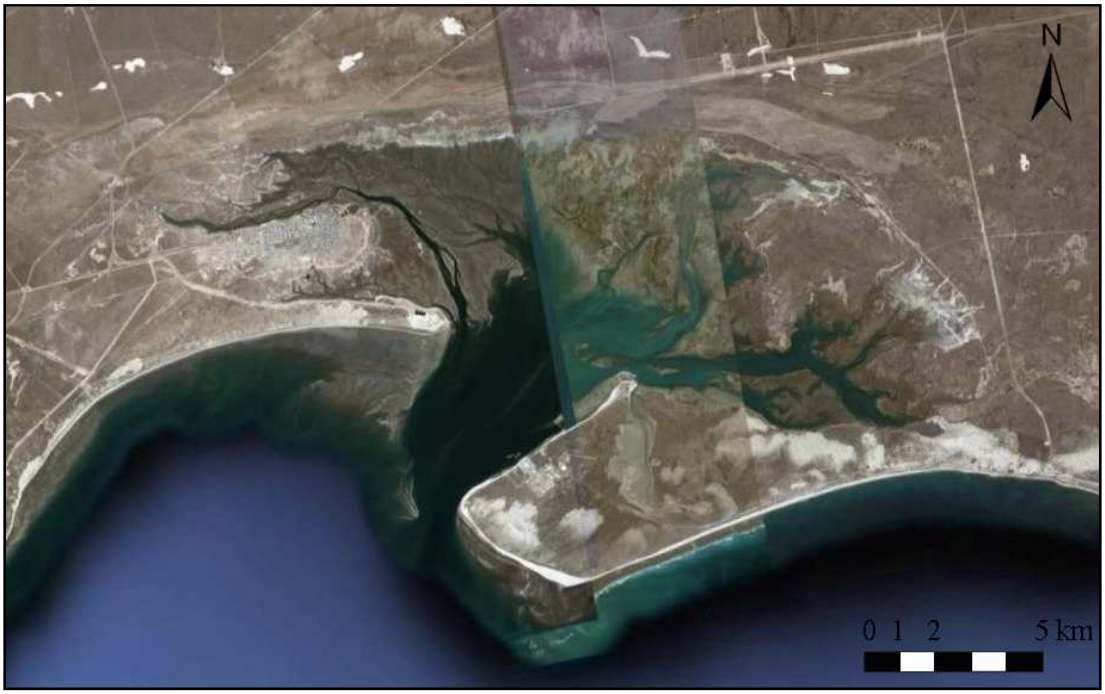


Fig. 2.2. Bahía de San Antonio. Tomado de Google Earth™.

2.1.2. El Fuerte

La zona de El Fuerte (41º14´ S / 65º08´ O) localizada 55 km al sur de la bahía de San Antonio ha sido una de las áreas tradicionales de pesca durante los últimos 50 años (Fig. 2.3). Esta costa intermareal rocosa muestra las características descritas previamente para la zona litoral rocosa ubicada al oeste del GSM. Se caracteriza por la presencia de numerosas pozas de marea con los mejillines *B. rodriguezi* - *P. purpuratus* y el alga *Coralina officinalis* como las especies dominantes, y por abundantes especies de cangrejos, ofiuros y caracoles (Narvarte et al. 2006). El sector es regularmente visitado durante los meses

estivales por pescadores artesanales (pulperos) que colectan los pulpos manualmente con un gancho de hierro o dando vuelta rocas en todo el sector intermareal (Iribarne 1991a).



Fig. 2.3. Sector de El Fuerte. Tomado de Google Earth™.

2.1.3. Complejo Islote Lobos

El Complejo Islote Lobos (41°26’ S/65°03´ O) localizado 45 km al sur de la zona de El Fuerte, también ha sido una zona tradicional de pesca entre los años 1950 y 1970 (Fig. 2.4). Este sector se encuentra constituido por restingas rocosas y una serie de escolleras graníticas perpendiculares a la costa que se prolongan conformando seis islotes del mismo material (Escofet et al. 1977). Durante la bajamar el conjunto islas-escolleras-restingas queda descubierto y en las pleamares emergen sólo los islotes. Estos se encuentran cubiertos por vegetación continental y las restingas que los rodean se caracterizan por la presencia de mejillinares (conformados por *B. rodriguezi* y *P. purpuratus*), el alga *C. officinalis* y numerosas especies de cangrejos y caracoles. El complejo de islas fue declarado Área Natural Protegida en el año 1977 (Decreto Nº 1.402 de la provincia de Río Negro) para la conservación de mamíferos y aves marinas, y se supone que el acceso de los recolectores costeros a esta reserva se ha visto disminuído en los últimos 30 años (Narvarte et al. 2006), aunque no se han realizado estudios específicos dirigidos a evaluar el nivel de

impacto actual de la pesquería de pulpito. Además, a pesar del estatus de protección del área no existe ningún plan o medida de manejo para las especies que habitan el sector.



Fig. 2.4. Complejo Islote Lobos. Tomado de Google Earth™.

2.2. El pulpito patagónico

2.2.1. Estudios previos

El pulpito patagónico (Fig. 2.5) se distribuye desde el sur de Brasil (30° S) hasta el norte de Patagonia (45° S) (Castellanos y Menni 1969, Scarabino 1979). Esta especie habita ambientes intermareales y submareales de aguas someras hasta los 90 m de profundidad (Palacios 1977). En Argentina, las áreas de mayor abundancia de pulpito se ubican en los golfos norpatagónicos, entre los 41° y 43° S y las concentraciones que permiten su aprovechamiento pesquero en forma sostenida, se localizan principalmente en el Golfo San Matías (Iribarne 1991b).

Varios autores estudiaron las características de esta especie en el GSM. Pujals (1986) contribuyó al conocimiento de la biología en la zona de Baliza San Matías (N del golfo). Ré (1989) realizó un estudio ecológico sobre el crecimiento y la alimentación en Puerto Lobos (SO del golfo). Iribarne (1990a) estudió la ecología y pesquería en la zona norte del golfo y la bahía de San Antonio. Narvarte et al. (1996, 2000, 2006) analizaron los niveles de pesca y el estado de la población del pulpito entre una zona con pesca (El Fuerte) y un

área natural protegida (Islote Lobos); y Osovnikar et al. (2006) evaluaron el efecto de la pesca con refugios artificiales en la bahía de San Antonio. A partir de los estudios mencionados, los principales aspectos de la historia de vida del pulpito pueden resumirse de la siguiente manera. *O. tehuelchus* es un pulpo de pequeño tamaño (hasta 150g). Es una especie ovípara de huevos grandes (9-12 mm de largo x 3-5 mm de ancho, aproximadamente) que desova hacia fines de verano y principios de otoño. Las puestas son colocadas en oquedades de las rocas, grietas o dentro de conchillas vacías de otros moluscos. El número de huevos oscila entre 40 y 80 (Pujals 1986), con un máximo de 227 huevos en el sector intermareal (Ré 1989) y 210 huevos en el sector submareal (Iribarne 1990a). El desarrollo embrionario es invernal con cuidado parental de aproximadamente cuatro meses. El reclutamiento ocurre en primavera (Iribarne 1991b) y verano (Ré 1989). Los juveniles recién eclosionados (largo dorsal del manto: 5,64 mm; largo total: 14,23 mm, peso total: 0,139 g aproximadamente) presentan desarrollo directo, con hábitos similares a los adultos. El pulpito vive entre dos y tres años, el crecimiento es estacional y las hembras pueden alcanzar mayores tamaños que los machos. El máximo tamaño se alcanza a los 17-18 meses (Iribarne 1990a), 18-19 meses (Ré 1989). En Puerto Lobos, la talla de primera madurez es de 50,4 mm para hembras y 38 mm para machos (Ré 1989). La proporción de sexos es 1:1, excepto en la época reproductiva en la cual las hembras migrarían al submareal para realizar la postura de huevos.

El pulpito es un depredador oportunista, en el sector intermareal se alimenta principalmente de moluscos bivalvos y crustáceos (Ré 1989, Iribarne et al. 1991c). Se han observado individuos parasitados por un coccidio del género *Aggregata*, localizado en distintas partes de sistema digestivo (Ré 1989).

Las principales concentraciones de pulpito se encuentran en el mediolitoral rocoso, los cuales presentan amplias restingas con gran disponibilidad de refugios y microhábitats para esta especie. Por el contrario, en la bahía de San Antonio, donde predominan los fondos arenosos, el pulpito se encuentra casi exclusivamente en la zona infralitoral, y los refugios constituyen un recurso limitante (Iribarne 1990b). En este ambiente, los refugios naturales más abundantes para una gran diversidad de tallas de pulpito, consisten en valvas vacías de ostra plana, almeja, caracol y tubos de cirripedios (Iribarne 1990b).

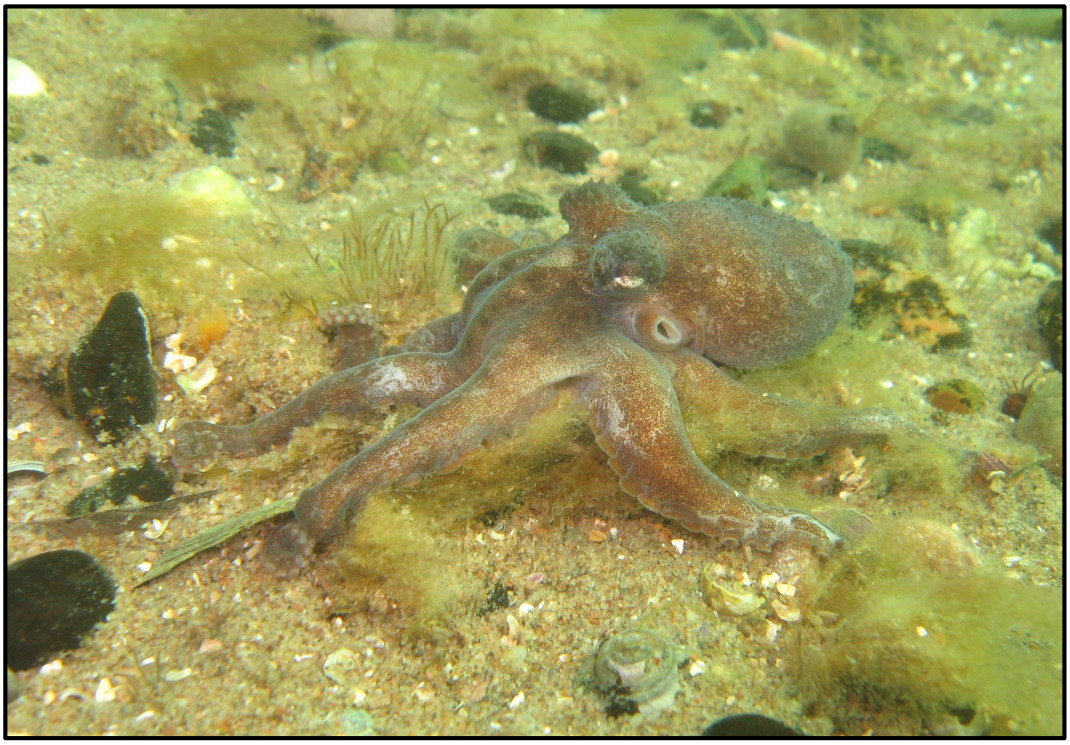


Fig. 2.5. Pulpito patagónico o tehuelche *Octopus tehuelchus.* Foto: S. Massaro.

2.2.2. La pesquería del pulpito en el Golfo San Matías

Las altas densidades de pulpito han favorecido el desarrollo de una pesquería artesanal histórica en las zonas intermareales del Golfo San Matías. Esta es la única pesquería artesanal del golfo que se ha desarrollado sin interrupciones desde hace más de 60 años. Esta actividad extractiva involucra directamente a un gran número de personas durante la temporada estival, y su componente humano ha sido descrito como de bajo nivel socioeconómico (Iribarne 1991a, Narvarte et al. 2006). Así como ocurre en otro tipo de pesquerías artesanales, la pesquería del pulpito contiene aspectos socio-culturales dignos de ser destacados, los que están relacionados con las costumbres y hábitos de los pescadores, tales como el aprendizaje del oficio desde una temprana edad y el desarrollo de una gran capacidad de observación del hábitat de la especie por parte del pescador (Narvarte et al. 1996).

Esta actividad ocupa un lugar importante en la economía local, tanto por constituir el sostén de una gran proporción de los pescadores artesanales, como por el aprovechamiento por parte de la conservería doméstica y restaurantes de la región (Narvarte et al. 1996).

En la costa oeste del golfo se halla la principal zona de pesca del pulpito patagónico. Los pulperos operan principalmente durante el verano en la todos los horizontes

mediolitorales, colectando los pulpos de las oquedades de las rocas con ganchos de hierro (30-40 cm de largo) o dando vuelta rocas (de 0,1-0,3 m^2 de tamaño) (Fig. 2.6). Los pescadores trabajan durante las horas de luz, desde la media marea (con la marea bajando) hasta la media marea siguiente (con la marea subiendo). Además, el poder de pesca está afectado por los cambios en el número y altura de marea diaria, lo cual determina el área de pesca disponible (Iribarne 1991a). El uso de refugios por esta especie, principalmente para su protección, determina que la estimación de la abundancia en la zona intermareal sea muy compleja y se base en declaraciones no formales y estadísticas poco confiables de captura y esfuerzo. Las máximas capturas de pulpito han sido registradas durante el periodo 1965-1974 con aproximadamente 300 toneladas anuales (Iribarne 1991a), declinando a menos de 50 toneladas en los años 90 (Iribarne 1991a, Narvarte et al. 1996). Una posible explicación para esta disminución de las capturas, es la pérdida de áreas de pesca (debido principalmente a la modificación del ambiente por el turismo) y la disminución de la eficiencia de pesca por pérdida del oficio (Iribarne 1991a, Narvarte et al 1996).

En particular, el sector del complejo Islote Lobos fue objeto de explotación intensiva entre los años 1950 y 1970. Como se mencionó anteriormente, por sus características particulares, desde el año 1977 y hasta la actualidad ha sido considerado Área Natural Protegida. Por este motivo, el acceso de los recolectores costeros a esta reserva se ha visto disminuído en los últimos 30 años, por lo que se puede considerar que el impacto pesquero relacionado con la extracción de pulpito ha sido y es, de muy baja o nula intensidad (Narvarte et al. 1996).

Por otra parte, en la bahía de San Antonio se ha comenzado a desarrollar desde hace cinco años la pesca de pulpito en el sector submareal mediante líneas con refugios artificiales. Este nuevo arte de pesca ha demostrado ser altamente eficiente para la captura del pulpito, pero tendría un efecto negativo en las hembras con huevos durante la época reproductiva (Osovnikar et al. 2006). Debido a esto, se ha establecido para este arte de pesca en la bahía un periodo de veda durante la época de puesta e incubación de los huevos (junio-noviembre).



Fig. 2.6. Pulpero colectando pulpitos con gancho de hierro en la zona intermareal de El Fuerte.

3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

3.1. Recolección de las muestras

3.1.1. Sector intermareal

Para la obtención de muestras se llevaron a cabo campañas mensuales en la zona intermareal de los tres sitios de estudio: bahía de San Antonio (BSA), el Fuerte (EF) e Islote Lobos (IL). Las muestras (N ≈ 100) fueron recolectadas por un pescador experimentado (pulpero) a través de todos los horizontes mediolitorales. Para colectar y extraer los pulpitos de las oquedades en las rocas, el pulpero utilizó un gancho de hierro de 40 cm aproximadamente, del mismo tipo que utilizan los pescadores artesanales en la zona.

La estimación de densidad en este sector se realizó mediante transectas de banda fija (100 m de largo) en las cuales el pulpero colectó todos los individuos presentes en esa área, y se registró cada punto de extracción mediante un GPS de precisión submétrica (Trimble®). Para minimizar errores relacionados con la eficiencia de captura del pescador, el mismo pulpero colectó las muestras durante todo el periodo de estudio.

Las muestras recolectadas de los tres sitios fueron llevadas al laboratorio y conservadas en freezer (-18ºC) hasta su posterior procesamiento.

3.1.2. Sector submareal

En la bahía de San Antonio en particular, también se realizaron muestreos mensuales en el sector submareal, con el fin de aumentar el número de muestras y realizar una estimación de la abundancia mediante la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de líneas con refugios artificiales similares a los utilizados por los pescadores. Para tal fin se colocaron tres líneas con refugios artificiales tubulares (100 refugios por línea, Fig. 3.1) construídos con caños de polietileno de color negro de 38 mm de diámetro interior y 12 cm de longitud, separados 70 cm entre si. Estos refugios fueron revisados mensualmente, extrayéndose todos los pulpos presentes.

Al igual que las muestras del sector intermareal, los individuos recolectados fueron colocados en bolsas plásticas, llevados a laboratorio y conservados hasta su posterior procesamiento.

En una serie de muestreos preliminares, se determinó que no se existían diferencias particulares en los pulpitos colectados entre los sectores intermareal y submareal de la bahía que evidenciaran la necesidad de diferenciar o separar a estos individuos. Por ello, tanto los pulpos del intermareal como los del submareal somero, fueron agrupados como

característicos de la bahía de San Antonio y utilizados conjuntamente para las comparaciones entre los sitios.

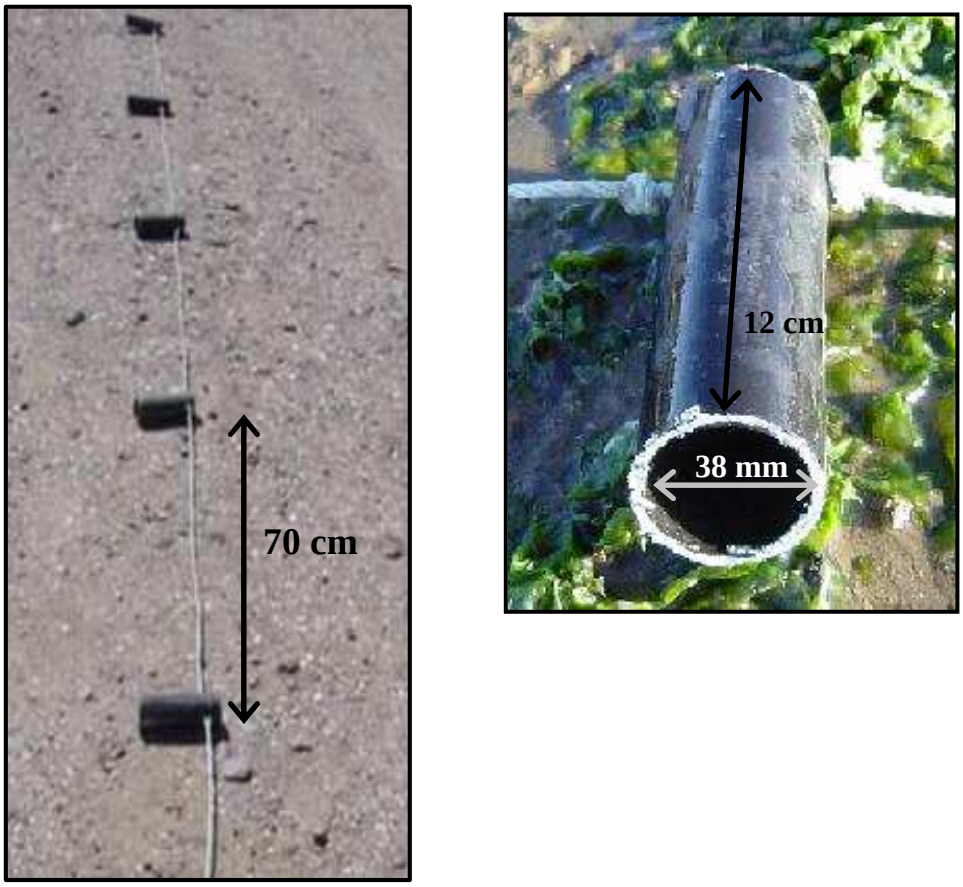


Fig.3.1. a) Líneas con refugios artificiales utilizados en la zona submareal de la bahía de San Antonio. b) detalle de uno de los refugios.

3.2. Muestreos en laboratorio

Las muestras de los tres sitios de estudio fueron descongeladas a temperatura ambiente durante algunas horas y procesadas para obtener la información biológica de cada individuo. Se registró: largo total (LT, en mm), largo dorsal del manto (LDM, en mm), peso total (PT, en g), peso de la glándula digestiva (PD, en g), peso de gónadas: testículo (Pt, en g) y ovario (PO, en g), y peso de glándulas anexas: complejo de Needham (Pneed, en g) y glándulas oviductales (Pglov, en g).

Para cada sitio, se apartó una submuestra de pulpos (N ≈ 30) en los cuales se separó el tracto digestivo para realizar el análisis de contenido estomacal e intestinal. Las submuestras fueron conservadas en formol (5%) para su posterior procesamiento.

Para las hembras, se obtuvo una submuestra mensual de ovarios (N ≈ 20) que fueron conservados en formol (5%) para su posterior análisis. En machos sólo se evaluó macroscópicamente la presencia de espermatóforos como indicador de madurez.

El nivel de infestación parasitaria por coccídeos se evaluó macroscópicamente a lo largo del tracto digestivo, en todos los individuos, registrando presencia/ausencia de quistes.

3.3. Registro de las características ambientales

En cada sitio de estudio, se realizaron mensualmente registros puntuales de las características oceanográficas: temperatura (ºC), salinidad (ppm), oxígeno disuelto (%) y pH, a través de una sonda multiparámetro (YSI 556 MPS).

Se evaluaron las características estructurales (complejidad y heterogeneidad) de cada ambiente mediante índices de rugosidad y presencia de distintos sustratos como indicador de heterogeneidad (García-Charton y Pérez-Ruzafa 1998). Además, se realizó una caracterización de los refugios donde se encontraban pulpitos en ambiente natural: se registró la altura, profundidad y composición del refugio, tamaño y profundidad de la poza de marea, presencia de otro pulpo en la misma poza, etc. A partir de estos resultados, se evaluó la selectividad de refugios por pulpitos en condiciones controladas de acuario.

Para tener una aproximación de la densidad de los principales componentes epibentónicos (algas y potenciales presas), se evaluaron en cuatro momentos del año (primavera, verano, otoño, invierno) estos componentes mediante observaciones directas con *cuadrats* de 0,25 m^2 (N = 6).

La caracterización de los niveles de explotación e incidencia de la pesquería en cada sitio se realizó mediante el análisis de los partes de pesca disponibles en la Dirección de Pesca de la Provincia de Río Negro.

4. CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES DEL PULPITO

4.1. Introducción

La biología poblacional de cualquier grupo faunístico, incluye los aspectos cuantitativos de su biología que permiten comprender los cambios en la abundancia y distribución de los organismos (Boyle y Rodhouse 2005). La descripción de las características poblacionales es esencial para comprender la relación entre los organismos y los otros componentes del ecosistema, y para poder determinar los efectos producidos por las actividades antrópicas sobre esas poblaciones.

Los ecosistemas marinos costeros son altamente variables, y los factores bióticos y abióticos inherentes de estos ambientes pueden influir en las características bio-ecológicas de las poblaciones de cefalópodos residentes. Las características poblacionales incluyendo densidad, distribución espacial, frecuencia de tallas, estructura de edades y reclutamiento pueden ser influenciadas por los factores específicos del hábitat (Beddingfield y McClintock 2000). En el Golfo San Matías, la presencia y características poblacionales del pulpito podrían diferir en los distintos ambientes costeros intermareales en los que se encuentra.

Varios autores estudiaron la estructura de las poblaciones del pulpito tehuelche, aunque ninguno de ellos lo hizo de manera comparativa entre distintos ambientes. Pujals (1986) describe la población en la zona intermareal de Baliza San Matías (NO del golfo), mencionando que en el mes de marzo se observa un amplio espectro de tallas que en mayo alcanzan el máximo estado de madurez. Además, en mayo-junio se iniciaría el desove que culmina en noviembre y luego se observa la aparición discontinua y progresiva de juveniles que se suman a la población. Iribarne (1990a) estudió esta misma especie en la zona intermareal y submareal de la bahía de San Antonio, remarcando que la puesta de huevos ocurre entre otoño e invierno, el desarrollo embrionario dura cuatro meses aproximadamente y los juveniles emergen en primavera y comienzos del verano. Ré (1989) estudió el pulpito en la zona sur del golfo (Puerto Lobos) y menciona que el reclutamiento ocurre en enero-febrero a los 12-13 meses de edad, y que a principios del segundo otoño de vida se inicia la migración de un gran número de hembras maduras hacia el piso infralitoral.

Con respecto a la proporción de sexos observada para el pulpito patagónico, Pujals (1986) observó para la zona intermareal de Baliza San Matías que la razón sexual es 1:1 y que las desviaciones observadas a favor de las hembras en algunos meses en particular, estarían relacionadas con el comportamiento durante el período de desove y cuidado de la

puesta, momento en el cual las hembras serían más sedentarias y por lo tanto más vulnerables a la pesca. Iribarne (1990a) remarca las diferencias entre el submareal y el intermareal de la zona norte del golfo. En el submareal, los machos superan en número a las hembras hasta el fin de la época reproductiva, luego las hembras (principalmente las que se encuentran cuidando la puesta) son más abundantes que los machos. En el intermareal, en cambio, la razón sexual es 1:1 desde diciembre a marzo y, contrario a lo que menciona Pujals (1986), los machos superan en número a las hembras en otoño. Esto estaría relacionado con el movimiento de las hembras hacia la zona submareal al comienzo de la temporada de puesta. Al sur del golfo, el estudio realizado por Ré (1989) en la zona intermareal muestra que la razón sexual para el pulpito es 1:1 durante la mayoría de los meses y en la época de puesta las hembras migrarían al sector submareal mostrando una menor proporción en la zona intermareal.

En un estudio más reciente, Narvarte et al. (2006) comparan la proporción de sexos en dos sitios en la costa oeste del golfo (zona de El Fuerte e Islote Lobos) y mencionan que en ambos sitios las hembras dominan las capturas, especialmente previo a la temporada de pesca (agosto-octubre). Además, la abundancia y reclutamiento en Islote Lobos es dos y tres veces mayor, respectivamente, que en El Fuerte durante la época de pesca (diciembre-marzo). Según estos autores, estas diferencias se deberían al establecimiento del área natural protegida y la disminución de la pesca, disminuyendo así la remoción de hembras cuidadoras y favoreciendo la supervivencia de los huevos.

En este contexto y a partir de las variaciones observadas en los estudios previos sobre esta especie, el objetivo principal de este capítulo es describir y comparar algunas de las características demográficas del pulpito en distintos ambientes costeros del Golfo San Matías, con el fin de poder establecer las diferencias y semejanzas entre las poblaciones de estos ambientes. La pregunta a responder es ¿cómo varían las distribuciones de frecuencias de pesos, la proporción de sexos, el reclutamiento y la distribución espacial y densidad del pulpito en tres sectores del Golfo San Matías?

4.2. Materiales y métodos

Los muestreos se llevaron a cabo mensualmente (octubre 2005 – octubre 2007) en la bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos.

Para la obtención de muestras y estimación de densidad y distribución espacial se realizaron transectas en las cuales un pulpero colectó todos los pulpitos presentes. Como se mencionó previamente, el largo de la transecta se fijó en 100 m y el ancho se determinó a

partir de la distancia máxima de visualización del pescador. Es decir, la distancia a la cual era capaz de detectar un pulpo escondido en su refugio. De esta manera se estableció un ancho de transecta de 3 m (considerando 1,5 m a cada lado del recorrido realizado por el pescador) y se registró cada punto de extracción mediante un GPS de precisión submétrica (Trimble®). Mensualmente se realizaron entre 6 y 26 transectas en cada sitio, dependiendo de las condiciones climáticas y la altura de marea del día.

Las muestras fueron llevadas al laboratorio y congeladas para su posterior procesamiento. Previamente al procesado, las muestras fueron descongeladas durante algunas horas a temperatura ambiente. De cada individuo se registró: peso total (PT, en g), largo dorsal del manto (LDM, en mm) y sexo.

Para caracterizar la estructura demográfica en cada sitio se elaboraron distribuciones de frecuencias de pesos (DFP) y se analizó su evolución temporal. Las DFP fueron comparadas de a pares entre sitios y sexos con el test Kolmogorov-Smirnov. Además se compararon los pesos de los pulpos entre sexos y sitios mediante ANOVA, y se utilizó el test Tukey *a posteriori* para comparaciones de a pares.

La proporción de sexos fue comparada entre meses y sitios, y la hipótesis de no diferencias en la proporción de sexos se evaluó mediante el test χ^2.

El reclutamiento fue analizado mensualmente mediante el número de juveniles por transecta (300 m^2) en cada sitio, y en relación al número de hembras maduras presentes. Los pulpos registrados por transecta se promediaron estacionalmente, con el fin de identificar la principal época de reclutamiento en cada sitio. Se calculó la proporción de reclutas/hembras maduras para los meses de máximo reclutamiento, utilizando las hembras maduras del mismo año, debido a que el acotado periodo de muestreo no permitió utilizar las hembras maduras que corresponderían a cada cohorte (ver Capítulo 6). Para calcular estos indicadores de reclutamiento se utilizó, para los reclutas de verano (en la bahía de San Antonio): juveniles de verano/hembras maduras de primavera; para los reclutas de primavera (en los tres sitios): juveniles de primavera/hembras maduras de otoño.

El cálculo del área abarcada por cada transecta y la densidad de pulpos se realizó con el programa ArcGIS™ 9.3 (ESRI©). Se contó el número de individuos registrados en cada transecta (300 m^2) y se caracterizó cada sitio mensualmente mediante el promedio. Entre meses y sitios, la densidad del pulpito fue comparada con ANOVA y se aplicó *a posteriori* el test de Tukey con un nivel de significación del 5%.

Para evaluar la distribución espacial de los pulpitos, se calculó mensualmente el índice de vecino más próximo (*R*) (ArcGIS™ 9.3 ESRI©) entre todos los puntos de extracción de pulpo. Este índice es la relación entre la distancia observada y esperada entre los puntos, siendo la distancia esperada, la distancia promedio entre vecinos en una distribución hipotética aleatoria. Para patrones agregados $R < 1$ y para patrones dispersos $R > 1$. Este índice presenta un test asociado bajo la hipótesis nula que los puntos están aleatoriamente distribuidos en el espacio.

Para los tres sitios de estudio se utilizaron las líneas de costa (línea de bajamar) construidas a partir de imágenes satelitales y se relacionaron con las densidades de pulpitos observadas mensualmente. Se utilizaron imágenes pancromáticas del sensor CBERS 2B HRC (High Resolution Camera) de 2,5 m de resolución espacial. Para la bahía se utilizó la imagen 168-D-146-1 (23/12/2008 14:25 hs, INPE 2010, RMSE = 7,17), para El Fuerte 168-c-146-3 (20/01/2008 14:23, INPE 2010, RMSE = 7,07) y para Islote Lobos 168-D-146-5 (23/12/2008 14:25, INPE 2010, RMSE = 2,75). La elección de las imágenes siguió el criterio de mayor proximidad a una marea de sicigia y a la hora de bajamar, según disponibilidad de publicación (la resolución temporal de este satélite es de 130 días). Las imágenes seleccionadas presentaron una diferencia entre 25 y 50 minutos con la hora de bajamar para esa fecha (entre uno y dos metros sobre el plano de reducción). Por lo tanto, se asumió que la línea de bajamar digitalizada fue similar a la bajamar de sicigia. Las imágenes fueron rectificadas y corregidas espacialmente, y se dibujaron las líneas de pleamar y bajamar manualmente (según interpretación visual en pantalla a escala 1:5.000) en formato de vector mediante el software ArcGIS™ 9.3 (ESRI©). Para el ajuste del trazado de las líneas sobre sitios de topografía o texturas complejas, se consultaron en Google Earth™ escenas de color natural (*pan-sharpened*) de alta resolución del satélite QuickBird (2010© DigitalGlobe). Para la bahía se utilizó la imagen del 01/01/2005 (RMSE = 3,54) y para Islote Lobos del 22/02/2004 (RMSE = 1,58), corregistradas geométricamente con la imagen pancromática (Narvarte et al. 2010).

Se calcularon las distancias entre los puntos de extracción de pulpito y la línea de bajamar con el programa ArcGIS™ 9.3 (ESRI©). Estas distancias fueron promediadas por transecta y agrupadas estacionalmente para evaluar las variaciones en la distribución espacial de los pulpitos anualmente, en relación a la bajamar en el sector intermareal.

4.3. Resultados

4.3.1. Distribución de frecuencias de pesos (DFP)

Las DFP mostraron diferencias significativas entre los tres sitios a lo largo del tiempo (Fig. 4.1, test Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,05$), con mayores pesos medios en El Fuerte, excepto para octubre y noviembre, en los que el mayor peso medio se registró en la bahía. Entre sexos la DFP fue similar para la mayoría de los meses en la bahía y El Fuerte. En Islote Lobos, en cambio, la DFP fue significativamente diferente entre sexos con un mayor peso medio para las hembras (Fig. 4.2).

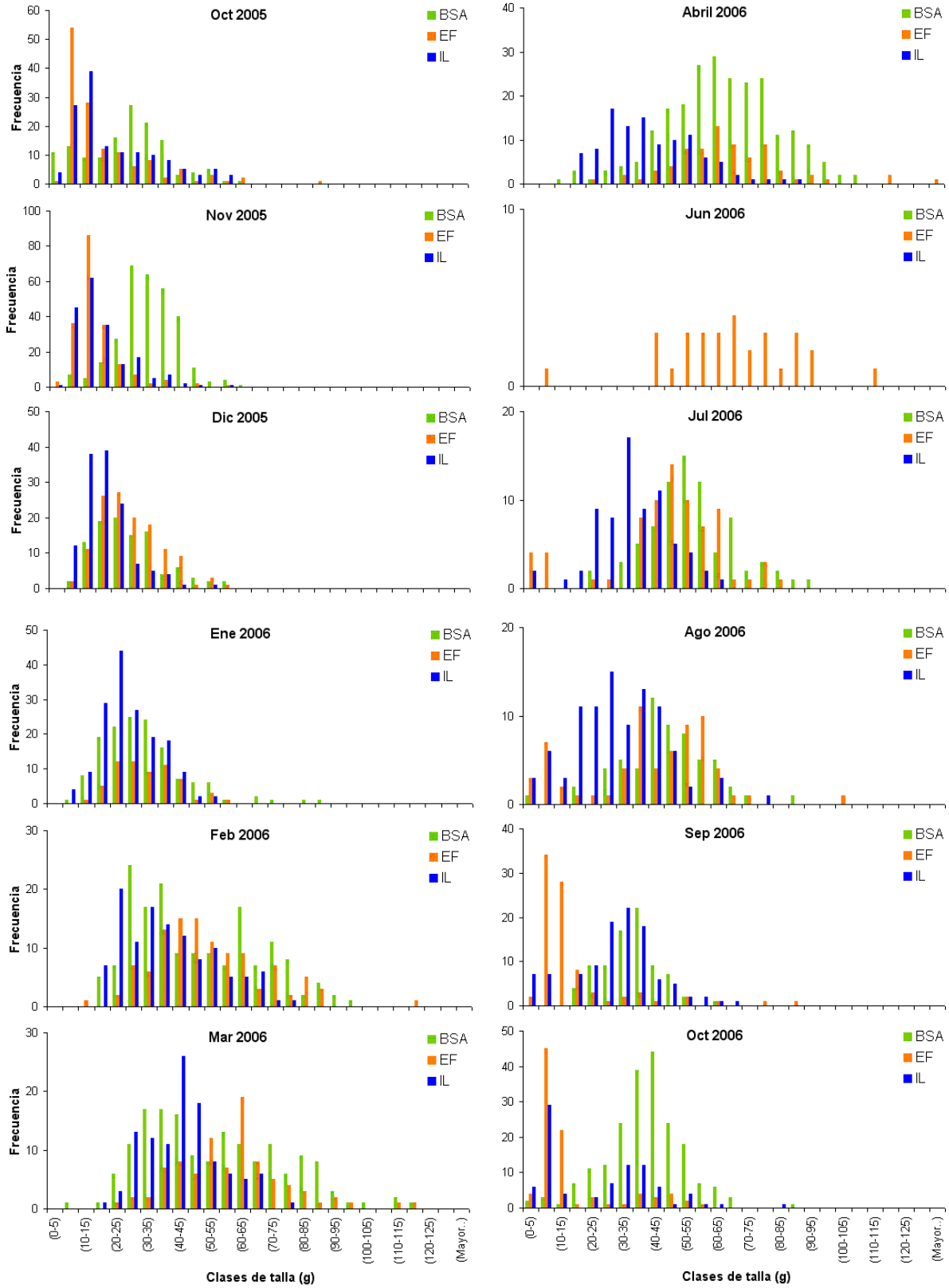


Fig. 4.1. Distribución de frecuencias de pesos mensuales para bahía de San Antonio (BSA), El Fuerte (EF) e Islote Lobos (IL).

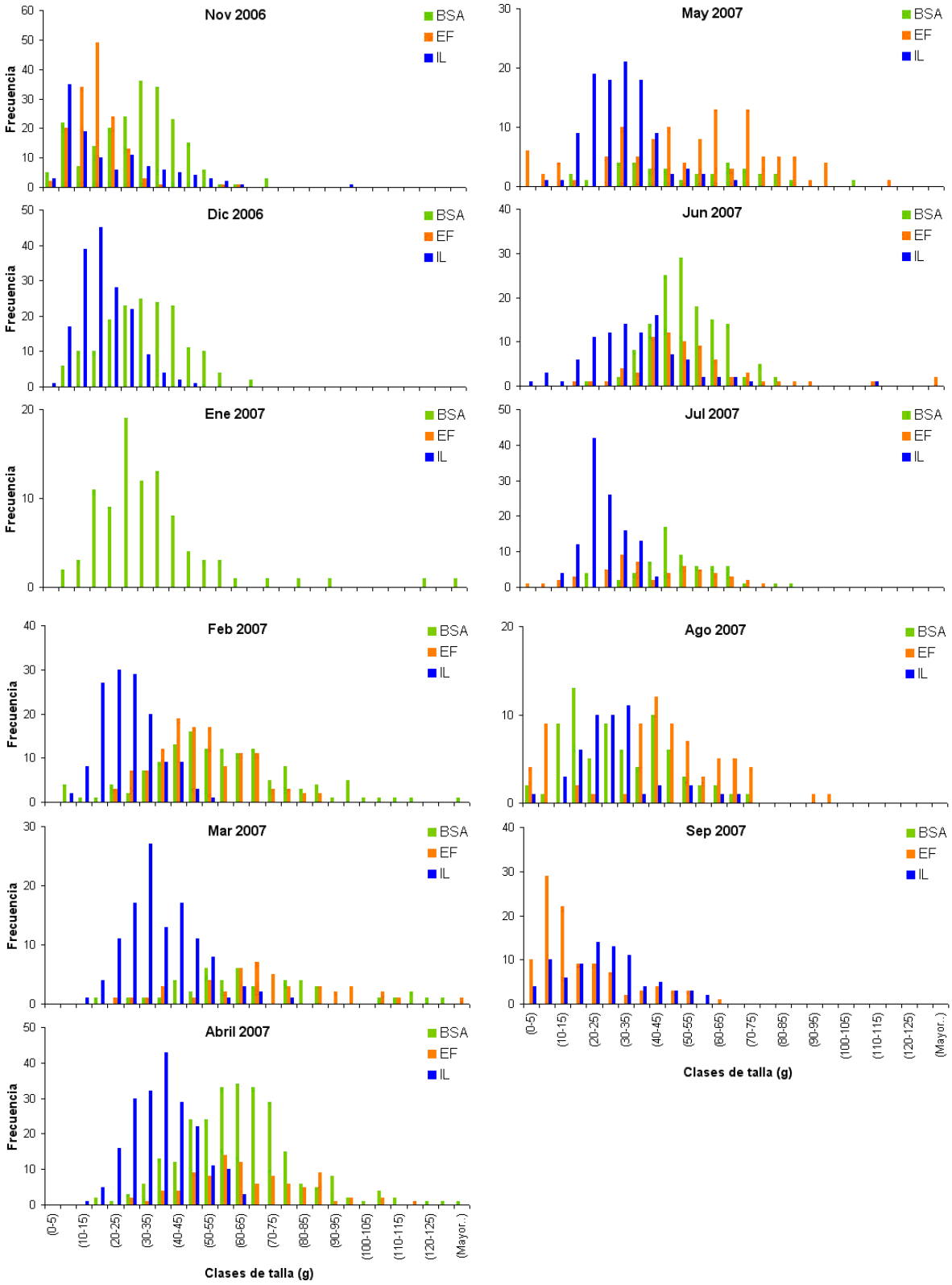


Fig. 4.1. Continuación. Distribución de frecuencias de pesos mensuales para bahía de San Antonio (BSA), El Fuerte (EF) e Islote Lobos (IL).

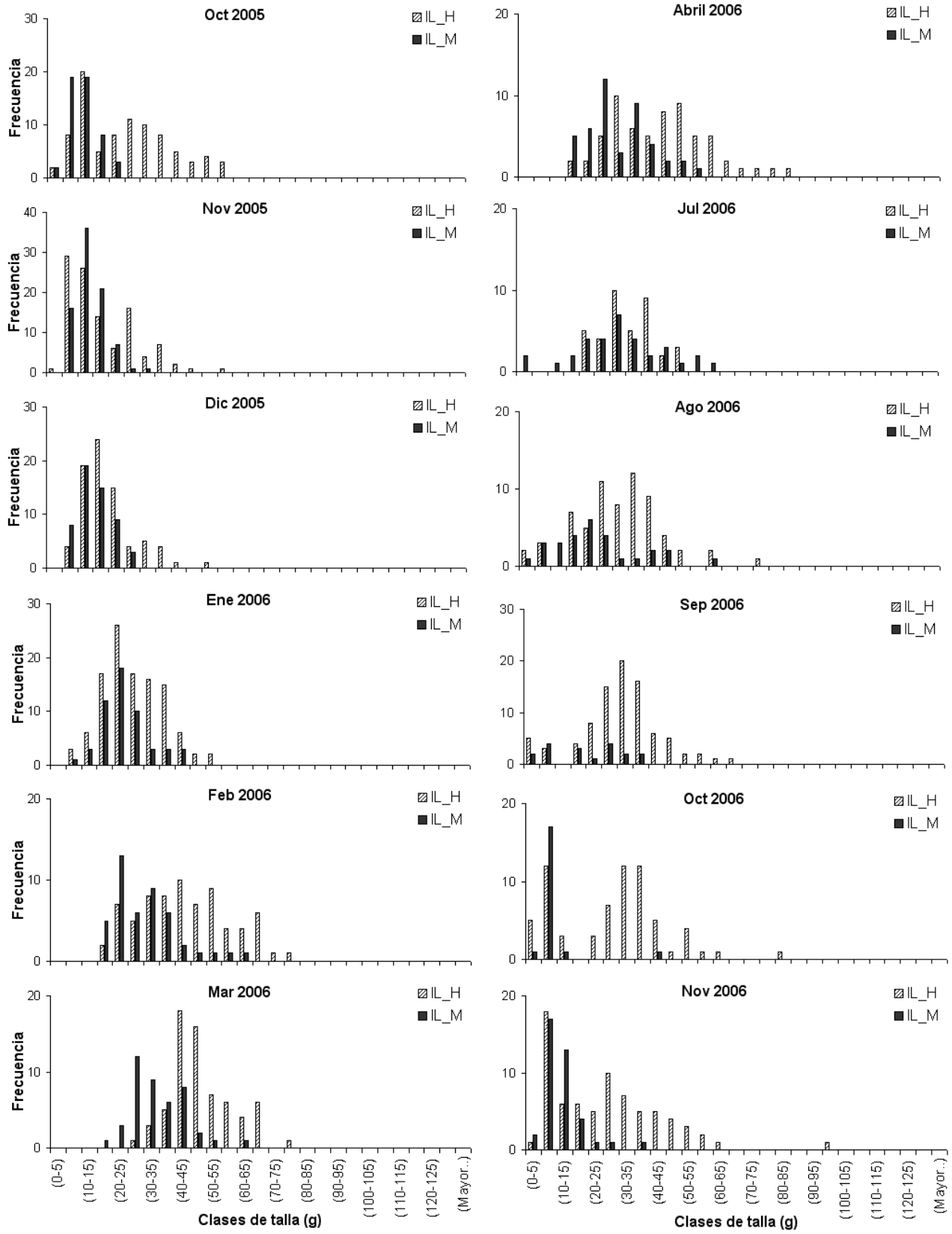


Fig. 4.2. Distribución de frecuencias de pesos mensuales para machos y hembras en Islote Lobos. IL_H: Islote Lobos hembras, IL_M: Islote Lobos machos.

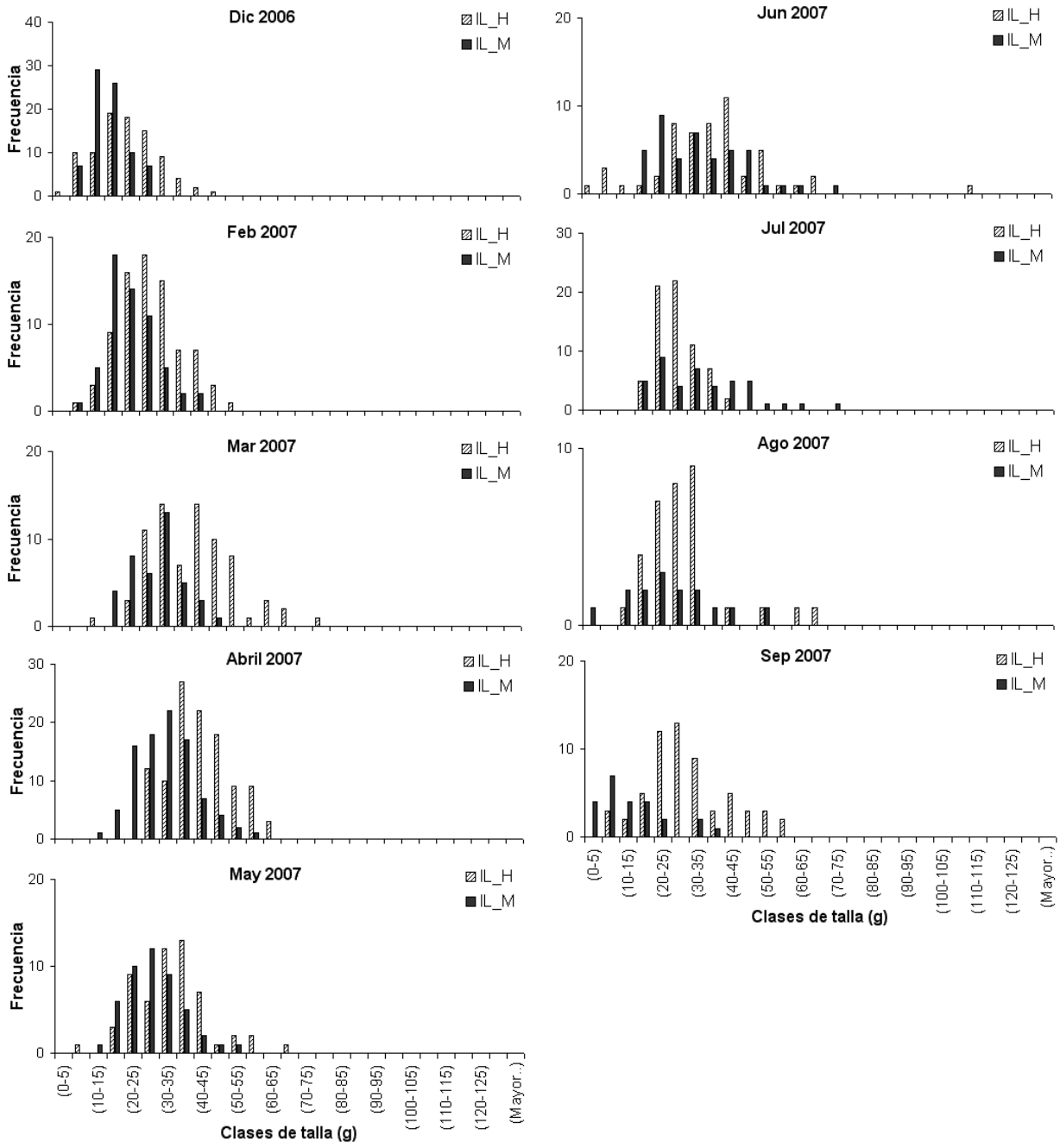


Fig. 4.2. Continuación. Distribución de frecuencias de pesos mensuales para machos y hembras en Islote Lobos. IL_H: Islote Lobos hembras, IL_M: Islote Lobos machos.

La comparación de pesos entre sexos y sitios mostró que para los tres sitios las hembras siempre fueron más pesadas que los machos (ANOVA, $F_{(5;7652)} = 217{,}95$ $P < 0{,}0001$). Además, los pulpos de la bahía de San Antonio presentaron un mayor peso que los de El Fuerte y éstos a su vez fueron más pesados que los de Islote Lobos (Fig. 4.3).

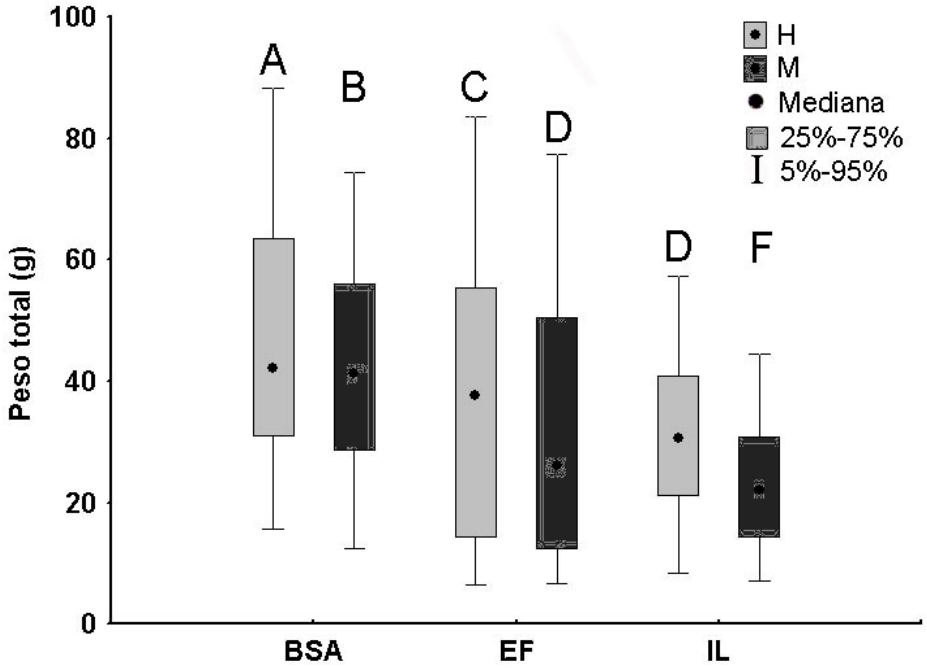


Fig. 4.3. Gráfico box-plot para los pesos de hembras (H) y machos (M) de los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, test Tukey $P < 0{,}001$).

4.3.2. Proporción de sexos

Se observaron patrones diferentes en la relación de sexos entre los sitios. En la bahía y El Fuerte en general se observó una relación 1:1 entre machos y hembras, con algunos pocos meses en que la proporción varió a favor de uno u otro sexo. En Islote Lobos, en cambio, se observó una mayor proporción de hembras en todo el periodo de estudio (test χ^2 $P < 0{,}05$ Fig. 4.4).

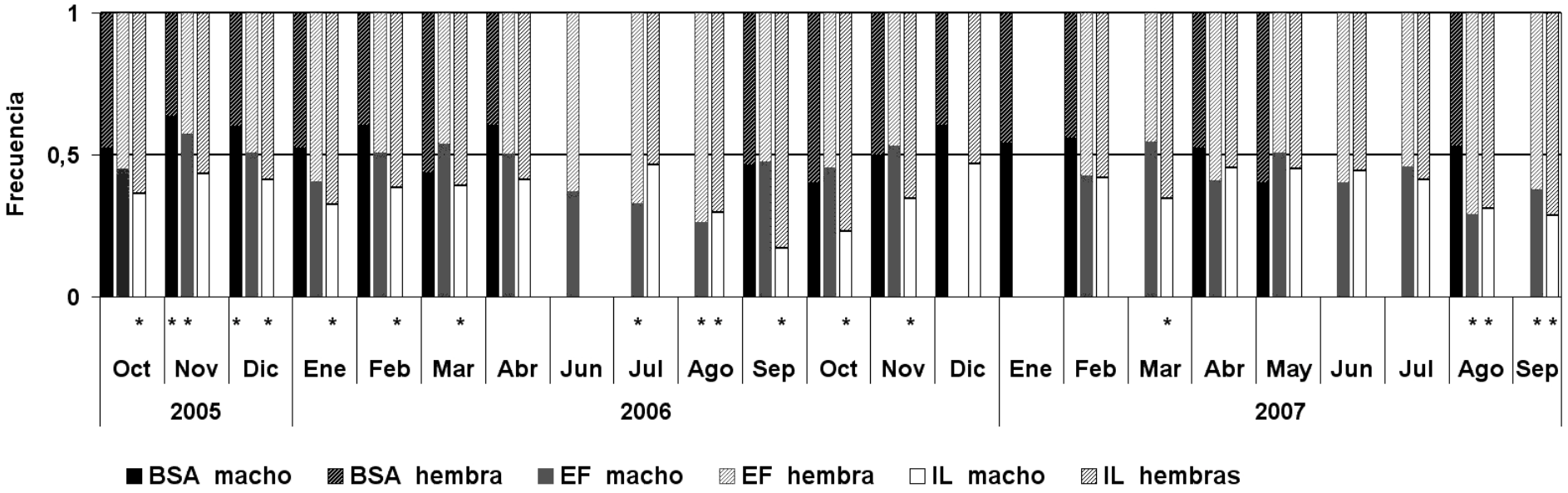


Fig. 4.4. Proporción mensual de sexos para los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. * diferencias significativas (test χ^2 $P < 0,05$).

El resultado obtenido en Islote Lobos permite plantear un nuevo interrogante con respecto a la causa de la mayor proporción de hembras durante la mayoría de los meses. Con el fin de evaluar si la mayor proporción de hembras observadas en este sitio es debido a una mayor supervivencia de las hembras o si existe un nacimiento diferencial entre sexos, se realizó la comparación de la proporción de sexos entre pulpos de distintas tallas: juveniles (≤ 27 mm LDM), adultos (> 27 mm LDM) y adultos postdesove (> 27 mm LDM). Los pulpitos fueron agrupados estacionalmente. El análisis de la relación de sexos por tallas para los individuos del islote, demostró que existe una mayor proporción de hembras adultas y postdesovadas en la mayoría de las estaciones (test χ^2, $P < 0,05$ Fig. 4.5). La proporción de sexos para los pulpitos juveniles inmaduros se mantuvo 1:1 durante todo el año (sólo se observó una excepción durante la primavera de 2005). Además, aunque las hembras postdesovadas superan ampliamente a los machos en todas las estaciones, los machos adultos superan a las hembras durante invierno y primavera (Fig. 4.5).

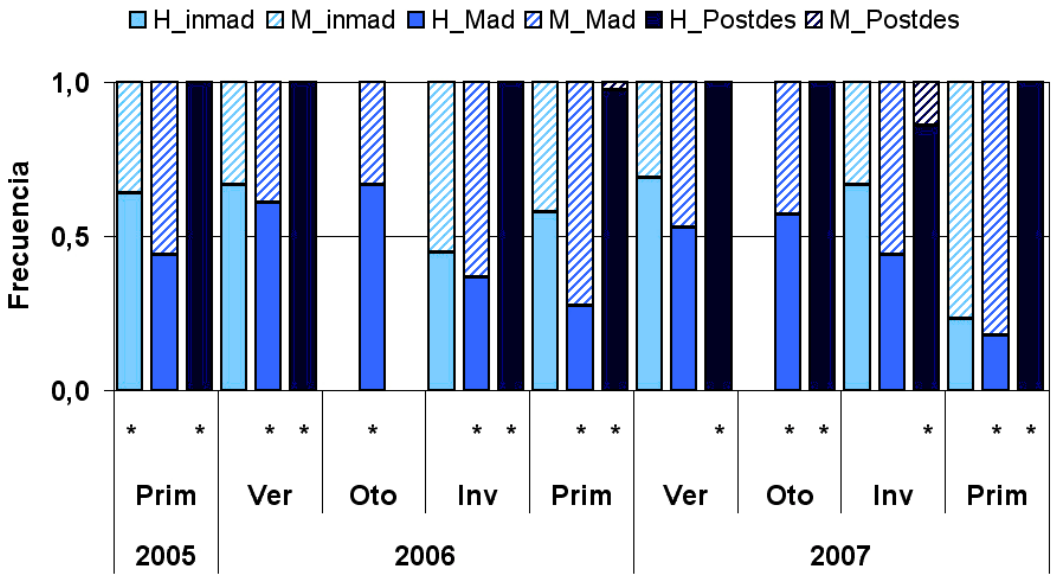


Fig. 4.5. Proporción de sexos por tallas para Islote Lobos. H_inmad: Hembras inmaduras (≤ 27 mm LDM), M_inmad: machos inmaduros (≤ 27 mm LDM); H_Mad: hembras maduras (>27 mm LDM); M_Mad: machos maduros (>27 mm LDM); H_Postdes: hembras adultas postdesove (>27 mm LDM); M_Postdes: machos adultos postdesove (>27 mm LDM).

4.3.3. Reclutamiento

El número promedio de juveniles por transecta varía de una estación a otra, siendo la primavera (septiembre, octubre, noviembre) la principal época de reclutamiento para los tres sitios (Fig. 4.6).

En general, el mayor promedio de hembras maduras se observó para Islote Lobos. Para la bahía, si bien el número de hembras maduras fue superior que el observado en El Fuerte, el número de juveniles por transecta fue, en promedio, cinco veces superior en este último sitio (en promedio BSA: 0,28 juveniles/transecta; EF: 1,40 juveniles/transecta). En Islote Lobos el número de juveniles también fue elevado (en promedio 0,76 juveniles/transecta) pero muy variable entre las primaveras analizadas (Fig. 4.6). El Fuerte presentó los reclutamientos más exitosos en las dos temporadas analizadas, y la bahía los menos exitosos. Sin embargo, es interesante destacar que la bahía e Islote Lobos también mostraron un ingreso de juveniles a la población (en menor proporción) durante los meses de verano (diciembre, enero, febrero).

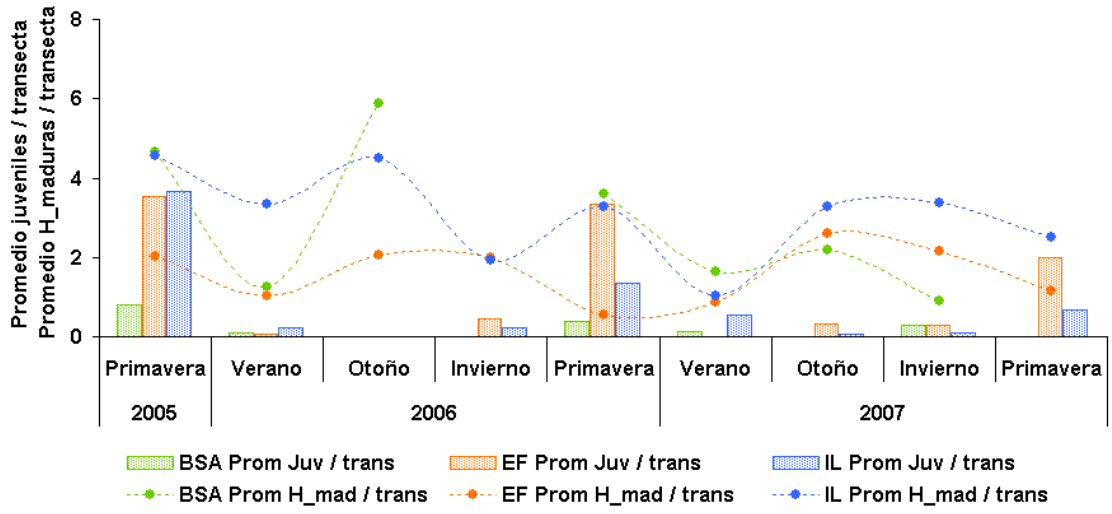


Fig. 4.6. Promedio de juveniles y hembras maduras por transecta para los tres sitios de estudio. BSA: Bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. No se muestran los desvíos estándar para facilitar la interpretación del gráfico.

La relación entre juveniles y hembras maduras para cada sitio se muestra en la tabla 4.1. Se observa que la mayor proporción juveniles/hembras maduras se encuentra en El Fuerte seguido del Islote, y la bahía con los menores valores.

Tabla 4.1. Relación juveniles/hembras maduras para los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

	BSA	EF	IL
Verano 2006	0,02		
Primavera 2006	0,08	0,82	0,17
Verano 2007	0,09		
Primavera 2007		2,05	0,24

4.3.4. Densidad y distribución espacial

Las estimaciones de densidad variaron entre sitios. El número de pulpos observados por transecta (300 m^2) para cada mes y sitio se muestra en la figura 4.7. Para los tres ambientes las densidades fueron variables, entre 0 y 34 pulpos cada 300 m^2 (0 - 0,11 pulpos por m^2). Islote Lobos presentó, para la mayoría de los meses, la mayor variabilidad en el número de pulpos por transecta, así como también las mayores densidades. Por el contrario, la bahía fue el sitio con menor densidad durante todo el período de estudio.

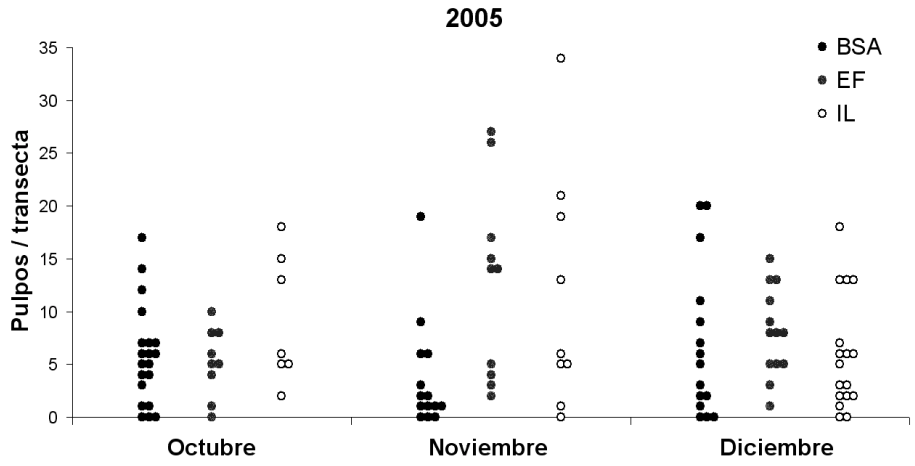


Fig. 4.7. Número de pulpos por transecta (300 m^2) registrados mensualmente en cada sitio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

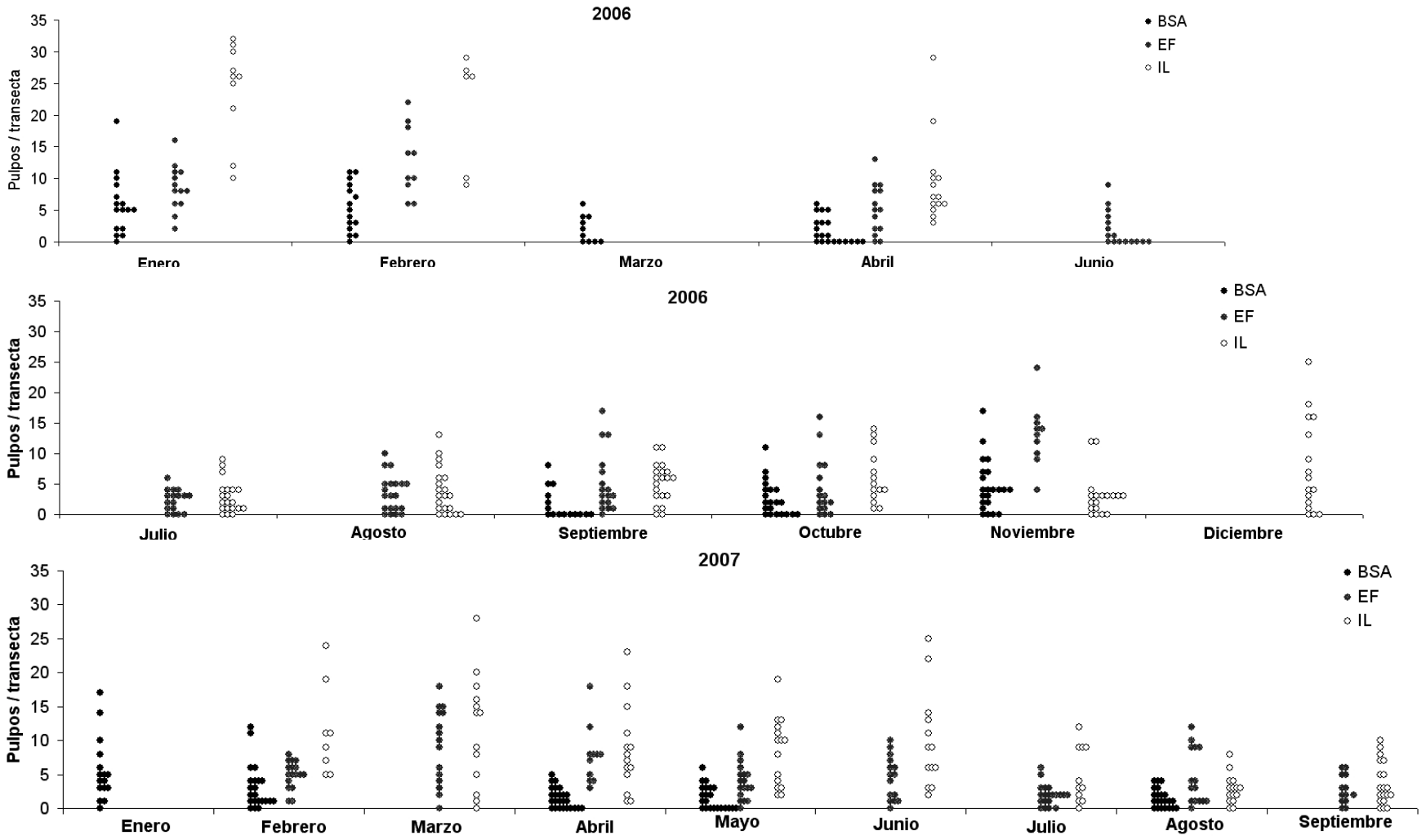


Fig. 4.7. Continuación. Número de pulpos por transecta (300 m^2) registrados mensualmente en cada sitio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Se realizó el análisis de la varianza entre meses y sitios utilizando el número de pulpos/transecta, previa transformación con raíz cuadrada, para cumplir con el supuesto de homocedasticidad. El análisis arrojó diferencias significativas entre los sitios y entre los meses, siendo incluso también significativa la interacción entre ellos (ANOVA, $F_{(55,791)}$ = 9,89 P < 0,0001). Debido a esto, se realizó la comparación por separado entre sitios y entre meses. Para simplificar la comparación entre meses, estos se agruparon por estación del año. Todos los análisis arrojaron diferencias entre sitios y estaciones (ANOVA, P < 0,0001 Tabla 4.2). El test Tukey *a posteriori* mostró que Islote Lobos sería el sitio con mayor densidad, seguido de El Fuerte y la bahía de San Antonio. En general, para los tres sitios, las mayores densidades se encontraron durante los meses cálidos (primavera-verano, noviembre a marzo) y las menores densidades en los meses fríos (otoño-invierno, abril a septiembre) (Tabla 4.3, Fig. 4.8). Pero también se observó variabilidad en algunas estaciones cálidas (por ejemplo: Primavera_07 en El Fuerte; Primavera_06/07 en Islote Lobos) en las cuales las densidades fueron relativamente bajas.

Tabla 4.2. Resultado del ANOVA para las densidades de pulpitos por transecta (300 m^2), entre sitios y estaciones. BSA: Bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. DE: desvío estándar.

	gl	F	valor de P	Media	DE
Comparación entre sitios	2	37,69	<0,0001		
Comparación entre estaciones					
BSA	6	9,27	<0,0001	1,92	0,85
EF	8	11,41	<0,0001	2,38	0,94
IL	8	9,47	<0,0001	2,64	1,16

Tabla 4.3. Resultado del test Tukey *a posteriori* para la comparación de la densidad de pulpos por transecta, entre estaciones para cada sitio. BSA: Bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. Letras distintas indican diferencias significativas.

	BSA		**EF**		**IL**	
	Tukey $_{\alpha:0,05}$	**Media**	**Tukey $_{\alpha:0,05}$**	**Media**	**Tukey $_{\alpha:0,05}$**	**Media**
Primavera_05	CD	2,23	DE	2,97	DE	3,13
Verano_06	D	2,45	E	3,16	E	3,59
Otoño_06	AB	1,57	ABCD	2,34	CDE	3,11
Invierno_06		-	A	1,78	A	1,94
Primavera_06	ABC	1,86	BCDE	2,56	ABC	2,25
Verano_07	BCD	2,12	ABCD	2,40	BCDE	2,92
Otoño_07	A	1,50	CDE	2,64	CDE	3,05
Invierno_07	A	1,51	ABC	1,99	ABCD	2,41
Primavera_07		-	AB	1,90	AB	2,04

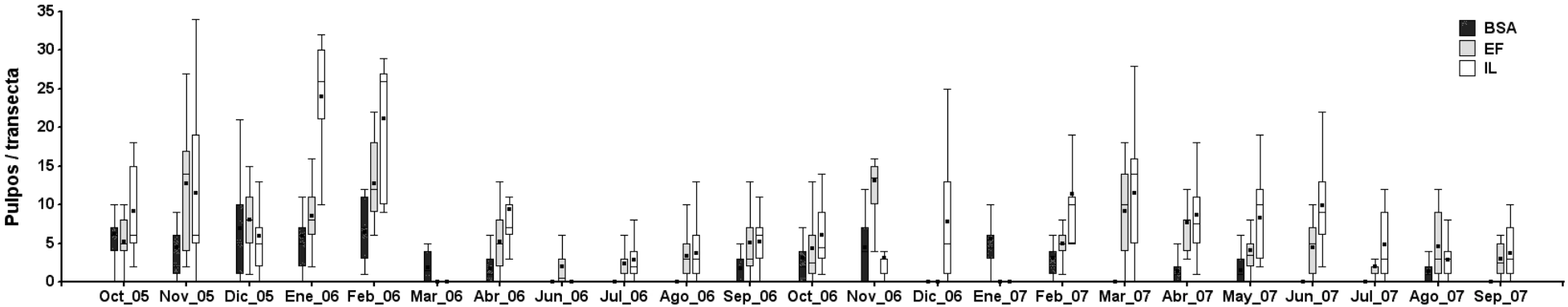


Fig. 4.8. Gráfico box-plot para las densidades de pulpito mensuales (cada 300 m^2) en cada sitio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos. ■ media; ⎯ mediana; □ 25%-75%; I 5%-95%.

Con respecto a la distribución espacial de los individuos, para los tres sitios se observó una distribución agregada durante todo el periodo de estudio, sólo se presentó distribución aleatoria durante septiembre de 2006 en la Bahía de San Antonio (Tabla 4.4). La proporción de vecino más próximo (*R*) varió entre 0,21 - 0,55 (en BSA), 0,27 – 0,78 (en EF) y 0,23 – 0,53 (en IL).

Tabla 4.4. Valor de la proporción de vecino más próximo (*R*) y de la prueba estadística asociada (z). Todas las pruebas resultaron significativas (* patrón de distribución agregado), excepto BSA Sep_06 que presentó un patrón de distribución aleatorio.

BSA	*R*	z	**EF**	*R*	z	**IL**	*R*	z
Oct_2005	0,31	-12,38*		0,27	-9,15*		0,44	-8,13*
Nov_2005	0,41	-7,36*		0,36	-13,03*		0,30	-13,43*
Dic_2005	0,21	-14,37*		0,41	-11,30*		0,35	-12,35*
Ene_2006	0,38	-10,65*		0,29	-13,77*		0,36	-18,55*
Feb_2006	0,41	-9,79*		0,55	-9,34*		0,53	-9,96*
Mar_2006	0,33	-5,30*		-	-		-	-
Abr_2006	0,49	-5,16*		0,43	-8,38*		0,42	-11,24*
Jun_2006	-	-		0,75	-2,42*		-	-
Jul_2006	-	-		0,55	-5,09*		0,36	-8,67*
Ago_2006	-	-		0,78	-3,33*		0,43	-8,96*
Sep_2006	0,83	-1,34		0,55	-7,82*		0,23	-13,77*
Oct_2006	0,56	-5,65*		0,68	-5,08*		0,53	-7,89*
Nov_2006	0,27	-12,26*		0,60	-7,54*		0,39	-8,18*
Dic_2006	-	-		-	-		0,45	-10,55*
Ene_2007	0,43	-8,78*		-	-		-	-
Feb_2007	0,55	-5,71*		0,58	-6,61*		0,32	-10,23*
Mar_2007	-	-		0,43	-11,44*		0,31	-14,08*
Abr_2007	0,54	-4,46*		0,43	-8,86*		0,40	-11,67*
May_2007	0,37	-5,74*		0,48	-7,77*		0,51	-9,48*
Jun_2007	-	-		0,47	-7,91*		0,27	-14,38*
Jul_2007	-	-		0,65	-4,59*		-	-
Ago_2007	0,47	-5,67*		0,32	-10,02*		0,51	-5,95*
Sep_2007	-	-		0,62	-4,68*		0,29	-10,96*

Para los tres sitios de estudio se observaron variaciones en el patrón de distribución de los pulpitos en relación a la distancia a la línea de bajamar durante las distintas estaciones. En la figura 4.9 se muestran las densidades de pulpito por estación para los tres sitios en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos.

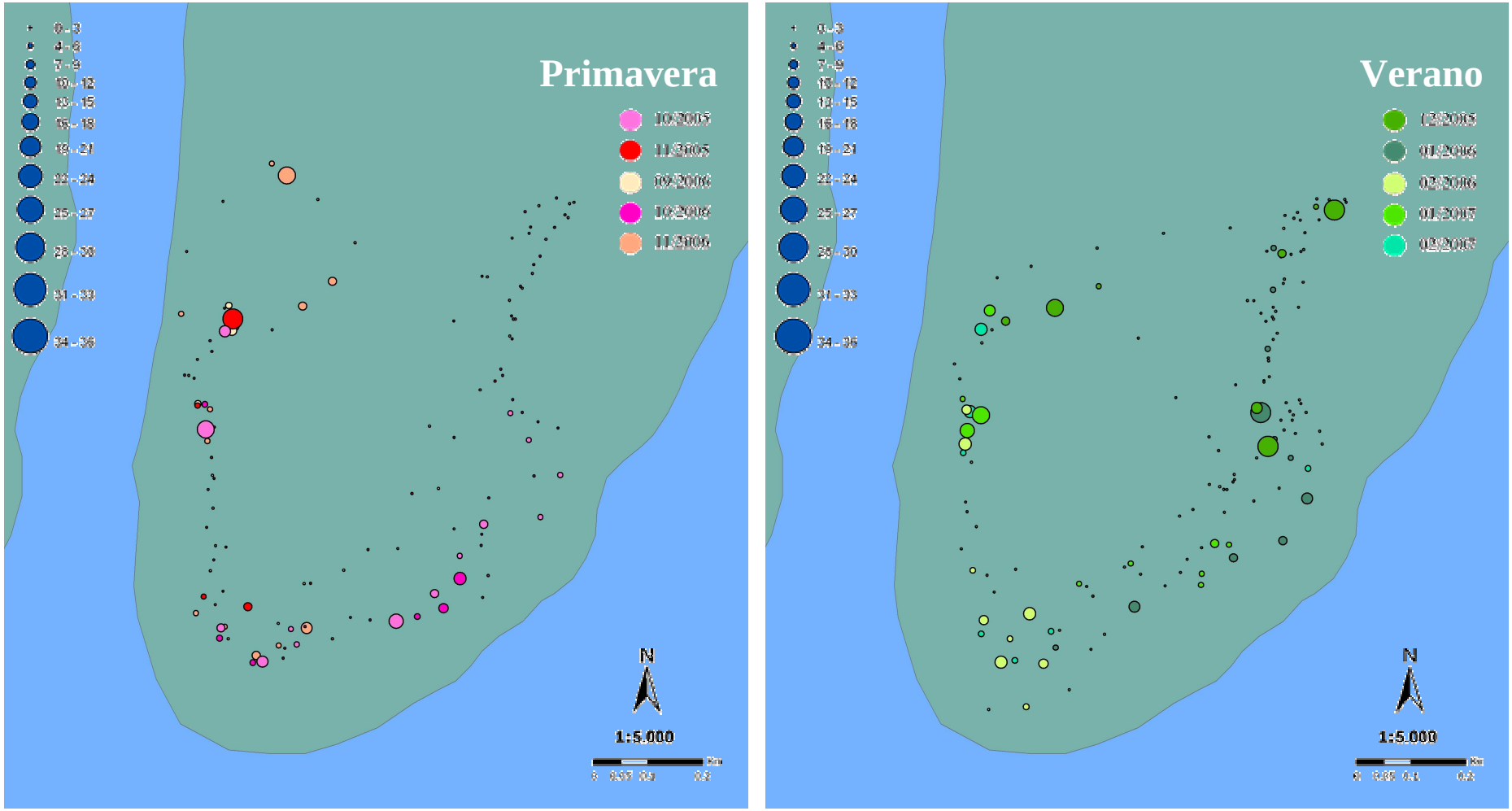


Fig. 4.9. a) Bahía de San Antonio. Primavera – Verano. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

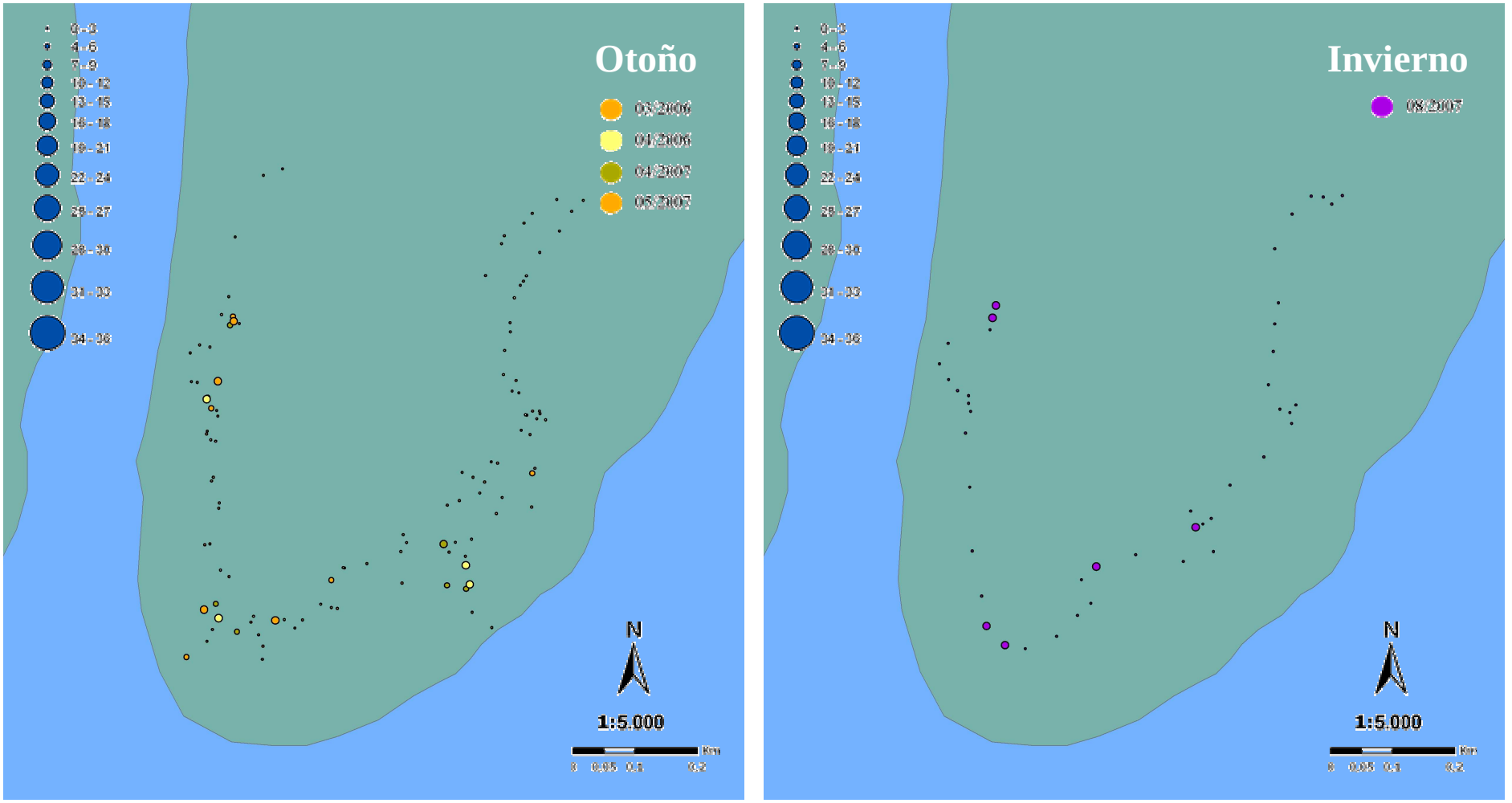


Fig. 4.9. a) Bahía de San Antonio. Otoño – Invierno. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

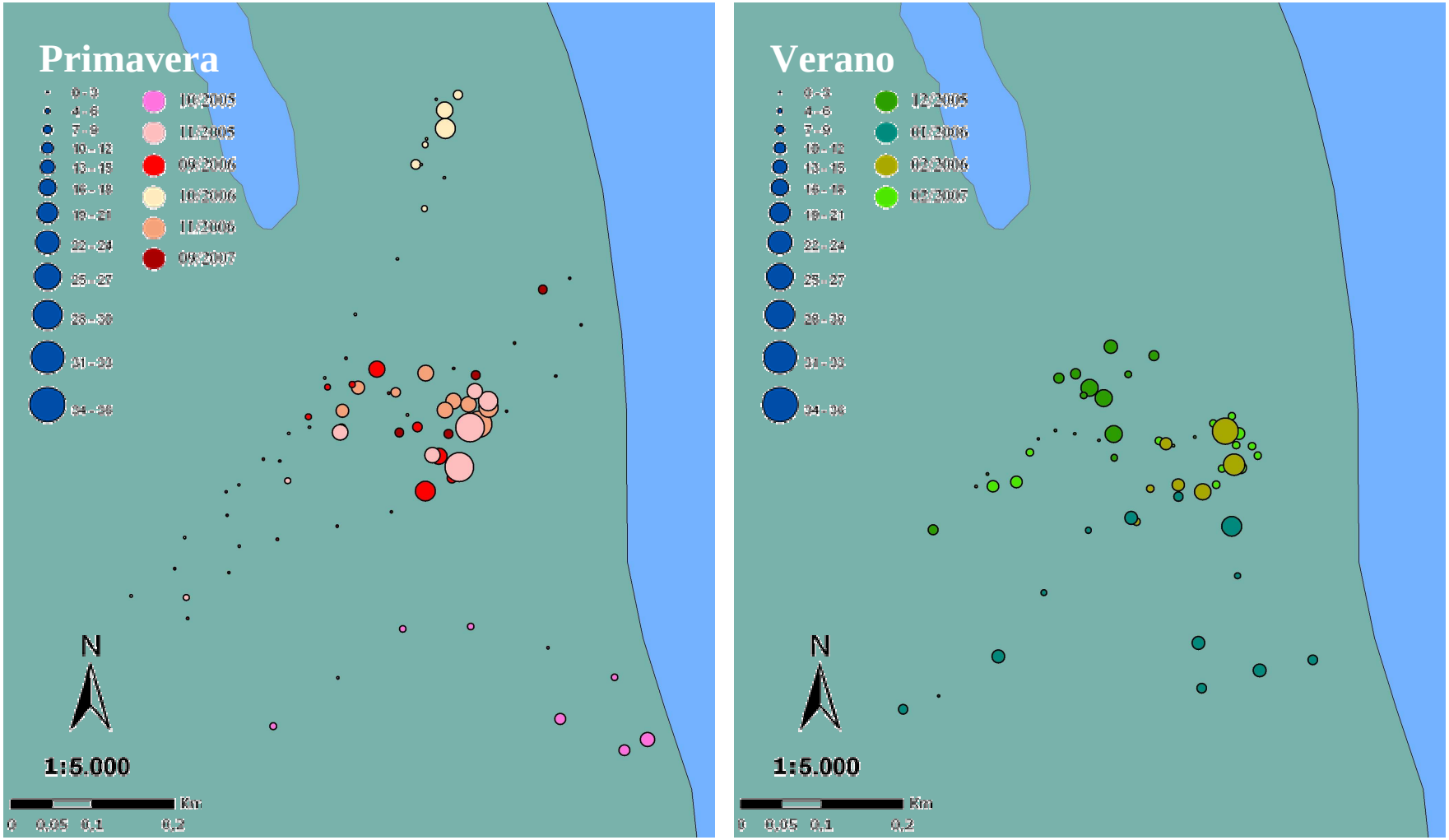


Fig. 4.9. b) El Fuerte. Primavera – Verano. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

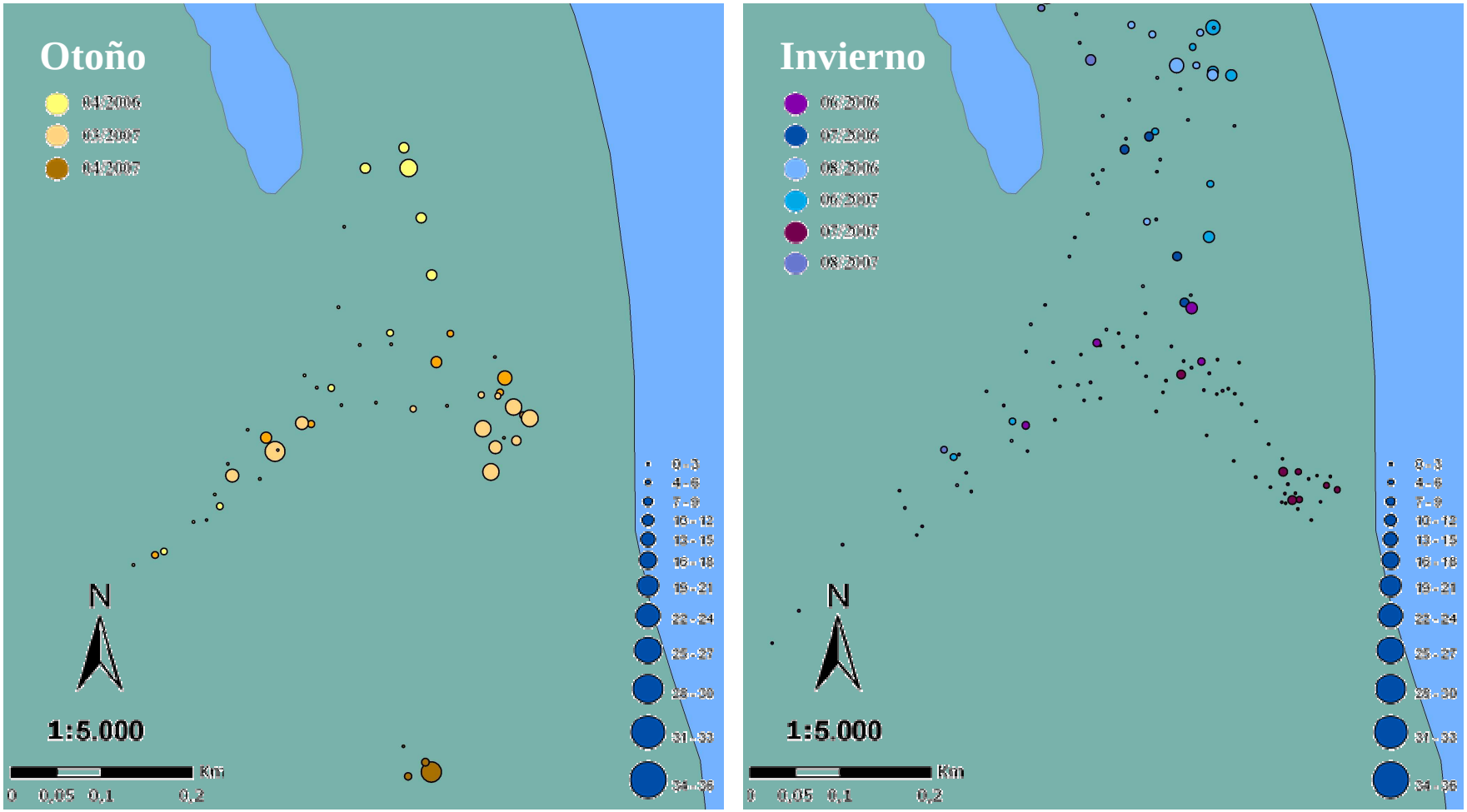


Fig. 4.9. b) El Fuerte. Otoño – Invierno. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

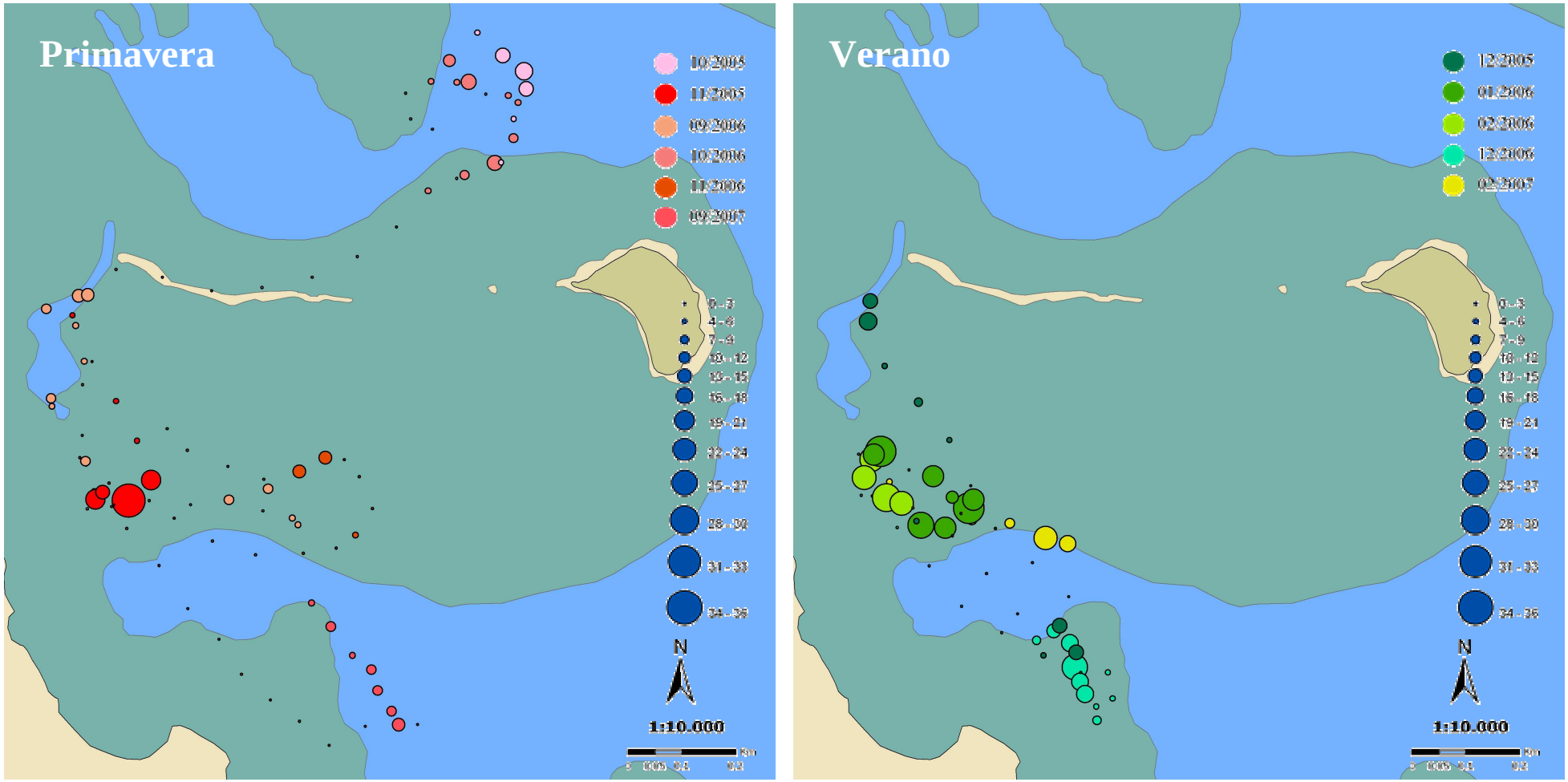


Fig. 4.9. c) Islote Lobos. Primavera – Verano. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

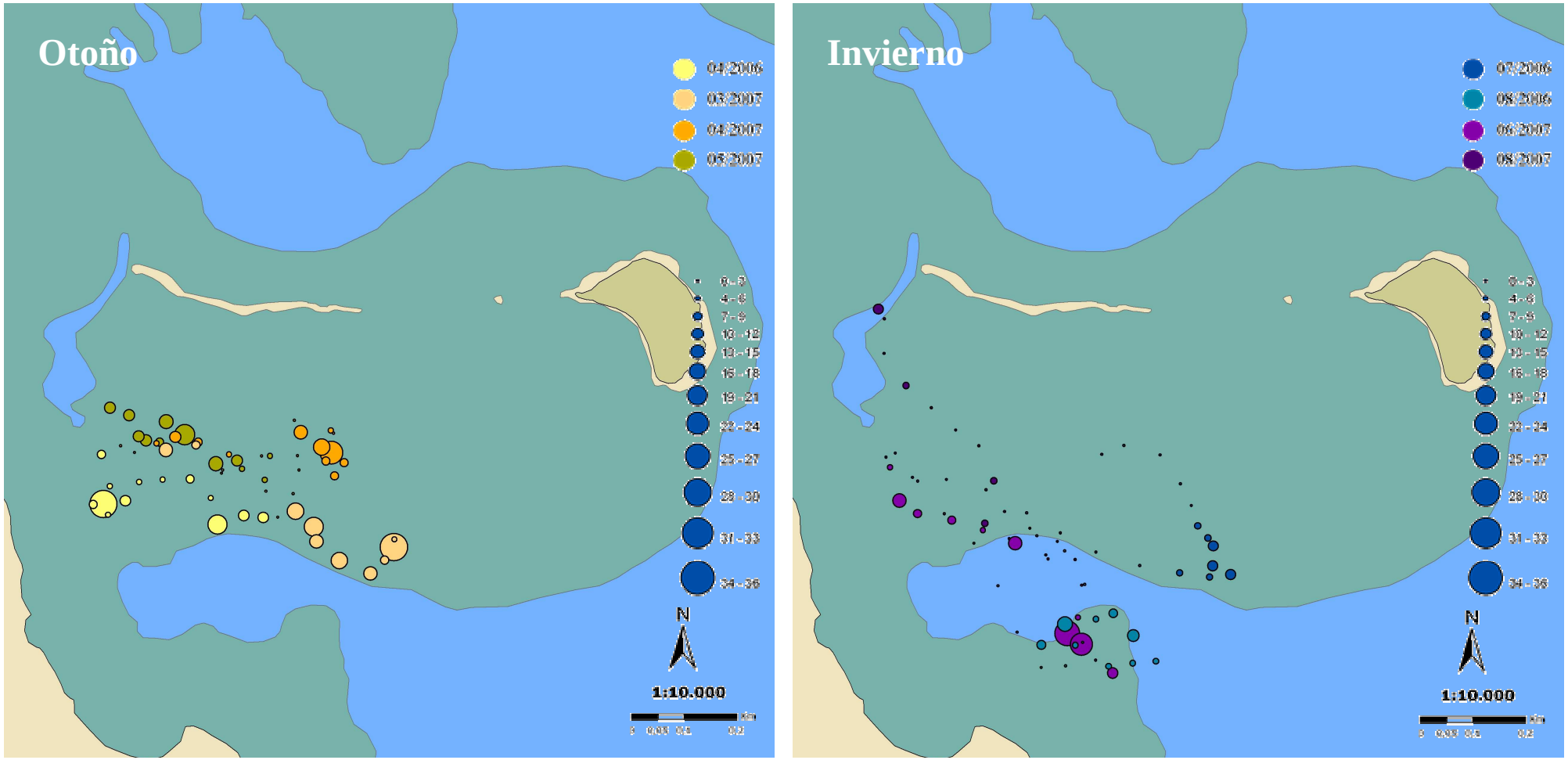


Fig. 4.9. c) Islote Lobos. Otoño – Invierno. Densidades de pulpito por estación para los tres sitios de estudio, en relación a la línea de bajamar y la distribución espacial de los individuos. El tamaño de los círculos indica la densidad de individuos por transecta. Distintos colores indican distintos meses.

En general, en primavera-verano los pulpitos se encontraron ampliamente distribuidos en el horizonte medio e inferior del mediolitoral, desde la línea de bajamar hasta 300 m (en BSA), 500 m (en EF) y 200 m (en IL) aproximadamente, por encima, en dirección a la costa (Figs. 4.10.a, b, c). Durante los meses fríos, se observó un patrón de distribución diferente. En otoño, si bien se observa una disminución en las densidades (más evidente en IL y BSA) los pulpos se encuentran ampliamente distribuidos en el horizonte medio e inferior del mediolitoral. En invierno, las mayores densidades de pulpito se encuentran en el horizonte inferior del mediolitoral (cercanos a la línea de bajamar), siendo muy escasa su presencia en el horizonte medio y superior del mediolitoral (Figs. 4.10. b, c). En bahía de San Antonio el patrón es menos evidente, en comparación con El Fuerte e Islote Lobos, y la distribución espacial de los pulpitos no pareciera variar notablemente entre estaciones (Fig. 4.10.a).

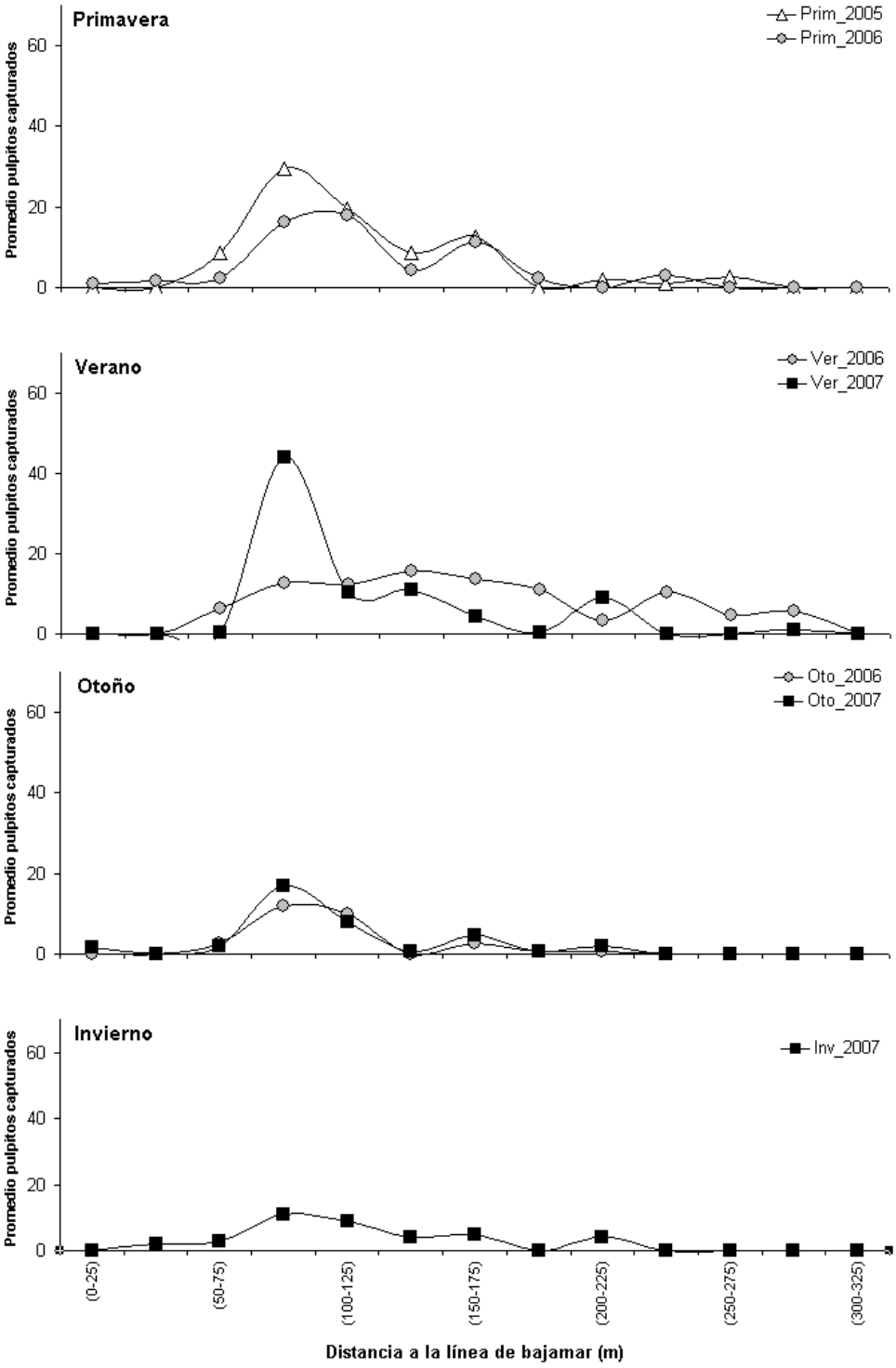


Fig. 4.10.a. Promedio de pulpitos capturados por estación en relación a la distancia a la línea de bajamar (m), para bahía de San Antonio.

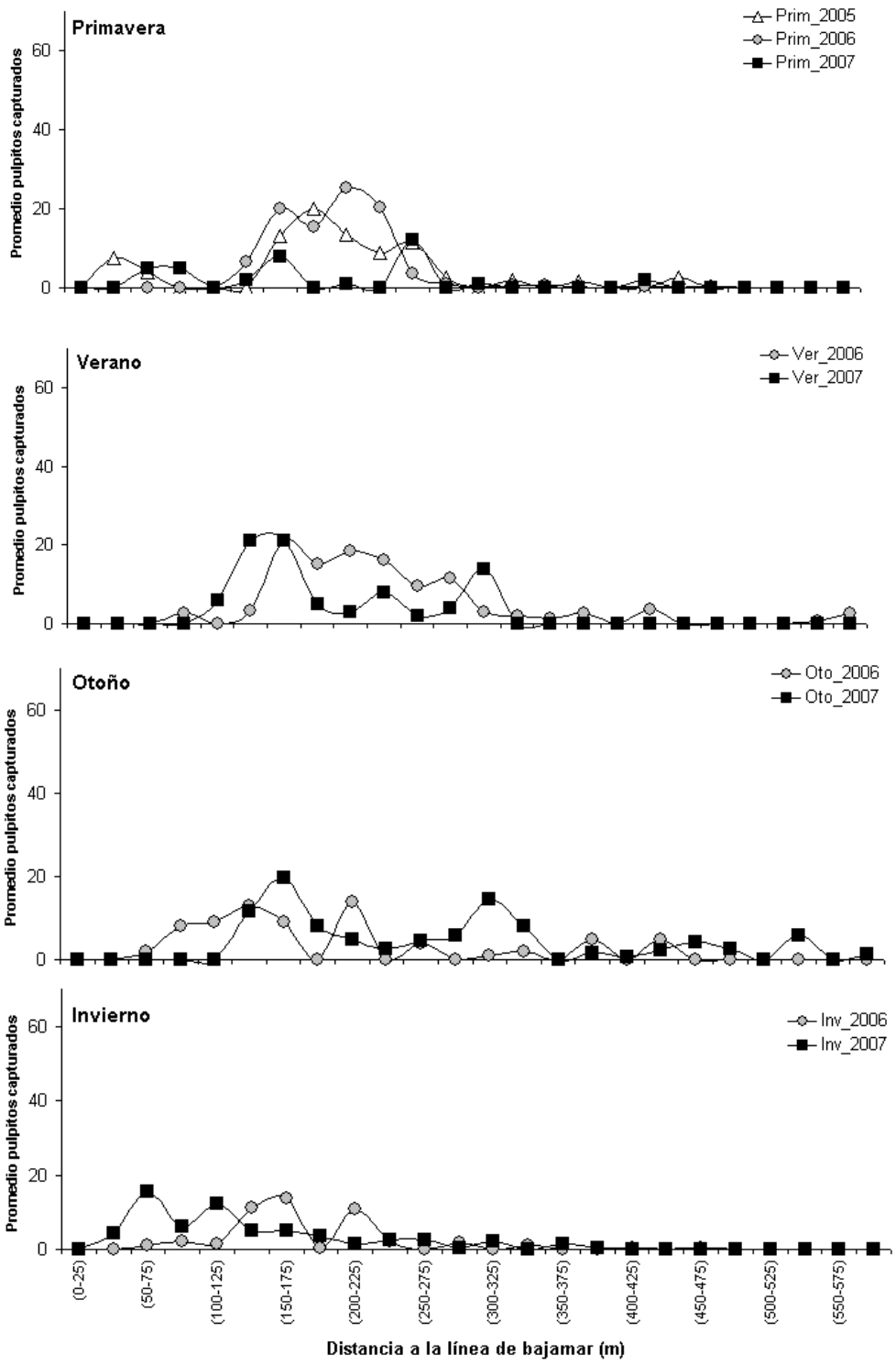


Fig. 4.10.b. Promedio de pulpitos capturados por estación en relación en a la distancia a la línea de bajamar (m), para El Fuerte.

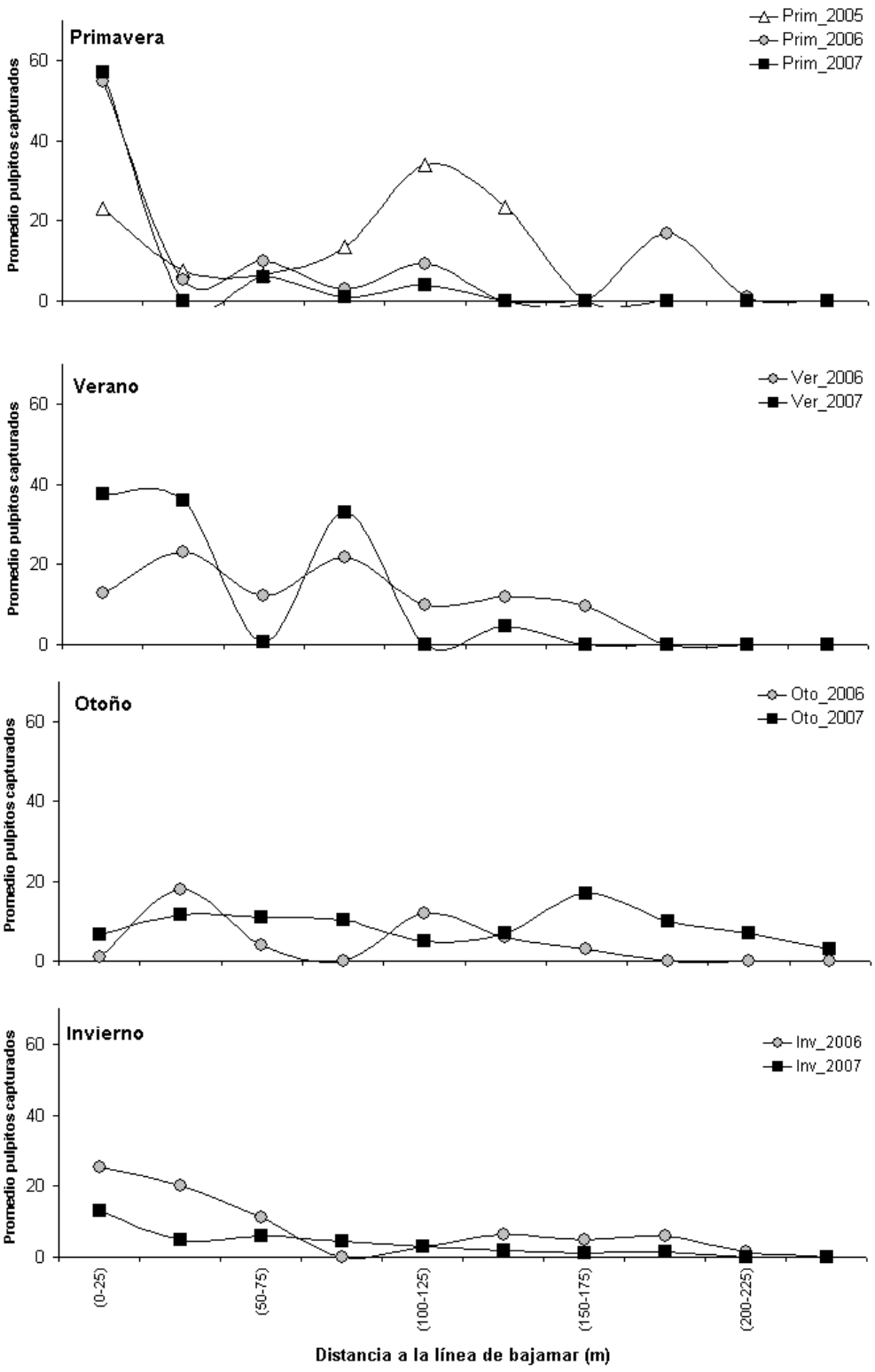


Fig. 4.10.c. Promedio de pulpitos capturados por estación en relación en a la distancia a la línea de bajamar (m), para Islote Lobos.

4.4. Discusión

Este es el primer trabajo que pone en evidencia comparativamente variaciones en las distribuciones de frecuencias de pesos mensuales del pulpito patagónico en distintos sitios costeros del Golfo San Matías. En los sectores estudiados, si bien algunos meses son coincidentes, no es posible establecer un único patrón de distribución de pesos general para todas las poblaciones de pulpito presentes en los distintos ambientes del golfo. Boyle y Boletzky (1996) mencionan que las características del ciclo de vida inherentes de los cefalópodos, su corto periodo de vida acoplado con rápido crecimiento y reproducción temprana, exageran las dificultades para establecer generalizaciones útiles de las poblaciones.

Los mayores pesos se observaron en las distribuciones provenientes de El Fuerte, excepto algunos meses en los cuales los individuos más grandes se observaron en la bahía de San Antonio. Además, teniendo en cuenta las distribuciones de pesos entre sexos, sólo Islote Lobos mostró diferencias significativas entre machos y hembras. En este último sitio, se observan las mayores diferencias de tamaño entre sexos, lo que genera diferencias en las distribuciones de pesos, que no se observan para los otros dos sitios. Sin embargo, al comparar el peso medio de los pulpitos, para los tres sitios se observó que las hembras fueron más pesadas que los machos, y los individuos de la bahía alcanzaron mayores tallas (pesos) en promedio que los de El Fuerte; y éstos a su vez, fueron más pesados que los individuos de Islote Lobos. Algunas de estas diferencias en ciertos ambientes en particular, ya fueron mencionadas previamente por otros autores para esta especie (Ré 1989, Narvarte et al. 1996, 2006). Estudios realizados con otros cefalópodos (Belcari et al. 2002, Boyle y Rodhouse 2005, Lefkaditou et al. 2008) también han demostrado que estos organismos son capaces de mostrar una gran variación dependiendo de los ambientes en los que se desarrolle su ontogenia.

Con respecto a la proporción de sexos en cada sitio, este estudio demuestra que en el sector intermareal y submareal somero de la bahía de San Antonio y El Fuerte, en general la proporción se mantiene 1:1 a lo largo de todo el año. Sólo se observaron desvíos en la proporción a favor de los machos en dos meses para la bahía. En el Fuerte podría existir una pequeña tendencia durante algunos meses de invierno (julio-agosto) en los que las hembras se encontrarían en mayor proporción que los machos, lo cual podría relacionarse, como menciona Pujals (1986), con la mayor vulnerabilidad al arte de pesca por parte de las hembras cuidadoras, las cuales nunca abandonan el refugio durante el cuidado de los huevos. Sin embargo, el patrón general para estos dos sitios es una proporción similar de

sexos a lo largo de todo el año. Estos resultados estarían en concordancia con los obtenidos por Ré (1989) en Puerto Lobos, Iribarne (1990a) en la bahía de San Antonio y Narvarte et al. (2006) en El Fuerte.

Por otra parte, contrario a lo mencionado para la bahía y El Fuerte, en Islote Lobos se observó una mayor proporción de hembras durante la mayoría de los meses a lo largo de los dos años de estudio. Los resultados de proporción de sexos entre distintas tallas de pulpito, muestran que esta diferencia estaría dada por una supervivencia diferencial entre machos y hembras, ya que la relación de sexos en pulpitos juveniles (menores a 27 mm LDM) es 1:1. Las hembras postdesove superan ampliamente a los machos en todas las estaciones, lo cual estaría relacionado con la permanencia en el refugio durante los meses de cuidado de la puesta y por lo tanto, la mayor vulnerabilidad al arte de pesca. Otra posible explicación para las diferencias observadas en los individuos adultos y postdesove, es que los machos serían más móviles y por lo tanto, tendrían mayor probabilidad de morir por depredación. Voigh (1992) menciona que los machos se vuelven más móviles al llegar a la senescencia para buscar hembras receptivas sexualmente. Este autor sugiere que a medida que se aproximan a la senescencia, el costo de ser depredado es menor que el costo de no reproducirse y por lo tanto, los machos maduros, son los individuos más móviles de la población y las hembras maduras las menos móviles. En Islote Lobos en particular, la presión de depredación sería más alta debido a la presencia de colonias de mamíferos (Svendsen et al. 2008) y aves marinas (Yorio et al. 2005), que no están presentes en los otros sitios, y que han mostrado un incremento en sus poblaciones en los últimos 10 años (Dans et al. 2004). De esta manera, la mayor exposición de los machos adultos y postdesove a los depredadores y la alta presión de depredación, ocasionarían la supervivencia diferencial de las hembras, originando un desbalance en la relación de sexos en Islote Lobos.

La principal estación de reclutamiento fue la primavera (septiembre, octubre, noviembre) para los tres sitios, pero también se observó un ingreso de juveniles a la población (aunque en menor proporción) durante los meses de verano e invierno. Pujals (1986) e Iribarne (1990a) mencionan que la principal época de reclutamiento es primavera y comienzos de verano para la zona norte del Golfo San Matías y la bahía de San Antonio. En la zona sur del golfo, según Ré (1989), el reclutamiento estaría retrasado con respecto a los sitios aquí estudiados, siendo el verano la principal estación.

El análisis del reclutamiento realizado por Narvarte et al. (2006), remarca que el reclutamiento es tres veces mayor en Islote Lobos con respecto a El Fuerte, y que ésto se

debería a la mayor supervivencia de embriones, ya que debido a la disminución de la pesca disminuiría la remoción de hembras cuidadoras de puesta. Este capítulo muestra resultados opuestos a los mencionados por esos autores. Aunque en Islote Lobos se observó una mayor proporción de hembras maduras (en algunos meses el doble que en El Fuerte), el mayor reclutamiento se observó en El Fuerte durante las dos temporadas analizadas, siendo la proporción de juveniles más variable entre temporadas en Islote Lobos. En este estudio, se utilizó el número de juveniles por transecta como medida de comparación entre sitios, lo que permitió evaluar y comparar objetivamente los tres lugares. Al analizar el reclutamiento, Narvarte et al. (2006) no tuvieron en cuenta la diferencia en talla observada entre Islote Lobos y los otros sitios (los individuos de Islote Lobos son más pequeños que los de El Fuerte y la bahía), y consideraron juveniles a todos los individuos menores de 25 g. Las evaluaciones de la relación entre peso-largo de manto obtenidas en este estudio (ver Capítulo 5), indican que para un peso de 25 g, le correspondería un largo dorsal de manto aproximado a 41-43 mm (dependiendo del sexo). Además, teniendo en cuenta que la talla de primera madurez para los pulpos de Islote Lobos es de aproximadamente 36 mm (IC = 30-42 mm) (ver Capítulo 8), entonces, muchos de los pulpitos considerados como juveniles por Narvarte et al. (2006) en Islote Lobos, corresponderían a individuos adultos que no deberían haber sido considerados como reclutas.

De esta manera, si bien el número de hembras maduras observadas es superior en Islote Lobos, esto no pareciera favorecer el reclutamiento de juveniles. Estos resultados destacan la importancia de comprender y cuantificar la magnitud y rango de la variabilidad natural en cada ambiente al momento de realizar la evaluación de la efectividad de un área marina protegida, como es el caso del complejo Islote Lobos. Como remarcan García-Charton et al. (2000), la habilidad para detectar y predecir las respuestas de las poblaciones marinas y las comunidades frente al establecimiento de un área marina protegida, depende de la habilidad para distinguir entre las influencias debidas al manejo y la variabilidad natural vinculada a otros factores naturales (tales como mortalidad natural, migración, supervivencia y reclutamiento).

Iribarne (1990a) observó las mayores densidades de pulpito (hasta 26 pulpos/200 m^2) cerca de los 15 m de profundidad y en las zonas costeras, y sólo unos pocos individuos en aguas más profundas. Narvarte et al. (1996, 2006) mencionan que en la zona intermareal, las mayores abundancias se encontraron en verano en Islote Lobos (11,7 pulpos/5 minutos) en comparación con El Fuerte (6,6 pulpos/5 minutos). En este capítulo se demostró, con un mismo método de muestreo en los tres sitios, que éstos difieren en las densidades de

pulpito (en promedio IL = 2,64 pulpos/300 m^2, EF = 2,38 pulpos/300 m^2, BSA = 1,92 pulpos/300 m^2). Islote Lobos es el sitio con mayor densidad de pulpito tehuelche y a su vez, es el que presenta la mayor variabilidad en las capturas. En contraposición, la bahía es el ambiente con menor densidad de pulpos en la zona intermareal, probablemente por la escasa disponibilidad de refugios naturales, lo que ha sido mencionado previamente por otros autores (Iribarne 1990a) como limitante de la presencia del pulpito en la zona. En la bahía de San Antonio la mayoría de los refugios consisten en conchillas de otros moluscos y tubos de cirripedios o en elementos colocados por las personas (como ladrillos, frascos, caños, etc.) que son utilizados para colectar pulpitos (obs. pers.).

La variabilidad en la densidad de pulpos observada para los tres ambientes tendría relación con la variabilidad en el reclutamiento. Si bien en este estudio no se puede correlacionar directamente el reclutamiento con las cohortes correspondientes (debido al corto periodo de muestreo), es destacable la variabilidad observada en el número promedio de juveniles por transecta entre estaciones (ver por ejemplo Fig. 4.6: Islote Lobos primavera 2005-2007) y la variabilidad en las densidades en esas mismas estaciones (Fig. 4.8). Como mencionan Boyle y Boletzky (1996), las características de la historia de vida de los cefalópodos implican que sus poblaciones respondan a las fluctuaciones interanuales de las variables físicas y biológicas, y la abundancia de la población dependerá totalmente del éxito del reclutamiento, de las condiciones de crecimiento y la exposición a la depredación en ese año en particular.

El pulpito patagónico presenta una distribución espacial agregada en el sector intermareal del Golfo San Matías. Esto probablemente esté correlacionado con el hábito de vida de esta especie en relación a la disponibilidad y distribución de las presas en el intermareal y la necesidad de sustratos duros para refugiarse durante las horas de bajamar. Otras especies también han mostrado una distribución de este tipo. Leite et al. (2009) observaron para *Octopus insularis* una distribución agregada, influenciada por las variables ambientales y biológicas (tales como ontogenia y madurez). *Octopus vulgaris* también mostró una distribución agregada, el cual necesita estructuras duras sobre sustratos blandos ó áreas penetrables en sustratos duros (Oosthuizen y Smale 2003, Katsanevakis y Verrriopoulus 2004). Mather (1982) observó una correlación positiva entre la distribución agregada de *Octopus joubini* y la distribución de conchillas de moluscos en las cuales se refugian. Scheel (2002) observó una asociación positiva entre la densidad de *Enteroctopus dofleini* con el sustrato, la cobertura de algas y aguas poco profundas. Belcari et al. 2002 analizaron la distribución, estructura demográfica y abundancia de *Eledone cirrhosa* y

Eledone moschata en el Mar Mediterráneo, observando diferencias en el rango batimétrico, en las densidades en diferentes sitios y en la estructura demográfica de ambas especies.

Por otra parte, la distribución espacial de los pulpitos en el intermareal en relación a la distancia a la línea de bajamar, varía estacionalmente. Durante los meses cálidos los pulpos tienen las mayores tasas de crecimiento (ver Capítulo 6) y alimentación (ver Capítulo 5), por lo que se encuentran ampliamente distribuidos en el mediolitoral, probablemente aprovechando la alta disponibilidad de presas (ver Capítulo 8). Contrariamente, durante los meses fríos sólo se registran pulpitos en el horizonte inferior del mediolitoral cerca de la línea de bajamar, de manera que los individuos permanecerían poco tiempo expuestos a las condiciones ambientales estresantes (ej. baja temperatura). La actividad y fisiología de muchos animales costeros marinos están sincronizadas con la mareas (por ej., locomoción, forrajeo, apareamiento, desove, asentamiento de larvas, etc.) y la oscilación de las mareas usualmente es seguida internamente, permitiendo a los organismos adecuar sus actividades (Iribarne 1991a, Morgan 1996).

Los cefalópodos son especies que exhiben un alto grado de plasticidad en sus estrategias de historia de vida, donde cambios en las condiciones ambientales juegan un rol importante influenciando el tamaño poblacional, la abundancia y la distribución (Semmens et al. 2007). Como en otras especies de pulpos, distintos factores como el tipo de sustrato y disponibilidad de refugio (Hanlon y Messenger 1996), la estacionalidad (Hartwick et a 1984), y la profundidad y temperatura (Katsanevakis y Verrriopoulus 2004) pueden afectar la abundancia y distribución de las poblaciones de *O. tehuelchus* en el Golfo San Matías. Los resultados presentados en este capítulo ponen en evidencia algunas diferencias encontradas en las poblaciones de esta especie en distintos ambientes costeros. De esta manera, los diversos factores mencionados, entre otros (tales como diferentes presiones de pesca, disponibilidad de presas y variaciones en la complejidad del hábitat) podrían estar regulando las poblaciones de pulpito, ocasionando adaptaciones particulares en diferentes sectores del golfo. En este contexto, los resultados de esta sección muestran que el pulpito desarrollaría distintas estrategias en su ciclo de vida según las condiciones ambientales particulares de cada sitio.

5. CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS PARTICULARES

5.1. Introducción

Numerosas características biológicas no mencionadas en el capítulo anterior son importantes para describir y analizar el ciclo de vida de los cefalópodos. Entre estas características resulta interesante evaluar algunas en particular, como la relación entre el peso y el largo del manto o el largo total, las cuales permiten hacer comparaciones intra e interespecíficas. Sin embargo, para los octopódidos en general, estas relaciones no han sido consideradas como relevantes en la bibliografía, debido a que el cuerpo blando de estos organismos genera gran variabilidad en las mediciones (Boyle y Rodhouse 2005).

Una manera de describir cuantitativamente las variaciones en los tejidos reproductores y somáticos a través del tiempo es hacerlo mediante índices. Los índices gonadosomáticos y de condición son ampliamente utilizados en cefalópodos para caracterizar el estado de madurez de las especies (Boyle y Roadhouse 2005) y su seguimiento permite identificar momentos de reproducción, alimentación y crecimiento. Además, los índices gonadosomáticos y de condición están fuertemente relacionados con los hábitos alimentarios y con las características del hábitat de los individuos. Para el pulpito patagónico, varios autores han analizado la progresión anual de estos índices en distintos sitios del Golfo San Matías. Pujals (1986) menciona para la zona norte del golfo, que el periodo de desarrollo y maduración gonadal ocupa los meses de diciembre a mayo, extendiéndose entre junio y noviembre el periodo de puesta. En la zona sur del golfo, Ré (1989) menciona que los valores máximos para el índice gonadosomático de las hembras se observaron en el otoño del segundo año de vida, a partir del cual disminuye rápidamente. Para los machos en cambio, esta autora menciona que los valores máximos se alcanzan en el verano del segundo año de vida. Por otro lado, Iribarne (1990a) menciona que el índice de condición de las hembras en la bahía de San Antonio muestra estacionalidad con los mayores valores en primavera-verano.

Numerosos autores mencionan que los pulpos son depredadores versátiles y oportunistas, que se alimentan de un amplio rango de presas y la misma especie puede alimentarse de diferentes organismos en distintos sitios geográficos (Cortez et al. 1995, Boyle y Boletzky 1996, Vincent et al. 1998, Boyle y Rodhouse 2005). Es sabido que los pulpos presentan numerosos inconvenientes para realizar estudios de dieta, debido a que las partes duras de las presas, tales como conchillas y exoesqueletos, generalmente necesarias para la identificación de especies, no son consumidas. Además, la rápida digestión no permite una evaluación confiable de los contenidos estomacales y los estudios

de dieta basados en los restos de alimento en los refugios o en la observación directa, generalmente no han registrado el consumo de presas importantes (como los peces) o los mencionan sólo como presas ocasionales (Cortez et al. 1995, Boyle y Rodhouse 2005). Ré y Gomez Simes (1992) analizan la dieta del pulpito en ambiente natural y establecen que esta especie es un cazador activo y generalista, que depreda sobre numerosos organismos, la mayoría crustáceos y bivalvos. En contraposición, Iribarne et al. (1993) realizaron experimentos en acuario y mencionan que *O. tehuelchus* no es un depredador generalista y que algunas características de sus presas (como la cubierta dura o las defensas químicas) parecieran ser repelentes para esta especie.

En relación con los hábitos alimenticios, la presencia de parásitos protozoos coccídeos que se trasmiten en la cadena trófica ha sido registrada para numerosas especies de pulpos (Gestal et al. 2002a). El pulpito patagónico se encuentra parasitado por *Aggregata valdessensis*, con prevalencia del 72% en la zona sur del Golfo San Matías (Sardella y Ré 1990, Sardella et al. 2000). Este parásito tiene un ciclo de vida que incluye dos hospedadores: la fase sexual (gamogonia y esporogonia) se desarrolla en el tracto digestivo del pulpito (hospedador definitivo), y la asexual (merogonia) ocurre en el de un crustáceo (hospedador intermediario) (Sardella et al. 2000). En Patagonia, Sardella y Martorelli (1997), identificaron a camarones y langostinos como hospedadores intermediarios de parásitos del género *Aggregata*. En el pulpito tehuelche, la presencia de estos parásitos se visualiza macroscópicamente como quistes blanco-perláceos (de 1-2 mm de diámetro) ubicados en las paredes del tracto digestivo (Sardella y Ré 1990).

En este contexto y en relación a los resultados obtenidos en el capítulo anterior, surgen algunos interrogantes particulares, tales como: ¿cuál es la relación entre el peso total y el largo dorsal del manto de los pulpitos?, ¿varía esta relación entre sitios?, ¿cómo varían mensualmente los índices gonadosomáticos y de condición entre los distintos sitios?, ¿cuáles son las principales presas consumidas en cada ambiente? y ¿cómo varían los niveles de infestación parasitaria entre sitios?

5.2. Materiales y métodos

Para responder a los interrogantes mencionados se utilizaron los pulpitos recolectados mensualmente durante octubre 2005 – octubre 2007 en la bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos. Las muestras fueron obtenidas de la captura de un pulpero ($N \approx 100$) y congeladas para su procesamiento en laboratorio. Durante el muestreo se registró: peso total (PT, en g), largo total (LT, en mm), largo dorsal del manto (LDM, en mm), peso de la

gónada (Ptest = peso de testículo, PO = peso ovario, en g) y glándulas accesorias (Pneed = peso glándula de Needham, Pglov = peso glándula oviductal, en g), y peso de la glándula digestiva (PD, en g). Se evaluó la relación entre el peso total y el largo dorsal del manto, y se compararon las rectas de regresión estimadas entre sitios con ANCOVA. Los datos de peso de la glándula digestiva y gónadas fueron utilizados para el cálculo individual y promedio de los índices digestivos o de condición (ID) y gonadosomático (IGS). Siendo:

$$ID = PD/PT * 100$$

$$IGS = \text{Peso gónada}/ PT * 100$$

Ambos índices se calcularon individualmente para machos y hembras. Se analizó la evolución temporal de los índices en cada sitio a los fines de identificar períodos de actividad biológica (alimentación, reproducción) y se compararon entre meses y sitios con ANOVA utilizando el test de Tukey *a posteriori*.

Con el objetivo de obtener una aproximación de las principales presas o grupos taxonómicos consumidos, se realizó una caracterización básica del contenido estomacal de los pulpitos en los tres sitios. Se tomó una submuestra de 50 individuos aproximadamente (machos y hembras) en los que se determinó el nivel de repleción, siendo: 0 (vacío), 1 (con poco contenido), 2 (con abundante contenido) y 3 (repleto). Se examinaron los contenidos estomacales e intestinales bajo lupa binocular, identificándose las presas al menor nivel taxonómico posible. Debido a que un gran número de estómagos se encontraba vacío no se pudieron calcular índices de alimentación. Se realizó una descripción cualitativa de los principales ítems presa, discutiendo los resultados observados con los estudios previos para esta especie.

Se registró macroscópicamente la presencia/ausencia de parásitos coccideos (presencia de quistes blanco-perláceos) a lo largo del tracto digestivo. La proporción de individuos parasitados fue comparada entre sexos con el test χ^2, y entre sitios mediante ANOVA previa transformación (arcseno$\sqrt{}$(proporción)) para cumplir con los supuestos del análisis.

5.3. Resultados

5.3.1. Relaciones morfogravimétricas

Para los tres sitios, se observó una fuerte correlación positiva y altamente significativa entre el peso total y el largo dorsal del manto de los pulpos (BSA r = 0,879 IC = (0,871; 0,886); EF r = 0,926 IC = (0,920; 0,932); IL r = 0,887 IC = (0,879; 0,895). La relación largo dorsal del manto-peso para *O. tehuelchus* en los distintos sitios es descrita por las ecuaciones que se presentan en la Tabla 5.1 (Figs. 5.1. a, b, c).

En ninguno de los tres sitios se observaron diferencias significativas en las rectas de regresión Log PT – Log LDM estimadas para machos y hembras (ANCOVA P>0,05), indicando que hembras y machos tienen aproximadamente similar peso para un mismo largo dorsal de manto, y que ambos sexos incrementan de la misma manera en peso por unidad de largo de manto.

Tabla 5.1. Ecuaciones obtenidas para la relación entre el Peso total y el Largo dorsal del manto para hembras (H) y machos (M) de los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

	BSA	**EF**	**IL**
H	$y = 0{,}0087 \times^{2{,}1787}$	$y = 0{,}0051 \times^{2{,}318}$	$y = 0{,}0111 \times^{2{,}0826}$
M	$y = 0{,}0052 \times^{2{,}3169}$	$y = 0{,}004 \times^{2{,}3685}$	$y = 0{,}0078 \times^{2{,}1452}$

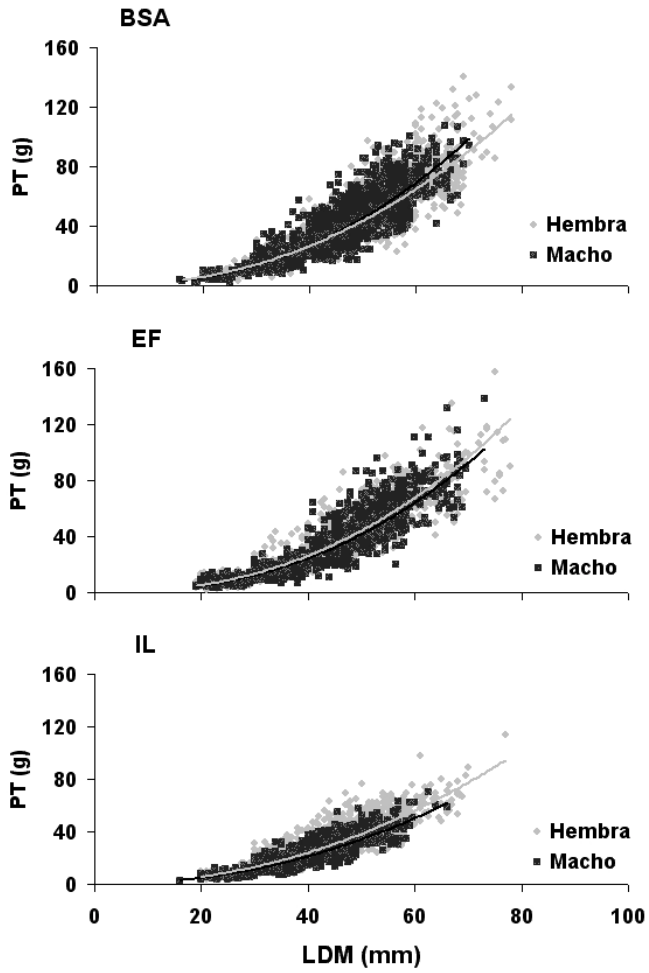


Fig. 5.1. Relación entre el Peso total y el Largo dorsal del manto para machos y hembras de los tres sitios de estudio. De arriba hacia abajo: Bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos.

Para los tres sitios el análisis de regresión simple entre el logaritmo del peso y el logaritmo del largo dorsal del manto presentó un buen ajuste y fue altamente significativo

(BSA $F_{(1,3078)}$ = 10434,5 P< 0,0001; EF $F_{(1,2068)}$ = 12452,5 P< 0,0001; IL $F_{(1,2478)}$ = 9179,9 P< 0,0001). En los tres sitios el porcentaje de explicación fue superior al 75% (BSA R^2 = 0.77; EF R^2 = 0.86; IL R^2 = 0.79). El ANCOVA entre Bahía-El Fuerte, y El Fuerte-Islote Lobos mostró que las rectas estimadas son disímiles. Entre Bahía-Islote Lobos las rectas resultaron ser paralelas no coincidentes (Fig. 5.2).

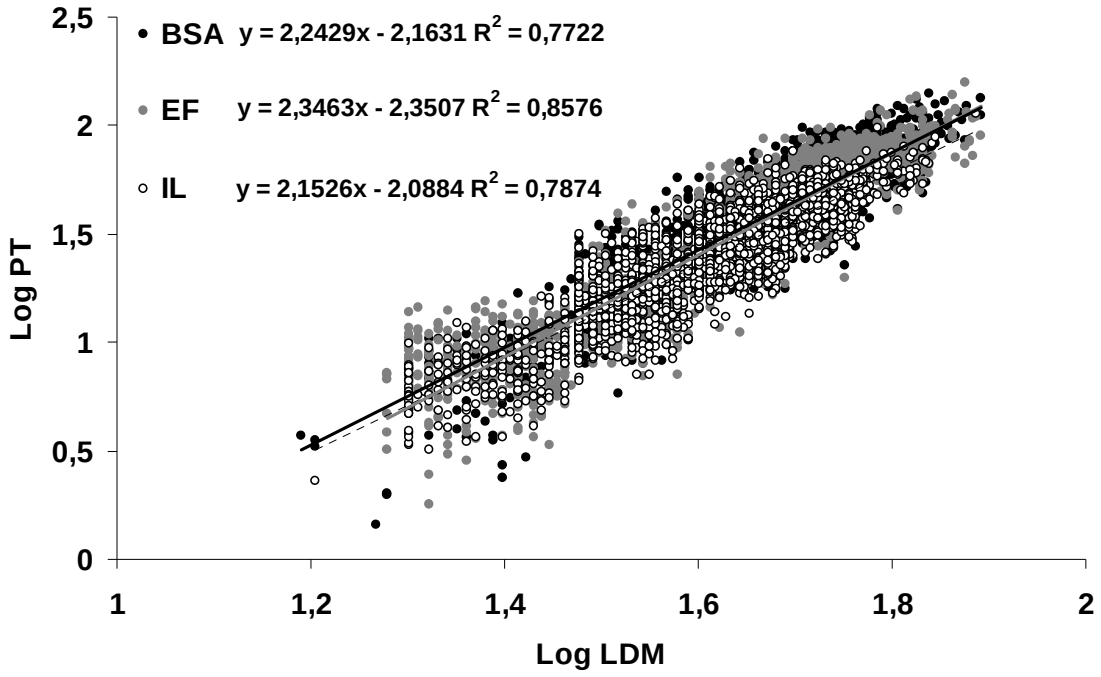


Fig. 5.2. Logaritmo del peso total (g) en función del logaritmo del largo dorsal del manto (mm) y rectas de regresión estimadas por mínimos cuadrados, para bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos.

5.3.2. Evolución de los índices gonadosomáticos (IGS) y de condición (ID)

La evolución mensual de los índices gonadosomáticos y de condición mostró una tendencia disímil entre sexos y sitios. Para las hembras, los únicos meses en que los índices gonadales mostraron valores similares para los tres sitios fue en diciembre-enero (cuando las poblaciones se encuentran constituidas principalmente por hembras juveniles inmaduras) y marzo-abril (poblaciones conformadas mayoritariamente por individuos completamente maduros) (Fig. 5.3). Es destacable que los máximos valores del IGS para El Fuerte e Islote Lobos se presentan en marzo-mayo (principal época de puesta), sin embargo, para la bahía de San Antonio el índice se mantiene elevado desde marzo a

noviembre (con una ligera disminución en invierno). Los valores mínimos del IGS de las hembras se observaron entre julio-enero para El Fuerte e Islote Lobos y sólo entre diciembre-enero para la bahía (Fig. 5.3).

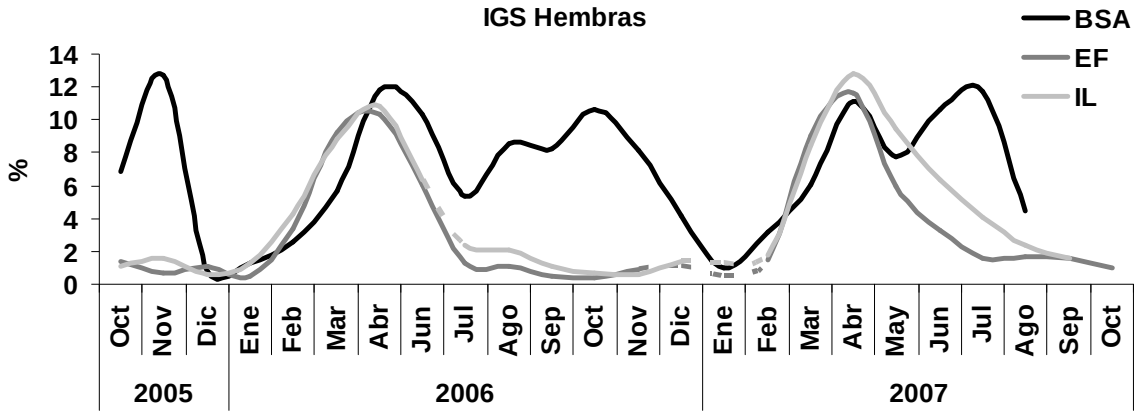


Fig. 5.3. Variación mensual del índice gonadosomático para las hembras de los tres sitios. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Para los machos de El Fuerte e Islote Lobos el IGS presentó valores máximos entre diciembre-marzo (Fig. 5.4). Por el contrario, en la bahía los machos no presentaron valores máximos evidentes en ningún momento en particular, sino que el IGS pareciera mantenerse constante y relativamente alto durante todo el año. Los valores mínimos de IGS para los machos en El Fuerte e Islote Lobos se observaron entre junio y octubre. Es destacable que si bien estos últimos presentan sus máximos valores en la misma época, los índices obtenidos para los individuos de Islote Lobos son superiores a los de El Fuerte a lo largo de todo el período de estudio (Fig. 5.4).

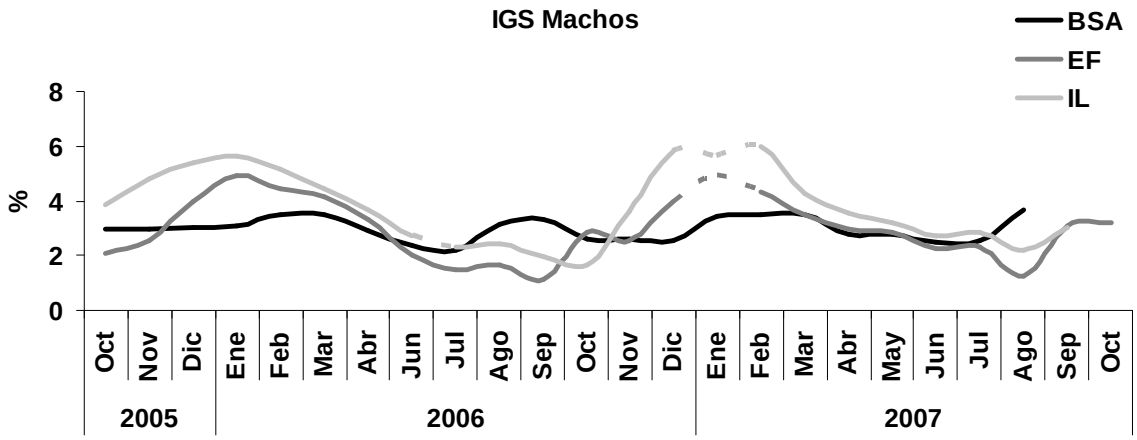


Fig. 5.4. Variación mensual del índice gonadosomático para los machos de los tres sitios. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Con respecto a los índices digestivos o de condición, las hembras de El Fuerte e Islote Lobos mostraron un incremento en los meses previos a la época de puesta y cuidado de huevos (diciembre-abril). Para la bahía de San Antonio, en cambio, no parecieran evidenciarse valores máximos en ningún momento del año en particular. Consecuentemente, los valores mínimos se presentaron en mayo-septiembre para El Fuerte e Islote Lobos y mayo-julio para la bahía (Fig. 5.5).

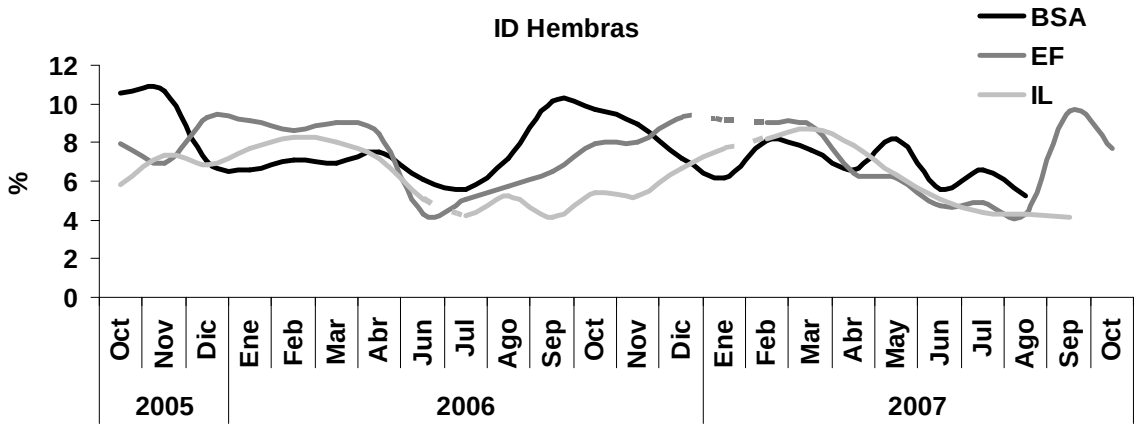


Fig. 5.5. Variación mensual del índice digestivo o de condición para las hembras de los tres sitios. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Los machos de El Fuerte e Islote Lobos, presentaron los máximos valores de ID previamente a la época de reproducción (octubre-marzo), mientras que los valores mínimos de este índice para ambos sitios se observaron en mayo-agosto. Estas últimas tendencias fueron menos evidentes en los machos de la bahía de San Antonio, los cuales presentaron un menor índice de condición con respecto a los otros dos sitios a lo largo de todo el período de estudio (Fig. 5.6).

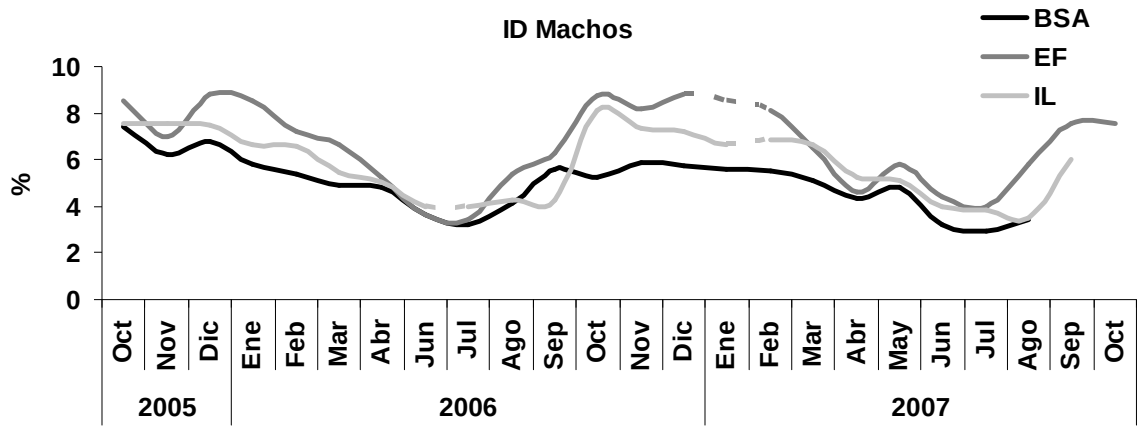


Fig. 5.6. Variación mensual del índice digestivo o de condición para los machos de los tres sitios. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

5.3.3. Alimentación. Principales ítems presa.

Las observaciones de contenido estomacal pusieron en evidencia la dificultad para realizar estudios de dieta confiables en estos organismos. Los resultados preliminares muestran que para todos los sitios más del 50% de los estómagos se encontraban vacíos o con un nivel bajo de repleción (Fig. 5.7). La lista de especies y grupos taxonómicos identificados, así como los restos observados, se muestra en la Tabla 5.2. Si bien muy pocos organismos fueron determinados al nivel de especie, se puede observar que se encuentra presente un gran número de grupos taxonómicos.

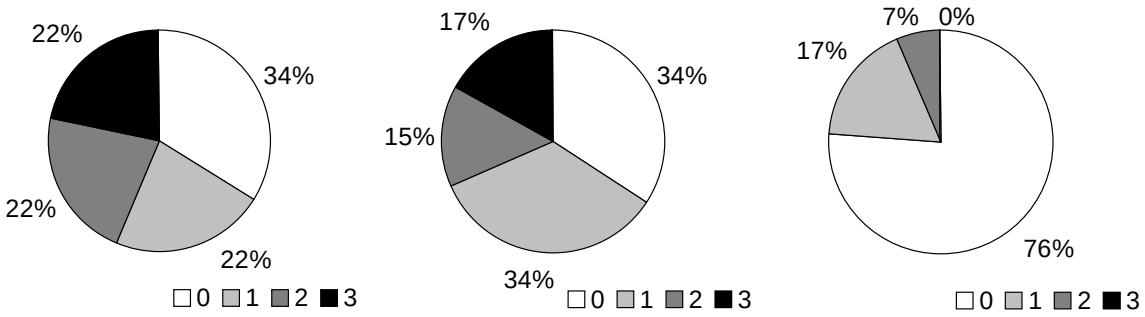


Fig. 5.7. Nivel de repleción en el tracto digestivo de *O. tehuelchus*. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. 0: vacío, 1: con poco contenido, 2: con abundante contenido, 3: repleto.

Tabla 5.2. Presas identificadas en el tracto digestivo de *O. tehuelchus* en bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos. Se indica además las partes identificadas de las presas.

Bahía de San Antonio	
Phylum Arthropoda	
Subphylum Crustacea	
Orden Decapoda	
Infraorden Caridea (Natantia)	
Sp1	Restos de caparazón, ojos
Infraorden Brachyura (Reptantia)	
Sp1	Dactilopoditos
Sp2	Caparazón rojo
Phylum Mollusca	
Clase Cephalopoda	
O. tehuelchus	Pico
Clase Bivalvia	
Familia Mytilidae	
Sp1	Restos de conchilla
Phylum Chordata	
Clase Osteictios	
Sp1	Restos de escamas, espinas y huevas color rojo

	Sp2	Restos de espinas, huevas color verde y dientes viliformes
	Sp3	Restos de espinas
Otros		
	Huevos de molusco indeterminado	
	Huevos de pez óseo indeterminado	
	Coralina sp	
	Arena	
	NI	Cuerpo blando, color transparente-marrón-negro
El Fuerte		
Phylum Arthropoda		
Subphylum Crustacea		
Orden Decapoda		
Infraorden Caridea (Natantia)		
	Sp1	Restos de caparazón, ojos, quelípedo
Infraorden Brachyura (Reptantia)		
	Sp1	Restos de caparazón, patas articuladas
Phylum Mollusca		
Clase Cephalopoda		
	O. tehuelchus	Cuerpo casi completo
Clase Bivalvia		
Familia Mytilidae		
	Sp1	Restos de conchilla y esferas blancas
Phylum Annelida		
Clase Polichaeta		
	Sp1	Maxila
Phylum Chordata		
Clase Osteictios		
	Sp1	Restos de escamas y espinas
Otros		
	Coralina sp	
	Arena	
	NI	Cuerpo blando, color transparente-marrón-negro

Islote Lobos	
Phylum Arthropoda	
Subphylum Crustacea	
Orden Decapoda	
Infraorden Caridea (Natantia)	
Sp1	Restos de caparazón, ojos
Infraorden Brachyura (Reptantia)	
Sp1	Restos de caparazón, patas articuladas
Phylum Mollusca	
Clase Bivalvia	
Familia Mytilidae	
Sp1	Restos de conchilla y esferas blancas
Otros	
Arena	

La evaluación de frecuencia de ocurrencia evidenció que mitílidos y crustáceos fueron las presas más frecuentes para los tres sitios (Fig. 5.8). Las presas no identificadas (NI) que se encontraron en la mayoría de los contenidos estomacales de El Fuerte y la bahía consistieron principalmente en organismos de cuerpo blando de coloración transparente, marrón o negra, que corresponderían a bivalvos y gasterópodos (según Ré y Gomez Simes 1992).

La frecuencia de ocurrencia por talla (LDM) evidenció que mitílidos y crustáceos son los principales ítems para la mayoría de las clases de tallas (Fig. 5.9). Además se observó canibalismo en individuos juveniles (LDM menor a 27 mm) y adultos. El consumo de peces y huevos (de moluscos y peces) se observó en pulpitos adultos de tallas intermedias. La aparición de arena y alga *Coralina* sp. probablemente se deba a ingesta indirecta, debido al hábito bentónico de las presas, y no sean ítems consumidos regularmente.

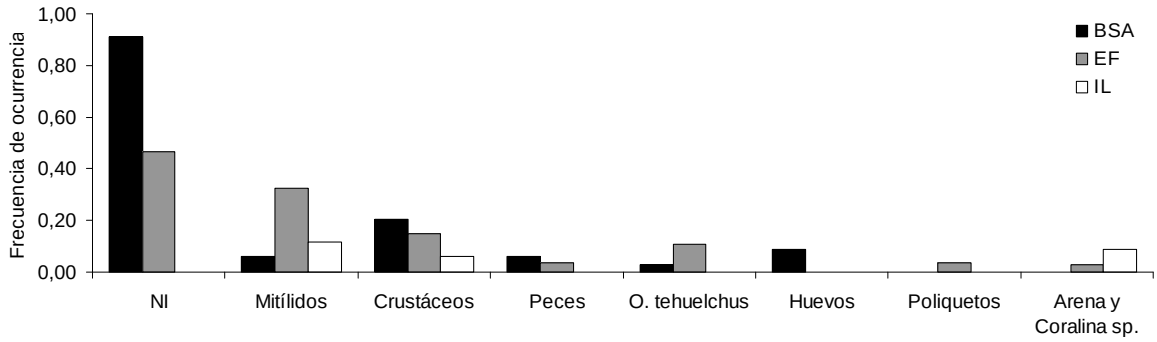


Fig. 5.8. Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa observados en el tracto digestivo de *O. tehuelchus* para los tres sitios de estudio. BSA: Bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos, NI: No identificado.

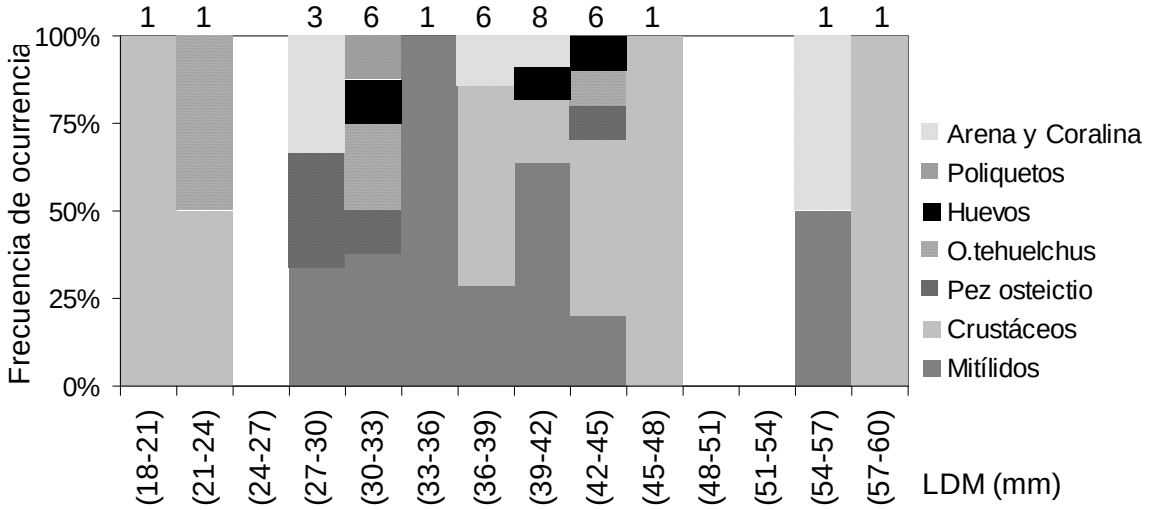


Fig. 5.9. Frecuencia de ocurrencia de las principales presas por clases de talla. Los números arriba de cada columna indican el número de estómagos analizados con contenido.

5.3.4. Niveles de infestación parasitaria

El análisis de la prevalencia de parásitos coccídeos mostró una gran incidencia de estos organismos en las poblaciones de pulpito. La proporción de infestados entre sexos no mostró diferencias (test χ^2 $P > 0,05$) en ninguno de los tres sitios, por lo tanto se analizó la progresión anual para la totalidad de los pulpos (Fig. 5.10). Islote Lobos resultó ser el sitio

con mayor porcentaje de infestados por mes (entre 42,7-100 %) seguido de la bahía (entre 0-66 %) y El Fuerte con el menor nivel de infestación (entre 0-24,5 %) (ANOVA, $F_{(2;52)}$ = 140,46 P < 0,0001, test Tukey *a posteriori*). Además, el mayor número de pulpos infestados se presentó durante los meses fríos (otoño-invierno) (ANOVA, $F_{(3;52)}$ = 5,91 P < 0,001, test Tukey *a posteriori*; Fig. 5.10).

La distribución de la proporción de pulpitos parasitados por clases de tallas fue similar para los tres sitios (test Kolmogorov Smirnov, P > 0,05). Los juveniles (menores a 27 mm LDM) presentaron un menor porcentaje de infestación, incrementándose a medida que los individuos crecen. Para Islote Lobos, se observó una prevalencia de más del 75% para los pulpos con LDM superior a 39 mm (Fig. 5.11).

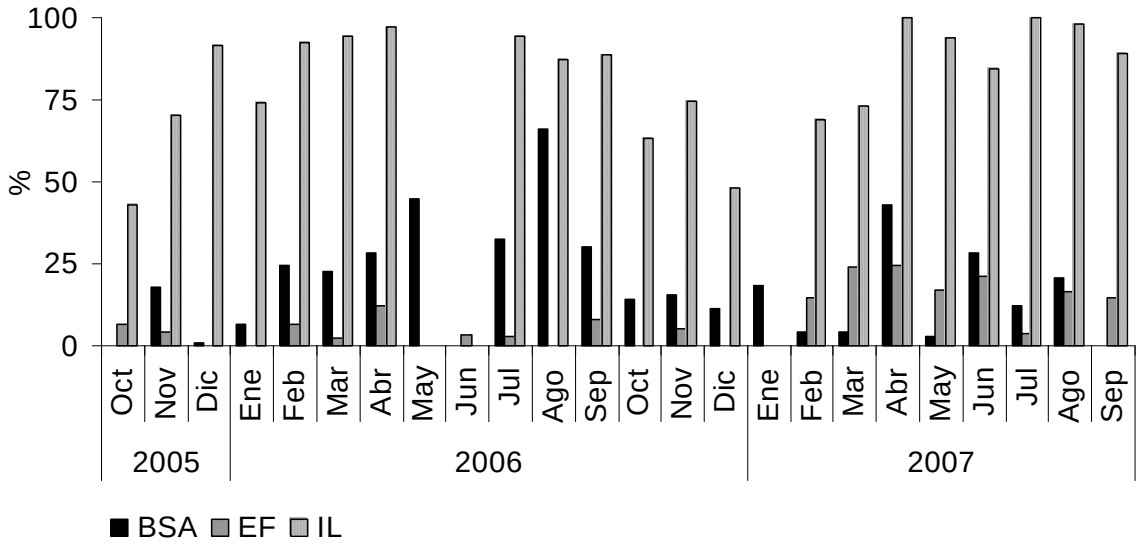


Fig. 5.10. Porcentaje mensual de individuos parasitados en los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

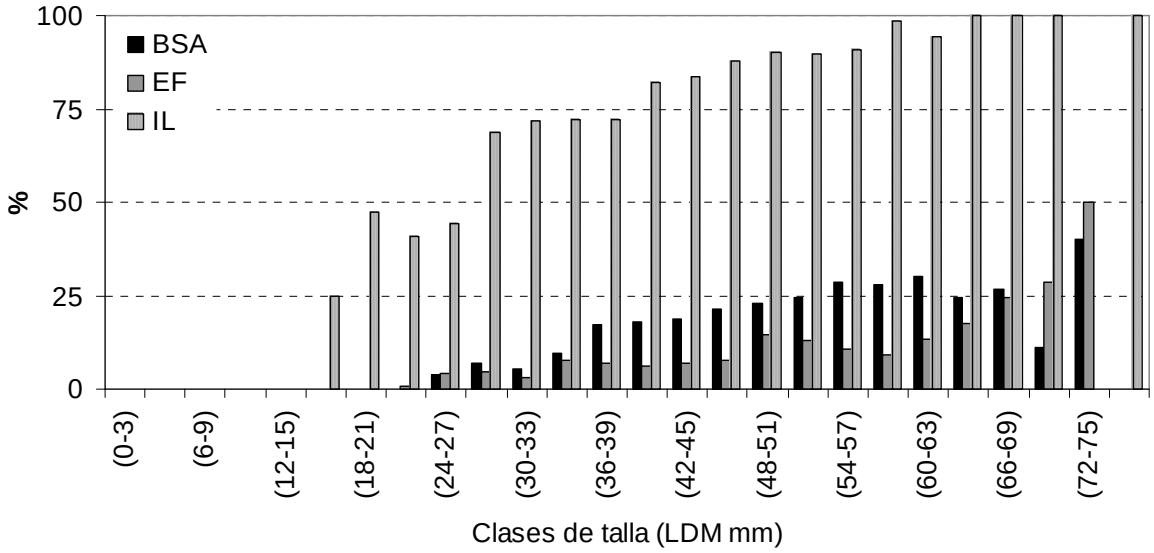


Fig. 5.11. Porcentaje de pulpos parasitados por clases de tallas para los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

5.4. Discusión

El presente capítulo muestra resultados interesantes con respecto a algunas características biológicas particulares del pulpito y se evidencian nuevas variaciones en las poblaciones dependiendo del ambiente en el cual se desarrollen los individuos. Al igual que en otras especies de cefalópodos (Jackson y Wadley 1998, Quetglas et al. 1998, Dunn 1999, Quetglas et al. 2001, Oosthuizen y Smale 2003), existe una fuerte correlación entre el peso total y el largo dorsal del manto, lo cual pone en evidencia que si bien el cuerpo blando de los pulpos ocasiona inconvenientes en cuanto a las medidas corporales a utilizar, tanto el peso total como el largo dorsal del manto son buenas medidas para realizar comparaciones intraespecíficas. En este estudio, no se observaron diferencias significativas entre sexos pero si entre sitios. Así, cualquiera de estas dos medidas podría utilizarse para caracterizar de manera rápida y sencilla la talla de los pulpitos en cada población.

Con respecto a los índices gonadosomáticos y de condición analizados, las hembras de El Fuerte e Islote Lobos mostraron un IGS (relación peso ovario/peso total) elevado durante un periodo acotado (en otoño, de marzo a mayo), el cual consistiría en la principal época de puesta en estos sitios. En contraposición, la bahía mostró un amplio periodo en el cual las hembras presentaron alto IGS. De marzo a noviembre las hembras de la bahía se encontrarían maduras, lo cual determinaría una prolongada temporada de puesta, pudiendo originar microcohortes o cohortes subanuales (individuos que nacen en distinto momento

del año). Los únicos meses en que los IGS tomaron valores similares en los tres sitios fue en diciembre-enero (cuando la población está constituida principalmente por juveniles) y en marzo-abril (población conformada principalmente por individuos completamente maduros).

El IGS mostró un patrón similar para los machos de El Fuerte e Islote Lobos, madurando unos meses antes que las hembras y con los máximos valores entre diciembre y marzo. Este retraso en la maduración de las hembras es común en cefalópodos (Quetglas et al. 1998, 2001) y ocurriría porque el comportamiento de apareamiento pareciera ser una de las causas de la maduración sexual de las hembras en algunas especies (Ikeda et al. 1993). El IGS de los machos en Islote Lobos presentó valores superiores al de los otros dos sitios, durante todo el año. Estos resultados muestran que podría existir una relación en los pulpos de Islote Lobos, entre la baja proporción relativa de machos presentes (ver Capítulo 4) y la alta inversión de los machos en órganos reproductivos y/o gametas (mayor en Islote que en los otros dos sitios). Por otra parte, en la bahía de San Antonio, el IGS de los machos es menor que en los otros sitios, pero "sostenido" durante todo el año, lo cual es de esperarse si las hembras se encuentran maduras durante la mayor parte del año.

Mangold (1983) menciona que en los octopódidos el IGS raramente excede 7-8% y que varía entre 10-40% en las hembras maduras. Los resultados en este estudio concuerdan con estos valores, aunque el IGS de las hembras maduras estuvo apenas por encima del 10%. Quetglas et al. (2001) remarcan esta misma diferencia en otras especies de pulpo y se lo atribuyen a la baja fecundidad de los pulpos de ambientes templado-fríos, que producen pocos huevos de gran tamaño.

El índice de condición (ID) mostró valores máximos para ambos sexos, previamente a la temporada de reproducción y puesta. En la bahía, sin embargo, como el período de puesta es tan extenso, los momentos máximos no son tan evidentes. Para las hembras de los tres sitios el índice de condición mostró valores más altos que para los machos, lo que estaría relacionado con la necesidad de un rápido desarrollo del ovario y la acumulación de reservas para la época de cuidado de la puesta.

Reproducción y condición son dos fenómenos extremadamente interdependientes en el ciclo de vida de estos organismos. El grado en el cual la condición es afectada por la reproducción depende de la especie, y el nivel de dependencia de los dos fenómenos también se verá afectado por los factores ambientales (Cortez et al. 1995). Además, como sugieren Hatfield et al. (1992), la relación para ambos sexos entre el peso de la gónada y el peso de la glándula digestiva, indica una relación positiva entre la alimentación reciente y

el crecimiento de la gónada, como sería de esperarse si la energía del crecimiento de la gónada derivara principalmente del alimento.

Las diferencias observadas en los índices gonadosomáticos y de condición en los distintos ambientes en los que se encuentra el pulpito, podrían generar variaciones en las características poblacionales (tales como crecimiento, talla de primera madurez, etc.). Dependiendo del momento en el que las hembras maduran y realizan la puesta de huevos, los embriones experimentarán diferentes condiciones ambientales (de temperatura, salinidad, disponibilidad de presas, entre otras), que podrían afectar sus tasas de crecimiento y supervivencia (ver Capítulo 6).

Los análisis de dieta en ambiente natural, aunque son preliminares debido al bajo número de réplicas, muestran resultados similares a los observados por Ré (1989) en el sur del Golfo San Matías. En todos los sitios se observó más del 50% de los individuos con el tracto digestivo vacío (nivel de repleción 0 o 1). Para los tres sitios de estudio, las principales presas fueron crustáceos, moluscos y peces, y se registró canibalismo, incluso en individuos juveniles (21-24 mm LDM).

A partir de estos resultados se corroboran los obtenidos por Ré y Gomez Simes (1992) en Puerto Lobos. *O. tehuelchus* en ambiente natural es un depredador generalista que incluye un amplio rango de presas en su dieta, consumiendo los organismos más abundantes y disponibles en el ambiente. Si bien no se descarta la existencia, como menciona Iribarne (1991c), de presas que por su distribución solapada con el pulpito tehuelche hayan desarrollado mecanismos de defensa (conchillas duras, comportamiento de enterramiento y palatabilidad) frente a estos depredadores, la presencia de canibalismo, incluso en individuos juveniles, remarca el oportunismo de esta especie.

La dieta pareciera ser más diversa en pulpos de tallas intermedias. Ré y Gómez Simes (1992) mencionan que la diversidad dietaria es máxima en los pulpos adultos en verano. En este estudio no se realizó el análisis de dieta estacional. Sin embargo, numerosos autores remarcan que los cefalópodos responden a los incrementos en temperatura incrementando la ingesta de alimento (Mangold 1983, Ré y Gomez Simes 1992, Cortez et al. 1995) lo cual también se relaciona con el incremento en la tasa de crecimiento (Quetglas et al. 1998).

La dieta de numerosas especies de pulpos ha sido evaluada en ambiente natural: *Octopus vulgaris* (Oosthuizen y Smale 2003), *Octopus dofleini* (Vincent et al. 1998), *Octopus mimus* (Cortez et al. 1995), *Bathypolypus sponsalis* (Quetglas et al. 2001), entre otras. Estos autores destacan que el área en la cual los pulpos viven afectará su dieta,

principalmente mediante la disponibilidad de presas. Además, diferentes ítems originan tasas de conversión alimenticia distintas (Boyle y Rodhouse 2005), con lo cual poblaciones vecinas podrían presentar diferentes tasas de crecimiento y maduración dependiendo de la diversidad y abundancia de las presas disponibles.

Finalmente, resulta interesante destacar la importancia de complementar y fortalecer los estudios de dieta con nuevas técnicas, como el análisis con isótopos estables. Parry (2008) analizó mediante isótopos estables la dieta en relación al tamaño de dos especies de calamar, mencionando que el tamaño pareciera ser el principal factor en determinar la posición trófica en estas especies. Los estudios con isótopos estables permitirán analizar los cambios de dieta a lo largo de la ontogenia, así como las diferencias dietarias entre sitios y estado de condición de los individuos.

Existe una alta prevalencia de parásitos coccídeos en las poblaciones de pulpito patagónico dentro del Golfo San Matías. Los menores niveles de parasitismo se observaron en El Fuerte y los mayores en Islote Lobos. En todos los sitios, pareciera observarse cierta estacionalidad en la intensidad de la infestación, con mayor porcentaje de individuos parasitados en otoño-invierno, lo cual podría relacionarse con la presencia de individuos adultos. A medida que crecen y llegan al estado adulto, el porcentaje de pulpitos parasitados alcanza el 100% en Islote Lobos y entre 25-50% en El Fuerte y la bahía de San Antonio. Sardella y Ré (1990) mencionan que la infestación del pulpito por estos parásitos se incrementa con la edad, debido al aumento de oportunidades de encuentro parásito-hospedador o a través del incremento del ritmo alimentario en época estival.

Los parásitos reportados por Sardella y Ré (1990) en *O. tehuelchus* para el sur del Golfo San Matías fueron descritos como *Aggregata valdessensis*, por lo que se supone que es la misma especie para todas las poblaciones del golfo. Como se mencionó previamente, en Patagonia se identificaron a camarones y langostinos (*Artemisia longinaris* y *Pleoticus muelleri*) como hospedadores intermediarios de *Aggregata* sp. Si bien estos crustáceos se encuentran presentes en el golfo y podrían ser los hospedadores intermediarios de *Aggregata valdessensis,* son necesarios nuevos estudios que permitan identificar otros hospedadores intermediarios de este parásito (como cangrejos y camarones intermareales) en los ambientes costeros del golfo, habida cuenta de la relevancia que tiene este organismo en las poblaciones de pulpito tehuelche.

Como se menciona para ésta y otras especies de pulpos (Sardella y Ré 1990, Gestal et al. 2002b, Ibáñez et al. 2005), las altas densidades de quistes probablemente actúan sobre el hospedador reduciendo el área de absorción del tracto digestivo y, cuando la infestación

es generalizada, podría disminuir el crecimiento, la talla máxima, la condición y la esperanza de vida (Gestal et al. 2002b). Aunque la infestación por *Aggregata* no pareciera ser la principal causa de muerte, una alta incidencia puede debilitar a los pulpos, haciéndolos vulnerables a otros factores bióticos y abióticos (Gestal et al. 2002a). En este sentido, la alta prevalencia de parásitos podrían estar afectando las características poblacionales del pulpito tehuelche, en particular en Islote Lobos donde la infestación ocurre en el 100% de la población adulta. De esta manera las menores tallas (ver Capítulo 4), el ciclo de vida reducido (ver Capítulo 6) y la menor talla de primera madurez (ver Capítulo 7), podrían ser consecuencia (entre otros factores no menos importantes) de la alta prevalencia de parásitos coccídeos.

6. CICLO DE VIDA Y CRECIMIENTO

6.1. Introducción

La historia de vida de una especie es el resultado de fuerzas evolutivas, pero también de las respuestas inmediatas de un organismo al ambiente en el cual se encuentra y en el cual se ha desarrollado (Begon et al. 2006). En este sentido, la dinámica de poblaciones de los cefalópodos pareciera estar influenciada principalmente por la plasticidad fenotípica en respuesta a la variabilidad ambiental (Boyle y Boletzky 1996, Boyle y Rodhouse 2005). El efecto del ambiente en la estructura de las poblaciones de cefalópodos puede producir diferencias incluso en áreas similares y próximas (Forsythe et al. 2001, Jackson y Moltschaniwskyj 2002) y distintos factores, tales como la temperatura, nutrición, sexo y madurez, han demostrado que pueden influenciar las tasas de crecimiento de los cefalópodos (Forsythe y Hanlon 1988, Olivares et al. 1996, Boyle y Boletzky 1996, Caveriviere et al. 1999, Cortez et al. 1999, Wood y O'Dor 2000, Jackson 2004, Jackson et al. 2007, Leporati et al. 2007). Forsythe (2004) demostró que las crías que eclosionan en un periodo de incremento de la temperatura del agua de mar, crecerán significativamente más rápido que las cohortes que nacieron sólo semanas antes.

Teniendo en cuenta el incremento de las pesquerías de octópodos a nivel mundial y su gran importancia ecológica, una mayor comprensión del crecimiento y dinámica de las poblaciones de pulpos favorecerá la explotación responsable y sustentable de las especies (Jackson 2004, Doubleday et al. 2006). Para los pulpos obtenidos de ambiente natural, la información de edades a partir de estructuras rígidas (tales como estatolitos, picos o estiletes) no se ha obtenida hasta hace muy poco tiempo (Leporati et al. 2008a) y aún hay grandes desafíos debido a que no existen técnicas estándar de lectura de edades (Jackson 2004, Semmens et al. 2004). Por otro lado, los métodos indirectos para medir y modelar el crecimiento, tales como el Análisis de Progresión Modal (APM) han sido desalentados y considerados limitados en su aplicación (Domain et al. 2000, Jackson 2004, Semmens et al. 2004). Sin embargo, varios estudios han demostrado que mediante un muestreo adecuado, amplio y periódico es posible con este último método, diferenciar clases de tallas y estudiar el crecimiento de los pulpos (Collins et al. 1999, Cortez et al. 1999, Dunn 1999, Arreguín-Sanchez et al. 2000, Nepita-Villanueva y Defeo 2001).

Los estudios de estimación de crecimiento son esenciales para obtener modelos poblacionales y para evaluar las estrategias pesqueras. La diversidad de modelos matemáticos utilizados para describir el crecimiento individual de los cefalópodos es debido, al menos en parte, a la incapacidad de un único modelo de describir la gran

variabilidad en el crecimiento a nivel individual (Semmens et al. 2004). Algunos autores mencionan un modelo de crecimiento de dos fases que resultan en un cambio de exponencial seguido por un crecimiento más lento descrito por una función potencial (Jackson 2004, Semmens et al. 2004). Cortez et al. (1999) criaron *Octopus mimus* en cautiverio y describieron un modelo de dos fases basado en funciones exponencial y logarítmica. Por otro lado, los datos de crecimiento en ambiente natural han sido modelados usualmente utilizando la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Guerra 1979, Pereiro y Bravo de Laguna 1979, Pauly y David 1981, Arreguín-Sanchez et al. 2000).

Como se mencionó en los capítulos previos, a lo largo de su rango de distribución en el Golfo San Matías, el pulpito es un importante recurso pesquero en numerosos ambientes costeros. Debido a esto, la comprensión del crecimiento y ciclo de vida de esta especie es esencial para el manejo efectivo de las poblaciones y para evaluar los impactos de la actividad pesquera en el ecosistema.

El objetivo principal de este capítulo es comparar el crecimiento y duración del ciclo de vida del pulpito en los distintos ambientes costeros del Golfo San Matías y en distintos periodos, para responder las siguientes preguntas: ¿cómo crece el pulpito en distintas áreas del golfo?, ¿ha cambiado la forma de crecimiento a lo largo de los últimos 30 años?. Para responder a estas preguntas analizamos la distribución de frecuencias de tallas y la condición de madurez del pulpito en tres ambientes costeros distintos y en tres periodos a lo largo de las últimas tres décadas.

6.2. Materiales y métodos

Para responder a los interrogantes mencionados se utilizaron los pulpitos recolectados mensualmente durante octubre 2005 – octubre 2007 en la bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos. Además, se analizaron datos disponibles de los periodos 1981-1987 de El Fuerte y la bahía de San Antonio, y de 1995-1996 de El Fuerte e Islote Lobos. En los tres sitios las muestras utilizadas fueron las del sector intermareal y en la bahía de San Antonio además se utilizaron los pulpitos recolectados mediante refugios artificiales en el sector submareal. Las muestras fueron llevadas a laboratorio y congeladas (-18ºC), hasta su utilización. Posteriormente fueron descongeladas a temperatura ambiente y procesadas. Para cada individuo se registró: largo dorsal del manto (LDM, en mm), peso total (PT, en g) y sexo. Para las hembras además, se registró el peso del ovario (PO = peso ovario, en g) y peso de la glándula oviductal (Pglov = peso glándula oviductal, en g).

La madurez de las hembras, a lo largo de los tres periodos de estudio, fue estimada utilizando una escala de madurez de cinco estadios, basada en la relación entre Pglov y PO (Pujals 1982), siendo M0) inmaduro, M1) madurez incipiente, M2) en maduración, M3) maduro, M4) post-desove.

Los datos del LDM para los tres conjuntos de datos fueron agrupados en clases de talla de 3 mm para el análisis de progresión modal. Con el fin de identificar las cohortes, los datos de frecuencia mensuales fueron analizados por sexos según la metodología propuesta por Batthacharya (1967) utilizando el programa FiSAT II (Gayanilo et al. 2005). El crecimiento fue descrito utilizando el modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy (MCOVB) (Pauly y David 1981, Urban 2000) ajustado por el método de mínimos cuadrados (Aubone y Wöhler 2000):

$$L_t = L_\infty \left\{ 1 - e^{-\left[k(t-t_0) + C\frac{k}{2\pi}\sin(2\pi(t-t_s)) \right]} \right\}$$

Donde *Lt* es el LDM a la edad *t* (mm); *L*∞ es el LDM asintótico (mm); *k* es el coeficiente catabólico o la constante de crecimiento (1/meses); t_0 es la edad teórica donde LDM = 0 (meses); *C* es la intensidad de la oscilación, variable entre 0 y 1; t_s es la edad a la cual comienza la oscilación del crecimiento sinusoide (meses).

6.3. Resultados

Para el presente capítulo se utilizaron 18.155 pulpos (9.804 hembras y 8.351 machos). Los rangos de largo de manto y pesos para machos y hembras en cada lugar y periodo de estudio se muestran en la Tabla 1.

Tabla 6.1. Rangos de largo dorsal de manto (LDM, en mm), peso total (PT, en g) y número de individuos (N) para machos y hembras para cada sitio y periodo de estudio. BSA: Bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

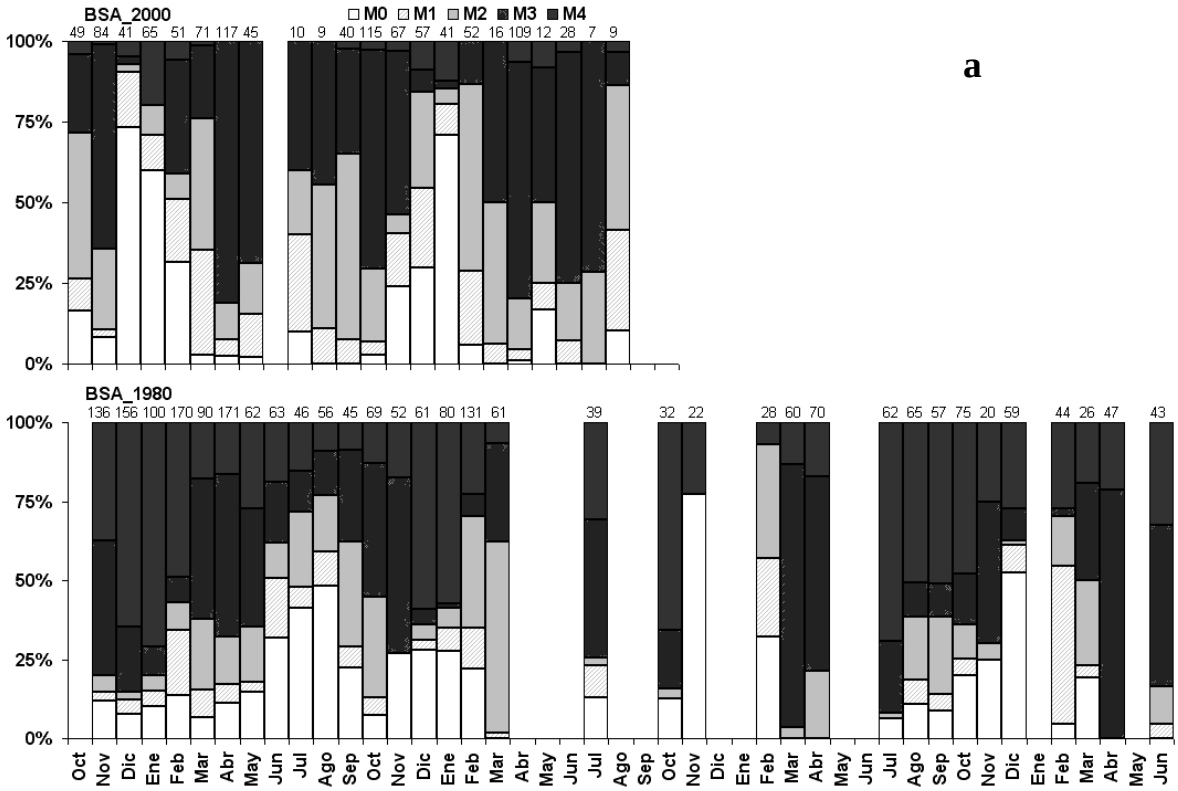
	Hembras			Machos		
	LDM (mm)	PT (g)	N	LDM (mm)	PT (g)	N
BSA 2000	11 - 78	2,0 - 140,3	1352	18,5 - 70	1,4 – 107,8	1649
BSA 1980	14 - 87	1,8 - 156,4	2433	18 - 82	1,6 – 143,8	2388
EF 2000	10,5 - 78	2,9 - 157,7	1121	17 - 73	2,9 – 138,2	839
EF 1990	19 - 73	3,5 - 132,5	940	15 - 73	1,9 – 135,7	603

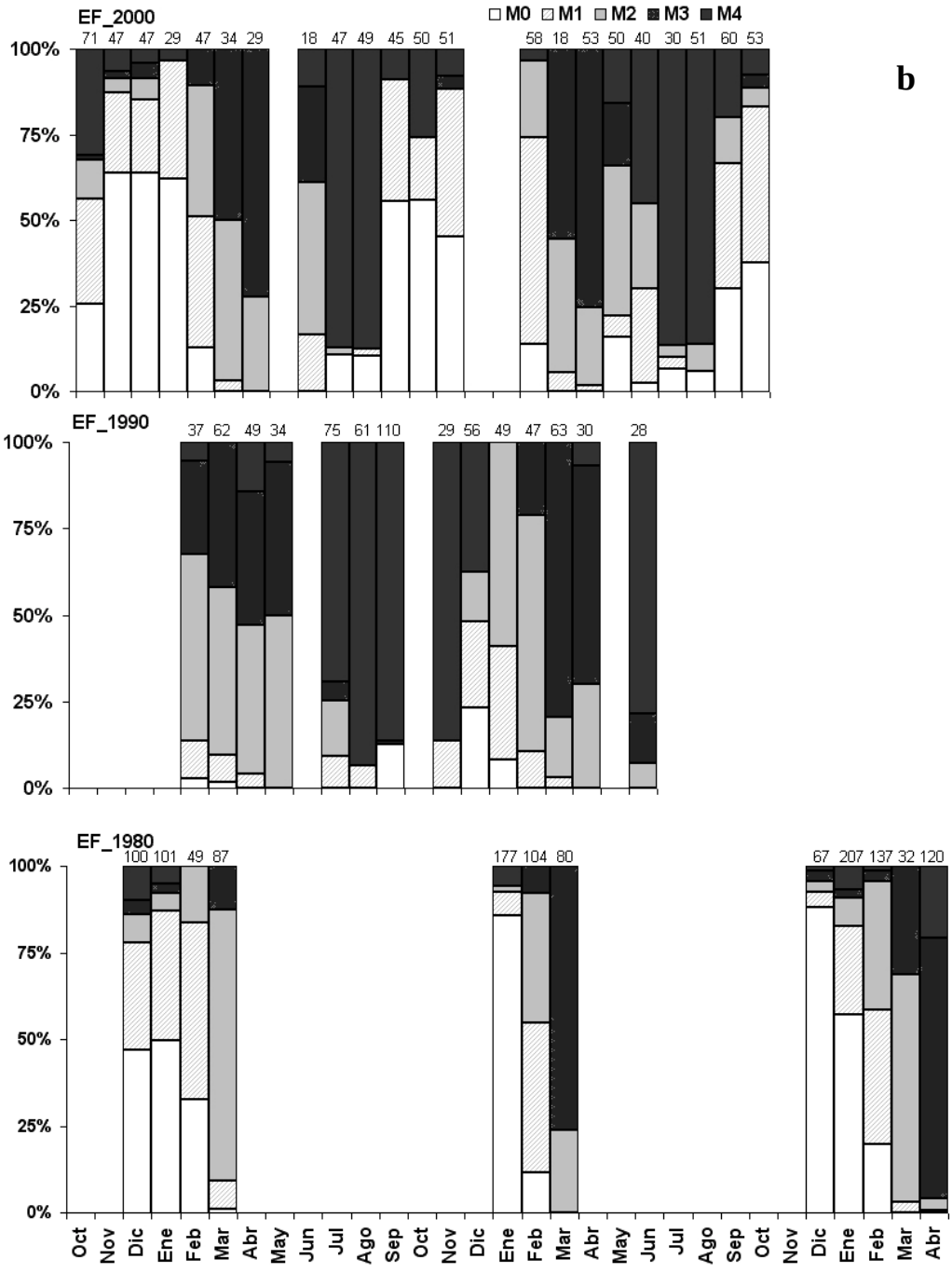
EF 1980	21 - 84	3,9 – 122,1	1959	23 - 83	4,1 – 114,6	1686
IL 2000	13,4 - 77	2,2 – 113,9	1543	12 - 64	2,2 – 70,4	956
IL 1990	15 - 75	2,8 – 133,3	456	18 - 71	3,3 – 118,2	230

6.3.1. Estadios de madurez

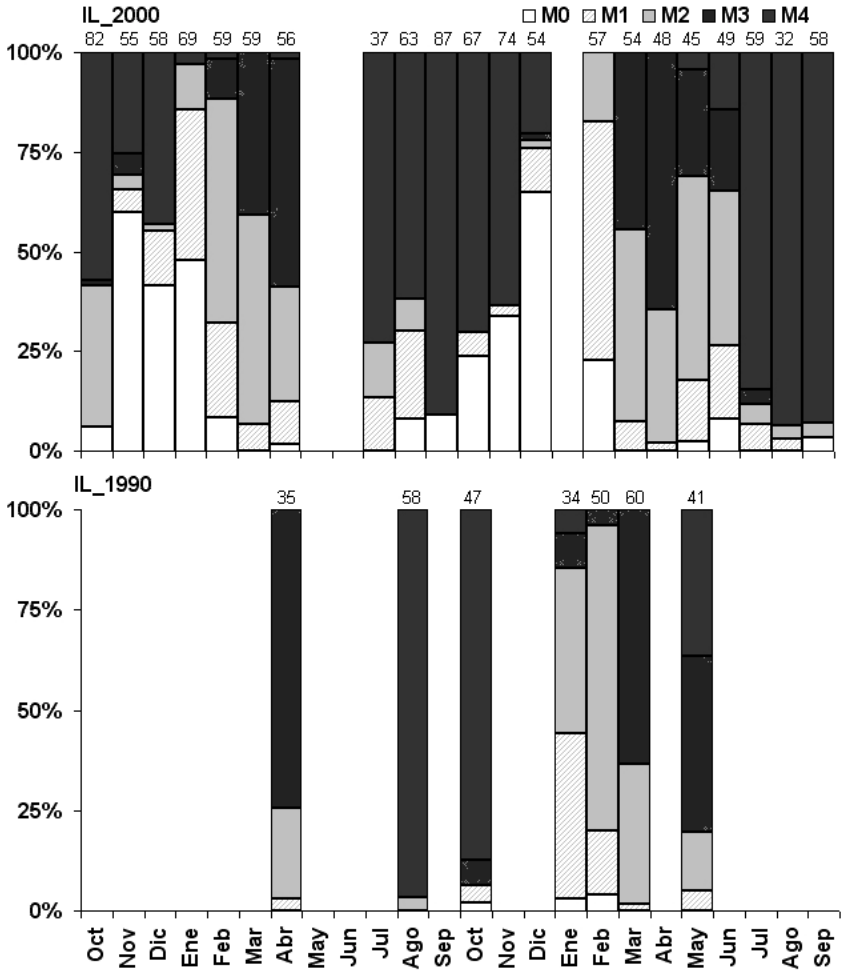
El seguimiento mensual de la madurez de las hembras fue similar para los tres periodos analizados (Fig. 6.1. a, b, c). Para los tres sitios, una nueva cohorte (juveniles) fue evidente desde julio y agosto, cuando la mayoría de los individuos tendrían cerca de un año de edad. En la bahía de San Antonio, se observó una proporción variable de individuos maduros (M2 y M3) durante todo el año, y la época de desove se extendió desde febrero a noviembre. La aparición de hembras post-desove (M4), principalmente en diciembre, marcó el fin de la época de desove. Los datos de madurez de 1980 mostraron una alta proporción de hembras post-desove a lo largo de todo el año y dos picos de individuos inmaduros en julio y diciembre (Fig. 6.1. a).

La época de desove en El Fuerte e Islote Lobos fue más corta que en la bahía de San Antonio. Las hembras post-desove se registraron en julio en los tres periodos analizados. Juveniles inmaduros de un año de edad se observaron en agosto y septiembre (Figs. 6.1. b, c).




EF_2000
M0 M1 M2 M3 M4
71 47 47 29 47 34 29
18 47 49 45 50 51
58 18 53 50 40 30 51 60 53
100%
75%
50%
25%
0%
EF_1990
37 62 49 34
75 61 110
29 56 49 47 63 30
28
EF_1980
100 101 49 87
177 104 80
67 207 137 32 120
Oct Nov Dic Ene Feb Mar Abr May Jun Jul Ago Sep Oct Nov Dic Ene Feb Mar Abr May Jun Jul Ago Sep Oct Nov Dic Ene Feb Mar Abr

b



c

Fig. 6.1. Variación mensual de la madurez de hembras en cada sitio y periodo. a) BSA: Bahía de San Antonio, 2000 y 1980; b) EF: El Fuerte, 2000, 1990 y 1980; c) IL: Islote Lobos, 2000 y 1990. M0) Immaduro, M1) Madurez incipiente, M2) Madurando, M3) Maduro, M4) Postdesove.

6.3.2. Determinación de edad y estimación de crecimiento individual

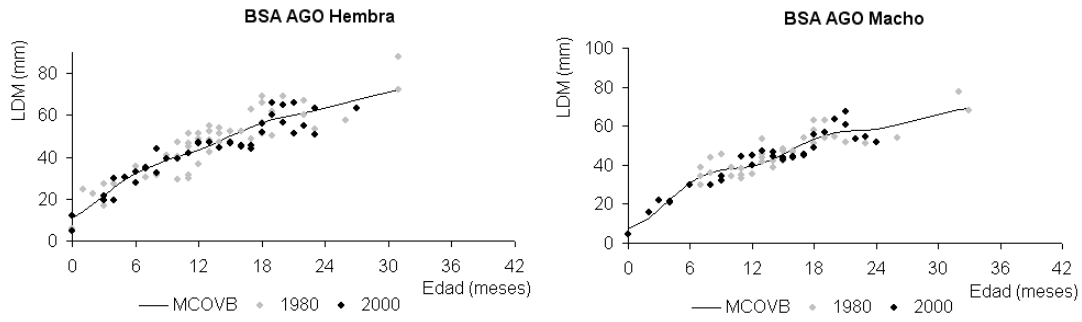
Las distribuciones de frecuencias de tallas del LDM por sexos resultaron en modas de tallas con desvíos estándares pequeños y con valores adecuados del índice de separación (SI) entre ellas. Aunque las modas registradas para los juveniles fueron en ocasiones pequeñas, éstas fueron tenidas en cuenta debido a que podrían tener una gran importancia biológica, especialmente si progresaban en el tiempo. El APM fue capaz de discriminar entre cohortes sub-anuales (agosto y diciembre) en machos y hembras de la bahía de San Antonio, con el patrón repetido en cada periodo de estudio.

La progresión del índice de madurez en conjunto con el APM y la identificación de juveniles recién eclosionados, permitió diferenciar cohortes y asignar edades. La edad fue estimada en meses, asumiendo las fechas de cumpleaños de 1^{ero} de agosto y 1^{ero} de diciembre para las cohortes sub-anuales en la bahía de San Antonio, 1^{ero} de agosto en El Fuerte y 1^{ero} de septiembre en Islote Lobos.

El crecimiento del pulpito tehuelche en el Golfo de San Matías es fuertemente estacional, con crecimiento lento durante los meses de invierno (junio-septiembre). Ninguno de los sitios pareciera mostrar diferencias en la forma de crecimiento entre machos y hembras, pero las diferencias fueron importantes entre sitios y particularmente entre las cohortes sub-anuales de la bahía (Figs. 6.2. a, b, c, d). Las dos cohortes presentes en este último sitio, mostraron diferencias en las curvas de crecimiento (Figs. 6.2. a, b). La cohorte de diciembre está conformada por algunos individuos capaces de reproducirse al final del primer verano (16 meses) y otro grupo que lo hace al verano siguiente (27 meses). Por otro lado, la cohorte de agosto de la bahía muestra un crecimiento más lento reproduciéndose a los 19 meses de vida y algunos pocos especimenes capaces de vivir más de dos años. Es destacable que los especimenes más grandes y viejos en la bahía de San Antonio fueron observados en el periodo de muestreo de 1980 (Figs. 6.2. a, b). En El Fuerte la mayoría de los pulpos se reproduce a los 19 meses de edad y luego de incubar los huevos, pierden peso y mueren, sin embargo, algunos de ellos son capaces de alcanzar los 3 años de vida reproduciéndose al final de su segundo verano cuando tienen 30 meses de edad (Fig. 6.2.c).

Los pulpos en Islote Lobos viven como máximo dos años reproduciéndose en otoño (abril-mayo) a los 19 meses aproximadamente (Fig. 6.2.d).

a



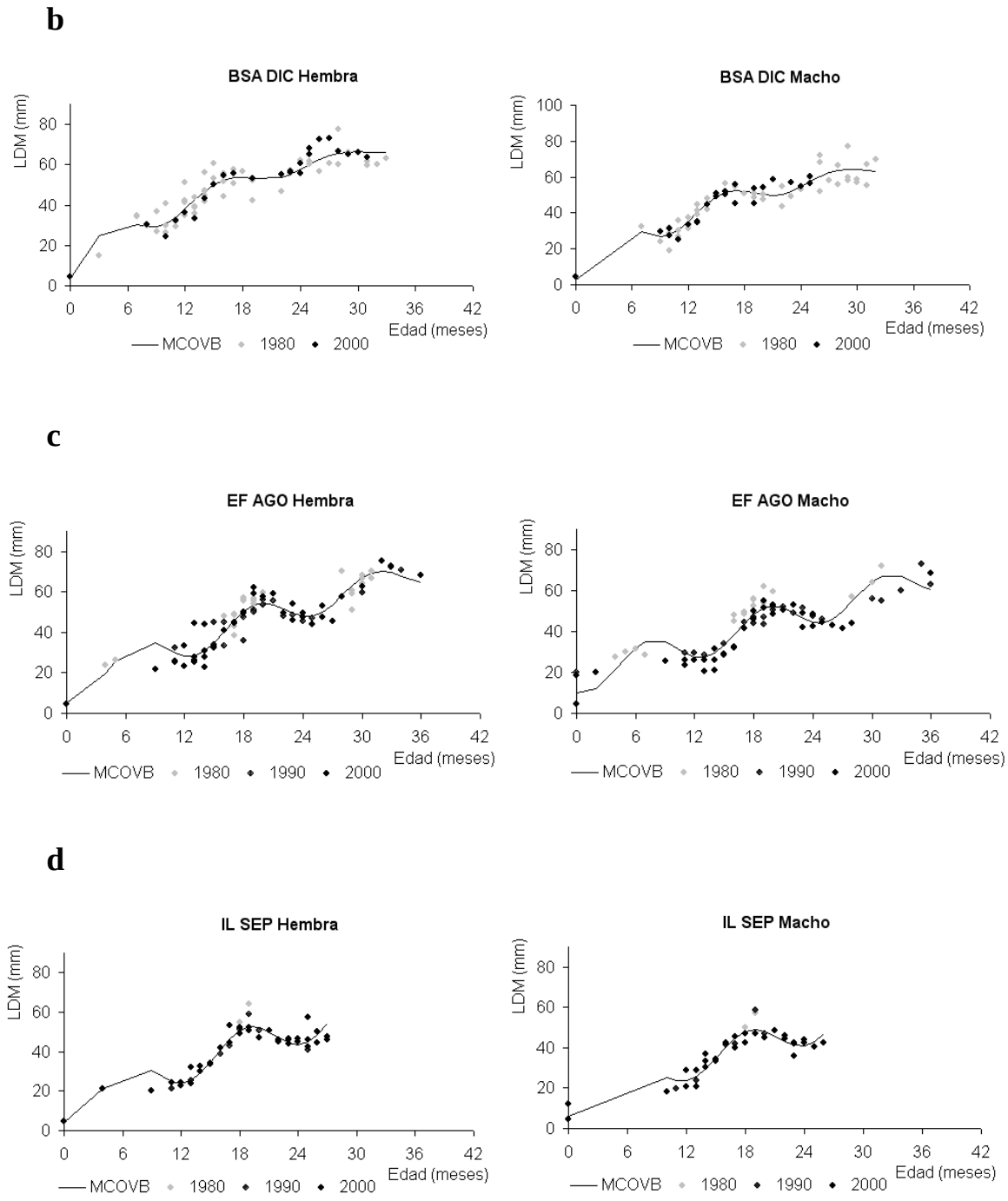


Fig. 6.2. Modas mensuales del largo dorsal del manto (LDM, en mm) y modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy (MCOVB) ajustado por mínimos cuadrados para machos y hembras. a) BSA AGO: Bahía de San Antonio cohorte-agosto; b) BSA DIC: Bahía de San Antonio cohorte-diciembre; c) EF AGO: El Fuerte cohorte-agosto; d) IL SEP: Islote Lobos cohorte-septiembre.

Dentro del rango de datos analizados, el MCOVB describe adecuadamente el crecimiento de esta especie. Sin embargo, los valores de los parámetros obtenidos para el MCOVB de *O. tehuelchus* parecieran ser biológicamente inapropiados, esto es debido, probablemente, a las características del modelo aplicado, particularmente la falta de un LDM asintótico real para ajustar la ecuación (Tabla 6.2). En este contexto, la comparación estadística estricta entre los parámetros no tiene ningún sentido.

Tabla 6.2. Parámetros estimados para el modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy. BSA_AGO: bahía de San Antonio Bay cohorte-agosto; BSA_DIC: bahía de San Antonio cohorte-diciembre; EF_AGO: El Fuerte cohorte-agosto; IL_SEP: Islote Lobos cohorte-septiembre. L_∞ = LDM asintótico (mm); k = coeficiente catabólico o constante de crecimiento (1/meses); t_0 = edad teórica de LDM = 0 (meses); C = intensidad de la oscilación, variable entre 0 y 1; t_s = edad de inicio de las oscilaciones sinusoidales de crecimiento (meses).

	BSA_AGO Hembras	BSA_AGO Machos	BSA_DIC Hembras	BSA_DIC Machos	EF_AGO Hembras	EF_AGO Machos	IL_SEP Hembras	IL_SEP Machos
L_∞	96,22	88,57	87,47	87,99	169,61	403,80	1731,90	1986,98
k	0,49	0,53	0,58	0,54	0,16	0,05	0,01	0,01
t_0	-0,32	-0,32	-0,29	-0,37	-0,79	-1,22	-0,93	-1,07
C	0,02	0,04	0,08	0,10	0,04	0,01	0,00	0,00
t_s	3,80	3,86	3,59	3,60	3,85	3,86	3,80	3,77

La cohorte de agosto de la bahía de San Antonio pareciera estar menos influenciada por la estacionalidad, quizás porque los individuos son de mayor tamaño durante su primer invierno, en comparación con la cohorte de diciembre (Fig. 6.3). En general, los pulpos en Islote Lobos son más pequeños y no sobreviven su segundo invierno de vida. El Fuerte y la cohorte de diciembre de la bahía parecieran mostrar aproximadamente el mismo patrón de crecimiento.

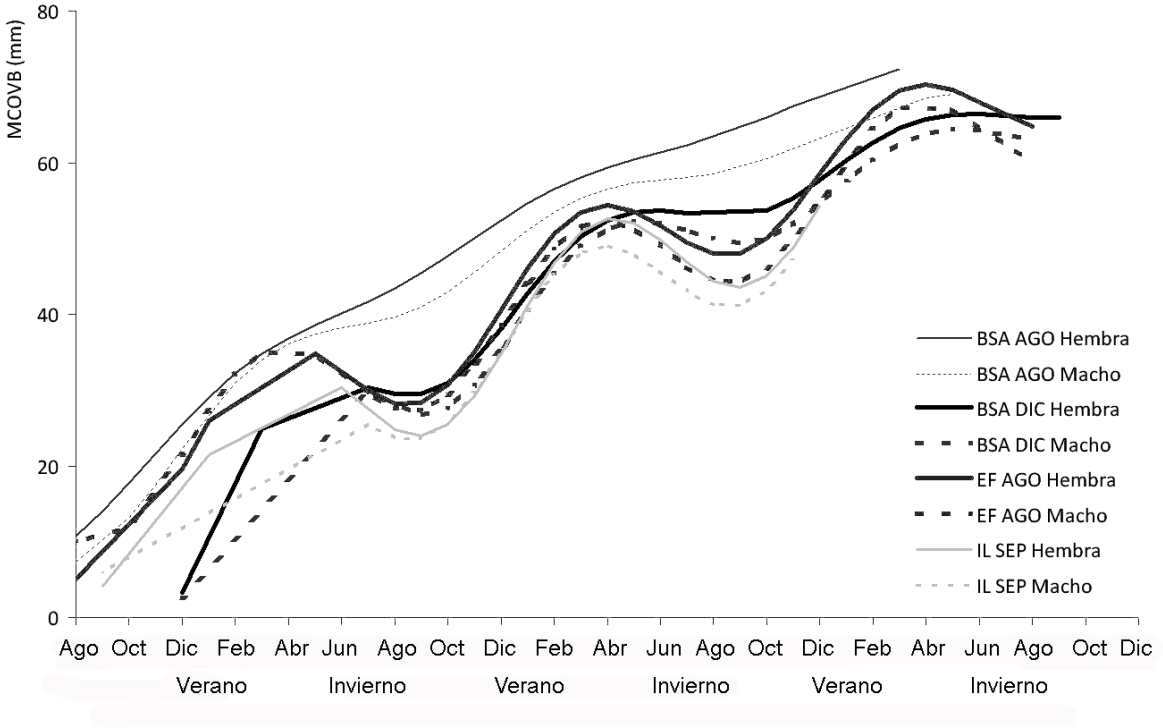


Fig. 6.3. Modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy (MCOVB) graficado mensualmente para los tres sitios de estudio. Para hembras y machos, BSA AGO: Bahía de San Antonio cohorte-agosto; b) BSA DIC: Bahía de San Antonio cohorte-diciembre; c) EF AGO: El Fuerte cohorte-agosto; d) IL SEP: Islote Lobos cohorte-septiembre.

6.4. Discusión

Los principales resultados de esta sección ponen en evidencia la gran variabilidad y plasticidad fenotípica de *O. tehuelchus* en respuesta al ambiente en el cual los individuos se desarrollan. Aunque el análisis de frecuencias de tallas ha sido utilizado previamente en este pulpo (Pujals 1982, Iribarne 1990a), los estudios previos se han visto obstaculizados por un pequeño tamaño de muestra o limitaciones en tiempo, lo cual impidió la resolución satisfactoria de las cohortes y el crecimiento.

La mayoría de los autores coinciden en que el crecimiento de los cefalópodos no es asintótico (Domain et al. 2000, Semmens y Moltschaniwskyj 2000, Jackson y Moltschaniwskyj 2002, Semmens et al. 2004), por lo tanto el MCOVB no describiría adecuadamente el crecimiento de los pulpos. Según Forsythe y Hanlon (1988), todos los pulpos que presentan huevos de gran tamaño que han sido criados a través de su ciclo de

vida en laboratorio han mostrado las mismas dos fases de patrón de crecimiento, caracterizado por una fase temprana de crecimiento exponencial seguido de una fase más lenta de crecimiento con una función potencial hasta el final del desove.

Sin embargo, Chapela et al. (2006) observaron en *Octopus vulgaris* criado en cautiverio, que la forma de crecimiento cambia de exponencial a logística. Por el contrario, Jackson (2004) menciona que las tasas de crecimiento individual pueden ser tan plásticas que intentar ajustar curvas de crecimiento no es simple ni útil. Nuestros resultados muestran que aunque los parámetros estimados pueden carecer de sentido biológico, el MCOVB representa adecuadamente los datos en el rango analizado, y nos permite simplificar la información y describir y comparar cualitativamente el patrón de crecimiento de *O. tehuelchus* en diferentes ambientes del Golfo San Matías.

Dentro de la bahía de San Antonio el pulpito patagónico pareciera tener las condiciones más favorables para una temporada de puesta extendida, la cual promueve el desarrollo de, al menos, dos cohortes sub-anuales con diferente patrón de crecimiento.

Olivares et al. (1996) mencionan que la presencia de juveniles de *Octopus mimus* durante todo el año podría explicar por qué algunos individuos alcanzan la madurez en el mismo año y otros lo hacen al año siguiente. En este estudio, la cohorte de diciembre de la bahía de San Antonio está conformada por algunos individuos pequeños, jóvenes y maduros capaces de reproducirse al final de su primer verano, junto con pulpos de mayor tamaño y edad que lo hacen al verano siguiente. Los datos de madurez de los años 80 fuertemente apoyan estos resultados ya que se observó una alta proporción de hembras post-desove durante todo el año.

La variabilidad en el crecimiento entre cohortes sub-anuales podría ser explicada en parte por el "efecto Forsythe" (Forsythe 1993) el cual establece que las camadas ocurren en un periodo de continuo calentamiento del agua de mar, cada cohorte mensual encontrará temperaturas más cálidas y crecerá más rápidamente que las cohortes previamente reclutadas. Ejemplos de este efecto de la temperatura han sido observados en muchas especies, tales como *Octopus bimaculoides* (Forsythe y Hanlon 1988), *O. mimus* (Cortez et al. 1999) y *Octopus pallidus* (Leporati et al. 2007) entre otros cefalópodos.

Las características oceanográficas en los diferentes ambientes costeros estudiados podrían explicar algunas de las variaciones del crecimiento (ver Capítulo 8). Jackson y Moltschaniwskyj (2002) demostraron que el crecimiento del calamar *Sepioteuthis lessoniana* es una función de la estación y la zona climática, y que hay un gradiente de individuos grandes y viejos en aguas más frías, y pequeños y jóvenes en aguas cálidas.

Forsythe et al. (2001) criaron calamares en cautiverio a diferentes temperaturas y observaron que los calamares de aguas templadas (rango anual entre 14-22ºC) crecían más rápido que sus homólogos de aguas tropicales (21-29ºC). Los resultados de este capítulo muestran que los pulpos de Islote Lobos tienen un período de vida más corto (27 meses aproximadamente) en comparación con las poblaciones que se encuentran más al norte, en El Fuerte y la bahía de San Antonio (entre 27 y 36 meses). Ré (1989) estudiando el pulpito tehuelche en Puerto Lobos, 60 km hacia el sur de Islote Lobos, encontró un patrón de crecimiento similar al de este sitio.

El efecto ambiental en el crecimiento de poblaciones naturales de pulpos es más fuerte en aguas templadas, lo cual origina cohortes interanuales con diferentes tasas de crecimiento dependiendo la época de reclutamiento (Natsukari et al. 1988). Las tasas de crecimiento de *O. tehuelchus* están fuertemente influenciadas por la estacionalidad. El análisis de tres décadas de datos muestra que esta especie crece a una tasa menor durante los meses fríos y alcanza las tasas de crecimiento más rápidas durante primavera y verano previo a la época de desove. Boyle y Rodhouse (2005) mencionan la relación entre la eclosión de juveniles y las condiciones ambientales como fundamental para el crecimiento y supervivencia de los individuos. En los tres sitios analizados, los juveniles recién eclosionados y juveniles de un año de edad se encontraron en primavera y comienzos del verano coincidiendo con el incremento de las horas de luz y el aumento de la temperatura.

Los pulpos crecen rápidamente y tienen una vida corta (Boyle y Rodhouse 2005), aunque ésto depende de varios factores bióticos y abióticos. Los animales que maduran a mayores tallas y viven en aguas frías tienden a tener vidas más largas (Wood y O'Dor 2000). El pulpito tehuelche es un pulpo de vida larga, de acuerdo a su pequeño tamaño, y los machos viven al menos tanto como las hembras. Pujals (1982) estudió la estructura poblacional del pulpito en el sector norte del Golfo San Matías y de manera similar sus conclusiones fueron que las hembras lentamente alcanzan la madurez en su segundo año de vida. La presencia de especimenes grandes y viejos (más de dos años) en El Fuerte y la bahía de San Antonio podría ser indicativa de una pequeña porción de la población capaz de recuperarse y tener una segunda temporada reproductiva. Estudios previos (Pujals 1982, Iribarne 1990a) mencionan la aparición ocasional de estos individuos más grandes en la bahía de San Antonio hipotetizando que algunos individuos (principalmente hembras) podrían recuperarse del primer evento reproductivo y continuar creciendo. Es más, observaciones preliminares en acuario mostraron que las hembras de *O. tehuelchus* que se encuentran cuidando los huevos, sí se alimentan cuando las presas están disponibles

(obs.pers.). Probablemente, en un ambiente particular con condiciones óptimas (e.g. alta disponibilidad de recursos, baja depredación) algunos individuos puedan continuar alimentándose mientras cuidan los huevos y sobrevivir la primera temporada de desove.

A una temperatura determinada, la tasa de crecimiento y la talla de primera madurez pueden incrementar con la disponibilidad de alimento. Las diferencias en la diversidad y abundancia de presas entre sitios podrían ocasionar diferencias en el crecimiento entre poblaciones (ver Capítulo 8). Vincent et al. (1998) estudiaron los restos de comida presentes en los refugios y la abundancias de las presas de *Octopus dofleini*, observando que la proporción de especies presentes en los restos era similar a la proporción de esas especies disponibles en el ambiente, tanto en sectores submareales como intermareales. Cortez et al. (1995) menciona que la dieta de *O. mimus* cambia con las estaciones, lo cual podría estar relacionado con la disponibilidad de presas.

Como se mencionó previamente, la alta prevalencia de parásitos coccídeos podría también estar afectando las características poblacionales del pulpito tehuelche (Capítulo 5). La presencia de parásitos en el 100% de la población adulta en el sector de Islote Lobos podría causar variaciones en las tasas de crecimiento del pulpito, disminuyendo el periodo de vida y/o aumentando la vulnerabilidad frente a los depredadores.

La depredación podría ser otro factor importante en su influencia sobre el tiempo de forrajeo y la correspondiente tasa de crecimiento. Numerosos autores han estudiado el rol de los cefalópodos en la dieta de lobos marinos (Koen et al. 2000) y aves marinas (Boyle y Rodhouse 2005). En el Golfo San Matías los pulpitos de Islote Lobos parecieran estar afectados por una mayor presión de depredación que los de El Fuerte y la bahía (Narvarte el al. 2006). Como se mencionó previamente, Islote Lobos está constituido por un número de islas habitadas por colonias de pingüinos, gaviotas, cormoranes y gaviotines (más de 500 parejas reproductivas, Yorio et al. 2005) y lobos marinos (1.137 individuos aproximadamente, Svendsen et al. 2008). No existen colonias similares en El Fuerte ni en la bahía de San Antonio. La mayor presión de depredación en Islote Lobos podría ser otra posible explicación para las diferencias en crecimiento observadas entre sitios.

Finalmente, aunque El Fuerte es una de las principales áreas de pesca de pulpito desde 1950 e Islote Lobos fue un área tradicional de pesca hasta que fue declarada Área Natural Protegida hace 30 años (Narvarte et al. 2006), la forma de las curvas de crecimiento obtenidas para los tres sitios pareciera no haber cambiado a lo largo de las últimas tres décadas. Sin embargo, es interesante que la mayoría de los pulpos más grandes y viejos de la bahía de San Antonio fuera muestreada durante los años ochenta (Figs. 3 a, b). En este

último ambiente, la presencia de una pesquería artesanal de pequeña escala diferente en la zona intermareal de marisma y la creciente pesquería con líneas con refugios artificiales en el sector submareal quizás esté teniendo un efecto significativo en los individuos de mayor tamaño. La presión por pesca en los individuos más grandes, los cuales generalmente ganan en la competencia por refugio, podría originar un cambio en la estructura de tallas de *O. tehuelchus* de la bahía de San Antonio. Leporati et al. (2008b) también mencionan esta mortalidad selectiva por tamaños como un aspecto importante a considerar en el manejo de las pesquerías de pulpo.

Pareciera que varias variables físicas y biológicas, actuando en conjunto con las características de la historia de vida de los cefalópodos y la explotación pesquera están regulando las poblaciones del pulpito tehuelche. El estudio del crecimiento y ciclo de vida de esta especie en distintos ambientes y periodos es un paso esencial para el desarrollo de estrategias de manejo de este importante componente del ecosistema costero del Golfo San Matías. Sin embargo, estos resultados también evidencian que la comprensión y estudio del crecimiento de los pulpos es aún una dificultad y un desafío. Es importante destacar la necesidad de técnicas adecuadas para describir la forma de crecimiento. Aunque el MCOVB describe de manera adecuada el crecimiento en el pulpito, no permite comparar con otras especies. Probablemente, como sugiere Semmens et al. (2004), es momento de utilizar la alta variabilidad individual de los cefalópodos para avanzar en la comprensión de las complejas relaciones entre los factores que regulan sus poblaciones.

7. ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

7.1. Introducción

Es esencial conocer y comprender acabadamente la biología reproductiva, edad y crecimiento de las especies para comprender la dinámica de las poblaciones y asegurar el desarrollo ecológicamente sustentable de las pesquerías asociadas (Leporati et al. 2008b). Por este motivo los estudios ecológicos y pesqueros requieren evaluaciones claras y detalladas de las variables de la historia de vida (como el estado de maduración, la talla de primera madurez, la fecundidad, el momento y lugar de desove, entre otros) que determinan la producción exitosa de la descendencia y, por ende, las fluctuaciones en la abundancia de los organismos.

Las especies de vida larga, con generaciones superpuestas son capaces de sobrevivir y tolerar años con eventos reproductivos fallidos (Warner y Chesson 1985). Sin embargo, las especies anuales o subanuales, como los cefalópodos, dependen por completo de la reproducción exitosa de cada generación (O'Dor y Coelho 1993). Tales poblaciones sólo pueden persistir distribuyendo ampliamente el esfuerzo reproductivo en el tiempo (entre estaciones) y el espacio (O'Dor 1998).

La estrategia reproductiva de cualquier especie consiste en un amplio espectro de tácticas que permite a los individuos alcanzar el éxito reproductivo y dejar descendencia (Rocha et al. 2001). Entre estas tácticas se encuentran la selección intra e inter-sexos, el sistema de apareamiento y el patrón de desove. Dado los diferentes modos de vida y formas del cuerpo de los cefalópodos en general, es de esperar que las estrategias reproductivas también sean variadas.

Hasta hace poco tiempo se consideraba a todos los cefalópodos como organismos semélparos, que realizaban la postura de sus huevos en un único evento, luego del cual morían (Calow 1987). En la actualidad, Rocha et al. (2001) señalan que en este grupo taxonómico existen diversas estrategias reproductivas, desde semélparo propiamente dicho (desovan una vez en la vida) hasta iteróparo (organismos que desovan más de una vez en la vida) y que la dificultad radica en definir acabadamente estos patrones de estrategias reproductivas. Rocha et al. (2001) realizaron una revisión de la información con el objetivo de definir estos patrones reproductivos basándose en el tipo de ovulación, el patrón de desove y la existencia de crecimiento somático entre puestas. De acuerdo a estos caracteres clasificaron a los cefalópodos en aquéllos que desovan una vez en la vida "desovantes terminales simultáneos" (e.g. *Octopus vulgaris*) y los que desovan más de una vez en la vida. Estos últimos se subdividen en "desovantes policíclicos" (con varios ciclos de desove

y regeneración de gónada (e.g. *Nautilus* sp.), “desovantes múltiples” (con ovulación sincrónica en grupos y crecimiento somático entre puestas, e.g *Octopus chierchiae*), “desovantes terminales intermitentes” (con ovulación sincrónica en grupos y sin crecimiento entre puestas, e.g *Loligo forbesi*) y “desovantes continuos” (producción continua de ovocitos y crecimiento entre puestas, e.g. *Opisthoteuthis agassizii*). Además, Rocha et al. (2001) relacionan estas características de la estrategia reproductiva con la estabilidad ambiental. Así, en ambientes extremadamente inestables (como las zonas costeras), la estrategia frecuentemente observada en cefalópodos es el desove terminal simultáneo.

La fecundidad es otra de las variables de la historia de vida que determinan el éxito reproductivo. Es definida como el número de huevos o de descendientes producido por un individuo a lo largo de su vida (Begon et al. 2006). En las hembras de cefalópodos la fecundidad generalmente es estimada mediante el conteo del número de ovocitos maduros presentes en el ovario. En pulpos, la mayoría de las estimaciones se ha realizado de esta manera, lo cual permite la comparación entre especies similares o entre especies distintas en un mismo ambiente. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que de esta manera se estima la fecundidad potencial (ya que no todos los ovocitos presentes en el ovario van a madurar, serán fertilizados y depositados) y que la fecundidad real podría estar siendo subestimada o sobreestimada (Barratt et al. 2007). Por otro lado, el patrón de ovulación de los ovocitos dentro del ovario también puede ser indicativo de variaciones en el patrón de desove y por lo tanto de diferencias en la estrategia reproductiva (Barratt et al. 2007).

Silby y Calow (1986) señalan que la reproducción generalmente afecta la condición de un organismo y a su vez, la condición de un individuo puede determinar la ocurrencia e intensidad de los eventos reproductivos. Numerosos trabajos se han enfocado en la relación entre el crecimiento de tejidos somáticos y reproductivos (Gabr et al 1999), ya que la variación en la estrategia reproductiva generalmente está correlacionada con variaciones en los patrones de crecimiento.

En general, las características de la historia de vida de los octópodos determinan que la mayoría de sus procesos biológicos estén influenciados por los factores ambientales, tales como la temperatura y la dieta. En este aspecto, la plasticidad observada en el crecimiento y el ciclo de vida del pulpito patagónico también podría verse reflejada en las características reproductivas tales como la talla de primera madurez, el patrón de ovulación y la fecundidad, los cuales podrían variar según el ambiente en el cual se encuentren los individuos.

El objetivo principal de esta sección es evaluar la estrategia reproductiva y fecundidad potencial del pulpito tehuelche en distintos sectores de Golfo San Matías. Algunas de las preguntas a responder son: ¿cuál es la talla de primera madurez de los pulpitos en cada sitio?, ¿cómo es la evolución mensual de las tallas de ovocitos dentro de los ovarios?, ¿cuáles son las diferencias en el número y talla de los ovocitos con respecto al estadio de madurez de la hembra?, ¿cómo es la relación entre el número y la talla de los ovocitos?, y ¿cómo es la relación entre el número de ovocitos y el peso del pulpito en los tres sitios de estudio?

7.2. Materiales y métodos

Para responder a los interrogantes mencionados se utilizaron los pulpitos recolectados mensualmente durante octubre 2005 – octubre 2007 en la bahía de San Antonio, El Fuerte e Islote Lobos. Se estimó la talla de primera madurez (largo dorsal del manto al cual el 50% de los pulpitos se encontraban maduros) mediante el ajuste del modelo logístico.

$$M(L) = 1 \Big/ (1 + e^{(-c*(L - L_{50})}$$

Siendo M(L) la proporción de individuos maduros a la talla L, c la intensidad de la curvatura y L_{50} la talla a la cual el 50% de los individuos se encuentra maduro.

La estimación de parámetros se realizó mediante el método de máxima verosimilitud (Wileman et al. 1996; Aubone y Wöhler 2000) y se realizó la prueba asintótica para la comparación de los coeficientes (Kendall y Stuart 1979). Además, según los resultados obtenidos en el capítulo anterior, se evaluaron las tallas de primera madurez para las hembras de las cohortes de agosto y diciembre de la bahía de San Antonio. Se consideraron maduras las hembras en estadios M2, M3 y M4, y para los machos se consideró como maduros aquellos que presentaban espermatóforos (visibles macroscópicamente) en el complejo espermatofórico.

Con el objetivo de evaluar la progresión de las tallas de ovocitos, se analizaron ovarios de hembras en distinto estadio de madurez. Mensualmente se tomó una submuestra de 30 ovarios que fue conservada en formol (5%) y luego transferida a alcohol (70%) para su posterior análisis. De la submuestra se seleccionaron al azar cuatro ovarios de hembras por estadio de desarrollo (M0, M1, M2, M3, M4), los cuales fueron observados bajo microscópio estereoscópico. Todos los ovocitos presentes en cada ovario se midieron (largo máximo del eje mayor, en mm, Fig. 7.1) y contaron, excluyendo los ovocitos dañados.

Se construyeron distribuciones de frecuencias de tallas ovocitarias mensuales ponderadas por la proporción de estadios de madurez presentes en cada sitio, y se compararon con el test de Kolmogorov-Smirnov ($\alpha = 0,05$).

El número y la talla de los ovocitos se comparó entre estadios de madurez y sitios con ANOVA ($\alpha = 0,05$) y se realizó la comparación *a posteriori* con el test de Tukey. Se evaluó la relación entre número y talla de los ovocitos para cada estadio. Además, se determinó la relación entre el número de ovocitos y el peso total de la hembra y se la comparó entre sitios con ANCOVA ($\alpha = 0,05$).

Para evaluar la estrategia reproductiva del pulpito en cuanto a su capacidad de realizar una segunda postura, se realizaron experimentos en cautiverio con hembras de mediano tamaño que presentaban puestas en distinto grado de desarrollo. Al comienzo del experimento se retiraron cuidadosamente los huevos del refugio con el fin de evaluar si, ante la pérdida de la puesta, la hembra era capaz de realizar una segunda postura a partir de los ovocitos remanentes dentro del ovario, durante la misma estación reproductiva. Durante los días posteriores, las hembras fueron alimentadas *ad libitum* con presas colectadas del ambiente natural (*Neohelice (Chasmagnathus) granulata*) y se monitoreó su comportamiento. La salinidad, temperatura y fotoperíodo se mantuvieron similares a los del ambiente natural en ese momento del año (33 ppm, 18-19ºC, 14 L:10 O). Luego de 15-20 días las hembras fueron retiradas del acuario y sacrificadas. Se registró el largo dorsal del manto (LDM, en mm) y peso total (PT, en g) y se analizó el ovario para identificar el estadio de desarrollo de los ovocitos remanentes. La experiencia se repitió 8 veces. Como control, se mantuvieron, simultáneamente, 8 hembras con las puestas intactas.

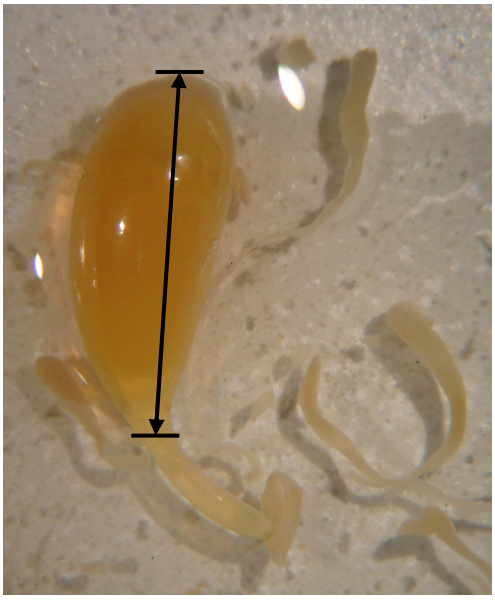


Fig. 7.1. Medición del largo máximo del eje mayor del ovocito.

7.3. Resultados

7.3.1. Talla de primera madurez

Los valores obtenidos para los parámetros de la curva logística ajustada para la proporción de hembras y machos maduros para cada sitio se muestran en las Tablas 7.1 y 7.3. Además, se presentan los resultados de las pruebas de igualdad de coeficientes de las curvas logísticas de los tres sitios de estudio (Tablas 7.2 y 7.4).

Para las hembras de la bahía de San Antonio se estimó además, la talla de primera madurez entre las cohortes de agosto y diciembre (Fig.7.2). La comparación de los coeficientes de estas dos curvas no presentaron diferencias significativas (H_0: $L_{50,1} = L_{50,2}$; $c_1 = c_2$; P = 0.866) así es que, para la comparación entre sitios se consideraron ambas cohortes en conjunto.

Las tallas de primera madurez estimadas para las hembras resultaron ser superiores a las de los machos en la bahía de San Antonio (Tablas 7.1 y 7.3), en El Fuerte e Islote Lobos ambos sexos presentaron similar L_{50}. Las hembras de Islote Lobos tuvieron la menor talla de primera madurez, con respecto a las de los otros dos sitios. No se observaron diferencias significativas en el L_{50} de las hembras de la bahía y El Fuerte (Tablas 7.1 y 7.2, Figs. 7.2 y 7.3).

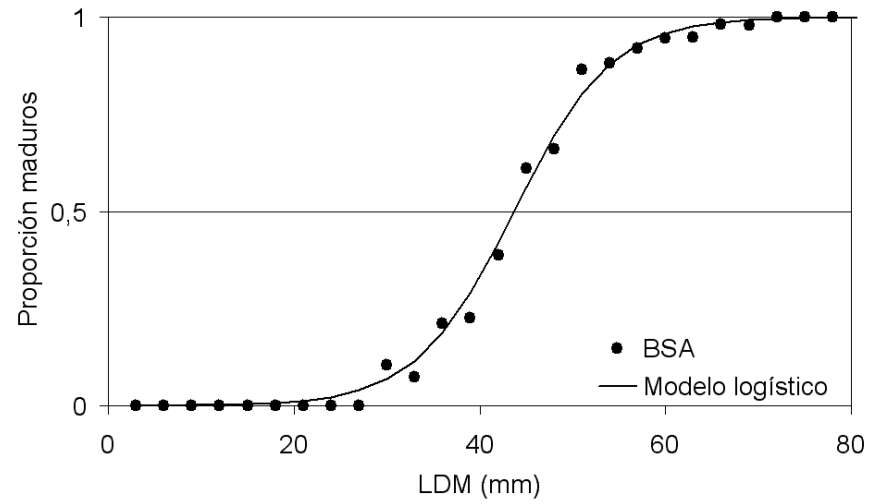
Tabla 7.1. Valores obtenidos para los parámetros de la curva logística ajustada por máxima verosimilitud para la proporción de hembras maduras. Entre paréntesis se presentan los intervalos de confianza.

	BSA	**EF**	**IL**
c	0,192 (0,167 ; 0,216)	0,150 (0,131 ; 0,169)	0,129 (0,112 ; 0,148)
L_{50}	43,681 (37,502 ; 49,856)	44,537 (38,752 ; 50,322)	36,078 (30,239 ; 41,916)
N	1123	977	1221

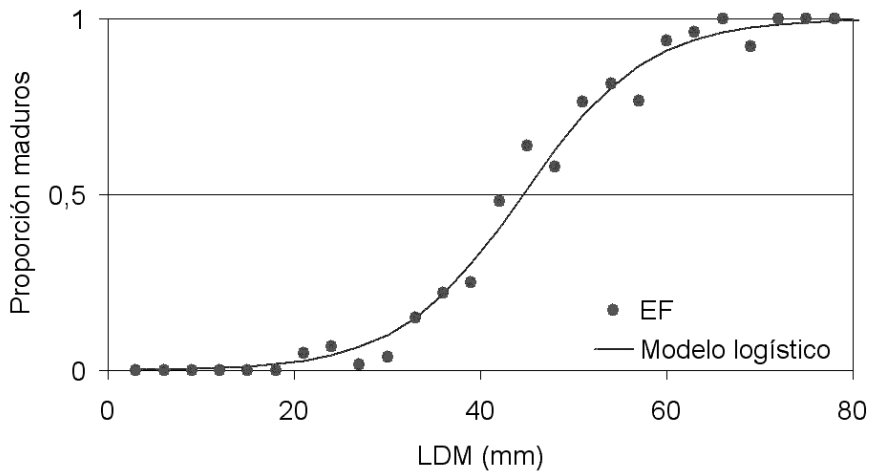
Tabla 7.2. Resultado de la prueba de igualdad de coeficientes de las curvas logísticas ajustadas por máxima verosimilitud para la proporción de hembras maduras. Entre paréntesis se presenta la significación de la prueba de hipótesis, NS = no significativa, ** altamente significativa.

	H_0: $L_{50,1} = L_{50,2}$; $c_1 = c_2$	H_0: $c_1 = c_2$	H_0: $L_{50,1} = L_{50,2}$
BSA - EF	P = 0,079 (NS)	P = 0,45 (NS)	P = 0,075 (NS)
BSA - IL	P < 0,0001 (**)	P < 0,0001 (**)	P = 0,006 (**)
EF - IL	P < 0,0001 (**)	P = 0,302 (NS)	P = 0,0001 (**)

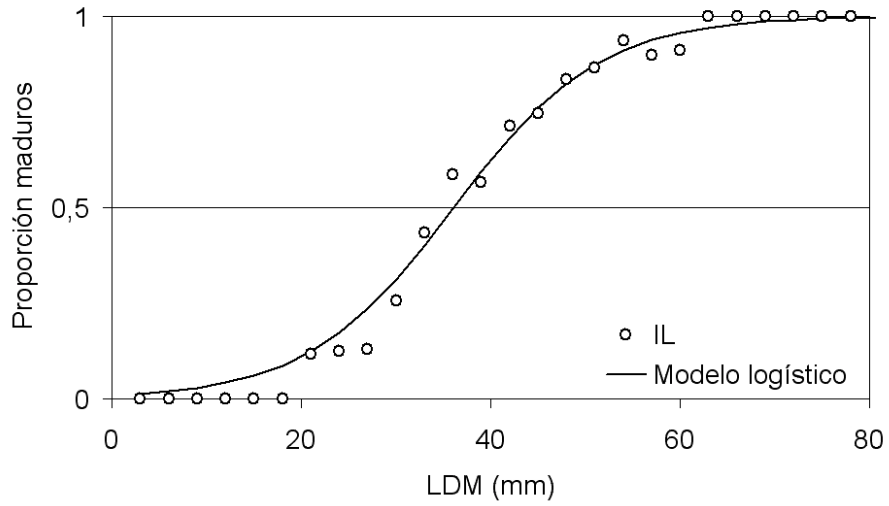
a



b



c



d

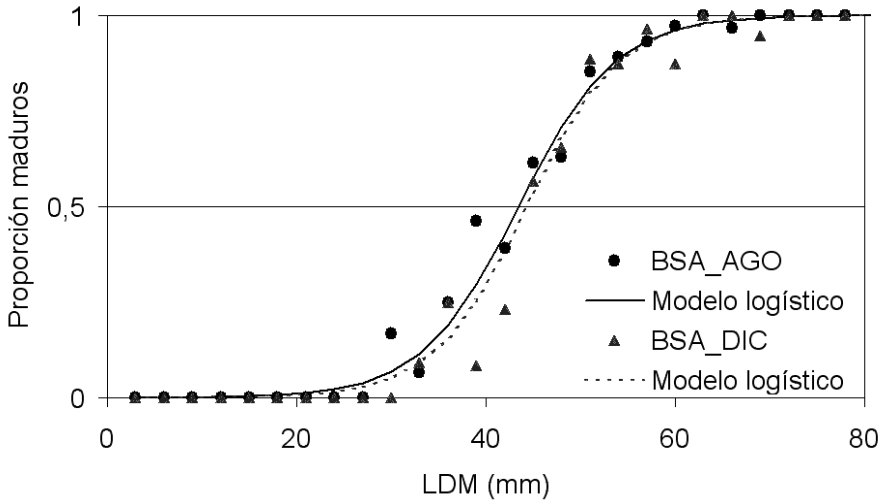


Fig. 7.2. Ajuste de las curvas logísticas a la proporción de hembras maduras por tallas (largo dorsal del manto) para calcular la talla de primera madurez (L_{50}) mediante el método de máxima verosimilitud. a) Bahía de San Antonio, b) El Fuerte, c) Islote Lobos, d) Bahía de San Antonio discriminada por cohortes de agosto y diciembre.

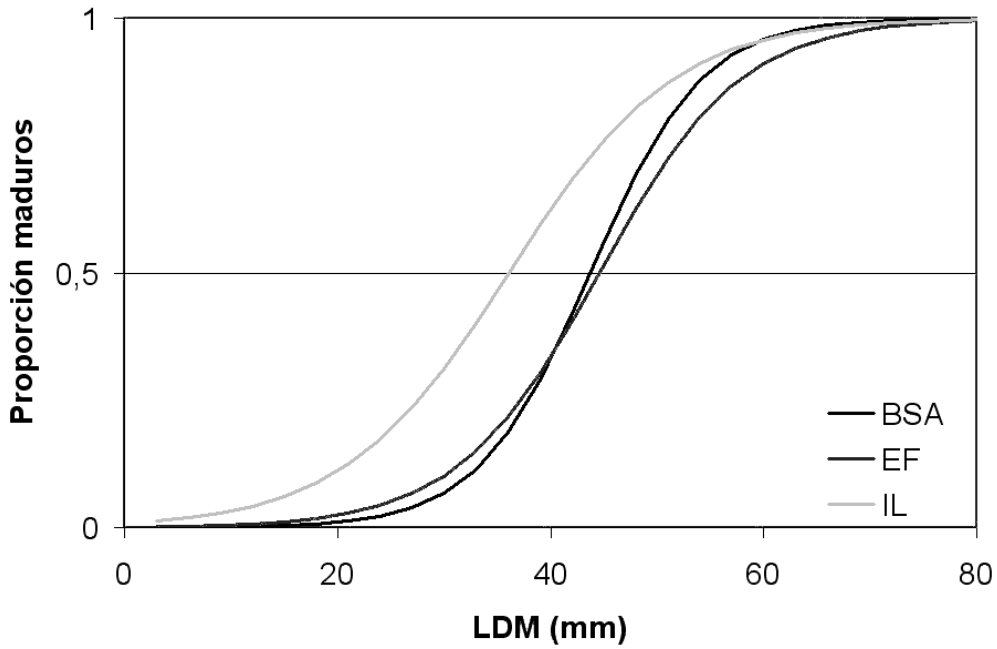


Fig. 7.3. Curvas logísticas ajustadas por máxima verosimilitud para las hembras de los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Para los machos el patrón fue diferente. Los pulpitos de El Fuerte presentaron la talla de primera madurez significativamente mayor que los individuos de Islote Lobos y la bahía de San Antonio. En estos últimos, existiría una disminución importante (en relación a las hembras) en la talla a la cual el 50% de los machos se encuentran maduros (Tablas 7.3 y 7.4, Figs. 7.4 y 7.5).

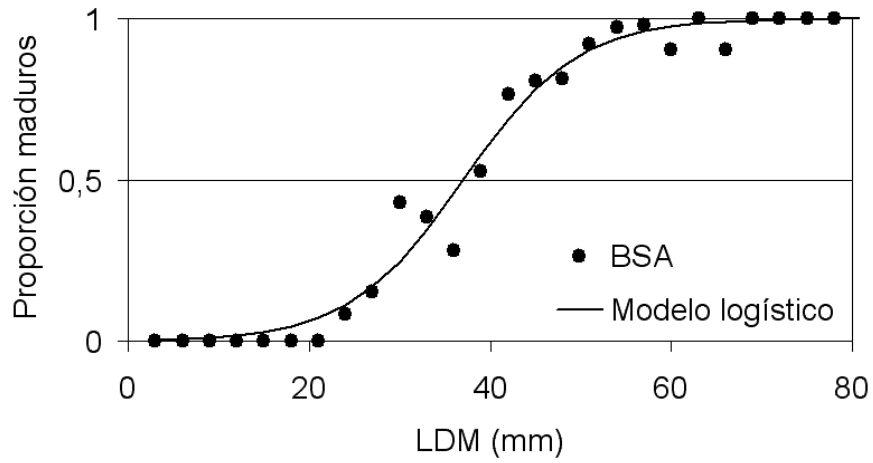
Tabla 7.3. Valores obtenidos para los parámetros de la curva logística ajustada por máxima verosimilitud para la proporción de machos maduros. Entre paréntesis se presentan los intervalos de confianza.

	BSA	**EF**	**IL**
c	0.159 (0.14 ; 0.179)	0.261 (0.228 ; 0.294)	0.218 (0.189 ; 0.246)
L_{50}	37.001 (31.499 ; 42.503)	41.843 (36.527 ; 47.159)	36.799 (31.685 ; 41.915)
N	1659	953	957

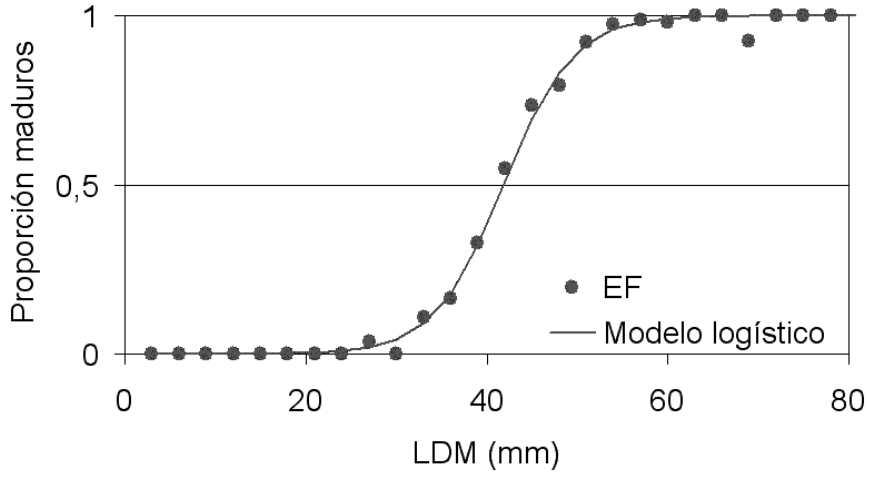
Tabla 7.4. Resultados de la prueba de igualdad de coeficientes de las curvas logísticas ajustadas por máxima verosimilitud para la proporción de machos maduros. Entre paréntesis se presenta la significación de la prueba de hipótesis, NS = no significativa, ** altamente significativa.

	H_0: $L_{50,1} = L_{50,2}$; $c_1 = c_2$	H_0: $c_1 = c_2$	H_0: $L_{50,1} = L_{50,2}$
BSA - EF	P < 0,0001 (**)	P = 0,0002 (**)	P = 0,0001 (**)
BSA - IL	P = 0,025 (*)	P = 0,024 (*)	P = 0,861 (NS)
EF - IL	P < 0,0001 (**)	P = 0,184 (NS)	P < 0,0001 (**)

a



b



c

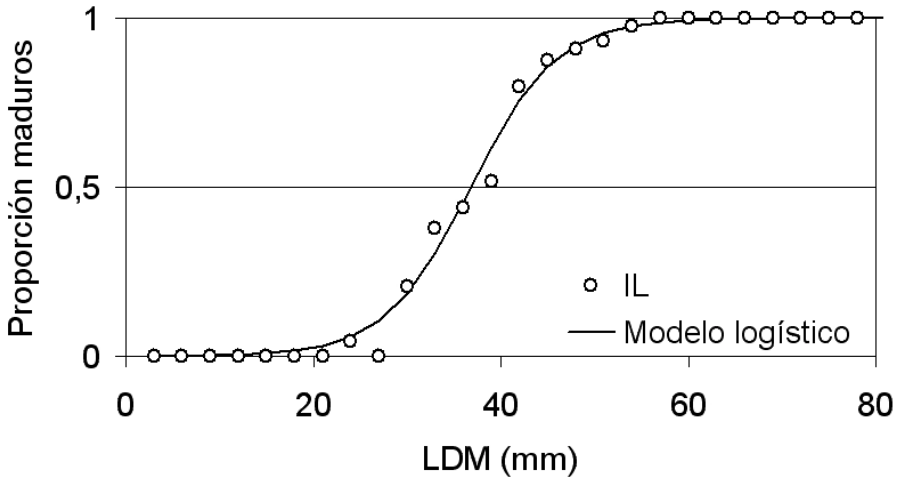


Fig. 7.4. Ajuste de las curvas logísticas a la proporción de machos maduros por tallas (largo dorsal del manto) para calcular la talla de primera madurez (L_{50}) mediante el método de máxima verosimilitud. a) Bahía de San Antonio, b) El Fuerte, c) Islote Lobos.

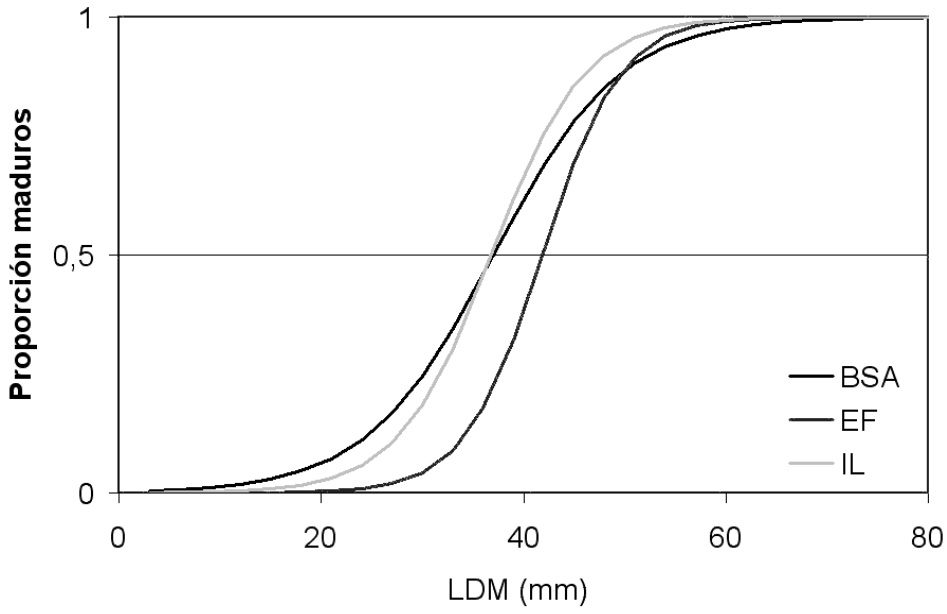


Fig. 7.5. Curvas logísticas ajustadas por máxima verosimilitud para los machos de los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

7.3.2. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias

Las distribuciones de frecuencias de tallas de ovocitos generales por estadio de madurez de las hembras, no mostraron diferencias entre los tres sitios de estudio (Prueba Kolmogorov-Smirnov; $P > 0,05$; Fig.7.6). Sin embargo, si se compara la progresión mensual de las tallas ovocitarias, se observan patrones diferentes entre los sitios de estudio (Figs. 7.7. a. b. c). De manera general, en la progresión mensual se observan ovocitos pequeños durante los meses de primavera (septiembre-octubre-noviembre) que comienzan a aumentar en número y talla hacia el verano (diciembre-enero-febrero). Al llegar el otoño (marzo-abril-mayo) los ovarios se encuentran repletos de ovocitos de gran tamaño que comienzan a ser liberados. Durante el invierno (junio-julio-agosto) se observan ovocitos de tallas intermedias correspondientes a ovarios postdesove. Las principales diferencias en las distribuciones de frecuencias de tallas de ovocitos se observaron para la bahía de San Antonio con respecto a los otros dos sitios (Tabla 7.5). En la figura 7.7 se pueden apreciar las diferencias en las distribuciones de primavera para la bahía de San Antonio en las cuales aún se observan ovocitos de gran tamaño (maduros), mientras que en El Fuerte e Islote Lobos estos ovocitos ya habrían sido completamente liberados durante otoño-invierno. Además, las distribuciones de El Fuerte e Islote Lobos fueron significativamente diferentes durante julio/agosto 2006, lo cual pondría en evidencia que la puesta de huevos en Islote Lobos estaría retrasada con respecto a El Fuerte.

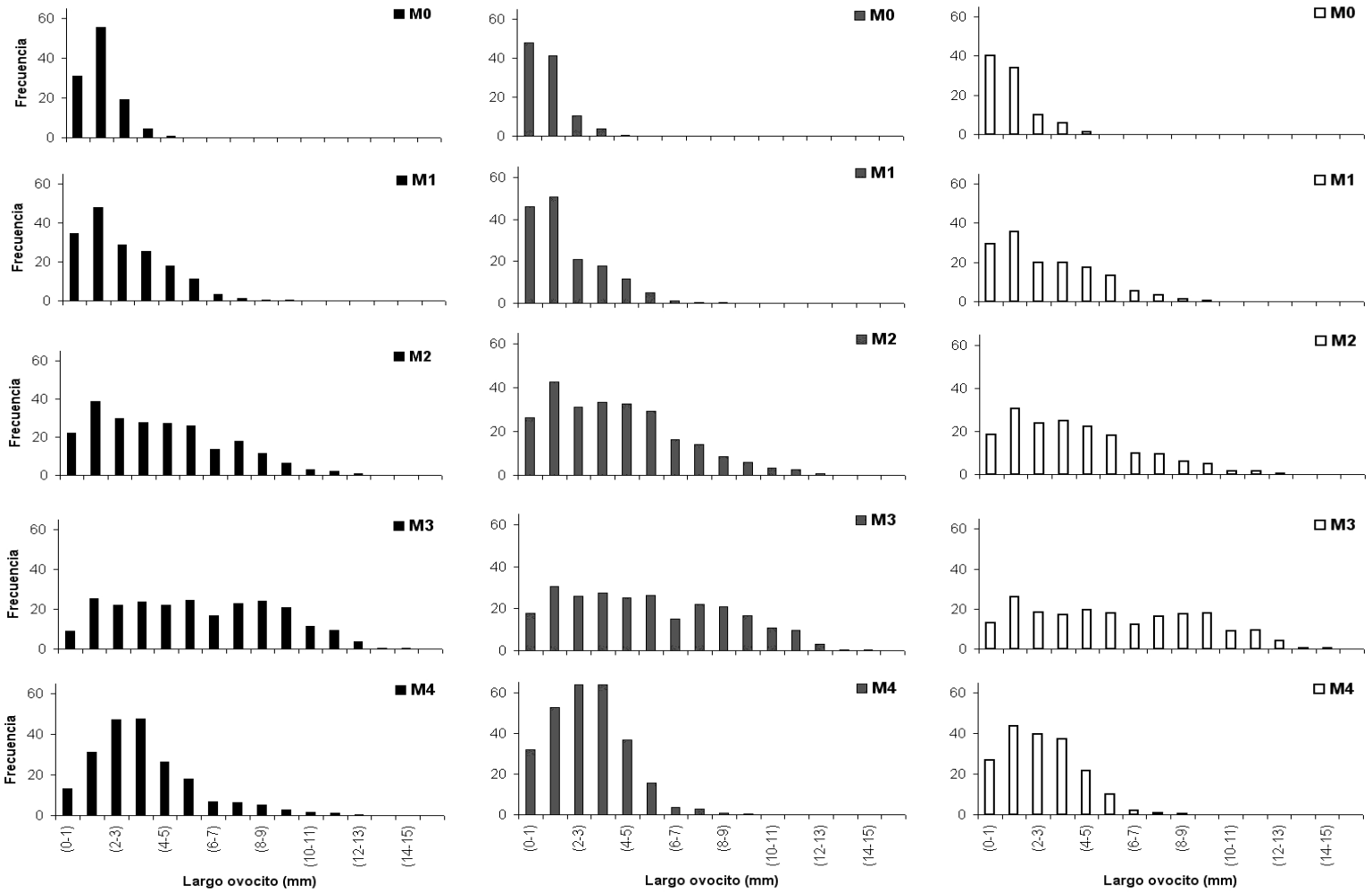


Fig. 7.6. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias para los sitios de estudio discriminadas por estadio de madurez de la hembra. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. M0 = immaduro, M1 = madurez incipiente, M2 = madurando, M3 = maduro, M4 = postdesove.

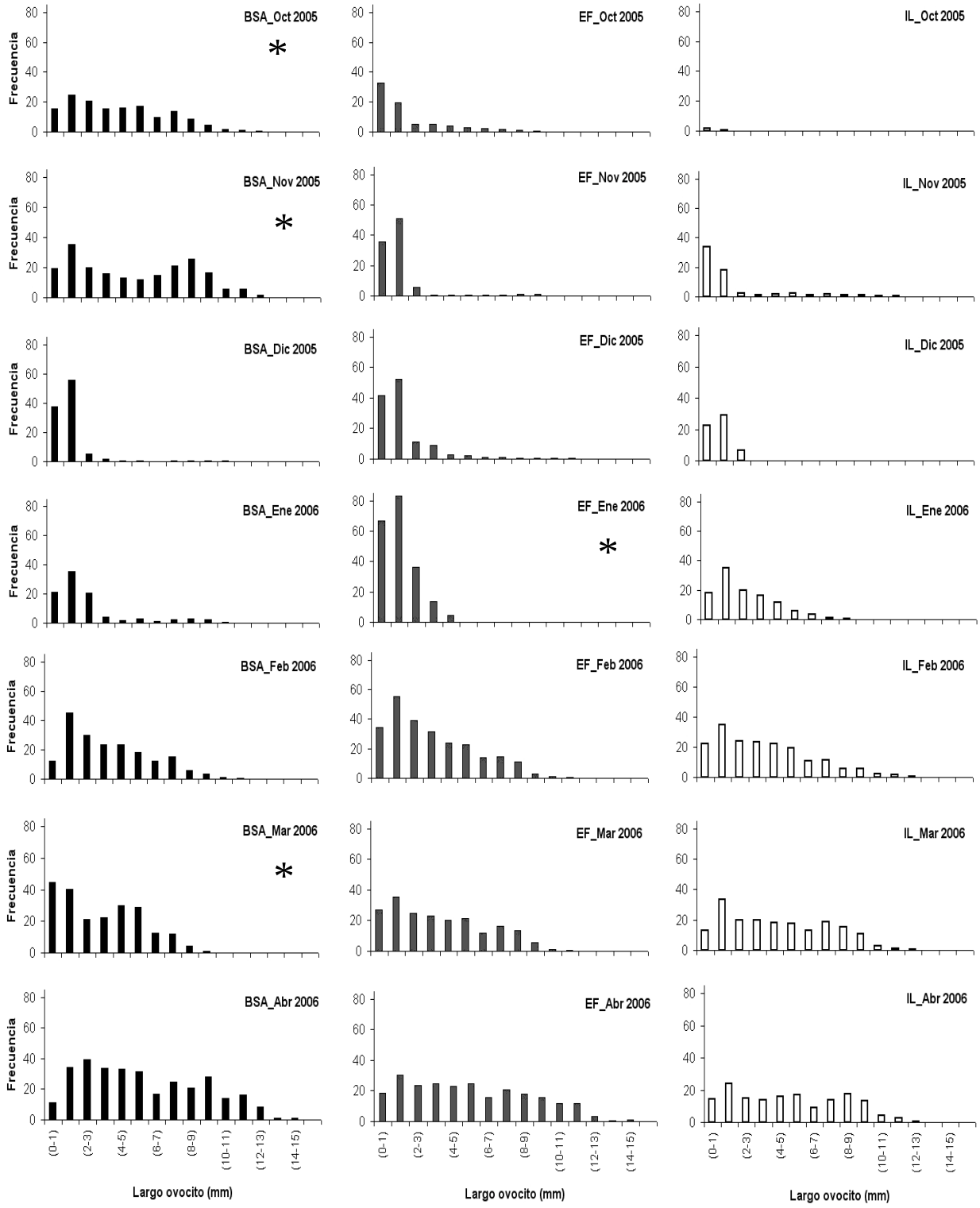


Fig. 7.7. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias mensuales para los tres sitios. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. Los asteriscos indican los meses en que las distribuciones presentaron diferencias significativas entre sitios (Prueba Kolmogorov-Smirnov; $P > 0,05$).

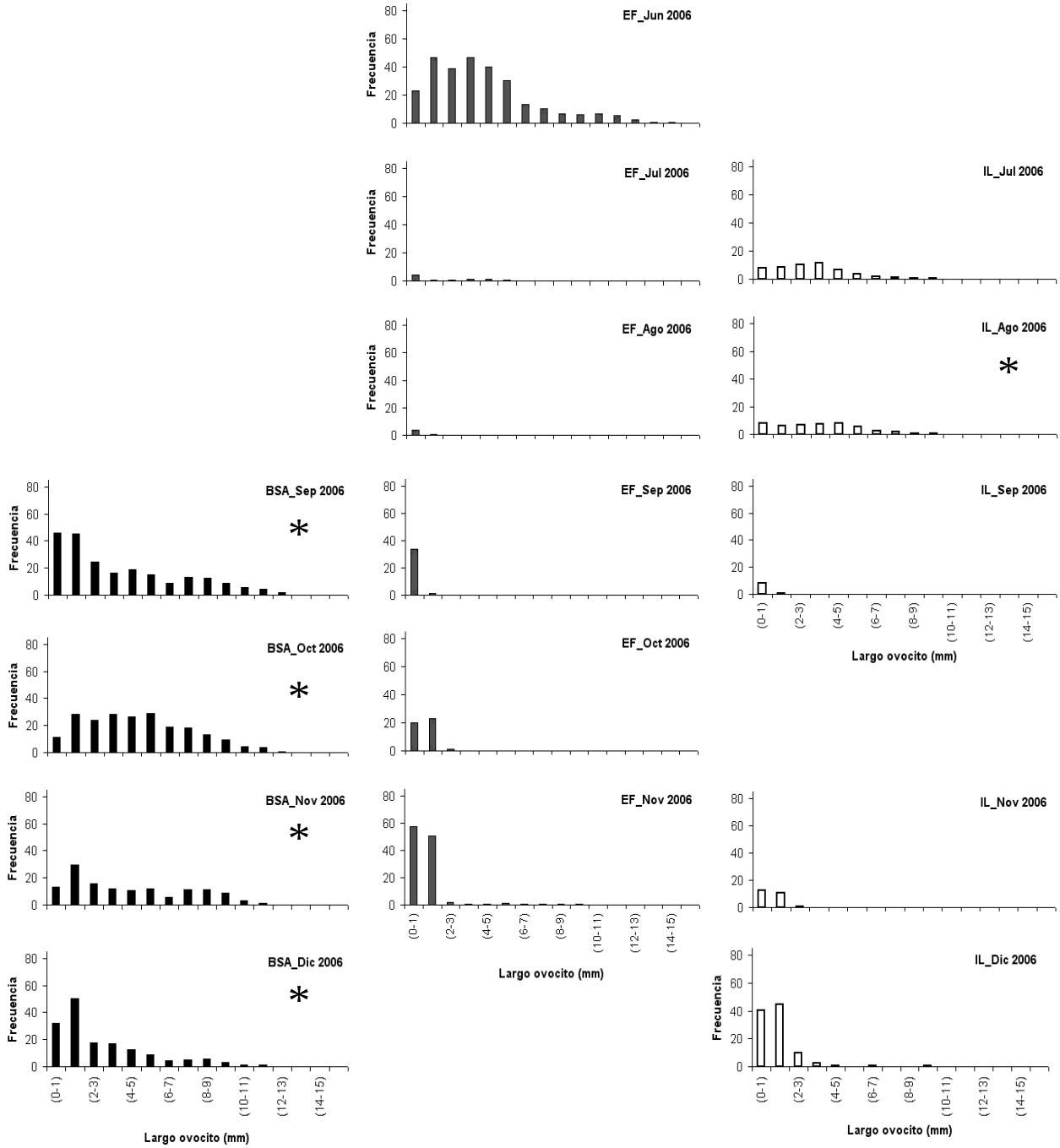


Fig. 7.7. Continuación. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias mensuales para los tres sitios. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. Los asteriscos indican los meses en que las distribuciones presentaron diferencias significativas entre sitios (Prueba Kolmogorov-Smirnov; P > 0,05).

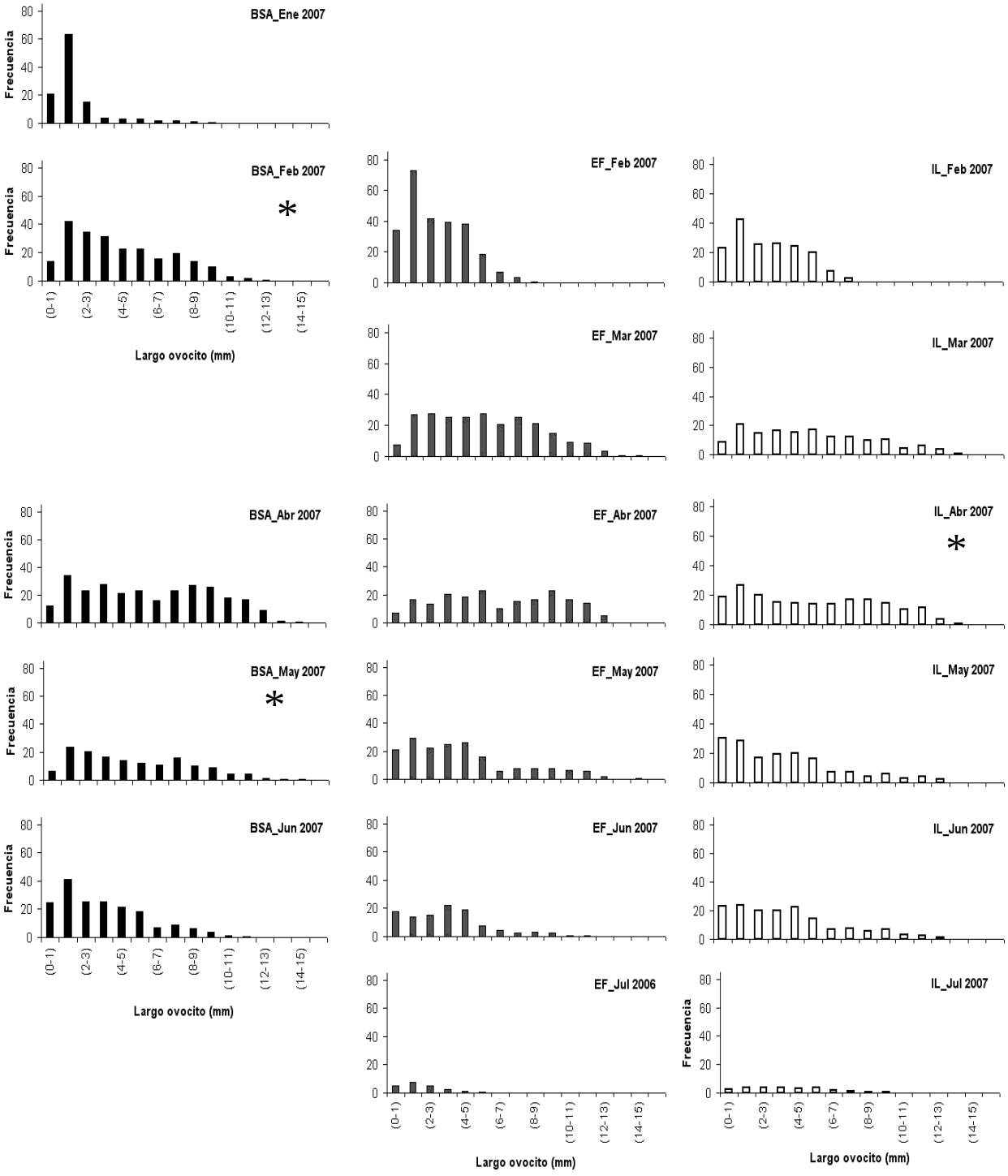


Fig. 7.7. Continuación. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias mensuales para los tres sitios. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. Los asteriscos indican los meses en que las distribuciones presentaron diferencias significativas entre sitios (Prueba Kolmogorov-Smirnov; P > 0,05).

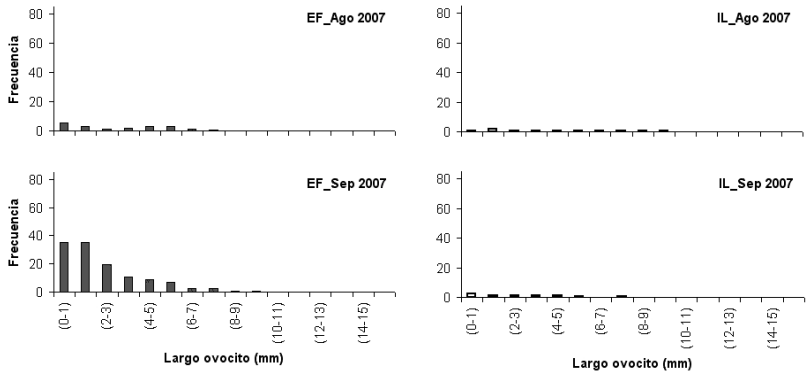


Fig. 7.7. Continuación. Distribución de frecuencias de tallas ovocitarias mensuales para los tres sitios. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos. Los asteriscos indican los meses en que las distribuciones presentaron diferencias significativas entre sitios (Prueba Kolmogorov-Smirnov; P > 0,05).

Tabla 7.5. Resultados de la comparación de las distribuciones de frecuencias de tallas de ovocitos mensuales para los tres sitios de estudio. Test Kolmogorov-Smirnov ($\alpha = 0,05$). H_0 = la distribución de frecuencias de tallas de los ovocitos del Sitio 1 es igual a la del Sitio 2; H_1 = las distribuciones son distintas. NS: no significativa; * significativa; - sin datos.

		BSA - EF	BSA - IL	EF - IL
2005	**Octubre**	*	NS	NS
	Noviembre	*	*	NS
	Diciembre	NS	NS	NS
2006	**Enero**	NS	NS	*
	Febrero	NS	NS	NS
	Marzo	NS	*	NS
	Abril	NS	NS	NS
	Mayo	-	-	-
	Junio	-	-	-
	Julio	-	-	NS
	Agosto	-	-	*
	Septiembre	*	*	NS

		BSA - EF	BSA - IL	EF - IL
	Octubre	*	-	-
	Noviembre	*	*	NS
	Diciembre	-	*	-
2007	**Enero**	-	-	-
	Febrero	*	*	NS
	Marzo	-	-	NS
	Abril	NS	NS	*
	Mayo	NS	*	NS
	Junio	-	-	NS
	Julio	-	-	NS
	Agosto	NS	NS	NS
	Septiembre	-	-	NS

7.3.3. Relaciones ovocitarias

7.3.3.1. Comparación entre sitios y estadios de madurez

Los ovarios presentaron entre 14 y 506 ovocitos dependiendo del estadio de madurez de las hembras. La comparación del número de ovocitos entre estadios de madurez y sitios de estudio, arrojó diferencias significativas siendo además significativa la interacción, por lo cual las comparaciones se realizaron por separado para cada variable. Entre estadios ($ANOVA_{estadios}$ $F_{(4,683)} = 77,77$ $P < 0,0001$; Fig. 7.8), el test de Tukey *a posteriori* dio como resultado que las hembras inmaduras (M0) presentan menor número de ovocitos en sus ovarios que las hembras con madurez incipiente (M1) y éstas a su vez tienen menor cantidad de ovocitos que las hembras maduras (M2 y M3). Es interesante que las hembras que ya comenzaron la puesta (M4) no mostraron diferencias estadísticas con las hembras maduras.

Por otra parte, la comparación del número de ovocitos entre sitios ($ANOVA_{sitios}$, $F_{(2,685)} = 17,56$ $P < 0,0001$) puso en evidencia que Islote Lobos presenta menor cantidad de ovocitos que El Fuerte y la bahía de San Antonio (Fig. 7.8). Para las hembras maduras (M2 y M3) la fecundidad potencial (promedio ± desvío estándar) fue: bahía de San Antonio 231,49 ± 69,94; El Fuerte 246,28 ± 84,48 e Islote Lobos 179,4 ± 49,45.

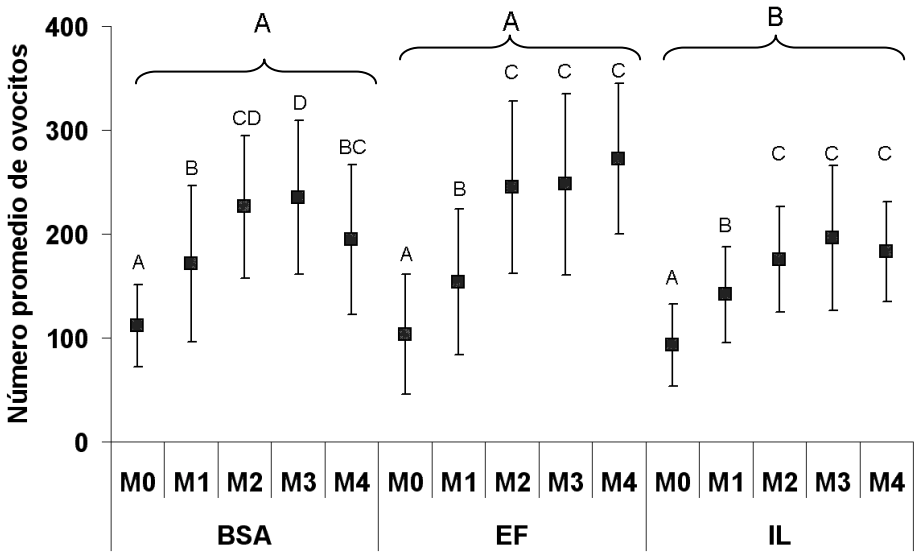


Fig. 7.8. Número de ovocitos por estadio de madurez y por sitio de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas (Test Tukey *a posteriori* $\alpha = 0,05$). BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

Las tallas de ovocitos entre estadios de madurez de la hembra y sitios, fueron estadísticamente diferentes (ANOVA, $F_{(14,127018)} = 3108,87$ $P < 0,0001$). El test de Tukey *a posteriori* dio como resultado que las hembras inmaduras (M0) presentan ovocitos de menor talla en sus ovarios que las hembras con madurez incipiente (M1) y éstas a su vez tienen ovocitos de menor talla que las hembras en postdesove (M4). Las hembras maduras (M3) presentaron los ovocitos de mayor tamaño (Fig. 7.9). Además, los ovarios presentaron una gran variabilidad en las tallas ovocitarias. Los individuos M2 y M3 fueron los más variables, presentando desde ovocitos pequeños (entre 0,12 y 0,24 mm) hasta grandes (entre 14,12 y 16,47 mm). Con respecto a los sitios de estudio, la bahía presentó los ovocitos de mayor tamaño, seguido de El Fuerte e Islote Lobos (Fig. 7.9).

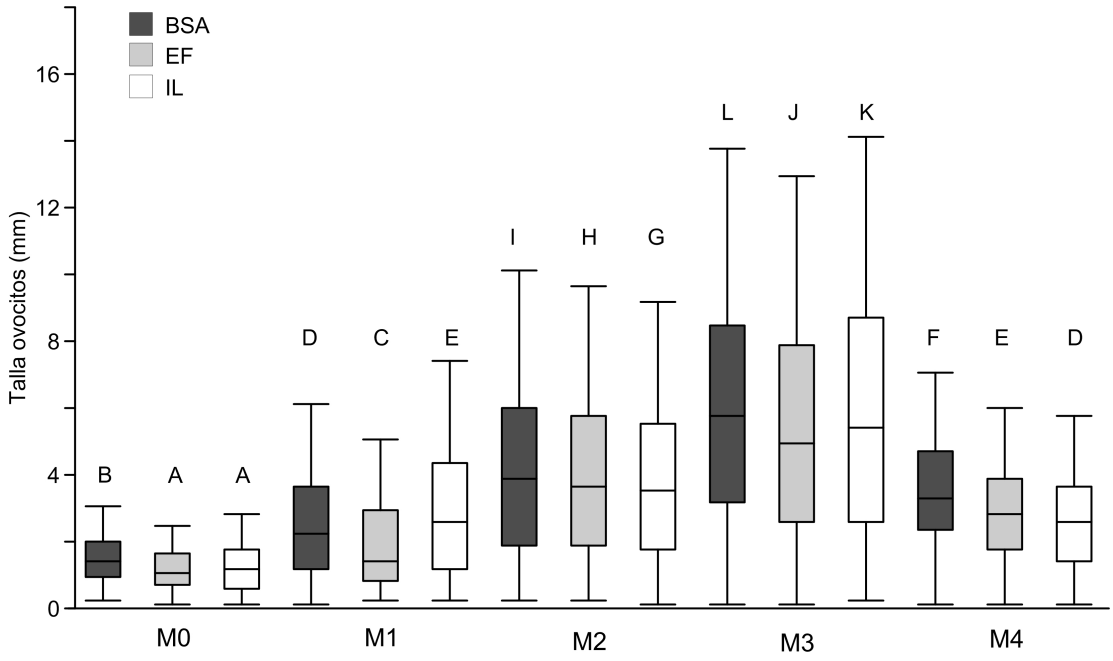


Fig. 7.9. Talla media de los ovocitos por estadio de madurez y sitio de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas (test Tukey *a posteriori* P < 0,05). ⎯ mediana; □ 25% - 75%; I 5% - 95%. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

7.3.3.2. Relación entre el número y la talla de los ovocitos

En los tres sitios para las hembras inmaduras (estadios M0 y M1) la regresión entre el número y talla de los ovocitos resultó significativa (Ho: $\beta = 0$, BSA $F_{(1,93)}= 68,32$ P < 0,00001; EF $F_{(1,91)}= 144,09$ P < 0,0001; IL $F_{(1,71)}= 48,85$ P < 0,0001), en cambio, no fue significativa para las hembras maduras (estadios M2 y M3) (Ho: $\beta = 0$; BSA $F_{(1,109)} = 0,19$ P = 0,662; EF $F_{(1,84)}= 0,01$ P = 0,9422; IL $F_{(1,85)}= 0,44$ P = 0,5083). Las hembras postdesove (estadio M4), tampoco presentaron una regresión significativa entre el número de ovocitos y la talla de los mismos (Ho: $\beta = 0$, BSA $F_{(1,22)} = 0,54$ P = 0,4711; EF $F_{(1,49)}= 1,2$ P = 0,279; IL $F_{(1,55)}= 1,02$ P = 0,3163) (Figs. 7.10. a, b, c). Esto indica que las hembras inmaduras o con un estado de maduración incipiente presentarían incremento de sus ovocitos en número y talla. Las hembras de mayor tamaño en un estado de maduración media o avanzada presentan sólo incremento en la talla de los ovocitos pero no en el número. Finalmente, las hembras que ya han realizado la puesta de los huevos presentan ovocitos remanentes en el ovario en número y talla variable.

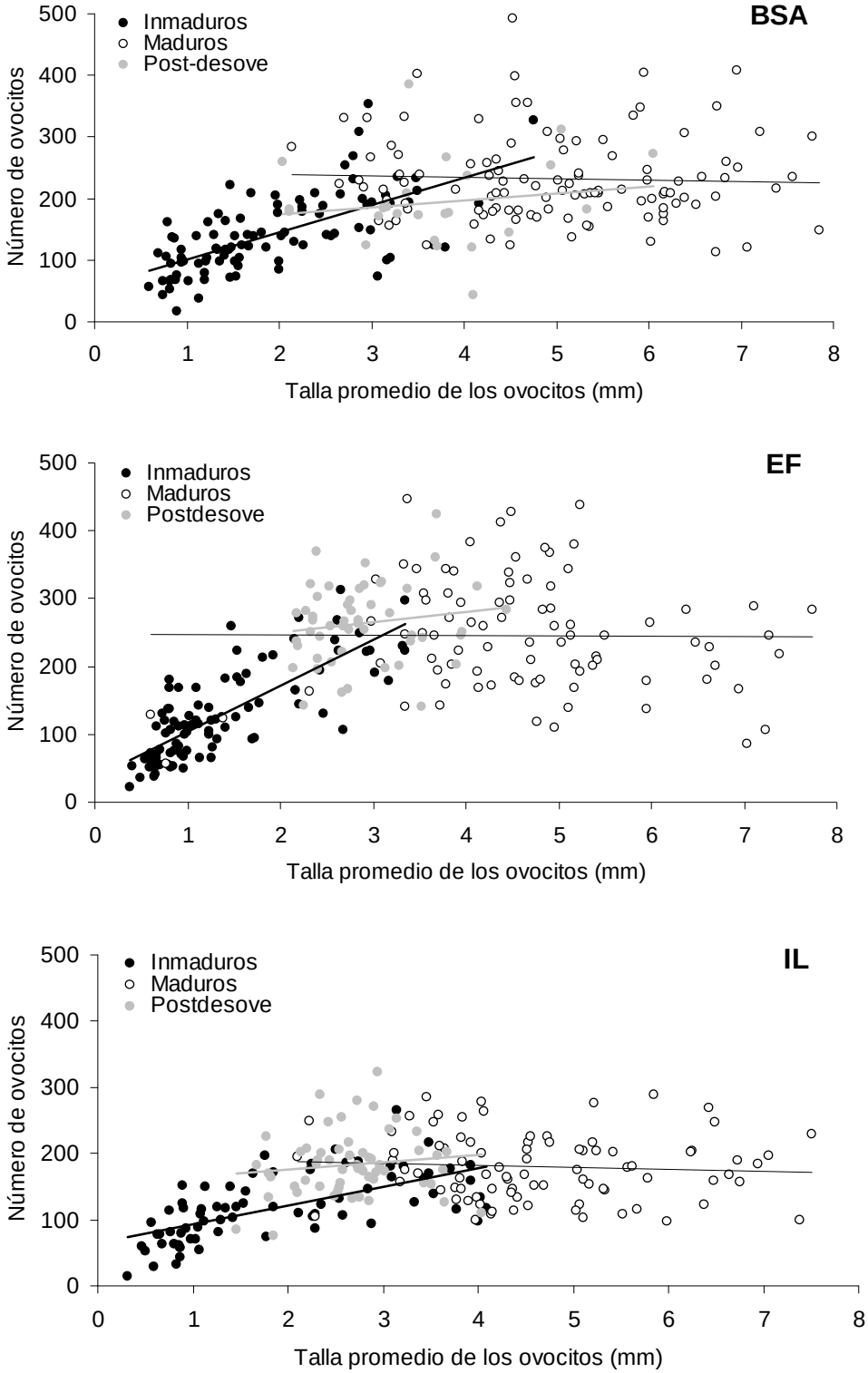


Fig. 7.10. Relación entre el número y la talla de los ovocitos presentes en el ovario, discriminados por estadio de madurez. De arriba hacia abajo: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos.

La comparación de las rectas de regresión para las hembras inmaduras muestra que existe una fuerte correlación entre el número y la talla media de los ovocitos presentes en el ovario para los tres sitios de estudio (BSA r = 0,651 IC = (0,517; 0,754); EF r = 0,926 IC = (0,89; 0,95); IL r = 0,887 IC = (0,826; 0,928). El ANCOVA arrojó como resultado diferencias entre las pendientes de los tres sitios (ANCOVA – $\beta_{BSA} \neq \beta_{EF} \neq \beta_{IL}$ $P < 0,05$). Para El Fuerte se observa el mayor incremento en el número de ovocitos con respecto a la talla de los mismos (Fig. 7.11).

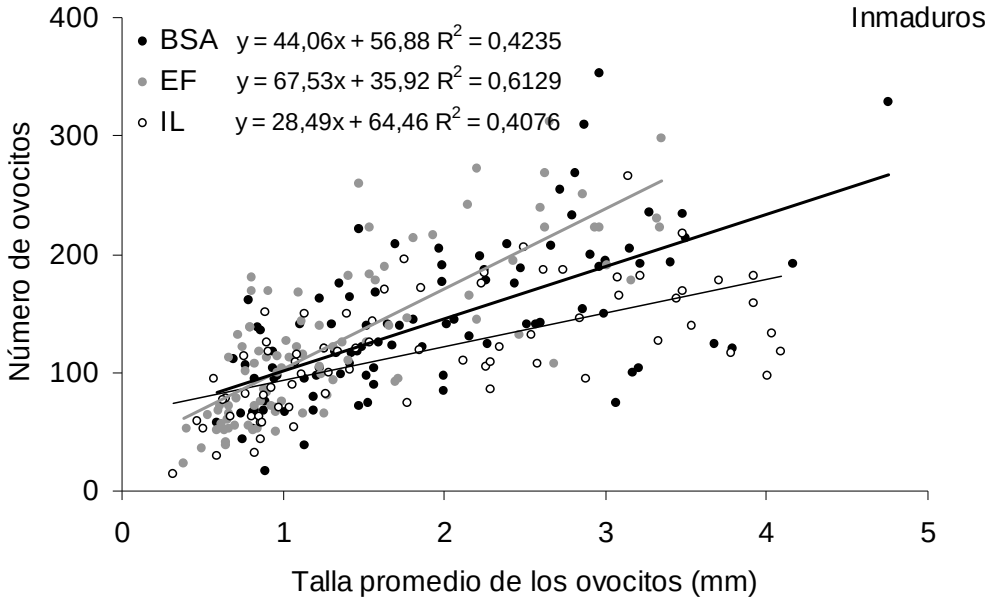


Fig. 7.11. Regresión simple entre el número y talla media de los ovocitos para hembras inmaduras (estadios M0 y M1). ANCOVA – $\beta_{BSA} \neq \beta_{EF} \neq \beta_{IL}$ $P < 0,05$. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

7.3.3.3. Número de ovocitos y peso total de la hembra

Se observó una fuerte correlación entre el logaritmo del número de ovocitos presentes en el ovario y el logaritmo del peso total de la hembra (BSA r = 0,74 IC = (0,681; 0,797); EF r = 0,86 IC = (0,826; 0,892); IL r = 0,79 IC = (0,739; 0,838)). En los tres sitios el aumento en número de ovocitos está explicado en más del 55% por el peso total a través de una relación potencial (Fig. 7.12). Para El Fuerte se observa el mayor incremento en número de ovocitos en relación al peso total de la hembra con respecto a la bahía e Islote Lobos.

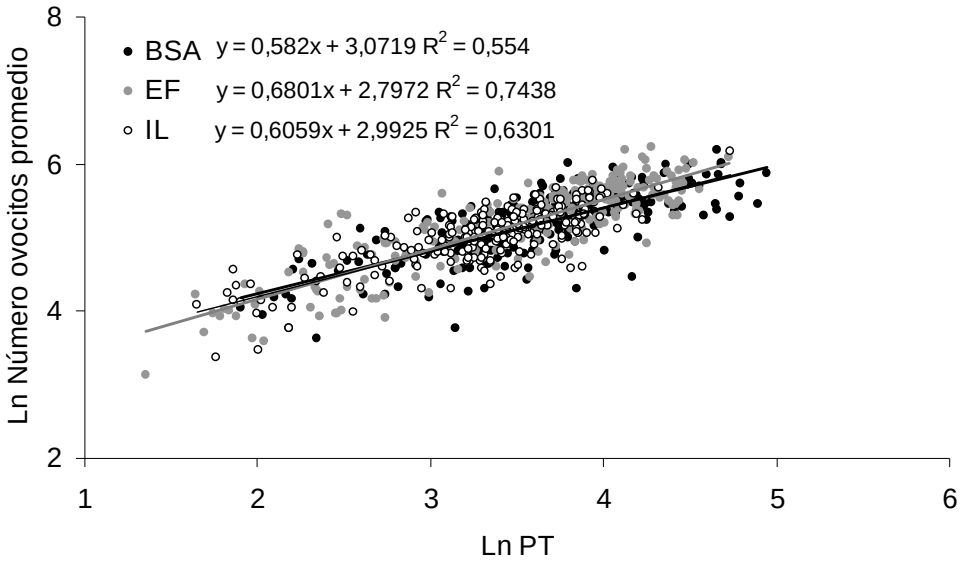


Fig. 7.12. Relación entre el logaritmo del número de ovocitos presentes en el ovario y del peso total del pulpito para los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

7.4. Experimentos en cautiverio

Los experimentos de evaluación de la estrategia reproductiva, si bien no fueron concluyentes debido al bajo número de repeticiones, permiten remarcar algunas observaciones. El 37% de las hembras volvió realizar una puesta de huevos en cautiverio luego de que se les retirara la primera puesta (Tabla 7.6). Las hembras que realizaron una segunda puesta tuvieron un peso promedio de 48,72 g (DS = 7,56) y el estado de desarrollo de la primera puesta (al momento de retirarla) era reciente. Contrariamente, el peso promedio de las hembras que no tuvieron una segunda postura fue 33,84 g (DS = 7,7) y las primeras puestas (al momento de retirarlas) se encontraban en un estado de desarrollo medio-avanzado.

Las hembras control tuvieron un peso promedio de 42,04 g (DS = 10,7), sobrevivieron durante todo el periodo de experimentación y en algunos casos las puestas comenzaron a eclosionar durante el experimento.

Tabla 7.6. Resultados de los experimentos de evaluación de la estrategia reproductiva. PT: peso total (en g), PO: peso ovario (en g), PD: peso glándula digestiva (en g), Huevos_ini: número de huevos presentes en el refugio al comienzo del experimento, Huevos_nue: número de huevos nuevos presentes en el refugio al final del experimento.

Nº	PT (g)	PO (g)	PD (g)	Huevos_ini	Huevos_nue	Nueva puesta	Desarrollo puesta
2	42,8	4,2	3,8	27	36	SI	Reciente
2	57,2	0,75	2,17	97	4	SI	Reciente
5	46,1	0,91	1,62	106	16	SI	Reciente
4	41,4	0,4	1,33	75		NO	Medio
1	28	0,93	0,61	16		NO	Medio
1	32,4	0,34	1,22	84		NO	Medio-avanzada
4	45,4	1,03	1,29	95		NO	Medio-avanzada
7	28,6	0,66	0,72	13		NO	Avanzada
9	62	3,08	2,72		53	CONTROL	Reciente
6	33,6	2,3	2,48		47	CONTROL	Reciente
5	46,3	0,31	1,62		69	CONTROL	Medio-avanzada
7	46,8	0,51	1,87		74	CONTROL	Medio-avanzada
8	50,9	0,74	1,97		116	CONTROL	Medio-avanzada
3	34,7	0,72	0,82		17	CONTROL	Avanzada
10	42,7	0,46	1,1		65	CONTROL	Avanzada
6	27,8	0,36	0,62		Eclosionados	CONTROL	Eclosionados

7.4. Discusión

Los resultados obtenidos en esta sección en conjunto con los de capítulos anteriores permiten comprender la estrategia reproductiva de esta especie y sus variaciones en distintos sectores del Golfo San Matías. Con respecto a la talla de primera madurez, los ajustes al modelo logístico fueron adecuados y se observaron diferencias en la comparación estadística de los parámetros. Las hembras de Islote Lobos mostraron una talla de primera madurez 18% menor (8 mm) que los otros sitios. Esto sería una consecuencia directa del menor tamaño de los pulpitos de Islote Lobos, los cuales nunca alcanzan las tallas de los individuos en los otros sitios. En contraposición, Ré (1989) menciona que la talla de primera madurez (estimada de manera similar) para las hembras al sur del Golfo San Matías es de 50,4 mm lo cual es superior a las obtenidas para los tres sitios de estudio.

Para los machos de El Fuerte e Islote Lobos las tallas de primera madurez fueron similares a las de las hembras, pero en la bahía de San Antonio la talla de madurez para los machos fue mucho menor. Esto último estaría en relación con el extendido periodo de

madurez de las hembras en este sitio, y la necesidad de que una alta proporción de machos se encuentren maduros durante la mayor parte del año, es decir que los machos una vez alcanzada cierta talla mínima maduren rápidamente. Como mencionan varios autores (Guerra y Castro 1994, Jackson y Wadley 1998, Leporati et al. 2008c) para los cefalópodos en general, y como pareciera ser para *O. tehuelchus*, la maduración estaría más relacionada con el tamaño del cuerpo que con la edad, sugiriendo que existe un umbral mínimo físico o fisiológico de ser alcanzado antes que la madurez pueda tener lugar, independientemente de la edad del individuo.

Patrones de tallas de madurez específicas de cada sexo han sido observados para otras especies (Moreno et al. 2005, Leporati et al. 2008c). Otero et al. (2007) mencionan que el desarrollo reproductivo tardío y la mayor talla a la madurez de las hembras comparadas con los machos, serían requerimientos asociados con una mayor proporción de la masa del cuerpo comprometida en el desarrollo reproductivo. Al analizar los datos de edad y crecimiento (Capítulo 6) y talla a la madurez, pareciera que existe una compleja combinación de factores influenciando la forma de crecimiento y las curvas de madurez. Esto indicaría, como se mencionó en el capítulo previo, que en las épocas favorables para el desove, la mayoría de los animales que alcanzaron el tamaño mínimo umbral comenzarán el proceso de maduración. De otra manera, retrasarán la maduración y continuarán creciendo hasta la próxima estación de desove (Moreno et al. 2005).

Los estudios de análisis de frecuencias de tallas de ovocitos generalmente son realizados en unos pocos individuos (Melo y Sauer 1999; Hoving et al. 2008) o con una porción del ovario (Laptikhovsky et al. 2007; Laptikhovsky y Salman 2003; Leporati et al. 2008c), de manera tal que mucha de la variabilidad presente en la población no es percibida. La gran cantidad de ovarios y ovocitos analizados en este estudio permitió comparar las tallas de ovocitos entre poblaciones en distintos sitios del Golfo San Matías. Las diferencias en las distribuciones de frecuencias de tallas ovocitarias entre los sitios refuerzan los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, en cuanto al extendido periodo de puesta del pulpito en la bahía de San Antonio. En este sitio, los pulpitos presentan ovocitos grandes y maduros durante varios meses, cuando en El Fuerte e Islote Lobos sólo se observan ovocitos pequeños e inmaduros. Este periodo extendido de madurez en la bahía favorece la aparición de cohortes sub-anuales con distintos patrones de crecimiento (ver Capítulo 6) según las condiciones ambientales predominantes. Por otra parte, se detectó en algunos meses que los individuos de Islote Lobos tendrían cierto retraso en la maduración con respecto a los de El Fuerte. Esta diferencia en el momento de

maduración en los pulpitos de Islote Lobos es ampliamente conocida por los pulperos de la zona, los cuales aprovechan estas diferencias para moverse de uno a otro sitio para colectar los individuos de mayor tamaño, prolongando, a su vez, la temporada de pesca.

La distribución de tallas de ovocitos en los tres sitios mostró una sola moda que aumenta en tamaño y número a medida que se acerca la época de maduración y puesta. En base a esta observación, es decir que existe un patrón de ovulación sincrónico, y en la existencia de un único periodo de puesta, la estrategia de *O. tehuelchus* sería desovante terminal simultáneo. Estos datos concuerdan con las observaciones histológicas realizadas por Pujals (1986) que menciona que la ovulación del pulpito es sincrónica con el grupo de ovocitos representado por huevos en similar estadio de crecimiento y acumulación de vitelo. De esta manera, en los ambientes costeros del Golfo San Matías el pulpito patagónico, como muchos otros pulpos de aguas poco profundas templadas, pareciera tener una estrategia reproductiva con desove terminal simultáneo. Además, aunque ésta pareciera ser también la estrategia más probable para los pulpitos que se encuentran en la bahía de San Antonio, es interesante remarcar que estos individuos desovan durante un extenso periodo. La extendida época de desove podría ser consecuencia de al menos dos causas: desoves en grupos de las hembras individuales (*batch spawning*), y/o falta de sincronización de la época de puesta y cría en la población (Boyle et al. 1995). Los resultados en esta sección no evidencian que el pulpito de la bahía realice desoves intermitentes ni que la ovulación sea en grupos, y serían necesarias otras técnicas (como muestras histológicas o experimentos en cautiverio) que pongan en evidencia que la puesta de huevos ocurre en grupos.

Por otra parte, el extendido periodo de desove en la bahía de San Antonio podría actuar como una forma de incrementar la fecundidad, debido a que si todos los huevos maduraran simultáneamente, el tamaño sería demasiado grande para estos individuos de pequeña talla. Alternativamente, podría relacionarse con diferencias en el ambiente, tales como cambios en la temperatura o la disponibilidad de alimento, lo que a su vez podría afectar la deposición de vitelo y el desarrollo sincrónico de los ovocitos (Barratt et al. 2007). El amplio rango de tallas de ovocitos en las hembras maduras y los resultados de los experimentos preliminares en acuario, indican que las hembras podrían desovar durante varios días o semanas (al menos durante 20 días de acuerdo a los experimentos en acuario), lo cual origina puestas con huevos en distinto grado de desarrollo dentro de la misma camada. A su vez, el distinto grado de desarrollo de los huevos dentro de la puesta podría favorecer la supervivencia de los pulpos recién nacidos.

Las diferencias en el número y talla de los ovocitos entre sitios podrían explicarse simplemente por las diferencias de tallas ya mencionadas previamente (ver Capítulo 4). Los pulpitos de Islote Lobos presentan menores tamaños que los de los otros sitios, y la menor fecundidad potencial (menor número de ovocitos en el ovario) y menor talla de primera madurez, serían una consecuencia del menor tamaño de estos individuos.

La fecundidad potencial expresada como el número de ovocitos presentes en el ovario (para las hembras maduras) fue superior en El Fuerte y la bahía de San Antonio en comparación con Islote Lobos. Pujals (1986) indica que el número de huevos de cada puesta oscila entre 40 y 80, mientras que Iribarne (1990a) menciona entre 40 y 170 para los pulpitos de la zona norte del Golfo San Matías. Ré (1989) para la zona sur del golfo, menciona que las fecundidades absolutas (número de huevos puestos) fueron muy bajas, entre 17 y 227 huevos en las puestas. Los resultados de la fecundidad potencial promedio obtenidos en este capítulo, son consistentes con el número de huevos en la postura reportado para el pulpito por estos autores, y con los resultados para otras especies de pulpos de pequeño tamaño (e.g. *Octopus joubini* 50-200 huevos, Forsythe 1984). Asumiendo que el pulpito patagónico es semélparo, y que el número de ovocitos en el ovario es un buen indicador de la fecundidad potencial, los individuos más grandes durante la madurez, es probable que contribuyan más a la camada de la próxima generación. Ré (1989) describe una relación lineal y positiva entre el peso y largo dorsal de manto de la hembra con el número de huevos de la puesta. En este capítulo también se observó un incremento en el número de ovocitos en relación al peso total del pulpo, pero siguiendo una relación potencial. En El Fuerte se observa el mayor incremento en número de ovocitos en relación al peso con respecto a la bahía e Islote Lobos.

Es interesante que las hembras post-desove (M4) no mostraron diferencias estadísticas en el número de ovocitos presentes en el ovario con las hembras maduras (M2 y M3). Esto podría indicar que el pulpito tehuelche es una especie con huevos de gran tamaño y muy baja fecundidad real, con respecto a la fecundidad potencial. En este aspecto, varios autores mencionan que el número de huevos realmente puestos por muchas especies de pulpos, está determinado por numerosos factores, tales como el sustrato disponible, la calidad del refugio utilizado (Iribarne 1990b) y las tasas de reabsorción en el ovario (Melo y Sauer 1998). En el pulpito tehuelche no se observó la presencia de gran cantidad de ovocitos atrésicos, con lo cual o bien la fecundidad potencial no es un buen indicador de la fecundidad real (ya sea por errores en estimar el número de los ovocitos más pequeños, y/o por la continua liberación de los ovocitos más grandes y maduros, Boyle y Daly 2000), o

las hembras maduras tendrían la potencialidad de recuperarse, continuar creciendo y tener un segundo evento reproductivo. Esto último ya fue mencionado en el capítulo anterior y por otros autores (Pujals 1986, Iribarne 1990a), quienes sugieren que algunos individuos serían capaces, en condiciones óptimas, de sobrevivir y tener un segundo evento reproductivo; pero aún no se registraron evidencias concretas que corroboren esta afirmación. Rodaniche (1984) demostró en cautiverio que *Octopus chierchiae* continúa creciendo luego de alcanzar la madurez, produciendo dos a cuatro conjuntos de huevos en un intervalo de 2 meses aproximadamente. En contraste, los pulpos *Opisthoteuthis agassizii* y *Opisthoteuthis vossi*, desovan continuamente, liberando huevos a una tasa constante de uno o dos a la vez y no se observa crecimiento luego de la madurez sexual (Villanueva 1992). Por otra parte, en el pulpito patagónico las hembras inmaduras o con un estado de maduración incipiente presentan incremento de sus ovocitos en número y talla, mientras que las hembras en un estado de maduración media ó avanzada, en cambio, presentan sólo incremento en la talla de los ovocitos, pero no en el número. Finalmente, las hembras post-desove presentan ovocitos remanentes en el ovario en número y talla variable. Esto confirmaría que las hembras maduras no seguirían produciendo nuevos ovocitos (desove terminal) y sólo aumentarían su tamaño.

Finalmente, la bahía de San Antonio presentó los ovocitos de mayor tamaño en casi todos los estadios. Esto sería altamente beneficioso, ya que implicaría mayor cantidad de vitelo y reservas energéticas para el embrión y por lo tanto mayores probabilidades de supervivencia.

Los resultados de este capítulo muestran que existe una estrecha relación entre reproducción, crecimiento y condición, expresada como diferencias en la talla de primera madurez, número y talla de los ovocitos dentro del ovario, y duración del período de madurez y puesta. Además, la estrategia reproductiva y sus variaciones observadas para el pulpito tehuelche en distintos ambientes costeros del Golfo San Matías, remarcan la importancia de conocer el efecto de los distintos factores (ambientales, físicos y biológicos, entre otros) que se encuentran influenciando las poblaciones de forma particular en cada sector del golfo.

8. CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PESQUERAS

8.1. Introducción

Diferentes características ambientales, estructurales y pesqueras entre los distintos sectores del Golfo San Matías podrían explicar algunas de las variaciones observadas en el ciclo de vida del pulpito patagónico. Desde el punto de vista oceanográfico, el golfo se caracteriza por la existencia de fuertes patrones estacionales, presentando en temporada estival aguas más cálidas y de mayor salinidad hacia el norte, y aguas más frías y menos salinas al sur (Piola y Scasso 1988, Gagliardini y Rivas 2004). Además, presenta la particularidad de ser el límite entre las regiones biogeográficas Argentina y Magallánica, lo cual determina la presencia de patrones particulares en diferentes sitios del golfo (Martínez y Del Río 2002). Por otra parte, la zona noroeste se caracteriza por la presencia de la bahía de San Antonio, con grandes planicies expuestas en bajamar y alta evaporación, salinidad y temperatura durante los meses cálidos (Escofet et al. 1977).

Las investigaciones en ecología de los últimos años se han enfocado en la importancia de la arquitectura y complejidad del hábitat como modeladores de la estructura y función de las comunidades (García-Charton y Pérez-Ruzafa 1998, 2001, Méndez-Casariego et al 2004, Le Hir y Hily 2005, Robson et al. 2005). En este sentido, las características físicas de los hábitats pueden interactuar con los procesos ecológicos de las especies, por ejemplo, la complejidad del hábitat puede proveer refugio frente a la depredación, incrementar el espacio disponible para el establecimiento de organismos, afectar la abundancia y disponibilidad de recursos, las interacciones entre depredadores y competidores, y alterar el flujo sobre la capa superficial del fondo afectando el asentamiento de larvas y el suministro de alimento y oxígeno (Caley y John 1996, Gee y Warwick 1994, Commito y Rusignuolo 2000)

En las costas rocosas, la influencia de la topografía en la abundancia, distribución y comportamiento de los organismos ha sido ampliamente estudiado (Beck 1998, 2000, Johnson et al. 2003). Sin embargo, la comprensión del rol ecológico de la complejidad del hábitat no es tan clara debido a los problemas asociados a su medición (Beck 1998, Frost et al. 2005). Una superficie puede ser topográficamente compleja de numerosas maneras, y por lo tanto existen varias definiciones de complejidad de hábitat, y numerosos métodos han sido desarrollados para medirla (McCoy y Bell 1991, Beck 1998, Frost et al. 2005, Wilding et al. 2007). McCoy y Bell (1991) proponen que la estructura del hábitat, actuando en las relaciones ecológicas, estaría conformada por tres ejes: heterogeneidad, complejidad

y escala, los cuales podrían ser atribuidos a los componentes horizontal y vertical, respectivamente, y al área total (o volumen) elegido para el estudio.

Por otra parte, existen dos categorías para medir y expresar la complejidad del hábitat, una basada en métricas euclidianas y otra basada en la estimación de la distancia percibida dependiente de la escala (Frost et al. 2005). Los métodos euclídeos frecuentemente están limitados a hábitats específicos o situaciones, restringiendo su utilización en estudios comparativos (Frost et al. 2005, Wilding et al. 2007). Los métodos que dependen de la distancia percibida se basan en la comparación de la distancia lineal y varias medidas, dependientes del largo del segmento utilizado para medir (*step-length*) entre dos puntos (Frost et al. 2005). Estos últimos métodos, permiten contar con una medida de la complejidad del hábitat dependiente de la escala y tienden a ser más útiles para expresar la rugosidad o heterogeneidad (Gee y Warwick 1994). Además, cuando el cambio en la distancia percibida como función del largo del segmento es constante (en una escala logarítmica), pueden ser utilizados para calcular la dimensión fractal (Schmid 2000, Wilding et al. 2007).

Además de la complejidad del hábitat, para los octopódidos en particular, la disponibilidad de refugios ha demostrado ser un factor importante, tanto para protegerse de sus depredadores como para realizar la puesta y cuidado de los huevos. Con respecto a esto, existen numerosos estudios que han demostrado que estos organismos seleccionan refugios o modifican su calidad (*O. vulgaris* Altman 1967, *O. cyanea* Van Heukelen 1973, *O. dofleini* Hartwick y Thorarinsson 1978, *O. bimaculatus* Ambrose 1982) y que diversas características de los refugios afectan la preferencia por los pulpos. Por ejemplo, el tamaño de la entrada es seleccionado por *O. joubini* (Mather 1982) y el tamaño total del refugio es seleccionado por *O. dofleini* (Hartwick et al. 1984). Iribarne (1990b) menciona que en la bahía de San Antonio, *O. tehuelchus* utiliza sólo refugios de origen biológico y que el tamaño del refugio está directamente relacionado con el tamaño del pulpo. Además, debido a que los tipos de refugio disponibles difieren en tamaño, la utilización cambia a lo largo del ciclo de vida del pulpito.

Los niveles de explotación e incidencia de la pesquería de una especie suelen ser variables en el tiempo y el espacio. En el Golfo San Matías se realiza la extracción de pulpitos en la zona intermareal rocosa desde hace más de 60 años. Las máximas capturas se registraron durante el periodo 1965-1974 (aproximadamente 300 toneladas anuales, Iribarne 1991a), declinando en los años 90 a menos de 50 toneladas (Iribarne 1991a, Narvarte et al. 1996).

En el sector de Islote Lobos, que fue objeto de explotación intensiva entre los años 1950 y 1970, no se ha evaluado desde 1977 (año en que se declaró Área Natural Protegida) el nivel de explotación e incidencia de la pesquería de pulpito. Narvarte et al. (1996) mencionan que el difícil acceso de los recolectores costeros a esta reserva produciría un impacto pesquero de baja o nula intensidad.

Además de la extracción en la zona intermareal rocosa, el pulpito es capturado en menor medida mediante buceo y por medio de líneas con refugios artificiales en la zona submareal de la bahía de San Antonio. Esta última modalidad de pesca ha tenido un rápido desarrollo desde el año 2004, demostrando ser altamente eficiente para la captura de pulpito y teniendo un efecto significativo en las hembras con huevos (Osovnikar et al. 2006). Debido a esto, en el año 2005 la Dirección de Pesca de la provincia de Río Negro reguló esta modalidad de pesca dentro de la bahía, enmarcándola en un esquema de pesca experimental (Resolución 025/05), limitando el número de pescadores (10 pescadores), el esfuerzo (3.000 refugios por pescador) y el periodo de pesca (la pesca debe extenderse entre diciembre-abril, quedando vedado el periodo entre el 1º de mayo y el 30 de noviembre de cada año).

A partir de lo mencionado anteriormente, si consideramos la estructura del hábitat desde una perspectiva funcional, es decir considerando al hábitat como cualquier atributo físico o biológico del ambiente que ofrece algún recurso (tales como alimento, refugio, etc.) a los organismos de interés a una determinada escala (McCoy y Bell 1991). Y si además tenemos en cuenta el efecto que el nivel de explotación pesquera puede tener sobre las poblaciones o sus hábitats. Entonces, es pertinente preguntarse qué características del hábitat son importantes para esos organismos, y cuáles son las respuestas de esos organismos a la heterogeneidad espacio-temporal de las características del hábitat (García-Charton et al. 2000). En este sentido el objetivo principal de este capítulo es evaluar las características (oceanográficas, estructurales y pesqueras) presentes en los distintos sectores del Golfo San Matías que podrían explicar las variaciones observadas en el ciclo de vida del pulpito tehuelche.

8.2. Materiales y métodos

8.2.1. Características oceanográficas

Durante los muestreos mensuales de pulpito (octubre 2005-2007) se realizaron registros puntuales de las características del agua de mar en charcos del piso mediolitoral a través de una sonda multiparámetro (YSI 556 MPS). Se registró la temperatura (T, en ºC),

salinidad (Sal, en ppm), oxígeno disuelto (OD, en mg/l) y pH. Los datos puntuales de estas variables se utilizaron para graficar y analizar su evolución temporal a lo largo del periodo de estudio. Además se obtuvieron datos de registros de temperatura diarios correspondientes a sectores costeros aledaños (a 15 m de profundidad aproximadamente) que permitieron corroborar las diferencias observadas en cada ambiente. Para estos últimos, se utilizó el sector denominado "El Sótano" (ubicado a 20 km de la zona de El Fuerte) y los registros de "Punta Pozos" (ubicado a 20 km del complejo Islote Lobos).

8.2.2. Características estructurales (complejidad y heterogeneidad de los ambientes)

En conjunto con los muestreos de pulpo se evaluaron las características estructurales de cada ambiente. La estructura del hábitat fue diferenciada en su complejidad y heterogeneidad (McCoy y Bell 1991). Para evaluar la complejidad se utilizaron los índices de rugosidad (*R*) y de dimensión fractal (*D*). El índice de rugosidad (*R*) es la proporción (L/l) entre la distancia real (L) medida con un cabo que dibuja el contorno del fondo y la distancia lineal entre los extremos de dos puntos (l = 20 m) (Luckhurst y Luckhurst 1978, Leum y Choat 1980). La rugosidad fue medida "por arriba" del intermareal (Fig. 8.1).

Para calcular el índice de dimensión fractal (*D*) se utilizó la metodología propuesta por Wilding et al. (2007) y se construyó un "medidor de rugosidad" en multilaminado fenólico de 10 mm de espesor, recubierto por pintura resistente al agua (Fig. 8.2). Utilizando este método, la dimensión fractal se calculó como 1 menos la pendiente de la regresión lineal del log (n) versus log (N), siendo n la circunferencia de las ruedas (segmento de medición o *step-lenght*) y N la distancia percibida (número de vueltas dadas por cada rueda).

La técnica fue calibrada con una curva construida para tal fin. La curva se fabricó en poliestireno expandido y fue idéntica a la curva de Koch utilizada en numerosos estudios (Commito y Rusignuolo 2000, Fig. 8.3), en la cual en cada iteración (disminución en escala) el largo de cada segmento se incrementó 4/3. Esta serie geométrica se repitió 4 veces, comenzando con una distancia lineal de 540 mm. El diseño de la curva fue seleccionado ya que la hipótesis planteada fue que el contorno de los charcos tendría un patrón fractal y que su dimensión fractal (*D*) sería entre 1 y 2. De esta manera, la curva de Koch (Hastings y Sugihara 1993, Commito y Rusignuolo 2000) sirvió como modelo para los contornos de los charcos los cuales podrían mostrar un patrón fractal similar aproximado a 1,26. Para la calibración, cada rueda (diámetro 20, 41, 82, 162, 322 mm) fue girada a lo largo de la curva 2 veces. La curva de calibración generó un perfil con una

dimensión fractal 1,29 (en el rango 20-320 mm, Fig. 8.4), por lo que la herramienta se consideró apropiada para las mediciones en ambiente natural.

En cada sitio la dimensión fractal se midió a lo largo de 20 m en el "contorno" de las pozas de marea (Fig. 8.1), excepto en la bahía en la cual, debido a que presenta principalmente fondos blandos, fue imposible calcular este índice.

La heterogeneidad o componente horizontal se evaluó estacionalmente mediante cuadrats de 0,25 m^2 (24 réplicas por sitio) en los cuales se registró visualmente el porcentaje de cobertura de distintos tipos de sustratos, considerando además la cobertura por algas. Se analizó la presencia de distintos sustratos y algas mediante análisis de componentes principales (ACP) con el fin de caracterizar estacionalmente cada sitio.

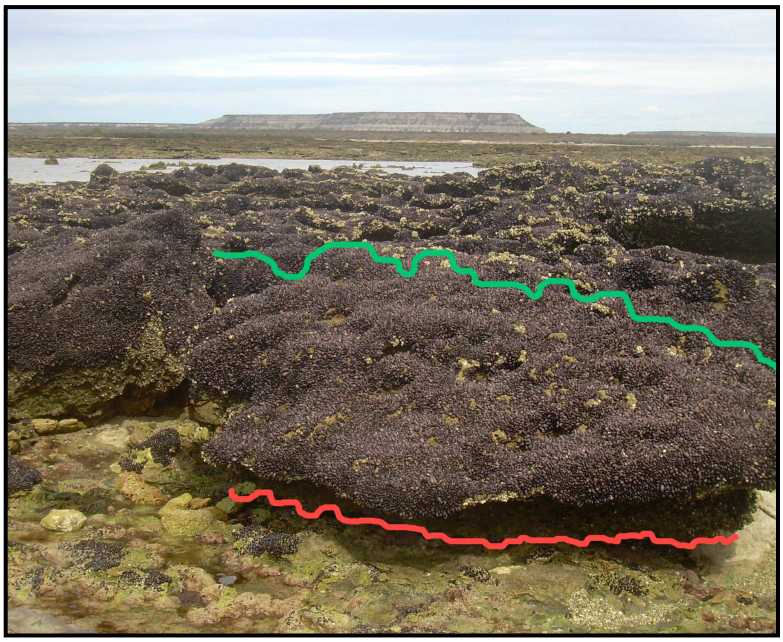


Fig. 8.1. Ejemplo de la manera en que se registró la complejidad para calcular el índice de rugosidad (verde) y la dimensión fractal (rojo) en el sector intermareal rocoso.

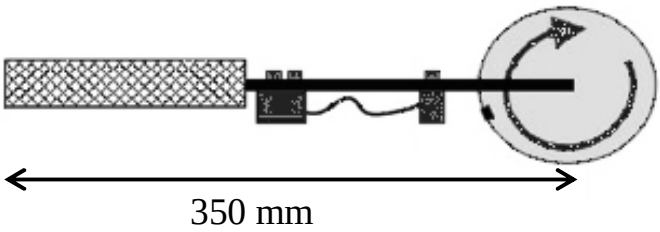


Fig. 8.2. Esquema del instrumento para medir la dimensión fractal en sectores intermareales rocosos. Tomado de Wilding et al. (2007). En este estudio no se utilizó un sensor para detectar el número de vueltas, sino que se registraron visualmente.

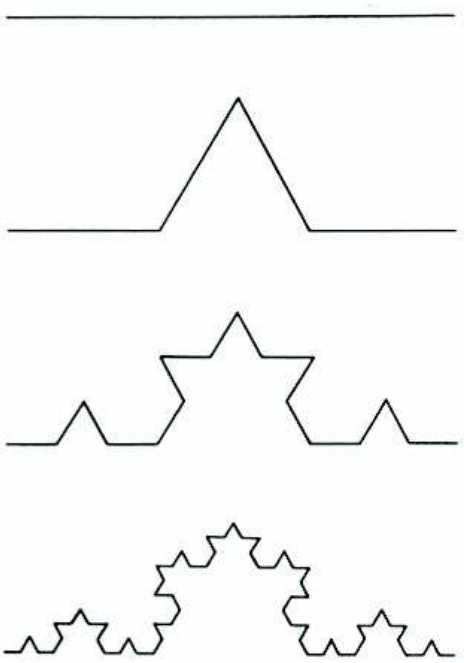


Fig. 8.3. Generación de la curva de Koch. Forma autosimilar con dimensión fractal D = 1,26.

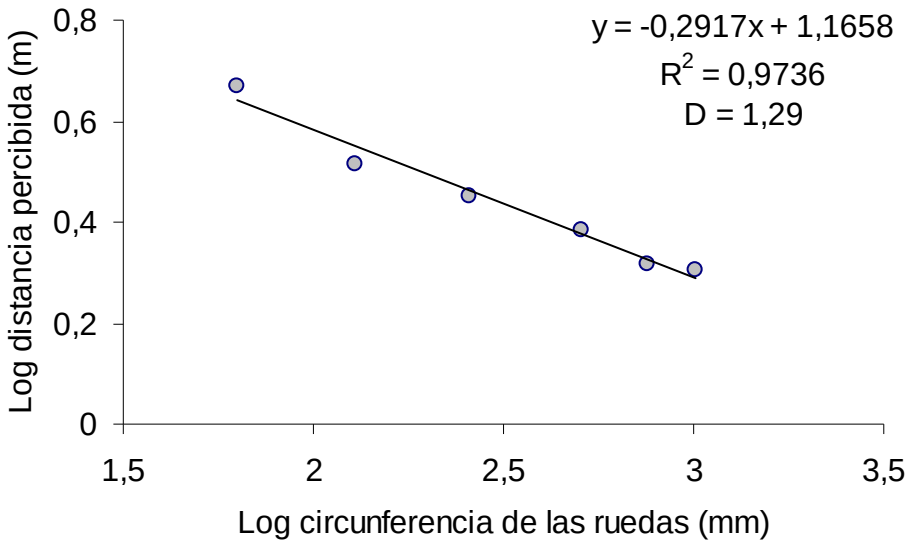


Fig. 8.4. Regresión de la distancia percibida en relación a la circunferencia de las ruedas para la curva de calibración. La dimensión fractal (D) se calculó como 1 menos la pendiente de la línea de regresión.

8.2.3. Evaluación de los refugios

8.2.3.1. En ambiente natural

Se caracterizaron los refugios donde se encontraban pulpitos en ambiente natural. Cada lugar de extracción de un pulpito fue identificado, y cada individuo fue conservado y etiquetado individualmente. De cada refugio se registró: largo, ancho y alto (cm), presencia de huevos y estado de la puesta (reciente, avanzada, por eclosionar), distancia al pulpo más cercano (m), composición del piso y del exterior del refugio, presencia de restos de alimento, profundidad del charco en la entrada de la cueva (m), profundidad máxima del charco (m), tamaño aproximado del charco (m), orientación de la cueva y distancia al mejillín más cercano (m). Además, si el pulpo se encontraba debajo de una roca (no en una cueva) se registró el tamaño de la roca y si el pulpito utilizaba otras rocas más pequeñas para protegerse. Estas mediciones se realizaron 30 veces en cada sitio. No se realizaron estos registros en la bahía debido a que la mayor parte de los refugios ocupados fueron artificiales. Además, a cada pulpo identificado se le realizaron las mediciones morfogravimétricas (LT, PT, LDM y sexo) como se mencionó en las secciones anteriores.

Las características cuantitativas registradas fueron analizadas mediante análisis de componentes principales (ACP) para identificar las principales variables que definen el tipo de refugio utilizado por el pulpito. Además se realizó, con todas las variables, el ordenamiento de las muestras mediante escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS, *non-metric multidimensional scaling*) utilizando la distancia de Gower. Este último análisis fue complementado con el análisis de agrupamiento jerárquico (*cluster*) utilizando ligamiento promedio (UPGMA). La elección del índice de Gower se basó en sus propiedades algebraicas: está acotado entre 0 y 1, estandariza los datos por rango y puede ser aplicado a datos con distintas unidades en cada variable. El proceso de análisis multivariado se realizó con las rutinas provistas por los programas estadísticos Infostat (Di Rienzo et al. 2009) y PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, Clarke y Warwick 1994).

8.2.3.2. Selectividad en cautiverio

Los experimentos de selectividad de refugio se realizaron con rocas recolectadas del intermareal de manera de simular las condiciones naturales en cautiverio y con el objetivo de corroborar la preferencia por refugios de diversas características y en presencia de uno o dos individuos. Se utilizaron pulpitos de ambos sexos y tallas intermedias colectados con refugios artificiales en la zona de la bahía de San Antonio. Se utilizaron dos tipos de

refugios naturales: grande y chico, y un refugio artificial (caño de polietileno de color negro) idéntico al utilizado para colectar los pulpitos en el sector submareal.

Los pulpitos colectados fueron mantenidos en acuario para su aclimatación, en peceras aireadas e iluminadas de 50 l (50 cm ancho x 50 cm largo x 30 cm alto). Durante todo el periodo de experimentación los pulpitos fueron alimentados *ad libitum* con cangrejos *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* recolectados del ambiente natural. Las condiciones del acuario se mantuvieron similares al ambiente natural (fotoperiodo aproximado 13 L: 11 O, tubo fluorescente de 36 W, 18ºC y 33 ppm) y el agua fue renovada unas horas antes de cada experimento.

Los experimentos se realizaron en peceras de 50 l (50 cm ancho x 50 cm largo x 30 cm alto), acondicionadas con 3 cm de arena y los refugios ubicados en cada extremo de las peceras como se indica en la Fig. 8.5. Debido al comportamiento nocturno de esta especie, los pulpitos fueron colocados en las peceras de experimentación durante el día y retirados al día siguiente, luego de 20 horas. Para cada réplica se utilizaron diferentes individuos.

Experimento 1: se colocó un pulpito y tres tipos de refugios (grande, chico, artificial). Se realizaron 16 réplicas.

Experimento 2: se colocó un pulpito y dos tipos de refugios (grande, chico). Se realizaron 9 réplicas.

Experimento 3: Se colocaron 2 pulpitos y 2 tipos de refugios (grande, chico). Se realizaron 16 réplicas.

Los datos fueron transformados a porcentajes y cuando fue posible analizados con tablas de contingencia utilizando el test de χ^2.

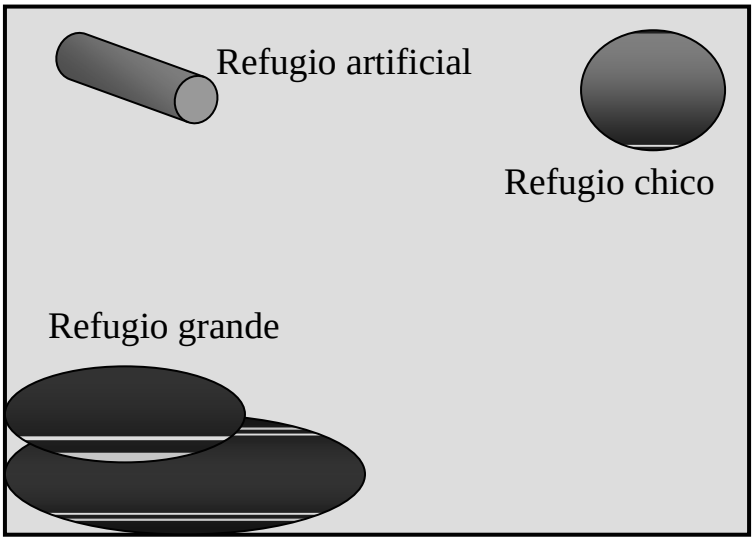


Fig. 8.5. Tipos de refugios utilizados y acondicionamiento de las peceras para los experimentos de selección de refugio.

8.2.4. Disponibilidad de presas

Para los tres sitios, se evaluó estacionalmente la densidad de las potenciales presas. Se utilizaron cuadrats de 0,25 m^2 (6 réplicas en cada estación y sitio) y se realizaron observaciones y conteos directos del número de individuos de cada especie. Las especies fueron reunidas en los principales grupos taxonómicos y el número de individuos fue convertido a porcentaje. Se realizó el análisis de similitudes (ANOSIM) entre sitios y estaciones, utilizando el índice de Bray-Curtis. El índice fue seleccionado por sus propiedades: se encuentra acotado entre 0-100%, toma el valor 0 cuando las dos muestras no tienen especies en común, el valor del índice no es afectado por la inclusión o exclusión de una especie que esté ausente en dos muestras y la inclusión de una nueva muestra no afecta los porcentajes de similitud entre las demás muestras. Además es uno de los índices más utilizados en el estudio de comunidades marinas. El proceso de análisis multivariado se realizó con las rutinas provistas por el programa PRIMER (Clarke y Warwick 1994). La comparación de a pares se realizó analizando el valor de *R* provisto por el análisis, ya que proporciona una medida de la separación de los grupos, siendo: $R = 1$ (todas las muestras dentro de cada grupo son más similares que cualquier muestra entre grupos), $R > 0.75$ (existen grandes diferencias entre grupos, estando bien separados), $R > 0.5$ (grupos superpuestos pero claramente diferentes), $R < 0.25$ (grupos similares, apenas separados), $R = 0$ (H_0 verdadera, no hay diferencias entre grupos, son indiferenciables).

8.2.5. Niveles de explotación e incidencia de la pesquería

Se analizó la información pesquera, provista por los partes de pesca de pulperos de la Policía de Pesca de la provincia de Río Negro, durante los años 2005-2008. Se registró el número de pescadores y las capturas obtenidas en cada sitio y época. Además, se obtuvieron datos de los acopiadores o jefes de familia, encargados de recolectar la captura de un grupo de pulperos y comercializarla. Se estimó el volumen capturado por temporada. A partir de estos datos y de la información obtenida en los muestreos se analizaron los potenciales efectos de la pesquería en los distintos ambientes.

Para la bahía de San Antonio, en particular, se tuvieron en cuenta las declaraciones de los pescadores con refugios artificiales, ya que al estar operando en un marco de pesca experimental (supuestamente) controlado, las capturas declaradas deberían ser fieles a la realidad.

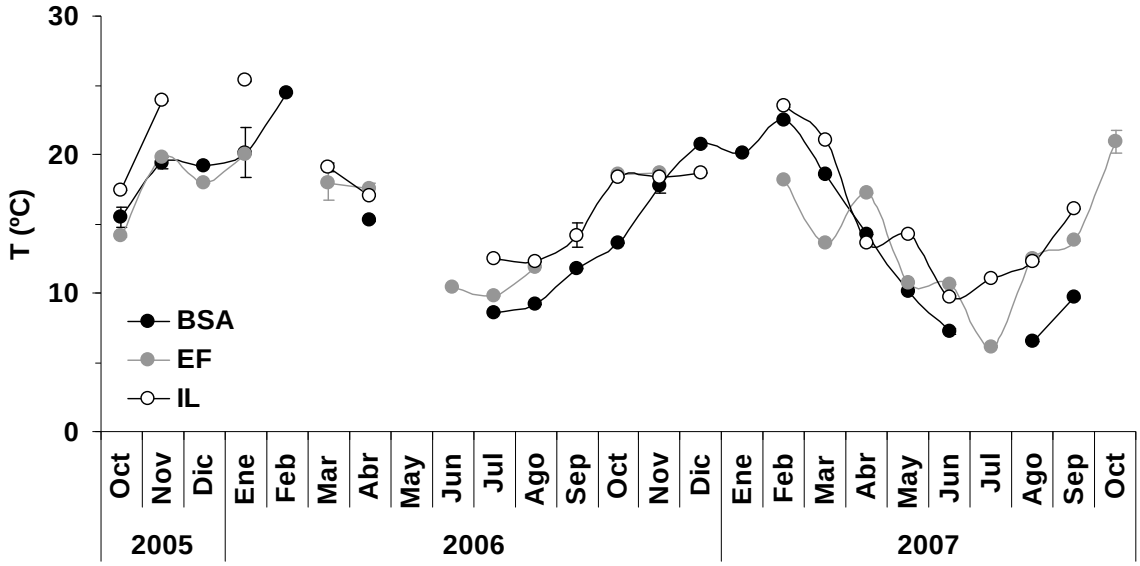
8.3. Resultados

8.3.1. Características oceanográficas

Los registros puntuales de las características oceanográficas presentaron una alta variabilidad (Figs. 8.6. a. b. c. d), ya que los mismos dependieron fuertemente del día y hora en que fueron registrados, y las características de las pozas de marea. Debido a ésto resultaron muy útiles los registros de temperatura de las zonas costeras aledañas (Fig. 8.6), de manera tal de poder visualizar el patrón general sin las variaciones debidas a las condiciones puntuales en las pozas.

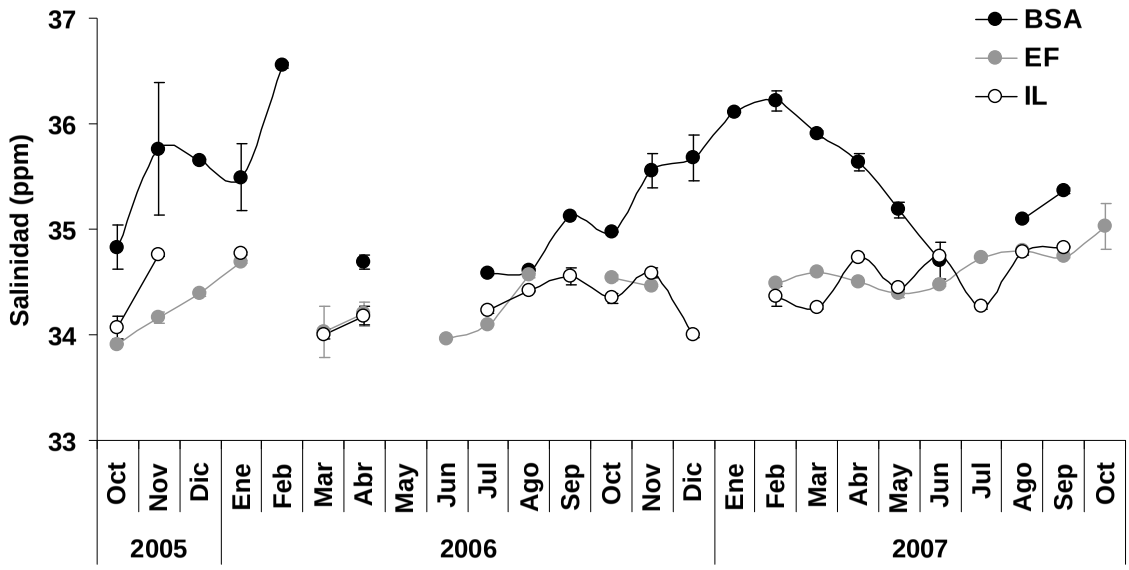
La bahía de San Antonio es el sitio con mayor amplitud térmica. En verano se registraron las mayores temperaturas. Desde septiembre a febrero se observan entre 2-4ºC por encima de los otros dos sitios, siendo además, el sitio con menor temperatura durante los meses de invierno. Punta Pozos (sector aledaño a Islote Lobos) presentó las menores temperaturas durante el verano (Figs. 8.6.a y 8.7).

La salinidad también fue muy variable, dependiendo de las condiciones ambientales y el nivel de evaporación de las pozas de marea al momento de la medición. Sin embargo, la bahía de San Antonio mostró valores de salinidad superiores a los otros dos sitios durante todo el periodo de estudio (Fig. 8.6.b). El OD (mg/l) y el pH presentaron grandes fluctuaciones sin ningún patrón evidente (Fig. 8.6. c. d).

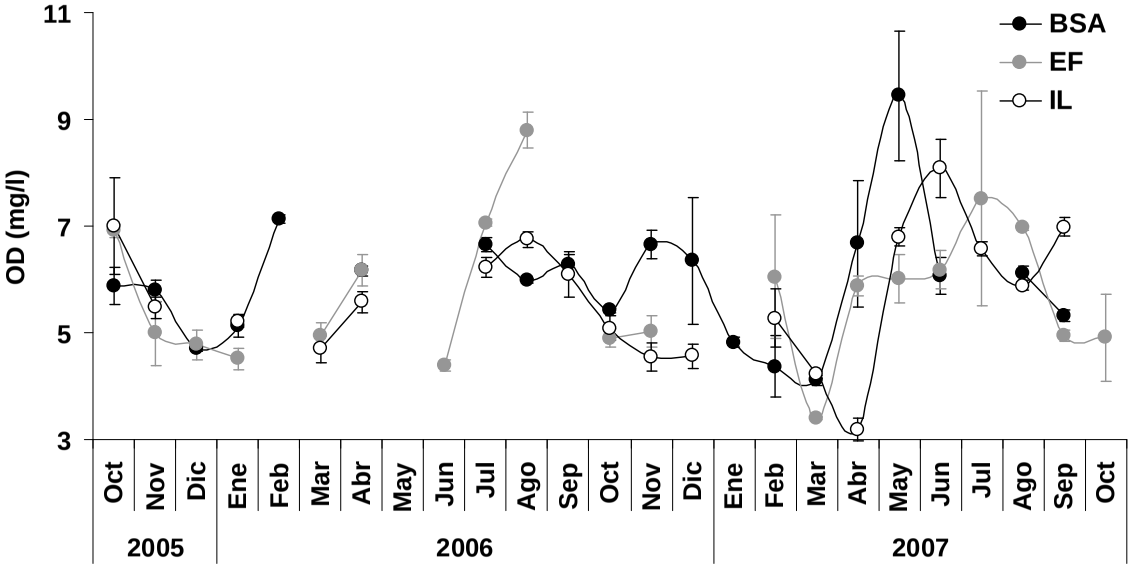


a

b


Salinidad (ppm)
37
36
35
34
33
BSA
EF
IL
Oct
Nov
Dic
Ene
Feb
Mar
Abr
May
Jun
Jul
Ago
Sep
Oct
Nov
Dic
Ene
Feb
Mar
Abr
May
Jun
Jul
Ago
Sep
Oct
2005
2006
2007

c


OD (mg/l)
11
9
7
5
3
BSA
EF
IL
Oct
Nov
Dic
Ene
Feb
Mar
Abr
May
Jun
Jul
Ago
Sep
Oct
Nov
Dic
Ene
Feb
Mar
Abr
May
Jun
Jul
Ago
Sep
Oct
2005
2006
2007

d

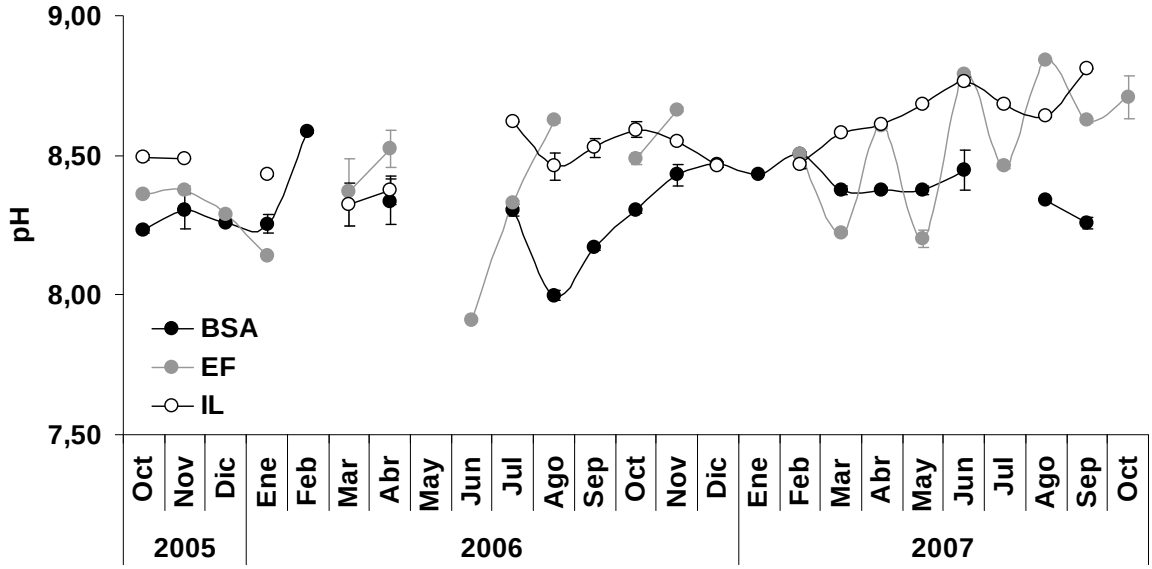


Fig. 8.6. Características oceanográficas de las pozas de marea del sector intermareal de los tres sitios de estudio. Registro puntual durante el muestreo mensual de pulpito. a) temperatura, b) salinidad, c) oxígeno disuelto, d) pH. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

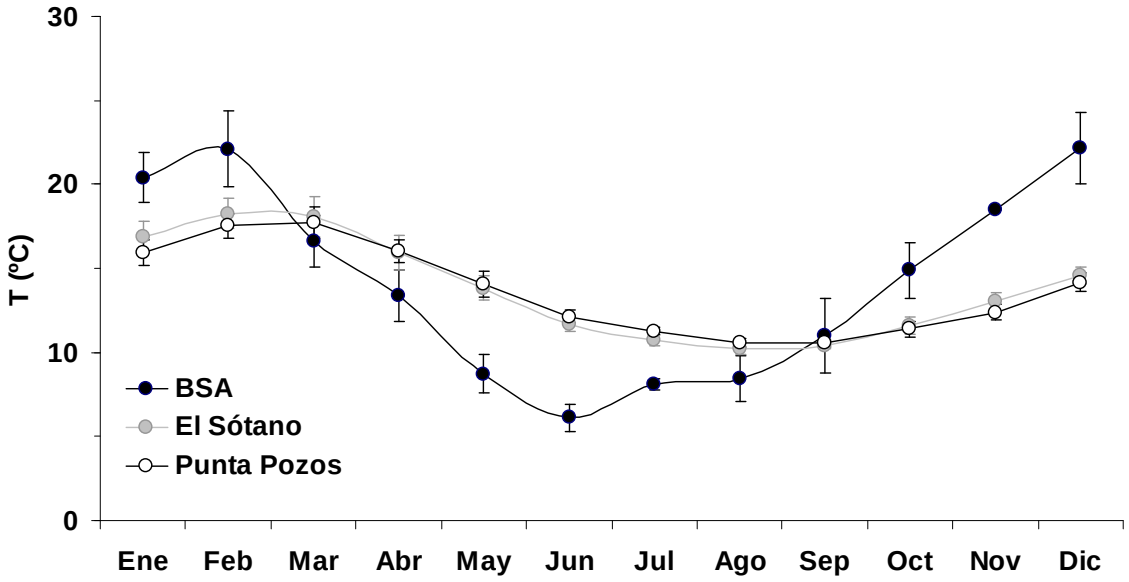


Fig. 8.7. Temperatura superficial (ºC) de la bahía de San Antonio (BSA) y la zona costera aledaña a El Fuerte (El Sótano) e Islote Lobos (Punta Pozos).

8.3.2. Características estructurales (complejidad y heterogeneidad de los ambientes)

La rugosidad fue mayor en El Fuerte con respecto a Islote Lobos, y la bahía de San Antonio presentó el menor índice de rugosidad (Prueba Kruskal-Wallis, H = 6,36 P = 0,0284 Tabla 8.1).

Tabla 8.1. Resultados de la rugosidad medida en cada sitio. BSA = bahía de San Antonio, EF = El Fuerte, IL = Islote Lobos. DS = desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (P < 0,05)

	BSA	EF	IL
Rugosidad promedio (*R*)	1,07	1,21	1,17
DS	0,02	0,06	0,09
Comparación de medias	A	AB	B

La medición de la distancia percibida a distintas escalas en El Fuerte e Islote Lobos pudo realizarse adecuadamente. Aunque la rueda más pequeña (20 mm) no pudo ser utilizada, ya que tendía a resbalarse sobre la superficie, todas las otras ruedas fueron convenientes para el uso en las pozas de marea.

Los resultados de estas mediciones no fueron consistentes con la hipótesis de semejanza de los contornos de las pozas de marea con estructuras fractales. Las mediciones se repitieron 2 veces en cada sitio en diferentes pozas de marea y ninguno de los perfiles de los sitios presentó una naturaleza fractal (el cambio en el log de la distancia percibida no estuvo relacionado linealmente con el logaritmo de la circunferencia de la rueda). Para El Fuerte casi no se percibieron cambios en el largo a ninguna escala, mientras que para Islote Lobos el mayor cambio en la distancia percibida (cambios relativos en la complejidad) se observó entre las escalas 162-322 mm de diámetro (Fig. 8.8).

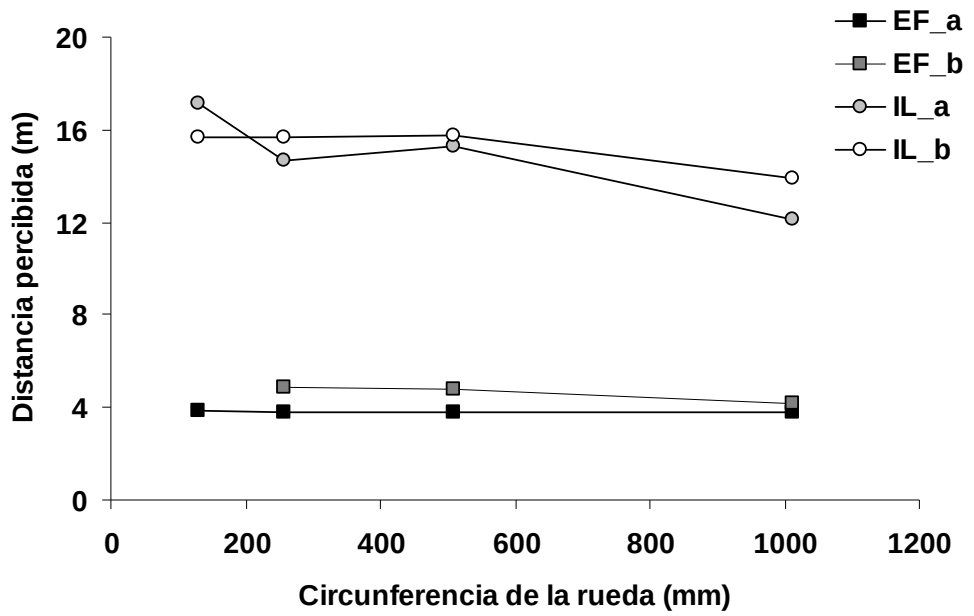


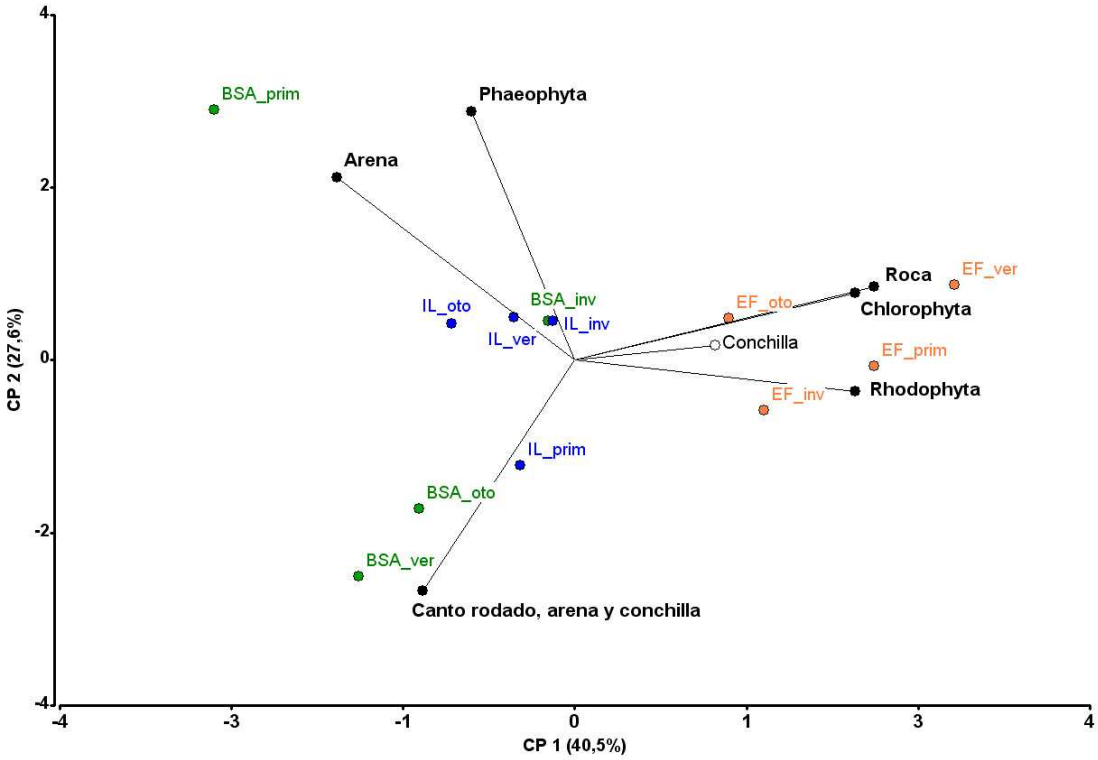
Fig. 8.8. Distancia percibida en relación con la circunferencia de las ruedas para las dos mediciones realizadas en El Fuerte e Islote Lobos.

Los resultados de la evaluación de la heterogeneidad de los ambientes en cada sitio se muestran en las Figs. 8.9. a y b. Las tres primeras componentes del ACP permitieron una representación de más del 80% de todas las variables (Tabla 8.2). La primer componente (CP1) está dada por la presencia de roca como sustrato junto con algas clorófitas y rodófitas. La segunda componente (CP2), es determinada principalmente por la presencia de algas feófitas y correlacionada negativamente con la presencia de cantos rodados, arena y conchilla. La tercer componente (CP3) está determinada principalmente por la presencia de conchilla.

El gráfico biplot permitió caracterizar las muestras de cada sitio y estación de acuerdo a las variables originales (Figs. 8.9 a y b). El Fuerte presenta principalmente sustrato rocoso con algas verdes y rojas, más frecuentes en las muestras de primavera y verano. Para Islote Lobos las muestras presentan un valor intermedio de sustrato rocoso y algas, y sólo la muestra de primavera presentó valores superiores a la media para la presencia de canto rodado, arena y conchilla. La bahía de San Antonio se caracterizó por presentar sustratos de canto rodado, arena y conchilla, y en la muestra de primavera mayor

frecuencia de algas pardas. Los principales géneros y especies de algas identificados en cada grupo se detallan en la Tabla 8.3.

a



b

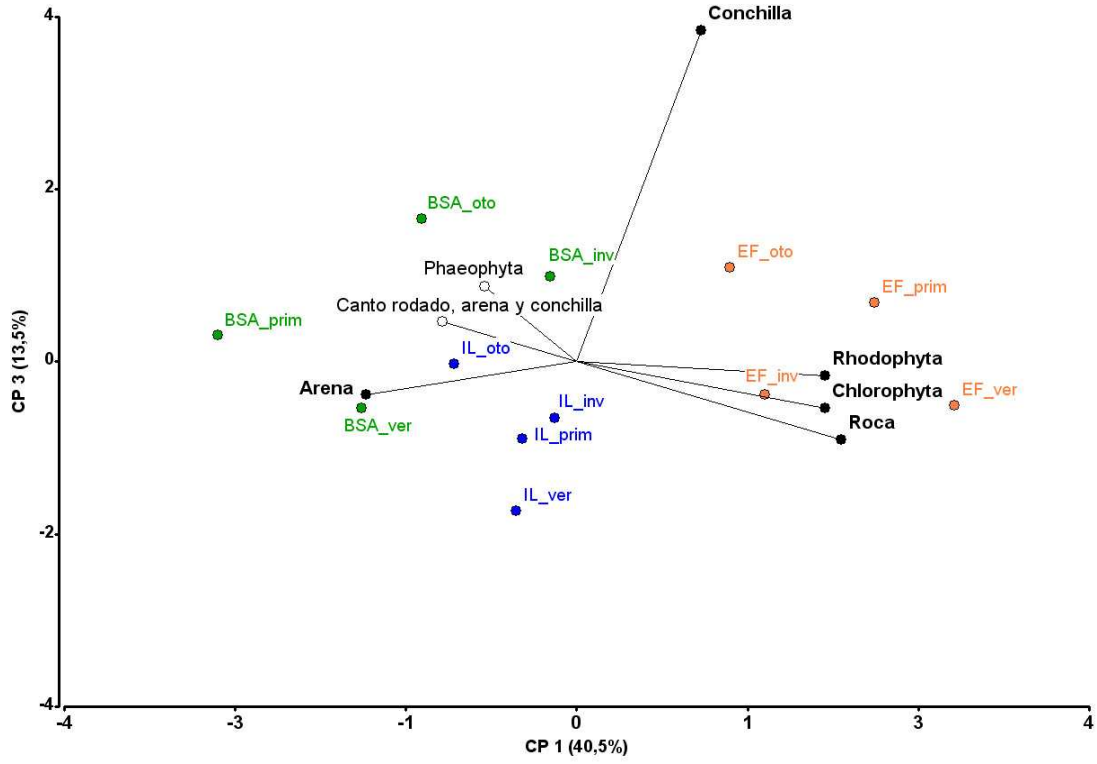


Fig. 8.9. Gráfico biplot de las muestras de cada sitio y estación de acuerdo a las variables originales. a) Componentes 1 y 2, b) componentes 1 y 3. Las variables con identificador blanco no fueron consideradas ya que se encuentran mal representadas en ese plano.

Tabla 8.2. Resultado del análisis de componentes principales para la evaluación de la heterogeneidad de sustratos. Correlación de las variables originales con los tres primeros componentes.

Variables	**CP1**	**CP2**	**CP3**
Arena	**-0,67**	0,64	-0,09
Canto rodado, arena y conchilla	-0,43	**-0,80**	0,11
Conchilla	0,40	0,05	**0,91**
Roca	**0,84**	0,26	-0,21
Rhodophyta	**0,79**	-0,11	-0,04
Phaeophyta	-0,29	**0,87**	0,21
Chlorophyta	**0,79**	0,23	-0,13

Tabla 8.3. Género y especies de algas correspondientes a cada grupo, observadas en los tres sitios de estudio.

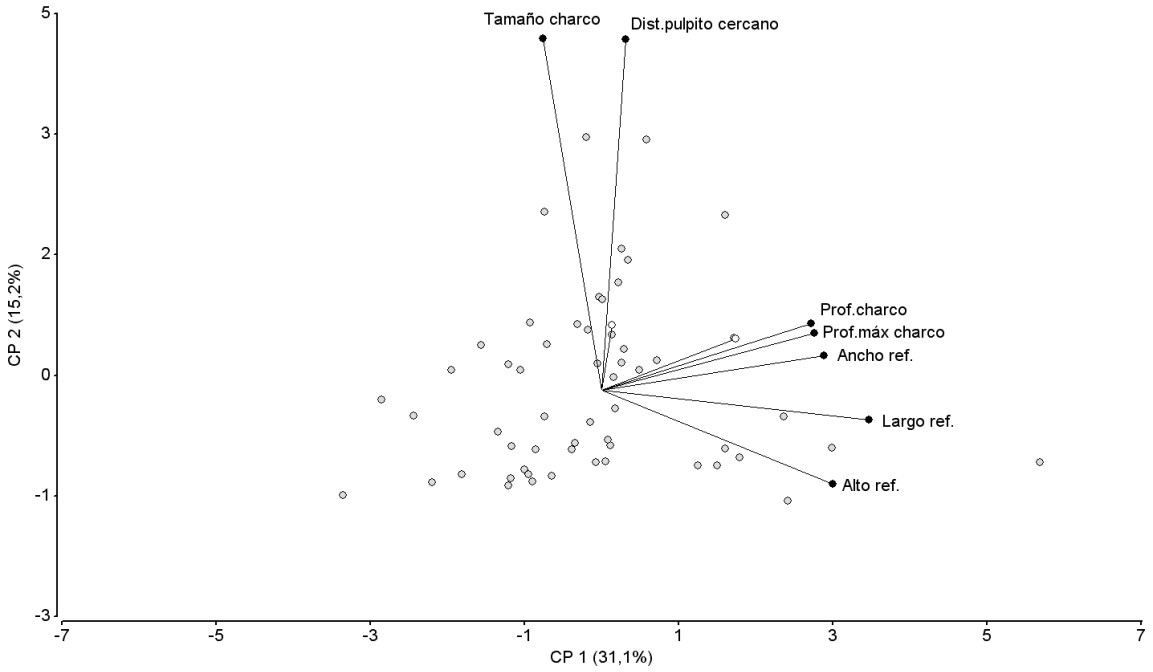
Rhodophyta	**Phaeophyta**	**Chlorophyta**
Ceramium sp.	*Nemalion helminthoides*	*Enteromorpha* sp.
Polysiphonia abscissa	*Ralfsia* sp.	*Codium* sp.
Griffithsia sp.	*Porphyra* sp.	*Ulva* sp.
Coralina officinalis	*Bryopsis* sp.	*Gimnogongrus* sp.
Bossiella orbignyana	*Dictyota dichotoma*	
Hydrolithon consociatum	*Hicksia* sp.	
Hydrolithon discoideum	*Colpomenia* sp.	
	Sporochnus pedunculatus	
	Cladostephus sp.	

8.3.3. Evaluación de los refugios

8.3.3.1. En ambiente natural

Los resultados del ACP con las variables cuantitativas que caracterizan los refugios naturales de los pulpitos se muestran en las Figs. 8.10. a. b. Fueron necesarias las cuatro primeras componentes para obtener una representación de más del 70% de todas las variables (Tabla 8.4). La primera componente (CP1) estuvo determinada por el tamaño de los refugios (alto, largo y ancho) y la profundidad del charco, con alta correlación entre todas estas variables. En la segunda componente (CP2) se correlacionaron el tamaño del charco y la distancia al pulpito más cercano. La tercera componente (CP3) incorrelada con todas las otras variables estuvo determinada por el tamaño del pulpito (LDM); y la cuarta componente (CP4) estuvo determinada por la distancia a las presas (mejillín más cercano). En este análisis no se identificaron los sitios, sino que se consideraron conjuntamente para evaluar las características de los refugios naturales en general.

a



b

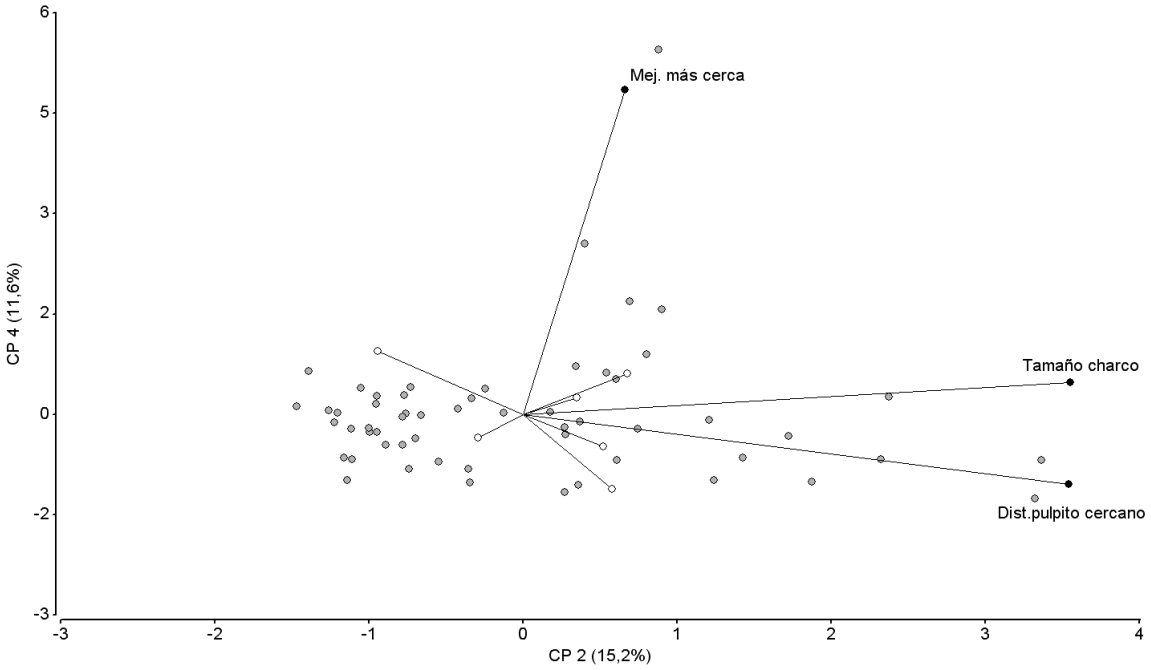


Fig. 8.10. Gráfico biplot de las muestras de los refugios naturales de acuerdo a las variables originales. a) Componentes 1 y 2, b) componentes 2 y 4. Las variables sin identificador no fueron consideradas ya que se encuentran mal representadas en ese plano.

Tabla 8.4. Resultado del análisis de componentes principales para la evaluación de las características de los refugios naturales. Correlación de las variables originales con los cuatro primeros componentes.

Variables	**CP1**	**CP2**	**CP3**	**CP4**
LDM	0.42	0.12	**0.55**	-0.09
Largo_ref (cm	**0.84**	-0.07	0.22	-0.07
Ancho_ref (cm)	**0.70**	0.08	0.41	0.05
Alto_ref (cm)	**0.72**	-0.21	0.01	0.18
Dist_pulpo (m)	0.07	**0.79**	-0.17	-0.20
Prof_charco (m)	**0.66**	0.15	-0.48	0.12
Prof_max_charco (m)	**0.67**	0.13	-0.50	-0.22
Tam_charco (m^2)	-0.18	**0.79**	0.26	0.09
Mej_cercano (m)	0.03	0.15	-0.07	**0.94**

El ordenamiento de las muestras mediante nMDS utilizando el índice de similitud de Gower no arrojó un buen ordenamiento (valor de *stress* 0,246 Fig. 8.11), sin embargo, al ser complementado con el análisis de agrupamiento mostró resultados interesantes. Se identificaron 7 grupos con un nivel de distancia del 26% (Fig. 8.12).

Grupo A (gris): conformado por dos pulpos hembra, sin huevos, refugios de tamaño intermedio (promedio largo x ancho x alto = 12 x 4 x 5 cm) con el piso tapizado de alga, conchilla y arena/grava, exterior del refugio con mejillín/balanus.

Grupo B (verde): refugio constituido por roca, piso de canto rodado y exterior roca desnuda.

Grupo C (turquesa): refugios pequeños y anchos (promedio largo x ancho x alto = 10 x 8 x 4 cm), charcos pequeños, poco profundos, piso roca y exterior cubierto de algas.

Grupo D (amarillo): refugios de tamaño intermedio (promedio largo x ancho x alto = 11 x 6 x 4 cm), charcos grandes (promedio 1.111 m^2), pulpo más cerca a 5 m (en promedio), piso y exterior del refugio cubierto por algas, presencia de restos de alimento.

Grupo E (rosa): conformado por mayoría de individuos hembras con huevos, refugios de tamaño intermedio (promedio largo x ancho x alto = 14 x 6 x 4 cm), charcos más pequeños que el grupo D (promedio 779 m^2), pulpo más cerca a 10 m (en promedio), distancia al mejillín más cerca a 2 m (en promedio). En general, piso compuesto por conchilla y arena/grava, exterior recubierto por algas y presencia de restos de alimento.

Grupo F (azul): conformado por dos pulpos refugiados juntos (macho y hembra) con huevos, refugio grande (promedio largo x ancho x alto = 31 x 15 x 10 cm), charco pequeño, poco profundo y cercano al mejillinar (a 1 m), piso y exterior recubiertos de arena/grava y algas.

Grupo G (celeste): constituidos por rocas o refugios muy pequeños (promedio largo x ancho x alto = 7 x 5 x 4 cm), en general en charcos grandes (promedio 937 m^2) poco profundos. Piso constituido por conchilla y arena/grava y exterior de la roca recubierto de algas, presencia de restos de alimento.

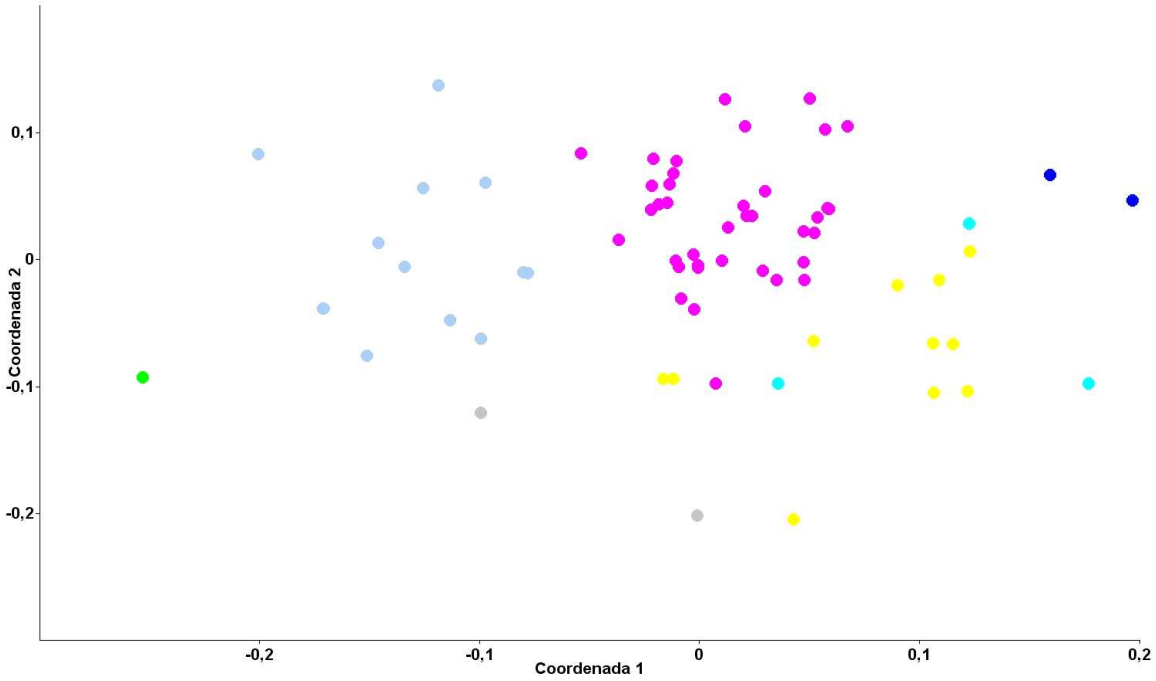


Fig. 8.11. Resultado del análisis de ordenamiento mediante escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) utilizando la distancia de Gower (valor de *stress* 0,2458), con superposición de los grupos identificados en el análisis de agrupamiento de la figura 8.8, con niveles de distancia del 26%.

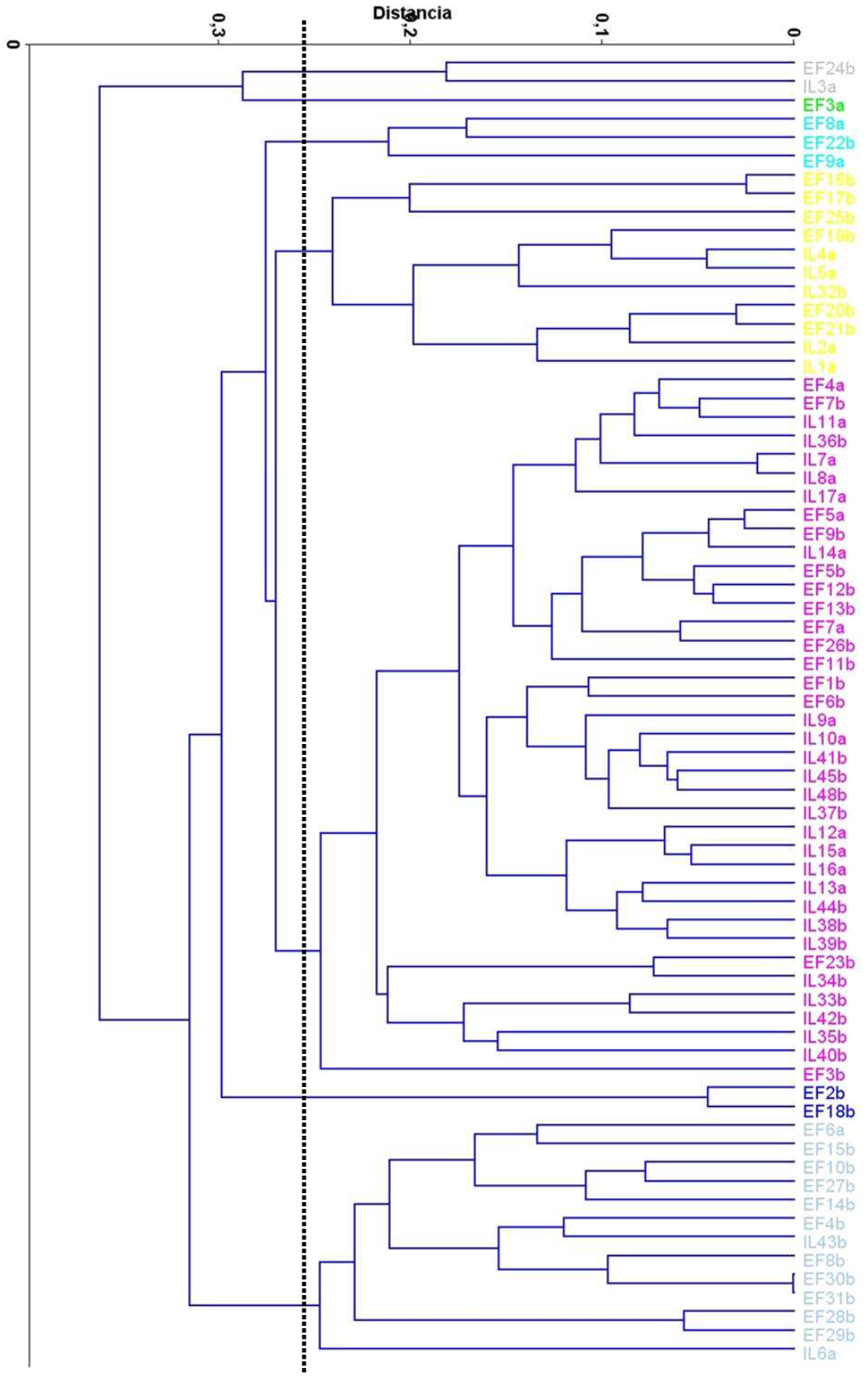


Fig. 8.12. Dendrograma obtenido del análisis de agrupamiento con ligamiento promedio para las características de los refugios naturales (niveles de distancia del 26%).

8.3.3.2. Selectividad en cautiverio

Los resultados obtenidos en los experimentos de selectividad corroboran las observaciones de ambiente natural. En el experimento 1 (un pulpo, refugios: grande, chico y artificial) el refugio más seleccionado fue el artificial (87,5%), seguido del refugio grande (12,5%). El refugio chico nunca fue seleccionado.

El experimento 2 (un pulpo, refugios: grande y chico) arrojó como resultado una alta selección por el refugio grande (77,78%) en comparación con el refugio chico (11,11%). Además se registraron eventos en los cuales los pulpitos no se refugiaron (11,11%).

El experimento 3 (dos pulpos, refugios: grande y chico) demostró que la selección de refugios no es independiente de la presencia de otro individuo ($\chi^2_{(2)} = 8{,}96$ $P < 0{,}05$). En el 62,5 % de las veces los dos pulpos se encontraron refugiados juntos en el refugio grande y en el 31,65% de las oportunidades uno de los individuos se encontraba en el refugio grande y el otro no refugiado. El 6,25% de las veces se encontró un pulpo en el refugio grande y el otro en el refugio chico (Fig. 8.13).

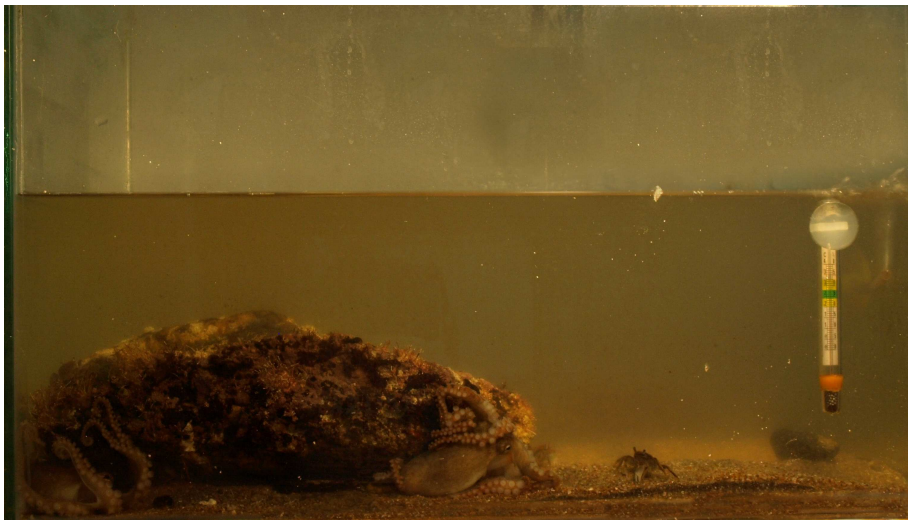


Fig. 8.13. Resultado de experimento con dos refugios (grande y chico) y dos pulpos. Pulpos refugiados juntos en el refugio grande.

8.3.4. Disponibilidad de presas

Las potenciales especies presa identificadas en cada sitio y estación se muestran en la tabla 8.5. El Fuerte fue el sitio con mayor número de especies observadas para la mayoría de las estaciones (15 especies en total), seguido de Islote Lobos (12 especies en total) y la bahía con menor número de especies (7 especies en total).

Tabla 8.5. Presas identificadas en cada sitio de estudio y grupo asignado para el análisis de similitudes

BSA	Especie (nombre común)	Grupo asignado
Otoño	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos
Invierno	*Tegula patagonica* (tegula común)	Moluscos
Primavera	Poliqueto no identificado	Poliquetos
	Perumytilus purpuratus (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos
	Cyrtograpsus altimatus (cangrejo)	Crustáceos
	Helcogrammoides cunninghami (trombollito tres aletas)	Peces
Verano	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
	Cyrtograpsus altimatus (cangrejo)	Crustáceos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos

EF	Especie (nombre común)	Grupo asignado
Otoño	*Tegula patagonica* (tegula común)	Moluscos
	Ophioplocus januarii (ofiuro)	Equinodermos
	Arbacia dufresnei (erizo verde)	Equinodermos
Invierno	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
Primavera	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Anachis sertulariarum	Moluscos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos

EF	Especie (nombre común)	Grupo asignado
Primavera	*Spheaeroma* sp.(isópodo)	Crustáceos
	Ophioplocus januarii (ofiuro)	Equinodermos
	Chiridota marenzelli (holoturia vermiforme)	Equinodermos
	Bovichthys argentiniensis (pez)	Peces
	Notothenia cornucula (nototenia)	Peces
Verano	Poliqueto no identificado	Poliquetos
	Perumytilus purpuratus (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
	Chaetopleura isabellini (quitón)	Moluscos
	Octopus tehuelchus (pulpito)	Moluscos
	Sphaeroma sp.(isópodo)	Crustáceos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos
	Halicarcinus planatus (cangrejito plano)	Crustáceos
	Ophioplocus januarii (ofiuro)	Equinodermos
	Arbacia dufresnei (erizo verde)	Equinodermos
	Notothenia cornucula (nototenia)	Peces

IL	Especie (nombre común)	Grupo asignado
Otoño	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Cyrtograpsus altimatus (cangrejo)	Crustáceos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos
Invierno	Poliqueto no identificado	Poliquetos
	Notothenia cornucula (nototenia)	Peces
Primavera	*Cyrtograpsus altimatus* (cangrejo)	Crustáceos
	Spheaeroma sp.(isópodo)	Crustáceos
	Melita sp. (anfípodo)	Crustáceos
Verano	*Perumytilus purpuratus* (mejillín)	Mitílidos
	Brachidontes rodriguezi (mejillín)	Mitílidos
	Tegula patagonica (tegula común)	Moluscos
	Chaetopleura isabellei (quitón)	Moluscos

IL	Especie (nombre común)	Grupo asignado
Verano	*Cyrtograpsus altimatus* (cangrejo)	Crustáceos
	Balanus glandula (diente de perro)	Crustáceos
	Betaeus lilianae (camarón)	Crustáceos
	Ascidia blanca no identificada	No considerado

El análisis de similitudes mostró diferencias significativas entre sitios (ANOSIM, R = 0,494, nivel de significancia 0,1%). Se analizó el valor de R de los pares, para BSA-EF R = 0,534 (grupos superpuestos pero claramente diferentes), BSA-IL R = 0,207 (grupos similares, casi indiferenciable), EF-IL R = 0,767 (grupos bien separados, disímiles). Estos resultados diferencian a El Fuerte de los otros dos sitios en cuanto a la abundancia de potenciales presas (Fig. 8.14)

El análisis entre estaciones (para cada sitio) también mostró diferencias significativas (ANOSIM, BSA R = 0,263 nivel de significación 4,6%; EF R = 0,337 nivel de significación 0,1%; IL R = 0,342 nivel de significación 1,8%). En la figura 8.14 se puede observar que, en general, para los tres sitios primavera y verano fueron las estaciones con mayor abundancia de presas.

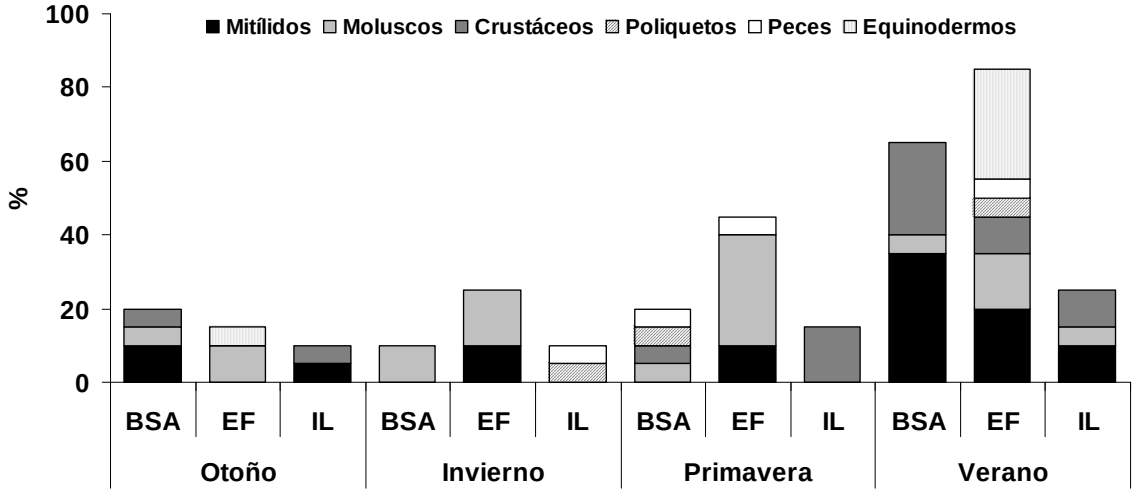


Fig. 8.14. Densidad (% en *cuadrats* de 0,25 m^2) de los principales grupos potenciales de presas presentes en cada sitio y estación. BSA: bahía de San Antonio, EF: EL Fuerte, IL: Islote Lobos.

El porcentaje de presas consumidas por los pulpitos (ver Cap. 5) en relación a las potenciales presas registradas en el ambiente se muestra en la figura 8.15. Se puede observar que huevos, arena y algas no fueron considerados como potenciales presas. Probablemente, el consumo de estos últimos sea involuntario junto con los otros ítems presa. En la bahía e Islote Lobos se observó, en general, un consumo de presas proporcional a la disponibilidad en el ambiente. En El Fuerte, en cambio, el porcentaje de mitílidos consumidos fue superior al registrado en la evaluación de las presas potenciales. Esto último, sin embargo, no sería indicativo de preferencia alimentaria. Por otra parte, no se observó consumo de equinodermos, aunque estuvieron presentes en un alto porcentaje.

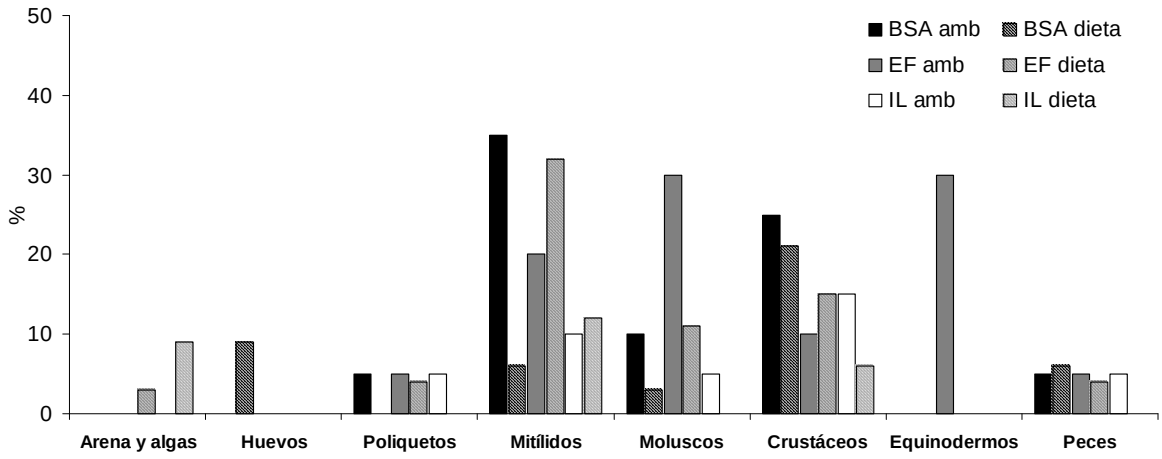


Fig. 8.15. Porcentaje de presas disponibles en el ambiente y consumidas en la dieta para los tres sitios de estudio. BSA: bahía de San Antonio, EF: El Fuerte, IL: Islote Lobos.

8.3.5. Niveles de explotación e incidencia de la pesquería

8.3.5.1. Bahía de San Antonio

En la Fig.8.16 se puede observar para los años 2006-2009 el número de pescadores y salidas de pesca realizadas, los kilogramos capturados por salida y por pulpero, y la captura total. La captura total anual fue incrementándose, siendo en el 2009 casi cinco veces superior a la captura del 2006. Además, se incrementó el número de salidas por pescador y los kilogramos capturados por pulpero.

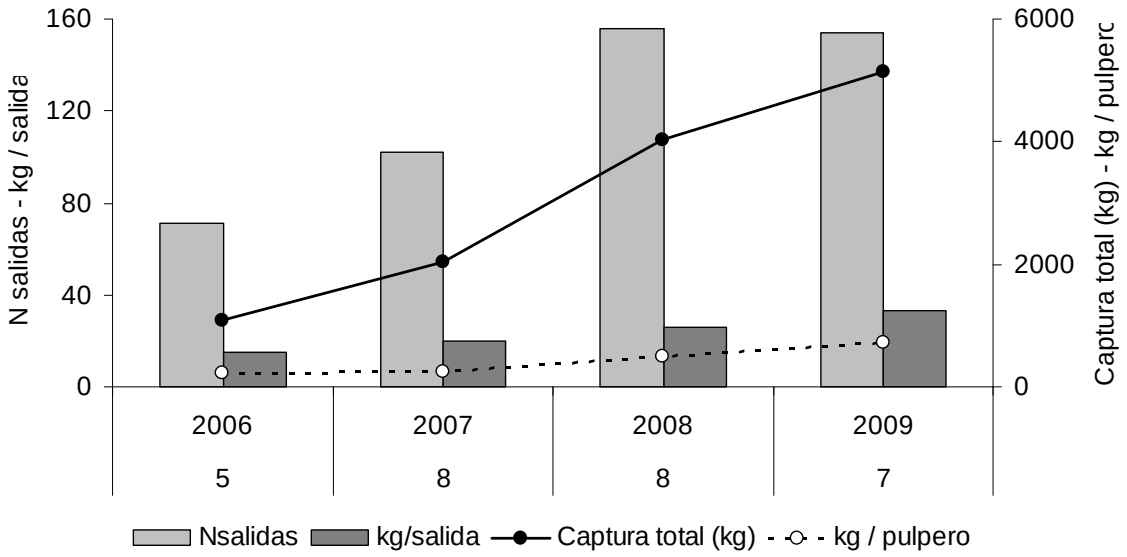
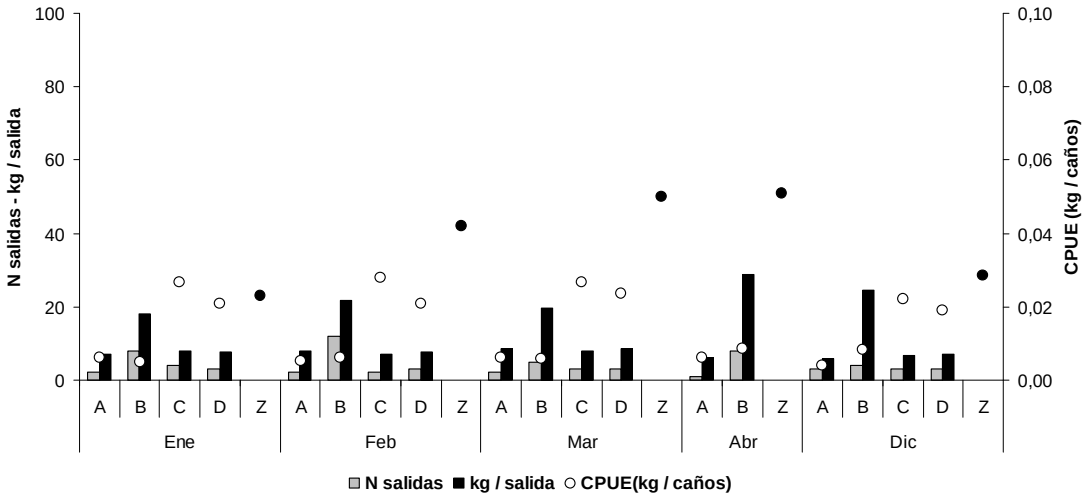


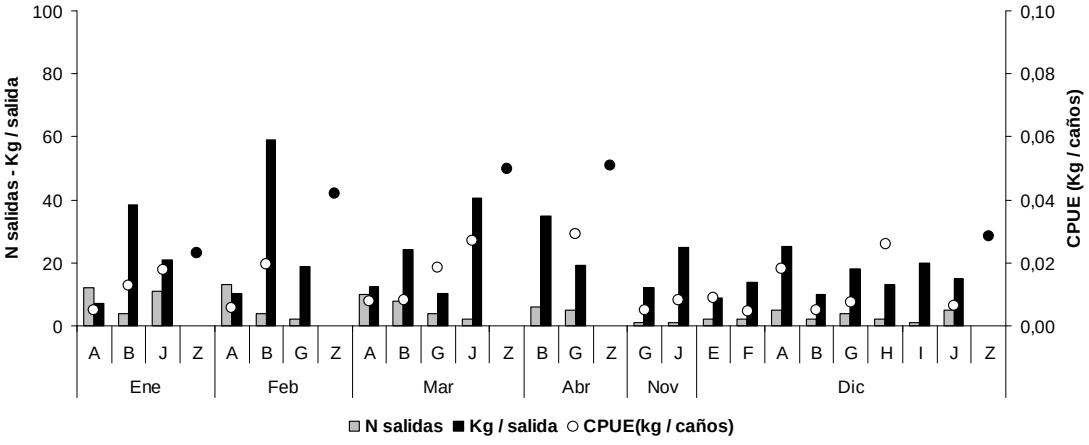
Fig. 8.16. Capturas anuales y salidas de pesca realizadas en la bahía de San Antonio. El número de pescadores se indica debajo de cada año.

El análisis mensual de la captura por pescador se muestra en la figura 8.17. Podemos observar que la captura fue muy variable entre pescadores y la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE, en kg/caño) no muestra relación con el número de salidas. Los máximos rendimientos fueron diferentes para cada pescador pero en general se dieron durante marzo-abril. La CPUE del individuo Z en la figura 8.17 indica los rendimientos obtenidos durante una experiencia previa al inicio de la pesquería con líneas (tomado de Osovnikar et al. 2006). Se observa que para la mayoría de los meses estos rendimientos fueron superiores a los de los otros pescadores. La particularmente alta CPUE observada para el individuo H durante 2008-2009, probablemente sea debido a falsas declaraciones del número de refugios utilizados.

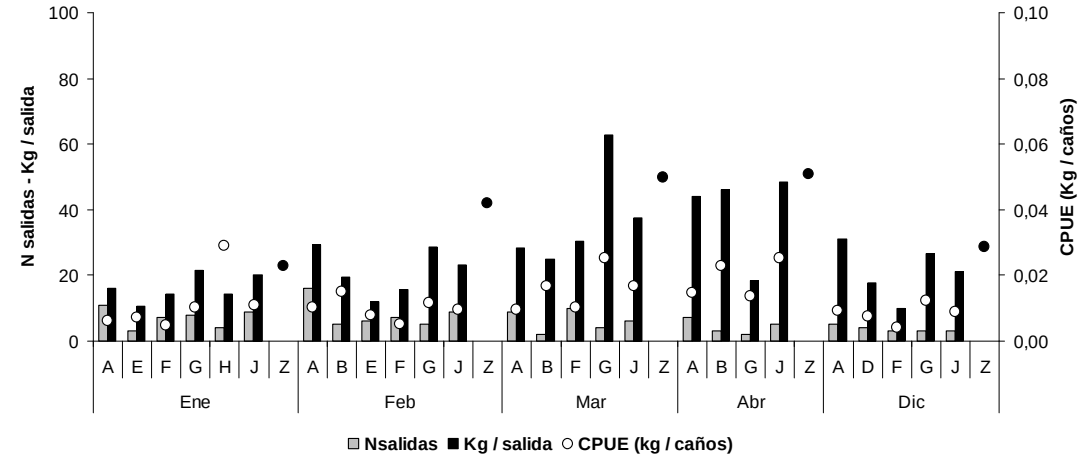
2006

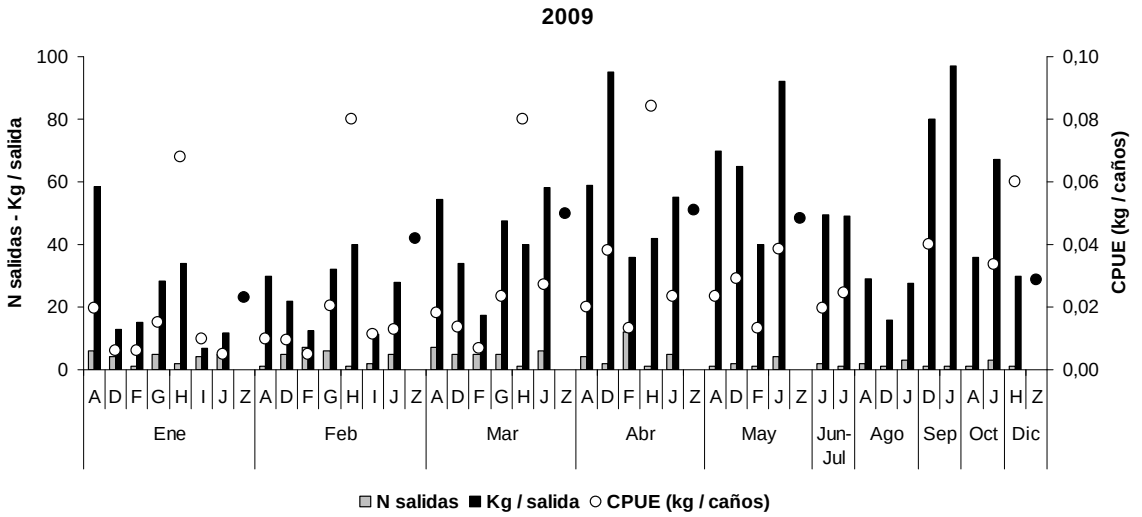


2007



2008





8.17. Número de salidas, kilogramos por salida y captura por unidad de esfuerzo (CPUE = kg / caños) para los meses de pesca de pulpito. Las letras indican diferentes pescadores. El individuo Z corresponde a la CPUE obtenida durante una experiencia previa al inicio de la pesquería con línea (Osovnikar et al. 2006).

Para calcular la captura anual de pulpito se tuvieron en cuenta además, los pescadores de red que pueden también colectar pulpitos, y la pesca recreativa durante las mareas extraordinarias (Fig. 8.18). Estos dos tipos de pesca que en general no están declarados oficialmente pueden llegar a 1.000-1.500 kg anuales o más.

8.3.5.2. El Fuerte y Punta Colorada

En el caso de la pesquería en la costa oeste del Golfo San Matías (donde se encuentran incluidas la zona de El Fuerte e Islote Lobos) el análisis se dificulta debido principalmente a la ausencia de información. Los pulperos generalmente no se encuentran registrados en el padrón de pescadores artesanales y no brindan la información de captura y sitios de pesca. Se identificaron entre 6 y 8 acopiadores, los cuales reúnen la captura de entre 5 y 12 personas cada uno, lo cual indicaría que existen aproximadamente 50 personas pulpeando durante la temporada estival. Además, estos grupos pueden variar dependiendo de la demanda y la posibilidad de venta en la región o en otras provincias (Chubut, Buenos Aires).

No hay capturas oficiales registradas en la zona de Islote Lobos, sin embargo, durante el periodo de estudio se registraron numerosas visitas a ese sitio durante los meses de verano. En general, las capturas en este sitio son declaradas para la zona de El Fuerte o

para la zona de Punta Colorada (30 al sur de Islote Lobos). En la figura 8.18 se muestran las capturas anuales en toneladas para los distintos sectores del Golfo San Matías. El sector de Punta Colorada se utilizó como indicador de las capturas que podrían ser recolectadas en la zona de Islote Lobos. El sector con mayores capturas es El Fuerte y la zona costera aledaña, seguido de la bahía de San Antonio y finalmente el sur del Golfo San Matías (Islote Lobos y Punta Colorada). Las capturas del año 2008 probablemente sean las más fieles a la realidad ya que fue el único año en que se realizó un esfuerzo por registrar a todos los acopiadores y, mediante entrevistas, evaluar la cantidad de personas que conforman el grupo de pulperos y los kilogramos recolectados durante la temporada de pesca.

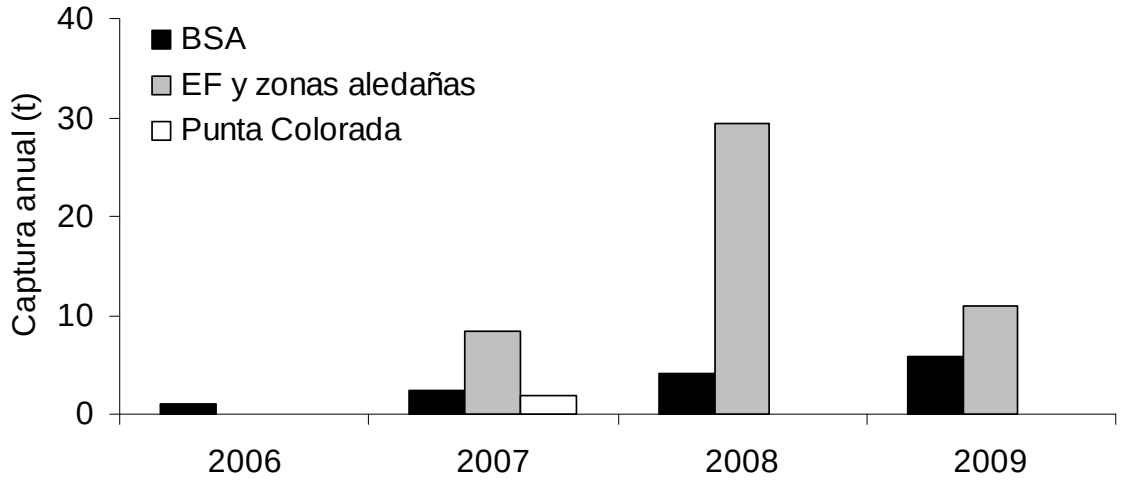


Fig. 8.18. Captura anual (en toneladas) para distintos sitios en el Golfo San Matías.

8.4. Discusión

Los resultados obtenidos en este capítulo permitieron identificar variaciones particulares en las características ambientales, ecológicas y pesqueras de tres ambientes costeros del Golfo San Matías. Los registros puntuales de las características oceanográficas se vieron altamente influenciadas por las características ambientales presentes el día de la toma de datos y por lo tanto, mostraron una alta variabilidad en sus valores, impidiendo detectar un patrón estacional evidente en cada sector. Esto se observó principalmente en relación al oxígeno disuelto y el pH de las pozas de marea del intermareal. Contrariamente, los registros diarios de temperatura en la zona costera aledaña de algunos sectores, a 15 m

de profundidad aproximadamente, permitieron obtener el patrón de temperatura superficial para los tres sitios de estudio.

La bahía de San Antonio fue el sitio con mayor amplitud térmica, registrándose entre 2-4ºC por encima y por debajo de los otros sitios en verano e invierno, respectivamente. Para el sector aledaño a Islote Lobos se observaron las menores temperaturas durante el verano. La salinidad de los sectores intermareales fue muy variable dependiendo de las condiciones ambientales y el nivel de evaporación de las pozas de marea al momento de la medición. Sin embargo, como se mencionó previamente, la bahía de San Antonio mostró valores de salinidad superiores a los otros dos sitios durante todo el periodo de estudio. Ré (1989) menciona para el sector intermareal de Puerto Lobos (sur del Golfo San Matías), temperaturas entre 15-19ºC durante el verano y entre 7-8ºC durante el invierno. Con respecto a la salinidad esta autora, menciona que el rango de variación fue muy pequeño, entre 33,8-34,3 ppm. Estos rangos de temperatura y salinidad serían similares a los observados para el sector de El Fuerte e Islote Lobos. Por otra parte, Iribarne (1990a) señala que para el periodo 1985-86, la temperatura de la bahía San Antonio varió entre 20-23ºC en verano, y entre 5-7ºC en invierno. Además, este autor indica que la salinidad varió entre 34,5 ppm en invierno, y 36,2 ppm en verano. Los resultados de esta sección concuerdan con los obtenidos por otros autores en la bahía de San Antonio y sectores costeros aledaños en el Golfo San Matías.

En relación a las características estructurales de cada sitio de estudio, se observó que la rugosidad fue superior en El Fuerte, seguido de Islote Lobos y la bahía de San Antonio, con el menor índice de rugosidad. En este aspecto, numerosos autores mencionan que la mejor manera de conservar la biodiversidad marina es protegiendo hábitats particulares (Norse y Crowder 2005). Así, hábitats complejos y heterogéneos son una elección lógica para las medidas de manejo, ya que soportan una mayor biodiversidad que hábitats simples y homogéneos (McCoy y Bell 1991, García-Charton y Perez-Ruzafa 1999, García-Charton et al 2000, Le Hir y Hily 2005). Con respecto al índice de dimensión fractal, no pudo ser utilizado para comparar la complejidad entre ambientes, debido a que el contorno de las pozas de marea no se correspondió con una estructura fractal. Si bien, el instrumento utilizado mostró buenos resultados en el molde de calibración, en ambiente natural la irregularidad y composición del contorno de los charcos probablemente agregó complejidad a la medición. Por ejemplo, el contorno de los charcos, en El Fuerte e Islote Lobos, generalmente se encuentra cubierto por el alga *Corallina* sp., la cual puede formar un “colchón” entre la roca y los organismos sésiles (como mejillines y dientes de perro).

De esta manera, el alga actúa como si fuera una superficie blanda que no mantiene su forma exactamente al ser recorrida por una rueda. En base a esto, el método propuesto por Wilding et al. (2007) sólo sería adecuado para superficies duras. Una solución a este inconveniente, sería utilizar otros métodos de medición, como estereo-fotografía (Beck 1998, Frost et al. 2005) y el método de grillas (Sugihara y May 1990).

La evaluación de la heterogeneidad de sustratos permitió caracterizar cada sitio. En El Fuerte predominaron los sustratos rocosos con algas verdes y rojas, más frecuentes en primavera y verano. Islote Lobos mostró valores intermedios de sustrato rocoso y algas, y en algunos sitios, alta prevalencia de canto rodado, arena y conchilla. La bahía de San Antonio se caracterizó por presentar principalmente canto rodado, arena y conchilla, y en primavera mayor frecuencia de algas pardas.

La utilización de refugios está documentada para numerosas especies de pulpos. *Octopus joubini* en fondos arenosos se encuentra en las áreas que presentan conchillas (Mather 1982). *Octopus briareus* es inusualmente abundante en una laguna costera con muchos refugios y pocos predadores (Aronson 1986). Hartwick et al. (1984) demostraron que *Octopus dofleini,* en las zonas con baja disponibilidad de refugios, es menos abundante y presenta más brazos dañados (probablemente por la depredación) que la población que se encuentra en una zona con mayor disponibilidad de refugios. Las densidades de *Octopus tetricus* son mayores en áreas con parches de arrecifes que en áreas más planas (Anderson 1997). *Octopus rubescens* utiliza botellas como refugio en fondos lodosos/arenosos (Anderson et al 1999). Los juveniles de *Octopus vulgaris* ocupan huecos perpendiculares en el sustrato, mientras que los más grandes excavan refugios entre las rocas (Katsanevakisy Verriopoulus 2004). Para el pulpito tehuelche, Iribarne (1990b) demostró que en la bahía de San Antonio los pulpos pequeños utilizan como refugio principalmente gastrópodos (*Buccinanops gradatum*), almejas (*Pitar rostratus* y *Amiantis purpurata*) y ostra plana (*Ostrea puelchana*). Las ostras grandes fueron el refugio casi exclusivo de los pulpos intermedios. Los únicos refugios disponibles para los pulpos grandes fue una mezcla de elementos (restos de conchillas, rocas, etc.), que usualmente no es lo más seguro ante los depredadores. Además, este autor menciona que las hembras aumentan en gran medida la utilización de refugios de buena calidad cuando alcanzan la madurez.

A pesar de que el pulpito patagónico es una de las pocas especies que alcanza sus mayores abundancias en la zona intermareal, no existe una caracterización de los tipos de refugio utilizados por esta especie en el intermareal rocoso del Golfo San Matías. Los resultados de este capítulo permitieron identificar varios tipos de refugio en relación a las

variables seleccionadas *a priori*. Los tipos más utilizados por los pulpitos en El Fuerte e Islote Lobos, consistieron en refugios de tamaños intermedios, generalmente largos, estrechos y bajos (en promedio largo x ancho x alto = 11-14 x 6 x 4 cm). Además, el tamaño del refugio estuvo correlacionado positivamente con la profundidad del charco, y a su vez, el tamaño del charco estuvo correlacionado positivamente con la distancia al pulpo más cercano. Además, los refugios más utilizados generalmente estuvieron cubiertos externamente por algas, se encuentran relativamente cerca de las presas (parches de mejillines) y presentan restos de alimento en la entrada del refugio. El otro tipo de refugio muy utilizado y con características opuestas a los descritos anteriormente, consistieron en rocas o refugios muy pequeños, generalmente en charcos grandes y poco profundos.

El primer tipo de refugio descrito, podría compararse con los refugios artificiales utilizados para pescar pulpitos en la bahía de San Antonio. En este sitio, los refugios artificiales más eficientes para pulpo están construidos con caños de polietileno de aproximadamente 10-12 cm de longitud y 38 mm de diámetro (Osovnikar et al. 2006).

Los experimentos en cautiverio fuertemente corroboran lo observado en ambiente natural. El refugio grande (largo, estrecho y bajo) fue altamente seleccionado en presencia de uno o dos individuos. Además, cuando se utilizó el refugio artificial en los experimentos, fue incluso más seleccionado que el refugio natural grande. Esto probablemente se deba a la mayor protección que le otorga este tipo de refugio, ya que incluso, el pulpito puede movilizarse (extendiendo sus brazos) sin salir del refugio.

Las potenciales presas para el pulpito tehuelche en los tres sitios de estudio consistieron en moluscos, crustáceos, poliquetos, peces y equinodermos. En relación a la abundancia de estas potenciales presas, el análisis mostró diferencias entre sitios, siendo El Fuerte el que presenta las mayores abundancias de presas. Además, como era de esperarse en los meses cálidos, se observó un aumento en la abundancia de las presas potenciales. De esta manera, Islote Lobos tendría menor abundancia de presas disponibles (en comparación con El Fuerte), lo cual podría ser uno de los factores que afecta el índice de condición de los individuos (ver Capítulo 5), las tasas de crecimiento (ver Capítulo 6) y/o el desarrollo gonadal y fecundidad (ver Capítulo 7).

La comparación entre la abundancia de presas en el ambiente y el porcentaje de presas consumido (ver Capítulo 5), mostró que los pulpitos serían depredadores oportunistas que se alimentan de las presas más abundantes en el ambiente. En particular, el mayor consumo de mitílidos registrado en El Fuerte no sería indicativo de preferencia alimentaria, ya que los mejillines son las presas más abundantes en este sitio, y probablemente el bajo

porcentaje registrado en ambiente natural se haya debido al bajo número de réplicas en cada sitio. Además, se registraron huevos de peces y moluscos, como importantes presas que no habían sido considerados, y contrariamente a lo esperado (en relación a su alta abundancia en algunos ambientes), los equinodermos no fueron registrados en la dieta de ningún pulpito. Ré (1989) menciona, en relación a la dieta y la disponibilidad de presas al sur del Golfo San Matías, que el cambio en el tipo de presas consumidas por juveniles y adultos estaría más relacionado con el tamaño que con la disponibilidad en el ambiente. Otros autores (Nigmatullin y Ostapenko 1976, Castro y Guerra 1990, Cortez et al. 1995) también mencionan que el crecimiento de los pulpos aparentemente afecta su dieta, con un incremento en la proporción de peces y una disminución en la proporción de moluscos y crustáceos, a medida que incrementa su tamaño. Y la mayoría coincide, para distintas especies de pulpos, que la proporción de presas ingeridas es similar a la proporción disponible en el ambiente (Ambrose 1984, Cortez et al. 1995, Vincent et al. 1998, Oosthuizen y Smale 2003).

La evaluación de los niveles de explotación pesquera en cada sitio, muestran que El Fuerte es el sitio más intensamente explotado, seguido de la bahía de San Antonio, e Islote Lobos. La mayor intensidad pesquera en El Fuerte, está relacionada además, con una extensa área de faena (40 km aproximadamente). En este sitio, los pulperos recorren el piso mediolitoral durante las horas de bajamar (Iribarne 1991a) y van alternando los sectores de pesca entre días contiguos. Esto permite que los pulpitos recolonicen las zonas de pesca (durante las pleamares), generando los máximos rendimientos (Iribarne 1991a). Por otra parte, es probable que la estimación de captura anual más confiable en El Fuerte sea la realizada durante el año 2008 (aproximadamente 30 toneladas), ya que se realizó un esfuerzo extra, mediante entrevistas a pulperos y acopiadores para registrar la cantidad de personas que realizaban la actividad y los kilogramos capturados por temporada. Iribarne (1991a) evaluó la progresión de las capturas de pulpito en el Golfo San Matías entre los años 1950-1990, y menciona que las capturas oscilaron ente 100-300 t durante el periodo 1965-1978 a menos de 50 toneladas en los años siguientes. Este autor sugiere que la gran disminución en las capturas sería debida, en parte, al incremento del turismo en la zona norte, reduciéndose las áreas de pesca durante los años 80 (Iribarne 1991a). Narvarte et al. (1996) estimaron la captura de pulpito en 35,2 toneladas para la temporada 1995-1996 en el sector de El Fuerte, y no registraron indicios de actividad pesquera en Islote Lobos, estimando para la zona costera aledaña a este sitio 6 toneladas aproximadamente. Las estimaciones de captura anual de este capítulo son similares a las mencionadas

previamente por otros autores, en particular para el año 2008, y las variaciones observadas en las capturas para la zona de El Fuerte serían debidas a información incompleta de la actividad extractiva.

Contrariamente a lo mencionado para el sector de El Fuerte, en la bahía de San Antonio, desde el inicio de la pesquería con refugios artificiales ha habido un incremento en el número de pescadores, el número de salidas de pesca y la captura anual de pulpito. Así, en 2009, la captura anual fue casi cinco veces superior a la captura registrada durante el primer año de la pesquería. Esto probablemente se deba a un incremento del número de pescadores autorizados (5 en 2006, 7-8 en 2008-2009) y un incremento en el número de salidas por pescador. Esto último, a su vez, está relacionado con la pesca ilegal durante los meses de veda del recurso (mayo a noviembre).

Por otra parte, es remarcable en la bahía de San Antonio, la variación en la CPUE entre pescadores, y la particularidad que ninguno de ellos alcanzó las capturas obtenidas durante la experiencia previa a la apertura de la pesquería. Esto último podría estar relacionado con las modificaciones realizadas en el arte de pesca por los pescadores. Por ejemplo, colocar dos ó tres refugios juntos, en lugar de espaciados o utilizar refugios muy pequeños o muy grandes, ocasionaría la disminución de la eficiencia del arte. Como muestran los resultados de evaluación de refugios en ambiente natural y en cautiverio, los refugios más utilizados por el pulpito tienen un determinado tamaño y característica. Osovnikar et al. (2006) compararon la eficiencia de dos tipos de refugios artificiales (grandes y chicos) en la bahía, y la eficiencia varió notablemente dependiendo del tamaño del refugio. Otra causa que podría explicar la menor CPUE de los pescadores, podría ser la variación en la densidad de pulpito entre áreas de pesca dentro de la bahía. Varios autores (Katsanevakis y Verriopoulus 2004, Leite et al. 2009) mencionan que las densidades de los cefalópodos pueden variar entre áreas adyacentes dependiendo de numerosos factores, tales como disponibilidad de sustratos, presas o condiciones ambientales. En este aspecto, Katsanevakis y Verriopoulus (2004) mencionan que la eficiencia de captura de las pesquerías con refugios artificiales depende del sitio de pesca y de la disponibilidad de potenciales refugios que se encuentren presentes en el área. Estos autores remarcan que una baja captura en estas pesquerías no es evidencia suficiente de una baja densidad de pulpos en el área, ya que muchos de los pulpos capturados con las líneas podrían haber migrado de áreas vecinas y la captura no representa necesariamente la abundancia de un área específica. Finalmente, una tercera causa de disminución en la captura podría deberse a la alta intensidad de esta nueva modalidad de pesca en los últimos años, lo cual podría

estar ocasionando modificaciones en la estructura y/o abundancia de la población de pulpos en la bahía de San Antonio. En este sentido, Leporati et al. (2008) mencionan que la presión de pesca constante y localizada, como es el caso de las líneas con refugios artificiales en la bahía, podrían ocasionar una mortalidad selectiva por tallas, produciendo un impacto en la estructura de la población.

9. RELACIONES AMBIENTE-PULPITO

9.1. Introducción

La influencia de las características ambientales en la distribución y abundancia de las especies marinas ha sido una de las preguntas de mayor interés de los científicos desde el comienzo del siglo XX (Denis et al. 2002). Para los cefalópodos en particular, la relación entre las variables ambientales y la abundancia o la biología, ha sido ampliamente reportado en la literatura (en calamares: Pierce et al. 1998, Bellido et al. 2001, Bartol et al. 2002, Denis et al. 2002, Challier et al. 2005, Chen et al. 2007, Lefkaditou et al. 2008, Sánchez et al. 2008; pulpos: Demarcq y Faure 2000, Sobrino et al. 2002, Faraj y Bez 2007; y sepias: Wang et al. 2003).

Una variedad de factores pueden ejercer efectos en la abundancia o distribución de las poblaciones, particularmente en los cefalópodos donde la abundancia depende principalmente de la fuerza del reclutamiento. Varios autores (Laughlin y Livingstone 1982, Pierce et al. 1998, Bellido et al. 2001, Bartol et al. 2002, Wang et al. 2003) mencionan que la temperatura y la salinidad del agua de mar son las variables que mejor explican las variaciones en la distribución y abundancia de varias especies de cefalópodos. Mientras que otros mencionan la denso-dependencia en el reclutamiento (Challier et al. 2005), la influencia de la temperatura y el viento en la abundancia (Denis et al. 2002) y la relación de la distribución con la presencia de frentes térmicos (Chen et al. 2007). En todos los estudios mencionados, la forma precisa de los mecanismos subyacentes generalmente no está clara, pero lo que es evidente es que en los cefalópodos existe un complejo juego entre las condiciones ambientales, la abundancia y las estrategias de crecimiento y maduración de las generaciones (Pierce et al. 2005).

La comprensión del funcionamiento de los ecosistemas en general y los efectos ambientales en la variabilidad de las especies y de los recursos pesqueros en particular, son claves para el establecimiento de estrategias de manejo exitosas. En este sentido, conocer los hábitats esenciales, en donde las especies pueden alimentarse, crecer, madurar y reproducirse, así como los efectos que las variaciones ambientales tienen en las poblaciones, son piezas fundamentales para construir modelos cuantitativos predictivos de los recursos y para establecer medidas de manejo que permitan la explotación sustentable (Valavanis et al. 2008).

Como se mencionó previamente, existen numerosos estudios en cefalópodos de hábitos principalmente pelágicos (o especies bentónicas con estadios pelágicos), pero son escasos los trabajos en especies bentónico-costeras, como es el caso del pulpito patagónico,

que evalúen la relación entre las características ambientales y las abundancias y características poblacionales de las especies.

Con respecto al pulpito patagónico, los capítulos anteriores han puesto en evidencia diferencias particulares entre las poblaciones que habitan distintas áreas dentro del Golfo San Matías. En este sentido, se observaron variaciones particulares en las características poblacionales (estructura de tallas, proporción de sexos, reclutamiento, Cap. 4), en características biológicas particulares (evolución de los índices gonadosomáticos y de condición, niveles de infestación parasitaria, Cap. 5), en la progresión de la maduración y crecimiento (Cap. 6) y en las características reproductivas (talla de primera madurez, número y talla de ovocitos, Cap. 7). Además, al evaluar las condiciones ambientales presentes en los tres sitios de estudio, se observaron diferencias en las características oceanográficas, estructurales y en los niveles de incidencia de la pesquería (Cap. 8).

A partir de estas observaciones, el objetivo principal de esta sección es establecer potenciales relaciones entre algunas características biológicas y poblacionales de los pulpitos, y las características ambientales de los sitios donde habitan.

9.2. Materiales y métodos

A partir de la información obtenida en los capítulos previos, se seleccionaron algunas variables dependientes (peso promedio mensual, índice gonadosomático de las hembras, prevalencia de parásitos y densidad de pulpitos), que mostraron importantes variaciones para los tres sitios, y algunos factores (temperatura superficial, salinidad, pH y %OD del agua de mar, rugosidad, disponibilidad de presas e intensidad de la pesquería) que podrían explicar estas variaciones.

Con estas variables se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de resumir la variabilidad en unas pocas componentes y observar las correlaciones entre las variables y los factores que las explicarían. Además, se construyeron diagramas de dispersión para ayudar a visualizar las variables y se calculó el coeficiente de correlación de Spearman y las probabilidades asociadas entre todas las variables para cada uno de los sitios. Finalmente, se graficaron las variables y factores más importantes para analizar cualitativamente la relación entre ellos y su evolución a lo largo del periodo de estudio.

9.3. Resultados

Los diagramas de dispersión, realizados para ayudar a visualizar las variables y los factores para los tres sitios de estudio se muestran en las figuras 9.1-9.3. Algunas variables

mostraron relación con los factores (ej. densidad de pulpitos/temperatura), por el contrario, las variables no graficadas (%OD, pH) no mostraron ninguna tendencia evidente.

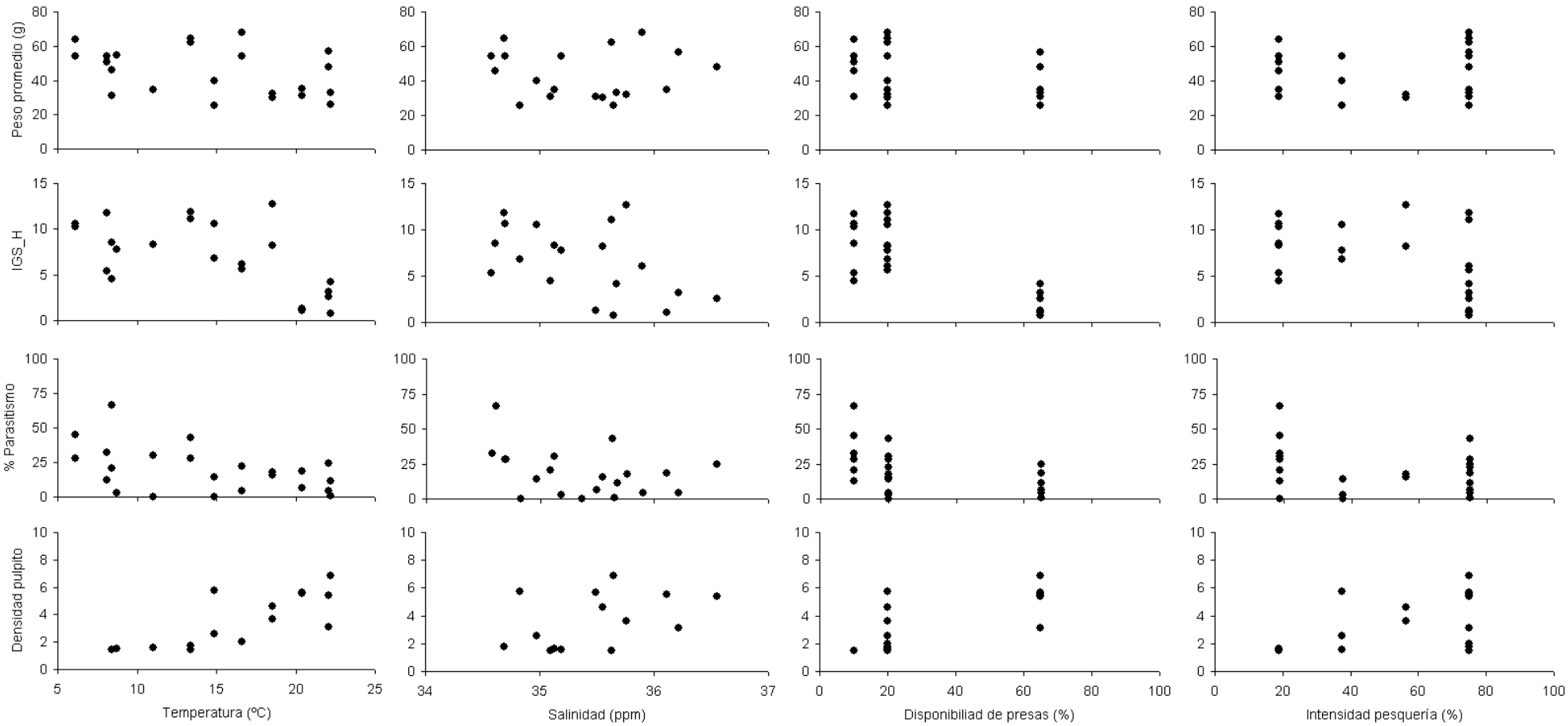


Fig. 9.1. Gráficos de dispersión de las variables y factores registrados para la bahía de San Antonio.

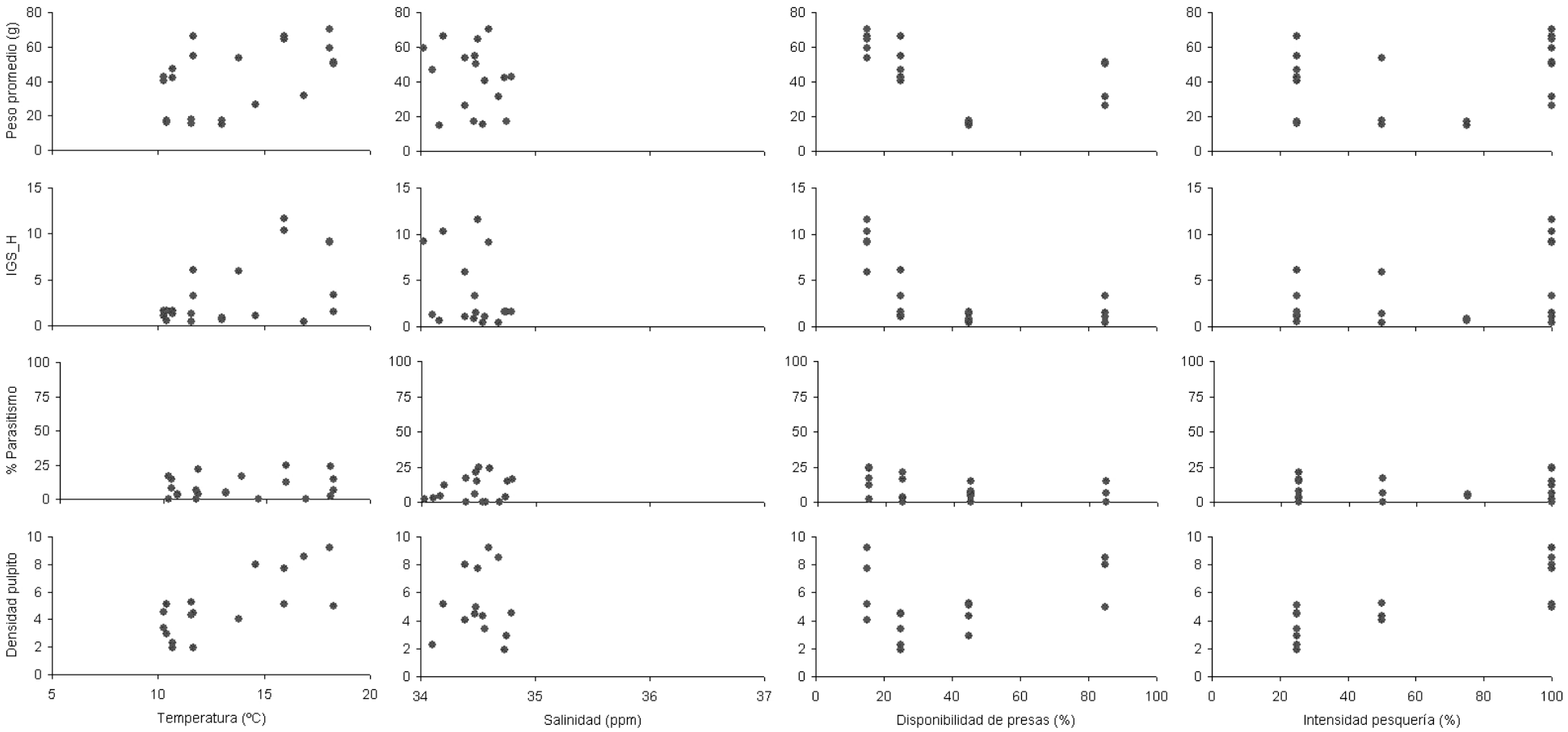


Fig. 9.2. Gráficos de dispersión de las variables y factores registrados para El Fuerte.

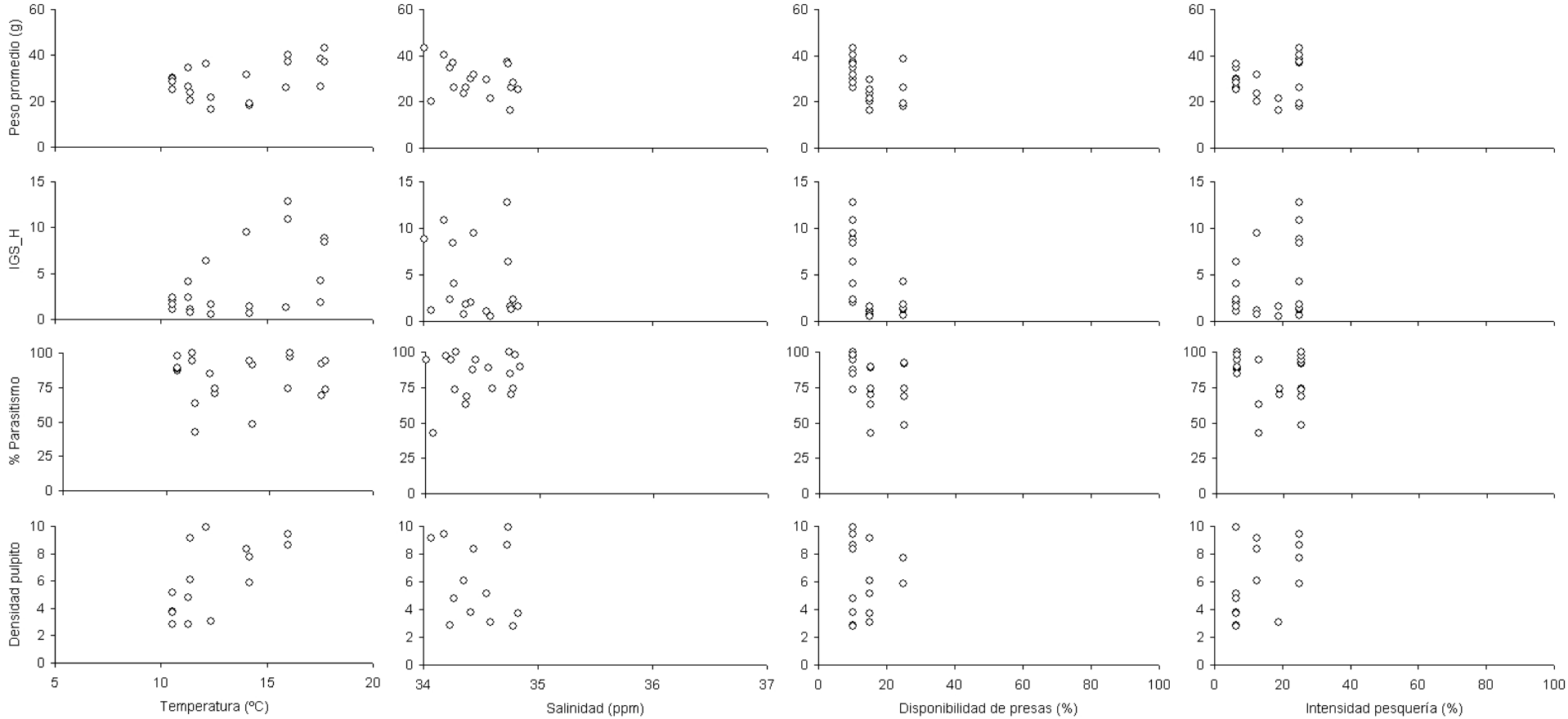


Fig. 9.3. Gráficos de dispersión de las variables y factores registrados para Islote Lobos.

El ACP para los tres sitios conjuntamente permitió explicar más del 75% de la variabilidad con las cuatro primeras componentes. La figura 9.4 muestra el gráfico de las variables, en el cual la primera componente (CP1) está determinada por numerosas variables, y el porcentaje de parasitismo estaría correlacionado positivamente con el pH y negativamente con la disponibilidad de presas y la salinidad. La segunda componente (CP2) está determinada por el índice gonadosomático de las hembras correlacionado negativamente con la rugosidad. La tercera componente principal está determinada por el peso promedio mensual de los pulpitos correlacionada negativamente con el porcentaje de oxígeno disuelto. Finalmente en la cuarta componente (CP4) se observa una alta correlación positiva entre la densidad de pulpitos y la temperatura (Fig. 9.5).

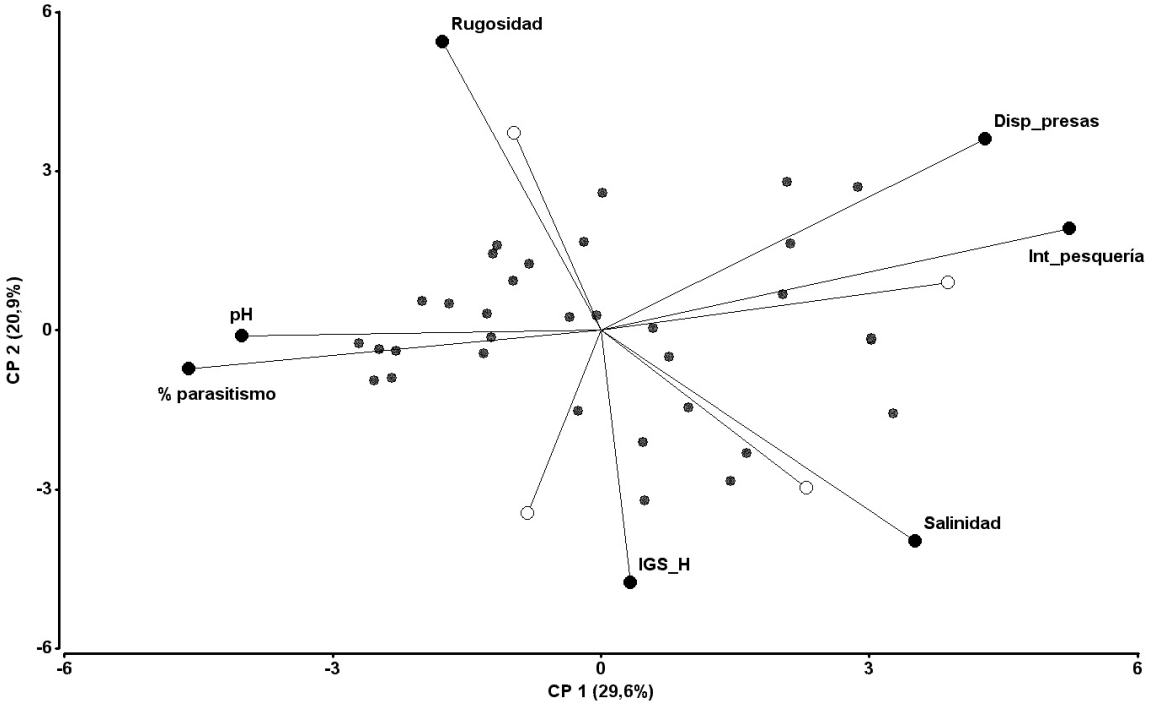


Fig. 9.4. Gráfico de las variables del análisis de componentes principales. CP1 = primera componente principal, CP2 = segunda componente principal. Las variables sin identificador no fueron consideradas ya que se encuentran mal representadas en este plano.

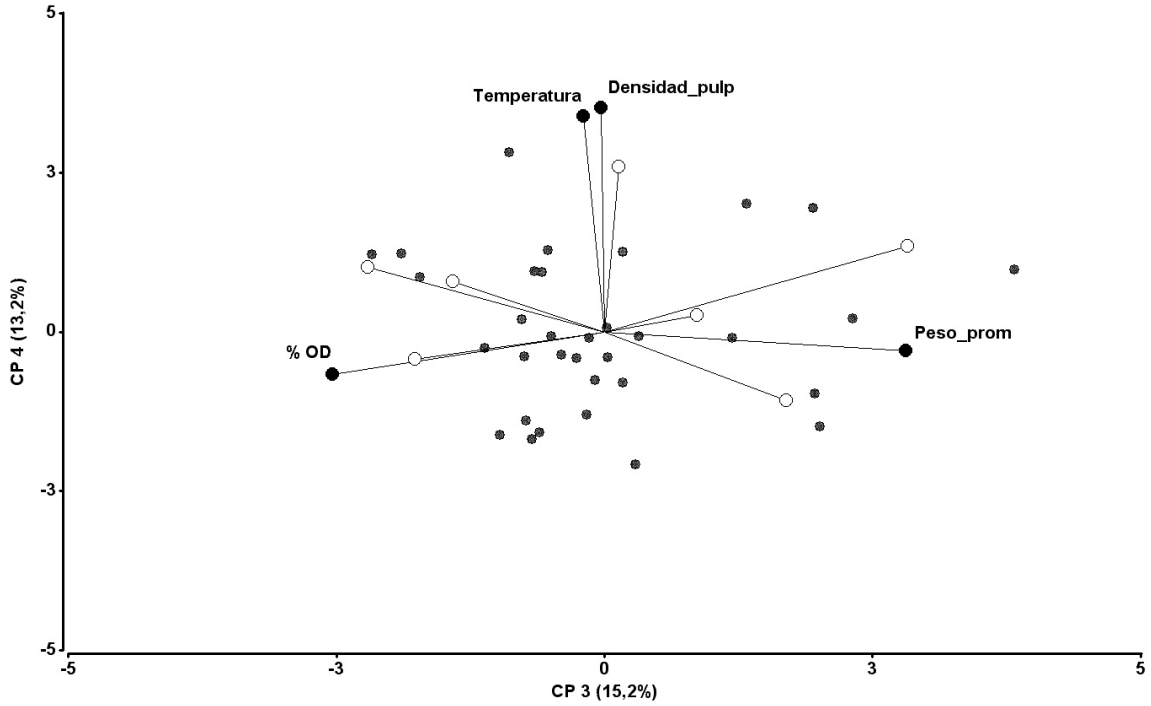


Fig. 9.5. Gráfico de las variables del análisis de componentes principales. CP3 = tercera componente principal, CP4 = cuarta componente principal. Las variables sin identificador no fueron consideradas ya que se encuentran mal representadas en este plano.

Para los tres sitios la densidad de pulpitos estuvo relacionada con el ciclo anual de temperatura y salinidad del agua de mar (Fig. 9.6). Las mayores densidades se registraron en los meses cálidos, pero mostrando variaciones interanuales, como se observa en la densidad de pulpos de Islote Lobos (Fig. 9.6).

La mayor disponibilidad de presas se observa durante los meses cálidos previamente al pico máximo en peso de los pulpitos (9.7). Este último, a su vez está en relación con el aumento del índice gonadosomático de las hembras, que en la bahía en particular, se mantiene elevado durante los meses fríos. Además, la mayor intensidad pesquera se presenta durante el verano que se corresponde con los meses previos al pico de madurez y de mayor peso promedio de los pulpitos.

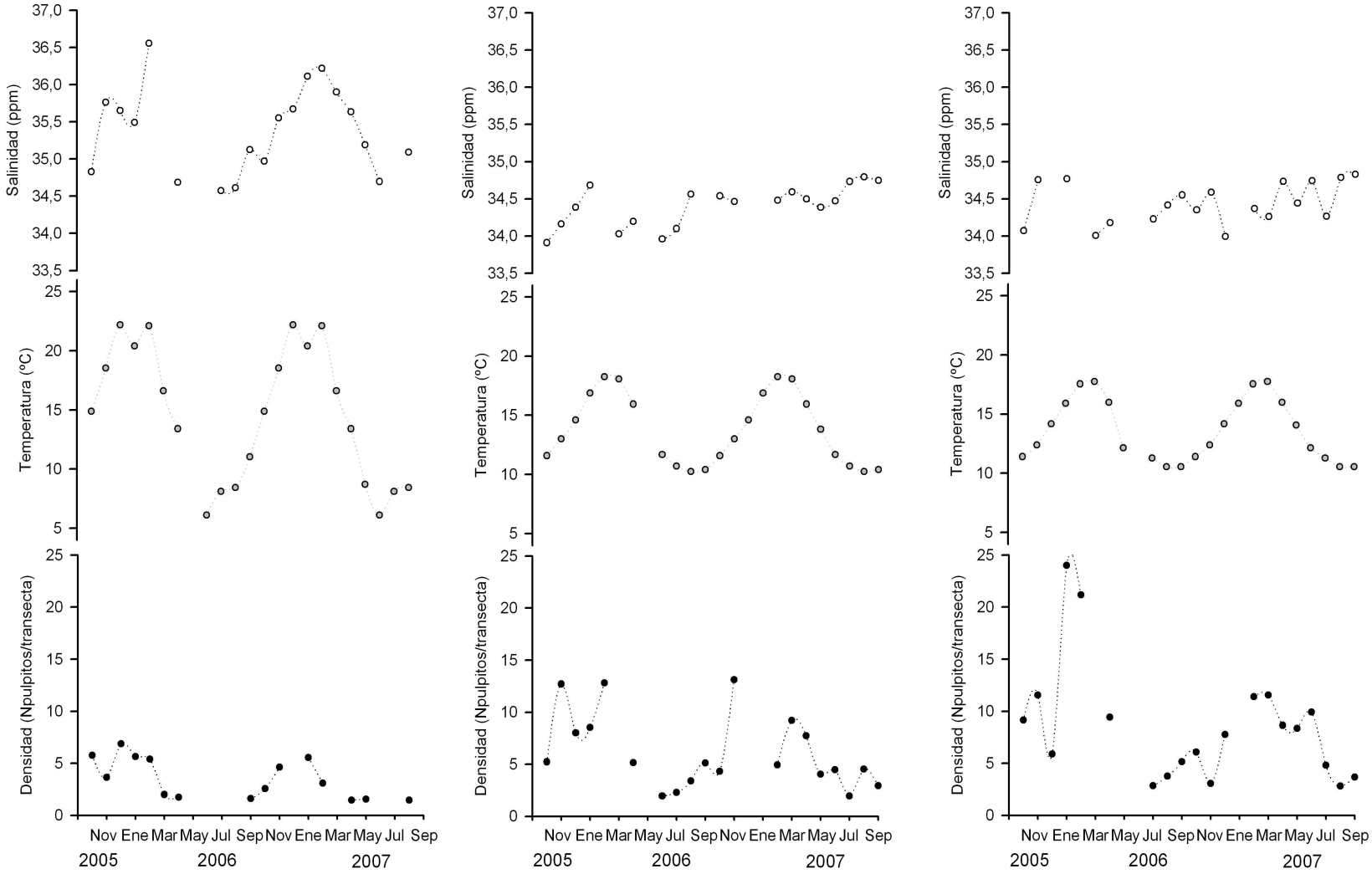


Fig. 9.6. Variación anual de la salinidad, temperatura y densidad de pulpitos durante el periodo de estudio. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos.

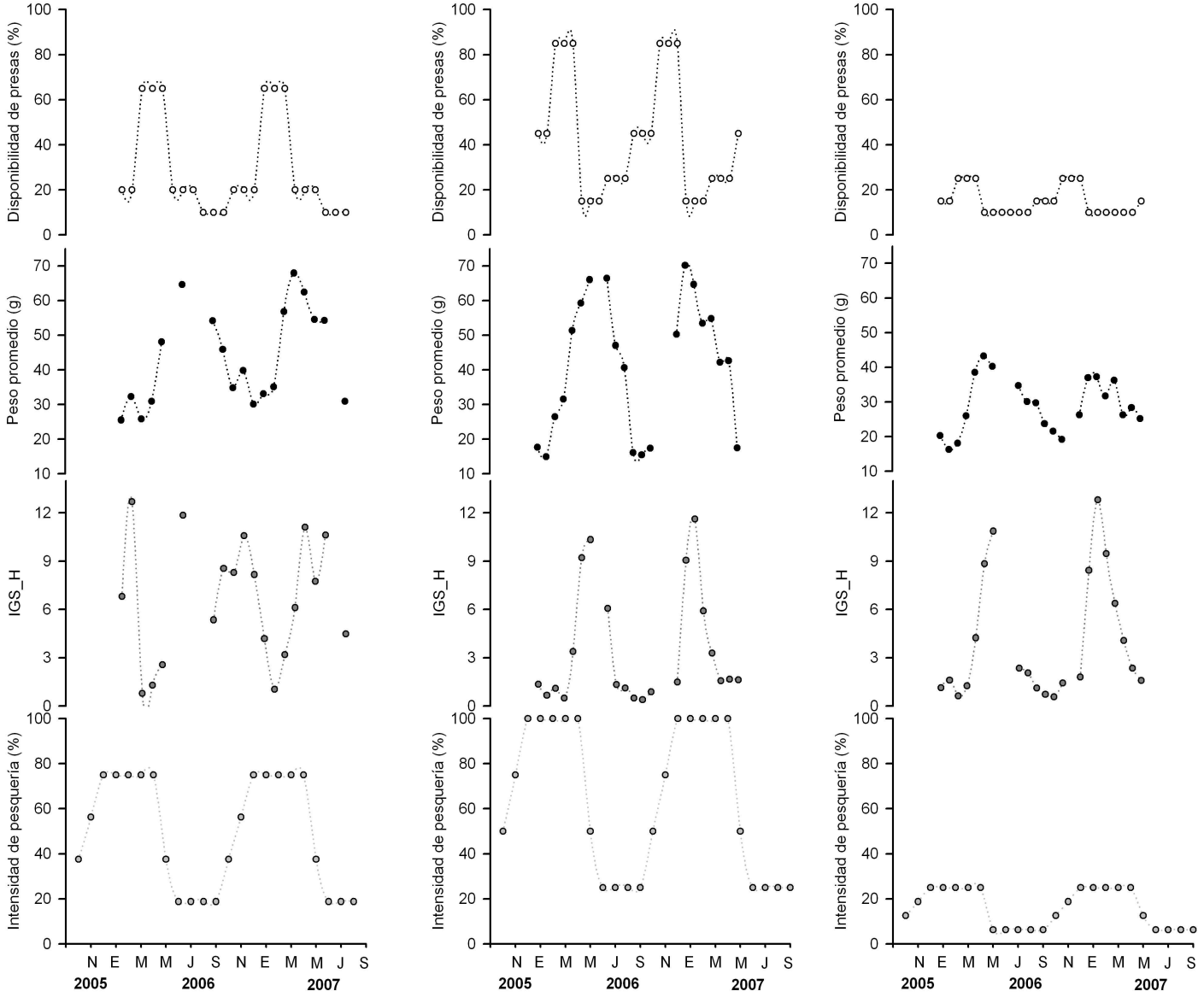


Fig. 9.7. Variación de la disponibilidad de presas, del peso promedio mensual, del índice gonadosomático de hembras e intensidad de la pesquería durante el periodo de estudio. De izquierda a derecha: bahía de San Antonio, El Fuerte, Islote Lobos.

El análisis de correlación de Spearman mostró correlaciones positivas significativas para los tres sitios entre temperatura y densidad de pulpitos e intensidad de la pesquería; y entre rugosidad y disponibilidad de presas e intensidad de la pesquería (Tablas 9.1-9.3). En particular para la bahía se observaron correlaciones negativas entre la densidad de pulpitos y el peso promedio, el índice gonadosomático de las hembras y la presencia de parásitos. Además, la disponibilidad de presas estuvo correlacionada positivamente con la densidad de pulpitos y con la temperatura y salinidad del agua de mar (Tabla 9.1).

Para El Fuerte e Islote Lobos se observó una fuerte correlación positiva entre el peso promedio de los pulpitos y el índice gonadosomático de las hembras y la presencia de parásitos. Además para estos dos sitios, la rugosidad estuvo correlacionada con todas las variables, y la disponibilidad de presas se correlacionó negativamente con el peso promedio y el índice gonadosomático de las hembras (Tablas 9.2 y 9.3).

Tabla 9.1. Correlaciones para las variables en la bahía de San Antonio. Coeficientes de la correlación de Spearman (triángulo inferior izquierdo) y valores de probabilidad entre paréntesis (triángulo superior derecho). En negrita correlaciones estadísticamente significativas P< 0,05.

	Pprom	IGS_H	Pres.paras	Dens.pulp.	Temp	Sal	%OD	pH	Rug	Disp.presas	Int.pesq
Prom.	1	(0,19)	(0,08)	**(0,05)**	(0,56)	(0,67)	(0,43)	(0,09)	(0,07)	(0,54)	(0,15)
IGS_H	0,36	1	(0,12)	**(0,04)**	**(0,04)**	(0,13)	(0,17)	(0,57)	(0,07)	(0,07)	(0,39)
Pres.paras	0,48	0,43	1	**(0,04)**	(0,21)	(0,92)	(0,35)	(0,49)	(0,07)	(0,66)	(0,67)
Dens.pulp.	**-0,55**	**-0,58**	**-0,56**	1	**(0,003)**	(0,28)	(0,76)	(0,57)	(0,07)	**(0,01)**	(0,1)
Temp	-0,16	**-0,57**	-0,35	**0,8**	1	**(0,01)**	(0,55)	(0,36)	(0,07)	**(0,001)**	**(0,01)**
Sal	0,12	-0,42	0,03	0,3	**0,71**	1	(0,79)	**(0,03)**	(0,07)	**(0,01)**	**(0,03)**
%OD	0,22	0,38	0,26	-0,09	-0,16	0,07	1	(0,39)	(0,07)	(0,94)	(0,71)
pH	0,48	-0,16	0,19	-0,16	0,25	**0,6**	0,24	1	(0,07)	(0,23)	(0,1)
Rug	0,5	0,5	0,5	0,5	0,51	0,5	0,5	0,5	1	**(0,03)**	**(0,04)**
Disp.presas	0,17	-0,5	-0,12	**0,71**	**0,89**	**0,71**	-0,02	0,34	**0,61**	1	**(0,004)**
Int.pesq	0,4	-0,24	0,12	0,46	**0,72**	**0,59**	0,1	0,45	**0,57**	**0,8**	1

Tabla 9.2. Correlaciones para las variables en El Fuerte. Coeficientes de la correlación de Spearman (triángulo inferior izquierdo) y valores de probabilidad entre paréntesis (triángulo superior derecho). En negrita correlaciones estadísticamente significativas P< 0,05.

	Pprom	IGS_H	Pres.paras	Dens.pulp.	Temp	Sal	%OD	pH	Rug	Disp.presas	Int.pesq.
Prom.	1	**(0,0004)**	**(0,03)**	(0,36)	(0,14)	(0,76)	(0,94)	(0,49)	**(0,04)**	**(0,01)**	(0,58)
IGS_H	**0,85**	1	**(0,002)**	(0,37)	(0,44)	(0,96)	(0,81)	(0,8)	**(0,04)**	**(0,003)**	(0,85)
Pres.paras	**0,53**	**0,76**	1	(0,48)	(0,24)	(0,61)	(0,76)	(0,2)	**(0,04)**	(0,05)	(0,46)
Dens.pulp.	-0,22	-0,22	0,17	1	**(0,01)**	(0,83)	(0,51)	(0,92)	**(0,04)**	(0,25)	**(0,001)**
Temp	0,36	0,19	0,28	**0,61**	1	(0,48)	(0,18)	(0,11)	**(0,04)**	(0,75)	**(0,0002)**
Sal	-0,08	-0,01	0,12	-0,05	-0,17	1	(0,67)	(0,11)	**(0,04)**	(0,8)	(0,87)
%OD	0,02	0,06	0,07	-0,16	-0,33	-0,1	1	(0,05)	**(0,04)**	(0,61)	(0,56)
pH	-0,17	0,06	0,31	0,03	-0,39	0,39	0,47	1	**(0,04)**	(0,92)	(0,41)
Rug	**0,5**	**0,5**	**0,51**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	1	**(0,03)**	**(0,02)**
Disp.presas	**-0,65**	**-0,72**	-0,47	0,28	0,08	0,06	-0,13	-0,02	**0,54**	1	(0,34)
Int.pesq.	0,13	0,04	0,18	**0,78**	**0,9**	-0,04	-0,14	-0,2	**0,55**	0,23	1

Tabla 9.3. Correlaciones para las variables en Islote Lobos. Coeficientes de la correlación de Spearman (triángulo inferior izquierdo) y valores de probabilidad entre paréntesis (triángulo superior derecho). En negrita correlaciones estadísticamente significativas P< 0,05.

	Pprom	IGS_H	Pres.paras.	Dens.pulp.	Temp	Sal	%OD	pH	Rug	Disp.presas	Int.pesq.
Pprom	1	**(0,001)**	**(0,01)**	(0,84)	(0,39)	(0,81)	(0,39)	(0,5)	**(0,04)**	**(0,01)**	(0,87)
IGS_H	**0,79**	1	**(0,01)**	(0,48)	(0,21)	(0,85)	(0,73)	(0,29)	**(0,04)**	**(0,01)**	(0,57)
Pres.paras.	**0,61**	**0,62**	1	(0,07)	(0,3)	(0,25)	(0,52)	(0,09)	**(0,04)**	**(0,02)**	(0,23)
Dens.pulp.	0,05	0,17	-0,44	1	**(0,002)**	(0,84)	(0,44)	(0,09)	**(0,04)**	(0,18)	**(0,01)**
Temp	0,21	0,31	-0,25	**0,74**	1	(0,31)	(0,18)	(0,15)	**(0,04)**	(0,3)	**(0,0001)**
Sal	-0,06	-0,04	0,28	-0,05	-0,25	1	(0,36)	(0,16)	**(0,04)**	(0,62)	(0,44)
%OD	-0,21	-0,08	-0,15	0,19	-0,32	0,22	1	(0,57)	**(0,04)**	(0,49)	(0,14)
pH	0,16	0,26	0,43	-0,41	-0,35	0,34	0,14	1	**(0,04)**	(0,19)	**(0,04)**
Rug	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	**0,5**	1	**(0,02)**	**(0,02)**
Disp.presas	**-0,6**	**-0,62**	**-0,56**	0,32	0,25	0,12	0,17	-0,32	**0,58**	1	(0,06)
Int.pesq.	0,04	0,14	-0,29	**0,67**	**0,92**	-0,19	-0,36	-0,5	**0,55**	0,45	1

Las figuras en tres dimensiones permiten resumir numerosas variables y graficar los tres sitios conjuntamente. Las mayores densidades de pulpito tehuelche observadas en Islote Lobos y El Fuerte se registraron a temperaturas intermedias-altas (17-18ºC aproximadamente), para estos sitios no se observaron temperaturas superiores a estos valores. Además, si bien en la bahía se observó un mayor rango de temperaturas (entre 6 y 22ºC), las densidades de pulpito siempre fueron inferiores a las observadas en los otros sitios (Fig. 9.8). La mayor intensidad pesquera se observó a altas temperaturas y con altas densidades de pulpos, excepto en Islote Lobos donde la intensidad pesquera nunca superó el 25%. Como se mencionó en capítulos anteriores la rugosidad varió entre los sitios (mayor en El Fuerte e Islote Lobos), pero no mostró relaciones particulares con las otras variables.

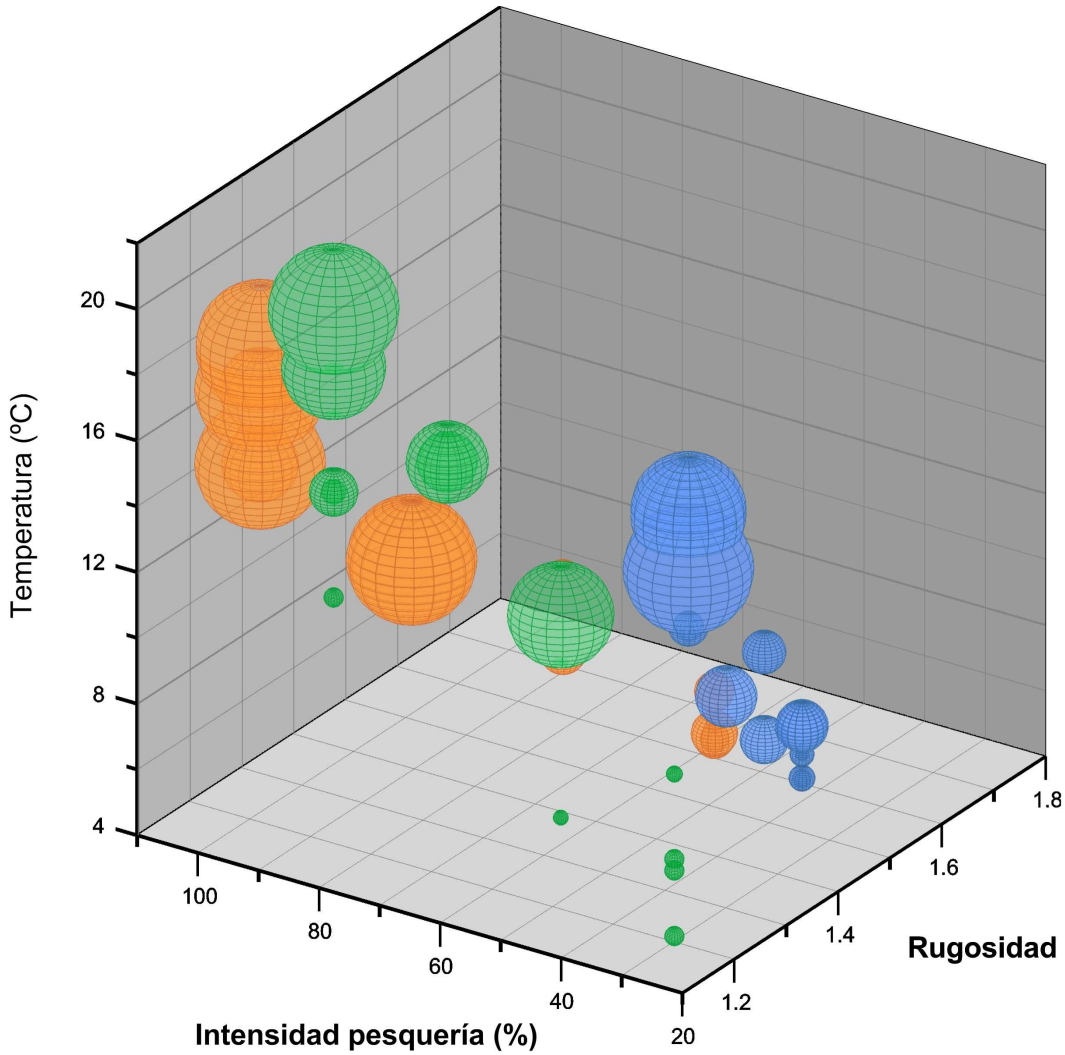


Fig. 9.8. Densidad de pulpitos mensual (tamaño burbuja) en relación a la temperatura, rugosidad e intensidad de la pesquería, en bahía de San Antonio (verde), El Fuerte (naranja) e Islote Lobos (azul).

Por otra parte, el índice gonadosomático de las hembras (IGS_H) mostró valores elevados en la bahía de San Antonio a distintas temperaturas, desde bajas (6ºC aproximadamente) hasta intermedias (18ºC aproximadamente). En este sitio, el menor IGS_H se observó a altas temperaturas (22ºC aproximadamente), momento en el cual se encuentra el mayor porcentaje de presas disponibles (Fig. 9.9). En Islote Lobos, existe un incremento en la presencia de parásitos conjuntamente con el incremento del índice gonadosomático. Por otra parte, cuando los pulpitos se encuentran inmaduros (momento de máximo crecimiento somático) se observa el mayor porcentaje de presas disponibles para los tres sitios, lo cual a su vez está relacionado con los meses cálidos.

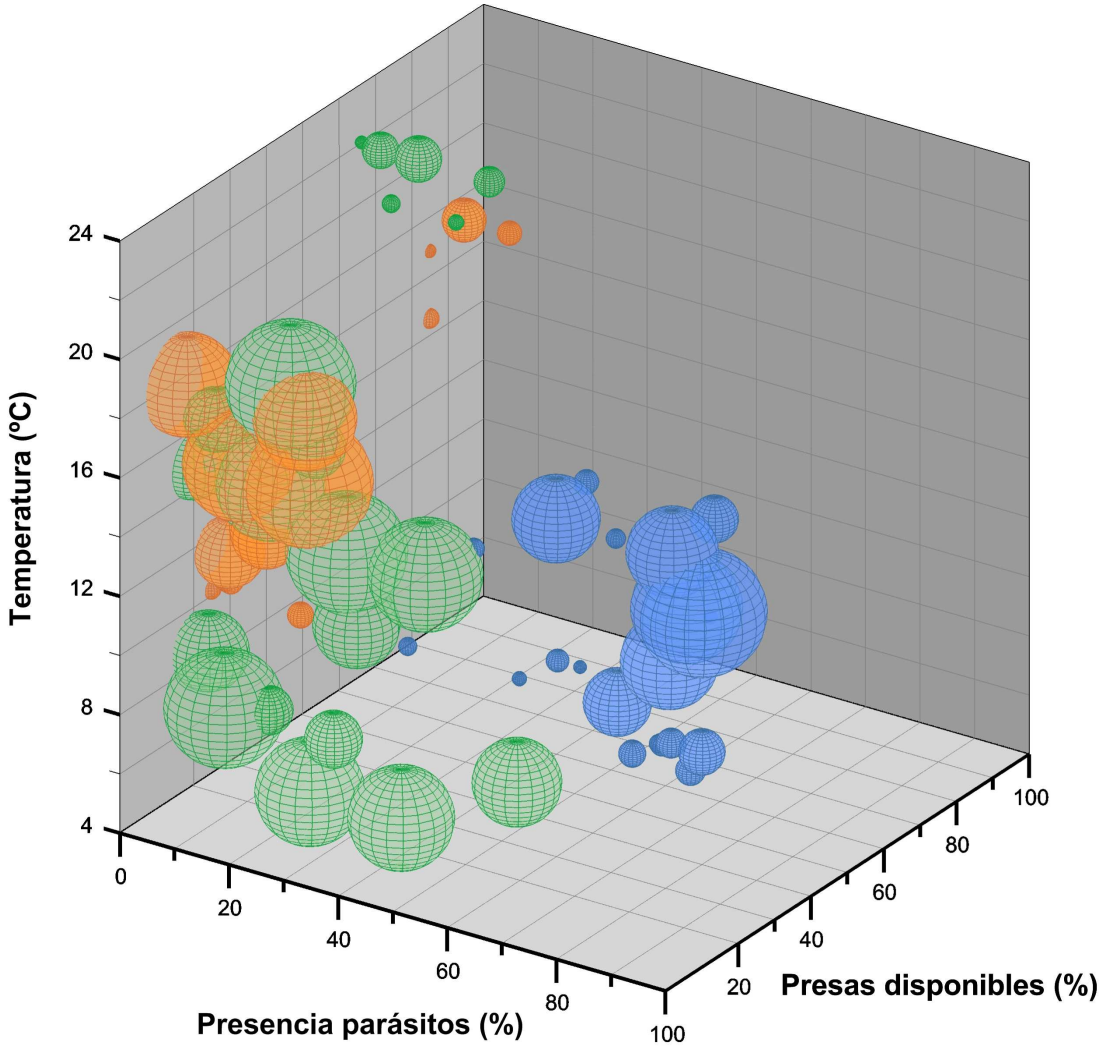


Fig. 9.9. Índice gonadosomático de hembras (tamaño burbuja) en relación a la temperatura, presencia de parásitos y presas disponibles, en bahía de San Antonio (verde), El Fuerte (naranja) e Islote Lobos (azul).

9.4. Discusión

9.4.1. La variabilidad observada y los factores que la explicarían

Los resultados presentados en este capítulo demuestran que para los tres sectores costeros estudiados en el Golfo San Matías existe una estrecha relación entre las características de las poblaciones y la estacionalidad ambiental. Como se pudo observar mediante los análisis realizados, para los tres sitios el aumento de temperatura estuvo correlacionado con la mayor densidad de pulpitos, mayor disponibilidad de presas y mayor intensidad pesquera. De manera general, durante los meses cálidos los pulpitos juveniles (pequeños e inmaduros) tienen las máximas tasa de crecimiento, favorecidas por la mayor disponibilidad de presas. Esto les permite a finales del verano de su segundo año de vida, alcanzar la madurez de sus gónadas y las máximas tallas, y reproducirse durante el otoño. Además, durante los meses de verano se presentan los mayores niveles de explotación pesquera, que alcanzan los máximos rendimientos hacia fines de verano y comienzo del otoño. Por otra parte, la prevalencia de parásitos también guarda relación con la temperatura y la talla de los individuos, siendo los pulpitos más grandes los más parasitados. Además, para los tres sitios se observaron algunas relaciones particulares. El peso promedio mensual estuvo correlacionado negativamente con el porcentaje de oxígeno disuelto y el índice gonadosomático de las hembras lo hizo con la rugosidad. Por otra parte, la prevalencia de parásitos se correlacionó positivamente con el pH y negativamente con la salinidad, la disponibilidad de presas y la intensidad de la pesquería.

La influencia de la estacionalidad en las poblaciones de cefalópodos ha sido demostrada para numerosas especies (Pierce et al. 2008, Wang et al. 2003, Lefkaditou et al. 2008), en donde la abundancia (Bellido et al. 2001, Pierce y Boyle 2003), captura (Sanchez et al. 2008) y características biológicas y poblacionales (Lefkaditou et al. 2008) dependen de las variaciones asociadas a la estacionalidad.

Además de las variaciones estacionales para las poblaciones de pulpito patagónico en el Golfo San Matías, se observaron diferencias particulares entre los distintos sectores costeros estudiados. En este sentido, la plasticidad fenotípica pareciera ser una de las características inherentes de los cefalópodos, lo cual les permite, junto con el corto ciclo de vida y rápido crecimiento, afrontar las variaciones ambientales. En este sentido, los cefalópodos parecieran responder a las variaciones ambientales activamente (migrando a áreas con condiciones más favorables) o pasivamente (variando el crecimiento y supervivencia según las condiciones experimentadas) (Pierce et al. 2008).

En este aspecto, en Islote Lobos las menores tallas y ciclo de vida más corto, características relacionadas a su vez con la menor talla de primera madurez y menor fecundidad, serían una consecuencia de la menor temperatura registrada en la zona sur del golfo. Esto determina que los organismos presenten tasas de crecimiento más lentas, que en combinación con la menor disponibilidad de presas, origina individuos más pequeños que no alcanzan las tallas observadas en los otros sitios. Por otra parte, la mayor incidencia de parásitos, que alcanza el 100% de la población adulta, afecta la condición de los individuos. Esto último, sumado a la alta presión de depredación, por colonias de aves y mamíferos marinos presentes en gran número en este sitio, disminuiría la probabilidad de supervivencia y duración del ciclo de vida de los pulpitos de Islote Lobos. Ré (1989) menciona para la población de pulpitos al sur del Golfo San Matías características similares a las observadas en Islote Lobos.

La población de pulpito tehuelche que se encuentra en El Fuerte presentaría las mejores condiciones biológicas y poblacionales. Los individuos de este sitio alcanzan las mayores tasas de crecimiento, lo cual origina pulpos de gran tamaño, con altos índices gonadosomáticos y de condición durante la época de maduración y puesta. Además, en este sitio, se observan las mayores tasas de reclutamiento, que se verían favorecidas por una alta probabilidad de supervivencia, debida a la baja presión de depredación y la baja prevalencia de parásitos. A su vez, el incremento de la temperatura durante los meses estivales, en conjunto con la alta disponibilidad de presas y de sustratos adecuados para el pulpito, favorecería las altas tasas de crecimiento y densidad. Esto además, permite una alta intensidad de explotación pesquera durante los meses de verano.

En contraposición con los otros sitios, los amplios rangos de temperatura y salinidad observados en la bahía de San Antonio, sumados a otras características ambientales no registradas (e.g. el tiempo de exposición durante las horas de bajamar), favorecen en el pulpito patagónico la aparición de cohortes sub-anuales con distinto patrón de crecimiento dependiendo de la época de eclosión de los huevos. A su vez, esto se manifiesta en un comportamiento diferente de los índices gonadosomáticos y de condición, con respecto a los de los otros sitios, y ocasiona tallas de primera madurez muy disímiles entre sexos. Además, es probable que la menor temperatura y menor disponibilidad de presas durante el momento de aparición de la cohorte de agosto, influya en la tasa de crecimiento de estos individuos, en contraposición con el rápido crecimiento observado para la cohorte de diciembre. Por otra parte, la menor rugosidad y en consecuencia menor disponibilidad de sustratos y refugios adecuados para el pulpito, en conjunto con las altas densidades durante

los meses de verano, favorecen el desarrollo de una pesquería con refugios artificiales, de gran intensidad en los últimos años.

Si bien los análisis realizados en este capítulo no permiten hablar de causalidad, son remarcables las variaciones observadas en el ciclo de vida del pulpito, en cuanto a crecimiento y reproducción en la bahía de San Antonio, y los amplios rangos de temperatura y salinidad registrados para este sitio. En este aspecto, resulta interesante que otras especies de moluscos también han mostrado variaciones particulares para las poblaciones dentro de la bahía. Por ejemplo: el caracol atigrado *Zidona dufresnei* presenta menores tallas dentro de la bahía que las poblaciones que se encuentran en otros sectores del Golfo San Matías (Pereyra et al. 2009, Medina et al. 2009). El caracol *Buccinanops globulosum* también muestra variaciones dentro de la bahía de San Antonio en relación a las tallas medias de machos y hembras, la proporción de sexos y la talla a la madurez (Narvarte et al. 2008).

A partir de las variaciones poblacionales observadas en los distintos sectores del golfo, sería importante obtener información de la estructura genética de las poblaciones, lo cual a su vez, brindará información del movimiento y migración de esta especie. En este sentido, resulta interesante comprender si estos pulpos son distintos morfos asociados con diferentes masas de agua o si no existe una separación genética y estos especimenes están fenotípicamente controlados por restricciones ambientales.

La mayoría de los trabajos que intentan explicar las interacciones entre los cefalópodos y el ambiente en los últimos años se han realizado con análisis sofisticados (como regresiones múltiples, modelos aditivos generalizados, entre otros) que permiten ajustar modelos con distintos objetivos, generalmente con la intención de extrapolar los resultados a la explotación futura o a otras áreas. El objetivo de este trabajo fue intentar establecer potenciales relaciones entre algunas características biológicas y poblacionales de los pulpitos, y las características ambientales de los sitios donde habitan, de manera tal que sirvan como base para futuros modelos de la pesquería de pulpito en el Golfo San Matías. Respecto a esto, Pierce et al. (2008) remarcan que aunque se establezcan correlaciones y se generen predicciones útiles, esto no indica un vínculo causal, y son necesarios más estudios sobre los mecanismos subyacentes.

9.4.2. Medidas de manejo

Comprender el funcionamiento de los ecosistemas y los efectos ambientales en la variabilidad de la abundancia y distribución de las especies en general y de los recursos

pesqueros en particular, son claves para establecer medidas de manejo eficientes.

A pesar de tratarse de una pesquería tradicional histórica en el sector intermareal del Golfo San Matías, la pesquería de pulpito no tiene ninguna estrategia de manejo. Las características propias de esta pesquería artesanal, a) se desarrolla principalmente durante los meses de verano, b) requiere de una habilidad adquirida desde temprana edad (por lo que el número de pescadores que realizan la actividad es relativamente bajo), c) la estrategia de los recolectores de distribuirse en forma espaciada en las restingas (de modo de no competir entre sí por las capturas y sin sobrecargar el esfuerzo en los sectores del intermareal que visitan a diario), y d) el conocimiento empírico de los pulperos, quienes reconocen la importancia del hábitat para la especie (evitando la destrucción de los refugios naturales), determinan que esta pesquería se venga desarrollando ininterrumpidamente durante los últimos 60 años y no muestre problemas de sobreexplotación en los sectores costeros del Golfo San Matías.

Por el contrario, la pérdida de áreas de pesca, principalmente por el crecimiento del turismo en la zona norte del golfo (Iribarne 1991a), y la pérdida del oficio, debido a la escasa remuneración económica, ha ocasionado una disminución de la captura anual de pulpito tehuelche, desde los comienzos de la pesquería hasta la actualidad.

A partir de lo expuesto y considerando las interacciones entre las distintas actividades que se desarrollan en los ambientes costeros del golfo (e.g. turismo-pesquerías), se recomienda que se elabore una estrategia de manejo para esta pesquería que contemple las situaciones mencionadas, así como las características biológicas y poblacionales propias de la especie en cada ambiente en particular. En este aspecto, los resultados de este trabajo permiten sugerir algunas medidas específicas para los ambientes estudiados.

El sector de El Fuerte y la zona costera aledaña han demostrado que pueden soportar altos niveles de explotación pesquera y la población de pulpito se encontraría en buen estado de conservación, con adecuadas tasas de crecimiento, fecundidad y reclutamiento, alcanzando grandes tallas con bajos niveles de parasitismo, lo cual estaría favorecido por la alta disponibilidad de presas y sustratos adecuados para la especie. A partir de esto, se sugiere que estas zonas se mantengan como áreas exclusivas de pesca, de manera tal de minimizar el impacto ocasionado por el creciente turismo. Además, se sugiere que se mejoren los registros de pescadores, acopiadores y capturas, de manera tal de contar con una estadística pesquera actualizada y confiable que permita realizar el seguimiento de la pesquería. Por otra parte, se debería tender a reservar el ejercicio de la actividad

exclusivamente a los pulperos experimentados (o aprendices de ellos), debido a que generan un mínimo impacto sobre el ambiente.

Contrariamente, el sector del Complejo Islote Lobos, por la particularidad de ser un Área Marina Protegida y las características disímiles que presentan los pulpitos de esta zona (menor talla y fecundidad, ciclo de vida más corto, alta prevalencia de parásitos y altos niveles de depredación), debería ser manejada con un régimen controlado de explotación. En este sentido, es imprescindible contar con el control permanente (guardafaunas) que eviten el ingreso de recolectores no autorizados (que no cuenten con el correspondiente permiso de pesca otorgado por la Policía de Pesca de la provincia de Río Negro) y que al mismo tiempo, restrinjan la incursión de los pescadores a los islotes, previniendo el disturbio sobre las colonias de aves y mamíferos marinos.

Por otra parte, en la bahía de San Antonio, el rápido desarrollo de la pesquería con refugios artificiales debería ser manejado bajo el principio de precaución. Si bien esta modalidad de pesca se encuentra enmarcada en un esquema de pesca experimental, la falta de control por el autoridad de aplicación, ocasiona el incumplimiento de las medidas de manejo por parte de los pescadores, como el aumento del número de refugios utilizados, la pesca ilegal durante el periodo de veda o la participación en la actividad de personas no autorizadas. Así, a partir de las características propias de la población de pulpitos en la bahía de San Antonio (presencia de cohortes sub-anuales con diferentes patrones de crecimiento, alta fecundidad, diferencias en las tallas de primera madurez y baja disponibilidad de refugios y presas) se sugiere que esta modalidad de pesca continúe bajo el esquema experimental, evaluandose periódicamente su continuidad. Por otra parte, se sugiere que se revisen detalladamente los mecanismos de control de esta pesquería, ya que su incumplimiento y/o mala aplicación podrían ocasionar la sobre-explotación del pulpito en la bahía de San Antonio.

Las medidas de manejo aquí planteadas no pretenden ser consideradas como la estrategia de manejo a ser establecida para esta especie, sino que consisten en sugerencias concretas y realizables en el corto plazo. En este sentido, es necesario que la pesquería de *O. tehuelchus* en el Golfo San Matías, así como la del resto de los invertebrados explotados comercialmente, sean reguladas mediante estrategias de manejo a largo plazo, que incluyan planes de manejo y planes operativos anuales, que permitan el monitoreo de las poblaciones y la adaptación de las medidas de manejo de acuerdo al comportamiento de los recursos y la explotación que se haga de ellos.

10. CONCLUSIONES GENERALES

• Este es el primer trabajo que pone en evidencia comparativamente variaciones en las características biológicas y poblacionales del pulpito patagónico *O. tehuelchus* en distintos ambientes costeros del Golfo San Matías.

• Las distribuciones de frecuencias de pesos mensuales del pulpito patagónico difieren entre los sectores estudiados y no es posible establecer un único patrón de distribución de tallas general. Para los tres sitios de estudio se observó que en promedio las hembras fueron más pesadas que los machos, y los individuos de la bahía de San Antonio alcanzaron mayores tallas que los de El Fuerte y los de Islote Lobos.

• En el sector intermareal y submareal somero de la bahía de San Antonio y El Fuerte, en general la proporción de sexos se mantiene 1:1 a lo largo de todo el año. Por el contrario, en Islote Lobos se observó una mayor proporción de hembras durante la mayoría de los meses. Esta diferencia estaría dada por una supervivencia diferencial entre machos y hembras. La mayor proporción de hembras post-desove en este último sitio estaría relacionada con la permanencia en el refugio durante los meses de cuidado de la puesta y por lo tanto, la mayor vulnerabilidad al arte de pesca. Además, los machos serían más móviles y por lo tanto, tendrían mayor probabilidad de morir por depredación, particularmente en Islote Lobos, en donde la presión de depredación sería más alta debido a la presencia de colonias de mamíferos y aves marinas.

• La principal estación de reclutamiento fue la primavera (septiembre, octubre, noviembre). Aunque Islote Lobos presentó una mayor proporción de hembras maduras, el mayor reclutamiento se observó en El Fuerte.

• Los tres sitios difieren en las densidades de pulpito presente. Islote Lobos es el sitio con mayor densidad y presenta la mayor variabilidad en las capturas. En contraposición, la bahía es el ambiente con menor densidad de pulpos en la zona intermareal, probablemente por la escasa disponibilidad de refugios naturales.

• El pulpito patagónico presenta una distribución espacial agregada en el sector intermareal del Golfo San Matías. Esto probablemente esté correlacionado con el hábito de vida de esta

especie en relación a la disponibilidad y distribución de las presas en el intermareal y la necesidad de sustratos duros para refugiarse durante las horas de bajamar. Además, la distribución espacial en relación a la distancia a la línea de bajamar, varía estacionalmente. Durante los meses cálidos los pulpos se encuentran ampliamente distribuidos en el horizonte medio e inferior del mediolitoral, probablemente aprovechando la alta disponibilidad de presas. Contrariamente, durante los meses fríos sólo se registran pulpitos en el horizonte inferior del mediolitoral cercanos a la línea de bajamar, de manera que los individuos permanecerían poco tiempo expuestos a las condiciones ambientales estresantes (e.g. baja temperatura).

- El índice gonadosomático (relación peso ovario/peso total) de las hembras de El Fuerte e Islote Lobos mostró altos valores durante un periodo acotado (en otoño, de marzo a mayo), coincidente con la principal época de puesta en estos sitios. En contraposición, la bahía mostró un amplio periodo en el cual las hembras se encontrarían maduras (de marzo a noviembre), lo cual determinaría una prolongada temporada de puesta. Para los machos el índice gonadosomático mostró un patrón similar en El Fuerte e Islote Lobos, madurando unos meses antes que las hembras (máximos valores entre diciembre y marzo). En la bahía de San Antonio, el índice gonadosomático de los machos es menor que en los otros sitios, pero "sostenido" durante todo el año, lo cual es de esperarse si las hembras se encuentran maduras durante la mayor parte del año.

- Al igual que para otras especies de pulpos, el índice de condición mostró valores máximos para ambos sexos, previamente a la temporada de reproducción y puesta. Para las hembras de los tres sitios el índice de condición mostró valores más altos que para los machos, lo que estaría relacionado con la necesidad de rápido desarrollo del ovario y la acumulación de reservas para la época de cuidado de la puesta.

- Para los tres sitios de estudio, el análisis de dieta mostró que las principales presas son crustáceos, moluscos y peces, y se registró canibalismo, incluso en individuos juveniles. *O. tehuelchus* es un depredador generalista que incluye un amplio rango de presas en su dieta, consumiendo los organismos más abundantes y disponibles en el ambiente.

• Existe una alta prevalencia de parásitos protozoos coccídeos en las poblaciones de pulpito patagónico dentro del Golfo San Matías. Los menores niveles de parasitismo se observaron en El Fuerte y los mayores en Islote Lobos. A medida que crecen y llegan al estado adulto, el porcentaje de pulpitos parasitados alcanza el 100% en Islote Lobos y entre 25-50% en El Fuerte y la bahía de San Antonio. Aunque la infestación por estos parásitos no pareciera ser la principal causa de muerte, la alta prevalencia podría estar afectando las características poblacionales del pulpito, influyendo en la talla, el ciclo de vida, la madurez, y la supervivencia de estos individuos.

• El modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy permitió describir y comparar el patrón de crecimiento de *O. tehuelchus* en diferentes ambientes del Golfo San Matías. Dentro de la bahía de San Antonio el pulpito patagónico pareciera tener las condiciones más favorables para una temporada de puesta extendida, la cual promueve el desarrollo de dos cohortes sub-anuales con diferente patrón de crecimiento. Esta variabilidad en el crecimiento entre cohortes sub-anuales podría ser debida a que cada cohorte encontrará temperaturas más cálidas y crecerá más rápidamente que las cohortes previamente reclutadas.

• Los pulpos de Islote Lobos tienen un período de vida más corto (27 meses aproximadamente) en comparación con las poblaciones que se encuentran más al norte, en El Fuerte y la bahía de San Antonio (entre 27 y 36 meses). Las tasas de crecimiento de *O. tehuelchus* están fuertemente influenciadas por la estacionalidad. El pulpito crece a una tasa menor durante los meses fríos y alcanza las tasas de crecimiento más rápidas durante primavera y verano previo a la época de desove.

• Con respecto a la estrategia reproductiva del pulpito, las hembras de Islote Lobos mostraron una talla de primera madurez significativamente menor que los otros sitios. Esto sería una consecuencia directa del menor tamaño de los pulpitos en este sitio, los cuales nunca alcanzan las tallas de los individuos en los otros sectores. Para los machos de El Fuerte e Islote Lobos las tallas de primera madurez fueron similares a las de las hembras, pero en la bahía de San Antonio la talla de madurez para los machos fue mucho menor. Esto último estaría en relación con el extenso periodo de madurez de las hembras en este sitio, y la necesidad que una alta proporción de machos se encuentren maduros durante la

mayor parte del año. En este sentido, la maduración de *O. tehuelchus* estaría más relacionada con el tamaño del cuerpo que con la edad.

• Las diferencias en las distribuciones de frecuencias de tallas ovocitarias entre sitios refuerzan los resultados del extendido periodo de puesta del pulpito en la bahía de San Antonio. En este sitio, los pulpitos presentan ovocitos grandes y maduros durante varios meses, cuando en El Fuerte e Islote Lobos sólo se observan ovocitos pequeños e inmaduros. Además, la distribución de tallas de ovocitos en los tres sitios mostró una sola moda que aumenta en tamaño y número a medida que se acerca la época de maduración y puesta. En base a esta observación, es decir que existe un patrón de ovulación sincrónico, y un único periodo de puesta, la estrategia de *O. tehuelchus* sería desovante terminal simultáneo. Aunque esta pareciera ser también la estrategia más probable para los pulpitos que se encuentran en la bahía de San Antonio, el extendido periodo de desove podría actuar como una forma de incrementar la fecundidad o podría relacionarse con diferencias en el ambiente, lo que a su vez podría afectar el desarrollo sincrónico de los ovocitos.

• Los pulpitos de Islote Lobos presentan menor fecundidad potencial (menor número de ovocitos en el ovario) que los de los otros sitios, lo cual sería consecuencia del menor tamaño de estos individuos. La fecundidad potencial fue superior en El Fuerte y la bahía de San Antonio, siendo consistentes con el número de huevos en la postura reportado para el pulpito por otros autores. Asumiendo que el pulpito patagónico es semélparo y que el número de ovocitos en el ovario es un buen indicador de la fecundidad potencial, los individuos más grandes durante la madurez es probable que contribuyan más a la camada de la próxima generación. En este aspecto, se observó un incremento en el número de ovocitos en relación al peso total del pulpo siguiendo una relación potencial.

• Se registraron variaciones particulares en las características ambientales de los tres ambientes costeros estudiados en el Golfo San Matías. La bahía de San Antonio fue el sitio con mayor amplitud térmica, registrándose entre 2-4ºC por encima y por debajo de los otros sitios en verano e invierno, respectivamente. Para el sector aledaño a Islote Lobos se observaron las menores temperaturas durante el verano. La salinidad de los sectores intermareales fue muy variable dependiendo de las condiciones ambientales, sin embargo, la bahía de San Antonio mostró valores de salinidad superiores a los otros dos sitios durante todo el periodo de estudio.

• En relación a las características estructurales de cada sitio de estudio, se observó que la rugosidad fue superior en El Fuerte, seguido de Islote Lobos y la bahía de San Antonio, con el menor índice de rugosidad. En El Fuerte predominaron los sustratos rocosos con algas verdes y rojas, más frecuentes en primavera y verano. Islote Lobos mostró valores intermedios de sustrato rocoso y algas, y en algunos sitios, alta presencia de canto rodado, arena y conchilla. La bahía de San Antonio se caracterizó por presentar principalmente canto rodado, arena y conchilla, y en primavera mayor frecuencia de algas pardas.

• Se identificaron los tipos de refugio utilizados por el pulpito tehuelche en el intermareal rocoso del Golfo San Matías. Los tipos más utilizados consistieron en refugios de tamaños intermedios, generalmente largos, estrechos y bajos. Además, el tamaño del refugio estuvo correlacionado positivamente con la profundidad del charco, y a su vez, el tamaño del charco estuvo correlacionado positivamente con la distancia al pulpo más cercano. El otro tipo de refugio muy utilizado y con características opuestas, consistió en rocas o refugios muy pequeños, generalmente en charcos grandes y poco profundos.

• El Fuerte es el sitio que presenta la mayor disponibilidad de presas, principalmente durante los meses cálidos. Islote Lobos tendría menor abundancia de presas disponibles, lo cual podría ser uno de los factores que afecta el índice de condición de los individuos, las tasas de crecimiento y/o el desarrollo gonadal y fecundidad.

• El Fuerte es el sitio con mayor intensidad pesquera, seguido de la bahía de San Antonio, e Islote Lobos. La estimación de captura anual de pulpito más confiable en El Fuerte indica aproximadamente 30 toneladas. Para Islote Lobos, no hay registros de actividad pesquera, estimando para la zona costera aledaña menos de 5 toneladas anuales. Contrariamente, en la bahía de San Antonio desde el inicio de la pesquería con refugios artificiales ha habido un incremento en el número de pescadores, el número de salidas de pesca y la captura anual de pulpito. Así, en 2009, la captura anual fue casi cinco veces superior a la captura registrada durante el primer año de la pesquería. Esto probablemente se deba a un incremento del número de pescadores autorizados y el número de salidas por pescador. Lo que a su vez, estaría relacionado con la pesca ilegal durante los meses de veda del recurso.

• Para los tres sectores costeros estudiados en el Golfo San Matías existe una estrecha relación entre las características de las poblaciones y la estacionalidad ambiental. La temperatura se encuentra correlacionada positivamente con la densidad de pulpitos, la disponibilidad de presas y la intensidad pesquera. De manera general, durante los meses cálidos los pulpitos juveniles (pequeños e inmaduros) tienen las máximas tasa de crecimiento, favorecidas por la mayor disponibilidad de presas. Esto les permite a finales del verano de su segundo año de vida, alcanzar la madurez de sus gónadas y las máximas tallas, y reproducirse durante el otoño. Además, durante los meses de verano se presentan los mayores niveles de explotación pesquera, que alcanzan los máximos rendimientos hacia fines de verano y comienzo del otoño. Por otra parte, la prevalencia de parásitos también guarda relación con la temperatura y la talla de los individuos, siendo los pulpitos más grandes los más parasitados.

• La plasticidad fenotípica en respuesta a las condiciones ambientales particulares de cada sector, pareciera ser una de las características inherentes de los pulpitos. En Islote Lobos las menores tallas y ciclo de vida más corto, lo cual está relacionado a su vez con la menor talla de primera madurez y menor fecundidad, serían una consecuencia de la menor temperatura registrada en la zona sur del golfo. Esto determina que los organismos presenten tasas de crecimiento más lentas, que en combinación con la menor disponibilidad de presas, origina individuos más pequeños que no alcanzan las tallas observadas en los otros sitios. Por otra parte, la mayor incidencia de parásitos, que alcanza el 100% de la población adulta, afecta la condición de los individuos. Esto último, sumado a la alta presión de depredación, disminuiría la probabilidad de supervivencia y la duración del ciclo de vida de los pulpitos de Islote Lobos.

• La población de pulpito en El Fuerte presentaría las mejores condiciones biológicas y poblacionales. Los individuos de este sitio alcanzan las mayores tasas de crecimiento, lo cual origina pulpos de gran tamaño, con altos índices gonadosomáticos y de condición durante la época de maduración y puesta. Además, en este sitio, se observan las mayores tasas de reclutamiento, que se verían favorecidas por una alta probabilidad de supervivencia, debida a la baja presión de depredación y la baja prevalencia de parásitos. A su vez, el incremento de la temperatura durante los meses estivales, en conjunto con la alta disponibilidad de presas y de sustratos adecuados para el pulpito, favorecería las altas tasas

de crecimiento y densidad. Esto además, permite una alta intensidad de explotación pesquera durante los meses de verano.

• En contraposición con los otros sitios, los amplios rangos de temperatura y salinidad observados en la bahía de San Antonio favorecen en el pulpito patagónico, la aparición de cohortes sub-anuales con distinto patrón de crecimiento dependiendo de la época de eclosión de los huevos. A su vez, esto se manifiesta en un comportamiento diferente de los índices gonadosomáticos y de condición, con respecto a los de los otros sitios, y ocasiona tallas de primera madurez muy disímiles entre sexos. Por otra parte, la menor rugosidad y en consecuencia menor disponibilidad de sustratos y refugios adecuados para el pulpito, en conjunto con las altas densidades durante los meses de verano, favorecen el desarrollo de una pesquería con refugios artificiales de gran intensidad en los últimos años.

• Las características propias de la pesquería de pulpito en el sector intermareal del Golfo San Matías, determinan que ésta se desarrolle ininterrumpidamente durante los últimos 60 años y no muestre problemas de sobreexplotación. Sin embargo, a partir de los resultados obtenidos en este estudio se recomienda que se elabore una estrategia de manejo que contemple las interacciones de la pesquería con otras actividades costeras, así como las características biológicas y poblacionales propias de la especie en cada ambiente en particular.

• El sector de El Fuerte y la zona costera aledaña ha demostrado que puede soportar altos niveles de explotación pesquera y la población de pulpito se encontraría en buen estado. Se sugiere que estas zonas se mantengan como áreas exclusivas de pesca, de manera tal de minimizar el impacto ocasionado por el creciente turismo. Además, se sugiere que se mejoren los registros de pescadores, acopiadores y capturas, de manera tal de contar con una estadística pesquera actualizada y confiable que permita realizar un monitoreo eficiente de la pesquería.

• Contrariamente, el sector de Islote Lobos, por la particularidad de ser un Área Marina Protegida y las características disímiles que presentan los pulpitos de esta zona, debería ser manejada con un régimen controlado de explotación. Debería evitarse el ingreso de

recolectores no autorizados y al mismo tiempo, restringirse la incursión de los pescadores a los islotes, previniendo el disturbio sobre las colonias de aves y mamíferos marinos.

• En la bahía de San Antonio, el rápido desarrollo de la pesquería con refugios artificiales debería ser manejado con precautoriedad. A partir de las características propias de la población de pulpitos en la bahía de San Antonio se sugiere que esta modalidad de pesca continúe bajo el esquema experimental, evaluando periódicamente su continuidad. Además, se sugiere que se revisen detalladamente los mecanismos de control de esta pesquería, ya que su incumplimiento y/o mala aplicación podrían ocasionar la sobre-explotación del pulpito en la bahía de San Antonio.

11. BIBLIOGRAFÍA

Aliotta S, Schnack EJ, Isla FI, Lizasoain GO (2000) Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen macromareal. Asoc. Arg. Sed. 7(1-2): 95-107.

Altman JS (1967) The behaviour of *Octopus vulgaris* Lam. In its natural habitat: a pilot study. Underwater Ass. Rep. 1966-67:76-83.

Ambrose R (1982) Shelter utilization by the molluscan Cephalopod *Octopus bimaculatus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7:67-73.

Ambrose R (1984) Food preference, prey availability and the diet of *Octopus bimaculatus* Verrill. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 77:29-44.

Ambrose RF (1988) Population dynamics of *Octopus bimaculatus*: influence of life history patterns, synchronous reproduction and recruitment. Malacologia 29: 23-39.

Anderson TJ (1997) Habitat selection and shelter use by *Octopus tetricus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 150:137-148.

Anderson RC, Hughes PD, Mather JA, Steele WC (1999) Determination of the diet of *Octopus rubescens* Berry, 1953 (Cephalopoda, Octopodidae) through examination of its beer bottle dens in Puget Sound. Malacologia 41:455-460.

Aronson RB (1986) Life history and den ecology of *Octopus briareus* Robson in a marine lake. J. Exp. Mar. Biol. 95:37-56.

Arreguín-Sánchez F, Solis-Ramírez MJ, González de la Rosa ME (2000) Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico. Rev. Biol. Trop. 48(2-3):323-331.

Aubone A, Wöhler OC (2000) Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. INIDEP Informe Técnico 37. ISSN 0327-9642.

Balguerías E, Hernández-González C, Perales-Raya C (2002) On the identity of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 stocks in the Saharan bank (Northwest Africa) and the relation to some environmental factors. Bull. Mar. Sci. 71(1):147-163.

Barratt IM, Johnson MP, Allcock AL (2007) Fecundity and reproductive strategies in deep-sea incirrate octopuses (Cephalopoda: Octopoda). Mar. Biol. 150:387-398.

Bartol IK, Mann R, Vecchione M (2002) Distribution of the euryhaline squid *Lolliguncula brevis* in Chesapeake Bay: effects of the selected abiotic factors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 226:235-247.

Batthacharya CG (1967) A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics 23, 115-135.

Beck MW (1998) Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. Mar. Ecol. Prog. Ser. 169:165-178.

Beck MW (2000) Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 249:29-49.

Beddingfield SD, McClintock JB (2000) Demographic characteristics of *Litechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. Mar. Ecol. 21(1):17-40.

Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, UK.

Belcari P, Tserpes G, Gonzalez M, Lefkaditou E, Marceta B, Piccinetti Manfrin G, Souplet A (2002) Distribution and abundance of *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798) and *E. moschata* (Lamarck, 1798) (Cephalopoda: Octopoda) in the Mediterranean Sea. Sci. Mar. 66(2):143-155.

Bellido JM, Pierce GJ, Wang J (2001) Modelling intra-annual variation in abundante of squid *Loligo forbesi* in Scottish waters using generalised additive models. Fis. Res. 52:23-39.

Boyle P, Rodhouse P (2005) Cephalopods: ecology and fisheries. Blackwell Publishing, Singapore.

Boyle PR (1990) Cephalopod biology in the fisheries context. Fish. Res. 8:303-321.

Boyle PR, Boletzky SV (1996) Cephalopod Populations: Definition and Dynamics. Phil Trans: Biol. Sci. 351(1343):985-1002.

Boyle PR, Daly HI (2000) Fecundity and spawning in a deep-water cirromorph octopus. Mar. Biol. 137:317-324.

Boyle PR, Pierce GJ, Hastie LC (1995) Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*. Mar. Biol. 121: 501-508.

Caddy JF (1983) The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. En Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fisheries Technical Paper 231:416-457. Rome.

Caddy JF (1991) Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models? En Jereb, Raganese y Boletsky (eds) Squid age determination using statoliths. Proceedings of the International Workshop held in the Institute de Tecnologia de la Pesca e del pescato, Italia. Publicación especial 1:53-124.

Caddy JF, Rodhouse PG (1998) Cephalopod and grounfish landings: evidence for ecological change in global fisheries. Rev. Fish Biol. Fish. 8:431-444.

Caley MJ, John JS (1996) Refuge availability structures assemblages of tropical ref. fishes. J. An. Ecol. 65:414-428.

Calow P (1987) Fact and theory: an overview. En Boyle PR (ed) Cephalopod life cycles. Vol. 2:351-365. Academia Press. London.

Castellanos ZA, Menni RC (1969) Sobre dos pulpos costeros de la Argentina. Neotrópica, 15: 89-94.

Castro BG, Guerra A (1990) The diet of *Sepia officinalis* (Linnaeus 1758) and *Sepia elegans* (D'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Sepioidea) from the Ría de Vigo (NW Spain). Sci. Mar. 54:375-388.

Caveriviere A, Domain F, Diallo A (1999) Observation on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). Aquat. Liv. Res. 12:151-154.

Challier L, Royer J, Pierce GJ, Bailey N, Roel B, Robin JP (2005) Environmental and stock effects on recruitment variability in the English Channel squid *Loligo forbesi*. Aquat. Liv. Res. 18:353–360.

Chapela A, González AF, Dawe EG, Rocha FJ, Guerra A (2006) Growth of common octopus (*Octopus vulgaris*) in cages suspended from rafts. Sci. Mar. 70:121-129.

Chen CS,Chiu TS, Haung WB (2007) The spatial and temporal distribution patterns of the argentine short-finned squid, *Illex argentinus*, abundances in the southwest Atlantic, and the effects of environmental influences. Zool. Studies 46(1):111-122.

Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in Marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK.

Collins MA, Boyle PR, Pierce GJ, Key LN, Hughes SE, Murphy J (1999) Resolution of multiple cohorts in the *Loligo forbesi* population from the west of Scotland. ICES J. Mar. Sci. 56:500-509.

Commito JA, Rusignuolo BR (2000) Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 255:133-152.

Cortez T, Castro BG, Guerra A (1995) Feeding dynamics of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) in northern Chile waters. Mar. Biol. 123:497-503.

Cortez T, González AF, Guerra A (1999) Growth of *Octopus mimus* (Cephalopoda, Octopodidae) in wild populations. Fish. Res. 42:31-39.

Dans SL, Crespo EA, Pedraza SN, Koen Alonso M (2004) Recovery of the South American Sea lion population (*Otaria flavescens*) in northern Patagonia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61:1681-1690.

Demarcq H, Faure V (2000) Coastal upwelling and associated retention indices derived from satellite SST. Application to *Octopus vulgaris* recruitment. Oceanologica Acta 23(4):391-408.

Denis V, Lejeune J, Robin JP (2002) Spatio-temporal analysis of commercial trawler data using general additive models : patterns of Loliginid squid abundance in the north-east Atlantic. ICES J. Mar. Sci. 59:633-648.

Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2009) InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Domain F, Jouffre D, Caveriviere A (2000) Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 80:699-705.

Doubleday Z, Semmens JM, Pecl G, Jackson G (2006) Assessing the validity of stylets as ageing tools in *Octopus pallidus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 338:35-42.

Downes BJ, Lake PS, Schreiber ES, Glaister A (2000) Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on steam invertebrates. Oecología, 123: 569-581.

Dunn MR (1999) Aspects of the stock dynamics and exploitation of cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), in the English Channel. Fish. Res. 40:277-293.

Escofet AM, Oresanz JM (1977) Biocenología bentónica del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodología, experiencias y resultados del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología.

FAO (2008) FAO Fisheries Department, Fishery information, Data and Statistics Unit. Fishstat Plus: Universal software for fisheries statistical time series. Ver.2.32, 2000.

Faraj A, Bez N (2007) Spatial considerations for the Dakhla stock of *Octopus vulgaris*: indicators, patterns, and fisheries interactions. ICES J. Mar. Sci.64:1820-1828.

Forsythe JW (1984) *Octopus joubini* (Mollusca: Cephalopoda): a detailed study of growth through the full life cycle in a closed seawater system. J. Zool. London 202:393-417.

Forsythe, J.W. (1993). A working hypothesis on how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods. En Recent advances in cephalopod fisheries biology (eds. T. Okutani, R.K. O'Dor & T. Kubodera). Tokio.

Forsythe JW (2004) Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: From hypothesis to practice. Mar. Freshw. Res. 55:331-339.

Forsythe JW, Hanlon RT (1988) Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. Mar. Biol. 98:369-379.

Forsythe JW, Van Heukelem WF (1987) Growth. En Boyle PR (ed) Cephalopod life cycles. Vol. 2:135-156. Academic Press. London.

Forsythe JW, Walsh LS, Turk PE, Lee PG (2001) Impact of temperature on juvenile growth and age at first egg-laying of the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity. Mar. Biol. 138:103-112.

Frost NJ, Burrows MT, Johnson MP, Hawkins SJ (2005) Measuring surface complexity in ecological studies. Limnol. Oceanog. Methods 3:203-210.

Gabr HR, Hanlon RT, El-Etreby S (1999) Reproductive versus somatic growth during the life cycle of the cuttlefish *Sepia pharaonis* Ehrenbergf, 1831. Fish. Bull. 97:802-811.

Gagliardini D, Rivas A (2004) Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT/TM and ETM+ data. Gayana 68:186-193.

García-Charton J, Perez-Ruzafa A (1999) Ecological heterogeneity and the evaluation of the effects of marine reserves. Fish. Res. 42:1-20.

García-Charton JA, Pérez-Ruzafa A (1998) Correlation between habitat structure and a rocky ref. fish assemblage in the Southwest Mediterranean. Mar. Ecol. 19(2):111-128.

García-Charton JA, Pérez-Ruzafa A. 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef. fish assemblages. Mar. Biol., 138:917-934.

García-Charton JA, Pérez-Ruzafa Á, Sánchez-Jerez P, Bayle-Sempere JT, Reñones O, Moreno D. 2004. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef. fish assemblages. Mar. Biol. 144:161-182.

García-Charton JA, Williams ID, Pérez-Ruzafa A, Milazzo M, Chemello R, Marcos C, Kitsos MS, Koukouros A. Riggio S (2000) Evaluating the ecological effects of the Mediterranean marine protected areas: habitat, scale and the natural variability of ecosystems. Environm. Conserv. 27(2):159-178.

Gayanilo FC, Sparre P, Pauly D (2005) FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II). User's Guide. FAO Comp Inf Ser (Fisheries) 8, FAO, Rome

Gee JM, Warwick RM (1994) Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 103:141-150.

Gestal C, Abollo E, Pascual S (2002a) Observations on associated histopathology with Aggregata octopiana infection (Protista:Apicomplexa) in *Octopus vulgaris*. Dis. Aquat. Org. 50:45-49.

Gestal C, de la Cadena MP, Pascual S (2002b) Malabsortion síndrome observed in the common octopus *Octopus vulgaris* infected with *Aggregata octopiana* (Protista: Apicomplexa). Dis. Aquat. Org. 51:61-65.

Guerra A (1979) Fitting a von Bertalanffy expression to Octopus vulgaris growth. Inv. Pesq. 43:319-327.

Guerra A, Castro BG (1994) Reproductive-somatic relationships in *Loligo gahi* (Cephalopoda: Lologinidae) from Falkland Islands. Antartic Sci. 6(2):175-178.

Hanlon R, Messenger J (1996) Cephalopod behaviour. Cambridge University Press. Cambridge.

Hartwick EB, Ambrose RF, Robinson SMC (1984) Den utilization and the movement of the tagged *Octopus dofleini*. Mar. Behav. Physiol.11:95-110.

Hartwick EB, Thorarinsson G (1978) Den associates of the giant Pacific octopus *Octopus dofleini* (Wulker). Ophelia 17:163-166.

Hastings HM, Sugihara G (1993). En Fractals: a User's Guide for the Natural Sciences. Oxford University Press, Oxford.

Hatfield EMC, Rodhouse PG, Barber DL (1992) Production of soma and gonad in maturing female *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). J. Mar. Biol. Ass. UK. 72:281-291.

Hoving HJT, Laptikhovsky V, Piatkowski U, Önsoy B (2008) Reproduction in *Heteroteuthis dispar* (Rüppell, 1844) (Mollusca: Cephalopoda): a sepiolid reproductive adaptation to an oceanic lifestyle. Mar. Biol. 154:219-230.

Ibáñez CM, Pardo-Gardarillas MC, George-Nascimento M (2005) Uso del microhábitat por el protozoo parásito *Aggregata patagonica* Sardella, Ré y Timi, 2000 (Apicomplexa: Aggregatidae) en su hospedador definitivo, el pulpo *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1852) (Cephalopoda: Octopodidae) en el sur de Chile. Rev. Chilena de Hist. Nat. 78:441-450.

Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K (1993) Maturation process of Japanese common squid Todarodes pacificus in captivity. En Okutani T, O'Dor RK, Kuboreda T (eds.): Recent advances in cephalopod fisheries biology. Tokai University, Tokyo, 1993. pp. 179-87.

Iribarne OO (1990a) The ecology and harvest of the small Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus* (d'Orbigny). Master Science Thesis, University of Washington

Iribarne O (1990b) Use of shelter by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus*: availability, selection and effects on fecundity. Mar. Ecol. Progr. Ser. 66: 251-258.

Iribarne OO (1991a) Intertidal harvest of the Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus* (d´Orbigny). Fish. Res. 12:375-390.

Iribarne O (1991b) Life history and distribution of the small south-western Atlantic octopus, *Octopus tehuelchus*. J. Zool. Lond. 223: 549-565.

Iribarne O, Fernandez M, Zucchini H (1991c) Prey selection by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus* d´Orbigny. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 148: 271-281.

Iribarne OO, Fernandez M, Diaz M, Clemente M (1993) Prey attack by the Patagonian octopus *Octopus tehuelchus* d'Orbigny: an odd pattern. The Veliger 32(2):199-202.

Jackson GD (2004) Cephalopod growth: historical context and future directions. Mar. Fresh. Res. 55:327-329.

Jackson GD, Moltschaniwskyj NA (2002) Spatial and temporal variation in growth rates and maturity in the Indo-Pacific squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae). Mar. Biol. 140:747-754.

Jackson GD, Wadley VA (1998) Age, growth and reproduction of the tropical squid Nototodarus hawaiiensis (Cephalopoda: Ommastrephidae) off the North West slope of Australia. Fish. Bull. 96:779-787

Jackson GD, Wotherspoon S, Jackson CH (2007) Temporal life history plasticity of the Southern Ocean squid *Todarodes filippovae* from waters off Tasmania, Australia. Mar. Biol. 150:575-584.

Johnson MP, Frost NJ, Mosley MWJ, Roberts MF, Hawkins SJ (2003) The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. Ecol. Letters 6:126-132.

Katsanevakis S, Verriopoulus G (2004) Abundance of *Octopus vulgaris* on soft sediments. Sci. Mar. 68(4):553-560.

Kendall M, Stuart A. (1979) The Advance Theory of Statistics. Vol. 2. Charles Griffin & Company limited. London.

Koen Alonso M, Crespo EA, Pedraza SN, García NA, Coscarella MA (2000) Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. Fish Bull. 98:250-263.

Laptikhovsky V, Salman A (2003) On reproductive strategies of the epipelagic octopods of the superfamily Argonautoidea (Cephalopoda: Octopoda). Mar. Biol. 142:321-326.

Laptikhovsky VV, Arkhipkin AI, Hoving HJT (2007) Reproductive biology in two species of deep-sea squids. Mar. Biol. 152:981-990.

Laughlin RA, Livingstone RJ (1982) Environmental and trophic determinants of the spatial/temporal distribution of the brief squid (*Lolliguncula brevis*) in the Apalachicola estuary (North Florida, USA). Bul. Mar. Sci. 32(2):489-497.

Le Hir M, Hily C (2005) Macrofaunal diversity and habitat structure in the intertidal boulder fields. Biodiv. Conserv. 14:233-250.

Leite TS, Haimovici M,Mather J, Lins Oliveira JE (2009) Habitat, distribution, and abundance of the commercial octopus (*Octopus insularis*) in a tropical oceanic island, Brazil: Information for management of an artisanal fishery inside a marine protected area. Fish. Res. 98:85-91.

Lefkaditou E, Politou CY, Palialexis A, Dokos J, Cosmopoulos P, Valavanis VD (2008) Influences of environmental variability on the population structure and distribution patterns of the short-fin squid *Illex coindetti* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Eastern Ionian Sea. Hydrobiol. 612:71-90.

Leporati SC (2008b) Fisheries biology and population dynamics of the pale octopus (*Octopus pallidus*). PhD Thesis. University of Tasmania.

Leporati SC, Pecl GT, Semmens JM (2007) Cephalopod hatchling growth: the effects of initial size and seasonal temperatures. Mar. Biol. 151:1375-1383.

Leporati SC, Pecl GT, Semmens JM (2008c) Reproductive status of *Octopus pallidus*, and its relationship to age and size. Mar. Biol. 155:375-385.

Leporati SC,,Semmens JM, Pecl GT (2008a) Determining the age and growth of wild octopus using stylet increment analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 367:213-222.

Leum LL, Choat JH. 1980. Density and distribution patterns of the temperate marine fish *Cheilodactylu sspectabilis* (Cheilodactilydae) in a reef environment. Mar. Biol. 57:327-337.

Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. Mar. Biol. 49:317–323.

Mangold K (1983) *Octopus vulgaris*. En Boyle PR (ed.), Cephalopod Life Cycles. 2. Comparative Studies. Academic Press. Londres.

Martínez S, del Río C. 2002. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. An. Biol. 24: 121-130.

Mather JA (1982) Factors affecting the spatial distribution of natural populations of *Octopus joubini* Robson. Anim. Behav. 1166-1170.

McCoy ED, Bell SS (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex Topic, p.3-27. En Bell SS, McCoy ED, Mushinsky (eds.), Habitat structure: The physical arragment of objects in space. Chapman Hall, Londres.

Medina AI, Narvarte MA, Bidau C (2009) Las poblaciones de *Zidona dufresnei* (Donovan 1823) (Neograstropoda: Volutidae) que habitan el Mar Argentino, ¿son diferentes en su estructura poblacional? VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Bahía Blanca, 30 Nov-4 Dic 2009.

Melo YC, Sauer WHH (1998) Ovarian atresia in cephalopods. S. Afr. J. Mar. Sci. 20:143-151.

Melo YC, Sauer WHH (1999) Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris* reynaudii off the coast of South Africa. Mar. Biol. 135:307-313.

Méndez-Casariego A, Schwindt E, Iribarne O (2004) Evidence of habitat structure-generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. Mar. Biol. 145:259-264.

Moltschaniwskyj NA, Pecl GT (2003) Small-scale spatial and temporal patterns of egg production by the temperate loliginid squid *Sepioteuthis australis*. Mar. Biol. 142: 509–516.

Moreno A, Pereira J, Cunha M (2005) Environmental influences on age and size at maturity of *Loligo vulgaris*. Aquat. Living Res. 18:377-384.

Morgan SG (1996) Plasticity in reproductive timing by crabs in adjacent tidal regimes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 139:105-118.

Narvarte M, González R, Fernández M (2006) Comparison of Tehuelche octopus (*Octopus tehuelchus*) abundance between an open-access fishing ground and a marine protected area: Evidence from a direct development species. Fish. Res. 79: 112- 119.

Narvarte M, Willers V, Avaca MS, Echave ME (2008) Population structure of the snail *Buccinanops globulosum* (Prosobranchia,Nassariidae) in San Matías Gulf, Patagonia Argentina: Isolated enclaves? J. Sea. Res. 60:144-150.

Narvarte MA, González R, Fernández M. 2000. Reservas marinas como herramientas para la conservación y el manejo de poblaciones: un estudio sobre el pulpito (*Octopus tehuelchus*) en el Golfo San Matías. Abstract IV Jorn. Nac. de Cs. del Mar 1994. P. Madryn, Chubut.

Narvarte MA, González R, Sica MI (1996) Estado actual de la pesquería del pulpito patagónico *Octopus tehuelchus* en el Golfo San Matías. Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. GEF/PNUD-WCS/FPN. Informe Técnico N° 19.

Narvarte MA, Storero LP, Shneider C, González RA (2010) Use of Fine Scale Satellite Imagery to Support Studies on the Distribution of the Small Octopus *Octopus tehuelchus* in a Marine Protected Area of Northern Patagonia. Ocean from Space Symposium. Venecia 2010.

Natsukari Y, Nokanose T, Oda K (1988) Age and growth of loliginid squid *Photololigo edulis* (Hoyle, 1885). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 116:177-190.

Nepita-Villanueva MR, Defeo O (2001) Crecimiento del pulpo *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda) de la costa de Yucatán, México: un análisis de largo plazo. Rev. Biol. Trop. 49(1):93-101.

Nigmatullin ChM, Ostapenko AA (1976) Feeding of *Octopus vulgaris* Lam. from the northwest African coast. ICES C.M. 1976/K6.

Norse EA, Crowder LB (ed) (2005) Marine Conservation Biology: the science of maintaining the seas's biodiversity. Island Press Washington DC.

O'Dor RK (1998) Can understanding life-history strategies and recruitment improve management? S. Af. J. Mar. Sci. 20:193-206.

O'Dor RK, Coelho ML (1993) Big squid, big currents and big fisheries. En Okutani, O'Dor y Kubodera (eds) Recent Advances in cephalopod Fisheries biology, 385-396. Tokai University Press. Tokyo.

Olivares A, Zuñiga O, Castro G, Segura C, Sánchez J (1996) Bases biológicas para el manejo de *Octopus mimus*: reproducción y crecimiento. Estud. Oceanol. 15:61-74.

Olivier SR, De Paternóster IK, Bastida R (1966) Estudios biocenóticos en la costa del Chubut (Argentina). I. Zonación biocenológica de Puerto Pardelas. Bol. Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, 1-85 16

Oosthuizen A, Smale MJ (2003) Population biology of *Octopus vulgaris* on the temperate south-eastern coast of South Africa. J. Mar. Biol. Ass. UK. 83:535-541.

Osovnikar PF, González RA, Narvarte MA (2006) Potencial de los refugios artificiales para el mejoramiento de los stocks de pulpito *Octopus tehuelchus* en Patagonia. pp. 107-121. En Salas S, Cabrera MA, Ramos J, Flores D and Sánchez J (eds) Memorias Primera Conferencia de Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe. Evaluando, Manejando y Balanceando Acciones. Mérida, Yucatán.

Otero J, González AF, Pilar Siero M, Guerra A (2007) Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. Fish. Res. 85:122-129.

Palacios FJ. 1977. A study of cephalopods from Brazil with a review of Brazillian Zoogeography. Ph.D. Disertation, Univ. Miami; 240 pp.

Parry M (2008) Trophic variation with length in two ommmastrephid squids, *Ommastrephes bartrami* and *Sthenoteithis oualaniensis*. Mar. Biol. 153:249-256.

Pauly D, David N (1981) ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. Sonderdruck aus Bd. 28, H 4, S. 205-211. Meeresforschung, Reports on Marine Research

Pecl GT, Moltschaniwskyj NA, Tracey SR (2004) Inter.-annual plasticity of squid life history and population structure: ecological and manadgment implications. Oecologia 139:515-524.

Pereiro JA, Bravo de Laguna J (1979) Dinámica de la población y evaluación de los recursos del pulpo del Atlántico Centro-Oriental. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 5:69-105.

Pereyra P, Narvarte M, Martín P (2009) Notes on oviposition and demography of a shallow water population of the edible snail *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda, Volutidae) living in San Antonio Bay (Northern Patagonia, Argentina)". J. Mar. Biol. Ass. UK. 89(6): 1209-1214.

Pierce GJ, Bailey N, Stratoudakis Y, Newton A (1998) Distribution and abundance of the fished population of *Loligo forbesi* in Scottish waters: analysis of research cruise data. ICES J. Mar. Sci. 55:14-33.

Pierce GJ, Boyle PR (2003) Empirical modelling of interannual trends in abundance of squid (*Loligo forbesi*) in Scottish waters. Fish. Res. 59:305-326.

Pierce GJ, Valavanis VD, Guerra A, Jereb P, Orsi-Relini L, Bellido JM, Katara I, Piatkowski U, Pereira J, Balguerias E, Sobrino I, Lefkaditou E, Wang J, Santurtun M, Boyle PR, Hastie LC, MacLeod CD, Smith J, Viana M, González AF, Zuur AF (2008) A review of cephalopod-environment interactions in European Seas. Hydrobiologia 612:49-70.

Pierce GJ, Zuur AF, Smith JM, Begoña Santos M, Bailey N, Chen CS, Boyle PR (2005) Interannual variation in life-cycle characteristics of the veined squid (*Loligo forbesi*) in Scottish (UK) waters. Aquat. Liv. Resour. 18:327–340.

Piola AR, Scasso LN (1988) Circulación en el Golfo San Matías. Geoacta 15:33-51.

Pujals MA (1982) Contribución al conocimiento de la biología de *Octopus tehuelchus* d'Orbigny (Mollusca: Cephalopoda). Acad. Nac. Cs. Serie I – Ciencias 46:30-71.

Pujals MA (1986) Contribución al conocimiento de la biología de *Octopus tehuelchus* d´Orbigny (Mollusca: Cephalopoda). An. Soc. Cient. Argent., Serie I, 214(47):29-71.

Quetglas A, Alemany F, Carbonell A, Merella P, Sanchez O (1998) Biology and fishery of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, caught by trawlers in Mallorca (Balearic Sea, Western Mediterranean). Fish. Res. 36:237-249.

Quetglas A, González M, Carbonell A, Sanchez P (2001) Biology of the deep-sea octopus *Bathypolypus sponsalis* (Cephalopoda: Octopodidae) from the western Mediterranean Sea. Mar. Biol. 138:785-792.

Ré ME (1989) Estudios ecológicos sobre el crecimiento y la alimentación de *Octopus tehuelchus* d´Orbigny en Puerto Lobos, Golfo San Matías. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Ré ME, Gómez Simes E (1992) Hábitos alimentarios del pulpo (*Octopus tehuelchus*). I. Análisis cuali-cuantitativos de la dieta en el intermareal de Puerto Lobos, Golfo San Matías (Argentina). Frente Marítimo 11:119-128.

Robson BJ, Barmuta LA, Fairweather PG (2005) Methodological and conceptual issues in the search for a relationship between animal body-size distributions and benthic habitat architecture. Mar. Freshw. Res. 56:1-11.

Rocha F, Guerra A, Gonzalez AF. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. Biol. Rev. 76: 291-304.

Rodaniche AF (1984) Iteroparity in the lesser Pacific striped octopus *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). Bull. Mar. Sci. 35:99-104.

Sánchez P, Demestre M, Recasens L, Maynou F, Martin P (2008) Combinig GIS and GAMs to identify potential habitats of squid *Loligo vulgaris* in the northwestern Mediterranean. Hydrobilogia. 612:91-98.

Sardella NH, Martorelli SR (1997) Ocurrente of merogony of *Aggregata* Frenzel 1985 (Apicomplexa) in *Pleoticus muelleri* and *Artemisia longinaris* (Crustacea: Natantia) from Patagonian waters (Argentina). J. Inv. Pathol. 70:198-202.

Sardella NH, Ré ME (1990) Parasitosis por coccideos del génreo *Aggregata* en pulpos costeros patagónicos. I. *Aggregata* sp. en *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. Physis 46(111):51-60.

Sardella NH, Ré ME, Timi JT (2000) Two new *Aggregata* species (Apicomplexa: Aggregatidae) infecting *Octopus tehuelchus* and *Enteroctopus megalocyathus* (Mollusca: Octopodidae) in Patagonia, Argentina. J. Parasitol. 85(5):1107-1113.

Scarabino V. 1979. Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. Comun. Soc. Malacol. Uruguay, IV, Nº 31-32: 177-285.

Schmid PE (2000) Fractal properties of habitat and patch structure in benthic ecosystems. Adv. Ecol. Res.30:339-401.

Scheel D (2002) Characteristics of habitats used by *Enteroctopus dolfeini* in Prince William Sound and Cook Inlet, Alaska. Mar. Ecol. 23:185-206.

Semmens JM, Moltschaniwskyj NA (2000) An examination of variable growth in the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana*: a whole animal and reductionist approach. Mar. Ecol. Prog. Ser. 193:135-141.

Semmens JM, Pecl GT, Villanueva R, Jouffre D, Sobrino I, Wood JB, Rigby PR (2004) Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. Mar. Freshw. Res. 55:367-377.

Semmens JM, Pecl GT, Gillanders BM, Waluda CM, Shea EK, Jouffre D,Ichii T, Zumholz K, Katugin ON, Leporati SC,Shaw PW (2007) Approaches to resolving cephalopod movement and migration patterns. Rev. Fish Biol. Fish. 17:401-423.

Snover ML, Commito JA (1998) The fractal geometry of *Mytilus edulis* L. spatial distribution in a soft-bottom system J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 223:53-64.

Silby RM, Calow P (1986) Physiological Ecology of Animals. An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Sobrino I, Silva L, Bellido JM, Ramos F (2002) Rainfall, river discharges and sea temperature as factors affecting abundance of two coastal benthic cephalopod species in the gulf of Cadiz (SW Spain). Bull. Mar. Sci. 71(2):851-865.

Sugihara G, May RM (1990) Applications of fractals in ecology. Trends Ecol. Evol. 5:79-86).

Svendsen GM, Romero MA, González RA (2008) Informe del relevamiento de los apostaderos de lobos marinos de un pelo, *Otaria flavescens*, de la provincia de Río Negro durante enero de 2008. Informe Técnico Interno 5/2008.

Urban JH (2000) Métodos y conceptos de la ecología de poblaciones. Con énfasis en la dinámica poblacional de invertebrados y peces marinos. Universidad Del Valle. Cali, Colombia.

Valavanis VD, Pierce GJ, Zuur AF, Palielexis A, Saveliev A, Katara I, Wang J (2008) Modelling of essential fish habitat based on remote sensing, spatial analysis and GIS. Hydrobiologia 612:5-20.

Van Heukelen WF (1973) Growth and life-span of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). J. Zool.169:299-315.

Villanueva R (1992) Continuous spawning in the cirrate octopods *Opisthoteuthis agassizii* and *O. vossi*: features of sexual maturation defining a reproductive strategy in cephalopods. Mar. Biol. 114:265-275.

Vincent TLS, Scheel D, Hough KR (1998) Some aspects of diet and foraging behavior of *Octopus dofleini* (Wülker, 1910) in its northernmost range. Mar. Ecol. 19(1):13-29.

Voight JR (1992) Movement, injuries and growth of members of a natural population of the Pacific pygmy octopus, *Octopus diguetti*. J. Zool. 228:247-263.

Wang J, Pierce GJ, Boyle PR, Denis V, Robin JP, Bellido JM (2003) Spatial and temporal patterns of cuttlefish (*Sepia officinalis*) abundance and environmental influences –a case study using trawl fishery data in French Atlantic coastal, English Channel, and adjacent waters. ICES J. Mar. Sci. 60:1149-1158.

Warner RR, Chesson PL (1985) Coexistence mediated by environmental variability: a field guide to the storage effect. Am. Nat. 125:769–787.

Wilding TA, Rose CA, Downie MJ (2007) A novel approach to measuring subtidal habitat complexity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 353: 279–286.

Wileman DA, Ferro RST, Fonteyne R, Millar RB (1996) Manual of methods of measuring the selectivity of towed fishing gears. ICES Fishing Technology and Fish Behaviour Working Group. Sub-Group on Selectivity Methods.

Wood JB, O'Dor RK (2000) Do large cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. Mar. Biol. 136:91-99

Yorio P, Bertellotti M, Borboroglu PG (2005) Estado poblacional y de conservación de gaviotas que se reproducen en el litoral marítimo argentino. Hornero 20(1):53-74.

Zúñiga OR, Olivares AP, Ossandón LR. 1995. Influence of light in female maturation of *Octopus mimus*. Estud. Oceanol. 14: 75-76.