

Breeding behavior and sex ratio variation of *Pleuroncodes monodon* (Crustacea: Galatheidae) off the Peruvian coast

Comportamiento reproductivo y variación de la proporción sexual de *Pleuroncodes monodon* (Crustacea: Galatheidae) en la costa peruana

MT Franco-Meléndez

Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esquina Gamarra y Gral. Valle s/n, PO Box 22, Chucuito, Callao, Peru.
E-mail: mfranco@imarpe.gob.pe

ABSTRACT. The breeding behavior and sex ratio variation of the carrot squat lobster *Pleuroncodes monodon* were analyzed. Specimens were collected from experimental hauls in three acoustic pelagic resource assessment surveys during 2001 off the Peruvian coast. A total of 8517 individuals were differentiated according to sex. Males showed clear sexual dimorphism, while females were divided into ovigerous or non-ovigerous individuals. Size did not differ significantly between sexes (Kolmogorov-Smirnov test, $P > 0.05$); average sizes were smaller than 20 mm cephalothoracic length. The sex ratio indicated that in winter males were more predominant than females (χ^2 test, $P < 0.05$). Ovigerous females were observed during all the period of study, with major activity in spring, and population dispersion occurred during the breeding season.

Key words: carrot squat lobster, *Pleuroncodes monodon*, sexual dimorphism, egg-carrying period, Peruvian Sea.

RESUMEN. Se analizó el comportamiento reproductivo y la variación de la proporción sexual del camaroncito rojo *Pleuroncodes monodon*. Las muestras provinieron de lances experimentales en tres cruceros de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos durante 2001 frente a la costa peruana. Un total de 8517 ejemplares fueron diferenciados según el sexo. Los machos presentaron un marcado dimorfismo sexual, mientras que las hembras se diferenciaron entre aquellas ovígeras y no ovígeras. Las tallas entre sexos no mostraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0.05$); las tallas medias fueron menores que 20 mm de longitud cefalotorácica. La proporción sexual indicó que en invierno hubo una mayor predominancia de machos que de hembras (prueba χ^2 , $P < 0.05$). Se observaron hembras ovígeras durante todo el periodo de estudio, con mayor actividad en primavera, y una dispersión de la población en la temporada reproductiva.

Palabras clave: camaroncito rojo, *Pleuroncodes monodon*, dimorfismo sexual, periodo de portación de huevos, mar peruano.

INTRODUCTION

Pleuroncodes monodon Milne Edwards 1837, commonly known as munida or carrot squat lobster, is a small, very abundant anomuran crustacean, member of the family Galatheidae, and is part of the secondary production of one of the most productive upwelling ecosystems, the Peruvian-Chilean System of the Humboldt Current. This crustacean is distributed from Chile (~41° S) to southern Mexico (~15° N) (Longhurst and Seibert 1971, Hendrickx and Harvey 1999). Along the coast of South America, it is distributed from Lobos de Afuera Island (~06° S), Peru, to Ancud Bay (~42° S), Chile (Chirichigno 1970). Its depth distribution is conditioned by the oceanography of the region and reproductive behavior (Rivera and Santander 2005). Under this premise, Palma and Arana (1997) determined the depth distribution of *P. monodon* females off the coast of Chile, and found that at the beginning of the egg-carrying period (autumn) they inhabit deeper waters, between 200 and 350 m depth, and at the end of winter they migrate to shallower waters, between 70 and 200 m depth, where the highest percentage of ovigerous females was recorded.

INTRODUCCIÓN

Pleuroncodes monodon Milne Edwards 1837, llamado comúnmente camaroncito rojo, múnida o langostino colorado, es un pequeño crustáceo anomuro, miembro de la familia Galatheidae, muy abundante y forma parte de la producción secundaria de uno de los sistemas de surgencias más productivos del mundo, el Sistema Peruano-Chileno de la Corriente de Humboldt. Este crustáceo se distribuye desde Chile (~41° S) hasta el sur de México (~15° N) (Longhurst y Seibert 1971, Hendrickx y Harvey 1999). En particular, en las costas sudamericanas se extiende desde isla Lobos de Afuera (~06° S), Perú, hasta bahía Ancud (~42° S), Chile (Chirichigno 1970). Su distribución batimétrica está condicionada a la oceanografía de la región y al comportamiento reproductivo (Rivera y Santander 2005). Bajo esta premisa, Palma y Arana (1997) determinaron la distribución batimétrica de hembras de *P. monodon* frente a la costa de Chile, y encontraron que éstas habitan aguas más profundas, entre 200 y 350 m de profundidad, al inicio del periodo de portación de huevos (otoño) y luego, a fines de invierno, migran hacia aguas más someras, entre 70 y 200 m de profundidad, donde registraron el mayor porcentaje de hembras ovígeras.

Pleuroncodes monodon is a heterosexual species with marked sexual dimorphism. The first and second pair of male pleopods are modified as copulatory organs (Gutiérrez and Zúñiga 1977). Background information on its reproductive behavior is based on the egg-carrying season, its length being characteristic. Gallardo *et al.* (1992) determined an egg-carrying period extending from April to November. Bustos and Retamal (1985) recorded a single spawning season for this species between Punta Lobos (36°40'18" S) and Punta Nugurne (36°00' S), where the egg-carrying period was around six months (April–September). Palma and Arana (1997) recorded that egg carrying peaked between May and late October off the coast of Concepción, Chile. Rivera and Santander (2005) determined that the reproductive stage of *P. monodon* occurs with greater incidence in winter (August). In the case of the pelagic red crab, *Pleuroncodes planipes*, from the North Pacific, the egg-carrying period extends from December to April (Boyd and Johnson 1963). Off the west coast of Baja California (Mexico), reproductive activity of *P. planipes* occurs from December to May (winter–spring), but with greater intensity in January and February (Gómez-Gutiérrez and Sánchez-Ortiz 1997), though reproductively active individuals can be found in summer and autumn (Díaz 2006). Previous studies on the reproductive stage of *P. monodon* show a marked seasonality associated with the oceanography of the area. This translates into possible movements of ovigerous females to shallow areas, where an increase in temperature could result in a reduced bearing period and accelerate embryonic development (Palma and Arana 1997); however, its association with the central and coastal communities of low temperatures would increase larval survival (Gómez-Gutiérrez and Sánchez-Ortiz 1997, Fagetti and Campodonico 1971).

In the population structure, a 1:1 sex ratio (Fischer 1930) is indicative of biological balance of the population, but factors such as selection, competition, reproduction, survival, etc., can lead to dominance of individuals of either sex. In the case of marine crustaceans, it is common to observe competitive strategies that maximize the encounter between males and females when they are receptive; moreover, many female crustaceans molt before mating and are more vulnerable to predation (Pérez and Calcagno 2005), leading to a significant decrease in this fraction of the population. The sex ratio of *P. monodon* has been recorded in several areas along the Chilean coast. Gutiérrez and Zúñiga (1977) reported that the highest concentration of females occurred from September to December and of males, from June to September. Off central-southern Chile, Bustos and Retamal (1985) registered a high predominance of males in October and January (from 1.57:1 to 9.57:1) at a maximum depth of 300 m, females occurring at greater depths and rising to shallower depths depending on the reproductive cycle. A study on *P. planipes* off Magdalena Bay (Baja California, México) showed that during its reproductive season, the proportion of females increased as depth decreased (Serrano-Padilla and Auriol-Gamboa 1992).

Pleuroncodes monodon es una especie heterosexual con marcado dimorfismo sexual; los machos presentan el primer y segundo par de pleópodos adaptados como órganos copuladores (Gutiérrez y Zúñiga 1977). Los antecedentes sobre la conducta reproductiva de este crustáceo se basan en la temporada de portación de huevos, que se caracteriza por su prolongación. Gallardo *et al.* (1992) determinaron un periodo de portación de huevos extenso, desde abril hasta noviembre. Bustos y Retamal (1985) registraron una sola época de desove para esta especie entre punta Lobos (36°40'18" S) y punta Nugurne (36°00' S), donde el periodo de portación de huevos fue de alrededor de seis meses (abril–septiembre). Palma y Arana (1997) documentaron que el pico máximo de este periodo fue entre comienzos de mayo y fines de octubre frente a la costa de Concepción, Chile. Rivera y Santander (2005) determinaron que la etapa reproductiva de *P. monodon* ocurre con mayor incidencia en invierno (agosto). En el caso de la langostilla, *Pleuroncodes planipes*, del Pacífico norte, el periodo de portación de huevos se presenta desde diciembre hasta abril (Boyd y Johnson 1963). Frente a la costa occidental de Baja California, la temporada reproductiva de la langostilla es entre diciembre y mayo (invierno–primavera), pero con mayor intensidad en enero y febrero (Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1997); sin embargo, se pueden encontrar organismos reproductivamente activos en verano y otoño (Díaz 2006). Estudios previos sobre la etapa reproductiva de *P. monodon* muestran una marcada estacionalidad asociada a la oceanografía del área. Ello se traduce en posibles desplazamientos de las hembras ovígeras hacia zonas someras, donde un incremento en la temperatura conllevaría a la reducción del periodo de portación y aceleraría el desarrollo embrionario (Palma y Arana 1997); sin embargo, su asociación a los centros de eclosión y núcleos costeros de bajas temperaturas favorecería una mayor supervivencia larval (Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1997, Fagetti y Campodonico 1971).

En la estructura poblacional, la proporción sexual de 1:1 (Fischer 1930) es un indicativo del equilibrio biológico de la población; sin embargo, diversos factores como la selección, competencia, reproducción, supervivencia, etc. conducen a la dominancia de individuos de uno u otro sexo. En el caso de los crustáceos marinos, es frecuente observar estrategias competitivas que maximizan el encuentro entre machos y hembras al momento de estar éstas receptivas; además, las hembras de muchos crustáceos mudan antes de ser copuladas y son más vulnerables a la depredación (Pérez y Calcagno 2005), lo que resulta en una notable disminución de esta fracción poblacional. La proporción sexual en *P. monodon* ha sido documentada en varias zonas de la costa chilena. Gutiérrez y Zúñiga (1977) registraron que la mayor concentración de hembras ocurrió de septiembre a diciembre y la de machos, de junio a septiembre. Por otra parte, frente a la zona centro y sur de Chile, Bustos y Retamal (1985) registraron una predominancia de machos en octubre y enero (1.57:1 a 9.57:1) a una profundidad máxima de 300 m; las hembras se

This study aimed to determine the reproductive behavior and sex ratio of *P. monodon* on the Peruvian coast in order to understand its reproductive strategy. Although it is a potential resource, scanty information is available about this species.

MATERIAL AND METHODS

The samples were obtained during three acoustic pelagic resource assessment surveys conducted along the Peruvian coast, from Pizarro Port, Tumbes (03° S), to Los Palos, Tacna (18° S), aboard the R/Vs *Alexander von Humboldt*, *José Olaya*, and *SNP-2*, with support of the IMARPE IV and V fishing boats to cover shallow coastal areas during February–April, July–August, and October–November 2001. Figure 1 shows the charter routes and experimental hauls proposed for each research vessel and boat in a survey area extending from the coast to about 100 nautical miles offshore. In each survey, tows were made with a midwater pelagic net for 20–30 min.

A total of 8517 individuals of both sexes were sampled. In all cases the cephalothoracic length (CL, mm) was determined, measured from the prolongation of the anterior carapace (rostrum) to the posterior medial margin of the cephalothorax (Arana and Pizarro 1970). Specimens were then sexed based on external sexual characteristics. In the case of males, the second pair of pleopods is modified as copulatory organs called gonapods (Gutiérrez and Zúñiga 1977, Serrano-Padilla and Aurióles-Gamboa 1995). Another external character is the chela size; this is evident in larger-sized specimens associated with reproduction and sexual selectivity (Serrano-Padilla and Aurióles-Gamboa 1992).

To compare differences in the size frequencies between males and females, the two-sample Kolmogorov-Smirnov test ($\alpha = 0.05$) was used to detect discrepancies between the cumulative relative frequencies of the sexes (Giraldo and Rodríguez 1997).

The egg-carrying period of female *P. monodon* was determined based on the percentage ratio between the number of females with visible eggs in the pleopods and the total number of females caught in the experimental haul (IFOP 2003), using the following expression:

$$PF_{ov} = nF_{ov}/nF_{total} \quad (1)$$

where PF_{ov} is the proportion of ovigerous females, nF_{ov} is the number of egg-carrying females in different development stages, and nF_{total} is the total number of females.

The period with most egg-carrying females was taken to be the period when more than 25% of the total were observed (Palma and Arana 1997). To compare differences in CL relative to the different levels of egg development in ovigerous females of *P. monodon*, a single factor analysis of variance was applied to compare the mean carapace length of

hallarían a mayores profundidades, pero luego ascenderían a menores profundidades según el ciclo reproductivo. Un estudio sobre *P. planipes* frente a bahía Magdalena (Baja California, México) demostró que, durante su temporada reproductiva, la proporción de hembras incrementaba conforme disminuía la profundidad (Serrano-Padilla y Aurióles-Gamboa 1992).

El objetivo de este estudio consistió en determinar el comportamiento reproductivo y la proporción sexual de *P. monodon* en la costa peruana para entender su estrategia reproductiva. Aunque es un recurso potencial, el conocimiento que existe sobre esta especie es escaso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras se obtuvieron durante tres cruceros de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos que se llevaron a cabo a lo largo del litoral peruano, desde Puerto Pizarro, Tumbes (03° S), hasta Los Palos, Tacna (18° S), a bordo de los B/I *Alexander von Humboldt*, *José Olaya* y *SNP-2*, con el apoyo de las lanchas pesqueras IMARPE IV y V para cubrir áreas litorales someras durante febrero–abril, julio–agosto y octubre–noviembre de 2001. La figura 1 corresponde a la carta de trayectos y lances experimentales propuestos para cada buque y lancha en un área explorada desde la zona costera hasta aproximadamente 100 millas náuticas mar adentro. En cada crucero se efectuaron arrastres con una red pelágica de media agua por un periodo de 20–30 min.

Se muestreó un total de 8517 individuos de ambos sexos. Para todos los casos, se determinó la longitud cefalotorácica (LC, mm), medida desde la prolongación anterior del caparazón (rostrum) hasta el margen medio posterior del cefalotórax (Arana y Pizarro 1970). Luego, los ejemplares se separaron por sexo con base en los caracteres sexuales externos. Para el caso de los machos, el segundo par de pleópodos está modificado en órganos copuladores denominados gonopodios (Gutiérrez y Zúñiga 1977, Serrano-Padilla y Aurióles-Gamboa 1995). Otro carácter externo es el tamaño de la quela; esto es notorio en ejemplares de mayor talla cuya importancia está asociada a la reproducción y selectividad (Serrano-Padilla y Aurióles-Gamboa 1992).

Para contrastar las diferencias en las frecuencias de tallas entre machos y hembras, se empleó la prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras ($\alpha = 0.05$) para detectar las discrepancias entre las frecuencias relativas acumuladas de los sexos (Giraldo y Rodríguez 1997).

El periodo de portación de huevos en las hembras de *P. monodon* se determinó con base en la relación porcentual entre el número de hembras con huevos visibles entre los pleópodos y el número total de hembras capturadas en el lance (IFOP 2003), según la siguiente expresión:

$$PH_{ov} = nH_{ov}/nH_{total} \quad (1)$$

the groups. If there were significant differences between groups, *post-hoc* comparisons were performed to determine whether all the means were different or whether only one differed from the others, using Tukey's multiple comparison test.

For the macroscopic determination of the egg maturity stages, the methodology proposed by Palma and Arana (1997) was used, taking into account the eggs' color, shape, and degree of eye pigmentation of the embryos. A scale of four stages of development was established.

donde PH_{ov} es la proporción de hembras ovígeras, nH_{ov} es el número de hembras portadoras de huevos en los distintos estados de desarrollo y nH_{total} es el número total de hembras.

El periodo con mayor número de hembras portadoras de huevos se determinó como aquel en el que se observó más del 25% del total (Palma y Arana 1997). Para comparar diferencias en la LC respecto a los diferentes estados de desarrollo de los huevos en hembras ovígeras de *P. monodon*, se utilizó el análisis de varianza de un factor con la finalidad de

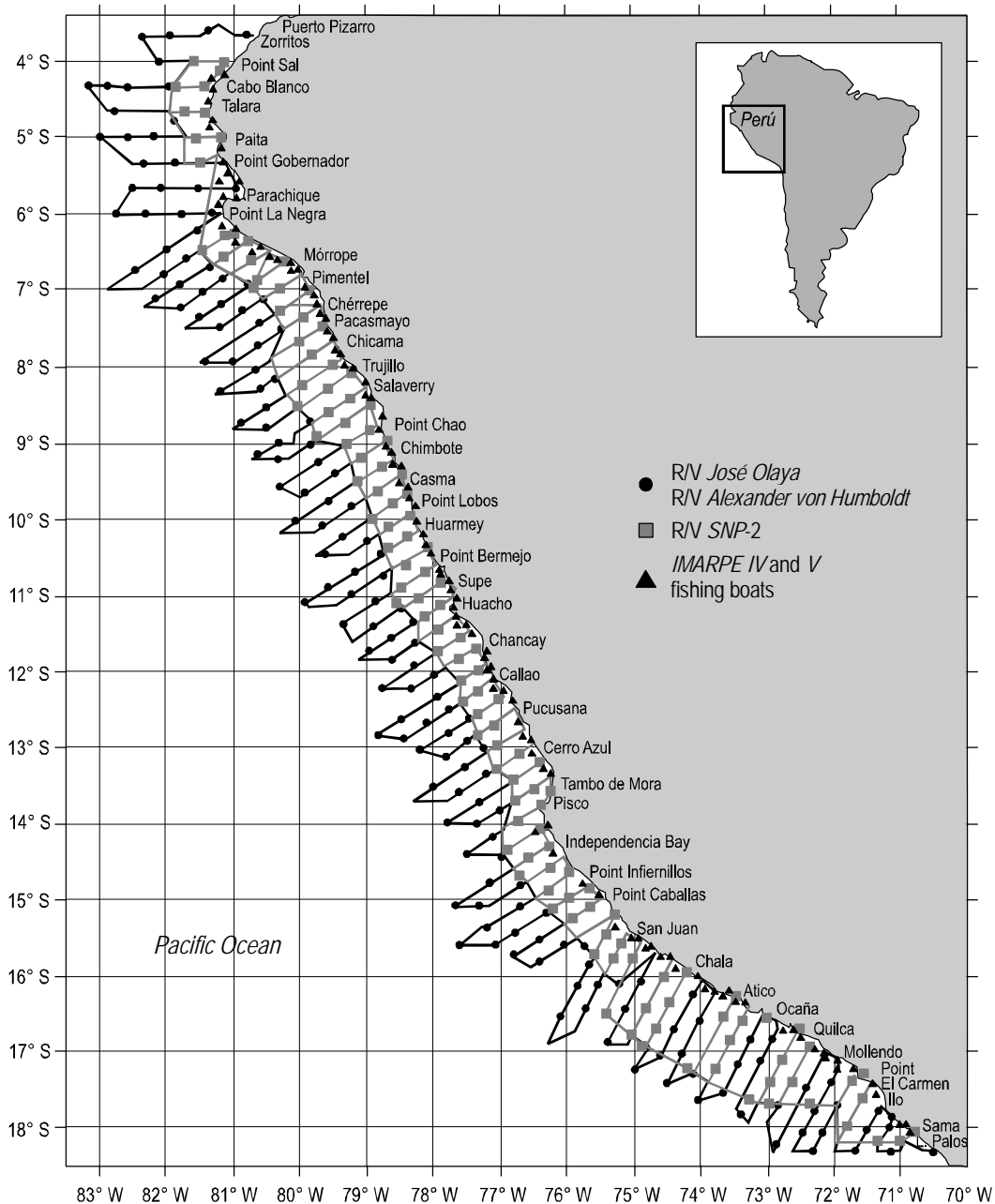


Figure 1. Charter routes and experimental hauls of the pelagic resource hydroacoustic assessment surveys carried out in 2001.

Figura 1. Carta de trayectos y lances experimentales de los cruceros de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos ejecutados en 2001.

The sex ratio for each period was calculated by dividing the total number of females by the number of females and males (IFOP 2006). To determine whether the ratio between sexes differed significantly from the expected 1:1 ratio, Pearson's chi-square (χ^2) test was used, considering a significance level of 5%, according to the following equation:

$$\chi^2 = \sum (V_o - V_t)^2 / V_t \quad (2)$$

where V_o is the observed value and V_t the theoretical value.

The null hypothesis is accepted when $\chi^2 < \chi^2_{(r-1)}(k-1)$; otherwise, it is rejected. In addition, the sex ratio was determined according to the size of the total of individuals sampled, values closer to 1 indicating a higher proportion of either sex. Statistical analyses were performed using SPSS v13.0 software.

RESULTS

Length frequency distribution and mean size

The length frequency structure did not reflect significant differences in the size range amplitude ($P > 0.05$, $D = 0.029$, Kolmogorov-Smirnov test = 1.351). Both sexes were represented mainly by individuals with mean sizes of less than 20 mm CL (negative kurtosis). Maximum length was 31 mm CL for females and 35 mm CL for males. No differences were observed in the mean size of males and females (fig. 2).

In regard to regions, the size structure (males + females) was characterized by mean sizes, which increased from the

comparar las medias de longitud del caparazón de los grupos. En caso de existir diferencias significativas entre los grupos, se realizaron las comparaciones *post hoc* con la finalidad de encontrar si todas las medias eran diferentes o si sólo una difería de las demás, con la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.

Para la determinación macroscópica del estado de madurez de los huevos, se empleó la metodología realizada por Palma y Arana (1997), teniendo en cuenta la coloración de los huevos, la forma y el grado de pigmentación de los globos oculares de los embriones. Se estableció una escala de cuatro estados de desarrollo.

La proporción de sexos total para cada periodo se calculó dividiendo el número total de hembras entre el número de hembras y machos (IFOP 2006). A fin de conocer si la proporción entre ambos sexos difería significativamente de la relación esperada de 1:1, se empleó la prueba de chi-cuadrada (χ^2) de Pearson, con un nivel de significación del 5%, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\chi^2 = \sum (V_o - V_t)^2 / V_t \quad (2)$$

donde V_o es el valor observado y V_t es el valor teórico

Se acepta la hipótesis nula cuando $\chi^2 < \chi^2_{(r-1)}(k-1)$; en caso contrario, se rechaza. Además, se determinó la proporción sexual en función de la talla del total de ejemplares muestreados, y los valores más próximos a 1 indicarían una mayor proporción de uno u otro sexo. Los análisis estadísticos se realizaron con el software SPSS v13.0.

RESULTADOS

Distribución de frecuencias de tallas y talla media

La estructura de las frecuencias de tallas no reflejó marcadas diferencias en la amplitud del intervalo de tamaños ($P > 0.05$, $D = 0.029$, prueba de Kolmogorov-Smirnov = 1.351). Ambos sexos estuvieron representados principalmente por ejemplares con tallas medias menores que 20 mm LC (curtosis negativa). La longitud máxima fue de 31 mm LC en las hembras y 35 mm LC en los machos. No se observaron diferencias entre el tamaño medio de machos y hembras (fig. 2).

Según las regiones, la estructura de tallas global (machos + hembras) se caracterizó por tallas medias que se incrementaron desde la zona norte (19.1 ± 4.3 mm LC) hacia la zona centro (19.3 ± 5.6 mm LC), pero luego disminuyeron (15.6 ± 4.9 mm LC) en la zona sur (fig. 3). Para cada estación según las regiones (norte = $05^\circ-10^\circ$ S, centro = $11^\circ-15^\circ$ S y sur = $16^\circ-18^\circ$ S), las variaciones de las tallas medias fueron diferentes. En verano, la tendencia fue a disminuir de norte (23.4 ± 4.5 mm de LC) a sur (17.2 ± 3.9 mm LC). Por el contrario, en invierno se observó la mayor talla media en la zona sur, mientras que en primavera se observó un incremento desde la zona norte hacia la zona centro y luego una disminución en la zona sur (14.1 ± 4.8 mm LC) (fig. 3).

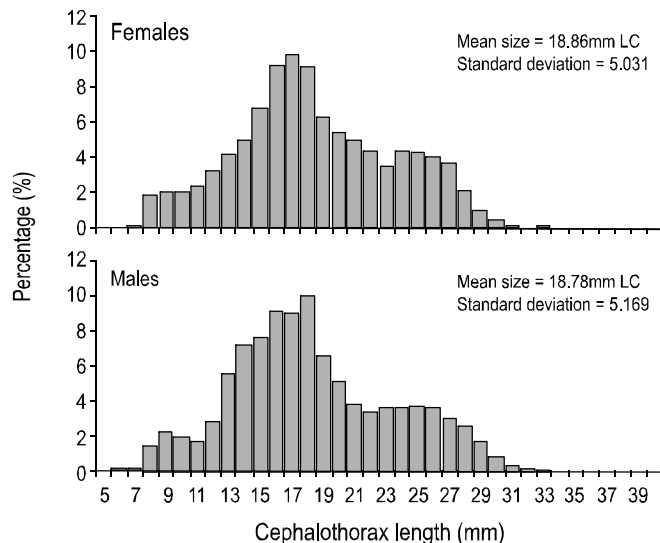


Figure 2. Size frequency distribution by sex of *Pleuroncodes monodon* in 2001. Cephalothorax length, LC.

Figura 2. Distribución de la frecuencia de tallas por sexo de *Pleuroncodes monodon* en 2001. Longitud cefalotorácica, LC.

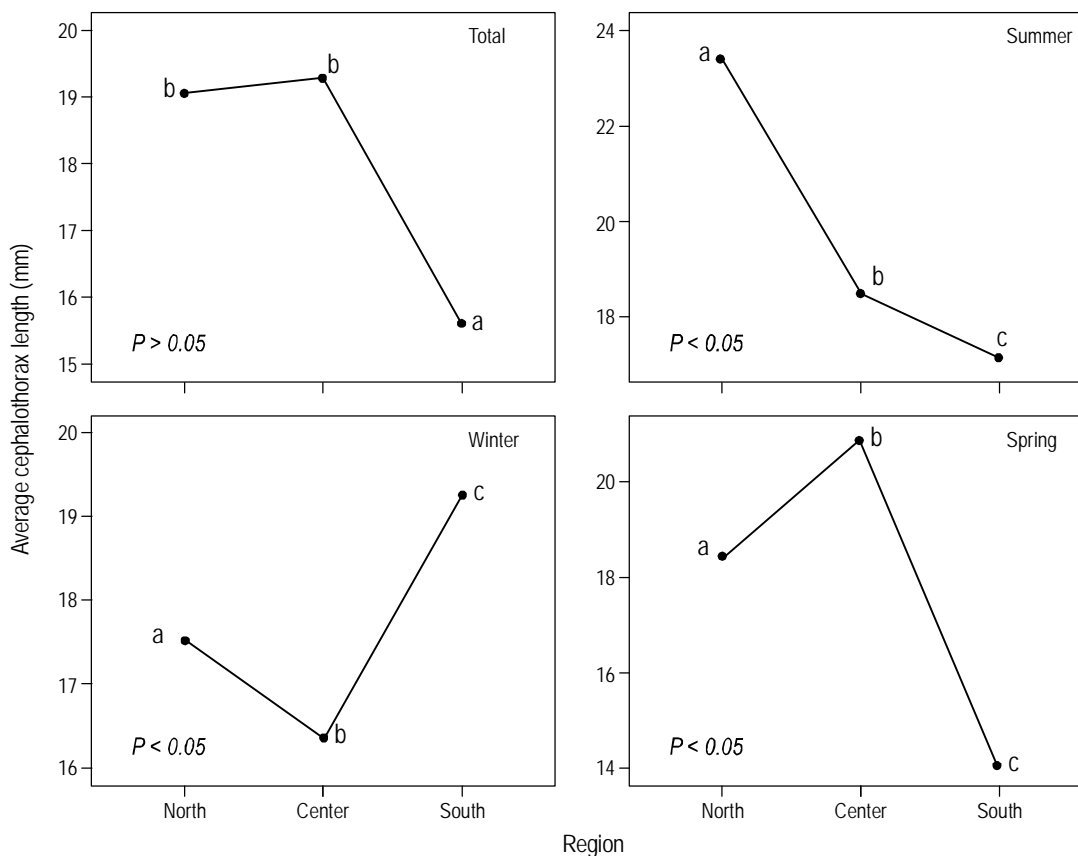


Figure 3. Mean sizes of *Pleuroncodes monodon* according to regions (north, center, and south) for each survey (total, summer, winter, and spring 2001). Same letters indicate no significant differences according to the Tukey *post-hoc* test at 0.05 significance.

Figura 3. Tallas medias de *Pleuroncodes monodon* según las regiones (norte, centro y sur) para cada crucero (total, verano, invierno y primavera de 2001). Las letras iguales no son significativamente diferentes según la prueba *post hoc* de Tukey al 0.05 de significación.

northern region (19.1 ± 4.3 mm CL) to the central region (19.3 ± 5.6 mm CL), but then decreased (15.6 ± 4.9 mm CL) in the southern region (fig. 3). For each season according to regions (northern = 05° – 10° S, central = 11° – 15° S, and southern = 16° – 18° S), the variations in mean size were different. In summer, the trend was to decrease from north (23.4 ± 4.5 mm CL) to south (17.2 ± 3.9 mm CL). Conversely, in winter, the highest mean size was recorded in the southern region, while in spring the trend was to increase from the northern to the central regions, and then decrease in the southern region (14.1 ± 4.8 mm CL) (fig. 3).

When analyzing the mean lengths by depth ranges, *P. monodon* showed two defined clusters: at surface levels (above 40 m), mean lengths ranged from 14.1 to 19.2 mm CL, and below 40 m depth, mean lengths ranged from 20.2 to 24.0 mm CL (fig. 4a). In summer (February–April), the depth range was shallower and mean lengths ranged from 14.6 to 20.2 mm CL (fig. 4b). In winter (July–August), sizes of <18 mm CL were recorded at 30 m depth and of >20 mm CL at greater depths (fig. 4c). In spring (October–November), the distribution of mean sizes was similar to that of the previous periods, but within 50 m depth mean lengths did not exceed 20 mm CL (fig. 4d).

Al analizar las tallas medias por intervalos de profundidad, *P. monodon* mostró dos agrupamientos definidos: a niveles superficiales (menores que 40 m), las tallas medias fluctuaron entre 14.1 y 19.2 mm LC, y a profundidades mayores que los 40 m, las tallas medias fluctuaron entre 20.2 mm y 24.0 mm LC (fig. 4a). En verano (febrero–abril), el intervalo de profundidad fue superficial, y las tallas medias fluctuaron entre los 14.6 y 20.2 mm LC (fig. 4b). En invierno (julio–agosto), las tallas menores que 18 mm LC se registraron dentro de los 30 m de profundidad y aquellas superiores a los 20 mm LC se hallaron a mayor profundidad (fig. 4c). En primavera (octubre–noviembre), la distribución de las tallas medias fue similar a la de los periodos anteriores, pero dentro de los 50 m de profundidad las tallas medias no sobrepasaron los 20 mm LC (fig. 4d).

Comparación de las tallas medias en hembras ovígeras y no ovígeras de *P. monodon*

En verano, las tallas medias de la LC en hembras varió estadísticamente con relación a los grados de desarrollo de la masa ovígera portada en sus pleópodos ($F = 231.283$, g.l. = 5.326, $P = 0.000$). Mediante la prueba *post hoc* de Tukey, se

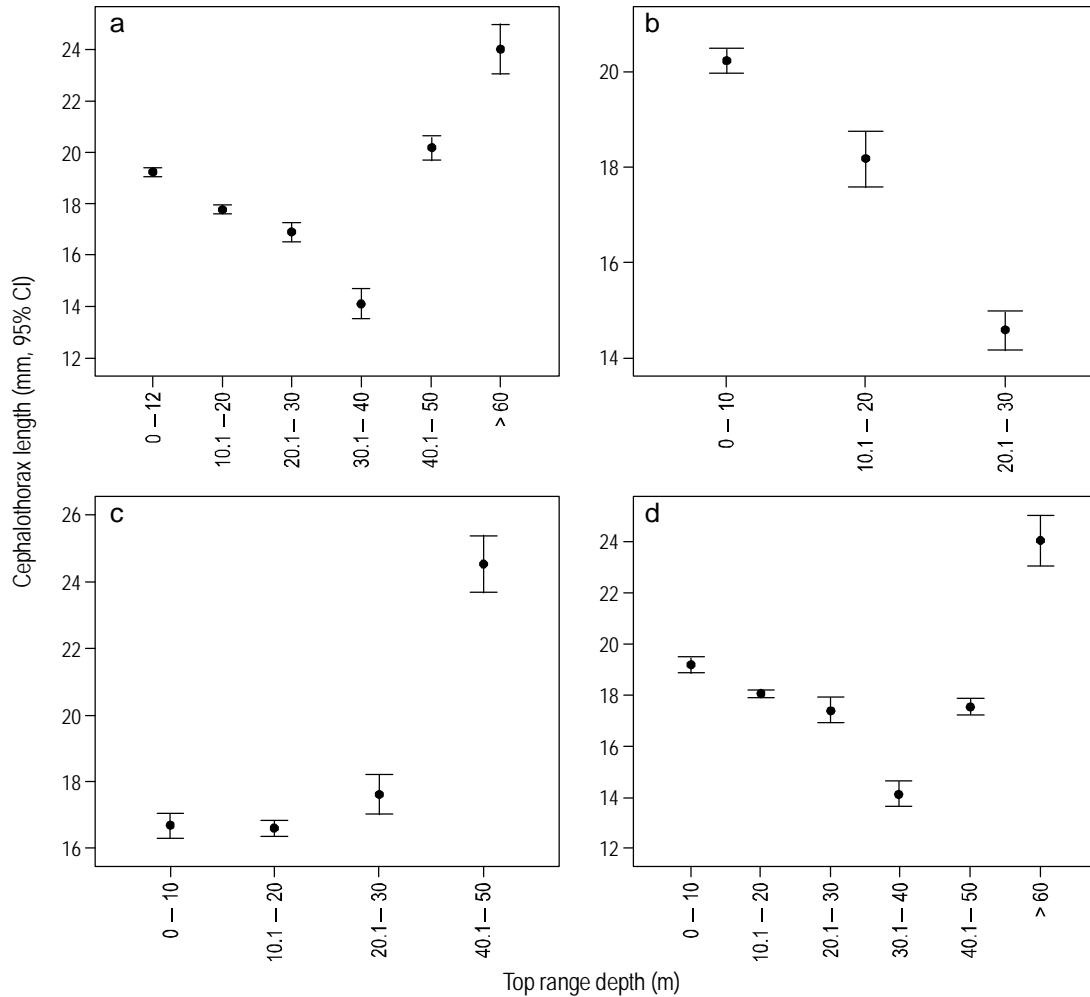


Figure 4. Mean size distribution (95% confidence interval [CI]) of *Pleuroncodes monodon* according to depth ranges by survey: (a) total, (b) summer, (c) winter, and (d) spring 2001.

Figura 4. Distribución de tallas medias (con intervalo de confianza [CI] del 95%) de *Pleuroncodes monodon* según los intervalos de profundidad para cada crucero: (a) total, (b) verano, (c) invierno y (d) primavera de 2001.

Comparison of mean lengths of non-ovigerous and ovigerous females of *P. monodon*

In summer, mean female CLs varied statistically in relation to the degree of development of the ovigerous mass carried in their pleopods ($F = 231.283$, d.f. = 5.326, $P = 0.000$). The Tukey *post-hoc* test showed that females not carrying eggs had mean sizes smaller than females with visible eggs between their pleopods (table 1). In winter, there were also significant differences in the mean sizes of the groups ($F = 6.504$, d.f. = 5.154, $P = 0.000$); lower mean sizes were recorded for maturing females with eggs in stage 4 (embryo) compared to the other groups (table 1). In spring, the CL of female specimens carrying eggs varied significantly ($F = 113.740$, d.f. = 4.224, $P = 0.000$) relative to that of those that were not (table 1). In summary, the variation in mean lengths of ovigerous and non-ovigerous females differed depending on the season: in summer, egg-carrying females were

observó que las hembras que no portaban huevos presentaron tallas medias más pequeñas que las hembras con huevos visibles entre sus pleópodos (tabla 1). En invierno, también se registraron diferencias significativas de las tallas medias de los grupos ($F = 6.504$, g.l. = 5.154, $P = 0.000$); las menores tallas medias se registraron para las hembras con huevos en estado 4 (embrión) en comparación con los otros grupos (tabla 1). En primavera, la LC varió significativamente ($F = 113.740$, g.l. = 4.224, $P = 0.000$) entre las hembras que portaban huevos y las que no (tabla 1). En resumen, se observó que la variación de las tallas medias en hembras ovígeras y no ovígeras fue diferente según el periodo: en verano, se registraron hembras portando huevos en diferentes fases con tallas medias superiores a los 20 mm LC, mientras que en invierno y primavera fue característica la reducción en las tallas medias, e inclusive se encontraron hembras con masa ovígera bajo el abdomen con tallas menores que 10 mm LC (madurez precoz de individuos jóvenes).

Table 1. *Post-hoc* comparisons with the Tukey test to determine whether the average cephalothoracic length (in mm) varied with the degree of development of the eggs in ovigerous females (immature egg, advanced maturation, egg with outline of eyes and embryo) and non-ovigerous females (without ovigerous mass and release of larvae) in summer, winter, and spring 2001.

Tabla 1. Comprobación mediante la prueba *post hoc* de Tukey para determinar si la longitud cefalotorácica (en mm) varió con el grado de desarrollo de los huevos en hembras ovígeras (huevo inmaduro, maduración avanzada, huevo con esbozo de ojos y embrión) y las no ovígeras (sin masa ovígera y liberación de larvas) en verano, invierno y primavera de 2001.

Survey	Egg stage	N	Subset for alpha = 0.05		
			1	2	3
			Average cephalothoracic length (mm)		
Summer	0 without ovigerous mass	689	16.6		
	3 eggs with outline of eyeballs	48		21.7	
	2 advanced maturity	60		23.3	23.3
	4 embryo	60		23.3	23.3
	1 immature	122			24.0
	5 release of larvae	212			24.8
	Significance		1.000	0.074	0.085
Winter	4 embryo	39	15.4		
	3 eggs with outline of eyeballs	96	17.4	17.4	
	0 without ovigerous mass	193		17.4	
	2 advanced maturity	194		17.7	17.7
	1 immature	117			19.5
	Significance		0.052	0.989	0.091
Spring	0 without ovigerous mass	782	15.5		
	4 embryo	353		17.8	
	3 eggs with outline of eyeballs	374			19.2
	1 immature	94			19.4
	2 advanced maturity	787			20.0
	Significance		1.000	1.000	0.158

recorded at different stages of development with mean sizes greater than 20 mm CL, whereas in winter and spring there was a reduction in mean lengths and females with ovigerous mass in the abdomen, measuring less than 10 mm CL (early maturity of juveniles), were observed.

Reproductive dynamics

Reproductive cycle

Ovigerous females were observed throughout the study period, indicating a long egg-carrying process. However, the higher percentage of females in advanced maturity stage (stages 2 and 3) and with developed embryos (stage 4) in spring indicates that egg release or hatching initiate at this time of year (fig. 5).

Proportion of egg-carrying females according to latitude

The latitudinal spatial distribution of ovigerous females relative to non-ovigerous females indicates a greater predominance of non-ovigerous females in summer (>70%), while ovigerous females did not reach 50%. In winter, three major

Dinámica reproductiva

Ciclo reproductivo

Se observaron hembras ovígeras durante todo el periodo de estudio, lo que indica un largo proceso de portación de huevos. Sin embargo, los mayores porcentajes de hembras en estado de madurez avanzado (estados 2 y 3) y con embriones desarrollados (estado 4) durante la primavera indicó que el periodo de liberación de huevos o eclosión larval se efectúa a partir de esta época del año (fig. 5).

Proporción de hembras portadoras de huevos según el grado latitudinal

La distribución espacial según el grado latitudinal de las hembras con masa ovígera respecto a las no ovígeras indica una mayor predominancia de hembras sin masa ovígera durante el verano (>70%), mientras que las hembras ovígeras no alcanzaron el 50%. En invierno, se apreciaron tres importantes focos de concentración de hembras ovígeras: entre 06° y 09° S (punta La Negra–Chimbote), en 16° S (Atico) y en 11° S (Huacho). En primavera, las hembras ovígeras

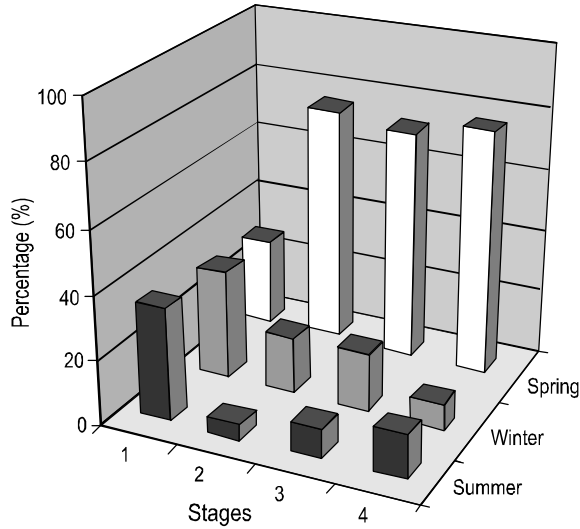


Figure 5. Distribution of ovigerous females of *Pleuroncodes monodon* by survey: summer, winter, and spring 2001.

Figura 5. Distribución de hembras ovígeras de *Pleuroncodes monodon* para cada crucero: verano, invierno y primavera de 2001.

centers of concentration of ovigerous females were observed: between 06° and 09° S (Point La Negra–Chimbote), at 16° S (Atico), and at 11° S (Huacho). In spring, ovigerous females were observed along most of the coast, mainly between 05°30' S (Sechura) and 12° S (Callao) and to the south (17°–18° S); it is important to note the presence of specimens without ovigerous mass between 15° and 16° S (Point Caballas–Atico), most of them measuring <15 mm CL (fig. 6).

abarcaron gran parte de la costa, principalmente desde 05°30' S (Sechura) hasta 12° S (Callao) y en la zona sur (17°–18° S); cabe destacar la presencia de ejemplares sin masa ovígera entre 15°–16° S (punta Caballas–Atico), que en su mayoría presentaron tallas menores que 15 mm LC (fig. 6).

Proporción sexual

Proporción sexual global

Según la prueba de chi-cuadrada, en invierno se observó la mayor predominancia de machos ($\chi^2 = 35.08$, g.l. = 1, $P < 0.05$); es decir, durante este periodo hubo mayor heterogeneidad entre los individuos. Por el contrario, en las estaciones de verano ($\chi^2 = 1.94$) y primavera ($\chi^2 = 1.58$) no hubieron diferencias significativas ($P > 0.05$).

Proporción sexual según el grado de latitud y la distancia (millas náuticas) de la costa

En verano, la proporción sexual según el grado de latitud mostró que en gran parte del litoral la proporción fue del 50% tanto para machos como para hembras. Esta homogeneidad podría deberse a la concentración de la población registrada durante este periodo. En invierno se observó mayor heterogeneidad; en este caso, se podría suponer que las hembras fueron menos vulnerables porque estuvieron más dispersas y se hallaron a mayores profundidades. Al trazar una línea de tendencia, se observa que la distribución de las hembras decrece de norte a sur por debajo del 55%. En primavera, la

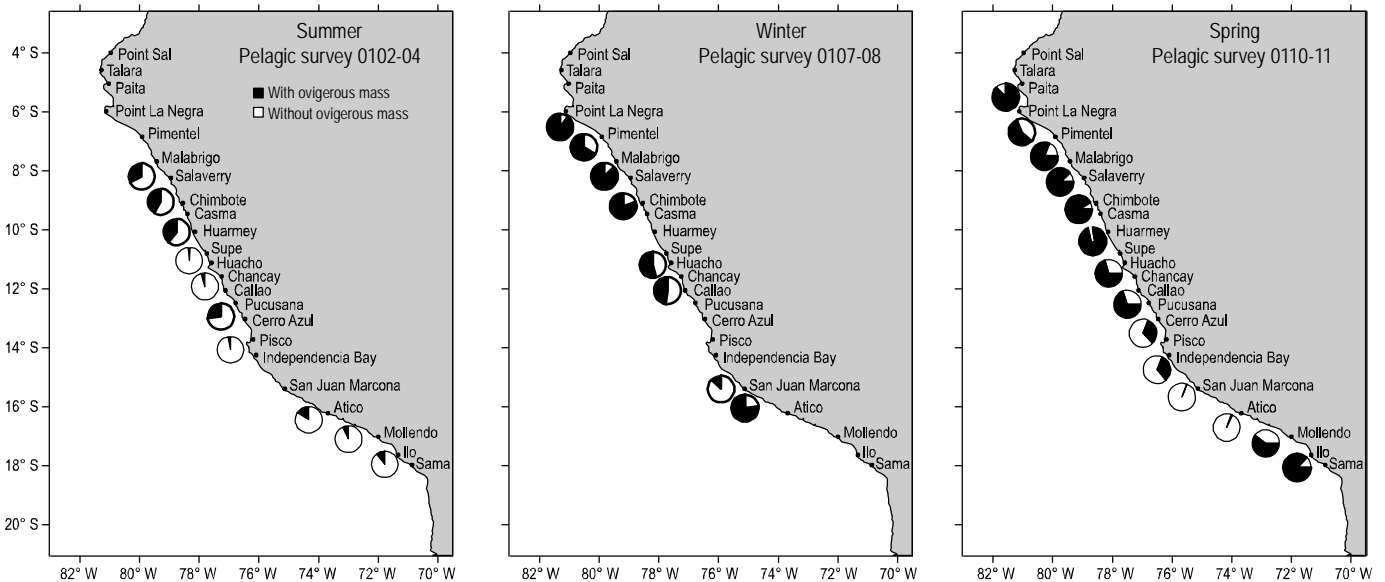


Figure 6. Spatial distribution of *Pleuroncodes monodon* females with ovigerous mass and without ovigerous mass during the pelagic resource hydroacoustic surveys in 2001.

Figura 6. Distribución espacial de hembras de *Pleuroncodes monodon* con masa ovígera y sin masa ovígera durante los cruceros de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos en 2001.

Sex ratio

Overall sex ratio

According to the chi-square test, the greatest predominance of males was observed in winter ($\chi^2 = 35.08$, d.f. = 1, $P < 0.05$); that is, during this season there was greater heterogeneity among individuals. In contrast, there were no significant differences ($P > 0.05$) in summer ($\chi^2 = 1.94$) and spring ($\chi^2 = 1.58$).

Sex ratio by latitude and distance (nautical miles) from shore

In summer, the sex ratio by latitude showed that along much of the coastline the proportion was 50% for both males and females. This homogeneity may be due to the concentration of the population recorded during this period. Greater heterogeneity was observed in winter; in this case, it could be assumed that females were less vulnerable because they were more dispersed and inhabited deeper waters. A trend line shows that the distribution of females decreases from north to south to below 55%. In spring, the sex ratio was biased in favor of females; however, males and females were not distributed homogeneously in the study area, with alternating predominance of either sex (fig. 7).

A significant difference was observed in the proportion of males and females at certain ranges of distance from shore (10.1–20 nm: $\chi^2 = 11.91$, $P < 0.05$; 20.1–30 nm: $\chi^2 = 4.17$, $P < 0.05$; 40.1–50 nm: $\chi^2 = 10.79$, $P < 0.05$; >50.1 nm: $\chi^2 = 26.70$, $P < 0.05$). Grouping the variable distance to the coast

proporción sexual estuvo sesgada a favor de las hembras. Sin embargo, los machos y las hembras no se distribuyeron homogéneamente en el área de estudio, con predominancia alternada de uno u otro sexo (fig. 7).

Se observaron diferencias significativas en la proporción de machos y hembras en determinados intervalos de distancia de la costa (10.1–20 mn: $\chi^2 = 11.91$, $P < 0.05$; 20.1–30 mn: $\chi^2 = 4.17$, $P < 0.05$; 40.1–50 mn: $\chi^2 = 10.79$, $P < 0.05$; >50.1 mn: $\chi^2 = 26.70$, $P < 0.05$). Al agrupar la variable distancia de la costa en <40 mn ($\chi^2 = 1.54$) y >40.1 mn ($\chi^2 = 1.15$), no hubo diferencias significativas ($P > 0.05$), lo que evidenció la equiparidad en la proporción sexual.

Proporción sexual según el intervalo de profundidad

La distribución total de la proporción sexual de *P. monodon* según los intervalos de profundidad mostró diferencias entre las proporciones de machos y hembras. Para el total de cruceros, fue notoria la superposición entre ambos sexos; sin embargo, las diferencias no fueron marcadas a menores profundidades ($P > 0.05$). En cambio, entre los 30 y 35 m de profundidad (25.1–30 m: significación = 0.004, $P < 0.01$; 30.1–35 m: significación = 0.000, $P < 0.01$) y a mayores profundidades (45.1–50 m: significación = 0.000, $P < 0.01$; 50.1–55 m: significación = 0.005, $P < 0.01$) la proporción sexual fue favorable tanto para los machos como para las hembras (fig. 8a).

Por estaciones, en verano este crustáceo se registró a menores profundidades y por lo general no hubieron diferencias significativas ($P > 0.05$) en la proporción de ambos

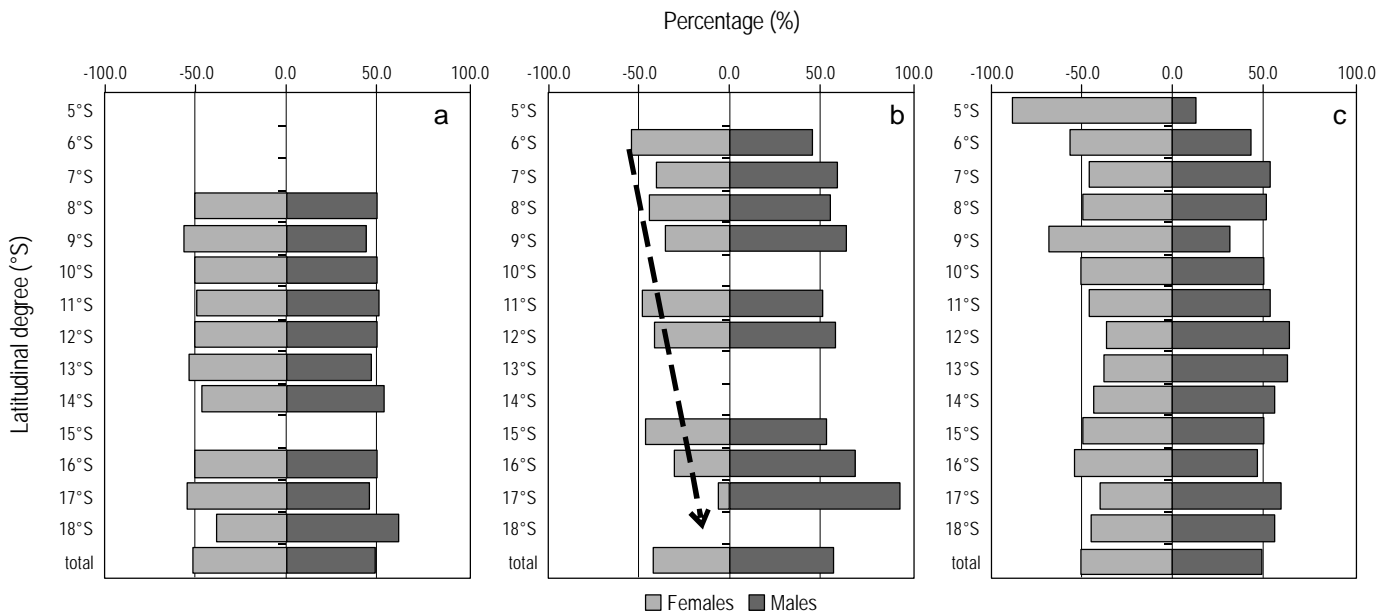


Figure 7. Sex ratio distribution of *Pleuroncodes monodon* according to latitudinal degree by survey: (a) summer, (b) winter, and (c) spring 2001. A trend line (dashed) is shown in (b).

Figura 7. Distribución de la proporción sexual de *Pleuroncodes monodon* según el grado latitudinal para cada crucero: (a) verano, (b) invierno y (c) primavera de 2001. Se muestra una línea (discontinua) de tendencia en (b).

at <40 m ($\chi^2 = 1.54$) and >40.1 m ($\chi^2 = 1.15$) revealed no significant differences ($P > 0.05$) in the sex ratio equality.

Sex ratio by depth ranges

The total distribution of the sex ratio of *P. monodon* according to depth ranges showed differences between the proportions of males and females. For the total of cruises, there was a marked overlap between the sexes, but differences were not marked at lower depths ($P > 0.05$). In contrast, between 30 and 35 m depth (25.1–30 m: significance = 0.004, $P < 0.01$; 30.1–35 m: significance = 0.000, $P < 0.01$) and at greater depths (45.1–50 m: significance = 0.000, $P < 0.01$; 50.1–55 m: significance = 0.005, $P < 0.01$), the sex ratio favored both sexes (fig. 8a).

By seasons, in summer this crustacean was recorded at lower depths and in general there were no significant differences ($P > 0.05$) in both sex ratios (fig. 8b). In winter, there was greater aggregation of males at shallower depths (<5 m: significance = 0.011, $P < 0.05$; 5.1–10 m: significance = 0.000, $P < 0.01$; 10.1–15 m: significance = 0.000, $P < 0.01$) and females tended to increase at greater depths (fig. 8c). In spring, the distribution of males and females in the water column was ample and fluctuating, and no trends were observed for either sex (significance = 0.209, $P > 0.05$). The distributions of both sexes within 30 m depth showed proportions of 50% for each sex; at deeper depth ranges the differences were significant (fig. 8d).

Sex ratio by size class

In general, the sex ratio as a function of size fluctuated for both males and females; however, above 28 mm CL,

sexes (fig. 8b). En invierno se observó mayor agregación de machos a menores profundidades (<5 m: significación = 0.011, $P < 0.05$; 5.1–10 m: significación = 0.000, $P < 0.01$ y 10.1–15 m: significación = 0.000, $P < 0.01$) y las hembras tendieron a incrementarse hacia mayores profundidades (fig. 8c). En primavera, la distribución de machos y hembras en la columna de agua fue amplia y fluctuante, y no se observaron tendencias para ningún sexo (significación = 0.209, $P > 0.05$). Las distribuciones de ambos sexos dentro de los 30 m de profundidad se hallaron en proporciones del 50% para cada sexo; en intervalos de mayor profundidad, las diferencias fueron significativas (fig. 8d).

Proporción sexual según la clase de talla

En general, la proporción sexual en función de las tallas fue fluctuante tanto para machos como hembras; sin embargo, por arriba de los 28 mm LC, los machos tienden a registrar mayores proporciones que las hembras (fig. 9a).

En el crucero de verano (febrero–abril), la estructura por tallas varió marcadamente (entre los 21 y 26 mm LC) en hembras con relación a la de los machos, estos últimos dominaron a partir de los 27 mm LC (fig. 9b). En el crucero de invierno (julio–agosto), la proporción de machos fue mayor porque la amplitud de tallas (12–26 mm LC) fue mayor en comparación con las hembras (fig. 9c). Por el contrario, en el crucero de primavera (octubre–noviembre), la proporción de sexos mostró una estructura fluctuante, pasando a dominar significativamente los machos por arriba de los 28 mm LC (fig. 9d).

La comparación de la proporción hembra/macho por intervalo de talla (<10 mm, 10.1–20 mm, 20.1–30 mm y

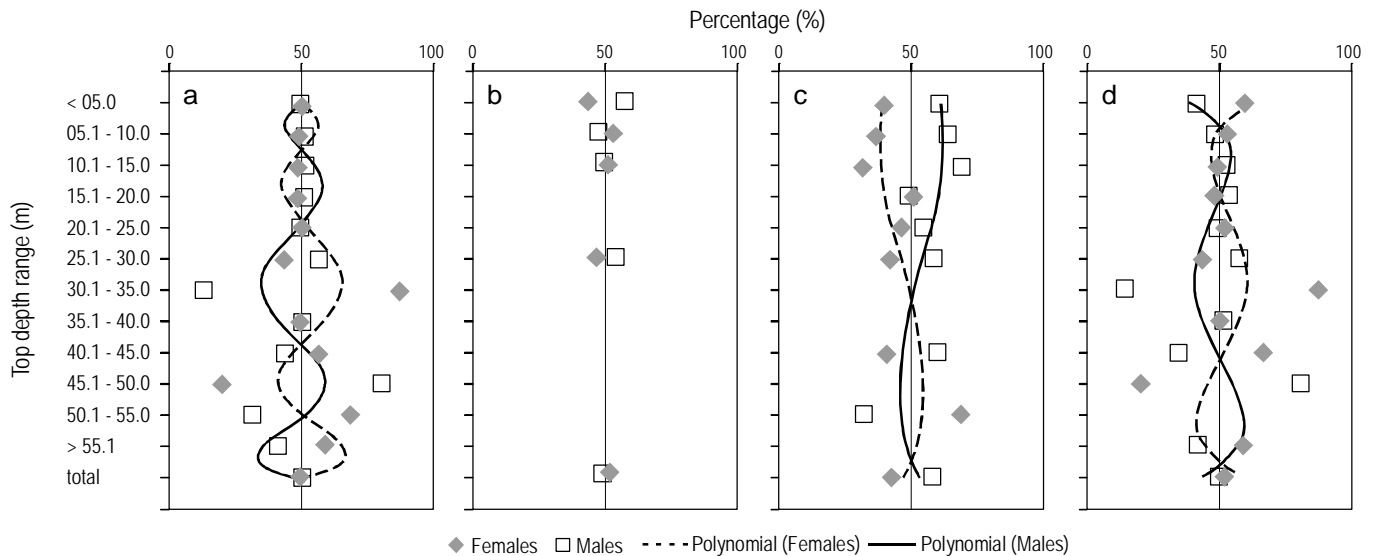


Figure 8. Sex ratio distribution of *Pleuroncodes monodon* by depth range (in meters) per survey: (a) total, (b) summer, (c) winter, and (d) spring 2001.

Figura 8. Distribución de la proporción sexual de *Pleuroncodes monodon* según el intervalo de profundidad (en metros) para cada crucero: (a) total, (b) verano, (c) invierno y (d) primavera de 2001.

males tend to present higher proportions than females (fig. 9a).

During the summer (February–April) cruise, the size structure of females varied markedly (from 21 and 26 mm CL) relative to that of males, the latter dominating as of 27 mm CL (fig. 9b). During the winter (July–August) cruise, the proportion of males was greater because of the larger size amplitude (12–26 mm CL) compared to females (fig. 9c). In contrast, during the spring (October–November) cruise, the sex ratio showed a fluctuating structure, males becoming significantly dominant above 28 mm CL (fig. 9d).

Comparison of the female/male ratio by size range (<10 mm, 10.1–20 mm, 20.1–30 mm, and >30.1 mm CL) showed that for the total of cruises it was different than expected for the sizes between 10.1 and 30 mm CL. In summer, the proportion of females was significantly higher in the 20.1–30 mm CL size range ($P < 0.05$, $\chi^2 = 7.966$, d.f. = 1) and males dominated at sizes >30 mm CL ($P < 0.05$, $\chi^2 = 4.500$, d.f. = 1); there were no differences between sexes in the other size ranges (not significant). In winter, in the lower size ranges the proportion of males was significantly higher than that of females, while in spring, males were dominant at sizes >30.1 mm CL and there were no significant differences in the other ranges (table 2).

DISCUSSION

Reproductive cycle of *P. monodon*

Based on the data collected in 2001, the reproductive cycle of *P. monodon* can be fairly inferred. This species presented an extended reproductive cycle. Females carrying external eggs were observed. The percentage of ovigerous females was lower in summer (24.3%) and higher (>25%) from winter (July–September) to spring (October–December). Similarly, Palma and Arana (1997) reported that the main egg-carrying period was when the percentage of ovigerous females was equal to or greater than 25%. The minimum size of females carrying eggs in their abdomens was 9 mm CL, the maximum size was 31 mm CL, and the average maximum frequency was 20 mm CL. This preliminary reproductive cycle suggests that this crustacean has a marked annual spawning period. This behavior was also recorded for specimens found off the coast of Concepción (Chile), where the major egg-carrying period is considered to extend from May to October (Palma 1994), corresponding to winter and spring. Henríquez (1979) indicated that the main egg-carrying season occurs in mid-autumn, around October, while Bustos and Retamal (1985) reported six months (April–September). In northern Chile, Rivera and Santander (2005) determined that the breeding season of *P. monodon* occurs with higher incidence in winter (August), whereas Gutiérrez and Zúñiga (1977) documented four egg-carrying

>30.1 mm LC), para el total de cruceros, fue diferente a lo esperado para el intervalo de 10.1 a >30 mm LC. En verano, la proporción de hembras fue significativamente mayor entre las tallas de 20.1–30 mm LC ($P < 0.05$, $\chi^2 = 7.966$, g.l. = 1) y los machos dominaron a tallas >30 mm LC ($P < 0.05$, $\chi^2 = 4.500$, g.l. = 1); para el resto de los intervalos de talla no hubo diferencias entre ambos sexos (no significativo). En invierno, a menores intervalos de talla, la proporción de machos fue significativamente mayor respecto a la de las hembras, mientras que en primavera, los machos fueron dominantes a tallas >30.1 mm LC; no se observaron diferencias significativas para el resto de los intervalos (tabla 2).

DISCUSIÓN

Ciclo reproductivo de *P. monodon*

Los datos recolectados en 2001 permiten inferir, de manera aproximada, el ciclo reproductivo de *P. monodon*. En este trabajo, esta especie presentó un ciclo reproductivo de larga duración. Se observaron hembras portando huevos externamente. La presencia de hembras ovígeras fue menor en verano (24.3%); sin embargo, desde el invierno (julio–septiembre) hasta la primavera (octubre–diciembre), los porcentajes de hembras ovígeras fueron superiores al 25%. De manera similar, Palma y Arana (1997) documentaron que el periodo principal de portación de huevos era aquel en el que se presentaba un porcentaje igual o superior al 25%. La talla mínima de hembras portando huevos en sus abdómenes fue de 9 mm LC, la máxima fue de 31 mm LC y la frecuencia máxima promedio fue de 20 mm LC. Con base en este ciclo reproductivo esbozado preliminarmente, se podría deducir que este crustáceo tiene un marcado periodo de desove anual. Este comportamiento fue observado también en especímenes registrados frente a la costa de Concepción (Chile), donde se considera que el periodo máximo de portación de huevos ocurre de mayo a octubre (Palma 1994), que corresponden a las estaciones de invierno y primavera. Estudios realizados por Henríquez (1979) indicaron que la época principal de portación de huevos ocurre a mediados de otoño hacia octubre, mientras que Bustos y Retamal (1985) determinaron solo seis meses (abril–septiembre). Rivera y Santander (2005) determinaron, para la zona norte de Chile, que la temporada reproductiva de *P. monodon* ocurre con mayor incidencia en invierno (agosto). Por el contrario, Gutiérrez y Zúñiga (1977) registraron cuatro periodos de portación para bahía Mejillones: septiembre, diciembre, febrero–mayo y junio–julio, con un mínimo en abril–mayo. Para *P. planipes*, especie afín del Pacífico Norte (Baja California), se registraron dos etapas en el ciclo reproductivo, con un pico en los primeros tres meses del año (invierno), antes de los meses de máximo transporte costa-afuera, y una actividad reproductiva esporádica en la temporada cálida de julio–agosto (verano) (Boyd 1960, Longhurst 1968, Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortiz 1997).

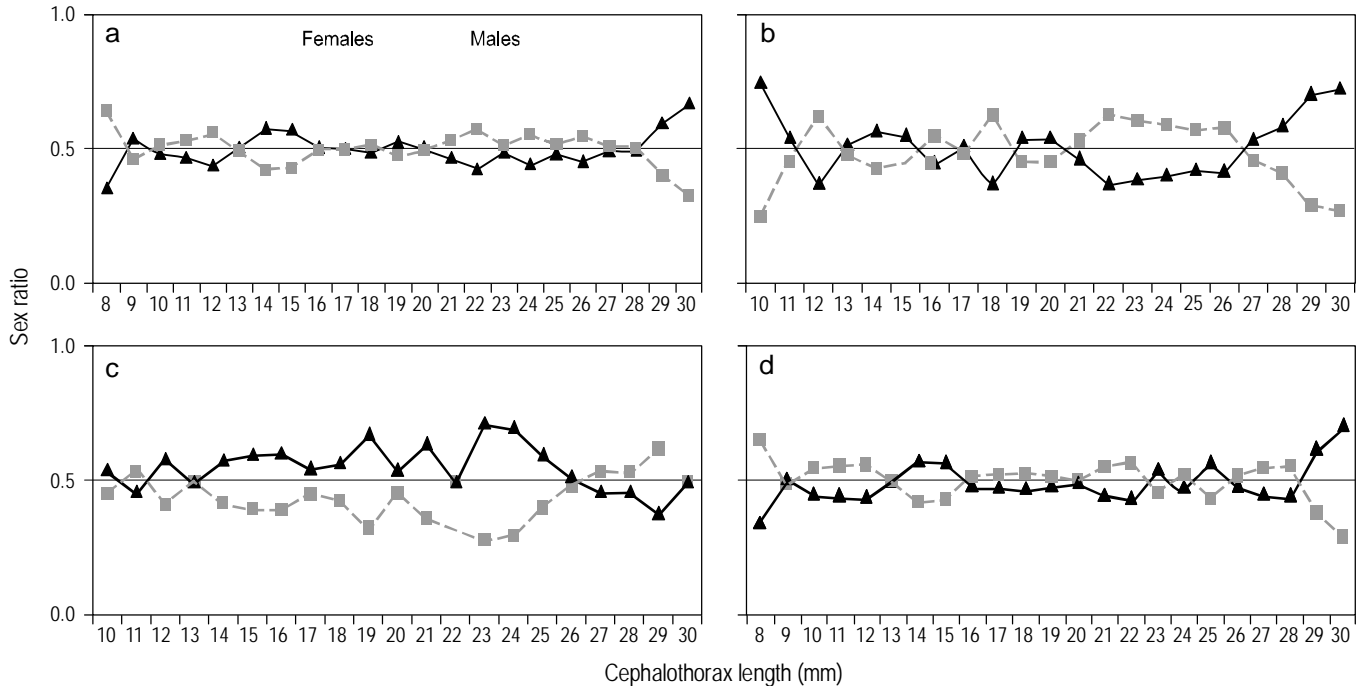


Figure 9. Sex ratio representation of *Pleuroncodes monodon* according to size by survey: (a) total, (b) summer, (c) winter, and (d) spring 2001.

Figura 9. Representación de la proporción sexual de *Pleuroncodes monodon* según la talla para cada crucero: (a) total, (b) verano, (c) invierno y (d) primavera de 2001.

Table 2. Comparison of the sex ratio for each size range of *Pleuroncodes monodon* individuals using the chi-square test per survey (2001) and overall.

Tabla 2. Comparación de la proporción sexual para cada intervalo de talla de *Pleuroncodes monodon* mediante la prueba de chi-cuadrada, para cada crucero (2001) y global.

Survey	Size range (mm)	% Females	% Males	χ^2	P $\alpha = 0.05$
Total	<10.0	50.35	49.65	0.021	0.885 ns
	10.1–20.0	48.43	51.57	5.149	0.023 *
	20.1–30.0	51.90	48.10	4.056	0.044 *
	>30.1	18.92	81.08	14.297	0.000 **
Summer	<10.0	38.46	61.54	0.692	0.405 ns
	10.1–20.0	49.18	50.82	0.311	0.577 ns
	20.1–30.0	54.19	45.81	7.966	0.005 **
	>30.1	12.50	87.50	4.500	0.034 *
Winter	<10.0	33.33	66.67	6.000	0.014 *
	10.1–20.0	41.72	58.28	31.640	0.000 **
	20.1–30.0	46.58	53.42	1.372	0.242 ns
	>30.1	44.44	55.56	0.111	0.739 ns
Spring	<10.0	53.28	46.72	1.574	0.210 ns
	10.1–20.0	50.79	49.21	0.727	0.394 ns
	20.1–30.0	51.14	48.86	0.732	0.392 ns
	>30.1	10.00	90.00	12.800	0.000 **

H_0 : male/female ratio = 1:1.

* Reject H_0 at 95% level; ** reject H_0 at 95% and 99% levels; ns: not significant.

periods for Mejillones Bay: September, December, February–May, and June–July, with a minimum in April–May. For *P. planipes* (related species in the North Pacific [Baja California]), two stages in the reproductive cycle were recorded, with a peak in the first three months of the year (winter), occurring just before the months of maximum offshore transport, and sporadic reproductive activity in the warm summer season (July–August) (Boyd 1960, Longhurst 1968, Gómez-Gutiérrez and Sánchez-Ortiz 1997). A seasonal and annual reproductive pattern has also been recorded for several species of the genus *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheidae), including *Munida subrugosa* from the Beagle Channel (Argentina), whose reproductive activity is centered in winter associated with marked ecosystem seasonality, with primary production peaks (blooms) occurring in spring and summer, followed by an increase in temperature and solar radiation (Tapella *et al.* 2002).

Spatial distribution of ovigerous females

During this study, the latitudinal distribution of ovigerous females showed that they occurred in higher percentages along the Peruvian coast in winter and spring, but with greater incidence in the latter, mainly at lower latitudes. Their distribution was related to coastal areas, where upwelling events are more intense. Defined concentrations were observed in winter, while in spring there was greater frequency of ovigerous females with eggs in development stages 2–4 (incipient to full maturity). One feature of *P. planipes* in coastal waters off Baja California is its association with the phenomenon of phytoplankton blooms that occurs during the peak intensities of coastal upwelling; this phenomenon attains its maximum effect in late winter and early spring, coinciding with the reproductive period and peak abundance of this species near the coast (Aurióles-Gamboa and Balart 1995). Similarly, Tapella *et al.* (2002) observed that *M. subrugosa* showed seasonal reproduction, with egg carrying in winter and hatching of larvae from spring to summer linked to the first plankton bloom. Arana and Culquichicón (1990) established a direct relationship between depth layers and the proportion of ovigerous females of *P. monodon*: early in the egg-carrying stage these specimens are found at greater depths (225–324 m), but as the degree of egg development advances they tend to migrate to shallower waters (75–224 m) to release larvae and then return to greater depths. In this study, upwelling on the Peruvian coast in spring 2001 was broad and intense, and the interactions of the Sub-Antarctic Temperate Waters with Subtropical Surface Waters and Cold Coastal Waters were characteristic (Gutiérrez *et al.* 2004), which allowed this small crustacean to intensify the reproductive period and to be more widely dispersed in the water column.

El patrón reproductivo estacional y anual también ha sido observado en varias especies del género *Munida* (Decápoda: Anomura: Galatheidae), como *Munida subrugosa* del canal de Beagle (Argentina), cuya actividad reproductiva está centrada en la estación de invierno y asociada a la marcada estacionalidad del ecosistema, donde los picos de producción primaria (“blooms”) se presentan durante primavera y verano, seguido por un incremento en la temperatura y radiación solar (Tapella *et al.* 2002).

Distribución espacial de hembras ovígeras

Durante el desarrollo del presente estudio, la distribución latitudinal de hembras ovígeras mostró que se encontraron en mayor porcentaje a lo largo de la costa peruana en invierno y primavera, pero con mayor incidencia en ésta última estación, principalmente a latitudes más bajas. Su distribución estuvo asociada con áreas costeras, donde los eventos de surgencia fueron más intensos. Por un lado, se observaron concentraciones definidas en invierno, mientras que por el otro, en primavera, hubo mayor frecuencia de hembras ovígeras con huevos en estado de desarrollo 2–4 (de madurez incipiente a madurez total). Una de las características de *P. planipes* en aguas costeras de Baja California es su asociación a los fenómenos de afloramiento de fitoplancton que ocurren durante las máximas intensidades de surgencias costeras; este fenómeno alcanza su máximo efecto a fines de invierno e inicios de primavera, coincidiendo con el periodo de reproducción y máxima abundancia de esta especie cerca de la costa (Aurióles-Gamboa y Balart 1995). De manera similar, Tapella *et al.* (2002) observaron que *Munida subrugosa* presenta una reproducción estacional, con la portación de huevos en invierno y la incubación de larvas desde primavera hasta verano ligadas al primer afloramiento de plancton. Arana y Culquichicón (1990), establecieron una relación directa entre los estratos de profundidad y la proporción de hembras ovígeras para *P. monodon*: a inicios de la portación de huevos, estos ejemplares se encuentran a mayores profundidades (225–324 m), pero a medida que avanza el grado de desarrollo de los huevos, tienden a migrar hacia aguas más someras (75–224 m) a liberar las larvas eclosionadas y luego retornar a mayores profundidades. En este estudio, el afloramiento en el litoral peruano durante la primavera de 2001 fue amplio e intenso, y las interacciones de las Aguas Templadas Sub-antárticas con las Aguas Subtropicales Superficiales y las Aguas Costeras Frías fueron características (Gutiérrez *et al.* 2004), lo que permitió que este pequeño crustáceo intensifique su periodo reproductivo y sea más disperso en la columna de agua.

Proporción sexual

Los resultados de este trabajo con relación a la proporción sexual de *P. monodon* mostraron que en invierno ésta estuvo

Sex ratio

The results of this work in relation to the *P. monodon* sex ratio showed that in winter it was biased in favor of males (1:0.74), i.e., different from the expected theoretical ratio (1:1) according to Fischer's (1930) equilibrium theory. In contrast, in spring and summer the sex ratio was close to one (1:0.96). The marked male-biased sex ratio in winter ($P < 0.05$, $\chi^2 = 35.08$, d.f. = 1) may be due to dispersion of the *P. monodon* population, mainly the egg-carrying females, due to seasonal conditions. On the other hand, during the warm seasons (spring and summer), the male/female ratio was homogeneous; this may be due to displacement of the population towards shallower areas in search of favorable conditions for the rapid development and hatching of eggs. These shifts have also been documented for several species of decapod crustaceans (Rodríguez and Bahamonde 1986, Gallardo *et al.* 1992), as well as its close relation to areas of higher temperature in order to speed up the embryonic development of eggs (Palma 1994, Rivera and Santander 2005). According to depth ranges, overall (total cruises), the sex ratio was not marked in shallower areas (fig. 8). In contrast, at greater depths, the proportion of females was higher compared to males.

In spring, both sexes were widely distributed in the water column; however, in summer and winter, *P. monodon* occurred more frequently at shallower depths. In spring the male/female ratio was similar, but in winter it favored males, though at greater depths there was an increase in females. This can be interpreted as a dispersion of the population during the breeding season when *P. monodon* swarms show some degree of sexual segregation (Serrano-Padilla and Auriolles-Gamboa 1992).

Sex ratio in relation to size

From the results obtained, in relation to females, males dominated the larger size classes (>28 mm CL) but their percentages decreased in the smaller (<12 mm CL) and medium (21–27 mm CL) size classes. In Chile, Arana and Culquichicón (1990) determined, according to different trends found in each evaluation period (August 1988, January 1989, and June 1989), that in the higher (24–39 mm CL) and smaller (12–16 mm CL) size ranges the percentage of male *P. monodon* increased, but between 16 and 24 mm CL the percentage of males decreased. It should be noted that in samples collected off Peru during an acoustic assessment with pelagic trawls, the mean size did not exceed 30 mm CL (Franco 2003), unlike the specimens from Chile caught by bottom trawls (as it is considered a benthic species), which are characterized by sizes larger than 30 mm CL (fig. 10).

CONCLUSIONS

1. The size distribution of the carrot squat lobster *Pleuroncodes monodon* showed that the individuals

sesgada a favor de los machos (1:0.74), es decir, diferente de la proporción teórica esperada (1:1) de acuerdo con la teoría de equilibrio de Fischer (1930). Por el contrario, en los cruceros de verano y primavera, la proporción sexual fue cercana a uno (1:0.96). El marcado sesgo en la proporción sexual durante invierno ($P < 0.05$; $\chi^2 = 35.08$; g.l = 1) puede deberse a la dispersión poblacional de *P. monodon*, principalmente las hembras portadoras de huevos, debido a las condiciones propias de la estación. Por otro lado, en los periodos cálidos (primavera y verano), la proporción macho/hembra fue homogénea; esto puede deberse al desplazamiento de la población hacia áreas más someras en busca de condiciones favorables para el rápido desarrollo y eclosión de los huevos. Estos desplazamientos también han sido observados en varias especies de crustáceos decápodos (Gallardo *et al.* 1992, Rodríguez y Bahamonde 1986), así como también su estrecha relación hacia zonas de mayor temperatura con la finalidad de acelerar el proceso embrionario de los huevos portados (Palma 1994, Rivera y Santander 2005). Según los intervalos de profundidad, se ha observado, de manera global (total cruceros), que la proporción sexual no fue marcada en zonas de menor profundidad (fig. 8). En cambio, a mayores profundidades, la proporción de hembras fue mayor con relación a los machos.

En primavera fue característica la amplia distribución de ambos sexos en la columna de agua; por el contrario, en las estaciones de verano e invierno, la distribución de *P. monodon* se halló con mayor frecuencia a menores profundidades. En primavera, la proporción macho/hembra fue similar, pero en invierno fue favorable para los machos; sin embargo a mayores profundidades, se observó el incremento de las hembras. Esto se puede interpretar como una dispersión de la población en la temporada reproductiva, cuando los enjambres muestran cierto grado de segregación sexual (Serrano-Padilla y Auriolles-Gamboa 1992).

Proporción sexual según la talla

De acuerdo con los resultados obtenidos y respecto a las hembras, los machos dominaron en clases de tallas mayores (>28 mm LC); a menores tallas (<12 mm LC) y tallas intermedias (21–27 mm LC) sus porcentajes decrecieron. De manera similar, en Chile, Arana y Culquichicón (1990) determinaron, en función de las diferentes tendencias encontradas para cada periodo evaluado (agosto 1988, enero 1989 y junio 1989), que a mayores (24–39 mm LC) y menores (12–16 mm LC) intervalos de tallas el porcentaje de machos de *P. monodon* incrementó, pero entre los 16 y 24 mm LC, el porcentaje de machos decreció. Cabe destacar que la estructura poblacional en muestras obtenidas frente a Perú durante las evaluaciones acústicas de recursos pelágicos con redes de arrastre pelágicas es de tallas menores, por lo general la talla media no sobrepasó los 30 mm LC (Franco 2003), a diferencia de los ejemplares obtenidos en Chile mediante

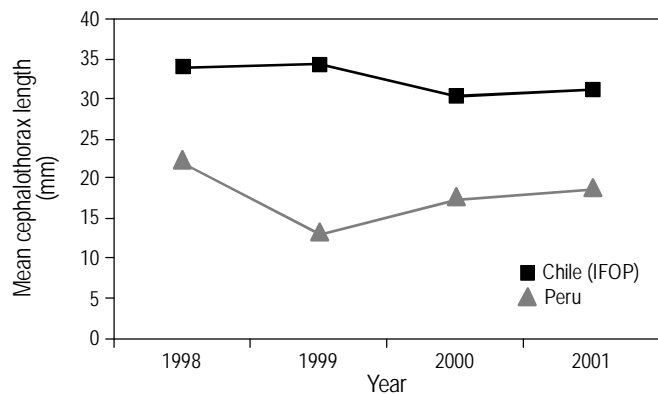


Figure 10. Mean annual sizes of *Pleuroncodes monodon* off Peru and Chile (1998–2001).

Figura 10. Tallas medias anuales de *Pleuroncodes monodon* frente a Perú y Chile (1998–2001).

IFOP = Instituto de Fomento Pesquero.

analyzed had mean sizes smaller than 20 mm CL. The differences between male and female individuals were not marked. The maximum size recorded was 35 mm CL (male specimen).

- The breeding season of *P. monodon* in 2001 occurred during winter and spring, but an increase in females with stage 4 eggs (fully developed embryo) occurred in spring (warm season).
- The spatial distribution of ovigerous females showed three major centers of concentration in winter, one at 06–09° S and two between 16° S and 11° S. In spring it covered a greater range (05°30'–12° S) off the north-central coast and a small one in the south region (17°–18° S).
- Spatially, the sex ratio indicates the marked difference between males and females. In winter the presence of female specimens decreased from north to south. According to the distance from the coast, there were no significant differences between sexes within and outside the 40 miles.
- The sex ratio was not marked in shallower areas, whereas the opposite occurred at greater depths (i.e., more females than males).
- Male individuals predominated in the larger size range relative to females during winter and spring. The sex ratio by size was similar, except at sizes larger than 28 mm CL.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to G Cárdenas-Quintana (Instituto del Mar del Perú, IMARPE) for her invaluable contribution and to R Guevara-Carrasco and J Argüelles-Torres (IMARPE) for their constructive comments on this manuscript.

REFERENCES

Arana P, Pizarro F. 1970. Análisis de los parámetros biométricos de los langostinos amarillo (*Cervimunida johni*) y zanahoria

arrastres de fondo (por considerarse una especie de hábitos bentónicos), que se caracterizaron por presentar tallas mayores a los 30 mm LC (fig. 10).

CONCLUSIONES

- La distribución de tallas del camaroncito rojo *Pleuroncodes monodon* mostró que los individuos analizados presentaron tallas medias menores que 20 mm LC. Las diferencias entre machos y hembras no fueron tan marcadas. La talla máxima registrada fue de 35 mm LC (ejemplar macho).
- La temporada reproductiva de *Pleuroncodes monodon* en 2001 ocurrió en invierno y primavera, pero el incremento de hembras con huevos en estado 4 (embriones totalmente desarrollados) se dio en primavera (la estación calida).
- La distribución espacial de hembras ovígeras mostró tres importantes focos de concentración en invierno: uno entre 06° y 09° S, otro en 16° S y el tercero en 11° S. En primavera abarcó un mayor intervalo (05°30'–12° S) en la zona norte-centro del litoral y uno pequeño en la zona sur (17°–18° S).
- Espacialmente, la proporción de sexos indica la marcada diferencia entre machos y hembras. En invierno, la presencia de hembras fue decreciendo de norte a sur. Según la distancia de la costa, no se observaron diferencias significativas entre ambos sexos dentro y fuera de las 40 millas.
- La proporción sexual no fue marcada en zonas de menor profundidad, mientras que se observó lo contrario a mayores profundidades (i.e., las hembras fueron más numerosas en comparación con los machos).
- Los machos predominaron en una mayor amplitud de tallas respecto a las hembras durante el invierno y la primavera. La proporción sexual según las tallas fue similar, excepto en tallas mayores que 28 mm LC.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a G Cárdenas Quintana (Instituto del Mar del Perú, IMARPE) por sus invaluable aportes, así como también a R Guevara-Carrasco y J Argüelles Torres (IMARPE) por sus comentarios constructivos sobre este manuscrito.

(*Pleuroncodes monodon*) de la costa de Valparaíso. Invest. Mar. 1: 285–316.

Arana P, Culquichón Z. 1990. Estructura poblacional del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile. Estudios y documentos, Universidad Católica Valparaíso 7/90, 56 pp.

Auriolos-Gamboa D, Balart E. 1995. La langostilla: Biología, ecología y aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, México, 233 pp.

Boyd C. 1960. The larval stages of *Pleuroncodes planipes*. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 118:17–30.

- Boyd C, Johnson M. 1963. Variations in the larval stages of a decapod crustacean, *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Galatheidae). Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 124: 141–152.
- Bustos H, Retamal M. 1985. Estudio biológico pesquero del “Langostino colorado” *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837. Gayana Zool. 49: 1–95.
- Chirichigno N. 1970. Lista de crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda) con datos de su distribución geográfica. Inf. Inst. Mar Perú 35: 1–95, 193 figs.
- Díaz J. 2006. Langostilla del Océano Pacífico. In: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SARGAP), Instituto Nacional de Pesca, México, 560 pp.
- Fagetti E, Campodonico I. 1971. Larval development of the red crab *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) under laboratory conditions. Mar. Biol. 8: 70–81.
- Fischer R. 1930. The Genetic Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford (<http://www.archive.org/stream/geneticaltheory031631mbp#page/n11/mode/2up>].
- Franco M. 2003. Aspectos biológicos y pesqueros del camaroncito rojo *Pleuroncodes monodon* (M Edwards, 1873) en el litoral peruano. BEng thesis. Universidad Nacional del Callao. 184 pp.
- Gallardo VA, Enríquez S, Roa R, Acuña A, Cañete I, Baltazar M. 1992. Biología del langostino colorado *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837 y especies afines (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae): Sinopsis. Faranda F, Oscar Parra O (eds.), Proyecto EULA, Universidad de Concepción-Chile, 113 pp.
- Giraldo R, Rodríguez D. 1997. Métodos estadísticos aplicados a la investigación biológica. Revista de Divulgación Científica y Tecnológica N° RA-16, Actividad: Evaluación de Recursos Pesqueros. Manual del curso de capacitación efectuado en Santa Marta, Colombia, del 8 al 13 de mayo de 1995, 57 pp.
- Gómez-Gutiérrez J, Sánchez-Ortiz O. 1997. Larval drift and population structure of the pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* (Simpson) (Crustacea: Galatheidae) off the southwest coast of Baja California, Mexico. Bull. Mar. Sci. 61: 305–326.
- Gutiérrez J, Zúñiga O. 1977. *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, en la bahía de Mejillones del Sur, Chile. Rev. Biol. Mar. Dept. Oceanol. Univ. Chile 16: 161–169.
- Gutiérrez M, Ramiro Castillo P, Ganoza F, Herrera N, Peraltilla S, Aliaga A. 2004. Análisis de la distribución y abundancia de algunos recursos pelágicos peruanos acústicamente evaluados en la primavera de 2001. Inf. Inst. Mar Perú 32: 167–179.
- Hendrickx ME, Harvey AW. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. Belg. J. Zool. 129: 363–389.
- Henríquez G. 1979. Langostino colorado *Pleuroncodes monodon* (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae). En: Estado Actual de las Principales Pesquerías Nacionales. Bases para un desarrollo pesquero. Corporación de Fomento de la Producción, Gerencia de Desarrollo, AP 79-18, 52 pp.
- IFOP. 2003. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones. Fondo de Investigación Pesquera FIP N° 2002–06. 217 pp.
- IFOP. 2006. Dinámica y estructura poblacional del langostino colorado entre la III y IV regiones. Fondo de Investigación Pesquera FIP N° 2005–41. 340 pp.
- Longhurst A. 1968. The pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Galatheidae) in the California Current Rep. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. 11: 142–154.
- Longhurst AR, Seibert DLR. 1971. Breeding in an oceanic population of *Pleuroncodes planipes* (Crustacea, Galatheidae). Pac. Sci. 25: 426–428.
- Palma S. 1994. Distribución y abundancia de larvas de langostino colorado *Pleuroncodes monodon* frente a la costa de Concepción, Chile. Invest. Mar. 22: 13–29.
- Palma S, Arana P. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837) frente a la costa de Concepción, Chile. Invest. Mar. 25: 203–221.
- Pérez B, Calcagno J. 2005. Comportamiento de apareamiento de las langostillas *Munida gregaria* y *Munida subrugosa*. XXV Congreso de Ciencias del Mar y XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Viña del Mar (Chile), 16–20 Mayo 2005.
- Rivera J, Santander E. 2005. Variabilidad estacional de la distribución y abundancia de larvas de langostino colorado en la zona norte de Chile (Decapoda, Anomura, Galatheidae). Invest. Mar. 33: 3–23.
- Rodríguez L, Bahamonde R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White 1847) de la XII Región, Chile. In: Arana P (ed.), La Pesca en Chile. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, pp. 283–296.
- Serrano-Padilla V, Auriol-Gamboa D. 1992. Dimorfismo sexual en la langostilla *Pleuroncodes planipes* 1860 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae). Centro de Investigaciones Biológicas, Departamento de Recursos Marinos La Paz, Baja California Sur, México. Proceedings of the San Diego Society of Natural History (13), 5 pp.
- Serrano-Padilla V, Auriol-Gamboa D. 1995. Ecología reproductiva de la langostilla. In: Auriol-Gamboa D, Balart E (eds.), La Langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Pub. Esp. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México, pp. 109–123.
- Tapella F, Lovrich G, Romero C, Thatje S. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. J. Mar. Biol. Assoc. UK 82: 589–595.

Received June 2011,
received in revised form October 2011,
accepted November 2011.