

Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of the female squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) stock in central and southern Chile

Distribución espaciotemporal del potencial reproductivo del stock de hembras de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) en la zona centro-sur de Chile

Mónica E Barros^{1*}, Rubén Alarcón^{1,2}, Hugo Arancibia³

¹ Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Acuáticos Renovables, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, 4030000 Concepción, Chile.

² Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, 5950000 Coyhaique, Chile.

³ Asesorías Ocean Technology and Aquaculture Chile, 4030000 Concepción, Chile.

* Corresponding author. E-mail: mobarros@udec.cl

ABSTRACT. *Pleuroncodes monodon* is 1 of the 3 species sustaining the demersal crustacean fisheries in Chile, with landings that have had strong variations and a very slow recovery in the past decade. The southern fishing unit has been in the recovery status since 2017, following several years of intense overfishing, which affected the reproductive potential and the geographical distribution of the stock. In this study, fishing haul information from 14 direct evaluation surveys of *P. monodon* were used to estimate, by using geostatistics, the density of the reproductive potential of the female stock in central and southern Chile (32.0° S to 37.0° S) from 2005 to 2018. The annual mean potential eggs was estimated at 78,055.0 million potential eggs, with a mean density of 74.0 million eggs per square kilometer. Two areas of aggregation of the reproductive potential are recognized, one between 33.5° S and 34.5° S (northern zone) and the other between 35.5° S and 36.5° S (southern zone). The mean density of potential eggs was higher in the northern zone than in the southern zone, although in the southern zone there were foci with values close to 100 million eggs per square kilometer, which was not the case for the northern zone. The *P. monodon* population comes from a single breeding area located in the southern zone. In the 2008–2012 period, the female stock showed a net migration of 226.4 km northward (from 36°20'52.5" S to 34°18'39.1" S), although it was later reduced southward by the fishing pressure.

Key words: *Pleuroncodes monodon*, potential egg density, geostatistical analysis, central and southern Chile.

RESUMEN. *Pleuroncodes monodon* es 1 de las 3 especies que sustentan las pesquerías demersales de crustáceos en Chile, con niveles de desembarque que han mostrado amplias variaciones y una muy lenta recuperación en la última década. La unidad de pesquería sur se encuentra en estado de recuperación desde 2017, después de una intensa sobrepesca, la que afectó tanto al potencial reproductivo como a la distribución geográfica del stock. En el presente estudio, se usó información de lances de pesca de 14 campañas de evaluación directa de *P. monodon* para estimar la densidad del potencial reproductivo del stock de hembras en el periodo 2005-2018 en la zona centro-sur (32.0° S a 37.0° S) de Chile mediante un análisis geoestadístico. El promedio anual de huevos potenciales se estimó en 78,055.0 millones de huevos potenciales, con una densidad promedio de 74.0 millones de huevos por kilómetro cuadrado. Se reconocieron 2 zonas de agregación del potencial reproductivo, una entre 33.5° S y 34.5° S (zona norte) y otra entre 35.5° S y 36.5° S (zona sur). La densidad promedio de huevos potenciales fue mayor en la zona norte que en la zona sur, aunque en la zona sur se localizaron focos con máximos cercanos a 100 millones de huevos por kilómetro cuadrado, lo que no ocurrió en la zona norte. La población de *P. monodon* proviene de una sola área de cría, ubicada en la zona sur. En el periodo de 2008 a 2012, el stock de hembras presentó una migración neta con rumbo norte de casi 226.4 km (desde 36°20'52.5" S hasta 34°18'39.1" S), aunque posteriormente se redujo con rumbo norte-sur por la presión pesquera.

Palabras clave: *Pleuroncodes monodon*, densidad potencial de huevos, geoestadística, zona centro-sur de Chile.



INTRODUCTION

The red squat lobster, *Pleuroncodes monodon*, belongs to the Munididae family (Poore et al. 2011) and is distributed from southern Mexico (16°00'N) to an area off Peru (6°25'S) and Chile (41°00'S) (Flores et al. 2020). In Chile, *P. monodon* inhabits muddy and hard bottoms on the continental shelf, from the upper edge of the slope to 450 m depth (Bahamonde et al. 2002), and has been recorded both in shallow waters and in abyssal sectors associated with anoxic bottoms (Gallardo et al. 2017). *Pleuroncodes monodon* has a long reproductive period, with the presence of ovigerous females from February to December (Palma and Arana 1997) and multiple spawnings in synchrony between embryonic development and gonadal development (Flores et al. 2020).

Pleuroncodes monodon is of commercial importance in the demersal crustacean fishery of central Chile. The *P. monodon* fishery is administratively composed of the Northern Fishery Unit (NFU), from 23°21'00"S to 32°10'23"S, and the Southern Fishery Unit (SFU), from 32°10'23"S to 38°28'35"S (Cavieres et al. 2018). Since the early 1970s, this fishery has exerted strong pressure on the stock of *P. monodon* (Cavieres 2017, Zilleruelo et al. 2020). Their fishing has been regulated through the implementation of annual global quotas, individual fishing quotas per shipowner, and maximum catch limits per shipowner (Canales et al. 1997, Párraga et al. 2012), but the main regulatory measure has been the prolonged extractive bans; in particular, those in the years from 1980 to 1982, 1989 to 1991, and 2001 to 2005 (Acuña et al. 2005). Furthermore, since 1997, there have been biological closure seasons in January–February, to protect the individual growth of *P. monodon* specimens, and reproductive bans in September (Cavieres 2017). However, the set of regulatory measures for the exploitation and conservation of *P. monodon* has been insufficient to allow a clear recovery (Ibarra and Yáñez 2021). At present, the NFU is in a state of overexploitation, and the SFU, in a recovery regime, after being overfished from 2000 to 2017, although with a reduction of the indicator of the reproductive potential levels from 55% (2019) to 48% (Ibarra and Yáñez 2021).

The reproductive potential is defined as the ability of a population to produce viable eggs and larvae that can then be incorporated into the fishery or stock as recruits (Trippel 1999). Therefore, it is related to maturity, fecundity, egg quality, and spawning time (Wright 2013). Nevertheless, the use of this index instead of the spawning stock biomass in stock assessments has been questioned (Marshall et al. 2006, Cerviño et al. 2013); Kell et al. (2016) demonstrated that both parameters describe different dynamics. The inclusion of the reproductive potential improves the perception of productivity. Kell et al. (2016) based their conclusion on the comparative analysis of time series of 3 North Sea stocks (*Gadus morhua* cod, *Clupea harengus* herring, and *Pleuronectes platessa* plaice). Therefore, we consider

INTRODUCCIÓN

El langostino colorado, *Pleuroncodes monodon*, pertenece a la familia Munididae (Poore et al. 2011) y se distribuye desde el sur de México (16°00'N) hasta la zona frente a Perú (6°25'S) y Chile (41°00'S) (Flores et al. 2020). En Chile, *P. monodon* habita fondos fangosos y duros sobre la plataforma continental, desde el borde superior del talud hasta 450 m de profundidad (Bahamonde et al. 2002), y ha sido registrada tanto en aguas someras como en sectores abisales asociados a fondos anóxicos (Gallardo et al. 2017). El periodo reproductivo de *P. monodon* es prolongado, con la presencia de hembras ovígeras de febrero a diciembre (Palma y Arana 1997) y desoves múltiples en sincronía entre el desarrollo embrionario y el desarrollo gonadal (Flores et al. 2020).

Pleuroncodes monodon es de importancia comercial en la pesquería de crustáceos demersales de la zona central de Chile. La pesquería de *P. monodon*, administrativamente está compuesta por la unidad de pesquería norte (UPN), desde 23°21'00"S hasta 32°10'23"S, y la unidad de pesquería sur (UPS), desde 32°10'23"S hasta 38°28'35"S (Cavieres et al. 2018). Desde el inicio de la década de 1970, esta pesquería ha ejercido fuerte presión sobre el stock de *P. monodon* (Cavieres 2017, Zilleruelo et al. 2020). Su pesca ha sido regulada a través de la aplicación de cuotas globales anuales, cuotas individuales de pesca por armador y límites máximos de captura por armador (Canales et al. 1997, Párraga et al. 2012), pero la principal medida reguladora ha correspondido a vedas extractivas prolongadas, particularmente en los años de 1980 a 1982, 1989 a 1991 y 2001 a 2005 (Acuña et al. 2005). Además, desde 1997, se han aplicado vedas biológicas para proteger el crecimiento individual de los ejemplares de *P. monodon*, entre enero y febrero, así como vedas reproductivas durante septiembre (Cavieres 2017). Sin embargo, el conjunto de medidas de regulación para la explotación y la conservación de *P. monodon* ha sido insuficiente para permitir una clara recuperación (Ibarra y Yáñez 2021). Actualmente, la UPN se encuentra en estado de sobreexplotación, y la UPS, en régimen de recuperación, después de mantenerse en sobrepesca desde 2000 hasta 2017, aunque con reducción del indicador de los niveles del potencial reproductivo del 55% (2019) al 48% (Ibarra y Yáñez 2021).

El potencial reproductivo es definido como la capacidad de una población para producir huevos y larvas viables que luego podrán incorporarse a la pesquería o al stock como reclutas (Trippel 1999). Por lo tanto, está relacionado con la madurez, la fecundidad, la calidad del huevo y el tiempo del desove (Wright 2013). Aunque se ha cuestionado el uso de este índice en lugar de la biomasa del stock desovante en las evaluaciones de stocks (Marshall et al. 2006, Cerviño et al. 2013), Kell et al. (2016) demostraron que ambos parámetros describen dinámicas diferentes. La inclusión del potencial reproductivo mejora la percepción de la productividad. Kell et al. (2016) basaron su conclusión en el análisis comparativo de series de tiempo de 3 poblaciones del mar del Norte

it important to monitor the reproductive potential of the *P. monodon* female stock and, thus, analyze their behavior in space and time.

This study includes the spatial component in the functioning and structure of marine populations, an aspect that has been emphasized in recent decades (Cressie et al. 1993, McKinley and Atkinson 2020). This provides a better understanding of population dynamics than only including the temporal view of the population (Dunning et al. 1995). Ignoring spatial structure leads to biases in stock assessment and fishery management, which can lead to overfishing, imbalances in the stock size structure, and population collapse and/or failure in stock reconstruction (Cadrin 2020), especially if there is overfishing in areas recognized as renewal or breeding areas for a resource.

Roa et al. (1995) identified a *P. monodon* breeding area, which was made up of 2 interconnected adult populations, an extensive one located between 35°10' S and 36°15' S (Achira population) and a smaller one located between 36°35' S and 36°50' S (Biobío population) (Roa and Bahamonde 1993, Roa and Tapia 2000). From there, the distribution of *P. monodon* extends north and south over the continental shelf of central Chile, from 34.0° S to 37.0° S. The breeding area is responsible for recruit turnover. This area is important for the recovery of the stock of *P. monodon* and could potentially be affected by fishing pressure, as has occurred with the reproductive potential.

This work aimed to estimate the reproductive potential of the *P. monodon* female stock in the central-southern zone of Chile (32.0° S–37.0° S) and to evaluate, through maps, its spatial and temporal distribution from 2005 to 2018.

MATERIALS AND METHODS

Data source

For this study, we used the database of fishing sets of direct evaluation surveys from 2005 to 2018 of red squat lobster (*P. monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*). Between 1993 and 2004, the direct evaluations done used various methodological criteria, both to obtain and to process the data, which was standardized from the year 2005; therefore, those years were excluded in this work.

The surveys were carried out in commercial squat lobster trawling vessels that operate with scientific personnel on board. Within the 5 nautical miles of the Area Reserved for Small-scale Fishing (ARPA, for its acronym in Spanish), motor boats with average characteristics of 17-m length, 41-t gross register tonnage, and 53-m³ hold capacity were used. Outside the ARPA, high seas fishing vessels with average characteristics of 21-m length, 84-t gross register tonnage, and 116-m³ hold capacity were used (Párraga et al. 2012). In both cases, the actual fishing sets lasted approximately 15 min, depending on the environmental conditions and bottom topography.

(bacalao *Gadus morhua*, arenque *Clupea harengus* y platija *Pleuronectes platessa*). Por lo tanto, consideramos importante hacer el seguimiento del potencial reproductivo del stock de hembras de *P. monodon* y, así, analizar su comportamiento en el espacio y el tiempo.

En este estudio se incluye el componente espacial en el funcionamiento y la estructura de las poblaciones marinas, aspecto que se ha enfatizado en las últimas décadas (Cressie et al. 1993, McKinley y Atkinson 2020). Esto permite una mejor comprensión de la dinámica de la población que si solo se tomara en cuenta la visión temporal de la población (Dunning et al. 1995). Ignorar la estructura espacial conduce a sesgos en la evaluación y la ordenación pesquera de las poblaciones, lo que puede llevar al recurso a la sobrepesca, a desequilibrios en la estructura de tallas del stock, así como al colapso de la población y/o fracaso en la reconstrucción de los stocks (Cadrin 2020), especialmente si hay sobrepesca en áreas reconocidas como de renovación o cría de un recurso.

Roa et al. (1995) identificaron un área de cría de *P. monodon*, la cual estuvo conformada por 2 poblaciones adultas interconectadas, una extensa ubicada entre 35°10' S y 36°15' S (población de Achira) y otra más pequeña localizada entre 36°35' S y 36°50' S (población del Biobío) (Roa y Bahamonde 1993, Roa y Tapia 2000). De allí, la distribución de *P. monodon* se extiende hacia el norte y el sur sobre la plataforma continental de Chile central, desde 34.0° S hasta 37.0° S. La zona de cría es la responsable de la renovación de reclutas. Esta zona es importante para la recuperación del stock de *P. monodon*, y puede llegar a ser afectada por la presión pesquera, como ha ocurrido con el potencial reproductivo.

Los objetivos de este trabajo fueron estimar el potencial reproductivo del stock de hembras de *P. monodon* en la zona centro-sur de Chile (32.0° S–37.0° S) y evaluar, a través de mapas, su distribución espacial y temporal desde 2005 hasta 2018.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de datos

Se utilizó la base de datos de lances de pesca de las campañas de evaluación directa de langostino colorado (*P. monodon*) y langostino amarillo (*Cervimunida johni*), desde 2005 hasta 2018. Las evaluaciones directas realizadas entre 1993 y 2004 emplearon distintos criterios metodológicos tanto en la obtención como en el procesamiento de los datos, lo que se estandarizó a partir del año 2005, razón por la cual en este trabajo se excluyeron esos años.

Las campañas fueron realizadas en naves comerciales de pesca de arrastre langostinera que operan con personal científico abordo. Se utilizaron lanchas a motor dentro de las 5 millas náuticas o Área de Reserva para la Pesca Artesanal (ARPA), con características promedio de eslora de 17 m, toneladas de

This work analyzes information and data from 14 evaluation campaigns and 9,601 fishing sets, which contained georeferenced information by administrative region, depth (m), catch (kg) by species, and other data for each set. The size distribution (cephalothorax length [CL], in millimeters) of *P. monodon* was obtained from survey reports (Acuña et al. 2006). Stratified sampling by cell was applied in the surveys; this was intensified in the historically successful fishing areas to evaluate the abundance and density of the foci in the fishing grounds. The catch per set was recorded and standardized (Acuña et al. 2006).

Study area

The study area covers the central-southern zone of Chile from 32.0° S to 37.0° S, which covers 556 linear kilometers (Fig. 1). The area was divided into a northern zone (32.5° S–35.5° S) and a southern zone (35.5° S–37.0° S). The criterion applied was the distribution of the foci of abundance of *P. monodon* (Acuña et al. 2012, 2014).

Estimation of reproductive potential

The distribution of *P. monodon* is clumped and highly aggregated (Acuña et al. 2008, Queirolo et al. 2017) and is made up of abundance aggregations of variable size (Ahumada et al. 2013). A focus of abundance was defined as the aggregation of ovigerous females of *P. monodon* that meet the following characteristics: (1) greater number of potential eggs per unit area and (2) persistence of at least 7 years. This period was considered because it is the time in which the stock of *P. monodon* reaches the complete size structure, which is necessary for the population to expand its geographical distribution (Roa and Bahamonde 1993). The 30% percentile ($P = 30$) was chosen, that is, 70% of aggregations that reached densities ≥ 44.7 million potential eggs per square kilometer. Spearman's rank test (Sokal and Rolf 2012) was applied to test the relationship between the size and density of aggregations for each year. To estimate the reproductive potential of *P. monodon*, the weight (g), CL (mm), and maturity status of 452,087 specimens were used; of these, only ovigerous females (133,440) were considered, particularly the mature ones, according to Palma and Arana (1997).

The reproductive potential was estimated for foci (individually) from 2005 to 2018 with the spatial position indexing model (Kell et al. 2016), whose expression is as follows:

$$E_{(x,y)} = Z_{f(x,y)} P_{(x,y)} G_{(x,y)} \quad (1)$$

where E is the number of eggs per area unit for each year, $Z_{f(x,y)}$ is the number density of females at position (x, y) , $P(x, y)$ is the fraction of females that carry eggs at position (x, y) , and $G(x, y)$ is the number of eggs per female at position (x, y) , expressed as millions of potential eggs per square kilometer (referred to in this work as $\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

registro grueso de 41 t y capacidad de bodega de 53 m³. Fuera del ARPA, se utilizaron naves pesqueras de altamar con características promedio de eslora de 21 m, toneladas de registro grueso de 84 t y capacidad de bodega de 116 m³ (Párraga et al. 2012). En ambos casos, los lances efectivos de pesca tuvieron una duración aproximada de 15 min dependiendo de las condiciones ambientales y la topografía del fondo.

En este trabajo se analizan información y datos de 14 campañas de evaluación y 9,601 lances de pesca, los que contenían información georreferenciada por región administrativa, profundidad (m), captura (kg) por especie y otros datos de cada lance. La distribución de tamaños (longitud de cefalotórax [LC], en milímetros) de *P. monodon* se obtuvo de los informes de campañas (Acuña et al. 2006). En las campañas se aplicó muestreo estratificado por celdas, con intensificación en las áreas de pesca históricamente exitosas, para evaluar la abundancia y la densidad de los focos en los caladeros. Se registró y estandarizó la captura por lance (Acuña et al. 2006).

Área de estudio

El área de estudio abarca la zona centro-sur de Chile desde 32.0° S hasta 37.0° S, lo que cubre 556 km lineales (Fig. 1). El área fue dividida en una zona norte (32.5° S–35.5° S) y una zona sur (35.5° S–37.0° S). El criterio aplicado fue la distribución de los focos de abundancia de *P. monodon* (Acuña et al. 2012, 2014).

Estimación del potencial reproductivo

La distribución de *P. monodon* es de tipo contagiosa y altamente agregada (Acuña et al. 2008, Queirolo et al. 2017) y está conformada por agregaciones de abundancia de tamaño variable (Ahumada et al. 2013). Se define como foco de abundancia a la agregación de hembras ovígeras de *P. monodon* que cumplen con las siguientes características: (1) mayor número de huevos potenciales por unidad de área y (2) persistencia de al menos 7 años. Se consideró este periodo por ser el tiempo en el que el stock de *P. monodon* alcanza la estructura de tallas completa, la adecuada para que la población amplíe su distribución geográfica (Roa y Bahamonde 1993). Se eligió el percentil del 30% ($P = 30$), es decir, el 70% de las agregaciones que alcanzaron densidades ≥ 44.7 millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado. Se aplicó la prueba de rangos de Spearman (Sokal y Rolf 2012) para probar la relación entre el tamaño y la densidad de las agregaciones para cada año. Para la estimación del potencial reproductivo de *P. monodon*, se utilizó el peso (g), la LC (mm) y el estado de madurez de 452,087 ejemplares; de estos, solo se consideraron las hembras ovígeras (133,440), particularmente las maduras, de acuerdo con Palma y Arana (1997).

El potencial reproductivo se estimó para cada foco desde el año 2005 hasta el año 2018 usando el modelo indexado

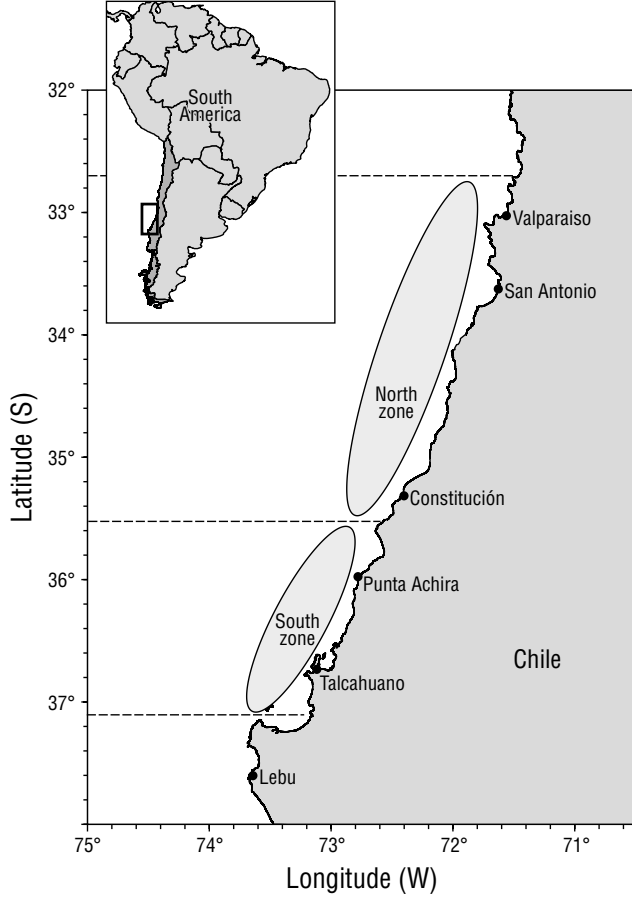


Figure 1. Study area.

Figura 1. Área de estudio.

The number of eggs per female was estimated with different methods, depending on the work group that carried out the evaluation; thus, Acuña et al. (2004, 2008, 2010, 2012) and Queirolo et al. (2015, 2016) used the gravimetric method, whereas Queirolo et al. (2017) used the autodiagnostic method. Several evaluations reported the estimation of the fecundity-length or fecundity-weight function that was used in those years. In the cases where fecundity was not determined, the closest year was used because the size composition of the stock and the proportion of mature females were not available for all years.

The density in number of females was calculated with the following expression:

$$Z_f(x,y) = \frac{Z_{Wf}(x,y)}{\bar{W}_f(x,y)} \quad , \quad (2)$$

where Z_{Wf} is the weight density ($t \cdot km^{-2}$) of females at point (x, y) and $\bar{W}_f(x, y)$ is the mean weight of females at position (x, y) . Z_{Wf} at each position was estimated as:

$$Z_{Wf}(x,y) = Z_{tot}(x,y) \left[\frac{\bar{W}_f N_f}{\bar{W}_f N_f + \bar{W}_m N_m} \right] \quad , \quad (3)$$

por posición espacial (Kell et al. 2016), cuya expresión es la siguiente:

$$E_{(x,y)} = Z_{h(x,y)} P_{(x,y)} G_{(x,y)} \quad , \quad (1)$$

donde E es el número de huevos por unidad de área para cada año, $Z_{h(x,y)}$ es la densidad numérica de hembras en la posición (x, y) , $P_{(x,y)}$ es la fracción de hembras que portan huevos en la posición (x, y) , y $G_{(x,y)}$ es el número de huevos por hembra en la posición (x, y) , expresado como millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado (referido en este trabajo como $mhp \cdot km^{-2}$). El número de huevos por hembra fue estimado por distintos métodos, según el grupo de trabajo que realizó la evaluación; así, Acuña et al. (2004, 2008, 2010, 2012) y Queirolo et al. (2015, 2016) utilizaron el método gravimétrico, mientras que Queirolo et al. (2017) utilizaron el método autodiagnostic. Varias de las evaluaciones reportaron la estimación de una función de fecundidad-talla o fecundidad-peso, que se utilizó en aquellos años. En los casos en que no se determinó la fecundidad, se utilizó el año más cercano, dado que para todos los años no se dispuso de la composición de tamaños del stock ni de la proporción de hembras maduras.

La densidad en número de hembras se calculó con la siguiente expresión:

$$Z_h(x,y) = \frac{Z_{Ph}(x,y)}{\bar{P}_h(x,y)} \quad , \quad (2)$$

donde Z_{Ph} es la densidad en peso ($t \cdot km^{-2}$) de las hembras en el punto (x, y) y $\bar{P}_h(x, y)$ es el peso medio de las hembras en la posición (x, y) . Z_{Ph} en cada posición se estimó como:

$$Z_{Ph}(x,y) = Z_{tot}(x,y) \left[\frac{\bar{P}_h N_h}{\bar{P}_h N_h + \bar{P}_m N_m} \right] \quad , \quad (3)$$

donde $Z_{tot}(x, y)$ es la densidad total (machos y hembras); \bar{P}_h y \bar{P}_m son los pesos medios de hembras y machos, respectivamente; y N_h y N_m son el número de hembras y machos en la muestra de la posición (x, y) para cada año, respectivamente.

Distribución espacial del potencial reproductivo

Se aplicó un análisis geoestadístico (Petitgas 1993, Rivoirard et al. 2000). Esta metodología es utilizada en Chile desde 1993 para el estudio de la distribución espacial de la densidad poblacional de langostinos (Roa y Tapia 1998, Acuña et al. 2012, Queirolo et al. 2018, Ossa et al. 2019). Se fundamenta en 2 aspectos: (1) la densidad de huevos potenciales por unidad de superficie medida localmente, que es la realización de una variable aleatoria que explica rigurosamente el error en su determinación, y (2) el promedio del proceso aleatorio del potencial reproductivo es constante en el área de estudio y la covarianza entre 2 puntos de muestreo depende solo de sus distancias relativas (Isaaks y Srivastava 1989). El análisis se basó en un modelo de covarianza espacial o semivariograma

where $Z_{tot}(x, y)$ is the total density (males and females); \overline{W}_f and \overline{W}_m are the mean weights of females and males, respectively; and N_f and N_m are the number of females and males in the sample at position (x, y) for each year, respectively.

Spatial distribution of reproductive potential

A geostatistical analysis was applied (Petitgas 1993, Rivoirard et al. 2000). This methodology has been used in Chile since 1993 to study the spatial distribution of squat lobster population density (Roa and Tapia 1998, Acuña et al. 2012, Queirolo et al. 2018, Ossa et al. 2019). It is based on 2 aspects: (1) the density of potential eggs per surface unit measured locally, which is the execution of a random variable that rigorously explains the error in its determination, and (2) the average of the random process of the reproductive potential is constant in the study area and the covariance between 2 sampling points depends only on their relative distances (Isaaks and Srivastava 1989). The analysis was based on a spatial covariance model or semivariogram (Journel and Huijbregts 1978). Therefore, for each year the standardized experimental semivariogram was estimated, and it was used in all the analyses to obtain a more efficient model. It was calculated in 2 directions, north–south (90°) and east–west (0°), to observe the directional differences in the structure of the process, i.e., anisotropy. Models were fitted using the least squares method (Cressie 1993), and the observed structure was related to the assumed generating process. The models considered for the densities were the following: Matérn, spherical, exponential, and Gaussian (Matérn 1987).

Ordinary point kriging was used as the interpolation method to estimate the mean density of the reproductive potential of *P. monodon* over each distribution area of the population abundance. The average minimum distance between sampling stations was considered as the internodal distance of the interpolation grid. Annual distribution maps of the mean densities of the reproductive potential were made with PBSmapping (Schnute et al. 2010; www.r-project.org, accessed January 31, 2020) and Surfer v-9.9.

Spatiotemporal analysis of the distribution of the reproductive potential

The spatial variation of the reproductive potential of *P. monodon* females was determined with 2 indices as follows:

(1) center of gravity (CG): indicates the dispersion of the annual foci of reproductive potential ($\text{egg}\cdot\text{km}^{-2}$), and was located as follows:

$$\text{CG} = \frac{\int x \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}, \quad (4)$$

(Journel y Huijbregts 1978). Por lo tanto, para cada año se estimó el semivariograma experimental estandarizado, y se usó en todos los análisis para obtener un modelo más eficiente. Se calculó en 2 direcciones, norte-sur (90°) y este-oeste (0°), para observar las diferencias direccionales en la estructura del proceso, i.e., anisotropía. Los modelos se ajustaron mediante el método de mínimos cuadrados (Cressie 1993), y se relacionó la estructura observada con el supuesto proceso generador. Los modelos considerados para las densidades fueron los siguientes: Matérn, esférico, exponencial y gaussiano (Matérn 1987).

El método de interpolación usado para estimar la densidad media del potencial reproductivo de *P. monodon* sobre cada área de distribución de la abundancia poblacional fue el kriging puntual ordinario. Se consideró la distancia mínima promedio entre las estaciones de muestreo como la distancia internodal de la cuadrícula de interpolación. Los mapas anuales de distribución de la densidad media del potencial reproductivo fueron elaborados con PBSmapping (Schnute et al. 2010; www.r-project.org, accedida el 31 de enero de 2020) y Surfer v-9.9.

Análisis espaciotemporal de la distribución del potencial reproductivo

Se determinó la variación espacial del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* a partir de 2 índices como sigue:

(1) centro de gravedad (CG): indica la dispersión de los focos anuales del potencial reproductivo ($\text{huevo}\cdot\text{km}^{-2}$), y se localizó de la siguiente manera:

$$\text{CG} = \frac{\int x \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}, \quad (4)$$

(2) inercia del centro de gravedad (*I*): determina el rango de variación espaciotemporal de la densidad del potencial reproductivo, y se obtuvo de la siguiente manera:

$$I = \frac{\int (x - \text{CG})^2 \times z(x) dx}{\int Z(x) dx}. \quad (5)$$

CG e *I* fueron usados para analizar la evolución y el desplazamiento de los focos reproductivos de *P. monodon*.

RESULTADOS

Proporción sexual y fracción de hembras maduras de *Pleuroncodes monodon*

La proporción de hembras para toda el área de estudio fue menor que el 50% entre 2004 y 2014 (Fig. 2a), con incremento importante en su proporción (>50%) entre 2015 y 2018. Este incremento coincidió con la mayor proporción de hembras ovígeras (78%; Fig. 2b).

(2) inertia of the center of gravity (I): determines the spatio-temporal variation range of the reproductive potential density, and was obtained as follows:

$$I = \frac{\int (x - CG)^2 \times z(x) dx}{\int z(x) dx} \quad (5)$$

CG and I were used to analyze the evolution and displacement of the reproductive foci of *P. monodon*.

RESULTS

Sex ratio and fraction of mature females of *Pleuroncodes monodon*

The proportion of females for the entire study area was less than 50% between 2004 and 2014 (Fig. 2a), with a significant increase in their proportion (>50%) between 2015 and 2018. This increase coincided with the highest proportion of ovigerous females (78%; Fig. 2b).

Reproductive potential and reproductive potential density

The average annual reproductive potential of *P. monodon* females from 2005 to 2018 was 78,055.0 million potential eggs and the estimated average density was 74.0 mpe·km⁻² (standard deviation = 47.4).

Potential egg density differed between zones (Fig. 2). The northern zone had densities between 195.0 mpe·km⁻² in 2012 and 33.0 mpe·km⁻² in 2014. The southern zone had lower densities, between 12.0 mpe·km⁻² in 2006 and 141.0 mpe·km⁻² in 2011.

In general, the average area covered by the density of the reproductive potential differed between the northern and southern zones. A greater area was covered in the southern zone (1,045 km²) than in the northern zone (754 km²) (Fig. 3). In addition, in the southern zone, a positive and moderately strong association was observed between the area covered and the density of the reproductive potential, whereas in the

Potencial reproductivo y densidad del potencial reproductivo

El potencial reproductivo promedio anual de hembras de *P. monodon* de 2005 a 2018 fue de 78,055.0 millones de huevos potenciales y la densidad promedio estimada fue de 74.0 mhp·km⁻² (desviación estándar = 47.4).

La densidad de huevos potenciales fue diferente entre las zonas (Fig. 2). En la zona norte, varió entre 195.0 mhp·km⁻² en 2012 y 33.0 mhp·km⁻² en 2014. Para la zona sur, las densidades fueron menores, entre 12.0 mhp·km⁻² en 2006 y 141.0 mhp·km⁻² en 2011.

En general, el área promedio cubierta por la densidad del potencial reproductivo fue diferente entre las zonas norte y sur. Se observó una mayor superficie cubierta en la zona sur (1,045 km²) que en la zona norte (754 km²) (Fig. 3). Además, en la zona sur se observó una asociación positiva y moderadamente fuerte entre el área cubierta y la densidad del potencial reproductivo, mientras que en la zona norte, la relación fue débil o inexistente (prueba de correlación de rangos de Spearman estimada, respectivamente, para cada zona: $r_{sZS} = 0.79$, $P = 0.05$; $r_{sZN} = 0.31$, $P = 0.05$).

Identificación de focos

Para las zonas norte y sur, se observaron agregaciones anuales de la densidad del potencial reproductivo, con un mayor número en la zona norte, de 3 (en 2017) a 14 (en 2008) agregaciones, que en la zona sur, de 3 (en 2005) a 8 (en 2012) agregaciones (Fig. 4). Solo se reconocieron como focos del potencial reproductivo de hembras de langostino colorado a las agregaciones ubicadas entre 35°00'S y 36°20'S. En ese sector se estimaron promedios de densidades del potencial reproductivo cercanos a 100.0 mhp·km⁻². Estos valores fueron superiores al percentil del 30%; además, fueron persistentes de 2006 a 2018.

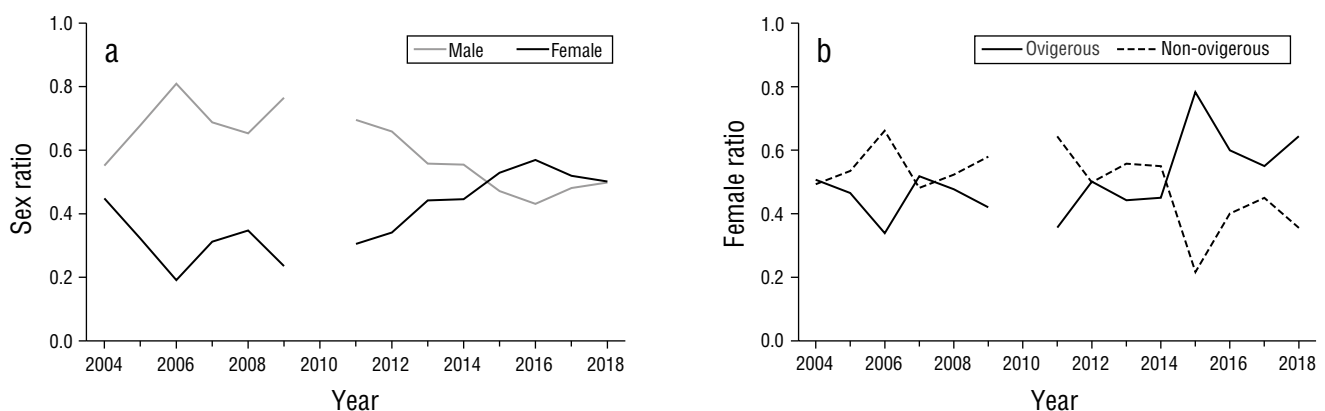


Figure 2. Proportion by sex (a) and proportion of ovigerous females (b).

Figura 2. Proporción por sexo (a) y proporción de hembras ovígeras (b).

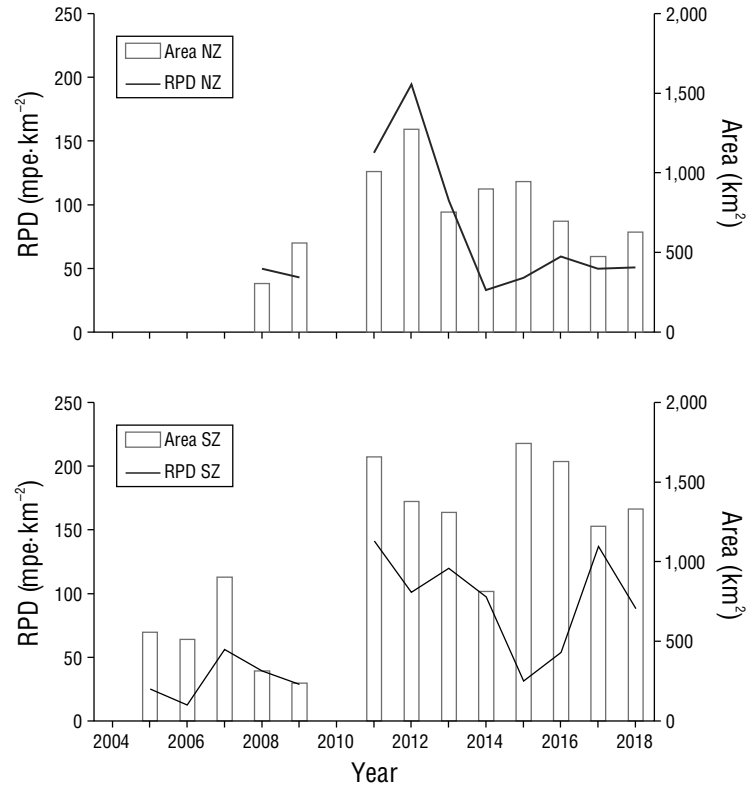


Figure 3. Reproductive potential density (RPD) of *Pleuroncodes monodon* (in millions of potential eggs per square kilometer, $\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$) by distribution area and zone (north [NZ] and south [SZ]) between 2005 and 2018.

Figura 3. Densidad del potencial reproductivo (RPD) de *Pleuroncodes monodon* (en millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, $\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$) por área de distribución y zona (norte [NZ] y sur [SZ]) entre los años de 2005 a 2018.

northern zone, the relationship was weak or non-existent (estimated Spearman's rank correlation test, respectively, for each zone: $r_{sSZ} = 0.79$, $P = 0.05$; $r_{sNZ} = 0.31$, $P = 0.05$).

Foci identification

For the northern and southern zones, annual aggregations of the reproductive potential density were observed. The number of aggregations was greater in the northern zone, from 3 (in 2017) to 14 (in 2008) aggregations, than in the southern zone, from 3 (in 2005) to 8 (in 2012) aggregations (Fig. 4). Only aggregations located between $35^{\circ}00'S$ and $36^{\circ}20'S$ were recognized as foci of reproductive potential of red squat lobster females. In this sector, we estimated average reproductive potential densities close to $100.0 \text{ mpe} \cdot \text{km}^{-2}$. These values were above the 30% percentile; furthermore, they were persistent from 2006 to 2018.

Spatial distribution of female *Pleuroncodes monodon*

Geostatistical analysis

The calculation of the unidirectional standardized experimental semivariograms revealed the absence of an anisotropic effect in the spatial distribution of the aggregations for each year and for each zone (Table 1).

Distribución espacial de hembras de *Pleuroncodes monodon*

Análisis geoestadístico

El cálculo de los semivariogramas experimentales estandarizados unidireccionales reveló la ausencia de efecto anisotrópico en la distribución espacial de las agregaciones para cada año y para cada zona (Tabla 1).

El 39% de los 15 años analizados indicó presencia de anisotropía en dirección noroeste-sureste (NW-SE, 45°) con respecto al área de estudio y la orientación de la costa. En esos casos, se escogió el modelo de semivariograma teórico que obtuvo la menor suma de cuadrado residual. Cuando hubo ausencia del efecto anisotrópico, el 60% de la distribución de los parches se ajustó al modelo esférico, y variaron los rangos de distancias entre parches por zona. En la Tabla 1 se presentan los ajustes y la varianza no explicada (VNE) de los parámetros del variograma teórico. En la zona norte, el rango de la distancia entre parches se presentó entre 10 km (VNE = 17.3%) y 203 km (VNE = 25.6%), y para la zona sur, el rango fue de 2 km (VNE = 34.6%) hasta 161 km (VNE = 3.6%), lo que indica que las agregaciones de la zona norte fueron más independientes entre sí que en la zona sur (Fig. 5).

Of the 15 years analyzed, 39% indicated the presence of anisotropy in a northwest–southeast direction (NW–SE, 45°) with respect to the study area and coast orientation. In those cases, the theoretical semivariogram model that obtained the smallest residual sum of squares was chosen. When there was no anisotropic effect, 60% of the distribution of the patches conformed to the spherical model, and the range of distances between patches per zone varied. Table 1 shows the fits and the unexplained variance (UEV) of the parameters of the theoretical variogram. In the northern zone, the range of the distance between patches was between 10 km (UEV = 17.3%) and 203 km (UEV = 25.6%); for the southern zone, the range was between 2 km (UEV = 34.6%) and 161 km (UEV = 3.6%), which indicated that the aggregations in the northern zone were more independent among themselves than in the southern zone (Fig. 5).

Spatial analysis

The analyses of the CG and the *I* suggest that the displacement of the densities of the reproductive potential was from 36°20'52" S (in 2005) to 34°18'39" S (in 2012), that is, a displacement greater than 2° toward the north, which is

Análisis espacial

Los análisis del CG y la *I* sugieren que el desplazamiento de las densidades del potencial reproductivo fue desde 36°20'52" S (en 2005) hasta 34°18'39" S (en 2012), es decir, un desplazamiento superior a 2° con rumbo norte, que equivale a 120 millas náuticas, con un recorrido promedio de 16 km·año⁻¹. Sin embargo, de 2005 a 2007, el CG se mantuvo cercano de 36.0° S, con un rango de dispersión promedio de 0.08° (~3 km·año⁻¹). A partir del año 2008, el rango de dispersión aumentó a valores sobre 13 km·año⁻¹ (Fig. 6).

Mapeo de la distribución del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon*

En el mapa de distribución anual de las densidades del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* (Fig. 7), se identificaron 2 sectores bien marcados con altos valores, uno frente a San Antonio (33°30' S a 34°00' S) y el otro entre punta Achira y Biobío (34°40' S a 36°20' S), los cuales estuvieron presentes 6 años o más. Para el sector frente a San Antonio, entre los años 2005 y 2009, hubo predominio de ejemplares machos en el área de estudio y la proporción

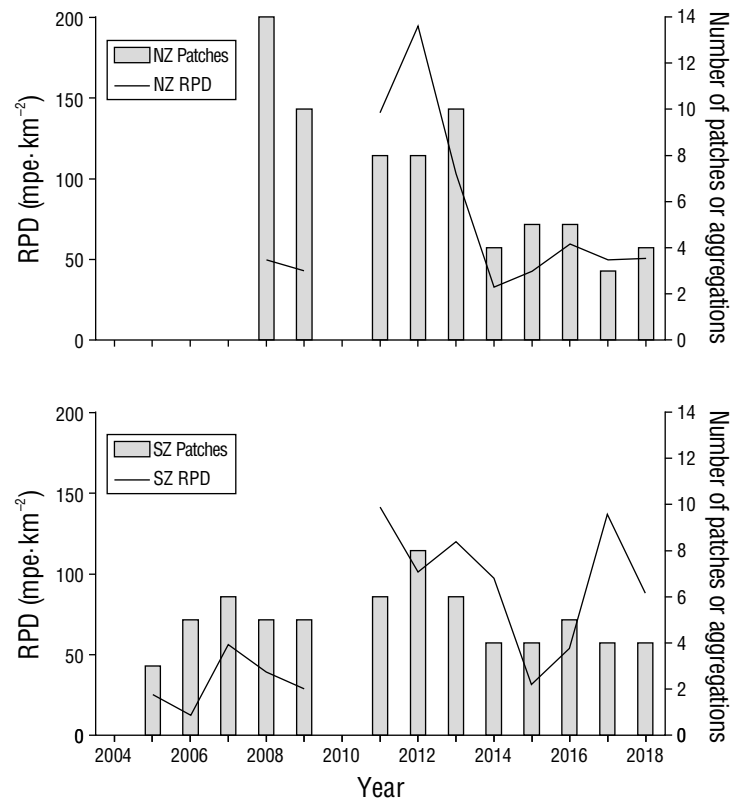


Figure 4. Number of patches vs. reproductive potential density (RPD; million potential eggs per square kilometer, mpe·km⁻²) by zone (north [NZ] and south [SZ]) from 2005 to 2018.

Figura 4. Número de parches vs. densidad del potencial reproductivo (RPD; millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, mpe·km⁻²) por zona (norte [NZ] y sur [SZ]) de 2005 a 2018.

Table 1. Parameters of the theoretical variogram adjusted to the density of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon*. S, south; N, north; Gaus, Gaussian; Sphe, spherical; Mat, Matérn.

Tabla 1. Parámetros del variograma teórico ajustado a la densidad del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon*. S, sur; N, norte; Gaus, gaussiano; Sphe, esférico; Mat, Matérn.

Year	Zone	Model	Nugget	Sill	Range (km)	Unexplained variance (%)	Anisotropy
2005	S	Gaus	56.9	362.5	26.8	13.6	0; 30
2006	S	Sphe	57.3	96.7	11.3	37.2	No
2007	S	Gaus	94.0	2,130.8	28.0	4.2	No
2008	N	Sphe	344.8	419.7	138.8	45.1	No
	S	Gaus	1,735.3	4,758.4	28.2	26.7	45; 30
2009	N	Gaus	290.8	138.1	111.1	67.8	No
	S	Sphe	0.0	9,190.7	10.8	0.0	45; 30
2011	N	Gaus	2,246.3	6,542.8	71.4	25.6	No
	S	Mat	913.7	13,932.3	60.7	6.2	45; 30
2012	N	Mat	5,076.3	24,230.0	9.9	17.3	45; 30
	S	Sphe	3,941.1	18,020.7	107.3	18.0	45; 30
2013	N	Mat	1,341.7	5,130.4	13.7	20.7	0; 30
	S	Sphe	3,204.0	9,508.5	18.0	25.2	No
2014	N	Sphe	78.9	229.8	203.4	25.6	No
	S	Gaus	1,626.4	569.4	26.6	74.1	No
2015	N	Sphe	142.5	491.7	89.2	22.5	45; 30
	S	All	149.7	283.3	2.0	34.6	No
2016	N	Sphe	592.4	518.0	109.0	53.4	No
	S	Sphe	1,916.9	1,219.9	33.9	61.1	No
2017	N	Gaus	412.9	770.6	76.9	34.9	45; 30
	S	Sphe	5,708.1	5,201.0	49.1	52.3	No
2018	N	Sphe	279.0	406.4	100.8	40.7	No
	S	Gaus	63.2	1,716.1	161.4	3.6	No

equivalent to 120 nautical miles, with an average distance of $16 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$. However, from 2005 to 2007, the CG remained close to 36.0°S , with an average dispersal range of 0.08° ($\sim 3 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$). Starting in 2008, the dispersal range increased to values over $13 \text{ km}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Fig. 6).

Mapping the distribution of the reproductive potential of Pleuroncodes monodon

In the annual distribution map of the reproductive potential densities of *P. monodon* females (Fig. 7), 2 well-marked

de hembras alcanzó su menor valor en toda la serie ($\sim 20\%$ en 2006). A partir de 2008, se observó un incremento en la proporción de hembras y, con ello, el potencial reproductivo, que alcanzó valores promedio de $194.5 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ entre los años 2011 y 2013; luego, el potencial reproductivo disminuyó drásticamente y se mantuvo en valores promedio de $47.0 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ durante los últimos años. En el sector entre punta Achira y Biobío se observó mayor concentración de hembras maduras durante todo el periodo de estudio, con la presencia de 2 máximos importantes del potencial reproductivo con promedios de $115.0 \text{ mhp}\cdot\text{km}^{-2}$ entre 2011 y 2014.

sectors with high values were identified, one off San Antonio (33°30'S to 34°00'S) and the other between Point Achira and Biobío (34°40'S to 36°20'S), which were present for 6 years or more. For the sector off San Antonio, between 2005 and 2009, male specimens predominated in the study area and the proportion of females reached its lowest value in the entire series (~20% in 2006). Starting in 2008, the proportion of females increased and, with it, the reproductive potential, which reached average values of 194.5 mpe·km⁻² between 2011 and 2013; then, the reproductive potential decreased drastically and remained at average values of 47.0 mpe·km⁻² during the last few years. In the sector between Point Achira and Biobío, mature females showed higher concentrations throughout the study period, with the presence of 2 important maximums of reproductive potential with averages of 115.0 mpe·km⁻² between 2011 and 2014. The reproductive potential decreased in 2015, but it picked up again with a third maximum in 2017 with averages close to 140.0 mpe·km⁻².

DISCUSSION

In this work, the annual average of potential eggs of *P. monodon* for the central-southern zone of Chile in the period 2005–2018 was estimated at 78,055 million and the annual average density at 73.7 mpe·km⁻². The density levels estimated here are within the intervals reported by Palma and Arana (1997) for fishing foci between 36.0°S and 37.0°S (Point Achira and north of the Biobío Canyon), which were estimated from samples obtained during 15 monitoring surveys of *P. monodon* between August 1988 and October 1989. Palma and Arana (1997) indicated reproductive potential values between 1,808 and 33,966 eggs from ovigerous females of *P. monodon* of 22.0 to 43.9 mm CL. The present study used new estimates of annual areas using only ovigerous females for each year, and estimated densities between 8.5 and 159.0 mpe·km⁻². These estimates are below the 9,000 million eggs per square kilometer reported by Tapia (1999) for the same area (34.0°S–37.0°S), with the same methodology. Their study was based on an evaluation survey done in “non-trawlable” bottoms in November 1996, which focused on areas close to the hard bottoms of the platform. According to Cadrin (2020), there can be a sequential expansion of resources to new areas, but a wrong specification of the spatial structure of a resource can play an important role in the decline of fisheries because it results in an overestimation of productivity in the stock assessment. In this sense, it is possible that the study by Tapia (1999) overestimated the reproductive potential of *P. monodon*. Furthermore, in 1996 the biomass of *P. monodon* was estimated at 122,000 and 132,000 t with direct and indirect methods, respectively (Roa et al. 1997); almost a decade later, these figures were analyzed by Acuña et al. (2005), who found that the biomass of *P. monodon* for that year did not exceed 98,000 t. Although, after closed seasons, the total biomass and the exploitable biomass increase, specifically in the

En 2015 el potencial reproductivo disminuyó, pero volvió a repuntar con un tercer máximo en 2017 con promedios cercanos a los 140.0 mhp·km⁻².

DISCUSIÓN

En este trabajo, el promedio anual de huevos potenciales de *P. monodon* para la zona centro-sur de Chile en el periodo 2005-2018 se estimó en 78,055 millones y la densidad promedio anual en 73.7 mhp·km⁻². Los niveles de densidad estimados aquí están dentro de los intervalos reportados por Palma y Arana (1997) para los focos de pesca entre 36.0°S y 37.0°S (punta Achira y norte del cañón del Biobío), que fueron estimados a partir de muestras obtenidas de 15 campañas de monitoreo de *P. monodon* entre agosto de 1988 y octubre de 1989. Palma y Arana (1997) indicaron valores del potencial reproductivo de entre 1,808 y 33,966 huevos a

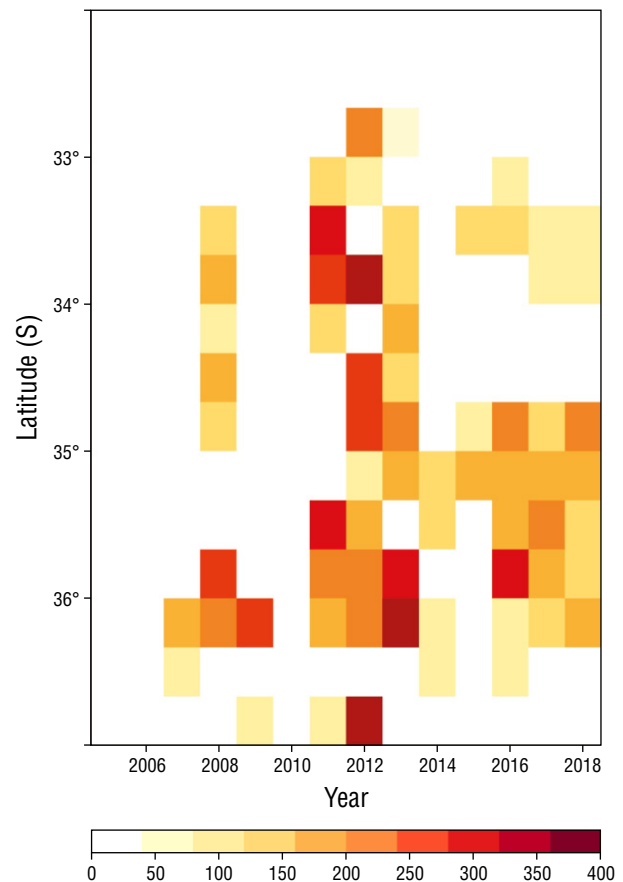


Figure 5. Spatiotemporal distribution of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon* (millions of potential eggs, mpe). Scale on the right: dark red, highest value of the abundance of potential eggs, expressed in mpe.

Figura 5. Distribución espaciotemporal del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon* (millones de huevos potenciales, mpe). Escala a la derecha: rojo oscuro, mayor valor de la abundancia de huevos potenciales, expresada en mpe.

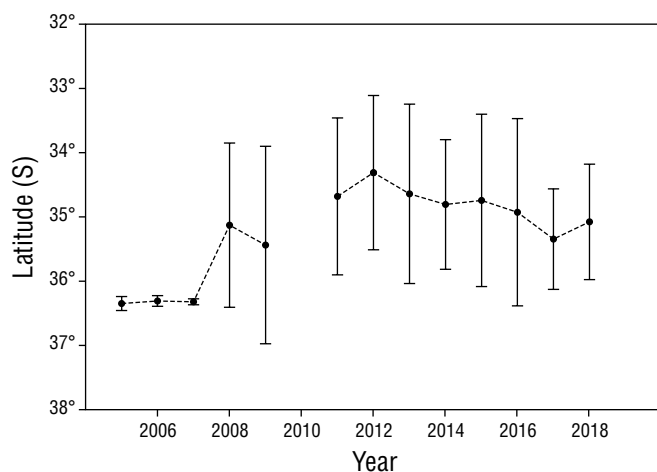


Figure 6. Center of gravity (CG) and inertia (I) of the density of the reproductive potential of *Pleuroncodes monodon* (millions of potential eggs per square kilometer, $mpe \cdot km^{-2}$) for the central-southern zone of Chile between 2005 and 2018. Dashed lines represent CG and bars represent I .

Figura 6. Centro de gravedad (CG) e inercia (I) de la densidad del potencial reproductivo de *Pleuroncodes monodon* (millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado, $mpe \cdot km^{-2}$) para la zona centro-sur de Chile entre los años de 2005 a 2018. Línea discontinua representan CG y las barras la I .

central-southern zone of Chile, the estimated biomasses from the surveys do not exceed 90,000 t (Ibarra and Yáñez 2021), nor the landings, the 8,000 t.

In addition, observations indicate that, after a prolonged closed season of *P. monodon*, an expansion and recovery of the resource occurs as a result of the important income of the recruited year class (Roa et al. 1997, Cavieres et al. 2018), as it occurred after the closed seasons from 1989 to 1991 (Roa and Bahamonde 1993) and from 2001 to 2005 (Acuña et al. 2005). In both cases, good recruitment and an increase in total biomass and exploitable biomass were reported (Acuña et al. 2012, Cavieres et al. 2018).

In our geostatistical analysis for the years 2005–2007, male specimens predominated in the study area, and the proportion of females reached its lowest value in the entire series (~20% in 2006), which was reflected in the absence of the reproductive potential of *P. monodon* in the distribution map for that period. These results are consistent with the reports of Acuña et al. (2010) for the period from 2005 to 2007, who observed the entry of abundant recruitments that allowed a significant recovery of the biomass from 2006 to 2009, which was favored by the closed season implemented for the extraction of the resource between 2001 and 2005 (Acuña et al. 2005, Cavieres et al. 2018). This is how the cruise biomass went from 10,000 t in 2005 to 70,000 t in 2007. However, the catches showed an increase in the proportion of males and the predominance of females carrying eggs in the initial state of development (Acuña et al. 2010). Acuña et al. (2009) also reported male predominance in the captures for the year 2007.

partir de hembras ovígeras de *P. monodon* de 22.0 a 43.9 mm LC. En el presente estudio se hizo el ejercicio con nuevas estimaciones de áreas anuales utilizando solo las hembras ovígeras para cada año, y se estimaron densidades de entre 8.5 y 159.0 $mhp \cdot km^{-2}$. Estas estimaciones están por debajo de los 9,000 millones de huevos por kilómetro cuadrado reportados por Tapia (1999) para la misma zona (34.0° S–37.0° S) y con la misma metodología. Su estudio estuvo basado en una campaña de evaluación realizada en fondos “no arrasables” en noviembre de 1996 y centrada en áreas cercanas a los fondos duros de la plataforma. Según Cadriñ (2020), puede darse una expansión secuencial de recursos a nuevas áreas, pero una especificación errada de la estructura espacial de un recurso puede jugar un papel importante en el declive de las pesquerías, ya que produce una sobreestimación de la productividad en la evaluación del stock. En este sentido, es posible que en el estudio de Tapia (1999) hubiese una sobreestimación del potencial reproductivo de *P. monodon*. Además, en 1996 la biomasa de *P. monodon* fue estimada en 122,000 y 132,000 t con métodos directos e indirectos, respectivamente (Roa et al. 1997); casi una década después, estas cifras fueron analizadas por Acuña et al. (2005), quienes encontraron que la biomasa de *P. monodon* para ese año no sobrepasó las 98,000 t. Si bien, después de las vedas, hay incremento en la biomasa total y la biomasa explotable, principalmente en la zona centro sur de Chile, las biomásas estimadas a partir de las campañas no sobrepasan las 90,000 t (Ibarra y Yáñez 2021), ni los desembarques, las 8,000 t.

También, se ha observado que, después de una veda prolongada de *P. monodon*, ocurre una expansión y recuperación del recurso, producto del ingreso importante de la clase anual recluta (Roa et al. 1997, Cavieres et al. 2018), tal como ocurrió después de las vedas de 1989 a 1991 (Roa and Bahamonde 1993) y de 2001 a 2005 (Acuña et al. 2005). En ambos casos se reportó un buen reclutamiento y el incremento en la biomasa total y la biomasa explotable (Acuña et al. 2012, Cavieres et al. 2018).

En nuestro análisis geoestadístico para los años entre 2005 y 2007 se observó el predominio de ejemplares machos en el área de estudio, y la proporción de hembras alcanzó su menor valor en toda la serie (~20% en 2006), lo cual se reflejó en la ausencia del potencial reproductivo de *P. monodon* en el mapa de distribución para ese periodo. Estos resultados son concordantes con lo señalado por Acuña et al. (2010) para el periodo de 2005 a 2007, quienes observaron el ingreso de reclutamientos abundantes que permitieron una recuperación importante de la biomasa desde 2006 hasta 2009, lo cual fue favorecido por la veda extractiva aplicada al recurso entre 2001 y 2005 (Acuña et al. 2005, Cavieres et al. 2018). Es así como la biomasa de crucero pasó de 10,000 t en 2005 a 70,000 t en 2007. Sin embargo, en las capturas se registró un incremento en la proporción de machos y el predominio de hembras portadoras de huevos en estado de desarrollo inicial (Acuña et al. 2010). El predominio de los machos en las capturas también fue reportado para el año 2007 por

Although the observed changes in the sex ratio of *P. monodon* were not clear, Acuña et al. (2009) indicated that the predominance of males could have been associated with the dates on which the study was done, as it corresponded to the end of the reproductive period of this species.

In the present work, no seasonal analysis was done because the information came from research surveys done to estimate the standing stock of *P. monodon* and 2 other species of crustaceans that applied the swept area method, which uses the quantitative records of catches for each fishing haul. The Chilean Fund for Fisheries Research (www.fip.cl/proyectos) finances this type of project quasi-annually through public tenders, which are carried out exclusively for a few weeks in the winter months. However, the existence of seasonal variations in some population indicators is recognized, such as the extensive reproductive period (February to December) and the fraction of ovigerous females and their eggs, as reported by Bascur et al. (2017) for *P. monodon* in the central zone of Chile.

The comparison of the reproductive potential series of *P. monodon* females with the recruitment estimated by Cavieres et al. (2018) seems to indicate that the trend of good recruitment, like the one that occurred in 2004, is reflected in the trend of reproductive potential 6 years later (Fig. 8). However, it is a short period and, due to differences in methodological criteria, it was not possible to include information from the 1990s.

Regarding the expansion of the resource, this study revealed an interesting finding, with the latitudinal displacement of the distribution of reproductive potential from 36°20'52.5"S to 34°18'39.1"S between 2005 and 2012, with an expansion of 226.4 km, which explains the existence of the northern sector of high reproductive potential mentioned above (Fig. 7). For *P. monodon*, Roa and Bahamonde (1993) recorded 60 km as their largest expansion interval between 1989 and 1991.

The center of gravity of the reproductive potential remained close to 36°19'S between 2005 and 2007, with an average dispersal interval of 3 km·yr⁻¹ ($I = 0.08^\circ\text{S}$). However, starting in 2008, the interval increased to 13 km·yr⁻¹ ($I = 1.28^\circ\text{S}$) until reaching 34°18'S in 2012 (see Fig. 5). These results are consistent with what was reported by Acuña et al. (2009), who indicated a concentration of red squat lobster population density near 36°19'S, between 1999 and 2006, with little latitudinal dispersion ($I < 0.17^\circ\text{S}$). It is possible that, after intense fishing pressure, this resource retreats from north to south, as fishing leads to sharp declines in egg production from the stock as older age classes are removed. After closed seasons, it slowly recovers and expands from the foci of the reproductive potential stock of ovigerous females found between 35°00' and 36°50'S. These foci with densities of reproductive potential close to 100 mpe·km⁻² are the ones that expand to the north and south of the Chilean coast, which reinforces the hypothesis that the population of *P. monodon* comes from a single breeding area located between 35.5° and 36.5° S (Roa and Bahamonde 1993).

Acuña et al. (2009). Aunque no fueron claros los cambios observados en la proporción sexual de *P. monodon*, Acuña et al. (2009) indicaron que el predominio de machos pudo haber estado relacionado con las fechas en las que se realizó el estudio, correspondiente al final del periodo reproductivo de esta especie.

En el presente trabajo no se realizó ningún análisis estacional debido a que el origen de la información provino de campañas de investigación para la estimación de la biomasa presente (*standing stock*) de *P. monodon* y otras 2 especies de crustáceos aplicando el método del área barrida, lo que necesita registros cuantitativos de capturas por cada lance de pesca. El Fondo de Investigación Pesquera de Chile (www.fip.cl/proyectos) financia cuasianualmente ese tipo de proyectos a través de concursos públicos, los cuales se realizan durante unas pocas semanas en meses de invierno, exclusivamente. Sin embargo, se reconoce la existencia de variaciones estacionales en algunos indicadores poblacionales, como el extenso periodo reproductivo (de febrero a diciembre) y la fracción de hembras ovígeras y sus huevos, tal como lo reportaron Bascur et al. (2017) para *P. monodon* en la zona central de Chile.

La comparación de la serie del potencial reproductivo de hembras de *P. monodon* con la del reclutamiento estimado por Cavieres et al. (2018) parece indicar que la tendencia de un buen reclutamiento, como el ocurrido en 2004, se refleja en la tendencia del potencial reproductivo 6 años después (Fig. 8). Sin embargo, es un periodo corto y, por diferencias en los criterios metodológicos, no se pudo incluir información desde la década de 1990.

En cuanto a la expansión del recurso, en este estudio se encontró un hallazgo interesante, y fue el desplazamiento latitudinal de la distribución del potencial reproductivo desde 36°20'52.5"S hasta 34°18'39.1"S entre 2005 y 2012, con una expansión de 226.4 km, que explica la existencia del sector norte de alto potencial reproductivo mencionado anteriormente (Fig. 7). Para *P. monodon*, Roa y Bahamonde (1993) registraron 60 km como su mayor intervalo de expansión entre 1989 y 1991.

El centro de gravedad del potencial reproductivo se mantuvo cercano a los 36°19' S entre los años 2005 y 2007, con un intervalo de dispersión promedio de 3 km·año⁻¹ ($I = 0.08^\circ\text{S}$). Sin embargo, a partir de 2008, el intervalo se incrementó a 13 km·año⁻¹ ($I = 1.28^\circ\text{S}$) hasta alcanzar los 34°18'S en 2012 (ver Fig. 5). Estos resultados son coherentes con lo reportado por Acuña et al. (2009), quienes indicaron concentración de la densidad poblacional de langostino colorado cerca a los 36°19'S, entre 1999 y 2006, con poca dispersión latitudinal ($I < 0.17^\circ\text{S}$). Es posible que, después de una intensa presión pesquera, este recurso se contrae de norte a sur, debido a que la pesca conduce a fuertes disminuciones en la producción de huevos del *stock* a medida que se eliminan las clases de mayor edad. Después de las vedas, se recupera lentamente y se va expandiendo a partir de los focos del *stock* del potencial reproductivo de hembras ovígeras encontrados

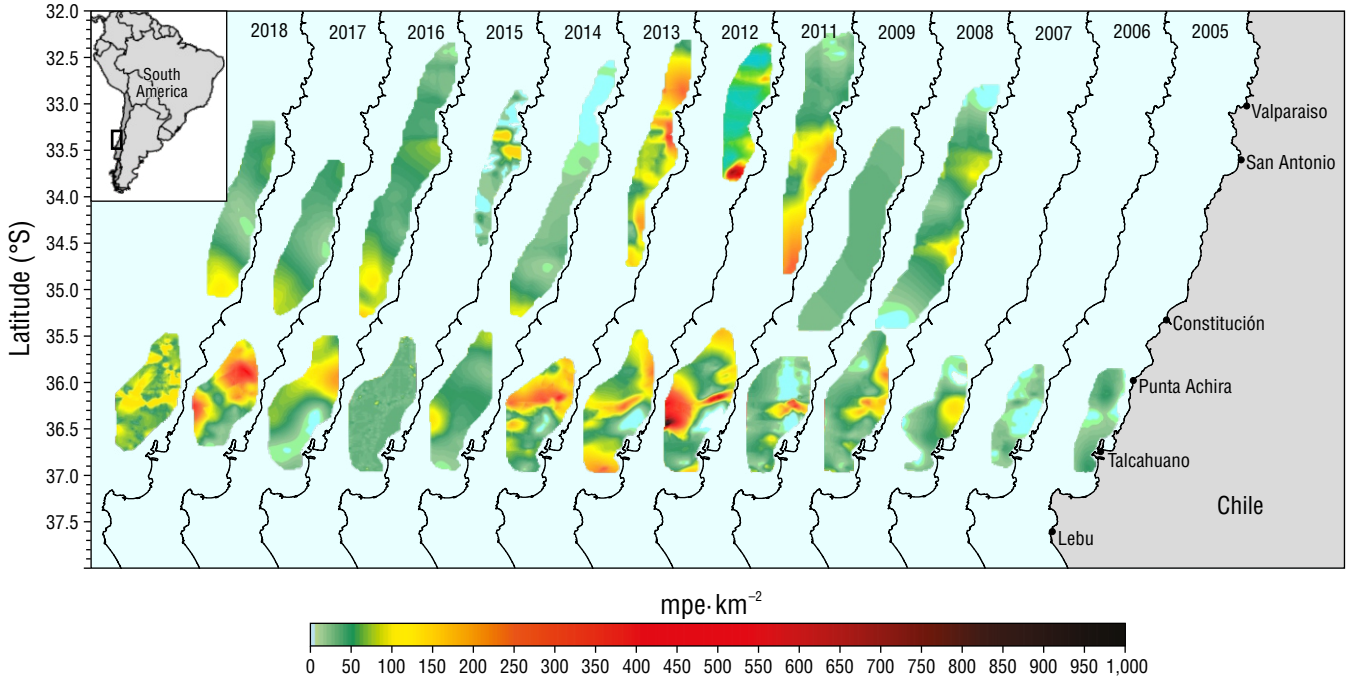


Figure 7. Distribution of the reproductive potential of the stock of *Pleuroncodes monodon* females in the central-southern zone of Chile between the years 2005 and 2018. Units: millions of potential eggs per square kilometer ($\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

Figura 7. Distribución del potencial reproductivo del stock de hembras de *Pleuroncodes monodon* en la zona centro-sur de Chile entre los años de 2005 a 2018. Unidades: millones de huevos potenciales por kilómetro cuadrado ($\text{mpe} \cdot \text{km}^{-2}$).

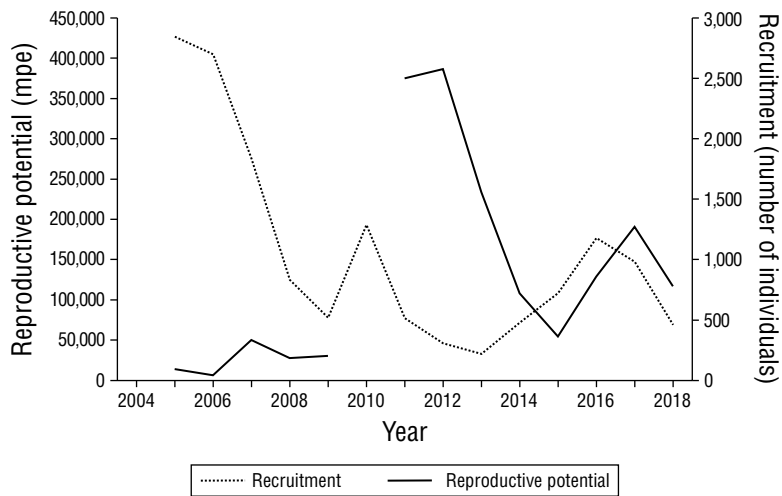


Figure 8. Recruitment (thousands of individuals) vs. reproductive potential (millions of potential eggs, mpe) for *Pleuroncodes monodon* from 2005 to 2018 in the central-southern zone of Chile.

Figura 8. Reclutamiento (miles de individuos) vs. potencial reproductivo (millones de huevos potenciales, mpe) para *Pleuroncodes monodon* de 2005 a 2018 en la zona centro-sur de Chile.

The use of the reproductive potential in the stock assessment of fishing resources has been controversial due to how it is estimated. However, it is important to include it because it allows building key spatiotemporal models to address conservation problems in the aggregation or breeding areas of this species. Through this approach, it was possible to identify and delimit the essential habitats for ovigerous females and breeding, which made it possible to design and prioritize marine protected areas with the aim of achieving responsible fishing capable of maintaining the renewal of not only *P. monodon*, but also of the species associated with its ecosystem.

Finally, geostatistics has been widely applied since the 1960s both in the estimation of mineral reserves and the characterization of oil deposits, and in the analysis of environmental problems of hydrology, ecology, climatology, and oceanography (McKinley and Atkinson 2020). Recently, in the study and management of fisheries, it is used to map essential habitats for fishes to monitor the conservation of ecosystems, specifically, to assess the variability of their distribution over time (Le Pape et al. 2014; Petitgas et al. 2018, 2020). In Chile, this methodology has been used since 1992 to assess crustacean populations, but little has been published on it. The growth and population expansion of *P. monodon* was analyzed after a 3-year closed season (Roa and Bahamonde 1993), and spatial differences in growth and maturity were observed (Roa and Tapia 2000). These studies supported the use of geostatistics and methodological standardization in the evaluation of crustaceans in Chile (Acuña et al. 2004, 2005; Queirolo et al. 2018). However, this is the first time that it was used to estimate the reproductive potential of *P. monodon* and observe its distribution over time.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Dirección de Postgrado of the Universidad de Concepción and the Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile for their financial support through the national doctoral scholarship F21160713. We also thank the Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (www.subpesca.cl) and the Ministerio de Economía through the Instituto de Fomento Pesquero (www.ifop.cl), who financed the evaluation campaigns for demersal crustaceans from 1993 to 2013 and from 2014 to 2018, respectively, and provided the information. The authors of this work declare that there is no conflict of interest.

English translation by Claudia Mitchel-Villalobos.

REFERENCES

Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortes A, Cubillos L. 2010. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2009. Informes Técnicos FIP. FIP/IT N° 2009-15. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 366 p.

entre los 35°00' y 36°50' S. Estos focos con densidades del potencial reproductivo cercanas a 100 mhp·km⁻² son los que se expanden hacia el norte y sur de la costa chilena, lo que refuerza la hipótesis de que la población de *P. monodon* proviene desde una sola área de cría ubicada entre los 35.5° y 36.5° S (Roa y Bahamonde 1993).

El uso del potencial reproductivo en la evaluación de *stock* de los recursos pesqueros ha sido polémico por su forma de estimación. Sin embargo, es importante incluirlo porque permite construir modelos espaciotemporales clave para abordar problemas de conservación en zonas de agregación o cría de esta especie. A través de este enfoque, se pudieron identificar y delimitar los hábitats esenciales tanto de hembras ovígeras como de cría, lo que permitió diseñar y priorizar áreas marinas protegidas con el objetivo de alcanzar una pesca responsable capaz de mantener la renovación no solo de *P. monodon*, sino también de las especies asociadas a su ecosistema.

Por último, la geoestadística ha sido aplicada ampliamente desde 1960 tanto en la estimación de reservas minerales y la caracterización de yacimientos petroleros como en el análisis de problemas ambientales de hidrología, ecología, climatología y oceanografía (McKinley y Atkinson 2020). Recientemente, en el estudio y la gestión de pesquerías, es usada para mapear hábitats esenciales de peces con la finalidad de vigilar la conservación de los ecosistemas, específicamente, para evaluar la variabilidad de su distribución a lo largo del tiempo (Le Pape et al. 2014; Petitgas et al. 2018, 2020). En Chile, se usa esta metodología desde 1992 para evaluar las poblaciones de crustáceos, pero se ha publicado poco al respecto. Se analizó el crecimiento y la expansión poblacional de *P. monodon*, después de una veda de 3 años (Roa y Bahamonde 1993), y se observaron las diferencias espaciales en el crecimiento y la madurez (Roa y Tapia 2000). Estos estudios fueron soporte para el uso de la geoestadística y la estandarización metodológica en la evaluación de los crustáceos en Chile (Acuña et al. 2004, 2005; Queirolo et al. 2018). Sin embargo, es la primera vez que es utilizada para estimar el potencial reproductivo de *P. monodon* y observar su distribución en el tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile su apoyo financiero a través de la beca de doctorado nacional F21160713. También, agradecemos al Fondo de Investigación Pesquera y Acuicultura (www.subpesca.cl) y al Ministerio de Economía a través del Instituto de Fomento Pesquero (www.ifop.cl), quienes financiaron las campañas de evaluación de los crustáceos demersales de 1993 a 2013 y de 2014 a 2018, respectivamente, y proporcionaron la información. Los autores del presente trabajo declaran que no existe ningún conflicto de interés.

- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, Haye P, León R, Martínez G, Neira S. 2004. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII regiones, año 2004. Informe Final. Proyecto FIP N°. 2004-11. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 405 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, León R. 2006. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2006. Informe Final Proyecto FIP N° 2006-04. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 424 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cid L, Cortés A, Cubillos L, León R. 2009. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2007. Informe Final. Proyecto FIP N° 2007-19. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 418 p.
- Acuña E, Alarcón R, Arancibia H, Cortés A, Cubillos L, Cid L. 2014. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2013. Informe Final Proyecto FIP 2013-02. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 384 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cid L, Arancibia H, Cubillos L, Cortés A. 2005. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2005. Informe Final Proyecto FIP N° 2005-09. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 349 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cid L, Cortés A, Cubillos L, Godó O, León R, López V, Pérez E, Rodríguez P. 2008. Estandarización de procedimientos metodológicos para la evaluación de crustáceos demersales a través del método de área barrida. Informes Técnicos FIP/IT N° 2006-19. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 326 p.
- Acuña E, Alarcón R, Cortés A, Cid L, Arancibia H, Cubillos L. 2012. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2011. Informe Final Proyecto FIP I/T N° 2011-01. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 457 p.
- Ahumada M, Queirolo D, Acuña E, Gaete E. 2013. Caracterización de agregaciones de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) y langostino amarillo (*Cervimunida johni*) mediante un sistema de filmación remolcado = Characterization of red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and yellow squat lobster (*Cervimunida johni*) aggregations using a towed video system. *Lat Am J Aquat Res.* 41(1):199-208. <https://doi.org/103856/vol41-issuel-fulltext-20>
- Bahamonde R, Canales C, Barbieri MA, Leiva B, Arana P, Palma S, Melo T. 2002. Evaluación directa de langostino colorado y langostino amarillo entre la II y VIII Regiones, año 2001. Informe Final Proyecto FIP 2001-06. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero. 202 p.
- Bascur M, Guzmán F, Mora S, Urzúa A. 2017. Seasonal changes in the biochemical composition of females and offspring of red squat lobster, *Pleuroncodes monodon* (Decapoda, Munididae), from the Southeastern Pacific. *Mar Ecol.* 38(2):e12419. <https://doi.org/10.1111/maec.12419>
- Cadrin SX. 2020. Defining spatial structure for fishery stock assessment. *Fish Res.* 221:105397. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105397>
- Canales C, Montenegro C, Pool H, Peñailillo T, Díaz C. 1997. Análisis y evaluación directa de la pesquería de langostino colorado en la zona centro-sur. Informe Final Proyecto FIP 96-20. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 49 p.
- Cavieres J. 2017. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 2. Convenio Desempeño 2017. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT/IFOP. 132 p.
- Cavieres G, Yáñez A, Zilleruelo M, Bravo C. 2018. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2018: Langostino colorado, 2018. Informe 3 consolidado. Valparaíso (Chile): IFOP. 87 p.
- Cerviño S, Domínguez-Petit R, Jardim E, Mehault S, Piñeiro C, Saborido-Rey, F. 2013. Impact of egg production and stock structure on MSY reference points and its management implications for southern hake *Merluccius merluccius*. *Fish Res.* 138:168-178. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.016>
- Cressie NAC. 1993. Statistics for spatial data. New York (NY): Wiley. 900 p.
- Dunning JB, Stewart DJ, Danielson BJ, Noon BR, Root TL, Lamberson RH, Stevens EE. 1995. Spatially explicit population model: current forms and future uses. *Ecol Appl.* 5:3-11.
- Flores A, Brown DI, Queirolo D, Ahumada M. 2020. Gonadal development of female red squat lobsters (*Pleuroncodes monodon*, H Milne Edwards, 1837). *Fish Res.* 225:105508. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105508>
- Gallardo MÁ, González-López AE, Ramos M, Mujica A, Muñoz P, Sellanes J, Yannicelli B. 2017. Reproductive patterns in demersal crustaceans from the upper boundary of the OMZ off north-central Chile. *Cont Shelf Res.* 141:26-37. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2017.04.011>
- Ibarra M, Yáñez A. 2021. Estatus y posibilidades de explotación para langostino amarillo, langostino colorado y camarón nailon. Convenio de Desempeño 2020. Estatus y posibilidades de explotación biológicamente sustentables de los principales recursos pesqueros nacionales, año 2021: Crustáceos demersales. Informe Consolidado. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). 322 p.
- Isaaks EH, Srivastava RM. 1989. An Introduction to Applied Geostatistics. New York (NY): Oxford University Press. 561 p.
- Journel AG, Huijbregts CJ. 1978. Mining geostatistics. London (United Kingdom): Academic Press. 600 p.
- Kell LT, Nash RDM, Dickey-Collas M, Mosqueira I, Szuwalski C. 2016. Is spawning stock biomass a robust proxy for reproductive potential? *Fish Fish.* 17(3):596-616. <https://doi.org/10.1111/faf.12131>
- Le Pape O, Delavenne J, Vaz S. 2014. Quantitative mapping of fish habitat: A useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean Coastal Manage.* 87:8-19. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.018>
- Marshall CT, Needle CL, Thorsen A, Kjesbu OS, Yaragina NA. 2006. Systematic bias in estimates of reproductive potential of an atlantic cod (*Gadus morhua*) stock: implications for stock recruit theory and management. *Can J Fish Aquat Sci.* 63(5):980-994.
- Matérn B. 1987. Spatial Variation. 2nd ed. Lecture Notes in Statistics. Berlin (Germany): Springer. 151 p.
- McKinley JM, Atkinson PM. 2020. A special issue on the importance of geostatistics in the era of data science. *Math Geosci.* 52:311-315. <https://doi.org/10.1007/s11004-020-09858-1>
- Ossa L, Henríquez S, Vega R. 2019. Programa de investigación del descarte y captura de pesca incidental en pesquerías pelágicas - programa de monitoreo y evaluación de los planes de reducción del descarte y de la pesca incidental 2018-2019 Regiones. Informe Final. Instituto de Fomento Pesquero Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 20 p.
- Palma SG, Arana PE. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile = Reproductive aspects of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edward, 1837), off Concepción, Chile.

- Investig Mar [online]. 25:203-221.
<https://dx.doi.org/10.4067/S0717-71781997002500015>
- Párraga D, Wiff R, Quiroz JC, Zilleruelo M, Bernal C, Azócar J. 2012. Caracterización de las tácticas de pesca en la pesquería multiespecífica de crustáceos demersales en Chile = Caracterización de las tácticas de pesca en la pesquería multiespecífica de crustáceos demersales en Chile. *Lat Am J Aquat Res.* 40(1):30-41; accessed 14 April 2020. https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S071860X2012000100004&lng=es&tlng=es.
- Petitgas P. 1993. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J Mar Sci.* 50(3):285-298. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1993.1031>
- Petitgas P, Huret M, Dupuy C, Spitz J, Authier M, Romagnan JB, Doray M. 2018. Ecosystem spatial structure revealed by integrated survey data. *Prog Oceanogr.* 166:189-198. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.012>
- Petitgas P, Renard D, Desassis N, Huret M, Romagnan J-P, Doray M, Woillez M, Rivoirard J. 2020. Analysing temporal variability in spatial distributions using min-max autocorrelation factors: Sardine eggs in the Bay of Biscay. *Math Geosci Special Issue.* 52:337-354. <https://doi.org/10.1007/s11004-019-09845-1>
- Poore GCB, Ah Yong ST, Taylor J (eds). 2011. *The biology of squat lobsters.* Australia: CSIRO Publishing. 363 p. <https://doi.org/10.1017/9780643104341>
- Queirolo D, Ahumada M, Apablaza P, Wiff R, Páramo J, Lima M, Montero J, Canales M, Flores A, López F. 2017. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2016. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 70 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Apablaza P, Lima M, Flores A. 2018. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2017. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 70 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Apablaza P, Lima M, Montero J, Flores A, Canales M. 2016. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2015. Informe Final: Subsecretaría de Economía and EMT. 259 p.
- Queirolo D, Ahumada M, Wiff R, Páramo J, Arana P, Sergio P, Lima M, Flores A. 2015. Evaluación directa de langostino amarillo y langostino colorado entre la II y VIII Regiones, año 2014. Informe Final. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Economía and EMT. 259 p.
- Rivoirard J, Simmonds J, Foote KG, Fernandes P, Bez N. 2000. *Geostatistics for estimating fish abundance.* Oxford (United Kingdom): Blackwell Sciences. 216 p. <https://doi.org/10.1002/9780470757123>
- Roa R, Bahamonde R. 1993. Growth and expansion of an exploited population of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) after 3 years without harvesting. *Fish Res.* 18(3-4):305-319. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(93\)90159-5](https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90159-5)
- Roa R, Gallardo VA, Ernst B, Baltazar M, Cañete JJ, Enríquez-Briones S. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser.* 116:47-54. <https://doi.org/10.3354/meps116047>
- Roa R, Tapia F. 1998. Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Mar Ecol Prog Ser.* 167:185-196. <https://doi.org/10.3354/meps167185>
- Roa R, Tapia F. 2000. Cohorts in space: geostatistical mapping of the age structure of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* population off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser.* 196:239-251. <https://doi.org/10.3354/meps196239>
- Roa R, Tapia F, Cid L, Quiñones R, Ernst B, Figueroa D, Arancibia H, Galleguillo R, Retamal M. 1997. Evaluación directa del stock de langostino colorado en la zona centro-sur. Informe Final Proyecto Fondo de Investigación Pesquera (FIP), 96-23. Valparaíso (Chile): Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 131 p.
- Schnute JT, Boers N, Haigh R, Couture-Beil A. 2010. *PBSmapping: Mapping Fisheries Data and Spatial Analysis Tools.* British Columbia (Canada): R project; accessed 19 November 2020. <http://cran.r-project.org/package=PBSmapping>.
- Sokal R, Rohlf FJ. 2012. *Biometry.* 4th ed. New York (NY): W. H. Freeman. 960 p.
- Tapia F. 1999. Distribución espacial del potencial reproductivo de la población de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon*) de Chile centro-sur [MSc thesis]. Concepción (Chile): Universidad de Concepción. 58 p.
- Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *J Northw Atl Fish Sci.* 25:61-81. <https://doi.org/10.2960/j.v25.a6>
- Wright PJ. 2013. Methodological challenges to examining the causes of variation in stock reproductive potential. *Fish Res.* 138:14-22 p. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.06.002>
- Zilleruelo M, Bravo C, Párraga D. 2020. Programa de Seguimiento de las Pesquerías de Crustáceos Demersales 2019: Crustáceos Demersales. Informe Técnico IFOP-Convenio de Desempeño 2019. Valparaíso (Chile): Instituto de Fomento Pesquero. 147 p.