



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Departamento de Oceanografía

**VARIABILIDAD INTERANUAL DEL TAMAÑO REPRODUCTIVO FUNCIONAL
EN HEMBRAS DE *Lithodes santolla* (MOLINA 1782) Y SU RELACIÓN CON
ESFUERZO PESQUERO EN LAS REGIONES DE LOS LAGOS Y
MAGALLANES, CHILE.**

POR: PAULO MARCELO MORA VASQUEZ

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado académico de Magíster en
Ciencias con Mención en Pesquerías.

Profesor Guía: Luis Antonio Cubillos Santander

2022, Concepción – Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica de documento.



La presente tesis fue aprobada por la comisión evaluadora formada por:

Profesor Guía

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión evaluadora

Dr. Carlos Montenegro Silva
Departamento Investigación Pesquera



Instituto de Fomento Pesquero

Dr. Billy Ernst Elizalde
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

Dr. Luis Pardo Suazo
Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas
Universidad Austral de Chile

Dr. Renato Quiñones Bergeret
Departamento Oceanografía
Universidad de Concepción

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta Tesis de maestría fue posible gracias al financiamiento de una beca COPAS COASTAL (Programa de Maestría en Ciencias Pesqueras), y por COPAS COASTAL ANID FB210021, Universidad de Concepción, Chile.

Mi manutención, así como el financiamiento de los gastos de matrícula, fueron posibles gracias al programa de capacitación de alto nivel del Instituto de Fomento Pesquero.

Quisiera comenzar agradeciendo de manera especial al Dr. Luis Cubillos por su dirección académica, por el incondicional apoyo profesional y por contribuir con gran dedicación al desarrollo de esta tesis de maestría. Sus ideas y su forma de hacer ciencia, han contribuido sin dudar a mi formación académica y personal.

También agradezco al Dr. Carlos Montenegro por apoyarme e impulsarme a desarrollar el magister con mención en pesquerías. Además, por su aporte en el desarrollo de la metodología de esta Tesis, por su tiempo dedicado y por las veces en las que me dio su tiempo para una buena conversación sobre ciencia.

Quisiera agradecer al Dr. Luis M. Pardo, miembro del comité de esta Tesis por sus importantes aportes para el desarrollo de la publicación y este manuscrito.

Agradezco de forma muy especial a los observadores científicos de IFOP y al personal técnico involucrado en la recolección de los datos utilizados en esta Tesis.

También agradezco a Guillermo Figueroa por sus comentarios en las primeras versiones, por su profesionalismo y su buena disposición a colaborar.

Finalmente agradezco a mi familia y amigos quienes fueron un soporte emocional tremendamente importante para poder desarrollar el programa de magister en las condiciones de pandemia por el COVID-19.

ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVO GENERAL.....	7
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
4. HIPOTESIS.....	7
5. MATERIAL Y MÉTODO	8
5.1 Área de estudio.....	8
5.2 Operación de pesca	10
5.3 Recopilación de datos.	11
5.4 Análisis estadísticos.....	12
5.4.1 Estimación del tamaño reproductivo funcional.	12
5.4.2 Estandarización del esfuerzo de pesca	14
5.4.3 Relación de la <i>TRF</i> con el esfuerzo de pesca.	15
5.4.4 Proporción sexual y de hembras ovígeras	17
5.4.5 Variaciones en las tallas de machos y hembras de <i>L. santolla</i>	18
6. RESULTADOS.....	19
6.1 Tamaño reproductivo funcional.....	19
6.2 Estimación del esfuerzo de pesca.	26
6.3 Relación de la <i>SFR</i> con el esfuerzo de pesca.	30
6.4 Proporción sexual y de hembras ovígeras.	35
6.5 Variaciones en las tallas de machos y hembras de <i>L. santolla</i>	43
6.6 Efecto del esfuerzo de pesca sobre el tamaño de los machos.....	46
7. DISCUSIÓN.....	50
7.1 Variaciones en el <i>TRF</i> de hembras de <i>L. santolla</i>	50
7.2 Efectos del esfuerzo de pesca en el potencial reproductivo de las hembras de <i>L. santolla</i>	53
8. BIBLIOGRAFÍA	60
9. ANEXO I.....	68

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Modelos evaluados para la estimación del TRF de hembras de <i>L. santolla</i> en RLL, RMN y RMS.....	20
Tabla 2.	Coeficientes estimados del Modelo 2, con intercepto fijo y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2014-2019 en RLL (AIC= 3068,8).	20
Tabla 3.	Coeficientes estimados del Modelo 6, con intercepto y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2012-2016 en RMN (AIC= 28520,57)...	222
Tabla 4.	Coeficientes estimados del Modelo 9, con intercepto y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2016-2019 en RMS (AIC= 1431,91).	24
Tabla 5.	Cambios interanuales en el TRF de hembras de <i>L. santolla</i> asumiendo el año como factor independiente con modelos lineales generalizados (GLM).	26
Tabla 6.	Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RLL.....	27
Tabla 7.	Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RMN.....	277
Tabla 8.	Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RMS.	277
Tabla 9.	Resultados de U_j estimados por el modelo GLM para RLL, RMN y RMS en el periodo analizado.....	288
Tabla 10.	Valores estimados de W_j , a partir de la relación C_j/U_j y los valores y categorías del índice E (Low= L; Medium= M; High= H) para RLL, RMN y RMS.....	30
Tabla 11.	Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para la RLL.	3131
Tabla 12.	Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para RMN.	3232
Tabla 13.	Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para RMS	333
Tabla 14.	Resultados de la prueba de razón de verosimilitud para los modelos logísticos multinomiales en RLL, RMN y RMS.....	344
Tabla 15.	Resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) utilizados para estudiar los cambios en la proporción sexual en función de los meses y años para la centolla en RLL, RMN y RMS.....	366

Tabla 16.	Resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) utilizados para estudiar los cambios en la proporción de hembras ovígeras en función de los meses y años para la centolla en RLL y RMN.....	40
Tabla 17.	Resultados de las estimaciones de la regresión cuantil de la longitud cefalotorácica de <i>L. santolla</i> en función de los años, para $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ de hembras y machos en RLL, RMN y RMS.	43

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Figura 1.Ubicación del área de estudio de la pesquería de <i>L. santolla</i> en el sur de Chile (encerrada en un rectángulo). Zonas marítimas del mar interior (121 y 124) de las regiones de Los Lagos y Magallanes y las procedencias de pesca en cada zona de estudio.	9
Figura 2.	Curvas logísticas del TRF ajustadas por el modelo 2 en RLL entre los años 2014 y 2019. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.	21
Figura 3.	Curvas logísticas del TRF ajustadas por el modelo 6 en la zona norte de RMN entre los años 2012 y 2016. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.....	233
Figura 4.	Curvas logísticas del TRF ajustadas por el modelo 9 en RMS entre los años 2016 y 2019. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%	255
Figura 5.	Curvas de U_j estimados por el modelo GLM para RLL, RMN y RMS en el periodo analizado.	288
Figura 6.	Proporción de hembras de <i>L. santolla</i> ajustados por el modelo GAM entre los años 2014 y 2012 en RLL.....	37
Figura 7.	Proporción de hembras de <i>L. santolla</i> ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMN.	38
Figura 8.	Proporción de hembras de <i>L. santolla</i> ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMS.....	39
Figura 9.	Proporción de hembras ovígeras de <i>L. santolla</i> ajustados por el modelo GAM entre los años 2014 y 2019 en RLL.....	41
Figura 10.	Proporción de hembras ovígeras de <i>L. santolla</i> ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMN... ..	42
Figura 11.	Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de <i>L. santolla</i> en RLL. Líneas rojas inferior y	

	superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente.	44
Figura 12.	Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de <i>L. santolla</i> en RMN. Líneas rojas inferior y superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente... ..	45
Figura 13.	Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de <i>L. santolla</i> en la zona sur de Región de Magallanes. Líneas rojas inferior y superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente.....	46
Figura 14.	Resultados Anova K-W entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de <i>L. santolla</i> en RLL.	47
Figura 15.	Resultados Anova K-W entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de <i>L. santolla</i> en RMN.....	48
Figura 16.	Resultados Anova W-Mann-Whitney entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de <i>L. santolla</i> en RMS	49



RESUMEN

El estudio y la comprensión de la biología reproductiva de las poblaciones de crustáceos explotados y el vínculo con sus rasgos de historia de vida son fundamentales para el manejo. Los litódidos tienen un alto valor comercial y sustentan las pesquerías de todo el mundo en latitudes altas. En América del Sur, la pesquería de *Lithodes santolla* se encuentra entre las más importantes económica y socialmente en Chile y Argentina. Su manejo en Chile sigue lineamientos internacionales a lo largo de la estrategia 3S (tamaño, sexo, temporada). Sin embargo, aún no ha sido posible evaluar a largo plazo, el efecto que tiene el esfuerzo de pesca en características del ciclo vital como el crecimiento, la madurez o el potencial reproductivo. Este estudio evaluó las variaciones interanuales y espaciales en parámetros asociados al proceso reproductivo de *L. santolla* en las regiones de Los Lagos y Magallanes y su relación con el esfuerzo de pesca. Se estimó el tamaño de reproducción funcional en hembras (*TRF*) y se evaluó el efecto del esfuerzo de pesca sobre su variabilidad. Para estimar el *TRF*, se utilizó como proxy el tamaño al que el 50% de las hembras portaron embriones durante la temporada de pesca, y las estimaciones consideraron modelos lineales generalizados con una distribución binomial, cubriendo los años 2012 a 2019 en las regiones de Los Lagos y Magallanes en el extremo sur de Chile. Las estructuras de tamaño de hembras y machos también se evaluaron con regresión por cuantiles y la proporción de sexos y hembras ovígeras se estudiaron utilizando modelos aditivos generalizados. Los resultados mostraron variaciones interanuales significativas del *TRF*, tanto en Los Lagos como en Magallanes. Sin embargo, el efecto directo del esfuerzo de pesca sobre el *TRF* fue bajo y su variabilidad probablemente se deba a las características ambientales. La presión pesquera podría impactar indirectamente en los parámetros reproductivos de las hembras, evidenciado por un truncamiento en la estructura de tamaño de los machos, lo que llevó a un sesgo en la proporción de sexos que produjo una baja tasa de encuentros de apareamiento y una disminución en la proporción de hembras ovígeras. En las áreas de estudio se identificaron posibles limitaciones espermáticas y sobrepesca, generando desafíos para el manejo sustentable del recurso.

ABSTRACT

The study and understanding of reproductive biology of exploited crustacean populations and the link to their life history traits are critical for management. Lithodids have high commercial value and support fisheries worldwide at high latitudes. In South America, *Lithodes santolla* fishery is among the most economically and socially important. Its management in Chile follows international guidelines along the 3S (*size, sex, season*) strategy. However, it has not yet been possible to assess the effect fishing effort has on life history traits such as growth, maturity or reproductive potential in the long term. This study estimated female's size at functional reproduction (SFR) and the fishing effort effects on demography. To estimate SFR, the size at which 50% of females carried embryos was used as proxy, and estimations considered generalized linear models with a binomial distribution, covering 2012 to 2019 in the regions of Los Lagos and Magallanes in Chile's far south. Female and male size structures were also evaluated with quantile regression and the proportion of sexes and ovigerous females was studied utilizing generalized additive models. Results show significant interannual SFR variations, in both Los Lagos and Magallanes. However, the direct effect of fishing effort on SFR was low and its variability probably due to environmental features. Fishing pressure impacted female reproductive parameters indirectly, evidenced by a truncation in male size structure, leading to a bias in the sex ratio that produced a low rate of mating encounters and a decrease in the proportion of ovigerous females. Possible sperm limitation and overfishing were identified in the study areas, generating challenges for the sustainable resource management of the resource.

1. INTRODUCCION

El estudio y la comprensión de la biología reproductiva en las poblaciones de crustáceos explotados y el vínculo con los rasgos de su historia de vida son fundamentales para el manejo. Los cangrejos lithodidos están entre los artrópodos de mayor tamaño, lo que sumado a su frecuente ocurrencia en altas densidades le confieren un alto valor comercial (Lovrich & Vinuesa, 2016). Los lithodidos sustentan importantes pesquerías en regiones de altas latitudes tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur, entre las cuales destacan la pesquería del *red king crab* (*Paralithodes camtschaticus*) y del *southern king crab* (*Lithodes santolla*) respectivamente (Stevens, 2014).

El decápodo *L. santolla* conocido comúnmente como centolla, es un crustáceo bentónico que habita aguas templado-frías, entre los 4° C y los 12°C, desde la zona intermareal hasta los 700 m de profundidad (Militelli et al., 2019). Su distribución en el suroeste del Océano Atlántico va desde Uruguay hasta Tierra del Fuego en Argentina (Stevens and Lovrich, 2012), y en el Océano Pacífico desde el sur de la Región de los Ríos (39 ° S 73 ° W) hasta el Cabo de Hornos (55 ° S 67 ° W), incluido el Estrecho de Magallanes (53 ° S 70 ° W) y los fiordos alrededor de Tierra del Fuego (Olguín and Mora, 2022).

El recurso centolla constituye la más importante pesquería de litódidos en América del Sur, con flotas que operan principalmente en el mar interior del sur de Chile (67% de los desembarques), el Canal de Beagle y en aguas de la plataforma atlántica Argentina (33 % de los desembarques) (Stevens, 2014). Los orígenes de la pesquería de la centolla en Chile se remontan al año 1928, iniciándose en la Región de Magallanes con caladeros cercanos a Porvenir y Bahía Inútil, en la zona central de la región, para posteriormente expandir los caladeros y capturas hacia los sectores sur y norte de la Región de Magallanes, entre los años 1975 y 1979 respectivamente (Daza et al., 2021a). En 1980, la pesquería experimentó una nueva expansión más al norte de los 47° S, hacia las regiones de Aysén y Los Lagos, pero con una participación comparativamente menor de estas regiones en el desembarque nacional. En el

periodo desde 1981 al 2009 los desembarques fluctuaron alrededor de las 3.000 t desembarcadas (Daza et al., 2021a; Molinet et al., 2020). Antes del 2009 más del 90% de los desembarques se concentraron principalmente en la Región de Magallanes.

Desde el 2010 las capturas nacionales se incrementaron desde los 3.300 t a las 6.300 t, coincidentemente con el alza de los precios de exportación (Daza et al., 2021a). Los desembarques en ese periodo se duplicaron en la Región de Magallanes, pero se quintuplicaron en las regiones de Aysén y Los Lagos, desde las 200 t a las 1000 t, representando actualmente el 20% del total desembarcado a nivel nacional (Molinet et al., 2020).

Según cifras oficiales del Sernapesca correspondientes al año 2021, el grupo de los crustáceos aportó 15.588 t al desembarque nacional total, de las cuales 12.624 t correspondieron a capturas de crustáceos bentónicos (equivalente al 80% de la producción total del año correspondiente), siendo *L. santolla* uno de los principales recursos extraídos, aportando cerca del 36% respecto del desembarque nacional de crustáceos bentónicos (Olguín and Mora, 2022).

Gran parte del manejo de las pesquerías de litódidos en todo el mundo, se basa históricamente en la estrategia 3S (size, sex, season), la cual consiste básicamente en la explotación selectiva de machos por encima de una talla mínima y el establecimiento de una temporada de pesca específica (ej. ADF&G, 1993) El objetivo de esta estrategia de manejo es preservar el potencial reproductivo de la especie. El establecimiento de un tamaño mínimo permite a los machos aparearse durante al menos una temporada antes de ser retenidos en las trampas. La extracción selectiva de machos protege a las hembras portadoras de embriones durante gran parte del año, y la temporada de pesca se establece para evitar la captura durante "períodos biológicamente sensibles" como el de apareamiento y de muda (Kruse, 1993). El manejo de la pesquería de centollas en Chile no ha sido distinto a lo observado en el mundo, y de igual forma se ha adoptado la estrategia de 3S, armonizando con las pautas internacionales en el manejo de lithodidos (Di Salvatore et al., 2019; Hjelset et

al., 2012). Sin embargo, hay diferencias en las regulaciones administrativas de manejo entre la zona al norte de los 46°S, comprendida por las regiones de Los Lagos y de Aysén, y al sur de los 46°S, correspondiente a la Región de Magallanes (Molinet et al., 2020). En este contexto, la pesquería de *L. santolla* está basada en la extracción de machos por encima de 100 mm de largo del caparazón (LC) en las regiones de Los Lagos y Aysén, mientras que en la Región de Magallanes se permite la extracción de machos sobre los 120 mm LC (DS N°375/87). En relación a la temporada de pesca específica también existen distintas medidas de administración. En las regiones de Los Lagos y de Aysén se establece una veda extractiva desde el 1° de diciembre hasta el 31 de enero del año siguiente (DS N°509/91). Por otra parte, en la Región de Magallanes la veda extractiva se extiende entre el 1° diciembre y el 30 de junio del año siguiente (DS N°443/90).

La estrategia reproductiva de los crustáceos juega un papel importante en la dinámica poblacional y la continuidad de la distribución espacial de una especie (Ramírez Llodra, 2002). El estudio y la comprensión de la biología reproductiva en los litódidos y el vínculo con los rasgos de su historia de vida, tales como el crecimiento, la fecundidad, la edad o el tamaño de la madurez sexual, permiten a los evaluadores y administradores contar con antecedentes del potencial reproductivo de las especies y son fundamentales para el manejo pesquero (Militelli et al., 2020).

En *L. santolla* el crecimiento está muy influenciado por la temperatura, sucede solo en el momento de la muda, y en los primeros 3 años de vida ocurre al menos 20 veces (Calcagno et al., 2005). En los machos la madurez gonadal se alcanza a los 70 mm de LC, durante su cuarto año de vida (Vinuesa, 1984) y la madurez morfométrica a los 75,4 mm de LC (Lovrich et al., 2002). La madurez morfométrica en los machos es un proceso biológico crucial para el éxito reproductivo, el cual marca el desarrollo del quelípodo derecho, confiriendo a los machos la capacidad de retener a las hembras durante el apareamiento (Comeau and Conan, 1992; Conan et al., 1990; Olson et al., 2018). Por otra

parte, en las hembras, desde los 55 mm de LC, entre los 4 y 5 años de vida, la muda se produce anualmente porque comienzan a destinar energía en el desarrollo gonadal (Vinuesa, 1984).

En *L. santolla* las hembras apenas tienen sus gónadas maduras son capaces de aparearse y portar embriones, y por tanto la portación de embriones coincide con la adquisición de la madurez (Lovrich & Vinuesa, 2016). Este hecho contrasta con otros cangrejos braquiuros, cuyas hembras, al poseer espermatecas que pueden almacenar material espermático durante varios años, pueden prescindir de la presencia de machos para oviposiciones posteriores, como es el caso del cangrejo *Metacarcinus edwardsii* (Pardo et al., 2013). Al alcanzar la madurez gonadal las hembras son reproductivamente activas y pueden portar entre 3000 y 15.000 embriones (Díaz et al., 2021). La portación de embriones es entre 9 y 10 meses, lo cual restringe a que la muda de las hembras adultas sea anual (Lovrich & Vinuesa, 2016), por lo tanto, la ausencia de hembras ovígeras no se debe a una asincronía en el porte de embriones por talla, como ocurre en algunas especies. En poblaciones no explotadas o sostenibles, después de alcanzar la madurez gonadal, la mayoría de las hembras maduras llevan embriones (Militelli et al., 2020). No obstante, es posible que las hembras no lleven embriones después de que alcancen la madurez gonadal, como lo informado por Molinet et al., (2020), probablemente porque hay un cambio en la madurez gonadal o una falla de apareamiento durante la temporada anterior.

Los indicadores de madurez sexual de los crustáceos a menudo se basan en características sexuales secundarias morfológicamente correlacionadas como el ancho del caparazón, el largo del caparazón o la presencia de setas. Sin embargo, aunque estas características pueden ser específicas de la especie, no siempre coinciden con la maduración gonadal (Raymond and Todd, 2020). El tamaño de primera madurez se ha utilizado con frecuencia como indicador de la madurez reproductiva en poblaciones de crustáceos explotados (Jewett et al., 1985; Olson et al., 2018; Orensanz et al., 2009; Pardo et al., 2009). En *L. santolla* han sido varias las metodologías usadas para establecer la madurez sexual y el

tamaño al cual se alcanza por primera vez en las hembras. En el Estrecho de Magallanes, Stuardo & Solís (1963) registraron la presencia o ausencia de embriones en las hembras y su relación con el tamaño para establecer una talla de madurez sexual funcional. Por otra parte, Campodónico G. et al., (1975), también en la zona del estrecho de Magallanes, quiso determinar la primera madurez sexual morfométrica en hembras mediante los cambios en la tasa de crecimiento en algunas estructuras, sin embargo, no se observaron inflexiones indicativas en las curvas de regresión.

Recientemente el tamaño reproductivo funcional (*TRF*) de las hembras, ha sido utilizado como un proxy de la talla de madurez sexual (Di Salvatore et al., 2021; Molinet et al., 2022; Raymond and Todd, 2020). La *TRF* se define como el tamaño al que el 50% de las hembras portan embriones (también denominado “longitud ovígera”), y este término refleja mejor el éxito del apareamiento (Militelli et al., 2020). Si bien es probable que el *TRF* varíe en función de las condiciones ambientales, es un indicador definitivo de la producción reproductiva de la población en lugar de una medida de madurez sexual y, en consecuencia, su medida expresará tanto temporal como espacialmente la variabilidad, sin dejar de ser una medida definitiva de la producción reproductiva (Raymond & Todd, 2020). En este contexto, el *TRF* en las hembras es un parámetro importante de la historia de vida a estudiar, ya que al igual que la talla de madurez sexual, es muy plástico y puede variar dentro o entre áreas geográficas, por lo tanto, puede verse afectado fácilmente por la presión de captura, generando desafíos para el manejo y la ordenación pesquera (Militelli et al., 2020; Olson et al., 2018). El *TRF* ha sido utilizado para estudiar la producción reproductiva y el reclutamiento en hembras de *L. santolla* en la pesquería que se desarrolla en la plataforma del Océano Atlántico, frente a Argentina y en el Canal de Beagle (Di Salvatore et al., 2021).

El tamaño del macho es un factor importante en la eficiencia del apareamiento de los litódidos, debido al comportamiento de guarda de pareja y protección que exhiben durante el proceso reproductivo. Por otra parte, en otros decápodos se

ha comprobado que las hembras grandes producen mayor número de embriones, y a la vez son fecundadas con mayor éxito por machos grandes (Hjelset et al., 2012). Las hembras que se aparean con machos pequeños con menor fecundidad tienen menor éxito de fecundación que las hembras que se aparean con machos más grandes (Pardo et al., 2017; Paul and Paul, 1998, 1990, 1989; Sato and Goshima, 2006).

Una pesquería en la que se extraen exclusivamente machos, incide u altera la proporción de sexos en la población y reduce el potencial reproductivo de las hembras (McMullen, 1969; Pardo et al., 2017). La extracción selectiva sobre la fracción de machos más grande de la población puede cambiar su estructura demográfica, al truncar la estructura de tamaño de la población y sesgar la proporción de sexos hacia las hembras, lo que a su vez puede reducir el éxito reproductivo, causar fallas en el reclutamiento, aumentar la variabilidad en la abundancia de la población y también tener consecuencias genéticas (Di Salvatore et al., 2021; Sato, 2012; Tu et al., 2018).

En las poblaciones explotadas el agotamiento de los espermatozoides puede impedir la fertilización de todos los ovocitos disponibles en la población (Pardo et al., 2015; Sato et al., 2007; Sato and Goshima, 2006). A medida que se remueven los machos grandes, los machos relativamente más grandes restantes pueden participar en varios apareamientos, ya que hay menor competencia (Di Salvatore et al., 2021). Sin embargo, aunque los machos podrían ser polígamos, el tiempo de recuperación total de las reservas espermáticas determinará la participación de un macho en apareamientos sucesivos (Pretterebner et al., 2019). Por lo tanto, una pesquería donde solo se capturan machos podría resultar en una limitación de esperma, lo que se evidencia en nidadas incompletas o una proporción significativa de hembras no ovígeras (Lovrich et al., 2017; Militelli et al., 2019; Pardo et al., 2017)

La presión de pesca y la eliminación de los machos más grandes y reproductivamente más viables puede resultar en una variación del *TRF* en las hembras, lo que luego requiere un ajuste en la administración y en las estrategias

de manejo de estas pesquerías para mantener las tasas de captura y la biomasa reproductora (Sato et al., 2007; Zheng, 2008; Olson et al., 2018). La pesquería de *L. santolla* en Chile ha seguido las pautas internacionales en el manejo de litódidos, sin embargo, se desconoce el efecto del esfuerzo de pesca sobre la SFR sobre las hembras y cuál podría ser el efecto sobre el potencial reproductivo. Entonces, establecer o determinar la relación entre el SFR y la presión de pesca es esencial para evaluar si el esfuerzo de pesca tiene o no un efecto significativo sobre la producción reproductiva en *L. santolla*.

2. OBJETIVO GENERAL

Evaluar las variaciones interanuales y espaciales en parámetros asociados la madurez reproductiva de *L. santolla* en las regiones de Los Lagos y Magallanes y su relación con el esfuerzo de pesca.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Evaluar las variaciones interanuales del *TRF* del 50% en hembras de *L. santolla* en el mar interior de la Región de Los Lagos y de la Región de Magallanes.
- 2) Determinar diferencias en el *TRF* de hembras de *L. santolla* entre el mar interior de la Región de Los Lagos y La Región de Magallanes.
- 3) Evaluar la relación de las variaciones interanuales del *TRF* de hembras de *L. santolla* con el esfuerzo de pesca.
- 4) Evaluar variaciones en la proporción de hembras en la pesquería de *L. santolla* en el mar interior de la Región de Los Lagos y La Región de Magallanes.
- 5) Evaluar el efecto del esfuerzo pesca sobre el potencial reproductivo de *L. santolla* entre el mar interior de las Regiones de Los Lagos y Magallanes.

4. HIPOTESIS

En la pesquería de *L. santolla* que se desarrolla entre las regiones de Los Lagos y Magallanes, la cual es administrada bajo la estrategia 3S, el esfuerzo de pesca

sobre los machos más grandes y reproductivamente más viables genera variaciones en los parámetros asociados a proceso reproductivo.

Se plantean las siguientes predicciones.

- I) El esfuerzo de pesca tendrá una relación directa en las variaciones interanuales de la *TRF* en las hembras de *L. santolla*.
- II) Debido al esfuerzo de pesca constante hacia los machos más grandes, se produce un truncamiento en la estructura de tamaños hacia tallas más pequeñas.
- III) Debido al esfuerzo de pesca sobre los machos reproductivamente más viables, se producen variaciones en la proporción sexual y una disminución de la proporción de hembras ovígeras de *L. santolla*.

5. MATERIAL Y MÉTODO



5.1 Área de estudio

El área de estudio comprende aquella cubierta por el monitoreo de la pesquería de *L. santolla* desarrollada en el mar interior de 2 regiones administrativas de la macrozona sur de Chile: (i) la Región de Los Lagos (RLL), cuya pesquería se desarrolla entre los 41°30' S y los 43°40' S; y (ii) la Región de Magallanes (XII Región), cuya pesquería se desarrolla entre los 48° S y los 56°S. Adicionalmente, el Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura (SERNAPESCA) divide administrativamente estas macrozonas en zonas oceánicas o mar exterior, tanto en la Región como en la Región de Magallanes. En este estudio se evaluaron las macrozonas del mar interior, es decir las macrozonas 121 y 124 de las Regiones de Los Lagos y Magallanes respectivamente (Figura 1).

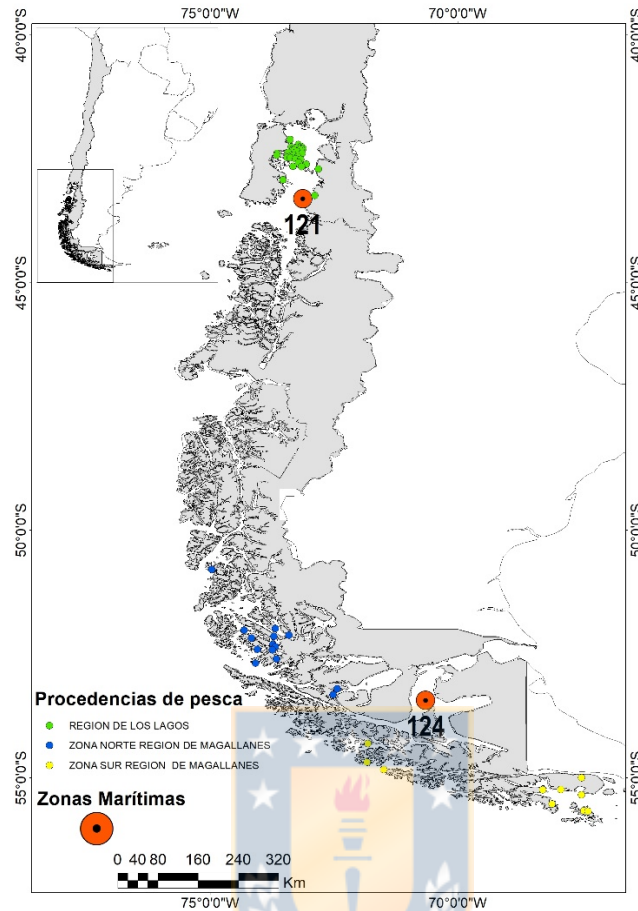


Figura 1. Ubicación del área de estudio de la pesquería de *L. santolla* en el sur de Chile (encerrada en un rectángulo). Zonas marítimas del mar interior (121 y 124) de las regiones de Los Lagos y Magallanes y las procedencias de pesca en cada zona de estudio.

El mar interior comprende varias cuencas profundas (> 200 m) de origen glaciar con una columna de agua fuertemente estratificada (Pickard, 1971; Silva et al., 1998, 1995) que va desde la superficie hasta ~30 m de profundidad debido a la fuerte descarga de agua dulce desde los ríos y escorrentía superficial. Las corrientes son impulsadas principalmente por las mareas, el viento y los gradientes de densidad (Aiken, 2008; Cáceres et al., 2003; Silva et al., 1995; Valle-Levinson et al., 2001). Los valores de temperatura en estas áreas oscilan entre 5°C y ~20°C desde la superficie hasta ~30 m de profundidad, y entre 9,5°C

y 10,5°C a más de 30 m (Silva et al., 1998). El oxígeno disuelto varía entre 7,5 mL L⁻¹ en la superficie y 2,0 mL L⁻¹ en las capas de agua más profundas (Silva et al., 1995).

En la zona de la Región de Magallanes, las corrientes son dominadas por la desviación hacia el sur de la corriente circumpolar antártica la cual da origen a las aguas subantárticas superficiales (Häussermann and Försterra, 2009). La corriente subantártica superficial está ubicada en la capa superficial y tiene alrededor de 150 m de espesor. Durante el verano, las temperaturas rondan los 7°C, con una salinidad cerca de los 34,1 psu; y el valor de oxígeno disuelto es relativamente alto (alrededor de 7 mL L⁻¹ o más) (Häussermann and Försterra, 2009) La mezcla entre el agua subantártica superficial y la de la zona de canales da lugar a las denominadas aguas subantárticas modificadas de menor salinidad (Häussermann and Försterra, 2009).

Las zonas de estudio se caracterizan por una geografía compleja lo que permitió identificar procedencias de pesca (caladeros) que se mantienen discretamente por selección de los pescadores artesanales. En La Región de Magallanes, al realizar la recopilación de datos biológicos del monitoreo realizado por IFOP, se identificaron 2 macrozonas en las que los datos estaban agrupados dentro de la zona marítima 124. En este contexto, se subdividió a la Región de Magallanes en la zona norte (RMN), la cual comprendió las procedencias de pesca monitoreadas entre los 48° S y los 53° S. Por otra parte, todas las procedencias de pescas monitoreadas al sur de los 53° S y hasta los 56° S se incluyeron en la zona sur de la Región de Magallanes (RMS).

5.2 Operación de pesca

En Chile, el único arte de pesca permitido en la pesquería de *L. santolla* es la trampa, cuyo diseño “cónico truncado” es similar al utilizado en la pesquería de *L. santolla* en Argentina (Stevens, 2014). Las trampas se cubren con una malla de abertura de 2,5 a 5 cm, que retiene ejemplares de hasta 3 cm de LC. La normativa vigente exige que todas las ejemplares hembras sean devueltas al mar, además de los machos <100 mm LC y <120 mm LC, de acuerdo con la

normativa legal de talla mínima en la Región de Los Lagos y La Región de Magallanes, respectivamente.

El número observado de trampas en la RLL es de 90 y 900 trampas por embarcación en el mar interior, las que se despliegan en una línea madre que puede contener entre 50-100 trampas. Una vez caladas tienen un periodo de reposo de 24 horas, aunque en ocasiones se realizan lances y se revisan cada ~5 días (Olguín and Mora, 2022). Por otra parte, el número observado de trampas en la RMN y la RMS varía entre las 150 y 400 trampas por embarcación, que se despliegan en una línea madre que puede contener entre 10 a 40 trampas. Estas tienen un tiempo de reposo entre 24 y 48 horas. (Daza et al., 2021a). En RLL, RMN y RMS el calado y virado se realiza en forma simultánea, es decir, a medida que se viran las trampas, estas son vaciadas (en caso de contener captura) y cebadas nuevamente. Posteriormente son caladas en el mismo sector o desplazadas a otro según las tasas de captura obtenidas (Daza et al., 2021a; Olguín and Mora, 2022)

5.3 Recopilación de datos

La información biológica pesquera se obtuvo del seguimiento de la pesquería de *L. santolla*. por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). El monitoreo se realizó en RLL desde 2012. En la RMN y RMS el monitoreo se realizó desde el año 2007 Este monitoreo se concentra principalmente en la macrozona 121, y en la macrozona 124 (Figura 1). La información biológica pesquera utilizada para los análisis en la RLL fue la registrada entre los años 2014 al 2019. Por otra parte, la información utilizada para los análisis en la RMN, fue la registrada entre los años 2012 y 2016. Finalmente, la información analizada en la RMS fue la que se registró entre los años 2016 y 2019.

En ambas macrozonas de monitoreo, los observadores científicos a bordo realizaron viajes y muestreos aleatorios de trampas individuales en el área de pesca, en los cuales se registraron datos del total de los ejemplares capturados en la trampa, tales como: (i) tamaño como *LC* en mm, (ii) sexo, (iii) presencia de

embriones. Por otra parte, obtuvieron información sobre: (iv) georreferenciación de procedencia de pesca, (v) número de trampas por viaje y (vi) el volumen desembarcado por viaje de pesca.

Paralelamente se recopiló la información de los desembarques registrados e informados por el SERNAPESCA para las macrozonas 121 y 124 (Figura 1) entre los años 2012 y 2019. Esta información fue utilizada con el fin de estimar el esfuerzo de pesca estándar por año.

5.4 Análisis estadísticos

5.4.1 Estimación del tamaño reproductivo funcional

El *TRF* en las hembras se determinó en función de la presencia o reminiscencia de embriones (hembra ovígera) o de ausencia de embriones adheridos a los pleópodos (hembra no ovígera) (Jewett et al., 1985; Somerton and Otto, 1986). EL *TRF* se estimó ajustando un modelo de regresión logística a la proporción de hembras ovígeras a un tamaño (*LC*) determinado (mm). El modelo propuesto se puede presentar en función de la probabilidad de las hembras de portar huevos en función de la talla, de la forma:

$$1) \quad \pi(LC_i) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 LC_i}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 LC_i}}$$

Donde $\pi(LC_i)$ es la proporción prevista de hembras ovígeras en un *LC* (mm) del ejemplar *i*-ésimo. Por otra parte, β_0 y β_1 son parámetros a estimar del modelo. A este modelo se le incorporó un predictor lineal que toma en cuenta a los años como factor en cada en cada zona:

$$2) \quad \pi(LC_{ij}) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 LC_{ij} + \delta_j}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 LC_{ij} + \delta_j}}$$

Donde $\pi(LC_{ij})$ es la proporción de hembras ovígeras en una *LC* (mm) del ejemplar *i*-ésimo en el año *j*-ésimo ($i=1, \dots, Z; j=, \dots, n_i$). La talla en la cual el 50% de las hembras son sexualmente maduras (talla de madurez = $LC_{0,5}$) se estima a partir de la relación entre β_0 y β_1 :

$$3) \quad LC_{0,5} = \frac{1}{\beta_1} \log \left(\frac{1}{0,5} - 1 \right) - \frac{\beta_0}{\beta_1} = -\frac{\beta_0}{\beta_1}$$

Los cambios interanuales de $LC_{0,5}$ en hembras de *L. santolla* se evaluaron ajustando Modelos Lineales Generalizados (GLM) (Nelder & Wedderburn, 1972). utilizando la familia binomial y la función de enlace “logit” (Ashton, 1972).

Se ajustaron submodelos (Bustos and Cubillos, 2016). Un modelo con diferentes interceptos y pendiente invariante entre años (modelo 1):

$$4) \quad \log \left(\frac{\pi(LC_{ij})}{1-\pi(LC_{ij})} \right) = \beta_0 + \beta_1 LC_{ij} + \delta_j + \varepsilon_{ij}$$

Un modelo con cambios en la pendiente e intercepto invariante entre años (modelo 2):

$$5) \quad \log \left(\frac{\pi(LC_{ij})}{1-\pi(LC_{ij})} \right) = \beta_0 + \beta_1 LC_{ij} \cdot \delta_j + \varepsilon_{ij}$$

Un modelo con interceptos y pendientes variables entre años (modelo 3):

$$6) \quad \log \left(\frac{\pi(LC_{ij})}{1-\pi(LC_{ij})} \right) = \beta_0 + \beta_1 LC_{ij} * \delta_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde $\pi(LC_{i,j})$ es la proporción de hembras ovígeras en relación al total de hembras a la talla LC_{ij} , β_0 y β_1 son los parámetros del modelo logístico, LC_{ij} es largo del caparazón de la hembra, δ_j es el año como factor y $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ es el error aleatorio del predictor lineal e i, j son las observaciones del ejemplar i -ésimo, en el año j -ésimo respectivamente.

Para el diagnóstico residual de los modelos, se utilizó el paquete estadístico DHARMA (Hartig, 2022), que utiliza un enfoque basado en simulación, similar al valor P bayesiano o al bootstrap paramétrico, que transforma los residuos a una escala estandarizada para un GLM ajustado. El mejor modelo fue seleccionado con AIC (Akaike, 1974). El paquete estadístico MASS se utilizó para ajustar GLM (Venables & Ripley, 2013) y se calculó el pseudo- r^2 de Nagelkerke como coeficiente

de correlación (Nagelkerke, 1991) utilizando el paquete estadístico rcompanion (Mangiafico, 2015).

Posteriormente se categorizó el estado de portación (*TRF*) según la *LC* de cada hembra en la muestra. Para esto se calcularon las proporciones predichas del *TRF* (*PPTRF*) mediante los coeficientes obtenidos de los modelos seleccionados en cada zona. Luego se categorizaron en “Inmadura” ($PPTRF < 0,5$), “Madura” ($0,5 < PPTRF < 0,95$) y “Mega desovante” ($PPTRF > 0,95$). Este último término se refiere a las hembras teóricamente con el mayor potencial reproductivo asociado al tamaño de la hembra en una relación exponencial con la fecundidad.

5.4.2 Estandarización del esfuerzo de pesca

Para la estimación del esfuerzo de pesca se utilizó el desembarque anual de la flota centollera (C_j) informados por el Servicio Nacional de Pesca de Chile (SERNAPESCA) en la RLL, RMN y RMS, entre los años 2012 y 2019. Por otra parte, se utilizaron las bitácoras de pesca registradas por el monitoreo de IFOP, en viajes de pesca de flota centollera que operó la RLL, RMN y RMS, entre los años 2012 y 2019. Se obtuvieron datos de captura comercial por viaje de pesca (Kg. por viaje de pesca) y de esfuerzo (número de trampas por viaje de pesca).

Primero se estimó la captura por unidad de esfuerzo estándar de cada año (U_j), la cual se estimó mediante un GLM con distribución de probabilidad Gamma y con una función de enlace “log”, y se fueron incorporadas al modelo efectos temporales y espaciales por medio de los factores años, meses y procedencias. Se evaluó el siguiente modelo:

Modelo 4:

$$7) \quad U_{jmk} = (C_{jmk}/T_{jmk}) + \delta_j + \theta_m + \varphi_k \sim \text{Gamma}(\text{link} = \text{"log"})$$

Donde U_{jmk} es la captura por unidad de esfuerzo estándar anual, C_{jmk} es la captura por viaje de pesca en peso (Kg), T_{jmk} es el número de trampas por viaje de pesca, δ_j es el factor de los años, θ_m es el mes como factor, φ_k son las procedencias como factor, y donde j es el año, m el mes y k la procedencia ($j=, \dots, n_i$; $m=, \dots, h_j$ y $k=,$

...s_j). En la RMS se contó con información de solo una procedencia, por lo que el modelo se ajustó sin el factor φ_k . A partir de los coeficientes asociados a los años se obtuvo la U_{jmk} y comparó con las U_{jmk} nominales que se obtuvieron con un estimador de razón y un promedio de rendimiento.

Con las capturas anuales desembarcadas (C_j) y la captura por unidad de esfuerzo anual (U_j), se estimó el *Esfuerzo Estándar Anual* de la siguiente manera:

$$8) \quad W_j = \frac{C_j}{U_j}$$

Donde W_j es el *Esfuerzo Estándar Anual*. Posteriormente, se re-escaló W_j en un nivel de esfuerzo “E”, con valores entre 0 y 1 mediante la relación del valor de *Esfuerzo Estándar* en cada año con el mayor valor de *Esfuerzo Estándar* observado en los años analizados. Luego se categorizó el nivel de esfuerzo en “Bajo” ($E < 0,4$), “Medio” ($0,4 < E < 0,7$) y “Alto” ($E > 0,7$), para cada zona.

5.4.3 Relación de la TRF con el esfuerzo de pesca

Para estudiar la relación de las variaciones interanuales del SFR de hembras de *L. santolla* con el esfuerzo de pesca, se implementó un modelo de regresión logística multinomial (Aldrich and Nelson, 1984; Hosmer et al., 1989; Menard, 2010). Los modelos de regresión multinomial se utilizan para modelar la probabilidad de ocurrencia entre una variable dependiente de respuesta politómica y un conjunto de 2 o más variables independientes, y es una extensión multivariante de la regresión logística binaria clásica (So and Kuhfeld, 1995). En la regresión logística multinomial las variables independientes pueden ser tanto continuas (regresores) como categóricas (factores).

Para ajustar el modelo multinomial, la variable dependiente categórica fue la *PPTRF* factorizada en inmadura, madura y mega desovante. En las variables independientes el nivel de esfuerzo E (bajo, medio, alto) y el año como factor fueron incorporados como variables independientes categóricas para cada zona de estudio. En los modelos multinomiales se debe definir el nivel de referencia para la variable dependiente, la cual en este caso es categórica, a modo de definir la función

“logit multinomial” (Aldrich and Nelson, 1984). La función logit multinomial predice la probabilidad de ocurrencia de la variable respuesta en función de la variable explicativa (Aldrich and Nelson, 1984). Se estableció el nivel de “inmadura” de la *PPTRF* como nivel de referencia, para cada zona de estudio, de tal modo que a función logit multinomial para cada variable independiente categórica se definió como:

$$9) \quad \text{Logit. multinom} = \log \left(\frac{\pi_{ij}=E_{ij}}{\pi_{ij}=PPSFR_{inmat_{ij}}} \right) = \beta_1 E_{ij}$$

$$10) \quad \text{Logit. multinom} = \log \left(\frac{\pi_{ij}=\gamma_{ij}}{\pi_{ij}=PPSFR_{inmat_{ij}}} \right) = \beta_2 \gamma_{ij}$$

Entonces se evaluó la probabilidad “*p*” de ocurrencia de hembras “maduras” y “mega desovantes” a partir de la ocurrencia de hembras “inmaduras”, en función de las variables independientes con el siguiente modelo de regresión multinomial:

Modelo 5:

$$11) \quad p_{(PPSFR_{ij})} = PPSFR_{ij} \sim \text{logit Multinomial} (\pi_{ij})$$

$$12) \quad \text{logit multinomial}(\pi_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 E_{ij} + \beta_2 \gamma_{ij}$$

Donde $PPSFR_{ij}$ es la proporción predicha del *TRF* como factor, E_{ij} es el nivel de esfuerzo como factor, γ_{ij} son los años como factor, β_0, β_1 y β_2 son los parámetros del modelo logístico multinomial e i, j son las observaciones del ejemplar i , en el año j . Los parámetros del modelo se estimaron a través del método de máxima verosimilitud. La significancia de cada uno de los factores fue evaluada mediante una prueba de razón de verosimilitud. Para evaluar la bondad de ajuste se calculó el pseudo- r^2 de Nagelkerke (Nagelkerke, 1991). Para los procesos de modelación se utilizó el paquete estadístico “nnet” (Venables and Ripley, 2002), que permite ajustar modelos multinomiales, a través del procedimiento de redes neuronales desarrollado para el software R.

La interpretación de los parámetros se realizó en términos de la expresión $\exp(B)$ llamada *OR (odds ratio)*:

$$13) \quad \exp(\beta_{ij}) = \frac{\text{odds}(x_i=k \text{ésima categoría})}{\text{odds}(x_i=\text{última categoría})}$$

Donde los *odds* representan la oportunidad de un evento que tiene probabilidad p de ocurrencia respecto de su no ocurrencia o en tal caso de la ocurrencia de otro evento con probabilidad q .

5.4.4 Proporción sexual y de hembras ovígeras

Para estudiar la proporción sexual de *L. santolla* se utilizaron los registros de ejemplares obtenidos desde los embarques realizados entre los años 2012 y 2019 por el monitoreo de la pesquería en RLL, RMN y RMS. Por otra parte, para estudiar la proporción de hembras ovígeras se utilizó la fracción de hembras hipotéticamente maduras entre los años 2012 y 2019 en RLL, RMN y RMS. Para esto se calcularon las PPSFR mediante los coeficientes obtenidos de los modelos seleccionados en cada zona y se utilizó una submuestra de las hembras que estaban por sobre el 50% de la *TRF* ($PPTRF > 0,5$).

Se utilizó la técnica de Modelos Aditivos Generalizados (GAM) (Hastie and Tibshirani, 1986) que proveen un método flexible para identificar efectos de covariables no lineales en los modelos de familia exponencial y otros modelos de regresión basados en verosimilitud. Específicamente se modeló la proporción de sexual de hembras y, por otra parte, de hembras ovígeras en función de *LC*, además se incorporó al modelo el efecto estacional e interanual mediante factores de los meses y años, respectivamente. Se utilizó una distribución de error binomial con enlace "logit". En el análisis de proporción sexual, las hembras fueron codificadas con uno, y, por otra parte, los machos con cero. Para el análisis de proporción de hembras ovígeras, las hembras maduras ovígeras fueron codificadas con uno y las hembras maduras sin masa ovígera con cero. Se utilizó el paquete 'mgcv' de (Wood, 2000, 2003, 2006) para el lenguaje y el software R (Ihaka & Gentleman, 1996) porque la función 'gam' de la biblioteca 'mgcv' se parece mucho a la función 'glm' de los modelos lineales generalizados. Se evaluó el siguiente modelo:

Modelo 6:

$$14) \quad Prp = \alpha + s(LC, \gamma_j) + s(LC, \theta_m) + \gamma_j$$

Donde Prp es la proporción sexual o la proporción de hembras ovígeras, α es el intercepto, s es un suavizador o spline, LC es la longitud del caparazón, γ_j es el factor de los años, θ_m es el mes como factor y j y m son las observaciones de los años y meses, respectivamente. Se utilizó la biblioteca 'mgcv' para estimar la proporción sexual u ovígera porque implementa una selección automática de los parámetros suavizados, los cuales están asociados a cada término suavizado del modelo, en función del mejor valor de un estimador riesgo no sesgado URBE (Un Biased Risk Estimator, Wood, 2006). Para el diagnóstico residual de los modelos, se utilizó el paquete estadístico DHARMA (Hartig, 2022).

5.4.5 Variaciones en las tallas de machos y hembras de *L. santolla*

Para identificar variaciones de las tallas medias de machos y hembras se utilizó la técnica de la regresión de cuantiles, introducida por Koenker & Bassett (1978) buscando extender las ideas de estimación de función cuantil condicional. La regresión cuantil permite estimar distintas rectas de regresión para cada cuantil de orden " τ " de la variable dependiente.

Específicamente, se modeló de los cuantiles de distribución condicional de la estructura de tamaños (Y), dado los años (X). Se modelaron los cuantiles de distribución condicional de la estructura de tamaños (Y), dado los años (X). Se analizaron los cuantiles $\tau = 0,5$, es decir, la mediana de la LC de *L. santolla*, y, por otra parte, $\tau = 0,95$ que representa el cuantil al cual pertenecen los ejemplares de mayor tamaño. El modelo de regresión de cuantiles tiene la siguiente forma:

$$15) \quad Y_i = X_i\beta_\tau + u_{\tau i}$$

Donde Y_i representa LC como variable dependiente, X_i son los años como variable explicativa y β_τ es el parámetro estimado correspondiente al cuantil τ . Entonces el resultado de la estimación permite conocer el valor del cuantil condicional:

$$16) \quad c_\tau(Y_i|X_i) = X_i\beta_\tau$$

Donde $c_{\tau}(\cdot)$ denota la función cuantil para el cuantil de orden τ (Escura, 2019). Los análisis se realizaron usando el paquete estadístico *quantreg* desarrollado por R. Koenker, (2017a). Este paquete estadístico enfoca la regresión cuantil desde su resolución como un problema de programación lineal. El algoritmo utilizado para su resolución se encuentra descrito en Koenker, (2017b) e implementado en el paquete estadístico *quantreg*. Como bondad de ajuste utilizamos el coeficiente $R^1(\tau)$, como una medida pseudo- R^2 sugerida por Koenker and Machado (1999).

Para evaluar el efecto del nivel de esfuerzo en las tallas medias de machos de *L. santolla* se implementó un análisis de ANOVA no paramétrico. Se realizó este análisis considerando como variable dependiente la *LC* de los ejemplares de *L. santolla* en la muestra en función del nivel de esfuerzo “E” (Bajo, Medio y Alto) como variable independiente, en cada zona de estudio. Los análisis de ANOVA fueron realizados utilizando el paquete estadístico “*ggstatsplot*” desarrollado por Patil (2021).

6. RESULTADOS

6.1 Tamaño Reproductivo Funcional

En RLL se contó con el registro de un total de 5.042 observaciones de hembras de *L. santolla* entre los años 2014 al 2019, de las cuales 4.234 fueron inmaduras y 808 maduras. En la evaluación de los cambios interanuales del *TRF* con GLM se evidenció que el factor año fue significativo en todos los modelos ($P < 0,05$). Sin embargo, el mejor ajuste con GLM se observó con el modelo 2, con intercepto fijo y pendiente aleatoria (AIC=3069), comparados con los modelos 1 (AIC=3074) y el modelo 3 (AIC=3074) (Tabla 1). En las pruebas de bondad de ajuste, el modelo 2 presentó un pseudo r^2 de Nagelkerke de 0,41 (Tabla 1), y, por otra parte, en el análisis de los residuales estandarizados, los diagnósticos de la simulación no indicaron valores significativos en las pruebas de Kolmogórov- Smirnov (K-S) ($P=0,557$), de dispersión ($P=0,472$) y de outliers ($P=0,691$). Los resultados del ajuste del modelo 2 se visualizan en la Tabla 2, y los cambios interanuales del *TRF*

en la Tabla 5, en las que se observaron fluctuaciones entre los 107,7 y los 124,6 mm de LC en el periodo analizado (Figura 2). Si bien se observaron fluctuaciones del *TRF*, no se identificó una tendencia clara hacia el aumento o disminución del *TRF* en el periodo analizado (Tabla 5).

Tabla 1. Modelos evaluados para la estimación del *TRF* de hembras de *L. santolla* en RLL, RMN y RMS.

Zona	Modelos	Log.L	Pseudo r^2	K	AIC	AIC corregido	Δ AIC	Wi
RLL	m 1: H.ovigera ~ LC + año	-1530,18	0,41	7	3074,40	3074,39	5,55	0,05
	m 2: H.ovigera ~ LC : año	-1527,41	0,41	7	3068,80	3068,84	0,00	0,85
	m 3: H.ovigera ~ LC * año	-1524,53	0,41	12	3074,40	3073,13	4,29	0,10
RMN	m 4: H.ovigera ~ LC + año	-14293,98	0,26	6	28599,96	28599,96	79,38	0,00
	m 5: H.ovigera ~ LC : año	-14291,01	0,26	6	28594,02	28594,02	73,44	0,00
	m 6: H.ovigera ~ LC * año	-14250,29	0,27	10	28520,57	28520,58	0,00	1,00
RMS	m 7: H.ovigera ~ LC + año	-715,84	0,20	5	1441,67	1441,70	9,73	0,01
	m 8: H.ovigera ~ LC : año	-719,14	0,19	5	1448,27	1448,30	16,33	0,00
	m 9: H.ovigera ~ LC * año	-707,95	0,21	8	1431,91	1431,97	0,00	0,99

Tabla 2. Coeficientes estimados del Modelo 2, con intercepto fijo y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2014-2019 en RLL (AIC= 3068,8).

Coefficientes	Estimados	Error Std.	valor Z	P(> Z)
Intercepto	-14,314	0,497	-28,80	< 0,05
Pendiente	0,129	0,050	25,79	< 0,05
2015	0,113	0,005	23,64	< 0,05
2016	0,133	0,005	27,02	< 0,05
2017	0,129	0,005	27,09	< 0,05
2018	0,115	0,005	23,21	< 0,05
2019	0,128	0,005	26,11	< 0,05

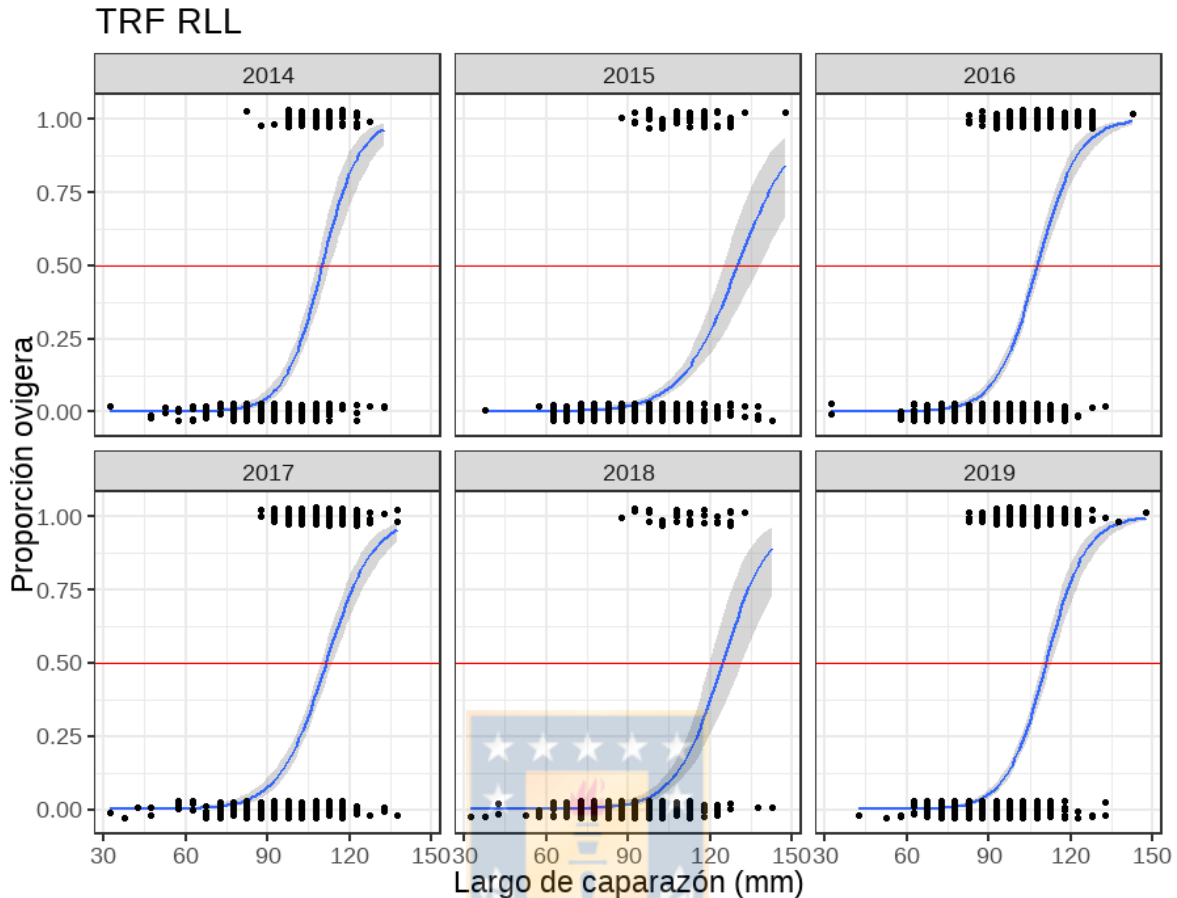


Figura 2. Curvas logísticas del *TRF* ajustadas por el modelo 2 en RLL entre los años 2014 y 2019. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.

En RMN se contó con el registro de un total de 24.951 observaciones de hembras de *L. santolla* entre los años 2012 y 2016, de las cuales 10.538 fueron inmaduras y 14.413 fueron maduras. En la evaluación de los cambios interanuales del *TRF* con GLM se evidenció que el factor año fue significativo en el modelo 5 ($P < 0,05$). Sin embargo, el mejor ajuste con GLM fue observado en el modelo 6, de intercepto y pendiente aleatoria (AIC=28521), comparados con los modelos 4 (AIC=28600) y el modelo 5 (AIC=28594) (Tabla 1). En las pruebas de bondad de ajuste, el modelo 6 presentó un pseudo r^2 de Nagelkerke de 0,27 (Tabla 1), y, por otra parte, en el análisis de residuales estandarizados, los diagnósticos de la simulación no indicaron valores significativos en las pruebas K-S ($P=0,131$), de dispersión ($P=0,472$) y de

outliers ($P=0,593$). Los resultados del modelo 6 se visualizan en la Tabla 3, y los cambios interanuales de la *TRF* en la Tabla 5 y en la Figura 3, en las que se observaron fluctuaciones entre los 90,2 y 106,5 mm de *LC* en el periodo analizado. En esta zona se observó que el *TRF* se mantuvo en torno a los 100 mm de *LC* entre los años 2012 y 2014, para luego tener una disminución a los 90,2 mm *LC* en el año 2015 y una leve alza hasta los 95, 8 mm de *LC* el año 2016 (Tabla 5).

Tabla 3. Coeficientes estimados del Modelo 6, con intercepto y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2012-2016 en RMN (AIC= 28520,57).

	Coeficientes Estimados	Error Std.	valor Z	P(> Z)
Intercepto	-7,640	0,230	-33,282	< 0,05
Pendiente	0,075	0,002	34,166	< 0,05
2013	1,622	0,407	3,984	< 0,05
2014	-2,212	0,369	-5,997	< 0,05
2015	-0,837	0,546	-1,534	0,12503
2016	0,050	0,422	0,118	0,90617
LC:2013	-0,018	0,004	-4,782	< 0,05
LC:2014	0,017	0,003	5,061	< 0,05
LC:2015	0,019	0,005	3,503	< 0,05
LC:2016	0,004	0,004	1,001	0.31697

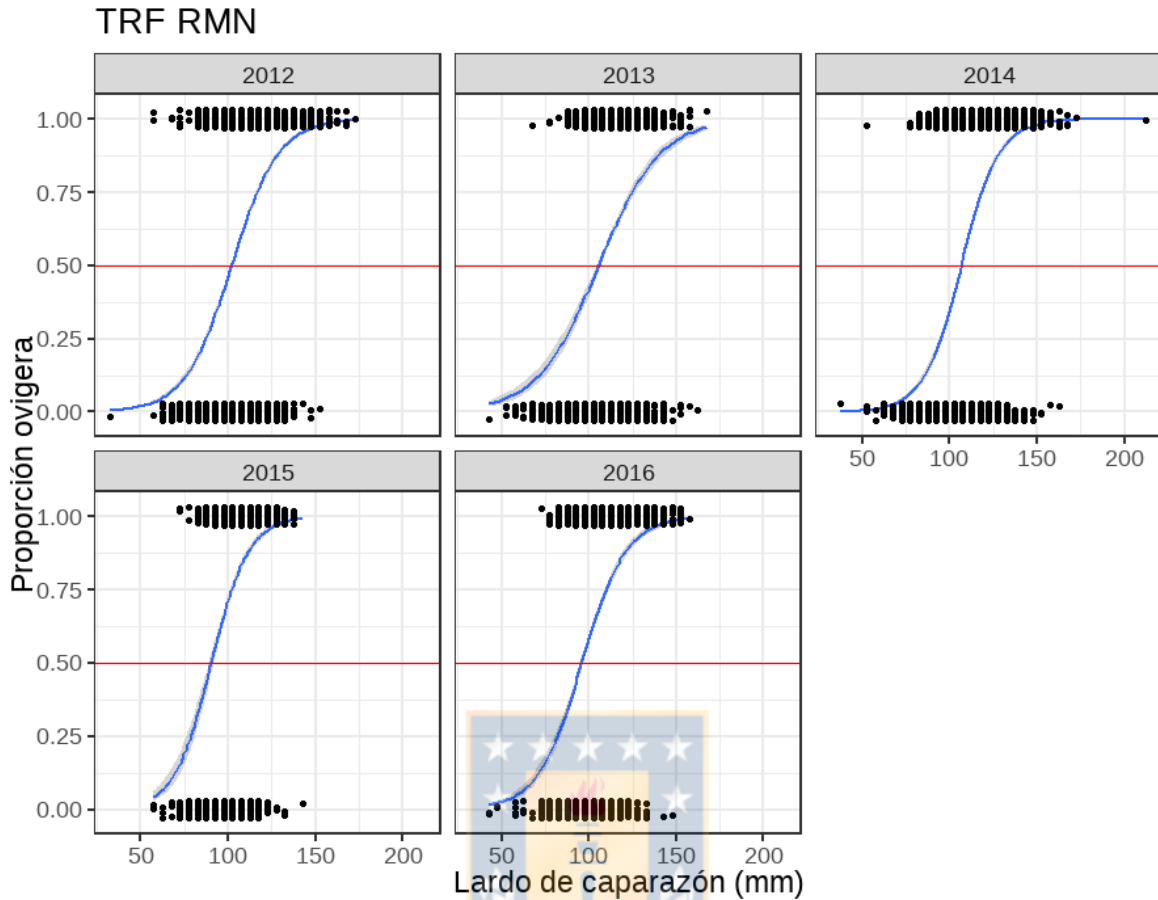


Figura 3. Curvas logísticas del *TRF* ajustadas por el modelo 6 en la zona norte de RMN entre los años 2012 y 2016. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.

En RMS se contó con el registro de un total de 2.341 observaciones de hembras de *L. santolla* entre los años 2016 y 2019, de las cuales 2.069 fueron inmaduras y 272 fueron maduras. En la evaluación de los cambios interanuales del *TRF* con GLM se evidenció que el factor año fue significativo principalmente en el modelo 8 ($P < 0,05$). Sin embargo, el mejor ajuste con GLM se observó en el modelo 9, de intercepto y pendiente aleatoria (AIC=1432), comparados con el modelo 7 (AIC=1442) y el modelo 8 (AIC=1448) (Tabla 1). En las pruebas de bondad de ajuste, el modelo 9 presentó un pseudo r^2 de Nagelkerke de 0,21 (Tabla 1), y, por otra parte, en el análisis de residuales estandarizados, los diagnósticos de la simulación no indicaron valores significativos en las pruebas K-S ($P=0,346$), de dispersión ($P=0,992$) y de

outliers ($P=0,414$). Los resultados del modelo 9 se visualizan en la Tabla 4 y la Figura 4, y los cambios interanuales en la Tabla 5, en la que se observaron fluctuaciones entre los 114,3 y los 125,7 mm de *LC*. En esta zona se observó que el año 2016 el *TRF* fue de 114,3 mm de *LC*, y posteriormente entre los años 2017 y 2019 esta se mantuvo en torno a los 125 mm de *LC* (Tabla 5).

Tabla 4. Coeficientes estimados del Modelo 9, con intercepto y pendiente aleatoria, utilizando modelo lineal generalizado (GLM), familia binomial y enlace logit en el periodo 2016-2019 en RMS (AIC= 1431,91).

Coeficientes	Estimados	Error Std.	valor Z	P(> Z)
Intercepto	-9,416639	2,455803	-3,834	< 0,05
Pendiente	0,082402	0,023723	3,474	< 0,05
2017	-0,050469	2,70769	-0,019	0,98513
2018	-9,814726	3,489444	-2,813	0,00491
2019	1,10055	2,641193	0,417	0,67691
LC:2017	-0,006642	0,026011	-0,255	0,79845
LC:2018	0,070541	0,032647	2,161	0,03072
LC:2019	-0,016068	0,02563	-0,627	0,53072

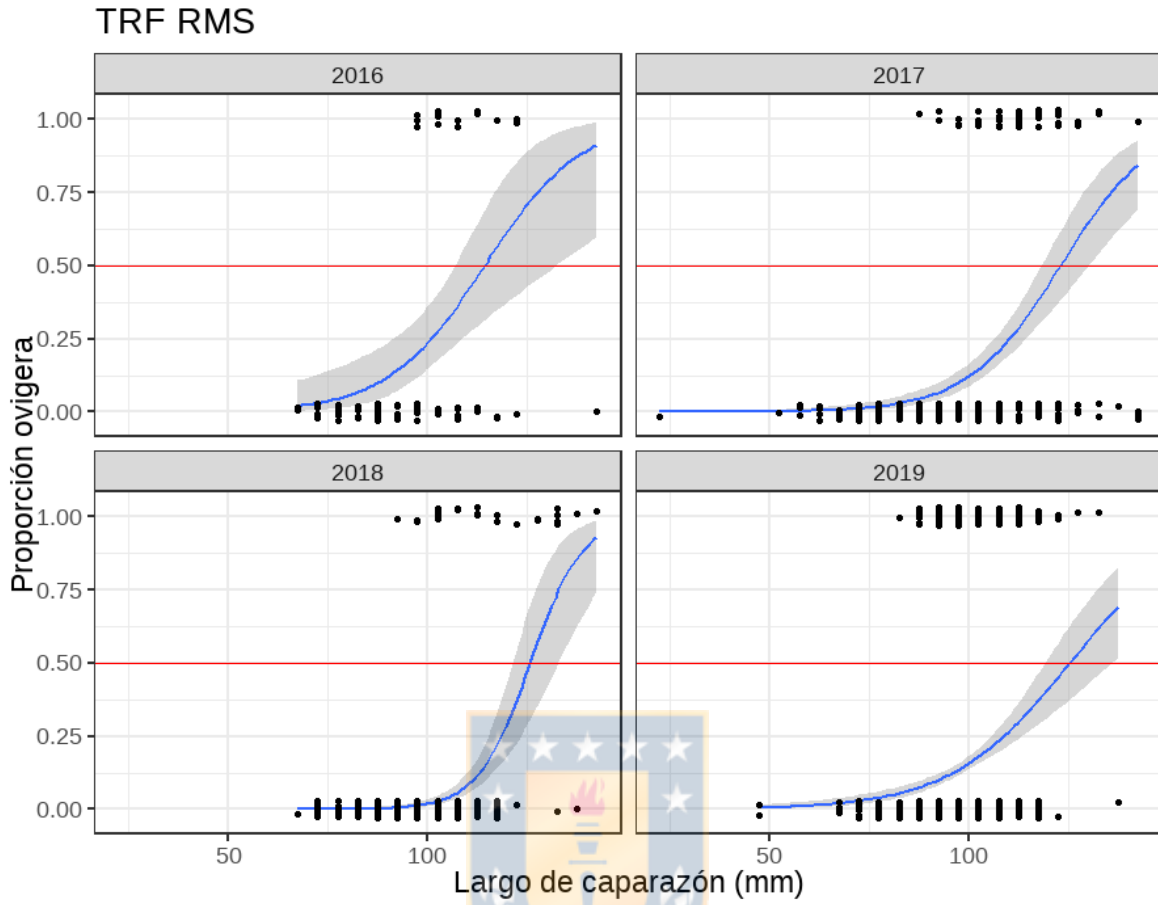


Figura 4. Curvas logísticas del *TRF* ajustadas por el modelo 9 en RMS entre los años 2016 y 2019. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95%.

Tabla 5. Cambios interanuales en el *TRF* de hembras de *L. santolla* asumiendo el año como factor independiente con modelos lineales generalizados (GLM).

Año	RLL	RMN	RMS
<i>TRF (mm LC) GLM</i>			
2012		101,8	
2013		105,4	
2014	110,9	106,5	
2015	126,8	90,2	
2016	107,7	95,8	114,3
2017	110,9		125,0
2018	124,6		125,7
2019	111,5		125,4

6.2 Estimación del Esfuerzo de Pesca

Para la estimación del esfuerzo de pesca anual (W_j) se contó con 274 registros de la actividad que se desarrolló en RLL entre los años 2012 al 2019. En RMN se contó con 211 registros entre los años 2012 al 2016 y finalmente, en RMS se contó con 70 registros entre los años 2016 al 2019. En la evaluación de los cambios interanuales de la U_j con GLM se evidenció que los factores año, mes y procedencia fueron significativos en los modelos evaluados en RLL y RMN ($P < 0,05$). Por otra parte, solo el factor año fue significativo tanto en RMS ($P < 0,05$).

En las pruebas de bondad de ajuste, los modelos de U_j indicaron valores de pseudo r^2 de Nagelkerke de 0,7 en RLL y RMN, mientras que para RMS este estadístico tuvo un valor de 0,5. El diagnóstico residual de los modelos en cada zona fue satisfactorio, se evidenciaron algunos puntos atípicos, sin embargo, con residuales distribuidos de forma normal (no se muestran aquí). De las Tabla 6, Tabla 7 y Tabla 8 se puede inferir que el ajuste de los modelos GLM permite explicar el 60,1%, el 59% y el 27,7% de la devianza total del índice en RLL, RMS y RMS respectivamente. La U_j en cada zona y año se presentan en la Tabla 9.

Tabla 6. Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RLL.

Variabes	Grados de libertad	Devianza	Grados de libertad residuales	Devianza residual	P(> Chi)
Nulo	---	---	273	144,8	---
Año	7	57,02	266	87,792	< 0,05
Procedencia	33	17,86	233	69,933	< 0,05
Mes	10	12,19	223	57,745	< 0,05

Tabla 7. Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RMN.

Variabes	Grados de libertad	Devianza	Grados de libertad residuales	Devianza residual	P(> Chi)
Nulo	---	---	210	95,043	---
Año	4	18,48	206	76,571	< 0,05
Procedencia	13	32,36	193	44,205	< 0,05
Mes	4	5,28	189	38,928	< 0,05

Tabla 8. Análisis de Devianza para el modelo GLM con distribución de probabilidad Gamma ajustado para obtener la U_j en RMS.

Variabes	Grados de libertad	Devianza	Grados de libertad residuales	Devianza residual	P(> Chi)
Nulo	---	---	69	9,273	---
Año	3	1,56	66	7,7351	< 0,05
Mes	5	1,02	61	6,7199	0,01

En RLL la U_j varió entre los 0,47 y los 2,54 Kg de centolla/ trampa. Los rendimientos más altos se observaron durante los primeros años de monitoreo, para luego experimentar una tendencia una disminución del indicador. Los menores rendimientos se observaron durante los años 2017 y 2018 con 0,67 y 0,49 Kg de centolla/ trampa respectivamente. Durante el año 2019 se observó un aumento del rendimiento a 1,11 Kg de centolla/ trampa con valores similares a los observados durante los años 2015 y 2016 (Figura 5). En RMN la U_j varió entre los 1,9 y los 7,07

Kg de centolla/ trampa. No se observó una tendencia clara al aumento o disminución de la U_j en esta zona, aunque la tendencia general es a sobre los 3 Kg de centolla/ trampa en la mayoría de los años (Figura 5). En RMS la U_j varió entre los 0,8 y los 1,16 Kg de centolla/ trampa. La U_j en esta zona fue estable y no se observó una tendencia clara, sin embargo, durante el último año analizado el rendimiento fue menor a 1 Kg de centolla/ trampa (Figura 5).

Tabla 9. Resultados de U_j estimados por el modelo GLM para RLL, RMN y RMS en el periodo analizado.

Año	RLL	RMN	RMS
<i>U_j (kg/trampa)</i>			
2012	2,54	2,46	
2013	1,49	7,07	
2014	2,28	1,90	
2015	1,26	3,04	
2016	1,03	4,02	1,01
2017	0,60		1,11
2018	0,47		1,16
2019	1,11		0,80

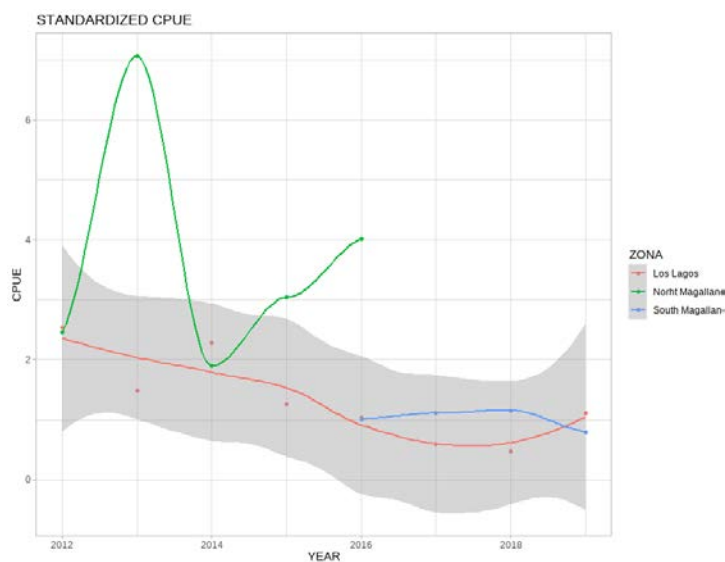


Figura 5. Curvas de U_j estimados por el modelo GLM para RLL, RMN y RMS en el periodo analizado.

El valor obtenido de W_j , en número de trampas por año, obtenido de la relación entre C_j y la U_j en RLL, RMN y RMS se observan en la Tabla 10. El W_j en RLL varió entre las 240 mil y 685 mil trampas anuales entre los años 2012 y 2019. El mayor número de trampas utilizadas se observó durante el año 2016, mientras que la menor cantidad de esfuerzo se realizó durante el año 2019. En la serie temporal de W_j no se observa una tendencia, sin embargo, se destaca el aumento del número de trampas desde las 249 mil a las 682 mil aproximadamente, entre los años 2014 y 2016 respectivamente, y una posterior disminución en el esfuerzo en los años subsiguientes hasta 242 mil trampas aproximadamente, en el año 2019 (Tabla 10).

El W_j en RMN varió entre las 665 mil y las 2 millones 600 mil trampas anuales aproximadamente, entre los años 2012 y 2016. En la serie temporal analizada, se observaron variaciones interanuales en el esfuerzo, primero una disminución del número de trampas entre los años 2012 y 2013, luego un aumento para el año 2014 y posteriormente una nueva disminución del número de trampas hasta el año 2016 (Tabla 10).

El W_j en RMS varió entre los 2 millones 900 mil y las 4 millones 85 mil trampas anuales aproximadamente, entre los años 2016 y 2019. En la serie temporal analizada, se observaron variaciones interanuales en el esfuerzo, primero una disminución del número de trampas utilizadas entre los años 2016 al 2018, luego un aumento nuevamente para el año 2019, donde se observan valores similares al año 2016 en términos de número de trampas (Tabla 10).

Tabla 10. Valores estimados de W_j , a partir de la relación C_j/U_j y los valores y categorías del índice E (Low= L; Medium= M; High= H) para RLL, RMN y RMS.

Año	RLL			RMN			RMS	
	W_j	E		W_j	E		W_j	E
2012	377.733	0,55	M	2.110.447	0,82	H		
2013	431.674	0,63	M	667.027	0,26	L		
2014	249.512	0,37	L	2.585.645	1,00	H		
2015	469.945	0,69	M	1.450.229	0,56	M		
2016	682.202	1,00	H	1.027.992	0,40	M	4.085.863	0,97 H
2017	462.875	0,68	M				3.440.288	0,82 H
2018	506.758	0,64	M				2.902.960	0,69 M
2019	242.572	0,36	L				4.211.277	1,00 H

6.3 Relación de la SFR con el esfuerzo de pesca

La estimación de los modelos de regresión logística multinomial se realizó en base a 4.983 observaciones en RLL, 24.831 observaciones en RMN y 2.337 observaciones en RMS. En las Tabla 11, Tabla 12 y Tabla 13 se presentan los parámetros estimados por los modelos multinomiales a partir del nivel de “inmadura” como categoría de referencia, además, el error estándar, el nivel de significancia, y la expresión $\exp(\beta)$ llamada *OR (odds ratio)*. El pseudo r^2 de Nagelkerke fue moderado en RLL, obteniéndose un valor igual a 0,13. Por otra parte, el pseudo r^2 de Nagelkerke para RMN fue bajo con un valor de 0,07, y en RMS el pseudo r^2 fue moderado, con un valor observado de 0,13.

Tabla 11. Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para RLL. B es el valor del parámetro estimado y $\exp(B)$ son los *odds ratio*. E-Medio y E-Alto corresponden a la variable independiente categórica asociada al nivel de esfuerzo medio y alto respectivamente. El valor del parámetro del nivel de esfuerzo bajo (E-Bajo) está contenido en el intercepto. Y- 2015; Y-2019 corresponden a la variable categórica asociada a los años. El año 2014 (Y-2014) está contenido en el intercepto.

Zona	Estado de madurez		B	Error Std.	P(> Chi)	exp(B)	IC 95%	
							inf.	sup.
RLL	Madura	Intercepto	-2,15	0,15	< 0,05	0,12	-2,43	-1,86
		E-Medio	-0,37	0,13	< 0,05	0,69	-0,63	-0,11
		E-Alto	-0,41	0,14	< 0,05	0,67	-0,68	-0,14
		Y-2015	-1,53	0,18	< 0,05	0,22	-1,88	-1,18
		Y-2016	1,03	0,12	< 0,05	2,80	0,80	1,26
		Y-2017	1,16	0,12	< 0,05	3,20	0,94	1,39
		Y-2018	-1,44	0,20	< 0,05	0,24	-1,82	-1,05
		Y-2019	-0,24	0,18	< 0,05	0,78	-0,60	0,11
	Mega Desovamte	Intercepto	-6,11	1,01	< 0,05	0,00	-8,09	-4,13
		E-Medio	-2,16	11,32	< 0,05	0,12	-24,34	20,02
		E-Alto	-3,38	45,38	< 0,05	0,03	-92,32	85,55
		Y-2015	-5,59	22,59	< 0,05	0,00	-49,88	38,69
		Y-2016	3,49	45,37	< 0,05	32,93	-85,44	92,43
		Y-2017	3,44	11,30	< 0,05	31,07	-18,72	25,59
	Y-2018	-6,88	90,74	< 0,05	0,00	-184,73	170,97	
	Y-2019	0,20	1,63	< 0,05	1,23	-2,08	2,48	

Tabla 12. Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para RMN. B es el valor del parámetro estimado y exp(B) son los *odds ratio*. E-Medio y E-Alto corresponden a la variable independiente categórica asociada al nivel de esfuerzo medio y alto respectivamente. El valor del parámetro del nivel de esfuerzo bajo (E-Bajo) está contenido en el intercepto. Y- 2013; Y-2016 corresponden a la variable categórica asociada a los años. El año 2012 (Y-2012) está contenido en el intercepto.

Zona	Estado de madurez	B	Error Std.	P(> Chi)	exp(B)	IC 95%		
						inf.	sup.	
RMN	Intercepto	0,57	0,01	< 0,05	1,77	0,54	0,60	
	E-Medio	0,72	0,03	< 0,05	2,05	0,66	0,77	
	E-Alto	-0,18	0,02	< 0,05	0,83	-0,22	-0,14	
	Madura	Y-2013	0,08	0,03	< 0,05	1,08	0,02	0,14
	Y-2014	-0,27	0,03	< 0,05	0,76	-0,34	-0,21	
	Y-2015	0,72	0,03	< 0,05	2,05	0,66	0,77	
	Y-2016	0,05	0,03	0,095	0,95	-0,10	0,01	
	Intercepto	-4,02	1,22	< 0,05	0,02	-6,41	-1,63	
	E-Medio	1,61	0,61	< 0,05	5,02	0,42	2,81	
	E-Alto	-0,29	1,22	0,81	0,75	-2,69	2,11	
	Mega Desovante	Y-2013	-6,47	4,26	0,13	0,00	-14,83	1,89
	Y-2014	1,14	0,17	< 0,05	3,13	0,80	1,48	
	Y-2015	1,61	0,61	< 0,05	5,02	0,42	2,81	
	Y-2016	1,12	1,22	0,36	3,07	-1,27	3,52	

Tabla 13. Parámetros estimados por el modelo de regresión logística multinomial para RMS. B es el valor del parámetro estimado y $\exp(B)$ son los *odds ratio*. E-Medio y E-Alto corresponden a la variable independiente categórica asociada al nivel de esfuerzo medio y alto respectivamente. El valor del parámetro del nivel de esfuerzo bajo (E-Bajo) está contenido en el intercepto. Y- 2017; Y-2019 corresponden a la variable categórica asociada a los años. El año 2016 (Y-2016) esta contenido en el intercepto.

Zona	Estado de madurez		B	Error Std.	P(> Chi)	exp(B)	IC 95%	
							inf.	sup.
RMS	Mature	Intercepto	-1,67	0,16	< 0,05	0,19	-1,97	-1,36
		E-Medio	-1,24	0,15	< 0,05	0,29	-1,53	-0,96
		E-Alto	-0,42	0,22	0,06	0,65	-0,86	0,01
		Y-2017	-1,51	0,47	< 0,05	0,22	-2,43	-0,59
		Y-2018	-1,24	0,15	< 0,05	0,29	-1,53	-0,96
		Y-2019	-3,89	0,68	< 0,05	0,02	-5,22	-2,56

En la Tabla 14 se presenta el contraste de la razón de verosimilitud para los modelos de las 3 zonas de estudio. Las pruebas de razón de verosimilitud indican que en todas las zonas el factor año y el nivel de esfuerzo fueron significativas para el ajuste del modelo. Sin embargo, fue el factor año la variable explicativa que tiene mayor preponderancia en el ajuste de los modelos en todas las zonas de estudio. Por otra parte, el factor nivel de esfuerzo, si bien es significativo, esta variable explicativa tiene baja preponderancia en el ajuste del modelo, y, por lo tanto, afecta de forma muy baja la probabilidad de encontrar hembras maduras y mega desovantes a partir de la ocurrencia de hembras inmaduras.

Tabla 14. Resultados de la prueba de razón de verosimilitud para los modelos logísticos multinomiales en RLL, RMN y RMS

	Modelo	GL	LogLik	GL	Chisq	P(> Chi)
RLL	Full	12	-1514,5			
	Año	6	-1669,7	-6	310,29	< 0,05
	E	12	-1514,5	0	0,0025	< 0,05
RMN	Full	10	-17426			
	Año	6	-17544	-4	235,15	< 0,05
	E	10	-17426	0	0,0711	< 0,05
RMS	Full	4	-151,76			
	Año	2	-173,30	-2	43,077	< 0,05
	E	4	-151,76	0	0	< 0,05

Con respecto a la estimación de los parámetros, en RLL se observó que la probabilidad de ocurrencia de hembras maduras con respecto a hembras inmaduras, fue de 0,69 veces con un nivel de esfuerzo medio en relación a un nivel de esfuerzo bajo, y 0,67 veces con un nivel de esfuerzo alto en relación a un nivel de esfuerzo bajo (Tabla 11). En los años, la mayor probabilidad de ocurrencia de hembras maduras a partir de la ocurrencia de hembras inmaduras, fue de 2,8 veces en el año 2016, en relación al año 2014, y de 3,2 veces en el año 2017 en relación al año 2014 (Tabla 11).

Por otra parte, probabilidad de ocurrencia de hembras mega desovantes con respecto a hembras inmaduras, fue de 0,12 veces con un nivel de esfuerzo medio en relación a un nivel de esfuerzo bajo, y de 0,03 veces con un nivel de esfuerzo alto en relación a un nivel de esfuerzo bajo (Tabla 11). En los años, la mayor probabilidad de ocurrencia de hembras mega desovantes a partir de la ocurrencia de hembras inmaduras, fue de 32,9 veces en el año 2016 con en relación al año 2014, y de 31,1 veces en el año 2017 con en relación al año 2014 (Tabla 11).

En RMN se observó que la probabilidad de ocurrencia de hembras maduras fue de 2,05 veces con un nivel de esfuerzo medio comparados con un nivel de esfuerzo bajo. La probabilidad de encontrar hembras maduras fue menor con un esfuerzo alto, siendo de 0,83 veces comparados con un nivel de esfuerzo bajo (Tabla 12). En los años, la mayor probabilidad de ocurrencia de hembras maduras a partir de la

ocurrencia de hembras inmaduras, fue de 1,08 veces en el año 2013 en relación al año 2012, y de 2,05 veces en el año 2015 en relación al año 2012.

Por otra parte, probabilidad de ocurrencia de hembras mega desovantes con respecto a hembras inmaduras, fue de 5,02 veces con un nivel de esfuerzo medio en relación a un nivel de esfuerzo bajo (Tabla 12), y de 0,75 veces con un nivel de esfuerzo alto en relación a un nivel de esfuerzo bajo, sin embargo, esta última estimación no fue significativa (Tabla 12). En los años, las mayores probabilidades de ocurrencia de hembras mega desovantes a partir de la ocurrencia de hembras inmaduras, fue de 3,13 y 5,02 en los años 2014 y 2015 respectivamente, en relación al año 2012 (Tabla 12).

En RMS se observó que la probabilidad de ocurrencia de hembras maduras con respecto a hembras inmaduras, fue de 0,29 veces con un nivel de esfuerzo medio en relación a un nivel de esfuerzo bajo, y de 0,65 veces con un nivel de esfuerzo alto en relación a un nivel de esfuerzo bajo, sin embargo, esta última estimación presentó un bajo nivel de significancia estadística (Tabla 13). En los años, la mayor probabilidad de ocurrencia de hembras maduras a partir de la ocurrencia de hembras inmaduras, fue de 0,22 veces en los años 2017 con en relación al año 2016, y de 0,29 veces en el año 2018 respecto al año 2016 (Tabla 13). En la zona sur de Magallanes no se observaron hembras categorizadas como mega desovantes en las *PPTRF*.

6.4 Proporción Sexual y de Hembras Ovíferas

Para el análisis de la proporción sexual en RLL se contó con un total de 11.958 observaciones de ejemplares de *L. santolla* entre los años 2014 y 2019, de los cuales 6.975 fueron machos y 4.983 fueron hembras. En RMN se contó con un total de 48.726 ejemplares de *L. santolla*, registrados entre los años 2012 y 2016, de los cuales 23.895 correspondieron a centollas machos y 24.831 a hembras. Por otra parte, en RMS se contó un total 21.458 ejemplares de *L. santolla*, registrados entre los años 2016 y 2019, de los cuales 19.121 correspondieron a centollas macho y 2.337 a hembras.

Los modelos GAM aplicados para analizar los cambios en la proporción sexual en función de LC , los meses y los años están resumidos en la Tabla 15. La devianza explicada fue baja en RLL y RMS, pero se observó un valor moderado en RMS. El diagnóstico de los modelos fue satisfactorio con residuales distribuidos de forma normal (no se muestran aquí).

Tabla 15. Resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) utilizados para estudiar los cambios en la proporción sexual en función de los meses y años para la centolla en RLL, RMN y RMS.

Variable Dependiente	<i>Lithodes santolla</i>		
	RLL	RMN	RMS
Intercepto	-0,472 * (0,042)	-0,031 * (0,019)	-3,939 *(0,169)
$s(LC, \gamma_j)$	7,349	27,63 *	27,41 *
$s(LC, \theta_m)$	13,887 *	26,90 *	24,13 *
Devianza explicada (%)	13	15,9	38,2
R^2 (adj.)	0,154	0,205	0,342
Valor UBRE	0,186	0,168	-0,569

Intercepto representa a la media general, $s(LC, \gamma_j)$ y $s(LC, \theta_m)$ es el producto suavizado. El error estándar es mostrado entre paréntesis. El asterisco representa valores significativos $P < 0,05$.

El ajuste del modelo GAM estimó que en RLL la proporción de hembras en función de LC varió entre los 0,74 y 0,1 entre los 30 y los 125 mm de LC respectivamente (Figura 6). Desde los 126 mm de LC la proporción de hembras fue menor a 0,1, evidenciando una baja proporción en la fracción de hembras más grandes. En términos generales, la proporción de hembras en función de los meses, disminuyó desde 0,6 en el mes de agosto, hasta 0,4 en el mes de diciembre. Por otra parte, la proporción de hembras en función de los años, también disminuyó desde los 0,6 observados en el 2014 a los 0,5 en el 2019, indicando un sesgo de proporción sexual hacia los machos.

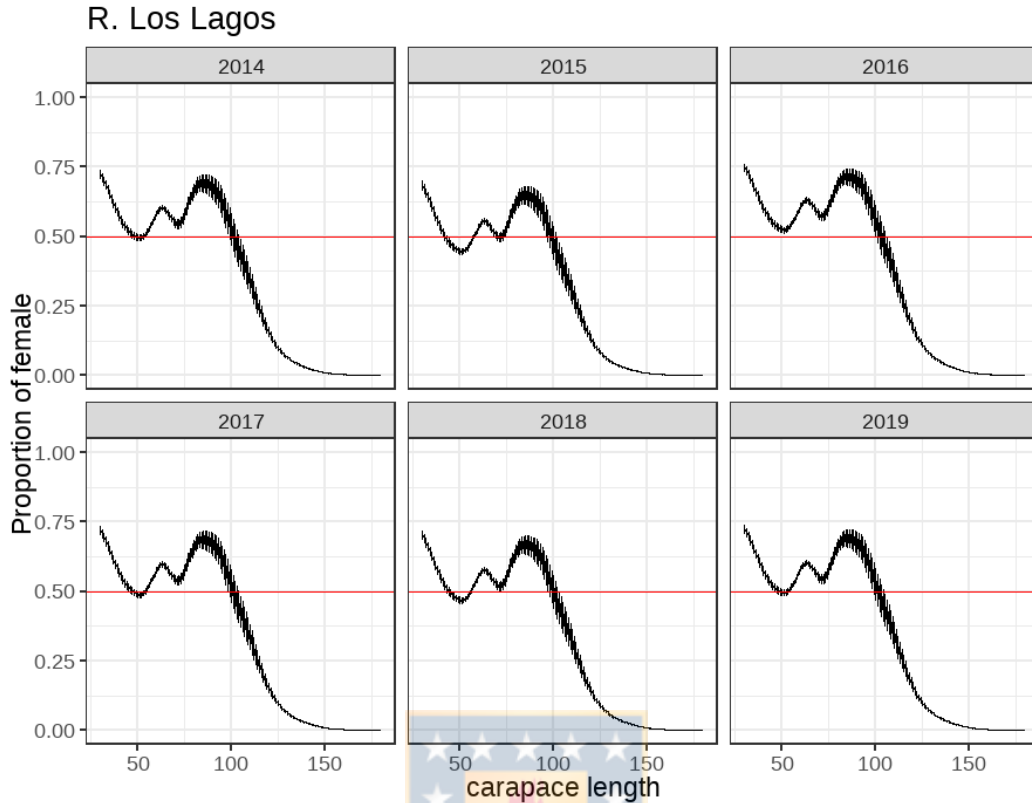


Figura 6. Proporción de hembras de *L. santolla* ajustados por el modelo GAM entre los años 2014 y 2012 en RLL.

Para RMN la estimación del modelo indicó una proporción de hembras en función de *LC* que varió entre los 0,45 a los 45 mm de *LC* hacia una proporción máxima de 0,85 a los 97 mm de *LC* (Figura 7). Sobre los 98 mm de *LC* la proporción de hembras disminuyó hasta una proporción de 0,1 en los 144 mm de *LC*, y sobre esa talla la proporción de hembras fue inferior a 0,1. La proporción de hembras en función de los meses, disminuyó desde 0,7 en el mes de junio, hasta 0,5 en el mes de noviembre. Por otra parte, la proporción de hembras en función de los años, también disminuyó desde los 0,6 observados en el 2012 a los 0,4 en el 2016, indicando un sesgo de la proporción sexual hacia los machos.

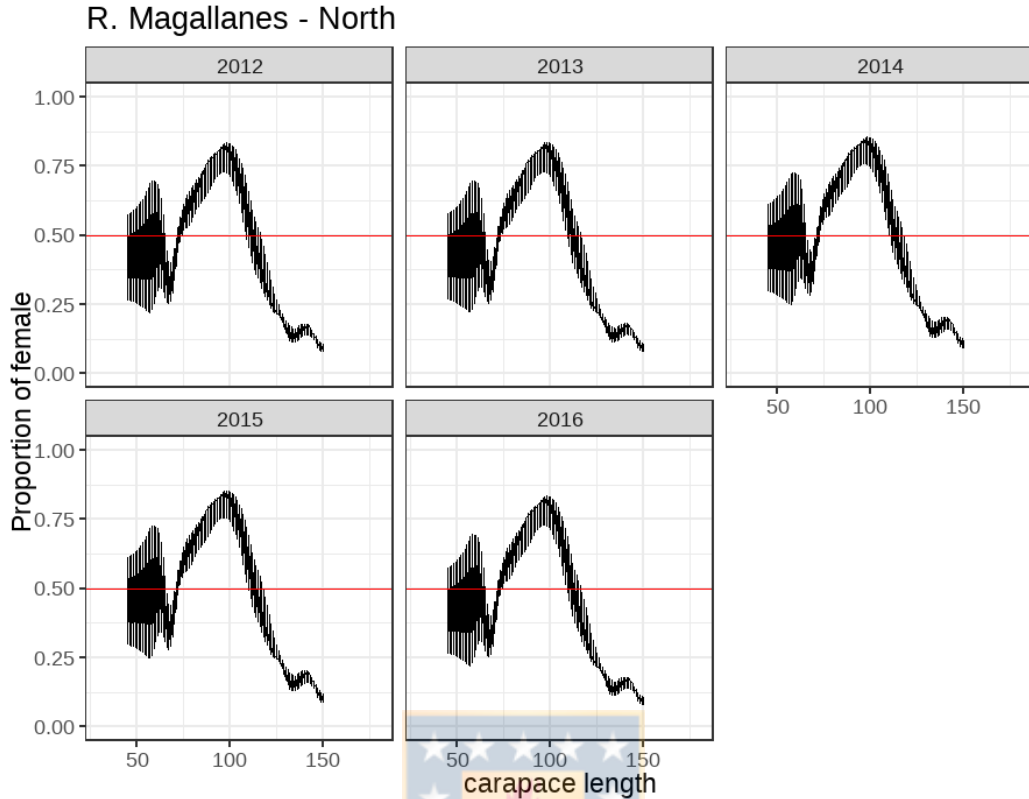


Figura 7. Proporción de hembras de *L. santolla* ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMN.

En RMS la estimación del modelo indicó que la proporción de las hembras varió entre los 0,3 y los 0,1 desde los 45 a los 59 mm de *LC*, indicando una baja proporción de hembras es las tallas menores. Desde los 67 hasta los 79 mm de *LC* la proporción varió entre una proporción de 0,6 y 0,5 respectivamente, observándose una proporción máxima de 0,75 en los 70 mm de *LC*. Sobre los 80 mm de *LC* la proporción de hembras disminuyó a 0,1 hasta los 108 mm de *LC*, y por sobre los 110 mm de *LC* la proporción fue inferior en todas las tallas, indicando una baja cantidad de las hembras más grandes en esta zona (Figura 8). La proporción de hembras en función de los meses, se muestra con una tendencia a la disminución desde agosto, donde se observó cercana a los 0,2, hasta diciembre, donde se evidencio una proporción inferior a los 0,1. Por otra parte, la proporción de hembras en función de los años, mostró una leve tendencia a aumentar entre los años 2016

al 2019, sin embargo, esta fue una variación menor al 10% en la proporción de hembras, indicando un leve sesgo de la proporción sexual hacia las hembras.

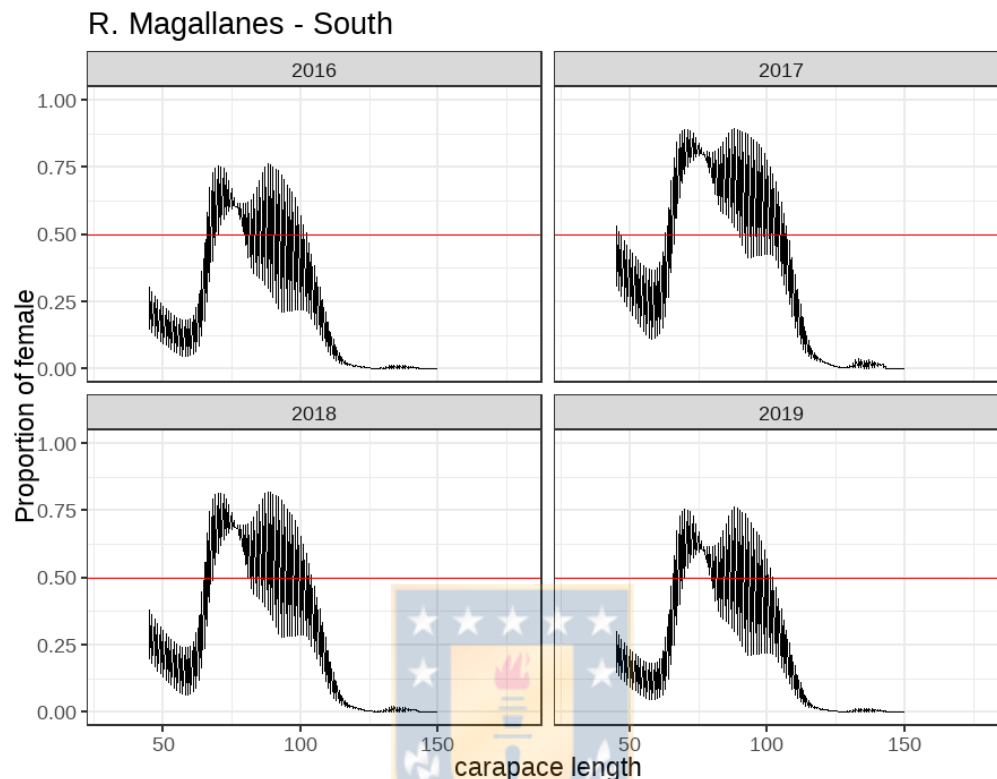


Figura 8. Proporción de hembras de *L. santolla* ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMS.

Para el análisis de la proporción de hembras ovígeras en RLL se contó con un total de 502 observaciones de hembras maduras de *L. santolla* entre los años 2014 y 2019, de los cuales 191 fueron hembras maduras sin portación de masa ovígera y 311 fueron hembras maduras ovígeras. En RMN se contó con un total de 15.730 ejemplares de hembras maduras de *L. santolla*, registrados entre los años 2012 y 2016, de los cuales 4.514 correspondieron hembras maduras sin portación de huevos y 11.216 a hembras maduras ovígeras. Por otra parte, en RMS se contó 37 ejemplares de hembras de *L. santolla*, registrados entre los años 2016 y 2019, de los cuales 17 correspondieron a hembras maduras sin portación de huevos y 20 a hembras maduras ovígeras.

Los modelos GAM aplicados para analizar los cambios en la proporción hembras ovígeras en función de LC , los meses y los años están resumidos en la Tabla 16. La devianza explicada fue moderada en Los Lagos y la zona norte de Magallanes, pero se observó un valor bajo en la zona sur de Magallanes. El diagnóstico de los modelos fue satisfactorio con residuales distribuidos de forma normal (no se muestran aquí).

Tabla 16. Resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) utilizados para estudiar los cambios en la proporción de hembras ovígeras en función de los meses y años para la centolla en RLL y RMN.

Variable Dependiente	<i>Lithodes santolla</i>	
	RLL	RMN
Intercepto	1,308* (0,24)	5,666 * (0,75)
$s(LC, \gamma_j)$	2,001 *	28,96 *
$s(LC, \theta_m)$	9,966 *	27,97 *
Devianza explicada (%)	22,2	7,8
R^2 (adj.)	0,3	0,1
Valor UBRE	0,1	0,1

Intercepto representa a la media general, $s(LC, \gamma_j)$ y $s(LC, \theta_m)$ es el producto suavizado. El error estándar es mostrado entre paréntesis. El asterisco representa valores significativos $P < 0,05$.

El ajuste del modelo GAM estimó que en RLL la proporción de hembras ovígeras comienza a aumentar desde los 89 mm de LC con una proporción estimada de 0,01 hasta los 122 mm de LC con una proporción de 0,75. Desde los 122 mm de LC la proporción de hembras ovígeras disminuyó hasta los 0,36 en los 134 mm de LC . Una proporción de 0,9 se estima en los 146 mm de LC (Figura 9). La proporción de hembras maduras ovígeras en función de los meses, aumentó desde 0,2 en el mes de agosto hasta 0,8 en el mes de diciembre. Por otra parte, la proporción de hembras maduras ovígeras en función de los años, disminuyó desde 0,8 en el año 2014 hasta 0,5 en el año 2019.

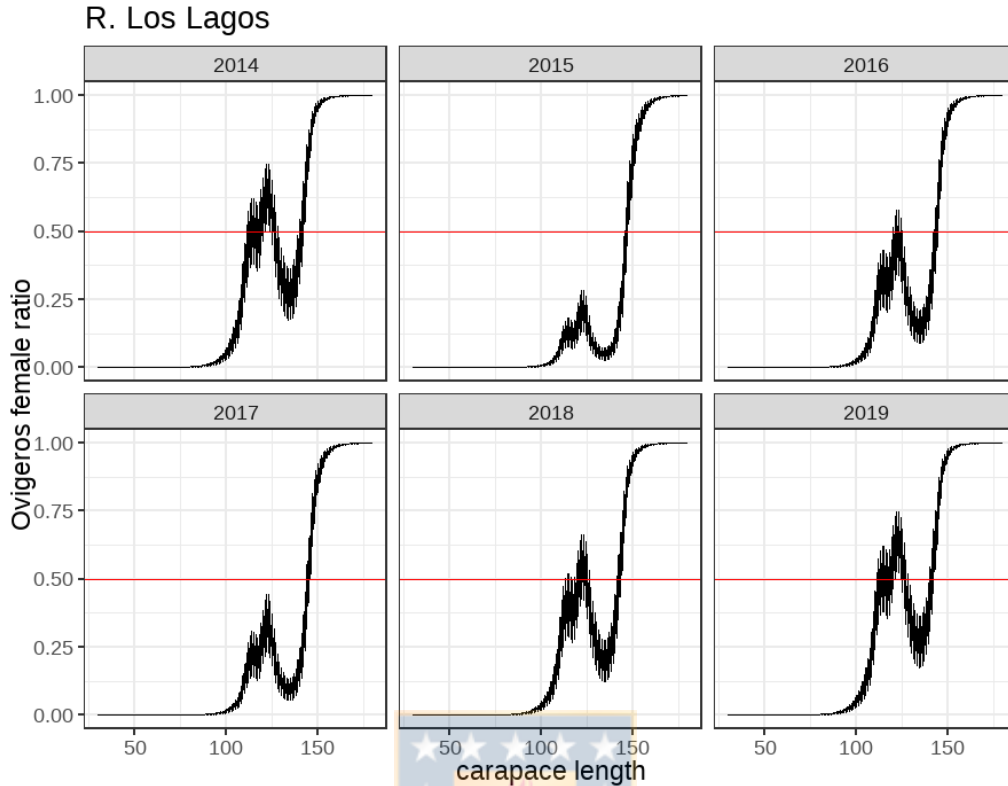


Figura 9. Proporción de hembras ovígeras de *L. santolla* ajustados por el modelo GAM entre los años 2014 y 2019 en RLL.

Para RMN la proporción de hembras maduras ovígeras aumentó bruscamente desde 0,2 en los 95 mm de *LC* hasta 0,85 en los 97 mm de *LC*. Entre los 97 y 149 mm de *LC* se observó una fluctuación entre los 0,6 y 0,8 en la proporción de hembras maduras ovígeras respectivamente, sin embargo, se observó una proporción de 0,3 en los 100 mm de *LC*, y no se observaron hembras maduras portadoras de huevos en los 159 y 160 mm de *LC* (Figura 10). La proporción de hembras maduras ovígeras en función de los meses, se mantuvo en un 0,7 entre julio y septiembre, sin embargo, en los meses de octubre y noviembre se observó una disminución de la proporción hasta los 0,6 y 0,4 respectivamente. Por otra parte, la proporción de hembras maduras ovígeras en función de los años, vario desde el año 2012 hasta el año 2016 entre los 0,7 y 0,8 respectivamente. En un comienzo se observó un aumento desde los 0,7 a 0,75 desde el año 2012 al 2013, entre los

años 2013 y 2015 la proporción disminuyó desde los 0,75 a los 0,65 respectivamente y durante el año 2018 se observó un aumento de la proporción hasta los 0,8.

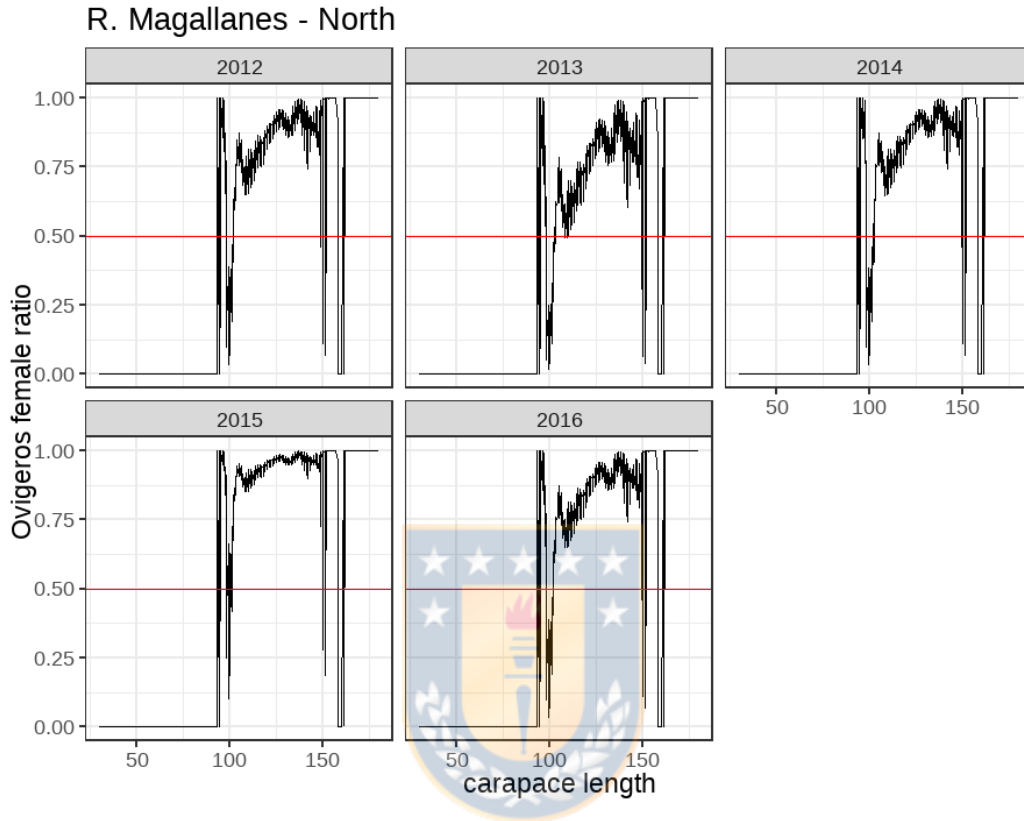


Figura 10. Proporción de hembras ovígeras de *L. santolla* ajustados por el modelo GAM entre los años 2012 y 2016 en RMN.

En RMS el análisis para obtener la submuestra indicó una muy baja presencia de hembras maduras, por lo tanto, no se pudo ajustar el modelo GAM en esta zona.

6.5 Variaciones en las tallas de machos y hembras de *L. santolla*

En la Tabla 17 se aprecia los resultados de las estimaciones de la regresión cuantil de la *LC* de *L. santolla* para los cuantiles 0,5 y 0,95 en función de los años para hembras y machos en RLL, RMN y RMS. En RLL se observó que en las estimaciones para los machos se obtuvieron parámetros estadísticamente significativos ($P < 0,05$). Por otra parte, en las estimaciones para las hembras, solo la variable de los años en el cuantil 0,95 no fue significativa. En los machos de RLL, los resultados indicaron una reducción de 1,25 mm anuales de la *LC*, a partir de los 109,5 mm de *LC* en el año 2014, para el cuantil 0,5. Por otra parte, en el cuantil 0,95, representados por los machos de mayor tamaño, a partir de los 146 mm de *LC* hay una reducción de 2 mm anuales de la *LC* (Figura 11). En las hembras, los resultados indican que para el cuantil 0,5, a partir 95,5 mm de *LC* hay una reducción de 0,5 mm de *LC* cada año, mientras que en el cuantil 0,95 la reducción detectada de 0,4 mm de *LC* no es estadísticamente significativa ($P < 0,05$) (Figura 11).

Tabla 17. Resultados de las estimaciones de la regresión cuantil de la longitud de caparazón de *L. santolla* en función de los años, para $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ de hembras y machos en RLL, RMN y RMS.

Sexo	τ	Coeficientes	RLL			Coeficientes	RMN			Coeficientes	RMS		
			Error Std.	P(> t)			Error Std.	P(> t)			Error Std.	P(> t)	
Machos	0,5	Intercept	109,5	0,827	< 0,05	120,8	0,254	< 0,05	119,3	0,27	< 0,05		
		Year	-1,25	0,176	< 0,05	-0,75	0,094	< 0,05	-1,3	0,8	< 0,05		
	0,95	Intercept	146	1,157	< 0,05	142	0,205	< 0,05	144	0,539	< 0,05		
		Year	-2	0,276	< 0,05	0	0,069	1	-2	0,192	< 0,05		
Hembras	0,5	Intercept	95,5	0,451	< 0,05	107,8	0,212	< 0,05	94	1,459	< 0,05		
		Year	-0,5	0,119	< 0,05	-0,75	0,083	< 0,05	0,5	0,395	0,2063		
	0,95	Intercept	117,4	1,044	< 0,05	126,5	0,493	< 0,05	130	2,758	< 0,05		
		Year	-0,4	0,24	0,096	0,5	0,152	< 0,05	-5	0,752	< 0,05		

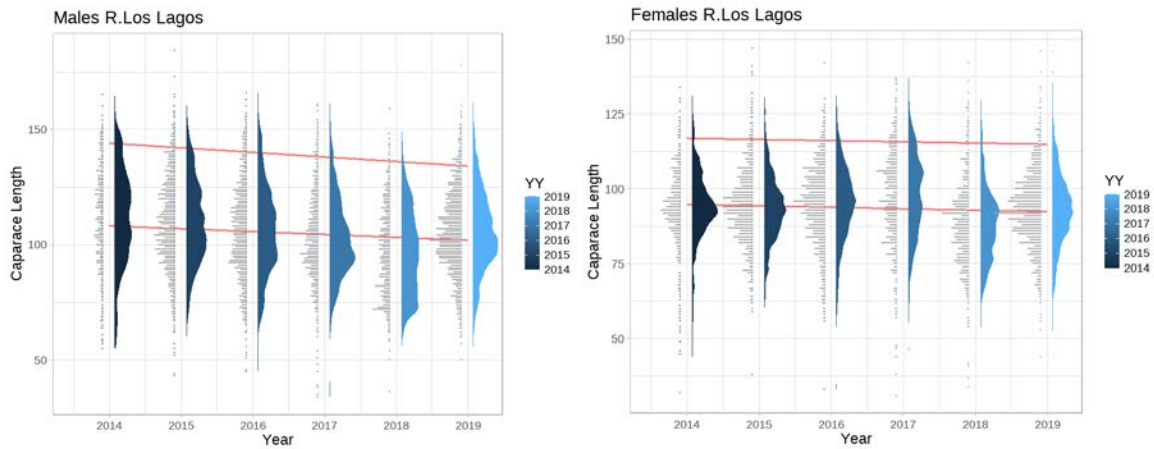


Figura 11. Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de *L. santolla* en RLL. Líneas rojas inferior y superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente.

En RMN se observó que en las estimaciones para machos se obtuvieron parámetros significativos solo en el cuantil 0,5, mientras que en hembras se obtuvieron parámetros estadísticamente significativos ($P < 0,05$), en los cuantiles 0,5 y 0,95. Los resultados indican que para los machos en el cuantil 0,5, a partir de 120,8 mm de LC, hay una reducción de 0,75 mm de LC por año. Por otra parte, en el cuantil 0,95 no se observan variaciones en la LC, sin embargo, esta estimación no es estadísticamente significativa (Figura 12). En las hembras, los resultados indicaron que en el cuantil 0,5, a partir de 107,8 mm de LC, hubo una reducción de 0,75 mm de LC cada año, mientras que en el cuantil 0,95 a partir de 126,5 mm de LC, hubo un aumento de 0,5 mm de LC por año (Figura 12).

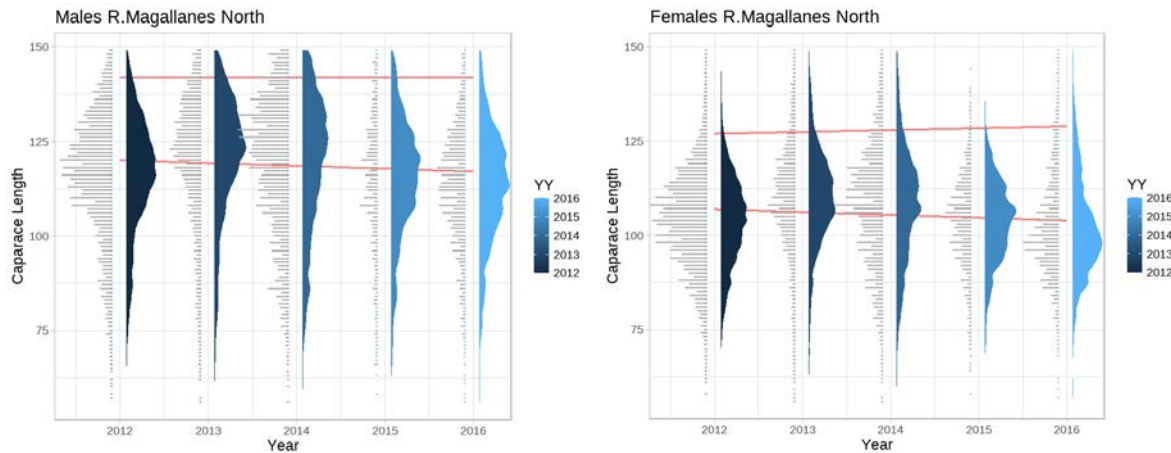


Figura 12. Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de *L. santolla* en RMN. Líneas rojas inferior y superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente.

En RMS se observó que en las estimaciones para machos se obtuvieron parámetros estadísticamente significativos ($P < 0,05$). En hembras, el parámetro asociado a los años no fue estadísticamente significativo en el cuantil 0,5 ($P > 0,05$), sin embargo, se observaron diferencias estadísticamente significativas en el cuantil 0,95 ($P < 0,05$). Los resultados indicaron que para machos en el cuantil 0,5, a partir de los 119,3 mm de *LC*, hubo una reducción de 1,3 mm de *LC* cada año, mientras que en el cuantil 0,95, a partir de 144 mm de *LC*, hubo una reducción del tamaño en 2 mm de *LC* cada año (Figura 13). Por otra parte, los resultados indican que en las hembras en el cuantil 0,5, a partir de 94 mm de *LC*, experimentaron un aumento en 0,5 mm de *LC*, sin embargo, este aumento no fue significativo ($P > 0,05$), mientras que en el cuantil 0,95, a partir de 130 mm de *LC*, la talla de las hembras disminuyó 5 mm de *LC* cada año (Figura 13).

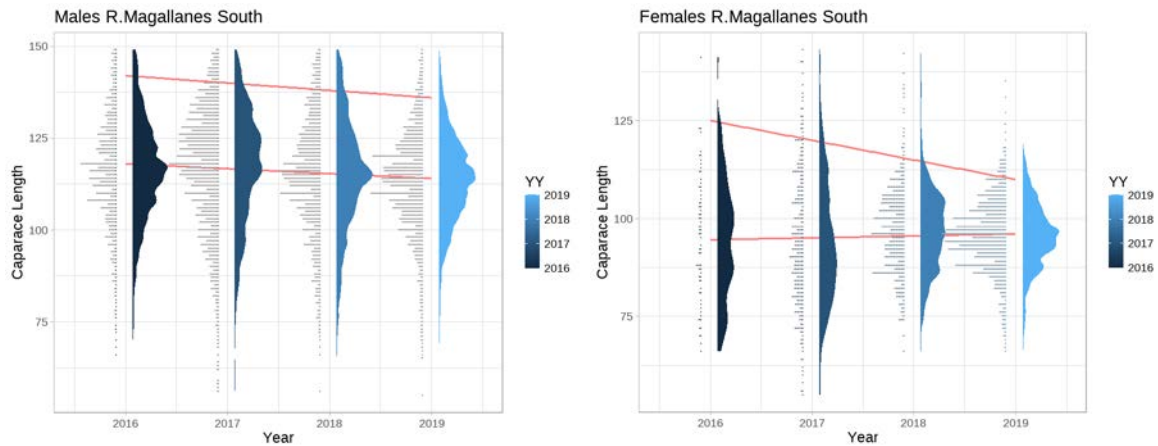


Figura 13. Resultados de la regresión cuantil para las estructuras de tamaños de machos y hembras de *L. santolla* en la zona sur de Región de Magallanes. Líneas rojas inferior y superior indican el ajuste del modelo en $\tau = 0,5$ y $\tau = 0,95$ respectivamente.

6.6 Efecto del esfuerzo de pesca sobre el tamaño de los machos

En la Figura 14 se muestran los resultados de la prueba Kruskal Wallis (K-W), que indicaron evidencia estadísticamente significativa del efecto del nivel de esfuerzo sobre la mediana (mdn) de la *LC* de machos de *L. santolla* en RLL ($\chi^2_{\text{Kruskal-wallis}}(2)=75,09; P < 0,05$), sin embargo, el nivel del efecto fue pequeño ($\varepsilon^2 \geq 0,01; \text{CI}_{95\%}[6,78\text{e-}03, 1]$). El análisis realizado mediante el Test de Dunn indicó que la mdn de la *LC* de los machos fue mayor en un nivel de esfuerzo bajo (mdn= 106 mm de *LC*), y fue menor en niveles de esfuerzo altos (mdn=102 mm de *LC*, $P < 0,05$). A su vez, los machos sometidos a un nivel de esfuerzo medio fueron más grandes (mdn= 105 mm de *LC*) que los machos sometidos a un nivel alto de esfuerzo (mdn=102 mm de *LC*, $P < 0,05$).

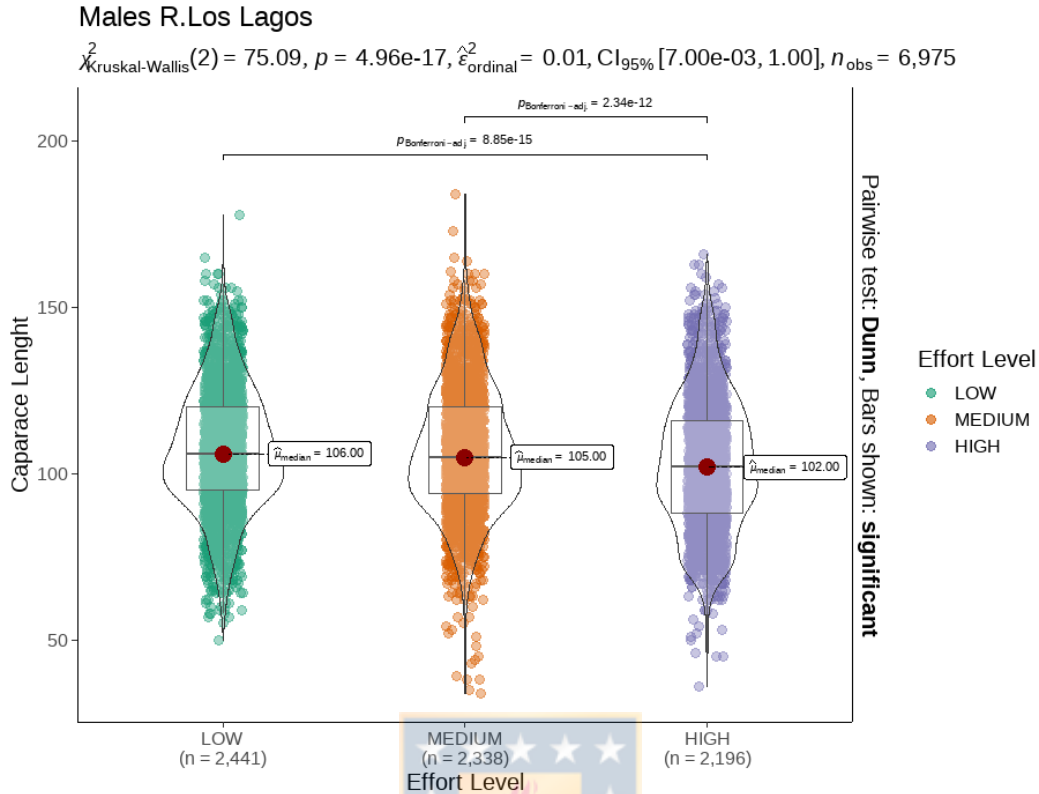


Figura 14. Resultados Anova K-W entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de *L. santolla* en RLL.

En la Figura 15 se muestran los resultados de la prueba K-W, que indicaron evidencia estadísticamente significativa del efecto del nivel de esfuerzo sobre la mdn de la LC en machos de *L. santolla* de RMN ($\chi^2_{\text{Kruskal-wallis}}(2)=51,93; P < 0,05$), sin embargo, el nivel del efecto fue muy pequeño ($\epsilon^2 < 0,01; \text{CI}_{95\%} [1,23\text{e-}03, 1]$). El análisis realizado mediante el Test de Dunn indicó que la mdn de la LC de los machos fue mayor cuando se sometieron a niveles de esfuerzo bajos (mdn= 119 mm de LC), en comparación a los machos sometidos a un nivel de esfuerzo medio (mdn= 116 mm de LC, $P < 0,05$). A su vez, los machos sometidos a un nivel de esfuerzo alto fueron más grandes (mdn= 120 mm de LC), en comparación a los machos sometidos a un nivel de esfuerzo medio (mdn= 116 mm de LC, $P < 0,05$).

Male R. Magallanes North

$\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}(2) = 51.93, p = 5.29\text{e-}12, \hat{\epsilon}^2_{\text{ordinal}} = 2.17\text{e-}03, \text{CI}_{95\%} [1.49\text{e-}03, 1.00], n_{\text{obs}} = 23,895$

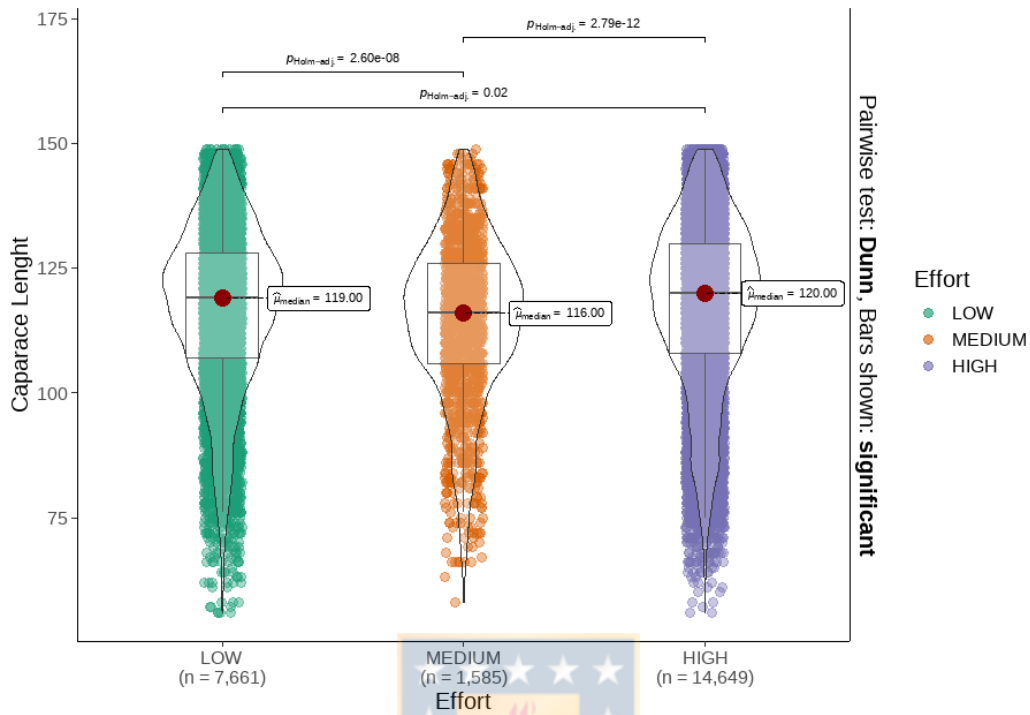


Figura 15. Resultados Anova K-W entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de *L. santolla* en RMN.

En la Figura 16 se muestran los resultados de la prueba W-Mann-Whitney, que indicaron evidencia estadísticamente significativa del efecto del nivel de esfuerzo sobre la media de la LC de machos de *L. santolla* en RMS ($W_{\text{Mann-Whitney}} = 3,36\text{e}+7$; $P < 0,05$), sin embargo, el nivel del efecto fue diminuta ($r_{\text{biserial}}^{\text{rank}} \geq -0,03$; $\text{CI}_{95\%} [-0,05; -9,69\text{e-}3]$).

Males R.Magallanes South

$W_{\text{Mann-Whitney}} = 3.36\text{e}+07$, $p = 2.99\text{e}-03$, $\hat{\rho}_{\text{rank biserial}}^{\text{rank}} = -0.03$, $\text{CI}_{95\%} [-0.05, -9.69\text{e}-03]$, $n_{\text{obs}} = 19,121$

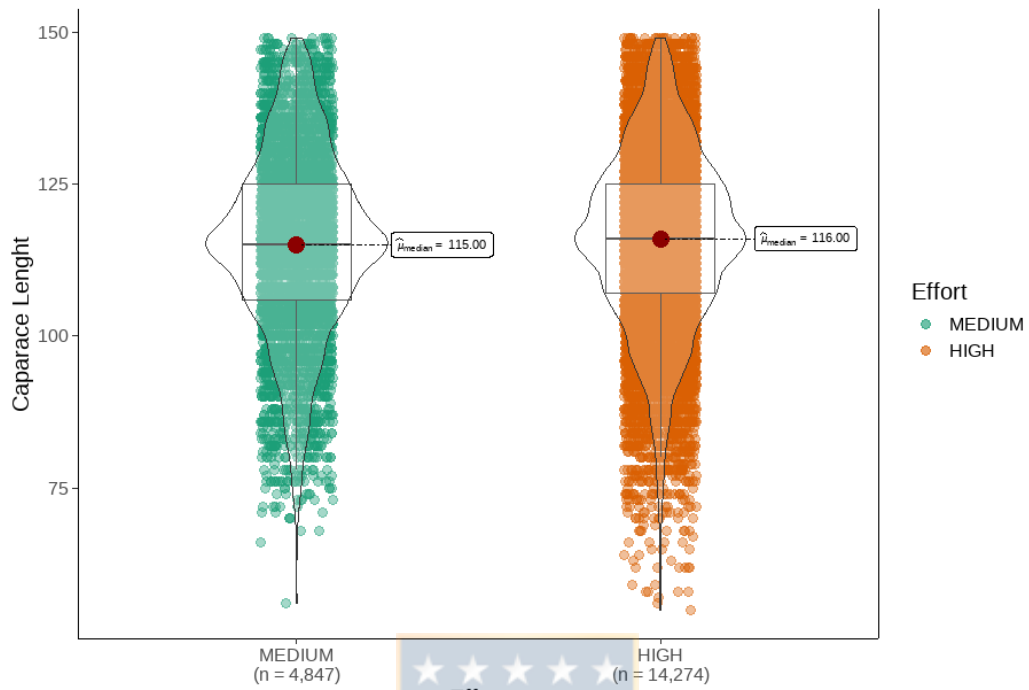


Figura 16. Resultados Anova W-Mann-Whitney entre el nivel de esfuerzo y la longitud cefalotorácica de machos de *L. santolla* en RMS.

7. DISCUSIÓN

7.1 Variaciones en el *TRF* de Hembras de *L. santolla*

Cambios en la madurez ocurren a menudo en muchos stocks de poblaciones explotadas y las causas de estas variaciones no son completamente entendidas (Zheng, 2008). El *TRF* es un indicador definitivo del éxito reproductivo y se ha utilizado como un proxy de la talla de madurez sexual en litódidos. (Raymond and Todd, 2020; Di Salvatore et al., 2021). Los resultados obtenidos indican que los parámetros estimados que modelan la *TRF*, en hembras de *L. santolla*, variaron interanualmente en las 3 zonas de estudio, sin embargo, no siguieron un patrón común entre las zonas de estudio. En RLL las variaciones interanuales fueron similares y se observaron en dos periodos: entre los años 2014-2016 y entre los años 2017-2019 (Tabla 5). En RMN, la *SFR* se mantuvo durante los 3 primeros años, para luego disminuir en los últimos 2 años de registro y, en la zona sur de Magallanes la *TRF* aumentó desde el primer año analizado y se mantuvo durante los últimos 3 años de registro.

Los resultados mostraron que el *TRF* en las hembras de RLL fue mayor al observado en RMN, y a su vez, el *TRF* en RMS fue mayor que la observada en RMN, similares a las estimaciones de RLL. Las diferencias en el *TRF* entre las distintas áreas de estudio sugieren que la madurez sexual en las hembras de *L. santolla* es alcanzada en un rango amplio de tamaños, lo cual concuerda con lo planteado para litódidos (Boschi et al., 1984; Geaghan and Fao, 1973).

La relación directa del nivel esfuerzo (*E*) con las *PPTRF* en las hembras fue significativa en las 3 zonas de estudio. En RLL, los resultados indicaron que un nivel *E* medio determinó una baja probabilidad de ocurrencia de hembras maduras y, que un nivel *E* alto no disminuyó la probabilidad de ocurrencia de hembras maduras en relación a lo observado con un *E* medio. En RMN, la probabilidad de ocurrencia de hembras maduras con un nivel *E* medio fue moderado, sin embargo, la probabilidad de hembras maduras disminuyó con un nivel *E* alto. En la RMS esta interpretación

no se puede realizar debido al bajo nivel de significancia del parámetro estimado por el modelo.

Por otra parte, en RLL la ocurrencia de hembras mega desovantes con un nivel *E* medio, tuvo una baja probabilidad, la que disminuyó con un nivel *E* alto. En RMN la probabilidad de ocurrencia de hembras mega desovantes con un nivel *E* medio fue moderado, y esta probabilidad disminuyó con un nivel *E* alto, sin embargo, esta disminución no puede considerarse significativa debido al *P*-valor observado para esta estimación ($P = 0,83$). En RMS no se obtuvieron ejemplares categorizados como Mega desovantes, entonces, podría ser un indicador que esta población puede presentar características muy distintas a las otras zonas estudiadas. Las pruebas de razón de verosimilitud para los modelos multinomiales en las 3 zonas de estudio, indicaron que el nivel de esfuerzo *E* tiene una muy baja preponderancia en las variaciones de la *PPTRF*, y que estas variaciones son mejor explicadas por el efecto de los años en los modelos implementados.

Variaciones de la talla de madurez en litódidos de altas latitudes ha sido reportado anteriormente (Olson et al., 2018; Sato et al., 2007). En el litódido del hemisferio norte, Golden King Crab (*Lithodes aesquispinus*) se evaluó el efecto combinado de la presión de pesca, profundidad y la temperatura sobre su talla de madurez. De acuerdo a los resultados obtenidos por (Olson et al., 2018) la talla de madurez del Golden King Crab varió entre áreas de gestión en el sureste de Alaska. En esta zona la madurez aumentó de tamaño con el aumento de la latitud, mientras que las estimaciones de madurez en su área de distribución del Pacífico Norte disminuyeron de tamaño con el aumento de la latitud (Olson et al., 2018). Sin embargo, sus resultados no pudieron ser relacionadas con el esfuerzo de pesca, la temperatura o la profundidad (Olson et al., 2018). Entonces, al relacionar el efecto del esfuerzo de pesca con las variaciones del *TRF*, se debe tener en consideración, que esta variable no explica totalmente las variaciones interanuales, y probablemente hay otras variables que podrían tener un rol más preponderante en las variaciones del tamaño de madurez en *L. santolla*.

Los factores ambientales, las variaciones en la abundancia relativa y la diversidad genética pueden afectar los rasgos de la historia de vida en litódidos. Nakanishi, (1985) reportó aumentos en los períodos de inter-muda larval en *P. camtschaticus*, determinados por la temperatura. En la costa sur austral de Chile desde la Región de los Ríos (39 ° S 73 ° W) hasta el Cabo de Hornos (55 ° S 67 ° W) , *L. santolla* experimenta diferencias regionales en la temperatura promedio del mar de hasta alrededor de 9 °C (Anger et al., 2004). En su estudio sobre el crecimiento durante el primer año en *L. santolla* y *P. granulosa*, Calcagno et al., (2005) encontraron una relación de la temperatura en el crecimiento de juveniles, y concluyeron que las variaciones en el tamaño de madurez pueden ser atribuidas a la dependencia de la temperatura en el crecimiento.

En su artículo sobre el crecimiento de juveniles de *P. camtschaticus*, Stevens, (1990) sugirió que las diferencias en la tasa de crecimiento observadas en el campo pueden reflejar la variabilidad de la temperatura entre distintos hábitats. La variabilidad en la tasa de crecimiento podría influir en los tamaños de madurez de litódidos (Olson et al., 2018). En el Canal Beagle, Argentina, el incremento de crecimiento por muda de *L. santolla* fue de 11,4 mm de LC (Lovrich et al., 2002). Sin embargo, otros estudios de crecimiento en el Estrecho de Magallanes y el Canal Beagle encontraron que las centollas de más de 70 mm de LC en promedio tenían un incremento de crecimiento de 11,1 mm y 9,3 mm LC, respectivamente, lo que indica una variabilidad espacial en el crecimiento (Boschi et al., 1984; Geaghan and Fao, 1973).

La diversidad genética en el género *Lithodes* entre las distintas áreas de estudio podría determinar las diferencias de la TRF en hembras de *L. santolla*. En un reciente estudio, Pinochet et al. (2022), delimitaron unidades evolutivas independientes en *Lithodes spp.* mediante marcadores genéticos moleculares, a lo largo de la costa oriental del Pacífico, desde Valdivia (39°S) hasta Cabo de Hornos (56°S), y reportaron evidencia de dos linajes mitocondriales profundamente divergentes de *Lithodes spp.* con diferentes frecuencias zonales y meridionales. Esto implica que existe una potencialidad que las diferencias genéticas influyan en

la talla de madurez de las hembras de *L. santolla*, y entonces, el amplio rango en que las hembras alcanzan la madurez observada en los resultados, puede ser el reflejo de la adaptación de los distintos linajes a las condiciones ambientales de cada zona.

Variaciones en la abundancia relativa de *L. santolla* pueden determinar variaciones de la *TRF* en las hembras. En este estudio, las estimaciones de U_j , que son un índice de abundancia relativa, muestran evidencia que los rendimientos poblacionales en RLL fueron disminuyendo en los años, en RMN tuvieron una gran variabilidad en los años, y, en RMS disminuyeron al final de la serie. En *P. camchaticus* se reportó un aumento de la *TRF* debido a bajas densidades durante su expansión como especie invasora en el mar de Barents (Hjelset et al., 2008). En el Canal de Beagle se reportó una baja abundancia relativa en ambos sexos de *L. santolla*, la cual propició una baja tasa de encuentros durante el apareamiento, teniendo como consecuencia un aumento en el *TRF* (Di Salvatore et al., 2021).

Los resultados presentados indican, en términos generales, diferencias del *TRF* entre las 3 zonas, por lo tanto, la metodología propuesta en este estudio para la estimación del *TRF* podría ser utilizada para ajustar los modelos de evaluación stock, debido a su naturaleza de indicador definitivo del éxito reproductivo en *L. santolla*.

7.2 Efectos del esfuerzo de pesca en el potencial reproductivo de las hembras de *L. santolla*

El efecto del esfuerzo de pesca sobre el potencial reproductivo de las hembras de *L. santolla* es indirecto, y ocurre a través del truncamiento de la estructura de tamaños. La estructura de tamaños juega un rol importante en mantener el potencial reproductivo y la estabilidad en una población (Tu et al., 2018). La extracción selectiva de los ejemplares grandes puede truncar la estructura de tamaños de la población (Di Salvatore et al., 2021; Sato, 2012; Tu et al., 2018).

Los resultados de este estudio indican que existe un truncamiento de la estructura poblacional de los machos de *L. santolla* por efecto del nivel del esfuerzo de pesca.

Por una parte, se observó una tendencia a la reducción del tamaño en la mediana de la *LC* y una mayor reducción de tamaño en la fracción de machos más grandes, en la RLL y en la RMS. Sin embargo, en la RMN no se observaron tendencias en el cuantil 0,95. Por otra parte, los resultados indicaron para RLL, una reducción significativa en la mediana de la *LC* de los machos cuando fueron sometidos a un nivel *E* alto, y para RMN la reducción significativa en la mediana de la *LC* en los machos con un nivel *E* medio. Sin embargo, para RMS, no se evidenció un efecto de los niveles *E* sobre la mediana de la *LC* en machos.

El cambio de la estructura demográfica de la población debido a la extracción selectiva de machos disminuye la producción reproductiva de los recursos a través de la limitación de esperma (Sato, 2012). En la temporada de apareamiento, las hembras de *L. santolla* son receptivas durante un periodo de tiempo limitado, cuando el opérculo que cierra el gonoporo aún está blando después de la muda (Stevens, 2014). Si bien los machos son teóricamente polígamos, el tiempo de recuperación total de las reservas espermáticas en machos de *L. santolla* no ocurrió antes de los 30 días en condiciones de laboratorio, además es incierta la cantidad de eyaculación entregada durante la cópula y el número de posibles apareamientos sucesivos (Pretterebner et al., 2019). Tales tasas de recuperación han sido observadas en machos del Spiny King Crab, *Neolithodes grimaldii* (pesquería 3-S), en donde la recuperación completa de las reservas de espermatozoides no ocurrió hasta la temporada de pesca siguiente y, por lo tanto, la limitación espermática es alta, particularmente en poblaciones donde se extraen selectivamente los machos más grandes (Sato, 2012).

A nivel poblacional, la reducción en la fecundidad puede ser originada por una baja proporción de hembras ovígeras, causada por una baja tasa de encuentros durante el apareamiento (Di Salvatore et al., 2019). En este estudio se evidenció una reducción anual en la proporción de hembras maduras ovígeras en RLL, y, en RMN la proporción de hembras maduras ovígeras fue variable con tendencia a disminuir durante 3 años consecutivos. En RMS la proporción de hembras maduras ovígeras fue muy baja en todos los años analizados. En su estudio sobre el crecimiento,

madurez y apareamiento, Lovrich et al., (2002) encontraron que las parejas de apareamiento en *L. santolla* y *L. confundens* estaban constituidos por machos más grandes que las hembras. La pesquería exclusiva sobre machos que rige sobre las 3 áreas de estudio ha removido anualmente la fracción de machos más grandes de la población, y, por lo tanto, la pesquería podría haber contribuido a la reducción de oportunidades encuentros para el apareamiento. En este contexto, en donde las parejas de apareamiento siguen la dinámica de machos más grandes que las hembras, la eliminación de machos más grandes y con mayor potencial reproductivo, provoca que las hembras ovígeras más grandes y potencialmente más prolíficas sean menos frecuentes y la producción de huevos de la población se reduzca (Lovrich et al., 2017; Militelli et al., 2019; Pardo et al., 2017).

Una proporción sexual sesgada hacia los machos indica que la mortalidad está operando hacia ambos sexos (Di Salvatore et al., 2021). En este estudio los resultados indicaron que en las hembras hubo una reducción en la mediana ($\tau = 0,5$) de 0,5 y 0,75 mm de LC anuales en RLL y RMN respectivamente, y una reducción en la fracción de hembras más grandes ($\tau = 0,95$) de 0,4 y 5 mm de LC anuales en RLL y RMS respectivamente. La reducción de tallas observada en las hembras podría deberse a una mortalidad diferencial. Los machos grandes generalmente son superiores a los machos pequeños como reproductores porque son más capaces de un abrazo pre-copulatorio, tienen mayores reservas de esperma y brindan una mejor protección a las hembras durante el proceso de apareamiento (Di Salvatore et al., 2021). Entonces, sin la presencia de machos más grandes, las hembras más grandes tienen menor probabilidad de protección en el momento de la muda y aumenta su probabilidad de mortalidad. Por otra parte, la reducción de las tallas en las hembras podría ser originado por efecto de la pesca ilegal. En su trabajo sobre la pesca ilegal en la Región de Magallanes Nahuelhual et al. (2018), reportó que una de las infracciones más comunes detectadas en la pesquería de *L. santolla* fue la captura de hembras que no eran devueltas al mar, y por lo tanto, la extracción de hembras afecta o podría afectar la renovación de la población por la remoción de huevos.

Los resultados presentados aquí indicarían una posible limitación espermática o sobrepesca por reclutamiento en RLL y RMN, evidenciado por un truncamiento de la estructura poblacional hacia tallas más pequeñas, una proporción sexual sesgada hacia los machos y una disminución sostenida de la proporción de hembras maduras ovígeras. Por otra parte, la limitación espermática en RMS se evidencia por el truncamiento de la estructura poblacional hacia tallas más pequeñas y por una muy baja proporción de hembras maduras ovígeras. Estos resultados son similares a lo reportado por Molinet et al. (2022) en su estudio sobre el impacto del truncamiento del tamaño poblacional en el éxito reproductivo de *L. santolla* en el sur de Chile, donde se reportó evidencia de limitación espermática en RLL, donde la pesca es más intensiva, en los años 2018 y 2019. Por otra parte Di Salvatore et al. (2021) en su estudio sobre la pesquería Argentina de *L. santolla* en el Canal de Beagle, reportó una baja proporción de hembras ovígeras, una proporción sexual sesgada hacia los machos y una disminución en el potencial reproductivo del stock. Estas son claras señales de que existen problemas en la reproducción de la población que sostiene la pesquería. Estas señales podrían tener un impacto en el reclutamiento a la fracción reproductiva en un orden de 5 años y a la fracción comercial en un orden de 7 años (Lovrich et al., 2017).

En conclusión, en este estudio se reporta la evidencia de una variabilidad interanual en el *TRF* de hembras de *L. santolla* en las 3 zonas de estudio, las cuales tuvieron una baja relación con el esfuerzo de pesca. Probablemente estas variaciones interanuales se relacionen con la influencia de otras variables, como la temperatura, la profundidad, la abundancia relativa, y la diversidad genética del género *Lithodes spp.* en la costa oriental del Pacífico Sur y, por lo tanto, para resolver esta incógnita, un siguiente paso de estudio debería incorporar un análisis de la influencia de estas variables, además del esfuerzo de pesca. Las diferencias en el *TRF* de las hembras de *L. santolla* entre RLL, RMN y RMS, contribuyen a identificar estos grupos como stocks diferentes, debido a que la variación en la talla de madurez puede ocurrir como una respuesta adaptativa o plástica a la variación ambiental y, complementada con la información de los estudios genéticos recientes (Pinochet et al., 2022), puede ser utilizada como criterio para delimitar especies o stocks.

Por otra parte, se reporta evidencia de que el esfuerzo de pesca sobre los machos tiene un efecto negativo en el potencial reproductivo de las hembras de *L. santolla*, causando una posible limitación espermática y sobre pesca por reclutamiento en la pesquería desarrollada en la RLL y RMN, evidenciada por un truncamiento de la estructura poblacional, un sesgo de la proporción sexual hacia los machos y una disminución sostenida de la proporción de hembras ovígeras. El estado poblacional de RMS es más delicado, el aumento del *TRF* en esta zona podría reflejar una baja abundancia relativa de machos y hembras, además, el truncamiento de la estructura de tamaños hacia tallas más pequeñas y una baja proporción de hembras maduras ovígeras, evidencia una limitación espermática y sobrepesca por reclutamiento.

La limitación espermática ha sido detectada en otras especies de crustáceos explotados bajo la estrategia 3-S (Size, Sex, Season) como *P. camtschaticus* y *M. edwardsii* (Armstrong et al., 1998; Pardo et al., 2017). Con nuestros resultados creemos que el reclutamiento de nuevos individuos a la población está seriamente comprometido en las 3 áreas de estudio. Una conclusión similar en 1994 llevó a una veda de 19 años en la pesquería de *L. santolla* de Argentina (Lovrich et al., 2017), y en la zona oriental de mar de Bearing, la disminución del potencial reproductivo en hembras de *P. camtschaticus* fue sugerida como la causa del colapso de la pesquería en 1983 (Armstrong et al., 1998).

La pesquería de *L. santolla* en la costa oriental del Océano Pacífico es caracterizada por tener una compleja y extensa area extractiva, lo que genera desafíos para la administración (Di Salvatore et al., 2019). En Chile el manejo de estas pesquerías ha sido encargado a los recientemente creados “Comités de Manejo de Crustáceos Bentónicos” (CMCB), en donde los stakeholders deben implementar planes de manejo para garantizar la sustentabilidad de la pesquería, en los cuales se incluye a *L. santolla* como especie objetivo. Una de las problemáticas identificadas por los CMCB, es el desconocimiento del efecto del esfuerzo de pesca en la pesquería de *L. santolla*. Entonces, este estudio se enfocó en evaluar el esfuerzo de pesca, por sobre las capturas o los rendimientos, que son más bien índices de abundancia, para abordar la interrogante de los CMCB.

En su estudio sobre el auge y expansión de la pesquería de *L. santolla*, Molinet et al. (2020) propusieron una extensión de la veda extractiva incorporando los meses de septiembre y octubre, de tal forma de proteger a las hembras ovígeras de los efectos negativos del esfuerzo de pesca. Sin embargo, esto no ha sido implementado en ninguna de las regiones donde operan estos comités. Además de la extensión de la veda propuesta por Molinet et al. (2020), es factible la incorporación de anillos de escape, los cuales reducen significativamente la captura de hembras ovígeras y de ejemplares bajo tamaño mínimo legal (Daza et al., 2021b), son necesarios en el corto y mediano plazo como medidas de manejo a implementar.

Por otra parte, es necesario que los administradores de las pesquerías y los Comités de Manejo de Crustáceos Bentónicos, deban abordar la problemática de la extracción de machos bajo el tamaño mínimo legal y hembras ovígeras (Nahuelhual et al., 2018). Es fundamental destacar la importancia de considerar la pesca ilegal a la hora de realizar futuros planes de ordenación pesquera, por su gran efecto negativo sobre *L. santolla*.

8. CONCLUSION

En conclusión, este estudio reporta evidencia de una variabilidad interanual de la SFR de hembras de *L. santolla* en tres áreas de estudio, la cual tuvo una baja relación con el esfuerzo de pesca. Estas variaciones interanuales probablemente estén relacionadas con la influencia de otras variables, como la temperatura, la profundidad, la abundancia relativa y la diversidad genética del género *Lithodes spp.* en la costa este del Pacífico. Para resolver esta variable desconocida, estudios posteriores deberían incorporar un análisis de la influencia de estas variables, además del esfuerzo de pesca. Además, se reporta una posible limitación espermática y sobrepesca por el reclutamiento en las pesquerías de RLL, RMN y RMS evidenciado por un truncamiento de la estructura de la población, un sesgo hacia los machos en la proporción de sexos y una disminución sostenida en la proporción de hembras ovígeras. Las diferencias en *TRF* entre RLL, NMR y SMR

contribuyen a identificar estos grupos como stocks diferentes, porque la variación en el tamaño de madurez puede ocurrir como una respuesta adaptativa o plástica a la variación ambiental y, complementada con información de estudios genéticos recientes (Pinochet et al., 2022), puede utilizarse como criterio para delimitar especies o stocks.

Los administradores pesqueros también deben abordar el problema de extraer machos y hembras ovígeras por debajo de la talla mínima legal (Nahuelhual et al., 2018). Es fundamental resaltar la importancia de considerar la pesca ilegal a la hora de elaborar los planes de ordenación pesquera, debido a su gran efecto negativo sobre *L. santolla*.

Esperamos que este estudio dé la voz de alarma sobre los indicios que dan cuenta de la fragilidad de esta especie y contribuya a promover el manejo sustentable de este valioso recurso en el sur de Chile.



9. BIBLIOGRAFIA

- ADF&G, (Alaska Department of Fish and Game), 1993. . Commercial shellfish regulations, 1992 edition. Division of Commercial Fisheries, Juneau.
- Aiken, C.M., 2008. Barotropic tides of the Chilean Inland Sea and their sensitivity to basin geometry. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JC004593>
- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control* 19, 716–723.
- Aldrich, J.H., Nelson, F.D., 1984. Linear probability, logit, and probit models. Sage.
- Anger, K., Lovrich, G.A., Thatje, S., Calcagno, J.A., 2004. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306, 217–230. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.01.010>
- Armstrong, J., Armstrong, D., Hilborn, R., 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion - The multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8, 117–176. <https://doi.org/10.1023/A:1008891412756>
- Ashton, W.D., 1972. logit transformation with special reference to its uses in bioassay.
- Boschi, E.E., Bertuche, D.A., Wyngaard, J.G., Vinuesa, J.H., 1984. Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Mar del Plata (Argentina) INIDEP.
- Bustos, B., Cubillos, L., 2016. Interannual changes in size-at-maturity of common sardine, *Strangomera bentincki*, in the central-southern zone of Chile (2007-2012) 51, 317–325.
- Cáceres, M., Valle-Levinson, A., Atkinson, L., 2003. Observations of cross-channel structure of flow in an energetic tidal channel. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 108. <https://doi.org/10.1029/2001JC000968>
- Calcagno, J.A., Lovrich, G.A., Thatje, S., Nettelmann, U., Anger, K., 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. *Journal of Sea Research* 54, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.04.004>
- Campodónico G., I., Guzmán M., L., Sanhueza S., A., 1975. Madurez Sexual en los machos de la centolla *Lithodes antártica* Jacquinot , del área Punta Arenas - Porvenir, estrecho de Magallanes [WWW Document]. URL <http://www.bibliotecadigital.umag.cl/handle/20.500.11893/588> (accessed 11.3.21).

Comeau, M., Conan, G.Y., 1992. Morphometry and Gonad Maturity of Male Snow Crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 2460–2468. <https://doi.org/10.1139/f92-271>

Conan, G.Y., Elner, R.W., Moriyasu, M., 1990. Review of literature on life histories in the genus *Chionoecetes* in light of the recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in Eastern Canada, in: *Proc. Int. Symp. King and Tanner Crabs, Alaska*. Alaska Sea Grant College Program Rep. AK-SG. pp. 163–179.

Daza, E., Almonacid, E., Hernández, R., 2021a. Seguimiento Pesquerías Crustáceos Bentónicos, 2021: Recursos: Centolla y Centollón, Región de Magallanes y Antártica Chilena (Informe Final). INSTITUTO DE FOMENTO PESQUERO, IFOP, Región de Magallanes y Antártica Chilena.

Daza, E., Almonacid, E., Oyarzo, A., 2021b. Evaluación del arte de pesca y propuesta de mejoras para la explotación ecosistémica y uso sustentable de la pesca de centolla en la Región de Magallanes. (Informe Final). INSTITUTO DE FOMENTO PESQUERO, IFOP.

Di Salvatore, P., Gowland Sainz, M.F., Florentin, O.V., Lovrich, G.A., 2019. Effects of fishery practices on fecundity of two lithodid crab species of commercial interest in Southern South America. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.024>

Díaz, M., Molinet, C., Matamala, T., Diaz, R., Uribe, D., Diaz, P.A., Paschke, K., Gebauer, P., 2021. Using a 3D image-based volumetric model to estimate fecundity in *Lithodes santolla*: A tool for improving Lithodidae crustacean monitoring. *Fisheries Research* 234, 105803. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105803>

Di Salvatore, P., Sacristán, H.J., Florentín, O., Varisco, M., Lovrich, G.A., 2021. Female reproductive output and potential recruitment of three fished southern king crab stocks from the Southern Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab142>

Escura, A.M., 2019. Introducción a la Regresión Cuantil. Estimación y extensión a modelos no paramétricos. 44.

Geaghan, J. 187919, Fao, R., 1973. Resultados de las investigaciones sobre centolla *Lithodes antarctica* (Jacquinot), realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes. Santiago (Chile) IFOP/FAO.

Hartig, F., 2022. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.

Hastie, T., Tibshirani, R., 1986. Generalized Additive Models. *Statistical Science* 1, 297–310. <https://doi.org/10.1214/ss/1177013604>

Häussermann, V., Försterra, G., 2009. Marine benthic fauna of Chilean Patagonia. *Nature in Focus*, Santiago 1000.

Hjelset, A.M., Nilssen, E.M., Sundet, J.H., 2012. Reduced size composition and fecundity related to fishery and invasion history in the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters. *Fisheries Research* 121–122, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.01.010>

Hjelset, A.M., Sundet, J.H., Nilssen, E.M., 2008. Size at sexual maturity in the female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a newly settled population in the Barents Sea, Norway. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 41.

Hosmer, D.W., Jovanovic, B., Lemeshow, S., 1989. Best subsets logistic regression. *Biometrics* 1265–1270.

Ihaka, R., Gentleman, R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of computational and graphical statistics* 5, 299–314.

Jewett, S.C., Sloan, N.A., Somerton, D.A., 1985. Size at Sexual Maturity and Fecundity of the Fjord-dwelling Golden King Crab *Lithodes Aequispina* Benedict from Northern British Columbia. *Journal of Crustacean Biology* 5, 377–385. <https://doi.org/10.2307/1547909>

Koenker, R., 2017. Quantile regression in R: A vignette. Version of April 17, 88.

Koenker, R., Bassett, G., 1978. Regression quantiles. *Econometrica: journal of the Econometric Society* 33–50.

Koenker, R., Machado, J.A., 1999. Goodness of fit and related inference processes for quantile regression. *Journal of the american statistical association* 94, 1296–1310.

Kruse, G.H., 1993. Biological perspectives on crab management in Alaska, in: *Proceedings of the International Symposium of Management Strategies for Exploited Fish Populations*. University of Alaska Fairbanks, Alaska Sea Grant Report. pp. 93–02.

Lovrich, G., Tapella, F., Di Salvatore, P., Gowland Sainz, M., Diez, M., Fernández, A., Sotelano, P., Romero, M., Negri, M., Chiesa, I., Albano, M., Sacristán, H., Alonso, C., Lorenzo, R., Flornetín, O., Torres, M., Giamportone, A.L., 2017. Estado poblacional de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle – 2016 -- Cluster de Pesca Artesanal de Tierra del Fuego. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25514.52165/1>

Lovrich, G., Vinuesa, J.H., Smith, D., 2002. Growth, maturity, and mating of male southern king crab (*Lithodes santolla*) in the Beagle Channel, Argentina, in: *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics*. Presented at the Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics, Alaska Sea

Grant, University of Alaska Fairbanks, pp. 147–168.
<https://doi.org/10.4027/ccwr/bme.2002.13>

Lovrich, G.A., Vinuesa, J.H., 2016. Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP).

Mangiafico, S.S., 2015. An R companion for the handbook of biological statistics. Available: rcompanion.org/documents/RCompanionBioStatistics.pdf. (January 2016).

McMullen, J.C., 1969. Effects of Delayed Mating on the Reproduction of King Crab, *Paralithodes camtschatica*. J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 2737–2740.
<https://doi.org/10.1139/f69-265>

Menard, S., 2010. Logistic Regression: From Introductory to Advanced Concepts and Applications. SAGE.

Militelli, M.I., Firpo, C., Mauna, A.C., Rodrigues, K.A., Macchi, G.J., 2020. Reproductive potential of southern king crab (*Lithodes santolla*) in South Patagonian Sector (south 48°S), a new fishery area. Fisheries Research 229, 105595.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105595>

Militelli, M.I., Firpo, C., Rodrigues, K.A., Macchi, G.J., 2019. Egg production and validation of clutch fullness indices scale of southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Central Patagonian Sector, Argentina (44°–48°S). Fisheries Research 211, 40–45. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.10.028>

Molinet, C., Olguín, A., Gebauer, P., Díaz, P.A., Díaz, M., Matamala, T., Mora, P., Paschke, K., 2020. Upswing and expansion of the southern king crab (*Lithodes santolla*) fishery in Northwest Patagonia: Drivers, trends and opportunities for management. Regional Studies in Marine Science 34, 101073.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101073>

Molinet, C., Roa-Ureta, R.H., Gebauer, P., Díaz, M., Díaz, P.A., Matamala, T., Espinoza, K., Henríquez, J., Uribe, D., de Lázaro, O., Olguín, A., Paschke, K., Valenzuela, J., Jaramillo, Y., 2022. The impact of size truncation on reproductive success in the southern king crab (*Lithodes santolla*). Fisheries Research 106522.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106522>

Nagelkerke, N.J., 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. Biometrika 78, 691–692.

Nahuelhual, L., Saavedra, G., Blanco, G., Wesselink, E., Campos, G., Vergara, X., 2018. On super fishers and black capture: Images of illegal fishing in artisanal fisheries of southern Chile. Marine Policy 95, 36–45.
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.06.020>

Nakanishi, T., 1985. The effect of the environment on the survival rate, growth and respiration of eggs, larvae and post-larvae of king crab (*Paralithodes camtschatica*), in: Proc Int King Crab Symp, Anchorage Alaska. pp. 167–185.

Nelder, J.A., Wedderburn, R.W.M., 1972. Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)* 135, 370–384. <https://doi.org/10.2307/2344614>

Olguín, A., Mora, P., 2022. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2021. Pesquerías de Crustáceos Bentónicos (Informe Final). INSTITUTO DE FOMENTO PESQUERO, IFOP, Jaiba y Centolla Región de Los Lagos y Región de Aysén, 2021.

Olson, A.P., Siddon, C.E., Eckert, G.L., 2018. Spatial variability in size at maturity of golden king crab (*Lithodes aequispinus*) and implications for fisheries management. *Royal Society Open Science* 5, 171802. <https://doi.org/10.1098/rsos.171802>

Orensanz, J., Ernst, B., Armstrong, D., 2009. Variation of Female Size and Stage at Maturity in Snow Crab (*Chionoecetes Opilio*) (Brachyura: Majidae) from the Eastern Bering Sea. *Journal of Crustacean Biology* 27, 576–591. <https://doi.org/10.1651/S-2790.1>

Pardo, L.M., Fuentes, J.P., Olguín, A., Orensanz, J.L., 2009. Reproductive maturity in the edible Chilean crab *Cancer edwardsii*: methodological and management considerations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 1627–1634.

Pardo, L.M., Riveros, M., Fuentes, J.P., López-Greco, L., 2013. Functional morphology of the seminal receptacle in the crab *Metacarcinus edwardsii*. *Invertebrate Biology* 132, 386–393. <https://doi.org/10.1111/ivb.12038>

Pardo, L.M., Riveros, M.P., Fuentes, J.P., Pinochet, R., Cárdenas, C., Sainte-Marie, B., 2017. High fishing intensity reduces females' sperm reserve and brood fecundity in a eubranchyuran crab subject to sex- and size-biased harvest. *ICES Journal of Marine Science* 74, 2459–2469. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx077>

Pardo, L.M., Rosas, Y., Fuentes, J.P., Riveros, M.P., Chaparro, O.R., 2015. Fishery Induces Sperm Depletion and Reduction in Male Reproductive Potential for Crab Species under Male-Biased Harvest Strategy. *PLOS ONE* 10, e0115525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115525>

Patil, I., 2021. Visualizations with statistical details: The 'ggstatsplot' approach. *Journal of Open Source Software* 6, 3167.

Paul, A.J., Paul, J.M., 1998. Breeding success of large male red king crab *Paralithodes camtschaticus* with multiparous mates. *Oceanographic Literature Review* 9, 1687.

Paul, J.M., Paul, A.J., 1990. Breeding success of sublegal size male red king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815)(Decapoda, Lithodidae). *Journal of Shellfish Research* 9, 29.

Paul, J.M., Paul, A.J., 1989. Reproductive success of sublegal size male red king crab with access to multiple mates, in: *Proceeding of the International Symposium on King and Tanner Crabs*. pp. 37–50.

Pickard, G.L., 1971. Some Physical Oceanographic Features of Inlets of Chile. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28, 1077–1106. <https://doi.org/10.1139/f71-163>

Pinochet, R., Pardo, L.M., Cardenas, L., 2022. Assessing diversity of King Crab *Lithodes* spp. in the south-eastern pacific using phylogeny and molecular species delimitation methods. *Ecology and Evolution* 12. <https://doi.org/10.1002/ece3.9143>

Pretterebner, K., Pardo, L.M., Paschke, K., 2019. Temperature-dependent seminal recovery in the southern king crab *Lithodes santolla*. *R. Soc. open sci.* 6, 181700. <https://doi.org/10.1098/rsos.181700>

Ramirez Llodra, E., 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates, in: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 87–170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(02\)43004-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(02)43004-0)

Raymond, S.M.C., Todd, C.R., 2020. Assessing risks to threatened crayfish populations from sex-based harvesting and differential encounter rates: A new indicator for reproductive state. *Ecological Indicators* 118, 106661. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106661>

Sato, T., 2012. Impacts of Large Male-Selective Harvesting on Reproduction: Illustration with Large Decapod Crustacean Resources. *Aqua-BioScience Monographs* 5, 67–102. <https://doi.org/10.5047/absm.2012.00503.0067>

Sato, T., Ashidate, M., Jinbo, T., Goshima, S., 2007. Does male-only fishing influence reproductive success of the female spiny king crab, *Paralithodes brevipes*? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64, 735–742. <https://doi.org/10.1139/f07-044>

Sato, T., Goshima, S., 2006. Impacts of male-only fishing and sperm limitation in manipulated populations of an unfished crab, *Hapalogaster dentata*. *Marine Ecology Progress Series* 313, 193–204. <https://doi.org/10.3354/meps313193>

Silva, N., Calvete, C., Sievers, H., 1998. Masas de agua y circulación general para algunos canales australes entre Puerto Montt y Laguna San Rafael, Chile (Crucero Cimar-Fiordo 1). *Cienc. Tecnol. Mar* 21, 17–48.

Silva, N., Sievers, H., Prado, R., 1995. Características oceanográficas y una proposición de circulación, para algunos canales australes de Chile entre 41°20'S y 46°40'S. *Revista de Biología Marina* 30, 207–254.

So, Y., Kuhfeld, W.F., 1995. Multinomial logit models, in: SUGI 20 Conference Proceedings. pp. 1227–1234.

Somerton, D., Otto, R.S., 1986. THE GOLDEN KING CRAB, LITHODES AEQUISPINA, IN. Fishery Bulletin 84, 571.

Stevens, B.G., 2014. King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management [WWW Document]. Routledge & CRC Press. URL <https://www.routledge.com/King-Crabs-of-the-World-Biology-and-Fisheries-Management/Stevens/p/book/9781439855416> (accessed 8.13.21).

Stevens, B.G., 1990. Temperature-dependent growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschatica*) and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the eastern Bering Sea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47, 1307–1317.

Stevens, B.G., Lovrich, G., 2012. Serie “El Mar Argentino y sus recursos pesqueros”. Tomo 6 – Los crustáceos de interés pesquero y otras especies relevantes en los ecosistemas marinos. URL https://www.inidep.edu.ar/wordpress/?page_id=3843 (accessed 8.13.21).

Stuardo, J., Solis, I., 1963. Biometría y observaciones generales sobre la biología de *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Universidad.

Tu, C.-Y., Chen, K.-T., Hsieh, C., 2018. Fishing and temperature effects on the size structure of exploited fish stocks. Sci Rep 8, 7132. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25403-x>

Valle-Levinson, A., Jara, F., Molinet, C., Soto, D., 2001. Observations of intratidal variability of flows over a sill/contraction combination in a Chilean fjord. Journal of Geophysical Research: Oceans 106, 7051–7064. <https://doi.org/10.1029/2000JC900157>

Venables, W., Ripley, B., 2002. Modern Applied Statistics with S, 4th ed [WWW Document]. URL <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>. (accessed 9.26.22).

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2013. Modern applied statistics with S-PLUS. Springer Science & Business Media.

Vinuesa, J.H., 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Cont. Inst. Nac, Inv. y Des. Pesq 44, 1.

Weisstein, E.W., 1999. Cross-correlation. MathWorld--A Wolfram Web Resource.

Wood, S.N., 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC.

Wood, S.N., 2003. Thin plate regression splines. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology) 65, 95–114.

Wood, S.N., 2000. Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 62, 413–428.

Zheng, J., 2008. Temporal Changes in Size at Maturity and Their Implications for Fisheries Management for Eastern Bering Sea Tanner Crab. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 41, 137–149. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m623>



10. ANEXO I

Las variaciones del *TRF* identificadas en este estudio podrían ser consecuencia de un efecto retrasado en un corto o mediano plazo de W_j , el índice U_j o C_j , sobre este parámetro de la historia de vida de *L. santolla*. Esta fue una de las interrogantes que surgieron a partir de los resultados expuestos en esta tesis. Para estudiar el efecto retrasado de estas variables sobre el *TRF*, se realizó un análisis de correlación cruzada (Weisstein, 1999). La correlación cruzada es un método estándar para estimar el grado en que se correlacionan dos series. Se consideran dos series $X(i)$ e $Y(i)$ donde $i=0,1,2\dots N-1$.

Se utilizó las series de W_j , U_j estimadas para RLL entre los años 2012 y 2014, y por otra parte se utilizó C_j obtenidos para RLL entre los años 2012 y 2019. Estas fueron correlacionadas con la serie temporal de la *TRF* en RLL entre los años 2014 y 2019. Para el análisis se utilizó la función “*ccf*” del software R, que permite realizar correlaciones cruzadas entre 2 series de tiempo.

Los resultados de las correlaciones cruzadas se presentan a continuación:

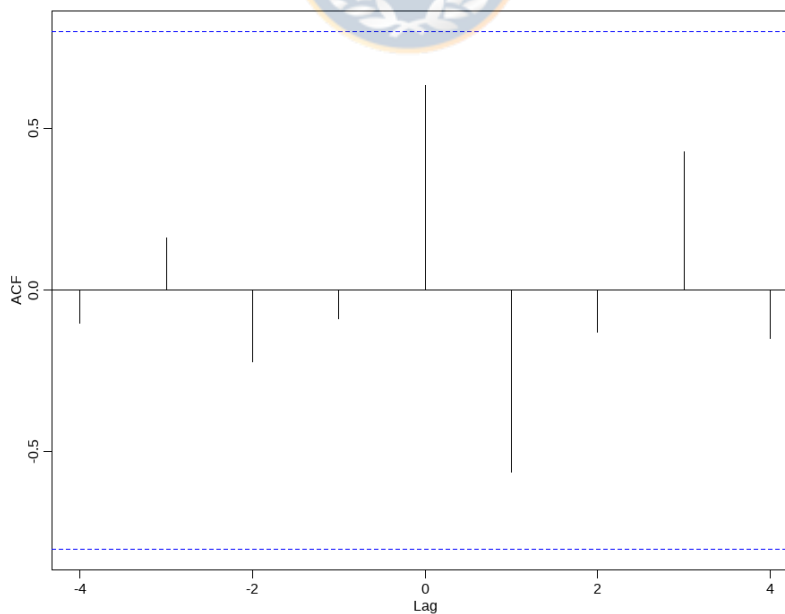


Figura 1. Correlación cruzada entre W_j y *TRF* con 4 lags de desfase para RLL. Líneas azules son Límites de confianza inferior y superior.

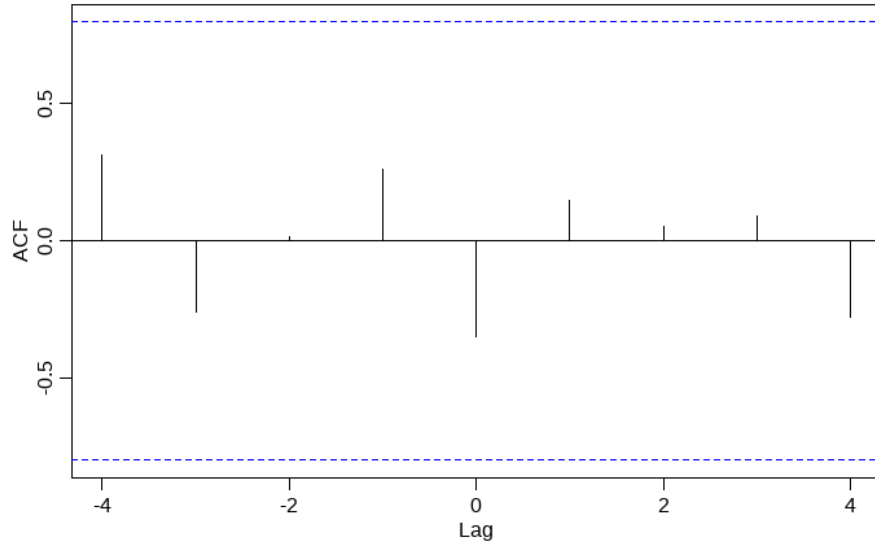


Figura 2. Correlación cruzada entre U_j y TRF con 4 lags de desfase para RLL. Líneas azules son Límites de confianza inferior y superior.

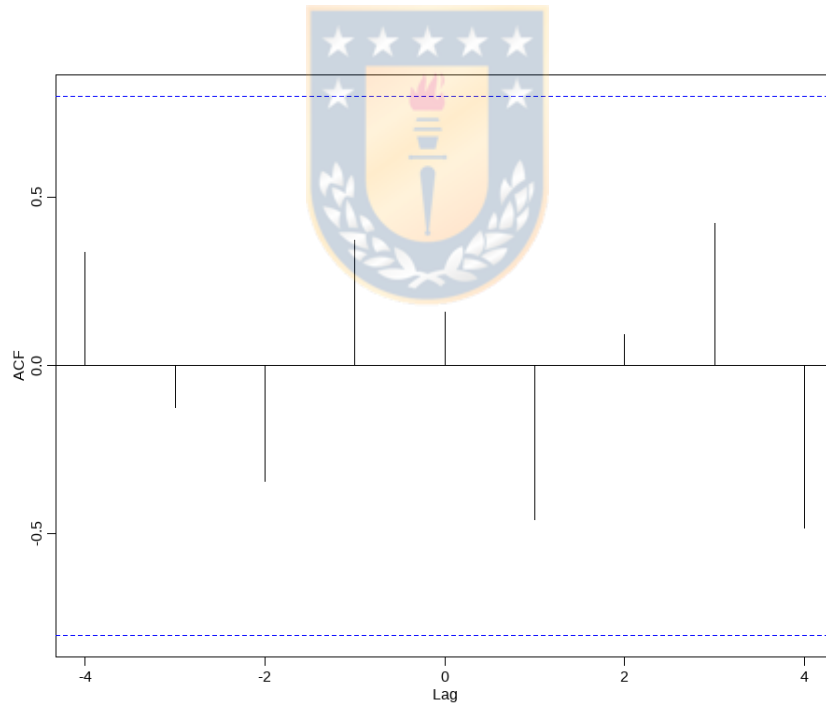


Figura 3. Correlación cruzada entre C_j y TRF con 4 lags de desfase en RLL. Líneas azules son Límites de confianza inferior y superior.

Los resultados indican que las correlaciones cruzadas no fueron estadísticamente significativas en explicar el efecto de W_j , U_j o C_j en el corto o mediano plazo, sobre la variabilidad del TRF . Esta nula relación entre las variables explicativas y la variable dependiente se evidencia al ver las Figuras 1, 2 y 3, en las cuales se aprecia que las estimaciones estuvieron dentro de los límites de confianza. Creemos que la nula relación se debe principalmente a que las series de tiempo empleadas para los análisis fue muy pequeña. Se debe contar con una serie de tiempo mas extensa para obtener resultados que puedan dar cuenta de la relación de las variables explicativas con el TRF en el corto o mediano plazo.

No se realizaron las pruebas de correlaciones cruzadas en RMN y RMS, debido a que las series temporales de las variables presentaban una menor cantidad de datos que RLL.

