

Ciclo de muda y reproducción de la población del langostino *Pleoticus muelleri*
(Crustacea, Penaeoidea) de Mar del Plata

Molting cycle and reproduction in the population of the shrimp *Pleoticus muelleri*
(Crustacea, Penaeoidea) from Mar del Plata

Ana Cristina Díaz^{1, 3*}

Ana María Petriella^{2, 3}

Jorge L. Fenucci^{2, 3}

¹ CIC Pcia
Buenos Aires

² CONICET
Argentina

³ Departamento de Ciencias Marinas
Universidad Nacional de Mar del Plata
Funes 3350
B7602AYL Mar del Plata, Argentina
*E-mail: acdiaz@mdp.edu.ar

Recibido en marzo de 2003; aceptado en junio de 2003

Resumen

El objetivo del trabajo fue estudiar el ciclo de muda de la población de *Pleoticus muelleri* de Mar del Plata mediante el análisis de la proporción de estadios de muda y su relación con la madurez gonadal. El análisis del ciclo de muda reveló patrones de actividad que se relacionan con el estadio reproductor y con la estación del año. Machos y hembras exhibieron sincronía en la muda. Durante el pico de la estación reproductora, el verano, se prolonga la duración de la intermuda. Las hembras maduras detienen el ciclo de muda en la intemuda o inicio de la premuda y sólo lo reanudan después del desove; en premuda avanzada los ovarios están en reabsorción. La actividad reproductora se inicia en la primavera y se extiende hasta el otoño, con el máximo de hembras impregnadas en verano. Los ovarios tienen crecimiento rápido, desde inmaduros hasta maduración total, desde la primavera hasta el verano, como respuesta al incremento de la temperatura y del fotoperíodo. La potencialidad de impregnación en las hembras es independiente de la talla; la talla inicial corresponde a los 6 g de peso. El incremento del índice gonadosomático durante la maduración indica la gran cantidad de reservas que requiere el desarrollo ovocitario. Este requerimiento se evidencia por los valores de los índices hepatopancreáticos de las hembras que fueron más altos que los de los machos.

Palabras clave: Crustacea, Penaeoidea, crecimiento, muda, reproducción.

Abstract

The relationship between the molting cycle and gonadal maturation was investigated in the *Pleoticus muelleri* population from coastal waters of Mar del Plata, Argentina. The analysis of the molting activity revealed activity patterns that vary conspicuously with both the changes in shrimp reproductive status and the season. Males and females exhibited a molt synchronism and the intermolt lengthened during the reproductive season. Intermolt and early premolt females presented ripe ovaries, but in late premolt females, ovaries were in resorbed condition. The reproductive activity begins in spring and extends until autumn, with the maximum of impregnated females in summer. Ovarian development from immature to ripe was rapid in spring and summer, probably due to the increase in temperature and photophase. The potentiality of impregnation is independent of the size of females at least 6 g in weight. The large quantity of reserves and food needed for oocyte development was evidenced by the increment of the gonadosomatic index during maturation. Females showed higher hepatopancreatic indexes than males, which could be related to the high energetic requirement.

Key words: Crustacea, Penaeoidea, growth, molt, reproduction.

Introducción

Las poblaciones de crustáceos decápodos muestran una periodicidad en los ritmos individuales de muda que varía geográficamente; la temperatura, el fotoperíodo y otros factores ambientales interactúan como señales que desencadenan los ciclos de muda y reproductor. Una manera de inferir la duración relativa de cada estadio de muda dentro del ciclo completo es el análisis del porcentaje de animales recolectados en un determinado estadio (Drach, 1944; Scheer, 1960). Se dispone de poca información acerca de la relación entre el proceso de muda y las fluctuaciones del ambiente. La mayoría de los trabajos sobre poblaciones se refieren a las pesquerías de crustáceos y no se interesan directamente en fenómenos tales como la regulación de la muda.

En general, la elaboración de curvas de crecimiento es una herramienta empleada frecuentemente en el estudio del manejo de las pesquerías de crustáceos. El análisis de la frecuencia de tallas muestra los picos de abundancia de cada estadio. Examinando muestras secuenciales, la diferencia entre las medias de estas distribuciones indica el crecimiento. Este método de estudio del crecimiento sólo es practicable si los individuos presentan un crecimiento significativo a lo largo del año, poseen una época de cría limitada y no realizan migraciones que alteren la composición de la población estudiada (Petriella y Boschi, 1997).

La relación entre muda y reproducción en los crustáceos ha sido estudiada desde hace décadas (Adiyodi y Adiyodi, 1970). En algunas especies, la cópula, el desove y el período de incubación de los huevos son más exitosos si están sincronizados con la muda. El intervalo entre el apareamiento y la oviposición varía ampliamente en las distintas especies de crustáceos; esta variación está relacionada con los estadios del ciclo de muda de las hembras en el momento de la cópula, el método de transferencia y almacenamiento del esperma y la forma en que los huevos eclosionan. Las diferentes modalidades han evolucionado en los distintos grupos de crustáceos de acuerdo con los ciclos de vida particulares y el ambiente en donde se desarrollan. En general, en los camarones de télico cerrado, el apareamiento ocurre entre hembras “blandas” (recién mudadas) y machos “duros” (en intermuda) (Browdy, 1992), por lo que la impregnación de la hembra sólo es posible durante un corto intervalo de tiempo. En las especies de télico abierto como *Pleoticus muelleri* (Bate) la cópula se produce entre animales en intermuda e inmediatamente antes del desove (Yano *et al.*, 1988).

El fotoperíodo y la temperatura parecen ser las señales estacionales que sincronizan los ciclos individuales de muda. En un determinado momento del año, todas las hembras de una población tienen el mismo estado de desarrollo ovárico; generalmente estos patrones de puesta altamente sincrónicos se producen en las especies con larva planctónica que, en las latitudes más altas, dependen para su alimentación de los picos de producción primaria (Sastry, 1983). La interacción entre la temperatura del agua de mar y el fotoperíodo es una señal que

Introduction

Populations of decapod crustaceans show periodical individual rhythms of molt that vary geographically; temperature, photoperiod and other environmental factors interact like signals to cause molting and reproductive cycles. One way of estimating the relative duration of each molting stage in the whole cycle is the analysis of the percentage of animals collected in a specific stage (Drach, 1944; Scheer, 1960). There is little information about the relationship between molting cycle and environmental fluctuations. Most of the studies on crustacean populations are related to fisheries and are not directly interested in the regulation of the molting cycle.

In general, the elaboration of growth curves is frequently used as a tool to study the management of a crustacean fishery. The analysis of the frequency of size classes shows the abundance peaks for each stage. Examining sequential samples, the difference between the means of the distributions indicates the growth. This method of study is only possible if the individuals present significant growth throughout the year, a limited breeding time and if they do not present migrations that alter the composition of the studied population (Petriella and Boschi, 1997).

The relationship between molt and reproduction in crustaceans has been studied for decades (Adiyodi and Adiyodi, 1970). In some species, mating, spawning and incubation of eggs are more successful if they are synchronized. The time between mating and spawning varies greatly among the different crustacean species; this variation is related to the molt stage of the females at the moment of mating, the method used to transfer and store the sperm, and the way of egg hatching. The different modes have evolved in the distinct groups of crustaceans according to particular life cycles and the environment in which they have developed. Commonly, in animals of close thelycum, mating occurs between “soft” (recently molted) females and “hard” (in intermolt) males (Bowdy, 1992), so the impregnation of the female is only possible in a short period of time. In open thelycum species, like *Pleoticus muelleri* (Bate), mating occurs between animals in intermolt and immediately before spawning (Yano *et al.*, 1988).

Photoperiod and temperature seem to be the seasonal cues that synchronize the individual molting cycles. In a determined moment of the year, all the females in a population have the same stage of ovarian development; generally these highly synchronic spawning patterns occur in species with planktonic larvae that, in high latitudes, depend on the peaks of primary production to feed (Sastry, 1983). The interaction between water temperature and photoperiod gives a signal that induces molt when the environmental conditions are appropriate for growth and permits a suitable synchronization of molt and reproduction (Conan, 1985).

The Argentine shrimp *P. muelleri* is distributed throughout the Atlantic littoral, from Espiritu Santo, Brazil (20° S), to the Patagonian littoral off the coast of San Julián, Santa Cruz, Argentina (50° S). The whole life cycle of this species occurs

induce la muda cuando las condiciones en el ambiente son las adecuadas para el crecimiento y permite que los ciclos de muda y reproducción se sincronicen adecuadamente (Conan, 1985).

El langostino argentino *P. muelleri* se distribuye en el litoral Atlántico desde los 20° S, frente a Espíritu Santo, Brasil, hasta el litoral patagónico a los 50° S, frente a las costas de San Julián, Santa Cruz, Argentina. El ciclo de vida de esta especie se desarrolla totalmente en el mar, sin ingresar a regiones estuarinas costeras. Se han realizado investigaciones acerca de su importancia como recurso pesquero en la región de pesca de Mar del Plata (Angelescu y Boschi, 1959) y en el litoral de Chubut (Boschi y Mistakidis, 1966). Más recientemente se han realizado estudios de las pesquerías de Bahía Blanca (Wyngaard y Bertuche, 1982) y del litoral patagónico (Boschi, 1989). Si bien la pesquería de esta especie es muy importante en cuanto a su volumen y extensión geográfica, los volúmenes medios anuales en la zona de estudio (Mar del Plata, Argentina) son de apenas 204 t, con una fuerte fluctuación de la biomasa mensual (Bertuche *et al.*, 2000).

El objetivo del presente trabajo fue estudiar el ciclo de muda y su relación con la madurez gonadal en la población de *P. muelleri* de la zona costera de Mar del Plata, Argentina.

Materiales y métodos

Las observaciones de campo sobre muda y reproducción se realizaron a partir de cuatro muestras correspondientes a cada estación del año, de verano a primavera, tomadas en los meses de octubre, enero, abril y agosto de 2000. Éstas se obtuvieron en el área costera de Mar del Plata mediante pesca con una lancha costera, analizando entre 58 y 100 ejemplares por muestra. El arte de pesca utilizado fue una red de arrastre de 40 mm de malla (medidos entre centros de nudos opuestos con la malla estirada) y 1.2 m de abertura vertical. Se realizaron lances de 30' a 15 m de profundidad, registrándose la temperatura del agua. En la tabla 1 se indica la temperatura mensual promedio del agua de mar en la superficie del área de muestreo (38°03' S; 57°33' W) (<http://www.hidro.gov.ar>).

En cada ejemplar se determinó el sexo por la presencia del petasma en el macho y se midieron el largo de cefalotórax (desde el margen postorbital hasta el extremo dorsal posterior) y el peso húmedo (con una precisión a la centésima de gramo).

Se efectuó la disección de hembras y machos. El ovario se observó macroscópicamente, clasificándolo de acuerdo con su color y forma en estadios: I, inmaduro; II, previtelogénesis; III, vitelogénesis primaria; IV, maduración total; y V, desovados (Díaz, 2001). La observación macroscópica se fundamentó en la descripción histológica previa de la misma especie (Angelescu y Boschi, 1959). El estado de madurez de los machos se determinó de acuerdo con la presencia de espermatóforo en las coxas del quinto par de pereopodos, de acuerdo con la escala propuesta por King (1948): I, coxas vacías; II, coxas con espermatóforo inmaduro; y III, coxas con espermatóforo maduro. Se estimó el tamaño del 50% de las hembras impregnadas y la talla de la primera madurez sexual.

completely in the sea, without entering coastal estuaries. Early studies about the importance of this species as a commercial resource were carried out in the fishing area of Mar del Plata (Angelescu and Boschi, 1959) and the littoral of Chubut (Boschi and Mistakidis, 1966). Further studies were performed on the fisheries of Bahía Blanca (Wyngaard and Bertuche, 1982) and the Patagonian littoral (Boschi, 1989). The fishery of this species is very important because of its volume and geographic extension, but mean yearly volumes in the area studied (Mar del Plata, Argentina) are of only 204 t and biomass shows a great monthly fluctuation (Bertuche *et al.*, 2000).

This work presents the study of the molting cycle and its relation to gonadal maturation in the population of *P. muelleri* from the coastal waters of Mar del Plata, Argentina.

Materials and methods

Field observations on molt and reproduction were made seasonally during January, April, August and October 2000 (from summer to spring). The four samples were obtained along the coastal area of Mar del Plata with a fishing boat, analyzing between 58 and 100 individuals per sample. Sampling was carried out with a 1.20-m-long trawl, with 40-mm mesh (between two knots). Random trawls of 30' were performed at 15 m depth, measuring the water temperature during the sampling. Table 1 summarizes the mean monthly sea surface temperature for the study area (38°03' S, 57°33' W) (<http://www.hidro.gov.ar>).

Sex was determined by the presence of the petasma in the males, and the cephalothorax length (from the postorbital margin to the dorsal posterior end) and wet weight (to the nearest 0.001 g) were measured.

Tabla 1. Temperatura mensual promedio del agua de mar en superficie de Mar del Plata desde 1927 a la fecha.

Table 1. Mean monthly sea surface temperature of Mar del Plata since 1927.

Mes	Temperatura del agua de mar		
	Máxima	Mínima	Promedio
Enero	24.7	15.9	20.2
Febrero	24.3	16.3	20.9
Marzo	24.0	15.5	20.0
Abril	20.8	11.4	16.7
Mayo	17.4	9.0	13.7
Junio	14.8	7.2	11.0
Julio	13.8	6.2	9.3
Agosto	12.5	6.4	9.4
Septiembre	15.1	8.1	10.9
Octubre	17.5	9.9	13.4
Noviembre	20.0	12.1	15.8
Diciembre	24.6	14.3	18.4

Para reconocer el estadio de muda se observaron los urópodos en cada ejemplar, determinándose los estadios A, B, C y D, y los subestadios D₀, D₁ y D₂, según los criterios establecidos previamente (Díaz y Petriella, 1990).

Se calculó el índice hepatopancreático (IH) e índice gonadosomático (IG) pesando en fresco los hepatopáncreas y ovarios o testículos, respectivamente, y relacionándolos con el peso total de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$I = \frac{\text{peso del órgano}}{\text{peso del cuerpo}} \times 100$$

Los datos obtenidos se analizaron estadísticamente mediante análisis de regresión y ANCOVA para la relación entre el largo de cefalotórax y el peso; test de homoscedasticidad de Bartlett y ANOVA para comparar largo de cefalotórax, peso, IH e IG; y χ^2 para comparar los porcentajes de aparición de estadios de muda y estadios de maduración gonadal (Sokal y Rohlf, 1995).

Resultados

Datos morfométricos

Se analizaron un total de 346 ejemplares. La red de arrastre utilizada fue selectiva ya que en las capturas no se obtuvieron langostinos menores de 12 mm de largo de cefalotórax. Las tallas máximas y mínimas observadas en el área de estudio a lo largo del año fueron de 13 y 42 mm, correspondientes a 1.4 y 34.4 g de peso.

Los datos morfométricos y los índices somáticos de los machos y hembras recolectados se muestran en la tabla 2.

La proporción de sexos en el total de las muestras analizadas fue de aproximadamente 2:1 (hembras: machos), pero ésta no fue homogénea en todas las épocas del año. En la muestra correspondiente al invierno el 65% fueron machos, mientras que en el otoño el 60% estuvo constituido por hembras. Los machos presentaron valores de peso, largo de cefalotórax, IH e IG menores que los de las hembras en todas las muestras.

Tabla 2. Datos morfométricos de machos y hembras durante un año. Los datos se expresan como valores promedio $\pm$ error estándar. N: número de individuos. * Cada dato morfométrico fue significativamente diferente para machos y hembras ($P < 0.05$, ANOVA).

Table 2. Morphometric data of males and females during one year. Data are expressed as mean values $\pm$ standard error. N: number of individuals. * Each morphometric datum was significantly different between males and females ($P < 0.05$, ANOVA).

	Machos	Hembras
Largo cefalotórax (mm)	19.1 $\pm$ 2.65 *	21.7 $\pm$ 5.02 *
Peso (g)	4.99 $\pm$ 1.903*	8.41 $\pm$ 5.721*
Índice hepatopancreático	2.43 $\pm$ 1.260*	2.74 $\pm$ 1.184*
Índice gonadosomático	1.48 $\pm$ 0.662*	2.60 $\pm$ 2.822*
N	122	224

Males and females were dissected. Ovaries were observed macroscopically, classifying them according to the color and shape into stages: I, immature; II, previtellogenesis; III, primary vitellogenesis; IV, ripe; and V, spent (Díaz, 2001). The macroscopic examination was based on the previous histological description for the same species (Angelescu and Boschi, 1959). The state of maturation in males was determined by the presence of the spermatophore on the coxae of the fifth pair of pereopods, following the scale proposed by King (1948): I, empty coxae; II, coxae with immature spermatophore; and III, coxae with mature spermatophore. The size of 50% of the impregnated females and the size at first sexual maturity were determined.

Molt stages were identified by the observation of the uropods, determining the stages A, B, C and D, and the sub-stages D₀, D₁ and D₂, according to the criterion previously established by Díaz and Petriella (1990).

The hepatopancreatic index (HI) and gonadosomatic index (GI) were calculated weighing the hepatopáncreas, ovaries and testicles and relating them to total weight as follows:

$$I = \frac{\text{organ wet weight}}{\text{body wet weight}} \times 100$$

The cephalothorax length-body weight relationship was determined by regression analysis; ANCOVA was used to test differences among regression lines. Cephalothorax length, body weight, HI and GI were analyzed by means of Bartlett's homogeneity test and ANOVA; slopes and elevation were compared by ANCOVA. The χ^2 test was employed to compare the frequencies of molt stages and maturation stages (Sokal and Rohlf, 1995).

Results

Morphometric data

A total of 346 specimens were analyzed. The sampling trawl was selective because there were no shrimp with a cephalothorax length inferior to 12 mm. The maximum and minimum sizes observed in the study area during the year were 13 and 42 mm, corresponding to 1.4 and 34.4 g wet weight, respectively.

Morphometric data and somatic indexes of males and females are shown in table 2.

The proportion of females:males in the total of samples analyzed was 2:1, but this proportion was not homogeneous at different times of the year. In the winter sample, 65% were males, whereas in autumn, 60% were females. The males showed lower values of weight, cephalothorax length, GI and HI than females in all the samples.

The relationship between weight and cephalothorax length was fitted to an exponential regression for males and females. There were no significant differences between sexes (fig. 1).

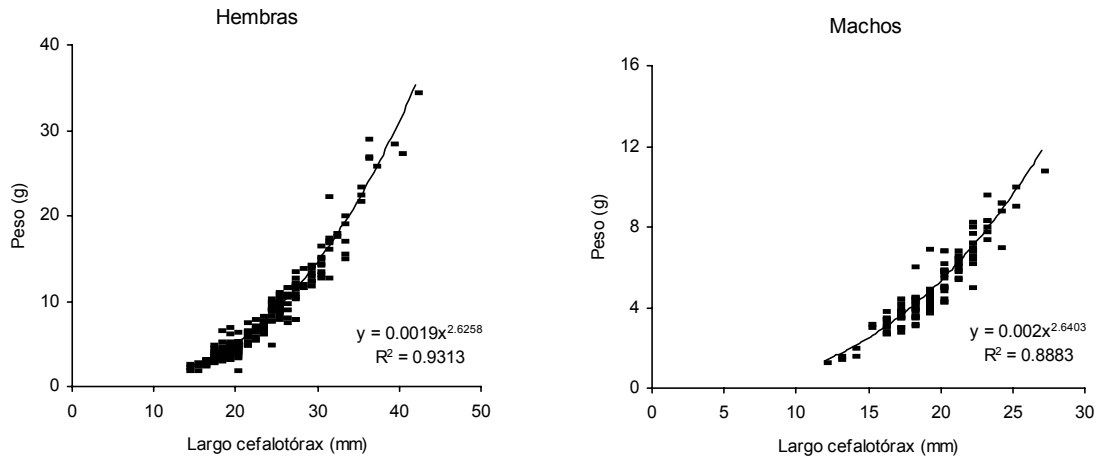


Figura 1. Relación entre el largo de cefalotórax y el peso húmedo de hembras y machos de *Pleoticus muelleri*.
Figure 1. Relationship between cephalothorax length and wet weight of *Pleoticus muelleri* females and males.

La relación entre el peso y el largo de cefalotórax se ajusta a una regresión exponencial tanto en los machos como en las hembras, sin diferencias significativas entre sexos (fig. 1).

Con respecto al IH, el correspondiente a las hembras fue significativamente más alto que el de los machos ($P < 0.05$). Las variaciones estacionales de los IH indican que los más bajos se registran en primavera (2.15%) y verano (2.55%), se incrementan durante el otoño y alcanzan sus valores máximos en invierno (3.06%).

En la tabla 3 se presentan los valores medios de IG de hembras y machos en los diferentes estadios de maduración. En el caso del índice ovárico se observa que los valores para los distintos estadios de maduración son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$), variando desde 0.99 para el estadio I (inmaduro) hasta 8.05 en el estadio IV (maduro). Los IG de los machos también muestran diferencias significativas entre los distintos estadios.

Ciclo de muda

Se realizó el reconocimiento del estadio del ciclo de muda en todos los ejemplares muestreados. Las frecuencias de estadios de muda a lo largo del año se muestran en la figura 2.

Durante el otoño, período en el que la frecuencia de muda comienza a alargarse, el 87% de los ejemplares se observaron en C y D (intermuda y premuda). En el invierno el 75% se encontraron en intermuda. En la primavera no predomina un estadio de muda único y la frecuencia de aparición de los estadios de postmuda (A y B) fue relativamente alta (16.5%). Esto se corrobora con los datos presentados en la figura 3, que muestra la frecuencia de animales en postmuda (A y B) a lo largo del año; en el verano la frecuencia de animales blandos declina (2.7%). En el verano el 48% de los animales estaban en intermuda.

Actividad reproductora

Se determinó la estación de desove mediante la frecuencia de animales maduros y el IG medio calculado para cada

The HI in the females was significantly higher than in the males ($P < 0.05$). Seasonal changes of the HI indicate that the lowest values are recorded in spring (2.15%) and summer (2.55%), they increase in autumn and the highest values occur in winter (3.06%).

Mean GI values for males and females at different stages are presented in table 3. The ovarian index was statistically different at different stages of maturation ($P < 0.05$), ranging from 0.99% at stage I (immature) to 8.05% at stage IV (ripe). The GI for males also showed significant differences among the stages of maturation.

Molting cycle

Molt stages were identified in all the individuals. The frequency of the molt stages throughout the year is shown in figure 2.

In autumn, period in which the molting cycle extends its duration, 87% of individuals were observed in stages C and D (intermolt and premolt). In winter, 75% of the shrimp were in intermolt. No molt stage prevails in spring and the frequency of postmolt stages (A and B) was relatively high (16.5%); this

Tabla 3. Índice gonadosomático (IG) de hembras y machos en distintos estadios de maduración gonadal. Los datos se expresan como valores medios $\pm$ error estándar. * Significativamente diferentes ($P < 0.05$, ANOVA).

Table 3. Gonadosomatic index (GI) of females and males at different stages of gonadal maturation. Data are expressed as mean values $\pm$ standard error. * Significantly different ($P < 0.05$, ANOVA).

Estadio gonadal		IG (GI) $\pm$ s
Hembras	I	0.99 $\pm$ 0.5643*
	II	3.72 $\pm$ 1.4427*
	III	6.62 $\pm$ 1.6691*
	IV	8.05 $\pm$ 3.5522*
Machos	I	1.05 $\pm$ 0.5392*
	II	1.53 $\pm$ 0.6332*
	III	1.89 $\pm$ 0.5567*

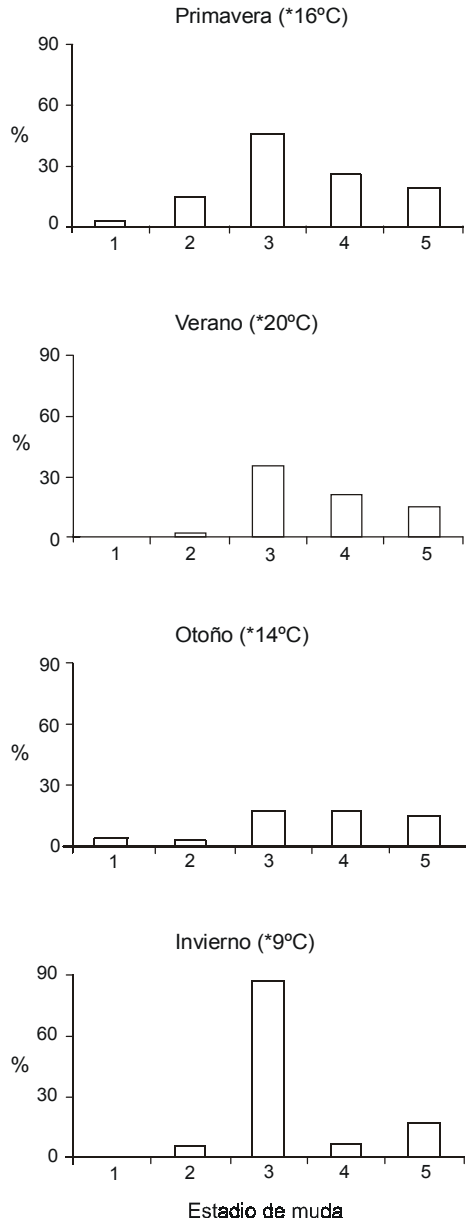


Figura 2. Distribución de frecuencias de estadios del ciclo de muda (*temperatura del agua). 1: A, postmuda temprana; 2: B, postmuda tardía; 3: C, intermuda; 4: D₀, premuda temprana; 5: D₁₋₂, premuda tardía.

Figure 2. Frequency distribution of molting stages (*water temperature). 1: A, early postmolt; 2: B, late postmolt; 3: C, intermolt; 4: D₀, early premolt; 5: D₁₋₂, late premolt.

estación del año. El uso del IG para determinar el estadio de madurez gonadal presupone que este índice es independiente del peso. Para determinar si se cumple con esta condición se analizó la regresión IG y el peso total. El coeficiente de correlación r fue de 0.58, valor significativo a $P < 0.05$; por lo tanto, el análisis puede realizarse a partir del estadio de madurez gonadal.

El porcentaje de hembras en los diferentes estadios de maduración gonadal para cada estación del año se muestra en la figura 4. Las variaciones en el porcentaje de estadios de

supports the data observed in figure 3. In summer, the frequency of soft animals decreases (2.7%). During the maximum reproductive activity, 48% of the individuals were in intermolt.

Reproductive activity

Spawning season was determined using the frequency of immature animals and the GI calculated for each season. The use of GI to determine the stage of gonadal maturation presupposes that this index is independent of weight. To determine whether this independence existed, total wet weight and GI were analyzed using regression equations. The correlation coefficient was 0.58 and was significant ($P < 0.05$), so the analysis was done using the stage of gonadal maturation.

The percentage of females in different stages of gonadal maturation for each season is shown in figure 4. The variation in the percentage of the maturation stages in females was correlated with the changes in GI. High percentages of mature females in the samples were related to high GI. In all the samples there were females in stages I and II (immature and previtellogenesis). Stage III (primary vitellogenesis) was present in the autumn and spring samples. The stage of complete maturation (stage IV) was only present in the summer (35%) and autumn (2%) samples. Regarding males, all the shrimp from the summer sample had a spermatophore (fig. 5).

Frequency distribution of total female weight and impregnated females is shown in figure 6 and proves that the potentiality of impregnation is independent of weight. The minimum weight of an impregnated female was 6 g; the weight at which 50% females are impregnated was estimated to be 12 g. The high proportion of impregnated females with different weights would suggest that mating occurs several times during the adult phase.

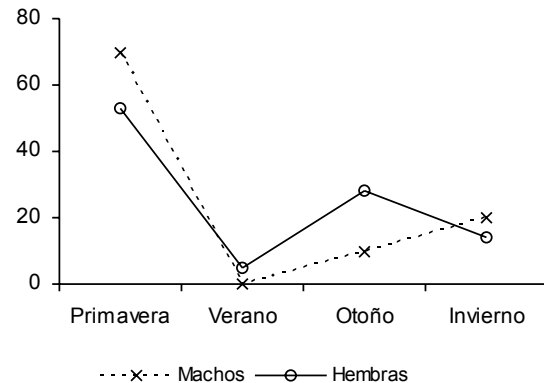


Figura 3. Frecuencia de animales en postmuda (estadios A y B).
Figure 3. Frequency of animals in postmolt (stages A and B).

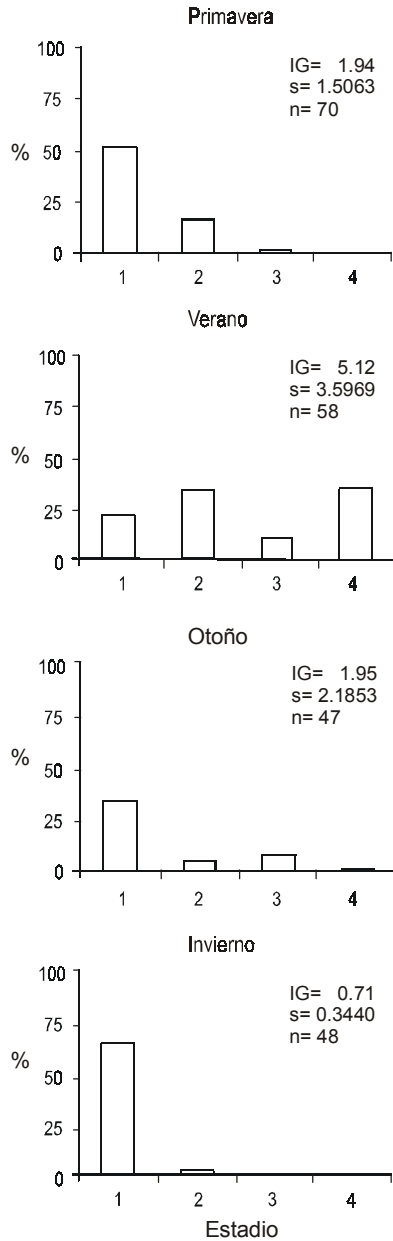


Figura 4. Distribución de frecuencias de estadios de maduración ovárica.
Figure 4. Frequency distribution of ovarian maturation stages.

madurez de las hembras se pueden relacionar con los cambios en los valores de IG; altos porcentajes de hembras maduras en las muestras corresponden a altos valores de IG. En todas las muestras se encuentran hembras en estadios I y II (inmaduras y en previtelogénesis). El estadio III (maduración incipiente) estuvo representado en las muestras de primavera a otoño. El estadio de maduración total (estadio IV) aparece, en cambio, sólo en las muestras de verano (35%) y otoño (2%).

Con respecto a los machos, todos los ejemplares del muestreo de verano poseían espermátforo (fig. 5).

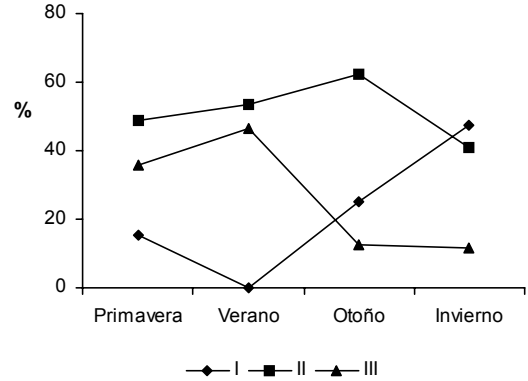


Figura 5. Porcentaje de estadios de maduración de machos. I: coxas transparentes; II: coxas blancas; III: coxas verdes.
Figure 5. Percentage of male maturation stages. I: transparent coxae; II: white coxae; III: green coxae.

There was no mature or impregnated female from autumn to summer. The months of spring and autumn are of transition; maturation starts in spring and residual oocyte degeneration occurs in autumn. During summer there is evident reproductive activity, coinciding with the high temperatures.

The relationship between the ripe ovary weight (stage V) and body weight (ranging from 6 to 30 g) was determined in 24 impregnated females (fig. 7). A linear fit was established ($r = 0.94$), which indicates that the ovary weight increases at a similar rate to that of the body weight.

Molting cycle and ovarian maturation

Individual records revealed that vitellogenesis occurs during intermolt; 80% of the impregnated females were in intermolt and 20% in D_0 . No female in postmolt had a mature ovary, indicating that spawning occurs before ecdysis. Individual records of wild and laboratory-reared animals showed that vitellogenesis occurs in postmolt and intermolt,

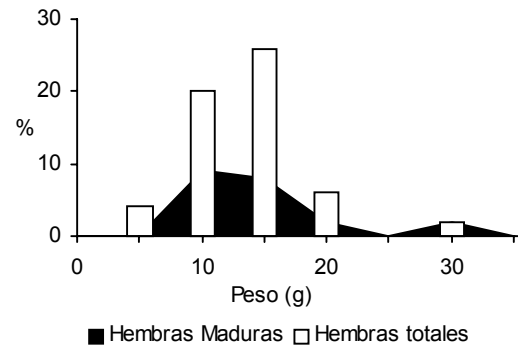


Figura 6. Distribución de frecuencias de peso de hembras fecundadas con respecto al total de hembras.
Figure 6. Frequency distribution of impregnated female weight versus total females.

La distribución de frecuencias de peso de todas las hembras y de las fecundadas se presenta en la figura 6, demostrando que la potencialidad de impregnación es independiente del peso. El peso mínimo de una hembra madura impregnada fue de 6 g; el peso al cual el 50% de las hembras están impregnadas fue estimado en 12 g. La elevada proporción de hembras impregnadas de distintos pesos indicaría que la cópula ocurre varias veces durante la fase adulta.

La ausencia de hembras maduras y fecundadas desde el otoño hasta el verano fue casi total. Los meses de primavera y otoño son de transición; en los primeros comienza la maduración y en los segundos tiene lugar la degeneración de los ovocitos residuales. Durante el verano existe una evidente actividad reproductora, coincidiendo con las altas temperaturas.

Se determinó la relación entre el peso del ovario maduro (estadio IV) y el peso del cuerpo en 24 hembras impregnadas con pesos de entre 6 y 30 g (fig. 7). Se encontró un ajuste lineal ($r = 0.94$) que indica que el peso del ovario incrementa a una tasa similar a la del peso corporal.

Ciclo de muda y maduración ovárica

Los registros individuales revelaron que la vitelogénesis se produce durante la intermuda. El 80% de las hembras impregnadas estaban en intermuda y el 20% en D_0 . No se encontró ninguna hembra en postmuda con ovarios maduros, indicando que el desove ocurre antes de la ecdisis. Los registros individuales de animales salvajes y mantenidos en laboratorio revelaron que la vitelogénesis ocurre en la postmuda y a lo largo de la intermuda, y que los desoves ocurren en estadio C y premuda temprana (D_0). Cuando los animales progresan hacia la premuda tardía (D_{1-2}) los ovarios están desovados o en reabsorción (fig. 8).

Discusión

Los ritmos biológicos se describen generalmente como dirigidos por un reloj interno, con su propio periodo, independiente del ambiente; su periodicidad se adaptaría secundariamente a los factores físicos externos. Los ciclos individuales de muda están sincronizados en la población, pero no hay información acerca de cómo esos patrones están adaptados localmente: si se ajustan de manera especie específica con los cambios rítmicos del ambiente o si existe algún componente genético (Conan, 1985). Los factores externos que disparan el sincronismo de la muda no se conocen bien. Como causantes de ese proceso sería quizás más apropiado buscar otros factores, tales como ritmos biológicos endógenos o intercambios de señales químicas entre individuos que mudan.

El análisis de la actividad de muda en la población de *P. muelleri* revela patrones de actividad que varían notablemente con los cambios en el estatus reproductor de los langostinos y con la estación. Machos y hembras exhiben una sincronía en la muda que se refleja en un pico en el porcentaje de animales blandos después de la época de desove (otoño). Si

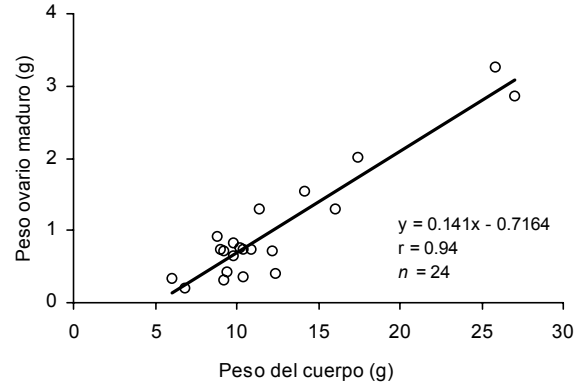


Figura 7. Relación entre el peso del ovario maduro y el peso del cuerpo.
Figure 7. Relationship between mature ovary weight and body weight.

and that spawning happens in stage C and early premolt (D_0). When the animals enter in late premolt (D_{1-2}), ovaries are spent or in resorptive condition (fig. 8).

Discussion

Biological rhythms are generally described as directed by an internal clock; the periodicity would adapt secondarily to external factors regardless of the environment. Individual molting cycles are synchronized in the population; however, there is no information about how these patterns are locally adapted: if they adjust in a species specific way with rhythmic environmental changes or if a genetic component exists (Conan, 1985). The external factors that control the molt synchronism are not well known, so it would be appropriate to look for other factors, such as endogenous biological rhythms or the exchange of chemical signals between molting individuals, as controlling the process.

The analysis of the molting activity in the population of *P. muelleri* reveals activity patterns that vary conspicuously with both the changes in shrimp reproductive status and the season. Males and females show a synchronism in the molt which reflects a peak in the percentage of soft animals after the spawning season (autumn). This phenomenon is unusual in free spawning populations; however, it has been documented for other species, such as *Sicyonia ingentis* (Burkenroad) (Anderson *et al.*, 1985), whose molt frequency was high in spring, before the spawning season, and in autumn and winter, when mature animals do not occur.

During summer, the maximum reproductive season of *P. muelleri*, molt stages C and D_0 lengthen like in other crustacean species (Aiken, 1973). Data suggest that not only the absolute duration of the molting cycle varies with season, but also the duration of each molt stage. Females in stages C and D present ripe ovaries; in D_2 and D_3 ovaries are in resorptive condition. This finding agrees with that described for other penaeoid species, such as *Fenneropenaeus indicus* (H. Milne Edwards) (Emmerson, 1980), *S. ingentis* (Anderson *et al.*, 1985) and *Artemesia longinaris* Bate (Petriella and Bridi,

bien este fenómeno es inusual en una población de desovantes libres, ha sido documentado en otras especies como por ejemplo en *Sicyonia ingentis* (Burkenroad) (Anderson *et al.*, 1985): la frecuencia de muda fue especialmente alta en la primavera, antes del inicio de la temporada de desove, y en los meses de otoño e invierno cuando los animales maduros son difíciles de encontrar.

Durante el pico de la estación reproductora de *P. muelleri*, el verano, se observa que los estadios de muda C y D₀ se prolongan, al igual que en otras especies de crustáceos decápodos (Aiken, 1973). No sólo varía la duración absoluta del ciclo de muda sino que también lo hace la duración de cada estadio con la época del año. Las hembras en estadios de muda C y D presentan ovarios maduros; en D₂ y D₃ los ovarios están en reabsorción. Esto concuerda con lo descrito para otras especies de penaeoideos, como *Fenneropenaeus indicus* (H. Milne Edwards) (Emmerson, 1980), *S. ingentis* (Anderson *et al.*, 1985) y *Artemesia longinaris* Bate (Petriella y Bridi, 1992). La reproducción y la muda son procesos a menudo sincrónicos y antagónicos en los decápodos (Emmerson, 1980; Adiyodi, 1985). Para demostrar esa interrelación, en los estudios reproductivos es importante registrar el estadio de muda de cada hembra o la incidencia de hembras blandas en cada muestra. En el langostino argentino se concluye que todas las hembras maduras se encuentran en intermuda (estadio C) o premuda temprana (estadio D₀).

A partir de los datos obtenidos no es posible aventurar una conclusión acerca del significado ecológico de la sincronía de muda de la población, pero se pueden discutir algunas hipótesis. De acuerdo con Reaka (1976), en estomatópodos la sincronía de muda provee un refugio temporal evitando el canibalismo; sin embargo, este comportamiento no es frecuente en las poblaciones de *P. muelleri*. También es posible que la sincronía proporcione mayores oportunidades para la cópula: el langostino es una especie de télico abierto y la cópula se produce durante un corto intervalo de tiempo durante el cual la hembra está madura y tanto el macho como la hembra están en el mismo estadio de muda (C, intermuda).

En latitudes tropicales y subtropicales las poblaciones de penaeoideos presentan un patrón bimodal de desove y reclutamiento (Unar y Naamin, 1984; Staples y Rothlisberg, 1990; Chu *et al.*, 1993). *Fenneropenaeus merguensis* (De Man) en el Golfo de Carpentaria (Rothlisberg *et al.*, 1985) tiene el principal reclutamiento en el otoño, con un pico de desove menor en primavera; una gran proporción de los nuevos reclutas madura y desova en el otoño. Sin embargo, debido a las condiciones desfavorables se produce una gran mortalidad de postlarvas y juveniles, y sobreviven muy pocos individuos de esta generación que contribuyen al stock reproductor de la primavera siguiente. Así, si bien hay dos períodos de desove, sólo una generación contribuye significativamente a la población adulta. *Metapenaeus ensis* (De Haan) exhibe una amplia estación de desove, de marzo a noviembre; los datos sugieren dos picos de desove, uno en marzo y otro en agosto y septiembre (Chu *et*

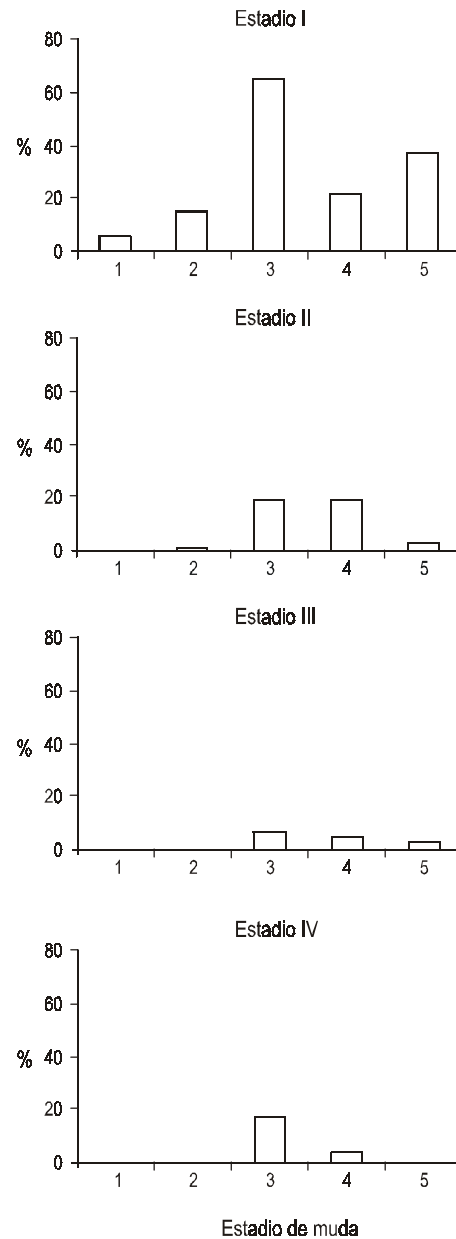


Figura 8. Frecuencia de ocurrencia de estadios de maduración ovárica en relación con el ciclo de muda. 1: A, postmuda temprana; 2: B, postmuda tardía; 3: C, intermuda; 4: D₀, premuda temprana; 5: D₁₋₂, premuda tardía.

Figure 8. Frequency of occurrence of ovarian maturation stages in relation to the molting cycle. 1: A, early postmolt; 2: B, late postmolt; 3: C, intermolt; 4: D₀, early premolt; 5: D₁₋₂, late premolt.

1992). Reproduction and molt in decapods are commonly synchronous and antagonistic processes (Emmerson, 1980; Adiyodi, 1985). To show this relationship in reproductive studies, it is important to record the molt stage of each female or the incidence of soft females in the samples. In the Argentine shrimp, all mature females are in intermolt (stage C) or early premolt (stage D₀).

From our research it is not possible to reach a conclusion about the ecological meaning of the molting synchrony in the

al., 1993). En latitudes templadas se observa un patrón de desove unimodal con un único período de reclutamiento bien definido. El tiempo de generación de los individuos es claramente un año; los camarones desovan durante el verano. Por ejemplo, *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) desova en primavera y en otoño en Florida Bay, pero sólo en verano en la costa norte de Carolina (Pérez-Farfante, 1969; Cook y Lindner, 1970). *Fenneropenaeus merguensis* exhibe un patrón bimodal a 25° S (Dredge, 1985), pero es unimodal en el sur de China (21–23° N) (Dall *et al.*, 1990). El desove de *S. ingentis* ocurre entre junio y octubre, con la posibilidad de desoves múltiples durante el verano (Anderson *et al.*, 1985). Kennedy *et al.* (1977), estudiando *Sicyonia brevirostris* Stimpson, encontraron que los desoves se producen durante todo el año, con picos de enero a marzo.

El langostino argentino tiene una amplia zona de distribución, con distintos patrones reproductivos. En el litoral patagónico (Chubut y norte del Golfo San Jorge) presenta un largo período de desove, con presencia de machos y hembras maduros sexualmente, que se extiende desde la primavera hasta el fin del verano (noviembre a marzo), con otro menos importante en invierno (agosto y septiembre) (Boschi, 1989). En la población de Mar del Plata, que muestra fluctuaciones anuales muy notorias en cuanto a numerosidad, la actividad reproductora se inicia en la primavera y se extiende hasta el otoño, con el máximo de hembras impregnadas en verano. Con respecto a la proporción de sexos, los resultados obtenidos en este trabajo muestran un predominio, casi general, de hembras en los meses de primavera, verano y otoño. Este fenómeno puede estar influido, entre otros factores, por un diferente grado de actividad, selectividad del arte de pesca, migraciones desiguales y/o una distribución diferencial de machos y hembras (Wenner, 1972). Para *Melicertus kerathurus* (Forskål) se registró esta misma diferencia en la proporción de sexos, misma que se ha atribuido al crecimiento diferencial de los sexos y a una mayor vulnerabilidad de las hembras luego de la época de reproducción (Rodríguez, 1985).

El presente estudio muestra un incremento progresivo de la talla de las hembras durante la estación reproductora, coincidiendo con lo descrito para *Metapenaeus ensis* (Crococ y Kerr, 1983). Este fenómeno puede estar relacionado con los altos requerimientos energéticos de la reproducción. La gran cantidad de reservas y alimento que requiere el desarrollo ovocitario es evidente al observar el incremento del IG durante la maduración. La razón principal para usar el IG en los estudios de reproducción es poder interpretar la variación debida a la talla de los individuos. Los IG se han usado extensamente en estudios con camarones marinos (Anderson *et al.*, 1985; Shlagman *et al.*, 1986; Potter *et al.*, 1989; El Hady *et al.*, 1990). Sin embargo, los resultados del presente trabajo indican que en *P. muelleri* el IG depende de la talla, coincidiendo con lo encontrado en *Melicertus plebejus* (Hess) (Courtney *et al.*, 1995). Los IH más altos de las hembras, comparados con los de los machos, podrían estar relacionados con las altas demandas energéticas ya que el hepatopáncreas es el principal órgano de

population, but some hypotheses may be discussed. According to Reaka (1976), the molt synchrony gives a temporary refuge to the stomatopods avoiding cannibalism; however, this behavior is not frequent in the population of *P. muelleri*. It is also possible that synchrony provides opportunities for mating, since *P. muelleri* is an open thelycum species and mating occurs in a short period of time during which the female is mature, and male and female are at the same molt stage (C, intermolt).

In tropical and subtropical latitudes, penaeoid populations show a bimodal pattern of spawning and recruitment (Unar and Naamin, 1984; Staples, and Rothlisberg, 1990; Chu *et al.*, 1993). *Fenneropenaeus merguensis* (De Man) in the Gulf of Carpentaria (Rothlisberg *et al.*, 1985) has the main recruitment in autumn, with a lower peak in spring; high proportions of new recruits attain maturity and spawn in autumn. However, there is a high mortality of postlarvae and juveniles due to the unfavorable environmental conditions, and few survivors from this generation contribute to the reproductive stock in the following spring. So, there are two spawning periods, but just one generation contributes significantly to the adult population. *Metapenaeus ensis* (De Haan) has a long spawning season, from March to November, and the data suggest two spawning peaks, one in March and the other in August and September (Chu *et al.*, 1993). In temperate latitudes, the spawning pattern is unimodal with a unique period of recruitment. The life span of the individuals is clearly one year and shrimp spawn in summer. For example, *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) spawns during spring and autumn in Florida Bay, but only in summer on the north coast of Carolina (Pérez-Farfante, 1969; Cook and Lindner, 1970). *Fenneropenaeus merguensis* exhibits a bimodal pattern at 25° S (Dredge, 1985), but it is unimodal in southern China (21–23° N) (Dall *et al.*, 1990). Spawning of *S. ingentis* occurs between June and October, with the possibility of multiple spawning during summer (Anderson *et al.*, 1985). Kennedy *et al.* (1977), working with *Sicyonia brevirostris* Stimpson, found that spawning occurs all year round, with peaks in January and March.

The Argentine shrimp has a large zone of distribution with different reproductive patterns. Along the Patagonian littoral (Chubut and north of San Jorge Gulf), it presents a long spawning period, which extends from spring to the end of summer (from November to March), with the presence of mature males and females, and a less important spawning period in winter (August to September) (Boschi, 1989). In the population of Mar del Plata waters, reproductive activity begins in spring and extends until autumn, with the maximum of impregnated females in summer. Regarding the female:male ratio, our results show a general predominance of females during spring, summer and autumn. This might be influenced by a different degree of activity, selectivity of the fishing net, unequal migrations and a distinct distribution of males and females (Wenner, 1972). The same difference in sex proportion was found for *Melicertus kerathurus* (Forskål), which was attributed to a different growth between sexes and the

almacenamiento de nutrientes de los crustáceos decápodos (Icely y Nott, 1992), e interviene en la movilización de lípidos hacia el ovario durante la maduración sexual de los peneidos (Teshima y Kanazawa, 1983; Mourente y Rodríguez, 1991).

En *Penaeus monodon* Fabricius (Primavera *et al.*, 1998), el tamaño más grande de las hembras se debe al mayor incremento en peso por muda que representa una tasa de crecimiento más rápida (Hansford y Hewitt, 1994). Makinouchi e Hirata (1995) observaron diferencias en ganancia en peso, de 5.5 g mes⁻¹ para machos y 10 g mes⁻¹ para hembras. En *P. muelleri* se observa que las hembras presentan tallas significativamente más grandes que los machos.

En los individuos estudiados se observó un rápido desarrollo de los ovarios, desde inmadurez a madurez total, desde la primavera hasta el verano. Probablemente esta rápida maduración ovocitaria se deba al incremento de la temperatura y a la duración del fotoperíodo que tiene lugar en esos meses, tal como lo demostró Laubier-Bonichon (1978) estudiando la maduración sexual de los peneidos. En *Melicertus kerathurus*, las hembras de gran talla alcanzan la madurez total desde principios hasta finales de abril (primavera) (Rodríguez, 1985).

Al analizar la distribución de frecuencias de peso de todas las hembras con respecto a las fecundadas se comprobó que la potencialidad de impregnación es independiente de la talla en hembras de, como mínimo, 6 g de peso. La relación entre el porcentaje de inseminación y la clase de edad corresponde a una curva sigmoidea, como se ha comprobado en otros crustáceos penaeoideos (Crocós y Kerr, 1983; Crocós, 1987; Courtney y Dredge, 1988; Courtney *et al.*, 1995).

Durante el período reproductor el desarrollo ovárico en *P. muelleri* es sincrónico; cada hembra tiene la capacidad de producir desoves múltiples, uno por ciclo de muda. Macchi *et al.* (1992) comprobaron que la capacidad de recuperación del ovario en esta especie explica la posibilidad de desoves múltiples. Iorio *et al.* (1996) constataron que más del 50% de las hembras de la zona de pesca de Bahía Blanca, con ovarios en maduración intermedia, presentaban indicios de un desove previo.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al financiamiento de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, en el marco del proyecto PICT 2000-2001 N° 8-8615.

Referencias

- Adiyodi, R.G. (1985). Reproduction and its control. In: D.E. Bliss and L.H. Mantel (eds.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 9. Integuments, Pigments and Hormonal Processes. Academic Press, New York, pp. 147–215.
- Adiyodi, K.G. and Adiyodi, R.G. (1970). Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. *Biol. Rev.*, 45: 121–165.
- Aiken, D.E. (1973). Pro-ecdysis, setal development, and molt prediction in the American lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 30(9): 1337–1344.

vulnerability of females after the reproductive season (Rodríguez, 1985).

The present work shows a progressive increment in the females' size during the reproductive season, which coincides with that described for *Metapenaeus ensis* (Crocós and Kerr, 1983). This phenomenon can be related to the high energetic requirements of the reproduction. The great quantity of reserves and food needed for oocyte development is evidenced by the increment of the GI during maturation. The main reason for using GI in reproduction studies is to interpret the variation due to the size of the individuals. The GI has been largely used in studies with marine shrimp (Anderson *et al.*, 1985; Shlagman *et al.*, 1986; Potter *et al.*, 1989; El Hady *et al.*, 1990). However, the results of the present study indicate that in *P. muelleri* the GI depends on the size, which is coincident with that found for *Melicertus plebejus* (Hess) (Courtney *et al.*, 1995). The higher HIs in the females, compared to those found in the males, could be related to the high energetic requirement, since the hepatopancreas is the main storage organ in decapod crustaceans (Icely and Nott, 1992), and participates in the mobilization of lipids towards the ovary during sexual maturation in penaeids (Teshima and Kanazawa, 1983; Mourente and Rodríguez, 1991).

In *Penaeus monodon* Fabricius (Primavera *et al.*, 1998), the bigger size of females is due to the higher weight increment per molt, which represents a faster growth rate (Hansford and Hewitt, 1994). Makinouchi and Hirata (1995) observed differences in weight increment, of 5.5 g/month in males and 10 g/month in females. Females of *P. muelleri* present significantly larger sizes than males.

In the studied shrimp, a rapid ovarian development was observed from immature to ripe in spring and summer. The rapid oocyte maturation is probably due to the increase in temperature and photophase that occurs during those months, as shown by Laubier-Bonichon (1978), who studied the sexual maturity of penaeids. In *M. kerathurus*, the biggest females attain complete maturity from the beginning to the end of April (spring) (Rodríguez, 1985).

Analyzing the frequency distribution of total female weight relative to impregnated females, it was corroborated that the potentiality of impregnation is independent of size in females of at least 6 g weight. The relationship between the percentage of insemination and age class corresponds to a sigmoid curve, in agreement with that found for other penaeoid crustaceans (Crocós and Kerr, 1983; Crocós, 1987; Courtney and Dredge, 1988; Courtney *et al.*, 1995).

During the reproductive period, the ovarian development in *P. muelleri* is synchronous; each female is capable of producing a multiple spawning, one per molting cycle. Macchi *et al.* (1992) proved that the capacity of the ovarian recovery in this species explains the possibility of a multiple spawning. In the fishing zone of Bahía Blanca, Iorio *et al.* (1996) observed that more than 50% of females with ovaries in an intermediate stage of maturation showed signs of a previous spawning.

Anderson, S.L., Clark Jr., W.H. and Chang, E.S. (1985). Multiple spawning and molt synchrony in a free spawning shrimp (*Sicyonia ingentis*: Penaeoidea). Biol. Bull., 168: 377–394.

Angelescu, V. y Boschi, E.E. (1959). Estudio biológico pesquero del langostino de Mar del Plata en conexión con la Operación Nivel Medio. Ser. Hidrog. Naval, H1017 Público, 135 pp.

Bertuche, D., Fischbach, C., Roux, A., Fernández, M. y Piñero, R. (2000). Langostino (*Pleoticus muelleri*). En: S. Bezzi, R. Akselman y E. Boschi (eds.), Síntesis del Estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997–1998 con una actualización de 1999. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, pp. 179–190.

Boschi, E.E. (1989). Biología pesquera del langostino del litoral patagónico de Argentina (*Pleoticus muelleri*). Contrib. INIDEP, 646: 1–71.

Boschi, E.E. y Mistakidis, M. (1966). Resultados preliminares de las campañas de pesca exploratoria del langostino y el camarón en Rawson, 1962–1963. CARPAS, Doc. Téc., 6: 1–15.

Browdy, C.L. (1992). A review of the reproductive biology of *Penaeus* species: Perspectives on controlled shrimp maturation systems for high quality nauplii production. In: G. Chamberlain, J. Villalon and J. Wyban (eds.), Proc. of the Special Session on Shrimp Farming. World Aquaculture Soc., pp. 22–51.

Chu, K.H., Tam, Y.K., Chung, C.K. and Ng, W.L. (1993). Morphometric relationships and reproductive maturation of the shrimp, *Metapenaeus ensis*, from commercial catches in Hong Kong. Fish. Res., 18: 187–197.

Conan, G.Y. (1985). Periodicity and phasing of molting. In: A.M. Wenner (ed.), Factors in Adult Growth. A.A. Balkema, Rotterdam/Boston, pp. 73–99.

Cook, H.L. and Lindner, M.J. (1970). Synopsis of biological data on the brown shrimp *Penaeus aztecus aztecus* Ives 1891. FAO Fish. Rep., 57: 1471–1497.

Courtney, A.J. and Dredge, M.C.L. (1988). Female reproductive biology and spawning periodicity of two species of king prawns, *Penaeus longistylus* and *Penaeus latisulcatus*, from Queensland's East Coast Fishery. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 39: 729–741.

Courtney, A.J., Montgomery, S.S., Die, D.J., Andrew, N.L., Cosgrove, M.G. and Blount, C. (1995). Maturation in the female eastern king prawn *Penaeus plebejus* from coastal waters of eastern Australia, and considerations for quantifying egg production in penaeid prawns. Mar. Biol., 122: 547–556.

Crococ, P.J. (1987). Reproductive dynamics of the grooved tiger prawn *Penaeus semisulcatus* in the northwestern Gulf of Carpentaria, Australia. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 38: 79–90.

Crococ, P.J. and Kerr, J.D. (1983). Maturation and spawning of the banana prawn *Penaeus merguensis* de Man (Crustacea: Penaeidae) in the Gulf of Carpentaria, Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 69: 37–59.

Dall, W., Hill, B.J., Rothlisberg, P.C. and Staples, D.J. (1990). The biology of the Penaeidae. Adv. Mar. Biol., 27: 1–489.

Díaz, A.C. (2001). Estudio sobre la fisiología de la muda y la maduración gonadal del langostino *Pleoticus muelleri* Bate. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 171 pp.

Díaz, A.C. and Petriella, A.M. (1990). Moulting staging in the shrimp, *Pleoticus muelleri* Bate. J. Aquaculture in the Tropics, 5: 181–189.

Drach, P. (1944). Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). Biol. Bull., 78: 40–60.

Dredge, M.C.L. (1985). Importance of estuarine overwintering in the life cycle of the banana prawn, *Penaeus merguensis*. In: P.C.

Acknowledgements

This research was funded by Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica and Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, under project PICT 2000-2001 No. 8-8615.

English translation by the authors.

Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples (eds.), 2nd Australian National Prawn Seminar. Cleveland, pp. 115–123.

El Hady, H.A., Abdel Razek, F.A. and Ezzat, A. (1990). Reproduction of *Penaeus semisulcatus* de Haan in Damam Water (Arabian Gulf), Kingdom of Saudi Arabia. Arch. Hydrobiol., 118: 241–251.

Emmerson, W.D. (1980). Induced maturation of prawn *Penaeus indicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 2: 121–131.

Hansford, S.W. and Hewitt, D.R. (1994). Growth and nutrient digestibility by male and female *Penaeus monodon*: Evidence of sexual dimorphism. Aquaculture, 125: 147–154.

Icely, J.D. and Nott, J.A. (1992). Digestion and absorption: Digestive system and associated organs. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 10: 147–201.

Iorio, M.I., Macchi, G.J., Fischbach, C.E. y Christiansen, H.E. (1996). Estudios sobre la dinámica reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* en el área de Bahía Blanca (Pcia. de Buenos Aires, Argentina). Frente Marítimo, Vol. 16, Sec. A: 111–118.

Kennedy, F.S., Crane, J.J., Schlieder, R.A. and Barber, D.G. (1977). Studies of the rock shrimp, *Sicyonia brevirostris*, a new fishery resource on Florida's Atlantic shelf. Florida Marine Res. Publ., 27: 1–69.

King, J.E. (1948). A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). Biol. Bull., 94: 244–262.

Laubier-Bonichon, A. (1978). Ecophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus*. Trois années d'expérience en milieu contrôlé. Oceanol. Acta, 1: 135–150.

Macchi, G.J., Iorio, M.I. y Christiansen, H.E. (1992). Aspectos del desove y fecundidad del langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae). Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 27(1): 43–58.

Makinouchi, S. and Hirata, H. (1995). Studies on maturation and reproduction of pond-reared *Penaeus monodon* for developing a closed life-cycle system. Israeli J. Aquaculture, 47: 68–77.

Mourente, G. and Rodríguez, A. (1991). Variation in the lipid content of wild-caught females of the marine shrimp *Penaeus kerathurus* during sexual maturation. Mar. Biol., 110: 21–28.

Pérez-Farfante, I. (1969). Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. Fish. Bull., 67: 461–591.

Petriella, A.M. y Boschi, E.E. (1997). Crecimiento en crustáceos decápodos: Resultados de investigaciones realizadas en Argentina. Invest. Mar., Valparaíso, 25: 135–157.

Petriella, A.M. y Bridi, R.J. (1992). Variaciones estacionales del ciclo de muda y la maduración ovárica del camarón (*Artemesia longinaris*). Frente Marítimo, 11: 85–92.

Potter, I.C., Baronie, F.M., Manning, R.J.G. and Loneragan, N.R. (1989). Reproductive biology and growth of the western school prawn, *Metapenaeus dalli*, in a large Western Australian estuary. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 40: 327–340.

Primavera, J.H., Parado-Estepa, F.D. and Lebata, J.L. (1998). Morphometric relationship of length and weight of giant tiger prawn *Penaeus monodon* according to life stage, sex and source. Aquaculture, 164: 67–75.

- Reaka, M.L. (1976). Lunar and tidal periodicity of molting and reproduction in stomatopod Crustacea: A shellfish herd hypothesis. *Biol. Bull.*, 150: 468–490.
- Rodríguez, A. (1985). Biología del langostino *Penaeus kerathurus* (Forskål, 1775) del golfo de Cádiz. I. Reproducción. *Inv. Pesq.*, 49(4): 581–595.
- Rothlisberg, P.C., Staples, D.J. and Crocos, P.J. (1985). A review of the life history of the banana prawn, *Penaeus merguensis*, in the Gulf of Carpentaria. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples (eds.), 2nd Australian National Prawn Seminar. Cleveland, pp. 125–136.
- Sastry, A.N. (1983). Ecological aspects of reproduction. In: F.J. Veernberg and W.B. Vernberg (eds.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 8. Academic Press, New York, pp. 179–270.
- Scheer, B.T. (1960). Aspects of the intermoult cycle in Natantians. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1: 3–18.
- Shlagman, A., Lewinsohn, C. and Tom, M. (1986). Aspects of the reproductive activity of *Penaeus semisulcatus* de Haan along the southeastern coast of the Mediterranean. *Mar. Ecol.*, 7: 15–22.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1995). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman, New York, 887 pp.
- Staples, D.J. and Rothlisberg, P.C. (1990). Recruitment of penaeid prawns in the Indo-West Pacific. In: R. Hirano and I. Hanyu (eds.), *The Second Asian Fisheries Forum*. Asian Fisheries Soc., Manila, pp. 847–850.
- Teshima, S. and Kanazawa, A. (1983). Variation in lipid compositions during ovarian maturation of the prawn. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 49: 957–962.
- Unar, M. and Naamin, N. (1984). A review of Indonesian shrimp fisheries and their management. In: J.A. Gulland and B.J. Rothschild (eds.), *Penaeid Shrimps: Their Biology and Management*. Fishing News Books, Surrey, pp. 104–110.
- Wenner, A.M. (1972). Sex-ratio as a function of size on marine crustacea. *Am. Nat.*, 106(949): 321–350.
- Wyngaard, J.G. y Bertuche, D.A. (1982). Algunos aspectos de la biología pesquera del langostino (*Pleoticus muelleri*) de la Bahía Blanca y un análisis del desembarco comercial del periodo 1955–1979. *Rev. Invest. Des. Pesq.*, 3: 59–76.
- Yano, I., Kanna, R.A., Oyama, R.N. and Wyban, J.A. (1988). Mating behaviour in the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. *Mar. Biol.*, 97: 171–175.