

Estacionalidad de la muda terminal y la migración reproductiva en la centolla, *Maja brachydactyla*: evidencias de estrategias de apareamiento alternativas

Antonio Corgos, Patricia Verísimo and Juan Freire

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecoloxía, Universidade da Coruña, Campus da Zapateira s/n, E-15071 A Coruña, Spain.

Correspondence to J. Freire: tel. +34981167000; fax: +34981167065; email: jfreire@udc.es

Resumen

Se analiza la temporalidad y sincronización de los procesos de muda terminal, maduración gonadal, acumulación de reservas energéticas y migración en la centolla, *Maja brachydactyla*, tanto a nivel individual como poblacional, y su variabilidad intra- e intersexual. Para explicar esta variabilidad en la temporalidad se plantean dos hipótesis: 1) hipótesis fisiológica: machos y hembras inician la migración cuando alcanzan un estado fisiológico adecuado (un nivel de reservas energéticas óptimo), y 2) hipótesis de oportunidades de apareamiento: la temporalidad de la migración trataría de maximizar las oportunidades de apareamiento y la calidad de las parejas. Nuestros resultados muestran que los machos llevan a cabo la muda terminal (con un pico en Julio) antes que las hembras (Agosto). En las hembras, el inicio de la madurez gonadal se produce entre dos y tres meses después de alcanzar la madurez morfométrica (a partir de Octubre), coincidiendo con el período previo y durante la migración de apareamiento a aguas profundas. El análisis de las espermatecas de las hembras primíparas reveló que en la zona somera no se producen prácticamente apareamientos, en el corredor migratorio se producen las primeras cópulas, y es en los deep mating grounds donde se producen probablemente la mayor parte de los apareamientos. En los machos la madurez gonadal se produce antes de la

madurez morfométrica. El día promedio de inicio de migración obtenido para los machos fue el 8 de Octubre, mientras que para las hembras fue el 16 de Octubre, lo que confirma evidencias previas de un adelanto de los machos en el inicio de la migración. No se observaron diferencias en la condición fisiológica (índices de condición de músculo, gónada y hepatopáncreas) entre migradores y no migradores, lo que indica claramente que la hipótesis fisiológica no se cumple en esta especie, dado que incluso se capturó un mayor porcentaje de ejemplares en postmuda en el corredor migratorio que en aguas someras. La condición fisiológica mejoró con el tiempo en ambos sexos tanto en los ejemplares capturados en el área somera como en el corredor migratorio, y por tanto los ejemplares que migran primero lo hacen en peor condición fisiológica. Además, los migradores tempranos presentaron una talla media significativamente menor que los migradores tardíos. Nuestros resultados sugieren que la variabilidad intrapoblacional e intersexual estaría relacionada con diferentes estrategias reproductivas, y no con una limitación fisiológica. Así, los machos de peor calidad (y menor capacidad competitiva) deberían migrar al inicio de la temporada (antes o coordinadamente con las primeras hembras), mientras que los machos de alta calidad podrían retrasar la migración al momento en que sus reservas fueran máximas dado que podrían desplazar a los machos de baja calidad en los hábitats de apareamiento.

INTRODUCCIÓN

Los juveniles de *Maja brachydactyla* (ver Neumann, 1998 para el estado taxonómico, correspondiente a la especie del Atlántico norte previamente conocida como *M. squinado*) viven fundamentalmente en aguas someras

(GONZÁLEZ GURRIARÁN & FREIRE, 1994; HINES *et al.*, 1995; LE FOLL, 1993; MEYER, 1993; SAMPEDRO, 2001; FREIRE *et al.*, 2002). Durante el verano del segundo o tercer año de su vida (dependiendo de la época de reclutamiento) llevan a cabo la muda terminal, tras la que alcanzan la madurez sexual (Corgos, 2004; Corgos and Freire, submitted; Corgos *et al.*, submitted; FREIRE *et al.*, 2002; GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1995; LE FOLL, 1993; MEYER, 1993; SAMPEDRO *et al.*, 1999). Entre el final del verano y el principio del otoño los adultos llevan a cabo una migración reproductiva hacia aguas profundas, como se ha observado en distintas partes de la costa europea (CAMUS, 1983; EDWARDS, 1980; FREIRE & GONZÁLEZ GURRIARÁN, 1998; FREIRE *et al.*, 1999; GONZÁLEZ GURRIARÁN & FREIRE, 1994; KERGARIOU, 1976, 1984; LATROUITE & LE FOLL, 1989; LE FOLL, 1993; MEYER, 1993; STEVCIC, 1973). Aunque existe muy poca información sobre el apareamiento de la centolla en medio natural, las evidencias disponibles indican que se produce principalmente en aguas profundas, donde se pueden formar agregaciones (GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 2002). La muda terminal, la maduración gonadal, la migración y el apareamiento están estrechamente coordinados entre sí y juegan un papel muy importante dentro del ciclo biológico de la centolla, ya que van a determinar cambios radicales en la estructura espacial y demográfica de las poblaciones y van ser fundamentales para determinar el éxito reproductivo.

El hecho de que los animales migradores almacenen reservas energéticas antes de iniciar la migración para llevarla a cabo con garantías de éxito está ampliamente documentado (DINGLE, 1996). En el caso de la centolla, la migración supone un cambio dramático de actividad (desplazamientos rápidos de más de 1-10 km en pocos días), tras una fase juvenil con movimientos exclusivamente de

pequeña escala (10s ó 100s m/día, FREIRE & GONZÁLEZ GURRIARÁN, 1998; GONZÁLEZ GURRIARÁN & FREIRE, 1994; GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 2002; HINES *et al.*, 1995). Por otra parte, esta migración se produce tras la muda terminal, un proceso fisiológico y energéticamente crítico. Por tanto, durante un período corto inmediatamente posterior a la muda y previo a la migración se debe producir la recuperación del proceso de ecdisis y el almacenamiento de energía preciso para la migración. Se han encontrado diferencias sexuales en la temporalidad de la migración en otras áreas geográficas, en concreto se ha observado que los machos inician la migración antes que las hembras (STEVČIĆ, 1973). Este comportamiento diferencial puede estar relacionado con las estrategias reproductivas de ambos sexos, como se ha observado para otras especies de vertebrados y otros artrópodos (MORBÉY & YDENBERG, 2001) .

Los machos de centolla compiten por las hembras produciéndose interacciones agonísticas entre ellos (información de observaciones directas de pescadores de apareamientos ocasionales en aguas someras), y las hembras se pueden aparear con varios machos (GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1998). Información proveniente de observaciones de apareamientos tanto en cautividad como en el medio natural indican que tanto machos como hembras se aparean con el caparazón duro (nunca se han observado apareamientos inmediatamente tras la muda), las hembras con puesta pueden aparearse, y no se produce cortejo previo a la cópula ni guarda pre- ni postcopulatoria (GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1998). Este mating behaviour contrasta con las características definidas para otros májidos (CLAXTON *et al.*, 1994; Jones and Hartnoll, 1997; Sainte-Marie *et al.*, 1999). El hecho de que las hembras presenten el caparazón duro en el apareamiento va a determinar las

características del sistema de apareamiento, ya que por una parte determina la ausencia de guarda pre- y postcopulatoria encaminada a proteger a las hembras con el caparazón blando de predadores (p.e. HARTNOLL, 1969; JIVOFF, 1997a; WILBER, 1989) y/o asegurar la paternidad de la puesta (DIESEL, 1991; JIVOFF, 1997a), aunque se han observado guardas postcopulatorias de hembras con el caparazón duro en *Chionoecetes opilio* (CLAXTON *et al.*, 1994). Por otra parte, en el caso de la centolla todas las hembras adultas son receptivas, por lo que la proporción sexual operativa, definida como el número de machos activos sexualmente relativo al número de hembras fertilizable (EMLEN & ORING, 1977), es igual a la proporción sexual efectiva.

La temporalidad y sincronización de los procesos biológicos asociados a migraciones reproductivas, tanto a nivel individual como poblacional, y las diferencias sexuales que se han observado en la centolla pueden ser explicadas en función de dos grupos de hipótesis alternativas:

- Hipótesis fisiológica: machos y hembras inician la migración cuando alcanzan un estado fisiológico adecuado (un nivel de reservas energéticas óptimo), por lo que la variabilidad intrapoblacional e intrasexual estaría relacionada con el estado fisiológico, dependiente del momento de la muda terminal y la tasa de recuperación energética. Ambos procesos pueden ser variables en función del sexo, y diferentes necesidades energéticas para la reproducción, y tamaño corporal .

- Hipótesis de oportunidades de apareamiento: la temporalidad de la migración trataría de maximizar las oportunidades de apareamiento y la calidad de las parejas. Una vez alcanzada una condición fisiológica mínima, los machos migrarían en el momento adecuado para interceptar y aparearse con el mayor número de hembras posible en hábitats de apareamiento (en el caso de la centolla correspondería a las zonas de interceptación de hembras durante la migración y/o en aguas profundas). En el caso de las hembras, la estrategia óptima sería la obtención de apareamientos con los machos de mayor calidad. La variabilidad intrapoblacional e intrasexual estaría relacionada con diferentes estrategias reproductivas, y no con una limitación fisiológica (posiblemente una vez alcanzado un mínimo de reservas energéticas). Según esta hipótesis la variabilidad intrasexual estaría determinada por la diferente calidad de los individuos.

En este trabajo se analiza en detalle la temporalidad y sincronización de los procesos de muda terminal, maduración gonadal, acumulación de reservas energéticas y migración en la centolla tanto a nivel individual como poblacional. Se analiza la variabilidad intra- e intersexual e intrapoblacional en los procesos anteriores. Nuestros resultados permitirán contrastar, al menos parcialmente, las hipótesis planteadas previamente sobre las causas de la temporalidad y sincronización de los procesos asociados a las migraciones. En particular se contrastarán las siguientes predicciones:

- Hipótesis fisiológica: 1) la condición fisiológica de los adultos postpubertales capturados en el corredor migratorio sería mejor que la de aquellos que

permanecen aún en aguas someras. Este patrón debería ser observado a lo largo de todo el período migratorio. La condición fisiológica durante la estación de migración mejoraría gradualmente en los individuos de aguas someras, mientras que permanecería aproximadamente constante en el tiempo en ejemplares capturados en el corredor migratorio (Figura 1); 2) las diferencias sexuales en la temporalidad deberían depender de la condición fisiológica diferencial de cada sexo, relacionada con diferencias en el timing de la muda terminal.

- Hipótesis de oportunidades de apareamiento: 1) en un momento dado los individuos en migración y en aguas someras no tendrían que presentar diferencias en su condición fisiológica; 2) los machos de peor calidad deberían migrar en una fase temprana y posiblemente antes que las hembras para maximizar sus posibilidades de encuentro. Tanto en machos como en hembras, los individuos de peor calidad (en el caso de crustáceos, de menor tamaño corporal y/o condición fisiológica) deberían adelantar la migración con el fin de maximizar la probabilidad de encuentros para el apareamiento. Por tanto, la condición fisiológica mejoraría a lo largo de la época de migración tanto en aguas someras como en el corredor migratorio.

Desde el punto de vista de los machos, la probabilidad de apareamiento depende de la abundancia de hembras y de la competencia entre machos, por lo que es probable que la distribución temporal de las oportunidades de apareamiento a lo largo de la estación sea unimodal. Al principio la probabilidad de apareamiento sería pequeña debido a la escasez de hembras en las zonas de apareamiento. A medida que van llegando las hembras la probabilidad aumentaría hasta alcanzar

un máximo. A continuación la probabilidad disminuiría debido a que la densidad de machos alcanza el máximo y la competencia entre ellos hace que descienda la probabilidad de apareamiento (Figura 2).

Según la hipótesis de oportunidades de apareamiento, los machos “migradores tempranos” serían de menor tamaño y estarían en peor condición fisiológica, pero llegarían primero a las zonas de apareamiento y, además de poder aparearse con alguna hembra durante la migración, tendrían una mayor probabilidad de aparearse con las primeras que llegan a las zonas de apareamiento (Figura 2, A). Con el tiempo aumentaría la densidad de hembras, pero también la de machos, por lo que el porcentaje de hembras interceptadas descendería progresivamente debido a la competencia (Figura 2, B), hasta llegar a un mínimo que coincidiría con la máxima densidad de machos (Figura 2, C).

Los machos “migradores tardíos” llegarían más tarde a las zonas de apareamiento, pero serían de mayor tamaño y estarían en mejor condición fisiológica, por lo que son mejores competidores que los “migradores tempranos” y a medida que aumenta la densidad de hembras aumentarían sus probabilidades de apareamiento (Figura 2, B) hasta alcanzar un máximo coincidiendo con la máxima densidad de hembras en la zona (Figura 2, C).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se llevaron a cabo muestreos mensuales entre Diciembre de 1997 y Noviembre de 1999. Desde el final del verano al otoño se aumentó el esfuerzo de muestreo

con el fin de obtener información más detallada acerca de la migración de adultos. Para el muestreo se emplearon nasas experimentales tronco-cónicas de 50 cm de altura, diámetro superior de 110 cm e inferior de 100 cm, con una entrada lateral de 22 cm y malla de 50mm. El área de muestreo fue la Ría de A Coruña, una pequeña bahía oceánica situada al NW de Galicia (NW Spain). Se seleccionó una estación de muestreo en áreas someras (5-15 m) de la parte interna de la ría (Bastiaqueiro) y otra en una zona más profunda (25-30 m) en el canal central de la ría, que constituye un corredor migratorio para los adultos postpubertales. En el área interna de la ría, donde la abundancia de centolla es elevada, se realizó un transecto en el sentido del eje longitudinal de la ría, en el que se realizaron 7 lances paralelos a la costa separados entre sí una décima de minuto en latitud (unos 180 m) (Figura 3).

De cada individuo capturado se tomaron los siguientes datos: sex, morphometric maturity (Corgos, 2004; Corgos and Freire, submitted; SAMPEDRO *et al.*, 1999), stage of intermoult cycle (estimated by the hardness of the exoskeleton and the presence of a new internal caparace in crabs approaching moult, Sampedro *et al.*, 2003), y edad relativa en base al grado de epibiosis y erosión del caparazón (ver FERNÁNDEZ *et al.*, 1998), para diferenciar a los adultos postpubertales recientes de los individuos que alcanzaron la madurez en años anteriores.

Con el fin de analizar el estado reproductivo y la condición fisiológica en machos y hembras, entre Julio y Diciembre de 1998 se obtuvo una muestra mensual de hembras adultas (ya que la morfología del abdomen permite una discriminación directa del estado de madurez) y machos juveniles y adultos (el estado de

madurez se determinó posteriormente en base a su morfometría) procedentes de áreas someras y el canal central (aunque por diversos motivos, en el caso del canal sólo disponemos de datos de hembras en Septiembre y Noviembre, y de machos en Noviembre). Se seleccionaron machos entre 60 mm y 160 mm de LC divididos en clases de talla de 20 mm y una última clase de individuos mayores de 160 mm. De los machos capturados en el área somera se trasladó al laboratorio (siempre que se produjeron capturas suficientes) una muestra compuesta por 10 individuos de cada clase de talla. De los machos capturados en el canal se obtuvo una muestra de 5 individuos de las 3 clases de talla mayores (los animales de tallas inferiores no se capturaron en esta zona). Se seleccionaron hembras adultas mayores de 100 mm de LC en 3 clases de talla de 40 mm y se trasladó al laboratorio una muestra de 5 individuos de cada clase de talla tanto de las capturadas en el área somera como en el canal.

Los ejemplares fueron diseccionados para determinar el estado de maduración gonadal en hembras (siguiendo la clasificación propuesta por GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1993, 1998), el peso seco gonadal, la repleción y número de masas de esperma en las espermatecas en el caso de las hembras (siguiendo la clasificación propuesta por GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1993, 1998), y la presencia de espermátóforos y peso seco gonadal en machos. A cada ejemplar se le extrajo la gónada, el hepatopáncreas y el músculo del segundo pereiópodo derecho, y se mantuvieron 48 h a 60 °C para obtener su peso seco (Corgos and Freire, submitted). Para el análisis de la condición fisiológica no se incluyeron los machos morfométricamente juveniles.

Análisis de datos

El estado energético de cada individuo se estimó mediante índices de condición basados en el peso seco gonadal, muscular y del hepatopáncreas. Los índices de condición se estimaron como los residuales de una regresión alométrica ($\text{Log } Y = \log a + b \cdot \log LC$) del peso seco de cada tejido frente a la longitud de caparazón (LC) (Figura 4). Las regresiones se ajustaron con datos de ejemplares adultos capturados entre junio y diciembre de 1998, excluyéndose de los análisis los juveniles y adultos múltiparos (que alcanzaron la madurez en años anteriores).

Para contrastar la existencia de diferencias en los índices de condición entre ejemplares migradores y no migradores a lo largo del tiempo (de acuerdo con las predicciones de las hipótesis planteadas previamente) se ajustó la serie temporal de los índices de condición de los ejemplares capturados en aguas someras a una regresión polinómica de segundo orden, de la forma $IC = a + b \cdot \text{fecha} + c \cdot \text{fecha}^2$. Posteriormente los datos de índice de condición de ejemplares capturados en el canal (que se obtuvieron sólo en algunos meses) fueron comparados con los datos de Bastiagueiro. Se consideró la existencia de diferencias significativas entre ambas áreas cuando el IC medio de canal cayó fuera de la banda de confianza del 95% de la regresión para la zona somera.

El estado de muda fue utilizado complementariamente como indicador de condición, ya que los ejemplares en postmuda están en peor condición que los que están en intermuda o premuda. Para analizar las diferencias en el estado de muda de migradores (tempranos y tardíos) y no migradores se realizó un

análisis log-lineal de la frecuencia de machos y hembras en postmuda en Bastiagueiro y canal en Septiembre y Octubre de 1998.

Se estimó la fecha media de inicio de la migración a partir de los datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE; no./nasa) obtenidos en los muestreos realizados en el canal entre julio y diciembre de 1998 (considerando que los adultos capturados en el canal han iniciado muy recientemente la migración). La fecha media se obtuvo como la media de fechas de muestreo ponderadas por la CPUE.

Para contrastar la existencia de diferencias significativas en el tamaño corporal de los ejemplares migradores y no migradores se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de las tallas medias de machos y hembras en Bastiagueiro y canal en los meses de Septiembre y Octubre de 1998.

RESULTADOS

Estacionalidad y diferencias sexuales en la muda terminal

Los machos adultos en postmuda empezaron a ser capturados en Bastiagueiro en Abril, y su abundancia aumenta rápidamente alcanzando valores elevados en Junio y Julio, cuando se alcanzó el máximo; en Septiembre la abundancia de adultos en postmuda descendió bruscamente, y después progresivamente hasta que desaparecieron en Diciembre (Figura 5). Las hembras en postmuda empezaron a ser capturadas en Julio en aguas someras, alcanzaron su máxima abundancia en Agosto y descendieron bruscamente en Septiembre, hasta

desaparecer prácticamente en Octubre (Figura 5). Tanto en 1998 como en 1999 el patrón se repite, y los machos adelantan un mes la muda terminal con respecto a las hembras. El máximo de machos adultos en postmuda se produce en Julio, mientras que el máximo de hembras en postmuda se produce en Agosto. Los machos presentan un período de muda terminal más amplio que las hembras (encontramos machos en postmuda desde Abril a Noviembre en 1998), aunque en 1999 parece que existe una mayor coordinación, ya que hasta Junio no aparecen machos adultos.

Desarrollo gonadal y apareamiento

Las hembras adultas presentaron un patrón de maduración gonadal es muy claro; una vez realizada la muda terminal las hembras presentaron las gónadas en estadios iniciales de desarrollo (entre Julio y Octubre el 93% presentó las gónadas en estado), y hasta Noviembre no alcanzan estados de desarrollo más avanzados (II y III). No se capturaron hembras con gónadas en estado avanzado de desarrollo (IV) en el área somera ni en el canal. En el canal de la ría el estado de madurez es ligeramente más avanzado que en el área somera, ya que entre Septiembre y Diciembre se observó un 64 % de hembras que presentaban las gónadas en estado II y un 27% en estado III. En las hembras, el inicio de la madurez gonadal se produce a partir de Octubre (entre dos y tres meses después de la madurez morfométrica), coincidiendo con el período previo y durante la migración a aguas profundas.

El análisis de las espermatecas de las hembras primíparas reveló que en la zona somera no se produce un número relevante de apareamientos, ya que un 97% de las hembras (N=124) presentaron las espermatecas vacías. En el canal se observa un aumento de la frecuencia de apareamientos, dado que más del 21% de las hembras analizadas (N=23) se habían apareado. Estos resultados indican que el apareamiento se puede realizar en los corredores migratorios, pero es muy probablemente en aguas profundas donde se producen la mayor parte de los apareamientos (Tabla 1). Todas las hembras analizadas presentaban una única masa de esperma. Por el contrario, en el área somera también se capturaron dos hembras multíparas que presentaban 7 masas de esperma en cada espermateca, con diferencias en su color y volumen, lo que revela grandes intervalos de tiempo entre los apareamientos (González-Gurriarán et al., 1998).

El examen de las gónadas de los machos nos indicó que, al contrario que las hembras, la madurez gonadal se produce antes de la madurez morfométrica. Más del 60% de los individuos juveniles examinados (N=382) presentaron espermatozoides, y más del 76 % de los juveniles mayores de 96 mm de LC y todos los morfométricamente maduros presentaron espermatozoides. Por lo tanto, los machos son funcionalmente maduros y están preparados para aparearse inmediatamente después de la muda terminal (see Corgos and Freire, submitted).

Diferencias sexuales en la temporalidad del inicio de la migración

Los muestreos realizados en el área interna de la ría permitieron un seguimiento muy detallado de los movimientos a pequeña escala y el inicio de la migración de

los adultos (Figura 6). En Julio del 98 la CPUE media de machos fue mucho mayores que la de hembras (4.2 y 0.5 ejemplares/nasa respectivamente), y éstos se encontraron dispersos ocupando la parte más interna y próxima a la línea de costa. En Agosto se observó un aumento de la CPUE media de hembras (3.8 ejemplares/nasa), que se encontraban en la parte interna, y se aprecia cómo los machos se han desplazado hacia la parte más externa y próxima al canal. En Septiembre la gran concentración de machos de la parte externa ha desaparecido, lo que indica que han iniciado la migración, mientras que las hembras se desplazaron hacia la parte externa. En Octubre los pocos machos que quedan en el área se van desplazando hacia la parte externa y van abandonando la zona y las hembras se concentran en la parte externa. En Noviembre las capturas de adultos son muy escasas aunque aún quedan algunas hembras en la parte más externa, por lo que la migración de las hembras se produjo entre los muestreos de Octubre y Noviembre. En Diciembre prácticamente todos los adultos han abandonado la zona.

Las capturas en el canal confirman este patrón estacional de migración (Figura 7). Éstas se concentraron en Septiembre y Octubre, pero los machos presentaron un máximo de capturas en Septiembre y las hembras en Octubre. Los machos presentaron un período de migración más amplio que las hembras (Figura 7), con capturas estables entre el 25 de Septiembre y el 23 de Octubre. Por el contrario, las primeras hembras se capturaron el 25 de Septiembre, con un aumento progresivo hasta alcanzar un pico claro el 23 de Octubre. El día promedio de inicio de migración obtenido para los machos fue el 8 de Octubre, mientras que para las hembras fue el 16 de Octubre.

Condición física en el inicio de la migración

Desde Julio a Diciembre los machos adultos de Bastiagueiro aumentaron progresivamente el peso relativo del músculo, gónada y hepatopáncreas (Figura 8). Sólo fue posible comparar la condición fisiológica en la zona del canal (migradores) y somera (no migradores) en Noviembre. En este mes los migradores presentaron la índices de condición similares a los no migradores para todos los tejidos analizados.

El índice de condición de las hembras de áreas someras presentó un aumento gradual en el caso de la gónada, pero no así en el músculo o hepatopáncreas (exceptuando valores muy bajos para este último tejido en Septiembre). Las hembras adultas capturadas en el canal mostraron una condición de la gónada ligeramente superior en Noviembre con respecto al área somera, mientras que en Septiembre no se observaron diferencias (Figura 9). La condición fisiológica del músculo fue similar en Noviembre, único mes en que se obtuvo información del canal. Por su parte, la condición fisiológica del hepatopáncreas fue similar en ambas áreas tanto Septiembre como en Noviembre.

Tanto en machos como en hembras el porcentaje de ejemplares en postmuda en cada una de las zonas fue más elevado en Septiembre que en Octubre (Figura 10), y en ambos meses más elevado en el canal que en Bastiagueiro (el análisis log-lineal del efecto de la estación, fecha y sexo en el porcentaje de ejemplares en postmuda, mostró como variables significativas la estación y la fecha, $X^2 = 5.53$; p

= 0.35). Esto indicaría que los migradores tempranos están en peor condición que los migradores tardíos.

Tamaño corporal al inicio de la migración

Se comparó la talla (LC) media de machos y hembras en Bastiagueiro y el canal en los meses de Septiembre y Octubre. La talla de las hembras fue significativamente mayor que la de los machos, y tanto en Bastiagueiro como en canal en ambos sexos la talla fue mayor en octubre (ANOVA, N=1198; effect of date and sex $p < 0.001$; effects of sampling station and all interactions, $p > 0.2$). Ninguna de las interacciones fue significativa, por lo que tanto en machos como en hembras inician antes la migración los ejemplares de menor tamaño (Figura 11).

DISCUSIÓN

En este trabajo se presentan diferentes evidencias que demuestran la coordinación en la estacionalidad de la muda terminal, el desarrollo gonadal y la migración la centolla. Las diferencias Inter- e intrasexuales en estos fenómenos pueden reflejar la existencia de distintos comportamientos y estrategias reproductivas compatibles con la hipótesis de oportunidades de apareamiento que se presentó previamente. Por otra parte nuestros resultados contradicen algunas de las predicciones de la hipótesis fisiológica.

Para ser capaz de aparearse, un organismo debe estar en una condición fisiológica adecuada, así como en una situación correcta en el espacio y en el tiempo (CORREA & THIEL, 2003). En el caso de *M. brachydactyla*, probablemente los machos alcanzan la madurez y desarrollan las gónadas antes que las hembras para estar fisiológicamente preparados para aparearse en el momento y el lugar en que se encuentren una hembra adulta, ya que teniendo en cuenta la fecha de inicio de migración y que a partir de Diciembre - Enero se empiezan a capturar hembras ovadas en zonas someras (datos no publicados), el período de agregación y apareamiento en aguas profundas debe ser bastante corto. Por su parte, las hembras al disponer de espermotecas pueden aparearse con las gónadas en estadios de desarrollo temprano y fertilizar las puestas posteriormente.

En la Ría de A Coruña, la muda terminal se produce en aguas someras entre Abril y Agosto. Los machos adelantan un mes la muda terminal con respecto a las hembras (máximos en Julio y Agosto respectivamente). GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.* (1995) obtuvieron resultados similares en condiciones de cultivo para esta misma especie, mientras que en latitudes más norteñas el ciclo se retrasa posiblemente por las diferencias en el régimen térmico. En el Golfo Normano Bretón la muda terminal se produce a finales del verano-principios de otoño, y los adultos postpubertales recientes se empiezan a capturar en Agosto-Septiembre alcanzando el máximo a principios de otoño (LE FOLL, 1993; MEYER, 1993).

Teniendo en cuenta que la duración media de la migración a aguas profundas se estimó en 5.7 días (con un rango entre 2 y 14 días) en la Ría de Arousa

(GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 2002), el hecho de capturar adultos en el canal en un período de aproximadamente 30 días indica claramente la existencia de diferencias individuales en el momento del inicio de la migración. En nuestra área de estudio los machos iniciaron la migración en promedio ocho días antes que las hembras (8 y 16 de Octubre respectivamente). GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.* (2002) estimaron mediante telemetría ultrasónica como día medio de inicio de la migración de hembras en la Ría de Arousa el 1 de Noviembre en 1996, aunque en estudios más recientes (1998-2000) el inicio promedio de la migración varió ligeramente: el 10 de Octubre en 1998, el 26 de Septiembre en 1999, el 30 de Septiembre en 2000 en la Ría de Arousa (aproximadamente, y el 29 de Septiembre en 2000 en la Ría de A Coruña (BERNÁRDEZ and GONZÁLEZ GURRIARÁN, comunicación personal).

Teniendo en cuenta la fecha media de inicio de migración en ambas áreas de muestreo (Figura 12), parece existir una elevada coordinación espacial en un mismo año (véase 1998 y 2000 en Coruña y Arousa), y la variabilidad interanual es de unos 36 días, por lo que parece que el inicio de la migración está desencadenado o se produce como respuesta a fenómenos oceanográficos o ambientales (GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 2002; GONZÁLEZ GURRIARÁN & FREIRE, 1994; FREIRE *et al.*, 1999).

STEVČIĆ (1973) detectó que los machos abandonan antes que las hembras la zona somera en el Adriático, aunque en este caso la migración se produce mucho antes que en nuestra área de estudio (Abril y Mayo). En el Golfo Normano-Bretón la migración se produce entre Septiembre y Enero (LE FOLL, 1993), por lo que

considerando la duración media de la migración, en esta área geográfica pueden producirse también diferencias individuales en el momento del inicio de la migración, aunque el citado autor no profundiza sobre el tema.

La llegada más temprana de los machos a las zonas de apareamiento es un fenómeno conocido como protandria (MORBAY & YDENBERG, 2001). En nuestro caso los machos inician la migración en promedio antes que las hembras, y por tanto es muy probable que en un primer momento haya mayor proporción de machos en las zonas de apareamiento. Analizando las capturas en el canal durante el período de migración observamos que durante todo el período migran tanto machos como hembras, como cabría esperar en una especie donde las hembras son poliándricas (ZONNEVELD, 1992). Atendiendo a las capturas en el corredor migratorio, los machos presentaron un período de migración amplio y sin un pico definido, mientras que las hembras, aunque inician la migración al mismo tiempo que los machos, presentaron un pico claro el 23 de octubre de 1998, después del cual las capturas fueron prácticamente nulas. Estos resultados indican que los machos no migran de forma tan coordinada como las hembras, sino que lo hacen escalonadamente a lo largo de unos 30 días, mientras que la mayoría de las hembras realizaron la migración entre el 15 y el 28 de octubre de 1998.

El apareamiento se produce fundamentalmente después de la migración en los hábitats de invernada en zonas profundas, aunque se producen cópulas durante la migración (un 21% de las hembras capturadas en el canal presentaron esperma en las espermotecas). Estos datos coinciden en gran medida con los

obtenidos por GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.* (1998) en la Ría de Arousa, donde se encontraron vacías las espermatecas del 100% las hembras primíparas capturadas en la zona somera. Por otra parte, la captura de hembras multíparas con varias masas de esperma, junto con observaciones directas por parte de pescadores, apoya la hipótesis de la existencia de apareamientos en zonas someras muy probablemente restringidas a hembras multíparas. En latitudes más septentrionales se observaron apareamientos en aguas someras de Mayo a Julio en la costa Irlandesa (BROSNAN, 1981), y a partir de Junio en la costa francesa (KERGARIOU, 1984). Basándose en estas observaciones estos autores afirman que el apareamiento se produce generalmente durante el verano, aunque para apoyar esta hipótesis sería necesario el análisis del contenido de las espermatecas de hembras en los hábitats de invernada.

El análisis de las capturas en la zona somera y en el corredor migratorio, y de los índices de condición pueden ser empleados como indicadores de las estrategias reproductivas de *M. brachydactyla*. Los índices de condición de los tejidos analizados fueron similares en el área somera y en el corredor migratorio, es decir, no se observaron diferencias en la condición corporal entre migradores y no migradores, lo que indica claramente que la hipótesis fisiológica no se cumple en este caso. La condición fisiológica se incrementó con el tiempo en ambos sexos tanto en los ejemplares capturados en Bastiagueiro como en el corredor migratorio, y por tanto los ejemplares que migran primero lo hacen en peor condición fisiológica. Además, los migradores tempranos presentaron menor talla que los migradores tardíos. Estas evidencias apoyan la hipótesis de oportunidades de apareamiento. Los machos de peor calidad (menor talla y en

peor condición fisiológica) migraron antes, lo que les permitiría conseguir apareamientos que no serían posibles compitiendo con los migradores tardíos, de mayor tamaño, que llegan más tarde a las zonas de apareamiento y en mejor condición fisiológica.

Tanto en májidos (CONAN & COMEAU, 1986; ELNER & BENINGER, 1995; ENNIS *et al.*, 1990; SAINTE-MARIE *et al.*, 1997; 1999; RONDEAU & SAINTE-MARIE, 2001; STEVENS *et al.*, 1993) como en otros decápodos (CORREA *et al.*, 2003; JIVOFF, 1997b; VAN DER MEEREN, 1994; WADA *et al.*, 1997) se han observado interacciones agonísticas entre los machos antes del apareamiento en las que los individuos grandes excluyen a los pequeños. En otras ocasiones los machos pequeños son rechazados por las hembras (GOSHIMA *et al.*, 2000). Por estas razones los machos de mayor tamaño presentan mayores probabilidades de apareamiento que los de menor tamaño, hipótesis que se ve apoyada por observaciones en el medio natural, en que los machos de májidos que se observan apareándose suelen ser mayores que las hembras (BROSNAN, 1981; CONAN & COMEAU, 1986; ENNIS *et al.*, 1988; PAUL, 1992; POWELL *et al.*, 1972).

Los encuentros de un macho con hembras y con otros machos pueden proporcionarle información sociosexual, es decir, el número potencial de apareamientos posibles y el nivel de competencia con otros machos, y determinar en parte las estrategias de apareamiento de los machos (WADA *et al.*, 1999). En el caso de la centolla sería posible que además del número, los machos utilizaran la información acerca del tamaño de otros machos para decidir el momento del inicio de la migración. Es más, se puede hipotetizar que los juveniles utilicen esta

información para decidir el momento de llevar a cabo la muda terminal, ya que diversas evidencias como el solapamiento de un amplio rango de tallas entre juveniles y adultos, o las grandes diferencias interindividuales en el período de intermuda (Corgos, 2004; Corgos et al., submitted) apoyan esta hipótesis.

Los machos de crustáceos decápodos menos competitivos (de menor tamaño) suelen evitar los enfrentamientos directos con machos de mayor tamaño (CLARK, 1997; RA' ANAN & SAGI, 1985) y adoptan diversas estrategias para obtener apareamientos, como interceptar a las hembras en el camino a las zonas de apareamiento (VAN DER MEEREN, 1994), o copular rápidamente mientras dos machos dominantes están compitiendo por una hembra receptiva (CLARK, 1997; CORREA *et al.*, 2003). En nuestro caso, los machos menos competitivos adelantan la migración hacia las zonas de apareamiento para conseguir cópulas antes de que lleguen los machos más competitivos.

Se ha observado en otros májidos, como *Chionoecetes opilio* (SAINTE-MARIE *et al.*, 2000), e *Inachus phalangium* (DIESEL, 1990), que las masas de esperma se almacenan dorsoventralmente en las espermatecas cuando no están muy llenas, es decir, la última masa de esperma se almacena más cerca del oviducto por lo que esta estratificación favorece que sea el esperma del último macho el que fertilice la puesta y por tanto la paternidad de un solo macho. En ambas especies los machos utilizan diversas estrategias para favorecer su paternidad. Los machos de *C. opilio* invierten más esperma en hembras que se habían apareado anteriormente que en hembras vírgenes con el fin de desplazar y aislar el esperma depositado previamente (RONDEAU & SAINTE-MARIE, 2001), mientras que

los machos de *I. phalangium* desplazan las masas previamente depositadas transfiriendo grandes cantidades de plasma seminal, que posteriormente se endurece formando un gel que sella completamente las masas previamente depositadas (DIESEL, 1990). Todas estas evidencias favorecen la paternidad del último macho que se aparee. En nuestro caso serían machos de alta calidad (mayor tamaño y mejor condición fisiológica) los últimos en aparearse. Sin embargo, en *M. brachydactyla* la disposición de las masas de espermatozoides es diferente a la observada en las especies citadas anteriormente. Cuando hay varias masas, éstas se disponen paralelas al eje mayor de las espermatecas, y si la espermateca está muy llena la disposición no es estratificada (GONZÁLEZ GURRIARÁN *et al.*, 1998; Freire, datos no publicados). Aunque estos autores encontraron algunas diferencias en el tamaño de las masas, las atribuyeron al tiempo de almacenamiento o la posibilidad de haber sido utilizadas en parte para fertilizar una puesta, y no a la posible existencia de competencia espermática. Estos resultados no evidencian una mayor probabilidad de paternidad de los últimos (y de mayor calidad) machos en aparearse.

Agradecimientos

A Juan Otero, Patrón de la embarcación "Bolvina", y a Cristina Bernárdez y Paz Sampedro por su ayuda en el trabajo de campo. A Cristina Bernárdez y Eduardo González-Gurriarán por los datos no publicados de estudios de telemetría. Este trabajo se realizó en el marco de los proyectos de investigación XUGA10301B97 financiado por la Dirección Xeral de Universidades e Investigación, Consellería de

Educación e Ordenación Universitaria, Xunta de Galicia, y REN2000-0446MAR financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (MCYT).

BIBLIOGRAFÍA

Brosnan, D. M. (1981). *Studies on the biology, ecology and fishery of the spider crab *Maia squinado* Herbst (1768) of the west coast of Ireland*. Department of Zoology. University College Galway, Ireland: 133.

Camus, P. (1983). Résultats d'une opération de marquage d'araignée de mer (, Herbst) adult en baie d'Audierne (Bretagne Sud). ICES, Shellfish Committee. C.M. 1983/K:29: 11.

Clark, R. A. (1997). Dimorphic male display alternative reproductive strategies in the marine amphipod *Jassa marmorata* (Corophopidea: Ischyroceridae). *Ethology* 103: 531-553.

Claxton, W. T., C. K. Govind & R. W. Elnor (1994). Chela function, morphometric maturity, and the mating embrace in male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1110-1118.

Corgos, A. (2004). *Estrategia vital, estructura espacial y dinámica poblacional de la centolla, *Maja squinado* (Decapoda: Majidae)*. Departamento de Biología Animal, Biología Vexetal e Ecoloxía. Universidade da Coruña: Tesis Doctoral. 312.

Corgos, A. & J. Freire (2005). Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*. A Comparison of methods for the estimation of the size at maturity in species with determinate growth. *ICES Journal of Marine Science* Submitted.

Corgos, A., M. P. Sampedro, E. González Gurriarán & J. Freire (2005). Growth at moult, intermoult period and moulting seasonality of the spider crab *Maja brachydactyla*: combining information from mark-recapture and culture studies. *Journal of Crustacean Biology* Submitted.

Correa, C., J. A. Baeza, I. A. Hinojosa & M. Thiel (2003). Male dominance hierarchy and mating tactics in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 23(1): 33-45.

Correa, C. & M. Thiel (2003). Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 23(4): 849-861.

Diesel, R. (1990). Sperm competition and reproductive success in the decapod *Inachus phalangium* (Majidae): a male ghost spider crab that seals off rivals'sperm. *Journal of Zoology, London* 220: 213-223.

- Diesel, R. (1991). *Sperm competition and the evolution of mating behavior in Brachyura, with special reference to spider crabs (Decapoda, Majidae)*. En *Crustacean Sexual Biology*. R. T. Bauer and J. W. Martin (Ed.). New York, Columbia University Press: 145-163.
- Dingle, H. (1996). *Migration: The biology of life on the move*. New York, Oxford University Press. 474 pp.
- Edwards, E. (1980). Preliminary results of a tagging experiment on the spider crab (*Maia squinado*) in the English Channel. ICES, Shellfish Committee. C.M. 1980/K:12: 7.
- Elner, R. W. & P. G. Beninger (1992). The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio*: A synthesis of recent contributions. *American Zoologist* 32: 524-533.
- Elner, R. W. & P. G. Beninger (1995). Multiple reproductive strategies in snow crab, *Chionoecetes opilio*: physiological pathways and behavioral plasticity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 93-112.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Ennis, G. P., R. G. Hooper & D. M. Taylor (1990). Changes in the composition of snow crab (*Chionoecetes opilio*) participating in the annual breeding migration in Bonne Bay, Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2242-2249.
- Fernández, L., J. Parapar, E. González-Gurriarán & R. Muiño (1998). Epibiosis and ornamental cover patterns of the spider crab *Maja squinado* on the Galician coast, Northwestern Spain: Influence of behavioral and ecological characteristics of the host. *Journal of Crustacean Biology* 18: 728-737.
- Freire, J., C. Bernárdez, A. Corgos, L. Fernández, E. González-Gurriarán, M. P. Sampedro & P. Verísimo (2002). Management strategies for sustainable invertebrate fisheries in coastal ecosystems of Galicia (NW Spain). *Aquatic Ecology* 36: 41-50.
- Freire, J. & E. González-Gurriarán (1998). New approaches to the behavioural ecology of decapod crustaceans using telemetry and electronic tags. *Hydrobiologia* 371/372: 123-132.
- Freire, J., E. González-Gurriarán & C. Bernárdez (1999). Migratory patterns in the spider crab *Maja squinado* using telemetry and electronic tags. ICES, Shellfish Committee. C.M. 1999/AA:14: 5.
- González-Gurriarán, E., L. Fernández, J. Freire & R. Muiño (1998). Mating and role of seminal receptacles in the reproductive biology of the spider crab *Maja squinado* (Decapoda, Majidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220: 269-285.

González-Gurriarán, E., L. Fernández, J. Freire, R. Muiño & J. Parapar (1993). Reproduction of the spider crab *Maja squinado* (Brachyura: Majidae) in the southern Galician coast (NW Spain). ICES, Shellfish Committee. C.M. 1993/K:19: 15.

González-Gurriarán, E. & J. Freire (1994). Movement patterns and habitat utilization in the spider crab *Maja squinado* (Herbst) (Decapoda, Majidae) measured by ultrasonic telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184: 269-291.

González-Gurriarán, E., J. Freire & C. Bernárdez (2002). Migratory patterns in female spider crabs *Maja squinado* using electronic tags and telemetry. *Journal of Crustacean Biology*.

González-Gurriarán, E., J. Freire, J. Parapar, M. P. Sampedro & M. Urcera (1995). Growth at moult and moulting seasonality of the spider crab, *Maja squinado* (Herbst) (Decapoda: Majidae) in experimental conditions: implications for juvenile life history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189: 183-203.

Goshima, S., M. Kanazawa, K. Yoshino & S. Wada (2000). Maturity in male stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodidae) and its application for fishery management. *Journal of Crustacean Biology* 20(6): 641-646.

Hartnoll, R. G. (1969). Mating in Brachyura. *Crustaceana* 16: 161-181.

Hines, A. H., T. G. Wolcott, E. González-Gurriarán, J. L. González-Escalante & J. Freire (1995). Movement patterns and migrations in crabs: telemetry of juvenile and adult behaviour in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75: 27-42.

Jivoff, P. (1997a). The relative roles of predation and sperm competition on the duration of the post-copulatory association between the sexes in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 40: 175-185.

Jivoff, P. (1997b). Sexual competition among male blue crab, *Callinectes sapidus*. *Biological Bulletin* 193: 368-380.

Jones, D. R. & R. G. Hartnoll (1997). Mate selection and mating behaviour in spider crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 185-193.

Kergariou, G. (1976). Premiers résultats obtenus par marquage de l'araignée de mer, *Maia squinado*, déplacements, mortalité par pêche. ICES, Shellfish and Benthos Committee. C.M. 1976/K:14: 6.

Kergariou, G. (1984). L'araignée de mer, H. Biologie et exploitation. *La Pêche maritime* 1279: 575-583.

Latrouite, D. & D. L. Foll (1989). Données sur les migrations des crabes tourteau *Cancer pagurus* et les araignées de mer *Maja squinado*. *Océanis* 15: 133-142.

Le Foll, D. (1993). *Biologie et exploitation de l'araignée de mer Maja squinado Herbst en Manche Ouest*. Université de Bretagne Occidentale. IFREMER, RI DRV 93-030: 524.

Meyer, C. G. (1993). *The biology and fishery of the spider crab (Maja squinado) around Jersey (Channel Islands)*. Dept. Biol. Sci., Fac. Sci. Univ. Plymouth: 116.

Morbey, Y. E. & R. C. Ydenberg (2001). Protandous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters* 4: 663-673.

Ra'anan, Z. & A. Sagi (1985). Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Biological Bulletin* 169: 592-601.

Rondeau, A. & B. Sainte-Marie (2001). Variable mate guarding time and sperm allocation by male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in response to sexual competition, and their impact on the mating success of females. *Biological Bulletin* 201: 204-217.

Sainte-Marie, B., N. Urbani, J.-M. Sèvigny, F. Hazel & U. Kuhnlein (1999). Multiple choice criteria and the dynamics of assortative mating during the first breeding season of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae). *Marine Ecology Progress Series* 181: 141-153.

Sainte-Marie, G., B. Sainte-Marie & J. M. Sevigny (2000). Ejaculate storage patterns and the site of fertilization in female snow crabs (*Chionoecetes opilio*; Brachyura, Majidae). *Canadian Journal of Zoology* 78(11): 1902-1917.

Sampedro, M. P. (2001). *Crecimiento de la centolla, Maja squinado (Herbst, 1788) (Decapoda: Majidae)*. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología. Universidade da Coruña: 163.

Sampedro, M. P., E. G. Gurriarán, J. Freire & R. Muiño (1999). Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *Journal of Crustacean Biology* 19 (3): 578-592.

Stevcic, Z. (1973). Les migrations de l'araignée de mer. *Rapports de la Commission internationale de la Mer Méditerranée* 21: 597-598.

Stevens, B. G., W. E. Donaldson, J. A. Haaga & J. E. Munk (1993). Morphometry and maturity of paired Tanner crabs, *Chionoecetes bairdi*, from shallow- and deepwater environments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1504-1516.

Van Der Meeren, G. I. (1994). Sex- and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* 63: 307-314.

Wada, S., M. Ashidate & S. Goshima (1997). Observations on the reproductive behavior of the spiny king crab, *Paralithodes brevipes* (Anomura; Lithodidae). *Crustacean Research* 24: 23-32.

Wada, S., K. Tanaka & S. Goshima (1999). Precopulatory mate guarding in the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239: 289-298.

Wilber, D. H. (1989). The influence of sexual selection and predation on the mating and postcopulatory guarding behaviour of stone crabs (Xanthidae, Menippe). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 24: 445-451.

Zonneveld, C. (1992). Polyandry and protandry in butterflies. *Bulletin of Mathematical Biology* 54: 957-976.

LEYENDAS DE FIGURAS

Figura 1. Hipótesis fisiológica. Evolución temporal del estado fisiológico en una cohorte de adultos tras la muda terminal (ver introducción para detalles).

Figura 2. Hipótesis de las oportunidades de apareamiento. A, B y C representan tres períodos correspondientes a la fase inicial, intermedia y final de la migración (ver introducción para detalles).

Figura 3. Localización de las áreas de muestreo en la Ría de A Coruña. Se muestra el transecto que incluía 7 lances de nasas en el área interna. Se representa la latitud de cada lance en el transecto (ver figura 6).

Figura 4. Relación entre el tamaño corporal y el peso seco de los tejidos analizados (gónada, músculo y hepatopáncreas) para estimar la condición fisiológica en cada sexo. Se muestra la regresión alométrica ajustada en cada caso.

Figura 5. Comparación de la evolución mensual de la proporción de machos y hembras adultos en postmuda (con respecto a las capturas totales incluyendo adultos y juveniles) capturados en aguas someras.

Figura 6 Estructura espacial de la población de adultos en Bastiagueiro en el período previo y el inicio de la migración. Se representa la captura media por unidad de esfuerzo (no. de ejemplares por nasa e intervalo de confianza del 95% de la media) a lo largo del transecto muestreado (ver figura 3). El eje x representa la latitud (cada décima de grado equivale a 182 m).

Figura 7. Capturas de adultos en el canal (no. medio de ejemplares por nasa con intervalo de confianza del 95%) en cada mes de muestreo (arriba), and en cada día de muestreo durante la migración en 1998 (abajo). Las flechas indican el día medio de inicio de migración estimado.

Figura 8. Evolución temporal del índice de condición (IC) de cada tejido en los machos adultos en Bastiagueiro (observaciones individuales, se indica el tamaño de muestra para cada mes, y regresión polinómica) y en el canal (media e intervalo de confianza del 95%, sólo en Noviembre, N=14).

Figura 9. Evolución temporal del índice de condición (IC) de cada tejido en las hembras adultas en Bastiagueiro (observaciones individuales, se indica el tamaño de muestra para cada mes, y regresión polinómica) y en el canal (media e intervalo de confianza del 95%, sólo en Septiembre y Noviembre, N=14).

Figura 10. Porcentaje mensual de de ejemplares adultos en postmuda (estado B) capturados en Bastiagueiro y en el canal en el período previo y en el inicio de la migración. Sample size is indicated in each case (ND= no data).

Figura 11. Talla media (con intervalo de confianza del 95%) de los ejemplares capturados en Bastiagueiro y en el canal en el inicio de la migración.

Figura 12. Fechas medias del inicio de migración estimadas en el presente y otros estudios llevados a cabo en las rías de A Coruña y Arousa con telemetría ultrasónica y registradores electrónicos de datos (González-Gurriarán et al., 2002; Bernárdez and González-Gurriarán, datos no publicados).

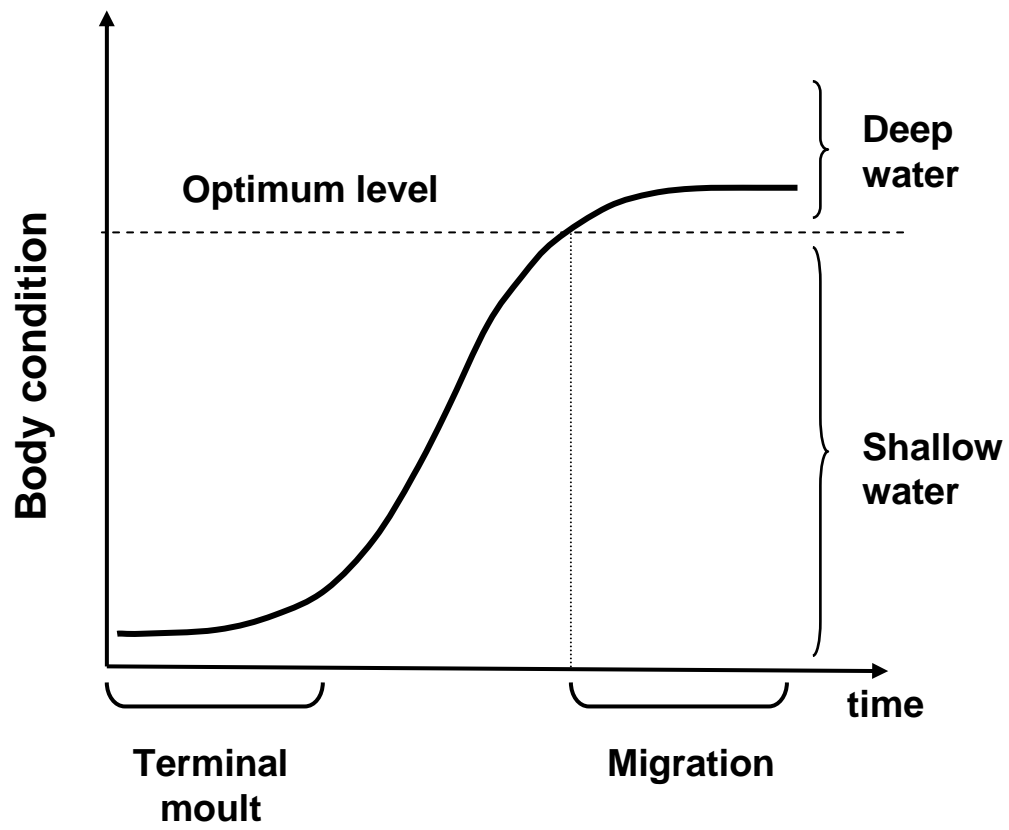


Figura 1. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

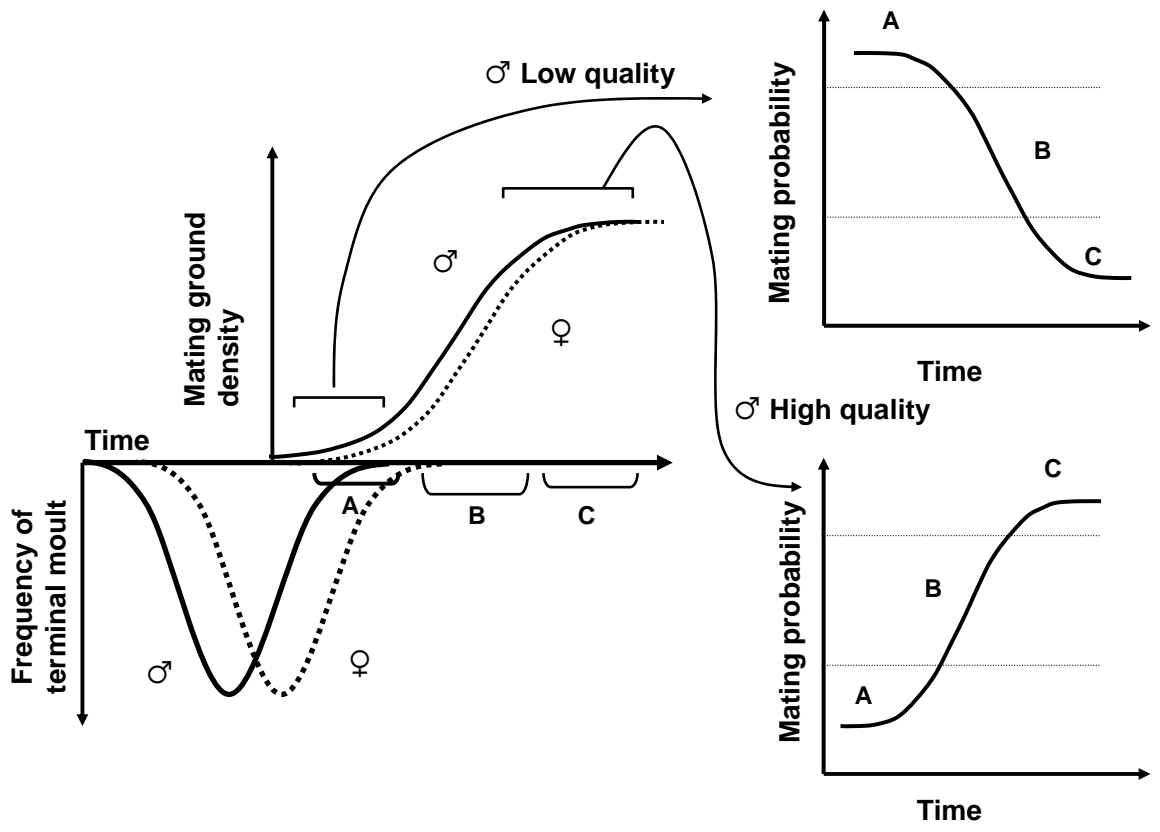


Figura 2. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

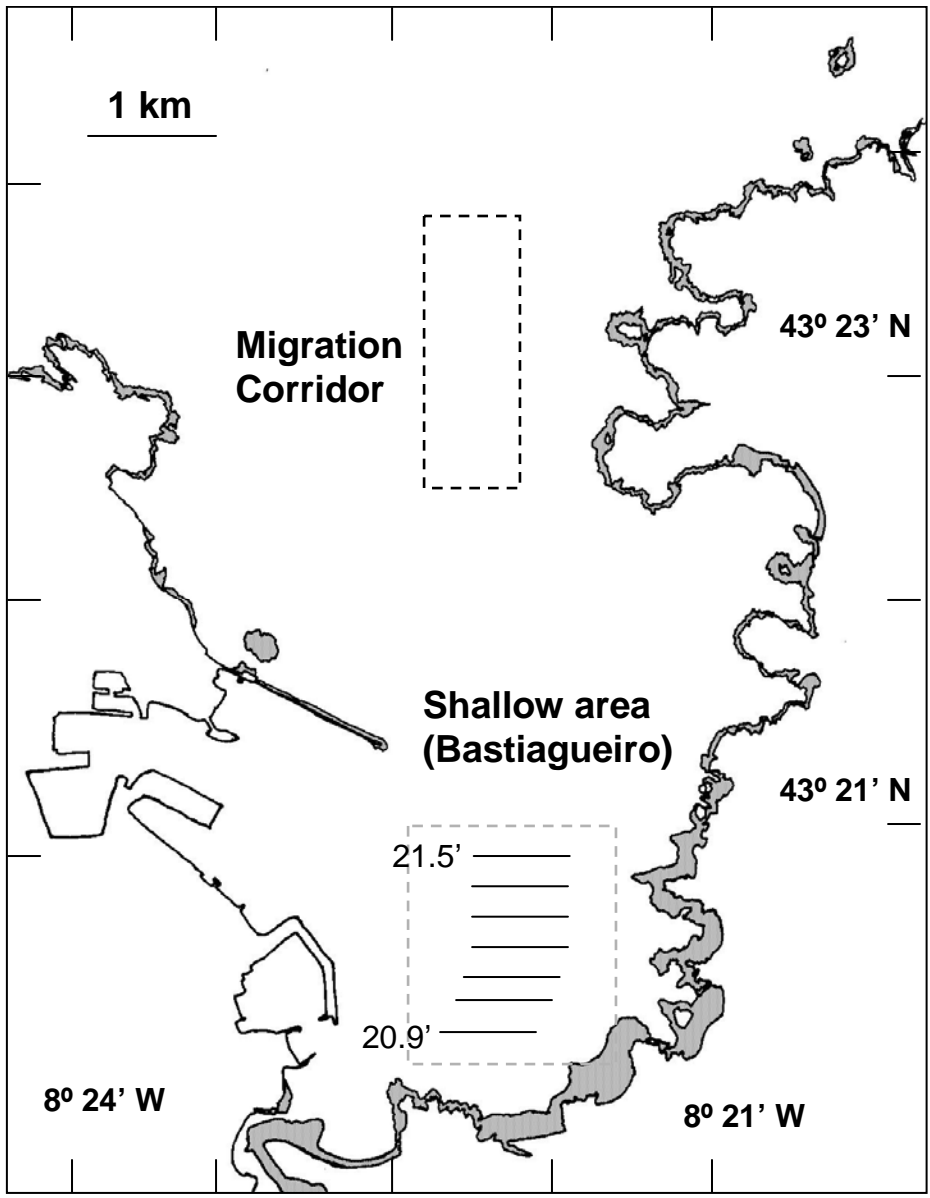


Figure 3. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

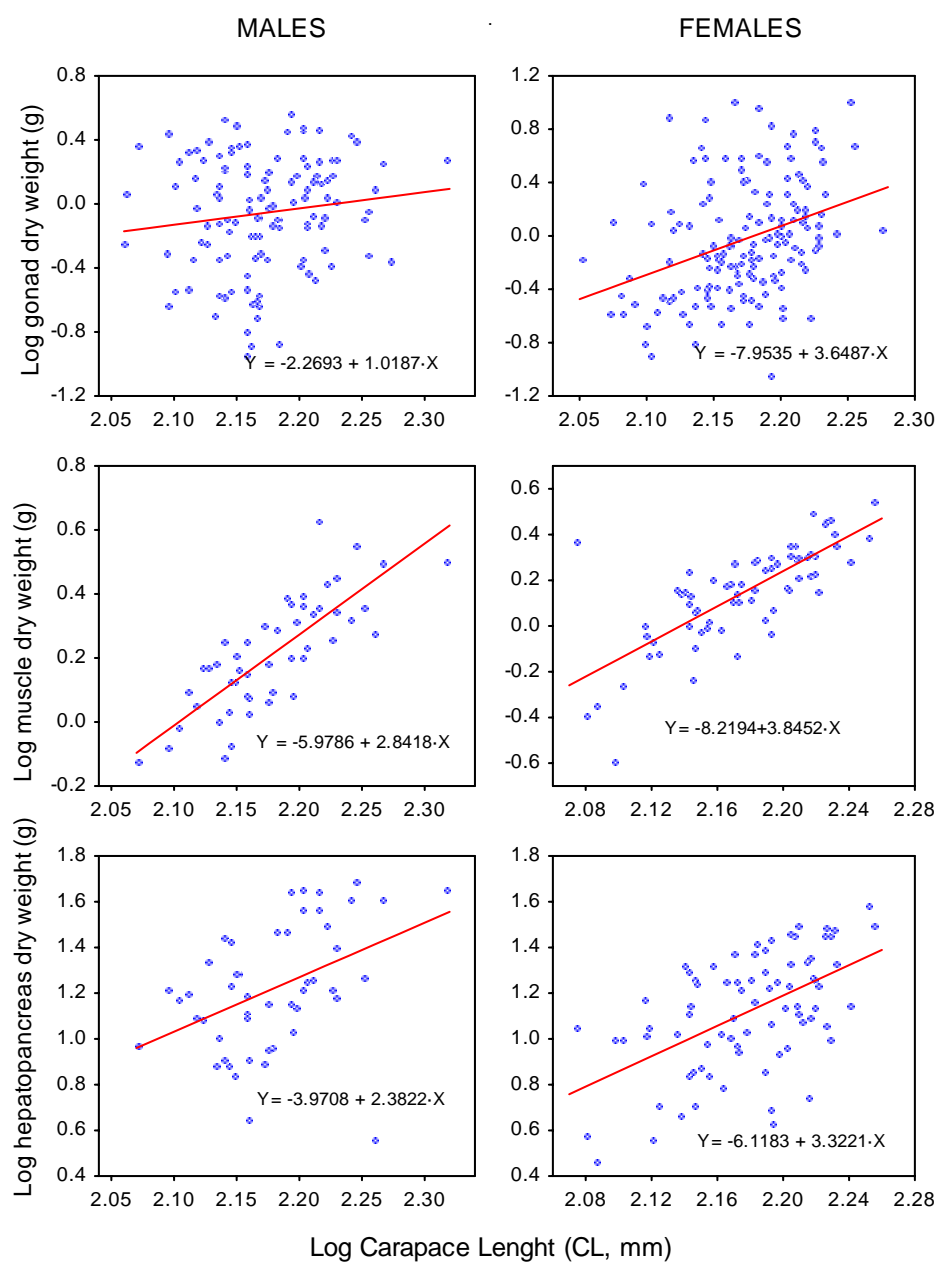


Figura 4. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*.

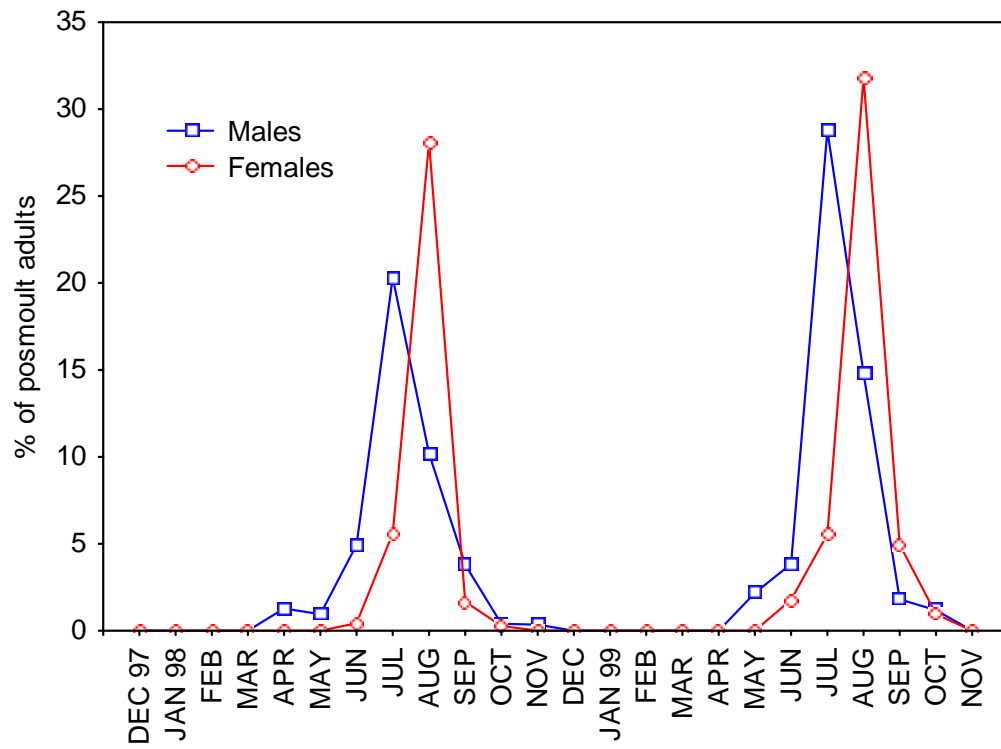


Figura 5. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

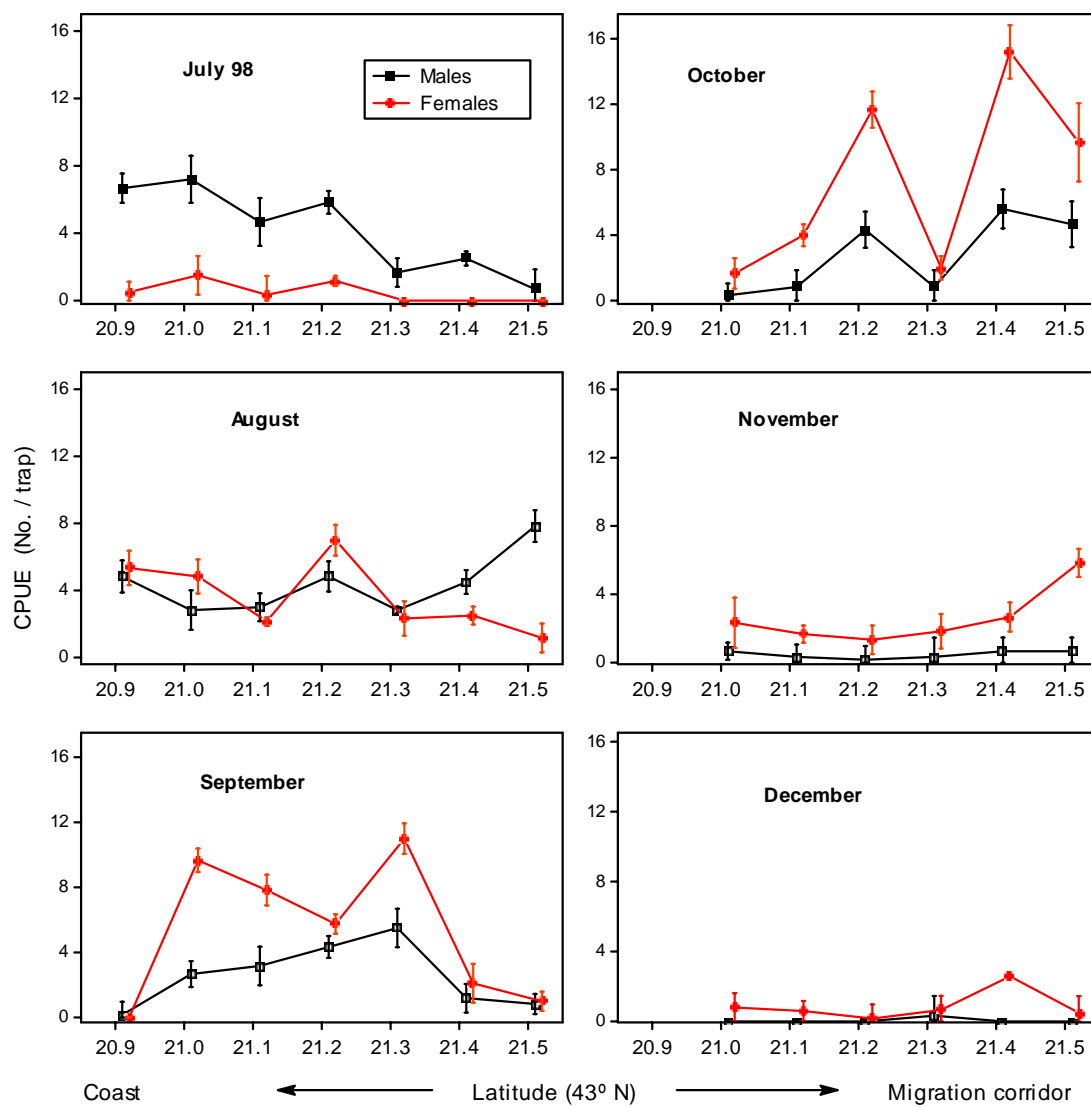


Figura 6. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

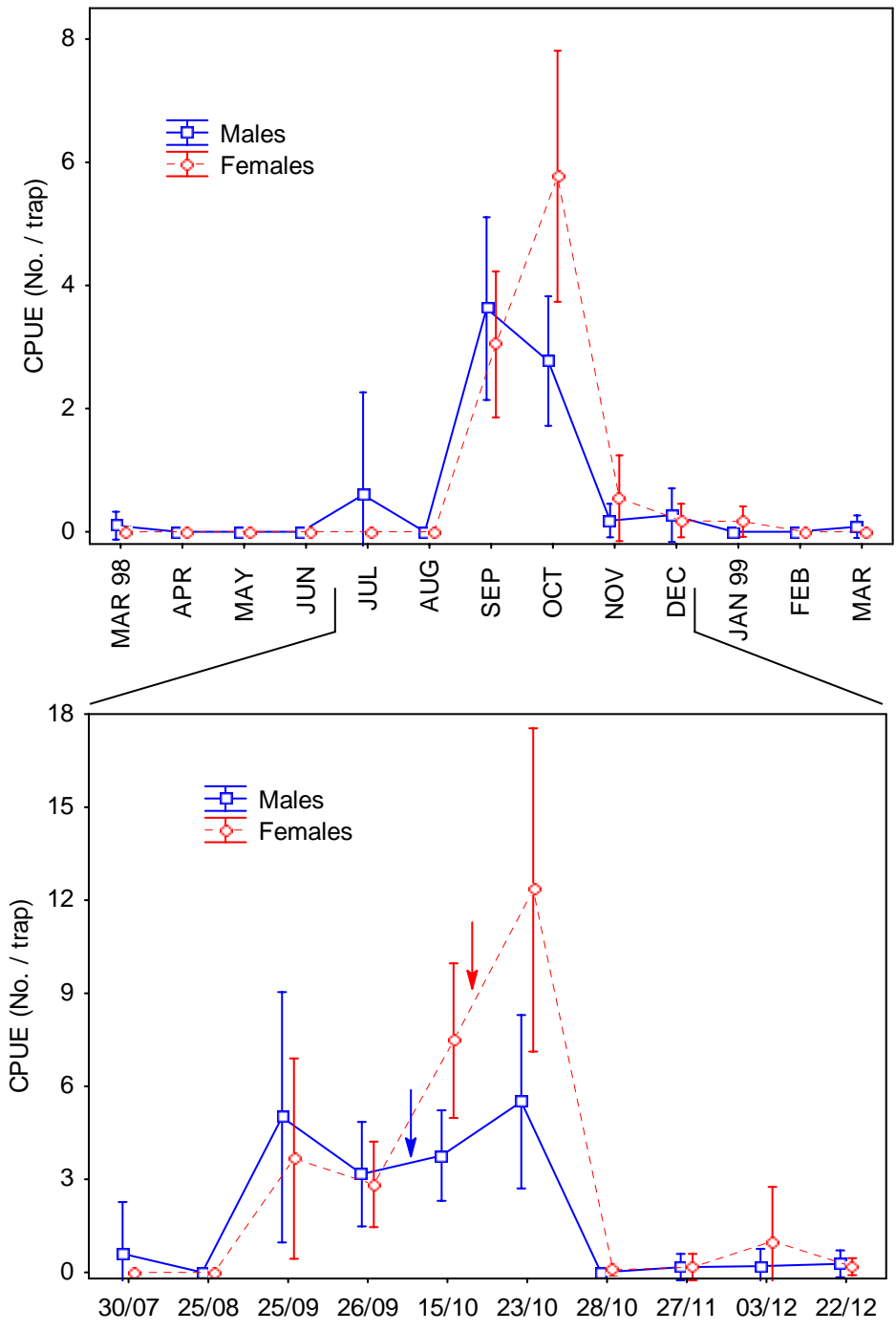


Figura 7. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

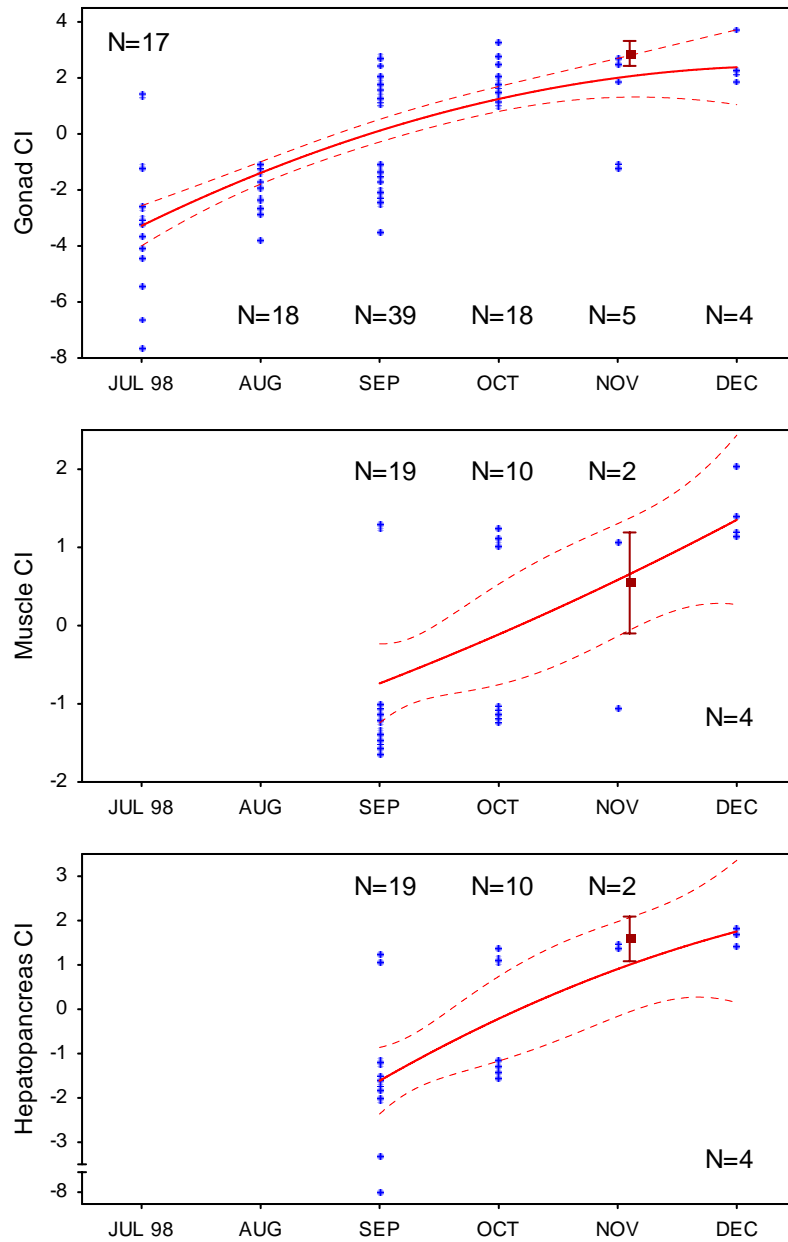


Figura 8. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

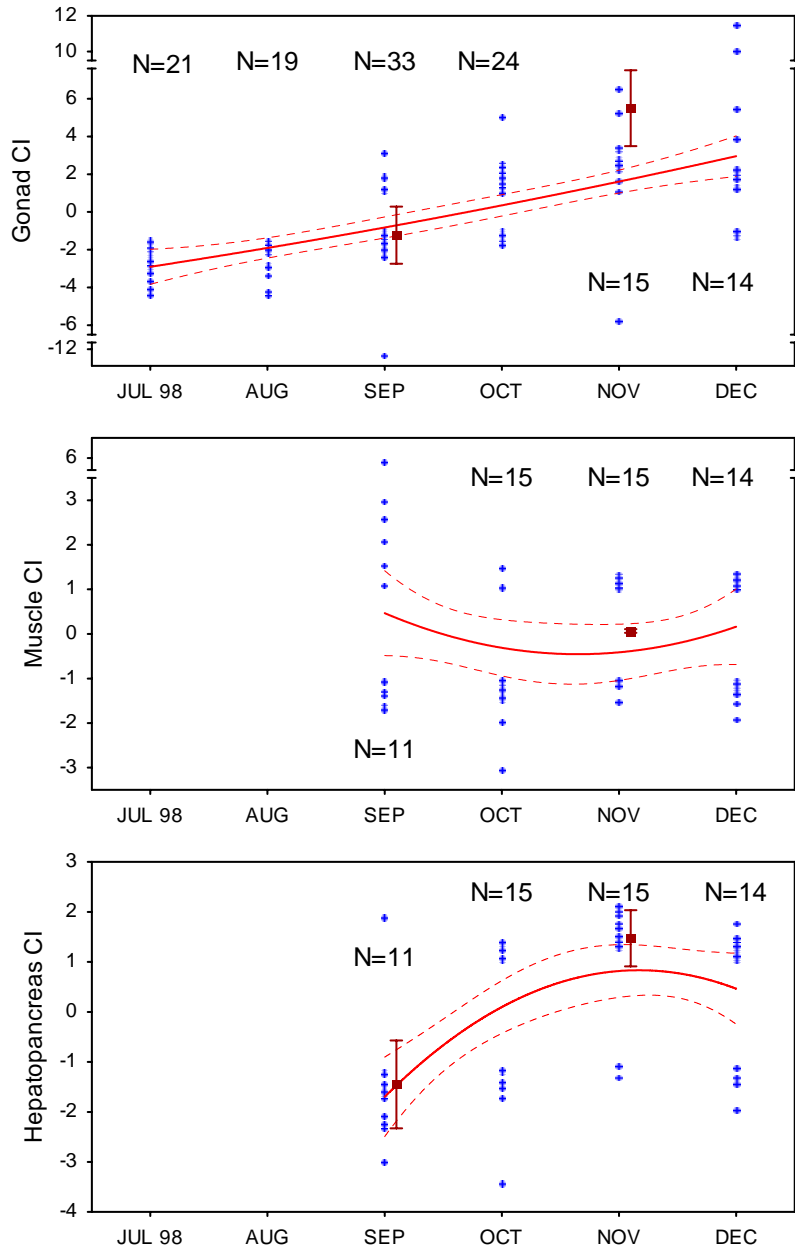


Figura 9. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

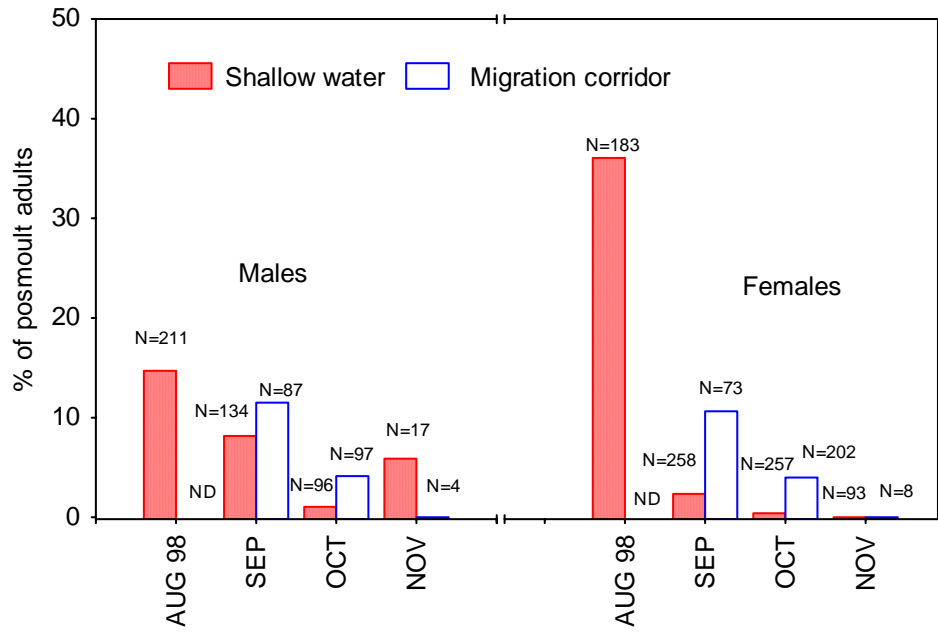


Figura 10. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

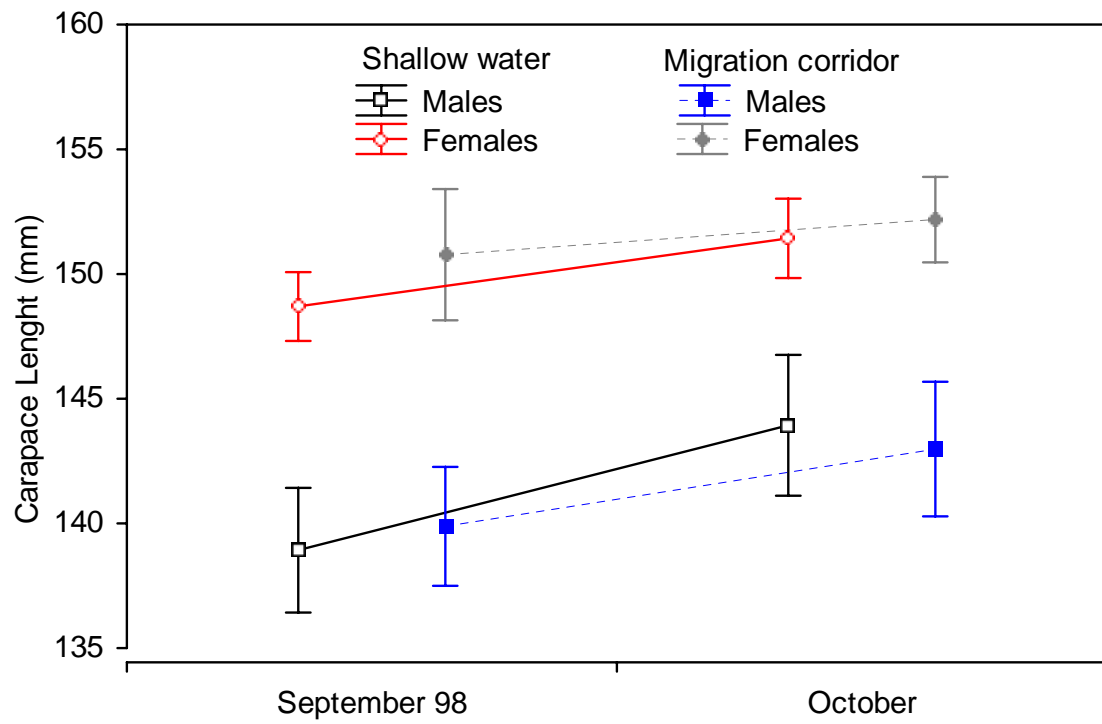


Figura 11. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

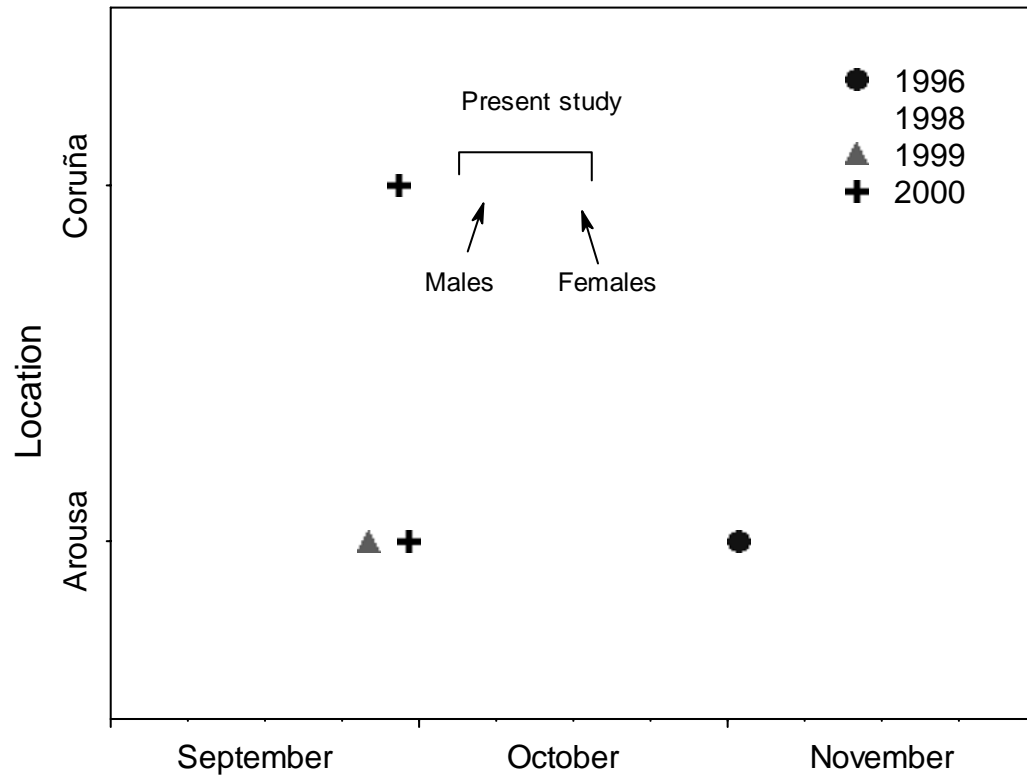


Figure 12. Corgos et al. Reproductive strategies in *Maja brachydactyla*

Tabla 1. Evolución temporal de la repleción de las espermatecas (porcentaje de ejemplares con presencia de esperma) de hembras primíparas en zonas someras y el canal central de la Ría de A Coruña.

	<u>Shallow water</u>		<u>Migration corridor</u>	
	<u>N</u>	<u>%</u>	<u>N</u>	<u>%</u>
Jul 98	20	10.0		
Aug	19	0.0		
Sep	32	0.0	9	0.0
Oct	24	0.0	1	0.0
Nov	15	0.0	11	45.5
Dec	14	7.1	2	0.0
Total	124	2.4	23	21.7