



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias con mención en Pesquerías

**Caracterización del movimiento migratorio de la langosta
Jasus frontalis (H. Milne Edwards, 1837) en torno a la isla
Alejandro Selkirk, archipiélago Juan Fernández.**

Tesis para optar al grado de
Magíster en Ciencias con mención en Pesquerías

CATALINA FERNANDA ROMÁN VALERIA
CONCEPCIÓN-CHILE
2018

Profesor Guía: Billy Ernst Elizalde
Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

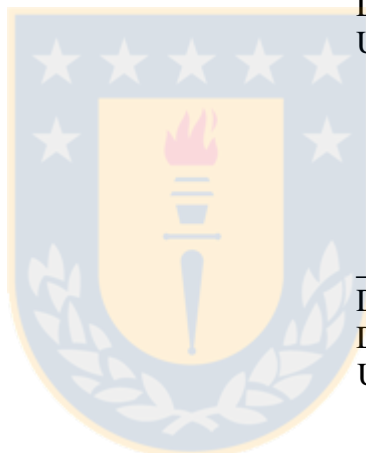
La tesis de Catalina Román Valeria titulada Caracterización del movimiento migratorio de la langosta *Jasus frontalis* (H. Milne Edwards, 1837) en torno a la isla Alejandro Selkirk, Archipiélago Juan Fernández, es aprobada por:

Profesor Guía

Dr. Billy Ernst Elizalde
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción



Dr. Martin Thiel
Departamento Biología Marina
Universidad Católica del Norte

Director de Programa

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Caracterización del movimiento migratorio de la langosta *Jasus frontalis* (H. Milne Edwards, 1837) en torno a la isla Alejandro Selkirk, archipiélago Juan Fernández.



Catalina Fernanda Román Valeria



A mis hermanos,
Tomás y Elisa

AGRADECIMIENTOS

“Yo conozco tus obras: he aquí, he dado una puerta abierta delante de ti, la cual ninguno puede cerrar; porque aún tienes un poco de fuerza, y has guardado mi palabra, y no has negado mi nombre.”

Quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a mi familia, quienes siempre me apoyaron y alentaron a seguir luchando por finalizar esta etapa que en algún momento se puso cuesta arriba.

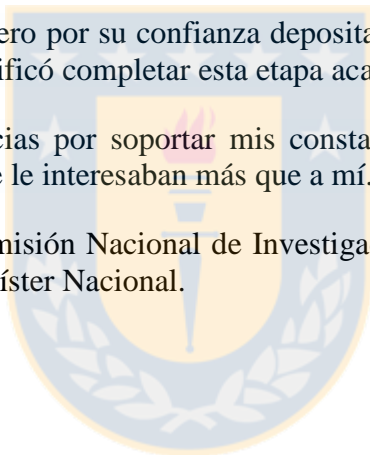
A Alejandro, quien hace cinco años camina conmigo, ha sido mi soporte y me ha sacado miles de sonrisas que hasta hoy han sido mi fuente de energía.

A mi profesor Billy Ernst, por sus conocimientos entregados, persistencia, paciencia y motivación. Gracias por inculcar en mí el rigor académico, seriedad y ética profesional; ese es el sello inconfundible del *Ernst training*.

Al Instituto de Fomento Pesquero por su confianza depositada en mis capacidades y por el tiempo brindado en lo que significó completar esta etapa académica.

A mis amigos y colegas, gracias por soportar mis constantes monólogos respecto a las langostas que de seguro a nadie le interesaban más que a mí.

Finalmente agradezco a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica - CONICYT por la Beca de Magíster Nacional.



RESUMEN

La caracterización de procesos poblacionales a través del tiempo y el espacio es de especial interés en ecología de poblaciones y en pesquerías. Con el fin de ampliar el conocimiento sobre la dinámica poblacional de *Jasus frontalis* en el plano espacio-temporal, se utilizó la población de la isla Alejandro Selkirk como modelo. En este trabajo se evaluaron tres hipótesis; 1) la existencia de zonas geográficas en la distribución de langostas a partir de la actividad de la flota, 2) la conectividad entre estas zonas y 3) la ocurrencia de una migración estacional costa adentro – costa afuera evaluada a través del tiempo y estratos batimétricos (50, 100 y 150 metros). Para la contrastación de estas hipótesis, se trabajó con 6895 langostas marcadas en tres periodos de la temporada 2008/09 (M1; octubre 2008, M2; febrero 2009 y M3; abril 2009) de las cuales 1283 fueron recuperadas entre octubre de 2008 y noviembre de 2009, y analizadas en tres periodos (R1; octubre-diciembre 2008, R2; enero-abril 2009 y R3; octubre-noviembre 2009).

En el primer caso, un análisis de clúster modelo basado aplicado sobre la información georreferenciada de las trampas permitió diferenciar 8 zonas en torno a la isla, que coinciden con algunos accidentes geográficos identificados por pescadores. Para la segunda hipótesis, se trabajó con las zonas identificadas previamente y se evaluó la probabilidad de movimiento entre ellas. El resultado indicó que la probabilidad de encontrar individuos en la misma zona de liberación o en zonas contiguas es mayor que la probabilidad de encontrarlos en zonas alejadas. Para contrastar la tercera hipótesis se analizó la distancia, ángulo y direccionalidad del desplazamiento de las langostas recapturadas y se trabajó con un modelo multinomial que permitió modelar las tasas de movimiento entre los periodos de marcaje y recaptura y estratos batimétricos. Los resultados indicaron que a medida que avanza la temporada de pesca, los individuos recorren mayores distancias y se evidencia una marcada direccionalidad especialmente en las zonas ubicadas al norte de la isla Alejandro Selkirk. Esto permitió inferir que existe un movimiento de carácter migratorio estacional determinado por el seguimiento de individuos que fueron marcados en primavera en aguas someras y que fueron recapturados a fines de verano y otoño en estratos profundos, así como también ocurrió con los individuos marcados durante el verano tardío en aguas profundas y que fueron recapturados luego de la veda de invierno en aguas someras.

Según los resultados encontrados, los procesos biológicos que subyacen a los patrones estacionales de movimiento costa-océano en *Jasus frontalis*, parecen estar vinculados con la actividad reproductiva y la muda. Este comportamiento, ha sido reportado para especies del género *Jasus* alrededor del mundo, así como también para la familia Palinuridae.



ABSTRACT

Characterization of spatio-temporal processes are of particular interest to population ecology and fisheries. In order to increase the knowledge about the population dynamics of *Jasus frontalis*, in space and time, the lobster population of Alejandro Selkirk Island was used as a model. For this task, three hypotheses were evaluated; 1) the existence of geographic zones in lobster distribution based on the activity of the fleet, 2) connectivity between these zones and 3) the occurrence of a seasonal inshore-offshore migration evaluated through time and depth strata (50, 100 and 150 meters). To evaluate the hypotheses, 6895 lobsters were tagged during three periods of the 2008/09 fishing season (M1; October 2008, M2; February 2009 and M3; April 2009) 1283 of which were recaptured between October 2008 and November 2009, and were analyzed in three periods (R1; October-December 2008, R2; January-April 2009 and R3; October-November 2009).

In the first hypothesis, eight zones around Alejandro Selkirk Island were identified with a model based cluster analysis applied over georeferenced trap data. Some of these clusters are coincident with geographical barriers identified by fishermen. In the second hypothesis, the probability of movement between the zones was assessed. Results denote a greater probability of finding tagged individuals in the same liberation zone or in contiguous zones rather than in remote areas. In the third hypothesis, distance, angle and directionality of recaptured lobsters were analyzed. Also, a multinomial model was used to assess movement rates between tag-recapture periods and depth strata. Results indicate that as the fishing season advanced on, lobsters moved greater distances and a marked directionality is denoted especially in northern zones around the island. In view of all the results, it may be concluded that there is a migratory seasonal movement determined by the tracking of lobsters tagged in shallow waters during spring and recaptured in late summer and autumn in deep waters, as well as occurred with individuals tagged during summer in deeper strata and were recaptured after winter fishing closure in shallow waters.

Based on these results, biological processes such as mating and moulting might be related to inshore-offshore seasonal movement patterns in *Jasus frontalis*. This behavior has been reported in species of the same genus *Jasus* and also in Palinuridae family.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	viii
LISTADO DE FIGURAS	x
FIGURAS ARTÍCULO	X
FIGURAS TESIS	XI
LISTADO DE TABLAS	xii
TABLAS ARTÍCULO	XII
TABLAS TESIS	XII
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
HIPÓTESIS DE TRABAJO	8
METODOLOGIA GENERAL	9
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS	16
RESEARCH ARTICLE	21
DISCUSIÓN GENERAL	71
REFERENCIAS	74
FIGURAS	79
TABLAS	87

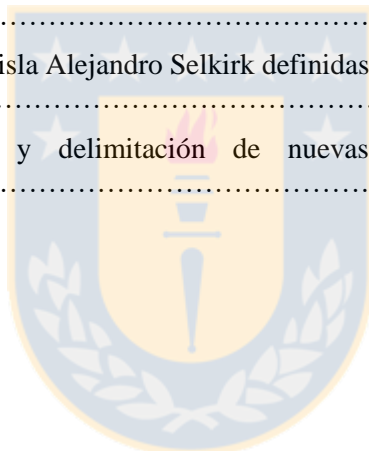
LISTADO DE FIGURAS

FIGURAS ARTÍCULO

Figure 1. Geographic distribution of the Juan Fernandez spiny lobster (<i>Jasus frontalis</i>) fishery. Box with thick border indicates the study area.....	54
Figure 2. Length frequency distribution of tagged lobsters. (A) Marked lobsters by sex for all tagging periods and (B) Size structure (sex combined) from biological sampling during 2008/09 fishing season. Vertical dashed lines correspond to size of 50% of maturity and minimum legal size.....	55
Figure 3. Spatial location of the marking events around AS Island and the geographic points where traps were regularly deployed throughout the fishing season. Marking event from October 2008 (M1, upper left box), February-March 2009 (M2, upper right box), April 2009 (M3, lower left box) and all sampling points around AS Island from October 2008 to December 2009 (lower right box).....	56
Figure 4. Identification of zones around Alejandro Selkirk Island using a multivariate Gaussian mixture model.....	57
Figure 5. Recapture history by date and tag number. Lines represent mark events and grey rectangle corresponds to fishing closure period from May 15 – Sept 30.....	58
Figure 6. Euclidean distances recorded from M1 (A), M2(B) and M3(C). Lines correspond to single movements recorded from the three marking events.	59
Figure 7. Distance (km) moved by lobsters in AS for different mark-recapture periods. (A) boxes represent lobsters from M1, (B) boxes from M2 and (C) boxes from M3. Distances were calculated for males (left, dark boxes) and females (right, grey boxes).....	60
Figure 8. Centroid shifts for three marking periods and their successive recapture periods. Stars (★) represents tagging M1, M2 and M3 (rows), hexagons (●) are the first recapture period R1 (Oct-Dec 2008), squares (■) the second recapture period R2 (Jan-Apr 2009), and triangles (▲) the third recapture period R3 (Oct-Nov 2009). Black circled arrows indicate direction to the coast.....	61
Figure 9. Estimated (black bars) and observed (grey bars) movement proportions for recaptures in northern (upper panel, A) and southern (lower panel, B) macrozones.	62
Figure 10. Diagram of inshore-offshore processes occurring at temporal and seasonal scales for males, females and combined sex.	63
<u>Supplement Material 1</u>	
Figure 1. BIC from mclust for the ten available model parametrizations and up to 9 clusters for the dataset. Different symbols and line types encode different model parametrizations. The best model is taken to be the one with the highest BIC among the fitted models (black arrow).....	64
<u>Supplement Material 2</u>	
Figure 1. Angles direction for each zone around AS Island in mark recapture periods A (M1R2), B (M2-R3) and C (M3-R3). Lines around the circle represents the underlying circular distributions of displacement angles.....	65

FIGURAS TESIS

Figura 1. Distribución geográfica de las islas del archipiélago Juan Fernández.....	79
Figura 2. Trampas utilizadas para la captura de langostas con (a) varas de eucaliptus (<i>Eucalyptus sp.</i>) y ocasionalmente maqui (<i>Aristotelia maqui</i>), (b,c) presentando una entrada en la parte superior en base a un orificio cónico/cilíndrico construido por plásticos (d) y paredes laterales recubiertas con malla.....	80
Figura 3. Embarcaciones operativas sobre las cuales se desarrolla la pesquería de la langosta en la isla Alejandro Selkirk.....	81
Figura 4. Langosta etiquetada dorsalmente con marca de anclaje tipo “T” (FD-68B, fabricados por Floy Tag, Seattle USA).....	82
Figura 5. Sondeos batimétricos desarrollados en la isla Alejandro Selkirk en octubre de 2008. Cada color corresponde a distintos tracks donde se realizó un sondeo batimétrico, completando en total cinco sondeos.....	83
Figura 6. Sectores identificados por pescadores en la isla Alejandro Selkirk.....	84
Figura 7. Zonas estadísticas de la isla Alejandro Selkirk definidas para agrupar la data del monitoreo biológico-pesquero.....	85
Figura 8. Clusters identificados y delimitación de nuevas zonas en la isla Alejandro Selkirk.....	86



LISTADO DE TABLAS

TABLAS ARTÍCULO

Table 1. Spatio-temporal stratification of mark and recapture periods for movement analysis across 2008/2009 fishing season. Number of tagged and recaptures lobsters are presented according to marking event..... 66

Table 2. Mean distance and standard deviation in kilometers for marking and recapture periods in males, females and ovigerous females. 67

Table 3. Proportions of recapture and standard error from mark-recapture events..... 68

Table 4. Characterization of movement angles comprising inshore-offshore sites of mark and recapture, and Rayleigh test estimations by zone..... 69

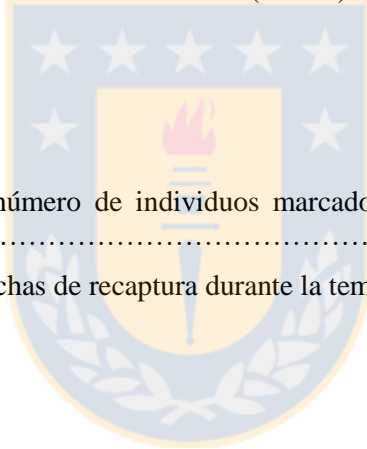
Supplement Material 1

Table 1. Best models selected by cluster classification (mclust) and comparison of BIC values... 70

TABLAS TESIS

Tabla 1. Periodo de marcaje y número de individuos marcados durante la temporada de pesca 2008/09..... 87

Tabla 2. Eventos de marcaje y fechas de recaptura durante la temporada 2008/09..... 87



INTRODUCCIÓN GENERAL

Las poblaciones de animales son sistemas espaciales en el sentido de que su estructura y funcionamiento dependen del contexto espacial donde habitan. Este punto de vista ha sido destacado en diversos trabajos (e.g. Dunning *et al.*, 1995, Roa & Tapia, 2000) ya que permite una comprensión más completa de las poblaciones respecto del análisis temporal puro. Por consiguiente, cada vez es más frecuente encontrar que el análisis de la estructura poblacional de especies marinas es formulado en un contexto espacialmente explícito (Holmes *et al.*, 1994) el cual debe ser acompañado de un muestreo y análisis de las poblaciones reales en el espacio.

En muchas especies marinas, las etapas de desarrollo temprano se caracterizan por tener estadios larvales planctónicos. Debido a la naturaleza pasiva de las larvas, estas son trasladadas largas distancias a través de las corrientes oceánicas dominantes (Shanks *et al.*, 2003; Kinlan *et al.*, 2005). Cuando el estadio adulto es predominantemente sésil, la dispersión larval es la causa principal de la estructuración espacial. Sin embargo, muchas especies presentan un estadio adulto mucho más móvil que el estadio larval. En tales casos, esto provee una conectividad adicional sobre un amplio rango de escalas espaciales, que va desde movimientos diarios en escala de metros hasta migraciones en escala de miles de kilómetros (Kritzner & Sale, 2004).

Jasus frontalis (Milne-Edwards, 1837), especie conocida como langosta de Juan Fernández, corresponde al recurso bentónico más importante del archipiélago Juan Fernández (Arana, 1974; Arana & Toro, 1985; Arana & Olate, 2000). Este recurso se distribuye exclusivamente en torno a las islas Robinson Crusoe (33°37'S, 78°53'W), Santa Clara (33°42'S, 79°01'W) y Alejandro Selkirk (33°45'S, 80°45'W) del archipiélago Juan Fernández e islas San Félix (26°19'S, 80°05'W) y San Ambrosio (26°20'S, 70°58'W) en el archipiélago de las Islas Desventuradas (**Figura 1**). Su distribución batimétrica se extiende entre el borde costero y 180 metros de profundidad (Arana, 1987).

En comparación con el subsistema Robinson Crusoe/Santa Clara, la caracterización de los procesos demográficos y de dinámica poblacional de la langosta de Juan Fernández en la isla Alejandro Selkirk ha sido escasa y poco detallada. Es así como la descripción de aspectos referentes a la estructuración poblacional (talla y sexo) en *Jasus frontalis*, se basan principalmente en proyectos de investigación realizados en torno a las islas Robinson Crusoe y Santa Clara. Los primeros trabajos datan de los años 1970s, donde los análisis de proporciones por sexo y composición de tallas fueron únicamente a escala temporal y solo en el año 1985, Gaete y Arana incorporan la escala espacial. En su trabajo, estos autores determinan la existencia de patrones específicos, estableciendo la proporción sexual por rango de talla, a escala mensual y a través de tres estratos distintos de profundidad. Por otra parte, Pavez y Arana (1982) encontraron que machos y hembras se desplazan hacia aguas profundas entre octubre y febrero, estableciendo por primera vez la migración de esta especie en el sistema de Robinson Crusoe y Santa Clara. En la isla Alejandro Selkirk, solo se han realizado análisis a escala temporal, respecto de la composición de tallas por sexo de langostas comerciales y no comerciales (Ernst *et al.*, 2010b). En particular, en este subsistema la información de distintos parámetros, ha sido reportada continuamente desde la temporada 2011, donde se ha podido establecer un muestreo biológico continuo durante temporadas de pesca consecutivas.

Para estudiar la demografía poblacional de langostas en ambos subsistemas se ha llevado a cabo un monitoreo biológico y pesquero, donde la información es almacenada considerando escalas espaciales y temporales. En este sentido en ambos subsistemas se han delimitado zonas arbitrarias que han sido de ayuda para segregar la información recopilada (Ernst *et al.*, 2010b, 2013, 2015, 2017). Las zonas definidas en torno a cada subsistema representan un área extensa y no tienen necesariamente un significado biológico. Un elemento importante referente a esta pesquería y en relación a la escala espacial a la cual ocurren ciertos procesos, es la existencia de lugares de pesca definidos para cada pescador conocidos como “*Marcas*” las cuales son asociadas a un sector particular (Ernst *et al.*, 2010a). Los pescadores ejercen un derecho exclusivo de uso de las marcas, de tal forma, que la explotación ocurre en lugares discretos en el espacio y desde el punto de vista del muestreo en “estaciones de fijas”.

Este trabajo se orienta a la identificación de patrones de distribución espacio-temporal en torno a la isla Alejandro Selkirk y los movimientos migratorios entre ellos, ya que para otras especies del género *Jasus* se han reportado cambios en la estructura poblacional en el gradiente de profundidad. Un trabajo reportado por MacDiarmid (1991) indica que *Jasus edwardsii* presenta un cambio estacional que el autor define como cíclico, referente a los cambios en densidad, proporción sexual y distribución de tallas en profundidad. En este trabajo se concluye que el desfase de fluctuaciones entre aguas someras y profundas sugiere que machos y hembras se mueven en favor del gradiente batimétrico y viceversa en periodos particulares del año.

En particular, el análisis de la estructura poblacional en los gradientes de profundidad responde a un cambio en la localización del esfuerzo pesquero. El esfuerzo en la pesquería de *J. frontalis* ha sido caracterizado históricamente en función del número de trampas levantadas y el número de viajes de pesca. El primer estadístico es utilizado con mayor frecuencia ya que es más robusto para representar el esfuerzo real sobre un subsistema. En Robinson-Santa Clara la distribución de las trampas langosteras a lo largo de la temporada cambia desde zonas someras a zonas más profundas. Durante los tres primeros meses de la temporada (octubre-diciembre) las trampas son ubicadas cerca de la costa entre 0 y 140 metros, mientras que a partir de enero y hacia fines de la temporada son ubicadas entre 55 y 165 metros de profundidad, hecho que permite inferir sobre la ocurrencia de un desplazamiento de esta especie (Arana & Toro, 1985; Arana, 1992). Este hecho es contrastado con estudios de movimiento llevados a cabo para otras especies congénicas, estableciéndose como un comportamiento recurrente reportado por Annala (1981) y McKoy (1983) para *Jasus edwardsii*, por Booth (1984) para *Jasus verreauxi* y por Heydorn (1969) para *Jasus lalandii*.

Herrnkind (1980) categoriza los movimientos de langostas sobre el fondo marino en movimientos de corta distancia o “homing” y movimientos de larga distancia conocidos como “nomadismo” y “migración”. El primer tipo se caracteriza por movimientos a menudo diarios entre las vecindades del refugio (Annala & Bycroft, 1993; Groeneveld & Branch,

2002). La migración por otra parte es el movimiento, a menudo periódico, de un individuo o población sobre una distancia considerable mientras que el nomadismo carece de direccionalidad, periodicidad y confinamiento temporal. A su vez, la migración puede ocurrir contra la corriente, favoreciendo el reclutamiento (McKoy & Leachman, 1982; Booth, 1984) o puede ser costa afuera, asociado a la muda (Kelly, 2001). Migraciones como la de hembras ovígeras hacia lugares estratégicos para la eclosión de huevos, pueden exceder los 5 km y son cruciales para el reclutamiento larval (Kanciruk, 1980). Otras migraciones importantes para el reclutamiento larval incluyen aquellas que son desde áreas de crianza cercanas a la costa, hacia áreas profundas fuera de costa (*Panulirus cygnus* al oeste de Australia, Brown & Phillips, 1994) o movimientos costa-océano asociados a la muda (*J. edwardsii*, MacDiarmid, 1991). Cualquiera de estos movimientos mencionados podría influenciar fuertemente los niveles de reclutamiento local de una pesquería (Childress & Jury, 2006).

En *Jasus frontalis*, movimientos costa afuera han sido reportados por estudios de marcaje y recaptura hechos en el subsistema Robinson Crusoe/Santa Clara durante la temporada 1981/82 (Pavez & Arana, 1982; Arana, 1983) y 1987/88 (Arana, 1992) y en el subsistema correspondiente a la isla Alejandro Selkirk la temporada 2008/09 (Ernst *et al.*, 2010b). Ambos estudios han sido los primeros en intentar explicar la causalidad de movimiento e identificar patrones de desplazamiento respectivamente. Según lo documentado por Arana (1992), se habrían identificado ciertos patrones de desplazamiento batimétrico en langostas que fueron marcadas externamente. Este desplazamiento ocurriría a fines del verano, para ambos sexos, encontrándose agregaciones entre 91 y 145 metros de profundidad. Este estudio concuerda con lo documentado por Pavéz & Arana (1982) y Arana (1983), concluyendo que el comportamiento se acopla al ciclo reproductivo de la langosta ya que existiría una coincidencia entre el inicio del desplazamiento en profundidad con el periodo en que ellos han identificado como término de la época de portación de huevos. En estos estudios, se caracteriza el movimiento de la langosta a escala temporal y espacial, sin embargo, es un análisis efectuado únicamente en el sistema Robinson Crusoe/Santa Clara y no se han contrastado estadísticamente hipótesis de movimiento. Del mismo modo y a una escala espacial un poco más fina, Arana *et al* (1985) asocian estratos de profundidad medio-alto (55 – 128 m) a la época de apareamiento que ocurriría entre marzo y mayo señalando que es

posible que estos movimientos estén asociados a la temperatura de la capa superficial del mar lo que provocaría que hembras asciendan a zonas más someras durante el periodo de portación utilizando este método como una estrategia reproductiva para acelerar el desarrollo embrionario de los huevos. En la isla Alejandro Selkirk, el estudio de marcaje efectuado durante la temporada 2008/09 ha sido el único para este subsistema, y en él se ha descrito preliminarmente información de movimiento entre zonas alrededor de la isla y desplazamientos costa adentro-costa afuera de *J. frontalis*. Los resultados de ese trabajo permitieron describir el movimiento de forma más directa que trabajos realizados en Robinson Crusoe/Santa Clara, pero no son concluyentes dado que no utilizaron toda la data disponible, ni tampoco están analizados a una escala espacial fina.

La información investigada en relación a los aspectos descritos, junto con la data existente de muestreos biológicos y pesqueros, además de la data de marcaje y recaptura permite inferir sobre la ocurrencia de procesos migratorios de la langosta de Juan Fernández en la isla Alejandro Selkirk. Uno de ellos es la ocurrencia de un movimiento de la población en dirección al océano seguido de un retorno en dirección hacia la costa, hecho que lo caracterizaría como un movimiento migratorio de carácter estacional. En este sentido, el análisis de la data de marcaje y recaptura permite caracterizar este proceso para los distintos individuos recapturados en distintas áreas alrededor de la isla ya sea en torno a la isla, como costa adentro o costa afuera, permitiendo la definición en escala temporal de estos patrones.

Agregaciones, movimiento y patrones migratorios son características comúnmente conocidas para los pescadores en diferentes sistemas, sin embargo, estos patrones aún se encuentran poco documentados para la comunidad científica. Con el fin de ampliar el conocimiento sobre la población que permitan el adecuado estudio de procesos de dinámica poblacional, en el presente trabajo se viene a caracterizar el movimiento respecto de la distancia recorrida y la direccionalidad del movimiento de la especie *Jasus frontalis* en el subsistema que comprende la isla Alejandro Selkirk. El análisis de estos aspectos a una escala espacial relevante permitirá ampliar la información en este aspecto, generando un modelo base para posteriores evaluaciones del recurso.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la distribución y el movimiento de la población de la langosta *Jasus frontalis* en torno a la isla Alejandro Selkirk, archipiélago Juan Fernández.



OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar subunidades en la distribución de la población de langostas en torno a la isla Alejandro Selkirk.
- Caracterizar el desplazamiento de langostas entre zonas alrededor de la isla y el grado de conectividad existente entre ellas.
- Caracterizar el movimiento costa-océano de las langostas durante el ciclo anual.



HIPÓTESIS DE TRABAJO

H₁: El recurso langosta de Juan Fernández en la isla Alejandro Selkirk se caracteriza por conformar unidades discretas en torno a ella.

H₂: Existe un mayor nivel de conectividad entre agregaciones contiguas que entre zonas distantes.

H₃: La población de langosta en torno a la isla Alejandro Selkirk se caracteriza por una dinámica migratoria estacional con movimientos en dirección a aguas profundas a lo largo de la temporada de pesca, seguida de un retorno de los individuos a aguas someras durante la veda de invierno.



METODOLOGIA GENERAL

El Sistema de Estudio

La pesquería artesanal en torno al archipiélago Juan Fernández se basa principalmente en la extracción y comercialización de la langosta *J. frontalis* (Arana, 1974; Arana, 1983; Arana & Vega, 2000). Este recurso se distribuye exclusivamente en torno a las islas Robinson Crusoe, Santa Clara y Alejandro Selkirk del archipiélago Juan Fernández e islas San Félix y San Ambrosio del archipiélago de las Islas Desventuradas (Arana, 1974) (**Figura 1**).

La isla Alejandro Selkirk presenta la mayor superficie de las islas que conforman el archipiélago Juan Fernández, comprendiendo 54 km², alcanzando los 1300 metros de altura sobre el nivel del mar. Se considera la segunda isla más joven de la cadena volcánica de Juan Fernández después de la isla Santa Clara, formándose hace dos millones de años, aproximadamente (González-Ferrán, 1987; Masoli & Larraín, 2007). La isla Alejandro Selkirk, antiguamente llamada Más Afuera pertenece al Parque Nacional Archipiélago Juan Fernández fundado el 16 de febrero de 1936 mediante el Decreto Supremo N.º 103 por el Ministerio de Tierras y Colonización (Masoli, 2008) y ha sido declarada reserva mundial de la Biósfera de la UNESCO desde 1977 (Hoffman & Marticorena 1987).

El sistema hidrodinámico en torno al archipiélago es dominado por una rama oceánica de la Corriente de Humboldt proveniente de la divergencia de aguas subantárticas (40°-50°S y 80°-90°S) dominada por aguas superficiales frías que se desplazan desde la región sur australiana hacia el continente sudamericano. Estudios de la actividad de remolinos de mesoescala en torno a este sistema indican que estas estructuras generan zonas de alta energía cinética llamadas zonas de transición costeras, que se extienden 600-800 km fuera de costa. Dentro de las zonas de transición costera, los remolinos de mesoescala son estructuras de ~200 km que permanecen comúnmente durante meses y se mueven hacia el oeste o noroeste generando un transporte neto de $2 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Hormazábal *et al.*, 2004a, b).

El Recurso y su Pesquería

Jasus frontalis es la especie de mayor importancia socioeconómica para los habitantes del archipiélago ya que su extracción representa la principal actividad realizada (Arana, 1987; Arana & Vega 2000). En la isla Alejandro Selkirk, la pesca constituye prácticamente el 100% de los ingresos económicos influyendo en la dinámica del asentamiento urbano en la isla, que ocurre exclusivamente en períodos de extracción de la langosta.

Este recurso se distribuye batimétricamente entre el borde costero y 180 metros de profundidad y para su captura se utilizan trampas rectangulares construidas artesanalmente con maderas locales (eucaliptos y maqui), mallas plásticas y redes (**Figura 2**). El tipo de carnada utilizada para la captura de langosta se divide en carnadas primarias y secundarias. La carnada primaria corresponde a especies de peces pequeños y de fácil recolección, obtenidas mediante línea de mano. Esta carnada primaria constituye la base para capturar la carnada secundaria, que es utilizada directamente en las trampas langosteras (Arana & Ziller, 1985, Ernst *et al.*, 2010b). La extracción de la langosta es realizada por los pescadores artesanales, a bordo de botes de doble proa equipados con motores fuera de borda (Arana & Vega, 2000; Ernst *et al.*, 2010b). En particular, durante el 2008/09 la flota estuvo constituida por 10 embarcaciones sin embargo en la actualidad existen alrededor de 14, algunas de ellas fabricadas en fibra de vidrio (**Figura 3**).

La temporada de pesca se extiende desde el 1 de octubre hasta el 14 de mayo (inclusive), para todas las embarcaciones del archipiélago. Cada año se desplaza una flota de botes con los pescadores y sus familias, desde la isla Robinson Crusoe hasta Alejandro Selkirk a bordo de un barco de cabotaje concesionado por la comuna de Juan Fernández o algún armador particular. El asentamiento cuenta con una rampla utilizada para varar las embarcaciones luego de la jornada de pesca debido a la falta de puerto y las variables condiciones en torno a la caleta.

Programa de Marcaje y Recaptura

A partir de octubre de 2008, se implementó en la isla un programa de marcaje y recaptura para la obtención de información sobre movimiento, tasas demográficas y crecimiento de las langostas. Se utilizaron marcas con anclaje tipo “T” (FD-68B, fabricados por Floy Tag, Seattle USA), las cuales fueron aplicadas con una pistola modelo MARK II. Cada individuo fue marcado en la parte dorsal del abdomen al lado derecho del tracto digestivo considerando que esta ubicación produciría una mayor tasa de avistamiento por observadores y pescadores al registrar las recapturas (**Figura 4**). Los meses escogidos para iniciar el marcaje de los individuos responde a los eventos biológicos y pesqueros relevantes de este stock (muda, portación, desplazamiento de la flota pesquera hacia aguas profundas). Durante el funcionamiento normal de pesca, las embarcaciones artesanales fueron las únicas plataformas de muestreo utilizadas para la captura y recaptura de langostas. Se codificaron 7000 marcas de color verde en forma correlativa, administradas en tres períodos de marcaje, alcanzando un total de 6895 marcas efectivas (**Tabla 1**). El primer evento de marcaje ocurrió entre el 1 y 18 de octubre de 2008, donde se marcaron un total de 3093 langostas; el segundo grupo de individuos conformado por 1712 langostas fue marcado durante el 14 de febrero y el 14 de marzo de 2009; el tercer y último grupo de 2090 langostas fue marcado entre el 15 y 30 de abril de 2009. Durante cada marcaje, se registró la información de fecha, ubicación geográfica, tamaño, sexo y condición reproductiva. La talla de marcaje fue en la mayoría de los casos inferior a la mínima legal de 115 mm de longitud cefalotorácica (CL) con una distribución de frecuencia de tallas entre 60 a 150 mm, pero con una mayor densidad entre los 100 y 114 mm CL. Cada registro de recaptura se originó a partir de los programas de muestreo y libretas de bitácoras de pesca (monitoreo pesquero) y biológicos, conteniendo información sobre la fecha, lugar (cualitativo y georreferenciación), número de marca y tamaño del ejemplar.

Análisis Temporal de Marcaje y Recaptura

En concordancia con lo reportado por Arana (1992), la pesquería opera una parte de la temporada cerca de la costa y a medida que avanza la temporada de pesca, las trampas son caladas en zonas de mayor profundidad. Es debido a este patrón que la información fue

ordenada por periodo de marcaje y recaptura, considerando que hubo un marcaje durante octubre de 2008 cuando las trampas estaban cerca de la costa (M1) y dos marcajes posteriores ocurrieron cuando las trampas estaban caladas costa afuera entre febrero y abril de 2009 (M2 y M3, respectivamente, **Tabla 2**). Considerando, además, que el periodo en que las trampas comienzan a ser caladas fuera de costa ocurre a partir de enero, los meses para evaluar recapturas fueron agrupados una primera parte de la temporada (R1: octubre a diciembre de 2008) y la segunda parte de la temporada (R2: enero a abril de 2009). Otro periodo de recaptura evaluado fue R3 (octubre y noviembre de 2009) correspondiente también a la primera parte de la temporada 2009 (**Tabla 2**). Para dar sustento estadístico y demostrar que los marcajes efectivamente fueron realizados a distintas distancias de la costa, se realizó un test chi-cuadrado (Pearson, 1900) sobre la proporción de trampas caladas en M1 y M2 por estrato batimétrico, respecto del total de trampas caladas estableciendo como hipótesis nula que la proporción de trampas caladas por estrato batimétrico en el primer periodo de la temporada es igual a la proporción de trampas caladas por estrato batimétrico en el segundo periodo de la temporada.

Establecimiento de un Marco Espacial de Distribución de la Langosta

El área circundante a la isla Alejandro Selkirk, fue estratificada en distintos niveles de batimetría y zonas (“clusters”). La sobreposición de estratos batimétricos y agregaciones permitió definir 24 áreas. El establecimiento de cada estrato se detalla a continuación:

a) Levantamiento de Información Batimétrica

La construcción de un perfil batimétrico fue posible gracias a un levantamiento de información que se desarrolló a bordo de embarcaciones durante algunos viajes de pesca y de prospección acústica durante la temporada 2008/09. Esto se realizó mediante un ecosonda Lowrance LCX-20c, el cual permite grabar continuamente información de profundidad y coordenadas geográficas y a través de registros de profundidad entregados por los pescadores a los investigadores durante el virado de las trampas. La profundidad, registrada en brazas, fue convertida a metros obteniéndose un total de 1660 registros (**Figura 5**). Esta información

fue procesada con un modelo en ArcGIS (versión 10.1) para generar 3 estratos batimétricos: (i) somero (0-50m), (ii) medio (>50-100m) y (iii) profundo (>100-150m).

b) Identificación de Agregaciones

La identificación de agregaciones en torno a la isla se realizó mediante una clasificación utilizando modelos mixtos gaussianos (Fraley & Raftery, 1999). En el análisis, se consideraron datos georreferenciados de trampas como objetos que, al ser procesados, forman agregaciones de objetos similares entre sí. Esta estratificación fue realizada ya que históricamente se reconocen cerca de 85 sectores de pesca en torno a la isla Alejandro Selkirk (**Figura 6**), lo que constituye una resolución espacial demasiado fina para estudiar procesos demográficos en el espacio y en el tiempo. Estudios previos identifican 6 zonas que abarcan un gran territorio (**Figura 7**), pero su definición es más bien adhoc. El análisis efectuado utilizando el paquete *mclust* (Fraley & Raftery, 1999) en la plataforma R (R Development Core Team 2006), optimiza el número de agregaciones ajustando diferentes distribuciones de densidad normal con sus respectivas medias y varianzas. El modelo ajustado que maximice el valor de criterio de información bayesiana, determina el mejor ajuste y la cantidad de agregaciones en torno a la isla (Schwarz, 1978). Finalmente, dada la estructura poligonal compleja de cada agregación, estas fueron transformadas en zonas proyectándose radialmente hacia el borde costero y hacia afuera para facilitar el análisis y asegurar que cada individuo recapturado pueda ser asignado a una zona en particular.

La sobreposición de las zonas identificadas en el análisis de clúster y los estratos batimétricos se utilizaron para definir zonas contiguas que abarcaron todo el perímetro costero en torno a la isla. Estos atributos fueron cruzados y traspasados en ArcGIS a las bases de datos biológicas mediante el proceso “Spatial overlay”. Finalmente, cada registro heredó la información del estrato batimétrico y zona en torno a la isla, junto con la información de recaptura mencionada anteriormente.

Análisis de Conectividad entre Zonas

Para establecer el grado de conectividad entre las zonas identificadas en el primer proceso, se trabajó analizando la probabilidad de recaptura dependiendo del sitio de liberación. Dado un número de recapturas ordenadas según el periodo de marcaje, se calculó la probabilidad de encontrar individuos en la misma zona donde fueron liberados (p_1), recapturarlos en zonas contiguas (p_2) o encontrarlos en zonas alejadas (p_3). Considerando que la hipótesis 2 sostiene que existe un mayor grado de conectividad entre zonas contiguas, la probabilidad de recaptura permitirá aceptar o rechazar dicha hipótesis.

El cálculo de cada probabilidad de encuentro y el error estándar de la misma fueron calculados utilizando el programa ADMB, al igual que la verosimilitud asociada a las proporciones.

Análisis de Migración Costa-Océano

a) Caracterización del movimiento costa - océano

Para conocer las componentes de este movimiento se calculó la distancia y ángulo de desplazamiento, entre el origen del marcaje/liberación y las recapturas. Los ángulos y distancias fueron calculados utilizando las ecuaciones descritas en Ernst *et al.*, 2005.

Además, el desplazamiento entre liberaciones y recapturas entre los estratos costero, medio y oceánico fue analizado utilizando estadística espacial. La información de distancia utilizada fue en el rango de 0-2.5 km ya que desplazamientos mayores suponen movimientos entre extremos opuestos de la isla. Se utilizó el test de Rayleigh para establecer diferencias significativas entre el ángulo de desplazamiento y la hipótesis de uniformidad por zona. Adicionalmente, una variante de este mismo test se utilizó para establecer diferencias significativas entre el ángulo medio de desplazamiento y los desplazamientos individuales registrados por zona. Ambos test suponen significancia a un nivel $p < 0.05$. Finalmente, la

implementación de esta metodología se realizó en la plataforma R utilizando los paquetes *CiscStats* (Jammalamadaka & SenGupta, 2001) y *circular* (Lund & Agostinelli, 2013).

b) Modelamiento de tasas de movimiento

Como análisis complementario, se trabajó con un modelo que permitió estimar la proporción de individuos recapturados, a partir de su estrato espacial y periodo de liberación.

La data de marcaje y recaptura fue modelada a través de un modelo de Brownie (Brownie et al., 1985) con verosimilitud multinomial calculada sobre las proporciones observadas. El modelo fue implementado en la plataforma ADMB (Fournier et al., 2012) y contempló solo el primer evento de marcaje (octubre 2008). La mortalidad natural (M) fue asumida 0.18 como describe Arana & Olate (2000) y fue recalculada para los periodos de recaptura. La estimación de tasa instantánea de mortalidad por pesca (F) fue calculada a partir del producto entre la capturabilidad (q) y el esfuerzo de pesca (E) definido como $F = qE$. El parámetro de capturabilidad se asumió constante y el esfuerzo de pesca fue calculado en base al número de trampas por estrato batimétrico, periodo de liberación y recaptura. La proporción de retención fue calculada para cada estrato batimétrico, dependiendo del estrato de liberación/recaptura y periodo de recaptura.

Algunos supuestos del modelo fueron: i) la población en torno a la isla Alejandro Selkirk es una población cerrada, ii) la tasa de reporte a partir del avistamiento de langostas marcadas es de 100%, iii) no hay pérdida de etiquetas de marcaje luego de la liberación y iv) No existe diferencia entre sexos.

CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

H₁: El recurso langosta de Juan Fernández en la isla Alejandro Selkirk se caracteriza por conformar varias unidades discretas en torno a ella.

Considerando la información disponible sobre estratificación espacial en torno a la isla Alejandro Selkirk, existen dos fuentes de información; la primera proviene del proyecto *Marcas*, donde se identificaron 85 sectores de pesca mediante georreferenciación. La segunda corresponde a la información del proyecto de monitoreo pesquero del recurso, donde se delimitaron 6 zonas en torno al sistema. Siendo la primera estratificación un número amplio de variables y la segunda un valor arbitrario, se realizó un análisis de clúster estableciendo como hipótesis nula la inexistencia de agregaciones en torno a la isla mientras que la hipótesis alternativa sería la definición de dos o más agregaciones. El análisis consiste en ubicar objetos dentro de ciertos grupos denominados conglomerados, de tal forma que, en cada grupo, los objetos sean semejantes entre sí y, entre grupos, sean diferentes.

El método *mclust* identifica las agregaciones mediante un algoritmo de esperanza-maximización (“*Expectation-Maximization*”, *EM*). El algoritmo EM (Dempster et al. 1977) se utiliza en estadística para encontrar el máximo de una función de verosimilitud en un modelo probabilístico, donde el modelo depende de unas variables no observadas. El algoritmo alterna entre el cálculo del valor esperado (E), el cual calcula una esperanza de la verosimilitud mediante la fórmula de Bayes y un paso de maximización (M), el cual optimiza la función de verosimilitud utilizando los valores de los parámetros seleccionados en el paso E. Los parámetros encontrados en el paso M se utilizan para comenzar otro paso E, y el proceso se repite iterativamente hasta alcanzar la convergencia.

Se utilizó la librería *mclust* creada por Fraley et al., (2012) del paquete estadístico R Core Team (2013), a fin de clasificar los distintos puntos georreferenciados en diferentes grupos para luego identificar las diferentes zonas en torno al sistema.

La caracterización de los resultados permitió distinguir 8 clústers alrededor de la isla, los cuales son variables en forma, orientación y volumen. Cada clúster fue discretizado espacialmente proyectándose hacia la costa y el océano con el fin de facilitar el análisis posterior. A partir de este resultado, se construyó un mapa con la nueva estratificación espacial.

H₂: Existe un mayor nivel de conectividad entre zonas contiguas.

La estratificación espacial realizada en el análisis anterior, da paso a la segunda hipótesis propuesta que consiste en evaluar la ocurrencia de movimiento paralelo a la costa. El concepto de conectividad para efecto de este trabajo se entiende como la proporción de individuos liberados en una zona y recuperados en otra; mientras más recapturas se identifiquen en una zona respecto de la zona de liberación en particular, mayor será su nivel de conectividad.

Debido a que el proceso anterior identificó ocho zonas distintas, el análisis de la relación entre cada zona y sus zonas contiguas puede resultar extenso, complejo y difícil de interpretar. Es por esto que se pensó en estratificar los niveles de conectividad categorizando la zona a evaluar, las dos zonas circundantes y las restantes cinco zonas que estarían más alejadas desde el punto referencial. Esta categorización resultó en:

- p₁: proporción de individuos liberados y recapturados en la misma zona de liberación.
- p₂: proporción de individuos liberados en una zona y recapturados en zonas contiguas de liberación.
- p₃: proporción de individuos liberados en una zona y recapturados a dos o más zonas de distancia ($p_3=1-(p_1+p_2)$).

Es decir, para evaluar la conectividad de la zona 1, se considera como zonas contiguas las zonas 2 y 8, y como zonas alejadas las zonas 3, 4, 5, 6 y 7. Además, el análisis incluyó una

componente temporal categorizada en periodo de marcaje y periodo de recaptura. En total fueron analizados seis periodos.

En cada zona, se calculó la proporción recapturada para p1, p2 y p3, la cual fue promediada por periodo de marcaje/recaptura. Además, se construyó un perfil de verosimilitud para cada cálculo de proporción, a partir de la proporción y error estándar estimados, el cual fue representado en una gráfica para cada periodo de liberación/recaptura.

En la medida en que la probabilidad de encontrar un individuo en las zonas contiguas respecto a la zona de marcaje sea mayor que encontrarlo en una zona alejada, se acepta la hipótesis propuesta respecto a la conectividad. Por el contrario, si la probabilidad de encontrar individuos en zonas alejadas es mayor que encontrarlos en zonas contiguas, se rechaza la hipótesis respecto de la conectividad entre zonas contiguas.

Los resultados obtenidos para contrastar esta hipótesis, indicaron que la mayor proporción de recapturas se concentró en la misma zona de liberación; una proporción menor se concentro en las zonas próximas a la zona de liberación y finalmente una proporción muy baja de recapturas estuvo asociada a las zonas mas alejadas de la zona de liberación. Este resultado permite inferir que el movimiento entre zonas alejadas de la isla es bajo, mientras que el movimiento dentro de cada zona es altamente probable.

H3: La población de langosta en torno a la isla Alejandro Selkirk se caracteriza por una dinámica migratoria estacional con movimientos en dirección a aguas profundas a lo largo de la temporada de pesca, seguido de un retorno de los individuos a aguas someras durante la veda de invierno.

La contrastación de esta hipótesis se abordó en dos etapas; la primera correspondió a la caracterización del movimiento mediante el cálculo de distancia, ángulo y direccionalidad de

desplazamientos individuales entre periodos de marcaje y recuperación, mientras que la segunda parte consistió en la aplicación de un modelo multinomial que da cuenta de las tasas de movimiento a través de periodos de marcaje/recaptura y batimetría.

El cálculo de la distancia euclidiana entre los puntos de marcaje y recaptura, se realizará haciendo un seguimiento mensual de cada periodo de marcaje. Los meses a observar son de octubre de 2008 a abril de 2009 y octubre-noviembre de 2009. Si la distancia entre el mes de marcaje y los meses posteriores de recaptura aumenta gradualmente, se interpretará como un movimiento direccional. Adicionalmente, si la distancia medida entre individuos marcados en octubre-noviembre de 2008 y recapturados en octubre-noviembre de 2009 es igualmente incremental, se interpretará como un movimiento no estacional, sino más bien aleatorio. Por el contrario, si la distancia entre estos periodos se reduce, se interpretará como "homing".

Mediante el cálculo de ángulo y direccionalidad se podrá identificar si el movimiento es costa adentro o costa afuera. Este análisis se hará considerando los movimientos cuyo origen será cada zona identificada en la primera etapa. Dado que se considera la isla completa, el ángulo y direccionalidad deberá ser analizado de forma radial y por periodo de marcaje y recaptura. En la medida en que se observe algún patrón de distanciamiento de la costa en el periodo de marcaje 1 y el periodo de recaptura 2 y un patrón de acercamiento a la costa entre el periodo de marcaje 2 y el periodo de recaptura 3, se interpretará como movimiento costa adentro-costa afuera. Adicionalmente, se aplicará estadística circular para obtener valores de significancia del ángulo y direccionalidad del movimiento observado por zona. Las pruebas que se ajustan a este análisis son el test de uniformidad y el test de Rayleigh; el primero detecta una única dirección modal en una muestra de ángulos cuando los ángulos medios no están especificados. La hipótesis de uniformidad se rechaza si el módulo medio es muy grande. Esta prueba supone que un mayor módulo medio implica una mayor concentración alrededor de la media, y por lo tanto menos probabilidad de que los datos están uniformemente distribuidos. La segunda prueba evalúa la significancia de la longitud resultante media, donde la hipótesis alternativa es una distribución unimodal con una dirección media especificada y longitud media resultante desconocida.

Adicionalmente, se trabajó con un modelo cuyo objetivo fue estimar la proporción de recaptura de individuos utilizando los datos del primer evento de marcaje. El modelo consideró parámetros de mortalidad natural recalculados por periodo de recaptura y parámetros de mortalidad por pesca a partir de la capturabilidad y el esfuerzo de pesca ejercido en cada estrato batimétrico. A diferencia del análisis anterior, la implementación de un modelo permite realizar la estimación de la proporción de individuos recapturados de manera proporcional al esfuerzo de pesca ejercido en cada estrato batimétrico y temporal. Además, el modelo incorpora sobrevivencia de periodos anteriores a partir de las mortalidades de cada periodo, otorgando precisión a la estimación de recaptura.

En la medida en que este modelo recoja resultados similares a los obtenidos en el análisis de distancia y direccionalidad de movimiento, se podrá inferir con mayor precisión la existencia de un movimiento migratorio estacional.

La caracterización del movimiento en torno a la isla, indicó un patrón de distanciamiento de la costa y acercamiento hacia la costa dado por la direccionalidad del movimiento; el alejamiento ocurriría por parte de las langostas marcadas en primavera cerca de la costa y recapturadas en verano-otoño lejos de la costa, mientras que el acercamiento hacia la costa fue resultado de los individuos marcados en otoño en áreas más profundas y recapturados en primavera en áreas cercanas a la costa, luego de la veda de invierno. En cuanto al modelo aplicado para estimar la proporción de recapturas, los resultados indicaron tendencias similares de proporciones estimadas a partir del modelo y la data. Sin embargo, se encontraron diferencias que son atribuibles a que el modelo intenta lidiar con tasas de detección bajas dadas por el esfuerzo pesquero; en este sentido, el modelo toma en cuenta estas diferencias y penaliza los estratos batimétricos con menor cobertura dándoles mayor probabilidad de recaptura mientras que a los estratos con mayor cobertura los penaliza con menores probabilidades de recaptura.

RESEARCH ARTICLE

Spatio-temporal migratory dynamics of *Jasus frontalis* (Milne Edwards, 1837) in Alexander Selkirk Island, Juan Fernández archipelago, Chile

Catalina Román^{1,3}, Billy Ernst^{2,4}, Martin Thiel^{5,6,7}, Pablo Manríquez^{1,8}, Julio Chamorro⁸

¹Programa de Magíster en Ciencias con mención en Pesquerías, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

²Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

³Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso, Chile

⁴Núcleo Milenio INVASAL, Concepción, Chile

⁵Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

⁶Millennium Nucleus Ecology and Sustainable Management of Oceanic Island (ESMOI), Coquimbo, Chile

⁷Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA), Coquimbo, Chile

⁸Programa de seguimiento de las pesquerías de crustáceos del archipiélago Juan Fernández e Islas Desventuradas, Chile

Corresponding author: Billy Ernst (biernst@oceanografia.udec.cl)

To be submitted to Plos ONE journal

Abstract

Knowledge about the spatial patterns and movements of crustaceans has gained importance since the creation of marine protected areas and the development of spatial management for benthic ecosystems. The Juan Fernández spiny lobster (*Jasus frontalis*) is an endemic marine species and most valuable resource that exhibits migratory dynamics in a highly spatially regulated fishery. In order to study movement patterns around Alexander Selkirk Island, a mark-recapture program was implemented in 2008, when nearly 7000 non-commercial (undersized) lobsters were tagged and followed for nearly 14 months. Using quantitative georeferenced data this study revealed spatial structuring of Juan Fernández spiny lobster and tested hypotheses about alongshore and inshore-offshore movements. Eight clusters were identified around Alexander Selkirk Island, with moderate time-varying connectivity between them. Seasonal inshore-offshore movements were detected all around the island, but more conspicuously to the north. Average travelling distances were 1-2 km. The results confirmed that towards the end of austral spring males and females embark in a seasonal offshore migration to deeper waters, returning to shallower waters only during winter. These findings quantitatively consolidate the conceptual migratory model that fishermen have inferred for this resource from about a century of sustainable fishing.

Keywords: Juan Fernández spiny lobster, migratory dynamics, mark-recapture program, Alexander Selkirk Island.

Introduction

The distribution and movements of benthic marine resources constitute important aspects of population dynamic studies [1]. Aggregation, territorial behavior, and migratory patterns are features commonly known by fishers worldwide, but the underlying processes often remain unresolved by scientists [2-4]. The advent of Marine Protected Areas (MPAs) and spatial regulations of marine fisheries have incremented the need to know the movement patterns and distances of exploited resources [5-8].

In several large crustacean species, especially decapods, migrations have been well studied. Herrnkind [9] reviewed movement patterns of palinurid lobsters and described three major types: *migration*, wherein an individual or population moves a considerable distance often (but not always) periodically or with a return to the original area; *nomadism*, by individuals over a large area without clear-cut start and end points; and *homing*, involving periodic (often daily) movements from a shelter to some nearby area with subsequent return to that shelter or others nearby.

In palinuroid species, there is indication that females migrate away from coastal reefs and banks to release larvae into oceanic currents [9]. Seasonal inshore-offshore migration in *Jasus edwardsii* appears to be associated with molting and reproduction, and can exceed distances of 5 km. In southern New Zealand Street [10] observed large numbers of female lobsters inshore during autumn to molt with mating and egg extrusion a few months later. Large males are found inshore to molt in late austral spring. For *Panulirus ornatus*, seasonal movements have been reported across the Gulf of Papua to release larvae in areas where oceanic currents are favorable to larval dispersion. During migration, the ovary is developed

and larval release occurs during austral spring-summer once lobsters entered the reef system [11]. In clawed lobsters (Nephropidae) migratory patterns have been documented for *Homarus americanus*; in New England, movement was inshore in spring and summer returning offshore in fall and winter. This movement is presumably promoted by the high temperatures in shallow waters during the summer season, which could favor reproductive processes such as molting, mating and spawning in females. Return migrations in the winter season to deeper waters may be an escape from the wave turbulence that is frequent in shallow waters during the winter season [12]. Brachyuran crabs also experiment seasonal and reproductive migrations; *Chionoecetes opilio* undergo an ontogenetic migration in which older individuals move to deeper waters and return to shallow waters to mate with older multiparous females. Females start their movement after the puberty molt and primiparous mating occurs during boreal winter and hatching takes place after a year. Distances moved by females can reach 100 km, moving offshore during boreal winter and inshore during boreal spring-summer [13,14]. While the general movements are relatively well known in many large crustaceans, there are some others in which this process is only poorly understood, especially the seasonal movement patterns.

Jasus frontalis, a palinurid achelate lobster, is an endemic resource and the main economic driver of Juan Fernández Archipelago (JFA, **Fig 1**) [15,16]. The JF spiny lobster is distributed over the insular shelf around the islands up to 180 meters deep and is fished seasonally (October to May) by a small tight-knit community of artisanal fishermen [17,18]. The fishery has been internationally recognized by its sustainable practices, obtaining in 2015 the MSC certification (<https://www.msc.org/>). The spatial component plays a key role to this fishery because access to the resource has long been regulated by an informal but well-structured

traditional sea tenure system [16]. Fishermen set their traps at individual discrete fishing spots called *Marcas* [17], shifting locations and depths during the course of the fishing season; initially placing them near the coast with a subsequent move to deeper waters [18,19]. These shifts are perceived by fishermen as population movement between shallow and deeper waters throughout the fishing season, as occurs for large decapod species around the world [20]. The spatial distribution of the *Marcas* and the temporal component associated with their use suggest a conservative clustering pattern maintained across season [16]. Despite the relevance of this fishery for human well-being, basic aspects of its spatial structure and movement patterns still remain little known.

In this contribution, we investigate the spatial structure of *J. frontalis* around Alexander Selkirk Island using georeferenced data on individual discrete fishing spots and we analyzed its alongshore and inshore-offshore migration using recapture data from an intensive biological sampling program. This work presents evidence of cluster structures, movement between clusters and coastal-ocean migrations.

The study system

JFA system is located in the Southeastern Pacific Ocean and belongs to a submarine ridge of about 424 km in length [21]. The archipelago comprises three islands: Robinson Crusoe (RC; 47.9 km²), Santa Clara (SC; 2.2 km²) and Alexander Selkirk (AS; 49.5 km²), which are recognized for hosting high diversity and endemism [22,23]. AS Island (33°45'S, 80°45'W) is located 800 km west of the South American continent and is the most westerly island in the JFA [24]. It is described by visitors as a rugged, desert dome-shaped mountain with high contours and slopes interrupted by gorges that reach 1300 meters (**Fig 1**). Oceanographic

influences over the geomorphological and climate conditions [25] make this island an inaccessible territory, which is only inhabited by a small community of fishermen and their families during the fishing season [26].

The fishery

The lobster fishery on AS Island started as an occasional activity during the mid-1930s [27], 40 years after the implementation on RC Island [28]. Throughout the early years, the fishery was run by fishing companies that hired the fishermen, but then they became gradually independent, establishing a cooperative in the 1960s and finally running a small marketing business to export through traders most of their product alive to Asian markets [16,29]. The size of the fleet in AS Island increased from 10 (historically) to 14 boats in recent seasons. The fleet is composed of double-ended wooden boats of 8-10 m length and also some fiberglass boats [30,31]. Motors were introduced in 1911 in JFA and nowadays all boats are powered by outboard motors [32]. Gear consists of rectangular wooden traps (1.2 – 1.3 m length; 0.4 m height; 0.7 – 0.8 m width) with two internal compartments (L design) where bait (small pelagic, whitefish and moray eels) is placed. When weather permits the fishermen go out every day during the fishing season; individual traps are serviced every other day, with an average of 41 traps deployed per trip [16]. Commercial catch per unit effort is around 1.5 lobsters per trap and for non-retained lobsters is on average 23.5 individuals per trap [32]. According to the Chilean Fisheries Act of 1991, the JFA lobster fishery falls into the “artisanal” category characterized by small boats. Formal regulations on the harvest have been of the “SSS” strategy type: a legal-size limit (115 mm carapace length), a closed season (May 15 – Sept 30), and a prohibition on harvesting egg-carrying females [27]. Additionally, there is an informal “*Marcas*” sea tenure system that consists of individual discrete fishing

spots “owned” by individual fishermen or members of their families where traps are deployed. They are traditionally identified by alignments of land features or more recently by GPS waypoints. A previous contribution has identified about 1000 *Marcas* for AS Island [16] organized into 85 toponyms, sector names used by fishermen to assist the geolocation of their *Marcas*. During the fishing season, a fisherman might relocate a trap in close vicinity of a *Marca* or use different *Marcas* from his pool of *Marcas* (e.g. nearshore and offshore) [16,17]. Larger-scale clusters of *Marcas* around the island that could potentially be associated to ecological units have not been described for AS island.

Materials and Methods

Mark-recapture data

During the 2008/09 fishing season, a mark-recapture program was implemented in order to obtain information on spatio-temporal movement patterns and demographic rates. T-bar tags were used (FD-68B, made by Floy Tag, Seattle USA) and applied with a MARK II grip gun. From an original target of 7000 tags, a total of 6895 effective marks were implanted. After recording temporal/spatial and biological information (size, sex), lobsters were immediately released at their location of capture. Size of tagged lobsters comprised a main group between 100 and 115 mm (carapace length), mostly undersized lobsters. This size structure is representative of selected (by fishing gear) undersized lobsters [31], found regularly during biological sampling (**Fig 2**).

Taking into account the multi-objective nature of the tagging program, namely movement characterization, survival rates and somatic growth [27], and previous knowledge about this

stock and its fishery, tagging was conducted in three different periods from October 2008 to April 2009 (**Table 1**). The first tagging event (M1) occurred in early October 2008, at the onset of the 2008/09 fishing season, before the offshore migration of the fleet and the male moult (January). The second tagging event (M2) was developed from mid-February to mid-March, right after the austral summer male moult and when the fleet reached its offshore distribution. A third tagging (M3) of 2090 lobsters occurred in April 2009, right before the austral winter fishery closure.

Temporal stratification of mark-recapture data

Considering the marking events shown in **Fig 3** and previous work on which this figure was based [16-19], recapture information was analyzed by month of recapture ordered in 3 different recapture periods: (i) a first recapture period (R1; October to December, 2008), during the first part of the fishing season and before fishermen move their traps from shallow to deeper waters, (ii) the second part of the 2008/09 fishing season (R2; January to April, 2009), and (iii) a third recapture period (R3; October and November 2009) representing the onset of the 2009/10 fishing season (**Table 1**).

The spatial distribution of our capture/recapture effort was conditioned by the distribution of the fishing fleet. In order to test if sampling effort distribution on a bathymetric axis was unbalanced, we conducted a proportion-based Chi-squared test for different time periods and bathymetric strata.

Spatial stratification

The AS lobster habitat was divided into different depth strata and zones around the island. Due to the inexistent bathymetry database for this island, we created a topographic model in ArcGIS using two pieces of information, namely echo-sounding transects recorded during opportunistic fishing trips (Ernst, unpublished data) and depth records obtained from the routine biological sampling of the lobster monitoring program, registered in logbooks. Three depth strata were created: b1 - shallow (0-50 meters), b2 - intermediate (51-100 meters), and b3 - deep level (>101 meters).

Identification of zones around AS Island was made by cluster classification analysis, using Gaussian mixture models. This analysis was aimed at identifying non-arbitrary strata to study lobster movements, as opposed to using the high number of fishing toponyms (85 sectors) described for AS Island or the arbitrary statistical zones used in the monitoring program of the fishery (6 zones). Model-based method classification [33] provided an objective statistical approach to clustering considering multivariate normality; this assumption together with previous information of individuals helps in the definition of resultant groups. Latitude and longitude of traps were included as variables in order to find similarities and establish different clusters around AS Island. Model selection is usually achieved by evaluation of the Bayesian information criterion (BIC) for expectation-maximization (EM) fitted models. Mixture model estimation of the trap location dataset was performed using the “*mclust*” R library [34,35]. All identified clusters were discretized to simplify the shape and not allow spatial overlapping in inshore-offshore axis, forming zones around AS Island. There are ten model options available in *mclust* R package. Model identifiers use three letters to encode geometric characteristics: volume, shape and orientation. *E* means *equal* and *V* means

varying across clusters; I refers to the identity matrix in specifying shape or orientation and is a special case of E . Depth and zone attributes were passed to the mark-recapture database for release or recapture depth/zone strata analysis.

To ensure that each point of recapture was assigned to a specific location and avoid duplicity given by the overlap clusterization, the statistical clusters were used as guidance to construct delimited zones projected from coast to offshore.

Connectivity around the system

A standard connectivity analysis between zones would imply computing the proportion of individuals recaptured in each zone, given the number tagged in a particular release area at each recapture period. This would yield a large number of statistics, making it hard to interpret, synthesize and decrease sample sizes to very small levels in some zones. We estimated instead 3 parameters (for each recapture period), namely the proportion of individuals recaptured in the same release zone (p_1), the proportion of individuals recaptured in contiguous zones (p_2), and the proportion of individuals recaptured in zones that were 2 or more zones distant from the release zone (p_3). Using a multinomial likelihood function and the number of recaptured individuals for these 3 categories across the release zones we estimated the three parameters for each recapture period. The model was implemented in ADMB software [36].

Inshore-offshore movement characterization

Distance and movement angle were calculated between the release and recapture sites, with equations taken from Ernst [13]. In order to explore shifts between coastal and oceanic

regions, centroids were calculated for all the different mark-recapture combinations. Centroids represent the distribution center of recaptured lobsters at the level of geographic aggregation. Comparing such centroids over time, the shifts of the location of population centroids provide a general account of how the population relocated temporally.

To assess the orientation of lobster movement in each zone, a circular statistic approach was used. According to the mark-recapture design, only one tagging process occurs inshore and recapture takes place offshore (M1R2), and two tagging processes occur offshore and their recaptures were made inshore (M2R3 and M3R3); all other mark-recaptures (M1R1, M1R3, M2R2), in which tagging and recapture occurs in the same depth strata, were not considered in this analysis. For these combinations, movement angles were tested in order to know if the displacement of lobsters occurs inshore or offshore in each zone around the island. Only for these combinations (M1R2, M2R3, M3R3), mean angle vectors were calculated and only distances travelled from 0 to 2.5 km were considered in order to avoid misinterpretations of lobsters that could move larger distances. The Rayleigh test of uniformity (general unimodal alternative with unknown mean direction and vector length) was used to determine whether orientation deviated significantly from a random distribution for each zone [37]. Circular statistics were conducted in the R platform using *CircStats* [38] and *circular* [39] packages. The statistical test was deemed significant at $p < 0.05$.

Inshore-offshore movement modelling

An alternative approach to assess inshore-offshore movement is to estimate the proportion of individuals that moved between depth strata. For this purpose, proportions were calculated between the release depth strata b1, b2 and b3 described before.

These proportions were calculated in two ways; a direct computation based on lobsters moving between depth strata and the implementation of a statistical model to represent movement dynamics and fitted to mark-recapture data. The estimation model attempts to represent the dynamics of tagged lobsters from the first marking period (M1) to the three recapture intervals (R1, R2 and R3).

In order to reduce the number of model parameters to be estimated in this analysis we grouped the mark recapture data in two larger zones (northern and southern). This divide was established based on differential spatial operational constraints of lobster trap deployment, where in zones 1, 2, 6, 7 and 8 (northern) sea conditions allow fishermen to use the entire extension of the insular platform as opposed to zones 3, 4 and 5, where the predominant wave pattern throughout the fishing season does not allow a regular trap setting in the shallow bathymetric stratum (**Fig 4**).

Our model incorporated movement, sighting and survival probabilities. Survival included natural and fishing mortality, the latter being modeled through observed effort and estimated catchability ($F = qE$). Natural mortality (M) was assumed 0.18 as reported by Arana & Olate [40]. One catchability parameter was estimated and fishing effort was assessed as number of traps hauled. Probability of detection was calculated for every release/recapture bathymetry stratum in a matrix depending also on the three recapture periods. Sighting probabilities were modeled as a function of exploitation rate [41,42] and parameters were estimated using a multinomial likelihood function implemented in ADMB [36] software. Estimated movement proportions of tagged lobsters released in different bathymetric strata throughout the three consecutive recapture periods were plotted against observed data

Results

Spatial stratification

The results indicate that there is a time-space dependency in fish trap deployment. The test for proportions rejected the null hypothesis that the number of traps is equally distributed among bathymetric strata ($p < 0.05$). Additionally, there are statistical differences in the numbers of traps deployed in the first part of the fishing season versus the second period (Oct-Dec/Jan-Apr).

The model based classification method and BIC model selection criteria showed that the best model contains eight clusters (**Fig 4**), supported by a model in which the estimated covariance matrix is variable in shape, volume and orientation (VVV, 8). This indicates that around AS Island there are 8 conspicuous clusters throughout the fishing season, where traps are deployed. Discretization of these clusters, provides 8 zones around the island, reaching alongshore distances of 0.5 km (zone 1, **Fig 4**) and larger zones extending from 6 to 8 km in length (zone 3 and 6, **Fig 4**). Detailed results of other competitive models are in **S1**.

Characterization of movement in Alexander Selkirk Island

Out of 6895 marked lobsters, 1283 were recaptured containing geographic location as part of the biological sampling program throughout a 14-month time period (**Fig 5**). Recaptures corresponded to 992 males (77%), 237 non-ovigerous females (19%), 53 ovigerous females (4%), and one non-identified individual.

From the first marking period (**Fig 6A**), 912 single recaptures were recorded, the majority of them around zones 1 ($n=145$), 6 ($n=144$) and 7 (134). From the second marking period (**Fig**

6B), most (56%) of the 205 recaptured lobsters were caught around the northern and eastern part of the island, and 44% were caught around zones 3, 4 and 5 located in the southern part. From the third marking period (**Fig 6C**), 166 lobsters were recaptured in similar areas, mostly around zones 4 (n=29), 5 (n=38) and 8 (n=31), comprising the 60% of the total recaptures. Some of the lobsters moved to the opposite side of the island, therefore Euclidian distances underestimate the travelled distance; nevertheless, this occurred only a few times (32 movements, 2.5% of recaptures).

Throughout the three marking periods, zones 1, 2, 6, 7 and 8 (macrozone 1) and zones 3, 4 and 5 (macrozone 2) showed higher levels of connectivity within each macrozone, highlighted by the discontinuities between zones 2-3 and 5-6 (**Fig 6**). The comparison of recaptures between those macrozones showed that the proportions of lobsters tagged and recaptured in the same macrozone was always higher than 94%, attributable to some geographic discontinuity detracting connectivity between them.

During the entire study period lobster movements from release to recapture sites (**Fig 7**) ranged from 0.002 km to 13.03 km (\bar{x} = 1.16 km, s.d.=1.70 km). Mean distances travelled by lobsters during the different periods ranged from 0.32 to 2.36 km (**Table 2**). Lobster movements from the first tagging event experimented a remarkable increase throughout the 2008/09 fishing season, reaching maximum levels in March-April of 2009 for both sexes (**Fig 7A**). After the winter fishing closure, in October 2009, the distances to the mark site again became shorter, showing a similar pattern to October 2008. In February and April tagging events (**Fig 7B-7C**), in which lobsters were tagged mainly offshore, distances between mark and recapture sites experienced an increase after the winter fishing closure.

Mean distances travelled by males and females present no statistical differences by marking event ($t=-3.14, p>0.05$). In the case of ovigerous females, two of them were recaptured in R3 arising from marking periods M2 and M3 (0.49 and 9.83 km respectively), nevertheless, this could not be statistically compared to non-ovigerous females due to the small number of recaptured ovigerous females.

Movement distances recorded from M1 to R1 and from M1 to R2 were statistically different for sex-combined data ($t=-5.09; p<0.001$). Also, there were statistical differences between recapture periods 2 and 3 of lobsters from the first tagging period ($t=2.90; p=0.004$). Finally, comparing distances moved from M1 to recapture periods 1 and 3, there are no statistical differences ($t=-0.92; p=0.360$). From M2 to recapture period 2 and 3, there were statistical differences in distance moved ($t=-5.01; p<0.001$) and also differences were found between tagging period 3 and the recapture periods occurring before and after the fishing closure ($t=-6.97; p<0.001$)

Connectivity around Alexander Selkirk Island

Movements for every mark-recapture period showed a similar pattern, with higher proportions of recapture within the release zones. Secondly, proportions of recapture occurring in contiguous zone were between 12% and 30%, and the lowest proportion of recapture were found in remote zones (0% to 10%; **Table 3**).

During the M1R1, M1R3 and M2R2 periods, the proportions of recapture in the same zones were higher than 80%. For periods in which marking took place offshore (M2R3, M3R3)

higher proportions of recaptures were found in contiguous zones, ranging between 24 and 30% (**Table 3**).

Inshore-offshore movement characterization

Centroids of lobsters in each zone varied between mark and recapture periods. For the first tagging event (first row, **Fig 8**), lobsters recaptured during R1 appear to be near the release area (hexagon) in each zone. Besides, lobsters recaptured during R2 (squares) were less close to the release point (star) and lobsters recaptured during R3 (triangles) tended to be close to the coast in almost all zones. This pattern indicates that movement after the first tagging event were initially away from the coastline, but after that the lobsters returned inshore. Some offshore shifts in the spatial distribution of R1 and R2 centroids are evident for some areas, but most conspicuously for zones 6, 7 and 8. For the second mark event (second row, **Fig 8**), lobsters recaptured during R2 were closer to the release centroid than recaptures from R3, showing a notorious inshore displacement in almost all zones, as occurred also for the lobsters tagged during the third period (third row, **Fig 8**). Additional explorations on the displacement angle between mark-recapture periods are presented in **S2**.

In mark recapture period M1R2 all the mean angles were oriented offshore (**Table 4**); there were statistical differences that failed to reject the null hypothesis of uniformity in favor of directionality, especially in zones 5, 6, 7 and 8 (south, east and north of the island $p < 0.05$). Furthermore, for the mark-recapture periods M2R3 and M3R3, the mean angles of all the zones were strongly directed to inshore waters and the same test rejected the null hypothesis of uniformity especially in zones 7 and 8 ($p < 0.05$; **Table 4**).

Inshore-offshore movement modelling

In the northern macrozone (**Fig 9A**) lobsters released in shallow waters were observed in higher proportions in shallow (b1) and intermediate (b2) strata during the first recapture period, higher proportions in intermediate and deep (b3) strata during the second recapture interval and highest again in shallow stratum during the third recapture period. This pattern was more conspicuous for observed than model predicted proportions. Lobsters released in the intermediate stratum remained at higher proportions in this zone for the first and second recapture periods, but were observed at higher levels in shallow areas during the last recapture term. There was a notorious difference between observed and model quantities for the last recapture interval. Finally, lobsters released in deep waters remained mostly in intermediate and deep strata during the first and second recapture periods and displayed a conspicuous increase in shallow waters during the last recapture period. This pattern is not captured by the model, that predicts lower proportions in shallow waters during the third recapture period.

The southern macrozone (**Fig 9B**) showed in general a similar pattern, but with some differences. Lobsters released in shallow areas were found in high proportions in the intermediate stratum during the three recapture periods and lobsters released in the three strata were observed at smaller proportions in shallow waters during the third recapture period.

Main differences between model estimates and data proportions of recapture can be attributed to model attempts to deal with lower detection rates given by lower fishing effort. The model takes into account the differences in fishing effort between depth strata and penalizes strata

with less coverage bringing them higher probabilities of recapture and strata with higher fishing effort with less recapture probabilities.

Discussion

Spatial stratification

The eight clusters determined by the model of the AS system are well delimited and some of them coincide with seascape features identified by fishermen [32]. This stratification helped to analyze movements of spiny lobsters around the island with a new approach never used before in this system, providing a better delimitation than statistical zones used in previous analyses [32]. We used spatial location of individual discrete fishing spots employed regularly by fishermen [32] and the zones delimited after the cluster analyses as a proxy of resource distribution. These clusters vary in size reaching extensions from 0.5 to 6-8 km, generally with an alongshore orientation.

Many factors could influence the spatial allocation of fishing effort, such as (a) spatial distribution of the fishery stocks, (b) the differential value of various target species, (c) sea and weather conditions, (d) social factors such as local traditions or agreements among stakeholders and managers, and/or, (e) the location of an MPA with respect to fishing ports [43, 44]. In nature, organisms are distributed neither uniformly nor at random. Rather they are aggregated in patches or other kinds of spatial arrangements [45]. Animals targeted by any fisheries form associations depending on the species [46], size and age class [47], seasonality [48] or habitat association [49]. As the occurrence of the targeted species is often reflected in the spatial patterns of the corresponding fishing activity [50], fishing effort data

can be characterised by a high level of spatial heterogeneity. Considering fishing effort points for the analysis, the method applied in this study, gives better estimates of the number of clusters, lower classification error rates, more parsimonious clustering models, and hence easier interpretation and visualization than clustering using all of the available variables [51,52].

Seasonal movements in AS system

Numerous studies have reported long-distance nomadic movements of lobsters, particularly in *Jasus edwardsii* [53-58], *J. lalandii* [59-61] and *J. verreauxi* [62,63]. Nomadic movements are dispersal events often associated with changes in habitat during ontogenetic development or induced by high densities of lobsters relative to local resources [14]. These movements could be less marked around oceanic islands because of their smaller size and their shorter insular shelves, and in areas with abundant food and shelter [64]. Also, it has been speculated that inshore-offshore movements may be environmentally driven, with lobsters following specific temperature regimes that are optimal for rapid growth and embryo development [65].

The spatial pattern of recoveries offers some enlightenment. During the experiment, tag recaptures were predominantly in shallow waters after the fishing closure and in deeper waters during the austral summer-autumn period, showing a remarkable seasonality. In view of these findings, movements of *J. frontalis* in AS Island could be associated with different biological processes as detailed in **Fig 10**. Recorded movements of tagged lobsters in this study were mostly between 1 to 2 km. which is similar with distances moved reported for *J.*

edwardsii [56,58,66] and *Panulirus interruptus* that live on narrow coastal shelves, and contrarily with longer distances reported for *P. argus* and *P. cygnus* [9].

According to biological processes, female ecdysis occurs in mid-April to June shortly before the mating period, which takes place between March and May [67]. Male ecdysis occurs twice a year in summer and winter [68]. These patterns are closely related to *J. edwardsii*, where males undergo ecdysis in spring between October and November, while female ecdysis occurs in autumn (between April and June) and mating occurs afterwards [69]. After mating, *J. frontalis* females carry eggs between July and February with a peak observed in October-December in the Robinson Crusoe-Santa Clara system [67,70], when lobsters are fully exploited but safeguarding the harvesting of egg-bearing females.

Movement activity of female *J. edwardsii* is low during the mating season (April) but increases over the brooding season (winter) to peak around the time of larval release [71]. The increase in activity during the brooding season was due to the movement of females into deeper offshore areas. Having found that female *J. edwardsii* aggregate around the edge of deep reefs toward the end of the egg-bearing season, McKoy & Leachman [71] proposed that aggregation in areas with strong tidal currents may facilitate the rapid dispersal of newly hatched larvae away from reef-dwelling planktivorous predators. This pattern could not be affirmed in this study because ovigerous females of *J. frontalis* moved very little. Nevertheless, the low quantity of ovigerous females tagged inshore in October (M1) and offshore in February and April (M2 and M3) and consequently the low rates of recapture, could be explained by the low probability of ovigerous females to move and enter the traps

during embryo incubation. Furthermore, a major proportion of larger females carrying eggs in the AS system could occur earlier in this system (Aug-Sept), i.e. before the fishing season, as reported by Ernst [71,72]. The significance of these migrations (horizontal and vertical) in reproduction is not yet clear for this system, although the movement of egg-bearing females towards areas of high water movement presumably facilitates larval dispersal [70].

Factors driving movements of *Jasus frontalis*

The biological processes underpinning seasonal inshore-offshore movement patterns of *J. frontalis* appear to be closely linked to reproductive and moulting behaviour as occurs in congeneric species and even in the whole palinurid family. In *J. lalandii*, the movements and their interannual variation were directly related to the inshore presence of water with very low levels of dissolved oxygen [59]. Inshore-offshore migrations made by *Homarus americanus* in the Gulf of Maine have also been observed in some regional areas, apparently in response to strong winds and associated turbulence [73], with temporal differences in movement patterns between sexes [74]. In *Panulirus argus*, autumnal storms were associated with mass migrations [75,76]. These storms have a profound effect on the shallow (1-10 m) waters of the Great Bahama Bank surrounding Bimini (Bahamas) where the majority of the migratory population originates.

Temperature is one of the environmental factors that has major effects on growth and survival in crustaceans [77]. In lobsters, water temperature also affects behaviour [78], and their motivation to find food. In *J. edwardsii*, it has been documented that temperature is determinant in catchability and also over biological processes such as moult and mating

among others [79]. Ernst et al. [32] reported high variations in near bottom temperature between 14°C and 19°C throughout the same fishing season analyzed in this study (2008/09), similar to temperatures reported by Ziegler et al. [79], which allows inferring that temperature also plays a key role on biological patterns and ontogenetic migrations of *J. frontalis*.

Implications for fisheries activities and management

For the Juan Fernández fishery previous contributions have demonstrated the importance and effectiveness of regulating access and spatial effort by informal but tightly structured local practices [16,17,29]. The informal sea tenure system (“*Marcas*”) tie fishermen to a collection of individually owned fishing spots, where they exert exclusive access to the lobster resource. The results of this study show high retention in the identified clusters and an important seasonal inshore-offshore movement throughout the fishing season. Most fishermen have *Marcas* in inshore and offshore locations, exploiting lobsters across their full bathymetric range for particular zones around the island.

The results of this study indicate that lobsters are probably transgressing fishing territories of individual fishermen through seasonal inshore/offshore and between cluster movement, with the former being more relevant. Research should be oriented to clarify if the individual discrete fishing spots for particular fishermen have inshore and offshore representation, as a strategy to cover the full bathymetric range of moving lobsters.

Conclusions and outlook

Movement patterns have been described for most *Jasus* species around the southern hemisphere [9,20]. These movements have been described mostly as a seasonal migration

from inshore to offshore areas. Those migrations occur in subtropical and temperate areas and are generally attributed to environmental stimuli interacting with internal physiological events [9]. This study focused on *J. frontalis* from AS Island, providing solid evidence on population clustering, alongshore connectivity, and inshore-offshore movement based on a high frequency sampling of mark-recapture data and a conceptual model to establish comparisons with congeneric species. Lobsters showed high degree of clustering with 8 clusters (zones) of less than 8 km in length, about 60-80% of retention in those patches and a marked seasonal inshore-offshore movement.

Passive tags and large-scale opportunistic sampling (during fishing trips) have provided a great opportunity to complete an island-wide lobster movement study. Causality and finer-scale timing of movement may be conspicuously improved by using acoustic and archival tags. This allows the continuous collection of environmental and depth data to obtain a better linkage between reproduction and inshore-offshore seasonal movement.

Acknowledgements

Participation of the Sindicato de Trabajadores Independientes Pescadores de la Isla Alexander Selkirk (STIPIAS) was crucial for the success of the mark and recapture program, as well as Dr. Steward Frusher and Dr. “Lobo” Orensanz for their ideas and contributions. To the Fondo de Investigación Pesquera (grant FIP 2008-24) for funding some of our work, and to Mr. Alejandro Karstegl for providing updated information on the management of the fishery. Last but not least, the help and continuous advice from Marcelo Gonzalez of the

ArcGIS software was greatly appreciated, Pablo Retamal for his contribution during the establishment of the sampling program in Alexander Selkirk Island and Mr. Ivan Leiva (Corporación Nacional Forestal) for providing facilities in Alexander Selkirk Island dependencies for scientific observers. Catalina Román would like to express her sincere gratitude to CONICYT scholarships program for financing her graduate studies at the Master in Fisheries program. Billy Ernst is supported by Núcleo Milenio INVASAL, funded by Chile's government program, Iniciativa Científica Milenio from Ministerio de Economía, Fomento y Turismo.

References

1. Orensanz JM, Jamieson GS. The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. In: Jamieson GS, Campbell A, editors. Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences; 1998. pp. 441-459.
2. Freire J, González-Gurriarán E. New approaches to the behavioral ecology of decapods crustaceans using telemetry and electronic tags. *Hydrobiologia*. 1998; 371/372: 123-132.
3. Sánchez-Carnero N, Alvarez J, Márquez J. Development of an application to calculate marine crustacean migration routes. Proceedings of the 1st International Conference of Information Technology; 2008 May 19-21; Poland.
4. MacDiarmid AB, Breen PA. Spiny lobster population change in a marine reserve. Proceedings of the 2nd International Temperate Reef Symposium; 1992 Jan 7–10; New Zealand. Battershill CN et al. (eds). NIWA Marine, Wellington; pp 47–56.

5. Kelly S, MacDiarmid AB. Movement patterns of mature spiny lobsters, *Jasus edwardsii*, from a marine reserve. *New Zeal J Mar Fresh.* 2003; 37:149–158.
6. Barrett N, Buxton C, Gardner C. Rock lobster movement patterns and population structure within a Tasmanian Marine Protected Area inform fishery and conservation management. *Mar Freshwater Res.* 2009; 60(5): 417–425.
7. Mendo T, Simon C, Green B, Gardner C. Spatial variability in condition of southern rock lobsters (*Jasus edwardsii*) at the start of the tasmanian fishing season. *PLoS ONE.* 2016; 11(11): e0166343. doi: 10.1371/journal.pone.0166343.
8. Skottsberg C. The island of Juan Fernandez. *Geographical Review.* 1928; 5: 362-382.
9. Herrnkind WF. Spiny lobsters: patterns of movement. In Cobb JS, Phillips BF, editors, *The biology and management of lobsters, Vol. 1. Physiology and behavior.* Academic Press, New York; 1980. pp. 349–407.
10. Street RJ. Trends in the rock lobster fishery in southern New Zealand, 1970-1971. *N. Z. Min. Agric. Fish. Tech. Rep.* 1973; 116: 1-13.
11. Moore R, MacFarlane JW. Migration of the ornate rock lobster, *Panulirus ornatus* (Fabricius), in Papua New Guinea. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 1984; 35: 197-212.
12. Cooper RA, Uzman JR. Migration and growth of deep sea lobsters, *Homarus americanus*. *Science.* 1971; 171: 288-290.
13. Ernst B, Orensanz JM, Armstrong DA. Spatial dynamics of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea. *Can J Fish Aquat Sci.* 2005; 62: 250-268.

14. Nichol DG, Somerton DA. Seasonal migrations of morphometrically mature male snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea in relation to mating dynamics. Fish Bull. 2015; 113: 313-326.
15. Arana P, Ziller S. Antecedentes generales sobre la actividad pesquera realizada en el archipiélago de Juan Fernández. In: Arana P, editors, Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Chile; 1985. pp. 125-152.
16. Ernst B, Manríquez P, Orensanz JM, Roa R, Chamorro J, Parada C. Strengthening of a traditional territorial tenure system through protagonism in monitoring activities by lobster fishermen from Juan Fernández islands (Chile). B Mar Sci. 2010a; 86: 315-338.
17. Ernst B, Chamorro J, Manríquez P, Lobo Orensanz JM, Parma AM, Porobic J, et al. Sustainability of the Juan Fernández lobster fishery (Chile) and the perils of generic science-based prescriptions. Glob Environ Change. 2013; 23: 1381–1892.
18. Arana P, Toro C. Distribución del esfuerzo, rendimientos por trampa y composición de las capturas en la pesquería de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). In: Arana P, editors, Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Chile; 1985. pp. 157-185.
19. Arana P. Desplazamiento de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*, Milne Edwards, 1837), determinados a través de marcaje. Ciencia y Tecnología del Mar, CONA. 1992; 15: 49-75.
20. Booth JD. Long-distance movements in *Jasus* spp. and their role in larval recruitment. B Mar Sci. 1997; 61: 111–128.

21. Morales E. El Pacífico del Sureste, sus islas oceánicas y problemas asociados. In: Arana P, editors, Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Chile; 1985. pp. 15-23.
22. Parin NV. Fish fauna of the Nazca Ridge and Sala y Gomez submarine ridges, the easternmost outpost of the Indo-West Pacific zoogeographic region. *B Mar Sci.* 1991; 49(3): 671-683.
23. Pequeño G, Sáez S. Los peces litorales del archipiélago de Juan Fernández (Chile): endemismo y relaciones ictiogeográficas *Invest. Mar., Valparaíso.* 2000; 28: 27-37.
24. Castilla JC, Oliva D. Islas oceánicas chilenas: aspectos descriptivos y potencialidades. In: Castilla JC, editors, Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigaciones. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago; 1987. pp. 15-35.
25. Di Castri F, Hajek ER. *Bioclimatología de Chile.* Santiago de Chile: Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile; 1976.
26. Arana EP. Situación y perspectivas de la pesca artesanal en el Archipiélago Juan Fernández e islas Desventuradas (Chile). *Revista de la Comisión Permanente del Pacífico Sur.* 1976; 4: 117-131.
27. Arana P. Perspectivas históricas y proyecciones de la actividad pesquera realizada en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. In: Castilla JC, editors, Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigaciones. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago; 1987. pp. 319–353.
28. Segerstrale, C. Informe sobre la pesca, industrialización y datos biológicos de la langosta de Juan Fernández. Departamento de Pesca y Caza, Santiago; 1931. 26 pp.

29. Steneck R, Parma A, Ernst B, Wilson J. Two Lobster Tales: Lessons from the convergent evolution of TURFs in Maine (US) and Juan Fernández (Chile) *Bulletin of Marine Science*. 2016; 93(1): 13–33.
30. Pavéz P, Arana P. Estimaciones de incrementos de talla, esquema de migración y determinación de tamaños poblacionales vulnerables de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). Informe final Subsecretaría de Pesca. Estud. Doc., Univ. Católica Valparaíso. 1982; 16/82: 1-87.
31. Arana P. Estado en que se encuentra la pesquería de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). Arana P, editors, *Análisis de Pesquerías Chilenas*, Chile; 1983. pp. 77-111.
32. Ernst B, Parada C, Manríquez P, Chamorro J, Retamal P. Dinámica poblacional y pesquera de la langosta en la isla Alejandro Selkirk. Proyecto FIP N°2008-24. 2010b: 1-170.
33. Raftery AE, Dean N. Variable selection for model-based clustering. *J Am Stat Assoc*. 2006; 101: 168–178.
34. Fraley C, Raftery A. Model-based Methods of classification: Using the mclust Software in Chemometrics. *Jour. Stat. Softw*. 2007; 28 (6): 1-13.
35. R Core Team (2013). R: a language and environment for statistical computing. (R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria.) Available from: <http://www.R-project.org/>.
36. Fournier DA, Skaug HJ, Ancheta J, Ianelli j, Magnusson M, Maunder MN, et al. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim Methods Softw*. 2012; 27: 233-249.
37. Pewsey A, Neuhäuser M, Ruxton GD. *Circular statistics in R*. Oxford: Oxford University Press; 2013.

38. Jammalamadaka SR, SenGupta A. Topics in circular statistics. Singapore: World scientific Publishing; 2001.
39. Lund U, Agostinelli C. Circular statistics: an R package circular. 2013. Version 0.4-7. <http://CRAN.R-project.org/package=circular>.
40. Arana P, Olate C. Composición de las capturas de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) y determinación de parámetros biológico-pesqueros durante la temporada de pesca 1996-1997. Investigaciones Marinas, Valparaíso. 2000; 28: 83-115.
41. Brownie C, Anderson DR, Burnham KP, Robson DS. Statistical inference from band recovery data: A Handbook, 2nd edn. Washington, DC: US Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service (US Fish and Wildlife Service Resource Publication no. 156); 1985. pp. 305.
42. Frusher SD, Hoenig JM. Estimating natural and fishing mortality and tag reporting rate of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) from a multiyear tagging model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001; 58: 2490-2501.
43. Wilcox, C., Pomeroy, C., 2003. Do commercial fishers aggregate around marine reserves? Evidence from big creek marine ecological reserve, central California. North American Journal of Fisheries Management 23, 241–250.
44. Abesamis, R.A., Alcala, A.C., Russ, G.R., 2006. How much does the fishery at Apo Island benefit from spillover of adult fish from the adjacent marine reserve? Fishery Bulletin 104, 360–375
45. Legendre, L., Fortin, M.-J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80, 107–138.
46. Fernandes, P.G., Rivoirard, J., 1999. A geostatistical analysis of the spatial distribution and abundance of cod, haddock and whiting in North Scotland. In: Gomez-Hernandez, J., Soares, A., Froidevaux, R. (Eds.),

Geoenv II – Geostatistics for Environmental Applications. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, pp. 201–212

47. Wieland, K., Rivoirard, J., 2001. A geostatistical analysis of IBTS data for age 2 North Sea haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) considering daylight effects. *Sarsia* 86, 503–516

48. Rueda, M., Defeo, O., 2001. Survey abundance indices in a tropical estuarine lagoon and their management implications: a spatially-explicit approach. *ICES Journal of Marine Science* 58, 1219–1231.

49. Stelzenmüller, V., Maynou, F., Martín, P., 2007. Spatial assessment of benefits of a coastal Mediterranean Marine Protected Area. *Biological Conservation* 136, 571–583

50. Swain, D.P., Wade, E.J., 2003. Spatial distribution of catch and effort in a fishery for snow crab (*Chionoecetes opilio*): tests of predictions of the ideal free distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 897–909

51. Law MH, Jain AK, Figueiredo M. Feature selection in mixture-based clustering. In: *Advances in Neural Information Processing Systems*. Cambridge, Mass. MIT Press. 2003. pp. 625-632.

52. Talavera L. Dependency-based feature selection for clustering symbolic data. *Intel Data Anal.* 2000; 4: 19–28.

53. McKoy JL. Movements of rock lobsters, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae), tagged near Stewart Island, New Zealand. *New Zeal J Mar Fresh.* 1983; 17: 357-366.

54. MacDiarmid AB. Seasonal changes in depth distribution, sex ratio and size frequency of spiny lobster *Jasus edwardsii* on a coastal reef in northern New Zealand. *Mar Ecol-Prog Ser.* 1991; 70: 129-141.

55. Kelly S. Temporal variation in the movement of the spiny lobster *Jasus edwardsii*. Mar Freshwater Res. 2001; 52: 323-331.
56. Gardner C, Frusher S, Haddon M, Buxton C. Movements of the southern rock lobster *Jasus edwardsii* in Tasmania, Australia. B Mar Sci. 2003; 73: 653–671.
57. Linnane A, Dimmlich W, Ward T. Movement patterns of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*, off South Australia. New Zeal J Mar Fresh. 2005; 39: 335–346.
58. Linnane A, Penny S, Hawthorne P, Hoare M. Residency and movement dynamics of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) after a translocation event. Mar Freshwater Res. 2015. 66: 623-630.
59. Tomalin B. Migration of spiny rock lobsters, *Jasus lalandii*, at Luderits: Environmental causes and effects on the fishery and benthic ecology. M.Sc. Thesis, University of Cape Town. 1993. Available from: <https://open.uct.ac.za/handle/11427/9665>.
60. Atkinson L. Large and small-scale movement patterns of the West Coast rock lobster, *Jasus lalandii*. M.Sc. Thesis, University of Cape Town. 2001. Available from: <https://open.uct.ac.za/handle/11427/6225>.
61. Atkinson L, Branch G. Longshore movements of adult male *Jasus lalandii*: Evidence from long-term tag recaptures. Afr J Marine Sci. 2003; 25: 387–390.
62. Booth JD. Movements of packhorse rock lobsters (*Jasus verreauxi*) tagged along the eastern coast of the North Island, New Zealand. New Zeal J Mar Fresh. 1984; 18: 275-281.
63. Montgomery S. Patterns in landings and size composition of *Jasus verreauxi* (H. Milne Edwards, 1851, Decapoda, Palinuridae), in waters off New South Wales, Australia. Crustaceana. 1993; 68: 257-266.

64. Pittman SJ, McAlpine CA. Movement of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application. *Adv Mar Biol.* 2003; 44: 205–294.
65. Factor JF. *Biology of the lobster Homarus americanus*. San Diego: Academic Press; 1995.
66. Freeman D, MacDiarmid AB, Taylor R. Habitat patches that cross marine reserve boundaries: Consequences for the lobster *Jasus edwardsii*. *Mar Ecol Prog Ser.* 2009; 388: 159-167.
67. Arana P, Dupré M, Gaete V. Ciclo reproductivo, talla de primera madurez y fecundidad de la langosta de Juan Fernández, *Jasus frontalis*. In: Arana P, editors, *Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández*. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, Chile; 1985. pp. 188-211.
68. Manríquez P. Crecimiento somático de la langosta de Juan Fernández *Jasus frontalis* (H. Milne Edwards, 1837) y evaluación del impacto de la talla mínima legal de extracción como táctica del manejo de su pesquería. M.Sc. Thesis, Universidad de Concepción. 2016. Available from: <http://www.udec.cl/postgrado/?q=node/39&codigo=4165>.
69. MacDiarmid AB. Moulting and reproduction of the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda, Palinuridae) in northern New Zealand. *Mar Biol.* 1989; 103: 303-310.
70. McKoy J, Leachman A. Aggregations of Ovigerous female rock lobsters, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). New Zealand. *New Zeal J Mar Fresh.* 1982; 16: 141–146.
71. Ernst B, Salas E, Manríquez P, Chamorro J, Porobić J, Román C. Monitoreo de las principales pesquerías del archipiélago Juan Fernández, año 2012. 2013. Proyecto N° 4728-36-LP12. Subpesca.
72. Ernst B, Manríquez P, Chamorro J, Parada C, Porobić J, et al. Programa de monitoreo de las principales pesquerías de Juan Fernández, año 2013. 2014. Proyecto FIP 2013-15 Subpesca.

73. Cooper R, Clifford R, Newell C. Seasonal abundance of the American lobster, *Homarus americanus*, in the Boothbay region of Maine. *Trans Am Fish Soc.* 1975; 104: 669–674.
74. Roddick D, Miller R. Spatial and temporal overlap of the American lobster (*Homarus americanus*) and sea scallop (*Placopecten meagellanicus*) as related to the impact of inshore scallop dragging. *Can J Fish Aquat Sci.* 1992; 49: 1486–1492.
75. Kanciruk P, Herrnkind W. Mass migration of spiny lobster *Panulirus argus* (Crustacea: Palinuridae): behavior and environmental correlates. *B Mar Sci.* 1978; 28(4): 601-623.
76. Herrnkind W, VanDerwalker J, Barr L. Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobsters, *Panulirus argus*, of St John, USVI: (IV) Habitation, patterns of movement, and general behavior. Results of the Tektite Program, Vol. 2. *Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles City* 1975; 20: 31–45.
77. Hartnoll RG. Growth. In: *The biology of Crustacea*. Bliss DE, editors, Embryology, morphology and genetics 2. Academic Press; 1982. pp. 111-196.
78. Childress M, Jury S. Chapter 3: Behaviour. In: *Lobsters: Biology, management, aquaculture and fisheries*. Phillips Bruce, editors. Blackwell publishing. 2006. pp. 78-112.
79. Ziegler P, Frusher S, Johnson C. Space-time variation in catchability of southern rock lobster *Jasus edwardsii* in Tasmania explained by environmental, physiological and density dependent processes. *Fish Res.* 2003; 61(1-3): 107-123.

Figures

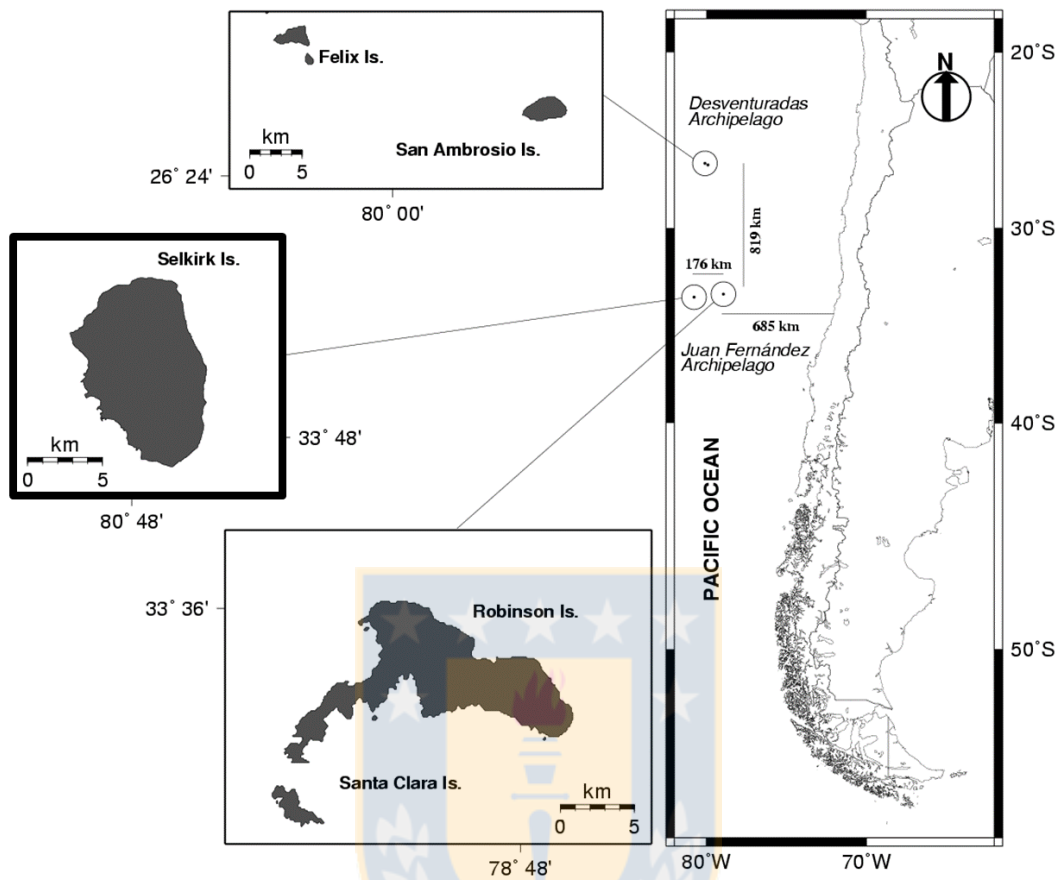


Figure 1. Geographic distribution of the Juan Fernandez spiny lobster (*Jasus frontalis*) fishery. Box with thick border indicates the study area.

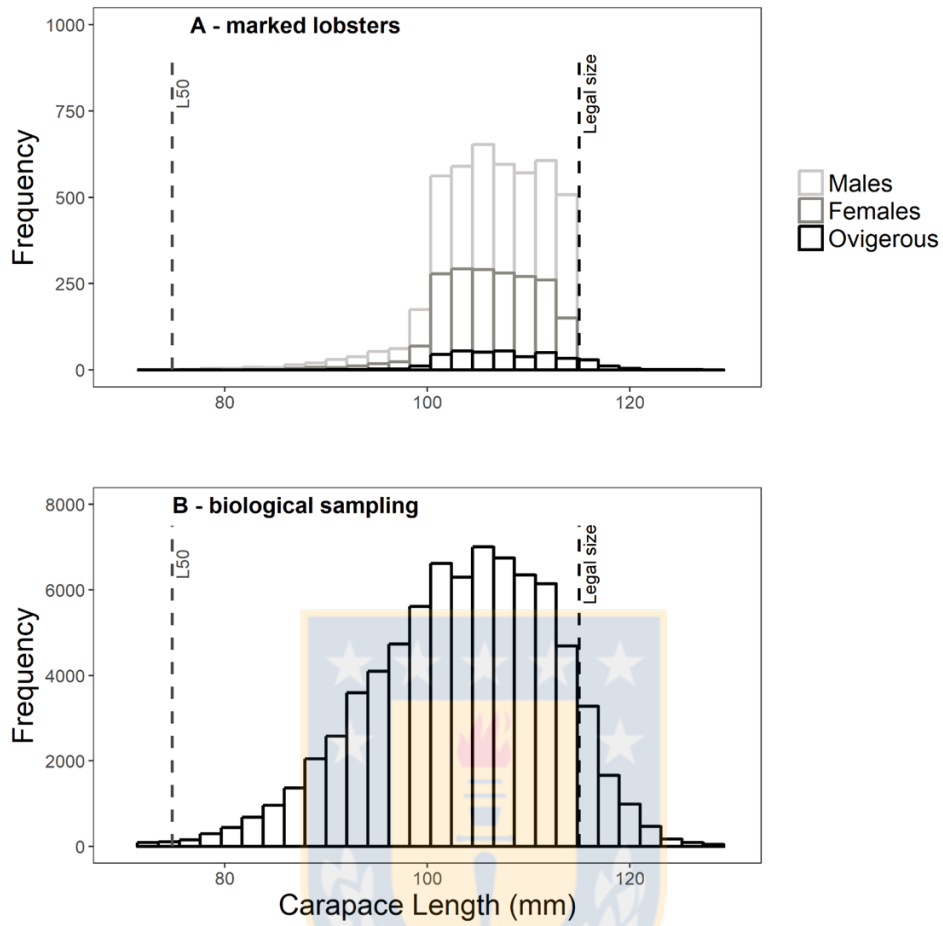


Figure 2. Length frequency distribution of tagged lobsters. (A) Marked lobsters by sex for all tagging periods and (B) Size structure (sex combined) from biological sampling during 2008/09 fishing season. Vertical dashed lines correspond to size of 50% of maturity and minimum legal size.

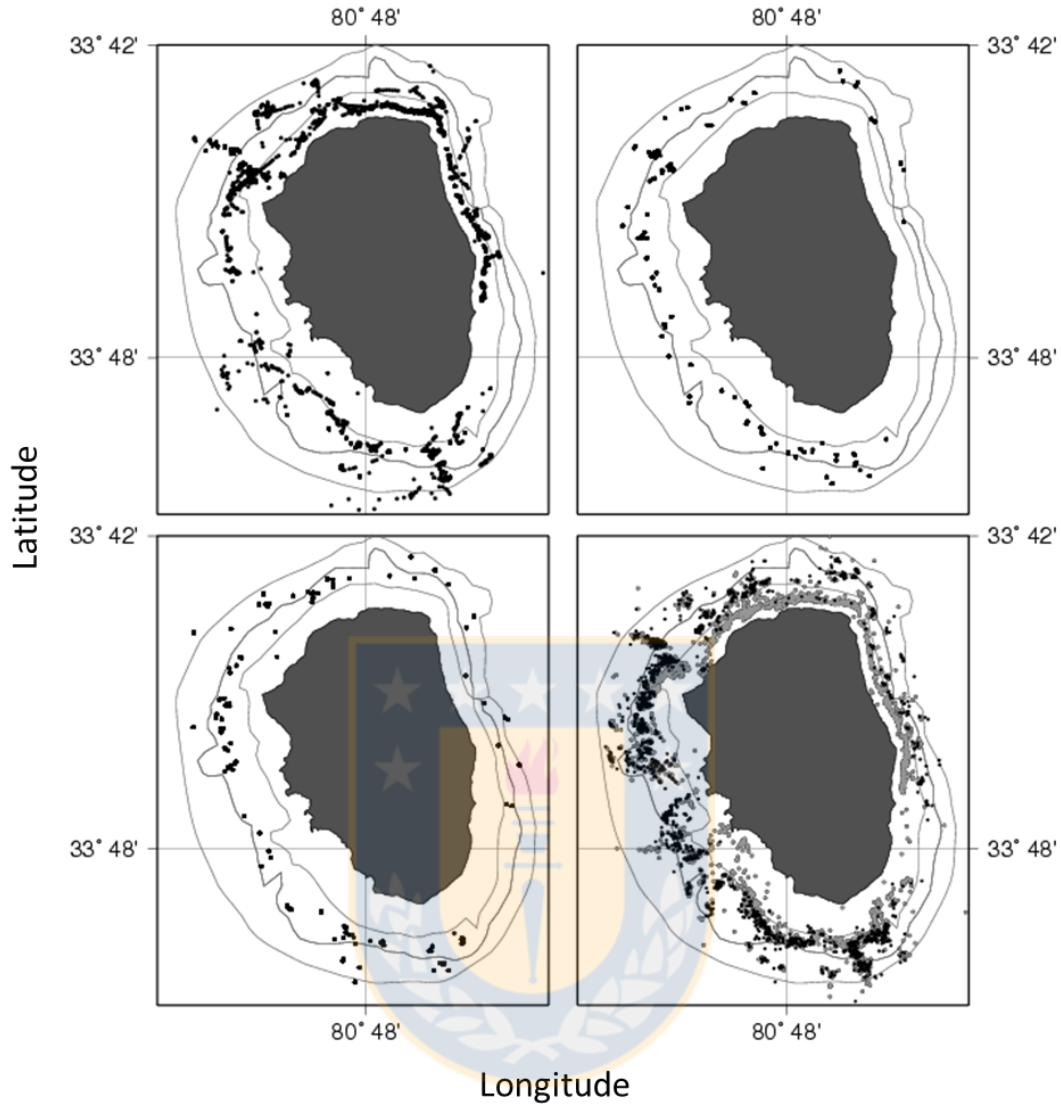


Figure 3. Spatial location of the marking events around AS Island and the geographic points where traps were regularly deployed throughout the fishing season. Marking event from October 2008 (M1, upper left box), February-March 2009 (M2, upper right box), April 2009 (M3, lower left box) and all sampling points around AS Island from October 2008 to December 2009 (lower right box).

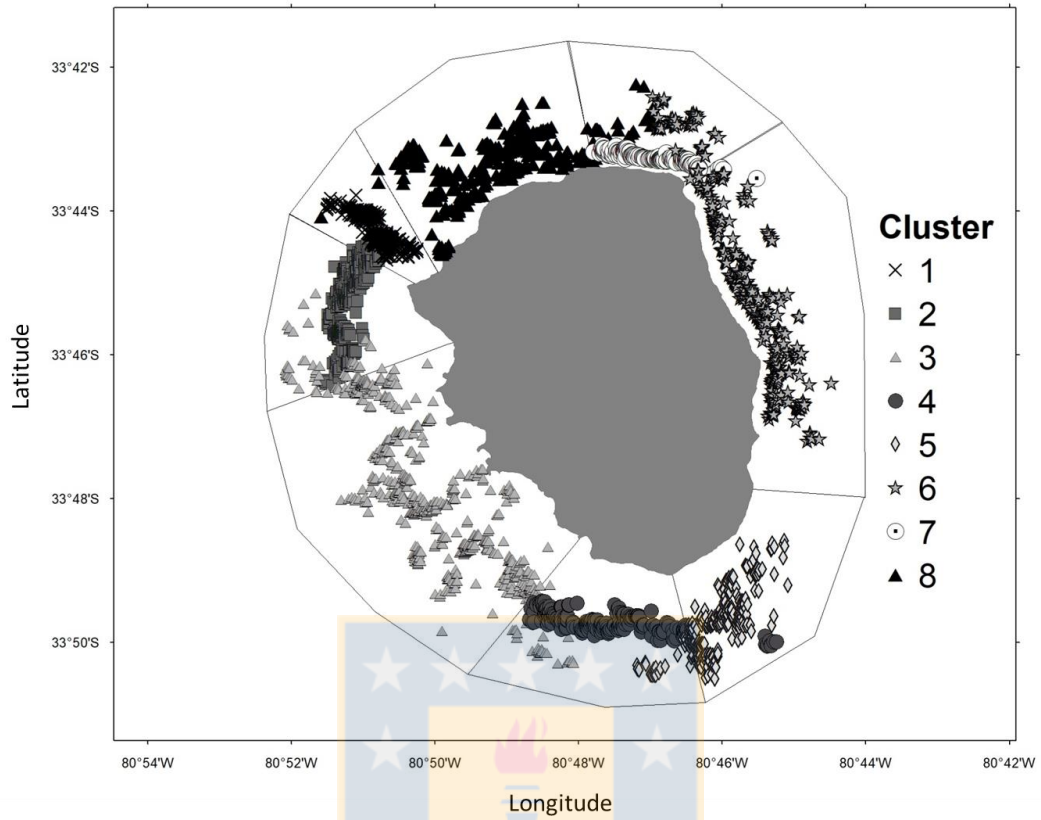


Figure 4. Identification of zones around Alejandro Selkirk Island using a multivariate Gaussian mixture model.

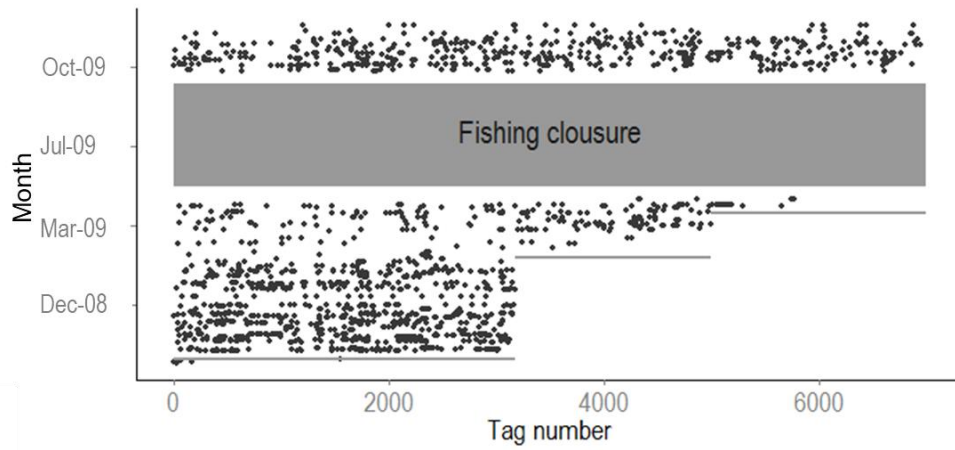


Figure 5. Recapture history by date and tag number. Lines represent mark events and grey rectangle corresponds to fishing closure period from May 15 – Sept 30.



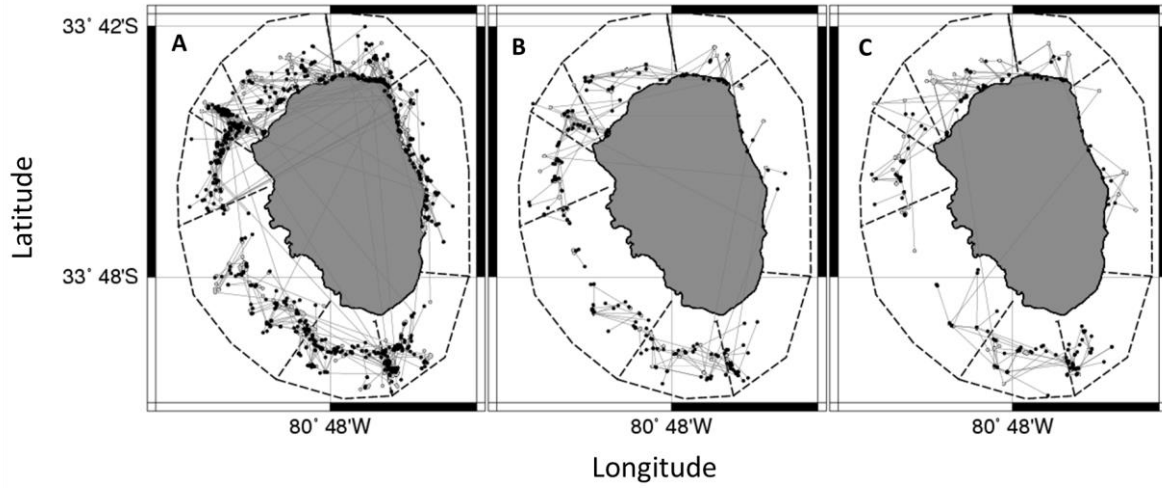


Figure 6. Euclidean distances recorded from M1 (A), M2(B) and M3(C). Lines correspond to single movements recorded from the three marking events.



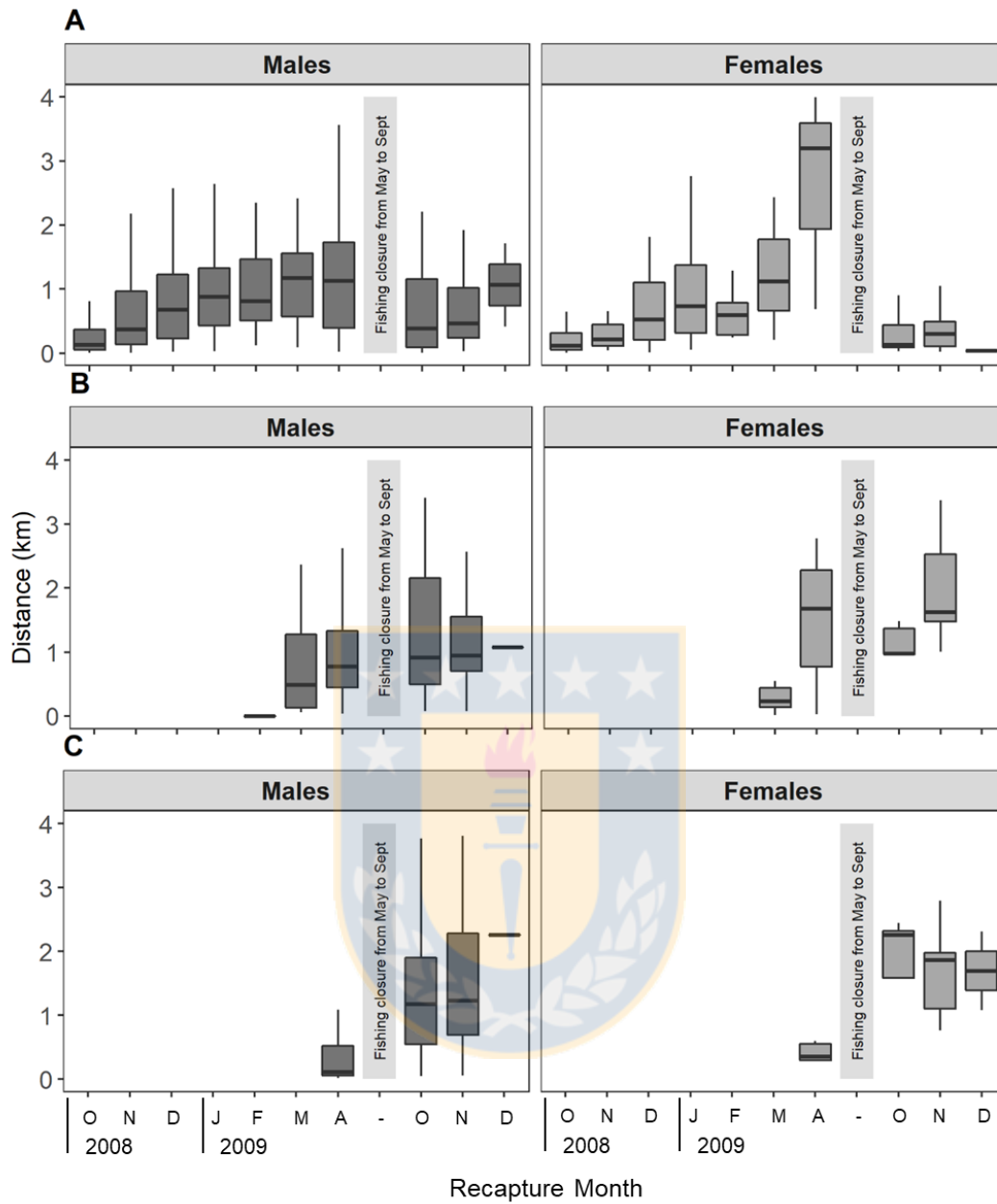


Figure 7. Distance (km) moved by lobsters in AS for different mark-recapture periods. (A) boxes represent lobsters from M1, (B) boxes from M2 and (C) boxes from M3. Distances were calculated for males (left, dark boxes) and females (right, grey boxes).

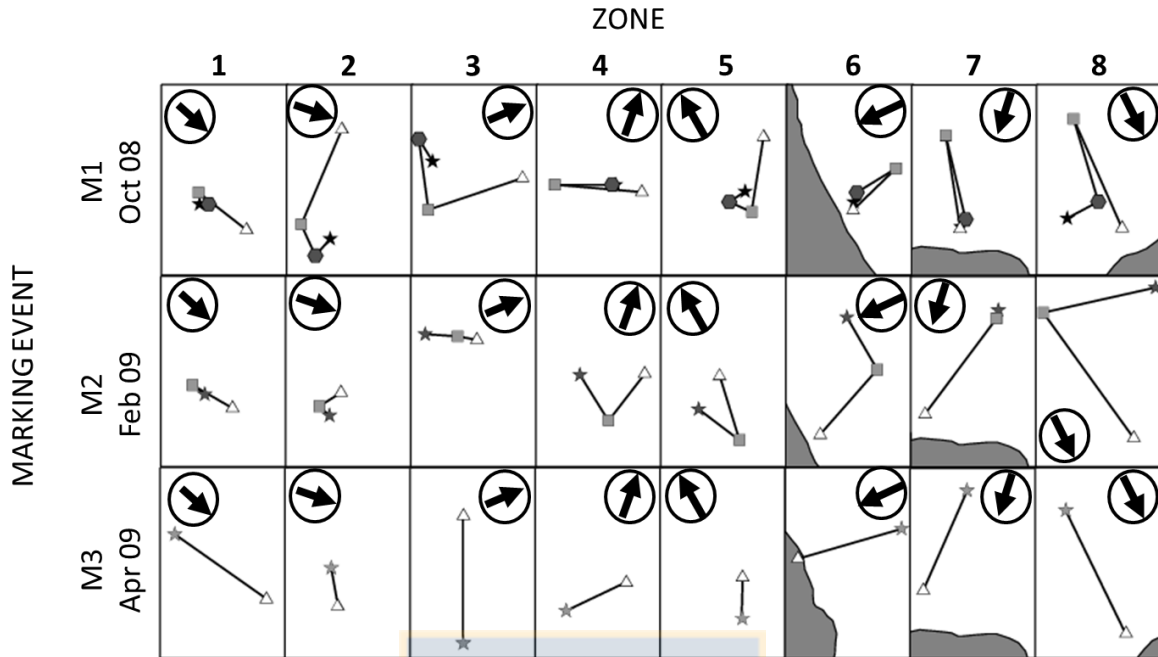


Figure 8. Centroid shifts for three marking periods and their successive recapture periods.

Stars (★) represents tagging M1, M2 and M3 (rows), hexagons (●) are the first recapture period R1 (Oct-Dec 2008), squares (■) the second recapture period R2 (Jan-Apr 2009), and triangles (▲) the third recapture period R3 (Oct-Nov 2009).

Black circled arrows indicate direction to the coast.

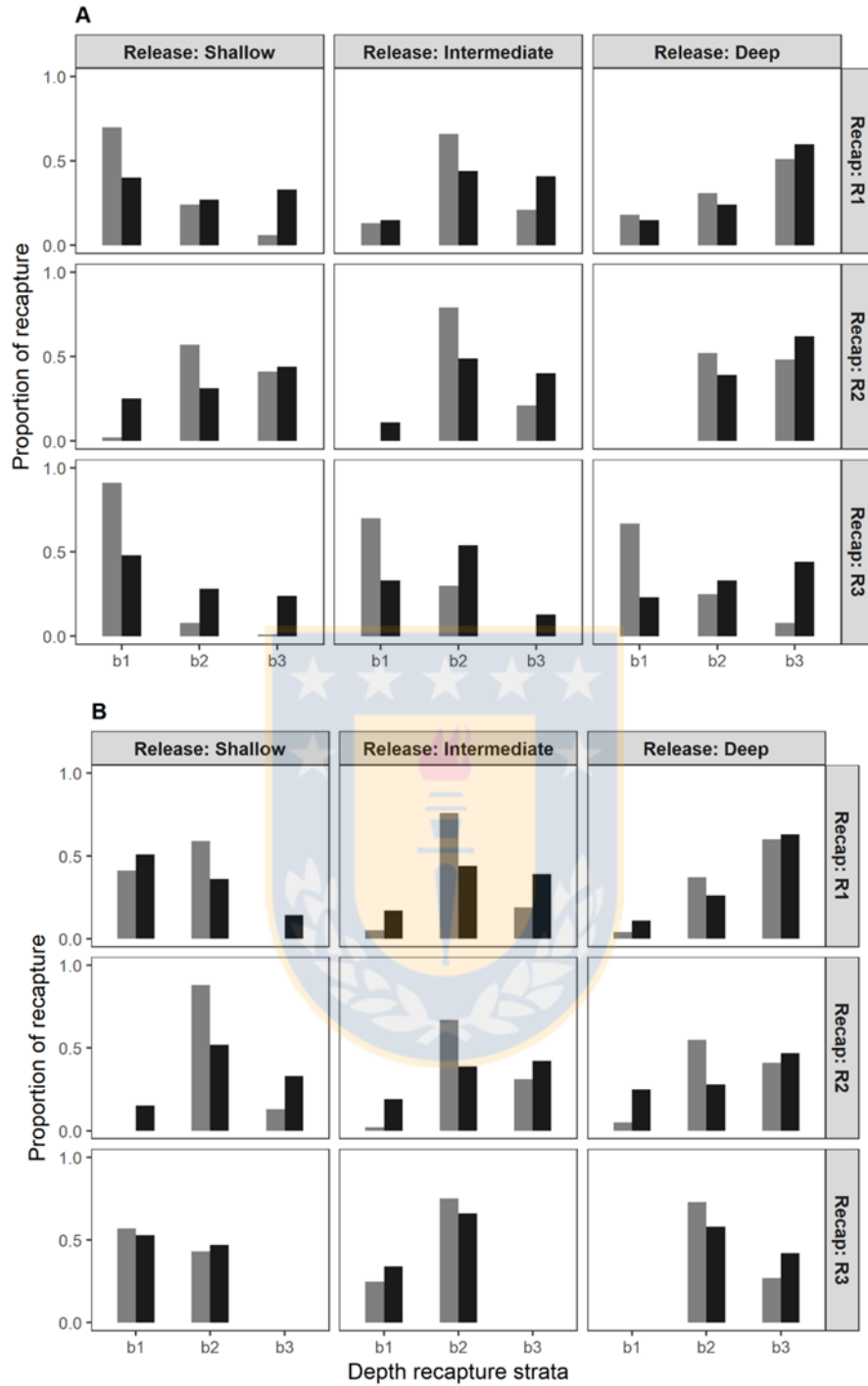


Figure 9. Estimated (black bars) and observed (grey bars) movement proportions for recaptures in northern (upper panel, A) and southern (lower panel, B) macrozones.

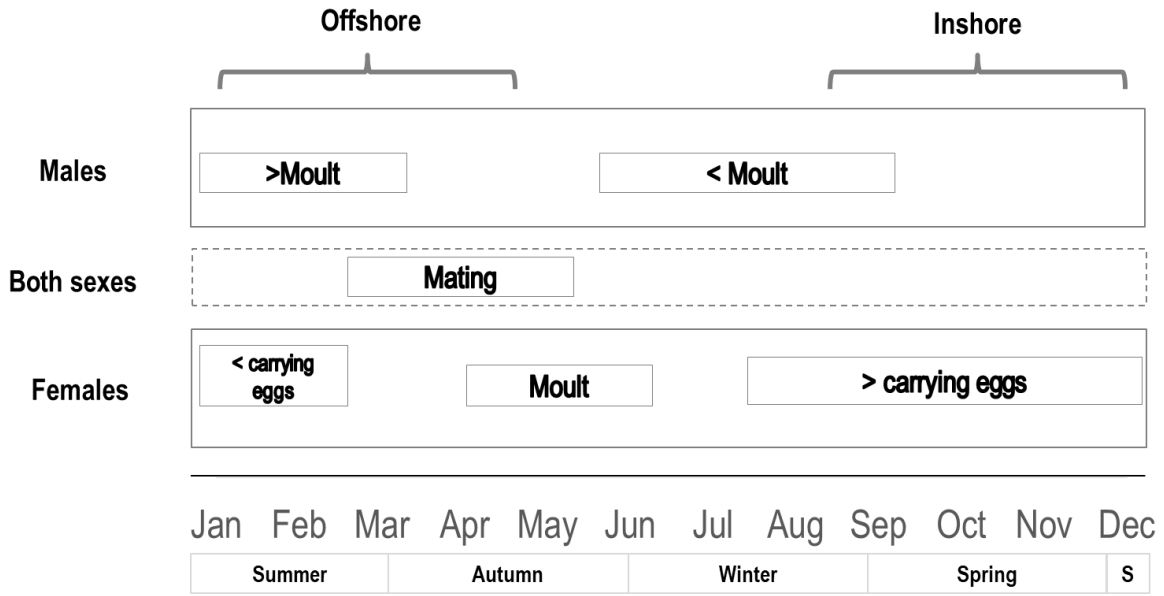
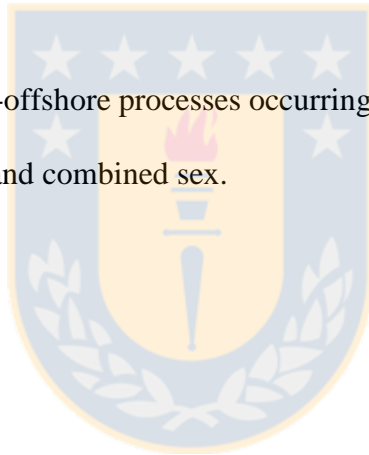


Figure 10. Diagram of inshore-offshore processes occurring at temporal and seasonal scales for males, females and combined sex.



Supplement Material 1

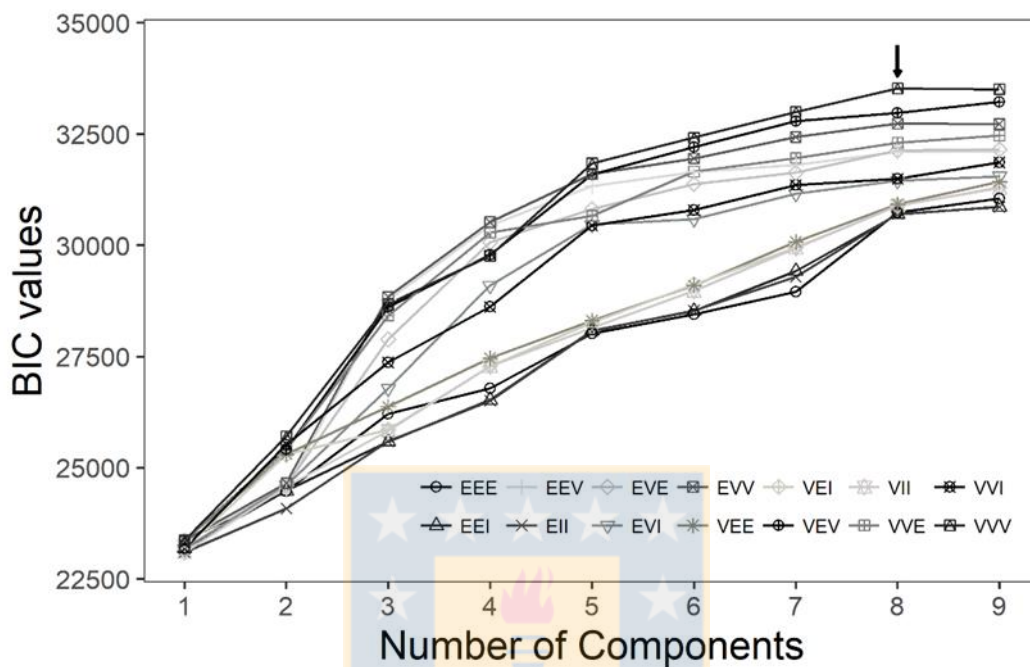


Figure 1. BIC from mclust for the ten available model parametrizations and up to 9 clusters for the dataset. Different symbols and line types encode different model parametrizations. The best model is taken to be the one with the highest BIC among the fitted models (black arrow).

Supplement Material 2

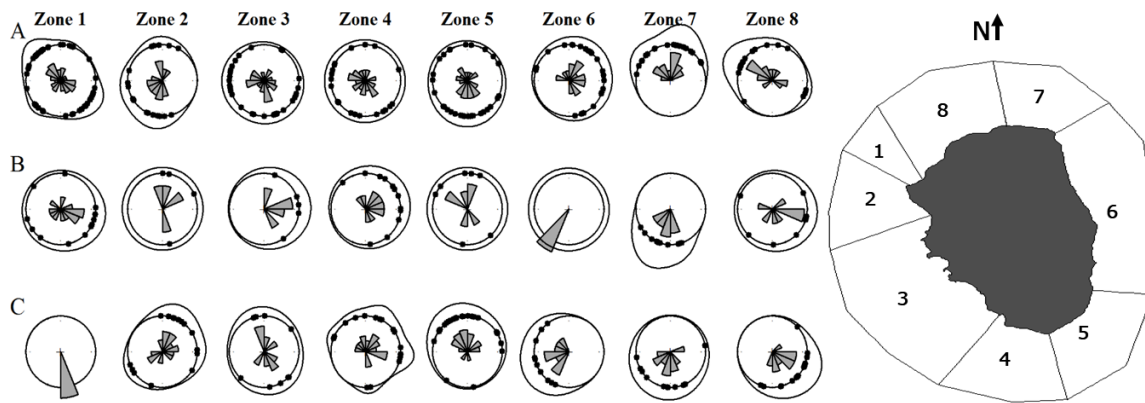
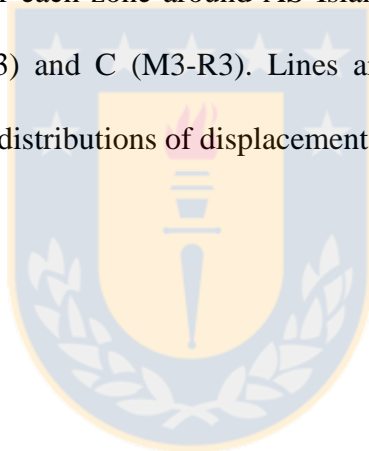


Figure 1. Angles direction for each zone around AS Island in mark recapture periods A (M1R2), B (M2-R3) and C (M3-R3). Lines around the circle represents the underlying circular distributions of displacement angles.



Tables

Table 1. Spatio-temporal stratification of mark and recapture periods for movement analysis across 2008/2009 fishing season. Number of tagged and recaptures lobsters are presented according to marking event.

	M1 (Oct 1-18, 2008)	M2 (Feb 14 - Mar 14, 2009)	M3 (Apr 15-30, 2009)
	3093 tagged	1712 tagged	2090 tagged
	912 recaptured	205 recaptured	166 recaptured
R1 (Oct - Dec, 2008)	Marked in spring Recaptured in spring	-	-
R2 (Jan - Apr, 2009)	Marked in spring Recaptured in summer/fall	Marked in summer Recaptured in fall	-
R3 (Oct - Nov, 2009)	Marked in spring Recaptured next spring *	Marked in summer Recaptured in spring *	Marked in fall Recaptured in spring *

* All R3 recaptures occurs after winter fishing closure

** All seasons are refered to south hemisphere



Table 2. Mean distance and standard deviation in kilometers for marking and recapture periods in males, females and ovigerous females.

	Males	Females	Ovigerous
M1			
R1	0.90 (1.68)	0.51 (0.86)	0.32 (0.44)
R2	1.59 (1.90)	1.22 (1.66)	2.19 (2.76)
R3	1.03 (1.55)	0.85 (2.18)	1.13 (1.57)
M2			
R2	0.83 (1.10)	1.05 (0.66)	0.70 (0.82)
R3	2.03 (2.18)	2.36 (2.35)	-
M3			
R3	1.66 (1.02)	1.90 (1.54)	-



Table 3. Proportions of recapture and standard error from mark-recapture events.

Mark-recapture event	Proportions	Point estimate	Standard error
M1 - R1	p1	0.81	0.02
	p2	0.16	0.02
	p3	0.02	0.01
M1 - R2	p1	0.77	0.03
	p2	0.17	0.02
	p3	0.06	0.01
M1 - R3	p1	0.84	0.03
	p2	0.12	0.03
	p3	0.05	0.02
M2 - R2	p1	0.83	0.03
	p2	0.17	0.03
	p3	0.00	0.00
M2 - R3	p1	0.60	0.05
	p2	0.30	0.05
	p3	0.10	0.03
M3 - R3	p1	0.72	0.04
	p2	0.24	0.04
	p3	0.04	0.02

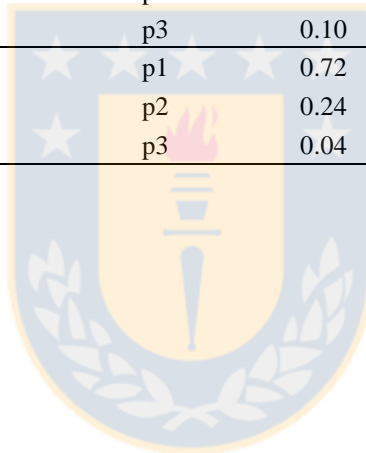


Table 4. Characterization of movement angles comprising inshore-offshore sites of mark and recapture, and Rayleigh test estimations by zone.

Period	Zones	Sample size	Mean angle	Windrose angle	R-test uniformity
M1 – R2 In-Off	1	57	315.0	NW	0.892
	2	17	242.2	SW	0.087
	3	32	206.1	SW	0.059
	4	20	232.3	SW	0.182
	5	33	188.8	S	0.018
	6	24	62.2	NE	0.007
	7	22	356.9	N	0.000
	8	18	315.4	NW	0.005
M2 – R3 Off-In	1	15	126.1	SE	0.046
	2	4	42.5	NE	0.421
	3	5	83.0	E	0.045
	4	12	65.8	NE	0.011
	5	7	341.0	N	0.469
	6	2	208.7	SW	0.137
	7	11	196.7	S	0.000
	8	10	121.0	SE	0.037
M3 – R3 Off-In	1	1	175.7	S	0.512
	2	16	46.1	NE	0.124
	3	10	70.3	E	0.823
	4	18	43.2	NE	0.023
	5	27	348.0	N	0.000
	6	10	253.7	W	0.001
	7	11	194.2	S	0.002
	8	21	130.4	SE	0.000

Supplement Material 1

Table 1. Best models selected by cluster classification (mclust) and comparison of BIC values.

	VVV,8	VVV,9	VEV,9
BIC	33526.13	33506.75	33217.03
BIC diff	0	-19.38	-309.10

*Values for three of the eight cluster models



DISCUSIÓN GENERAL

En las últimas décadas los estudios de marcaje y recaptura aplicados a especies marinas, han sido una herramienta fundamental en la estimación de tasas de mortalidad, sobrevivencia y movimiento (Pollock *et al.*, 1990; Lebreton *et al.*, 1992; Smith & Tremblay, 2003). El uso de esta aproximación en crustáceos, es particularmente compleja debido a que el proceso de ecdisis limita la utilización de marcas en el exoesqueleto de los individuos. Una alternativa para sobrepasar estas limitaciones es utilizar marcas de aplicación intramuscular, tal como se realizó en las langostas objeto de este estudio. Otra técnica que es utilizada para mermar el efecto de la muda, y aplicables a este sistema en el futuro es la aplicación de micro marcas acústicas sobre las marcas de anclaje T ya implantadas en las langostas, que junto con la disposición de estaciones de recepción automatizadas permitirían recolectar una gran cantidad de información de movimiento en forma continua (Heupel *et al.*, 2006; Clements *et al.*, 2005).

A menudo, experimentos de marcaje y recaptura han sido utilizados como base para evaluar el movimiento que realizan distintas poblaciones de crustáceos (Freire & González Gurriarán 1998; Gherardi *et al.*, 2000; Aguilar *et al.*, 2005; Hirsh *et al.*, 2016), y existe una amplia literatura que avala el uso de esta técnica para caracterizar el movimiento en crustáceos palinúridos (Annala & Brycroft, 1993; Kelly 2001; Atkinson, 2001; Gardner *et al.*, 2003; Linnane *et al.*, 2005; Barrett *et al.*, 2009; Linnane *et al.*, 2015; Kordjazi *et al.*, 2016). No obstante, existen algunos sesgos asociados a la interpretación de los patrones de movimiento a través de esta aproximación. Herrnkind (1975), señala que cuanto mayor es la cantidad de individuos recapturados en áreas cercanas al lugar de liberación, se puede incurrir en una mala interpretación de una población residente e incluso de un alto esfuerzo de pesca efectivo. Una alta proporción de recapturas puede ocurrir si el esfuerzo pesquero es mayor incluso si los individuos se dispersan aleatoriamente, resultando en una aparente direccionalidad en la dispersión que en la realidad no existe. Si ocurriese migración desde áreas de pesca hacia áreas marinas protegidas, entonces la tasa de recaptura podría ser baja y la dirección de la migración no detectada. En este trabajo, una forma de penalizar el desbalance del esfuerzo pesquero en torno a la isla, fue aplicando un modelo que permitió

calcular las proporciones de recaptura en cada estrato batimétrico, ponderando las probabilidades de avistamiento en las zonas en función del esfuerzo de pesca.

En literatura, existen diversas aproximaciones a través de las cuales se ha modelado el movimiento de langostas (De Lestang, 2014; Santos et al., 2014). En este estudio, el modelo propuesto para evaluar la proporción de individuos recapturados a partir del estrato de liberación y periodo de la temporada, incorpora elementos adicionales que contribuyen a inferir la ocurrencia de movimiento de la población, proceso que una descripción directa de la data de marcaje y recaptura no detalla por completo. En este sentido, la incorporación de niveles de esfuerzo y parámetros de mortalidad que condujeron a la modelación de sobrevivencia, permitieron estimar la proporción de recaptura por periodo y estrato batimétrico con mayor realismo.

Estos resultados respecto del movimiento son coincidentes con lo reportado para la misma especie en el subsistema Robinson Crusoe – Santa Clara. Arana (1992) reportó la ocurrencia de agregaciones de individuos en aguas profundas durante marzo-abril, relacionando este hecho con el inicio del ciclo reproductivo que para esta especie y sistema fue reportado para inicios del otoño (Arana et al., 1985). Además, el mismo autor señala que existe un movimiento a lo largo de la costa, con tendencia a agrupar individuos al sur de Robinson Crusoe durante el otoño (Pavez & Arana, 1982; Arana et al., 1992).

En especies congénicas, también se ha evidenciado este comportamiento. En *Jasus edwardsii* se han reportado altas tasas de movimiento entre conglomerados (Kelly, 2001; Childress & Jury, 2006; Freeman, 2008), comportamiento que es más evidente en individuos de tallas mayores (Kelly & MacDiarmid 2003; Freeman, 2008). Booth (1984, 1997), MacDiarmid (1991) y Kelly (2001) observaron altas tasas de movimiento en profundidades mayores, las cuales se relacionan con actividad post-muda y alimentación en el caso de los machos. Para las hembras, los mismos autores asociaron este movimiento con la portación de huevos y la liberación de larvas.

Los procesos biológicos que subyacen a los patrones estacionales de movimiento costero-océano en *Jasus frontalis*, parecen estar vinculados con la actividad reproductiva y la muda;

considerando que esta especie experimenta dos instancias de muda en el caso de los machos (invierno y verano, Manríquez et al., en revisión) y una muda en el caso de las hembras (otoño, Arana et al., 1985), y que el apareamiento ocurriría luego de la muda de las hembras. El encontrar individuos en aguas profundas durante febrero y abril permitiría inferir que el apareamiento estaría ocurriendo en aguas profundas. A nivel de familia (Palinuridae) también se han observado migraciones costa-océano como es el caso de *Homarus americanus* en el Golfo de Maine, aparentemente en respuesta a factores ambientales como vientos y turbulencias (Cooper et al., 1975). En *Panulirus argus*, se ha estudiado movimiento a partir de análisis de marcas acústicas (Clifton et al., 1970; Herrnkind et al., 1975), donde se evidenciaron patrones de movimiento y residencia de reclutas y juveniles.

Si bien la pesquería de la langosta de Juan Fernández se encuentra en régimen de plena explotación (Subpesca, 2015), la resistencia de esta población a la sobrepesca podría verse aumentada si las diferentes sub-poblaciones locales que la componen se encontraran interactuando en un régimen de metapoblaciones (Earn et al., 2000). Desde esta perspectiva, una metapoblación se ve favorecida por el efecto de compensación desde poblaciones menos explotadas que actuarían como refugios en una dinámica de fuente-sumidero (Fogarty, 1998, Lipcius et al., 2008). Sin embargo, un aspecto negativo de este tipo de estructura poblacional recae en la resistencia a dar síntomas de fatiga y sobre explotación, y que al exhibirlos es posible que sea demasiado tarde para una fácil recuperación (Prince & Hilborn, 1998). Además, esa recuperación, tras una drástica reducción del esfuerzo, sería mucho más lenta y problemática de la que los modelos clásicos de dinámica de poblaciones locales predicen (Bostford, 1985). Bajo este escenario es necesario que se considere aspectos espaciales, la estructuración poblacional y la dinámica de movimiento para evitar una posible depleción en futuras evaluaciones del recurso.

REFERENCIAS

- Aguilar, R., Hines, A. H., Kramer, M. A., Wolcott, D. L., Wolcott, T. G. and Lipcius, R. N. 2005. The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, from the upper Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319: 117–128.
- Annala, J. & B. Bycroft. 1993. Movements of rock lobsters (*Jasus edwardsii*) tagged in Fiordland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27: 183-190
- Annala, J. H. 1981. Movements of rock lobsters (*Jasus edwardsii*) tagged near Gisborne, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 15: 437-443.
- Annala, J. H., & Bycroft, B. L. 1993. Movements of rock lobsters (*Jasus edwardsii*) tagged in Fjordland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27: 183–190.
- Arana P. 1987. Perspectivas históricas y proyecciones de la actividad pesquera realizada en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. Pages 319–353 in J. C. Castilla, ed. *Islas oceánicas chilenas: su conocimiento científico y necesidades de investigaciones*. Ediciones Univ. Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Arana, P. & C. Olate. 2000. Composición de las capturas de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) y determinación de parámetros biológico-pesqueros durante la temporada de pesca 1996-1997. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 28: 83-115.
- Arana, P. & R. Vega. 2000b. Esfuerzo, captura y captura por unidad de esfuerzo en la pesquería de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*) durante la temporada de pesca 1996-1997. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 28: 117-133.
- Arana, P. & S. Ziller. 1985. Antecedentes generales sobre la actividad pesquera realizada en el archipiélago de Juan Fernández. En: P. Arana (ed.). *Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández*. Esc. Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso, 125-152.
- Arana, P. & Toro, C. 1985. Distribución del esfuerzo, rendimientos por trampa y composición de las capturas en la pesquería de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). Pages 157-185 in P. Arana, ed., *Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández*. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso (Chile).
- Arana, P. 1974. Sinopsis sobre la biología de la langosta de Juan Fernández *Jasus frontalis* (Milne-Edwards, 1837). *Investigaciones Marinas*, 5(1): 1-52
- Arana, P. 1983. Estado en que se encuentra la pesquería de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). *Análisis de Pesquerías Chilenas*, P. Arana (Ed.): 77-111.
- Arana, P. 1992. Desplazamiento de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*, Milne Edwards, 1837), determinados a través de marcaje. *Ciencia y Tecnología Marítima, CONA* 15: 49-75.
- Arana, P., E. Dupré & V. Gaete. 1985. Ciclo reproductivo, talla de primera madurez sexual y fecundidad de la langosta *Jasus frontalis*. En: P. Arana (ed.). *Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández*. Esc. Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso, pp. 187-223.
- Atkinson, L. 2001. Large and small-scale movement patterns of the West Coast rock lobster, *Jasus lalandii*. Master in Science thesis. Department of Zoology. University of Cape Town. 106 pp

- Barrett, N., Buxton, C., & Gardner, C. 2009. Rock lobster movement patterns and population structure within a Tasmanian marine protected area inform fishery and conservation management. *Marine and Freshwater Research*, 60: 417–425.
- Booth J.D. 1997. Long-distance movements in *Jasus* spp. and their role in larval recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 61: 111–128.
- Booth, J.D. 1984. Movements of packhorse rock lobsters (*Jasus verreauxi*) tagged along the eastern coast of the North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 18: 275-281.
- Botsford L.W. 1985 Models of growth in: Wenner A.M. (Ed.) Factors in adult growth: Crustacean Issues 3. A.A. Blakema, Rotterdam, Netherlands.
- Brown, R. S. & B. F. Phillips. 1994. The current status of Australia's rock lobster fisheries. Pages 33-63 In: B. F. Phillips, J. S. Cobb and J. Kittaka, eds. Spiny lobster management. Blackwell Scientific Publications Ltd. 550 p.
- Brownie C, Anderson DR, Burnham KP, Robson DS. 1985. Statistical Inference From Band Recovery Data: A Handbook, 2nd edn. Washington, DC: US Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service (US Fish and Wildlife Service Resource Publication no. 156). 305 pages.
- Childress, M. & S. Jury. 2006. Chapter 3: Behaviour In: Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries. Phillips Bruce(Ed). Blackwell Publishing. 78-112.
- Clements, S., D. Jepsen, M. Karnowski, and C. B. Schreck. 2005. Optimization of an acoustic telemetry array for detecting transmitter-implanted fish. *North American Journal of Fisheries Management*, 25: 429–436.
- de Lestang S. 2014. The orientation and migratory dynamics of the western rock lobster, *Panulirus cygnus*, in Western Australia. *ICES J Mar Sci*. doi:10.1093/icesjms/fst205.
- Dempster, A. P., Laird, N. M. & Rubin, D. B. 'Maximum Likelihood Estimation from Incomplete Data Via the EM Algorithm', 1977. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 39: 1–38.
- Dunning, J. B., D. J. Stewart, B. J. Danielson, B. R. Noon, T. L. Root, R. H. Lamberson & E. E. Stevens. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications*, 5: 3-11.
- Earn, D.J., S.A. Lecin & P. Rohani. 2000. Coherence and conservations. *Science*, 290: 1360-1364.
- Ernst B., J.M Orensanz, D.A. Armstrong DA. 2005. Spatial dynamics of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 62: 250-268.
- Ernst, B., P. Manríquez, J.M. (Lobo) Orensanz, R. Roa, J. Chamorro & C. Parada. 2010a. Strengthening of a traditional territorial tenure system through protagonism in monitoring activities by lobster fishermen from Juan Fernández islands (Chile). *Bulletin of Marine Science*. 86: 315-338.
- Ernst, B., C. Parada, P. Manríquez, J. Chamorro & P. Retamal. 2010b. Dinámica poblacional y pesquera de la langosta en la isla Alejandro Selkirk. (Proyecto FIP N°2008-24).
- Ernst B., J. Chamorro, P. Manríquez, J.M. (Lobo) Orensanz, Ana M. Parma, J. Porobic & C. Román. 2013. Sustainability of the Juan Fernández lobster fishery (Chile) and the perils of generic science-based prescriptions. *Global Environment Change* 23: 1381–1392 p.

- Ernst B., J. Pino, J. Chamorro, P. Manríquez, P. Rivara & J. Porobic. 2015. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2014. Pesquerías de crustáceos del archipiélago Juan Fernández. (Proyecto IFOP 581101).
- Ernst B., J. Pino, J. Chamorro, P. Manríquez, P. Rivara & B. Tapia. 2017. Programa de seguimiento de las principales pesquerías nacionales, año 2016. Pesquerías de crustáceos del archipiélago Juan Fernández. (Proyecto IFOP 581123).
- Fogarty M.J. 1998 Implications of larval dispersal and directed migration in American lobster stock: Spatial structure and resilience. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 125: 273-283.
- Fournier, D.A., H.J. Skaug, J. Ancheta, J. Ianelli, A. Magnusson, M.N. Maunder, A. Nielsen, and J. Sibert. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27:233-249.
- Fraley C, A. E. Raftery. 1999. "mclust: Software for Model-based Cluster Analysis." *Journal of Classification*, 16, 297–306.
- Fraley, C., A. E. Raftery, T. B. Murphy & L. Scrucca (2012). mclust Version 4 for R: Normal Mixture Modeling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation. Technical Report No. 597, Department of Statistics, University of Washington.
- Freeman D.J., 2008. The ecology of spiny lobsters (*Jasus edwardsii*) on fished and unfished reefs. PhD thesis, University of Auckland.
- Freire J, González-Gurriarán E. 1998. New approaches to the behavioural ecology of decápods crustaceans using telemetry and electronic tags. *Hydrobiologia*; 371/372: 123-132.
- Gaete, V. & P. Arana. 1985. Análisis de la proporción sexual en la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). *Investigaciones Marinas en el Archipiélago de Juan Fernández*. Esc. Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso, pp. 213-223.
- Gardner, C., Frusher, S., Haddon, M., and Buxton, C. 2003. Movements of the southern rock lobster *Jasus edwardsii* in Tasmania, Australia. *Bulletin of Marine Science* 73, 653–671.
- Gherardi, F., Barbaresi S., Salvi G. 2000. Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish *Aquatic Sciences*, 62: 179-193 pp.
- González-Ferrán, O. 1987. Evolución Geológica de las Islas Oceánicas Chilenas. In: Castilla (ed) *Islas Oceánicas Chilenas: Conocimiento Científico y Necesidades de Investigaciones*: 127-165 Ediciones Universidad Católica de Chile. Pág. 50-54
- Groeneveld, J.C. & G. M. Branch. 2002. Long-distance migration of South African deep-water rock lobster *Palinurus gilchristi*. *Marine Ecology Progress Series*. 232: 225-238.
- Herrnkind W.F. 1980. Spiny lobsters: patterns of movement. In *The Biology and Management of Lobsters*. (Eds J. S. Cobb and B. F. Phillips.) pp. 349-401. (Academic Press: New York.) Herrnkind W.F., Butler M.J. 1986 Factors regulating post-larval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series*. 34: 23-30.
- Herrnkind W.F., J. Vanderwalker & L. Barr. 1975 Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobsters, *Panulirus argus*, of St. John, U. S. Virgin Islands. IV: Habitation, patterns of movement and general behavior. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Science Bulletin*. 20: 31-34.
- Heupel M.R., J. M. Semmens & A. J. Hobday. 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research*. 57: 1-13.

- Heydorn, A. E. F. 1969. The rock lobster of the South African west coast *Jasus lalandii* (H. Milne-Edwards). 2. Population studies, behavior, reproduction, moulting, growth and migration. Rep. S. Afr., Dept. Industr. Div. Sea Fish. Invest. Rep. 71. 52 p.
- Hirsch P., Burkhardt-Holm P., Töpfer I. & Fischer P. 2016. Movement patterns and shelter choice of spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in a large lake's littoral zone. *Aquat. Invasions* **11** (1): 55–65.
- Hoffman, A. and Marticorena, C. 1987. La vegetación de las islas oceánicas chilenas. In: Castilla JC (ed) *Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigaciones*: 127-165. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Holmes E. E., M. A. Lewis, J. E. Banks & R. R. Veit. 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology*. 75:17-29.
- Hormazábal S, Núñez S, Arcos D, Espíndola F, Yuras G. Mesoscale eddies and pelagic fishery off Central Chile (33-40°S). *Gayana*. 2004b; 68(2): 291-296.
- Hormazábal S, Shaffer G, Leth O. Coastal transition zone off Chile. *J Geophys Res*. 2004a; 109: 1-13.
- Jammalamadaka SR & A. SenGupta. 2001. *Topics in circular statistics*. Singapore: World scientific Publishing.
- Kanciruk, P. 1980. Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). In: J.S. Cobb & B.F. Phillips (Eds). *The Biology and Management of Lobsters, 2, Ecology and Management*. Academic Press, New York. pp. 59–96.
- Kelly S. 2001 Temporal variation in the movement of the spiny lobster *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research*. 52: 323-331.
- Kelly, S. 2001. Temporal variation in the movement of the spiny lobster *Jasus edwardsii*. *Marine and Freshwater Research* 52, 323–331.
- Kinlan, B. P., S. D. Gaines & S. E. Lester. 2005. Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diversity and Distribution*. 11(2): 139–148.
- Kordjazi, S. Frusher, C. Buxton, C. Gardner, T. 2016. Bird The influence of mark-recapture sampling effort on estimates of rock lobster survival PLOS ONE, 11 p. 3
- Kritzer, J. P. & P. F. Sale. 2004. Metapopulation ecology in the sea: from Levin's model to marine ecology and fisheries science. *Fish & Fisheries*. 5: 131–140.
- Lebreton J-D, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. 62(1):67–118.
- Lebreton, J.D., K.P Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. 62: 67-118.
- Linnane A. Penny S. Hawthorne P. Hoare M. 2015 Residency and movement dynamics of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) after a translocation event *Marine and Freshwater Research* , 66:623-630
- Lipcius R. N., D. B. Eggleston, S. J. Schreiber, R. D. Seitz, J. Shen, M. Sisson, W. T. Stockhausen & H. V. Wan. 2008. Importance of Metapopulation Connectivity to Restocking and Restoration of Marine Species. *Reviews in Fisheries Science*. 16(1-3):101-110.
- Lund U & C. Agostinelli. 2013. Circular statistics: an R package *circular*. Version 0.4-7. <http://CRAN.R-project.org/package=circular>.

- MacDiarmid A. B. 1991. Seasonal changes in depth distribution, sex ratio and size frequency of spiny lobster *Jasus edwardsii* on a coastal reef in northern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*. 70:129-141.
- Manríquez P. Crecimiento somático de la langosta de Juan Fernández *Jasus frontalis* (H. Milne Edwards, 1837) y evaluación del impacto de la talla mínima legal de extracción como táctica del manejo de su pesquería. M.Sc. Thesis, Universidad de Concepción. 2016. Available from: <http://www.udec.cl/postgrado/?q=node/39&codigo=4165>.
- Masoli, C. & J. Larraín. 2007. Masafuera: Base de Antecedentes para futuros planes de ordenamiento territorial. Informe de Práctica Profesional. Universidad Central de Chile. 86 pp.
- Masoli, C. 2008. Propuesta de ordenamiento territorial para el uso de turismo científico en la isla más afuera archipiélago Juan Fernández. Proyecto Título. Escuela de Ecología y Paisaje. Universidad Central de Chile. Santiago. 87 pp.
- McKoy, J. L. 1983: Movements of rock lobsters, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae), tagged near Stewart Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 17: 357-366.
- McKoy, J.L. & A. Leachman. 1982. Aggregations of ovigerous female rock lobsters, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 16: 141-146.
- Pavez, P. & P. Arana. 1982. Estimaciones de incrementos de talla, esquema de migración y determinación de tamaños poblacionales vulnerables de la langosta de Juan Fernández (*Jasus frontalis*). Informe final Subsecretaría de Pesca, Estud. Doc., Univ. Católica Valparaíso, 16:82- 87 pp.
- Pearson K. 1900. On a criterion that a given system of deviations from the probable in the case of correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine*. 50: 157-75.
- Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, Hines JE. 1990. Statistical-inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monograph*. (107):1-97.
- Prince J. & R. Hilborn. 1998 Concentration profiles and invertebrate fisheries management. En Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management (G.S. Jamieson and A. Campbell, eds.) Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 125:187-196.
- R Core Team 2013. R: a language and environment for statistical computing. (R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria.) Available at <http://www.R-project.org/>.
- Roa, R. & F. Tapia. 2000. Cohorts in space: geostatistical mapping of the age structure of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* population off central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 196: 239-251.
- Santos J, Rouillard D, Groeneveld JC (2014) Advection-diffusion models of spiny lobster *Palinurus gilchristi* migrations for use in spatial fisheries management. *Mar Ecol Prog Ser* 498:227-241
- Schwarz, G. 1978. "Estimating the Dimension of a Model." *The Annals of Statistics*, 6, 461-464.
- Shanks, A. L., B. A. Grantham & M. H. Carr. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*. 13(Suppl. 1): S159-S169.
- Smith, S. & M.J. Tremblay. 2003. Fishery-independent trap surveys of lobster (*Homarus americanus*): design considerations. *Fisheries Research*. 62: 63-75.
- Subpesca. 2015. Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. <http://www.subpesca.cl/institucional/602/w3-article-813.html>

FIGURAS

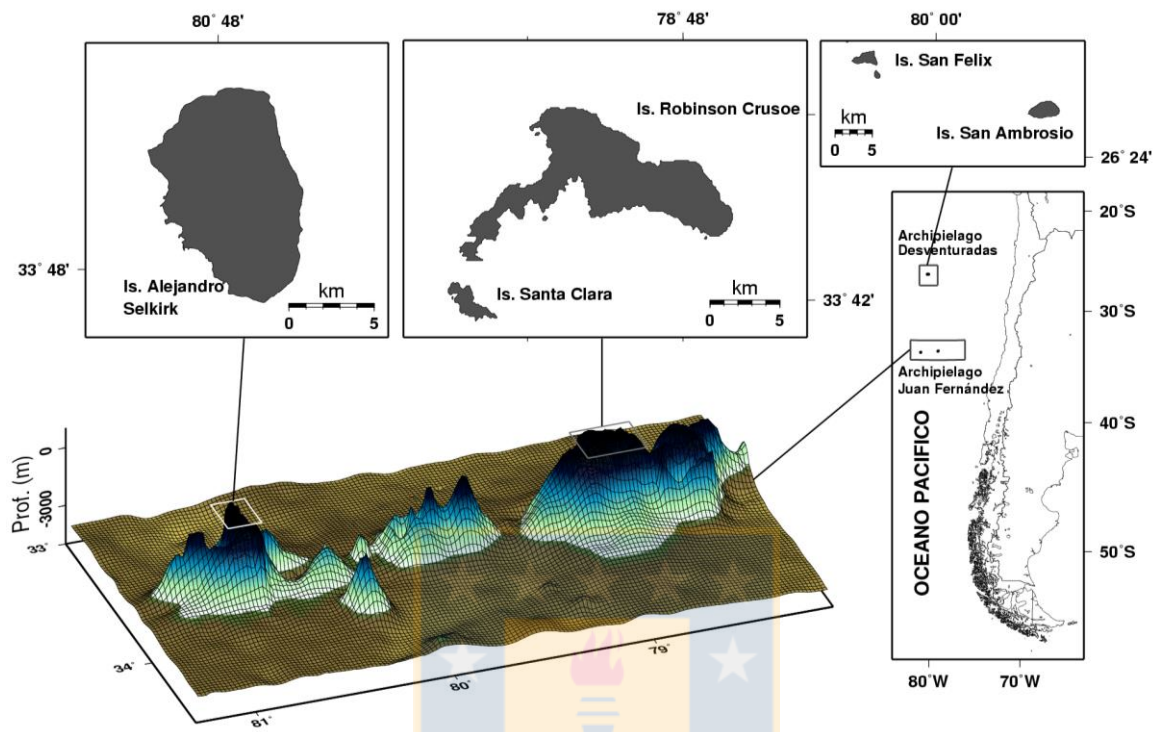


Figura 1. Distribución geográfica de las islas del archipiélago de Juan Fernández.



Figura 2. Trampas utilizadas para la captura de langostas con (a) varas de eucaliptus (*Eucalyptus sp.*) y ocasionalmente maqui (*Aristotelia maqui*), (b,c) presentando una entrada en la parte superior en base a un orificio cónico/cilíndrico construido por plásticos (d) y paredes laterales recubiertas con malla.



Figura 3. Embarcaciones operativas sobre las cuales se desarrolla la pesquería de la langosta en la isla Alejandro Selkirk.





Figura 4. Langosta etiquetada dorsalmente con marca de anclaje tipo “T” (FD-68B, fabricados por Floy Tag, Seattle USA).



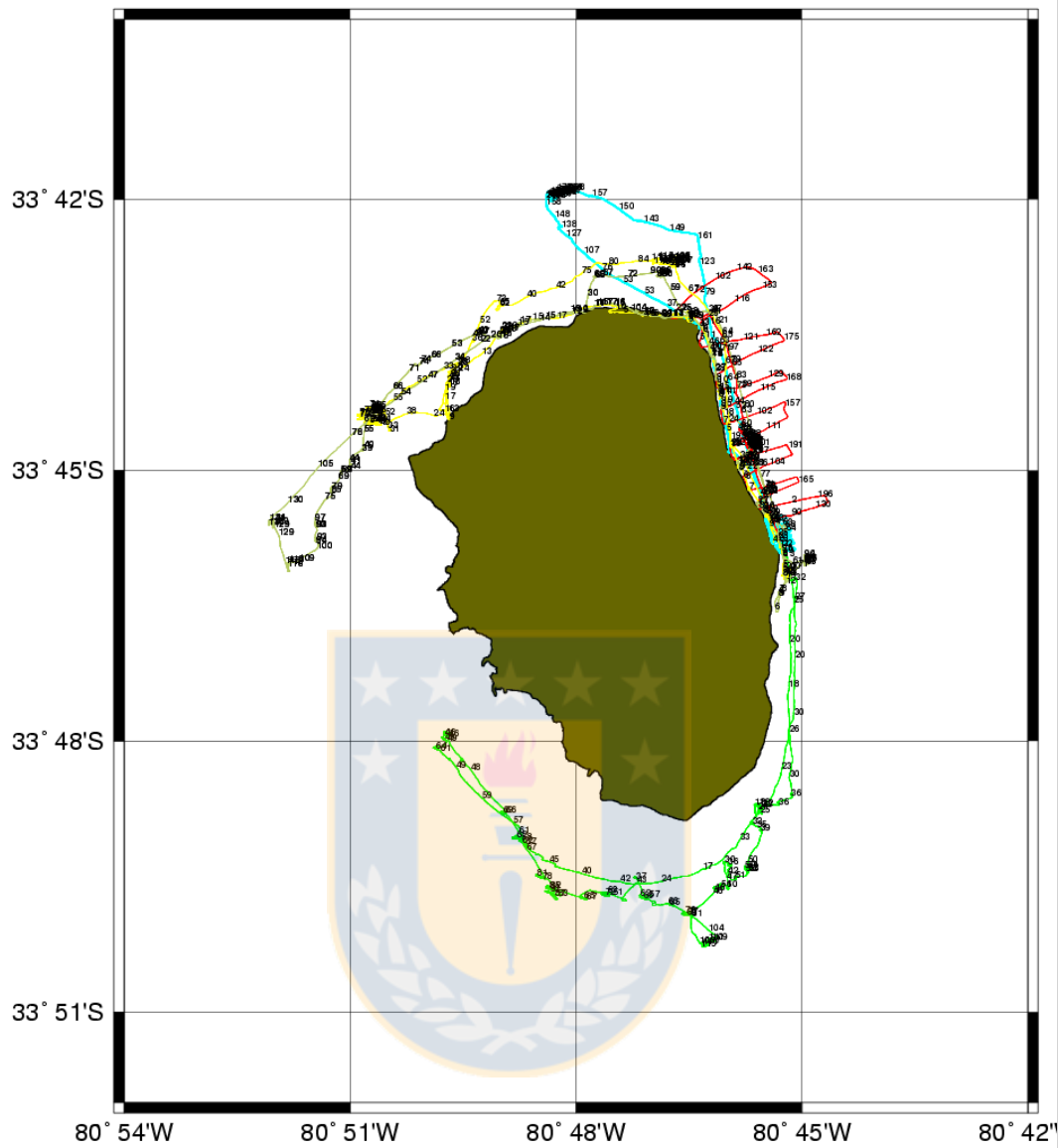


Figura 5. Sondeos batimétricos desarrollados en la isla Alejandro Selkirk en octubre de 2008. Cada color corresponde a distintos tracks donde se realizó un sondeo batimétrico, completando en total cinco sondeos.

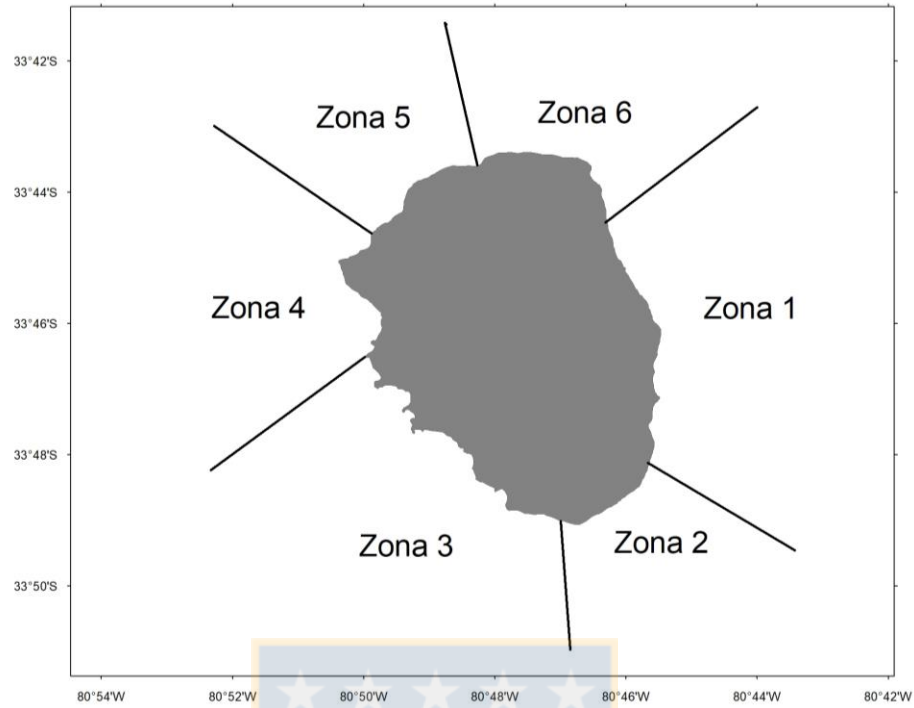


Figura 7. Zonas estadísticas de la isla Alejandro Selkirk definidas para agrupar la data del monitoreo biológico-pesquero.

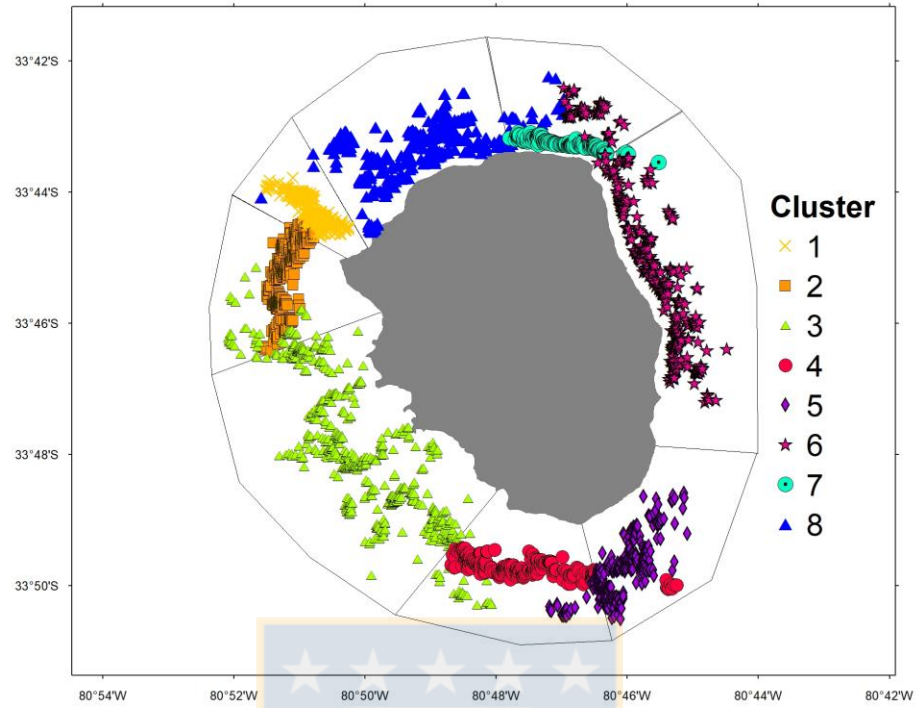


Figura 8. Clusters identificados y delimitación de nuevas zonas en la isla Alejandro Selkirk.



TABLAS

Tabla 1. Periodo de marcaje y número de individuos marcados durante la temporada de pesca 2008/09.

Evento de marcaje	Fecha inicio	Fecha término	Marcas
1° evento de marcaje	1 octubre 2008	18 octubre 2008	3093
2° evento de marcaje	14 febrero 2009	14 marzo 2009	1712
3° evento de marcaje	15 abril 2009	30 abril 2009	2090

Tabla 2. Eventos de marcaje y fechas de recaptura durante la temporada 2008/09.

	Recaptura		
	Oct-Dic 08	Ene-Abr 09	Oct-Dic 09
Evento Marcaje 1	M1R1	M1R2	M1R3
Evento Marcaje 2		M2R3	M2R3
Evento Marcaje 3			M3R3