



MAGÍSTER EN OCEANOGRAFÍA

TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN DEL MAGÍSTER EN OCEANOGRAFÍA

TESIS

Forzantes oceanográficos costeros y su influencia en la variación temporal del ictioplancton
en la bahía de El Quisco Chile central.

VALPARAÍSO 2019

COMISIÓN DE TESIS (TFG)

Profesor Guía:

Dr. Mauricio Landaeta Díaz

Director Proyecto Tesis:

Universidad de Valparaíso

Miembro de la comisión

Dr. Manuel Castillo Silva

Universidad de Valparaíso

Miembro de la comisión:

PhD. Guido Plaza Pastén

Pontificia Universidad Católica de

Valparaíso

AUTORIZACIÓN DE USO

Al presentar esta Tesis como requisito para la obtención del Grado de Magíster en Oceanografía, autorizo a las Bibliotecas de la Facultad de Recursos Naturales de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso y de la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad de Valparaíso, para disponer libremente de ella. Autorizo además reproducciones parciales o totales de esta Tesis sólo con fines académicos.

Marcia K. Cantarero Banegas

DEDICATORIA

La presente tesis está dedicada a mi familia por su apoyo incondicional, especialmente a mi padre Mauricio Cantarero por darme el ejemplo de trabajar para alcanzar mis metas y su incondicional apoyo en todo momento a mi madre por creer siempre en mí y a mi esposo Carlos Carias ya que ha sido el motor que me ha impulsado en todo momento.

Gracias por hacer de mí lo que soy y por ayudarme a llegar hasta donde estoy, por siempre estar conmigo y por apoyarme en todo momento aun estando tan lejos de casa. ¡Sin su apoyo, comprensión y cariño no podría estar aquí, infinitamente gracias!!

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a Dios por darme paciencia y sabiduría para poder culminar esta tesis, a los miembros de la comisión por haberme guiado en el proceso de realización de la tesis, al profesor Manuel Castillo e instructores de su laboratorio, por haberme recibido en su clase de Matlab y poder introducirme en el área de la programación. Al profesor Guido Plaza por sus comentarios y correcciones los cuales me sirvieron para mejorar mi escrito, al Profesor Mario Cáceres por su apoyo incondicional desde el inicio de mi postulación por darme ánimos siempre. Y especialmente al profesor Mauricio Landaeta mi tutor, el cual es un excelente profesor podría decir el mejor que he tenido y un excelente ser humano el cual me recibió en su laboratorio, por la paciencia y el tiempo dedicado para poder guiarme en el proceso, por animarme constantemente en seguir adelante, por confiar en mí y por compartir sus conocimientos y mostrarme la pasión que tiene por la investigación en el área de ictiológica.

A mi familia que desde lejos me mandaban sus buenas vibras de aliento y consejos para poder seguir adelante, a mi padre que me ha apoyado incondicionalmente en mi educación, a mi hermana gemela que ha sido mi psicóloga personal, y la que estuvo ahí día y noche dándome porras para seguir adelante y especialmente a mi esposo por confiar en mí y animarme constantemente a perseguir siempre mis sueños.

A las amistades que fui conociendo en el camino a lo largo de este tiempo que estuve en Chile que de una u otra manera me animaron en momentos difíciles.

Tabla de Contenido

COMISIÓN DE TESIS (TFG)	i
AUTORIZACIÓN DE USO	ii
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
ÍNDICES DE TABLAS	xi
RESUMEN	xii
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
Sistema de corriente de Humboldt	5
Factores ambientales	6
Viento	6
Temperatura Superficial del mar (SST, por sus siglas en inglés)	6
Clorofila- a (Chl-a).....	7
Productividad Primaria.....	7
Ictioplancton	8
Grupos funcionales a estudiar.....	9
Grupo funcional pelágico	9
Grupo funcional mesopelágico	10
Grupo funcional costero Pelágico	11

Grupo funcional demersales	12
Grupo funcional bentónicas	12
Interacción físico-biológica	13
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	15
HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN	15
PREDICCIONES.....	15
OBJETIVO GENERAL.....	16
Objetivo específico.....	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
Área de estudio	16
Trabajo de terreno	18
Limpieza de redes.....	20
Procedimiento de laboratorio.....	20
Datos Oceanográficos y meteorológicos de satélite.....	20
Viento superficial desde satélite	20
Temperatura superficial del mar de satélite	21
Clorofila-a satelital	21
ANÁLISIS DE DATOS.....	21
Objetivo específico 1	21
Series de tiempo de los parámetros ambientales.....	21
Promedios mensuales de los parámetros ambientales	21

Anomalías de las variables ambientales	22
Interpolación de información satelital	22
Índices de Surgencia o Transporte de Ekman	22
Análisis estadístico	23
Cálculos de diversidad.....	24
Objetivo específico 2 y 4	24
Índice de Shannon-Wiener.....	24
Índice de Pielou	25
Índice de Simpson	25
Índice de Margalef	26
Descripción del Ictioplancton.....	26
Objetivo específico 2	26
Análisis de Componentes principales.....	26
Análisis de PERMANOVA	27
Descripción de la relación de las variables ambientales y el ictioplancton	27
Objetivo específico 3	27
Análisis de Correspondencia Canónica	27
Modelos lineales generalizados (MLG)	28
RESULTADOS	29
Condiciones meteorológicas y oceanográficas	29
Variables ambientales en primavera (2010-2013) a escala local.....	30

Anomalías de las condiciones meteorológicas y oceanográficas.....	31
Transporte de Ekman para el período de primavera 2010-2013.....	33
Ensamble ictioplanctónico	34
Abundancia por grupos Funcionales.....	1
Análisis multivariado	3
Análisis de componentes principales	3
Análisis de PERMANOVA	7
Análisis de correspondencia canónicas (ACC).....	7
Modelo lineal generalizado (GLM)	10
Índices Ecológicos.....	15
DISCUSIÓN.....	17
CONCLUSIÓN	31
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
FUENTE DE FINANCIAMIENTO	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Bahía de El Quisco.....	18
Figura 2. Condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales durante un período de 10 años en la bahía El Quisco, Chile central.....	30
Figura 3. Condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales, durante los períodos de primavera del 2010-2013, en la bahía El Quisco, Chile central.	31
Figura 4. Anomalía de las condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales, durante los períodos de primavera del (2010-2013).	33
Figura 5. Series de tiempo del transporte superficial de Ekman y anomalías.....	34
Figura 6. Abundancia total del ictioplancton costero (ind. 1000 m ⁻³) 2010-2013	2
Figura 7. Abundancia total del ictioplancton costero por grupo funcional en las primaveras del 2010-2013.....	2
Figura 8. Abundancia del ensamble de larvas de peces en primaveras del 2010-2013.....	3
Figura 9. Componente 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) en periodo de primavera 2010-2013, del ensamblaje de larvas de peces.....	6
Figura 10. Componente 1 y 3 del análisis de componentes principales (ACP) en periodo de primavera 2010-2013.	6
Figura 11. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las variables ambientales y abundancia de las larvas de peces en el periodo de primavera del 2010-2013.....	9
Figura 12. Regresión lineal entre el grupo funcional bentónico y la anomalía de la temperatura. .	11
Figura 13. Regresiones lineales entre el grupo funcional epipelágico y las variables ambientales anomalía de la temperatura y anomalía del viento en la componente norte-sur.....	11
Figura 14. Regresión lineal entre el grupo funcional Mesopelágico y la variable ambiental, Transporte de Ekman y anomalías de transporte de Ekman.....	12

Figura 15. Regresión lineal del grupo funcional costero pelágico y las variables ambientales Viento (V), Transporte de Ekman, y Clorofila-a.	12
Figura 16. Análisis de caja de bigotes con datos de los parámetros ecológicos del ensamble ictioplanctónico del periodo de primavera 2010-2013.....	16

ÍNDICES DE TABLAS

Tabla 1 Total de muestreos por año, en períodos de primavera-verano en la bahía El Quisco Chile central.....	19
Tabla 2. Composición y abundancia del ictioplancton costero (ind. 1000 m ⁻³) en periodo de primavera del 2010-2013	1
Tabla 3. Varianza total del ensamble de larvas de peces 2010-2013 para el periodo de primavera... .	4
Tabla 4. Cargas factoriales del análisis de componentes principales, de las taxa de larvas de peces, para el periodo de primavera 2010-2013.....	5
Tabla 7. Diferencias significativas de análisis de PERMANOVA de dos vías, en las primaveras 2010-2013 del ensamblaje de larvas de peces.	7
Tabla 8 .Ejes de variabilidad del análisis de correspondencia canónica de las asociaciones de las variables biológicas y las variables físicas.	9
Tabla 9. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional bentónico y variables ambientales.....	13
Tabla 10. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional epipelágico y variables ambientales	13
Tabla 11. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional Mesopelágicos y variables ambientales c.....	14
Tabla 12. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional Costero pelágico y variables ambientales.....	14

RESUMEN

El objetivo de este estudio fue Determinar el efecto temporal que tienen las condiciones ambientales (Temperatura, Viento, Clorofila-a, Transporte de Ekman y sus anomalías) sobre la estructura de la comunidad ictioplanctónica costera frente a Chile central durante las primaveras del 2010-2013 en la bahía de El Quisco. Las muestras se recolectaron mediante lances verticales desde la superficie hasta aproximadamente una profundidad de 20 m y máxima de 30 m con una red cónica. En 18 fechas se realizaron 266 muestras que contenían un total de 40,925 larvas de peces pertenecientes 49 taxa frente a la bahía de El Quisco Chile central. Estas fueron divididas en cinco grupos funcionales de acuerdo con la historia de vida de cada una de ellas en (Epipelágicos, Mesopelágicos, Costero Pelágicos, Bentónicos y Demersal). Las tres especies con mayor abundancia para los 4 años fueron la cabrilla *Sebastes oculatus* (n= 52987,83, 17%) del grupo funcional demersal, pejesapo *Gobiesox marmoratus* (n= 46419,53, 15%), y *Helcogrammoides chilensis* (n= 27522,38, 8%) del grupo funcional bentónico. Para la obtención de los datos meteorológicos y oceanográficos en esta tesis se utilizó un enfoque metodológico basado en datos satelitales obtenidos de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) con una resolución diaria, y del píxel más cercano a la costa obtenidos de diferentes sensores. Los diferentes grupos funcionales a una escala interanual en las primaveras del 2010-2013 reaccionaron de distinta manera ante la variabilidad de las condiciones meteorológicas y oceanográficas, por ejemplo, se encontró que la temperatura influyó significativamente en el grupo funcional epipelágico en donde mayores temperaturas favorecieron a una mayor abundancia de este grupo en los años más cálidos. Lo que tuvo una respuesta opuesta del grupo funcional bentónico en donde los años más fríos favorecieron una mayor abundancia de este grupo funcional, en el caso del grupo funcional mesopelágico fue correlacionado positivamente con la anomalía del transporte de

Ekman en donde se asume que el estrés del viento genera aguas ascendentes ricas en nutrientes, las cuales transportaran los huevos depositados en profundidad de los peces mesopelágicos a las capas más superficiales por la circulación de surgencia. Cada uno de estos grupos funcionales cambiaron interanualmente sus tácticas reproductivas de acuerdo con la variación de los parámetros ambientales. Para evaluar la biodiversidad y la riqueza de especies se estimaron los índices ecológicos de diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') dominancia de Simpson y Margalef. En donde se encontró que el único grupo que mostró diferencias significativas con mayor diversidad y riqueza de especies fue el grupo bentónico.

El resultado de este estudio sugiere que las variaciones a las condiciones físicas tanto meteorológicas como oceanográficas de la columna de agua influyeron de forma diferencial en la abundancia de los distintos grupos funcionales a escala interanual y en períodos de primavera- verano y esto dependerá fuertemente de cada una de las historias de vida de cada una de las especies del ensamble ictioplanctónico.

INTRODUCCIÓN

Las costas de Chile representan uno de los sistemas más productivos en todo el mundo, cuyos valores de productividad oscilan entre de 0,7 a 7,5 g C m⁻² día⁻¹ (Montecino *et al.* 2004). Gracias a la presencia del Sistema de corriente de Humboldt (HCS) este permite que aguas cercanas a la costa del centro Chile estén bien mezcladas durante los meses de invierno (temperatura media ~ 12 ° C) y luego exhiben un calentamiento y una fuerte termoclina a finales de primavera y verano (temperatura media ~ 16 ° C) (Thiel *et al.* 2007; Tapia *et al.* 2014). Esta variación es impulsada por los cambios en el régimen de vientos con fuerte vientos sur durante la temporada de afloramiento en primavera austral y verano, y con influencia de vientos norte durante el invierno (Narváez *et al.* 2004).

La multiplicidad de factores ambientales existentes puede determinar la estructura temporal de las poblaciones de peces. Muchos de estos factores pueden influir significativamente en eventos importante dentro de la historia de vida del pez como el desove y el reclutamiento (Kingsford & Fin 1997), y en procesos biológicos como el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos (Smith & Shima 2011). Esta variabilidad ambiental se observa principalmente en ambientes altamente dinámicos como las zonas costeras, cuyos ambientes son un hábitat importante para el desarrollo de una gran variedad de especies, su alta disponibilidad de alimento y sus patrones de circulación permiten la retención en áreas de crianza, proporcionan condiciones favorables para la sincronización de eventos reproductivos por parte de los peces.(Hernández-Miranda *et al.* 2003, Contreras *et al.* 2013, Palacios-Fuentes *et al.* 2014, Patrick & Strydom 2014).

El entorno cercano a la costa representa un hábitat altamente variable debido a que varias perturbaciones físicas afectan la zona costera (Patrick & Strydom 2014). Además de la variación periódica de baja frecuencia en las condiciones hidrográficas, como la temperatura

y la salinidad (Thiel *et al.* 2007), pueden ocurrir fuertes cambios en la columna de agua en escalas de tiempo cortas, lo que induce las respuestas biológicas (Peterson & Bellantoni 1987, Azeiteiro *et al.* 2006). Por lo tanto, se puede suponer que las especies que viven en este hábitat son lo suficientemente flexibles para aclimatarse a estas fluctuaciones constantes, o modificarán su distribución a áreas más adecuadas para su desarrollo (Harley *et al.* 2006). Estos hábitats son altamente dinámicos, donde las variables oceanográficas y meteorológicas como temperatura, viento, remolinos de mesoescala, afloramiento y estratificación de la columna de agua, pueden ser determinantes tanto para la abundancia y composición (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Patrick & Strydom 2014, Díaz-Astudillo *et al.* 2017), como para el crecimiento y mortalidad de larvas de peces (Bergenius *et al.* 2005, Sponaugle *et al.* 2006, Kaemingk *et al.* 2014). Estas variables presentan patrones estacionales, y se observa un período estacional marcado. Esta zona se caracteriza por fuertes eventos de surgencia estacionales, con eventos intensivos durante primavera-verano (Escribano & Schneider 2007), generados por vientos intensos provenientes del sur y suroeste (Avaria *et al.* 1989, Hernández-Miranda *et al.* 2003). En invierno, los vientos son altamente variables, pero poco favorables para los eventos de surgencia, observándose bajos niveles de clorofila *a* (Morales *et al.* 2007). La temperatura presenta un patrón similar, con una estación fría larga (de mayo a noviembre), con mínimas en el invierno, y una estación cálida corta (de enero a marzo) (Narváez *et al.* 2004, Tapia *et al.* 2014).

Durante varias décadas ha existido la interrogante sobre los factores que determinan la estructura espacial y temporal de poblaciones de peces en la zona costera, debido a la complejidad de sus ciclos de vida. Es por esta razón que muchos estudios tienen como objetivo, describir los procesos que actúan sobre los estados larvales en la columna de agua, ya que éstos influirán en el pre-reclutamiento; es decir, afectarán el suministro de individuos

que deben crecer, desarrollarse y sobrevivir a estos estadios tempranos antes de alcanzar un estado reproductivamente maduro, para finalmente ingresar y renovar la población adulta (Raventós & Macpherson 2001, Hernández-Miranda *et al.* 2009, Sponaugle 2010, Sogard 2011).

Muchas especies de peces marinos costeros tienen una vida bipartita siendo influido por las señales externas, tanto para las larvas pelágicas y bentónicas en etapas adultas (Landaeta *et al.* 2009; Pulgar *et al.* 2011; Navarrete-Fernández *et al.* 2014). Estos ciclos que consiste en una fase larval pelágica dispersiva que dura de varios días a varios meses, y un asentamiento en su fase adulta bentónica asociada con un ambiente de arrecife (Cowen & Sponaugle, 2009; Smith & Shima, 2011). Durante la fase pelágica, las larvas están directamente influidas por procesos meteorológicos y oceanográficos, que afectan su alimentación (MacKenzie & Kiorbøe, 2000), crecimiento (Meekan *et al.*, 2003) y supervivencia (Peterman & Bradford, 1987).

Todas estas variaciones en las condiciones oceanográficas pueden influir directa o indirectamente dentro de la historia de vida temprana de los peces (McCormick & Molony 1995, Bergenius *et al.* 2005). Las respuestas fisiológicas a estas variaciones pueden generar cambios de distintas magnitudes en la biología de los organismos dependiendo de la capacidad de respuesta de cada uno de ellos. Organismos con cualidades adaptativas tienen la capacidad de poder modificar o diversificar distintos rasgos para soslayar de mejor manera los impactos de los cambios ambientales (Miner *et al.* 2005, Karjalainen *et al.* 2016).

En la zona central de Chile hay estudios que han descrito la variabilidad espacio-temporal de la abundancia y la composición del ictioplancton en diferentes escalas de tiempo, por ejemplo, fluctuaciones mensuales (Kent *et al.* 2013), en una escala estacional donde han encontrado mayor abundancia y diversidad en períodos de invierno y primavera (Hernández-

Miranda *et al.* 2003, Landaeta *et al.* 2008, Su *et al.* 2011), a escala interanual con periodicidad lunar donde se ha descrito que un cuarto de la varianza del ensamble ictioplanctónico está asociado con el ciclo lunar (Díaz-Astudillo *et al.* 2017), con eventos a gran escala (varios años) como El Niño y La Niña, en donde estos pueden ejercer una influencia en la composición y abundancia de larvas de peces en zonas costeras, afectando las tendencias estacionales de reproducción y desove de peces (Landaeta *et al.* 2009), y en una escala espacial pequeña donde han descrito que existe mayor abundancia cercana a la costa y menor frecuencia de parasitismo lejos de la costa (Landaeta *et al.* 2015). Sin embargo, a escalas temporales de menos de 1 mes, los estudios sobre la respuesta de los conjuntos de larvas de peces son escasos, particularmente en los arrecifes rocosos templados (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Sabatés *et al.* 2003, Borges *et al.* 2007).

Por lo tanto, el objetivo en esta tesis es determinar el efecto temporal que tienen las condiciones ambientales (temperatura, viento, clorofila-a, transporte de Ekman y sus anomalías) sobre la estructura de la comunidad ictioplanctónica costera en la bahía de El Quisco durante las primaveras del 2010-2013. Los resultados obtenidos en esta investigación permitirán mejorar el entendimiento de la dinámica costera que afecta la composición y abundancia del ictioplancton producto de procesos de meso-escala.

ANTECEDENTES

Sistema de corriente de Humboldt

El sistema de corrientes de borde oriental de Humboldt es un ecosistema marino altamente productivo debido al transporte de nutrientes mediante la advección horizontal a gran escala y aguas de surgimiento hacia la costa (Bernal *et al.* 1983). El Sistema de Corriente de Humboldt (SCH), también conocido como Sistema Chile-Perú, se ubica en el borde oriental del giro Subtropical del Pacífico Sudeste, y está limitado en el norte por el Sistema de Corrientes Ecuatoriales y en el sur por la Corriente del Pacífico Sur, conocida comúnmente como la Corriente de Deriva del Oeste (WWD, West Wind Drift). La parte sur del Sistema de Humboldt, denominado Sistema Chileno de Humboldt (SChH), se extiende desde el norte de Chile, 18° S hasta 40° S. Si bien existen diferencias en el inicio de estos límites latitudinales y longitudinales del SChH, la mayor parte de los autores coinciden en fijar el límite latitudinal alrededor de esas coordenadas (Morales & Lange 2003, Thiel *et al.* 2007). Longitudinalmente, el sistema cubre hasta la zona de máxima influencia de la zona de transición costera del SChH, es decir, unos 800 km desde la costa (Hormazabal *et al.* 2001). El SChH sustenta las principales pesquerías a lo largo de Chile, en las cuales se encuentran recursos importantes como el jurel *Trachurus murphyi*, la sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens*. La sardina y anchoveta son los recursos más importantes del país, debido a que sólo en el 2016, se extrajeron aproximadamente 1.172.350 toneladas entre ambas especies para todo Chile (Sernapesca 2016).

Factores ambientales

Viento

El viento es el principal factor que explica la circulación oceánica superficial. A un nivel de mesoescala es responsable de los procesos de surgencia costera, típicos de los márgenes orientales de los océanos. Estos procesos son forzados por la componente del viento paralela a la costa y pueden producir cambios fisicoquímicos y biológicos notables (Margalef 1987, Pond & Pickard 1989, Mann & Lazier 1991).

La señal anual de los vientos en la zona centro-sur de Chile (34, 5°-41,5°S) muestra que durante los períodos de primavera y verano predomina el viento suroeste alcanzado las mayores intensidades en enero, mientras que el resto el año predomina viento norte (Saavedra 1980, Bakun & Nelson 1991). En otoño-invierno predominan vientos del norte provocando el descenso del nivel del mar junto a la costa, produciendo condiciones favorables a la retención de huevos y larvas en la costa utilizado por especies epipelágicas para permanecer en un ambiente rico en alimento (Castro *et al.* 2000b).

Temperatura Superficial del mar (SST, por sus siglas en inglés)

La temperatura del agua es una de las características físicas más importantes de los ecosistemas acuáticos, ya que ejerce una influencia en varios eventos físicos, químicos, geoquímicos y biológicos. También, afecta los procesos y reacciones químicas y biológicas y determina parcialmente la concentración de gases disueltos en el agua de mar, incluyendo el oxígeno y el dióxido de carbono, e influye en la distribución de las especies (Alvarado & Aguilar 2009). Aparte del efecto directo de la temperatura sobre el grado de fotosíntesis, esta variable también afecta la producción primaria indirectamente a través de sus efectos sobre

el movimiento y la mezcla del agua, lo que influye en el aporte de nutrientes a los niveles eufóticos. La temperatura en la zona central de Chile presenta una estación fría larga (de mayo a noviembre), con mínimas en el invierno, y una estación cálida corta (de enero a marzo) (Narváez *et al.* 2004, Tapia *et al.* 2014).

Clorofila- a (Chl-a)

Entender la variabilidad temporal y espacial de la clorofila-a a meso-escala, es un aspecto muy importante, para entender la productividad biológica y procesos físicos que pueden afectar el crecimiento y sobrevivencia del zooplancton, y las larvas de peces planctívoros (Yoder 1987). Desde el punto de vista de la biomasa fitoplanctónica (biomasa pigmentaria), la concentración de clorofila-a es el estimador químico más utilizado en investigaciones marinas (Billington 1991).

En la zona de transición costera frente a Chile central (30-40°S) se han observado altas concentraciones de clorofila satelital a lo largo del año (Thomas *et al.* 2001), donde remolinos y meandros de mesoescala son recurrentemente observados en asociación con incrementos de la concentración de clorofila. Esto sugiere que mecanismos asociados a remolinos de mesoescala podrían estar modulando la productividad primaria y/o la biomasa planctónica en la zona de transición costera del SCCP (Morales *et al.* 2007).

Productividad Primaria

La producción primaria se define como el proceso por el cual el carbono inorgánico es convertido a carbono orgánico por intermedio de la fotosíntesis que realizan las plantas, las algas o el fitoplancton en el ambiente pelágico. Para llevar a cabo la fotosíntesis el fitoplancton utiliza la luz solar, el dióxido de carbono (CO₂), el agua, los nutrientes que conformarán la estructura de las células y elementos minerales esenciales. Los macro y

micronutrientes, tales como el nitrógeno, fósforo, sílice y hierro, han sido sugeridos como posibles factores limitantes del crecimiento del fitoplancton, lo que ha sido evidenciado tanto en sistemas oceánicos (Dunne *et al.* 1999, Tyrrel 1999), como en sistemas costeros (Herbland *et al.* 1998, Hutchins & Bruland 1998). La productividad primaria en los océanos es medida universalmente como concentraciones de clorofila-a, (mg m^{-3}) y es utilizada como una medida de la biomasa del fitoplancton (Montecino & Pizarro 2006).

Para que se suscite la productividad del ecosistema, la producción primaria debe ser transferida a los siguientes niveles tróficos. Las vías de transferencia, sin embargo, son múltiples y muy variadas. En un esquema clásico, se considera que el carbono fijado por el fitoplancton es transportado a través del zooplancton herbívoro y de ahí a los peces. (Escribano & Castro 2004).

Ictioplancton

El ictioplancton está formado por huevos y larvas de peces que flotan libres en el agua, la mayor parte de los huevos son de aproximadamente 1 mm de diámetro y son planctónicos. Sin embargo, hay muchas especies que desovan en el fondo y que, como en el caso de los salmones, éstos son de mayor tamaño (3-4 mm) y se desarrollan sobre el lecho de los ríos o en nidos, tal como lo hacen muchas especies de peces en zonas de arrecifes de coral. El período de permanencia de los huevos en el plancton varía desde unas pocas horas hasta no más de una semana, lo que depende de cada especie, la temperatura del mar y tamaño del huevo; por ejemplo, los huevos más grandes y de mayor duración en el plancton se encuentran en zonas frías, a mayor latitud. Del mismo modo, hay larvas planctónicas que miden desde menos de un milímetro hasta sobre 10 cm de longitud, y que pueden permanecer en el plancton desde unos pocos días 14 hasta varios meses, a diferencia de lo que ocurre

durante el desarrollo en los huevos, en los que los embriones obtienen su nutrición a partir del vitelo aportado por la madre, las larvas de peces deben capturar su alimento desde el ambiente. Al examinarse el contenido intestinal de estas larvas es común encontrar huevos y nauplius de copépodos, larvas de moluscos, de poliquetos, dinoflagelados, así también como restos de fitoplancton (Escribano & Castro 2004).

Grupos funcionales a estudiar

Grupo funcional pelágico

La anchoveta *Engraulis ringens*, la sardina española *Sardinops sagax*, la sardina común *Strangomera bentincki*, el jurel *Trachurus murphyi* y el mote *Normanichthys crockeri*, son peces pelágicos pequeños, estas especies se caracterizan por ser recursos costeros, presentan un rápido crecimiento, ciclo de vida corto y elevada tasa de mortalidad natural, siendo su distribución espacial, biomasa y reclutamiento fuertemente influenciados por factores ambientales (Serra 1983, Cubillos 1991). Estas especies se alimentan de fitoplancton y zooplancton, las anchovetas presentan una distribución más costera en los meses de verano y otoño austral y más oceánico en invierno y primavera austral, la sardina tiene una distribución más oceánica que la anchoveta, aunque a fines del verano y durante el otoño esta especie tiende a concentrarse su distribución cerca de la costa (Castro *et al.* 2002).

En relación al proceso reproductivo de los peces pelágicos menores, es bien sabido que el patrón estacional en los ciclos de producción de huevos de sardinas y anchovetas en zonas costeras, serían consecuencia de una sincronía de la reproducción con los ciclos ambientales de producción biológica, para favorecer la sobrevivencia de los primeros estadios de desarrollo (Cushing 1975, Bakun & Parrish 1982, Cury & Roy 1989, Cole & McGlade.1998). Por ejemplo, en Chile centro sur, (Cubillos *et al.* 1999b), señalan que el período reproductivo

de sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens*, concentrado a principios de primavera entre los 36° y 40°S, estaría asociado, entre otros factores, a la mayor productividad de la columna de agua debido al inicio del período de surgencia. Durante este período, los estadios larvales tendrían mayor disponibilidad de alimento necesario para asegurar el crecimiento y la sobrevivencia (Cushing 1975, Cushing 1990). Las poblaciones de peces pelágicos pequeños en sistemas de surgencia tienen una estrategia reproductiva resultante de selección natural que los hacen adaptarse a la inestabilidad estructural constante de la zona de afloramiento donde persisten. El lugar y hora de desove, en particular, son cruciales para el éxito de reclutamiento (Cury & Roy 1989, Bakun 1996).

Grupo funcional mesopelágico

Los peces mesopelágicos son aquellas especies que viven en la zona mesopelágica durante el día y se mueven a la superficie por la noche (Gjøsaeter & Kawaguchi, 1980; Lam & Pauly, 2005). Una de las familias más representativas de este grupo es la familia Myctophidae (Gjøsaeter & Kawaguchi, 1980; Sassa et al., 2002). Esta familia incluye alrededor de 32 géneros con al menos 240 especies con un tamaño adulto de 2-30 cm (Nelson, 2006; Santos & Figueirido 2008). Esta familia tiene una variedad de órganos luminosos, de ahí su común nombre "pez linterna".

Los mictófidos se encuentran en todos los océanos, desde el Ártico hasta el Antártico (Scott & Scott, 1988). Se sabe que las larvas de mictófidos forman la mayor parte del ictioplancton oceánico en baja latitudes (Evseenko 2006). Todos los mictófidos pasan sus estadios larvarios dentro de los 200 m de la superficie, y la mayoría de ellos no se someten a la migración vertical (Moku et al. 2005). La mayoría de las especies de mictófidos realizan migraciones verticales diurnas la etapa adulta (Nafpaktitis et al., 1977; Gjøsaeter & Kawaguchi, 1980;

Scott 1988; Nelson 2006) evitando depredadores y también siguiendo el zooplancton (su presa principal), que se concentra en las capas superiores (Balu & Menon 2006; Catul *et al.*, 2011).

Los myctophidos se caracterizan por un rápido crecimiento, madurez sexual temprana, esperanza de vida corta y altas tasas de mortalidad. Las hembras son ovíparas y ambos sexos son reproductores pelágicos no protectores. Liberan huevos y líquido seminal en las aguas profundas, donde tiene lugar la fertilización. Todos los peces linterna tienen una baja tasa de fecundidad con hembras produciendo aprox. 100–2,000 huevos no fertilizados por desove, dependiendo de la especie y edad del pez (Catul *et al.*, 2011).

Algunas especies que conforman el grupo mesopelágico son *Diaphus* sp, *Lampanyctus iselineoides*, *Diogenichthys laternatus*, e-*Hygophum brunni*.

Grupo funcional costero Pelágico

Estos peces habitan en la región nerítica, es decir, aquella situada sobre la plataforma continental (aproximadamente hasta los 200 m de profundidad). Ésta es la zona donde se desarrollan casi el 90% de las pesquerías mundiales. El ecosistema pelágico costero está caracterizado por una baja diversidad de especies que pueden alcanzar muy elevados valores de abundancia, mayores en zonas de alta productividad biológica como las áreas donde se producen afloramientos (Baro Domínguez & Camiñas Hernández 2004).

Muchas de estas especies, viven en la columna de agua, pero depositan huevos bentónicos adheridos al sustrato, con cuidado parental o vida pelágica corta (Landaeta *et al.* 2002).

Algunas especies que conforman al grupo funcional costero pelágico son la castañeta *Chromis crasma*, blanquillo *Prolatilus jugularis*, rollizo *Pinguipes chilensis* y Graus negra o vieja negra.

Grupo funcional demersales

Son organismos acuáticos vertebrados que habitan en aguas profundas o cerca del fondo de las zonas litorales, y plataforma continental, llegando a profundidades de cerca de 500 m. En general presentan poco movimiento y entre sus componentes se encuentran: merluzas, congrios, rayas, las que se encuentran entre las especies que se constituyen como objetivo de la actividad extractiva para la exportación y el consumo nacional (Sernapesca 2012).

Las especies de hábitos demersales como la merluza *Merluccius gayi* y el lenguado de ojos grandes *Hippoglossina macrops*, *Sebastes oculatus*, y la familia *Sciaenidae* (corvinas). Las merluzas y los lenguados de ojos grandes desovan asociados a Aguas Ecuatoriales SubSuperficiales (AEES) durante la época de surgencia (primavera principalmente), y de esta forma sus larvas sean transportadas sub-superficialmente a zonas costeras ricas en alimento (Vargas *et al.*, 1997, Vargas & Castro, 2001, Landaeta & Castro, 2002, Landaeta *et al.* 2006).

Grupo funcional bentónicas

Las comunidades bentónicas constituyen uno de los eslabones más importantes en el flujo de materia y energía del ecosistema marino costero. El material orgánico generado por la producción primaria, así como el material detrítico proveniente de los procesos de degradación en la columna de agua y en los fondos marinos, son incorporados a la trama alimentaria a través de diversos procesos que involucran a los organismos bentónicos (Steele 1970, Valiela 1995).

Varios peces litorales del HCS tienen una historia de vida bipartita, por ejemplo, algunos peces bentónicos tienen una etapa de larva pelágica la que permanecen en la columna de agua durante su desarrollo, y cuando son adultos una etapa bentónica, se asientan en el fondo

rocoso, siendo influenciado por señales externas (Landaeta *et al.* 2009, Pulgar *et al.* 2011, Navarrete-Fernández *et al.* 2014).

Los estadios larvales son transportados por las corrientes marinas y, luego de sobrevivir y completar su desarrollo en el plancton, se asientan y eventualmente pasan a formar parte de la población adulta. Su transporte y asentamiento en los sistemas costeros dependen fuertemente de la circulación costera y de su interacción con factores biológicos como el comportamiento (Roughgarden *et al.* 1988, Poulin *et al.* 2002). La duración pelágica larval está asociada directamente con el crecimiento del organismo, un crecimiento acelerado permitiría a las larvas reducir su permanencia en el plancton e incrementar su supervivencia (Vigliola & Meekan 2002, Smith & Shima 2011).

Algunas especies representativas del grupo funcional son los chalacos de las especies *Auchenionchus variolosus*, *A. microcirrhys*, *Calliclinus geniguttatus*, y *Auchenionchus crinitus*, se distribuye desde el sur de Perú hasta Chile central (Muñoz & Castro 2012). También son frecuentes *Gobiesox marmoratus* y *Sicyases sanguineus*, trombollito de tres aletas *Helcogrammoides chilensis*, y doncellita *Myxodes spp.*

Interacción físico-biológica

Las aguas forzadas por el viento en áreas costeras pueden afectar la diversidad de larvas de peces reduciendo el número de especies (Olivar & Shelton 1993, Franco-Gordo 2002), incrementándolo (Sánchez-Velasco & Flores-Coto 1994) o desplazando a las larvas de peces fuera del borde de la plataforma continental (Smith & Suthers 1999). Es por esto que los vientos a escala local también pueden influir en el crecimiento de las larvas, ya que el estrés superficial tiene la capacidad de inducir corrientes que dispersan y generan movimiento de partículas de alimento, habiendo mayor disponibilidad de presas, lo cual podría ocasionar un

mayor crecimiento en las larvas (Hunt Jr. *et al.* 2002, Bergenius *et al.* 2005). Además, estudios han planteado que el viento puede influir por medio de la dispersión, a través de la generación de turbulencia, la cual aumentaría el encuentro entre las larvas y depredadores, significando el incremento de las tasas de crecimiento y de supervivencia (Bergenius *et al.* 2005).

La temperatura es una variable físicas normalmente medida en los estudios de ictioplancton y se ha demostrado que influyen significativamente en la abundancia de larvas de peces y por lo tanto en la estructura de las asociaciones (Harris *et al.* 2001), es usualmente considerada como uno de los factores más importantes que modifican las tasas de crecimiento de peces (Crecco & Savoy1 985; Rutherford & Houde 1995), gobierna la velocidad de los procesos químicos, marca el ritmo de las necesidades metabólicas, los procesos digestivos, así como la tasa de crecimiento de larvas de peces (Fry, 1971), determina el desarrollo de los órganos, así como también la relación entre el estadio de desarrollo y la talla (Sieg 1992).

De manera indirecta, la biomasa del fitoplancton expresada como el contenido de clorofila-a, y los niveles de seston total en el medio, se pueden considerar como indicativos del alimento disponible para el zooplancton, tanto herbívoros como omnívoros (Cullen & Eppley 1981, Fiedler 1982), y estas a su vez alimentar a las larvas de peces.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo influyen la variabilidad de los factores ambientales a escala interanual y en periodos de primavera-verano en la composición y abundancia del ictioplancton en la zona costera y si dicha variabilidad genera respuestas distintas, en los diferentes grupos funcionales en la zona central de Chile?

HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

La variabilidad de la composición y abundancia del ictioplancton costero compuesto por distintos grupos funcionales (Bentónico, Epipelágico, Costero pelágico, Mesopelágico, Demersal y Bentónico), responderán de forma diferencial a las variables ambientales costeras a escala interanual y en periodos de primavera- verano, por ejemplo:

PREDICCIONES

El grupo funcional epipelágico serán el grupo más sensitivo al aumento de la temperatura, con altas abundancias al incrementar la temperatura.

El grupo funcional Bentónico tendrán una respuesta opuesta que el grupo funcional epipelágico, al disminuir la temperatura habrá mayor abundancia de este grupo funcional.

El Grupo funcional mesopelágico tendrá mayor abundancia de estas especies en zonas costeras por un incremento en el transporte de Ekman negativo que lo típico, estas especies viven en aguas oceánicas y dicho transporte permitirá que las larvas ingresen a la zona costera a través del transporte de las corrientes superficiales.

En relación al parámetro de la diversidad se espera que a menor concentración de clorofila- a haya menor diversidad de especies.

OBJETIVO GENERAL.

Determinar el efecto temporal que tienen las condiciones ambientales (Temperatura, Viento, Clorofila-a, Transporte de Ekman y sus anomalías) sobre la estructura de la comunidad ictioplanctónica costera en la bahía de El Quisco durante las primaveras del 2010-2013.

Objetivo específico.

Determinar la climatología de las condiciones oceanográficas-meteorológicas en la bahía El Quisco (período 2007-2017).

Determinar la variabilidad temporal de la composición y abundancia del ictioplancton costero en El Quisco (2010-2013).

Cuantificar las interacciones físico-biológicas entre las características hidrográficas y meteorológicas de El Quisco y los grupos funcionales del ictioplancton costero.

Estimar los parámetros ecológicos tanto interanual y en período de primavera- verano 2010-2013, para poder caracterizar la estructura comunitaria en la bahía de El Quisco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la zona El Quisco, entre dos importantes áreas de surgencia, Punta Curaumilla ($33^{\circ} 060S$; $71^{\circ} 460W$) al norte y Punta Toro ($33^{\circ} 480S$; $71^{\circ} 470 W$) al sur. Esta área se caracteriza por presentar una plataforma continental angosta con un quiebre que ocurre aproximadamente a 10 millas náuticas desde la costa. Se considera además las características oceanográficas y meteorológicas de la zona, éstas muestran un claro patrón estacional, el cual es característico de estas latitudes y presenta: (1) períodos intermitentes de surgencia y relajación entre finales de primavera e inicios de otoño (2) altos niveles de

estratificación e intrusión de aguas oceánicas durante el verano y (3) fuertes tormentas en invierno (Hernández-Miranda *et al.* 2003).

La Bahía El Quisco (33.4 ° S, 71.7 ° W) tiene una longitud de 1,4 km dirección norte-sur del centro de Chile. Posee una playa de arena y arrecifes rocosos que albergan varios peces litorales crípticos bentónicos.

La costa de la bahía está orientada al noroeste, es influida por vientos del sur que dominan la zona a lo largo del año, generando condiciones favorables para afloramientos, los cuales se intensifican durante la primavera y el verano cuando el viento aumenta la velocidad. La temperatura de la superficie del mar cerca de la costa varía estacionalmente, con temperaturas más altas en verano y temperaturas más frías durante el invierno. La variabilidad es mayor durante la primavera austral y meses de verano debido a un afloramiento más fuerte (Poulin *et al.* 2002, Narváez *et al.* 2004).

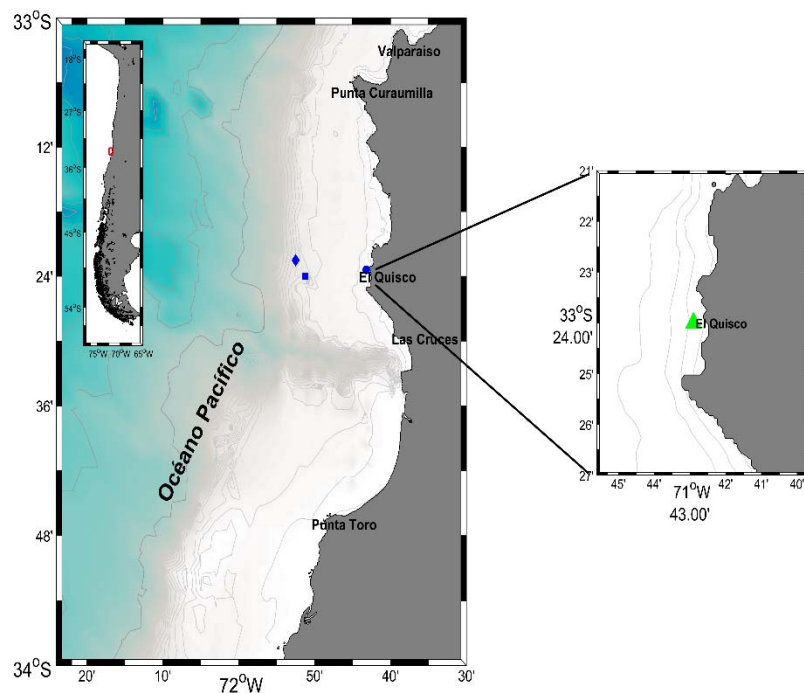


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Bahía de El Quisco. El triángulo representa la posición de los muestreos, el círculo azul representa la posición de donde se tomó el dato de temperatura satelital, el cuadrado a la Chl-a y el rombo representa la distancia a la que fue tomado el dato de la componente del viento.

Trabajo de terreno

En la Bahía El Quisco (EQB, 33°24' S 71°43' W) en aguas poco profunda a bordo de una embarcación artesanal, durante 18 fechas, se realizaron un total de 266 muestreos que contenían un total de 40,925 larvas de peces, durante las primaveras 2010-2013.

Tabla 1. Total de muestreos por año, en períodos de primavera-verano en la bahía de El Quisco Chile central.

Fechas	Numero de Muestras
2/9/2010	40
9/9/2010	
4/10/2010	
8/9/2011	
15/9/2011	72
18/10/2011	
18/11/2011	
23/11/2011	
8/10/2012	80
13/11/2012	
27/11/2012	
5/12/2012	
11/12/2012	74
24/7/2013	
1/8/2013	
24/10/2013	
28/11/2013	74
5/12/2013	
12/12/2013	
22/1/1900	
Total Muestras:	266
Tota Larvas :	40,925

El ictioplancton fue recolectado mediante una red bongo con una boca cónica, de 60 cm de diámetro y una red de 3m de largo con una apertura de malla de 300 μ m. La red estuvo equipada con un flujómetro o caudalímetro TSK (medidor de flujo) para estimar los volúmenes filtrados de agua de mar, por cada una de las fechas de muestreo.

Los arrastres en cada estación se realizaron con una velocidad de 1 a 2 nudos, por estación, en dirección horizontal desde la superficie hasta aproximadamente una profundidad de 20 m y máxima de 30 m, según las condiciones de viento. Los arrastres tuvieron una duración de 15 a 20 minutos aproximadamente.

Limpieza de redes

Cada red se limpió con ayuda de pisetas que contenían agua de mar, las muestras se almacenaron en frascos de medio litro para posteriormente ser fijadas en una solución de formalina al 5% tamponada con borato de sodio. Después de 12 horas, las muestras fueron conservadas en etanol al 96% para su posterior análisis.

Procedimiento de laboratorio

En el Laboratorio de ictioplacton (LABITI), de la Universidad de Valparaíso, las larvas y huevos de peces fueron separados del zooplancton, utilizando una lupa estereoscópica y posteriormente fueron identificadas hasta el taxón más bajo posible, siguiendo las descripciones de Balbontín & Pérez (1979), Pérez (1979,1981), Orellana & Balbontín (1983), Herrera *et al.* (2007), Zavala-Muñoz *et al.* (2016).

Datos Oceanográficos y meteorológicos de satélite

En esta tesis se utilizó un enfoque metodológico basado en la utilización de datos satelitales diarios obtenidos de NOAA (National Oceanographic and Atmospheric Administration) de diferentes sensores, con una resolución diaria, del píxel más cercano a la costa.

Viento superficial desde satélite

Los datos de vientos superficiales a utilizar en este estudio son provenientes del L'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), medidos con el sensor ASCAT, con una resolución diaria y espacial de 0,25° (Latitud) 0,25° (Longitud), es decir aproximadamente 25 km y están disponibles en forma gratuita en ([tp://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/products/gridded/MWF/L3/ASCAT/Daily/](http://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/products/gridded/MWF/L3/ASCAT/Daily/)).

Temperatura superficial del mar de satélite

La temperatura superficial del mar (MUR) fue obtenida del espectrómetro de imágenes de resolución moderada (MODIS) de datos satelitales (compuestos a 1 día, con 1 km de la resolución, y está disponible en (<ftp://podaacftp.jpl.nasa.gov/allData/ghrsst/data/GDS2/L4/GLOB/JPL/MUR/v4.1/>).

Clorofila-a satelital

Los datos de la clorofila-a (Chl-a) satelital, fueron obtenidos del sensor MODIS con resolución espacial de 4 km, estos fueron extraídos de la página web (<ftp://podaacftp.jpl.nasa.gov/allData/modis/L3/aqua/chlA/v2014.04km/daily/>).

ANÁLISIS DE DATOS

Objetivo específico 1

Series de tiempo de los parámetros ambientales

Los datos satelitales obtenidos se utilizaron para generar series de tiempo de las variables ambientales todas las series de tiempo se realizaron utilizando el programa MATLAB R2012b.

Se realizó una climatología de 10 años (2007-2017) que permite observar la estacionalidad y comparar la variabilidad entre años. Esta climatología se redujo en una serie de tiempo más corta según los años de interés (2010-2013), cuyas fechas de muestreo se encuentran en primavera, muestra la variabilidad que hubo entre periodos y años.

Promedios mensuales de los parámetros ambientales

Se calculó el promedio mensual de los parámetros ambientales para observar la estacionalidad, específicamente en el período de interés (agosto- febrero).

Anomalías de las variables ambientales

Las anomalías se estimaron con respecto al ciclo anual para datos medios mensuales, el ciclo anual se definió como el promedio de todos los eneros, febreros, etc., del período del registro, para poder obtener las anomalías, a los promedios mensuales se le restaron el dato observado, permitiendo ver la anomalía de cada de las condiciones ambientales, esto nos indica si este período fue más cálido o frío, si el viento fue más intenso, o más débil, y si las concentraciones de Chl-a fueron mayor o menor que lo típico respecto al promedio de los 4 años.

Interpolación de información satelital

La cobertura nubosa asociada al paso de sistemas frontales y a la formación de estratos costeros genera brechas en los datos de clorofila satelital de la región, con frecuencias del orden de días a semanas. Para estimar los datos faltantes y permitir análisis posteriores con los datos de clorofila se incorporó el método de interpolación lineal para mejorar la falta de datos cerca de la costa (Reynolds *et al.* 2007).

Índices de Surgencia o Transporte de Ekman

Se calculó el índice de surgencia o transporte de Ekman, como posibles mecanismos forzantes de la frecuencia principal de variabilidad de la Chl-a y SST en el área de estudio, con este índice se pudo corroborar si en las fechas de cada uno del muestreo, hubo o no eventos de surgencia. Esto permitió comparar posibles aumentos de abundancia de determinados grupos de interés, relacionado a estos eventos.

El transporte superficial de Ekman, ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) se calculó con los datos del viento satelital por la expresión (Smith, 1968):

$$\vec{M} = \frac{\vec{\tau}}{\rho f},$$

Donde:

τ = Es el esfuerzo del viento.

ρ = Es la densidad del agua (1025 kg m⁻³)

f = El parámetro de Coriolis. $f = 2 \Omega \sin \varphi$

Dónde: Ω es la velocidad angular a la cual rota la Tierra y vale $2 \pi / 86400$ (rad/s).

φ es la latitud

Objetivo específico 2

Análisis estadístico

Para el análisis de distribución y abundancia se siguió el orden según los grupos de interés, y las larvas de peces fueron categorizadas de acuerdo al tipo de hábitat, (Bentónicos, Epipelágicas, Mesopelágicos, Costero Pelágicos y Demersal).

Se realizó una estandarización de la abundancia o densidad específica, según los datos obtenidos, la cual fue expresada en número de individuos-1000 m⁻³ utilizando los datos del flujómetro de cada lance. Para el análisis del ensamble una vez estimadas y estandarizadas las densidades de las larvas, los datos se transformaron con $\log (x + 1)$ (Díaz-Astudillo *et al.* 2017), para reducir la varianza y aumentar la relevancia de los taxones menos abundantes. Aquellos taxones con abundancia > 1% del total después de la transformación se incluyeron en análisis adicionales.

Cálculos de diversidad

Objetivo específico 2 y 4

Índice de Shannon-Wiener

Con el fin de conocer la estructura de la comunidad del ictioplancton, se aplicaron los índices ecológicos recomendados por González (1998). El índice de Shannon-Wiener fue utilizado en esta tesis para medir la biodiversidad específica del ensamble de ictioplancton (Brower & Zar 1977, Franco *et al.* 1985, Moreno 2001). Este índice plantea que los valores normales van de 2-3 en donde:

1. Valores inferiores a 2 se consideran bajos en diversidad.
2. Valores superiores a 3 son altos en diversidad de especies.

Este índice refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes y la abundancia relativa. Se recurre a este índice ya que asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra.

La diversidad de especies dentro de la comunidad se calculará con el índice de Shannon-Wiener:

$$H' = -\sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

Donde:

H' = índice de diversidad de especies de Shannon-Wiener

p_i = proporción de la especie i

s = número de especies en la muestra.

También se estimaron los siguientes parámetros ecológicos: riqueza (S) como número de especies, equitatividad (J) y uniformidad o dominancia (λ).

Índice de Pielou

Se estimó el índice de equitatividad de Pielou este fue utilizado para medir la proporción de la diversidad observada en cada estación con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1. Por lo que 1 corresponde a situaciones donde las especies son igualmente abundantes (Pielou 1975, Magurran 1988).

$$J' = H' / \log_2 s$$

Dónde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

$\log_2 S$ = Es la diversidad máxima (H' max) que se obtendría si las distribuciones de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas.

Índice de Simpson

Se estimó índice de Simpson también denominado índice de dominancia (Magurran 2004), permite observar la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una comunidad infinitamente grande pertenezcan a la misma especie. Este índice de Simpson se calcula a partir de la siguiente ecuación (Simpson 1949, Pielou 1975).

$$\lambda = \sum_{i=1}^s (p_i)^2$$

λ = índice de dominancia

p_i = proporción de la especie i en la comunidad

s = número de especies en la muestra.

Se determinará la riqueza de especies con el índice de Riqueza (Margalef, 1968):

$$D = S - 1 / \ln N$$

Donde:

$P_i = n_i/N$ es la proporción de la especie i

n_i es el número de individuos de la especie i ,

S es el número de especies

N es el número total de organismos.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de diversidad de Simpson ($1 - \lambda$) se utilizó como medidas de heterogeneidad en la comunidad de larvas. Estos índices expresan el número de especies y la uniformidad en la abundancia de individuos de diferentes especies. Un gran número de especies aumenta la diversidad (riqueza), pero lo mismo es cierto cuando la abundancia de ellos es uniforme (equitatividad). Estas medidas se aplicaron a la abundancia estandarizada durante cada muestreo. El Pielou de dominancia (J') se obtuvo mediante el cálculo de la máxima diversidad de Shannon-Wiener ($H'_{\text{máx}}$). Este índice hace que sea posible determinar si, dentro de un grupo de especies, existe un mayor número de individuos en un número reducido de especies.

Índice de Margalef

Índice de Margalef se utilizó para estimar la biodiversidad de la comunidad ictioplanctónica con base a la distribución numérica de los individuos de las diferentes especies en función del número de individuos existentes en la muestra analizada. Para estimar la riqueza específica de especies se utilizó el índice de Margalef (1951), el cual menciona que un índice con valores menores a 2,00 denotan una baja riqueza de especies y por el contrario valores cercanos a 5,00 o superiores reflejan una riqueza de especies alta.

Descripción del Ictioplancton

Objetivo específico 2

Análisis de Componentes principales

Para comparar la composición y abundancia del ictioplancton de los cuatro años se realizó un análisis de componentes principales (ACP). El ACP encuentra los valores y vectores de la matriz de varianza-covarianza o de la matriz de correlación con el algoritmo SVD (descomposición de valores singulares). Se utilizó la matriz varianza-covarianza debido a que todas las variables están medidas en la misma unidad (Individuos x 1000 m³). El valor de la varianza explicada por el correspondiente vector (componente) y el valor del porcentaje de la varianza explicado también es entregado por el análisis.

El ACP se llevó a cabo utilizando el software PAST, corrigiendo los valores pareados de significancia P con Bonferroni.

Análisis de PERMANOVA

Se realizó un análisis multivariado de PERMANOVA de dos vías, en donde se tiene la variable Biológica (Grupos funcionales) y variable física (Condiciones meteorológicas y oceanográficas) utilizando una matriz de similitud Bray-Curtis (Somerfield 2008), para estudiar la relación entre las condiciones ambientales, y conjuntos de larvas de peces, y probar si los grupos de interés muestran patrones respuestas distintas para cada año.

Descripción de la relación de las variables ambientales y el ictioplancton

Objetivo específico 3

Análisis de Correspondencia Canónica

Se realizó un análisis de correspondencia canónica (Legendre & Legendre 1998); este es un análisis de correspondencia de una matriz de sitio / especie donde cada sitio ha dado valores para una o más variables ambientales (temperatura, profundidad, etc.). Los ejes de ordenación son combinaciones lineales de las variables ambientales. CCA es, por lo tanto,

un ejemplo de análisis de gradiente directo, donde el gradiente en las variables ambientales se conoce a priori y las abundancias de especies (o presencia / ausencias). Este se realizó en el programa estadístico Past.

Modelos lineales generalizados (MLG)

Se realizó el MLG para estimar la relación entre la variable Biológica dependiente o variable respuesta (abundancia de cada grupo) y las variables físicas predictoras, (variable ambiental) para determinar la significancia del efecto de cada variable ambiental sobre la abundancia, aplicando un estadístico de χ^2 se realizará en el programa Statistic 8.

Dónde: Variables Biológica dependiente o respuesta (Grupos funcionales).

Variables Físicas predictoras: Temperatura (10° - 18°C).

Clorofila-a (mg m^3).

Viento N-S (componente V).

Anomalía (climatología).

Transporte de Ekman ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$).

Este análisis requiere dos columnas de datos (variables independientes y dependientes). MLG permite distribuciones no normales, y también "transformación" del modelo a través de un enlace función, los resultados de este modelo indican que grupo funcional fue más susceptible a determinada variable física.

RESULTADOS

Condiciones meteorológicas y oceanográficas

Las variables ambientales mostraron una notable estacionalidad, en un período de 10 años (2007-2017), mucho más marcada para la temperatura, en período de primavera-verano alcanzando mayor temperatura (18°C - 20°C) y en período de otoño-invierno con mínimas de (11°C - 12°C). Los años que tuvieron mayor temperatura fueron el 2013 y 2016, y con menor temperatura, 2007 y 2013. Durante el inicio del período se observó que la temperatura tuvo un claro patrón en ascenso para el 2011, 2012 y 2013, excepto en el 2010 que fue más frío.

Durante el período de 10 años, los vientos provinieron del suroeste, favorables para eventos de surgencia costera. Se observaron algunos máximos con vientos norte, que se presentaron muy marcados para algunos años (2008, 2011, 2015, 2016), lo cual sugiere que hubo periodos con temporales que se presentaron en otoño-invierno.

Se observaron valores altos en clorofila-a, asociados con un incremento de la temperatura en primavera-verano, y un aumento de la frecuencia e intensidad de los vientos provenientes del sudoeste, y menores concentraciones durante otoño-invierno.

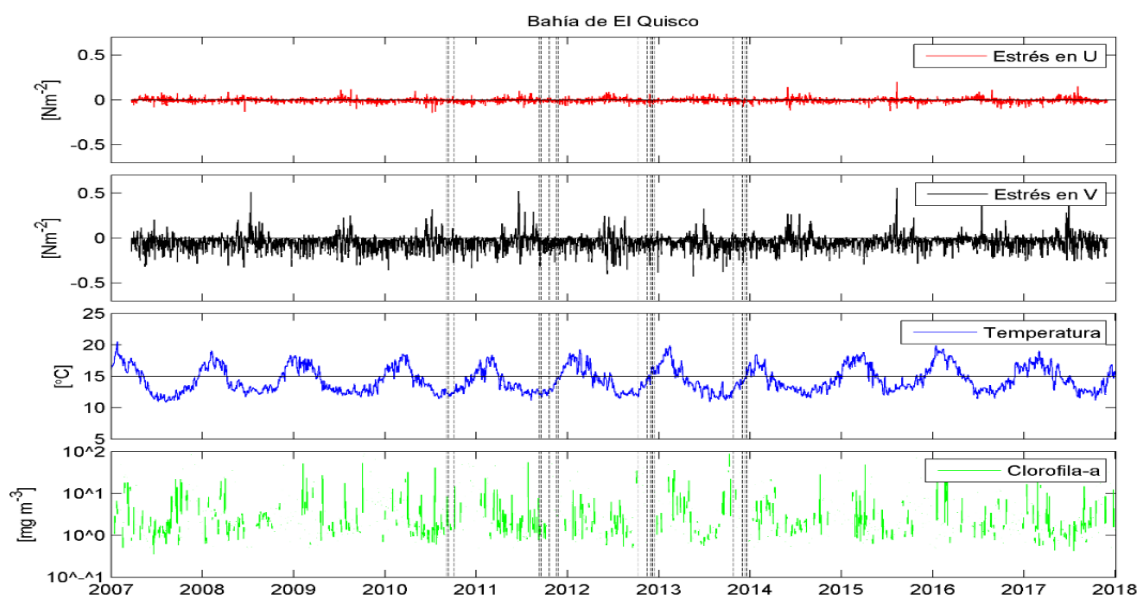


Figura 2. Condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales durante un período de 10 años en la bahía de El Quisco, Chile central. El primer panel y el segundo muestran estrés en las componentes del viento en U y V, el tercer panel la temperatura superficial del agua y el cuarto panel representa las concentraciones de Chl-a, las líneas verticales negras indican las fechas del muestreo biológico.

Variables ambientales en primavera (2010-2013) a escala local

La mayoría de los vientos que predominaron para el periodo de estudio, son vientos sur, para septiembre y noviembre 2010-2013 presentaron fuertes picos de viento sur, y con periodos donde hubo más viento norte, en el 2010-2011 esto favoreció a que se mantuvieran las aguas más cálidas durante esos años. En la primavera de los cuatro años la fuerza del viento en la componente V mostró valores máximos $0,27 \text{ N m}^{-2}$ y mínimos de $-0,10 \text{ Nm}^{-2}$.

La temperatura mostró un claro patrón estacional con bajas temperaturas de agosto a noviembre y con un incremento en primavera hacia el verano (diciembre-marzo); el año más cálido durante la primavera-verano fue 2012 y el más frío el 2013 incrementando la temperatura hacia el verano con valores máximos de $17,258^\circ\text{C}$ y mínimos de $11,194^\circ\text{C}$.

La concentración de clorofila-a tuvo un aumento desde mediados de septiembre, ($0,1 \text{ mg m}^{-3}$ a $0,8 \text{ mg m}^{-3}$) manteniéndose en octubre, hasta mediados de diciembre, siendo más notable para el 2012-2013. A mediados de diciembre hubo un descenso en las concentraciones de clorofila-a, y de enero-marzo para los cuatro años, los valores máximos de $1,2 \text{ mg m}^{-3}$ y mínima de $0,3 \text{ mg m}^{-3}$.

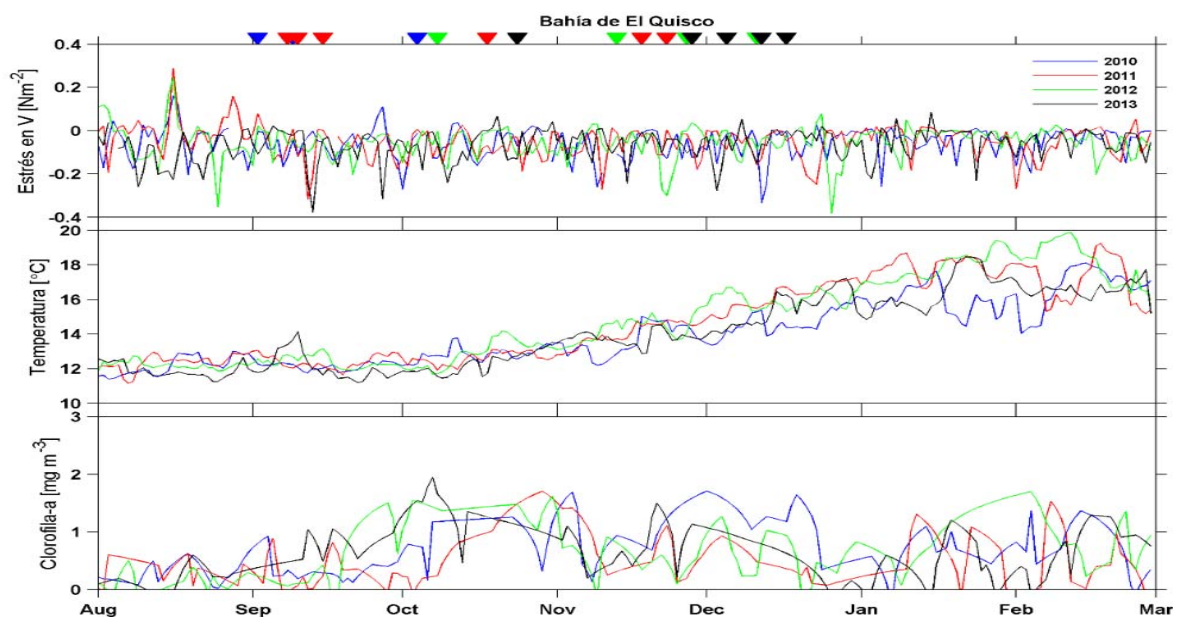


Figura 3. Condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales, durante los períodos de primavera del 2010-2013, en la bahía de El Quisco, Chile central. El primer panel muestra estrés del viento en la componente V norte-sur, el segundo panel la temperatura superficial satelital del agua, y el tercer panel representa la Chl-a, los triángulos invertidos representan las fechas por año de cada uno de los muestreos biológico, los colores indican los años en donde azul es 2010, rojo 2011, verde 2012 y negro 2013.

Anomalías de las condiciones meteorológicas y oceanográficas

Las anomalías de vientos en la componente V (norte-sur) indican que de septiembre a diciembre del 2012 y 2013 fueron menos intensos, mientras que, en el 2010, los vientos de la componente V de septiembre a diciembre, el 2011 varió entre vientos intensos y débiles, de enero a marzo los vientos de la componente V fueron más intensos que lo típico, para los cuatro años (Fig.11).

La anomalía de la temperatura mostró que el 2012 y 2013 fueron más fríos respecto a la media, en los meses de agosto-diciembre, mientras que el 2010-2011 para esos meses fueron años más cálidos respecto al promedio, manteniéndose el 2011 hasta enero; en diciembre, las anomalías en 2010, 2012 y 2013 se mantuvieron debajo de los valores promedios. A principios de enero las anomalías se mantuvieron debajo del valor promedio incrementando hacia febrero-marzo para 2010, 2012 y 2013. En cambio, para el 2011 hubo una disminución respecto a la media (Fig.11).

Las anomalías de las concentraciones de clorofila-a estuvieron mayormente sobre los valores promedio para los 4 años, desde septiembre hasta mediados de enero. Para el 2010 se observaron dos picos de valores debajo de la media, a mediados de octubre e inicios de diciembre. Asimismo, hubo tres picos debajo el promedio en 2012, presentes a mediados de septiembre, finales de octubre e inicio de diciembre. De enero a marzo los valores de la anomalía en la concentración de la clorofila-a variaron sobre y debajo del promedio (Fig.11).

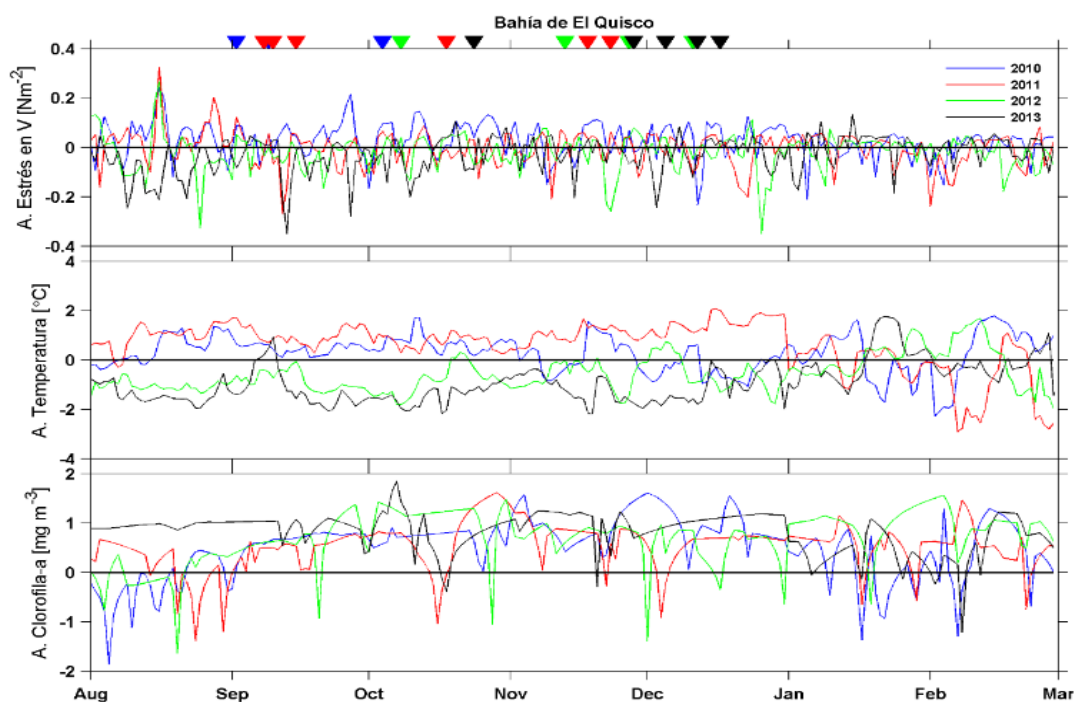


Figura 4. Anomalia de las condiciones meteorológicas e hidrográficas satelitales, durante los períodos de primavera del (2010-2013), en la bahía de El Quisco Chile central. El primer panel muestra la anomalía estrés del viento en la componente (V, Norte-sur), el segundo panel la anomalía de la temperatura superficial satelital del agua, y el tercer panel la anomalía de la Chl-a, los triángulos invertidos representan las fechas por año de cada uno de los muestreos biológico, los colores indican los años en donde azul es 2010, rojo 2011, verde 2012 y negro 2013.

Transporte de Ekman para el período de primavera 2010-2013

El transporte de Ekman indicó que hubo menor transporte fuera de la costa para la mayor parte de las fechas de muestreo, exceptuado para el 2012 cuando se observó un fuerte máximo, (Fig.12) sugiriendo que en ese momento pudo ocurrir un evento de surgencia costera y esto se relaciona con la anomalía ya que para ese mismo período el transporte fue más intenso que lo típico.

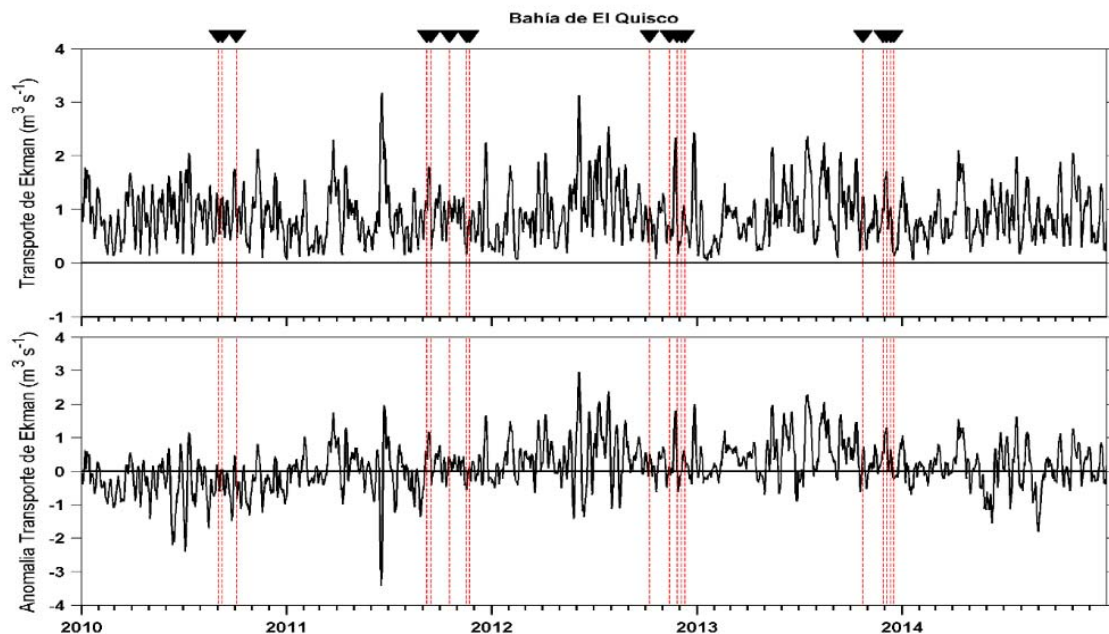


Figura 5. Series de tiempo del transporte superficial de Ekman y anomalías, perpendicular a la costa frente a la bahía del El Quisco Chile central. Las líneas punteadas representan las fechas de muestreo para las primaveras 2010-2013

Ensamble ictioplanctónico

Durante el periodo de estudio se separaron un total de 40,925 larvas correspondientes a 49 taxa (Tabla I); 32 estuvieron presentes en el 2010, 36 para el 2011, 36 en el 2012 y 34 para el 2013.

Las tres especies con mayor abundancia para los 4 años fueron la cabrilla *Sebastes oculatus* (n= 52987,83, 17%) del grupo funcional demersal, pejesapo *Gobiesox marmoratus* (n= 46419,53, 15%), y *Helcogrammoides chilensis* (n= 27522,38, 8%) del grupo funcional bentónico (Tabla I, Figura 1 y 2).

En el 2010 las tres especies que dominaron en abundancia fueron la borrachilla *Scartichthys viridis* disminuyendo considerablemente el 2011-2013, cabrilla *S. oculatus* que fue disminuyendo su abundancia cada año, y sardina común *Strangomera bentincki* que se mantuvo en el orden de la abundancia para el 2010-2011, teniendo una caída abrupta en el 2012, y aumentando nuevamente la abundancia para el 2013.

En el 2011, las abundancias en general fueron más semejantes, rondando entre los 10 y 97 individuos por 1000 m⁻³, donde las tres especies con mayor abundancia, representadas por el grupo funcional epipelágicos, sardina común *S. bentincki*, seguido del rollizo *Pinguipes chilensis* del grupo funcional costero pelágico, que estuvo ausente en el 2010 y disminuyó su abundancia en 2011 desapareciendo en el 2013, y trombollito de tres aletas *Helcogrammoides*

cunninghami cuya abundancia fue baja en 2010, tuvo un aumento para el 2012 siendo la más abundante de ese año, y en 2013 volvió a disminuir.

El pejesapo vetado *Gobiesox marmoratus*, fue la segunda especie más abundante del 2012, cuya abundancia aumentó considerablemente en el 2013, siendo la especie con mayor abundancia para ese año, teniendo en cuenta que los dos primeros años hubo una baja abundancia de la especie. La tercera especie más abundante del 2012 y 2013, fue el trombollito *H. chilensis*, que mantuvo el orden de la abundancia para los cuatro años. En el 2013 hubo un aumento de la abundancia chalaco *Auchenionchus microcirrhis* siendo la segunda especie con mayor abundancia y en los 3 años anteriores había mostrado abundancias relativamente muy bajas.

Tabla 2. Composición y abundancia del ictioplancton costero (ind. 1000 m⁻³) en periodo de primavera del 2010-2013 en la Bahía de El Quisco, Chile central, para cada año se representa el porcentaje de contribución y valor de la mediana.

TAXA LARVAS	2010					2011					2012					2013				
	n	Valr. Estan	%	Mediana	DAM	n	Valr. Estan	%	Mediana	DAM	n	Valr. Estan	%	Mediana	DAM	n	Valr. Estan	%	Mediana	DAM
Bentónicos																				
<i>Agonopsis chilensis</i>	—	—	—	—	—	2	9.82	0.0%	4.91	2.11	—	—	—	—	—	1	7.54	0.0%	7.54	0.00
<i>Auchenionchus sp.</i>	23	1079.51	1.4%	46.44	16.41	719	4823.16	7.4%	48.01	20.58	54	677.93	1.3%	19.12	9.69	—	—	—	—	—
<i>Auchenionchus crinitus</i>	470	1026.38	1.3%	20.41	14.75	345	93.38	0.1%	20.42	20.42	47	594.47	1.2%	20.80	6.49	677	5406.15	3.4%	40.34	26.23
<i>Auchenionchus microcirrh</i>	386	759.02	1.0%	26.43	8.96	58	100.43	0.2%	11.90	5.34	146	1535.28	3.0%	33.89	19.25	2782	22052.34	13.9%	137.77	114.34
<i>Bovichthys chilensis</i>	5	34.97	0.0%	6.75	1.58	4	11.93	0.0%	3.03	0.46	—	—	—	—	—	9	59.65	0.0%	7.98	2.68
<i>Calliclinus geniguttatus</i>	438	1223.08	1.6%	34.02	24.59	89	304.59	0.5%	10.48	7.59	—	—	—	—	—	979	3952.94	2.5%	25.31	14.72
<i>Gobiesox marmoratus</i>	269	2684.38	3.5%	26.67	17.44	298	1620.71	2.5%	27.34	15.28	782	9512.85	18.4%	84.87	60.72	2893	32601.59	20.6%	125.69	79.36
<i>Helcogrammoides chilensis</i>	894	7300.41	9.4%	81.01	58.06	763	1994.57	3.0%	50.06	29.76	190	2599.00	5.0%	54.28	31.57	1878	15628.40	9.9%	85.19	59.87
<i>Helcogrammoides cunninghami</i>	29	115.00	0.1%	4.84	1.18	414	2544.52	3.9%	58.57	46.00	677	8463.38	16.4%	90.01	44.59	670	5444.85	3.4%	26.49	17.10
<i>Hypsoblennius sordidus</i>	44	259.26	0.3%	7.15	3.34	118	1090.30	1.7%	11.08	7.13	183	2028.07	3.9%	39.15	19.51	139	1200.95	0.8%	14.63	6.98
<i>Leptonotus blainvillaeus</i>	—	—	—	—	—	1	4.45	0.0%	4.45	0.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myxodes spp</i>	438	6909.50	8.9%	78.07	14.51	337	3447.60	5.3%	43.15	25.84	122	1389.41	2.7%	26.26	11.90	1880	17951.33	11.3%	77.89	55.87
<i>Nototheniidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	9.53	0.0%	0.69	0.00
<i>Ophiogobius jenynsi</i>	57	326.46	0.4%	10.77	7.04	6	16.90	0.0%	2.66	0.38	8	74.71	0.1%	11.30	0.94	278	2602.66	1.6%	20.86	12.02
<i>Paralichthys adspersus</i>	9	86.25	0.1%	5.16	1.78	7	43.40	0.1%	14.33	4.78	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paralichthys microps</i>	5	42.21	0.1%	4.62	0.91	75	935.77	1.4%	35.70	24.90	1	22.94	0.0%	22.94	0.00	1	26.81	0.0%	26.81	0.00
<i>Scartichthys viridis</i>	1727	8465.95	10.9%	625.45	460.11	121	539.40	0.8%	48.91	18.52	121	1219.11	2.4%	19.66	13.95	85	980.39	0.6%	20.05	10.58
<i>Sindoscopus australis</i>	82	534.21	0.7%	10.55	5.49	43	307.15	0.5%	4.62	1.96	60	613.61	1.2%	19.67	10.20	420	3864.42	2.4%	25.57	12.91
<i>Sicyases sanguineus</i>	92	893.95	1.2%	11.03	3.47	102	504.10	0.8%	10.49	4.46	431	5569.16	10.8%	50.09	28.90	1286	12562.92	7.9%	62.87	44.31
Epipelágicos																				
<i>Engraulis ringens</i>	522	5029.49	6.5%	19.49	15.43	224	1753.24	2.7%	21.55	12.30	33	546.41	1.1%	16.06	8.02	159	1241.38	0.8%	23.53	14.54
<i>Ethmidium maculata</i>	—	—	—	—	—	40	492.88	0.8%	15.20	8.58	1	17.12	0.0%	17.12	0.00	2	12.54	0.0%	6.27	1.56
<i>Normanichthys crockeri</i>	99	1101.66	1.4%	45.57	30.88	130	1939.54	3.0%	17.59	12.82	1	23.93	0.0%	23.93	0.00	4	46.58	0.0%	15.24	7.09
<i>Strangomera bentincki</i>	272	2004.58	2.6%	98.95	41.44	1327	12464.72	19.0%	97.29	73.03	81	1315.26	2.6%	23.93	11.12	1041	9312.91	5.9%	72.52	62.80
<i>Stromateus stellatus</i>	30	265.74	0.3%	12.64	5.09	71	1163.18	1.8%	20.27	11.81	2	23.63	0.0%	11.82	3.32	—	—	—	—	—
Mesopelágico																				
<i>Cyclothone sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	15.67	0.0%	15.67	0.00	—	—	—	—	—
<i>Diaphus sp.</i>	1	4.30	0.0%	4.30	0.00	—	—	—	—	—	1	19.69	0.0%	19.69	0.00	1	4.78	0.0%	4.78	0.00
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	82.63	0.2%	20.80	6.83	—	—	—	—	—
<i>Diogenichthys laternatus</i>	6	38.65	0.0%	8.21	2.75	—	—	—	—	—	2	45.69	0.1%	22.84	4.30	1	8.15	0.0%	8.15	0.00
<i>Hygophum bruuni</i>	1327	7745.77	10.0%	92.57	74.99	34	232.12	0.4%	9.11	5.06	75	1275.42	2.5%	19.61	10.85	1533	10755.80	6.8%	72.88	57.16
<i>Lampanyctus iselinoides</i>	55	299.55	0.4%	12.27	8.20	2	3.59	0.0%	3.59	0.00	8	121.79	0.2%	17.27	2.62	91	631.70	0.4%	10.14	3.01
<i>Lestidiops sp.</i>	2	6.78	0.0%	3.39	1.70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	10.16	0.0%	10.16	0.00
<i>Protomycetophum chilensis</i>	34	190.43	0.2%	10.94	6.10	4	54.67	0.1%	24.19	0.00	6	87.42	0.2%	16.80	0.19	42	315.34	0.2%	12.47	5.34
<i>Protomycetophum crockeri</i>	1	3.66	0.0%	3.66	0.00	1	2.77	0.0%	2.77	0.00	—	—	—	—	—	9	97.53	0.1%	21.91	12.89
<i>Triphoturus oculus</i>	1	3.66	0.0%	3.66	0.00	—	—	—	—	—	15	245.09	0.5%	19.69	4.56	2	20.80	0.0%	10.40	0.00
Costero pelágico																				
<i>Aplodactylus punctatus</i>	—	—	—	—	—	1	11.90	0.0%	11.90	0.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cheilodactylus variegatus</i>	—	—	—	—	—	33	339.06	0.5%	18.24	9.78	922	9901.97	19.2%	40.93	25.50	166	2200.62	1.4%	43.21	33.50
<i>Chromis crisma</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	27.14	0.1%	27.14	0.00	—	—	—	—	—
<i>Girella laevisfrons</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	24.57	0.0%	12.28	2.85	—	—	—	—	—
<i>Graus nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	108.50	0.1%	6.72	35.62
<i>Isacia conceptionis</i>	—	—	—	—	—	3	14.97	0.0%	5.07	2.55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Odontesthes regia</i>	—	—	—	—	—	392	5211.72	7.9%	91.00	44.46	10	247.37	0.5%	47.86	6.26	—	—	—	—	—
<i>Pinguipes chilensis</i>	—	—	—	—	—	386	5781.30	8.8%	85.49	59.07	12	313.28	0.6%	19.97	11.47	12	204.24	0.1%	20.61	3.32
<i>Protilus jugularis</i>	44	352.23	0.5%	17.00	8.48	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Demersal																				
<i>Cataetix rubrirostris</i>	—	—	—	—	—	1	4.33	0.0%	4.33	0.00	1	16.61	0.0%	16.61	0.00	—	—	—	—	—
<i>Genypterus sp.</i>	4	16.65	0.0%	4.09	4.09	4	41.36	0.1%	8.42	2.13	18	414.16	0.8%	40.46	19.66	1	12.36	0.0%	12.36	0.00
<i>Hippoglossina macrops</i>	19	138.33	0.2%	5.38	1.51	40	506.06	0.8%	11.96	7.78	28	637.43	1.2%	23.18	10.03	16	194.28	0.1%	12.51	4.85
<i>Merluccius gayi</i>	33	230.91	0.3%	18.88	5.79	164	1336.12	2.0%	22.41	18.08	23	630.70	1.2%	23.93	8.26	5	66.22	0.0%	12.66	0.08
<i>Sebastes oculatus</i>	4290	27976.40	36.1%	386.73	290.92	1812	15239.41	23.2%	34.57	24.46	58	1108.56	2.1%	34.51	19.68	1295	8663.46	5.5%	56.80	45.56
<i>Sciaenidae</i>	—	—	—	—	—	9	127.60	0.2%	19.52	9.76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
No identif-Destruidas	70	298.06	0.4%	17.95	7.58	68	469.71	0.7%	37.45	27.48	11	124.44	0.2%	16.99	2.62	13	74.04	0.0%	17.99	3.87
Total	11340	77447.36	100.0%			8038	65582.43	100.0%			4138	51565.90	100.0%			17409	158333.87	100.0%		

Abundancia por grupos Funcionales

El grupo de larvas bentónicas fue el grupo más abundantes de los cinco grupos funcionales para los cuatro años con mayor abundancia en 2013, siguiéndole en orden descendente el grupo costero pelágicos, epipelágicos, demersal y, por último, el mesopelágico.

La abundancia del grupo de larvas bentónicas disminuyó del 2010 al 2011, pero en el 2012 aumento exponencialmente con máxima abundancia del grupo en 2013.

En el grupo de las larvas epipelágicas hubo un notable aumento en la abundancia del 2010 al 2011 siendo este el año en el que hubo mayor abundancia de larvas de este grupo funcional, teniendo luego una caída abrupta para el 2012, y un pequeño aumento en la abundancia en 2013.

Para el grupo mesopelágicos la mayor abundancia fue en el 2013, seguido en orden descendente 2010, 2012 y con menor abundancia el 2011.

Para el grupo costero pelágico el 2011 fue el más abundante, seguido del 2010, teniendo una disminución hacia el 2012- 2013, siendo este último el año con menor abundancia de este grupo.

El grupo demersal tuvo máxima abundancia en 2010, tenido una disminución en la abundancia hacia el 2011 y 2012 y en el 2013 un leve aumento.

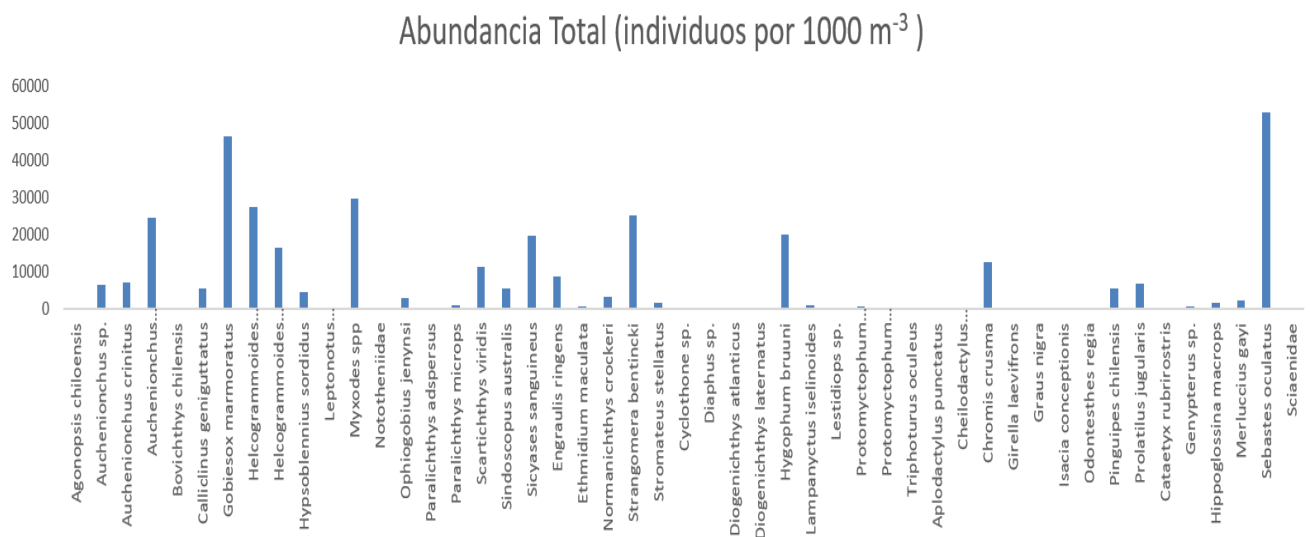


Figura 6. Abundancia total del ictioplancton costero (ind. 1000 m⁻³) 2010-2013 en la Bahía de El Quisco, Chile central.

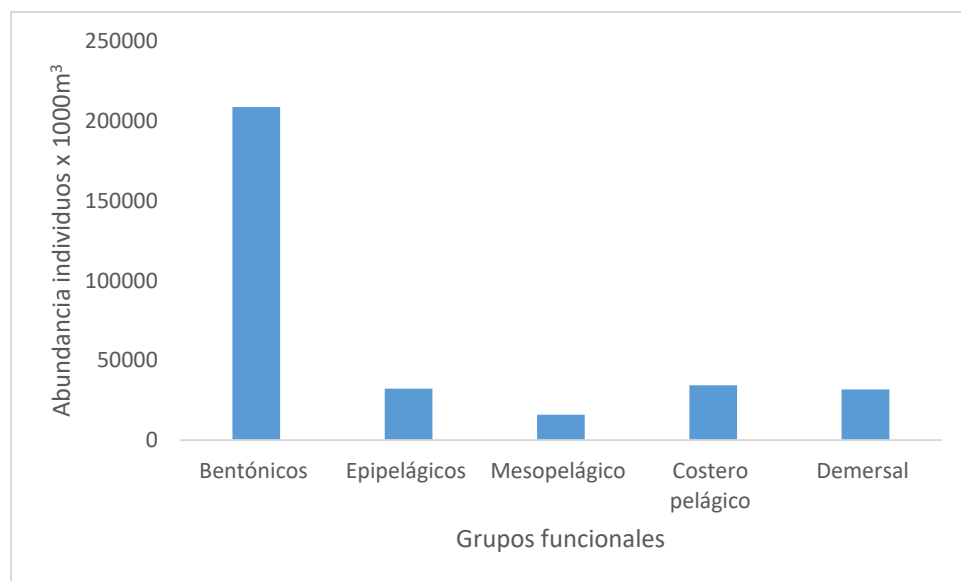


Figura 7. Abundancia total del ictioplancton costero por grupo funcional en las primaveras del 2010-2013 en la Bahía de El Quisco, Chile central.

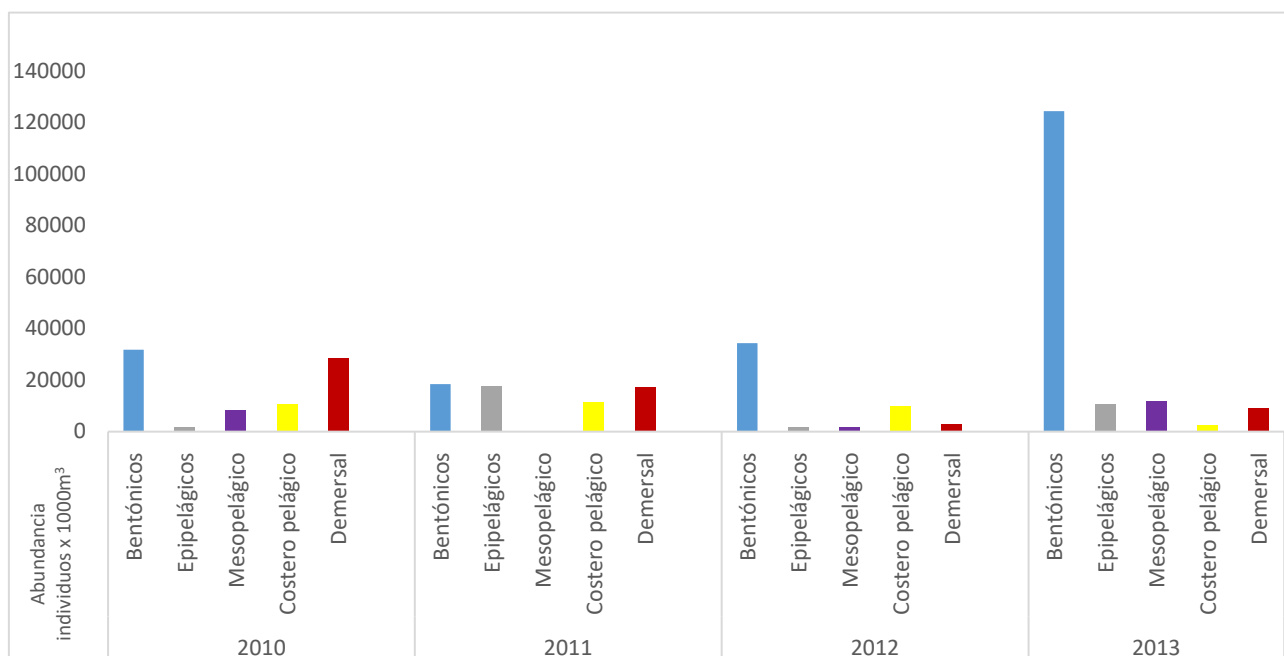


Figura 8. Abundancia del ensamble de larvas de peces en primaveras del 2010-2013 en la Bahía del El Quisco Chile Central por año.

Análisis multivariado

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (PCA), para la primavera del 2010-2013, la varianza total fue explicada por 26 componentes principales. Los primeros 3 componentes explicaron un 49,82%, de la varianza total (Figura 5 y 6, Tabla II).

El PC1 explicó un 22,16% de la varianza. Este estuvo asociado positivamente con las variaciones en la abundancia de larvas de *S. bentincki* y negativamente con larvas de *G. marmoratus* del grupo funcional bentónico.

El PC2 explicó un 17,36 % de la varianza total. Este eje de variabilidad mostró que el año 2010 fue distinto a los demás años, asociado con doncellita *Myxodes* spp. del grupo funcional bentónico y *S. oculatus* del grupo funcional Demersal.

El PC3 explicó un 10 % de la varianza total, este eje explica las variaciones en la abundancia de la especie bentónica, cachudito *H. cunninghami* y la especie demersal, *S. oculatus* (Figura 6 y 7, Tabla IV).

Tabla 3. Varianza total del ensamble de larvas de peces en la bahía del El Quisco Chile Central 2010-2013 para el periodo de primavera. Los números en negrita de los 3 primeros componentes principales explican la mitad de la varianza total.

PC	Eigenvalue	% variance
1	17.1743	22.163
2	13.4593	17.369
3	7.97448	10.291
4	5.88993	7.6009
5	4.56786	5.8948
6	3.82686	4.9385
7	3.32364	4.2891
8	2.94908	3.8058
9	2.28751	2.952
10	1.99825	2.5787
11	1.83459	2.3675
12	1.65528	2.1361
13	1.40572	1.8141
14	1.3365	1.7247
15	1.16996	1.5098
16	1.07333	1.3851
17	0.982277	1.2676
18	0.858203	1.1075
19	0.783877	1.0116
20	0.661094	0.85313
21	0.573367	0.73992
22	0.454863	0.58699
23	0.430955	0.55614
24	0.306826	0.39595
25	0.284484	0.36712
26	0.227541	0.29364

Tabla 4. Cargas factoriales del análisis de componentes principales, de las taxa de larvas de peces, para el periodo de primavera 2010-2013 en la Bahía de El Quisco, Chile central. Los números en negrita indican las especies que más contribuyeron a cada componente principal.

	PC 1	PC 2	PC 3
<i>Auchenionchus</i> sp.	0,29	0,14	0,11
<i>Auchenionchus crinitus</i>	-0,12	0,14	0,04
<i>Auchenionchus microcirrhys</i>	-0,15	0,14	0,15
<i>Calliclinus geniguttatus</i>	-0,04	0,27	-0,05
<i>Gobiesox marmoratus</i>	-0,32	0,26	0,22
<i>Helcogrammoides chilensis</i>	-0,09	0,33	0,03
<i>Helcogrammoides cunninghami</i>	0,04	-0,07	0,55
<i>Hypsoblennius sordidus</i>	0,09	0,06	0,14
<i>Myxodes</i> spp	-0,12	0,44	0,09
<i>Ophiogobius jenynsi</i>	-0,08	0,12	-0,05
<i>Paralichthys microps</i>	0,15	-0,01	0,04
<i>Scartichthys viridis</i>	-0,05	0,01	-0,10
<i>Sindoscopus australis</i>	-0,09	0,27	0,18
<i>Sicyases sanguineus</i>	-0,24	0,16	0,25
<i>Engraulis ringens</i>	0,26	0,20	-0,01
<i>Normanichthys crockeri</i>	0,26	0,09	0,02
<i>Strangomera bentincki</i>	0,35	0,21	0,31
<i>Stromateus stellatus</i>	0,20	0,05	0,04
<i>Hygophum bruuni</i>	0,004	0,23	-0,27
<i>Lampanyctus iselinoides</i>	0,0008	0,07	-0,10
<i>Protomyctophum chilensis</i>	0,02	0,09	0,004
<i>Chromis crisma</i>	0,05	-0,11	0,24
<i>Pinguipes chilensis</i>	0,29	-0,08	0,12
<i>Prolatilus jugularis</i>	0,33	0,01	0,12
<i>Merluccius gayi</i>	0,22	0,03	0,06
<i>Sebastes oculatus</i>	0,25	0,39	-0,40

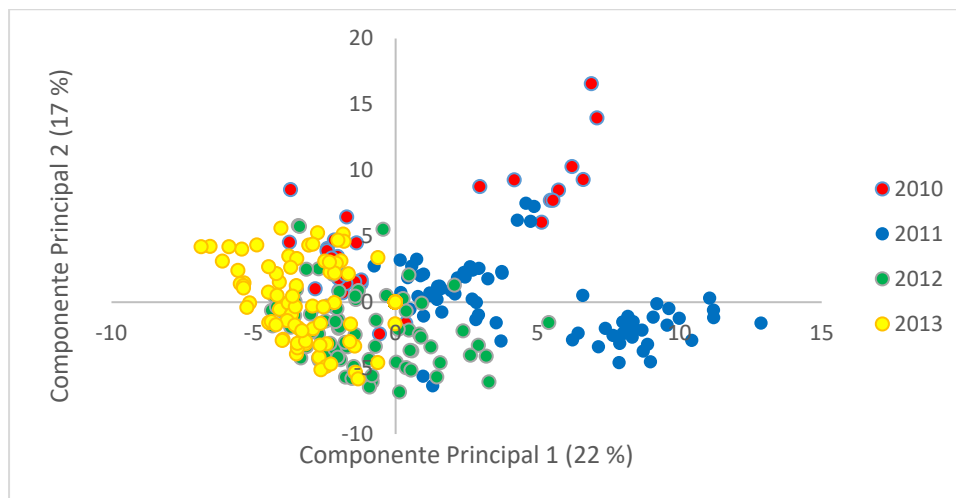


Figura 9.Componente 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) en periodo de primavera 2010-2013, del ensamblaje de larvas de peces en la bahía del El Quisco Chile Central.

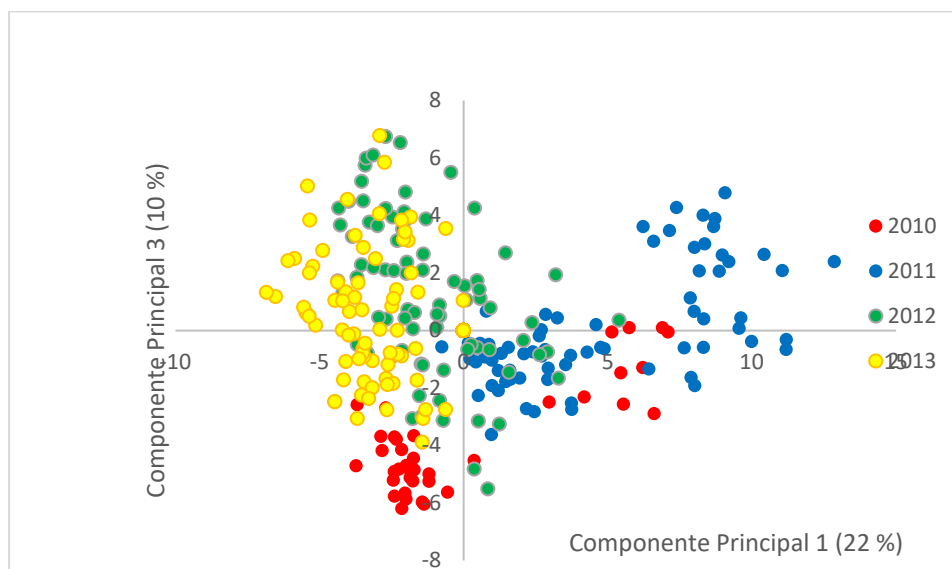


Figura 10. Componente 1 y 3 del análisis de componentes principales (ACP) en periodo de primavera 2010-2013 del ensamblaje de larvas de peces en la bahía del El Quisco Chile Central.

Análisis de PERMANOVA

En el análisis de PERMANOVA de dos vías, las variables a utilizar fueron el factor biológico (grupos funcionales) y el factor tiempo (Años). Este detectó que la composición y abundancia del ictioplancton fue significativamente distinta, dominando grupos diferentes para cada año, teniendo una alta variabilidad en el ensamble ictioplanctónico cercano a la costa (Pseudo F = 33,66, $P < 0.001$, Tabla IV).

Análisis multivariado

Tabla 5. Diferencias significativas de análisis de PERMANOVA de dos vías, en las primaveras 2010-2013 del ensamblaje de larvas de peces en la bahía del El Quisco Chile Central.

PERMANOVA
Permutation N: 9999
Total sum of squares: 55,43
Within-group sum of squares: 39,43
F: 33,66
p (same): 0.0001

	2010	2011	2012	2013
2010		0.0006	0.0006	0.0006
2011	0.0006		0.0006	0.0006
2012	0.0006	0.0006		0.0006
2013	0.0006	0.0006	0.0006	

Análisis de correspondencia canónicas (ACC)

El análisis de correspondencia canónica se utilizó para estimar la relación de las variables biológicas dependientes que en este caso son los grupos funcionales y las variables físicas predictoras que estas son las variables meteorológicas y oceanográficas, en el cual los grupos funcionales muestran una respuesta ante estas variables físicas.

El ACC se explicó ocho ejes de varianza, de los cuales los dos primeros explican un 92,8% (Tabla V), mostrando una asociación de las variables ambientales y la abundancia de larvas de peces de los grupos funcionales, siendo estos dos ejes de variabilidad significativos.

El primer eje explicó un 67,08% de la varianza (Tabla V), asociado con un gradiente de anomalía de la temperatura. Se encontró una asociación positiva de la abundancia de los grupos funcionales epipelágicos y demersales con anomalías positivas, tanto de temperatura como de clorofila-a. El grupo funcional bentónico tuvo una asociación positiva con el parámetro de la temperatura.

El segundo eje explicó un 25,72% de la varianza (Tabla V). En este eje los grupos funcionales mesopelágico y costero pelágico fueron poco sensitivos a las variables ambientales consideradas. El grupo funcional mesopelágico tuvo una asociación positiva con la anomalía del transporte de Ekman indicando que a mayores anomalías de transporte de Ekman mayor abundancia del grupo bentónico. El grupo costero pelágico tuvo una asociación positiva con el viento mostrando que a mayor viento positivo mayor abundancia de este grupo funcional.

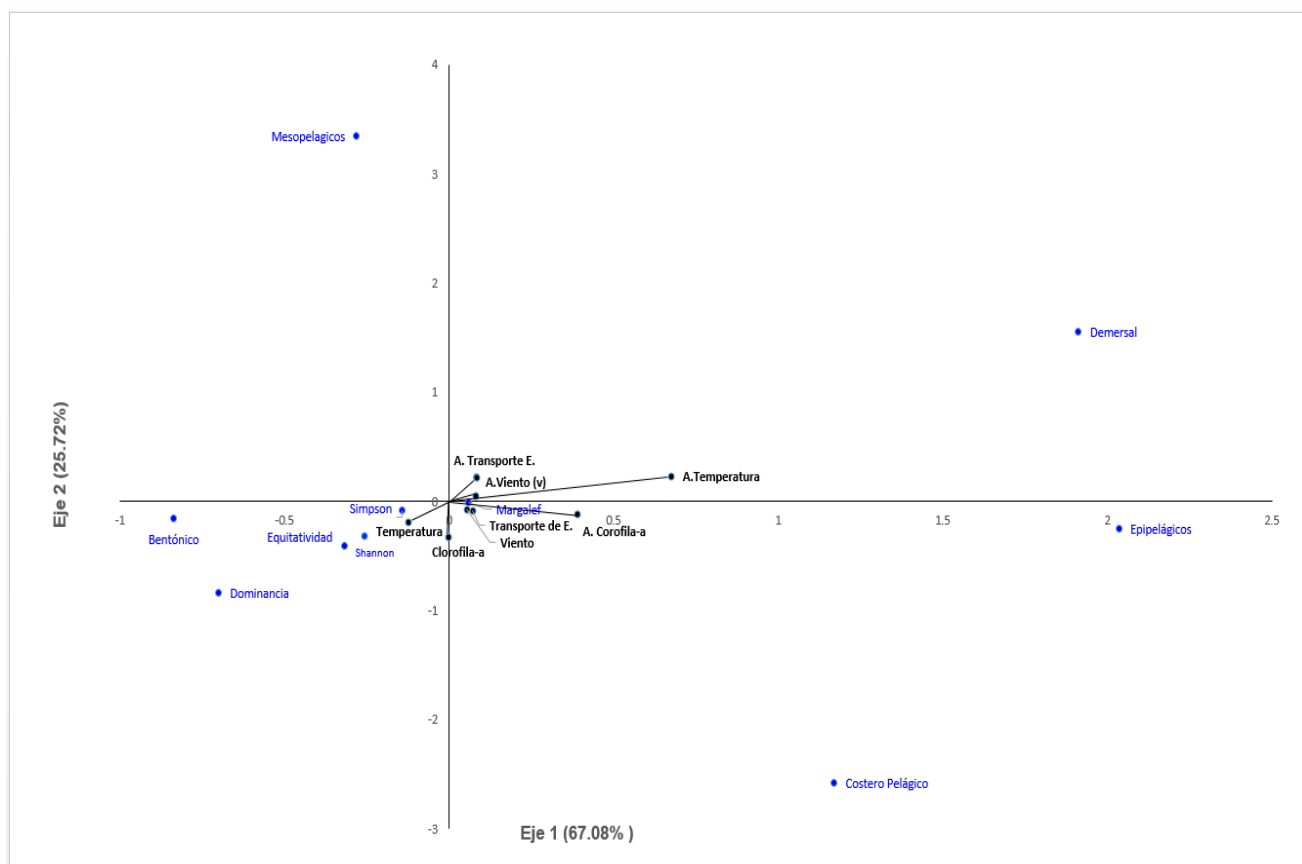


Figura 11. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las variables ambientales y abundancia de las larvas de peces en el periodo de primavera del 2010-2013 en la bahía de EL Quisco Chile central, el porcentaje de varianza explicada por cada eje está indicado en la etiqueta del eje.

Tabla 6. Ejes de variabilidad del análisis de correspondencia canónica de las asociaciones de las variables biológicas y las variables físicas.

Ejes	Eigenvalue	%
1	0,081539	67,08%
2	0,031264	25,72%
3	0,0067383	55,4%
4	0,0019579	16,1%
5	5,39E-05	4%
6	5,49E-06	0%
7	1,12E-07	0%

Modelo lineal generalizado (GLM)

Según el GLM, el grupo funcional bentónico fue más susceptibles significativamente a la anomalía de la temperatura (Figura 13, Tabla VI), indicando que cuando las aguas son más frías que lo normal, favorece un aumento en la abundancia de este grupo funcional.

Para el grupo funcional epipelágico las variables con mayor significancia fueron la temperatura, mostrando que en presencia de aguas más cálidas hay una mayor abundancia de este grupo funcional, pero también por la variación de la anomalía del viento norte-sur (V), observando que, con vientos intermedios, hay mayor abundancia de este grupo funcional (Figura 14, Tabla VII).

El grupo funcional mesopelágico fue más sensible a la variable física del transporte de Ekman, en donde a mayor transporte de Ekman negativo, mayor abundancia del grupo funcional mesopelágico, lo cual significó que estas larvas fueron transportadas desde el océano hacia áreas cercanas a la costa (Figura 15, Tabla VIII).

El grupo funcional costero pelágico fue más sensible a las variables del viento (V), transporte de Ekman y clorofila-a, esto sugiere que cuando hay altas concentraciones de clorofila la abundancia de especies del grupo costeros pelágicos tienden a aumentar, cuando hay menos viento aumenta la concentración del grupo y cuando el viento comienza a aumentar disminuye la abundancia del grupo costero pelágico (Figura 16).

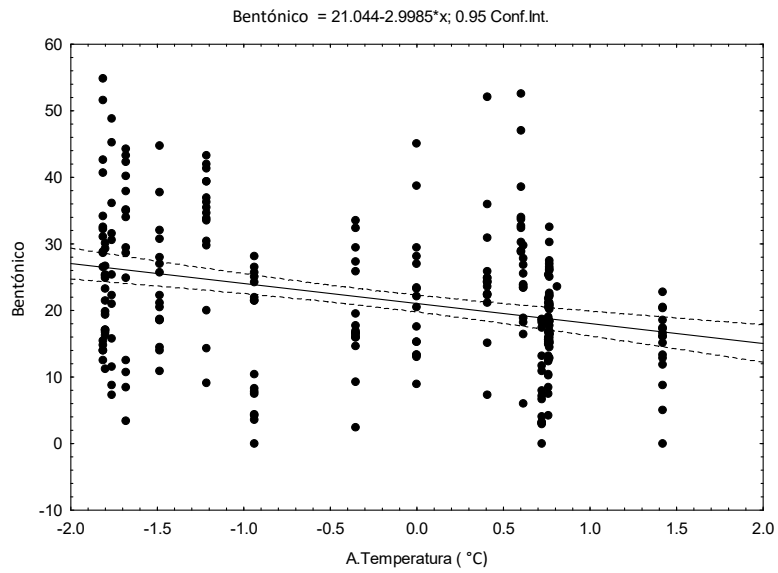


Figura 12. Regresión lineal entre el grupo funcional bentónico y la anomalía de la temperatura.

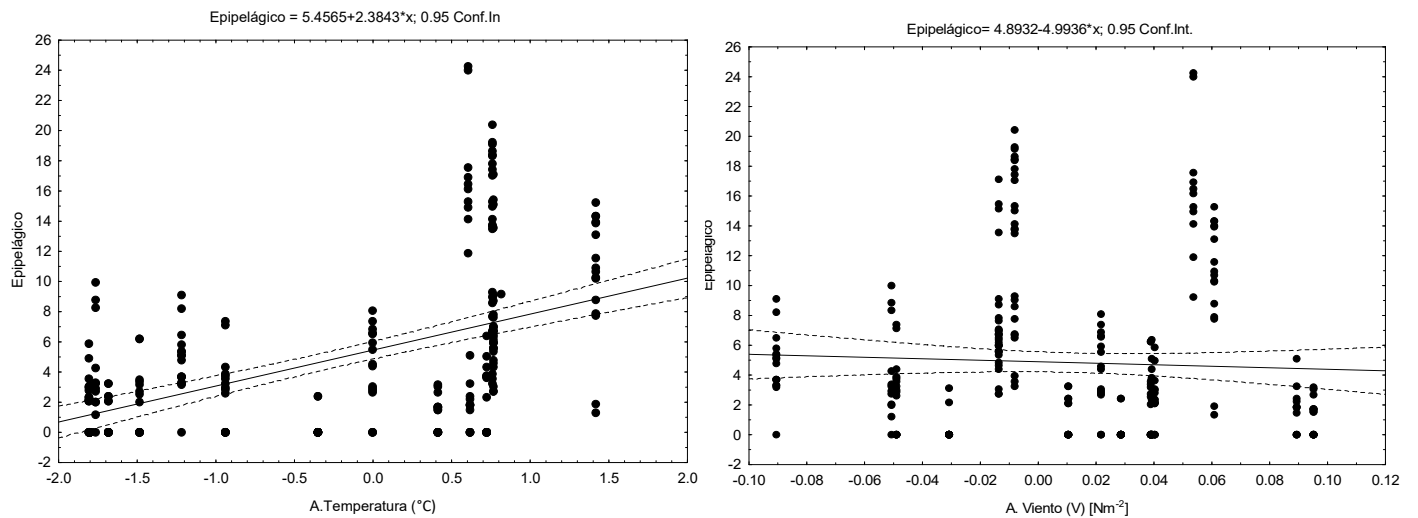


Figura 13. Regresiones lineales entre el grupo funcional epipelágico y las variables ambientales anomalía de la temperatura y anomalía del viento en la componente norte-sur.

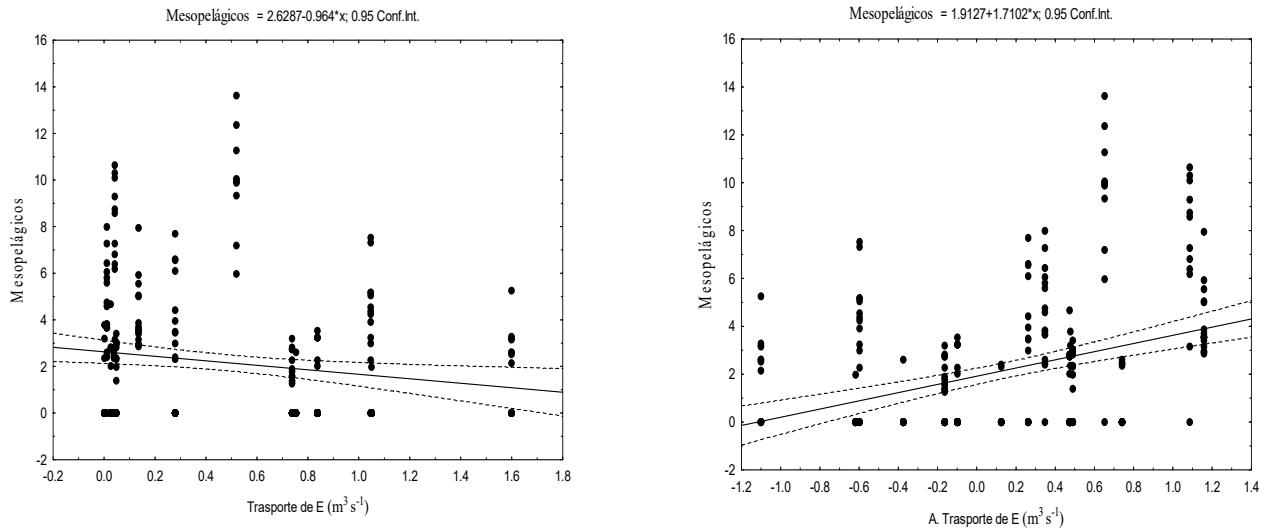


Figura 14. Regresión lineal entre el grupo funcional Mesopelágico y la variable ambiental, Transporte de Ekman y anomalías de transporte de Ekman.

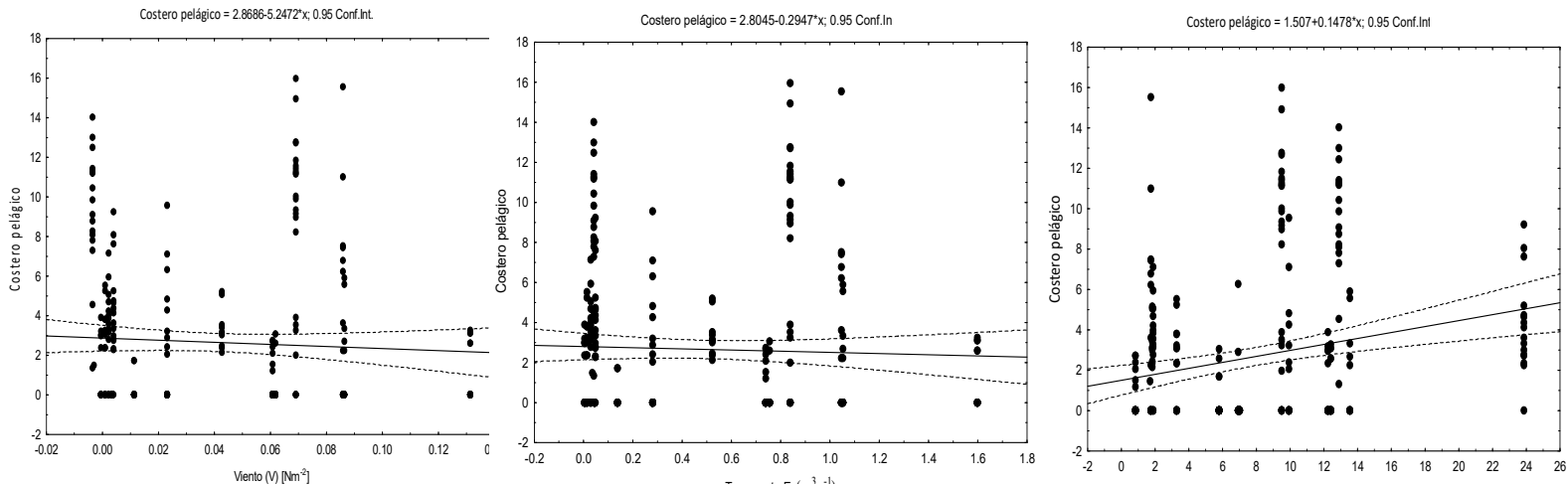


Figura 15. Regresión lineal del grupo funcional costero pelágico y las variables ambientales Viento (V), Transporte de Ekman, y Clorofila-a.

Tabla 7. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional bentónico y variables ambientales con un estadístico de Chi². En rojo valores significativos, A representa las anomalías.

Variables	Grupo funcional Bentónico			
	Grados de libertad	Log-Likelihood	Chi ²	p
Temperatura	1	-987,54	27,84490	1,314404E-07
A. Temperatura	1	-970,11	34,85853	3,545529E-09
Viento (V)	1	-970,08	0,04977	8,234565E-01
A. Viento (V)	1	-965,52	9,13035	2,514036E-03
Clorofila-a	1	-964,57	1,89161	1,690209E-01
A. Clorofila	1	-959,62	9,89938	1,653346E-03
Transporte E.	1	-959,45	0,34425	5,573853E-01
A. Transporte E.	0	-959,45	0,00000	3,000000E+30

Tabla 8. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional epipelágico y variables ambientales con un estadístico de Chi². En rojo valores significativos, A representa las anomalías.

Variables	Grupo funcional Epipelágicos			
	Grados de libertad	Log-Likelihood	Chi ²	p
Temperatura	1	805,312	25,13501	5,345350E-07
A. Temperatura	1	-763,977	82,66976	0,000000E+00
Viento (V)	1	-738,780	50,39334	1,258216E-12
A. Viento (V)	1	-712,279	53,00172	3,332890E-13
Clorofila-a	1	-703,943	16,67248	4,442068E-05
A. Clorofila	1	-699,628	8,62935	3,307890E-03
Transporte E.	1	-689,787	19,68277	9,142180E-06
A. Transporte E.	0	-689,787	0,00000	3,000000E+30

Tabla 9. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional Mesopelágicos y variables ambientales con un estadístico de Chi2. En rojo valores significativos, A representa las anomalías.

Variables	Grupo funcional Mesopelágicos			
	Grados de libertad	Log-Likelihood	Chi²	p
Temperatura	1	-649,88	4,91454	2,663153E-02
A. Temperatura	1	-646,27	7,22425	7,192533E-03
Viento (V)	1	-636,54	19,45274	1,031197E-05
A. Viento (V)	1	-604,69	63,69045	1,443290E-15
Clorofila-a	1	-567,16	75,06821	0,000000E+00
A. Clorofila	1	-561,76	10,80477	1,012390E-03
Transporte E.	1	-521,36	80,80154	0,000000E+00
A. Transporte E.	0	-521,36	0,00000	3,000000E+30

Tabla 10. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado entre el grupo funcional Costero pelágico y variables ambientales con un estadístico de Chi2. En rojo valores significativos, A representa las anomalías.

Variables	Grupo funcional Costero pelágico			
	Grados de libertad	Log-Likelihood	Chi²	p
Temperatura	1	-724,13	0,03129	8,595858E-01
A. Temperatura	1	-713,78	20,71498	5,329733E-06
Viento (V)	1	-681,74	64,06625	1,221245E-15
A. Viento (V)	1	-675,94	11,60387	6,581487E-04
Clorofila-a	1	-664,94	22,00981	2,712610E-06
A. Clorofila	1	-664,86	0,15315	6,955462E-01
Transporte E.	0	-646,95	35,83142	3,000000E+30
A. Transporte E.	0	-646,95	0,00000	3,000000E+30

Índices Ecológicos

En este estudio de acuerdo al análisis de caja y bigotes se encontró que el grupo funcional bentónico fue el grupo que tuvo mayor diversidad (riqueza de especies) con valores de Shannon arriba de 2 mientras que el resto de los grupos funcionales se mantuvieron por debajo del 2, indicando que estos poseen baja diversidad del ensamble ictioplanctónico. La única diferencia significativa existente es para el grupo bentónico ya que este grupo estuvo más alejado de las medias de los demás grupos funcionales. Esto sugiere que este grupo de larvas de peces se comportaron de forma diferente a los demás grupos funcionales, probablemente relacionado a su historia de vida, con ciclos de vida más largos que el resto de los grupos. En cuanto a los grupos funcionales epipelágicos, costero pelágico, mesopelágico y demersales, no hubo diferencia significativa entre ellos.

Con el propósito de obtener más información de la relación con la equidad de las especies, dentro de la comunidad ictioplanctónica, se determinó la dominancia con el índice de diversidad de Simpson. Este índice dio un peso mayor para el grupo funcional bentónico el cual fue el más dominante del ensamble con valores sobre al 0,8 durante el período de las primaveras del 2010-2013 observando un comportamiento similar al índice de Shannon donde existen diferencias significativas del grupo funcional Bentónico alejándose de las medias de los 5 grupos funcionales y los demás grupos funcionales no mostraron diferencias significativas entre ellos.

Los resultados del análisis de caja y bigotes para el índice de Pielou indican que no hubo diferencias significativas en ninguno de los grupos. Todos los grupos estuvieron por debajo de 1 lo que representa que sus abundancias son desiguales, indicando que el ensamble ictioplanctónico fue más equitativo ya que las abundancias por grupo funcional fueron más semejantes.

Según el diagrama de caja y bigotes el índice de Margalef presentó valores entre 0,2 a 0,6 de para los grupos funcionales epipelágicos, costero pelágico, mesopelágicos y demersal. Esto refleja muy baja riqueza de especies, sin embargo, para el grupo funcional bentónico el valor de este índice fue mayor (entre 1,8 y 2,0), con una riqueza de especies más alta.

Todos los índices ecológicos indicaron que el grupo funcional bentónico fue el más diverso con mayor riqueza de especies, sin embargo, la equidad no mostró diferencias significativas entre los grupos esto debido a que los grupos funcionales tuvieron abundancias similares eso se refleja en que la equidad no varía entre grupos.

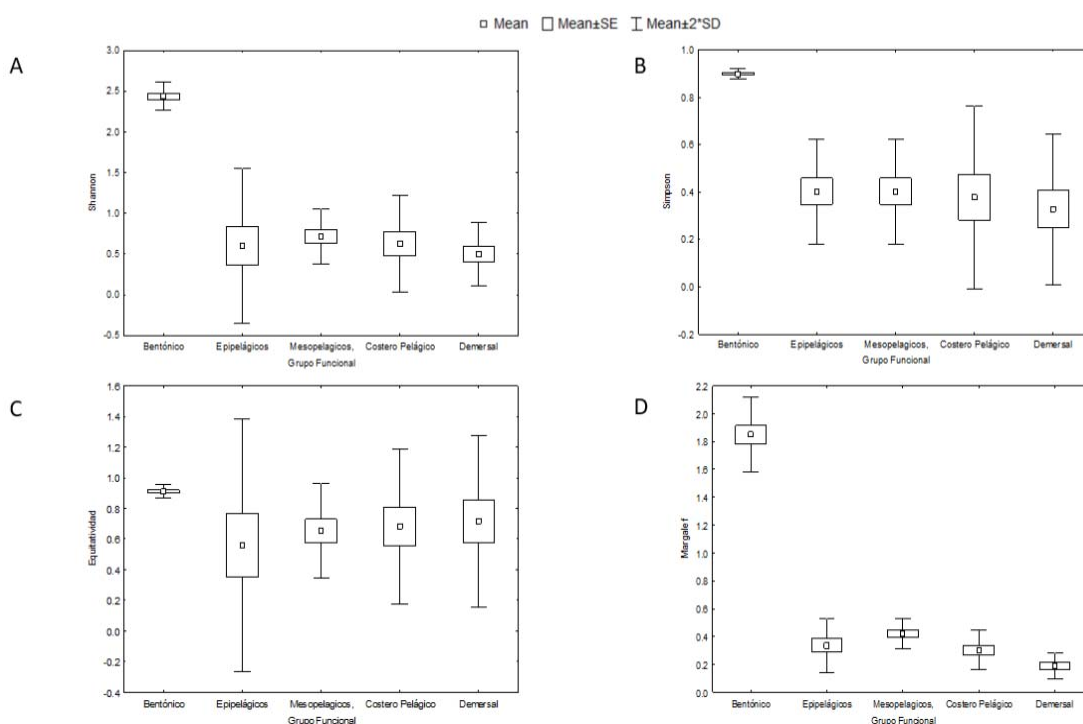


Figura 16. Análisis de caja de bigotes con datos de los parámetros ecológicos del ensamble ictioplanctónico del periodo de primavera 2010-2013 en la bahía del El Quisco. En el eje X se muestran los diferentes grupos funcionales del ensamble ictioplanctónico en comparación y en el eje Y se muestran los diferentes índices ecológicos a analizar. Se trabajó con la media y la desviación estándar.

DISCUSIÓN

Las zonas de surgencia probablemente debido a su alta productividad primaria son utilizadas por diversas especies en zonas de crianza, incluido Chile (Balbontín & Bravo 1999; Castro *et al.* 2000; Loeb & Rojas 1987), la corriente de California (McGowen, 1993), y la corriente de Benguela (Olivar & Shelton 1993). En estos ambientes los procesos físicos a escala interanual controlan la variabilidad ambiental y, junto con la estacionalidad de la meteorología / oceanografía y el comportamiento reproductivo de los peces, determinan las fluctuaciones en la abundancia y composición de las primeras etapas de la vida de los peces marinos (Sánchez-Velasco *et al.* 2000, 2004, Franco-Gordo *et al.* 2004, Landaeta *et al.* 2008).

Los resultados del presente estudio indicaron que a una escala interanual en la primavera del 2010-2013 las abundancias de los diferentes grupos funcionales (Epipelágicos, Mesopelágicos, Costero Pelágicos, Bentónico Demersal) variaron de distinta manera ante la fluctuación temporal de las condiciones meteorología y oceanográficas a escala local y regional. La anomalía de la temperatura superficial del mar y el transporte de Ekman generados por la intensificación del esfuerzo del viento, fueron las variables ambientales que influyeron en forma diferencial sobre la abundancia y composición de los distintos grupos funcionales. Estas fluctuaciones pueden deberse a variaciones en los procesos de transporte oceanográficos (Sponaugle *et al.* 2012), y a las variaciones en el tiempo de reproducción de especies de peces (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). Cada uno de los grupos funcionales cambió interanualmente sus ciclos reproductivos como consecuencia de la variación ambiental y poblacional, por ejemplo, en cuanto a la variabilidad de la anomalía de temperatura en período más cálidos que lo típico influyó positivamente con el grupo

funcional epipelágico encontrando una mayor abundancia de este grupo cercano a la costa.

Los grupos funcionales estuvieron influidos por procesos físicos que ocurren en la columna de agua, induciendo a una respuesta biológica, varios grupos de peces sincronizan sus actividades reproductivas con procesos físicos de mesoescala para retener y/ o transportar sus huevos y larvas a zonas de crianza, y maximizar las posibilidades de sobrevivencia de los estados tempranos. La convergencia de algunas tácticas entre algunos taxa se ve reflejada en el ictioplancton con la formación de asociaciones larvales de peces (Smith *et al.*, 1999, Rodríguez-Graña & Castro, 2003, Berasategui *et al.*, 2004).

En Chile central, los peces pelágicos pequeños desovan en los primeros metros de la columna de agua en zonas costeras durante invierno para reducir las pérdidas por advección (Castro *et al.*, 2000, Castro & Hernández, 2000, Hernández & Castro, 2000).

Especies de hábitos demersales como la merluza *Merluccius gayi* y el lenguado de ojos grandes *Hippoglossina macrops*, y mesopelágicos como *Maurolicus parvipinnis* desovan asociados a Aguas Ecuatoriales SubSuperficiales (AESS) durante la época de surgencia (primavera principalmente) para que sus larvas sean transportadas sub-superficialmente a zonas costeras ricas en alimento (Vargas *et al.* 1997, Vargas & Castro 2001, Landaeta & Castro 2002, Landaeta *et al.* 2006). Por otra parte, las larvas de peces intermareales y oceánicos son recolectadas en mayor densidad durante los meses de verano (Balbontín & Bravo, 1999, Hernández-Miranda *et al.* 2003). Procesos físicos como la fuerza del viento genera una corriente de agua fría y rica en nutrientes de Aguas SubSuperficiales Ecuatoriales (ESSW) que conducen a aumentos posteriores en las tasas de producción primaria y secundaria (Daneri *et al.* 2000), y por lo tanto genera condiciones de alimentación favorables para larvas de peces entre otros organismos del

plancton (i.e. altas concentraciones de huevos de copépodos y nauplios; Grunewald *et al.* 2002). Sin embargo, si los eventos de viento del sur son frecuentes y/o persistentes, aumenta la probabilidad de transporte de larvas en alta mar a través de la capa superficial de Ekman. Por el contrario, los vientos predominantes del norte a fines de otoño e invierno inducen un flujo neto hacia la costa de la capa de Ekman, lo que permite el mantenimiento de aguas subantárticas superficiales menos frías (SSAW) que favorecen la retención de huevos y larvas de peces a lo largo de la costa, aunque la productividad es sustancialmente menor que durante la temporada de afloramiento (Castro *et al.* 2000, Cubillos *et al.* 2007, Montero *et al.* 2007). Además, otros procesos físicos a escala estacional pueden influir en la estructura vertical de la columna de agua, como el balance de calor de la capa superficial que es dominado por la radiación solar durante el verano, y el balance de agua dulce, que está dominado por la descarga del río y precipitación con máximos en junio y julio (Sobarzo *et al.* 2007). Bajo este escenario, las poblaciones de peces marinos que viven en el área deben ajustar sus tácticas reproductivas para hacer frente a la heterogeneidad ambiental y así maximizar la supervivencia de las larvas (Castro *et al.* 2000, Landaeta & Castro 2002, Sponaugle *et al.* 2002, Landaeta *et al.* 2006, Lett & *col et al.* 2007).

Se han observado cambios en la composición y abundancia de huevos de peces y larvas en el ecosistema de la corriente de Humboldt durante los períodos de transición (finales del verano e invierno). Por ejemplo, Hernández-Miranda *et al.* (2003) mostraron aumentos en la abundancia de huevos de peces durante septiembre de 1999 (finales de invierno-principios de primavera) y marzo de 2000 (finales de verano-principios de otoño) en las zonas costeras frente a Las Cruces, en el centro de Chile. Además, encontraron variabilidad estacional en la abundancia de peces larvarios epipelágicos y

mesopelágicos en la misma área. Se han observado cambios similares en los ensambles de larvas de peces a escalas estacionales en zonas cercanas a la costa frente a Perú (14 ° S) (Vélez *et al.* 2005), Valparaíso (33 ° S) Balbontín & Bravo (1999), Talcahuano (37 ° S) (Landaeta *et al.* 2008) y sur de Chile (41-46 ° S) (Landaeta & Castro 2006b, Bustos *et al.* 2008).

La variabilidad en los parámetros vitales de la vida temprana y el posterior reclutamiento de pequeños peces pelágicos es impulsada por variabilidad ambiental, particularmente la temperatura y disponibilidad de alimentos (Takahashi & Watanabe 2004, 2005). Dentro del grupo funcional epipelágico se encuentra la sardina común cuya abundancia es variable en la costa aguas del centro de Chile. Balbontín & Bravo (1999). A escala temporal, las larvas son más abundantes durante los períodos transición entre verano a otoño (marzo) y de invierno a primavera (septiembre) asociado con gradientes horizontales de temperatura y salinidad (Soto-Mendoza *et al.* 2010). En esta tesis las altas abundancias del grupo funcional epipelágico en las primaveras del 2010-2013 concuerdan con ese estudio, ya que hubo una alta abundancia cercano a la costa influenciada por el período cálido que favorece una alta productividad en el sistema y por ende una alta disponibilidad de alimento que les permite poder desarrollarse exitosamente.

En el Sistema de Corrientes de California (SCC) algunos autores han mencionado que los procesos costeros de surgencia tipo Ekman influyen sobre la productividad biológica de manera directa o indirecta (p.e. Barber & Smith 1981), afectan la distribución de los organismos que ahí habitan y se asume que son los responsables de la permanencia de poblaciones masivas de peces pelágicos con importancia comercial (Bakun & Nelson 1977). En este sistema la distribución y reproducción de los peces pelágicos costeros es ampliamente influida por tres procesos derivados del viento (Bakun & Parrish 1982): 1)

turbulencia, ya que rompe y dispersa la capa fina de partículas alimenticias y resulta en concentraciones menores a las necesarias para que las larvas puedan sobrevivir (Lasker 1975, 1978); 2) transporte de Ekman, que ocasiona el traslado de huevos y larvas a zonas hacia mar abierto que, aparentemente, tiene condiciones que son desfavorables para la supervivencia de los estadios tempranos (Parrish *et al.* 1981, 1983); y 3) surgencia costera, como la fuente promotora de los altos niveles de producción primaria y biológica en general.

La temperatura uno de los factores que más afectan la distribución de las especies (Levinton 1982). Cambios en las condiciones térmicas del SCC propician aumentos o decrementos en el área de desove de la sardina, *Sardinops caeruleus* (Lluch-Belda *et al.* 1991a): durante años cálidos una porción poblacional se desplaza al norte de Punta Eugenia, lugar considerado como un centro de desove permanente y se expande la zona de desove hasta latitudes más altas, siempre y cuando existan condiciones óptimas de alimentación; en años fríos prácticamente no existen desoves al norte de Punta Eugenia. Adicionalmente, los incrementos en el área de reproducción se relacionan con una mayor abundancia, reflejada en los registros de capturas comerciales a lo largo del sistema.

Aparentemente algo similar ocurre con la población de sardina de la Corriente de Humboldt (Lluch-Belda *et al.* 1992a) y con la caballa *Scomber japonicus* del SCC; pero el comportamiento es inverso en el jurel *Trachurus symmetricus* que presenta desoves en zonas oceánicas, expansiones durante años fríos y contracciones en años cálidos. También, algunos autores han mencionado que en el SCC los procesos costeros de surgencia tipo Ekman al influir sobre la productividad biológica de manera directa o indirecta (p.e. Barber & Smith 1981), afectan la distribución de los organismos que ahí

habitan y se asume que son los responsables de la permanencia de poblaciones masivas de peces pelágicos con importancia comercial (Bakun & Nelson 1977).

En el centro de Chile, Díaz-Astudillo *et al.* (2019). Estudiaron las variaciones estacionales de corto plazo (semanal) del ictioplancton cercano a la costa en donde encontró que las especies con dinámicas excepcionales como *E. ringens* estuvieron negativamente relacionadas con el estrés del viento zonal y positivamente relacionados con SST y la estratificación térmica, lo que sugiere que vientos del oeste locales promueven la retención de las larvas de anchoveta, cerca de la costa. Los análisis multivariados sugieren que cerca de un tercio de la variación de la composición y abundancia de postlarvas de peces pelágicos se explica por diferencias espaciales, y que el régimen de viento y la temperatura sólo tuvieron un efecto marginal. Por ejemplo, los juveniles de jurel chileno *T. murphyi*. Se encontraron cerca de la zona cerca de la costa en el primer período de estudio, y fueron altamente relacionadas con la temperatura del agua, especialmente a SST y la estratificación térmica, pero estas relaciones no fueron significativas. Se observó este mismo patrón de respuestas para parámetro físico de temperatura en una escala interanual para el grupo funcional epipelágico en el período de estudio para la primavera del 2010-2013.

Recientemente, en la bahía El Quisco, Rodríguez-Valentino *et al.* (2018) describieron que una escala interanual, las cohortes de sardina común, *S. bentincki*, presentaron variabilidad en rasgos de historia de vida temprana estimados por análisis de la microestructura de los otolitos. Temporalmente, los cambios detectables anteriores fueron una disminución en el tamaño en el momento del agotamiento del saco vitelino, y el de las larvas de tamaño entre 2010 y 2011, lo que indica que la larva más pequeña a la misma edad se produjo a partir de 2011 y en los años en curso era probablemente asociado con

una reducción en el tamaño del huevo. En 2012, un aumento de la SST produjo una disminución en la abundancia de larvas junto con un aumento en el tamaño de los otolitos por talla y un cambio en las fechas de absorción del saco vitelino, que pasó de finales del invierno (2010 - 2011) a mediados y finales de la primavera. Por último, durante el 2013, el período principal de absorción del saco vitelino se produjo a principios de invierno con un aumento simultáneo de la abundancia de larvas y una disminución en el tamaño de longitud del otolito, pero similares tasas de crecimiento en comparación con la cohorte de primavera del mismo año. Durante el período estudiado, no se detectaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento de las larvas de peces y tasas de crecimiento individuales calculadas a posteriori. La concentración de Chl-a disminuyó de 2010 a 2013.

En la bahía El Quisco, se produce un aumento en la temperatura del agua de mar y la concentración de clorofila en las aguas superficiales desde el invierno austral hasta la primavera (Hernández-Miranda *et al.* 2003). Esta variabilidad puede explicar las diferencias en la abundancia del grupo funcional epipelágico durante el período de estudio ya que los años con aguas más cálidas hubo un aumento de su abundancia. Las fases más cálidas podrían favorecer la reproducción y desarrollo de las especies epipelágicas, ya que las historias de vida de estas especies se caracterizan por poseer ciclos de vida cortos, por lo tanto, responden más rápido a un aumento de la temperatura (Serra 1983, Cubillos 1991).

En cambio, especies bentónicas y demersales tuvieron una respuesta opuesta. Esto podría sugerir que al ser especies con ciclos de vida más largos y las cuales se caracterizan por tener un cambio de hábitat en donde quizá en la columna de agua pueden ser importante

pero cuando llegan a los bentos y se asientan la disponibilidad del alimento es menor, o la depredación es mayor, reduciendo su sobrevivencia.

Con respecto a los peces mesopelágicos en el HCS, han sido poco investigados y la biología de las primeras etapas de este sistema es casi desconocido (Acuña 1986, 1987, Kong & Meléndez 1991, ver Rodríguez & Castro 2000 para una revisión). Algunas especies del grupo funcional mesopelágico como por ejemplo: Stomiiformes se producen en las principales zonas de afloramiento del Hemisferio Sur: *Maurolicus walvisensis* el más extendido y recogido con frecuencia a lo largo de la corriente de Benguela, y *M. parvipinnis* distribuido a lo largo del Pacífico Sudeste (Parin & Kobylansky 1996). Existe más información biológica sobre *M. walvisensis*, que solía ser conocido como *M. muelleri*. Estas especies desovan durante todo el año, con picos a finales del invierno hasta la primavera (Young *et al.*, 1987, Armstrong & Prosch 1991, Prosch 1991). Las poblaciones de desove se limitan al talud continental (Robertson 1976, Hulley & Prosch 1987). Sin embargo, existe cierta controversia en la literatura sobre la relación entre el desove y la surgencia. John & Kloppmann (1993) sugirieron que los huevos desovados en profundidad son transportados a las capas más superficiales por la circulación de surgencia. Olivar *et al.* (1992) Sugirió que *Maurolicus* en el sistema de Benguela evita la influencia directa del fuerte afloramiento costero; proponiendo así que sus huevos y larvas o bien podrán ser transportados por las intrusiones de agua en alta mar a la zona costera, o que alguno de desove se produce cerca de la costa como adultos han sido reportados a veces cerca de la costa. Sin embargo, Landaeta & Castro (2002) propusieron que existe una estrategia de desove *M. parvipinnis* desova a media profundidad a principios de primavera en asociación con las Aguas Ecuatoriales SubSuperficiales (AESS) de la plataforma continental donde sus larvas son transportadas hacia la costa y pueden

desarrollarse en un ambiente rico en alimentos. Esta estrategia podría estar relacionado además con algunos invertebrados como el copépodo *Rhincalanus nasutus* (Castro *et al.* 1993) y el langostino colorado *Pleuroncodes monodon* (Gallardo *et al.* 1994, Roa *et al.* 1995) los cuales también utilizan el transporte superficial de las AESS para acercarse a la costa.

Esta investigación es interesante cuando se considera que la mayoría de los estudios sobre zonas de afloramiento relacionan las estrategias reproductivas de especies que habitan en la parte superior de la columna de agua como por ejemplo anchoas y sardinas al aumentar el nivel de producción en la zona eufótica, pero descuidan un gran conjunto de organismos que ocurren más profundo que, como se muestra en este estudio, también puede beneficiarse del aumento de la producción de plancton. También muestran hallazgos sobre la historia temprana de la vida de *M. parvipinnis* y son incluso más relevante ya que no solo admiten la hipótesis de la tríada fundamental que destaca la importancia de los procesos de enriquecimiento, concentración de organismos alimentarios y retención de larvas para mejorar las larvas y supervivencia juvenil (Bakun 1996) pero también porque extienden la aplicabilidad de esta hipótesis a los peces mesopelágicos.

La alta variabilidad en la velocidad y dirección del viento puede reducir la advección en alta mar de la capa superficial de Ekman, aumentando el tiempo de residencia de los organismos planctónicos superficiales cerca de las zonas costeras (Palma *et al.* 2006), donde se alimenta con éxito y el crecimiento de las primeras etapas de la vida los peces son altos (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Landaeta & Castro 2006a).

Los resultados de esta tesis mostraron que para el grupo funcional mesopelágico hay una alta abundancia de estas especies durante la primavera del 2010-2013 cerca a la costa, asociado significativamente con un aumento en el transporte de Ekman de la superficie,

lo que aumenta la afluencia de aguas frías ascendentes provocando una reducción en la temperatura. Según Narváez *et al.* (2015), El Quisco presenta una respuesta rápida a los vientos favorables a la surgencia, pudiendo tener un impacto mayor sobre estadios tempranos de los peces. En ese sentido, los eventos de afloramiento podrían influir sobre la abundancia de las larvas de este grupo funcional. El ascenso e intrusión de las aguas SubSuperficiales, después de los vientos intensos del sur y suroeste, aumenta la producción primaria y secundaria (Avaria *et al.* 1989, Kuznar *et al.* 2009).

La presencia de larvas de peces mesopelágicos en las zonas costeras en este período bien puede deberse a la intrusión de agua en alta mar durante el invierno y la primavera (Hernández-Miranda *et al.* 2003).

En el centro de Chile se han hecho muchos estudios relacionados con la biología de especies de peces con un alto valor comercial importantes para la economía chilena como los peces pelágicos (Cury *et al.* 2000; Cubillos *et al.*, 2001; Cubillos & Arcos, 2002 Chávez & Messié 2009), sin embargo, hay escasa información acerca de especies de peces bentónicas.

En el centro de Chile, estudios recientes han demostrado que varias especies bentónicas que habitan en aguas poco profundas acoplan su eclosión con el ciclo lunar, lo que puede estar asociado con una mayor retención de larvas (p.e., pejesapo *Gobiesox marmoratus*, Contreras *et al.* 2013) o favorecen la conectividad de la población (p.e., el trombollito *Helcogrammoides chilensis*, Palacios-Fuentes *et al.* 2014). Estas especies se caracterizan por una duración larval pelágica relativamente larga, que varía de 50 a 140 días (Plaza *et al.* 2013, Mansur *et al.* 2014), lo que plantea un escenario complejo para la supervivencia y el reclutamiento de postlarvas cerca de la costa.

En arrecifes rocosos cercanos a la costa, las etapas de larvas de peces de las especies bentónicas pueden ocurrir en gran abundancia y riqueza de especies (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Kent *et al.* 2013). Debido a que la mayoría de las especies costeras ponen huevos demersales (i.e., Navarrete-Fernández *et al.* 2014) y sus larvas dominan en los conjuntos de larvas de peces cercanos a la costa (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Borges *et al.* 2007). Entonces estas investigaciones concuerdan con los resultados de estas investigaciones donde el grupo funcional Bentónico fue el que tuvo mayor abundancia y riqueza de especies.

Las especies de peces intermareales con huevos bentónicos, como los trombollitos, probablemente no se vean afectadas por los procesos advectivos hasta que eclosionen, lo que reduce las posibilidades de transporte hacia fuera de la costa. Además, los eventos de eclosión pueden sincronizarse con las mareas (i.e., durante el cuarto menguante y / o cuarto creciente), lo que aumenta la retención costera (p.e *G. marmoratus*, Contreras *et al.* 2013).

La eclosión puede tener lugar durante la sicigia, aumentando la advección hacia alta mar (p.e, *Helcogrammoides chilensis*, Palacios-Fuentes *et al.* 2014), mientras que algunas especies tienen una larga duración larval pelágica antes del asentamiento (hasta 100 días en *Hypsoblennius sordidus*, y hasta 124 días en *Scartichthys viridis*, Mansur *et al.* 2014).

La distribución de las larvas de Blenniidae y Gobiidae alrededor de las Islas Medes en el Mar Mediterráneo muestra que se recolectaron no solo en la costa sino también en la plataforma continental a una distancia considerable de los hábitats de los adultos de estas especies (Sabatés *et al.* 2003). Del mismo modo, las larvas de *H. chilensis* y *H. sordidus* se pueden encontrar en baja abundancia en aguas del talud continental (> 10 km de la costa) frente a la costa chilena durante la primavera y el invierno (Landaeta *et al.* 2008).

Gran parte de los estudios han encontrado que la temperatura del agua de mar influye positivamente y significativamente sobre las tasas de crecimiento larvales, siendo unos de los factores principales en el desarrollo de los organismos (Sponaugle *et al.* 2006, Grorud-Colvert & Sponaugle 2011). Asociado con el crecimiento, buena parte de los estudios han encontrado que la temperatura genera un aumento en las tasas de crecimiento, debido a la aceleración del metabolismo, acortando la duración de los estadios tempranos (Blaxter 1992, McCormick & Molony 1995, Sponaugle *et al.* 2006, Azocar *et al.* 2014). También es una propiedad determinante, ya que influye sobre el tamaño larval, la duración pelágica larval, desarrollo y supervivencia (Clady 1976, Blaxter 1992, Green & Fisher 2004, Bergenius *et al.* 2005). Sin embargo, en esta tesis se encontró un patrón diferente para el grupo funcional Bentónico en donde los años más cálidos la abundancia de este grupo fue menor, y en año más fríos favorecieron un aumento en la abundancia de este grupo funcional.

En Chile las investigaciones referidas a especies intermareales son escasas y remitidas principalmente a la zona central y sur del país donde los estudios realizados en Chile central (Varas & Ojeda 1990, Muñoz & Ojeda 1997, Muñoz & Ojeda 1998) analizan esto desde un enfoque comunitario, contemplando el análisis de la composición y estructura trófica de estos ensambles. En esta tesis las abundancias del grupo funcional costero pelágico estuvieron correlacionada positivamente con el viento, transporte de Ekman y altas concentraciones de clorofila-a; Es decir, los peces de este grupo tienden a aumentar su abundancia cuando hay menos viento esto se podría asociar porque durante los períodos de transición, el anticiclón subtropical del Pacífico sudoriental se mueve, produciendo una gran variabilidad del viento asociada con perturbaciones frontales y bajas costeras (Rutllant *et al.* 2004). La alta variabilidad en la velocidad y dirección del

viento puede reducir la advección en alta mar de la capa superficial de Ekman, aumentando el tiempo de residencia de los organismos planctónicos superficiales cerca de las zonas costeras (Palma *et al.* 2006), donde se alimenta con éxito y el crecimiento de las primeras etapas de la vida los peces son altos (Hernández-Miranda *et al.* 2003, Landaeta & Castro 2006a). Sin embargo, estas tendencias estacionales pueden verse afectadas por procesos físicos que ocurren a escalas temporales más grandes, como señales interanuales como eventos de El Niño y La niña (Landaeta *et al.* 2009).

Índices ecológicos

Los parámetros comunitarios muestran que los máximos valores de riqueza de especies y diversidad ictiológica se representan en las estaciones de primavera y verano respectivamente, esto puede ser explicado por eventos de surgencia que se intensifican verano (Fuenzalida 1992). En donde la variación del régimen de surgencia afecta y quizás controla la composición y abundancia de las agrupaciones de especies en sistemas de corrientes de bordes orientales (California, Perú, Canarias y Benguela) (Olivar & Shelton, 1993). Esta relación se basa en lo que señaló Grossman (1978) quien registra que la composición taxonómica estaría fuertemente correlacionada con los cambios en la productividad; no obstante, es importante destacar que estos parámetros, así como también como la abundancia pueden variar según las condiciones físicas ambientales existentes (Thomson & Lehner 1976).

Algunos estudios en ambientes intermareales rocosos (e.g., Bosman *et al.* 1987, Fujita *et al.* 1989, Ormond & Banaimoon 1994, Raffaelli & Hawkins 1996) sugieren fuertemente que los afloramientos costeros, por efecto del aumento de nutrientes y de condiciones físicas más favorables, podrían tener un efecto positivo (en sentido cuantitativo y no valórico), permitiendo a los organismos litorales incrementar su abundancia o incluso su

riqueza específica. Sin embargo, estudios realizados en comunidades submareales de fondos blandos en Antofagasta, Chile, sugieren que el efecto de la surgencia también podría ser negativo, llevando a fuertes disminuciones en biomasa debido a anoxia (Zúñiga *et al.* 1983). Landaeta *et al.* (2006), Yannicelli *et al.* (2006). señalaron que varios procesos oceanográficos pueden influir en la composición y abundancia del zoo e ictioplancton; entre ellos, la circulación estuarina (Palma & Silva 2004, Landaeta & Castro 2006), corrientes costeras (Lanksbury *et al.* 2005), mareas (Jager 2001) y la estratificación de la columna de agua (Lee *et al.* 2005, Bustos *et al.* 2007). A su vez, los organismos planctónicos presentan conductas de migración vertical diaria y/o migraciones ontogenéticas que les permiten mantenerse y/o ser transportados hacia áreas favorables para su crecimiento y sobrevivencia (Lopes 1979, Bailey & Picquelle 2002, Landaeta & Castro 2002).

El Golfo de California tiene uno de los ecosistemas más diversos en el Pacífico Este debido a que está influenciado por eventos de surgencia (Castro-Aguirre *et al.* 1995). En donde la riqueza de peces disminuye de sur a norte relacionado con la latitud geográfica y el descenso de temperatura (Horn, 1980). Algunas investigaciones en el Golfo de California en periodos de verano e invierno como por ejemplo Sánchez-Velasco *et al.* (2009) observaron que entre 2002 y 2006 una alta variación estacional en la parte norte del Golfo, contenían mayor número de taxa en verano y el más bajo en invierno, esto podría sugerir que la diversidad de especies durante el verano es una consecuencia de la invasión de aguas tropicales al sur de las grandes islas, junto con el calentamiento solar de la parte superior del Golfo que permite la reproducción de especies tropicales en toda la zona (Aceves-Medina *et al.*, 2004), lo cual coinciden con la máxima intrusión durante el verano del ASE (Lavín *et al.*, 1997). Otros trabajos realizados en la Corriente de

California, indican una alta diversidad en esta zona han registrado 249 taxa recolectados en 31,214 muestras (Moser & Smith 1993), Jiménez-Rosenberg *et al.* (2000) describen la presencia de 214 taxa en la región norte de la costa de Baja California y Franco-Gordo *et al.* (1999) registran apenas 102 provenientes de la región de Jalisco y Colima. Algunos estudios en ambientes intermareales rocosos (e.g., Bosman *et al.* 1987, Fujita *et al.* 1989, Ormond & Banaimoon 1994, Raffaelli & Hawkins 1996) sugieren fuertemente que los afloramientos costeros, por efecto del aumento de nutrientes y de condiciones físicas más favorables, podrían tener un efecto positivo (en sentido cuantitativo y no valórico), permitiendo a los organismos litorales incrementar su abundancia o incluso su riqueza específica. En general las áreas costeras se caracterizan por tener baja diversidad y alta abundancia generada por unas cuantas especies dominantes (Nybakken, 1988).

En este estudio los parámetros comunitarios en la primavera del 2010-2013 para los diferentes grupos funcionales mostraron diferencias significativas únicamente para el grupo funcional bentónico en donde este fue el grupo con mayor riqueza y diversidad del ensamble. Esto podría ocurrir ya que poseen historias de vida distintas a los demás grupos, como por ejemplo ciclos de vida más largos que consiste en una fase larval pelágica dispersiva que dura de varios días a varios meses, y un asentamiento en su fase adulta bentónica asociada con un ambiente de arrecife (Cowen & Sponaugle 2009; Smith & Shima, 2011).

CONCLUSIONES

La variabilidad de las condiciones meteorológicas y oceanográficas en la bahía de El Quisco en las primaveras del 2010-2013 a escala interanual influyó de forma diferencial en la composición y abundancia del ictioplancton costero de los diferentes grupos funcionales estudiados (Bentónico, Epipelágico, Costero pelágico, Mesopelágico,

Demersal y Bentónico). Esto debido a que el entorno cercano a la costa representa un hábitat altamente variable debido a que varias perturbaciones físicas afectaron la zona costera (Patrick & Strydom 2014) estas perturbaciones pudieron haber ocasionado fuertes cambios en la columna de agua en escalas de tiempo cortas, lo que indujo la respuesta biológica de los diferentes grupos funcionales (Peterson & Bellantoni 1987, Azeiteiro *et al.* 2006). En donde:

1. El grupo funcional epipelágico fue el grupo más sensitivo al aumento de la temperatura, con altas abundancias en períodos cálidos.
2. El grupo funcional Bentónico tuvo una respuesta opuesta que el grupo funcional epipelágico, al disminuir la temperatura hubo mayor abundancia de este grupo funcional.
3. El Grupo funcional mesopelágico tuvo mayor abundancia por un incremento en el transporte de Ekman negativo que lo típico, estas especies viven en aguas oceánicas y dicho transporte permitió que las larvas ingresaran a la zona costera a través del transporte de las corrientes superficiales.

Es importa mencionar que se debe considerar hacer más estudios en donde involucren los diferentes grupos funcionales ya que la mayoría de los estudios en zonas de afloramiento se basan en especies comerciales como por ejemplo anchoas y sardinas y pocos estudios donde involucran a especies que habitan en el fondo de la columna de agua como por ejemplo el grupo funcional bentónico y demersal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acuña, E. 1986. El recurso mictófidios (Pisces, Myctophidae): antecedentes en aguas chilenas y marco de referencia para su investigación p. 315-339. En: La Pesca en Chile. P. Arana (Ed.). PUCV.

Acuña, E. 1987. Distribution of myctophid fishes in the Eastern Pacific Ocean off northern Chile (18° 30' to 30° 30' S). Biol. pesq.16: 63-78.

Alvarado, J & J. Aguilar. 2009. Batimetría, salinidad, temperatura y oxígeno disuelto en aguas del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 57: 19-29.

Armstrong, M.J., and Prosch, R.M. 1991. Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in the southern Benguela system. S. Afr. J. Mar. Sci. 10: 13–28.

Avaria S, S Palma, H Sievers & N Silva. 1989. Revisión sobre aspectos oceanográficos físicos, químicos y planctónicos de la bahía de Valparaíso y áreas adyacentes. Biol. pesq.18:67-96.

Aceves-Medina, G., S.P.A. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes Rodríguez, R.J. Saldierna-Martínez & P.E. Smith. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. J Fish Biol. 65, 832–847.

Azeiteiro, UM, L Bacelar-Nicolau, P Resende, F Goncalvez & MJ Pereira. 2006. Larval fish distribution in shallow coastal waters of North Western Iberia (NE Atlantic). Estuar. Coast. Shelf.S 69: 554–566.

- Azocar, C. G. Claramunt, F. Yañez & M. Futagawa, 2014.** Efecto de la temperatura sobre el desarrollo embrionario y larval de *Graus nigra* (Kyphosidae) del norte de Chile. RBMO 49(1): 111-122.
- Bailey, K.M & S.J Picquelle. 2002.** Larval distribution and offshore spawning flatfish in the Gulf of Alaska: potential transpon pathways and enhanced onshore transpon during ENSO events. Mar Ecol-Prog Ser. 236: 205-217.
- Bakun, A., & C. S. Nelson. 1977.** Climatology of upwelling related processes off Baja California. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invesr. Rep. 19.107-127.
- Bakun, A. & R. H. Parrish. 1980.** Environmental inputs to fishery population models for Eastern Boundary Currents Regions. IOC, Workshop Report 28: 67 104.
- Bakun, A & R. Parrish. 1982.** Turbulence, transport, and pelagic fish in the California and Peru Current systems. Calcofi. Reports.123: 99-112.
- Bakun, A. 1990.** El cambio climático global y la intensificación de la surgencia del océano costero. Science 247 198-201.
- Bakun, A & CS Nelson. 1991.** The seasonal cycle of wind-stress curl in subtropical eastern boundary current regions. J Phys. Oceanogr. 21: 1815-1834.
- Bakun, A. 1996.** Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, in cooperation with Cibnor, La Paz BCS, México: 61:323.
- Balbontín, F & R. Pérez. 1979.** Modalidad de postura, huevos y estados larvales de *Hypsoblennius sordidus* (Bennett) en la Bahía de Valparaíso (Blenniidae: Perciformes). Revista. RBMO, 16: 311-318.

- Balbontín, F. & R. Bravo. 1999.** Distribución, abundancia y agrupaciones del ictioplancton en un área de desove de merluza común frente a Valparaíso. Revista. RBMO, 34: 233-260.
- Barber R & R Smith. 1981.** Coastal upwelling ecosystems. En: Analysis of marine ecosystems. Ed. by R. Longhurst. Academic Press. 31-68.
- Baro Domínguez, J.; ABAD, R.; Camiñas Hernandez, J. A. 2004.** La pesca en el Mediterráneo Andaluz. Málaga: Unicaja Fundación.
- Beldade, R., T Pedro & E. Gonçalves. 2007.** Pelagic larval duration of the 10 temperate cryptobenthic fishes. J. Fish. Biol, 71: 376-382.
- Berasategui., AD, E.M Acha y N.C Fernández-Araoz. 2004.** Patrones espaciales de ensamblajes de ictioplancton en el estuario del Río de la Plata (Argentina, Uruguay). Estuar Coast. Shelf Sci., 60: 599-610.
- Bergenius, M., M McCormick, M. Meekan & D. Robertson. 2005.** Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. Mar. Biol, 147: 291-300.
- Bernal, P. F Robles & O. Rojas. 1983.** Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Perú-Chile. FAO Fish Rep. 291: 683-711
- Billington, N. 1991.** A Comparison of Three Methods of Measuring Phytoplankton Biomass on a Daily and Seasonal Basis. Hydrobiology 226: 1-15.
- Blaxter, J.H.S. 1992.** The effect of temperature on larval fishes. Neth. J. Zool 42: 336-357.
- Borges., R. R, Ben-Hamadou, M.A Chicharo, P. Ré & E.J Gonçalves. 2007.** Horizontal spatial and temporal distribution patterns of nearshore larval fish assemblages at a temperate rocky shore. Estuarine, Estuar Coast Shelf Sci 71: 412-428.

- Bosman, A.L. P.A.R Hockey & W.R Siegfried. 1987.** The influence of coastal upwelling on the functional structure of rocky intertidal communities. *Oecologia* 72: 226-232.
- Bosman, A.L. PAR Hockey & W.R Siegfried.1987.** The influence of coastal upwelling on the functional structure of rocky intertidal communities. *Oecologia* 72: 226-232.
- Brower, E.J. & J.H. Zar. 1977.** Field and laboratory methods for general ecology. Wm.C. Brown Company Publishers: 194.
- Bustos, C.A. F. Balbotín & M.F Landaeta. 2007.** Spawning of the southern hake *Merluccius australis* (Pisces: Merlucciidae) in Chilean fiords. *Fish Res* 83: 23-32.
- Bustos-Obregón, E & Hartley, B. 2008.** Ecotoxicology and testicular damage (Environmental chemical pollution). A Review. *Int. J. Morphol.*, 26(4):833-40.
- Bustos-Obregón, E.; Hartley, R.; & Catriao R. 2008.** Histopathological effects of boron on mouse liver. *Int. J. Morphol.* 26 (1):155- 64.
- Castillo, G., H. Muñoz, H. González & P. Bernal. 1991.** Análisis diario de la variabilidad de la abundancia y el tamaño de las larvas de peces en relación con las intrusiones de agua oceánica en las zonas costeras. *Biol. Pesq*, 20: 21 - 35.
- Castro, L.R. Bernal P.A, Troncoso, V.A. 1993.** Coastal intrusion of copepods: mechanisms and consequences on the population biology of *Rhincalanus nasutus*. *J Plankton Res* 15(5): 501–515
- Castro-Aguirre, J. L., E. F. Balart y J. Arvizu-Martínez. 1995.** Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 5:57-78.

- Castro LR, Salinas GR, Hernández EH 2000.** Environmental influences on the winter spawning of the anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 197: 247–258.
- Castro, L.R., G.R. Salinas & E.H. Hernandez. 2000b.** Environmental influences on winter spawning of the anchoveta, *Engraulis rigens*, off Central Chile. *Mar. Ecol. Prog.* 197: 247–258 197: 247–258.
- Castro, L., A. Llanos, J. Blanco, E. Tarifeo, R. Escibano & M.F. Landaeta. 2002.** Latitudinal variations in spawning habitat characteristics: Inuence on the early life history traits of the anchoveta *Engraulis ringens*, onorthern and central Chile. *GLOBEC Newsletter* 16: 4245.
- Catul, V., M. Gauns & P. K. Karuppasamy, 2011.** A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Fish Biol. Fish.* 21: 339-354.doi:10.1007/s11160-010-9176-4.
- Chavez, F.P., Messie, M. 2009.** A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 83:80– 96.
- Clady, M.D. 1976.** Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch, *Percaflavescens*. *J Fish Res Board Can* 33:1887-1893
- Cole, J. & McGlade. 1998.** Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 8: 445-471.
- Contreras, J., M. Landaeta, G. Plaza, F. Ojeda & C. Bustos. 2013.** The contrasting hatching patterns and larval growth of two sympatric clingfishes inferred by otolith microstructure analysis. *Mar. Freshwater. Res.* 64: 157–167.
- Cowen, R. K. & Sponaugle, S. 2009.** Larval dispersal and marine population connectivity. *Annu Rev Mar Sci*, 1, pp. 443-466, 1941-1405.

- Crecco, V.A. & Savoy, T.F. 1984.** Effects of fluctuations in hydrographic conditions on year-class strength of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1216–1223.
- Cubillos, L. 1991.** Estimación mensual de la biomasa, reclutamiento y mortalidad por pesca de la anchoveta (*Engraulis ringens*) de la zona norte de Chile en el período 1986-1989. *Biol. Pesq.*, 20: 49-59.
- Cubillos, L., T.M.D. Canales, A. Bucarey, Rojas & R. Alarcón. 1999a.** Época reproductiva y talla media de primera madurez de *Strangomera bentincki*, y *Engraulis ringens* en el período 1993-1997 en la zona centro sur de Chile. *Investigaciones Marinas* 27: 73-85.
- Cubillos, L.A., D.F. Arcos, D.A. Bucarey & M.T. Canales. 2001.** Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano (37°S-73°W), Chile: a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.*, 14: 115-124
- Cubillos, L. & D. Arcos. 2002.** Recruitment of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central-south Chile in the 1990s and the impact of the 1997-1998 El Niño. *Aquat. Living Resour.*, 15: 87-94.
- Cubillos L.A, Serra R & P. Freon. 2007.** Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy stocks in the Humboldt Current System. *Aqu. Liv. Res.* 20, 69-75
- Cury, P., & Pauly, D. 2000.** Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. *Ecol Res*, 15(1): 101-106.
- Cury, P. & C. Roy. 1989.** Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.
- Cushing, D.H. 1975.** Marine ecology and fisheries, Cambridge University Press, London and New York.

- Cushing, D.H. 1990.** Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26: 249-293.
- Cullen, J.J. & R.W Eppley. 1981.** Chlorophyll maximum layers of Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Océano. Acta* 4, 23-32.
- Daneri, G., V. Dellarossa, R. Quiñones, B. Jacob, P. Montero & O. Ulloa. 2000.** Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar Ecol Prog Ser* 197: 41-49.
- Díaz-Astudillo, M., M.I. Castillo, M.A. Cáceres, G. Plaza & M.F. Landaeta. 2017** Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. *Mar Biol Res.* DOI: 10.1080/17451000.2017.1335872.
- Dunne, J.P., J.W. Murray & A.K. Aufdenkampe. 1999.** Silicon-nitrogen coupling in the equatorial Pacific upwelling zone. *Global. Biogeochem. Cy*, 13: 715-726.
- Escribano, R. & L.R. Castro. 2004.** Plancton y Productividad. Consejo Nacional del Libro y la Lectura, Universidad de Concepción, Concepción. 700 pp.
- Escribano, R., Hidalgo & H. González. 2007.** Variación estacional e interanual del mesozooplankton en la zona de surgencia costera frente al centro-sur de Chile. *Avances en Oceanografía* 75: 470-485.
- Evseenko, S. A., 2006.** On species composition and distribution of lantern fish larvae (Myctophidae) in the eastern South Pacific. *J Ichthyol* 46: S110-S115.doi:10.1134/S0032945206100080.
- Fiedler, P.C. 1982.** Fine-scale spatial pattern in the coastal epiplankton: Description and functional significance. Tesis Doctoral, Univ. California, San Diego. 94 pp.

- Franco-Gordo C, Flores-Vargas R, Navarro-Rodríguez C, FunesRodríguez R, Saldierna-Martínez R. 1999.** Ictioplankton de las costas de Jalisco y Colima, México. (diciembre de 1995 a diciembre de 1996). *Cienc. Mar.* 25: 107–118.
- Franco-Gordo, C. E.G.-D.E.S.-M. 2002.** Larval fish assemblages in waters off central Pacific coast of Mexico. *J. Plankton Res*, 24: 775-784.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez, A. E. Filonov, I. E. Tereshchenko & J. Freire. 2004.** Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997–1998 along the central Pacific coast of México. *Prog. Oceanogr.* 63 (3): 99–123.
- Franco, F.G., A. De la Cruz, N. Rocha, G. Navarrete, E. Flores, S. Kato, L. Sánchez, Abarca & C. Bedia. 1985.** Manual de ecología. In: E.T.S. A. (ed.) Segunda edición México D. F, México.
- Fry, J.E.J. 1971.** The effects of environmental factors on the physiology of fish. End: W.S. Hoar & D.J. Randall (eds), *Fish Physiol*, Academic Press, New York.
- Fuenzalida, R. 1992.** Procesos de surgencia en la región norte de Chile, latitudes 20°30'S-21°45'S. *Invest. Cient. Tec., Ser. Ciencias del Mar*, 2: 12-30.
- Fujita, R.M, P.A. Weeler & RI Edwards. 1989.** Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar Ecol-Prog Ser* 53: 293-303.
- Gallardo, V.A, F.D Carrasco, R. Roa & J.I Cañete. 1994.** Ecological patterns in the benthic macrobiota across the continental shelf off central Chile. *Ophelia* 40: 167-188.
- Gaxiola-Castro G, R. Durazo, B., Lavaniegos, M.E De la Cruz-Orozco, E Millán-Núñez, L Soto-Mardones & J Cepeda-Morales. 2008.** Pelagic ecosystem response to interannual variability off Baja California. *Cienc Mar* 34: 263-270.
- Gjøsaeter, J. & K. Kawaguchi, 1980.** A review of the world resources of mesopelagic

fish. *Fao Fish Technical Papers* 193: 1-153.

Green, B. and R. Fisher. 2004. Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *J Exp Mar Biol Ecol* 299:115-132.

Grorud-Colvert K, Sponaugle S 2011. Variability in temperature affects trait-mediated survival of a newly settled coral reef fish. *Oecologia* 165: 675–6862.

Grunewald A, C Morales, H González, C Sylvester & R Castro. 2002. Grazing impact of copepod assemblages and gravitational flux in coastal and oceanic waters off central Chile during two contrasting seasons. *J Plankton Res* 24: 55-67.

Harley, C.D.G., A.R. Hughes, K.M. Hultgren, B.G. Miner, C.J.B. Sorte, C.S. Thornber, L.F. Rodriguez, M. Tomanek & S.L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett*, 9: 228–241.

Harris, D.A.K., P. Pathan, A. Gothkar, W. Joshi, Chivasa & P. Nyamudeza. 2001. On-farm seed priming: using participatory methods to revive and refine a key technology. *Agric. Sys*, 69: 151-164.

Harris, S.A. & D.P. Cyrus. 2000. Comparison of larval fish assemblages in three large estuarine systems, Kwazulu-Natal, South Africa. *Mar. Biol*, 137: 527-541.

Herbland, A.D., P. Delmas, B. Laborde, Sautour & F. Artigas. 1998. Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanol. Acta* 21: 279-291.

Hernández EH, Castro LR 2000. Larval growth of the anchoveta, *Engraulis ringens*, during the winter spawning season off central Chile. *Fish Bull* 98:704–710
Hulley PA, Prosch RM (1987) Mesopelagic fish derivatives in the southern Benguela upwelling region. In: Payne AIL, Gulland JA, Brink KH (eds) *The Bengel and Comparative Ecosystems*. S Afr J Mar Sci 5:597–611
John HCh, Kloppmann M (1993) The vertical distribution of

Hernández-Miranda, E., A.T. Palma & F.P. Ojeda. 2003. Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: temporal and spatial patterns. *Estuar. Coast. Shelf. S.*, 56:1075–92.

Hernández-Miranda, E. R., Veas, F. Labra, A., Araneda, F.D. Carrasco, M. Salamanca, J.M., Rojas & R. Quiñones. 2009. Biodiversidad del ecosistema costero adyacente a la desembocadura del Río Itata. En: Parra O, JC Castilla, H Romero, RA Quiñones & A Camaño (eds). *La cuenca hidrográfica del Río Itata: Aportes científicos para su gestión sustentable*, pp. 143-159. Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

Herrera, G.A., A. Llanos-Rivera & M.F. Landaeta. 2007. Larvae of the sand stargazer *Sindoscopus australis* and notes on the development of Dactyloscopidae (Perciformes: Blennioidei). *Zootaxa* 1401: 63-68.

Hernández-León S. 2008. Natural variability of fisheries and lunar illumination: a hypothesis. *Fish. Fish.*, 9: 138-154.

Hidalgo & R. Escribano. 2007. Acoplamiento de los ciclos de vida de los copépodos *Calanus chilensis* y *Centropages brachiatus* a la variabilidad inducida por afloramientos en la región centro-sur de Chile. *Prog. Oceanogr.*, 75: 501-517.

Hormazabal, S., G. Shaffer, J. Letelier & O. Ulloa. 2001. Local and remote forcing of sea surface temperature in the coastal upwelling system off Chile. *J. Geophys. Res-Oceans*, 106 (C8): 16657, 16671.

Hulley, P. A., & R. M. Prosch. 1987. Mesopelagic fish derivatives in the southern Benguela upwelling region. In A. I. Payne, J. A. Gulland, and K. H. Brink, eds. *The Benguela and comparable ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5:597-611.

- Hunt, Jr. G, P. Stabeno, G. Walters, E. Sinclair, R. Brodeur, J. Napp & N. Bond. 2002.** Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep-Sea Research II* 49: 5821-5853.
- Hutchins DA, DiTullio GR, Zhang Y, Bruland KW 1998.** An iron limitation mosaic in the California upwelling regime. *Limnol. Oceanogr*, 43:1037-1054.
- Jager, Z. 2001.** Transpon and retention of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard nursery (Ems estuary). *J Sea Res* 45: 153-171.
- Jiménez-Rosenberg, S.P.A., G. Aceves-Medina, R. Avendaño-Ibarra, A. Hinojosa-Medina, S. Camarillo-Coop, R.J. SaldiernaMartínez, R. Funes-Rodríguez, M.E. Hernández-Rivas and T.R. Baumgartner-McBride. 2000.** Ictioplancton de la región sureña de la Corriente de California durante el fenómeno de El Niño septiembre 1997-octubre 1998. *Comunicaciones Académicas. Serie Ecológica. CICESE, México.*
- John, H.Ch. Kloppmann M. 1993.** The vertical distribution of eggs of *Maurolicus muelleri*. *S Afr J Mar Sci* 13:161–174
- Lee, O. R.D.M Nash & B.S Danilowicz.2005.** Small-scale spatio-temporal variability in ichthyoplankton and zooplankton distribution in relation to a tidal-mixing front in the Irish Sea. *ICES. J Mar Sci.* 62: 1021-1036.
- Karjalainen, J. O., Urpanen, T. Keskinen, H., Huuskonen, J., Sarvala, P., Valkeajarvi & T. Marjomaki. 2016.** Phenotypic plasticity in growth and fecundity induced by strong population fluctuations affects reproductive traits of female fish. *Ecol. Evol*, 6 (3): 779-790.
- Kent J, G Jenkins & S Acevedo. 2013.** Temporal and spatial patterns in ichthyoplankton assemblages in bay and open coastal environments. *J Fish Biol* 82: 408-429.

- Kingsford, M & M. Finn. 1997.** The influence of phase of the moon and physical processes on the input of presettlement fishes to coral reefs. *J.Fish. Biol*, 5: 176-205.
- Kong, I. & R. Meléndez. 1991.** Estudio taxonómico y sistemático de la ictiofauna de aguas profundas capturada entre Arica e isla Mocha. *Estud. Oceanol.*, 10: 1-81.
- Kuznar, J.C. Espinoza, S. Avaria, M. Valenzuela, C. Pavez & M. Egaña. 2009.** Efectos microbiológicos producidos por un evento de surgencia costera en Chile central. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(1): 189-196.
- Landry, M.R., J. Constantioun & J. Kirshtein. 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep-Sea Res., Part 2* 42:657-671.
- Lam, V. & D. Pauly, 2005.** Mapping the global biomass of mesopelagic fishes. *Sea Around Us Project Newsletter* 30: 4.
- Landaeta, M.F & L.R Castro. 2002.** Spring spawning and early nursery zone of the mesopelagic fish *Maurolicus parvipinnis* at the coastal upwelling zone off Talcahuano, central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226: 179-191.
- Landaeta, M.F. & L.R. Castro. 2004.** Zonas de concentración de ictioplancton en el archipiélago de Juan Fernández, *Cienc. Tecnol. Mar*, 27: 43-53.
- Landaeta, M.F. G.A Herrera, M. Pedraza, C.A Bustos & L.R Castro. 2006.** Reproductive tactics and larval development of bigeye flounder, *Hippoglossina macrops*, off central Chile. *J Mar Biol Assoc Uk* 86: 1253-1264.
- Landaeta, M.F, V.R., Letelier, J, Castro, L.R. 2008.** Larval fish assemblages off central Chile upwelling ecosystem. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr*, 43: 569-584.
- Landaeta, M.F., K. Schrebler, C.A. Bustos, J. Letelier & F. Balbontín. 2009.** Temporal fluctuations of nearshore ichthyoplankton off Valparaíso, central Chile, during the ENSO cycle 1997-2000. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr*, 44: 571-582.

- Lasker, R. 1975.** Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between IDshore chlorophyll maximum layer and successful fast feeding. Fish. Bull. U. S. 73(3): 453-462.
- Lasker, R. & J.R. Zwe  el. 1978.** Growth and survival of fast-feeding Northern Anchovy *Engraulis mordax* in patches containing different proportions of large and small prey, p. 329-353 In J.H. Steele. (ed.) Spatial Pattern in Plankton Communities. Vol. 111. Plenum Press, New York.
- Lasker, R. & K. Sherman (eds). 1981.** The early life history of fish: recent studies. Rapp. P. V. Reun. Cons.int. Explor. Mer. 178: 607 pp.
- Lanksbury, J.A. J.T. Duffy-Anderson, K.L. Mier & M.T. Wilson. 2005.** Ichthyoplankton abundance, distribution and assemblage structure in the Gulf of Alaska during September 2000 and 2001. Estuar Coast Shelf S 64: 775-785.
- Lav  n, M.F., Durazo, R., Palacios, E., Argote M.L. and Carrillo, L. 1997.** Lagrangian observations of the circulation in the northern Gulf of California. J. Phys. Oceanogr., 27(10): 2298–2305.
- Levinton, J.S 1982.** Marine ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ Miura T, Yamashiro T (1990) Size selective feeding of *Anodonta calipygos*, a phytoplanktivorous freshwater bivalve, and viability of egested algae. Jpn J Limnol 51(2):73–78.
- Loeb, V. & O. Rojas. 1987.** Interannual variation of ichthyoplankton composition and abundance off northern Chile, 1964-83. Fish B-NOAA 86, 1-24. Magnuso.
- Loeb, V. & O. Rojas. 1988.** Interannual variation of ichthyoplankton composition and abundance relations off northern Chile, Fish B-NOAA U.S. 86:1-24.
- Lopes, P.C. 1979.** Eggs and larvae of *Maurolicus muelleri* (Gonostomatidae) and other fish eggs and larvae from two fjords in western Norway. Sarsia 64: 199-210.

- Lowerre-Barbieri S, Brown-Peterson N, Murua H, Tomkie - wicz J, Wyanski D, Saborido-Rey F 2011a.** Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Mar Coast Fish Dyn Manag Ecosyst Sci* 3: 32–51.
- Lowerre-Barbieri S, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter J 2011b.** Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Mar Coast Fish Dyn Manag Ecosyst Sci* 3: 71–91.
- Lluch-Belda D, DB Lluch-Cota, S Hernández-Vázquez & CA Salina-Zavala. 1991.** Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current system. *CalCOFI Reports* 32: 105-111
- Lluch-Belda D, Hernández-Vázquez S, Lluch-Cota DB, Salinas-Zavala CA, Schwartzlose R 1992.** The recovery of the California sardine as related to global change. *CALCOFI Rep.* 33: 50-59.
- Magurran, A. 1988.** Ecological diversity and its measurement Princeton University Press, New Jerse. 179 pp.
- Magurran, A. 2004.** Measuring Biological Diversity. Ecograpy.United States of America. 256 pp.
- Mann, K.H. & J.R.N. Lazier. 1991.** Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Sea. Blackwell Sci. Pub., Boston MA, USA, 466.
- Margalef, R. 1987. Ecología. Editorial Omega. 971 pp.
- Mansur, L., G. Plaza, M.F. Landaeta & P. Ojeda. 2014.** Planktonic duration in fourteen species of intertidal rocky fishes from the south-eastern Pacific Ocean. *Mar Freshwater Res* 65: 901-909.
- McGowen, G.E 1933.** Coastal ichthyoplankton assemblages, with emphasis on the Southern California Bight. *Bull. Mar. Sci.* 53:692-722.

- McCormick, M & B. Molony. 1995.** Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118: 59-68.
- Miner, B. S., Sultan, S., Morgan, D., Padilla & R. Relyea. 2005.** Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends. Ecol. Evol.*, 20 (12): 685-692.
- Moku, M., A. Hayashi, K. Mori & Y. Watanabe, 2005.** Validation of daily otolith increment formation in the larval myctophid fish *Diaphus* slender-type spp. *J Fish Biol.* 67: 1481-1485.doi:10.1111/j.1095-8649.2005.00824. x.
- Montecino, V., R. Astoreca, G. Alarcón, L. Retamal & G. Pizarro. 2004.** Características Bio-ópticos y productividad primaria durante las condiciones de surgencia y no surgencia en un ecosistema costero altamente productiva en Chile central ($\sim 36^\circ \text{S}$). *Deep-Sea. Res.*, II 20-21: 2413-2426.
- Montero, E., Villalobos J., & Valverde B. 2007.** Factores institucionales, pedagógicos, psicosociales y sociodemográficos asociados al rendimiento académico en la Universidad de Costa Rica: Un análisis multinivel. *Relieve*, 13 (2), 215-234. Recuperado de http://www.uv.es/relieve/v13n2/RELIEVEv13n2_5.htm Page, M., Bueno, M.J., Callejas, J.A, Cerdán, J., Echeverría, M.J., García, C., Trillo, C. (1990). Hacia un modelo causal del rendimiento académico. Madrid: Centro de Publicaciones del Ministerio de Educación y Ciencia (CIDE). Recuperado de <https://dialnet.unirioja.es/servlet/libro?codigo=378869>
- Morales, C. & C. Lange. 2003.** Oceanographic studies in the Humboldt Current system off Chile: an introduction. *Deep-Sea. Res.*, 51: 2345-2348.
- Morales, C., S.E. González, G. Hormazabal, J. Yuras, Letelier & L.R. Castro. 2007.** The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal

transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. Prog. Oceanogr ,75: 452-469.

Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la Biodiversidad. Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. 84 pp.

Moser, H.G., y P.E. Smith. 1993. Larval fish assemblages of the California Current region and their horizontal and vertical distributions across a front. Bull. Mar. Sci, 53(2): 645-691.

Moser, H. 1996. The Early Stages of Fishes in the California Current Region, CalCOFI Atlas 33". 1505 pp. NOAA.

Muñoz, G & R. Castro. 2012. Comunidades de parásitos eumetazoos de peces labrisómidos de Chile Central. Rev. Biol. Mar. Oceanogr, 47 (3): 565-571.

Muños, A. A & F. P. Ojeda. 1997. Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile. Environ Biol Fish 49: 471-479.

Muños, A. A & F. P. Ojeda. 1998. Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dieatry shifts. Oecologia 114: 563-573.

Narváez, D.A., E.G. Poulin, Leiva, E. Hernández, J.C. Castilla & S.A. Navarrete. 2004. Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. Cont. Shelf. Res, 24:279-92.

Narváez, P.A., J.M. López-Lezama & E. Velilla. 2015. Ubicación de Generación Distribuida para Minimización de Pérdidas Usando un Algoritmo Genético Híbrido. Inf. Tecnol, 26 3:123-132.

Navarrete-Fernández T, MF Landaeta, CA Bustos & A Pérez-Matus. 2014. Nest building and description of parental care behavior in a temperate reef fish, Chromis

crusma (Pisces: Pomacentridae). Rev. Chil. Hist. Nat. 87: 30. <doi:10.1186/s40693-014-0030-2>

Nelson, J. S., 2006. Fish of the world, Fourth Edition edn. John Wiley & Sons, Inc, Hoboken, New Jersey.

Nybakken J. 1988. Possible ontogenetic change in the radula of *Conus patricius* of the eastern Pacific. The Veliger 31(3/4): 222-225, figs. 1-2.

Olivar, M.P. Rubiés, P. Salat. J 1992. Horizontal and vertical patterns of ichthyoplankton under intense upwelling off Namibia. S Afr J Mar Sci 12:71–82

Olivar, M.P. & P.A. Shelton. 1993. Larval fish assemblages of the Benguela Current. B. Mar. Sci, 53: 450–474.

Orellana, M.C. & F. Balbontín. 1983. Estudio comparativo de las larvas de Clupeiformes de la costa de Chile. Biol. Mar. Oceanogr, 19: 1–46.

Ormond, R.F.G, Banaimoon, S.A .1994. Ecology of intertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of southern Yemen, an area of seasonal upwelling. Mar Ecol Prog Ser 105:105–120

Palacios-Fuentes, P. M.F. Landaeta, N. Jahnsen-Gúzman, G. Plaza & P. Ojeda. 2014. Hatching patterns and larval growth of a triplefin from central Chile inferred by otolith microstructure analysis. Aquati Ecology 48: 259-266.

Palma, S. & N. Silva. 2004. Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. Deep Sea Research II 51: 513-535.

Palma, E., Amici, M., Sobrero, F., Spinelli, G., Di Angelantonio, S., Ragozzino, D., et al. 2006. Los niveles anómalos de transportadores de Cl en el subículo de hipocampo de pacientes con epilepsia del lóbulo temporal hacen que el GABA sea

excitador. Proc. Natl. Acad. Sci. EE.UU. . 103, 28465–8468. doi: 10.1073 / pnas.0602979103

Parin, N. V. & Kobylansky, S. G. 1996. Diagnoses and distribution of fifteen species recognized in genus *Maurolicus* Cocco (Sternoptychidae, Stomiiformes), with a key to their identification. *Cybiu*, 20(2):185-195.

Parrish, R.A., C.S. Nelson y A. Bakun. 1981. Transport mechanism and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.*, 1(2): 175-203.

Parrish, R.H., Bakun A., Husby D.M. and C.S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, G.D. Sharp, J.Csirke (eds), FAO Fish. Rep., 291, 3,731-777.

Patrick, P & N. Strydom. 2014. Larval fish variability in response to oceanographic features in a nearshore nursery area. *J Fish. Biol*, 85: 857-881.

Pérez, R. 1979. Desarrollo postembrionario de *Trypterygion chilensis* Cancino 1955, en la Bahía de Valparaíso (Tripterygiidae: Perciformes). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr*, 16: 319-329.

Pérez, R. 1981. Desarrollo embrionario y larval de pejesapos *Sicyases sanguineus* y *Gobiesox marmoratus* en la Bahía de Valparaíso, Chile, con notas sobre su reproducción (Gobiesocidae: Pisces). *Invest. Mar*, 9: 1-24.

Peterson, W.T. & D.C. Bellantoni. 1987. Relationships between watercolumn stratification, phytoplankton cell size and copepod fecundity in Long Island Sound and of central Chile. *S Afr J Mar Sci* 5: 411–421.

Pielou, E. 1975. Ecological diversity. John Wiley & Sons New York. 165 pp.

- Plaza, C., Courtier-Murias, D., Fernández, JM, Polo, A. y Simpson, AJ (2013).** Mecanismos físicos, químicos y bioquímicos de la estabilización de la materia orgánica del suelo bajo sistemas de labranza de conservación: un papel central para los microbios y los subproductos microbianos en el secuestro de C. *Suelo biol. Biochem.* 57, 124-134. doi: 10.1016 / j. soilbio.2012.07.026
- Pond, S. & G.L. Pickard. 1989.** Introductory Dynamical Oceanography. Pergamon Press, New York: 329 pp.
- Poulin, E., A.T. Palma, G. Leiva, D. Narvaez, R. Pacheco, S.A. Navarrete & J.C. Castilla. 2002.** Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: the case of the gastropod *Concholepas* in Central Chile. *Limnol. Oceanogr.* 47, 1240–1255. 47: 1240–1255.
- Prosch, R. M. 1991.** Reproductive biology and spawning of the myctophid *Lampanyctodes hectoris* and the sternoptychid *Maurolicus muelleri* in the southern Benguela ecosystem. *S. Afr. J. mar. Sci.* 10: 241–252.
- Raffaelli, D. and Hawkins, S. J. 1996.** Intertidal Ecology, Chapman and Hall, London, 356p. Schonbeck, M. W. and Norton, T. A. (1978) Factors controlling the upper limits of fucoid algae. *J. Exp. Mar. biol. Ecol.*, 31, 303-313.
- Raventós N & E Macpherson. 2001.** Planktonic larval duration and settlement marks on the otoliths of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology* 138: 1115-1120. doi: 10.1007/s002270000535
- Reynols, C.S., 1984.** The Ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. 1 - 321 pp.

Reynolds, C.J., Padisak & U. Sommer. 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiology* 249:183-188.

Roa, R., V. Gallardo, B. Ernst, M. Baltazar, J. Cañete & S. Enríquez-Briones. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 116: 47-54.

Robertson, D. A. 1976. Planktonic stages of *Maurolicus muelleri* (Teleostei: Sternoptychidae) in New Zealand waters. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* 10: 311-328.

Rodríguez, L. Castro L.R. 2000. Estudios en la ecología de larvas de mictófidios (Pisces: Myctophidae): una propuesta para nuevas líneas de investigación en la Corriente de Humboldt. *Gayana* 64(2):219–233

Rodríguez-Valentino C, M Landaeta, G Plaza, L Cubillos & M Castillo. 2018. Early life history traits of common sardine, *Strangomera bentincki* (Osteichthyes: Clupeidae) estimated by otolith microstructure analysis. *J Sea Res* 142: 21-27.

Rodríguez-Graña, L. & L.R. Castro. 2003. Distribución de ictioplancton en la Península de Mejillones, Chile (23°S, 71°W), en condiciones hidrográficas variables durante el verano austral y el invierno de El Niño de 1997. *Hidrobiología* 501: 59-73.

Rodríguez-Quintal, J. 2009. Peces criptobentónicos de arrecifes coralinos en el Parque Nacional Archipiélago de Los Roques, Caribe de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 59 (1): 311-324.

Roughgarden, J., S. Gaines & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241 1460 - 1466.

- Rojas, P, R. Escribano & V. Marín. 2002.** Fish larvae distribution off Mejillones Peninsula (northern Chile) during a coastal upwelling event in spring 1999: interactions with the cold upwelling plume. *Fish. Oceanography*, 11(4): 233-244.
- Rojas, P.M & M.F. Landaeta. 2014.** Fish larvae retention linked to abrupt bathymetry at Mejillones Bay (northern Chile) during coastal upwelling events. *Lat. Am. J. Aquat. Res*, 42(5): 989-1008.
- Rutllant J, I Masotti, J Calderón & S Vega. 2004.** Una comparación de la surgencia costera de primavera frente al centro de Chile en los extremos del ciclo ENSO 1996-1997. *Cint Shelf Res* 24: 773-787.
- Russell, G. 2013.** The Conservation and Ecology of Cryptobenthic Fishes on Rocky Reefs in the Gulf of California, México. Doctoral thesis, University of California, San Diego, 171 pp.
- Rutherford, E.S. & Houde, E.D. 1995.** The influence of temperature on cohort-specific growth, survival, and recruitment of the striped bass, *Morone saxatilis*, larvae in Saavedra, N. 1980 La presión y la dirección del viento en Concepción. *Tralka* 1: 153-162.
- Sabatés, A., M. Zabala y A. García-Rubies. 2003.** Comunidades de peces larvales en la Reserva Marina de las Islas Medes (Mediterráneo Noroccidental). *J Plankton Res*, 25: 1035-1046.
- Sáez, S & G. Pequeño. 2009.** Updated, illustrated and annotated taxonomic key for fishes of the family labrisomidae from Chile (Perciformes: Blennioidei). *Gayana* 73(1): 130-140.
- Sánchez-Velasco, L. & C. Flores-Coto. 1994.** Larval fish assemblages at the Yucatan shelf and in the Mexican Caribbean Sea during the upwelling period (spring, 1985). *Sci. Mar*, 58: 289-297.

Sánchez-Velasco L, C Avalos-García, M Rentarí-Cano & B Shirasago. 2004. Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña). *Deep-Sea Res II*: 711-722.

Sánchez-Velasco, L.B., M.A. Shirasago, Cisneros-Mata & C. Avalos-García. 2000. La distribución espacial de las larvas de peces pequeños pelágicos en el Golfo de California y su relación con el de El Niño 1997-1998. *J. Plankton. Res*, 22: 1611-18.

Sánchez-Velasco L, M.F Lavín, M. Peguero-Icaza, C.A León Chávez, F. Contreras-Catala, S.G Marinone, I.V Gutiérrez-Palacios & V.M Godínez. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Cont Shelf Res* 29: 1697- 1710.

Santos, A. P. d. & J. L. d. Figueirido, 2008. Guia de Identificação dos Peixes Família Myctophidae do Brasil. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

Saavedra, N. 1980. La presión y dirección del viento en Concepción. *Tralka*, 1(2): 153-162.

Sassa, C., K. Kawaguchi, T. Kinoshita & C. Watanabe, 2002. Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western North Pacific. *Fisheries Oceanography* 11: 193-204. Scott, W. B. & A. H. Leim, 1966. *Fishes of the Atlantic coast*.

Scott, W. B. & M. G. Scott, 1988. *Atlantic Fishes of Canada*, vol 219, Canada.

Sernapesca. 2016. Anuario estadístico de pesca 2016. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso. <<http://www.sernapesca.cl>>

Serra, R. 1983. Cambios en la abundancia de recursos pelágicos a lo largo de la costa chilena. En GD Sharp y J. Csirke (eds). *Actas de la consulta de expertos para examinar*

los cambios en la abundancia y la composición de especies de los recursos pesqueros neríticos, San José, Costa Rica, 18 a 19 de abril de 1983. pp. 255–284 Informe de Pesca de la FAO.

Sieg, A. 1992. Histological study of organogenesis in the young stages of mesopelagic fish *Vinciguerria* (Photichthyidae, Pisces). *B. Mar. Sci*, 50(1): 97-107.

Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.

Smith R. 1968. Upwelling. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*: 6: 11-46.

Smith, K.A. & I.M. Suthers. 1999. Displacement of diverse ichthyoplankton assemblages by a coastal upwelling event on the Sydney shelf. *Mar. Ecol-Prog. Ser*, 176: 49–62.

Smith, A & J. Shima. 2011. Variation in the effects of larval history on juvenile performance of a temperate reef fish. *Austral. Ecol*, 36 (7): 830-838.

Sobarzo M., L. Bravo, D. Donoso, J. Garcés-Vargas, W. Schneider. 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Prog. Oceanogr.* 75: 363–382.

Sogard SM. 2011. Interannual variability in growth rates of early juvenile sablefish and the role of the environmental factors. *B Mar Sci* 87(4): 857-872.
doi:10.5343/bms.2010.1045

Somerfield, P. 2008. Identification of the Bray-Curtis similarity index: Comment on Yoshioka (2008). 303-306 pp.

Soto-Mendoza, S., L. Castro y A. Llanos-Rivera. 2010. Variabilidad espacial y temporal de huevos y larvas de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens*, asociados a la desembocadura del río Itata, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45 (3): 471-487.

- Sponaugle S, Cowen RK, Shanks A, Morgan SG, Leis JM, 2002.** Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar. Sci.* 70(Suppl.1):341–75.
- Sponaugle S, Grorud-Colvert K, Pinkard D 2006.** Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar Ecol. Prog. Ser* 308: 1–15
- Sponaugle S. 2010.** Otolith microstructure reveals ecological and oceanographic processes important to ecosystem-based management. *Environ Biol Fish* 89: 221-238. doi: 10.1007/s10641-010-9676-z
- Sponaugle, S., C. Paris, Walter, K., Kourafalou, V., and E D'Alessandro 2012.** “Observed and 1239 Modeled Larval Settlement of a Reef Fish to the Florida Keys.” *Mar Ecol-Prog* 1240 Series 453 (May): 201–12. doi:10.3354/meps09641.
- Steele, D.G. 1970.** Estimation of stature from fragments of long limb bones. In TD Stewart (ed.): *Personal Identification in Mass Disasters*, Washington.
- Tapia, C.M, 2007.** Variación espacial y temporal del fitoplancton en la bahía de Mayagüez, Puerto Rico. PhD Thesis, Universidad de Puerto Rico Recinto Universitario de Mayaguez. Puerto Rico. 24.
- Tapia, F. J., Largier, M. Castillo, E. Wieters & S. Navarrete. 2014.** Latitudinal discontinuity in thermal conditions along the nearshore of Central-Northern Chile. *Plos One* 9(10): e110841.
- Takahashi, M. & Y. Watanabe. 2004.** Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Marine Ecology-progress Series - Mar Ecol-Progr Ser* 266:227-38.

Thiel, M., E. Macaya, E. Acuna, W. Arntz, H. Bastias, K. Brokordt, P. Camus, J. Castilla, M. Castro, L.Rand, Cortes, C. Dumont, R. Escribano, M. Fernandez, J. Gajardo, C. Gaymer, I. Gomez, A. Gonzalez, H. Gonzalez, P. Haye, J. Illanes, D. Lancellotti, G. Luna-Jorquera, C. Luxoroi, P. Manriquez, V. Marin, P. Munoz, S. Navarrete, E. Perez, E. Poulin, J. Sellanes, H. Sepulveda, W.F.T. Stotz, A. Thomas, C. Vargas, J. Vasquez & J. Vega. 2007. The humboldt current system of northern and central Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr*, 45: 195-344.

Thomas, A.C.J.L., M.E. Blanco, P.T. Carr, Strub & J. Osses. 2001. Satellite-measured chlorophyll and temperature variability off northern Chile during the 1996-1998 La Niña and El Niño. *J Geophys. Res-Oceans*, 106: 899-915.

Thompson D.A & C.E Lehher. 1976. Resiliencia de una comunidad rocosa intermareal de peces en un entorno físico inestable. *J Exp. Mar Biol. Ecol.* Tyrrel, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature* 400: 525-531.

Valiela, I. 1995. Marine ecological processes. Springer-Verlag, New York: 686 pp.

Varas, E. & F.P OJeda. 1990. Intertidal fish assemblage of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. *RBMO* 25: 59-70.

Vargas CA, Valenzuela GS, Núñez SP, Arcos DF 1997. Role of the oceanographic and topographic factors in the retention of hake (*Merluccius gayi gayi* Guichenot, 1848) larvae in the upwelling system off central-southern Chile. *Arch Fish Mar Res* 45(3):201–222.

Vargas, C.A. & L.R. Castro. 2001. Spawning of the Chilean hake (*Merluccius gayi*) in the upwelling system off Talcahuano in relation to oceanographic features. *Sci. Mar*, 65: 101–110.

- Velez, Z., Hubbard, P. C., Barata, E. N. and Canário, A. V. M. 2005.** Evidence for functional asymmetry in the olfactory system of the Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *Physiol. Biochem. Zool.* 78,756 -765.
- Vigliola, L & M .Meekan. 2002.** Size at hatching and planktonic growth determines post-settlement survivorship of a coral reef fish. *Oecología* 131: 89-93.
- Yannicelli, B. L.R Castro, W. Schneider & M. Sobarzo.2006.** Crustacean larvae distribution in the coastal upwelling zone off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 319: 175-189.
- Yoder, J. 1987.** Spatial scales in CZCS-chlorophyll iniagery of the southeastern U.S. continental shelf. *Limnol. Oceanogr*, 32: 929-941.
- Young, J. W., Blaber, S. 1. M. and R. Rose 1987.** Reproductive biology of three species of midwater fishes associated with the continental slope of eastern Tasmania, Australia. *Mar. Bioi.* 95(3): 323-332.
- Zaniolo, F. F, Borges, H. Figueiredo & J. Sabino. 2004.** Courtship behavior and spawning of the hairy blenny *Labrisomus nuchipinnis* (Labrisomidae) in southeastern Brazil. *Neotrop. Ichthyol*, 2(3):163-166.
- Zavala-Muñoz, F., M.F. Landaeta, G.A. V. Bernal-Durán, Herrera & D.I. Brown. 2016.** Larval development and shape variation of the kelpfish *Myxodes viridis* (Teleostei, Clinidae). *Sci. Mar*, 80: 39-56.
- Zuñiga O, H. Baeza & R. Castro. 1983.** Análisis de la macroinfauna bentónica del sublitoral de la bahía de Mejillones del Sur. *Estudios Oceanológicos* 3: 41-62.

FUENTE DE FINANCIAMIENTO

La información biológica procede de los proyectos Fondecyt 1100424, Fondecyt 1120868, y Fondecyt 1150296.

