Universidad de Valparaíso
CHILE
Facultad de Ciencias del Mar
y de Recursos Naturales
Escuela de Biología Marina

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA

Patrones de migración vertical del zooplancton en canales de la Patagonia Norte, observados con métodos acústicos

TESIS

Paula Barbosa Peñaloza

M
B238p
2024

2024

Reg. 290877

M
B 238 p
2024

Universidad de Valparaíso
CHILE

Facultad de Ciencias del Mar
y de Recursos Naturales
Escuela de Biología Marina

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA

Patrones de migración vertical del zooplancton en canales de la Patagonia Norte, observados con métodos acústicos

TESIS

UNIVERSIDAD DE VALPARAISO
BIBLIOTECAS Y RECURSOS PARA EL APRENDIZAJE
Cs. DEL MAR
DIBRA

Paula Barbosa Peñaloza

2024

COMISIÓN DE TESIS

Dr. Mario Cáceres
Director
Universidad de Valparaíso

Dr. Johanna Medellín
Miembro de la Comisión
Universidad de Valparaíso

Dr. Manuel Castillo
Miembro de la Comisión
Universidad de Valparaíso

Tabla de contenidos

Tabla de contenido

Lista de tablas 2

Lista de figuras 3

Resumen 5

Introducción 7

Migración diaria vertical del zooplancton ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Estudio de MDV con métodos acústicos ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Descripción del área de estudio ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Hipótesis 14

Objetivo general 15

Objetivos específicos 15

Materiales y métodos 16

Mediciones en estaciones yo-yo ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Mediciones en transectos con ADCP remolcado ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Análisis de datos ..... **¡Error! Marcador no definido.**

Resultados 23

Estación yo-yo E11 23

Estación E5 30

Estación de mezcla y estratificada 37

MVBS y abundancia 37

Mediciones en transectos con ADCP remolcado 38

Discusión 45

Las relaciones con el ambiente físico 45

Migración Diaria Vertical en la zona de estudio 47

Abundancia 49

Relación entre MVBS y Abundancia 50

Análisis de la retrodispersión del eco acústico 50

Conclusiones 52

Lista de tablas

Tabla 1. Características de las estaciones de muestreo yo-yo en los cruceros CIMAR-Fiordos 10 y 17. 17

Tabla 2. Características de los sitios con experimentos de ADCP remolcado..... 19

Tabla 3. Coeficiente de correlación entre MVBS y abundancia por estadio en cada estación. En negrita valores R> 0,5..... 37

Lista de figuras

Figura 1. Área de estudio, con la posición de las estaciones yo-yo E11, E5, Pargua y Río Puelo. 16

Figura 2. Posiciones de transectos recorridos con ADCP móvil en varias repeticiones, frente a las localidades costeras de a) Pargua y b) Río Puelo. Números en negro son transectos y letras en las esquinas son vértices o extremos del diseño. El orden de recorrido es secuencial entre las letras de los vértices (A-B-C-A). Se indica la posición de la estación yo-yo más cercana (en rojo). Las letras P1, P2, P3, P4 y P5 son las posiciones de los puntos de extracción de perfiles verticales de intensidad del eco para ser observados en el tiempo. 20

Figura 3. Contornos verticales de temperatura (arriba), salinidad (centro) y frecuencia de Brunt-Väisälä (abajo) en estación E11. 24

Figura 4. Contornos verticales de la intensidad del eco (counts) durante 21 h en la estación E11. 25

Figura 5. Abundancia de Rhincalanus nasutus (arriba) y Grimothea gregaria (abajo) por estrato en estación E11. 27

Figura 6. Evolución del tiempo de la abundancia de Rhincalanus nasutus por estadio..... 28

Figura 7. Evolución del tiempo de la abundancia de Grimothea gregaria por estadio..... 29

Figura 8. Contornos verticales de temperatura (arriba), salinidad (centro) y frecuencia de Brunt-Väisälä (abajo) en estación E5. 31

Figura 9. Contornos verticales de la intensidad del eco (counts) durante 24 h en la estación E5. 32

Figura 10. Abundancia de Grimothea gregaria (arriba) y Eusergestes arcticus (abajo) por estrato en la estación E5. 34

Figura 11. Evolución del tiempo de la abundancia de Grimothea gregaria por estadio. 35

Figura 12. Evolución del tiempo de la abundancia de E. arcticus por estadio en la estación E5. 36

Figura 13. Distribución de la intensidad del eco (counts) en las secciones verticales del transecto 1 en sector de Pargua (CF-10), cercano a estación E11. Números en lado derecho de cada panel son repeticiones seleccionadas (3=atardecer, 6=noche, 11=amanecer, 14=día). Las letras en los extremos derecho e izquierdo del panel superior son extremos del transecto. Ver figura 2 para posición de transecto y letras de vértices. Las flechas son vectores de velocidad de la componente u de la corriente. Hacia la derecha es hacia el este y hacia la izquierda al oeste.40

Figura 14. Distribución de la intensidad del eco (counts) en las secciones verticales del transecto 2 en sector de Río Puelo (CF-12), cercano a estación E5. Números en lado derecho de cada panel son repeticiones (2=día, 4=atardecer y 8=noche). Las letras en los extremos derecho e izquierdo del panel superior son extremos del transecto. Ver figura 2 para posición transecto y letras de vértices.Las flechas son vectores de velocidad de la componente v de la corriente. Hacia la derecha es hacia el interior del fiordo (norte) y hacia la izquierda es hacia exterior del fiordo (sur)..... 42

Figura 15. Evolución en el tiempo de la intensidad del eco (counts) en las estaciones P1 (arriba), P2 (centro) y P3 (abajo), en perfiles extraídos del experimento en sector de Pargua (CF-10), cercano a estación E11. Ver figura 2 para posición de estaciones. Números en sector superior horizontal son repeticiones..... 43

Figura 16. Evolución en el tiempo de la intensidad del eco (counts) en las estaciones P4 (arriba) y P5 (abajo), en perfiles extraídos del experimento en sector de Río Puelo (CF-12). Ver figura 2 para posición de estaciones..... 44

Resumen

En el presente estudio se describió la migración diaria vertical del zooplancton en dos estaciones yo-yo asociando abundancias con la señal de intensidad del eco obtenida con un equipo ADCP y se caracterizaron los patrones de distribución espacial de dicha intensidad en dos experimentos con ADCP remolcado. En cada una de las estaciones yo-yo, E11 y E5, realizadas en los cruceros CIMAR-Fiordos 10 y 17, respectivamente, se tomaron muestras con redes de zooplancton en experimentos de 24 h y se efectuaron lances de CTD cada 3 horas. Durante estos experimentos se mantuvo un equipo ADCP adosado al costado del buque para medir la intensidad del eco. Además, se obtuvieron datos con ADCP remolcado en transectos orientados a lo ancho de canales en áreas cercanas a las estaciones E11 y E5, para caracterizar la variabilidad espacial de la intensidad del eco.

La columna de agua en la estación E11 presentó características representativas de condiciones de mezcla vertical, mientras que la estación E5 presentó una estructura vertical altamente estratificada. Las abundancias de las distintas especies y estadios fueron mayores en la estación E11 fueron mayores, en comparación con la estación E5. Los resultados de la intensidad del eco en ambas estaciones mostraron mayores intensidades del eco a menores profundidades en horas de luz, los organismos más desarrollados presentaron diferencias en las abundancias entre el día y la noche, siendo más abundantes de noche. Las variaciones de intensidad del eco frente a Pargua, mostraron una capa de mayor intensidad en el anochecer atribuible a biomasa zooplanctónica. La señal de la intensidad del eco a lo largo de un transecto frente a Río Puelo se puede observar un patrón de ascenso homogéneo a medida que se oscurece. La

estación E11 es representativa de condiciones de mezcla vertical y la estación E5 es representativa de una columna estratificada, no se observó un efecto dominante de las mareas sobre la abundancia en las estaciones ni de la picnoclina en la estación E5. Los organismos más grandes exhibieron una típica migración nocturna, mientras que los estadios pequeños no tuvieron patrones claros.

Introducción

Un comportamiento ampliamente generalizado del zooplancton en el ambiente marino son las migraciones diarias verticales (MDV), consideradas como la mayor migración del reino animal en términos de biomasa (Hays 2003; Bozzano *et al.* 2014). Estas migraciones consisten en un patrón de desplazamiento vertical de escala diaria que puede clasificarse en tres tipos: i) el llamado "normal" o nocturno, en donde los organismos del zooplancton se encuentran a mayores profundidades durante el día y suben a la superficie durante la noche (Hays 2003); ii) patrones de migraciones inversos, o diurnos, en donde los organismos se encuentran en profundidades más someras durante el día y en la noche en sectores más profundos (Hays 2003) y iii) la migración crepuscular, asociada a las horas del crepúsculo, que consiste en el ascenso y descenso en horas del atardecer y otro en horas del amanecer, es decir, un ciclo con dos ascensos y descensos en 24 hrs (Cohen & Forward 2002). Se sabe que las migraciones son afectadas por factores bióticos como depredación y disponibilidad de alimento, al igual que por factores abióticos como la presencia o ausencia de luz (Cisewski *et al.* 2010) o asociación con pulsos de la marea llenante y vaciante (Castro *et al.* 2011). Existen algunos casos, como el Mar Ártico en invierno, donde debido a la baja luminosidad solar, el proceso de migración está influenciado principalmente por patrones de luminosidad lunar (Yang *et al.* 2019).

La hipótesis más aceptada de la existencia de este patrón migratorio es por el tipo de depredadores que dominan los ambientes, es decir, si un ambiente está dominado por depredadores táctiles como invertebrados podría existir un patrón diurno, mientras que si hay depredadores visuales como peces sería un patrón nocturno (Hays 2003). Una forma de estudiar las migraciones verticales es mediante instrumentos acústicos tales como Perfiladores Acústicos de Corrientes Doppler (ADCP, por su sigla en inglés *Acoustic*

Doppler Current Profiler) y ecosondas. Se ha observado que las frecuencias de onda de transmisión de la onda acústica de estos instrumentos se ajustan a las intensidades del eco de partículas del tamaño del zooplancton (20 µm-2000 µm). Además, tienen la ventaja de ser técnicas no invasivas, que proveen de datos de alta resolución temporal, que no se pueden replicar con muestreos tradicionales como redes (Lara-López & Neira 2008).

Los métodos hidroacústicos para el estudio del ambiente marino se masificaron durante la década del siglo XX con la utilización de ecosondas y ADCP. Los ADCP son instrumentos diseñados para estudiar las velocidades de corrientes a distintas profundidades en la columna de agua (Brierley *et al.* 1998) generan datos tanto físicos como biológicos de forma simultánea (Flagg & Smith 1989). Los ADCPs son capaces de detectar las concentraciones en parche del zooplancton, de generar registros de largo plazo y registrar las velocidades verticales (Valle-Levinson *et al.* 2014). Estas últimas se asocian al movimiento de organismos migrantes mediante la generación de una señal de retrodispersión de la señal acústica.

Estos instrumentos funcionan mediante la emisión de pulsos cortos de sonido de una frecuencia conocida y se mide la frecuencia del eco reflejado por el choque con partículas en la columna de agua (Brierley *et al.* 1998). La diferencia entre la frecuencia emitida y reflejada puede utilizarse para estimar con precisión la velocidad de la corriente mediante el efecto Doppler. La frecuencia utilizada del ADCP varía según el modelo del instrumento y la longitud de la onda emitida puede relacionarse con el tipo de organismo que capta. La capacidad de resolución permite detectar objetos de un cuarto del tamaño de la longitud de onda emitida (Emery & Thompson 2001), es decir si tienen una longitud de onda de 2,0 mm captarán organismos de 0,5 mm o más (Salas de León *et al.* 2005),

pero la utilización de una sola frecuencia no permite la diferenciación entre especies del zooplancton con distintas intensidades de retorno (target strength, TS) (Lorke *et al.* 2004).

Los ADCP son instrumentos que pueden utilizar la intensidad del eco de retorno (€), medida en decibeles (dB), junto con variables hidrográficas para determinar un volumen medio de la intensidad del eco MVBS (Mean Volume Backscatter Strength) (Kang *et al.* 2002), el cuál junto con estimaciones *in situ* de abundancia se puede utilizar para obtener relaciones de intensidad del eco con biomasa y abundancia de organismos del zooplancton (Wade & Heywood 2001). El MVBS se calcula a partir del promedio *Sv* (Coeficiente de volumen de retrodispersión) de varios haces acústicos en profundidades similares (FAO 1983).

El ADCP se utiliza bajo dos supuestos principales; el primero es que la energía del eco de retorno es proporcional a la cantidad de organismos por volumen y al promedio de retrodispersión (backscatter), es decir, que al existir una mayor concentración de organismos la intensidad del eco también aumentará, pudiendo encontrarse asociaciones con la biomasa (Stanton *et al.* 1994). El segundo supuesto es que las poblaciones de animales son generalmente simples y que se componen de animales de la misma talla y especie con características similares (Stanton *et al.* 1994), siendo este último menos acertado debido a la gran variedad de formas y tamaños que existen entre especies que componen el zooplancton. La diferencia entre los instrumentos de ecosonda y ADCP es que este último opera a frecuencias mayores que el ecosonda, por lo que es capaz de captar zooplancton de menor tamaño (Aparna *et al.* 2022).

En Chile se han realizados estudios de este tipo en la zona norte de canales y fiordos patagónicos, donde se han encontrado patrones de migración nocturnos en adultos con

intensidades del eco menos profundas y más fuertes durante la noche, cuyos ascensos y descensos coinciden con la puesta de sol y la salida del sol, respectivamente (Valle-Levinson *et al.* 2014).

Los principales desafíos en el uso de instrumentos acústicos para el estudio de biomasa zooplanctónica son, 1) generar una diferenciación entre las distintas especies del zooplancton (Lorke *et al.* 2004) para lo que se sugiere usar ecosondas de multifrecuencia o utilizar ADCP con más de una frecuencia y 2) relacionar el volumen medio de la intensidad de la señal de retrodispersión (MVBS); a) con la biomasa zooplanctónica (Fielding 2004) o b) con la abundancia, como lo hecho en este estudio.

Entre 41° S a 43° S se ubica el mar interior de Chiloé (Fig. 1), el cual se conecta con el océano Pacífico por dos vías, en su lado norte por el canal Chacao y en su lado sur por la boca de Guafo (Rebolledo *et al.* 2011). Esta zona se compone de cuatro microcuencas: Fiordo de Reloncaví, Seno de Reloncaví, Golfo de Ancud y Golfo de Corcovado, los cuales están interconectados por pasajes angostos e islas (Silva *et al.* 2009) (Fig. 1). En el Golfo de Ancud y en el Golfo de Corcovado se genera una amplificación de la marea, probablemente por resonancia de la frecuencia semi-diurna (Aiken 2008) estas ondas entran por la boca del Guafo y se propagan hacia el norte por el Golfo de Corcovado, pudiendo alcanzar rangos de marea cercanos a 7 m en sicigias en el sector de Puerto Montt (Artal *et al.* 2019). La microcuenca norte (Golfo de Ancud, Seno de Reloncaví y Fiordo de Reloncaví) se caracteriza por mayor estabilidad en la columna de agua y productividad biológica (Villenas *et al.* 2009). La batimetría y la geomorfología costera de esta zona está marcada por acción glacial (Borgel 1970). La zona muestra cambios abruptos en la profundidad y con cuencas profundas superan los 400 m. En Strub *et al.* (2019) se muestra

una revisión de la circulación costera superficial y de las masas de agua en el área oceánica adyacente.

El Golfo de Ancud presenta una longitud de 40 km de largo y 4 km de ancho y se caracteriza por tener corrientes de marea entre los 3 a 4,5 $m \cdot s^{-1}$ y rangos de marea de 5,5 a 6 m (SHOA 1993), además, posee profundidades superiores a 300 m y se tienden a formar canales o depresiones angosta. Al este en la isla de Chiloé presenta una forma semi redondeada, siendo la zona más profunda del golfo (Rodrigo 2006). Se separa del Golfo de Corcovado por el paso Desertores (Rebolledo *et al.* 2011), recibe descargas de agua dulce desde el Seno de Reloncaví y en la zona oriental intercambia agua de origen oceánico con el canal de Chacao (Díaz- Astudillo *et al.* 2017). Este canal separa el mar interior del Océano Pacífico por la parte norte de la Isla de Chiloé y se caracteriza por presentar fuertes corrientes de marea (>3 $m \cdot s^{-1}$) (Cáceres *et al.* 2003), lo que produce una gran influencia en la generación de mezcla vertical de la columna de agua en la zona norte del Golfo (Díaz-Astudillo *et al.* 2017).

El Fiordo de Reloncaví es el fiordo sudamericano ubicado más cercano al Ecuador. Este fiordo tiene 55 km de largo y menos de 3 km de ancho y su forma general simula una "J". Se ubica en los 41,6 °S y se separa en tres zonas principales: la cabeza, la zona media y la boca (Fig. 1). En la cabeza del fiordo se recibe la descarga del río Petrohué y en su zona central recibe descargas de los ríos Puelo, río Blanco y Cochamó (Valle-Levinson *et al.* 2007 y Castillo *et al.* 2012), siendo el río Puelo el de mayor importancia con un aporte caudal promedio de 650 $m^3 \cdot s^{-1}$ (Milliman *et al.* 1995). Se caracteriza por tener una estructura vertical de densidad fuertemente estratificada, típicamente una estructura en dos capas, la cual se modifica a tres capas ocasionalmente debido a vientos (Díaz-Astudillo *et al.* 2017) y posee una circulación estuarina típica debido a las

descargas de agua dulce, desde las partes costeras más altas lo que genera un flujo bidireccional, el cual se forma debido a que masas de agua oceánica más densa entran en el estuario en las capas profundas para compensar la salida de agua dulce (Geyer & MacCready 2014). La capa superior de agua más dulce está separada de la capa más profunda por fuertes gradientes verticales como la picnoclina, oxiclina y nutriclina (Sievers & Silva 2006).

También existen diferencias en cuanto a la distribución del agua dulce y salada a lo ancho de un estuario, siendo mayor la cantidad de agua dulce en la parte norte que en la parte sur debido a la aceleración centrífuga (Valle-Levinson *et al.* 2007). En algunos estuarios también se observa una tercera capa de flujo residual, la cual puede atribuirse al forzante del viento (Cáceres *et al.* 2002), o también a condiciones de poco viento al flujo residual, el cual se opone a la típica circulación estuarina (Valle-Levinson *et al.* 2007). Los patrones de vientos en el área de estudio presentan una alta estacionalidad. Durante primavera y verano tienden a ser más débiles y dominan los vientos desde el norte, mientras que en otoño e invierno son más fuertes y provienen del sur (Valle- Levinson *et al.* 2007).

En la zona de fiordos y canales el zooplancton está constituido por crustáceos planctónicos como copépodos y eufáusidos, seguidos de quetognatos y gelatinosos como sifonóforos y medusas (Silva & Palma 2008). En la zona norte del mar interior de Chiloé la biomasa promedio en forma de volumen de plancton húmedo es de 288,1 mL·1000 m^3 (Silva & Palma 2008), y es mayor en la zona mezclada que en las partes más estratificadas (Díaz-Astudillo *et al.* 2017).

Aunque los trabajos de Valle-Levinson *et al.* (2014) y Díaz-Astudillo *et al.* (2017) estudiaron las migraciones verticales de zooplancton con ADCP en la Patagonia norte con estaciones cercanas a las del presente estudio, estos se asocian a estadios adultos. En dichas investigaciones se profundizó en la asociación de la migración vertical con los patrones de presencia o ausencia de luz (día/noche) y la estratificación de la columna de agua obteniendo como resultados patrones de migración nocturnos.

También, se posee evidencia sobre estadios larvales de las especies encontradas en las estaciones como son el copépodo *Rhincalanus nasutus*, *Grimothea gregaria* y *Eusergestes arcticus*, cuyos estadios más tempranos podrían desarrollar patrones verticales diurnos (Castro *et al.* 2011).

En el presente trabajo, se exploran los patrones de distribución de la retrodispersión del ADCP en estaciones yo-yo en un ciclo diario con métodos acústicos y tradicionales (redes), y los patrones a lo ancho de canales. El propósito de esta tesis es estudiar la migración diaria vertical del zooplancton en un período de 24 h el Golfo de Ancud y fiordo de Reloncaví a través de métodos acústicos con la utilización de un ADCP fijo en estaciones yo-yo y remolcado en transectos transversales y comparar la señal con la intensidad del eco con datos de muestras biológicas obtenida de redes para relacionar la distribución de la abundancia zooplanctónica con los datos acústicos.

Hipótesis

I.- Las migraciones verticales de los estadios tempranos del zooplancton poseen un ciclo diurno y dominan en condiciones más mezcladas de la columna de agua, mientras que los estados maduros del zooplancton presentan migraciones nocturnas en condiciones estratificadas de la columna de agua.

II.- La distribución espacial de la señal de retrodispersión del ADCP en la dimensión transversal de canales asociada a presencia de zooplancton es uniforme en profundidad y detectada sólo en las partes profundas de la sección transversal.

Objetivo general

Describir y asociar la abundancia y migración diaria vertical del zooplancton en estaciones yo-yo con la intensidad del eco de la señal acústica del ADCP y caracterizar los patrones de distribución espacial de dicha intensidad en la dimensión transversal en canales.

Objetivos específicos

1) Describir la variación de la abundancia de grupos del zooplancton en estaciones yo-yo en cruceros CIMAR en la zona de fiordos norte.

2) Asociar la intensidad del eco de la señal acústica del ADCP con la abundancia de zooplancton en las estaciones yo-yo.

3) Caracterizar la distribución de la intensidad del eco de la señal acústica del ADCP en transectos a lo ancho de los canales cercanos a las estaciones yo-yo.

Materiales y métodos

Se utilizaron datos oceanográficos del mar interior de Chiloé (41°- 43° S), ubicado entre la región de Los Lagos, Chile (Fig. 1), durante los cruceros CIMAR-Fiordos 10 (2004, segunda etapa) y 17 (2011, primera etapa). En ambos CIMAR-Fiordos se realizaron mediciones continuas de 24 h denominadas de procesos (o estaciones yo-yo) en dos estaciones, ubicadas al noroeste del Golfo de Ancud (E11) y en el acceso oriental al canal de Chacao (E5) (Fig. 1). Además, se obtuvo información de ADCP remolcado en transectos a lo ancho de canales en áreas cercanas a las estaciones E11 y E5 (Fig.2).

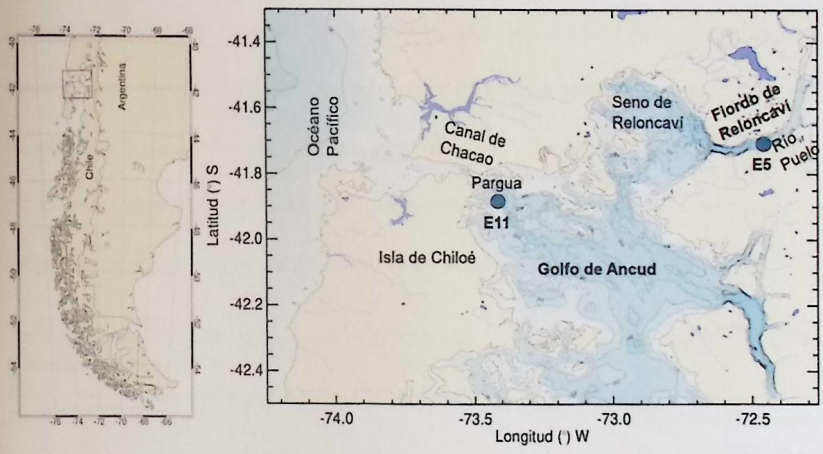


FIGURA 1. ÁREA DE ESTUDIO, CON LA POSICIÓN DE LAS ESTACIONES YO-YO E11, E5, PARGUA Y RÍO PUELO.

Los datos de la estación E11 fueron obtenidos entre el 8 y 26 de noviembre del año 2004 (segunda etapa) a bordo del buque de investigación de la Armada de Chile AGOR "Vidal Gormaz", de la Armada de Chile. Los datos de la estación E5 se obtuvieron en el crucero CIMAR 17, realizada entre el 11 y el 29 de julio (primera etapa) a bordo del buque "Abate Molina" del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). Ambas estaciones se

realizaron con fase de la luna en cuadraturas. En cada estación yo-yo se realizaron mediciones con perfilador vertical de temperatura, salinidad y profundidad (CTD, Conductivity, Temperature and Depth) en intervalos de 1,5 h aproximadamente durante 24 horas. Los datos obtenidos con el CTD fueron procesados utilizando el software Seasoft. También, se realizaron mediciones con equipo ADCP modelo RD Instruments WH de 307,2 kHz durante 24 h en ambas estaciones. En la estación E11 las mediciones de corrientes se realizaron con ADCP instalado en un catamarán de 3 m de largo mirando hacia abajo, adosado al costado derecho del AGOR "Vidal Gormaz" durante 24 h, mientras que en la estación E5 se utilizó un catamarán de 1,5 m de largo adosado al lado derecho del R/V "Abate Molina". Se obtuvieron datos de velocidad de la corriente en sus componentes ortogonales y de intensidad del eco de retorno hasta 120 m de profundidad. Se obtuvieron ensambles de perfiles verticales de velocidad e intensidad del eco promediados cada 30 segundos en ambos experimentos. Los tamaños de celda vertical y otros datos de ambas estaciones se muestran en la tabla 1.

TABLA 1. CARACTERÍSTICAS DE LAS ESTACIONES DE MUESTREO YO-YO EN LOS CRUCEROS CIMAR-FIORDOS 10 Y 17.

Crucero	Estación	Fecha	Hora de inicio	Lugar	Buque	Duración (h)	Estratos de redes (m)	Tamaño de celdas verticales ADCP(m)
Cimar fiordos 10	E11	16-11-2004	23:00	Acceso oriental canal Chacao	Vidal Gormaz (SBE-25)	24	0- 50; 50- 100	4
Cimar fiordos 17	E5	17-10-2011	17:15	Fiordo Reloncaví	Abate Molina (SBE-911)	24	0-25; 25-50; 50-75; 75-100	2

En cada estación se realizaron arrastres oblicuos de zooplancton con una red Tucker Trawl de 1 m^2 boca, 300 µm de trama, equipadas con un flujómetro para determinar el volumen de agua filtrado y un sistema de apertura y cierre. Los muestreos se realizaron a intervalos de 3 horas. En la estación E11 se obtuvieron muestras de redes en dos estratos (0-50 y 50-100 m), mientras que en la estación E5 se obtuvieron muestras de redes en cuatro estratos (0-25; 25-50; 50-75; 75-100 m). Las muestras de zooplancton fueron preservadas en formalina al 10% para el posterior análisis. Posteriormente se reconocieron los principales grupos y estados larvales de las especies más abundantes.

La secuencia de adquisición de datos de 24 h de duración en cada estación se inició con el registro de variables oceanográficas con CTD, luego, se realizó el muestreo de redes remolcadas mientras el buque navegaba lentamente (aproximadamente 1 $m \cdot s^{-1}$) de ida y vuelta sobre un transecto de aproximadamente 2 millas náuticas. Al regresar al punto inicial se realizó la siguiente estación de CTD y se reiniciaba el ciclo. Los datos del ADCP se obtuvieron de forma continuada durante todo el experimento de 24 h.

Para estudiar la variabilidad espacial de la intensidad de la señal del eco obtenida con el ADCP, se utilizaron los datos de dos experimentos con ADCP remolcado, realizados en transectos cercanos a las dos estaciones yo-yo del presente estudio. Se muestrearon 5 puntos, 3 frente a Pargua y 2 frente a Río Puelo (Fig. 2). En ambos experimentos se utilizó un instrumento RD Instruments WH de 307.2 kHz, instalado mirando hacia abajo en un catamarán de 1.2 m de largo, remolcado a una velocidad máxima de 5 nudos por una embarcación.

TABLA 2. CARACTERÍSTICAS DE LOS SITIOS CON EXPERIMENTOS DE ADCP REMOLCADO.

Lugar	Proyecto	Fecha	Duración	Tamaño celda vertical	Número de repeticiones	Embarcación
Río Puelo	CF-12	14-08-2007	12 h	2 m	8	L/M "María Jesús"
Pargua	CF-10	15-11-2004	24 h	2 m	19	AGOR "Vidal Gormaz"

En forma simultánea se obtuvieron datos de posición geográfica con un equipo GPS, los que junto a los datos de ADCP se ingresaron a través de una interfaz a un computador de escritorio. El alcance máximo del instrumento permitió la obtención de datos confiables hasta el máximo de profundidad, siendo los primeros datos útiles en superficie a partir de los 3 m. Los datos cercanos al fondo fueron descartados del análisis de contaminación por rebote de la señal entre los cuatro transductores del instrumento.

Finalmente, se seleccionaron sitios con distinta profundidad dentro del transecto 1 (Fig 2A, puntos P1, P2 y P3) y del transecto 2 (Fig 2B, puntos P4 y P5) para extraer los perfiles verticales de intensidad del eco, cada vez que la embarcación pasaba por el mismo sitio, hasta completar las repeticiones del experimento (Tabla 2). Con estos perfiles se construyeron figuras de evolución en el tiempo de la intensidad del eco en la dimensión vertical para cada punto.

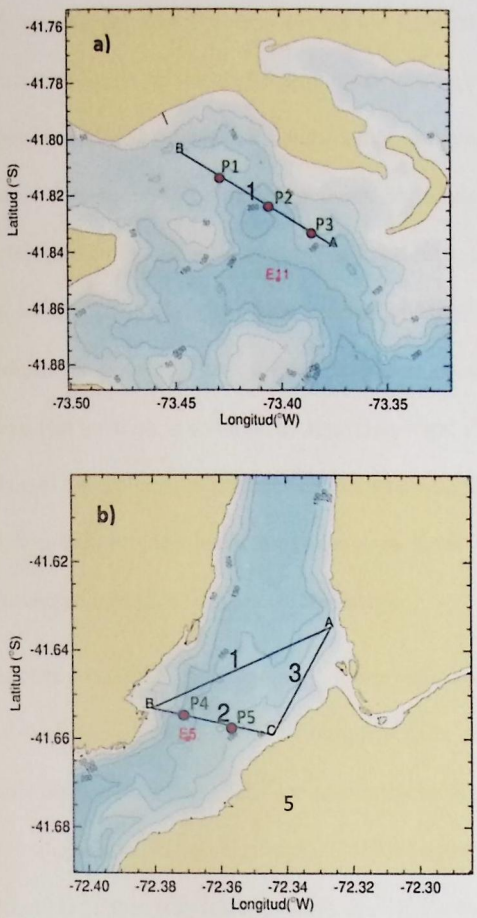


FIGURA 2. POSICIONES DE TRANSECTOS RECORRIDOS CON ADCP MÓVIL EN VARIAS REPETICIONES, FRENTE A LAS LOCALIDADES COSTERAS DE A) PARGUA Y B) RÍO PUELO. NÚMEROS EN NEGRO SON TRANSECTOS Y LETRAS EN LAS ESQUINAS SON VÉRTICES O EXTREMOS DEL DISEÑO. EL ORDEN DE RECORRIDO ES SECUENCIAL ENTRE LAS LETRAS DE LOS VÉRTICES (A-B-C-A). SE INDICA LA POSICIÓN DE LA ESTACIÓN YO-YO MÁS CERCANA (EN ROJO). LAS LETRAS P1, P2, P3, P4 Y P5 SON LAS POSICIONES DE LOS PUNTOS DE EXTRACCIÓN DE PERFILES VERTICALES DE INTENSIDAD DEL ECO PARA SER OBSERVADOS EN EL TIEMPO.

Los datos de compás del ADCP fueron corregidos siguiendo el método de Joyce (1989) y los datos erróneos de velocidades fueron removidos siguiendo el procedimiento de Valle-Levinson & Atkinson (1999). Las componentes ortogonales de velocidad de la corriente siguieron un sistema de coordenadas terrestres donde las velocidades de la componente *u* representan la dimensión este (positivo) oeste (negativo), y las de la componente *v* representaban la dimensión norte (positivo) sur (negativo). Las velocidades verticales *w* positivas hacia arriba y negativas hacia abajo, representan el movimiento de las partículas en la columna de agua (Heywood 1996; Jiang *et al.* 2007), se relacionan en este estudio con los patrones de migración de los organismos y no con estructuras del flujo. Para explorar los patrones de migraciones verticales, se graficaron los perfiles verticales de intensidad del eco (backscatter).

En las mediciones con ADCP en estaciones yo-yo se utilizó la intensidad del eco (E) para estimar el coeficiente del volumen de retrodispersión acústica (Sv). Con esta estimación se calculó el parámetro MVBS con aplicación biológica. Para la estimación de la señal de retrodispersión del volumen medio (MVBS) a partir de Sv (dB), se utilizó la intensidad del eco (E) registrada desde los datos de ADCP a partir de Deines (1999):

(1) $Sv=C+10log_{10}((T_x+273.16)\ S_R^2)-L_{DMB}-P_{DBW}+2\alpha S_R+K_c(E-E_R)$

En donde, C es una constante del instrumento (C= -143,5, Deines 1999), T_x es la temperatura del transductor (C= -143,5, Deines 1999),S_R es la distancia (m) a lo largo de inclinación del haz de dispersión inclinado, L_{DMB} es el $10\cdot\log_{10}$ de la longitud del pulso de transmisión (0,005 m según Thomson & Emery 2014), P_{DBW} es $10\cdot\log_{10}$ de la potencia de transmisión (14,0 W según Deines 1999), α es el coeficiente de absorción del sonido en el agua de mar (0,069 dB/m), K_c es un factor de escala específico del haz (=0,45

dB/counts según el fabricante), E es la intensidad del eco y E_R es el nivel de ruido de los cuatro haces, el cual se determinó desde los valores mínimos del indicador de la fuerza de la señal recibida (RSSI, Received Signal Strength Indicator) obtenidos en la celda de profundidad más remota. Para el cálculo de la velocidad del sonido y coeficiente de absorción del sonido, que varía según la profundidad y tiempo, se utilizaron datos de temperatura y salinidad interpolados en el tiempo, a partir de los datos de CTD. La velocidad del sonido se estimó por la fórmula de la UNESCO de Fofonoff & Millard (1983) y el coeficiente de absorción del sonido se calculó siguiendo Ainslie & McColm (1998).

Para la estimación de la estabilidad estática de la columna de agua se utilizó la frecuencia de Brunt-Väisälä (N) mediante la siguiente ecuación $N^2 = -g/\rho \cdot \partial\rho/\partial z$, donde, g es la aceleración de gravedad ($m \cdot s^{-2}$), ρ es la densidad media del agua de mar ($kg \cdot m^{-3}$) de cada estación de CTD y z es la profundidad (m). Para estimar la profundidad de la picnoclina se utilizó la profundidad del valor máximo del perfil vertical N.

Las abundancias de los grupos seleccionados de zooplancton de todos los estratos fueron estimadas y expresadas en individuos/m^3. Los datos acústicos fueron agrupados en función de la hora del día y de acuerdo a su profundidad en la columna de agua.

Los contornos verticales de variables oceanográficas se realizaron con el programa Ocean Data View (ODV), los contornos verticales de la retrodispersión de ADCP se hicieron con Interactive Data Language (IDL) y los datos biológicos se analizaron con Excel y R-Studio, en donde se hicieron pruebas de Mann Whitney para diferencias entre día y noche y entre estratos. Finalmente, se aplicó la correlación de Spearman para evaluar la relación entre los datos del MVBS y de abundancia de cada estadio.

Resultados

En esta sección se presentan los resultados del muestreo biológico en ambas estaciones yo-yo y de los datos de intensidad del eco obtenidos en los cruceros CIMAR-10 y CIMAR-17. En la estación 11 se encontraron abundancias particulares según las especies y estadíos de copépodos calanoideos pertenecientes a la especie *Rhinclalanus nasutus* y decápodos de la especie *Grimothea gregaria*, mientras que en la estación E5 los organismos presentes fueron larvas de decápodos de las especies *Grimothea gregaria* y *Eusergestes arcticus*. También, se muestran, para ambas estaciones los resultados de correlación entre MVBS y abundancia por estadío (Tabla 3). Asimismo, se muestran los resultados de la variación de la señal de retrodispersión a lo ancho de un canal (fig 11-14) y la evolución de la intensidad del eco en puntos seleccionados durante un período de 12 h aproximadamente.

Estación E11

A continuación, en la figura 3, se muestran los resultados del experimento realizado el día 16 de noviembre del 2004 en la estación E11 del crucero CIMAR-10, ubicada en el Golfo de Ancud. La estación E11 presentó baja variabilidad vertical en parámetros como salinidad (<0,2), temperatura (<0,4 °C) y la frecuencia de boyantez (<4 ciclos·h^{-1}) (Fig. 3). Existe evidencia de oscilaciones en la haloclina en períodos aproximados de 12 h que pueden asociarse a los efectos de la marea semidiurna M_2 (periodo=12,42 h) y a un efecto combinado de la marea M_2 con la marea diurna K_1 (período=23,93 h). Esta estación mostró una distribución homogénea verticalmente, no posee gradientes verticales marcados y tiene valores de frecuencia de boyantez bajos (<2,5 ciclos·h^{-1}) por lo que es una estación representativa de condiciones de mezcla vertical. La salinidad presenta los menores valores superficiales (32,5) en horas de vaciante, debido a la influencia de las

aguas estuarinas en la zona, los valores de salinidad aumentan levemente con la profundidad.

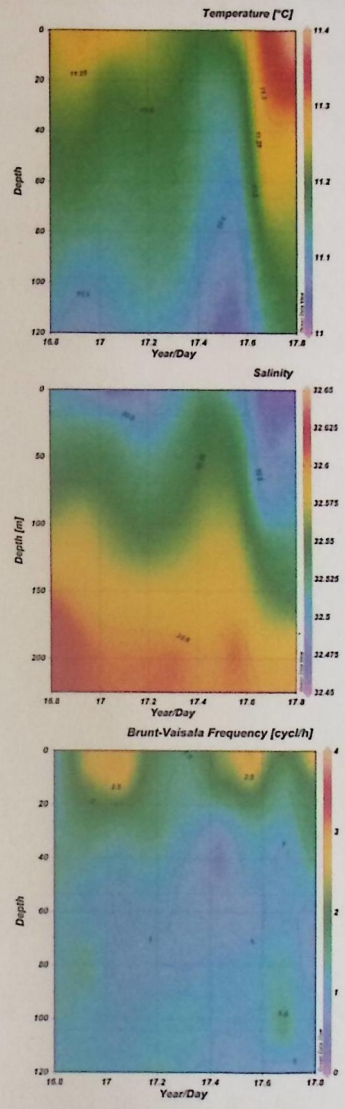


FIGURA 3.CONTORNOS VERTICALES DE TEMPERATURA (ARRIBA), SALINIDAD (CENTRO) Y FRECUENCIA DE BRUNT-VÄISÄLÄ (ABAJO) EN ESTACIÓN E11.

La señal de retrodispersión en esta estación sugiere un patrón de migración diurno, ya que, durante horas del día, entre las 7 y 17 hora local., la mayor intensidad del eco (>77 counts) se encuentra más cercana a la superficie (aproximadamente, 60 m), a diferencia de las horas de oscuridad, en las cuales la intensidad fue menor (<75 counts) y se encontraban a mayores profundidades (> 100 m) (Fig. 4). A partir de las 14:00 h se genera un descenso de 20 - 40 m en la mayor intensidad del eco y se mantiene estable a una profundidad mayor a 100 m (Fig.4). Posteriormente, a las 19:00 h se generó un máximo de intensidad (75 counts) entre los 60 - 80 m. El ascenso y descenso de la intensidad ocurrió en un período menor a 2 h (08:00 - 09:00 y 19:00 - 20:00, respectivamente) (Fig.4).

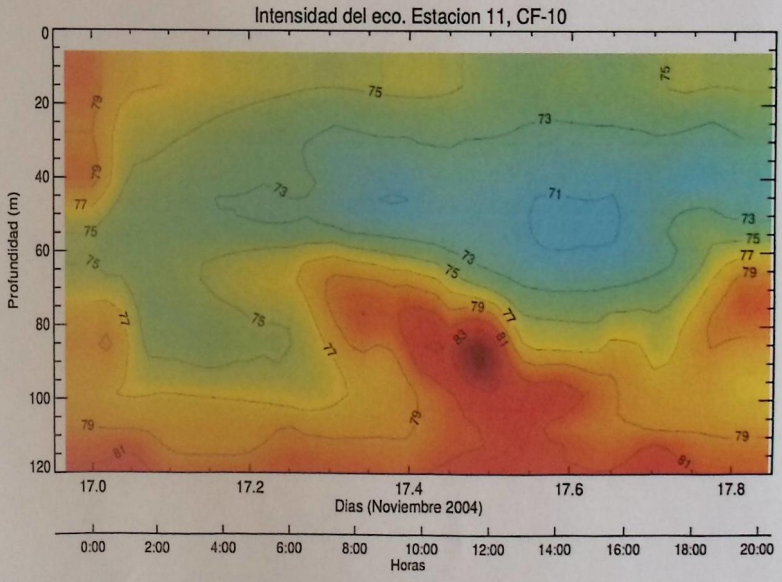


FIGURA 4.CONTORNOS VERTICALES DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) DURANTE 21 H EN LA ESTACIÓN E11.

Las mayores abundancias del zooplancton se presentaron en esta estación y fueron de los estadíos más pequeños (CI, CII y CIII) de *R. nasutus* en ambos estratos (Fig 5 a). Las

mayores concentraciones (>2000 ind/m³) se encontraron en el primer estrato (0-50 m), sólo el copepodito CIII obtuvo diferencia entre estratos (p=0,031). Por otra parte, los estadios menos abundantes (<1000 ind·m^{-3}) de *R. nasutus* fueron CIV y CV en ambos estratos y no presentaron diferencias (p>0,05). Los adultos de esta especie presentron abundancias mayores a 1000 ind·m^{-3} en ambos estratos y se observó un patrón de migración vertical en horas de la noche (Fig. 6). Se presentaron diferencias entre las abundancias de día y noche (p=0,00075), mientras que el resto de los estadíos no presentó ningún patrón visible, ni diferencias entre las abundancias entre el día y la noche.

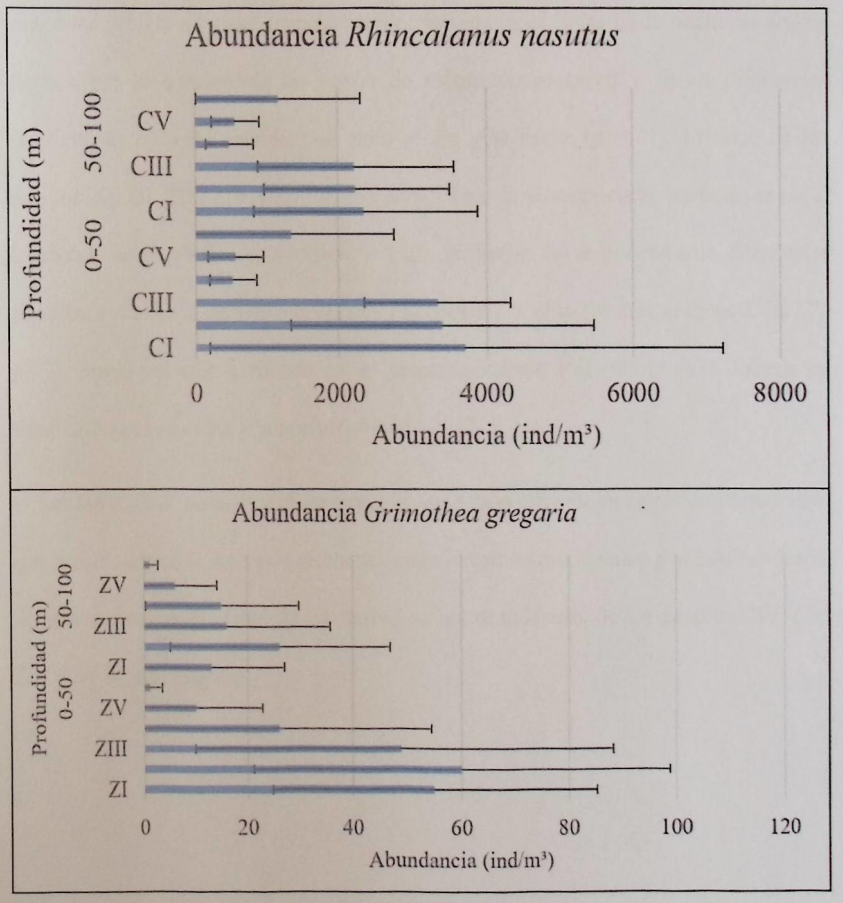


Figura 5. Abundancia de *Rhincalanus nasutus* (arriba) y *Grimothea gregaria* (abajo) por estrato en estación E11. Copepodito I (CI), Copepodito II (CII), Copepodito III (CIII), Copepodito IV (CIV), Copepodito V (CV), Zoea I (ZI), Zoea II (ZII), Zoea III (ZIII), Zoea IV (ZIV) y Zoea V (ZV).

En el caso de *G. gregaria* (Figs. 7) las mayores abundancias en todos los estadios se encuentran en el primer estrato (0-50 m), siendo los estadios más pequeños los más abundantes (ZI, ZII, ZIII y ZIV), presentando diferencias en la abundancia entre estratos los estadios ZII y ZIII ($p=0,03$ y $p=0,01$, respectivamente). El estadio ZII es el más abundante en ambos estratos y presenta un máximo de abundancia en horas cercanas al amanecer en el segundo estrato (50-100 m) (Fig. 5). Las megalopas son el grupo menos abundante (<5 ind·m^{-3}) sus concentraciones aumentan en horas de la noche en ambos estratos, por lo que tendría un patrón de migración nocturno y tienen diferencias significativas entre las abundancias entre el día y la noche ($p=0,01$). El resto de los estadios (ZI, ZII, ZIII, ZIV y ZV) tienen un máximo de abundancia en horas cercanas al crepúsculo en el primer estrato (0-50 m), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre la abundancia del día y la noche. Los estadíos más grandes ZIII, ZIV y ZV tienen patrones similares en el segundo estrato (50-100 m) sin diferencias significativas entre el día y la noche ($p>0,05$).

Las larvas de *R. nasutus* y *G. gregaria* no muestron diferencias en el comportamiento entre estadíos, pero sí máximos diferentes entre el estrato más somero y el más profundo, además se observó un efecto de las mareas en las abundancias de los estadíos CIV, CV, ZIV y ZV en esta estación.

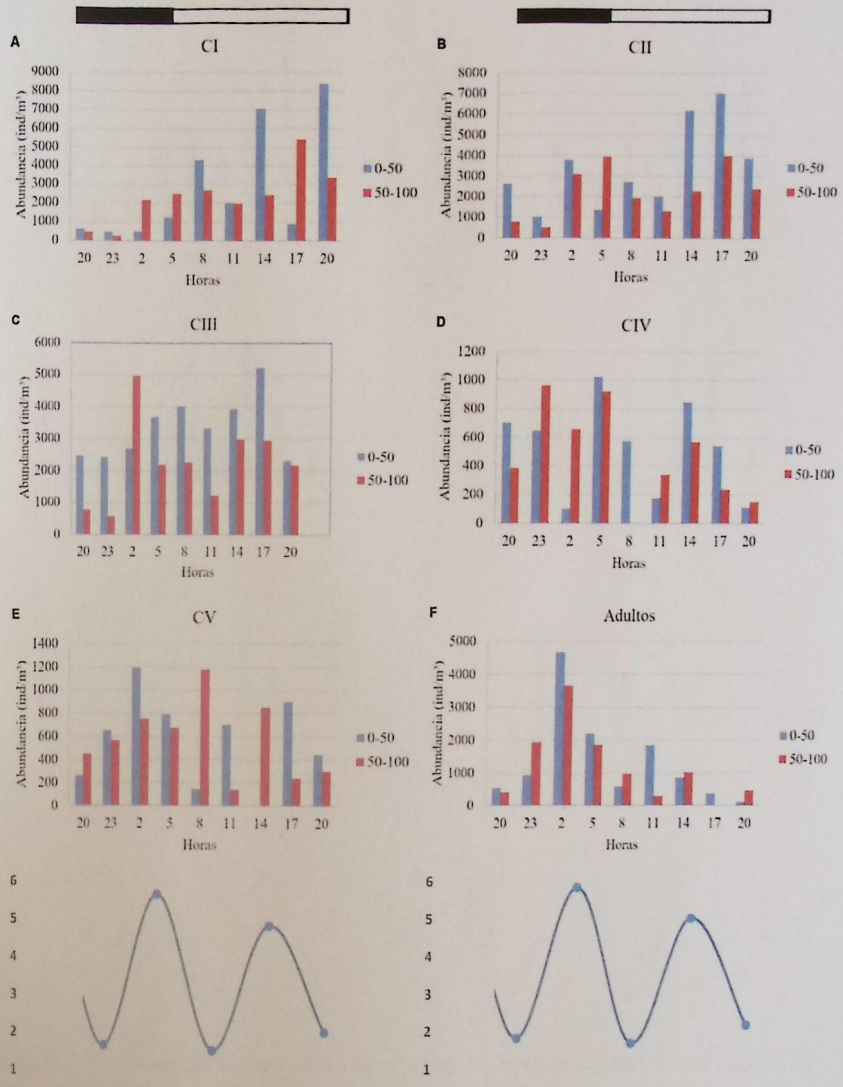


Figura 6. Evolución del tiempo de la abundancia de *Rhincalanus nasutus* por estadío en estación E11. Colores son distintos estratos de profundidad. Barra superior muestra horas de noche (negro) y día (blanco). Paneles inferiores son alturas de nivel del mar durante el experimento, eje *y* valores en metros.

.

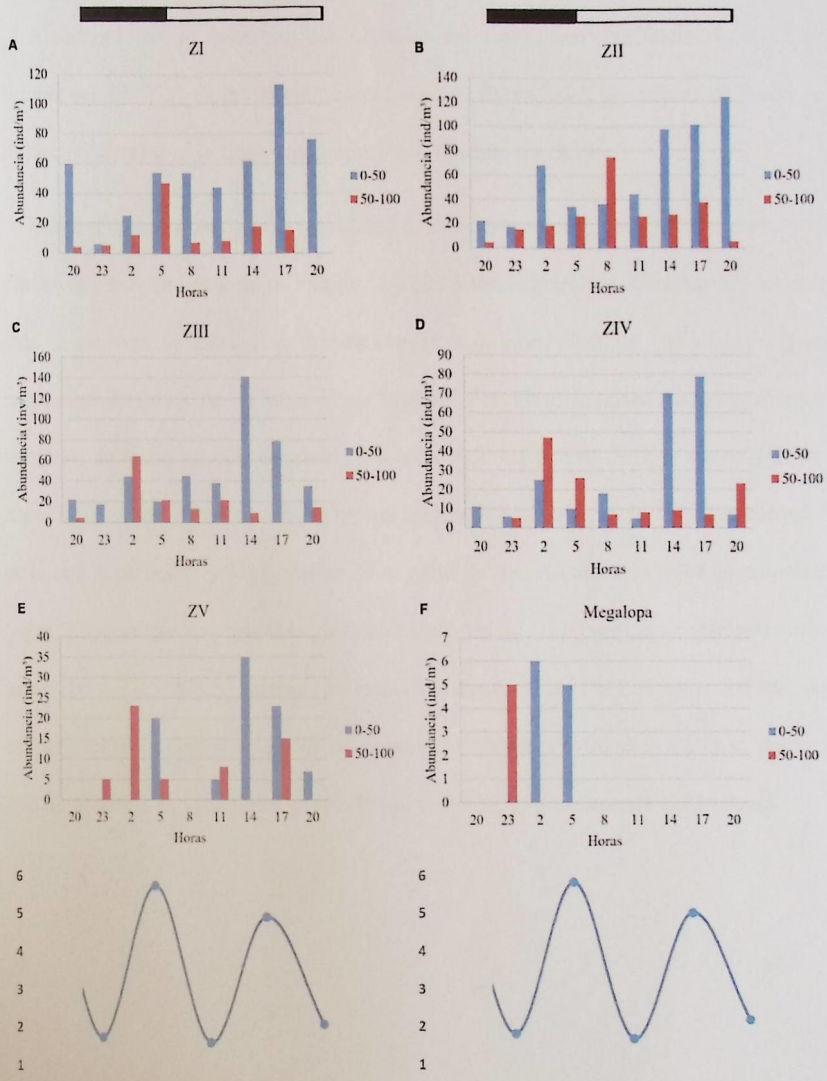


Figura 7. Evolución del tiempo de la abundancia de *Grimothea gregaria* por estadio en estación E11. Colores son distintos estratos de redes. Barra superior muestra horas de noche (negro) y día (blanco). Paneles inferiores son alturas de nivel del mar durante el experimento, eje *y* valores en metros.

.

Estación E5

A continuación, se muestran los resultados del experimento realizado el día 17 de octubre del año 2011 en la estación E5 del crucero CIMAR-17, ubicada en el fiordo de Reloncaví. Esta estación tiene una profundidad máxima de 120 m.

Los parámetros oceanográficos medidos en la columna de agua (Fig. 8) muestran una estructura estuarina típica de dos capas con alta estratificación (> 40 ciclos·h^{-1}) en casi toda la columna de agua. Los menores valores de estratificación (>5 ciclos·h^{-1}) se encuentran por debajo de los 50 m de profundidad. Esta estación posee fuertes gradientes verticales de salinidad con una haloclina bien definida dentro de los primeros 25 m superficiales de profundidad. Los valores más altos de temperatura (11 ° C) se encuentran en la capa superficial, en los primeros 20 m junto con los valores más bajos de salinidad (<25), mientras que las áreas más profundas (bajo los 50 m) presentan temperaturas más bajas (10 a 10,5 °C) y valores de salinidad mayores (>32). Los altos valores de estratificación asociados a la alta frecuencia de boyantez (>30 ciclos·h^{-1}) se pueden atribuir al aporte de agua dulce desde ríos en el fiordo, principalmente el Río Puelo.

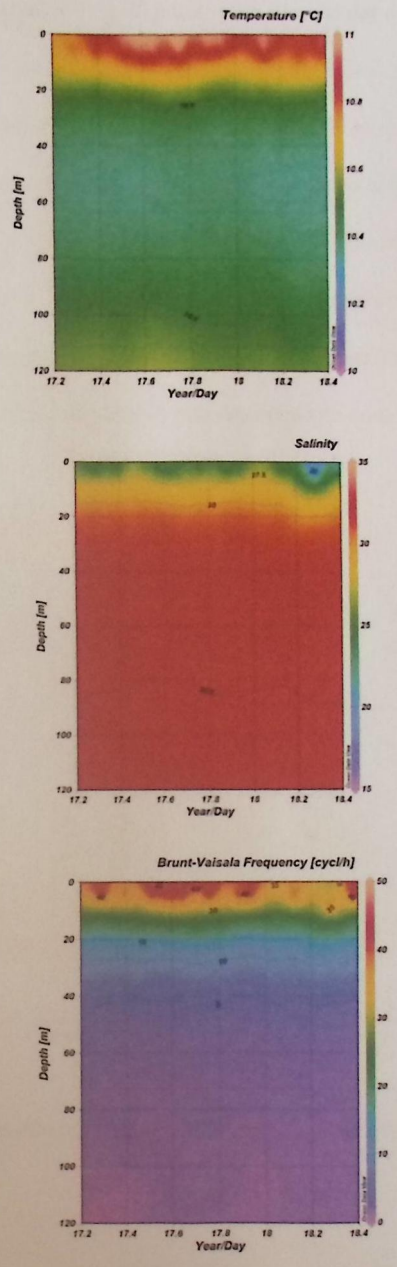


FIGURA 8. CONTORNOS VERTICALES DE TEMPERATURA (ARRIBA), SALINIDAD (CENTRO) Y FRECUENCIA DE BRUNT-VÄISÄLÄ (ABAJO) EN ESTACIÓN E5.

La señal de retrodispersión (Fig. 9) muestra un ascenso del contorno de 86 counts de la intensidad del eco a partir de horas del amanecer del día 18, que no se profundiza durante el resto del estudio. Este ascenso ocurre en horas de la madrugada (5:00-7:00) entre los 120 m y 40 m de profundidad y se mantiene durante el resto de las horas del día. En horas de luz (04:00 a 16:00) se observaron los valores mayores de intensidad del eco (87 counts) entre los 100 a 120 m de profundidad, lo que sugiere una mayor concentración de organismos a esa profundidad. Una banda superficial entre los 0-15 m de profundidad de valores altos (>88 counts) se observó permanentemente durante el experimento.

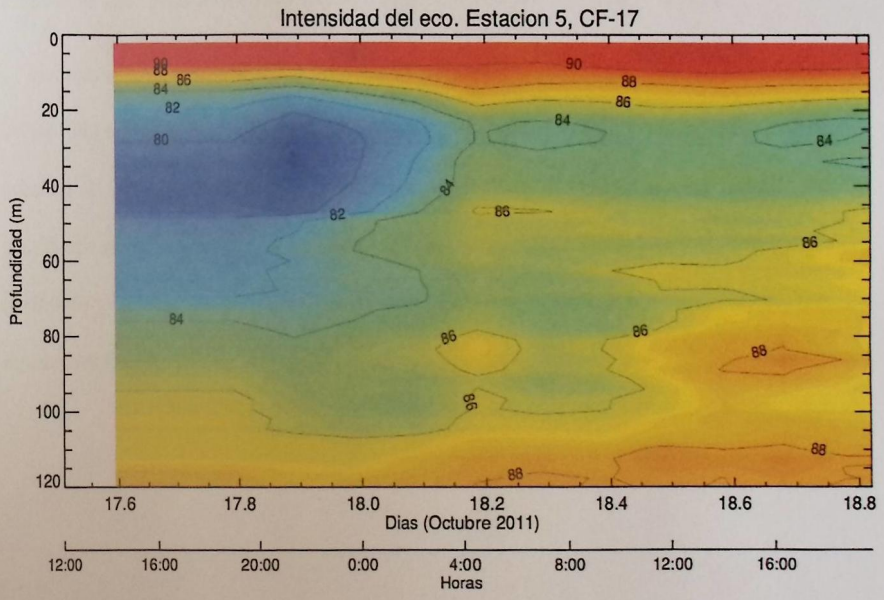


FIGURA 9. CONTORNOS VERTICALES DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) DURANTE 24 H EN LA ESTACIÓN E5.

El grupo más abundante (>1500 ind·m^{-3}) en esta estación (Fig. 10) fue la larva ZV de *Grimothea gregaria* en el primer estrato (0-25 m), existen diferencias en la abundancia

entre estratos 1 y 3 (p=0,04) y entre 1 y 4 (p=0,03), los grupos que siguen con las mayores abundancias fueron ZIV en el primer estrato existiendo diferencias de estos entre el estrato 1 y 2 (p=0,01), 1 y 3 (p=0,004) y 1 y 4 (p=0,01) y megalopas en el mismo estrato, teniendo diferencias entre el estrato 1 y 2 (p=0,03), 1 y 3 (p=0,002) y 1 y 4 (0,002). Las abundancias en los estratos más profundos fueron bajas (<500 ind/m^3) en todos los estadios. El único grupo de la especie que tuvo diferencias significativas en las abundancias entre el día y la noche fue el estadio más pequeño ZI (p=0,006). Las larvas no mostraron diferencias en el comportamiento entre estadios, pero sí máximos de abundancia diferentes entre los estratos a excepción de la megalopa (Fig. 11).

Las mayores abundancias encontradas de *E. arcticus* fueron de la larva elaphocaris (>1000 ind·m^{-3}) en el tercer estrato (50-75 m), en este mismo estrato se encontró un máximo de abundancia (Fig. 11) en horas de noche y se encontraron diferencias significativas en las abundancias entre el día y la noche en las larvas elaphocaris (p=0,006) y mastigopus (p=0,03). No se encontraron diferencias en la abundancia entre estratos para estas larvas.

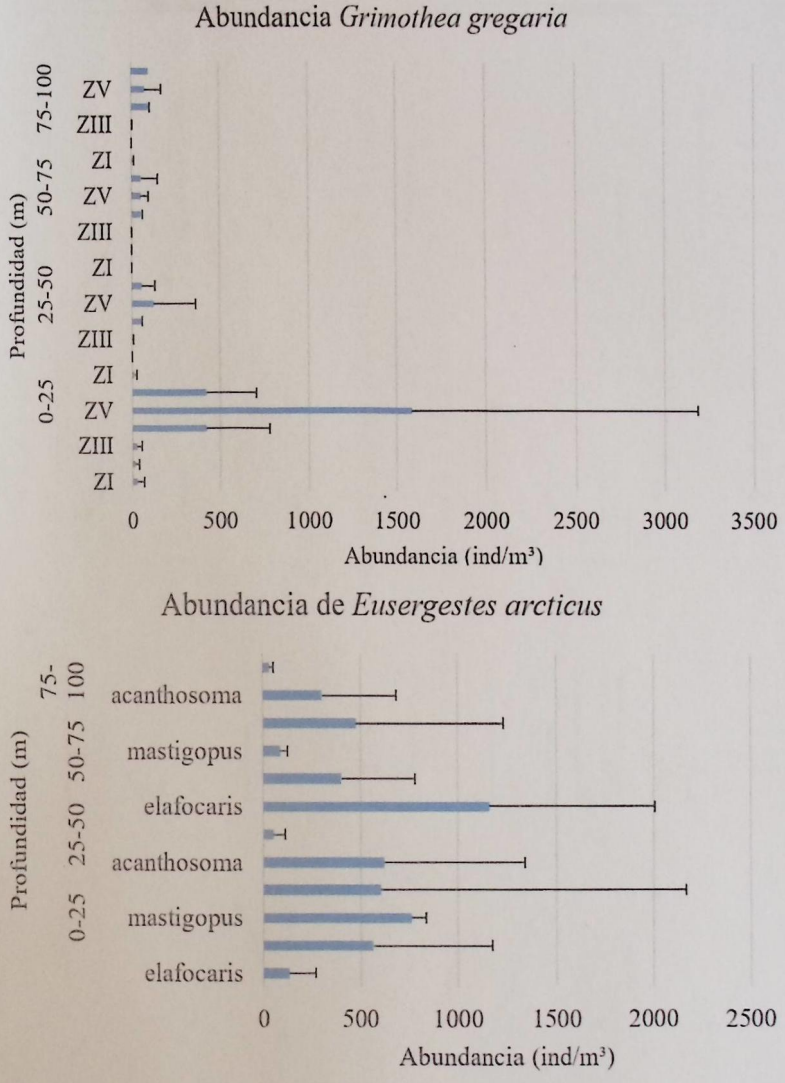


FIGURA 10. ABUNDANCIA DE *GRIMOTHEA GREGARIA* (ARRIBA) Y *EUSERGESTES ARCTICUS* (ABAJO) POR ESTRATO EN LA ESTACIÓN E5.

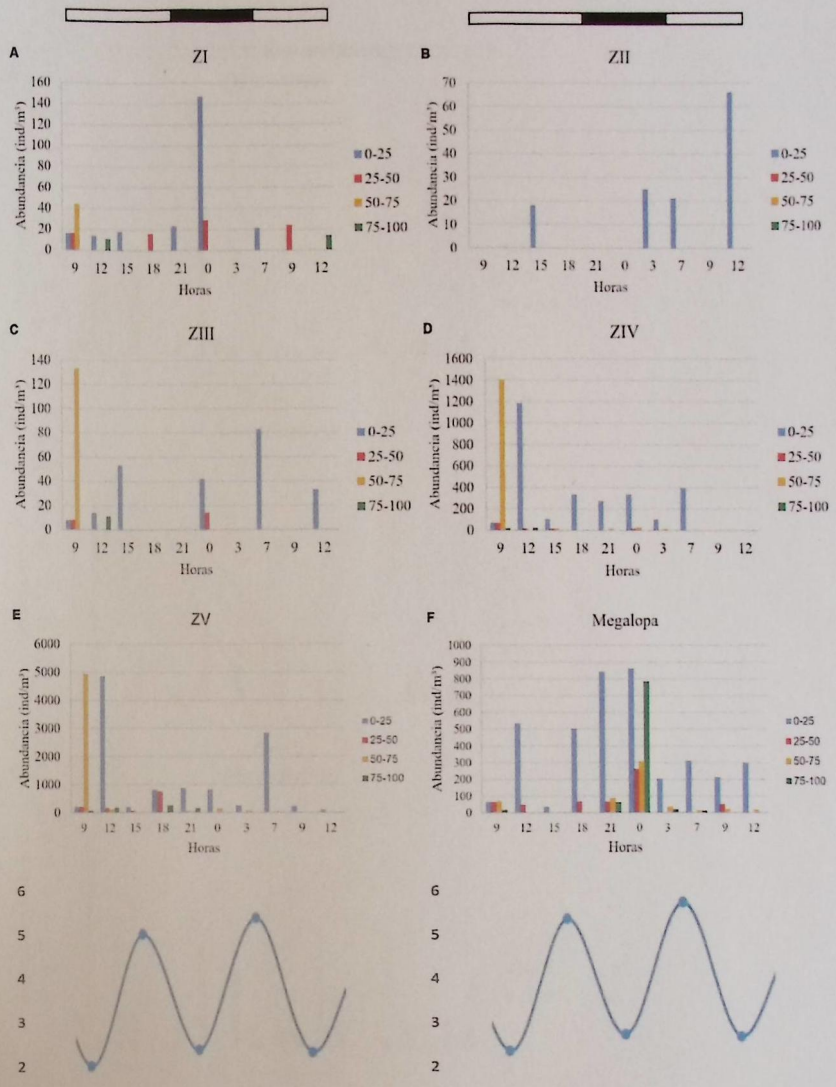


FIGURA 11. EVOLUCIÓN EN EL TIEMPO DE LA ABUNDANCIA DE *GRIMOTHEA GREGARIA* POR ESTADIO EN ESTACIÓN E5. COLORES SON DISTINTOS ESTRATOS DE REDES. BARRA SUPERIOR MUESTRA HORAS DE NOCHE (NEGRO) Y DÍA (BLANCO). PANELES INFERIORES SON ALTURAS DE NIVEL DEL MAR DURANTE EL EXPERIMENTO, EJE *Y* VALORES EN METROS.

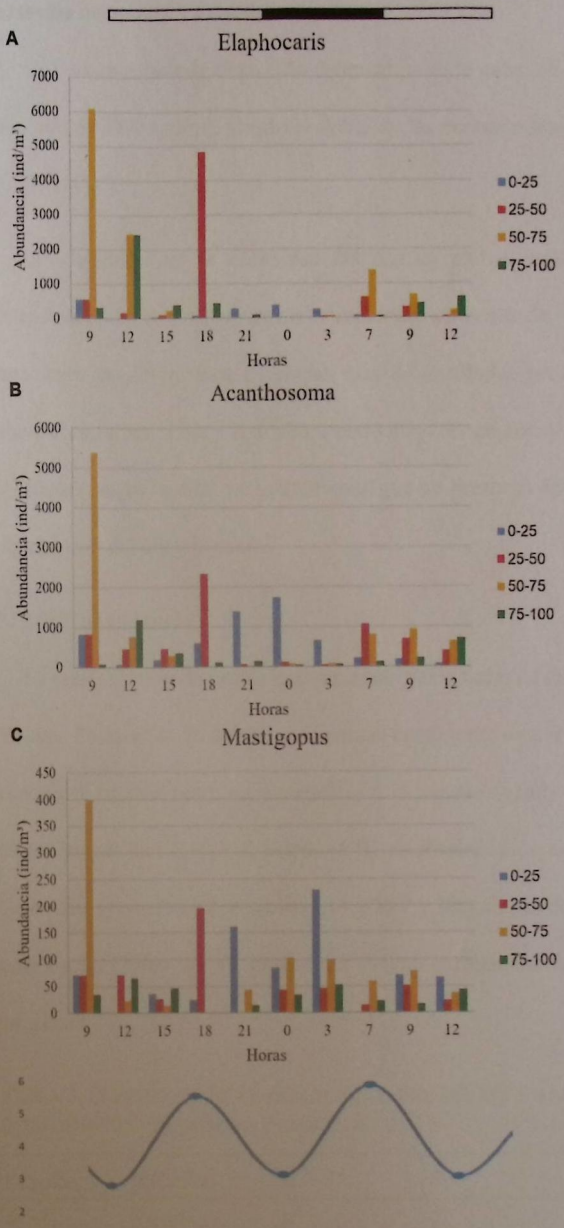


FIGURA 12. EVOLUCIÓN EN EL TIEMPO DE LA ABUNDANCIA DE *E. ARCTICUS* POR ESTADIO EN ESTACIÓN E11. COLORES SON DISTINTOS ESTRATOS DE REDES. BARRA SUPERIOR MUESTRA HORAS DE NOCHE (NEGRO) Y DÍA (BLANCO). PANELES INFERIORES SON ALTURAS DE NIVEL DEL MAR DURANTE EL EXPERIMENTO, EJE *Y* VALORES EN METROS.

Estación de mezcla y estratificada

Las abundancias totales de organismos en la estación de mezcla fueron mayores con más de 3000 ind/m^3, siendo el doble de las encontradas en la estación estratificada (1500 ind/m^3).

Los resultados de la intensidad del eco en ambas estaciones mostraron mayores intensidades del eco a menores profundidades en horas de luz (Fig. 4 y 9). En ambas estaciones los organismos en etapas más desarrolladas presentaron diferencias en las abundancias entre el día y la noche, siendo mayores en horas de la noche, a excepción de las megalopas en la estación estratificada que no presentó diferencias (p=0,06) entre las abundancias del día y la noche.

MVBS y abundancia

Se estudió la relación entre la abundancia por estadío de desarrollo y el MVBS (Mean Volume Backscatter Strength), mediante el coeficiente de correlación de Spearman, para conocer la relación entre estas variables y la representación en cada estadío, siendo los únicos grupos con R>0,5 el estadio CIII de *Rhincalanus nasutus* y ZI, ZII y ZIII de *Grimothea gregaria* en la estación E11 y ZIV y Megalopas de *Grimothea gregaria* en la estación E5 (Tabla 3). El grupo con mayor correlación fueron las zoeas en ambas estaciones.

TABLA 3. COEFICIENTE DE CORRELACIÓN ENTRE MVBS Y ABUNDANCIA POR ESTADIO EN CADA ESTACIÓN. EN NEGRITA VALORES R> 0,5.

Estación	Estadio	*R*	*P*
E11	CI	0	1
E11	CII	0,46	0,07
E11	CIII	**0,61**	0,01

E11	CIV	0,16	0,54
E11	CV	0,06	0,83
E11	Adulto	0,03	0,91
E11	ZI	**0,82**	0,0001
E11	ZII	**0,64**	0,01
E11	ZIII	**0,54**	0,0007
E11	ZIV	0,25	0,34
E11	ZV	0,47	0,06
E11	Megalopa	0,03	0,92
E5	ZI	0,44	0,007
E5	ZII	0,41	0,01
E5	ZIII	0,47	0,003
E5	ZIV	**0,57**	0,0003
E5	ZV	0,49	0,002
E5	Megalopa	**0,51**	0,001
E5	Elaphocaris	0,19	0,27
E5	Acanthosoma	0,23	0,17
E5	Mastigopus	0,14	0,41

Mediciones en transectos con ADCP remolcado

En las figuras 13 y 14 se muestran las variaciones espaciales a lo largo de transectos realizadas con ADCP remolcado en experimentos frente a Pargua y Río Puelo, respectivamente. La posición de los transectos se puede observar en la Fig. 2. Se estudiaron las variaciones espaciales de la intensidad del eco en el transecto 1 del experimento en Pargua (cercano a E11) y en el transecto 2 en Río Puelo (cercano a E5). En ambos transectos se seleccionaron repeticiones representativas de horas de día, noche, del amanecer y atardecer para obtener una visualización de la variabilidad de la intensidad del eco en la dimensión a lo largo de la transecta.

La figura 13 muestra en colores las variaciones de intensidad del eco a lo largo del transecto 1 frente a Pargua, cercano a estación E11 (Fig. 2); las flechas superpuestas muestran la dirección y magnitud de la corriente de marea de llenante (repetición 6) y vaciante (repetición 11). La marea llenante (repetición 6) tiene las mayores velocidades (aprox. 1,6 $m \cdot s^{-1}$) en el flanco (B) más somero, lo que se atribuye a la influencia de la fuerte corriente de marea (~3 $m \cdot s^{-1}$, Cáceres *et al.* 2002) proveniente del Canal de Chacao desde el oeste. Sobre el flanco B en esta estación se evidencia una homogeneización vertical asociado a altos valores (>70 counts) de la intensidad del eco en la columna de agua lo que evita la observación de capas de zooplancton desplazándose verticalmente. También, se puede apreciar que la velocidad del agua a lo largo de la transecta disminuye a medida que se aleja del inicio de la transecta (de B a A) al aumentar la profundidad de la sección vertical.

Durante episodios de corriente hacia el oeste (marea vaciante, repetición 11), también aumentan las velocidades sobre el lado somero B, aunque con menores magnitudes (<1.0 $m \cdot s^{-1}$), se observó una capa de mayor intensidad atribuible a biomasa zooplanctónica que desciende en el amanecer (Fig.13). Esta capa es aún más evidente en el anochecer (repetición 3) a 50-70 m de profundidad y cubre toda la extensión horizontal del transecto. En la repetición 14 (noche) esta capa se ubica a mayor profundidad (100 m) y es evidente sólo en la parte central más profunda de la sección (Fig. 13).

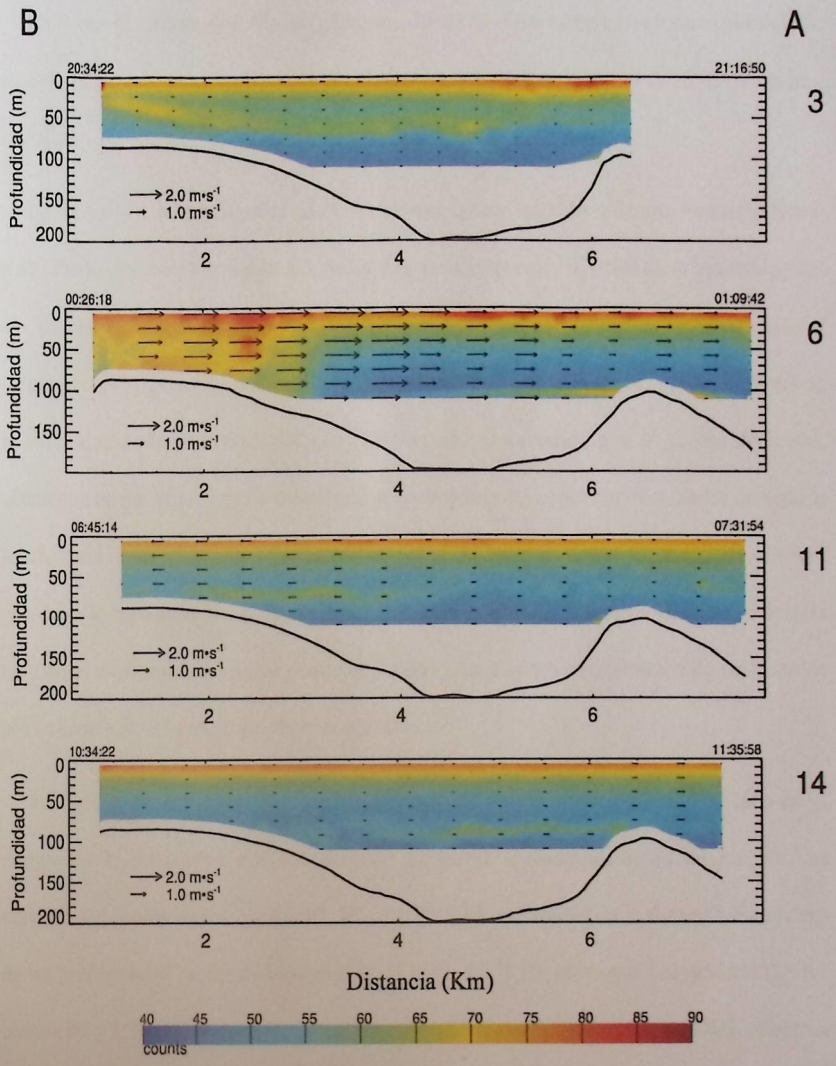


FIGURA 13. DISTRIBUCIÓN DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) EN LAS SECCIONES VERTICALES DEL TRANSECTO 1 EN SECTOR DE PARGUA (CF-10), CERCANO A ESTACIÓN E11. NÚMEROS EN LADO DERECHO DE CADA PANEL SON REPETICIONES SELECCIONADAS (3=ATARDECER, 6=NOCHE, 11=AMANECER, 14=DÍA). LAS LETRAS EN LOS EXTREMOS DERECHO E IZQUIERDO DEL PANEL SUPERIOR SON EXTREMOS DEL TRANSECTO. VER FIGURA 2 PARA POSICIÓN DE TRANSECTO Y LETRAS DE VÉRTICES. LAS FLECHAS SON VECTORES DE VELOCIDAD DE LA COMPONENTE U DE LA CORRIENTE. HACIA LA DERECHA ES HACIA EL ESTE Y HACIA LA IZQUIERDA AL OESTE.

En la banda somera superficial (primeros 20 m) se observa una alta intensidad del eco en todo el experimento, que puede asociarse a partículas de sedimento en suspensión o burbujas.

La figura 14 muestra la señal de la intensidad del eco a lo largo de una transecto frente a Río Puelo, cercano a estación E5, en esta se puede apreciar la señal de la intensidad del eco en tres horas representativas que corresponden a horas de luz (2), horas cercanas al crepúsculo (4) y horas de oscuridad (8), se puede observar un ascenso (de 70 a 20 m) de la intensidad de la intensidad del eco (85-90 counts) a medida que se va oscureciendo, además se puede apreciar una distribución homogénea en el patrón de ascenso en toda la sección, sin inclinaciones evidentes en los datos. Al igual que en la figura 11, se observa una delgada capa superficial de alta intensidad del eco en los primeros 10 m superficiales en todo el experimento, lo que puede atribuirse a la mayor concentración de sedimentos provenientes de las descargas de ríos costeros.

En las siguientes figuras (15 y 16) se presentan los resultados de la evolución en el tiempo de la intensidad del eco durante 12 horas aproximadamente en los perfiles verticales ubicados en los puntos P1, P2, P3, P4 y P5 mostrados en la figura 2. En el caso de los perfiles en el sector de Pargua (Fig.15) (P1, P2 Y P3, cercanos a estación E11), los puntos P1 y P3 fueron observados en las zonas someras de la sección vertical, mientras que P2 se observó en la zona profunda. Solo en el punto P2 es posible reconocer un patrón de ascenso y descenso compatible con migración vertical del zooplancton. En esta estación se aprecia por un ascenso de una capa de mayor intensidad del eco (tonos celestes) entre las 19 h y 22 h, una estabilización de esta capa alrededor de los 60 m en durante la noche (22 hrs. a 06 hrs.), y descenso en el amanecer entre las 6 y 10 hrs.

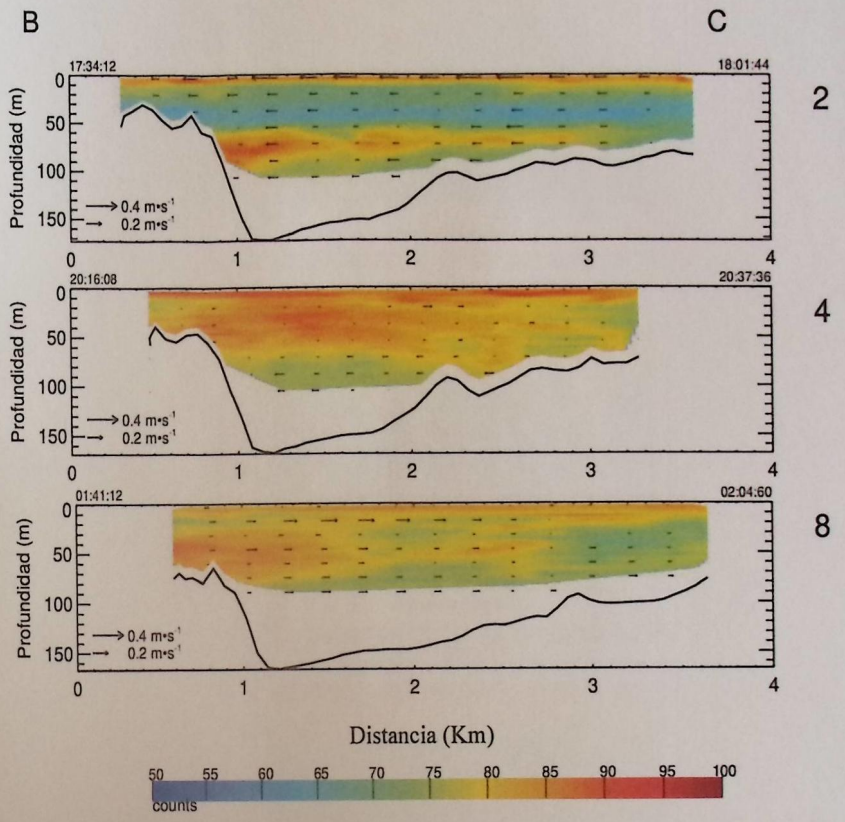


FIGURA 14. DISTRIBUCIÓN DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) EN LAS SECCIONES VERTICALES DEL TRANSECTO 2 EN SECTOR DE RÍO PUELO (CF-12), CERCANO A ESTACIÓN E5. NÚMEROS EN LADO DERECHO DE CADA PANEL SON REPETICIONES (2=DÍA, 4=ATARDECER Y 8=NOCHE). LAS LETRAS EN LOS EXTREMOS DERECHO E IZQUIERDO DEL PANEL SUPERIOR SON EXTREMOS DEL TRANSECTO. VER FIGURA 2 PARA POSICIÓN TRANSECTO Y LETRAS DE VÉRTICES. LAS FLECHAS SON VECTORES DE VELOCIDAD DE LA COMPONENTE V DE LA CORRIENTE. HACIA LA DERECHA ES HACIA EL INTERIOR DEL FIORDO (NORTE) Y HACIA LA IZQUIERDA ES HACIA EXTERIOR DEL FIORDO (SUR).

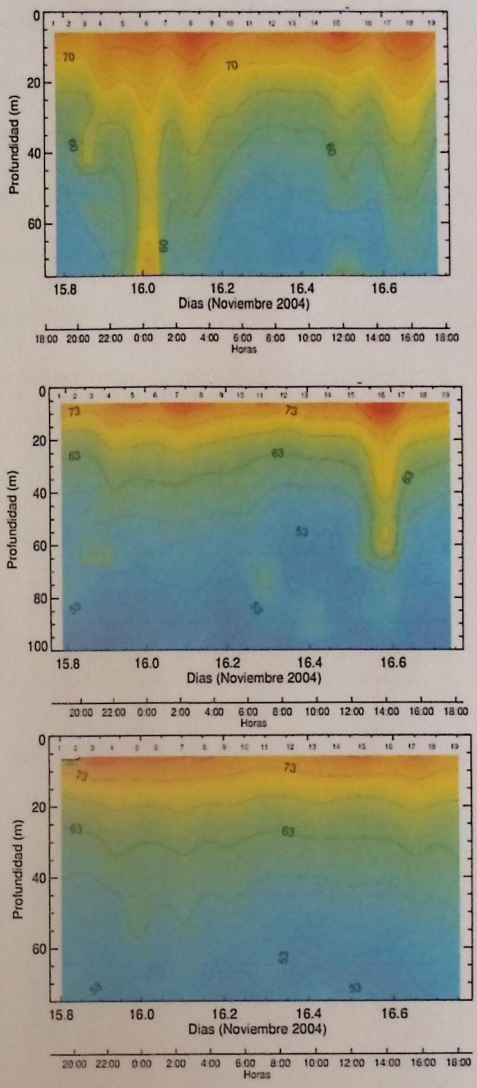


FIGURA 15. EVOLUCIÓN EN EL TIEMPO DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) EN LAS ESTACIONES P1 (ARRIBA), P2 (CENTRO) Y P3 (ABAJO), EN PERFILES EXTRAÍDOS DEL EXPERIMENTO EN SECTOR DE PARGUA (CF-10), CERCANO A ESTACIÓN E11. VER FIGURA 2 PARA POSICIÓN DE ESTACIONES. NÚMEROS EN SECTOR SUPERIOR HORIZONTAL SON REPETICIONES.

En el caso del experimento en el sector de Río Puelo (Fig. 16) (P4 y P5, cercanos a estación E5), la estación P4 se observó en la zona más profunda y la estación 5 en la más somera. La figura 14 muestra la evolución en el tiempo en ambas estaciones, donde en

ambos casos se sugiere un patrón compatible con migración vertical. Este patrón se reconoce por un ascenso de la capa de mayor intensidad del eco en horas del atardecer, estabilizándose entre 40 y 60 m en horas de la noche. En la parte somera se muestra una alta señal de intensidad, debido a los sedimentos asociados a las plumas del río, al igual que en los 20 m en donde la alta señal de intensidad se podría asociar a los organismos que se encuentran en la picnoclina.

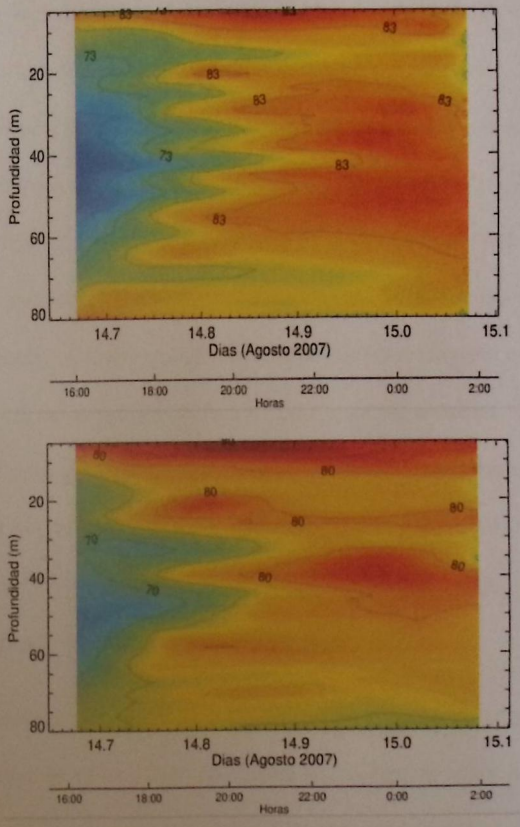


FIGURA 16. EVOLUCIÓN EN EL TIEMPO DE LA INTENSIDAD DEL ECO (COUNTS) EN LAS ESTACIONES P4 (ARRIBA) Y P5 (ABAJO), EN PERFILES EXTRAÍDOS DEL EXPERIMENTO EN SECTOR DE RÍO PUELO (CF-12). VER FIGURA 2 PARA POSICIÓN DE ESTACIONES.

Las relaciones con el ambiente físico

Los resultados de los parámetros oceanográficos de la estación E11 en Golfo de Ancud mostraron una distribución vertical, representativa de condiciones de mezcla vertical de la columna de agua, con valores bajos de frecuencia de boyantez (<2 ciclos·h^{-1}) (Fig. 3). Las distribuciones verticales de temperatura, salinidad y densidad son relativamente homogéneas y de baja variabilidad (Fig.3). Esto coincide con lo observado por Castro *et al.* (2011) y Díaz-Astudillo *et* al. (2017) en una zona cercana a la estación E11 en otros cruceros Cimar-fiordo. Los pulsos de paso de marea semidiurna pueden observarse en esta estación con leves aumentos de la estratificación vertical cada 12 h, que pueden alcanzar valores de ~2,5 ciclos·h^{-1}. Los resultados de la estación E5 en el Fiordo Reloncaví, por otra parte, mostraron una distribución vertical representativa de una columna estratificada, con valores de frecuencia de boyantez mayores que >30 ciclos·h^{-1}. En esta estación se observó una distribución en dos capas de densidad, típica de sistemas estuarinos con fuertes gradientes verticales de salinidad. La alta estratificación de la columna de agua en este fiordo es reconocida en la literatura (Castillo *et al.* 2016; Díaz-Astudillo *et al.* 2017). y por sus descargas de agua dulce costera puede clasificarse como altamente estratificado permanente (Stacey & Ralston, 2005).

Aunque las mareas en la zona de estudio poseen un alto rango de amplitud (>5 m), en este estudio no se observó un efecto dominante de las mareas sobre la abundancia de zooplancton, ni en el patrón de distribución de los organismos, a diferencia de lo encontrado por Castro *et al.* (2011) para la zona de Ancud. Solo en la estación E11 para los estadios de CII y CIII las observaciones sugieren aumentos de abundancia en tiempos asociados a los pulsos de la marea, en estadíos de tamaños medios como CIII, CIV ZIV

y ZV en la estación E11, similar a lo encontrado por Castro *et al.* (2011). En este estudio la marea tendría una incidencia más débil en las migraciones verticales del zooplancton de estadios con un desarrollo mayor (CIV, CV, ZIV y CV, en estación E11), que las reconocidas por el efecto de la luz en las horas de amanecer y atardecer en la zona de estudio (Valle-Levinson *et al.* 2014).

No se observó un efecto de variaciones de profundidad en la picnoclina con la distribución o abundancia de las especies en la estación E5. Estos procesos no parecen estar relacionados, ya que ocurren a distintas profundidades. En la estación E5 se encontró una picnoclina bien definida, a una profundidad cercana a los 30 m, mientras que los procesos de migración se encontraban bajo los 50 m de profundidad. Cabe destacar que los gradientes verticales de densidad o salinidad pueden actuar como barrera que tiende a atrapar especies pequeñas del zooplancton o estadios pequeños (Bandara *et al.* 2021). También se estudió la asociación de la abundancia de los estadios con la estratificación, no encontrando mayores diferencias entre estratos a excepción de CIII de *Rhincalanus nasutus*, ZII y ZIII de *Grimothea gregaria* en la estación 1 y diferencias entre el estrato 1 y 3 y 1 y 4 entre los estadios ZIV, ZV y megalopa en la estación 2.

Las relaciones entre las abundancias y en horas de luz y oscuridad han sido observadas por Díaz-Astudillo *et al.* 2017 y Valle-Levinson *et al.* 2014, para la zona de estudio, como un patrón dominante repetitivo de ascensos en el atardecer y descensos en el amanecer. En este estudio se observó dicho patrón en relaciones mayormente en organismos con un desarrollo más avanzado y de mayor tamaño como adultos de la especie *Rhincalanus nasutus* y las megalopas de *Grimothea gregaria* en la estación E11 y Mastigopus de *Eusergestes arcticus*. Esto puede deberse al estado del desarrollo del organismo como una forma de evadir la depredación (Hays 2003).

En los estadios más pequeños, este estudio muestra que este patrón no se cumple, ya que, más del 75% de los estadios larvales observados poseían mayores abundancias en horas de luz en estratos más someros. Otros estudios de migraciones de estadios larvales en la Patagonia muestran que las larvas más pequeñas tendían a tener mayores abundancias durante el día en estratos más profundos y las larvas de tamaños medios tuvieron mayores abundancias en estratos menos profundos en horas de la noche (Veroes *et al.* 2023), esto podría deberse a que los estadios poseen preferencias sobre profundidades y estas varían a través de las etapas de vida (Lagergren *et al.* 2008).

Migración Diaria Vertical en la zona de estudio

La migración diaria vertical es un comportamiento que presenta alta plasticidad (Bandara *et al.* 2021). Esta varía según condiciones ambientales, cambios en la relación entre depredador-presa (Bandara *et al.* 2021), presión por depredación según el estadio y etapa de la ontogenia (Hays 2003) y, otras variables no investigadas en esta tesis como son el sexo de los individuos y las estaciones del año (Holliland *et al.* 2012). La presión por depredación varía según la etapa de la ontogenia y aumenta junto con tamaño corporal de los organismos (Neil 1992; Osgood & Frost 1994 y Lampert 1989), haciendo que a medida que aumenta el tamaño corporal y coloración de estos y sean más susceptibles a depredadores visuales (Bandara *et al.* 2021). De esta forma se esperaría que organismos más grandes tengan un patrón de migración más pronunciado que los estadios más tempranos (Holliland *et al.* 2012) para evitar la depredación, lo que podría explicar en parte las diferencias en la abundancia entre día y noche de estadios más avanzados.

Se ha encontrado en estudios que la migración nocturna del zooplancton adulto es una forma de evadir depredadores visuales como peces, mientras que la migración diaria de los copépodos más pequeños sirve para evitar depredadores invertebrados migrantes (Ohman *et al.* 1983), en la estación E11 del presente estudio se encontraron diferencias en la abundancia entre día y noche en organismos de mayor tamaño, que fueron los adultos de la especie *R. nasutus* y las megalopas de *G. gregaria*, mientras que en la estación E5 se encontraron diferencias en los estadios más pequeños como ZI de *G. gregaria*, elaphocaris de *E. arcticus* y en la larva de mayor tamaño mastigopus de *E. arcticus*. En los organismos de menor tamaño no presentaron diferencias entre las abundancias y el comportamiento migratorio del zooplancton más pequeño estaría influenciado en mayor medida por la densidad de depredadores invertebrados no visuales (y su migración diaria vertical) y, también por depredadores vertebrados visuales como peces (Lagergren *et al.* 2008), lo que podría cambiar los patrones de migración dependiendo de las densidades de los depredadores.

Las especies de copépodos de tamaños más pequeños no migran verticalmente y se mantienen en aguas superficiales (100-150 m), mientras que las especies de copépodos de tamaños corporales grandes tampoco migran y se mantienen en aguas subsuperficiales (200-250 m), de esta forma los copépodos migrantes serían los de tamaños medios (Ohman & Romagnan 2015), cómo serían los organismos pertenecientes a la especie *Rhincalanus nasutus*, los cuales en etapas adultas (>3 mm) (Hidalgo *et al.* 2011) exhibieron una típica migración nocturna, mientras que los estadios pequeños no tuvieron patrones claros.

Cabe destacar que las condiciones lunares de cuarto menguante mientras se realizó el estudio, facilitaron que los organismos se encuentren en profundidades medias. En otras fases de la luna la profundidad de la migración varía (Ochoa *et al.* 2013) como en fases luminosas de la luna, en las que permanecen en profundidades mayores y no sobrepasan los 100 m (Hernández-León *et al.* 2010).

Abundancia

En la zona de fiordos patagónicos en época de primavera los valores dominantes de biomasa son de los estadios de menores tamaños de las especies del zooplancton (García-Herrera *et al.* 2022 y González *et al.* 2010), lo que coincide con lo encontrado en este estudio, ya que en ambas estaciones los mayores porcentajes de abundancia son de los estadios más pequeños, a excepción de *G. gregaria* en la estación E5. Esto se puede relacionar con el aumento de productividad primaria que existe en primavera, lo que genera un pastoreo constante por parte del zooplancton por lo que aumenta su biomasa y reproducción (Palma & Silva 2004).

Las mayores abundancias del estudio estaban en la estación mixta E11, ubicada en el Golfo de Ancud, al igual que lo encontrado por Díaz-Astudillo *et al.* (2017). Esto podría deberse a la mayor disponibilidad de fitoplancton en la columna de agua, estimulada por procesos de mezcla, a diferencia de la estación E5 donde la mayor disponibilidad de alimento estaría restringida a la región de la picnoclina. En la estación E5, los mayores valores de la abundancia fueron de las larvas de *E. arcticus*, lo que coincide con Mujica *et al.* (2011). Al igual que en Castro *et al.* (2011) las larvas de *G. gregaria* no mostraron grandes diferencias entre estadios, pero sí diferencias entre horas de máximos entre estratos.

Otros factores que afectan los valores de abundancia son las tasas de muda y de mortalidad. Las tasas de muda varían a través de la ontogenia y entre estadios tienen distintos tiempos (Yañez *et al.* 2018). La tasa de mortalidad varía entre etapas del desarrollo y tamaño del organismo, en los inicios de los estadios juveniles existe una alta mortalidad (Moller Pedersen *et al.* 2008).

Relación entre MVBS y Abundancia

Los resultados indican una mayor correlación entre organismos de tamaños medios y la señal MVBS (Tabla 3), especialmente a las zoeas pertenecientes a la especie *Munida gregaria*, los que presentaron los valores más altos de asociación, similar a lo encontrado por Díaz-Astudillo *et al*. (2017) para zoeas en la zona de estudio. Esta mayor correlación puede deberse a la habilidad del instrumento ADCP de detectar tamaños de sobre los 2,5 mm.

Análisis de la retrodispersión del eco acústico

Los valores de las intensidades del eco mostraron las mayores magnitudes (83 y 88 counts) en horas del día en las estaciones E11 y E5, respectivamente. Todos los organismos encontrados, excepto elaphocaris tienen longitudes mayores a 1,25 mm (Vereshchaka 2009), por lo que serían captados por la frecuencia del instrumento (307,2 KHz) (Valle-Levinson *et al.* 2014; Salas de León *et al.* 2005).

Los resultados de la intensidad del eco a lo largo de la transecta frente a la zona de Pargua muestra una migración vertical evidente en la zona central (Fig. 15, P2) en horas de noche, que corresponde a la parte más profunda (200 m de profundidad). A través de las horas observadas se observó una menor intensidad del eco (aproximadamente 65

counts). La influencia de la corriente de marea en los flancos más someros (Fig. 15, 6) no permite la distinción de la señal del eco, esto se puede atribuir a la influencia de la batimetría y el efecto friccional del fondo (Cáceres *et al.* 2003). En la zona de Río Puelo, en los primeros 10 metros de profundidad se ve una alta intensidad del eco (aproximadamente 90 counts) (Fig. 14), esto se atribuye al transporte de sedimentos asociado (Yand 2005) desde el río Puelo (678 $m^3 s^{-1}$) y Petrohué (278 $m^3 s^{-1}$) (Pantoja *et al.* 2011). En esta transecta se ve una disminución en la profundidad del eco y una mayor intensidad en horas cercanas a la noche, por lo que existe una migración vertical nocturna de organismos adultos y de estadios más desarrollados como se discutió anteriormente.

Conclusiones

Los patrones de distribución encontrados en las estaciones E11 y E5 sugieren patrones de migraciones diurnas en la mayoría de los estadios. Los organismos de menor desarrollo se encontraban en profundidades más someras y en mayores abundancias durante horas del día.

Los únicos organismos que presentaron migraciones nocturnas fueron los de mayor desarrollo como los adultos de la especie *Rhincalanus nasutus* y las megalopas en la estación E11 y las megalopas y larvas masitgopus en la estación E5.

Con la información de este estudio los organismos realizan migraciones verticales asociadas a la luz.

Las abundancias totales de organismos en la estación de mezcla duplicaron las abundancias de la estación estratificada.

La frecuencia del instrumento ADCP utilizado respondería bien a estadios de tamaños medios en ambas estaciones, en especial a los organismos de la especie *Munida gregaria*, los cuales presentaron las mayores asociaciones en ambas estaciones.

Las distribuciones de la intensidad del eco en transectas a lo ancho de canales mostraron que el fenómeno de migración vertical ocurre en toda la dimensión a lo ancho y es perturbada en flancos someros por efecto de mezcla vertical por corrientes de marea.

Literatura citada

Aiken C. 2008. Barotropic tides of the Chilean Inland Sea and their sensitivity to basin geometry. Journal of Geophysical Research 113(C8) https://doi.org/10.1029/2007JC004593.

Ainslie M & J McColm. 1998. A simplified formula for viscous and chemical absorption in seawater. Journal Acoustic Society of America 103 (3): 1671–1672.

Aparna S, D Desai, D Shankar, A Anil, S Dora & R Khedekar. 2022. Seasonal cycle of zooplankton standing stock inferred from ADCP backscatter measurements in the eastern Arabian Sea. Progress in Oceanography 203(7): 102766. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102766.

Bandara K, O Varpe, L Wijewardene, V Tverberg & K Eliane. 2021. Two hundred years of zooplankton vertical migrations research. Biological Reviews 96(4):1547-1589. https://doi.org/10.1111/brv.12715.

Borgel R. 1970. Geomorfología de las regiones australes de Chile. Revista Geográfica de Chile ''Terra Australis'' 20(1): 135 – 140.

Bozzano R, E Fanelli, S Pensieri, P Picco & ME Schiano. 2014. Temporal variations of zooplankton biomass in the Ligurian Sea inferred from long time series of ADCP data. Ocean Science Discussion 10: 1367-1404. doi.org/10.5194/os-10-93-2014.

Brierley A, M Brandon & J Watkins. 1998. An assessment of the utility of an Acoustic Doppler Current Profiler for biomass estimation. Deep-Sea Research I, 45(9): 1555-1573.

Cáceres M, A Valle-Levinson, H Sepúlveda & K Holderied. 2002. Transverse variability of flow and density in a Chilean fjord. Continental Shelf Research 22(11-13): 1683.1698.

Cáceres M, A Valle-Levinson & L Atkinson. 2003. Observations of cross-channel structure of flow in an energetic tidal channel. Journal of Geophysical Research doi:10.1029/2001JC000968.

Castillo M, O Pizarro, U Cifuentes, N Ramirez & L Djurfeldt. 2012. Subtidal dynamics in a deep fjord of southern Chile. Continental Shelf Research 49: 73-89.

Castillo M, U Cifuentes, O Pizarro, L Djurfeldt & M Cáceres. 2016. Seasonal hydrography and surface outflow in a fjord with a deep sill: the Reloncavi fjord, Chile. Ocean Science. 12: 533-544. doi:10.5194/os-12-533-2016.

Castillo M, O Pizarro, N Ramírez & M Cáceres. 2017. Seiche excitation in a highly stratified fjord of southern Chile: The Reloncaví fjord. Ocean Science, 13: 145–160. doi: 10.5194/os-13-145-2017.

Castro L, M Cáceres, N Silva, M Muñoz, R León, M Landaeta & S Soto. 2011. Short-term variations in mesozooplankton, ichthyoplankton and nutrients associated with semi-diurnal tides in a patagonian Gulf. Continental Shelf Research 31:282-292. doi:10.1016/j.csr.2010.09.005

Cisewski B, V Strass, M Rhein & S Krägefsky. 2010. Seasonal variation of diel vertical migration of zooplankton from ADCP backscatter time series data in the Lazarev Sea, Antarctica. Deep-Sea Research I 57(1): 78-94. doi:10.1016/j.dsr.2009.10.005.

Cohen J & R Forward. 2002. Spectral sensitivity of vertically migrating marine copepods. The Biology Bulletin 203: 307–314. https://doi.org/10.2307/1543573.

Deines K.1999. Backscatter estimation using broadband acoustic Doppler current profiles. IEEE 249–253.

Díaz-Astudillo M, M Cáceres & M Landaeta. 2017. Zooplankton structure and vertical migration: Using acoustic and biomass to compare stratified and mixed fjord systems. Continental Shelf Research 148: 208- 218.

Emery W & R Thompson. 2001. Data Analysis Methods in Physical Oceanography, 613 pp. Elsevier, Colorado.

FAO. 1983. Concepts of Acoustic Estimates of Aquatic Biomass. Fisheries Acoustic - A Practical Manual for Aquatic Biomass Estimation. FAO Fisheries technical paper 240. ISBN 92-5-101449-3.

Fielding S. 2004. The biological validation of ADCP acoustic backscatter through direct comparison with net samples and model prediction based on acoustic-scattering model. ICES Journal of Marine Science, 61(2): 184-200.

Flagg C & S Smith. 1989. On the use of the acoustic Doppler current profiler to measure the zooplankton abundance. Deep-Sea Research 36(3): 455-474.

Fofonoff N & R Millard. 1983. Algorithms for computation of fundamental properties of seawater. UNESCO Technical Papers in Marine Science 44 (53 pp).

García-Herrera N, A Cornils, J Laudien, B Niehoff, J Hoffer, G Forsterra, H González & C Richter. 2022. Seasonal and diel variations in the vertical distribution,

composition, abundance and biomass of zooplankton in a deep Chilean Patagonian Fjord. Aquatic Biology https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.937449.

Geyer W & P MacCready. 2014. The estuarine circulation. Annual Review of Fluid Mechanics 46(1): 175-197.

González H, M Calderon, L Castro, A Clement, L Cuevas, G Daneri, J Iriarte, L Lizárraga, R Martínez, E Menschel, N Silva, C Carrasco, C Valenzuela, C Vargas, C Molinet. 2010. Primary production and plankton dynamics in the Reloncaví Fjord and the Interior Sea of Chiloé, Northern Patagonia, Chile. Marine Ecology Progress Series 402:13-30. doi:10.3354/meps08360.

Hays G. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. Hydrobiologia 503: 163-170. doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0

Hernández-León S, G Franchy, M Moyano, I Menéndez, C Schmoker & S Putzeys. 2010. Carbon sequestration and zooplankton lunar cycles: Could we be missing a major component of the biological pump? Limnology and Oceanography 55(6): 2503–2512. doi:10.4319/lo.2010.55.6.2503

Heywood K. 1996. Diel vertical migration of zooplankton in the Northeast Atlantic. Journal of Plankton Research 18(2): 163–184.

Hidalgo P, R Escribano, M Fuentes & E Jorquera. 2011. How coastal upwelling influences spatial patterns of size-structured diversity of copepods off central-southern Chile (summer 2009). Progress in Oceanography 92: 134-145. DOI:10.1016/j.pocean.2011.07.012.

Holliland P, I Ahlbeck, E Westlund & S Hansson. 2012. Ontogenic and seasonal changes in diel vertical migration amplitude of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia* spp. in a coastal area of the northern Baltic proper. Journal of Plankton Research 34(4): 298-307.

Jiang S, T Dickey, D Steinberg & L Madin. 2007. Temporal variability of zooplankton biomass from ADCP backscatter time series data at the Bermuda Testbed Mooring site. Deep-Sea Research 54(4): 608–636.

Joyce T. 1989. On In Situ "Calibration" of Shipboard ADCPs. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology 6(1): 169-172.

Kang M, M Furusawa & K Miyashita. 2002. Effective and accurate use of difference in mean volume backscattering strength to identify fish and plankton. ICES Journal

Lagergren R, K Leberfinger & J Stenson. 2008. Seasonal and ontogenetic variation in diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* and its effect on depth-selection behavior of other zooplankton. Limnology and Oceanography 53(3): 1083-1092. doi:10.4319/lo.2008.53.3.1083.

Lampert, W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. Functional Ecology 3: 21–27.

Lara-López A & F Neira. 2008. Synchronicity between zooplankton biomass and larval fish concentrations along a highly flushed Tasmanian estuary: assessment using net and acoustic methods. Journal Of Plankton Research 30(9): 1061-1073. . doi:10.1093/plankt/fbn063.

Lee K, T Mukai, D Lee & K Lida. 2008. Verification of Mean Volume Backscattering Strength obtained from aco ustic Doppler current profiler by using sound scattering layer. Fisheries Science 74: 221-229.

Lorke A, D McGinnis, P Spaak & A Wuest. 2004 Acoustic observations of zooplankton in lakes using a Doppler current profiler. Freshwater Biology 49(19): 1280-1292.

Milliman J, C Rutkowski & M Meybeck. 1995. River discharge to the sea: a global river index (GLORI). NIOZ, Texel, The Netherlands.

Miyashita K & I Aoki. 1999. Acoustic measurements of zooplankton using a dual frequency echo sounder. Marine Ecology Progress Series 180: 105-109.

Moller-Pedersen T, J Hansen, A Josefson & B Hansen. 2008. Mortality Through ontogeny of sotf-bottom marine invertebrates with planktonic larvae. Journal of Marine Systems 72(1-2): 185-207.

Mujica A, M Nava & A Araya. 2011. Larvae of *Sergestes arcticus* Kroyer, 1855, *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837), and *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) between Seno Reloncaví and Boca del Guafo, Southern Chile. Latin American Journal of Aquatic Research 39(1): 33-42.

Neil W. 1992. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. Nature 356: 54-57.

Ochoa J, H Maske, J Sheinbaume & J Candela. 2013. Diel and lunar cycles of vertical migration extending to below 1000 m in the ocean and the vertical connectivity of depth-tiered populations. Limnology and Oceanography 58(4): 1207-1214.

Ohman M, B Frost & E Cohen. 1983. Reverse Diel Vertical Migration: An escape from Invertebrates Predators. Science 220(4604): 1404-1407.

Ohman M & J-B Romagnan. 2015. Nonlinear effects of body size and optical attenuation on Diel Vertical Migration by zooplankton. Limnology and Oceanography 61(2): 765-770. https://doi.org/10.1002/lno.10251.

Ortal O, O Pizarro & H Sepúlveda. 2019. The impact of spring-neap tidal-stream cycles in tidal energy assessments in the Chilean Inland Sea. Renewable Energy 139: 496-506.

Osgood & Frost. 1994. Ontogenic diel vertical migration behaviors of the marine planktonic copepods *Calanus pacificus* and *Metridia lucens*. Marine Ecology Progress Series 104: 13-25.

Palma S & N Silva. 2004. Distribution of siphonophores, chaetognaths, euphausiids and oceanographic conditions in the fjords and channels of southern Chile. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 51(6-9): 513–535. doi:10.1016/j.dsr2.2004.05.001.

Pantoja S, J Iriarte & G Daneri. 2011. Oceanography of the Chilean Patagonia. Continental Shelf Research 31(3-4): 149-153. https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.10.013.

Rebolledo L, H González, P Muñoz, J Iriarte, C Lange, S Pantoja & M Salamanca. 2011. Siliceous productivity changes in Gulf of Ancud sediments (42° S, 72° W), Southern Chile over the last ~150 years. Continental Shelf Research, 31(3-4) 356–365.

Rodrigo C. 2006. Topografía submarina en canales de la Patagonia Norte. N. Silva & S. Palma (eds.) Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 19-23.

Salas de León D, M Monreal & J Galarza. 2005. Estimación de la biomasa zooplanctónica en zonas costeras usando un perfilador acústico de alta frecuencia. Ciencia y Mar 26: 9-18.

SHOA. 1993. Canal Chacao, Nautical Chart 7210, 5th ed., Hydrography and Oceanography Service of Chilean Navy (SHOA), Valparaíso.

Sievers H & N Silva. 2006. Masas de agua y circulación en los canales y fiordos australes. En: Silva y Palma (eds). Avances en el conocimiento oceanográfico de aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos (59-62). Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso.

Silva N & S Palma. 2008. The CIMAR Program in the austral Chilean channels and fjord. En: Silva N, S Palma (Eds.), Progress in the oceanographic knowledge of Chilean inner waters, from Puerto Montt to Cape Horn. Comité Oceanográfico Nacional. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 37–43.

Silva N, J Haro & R Prego. 2009. Metals background and enrichment in the Chiloé Interior Sea sediments (Chile). Is there any segregation between fjords, channels and sounds?. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 82(3): 469-476.

Stacey M & D Ralston. 2005. The scaling and structure of the estuarine bottom boundary layer. Journal of Physical Oceanography 35: 55-71.

Stanton T, P Wiebe, D Chu, M Benfield, L Scanlon, L Marton & R Eastwood. 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. ICES Journal of Marine Science 51(4): 505-512.

Strub T, C James, V Montecino, J Rutllant & J Blanco. 2019. Ocean circulation along the southern Chile transition region (38° -46° S): Mean, seasonal and interannual variability, with a focus on 2014-2016. Progress in Oceanography 172: 159-198. doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.004.

Thomson R & W Emery. 2014. Data analysis methods in physical oceanography, 3rd ed. Elsevier (716 pp).

Valle-Levinson A & L Atkinson. 1999. Spatial gradients in the flow over an estuarine channel. Estuaries 22(2A): 179–193.

Valle-Levinson A, N Sakar, R Sanay, D Soto & J León. 2007. Spatial Structure of Hydrography and Flow in a Chilean Fjord, Estuario Reloncaví. Estuaries and Coast 30(1): 113-126.

Valle-Levinson A, L Castro, M Cáceres & O Pizarro. 2014. Twilight vertical migrations of zooplankton in a Chilean fjord. Progress in Oceanography 129: 114-124. http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2014.03.008.

Vereshchaka A. 2009. Revision of the genus *Sergestes* (Decapoda: Dendrobranchiata: Sergestidae): Taxonomy and Distribution. Galathea Report 22: 7-140.

Veroes C, L Castro & M Cáceres. 2023. Inferred transport of early life stages of Patagonian grenadier (*Macruronus magellanicus*) between northern Patagonian channels and the continental shelf. Continental Shelf Research 252 https://doi.org/10.1016/j.csr.2022.104878.

Villenas F, D Soto & S Palma. 2009. Cambios interanuales en la biomasa y diversidad de planctónicos gelatinoso en las aguas interiores de Chiloé, sur de Chile (primaveras 2004 y 2005). Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(2): 309-324.

Wade I & K Heywood. 2001. Acoustic backscatter observations of zooplankton abundances and behaviour and the influence of oceanic fronts in the northeast Atlantic. 48(4-5): 899-924. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00113-2.

Yang S. 2005. Sediment transport capacity in Rivers. Journal of Hydraulic Research. 43(2): 131-138. doi:10.1080/00221686.2005.9641229.

Yang C, D Xu, Z Chen, J Wang, M Xu, Y Yuan & M Zhou. 2019. Diel vertical migration of zooplankton and micronekton on the northern slope of the South China Sea observed by a moored ADCP. Deep Sea Research Part II: 167: 93-104. doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.04.012.

Yañez S, P Hidalgo, P Ruz &K Tang. 2018. Copepod secondary production in the sea: Errors due to uneven molting and growth patterns and incidence of carcasses. Progress in Oceanography 165: 257-267.