

**UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO**

**ESCUELA DE BIOLOGÍA MARINA**

**CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA**

**RELACIÓN DE LAS MIGRACIONES VERTICALES DEL  
MESOZOOPLANCTON CON LAS CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS EN EL  
MAR INTERIOR DEL SUR DE CHILE, UTILIZANDO INTENSIDAD DEL ECO Y  
BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO MARINO**

**MACARENA PAZ DÍAZ ASTUDILLO**

**2015**

# **MACARENA PAZ DÍAZ ASTUDILLO**

Trabajo de Titulación presentado en conformidad a los requisitos para obtener el título profesional de Biólogo Marino

## **COMISIÓN DE TÍTULO:**

Profesor Dr. Mauricio Fabián Landaeta Díaz  
Director  
Universidad de Valparaíso

Profesor Dr. Ricardo Bravo Méndez  
Miembro de la comisión  
Universidad de Valparaíso

Profesor Dr. Mario Cáceres Muñoz  
Miembro de la comisión  
Universidad de Valparaíso

## TABLA DE CONTENIDOS

TABLA DE CONTENIDOS.....	iii
AGRADECIMIENTOS .....	v
LISTA DE FIGURAS .....	vii
RESUMEN.....	ix
INTRODUCCIÓN .....	1
Oceanografía de la zona de estudio .....	1
Migraciones verticales del zooplancton.....	2
Zooplancton de los fiordos chilenos .....	3
Uso de la acústica en el estudio del zooplancton.....	4
OBJETIVO GENERAL .....	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	6
HIPÓTESIS .....	7
MATERIALES Y MÉTODOS .....	8
RESULTADOS .....	12
Condiciones oceanográficas .....	12
Velocidades horizontales .....	14

Intensidad del eco .....	15
Biomasa, composición y abundancia del zooplancton .....	17
Análisis multivariado.....	19
DISCUSIÓN.....	23
Dinámica oceanográfica .....	23
La acústica como herramienta para el estudio del zooplancton .....	24
Migraciones verticales en fiordos.....	26
Zooplancton de los canales sur-australes y su comportamiento migratorio.....	27
Sobre el origen de las migraciones verticales.....	30
CONCLUSIONES .....	34
LITERATURA CITADA.....	35

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, quiero agradecer el apoyo y amor incondicional de mis padres, hermanas, pololo y amigos, quienes nunca me abandonaron en el proceso, y que siempre tuvieron fe en mí. Quisiera hacer una mención honrosa a mi abuelito Alberto, quien a pesar de que nunca entendió mucho lo que hacía, siempre me escuchaba con atención cuando le contaba sobre mis proyectos, y siempre me daba algún comentario muy acertado, demostrándome que sí me escuchaba y le importaba. A él le dedico este logro, para que sepa que lo adoro y extraño inmensamente, y que desde aquí abajo los sueños de sus nietos se están cumpliendo.

Por otro lado, quisiera agradecer a mis compañeros del LABITI, por la infinita buena energía que día a día me entregan, y por hacer del lugar de trabajo un espacio demasiado ameno, donde dan ganas de llegar a trabajar. Debo agradecerles por sus innumerables críticas constructivas que ayudaron a que esta tesis fuera cada vez mejor. Son un grupo de gente maravillosa, muy generosos y siempre dispuestos a ayudar, compartiendo sus conocimientos, su cariño y obviamente, una tacita de café.

Agradezco también el constructivo aporte que hicieron a este documento los profesores Ricardo Bravo y Mario Cáceres, quienes ayudaron a mejorar mi tesis dándome sus opiniones desde otros puntos de vista que uno a veces no puede ver, y que fueron importantísimos al momento de mejorar este trabajo.

Finalmente quiero darle las gracias al profesor Mauricio Landaeta por haberme acogido en el laboratorio cuando más lo necesitaba. Profe, es Usted un excelente tutor, que no sólo nos traspassa sus vastos conocimientos, si no que nos enseña, con el ejemplo, cómo ser buenos y éticos científicos, siempre priorizando el compañerismo por sobre la competencia.

Gracias a todos.

Maca.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Representación del área de estudio y estaciones del crucero CIMAR 19 Fiordos.....10
- Figura 2.** Perfiles verticales de temperatura, salinidad y densidad ( $\sigma_t$ ) en el Fiordo Reloncaví (a, b y c, primeros 25 m) y Golfo de Ancud (d, e, y f, hasta los 200 m). Las líneas verticales indican la hora en que se realizaron los lances del CTD.....14
- Figura 3.** Variación temporal de la frecuencia de Brunt-Väisälä en el Fiordo Reloncaví (izquierda, primeros 25 m) y Golfo de Ancud (derecha, hasta los 200 m) durante el periodo muestreado.....15
- Figura 4.** Paneles superiores muestran los contornos verticales de las velocidades de la corriente en su componente a lo largo del Fiordo Reloncaví (izquierda) en estación 5P, y Golfo de Ancud (derecha) en estación 11B. En amarillo velocidades positivas hacia el interior del estuario (este), y azules velocidades negativas hacia la boca del estuario (oeste). Paneles inferiores muestran las velocidades promediadas verticalmente. Líneas punteadas indican el inicio y término del muestreo con redes de zooplancton. Variaciones en el perfil del fondo marino se deben a cortos desplazamientos del buque durante el arrastre de redes.....16
- Figura 5.** Contornos verticales de intensidad del eco (dB) en el Fiordo Reloncaví (arriba) y Golfo de Ancud (abajo). La línea blanca une los valores máximos verticales de la intensidad del eco y las líneas punteadas marcan el inicio y término de los lances de las

redes de zooplancton. S=salida del sol, P=puesta de sol. Variaciones en el perfil del fondo marino se deben a cortos desplazamientos del buque durante el arrastre de redes.....18

**Figura 6.** Variaciones en el peso seco de la fracción de tamaño sobre las 500 µm de los muestreos de zooplancton obtenidos en el Fiordo Reloncaví (izquierda) y Golfo de Ancud (derecha)  
.....19

**Figura 7.** Variación en la abundancia de eufáusidos, misidáceos, anfípodos, ostrácodos y copépodos en Fiordo Reloncaví (a, b, c, d y e respectivamente) y Golfo de Ancud (f, g, h, i y j respectivamente).....22

**Figura 8.** Escalamiento no métrico multidimensional de la abundancia del zooplancton, que muestra las agrupaciones de los muestreos en el Fiordo Reloncaví para el factor fotoperiodo (a) y mareas (b), y en el Golfo de Ancud para el factor fotoperiodo (c) y mareas (d). D: día, N: noche, P: pleamar, B: bajamar.....23

## RESUMEN

Los fiordos y canales del sur de Chile se caracterizan por presentar condiciones oceanográficas y climáticas únicas. En la zona norte de los fiordos suele presentarse la circulación de tipo estuarina, con agua salobre fluyendo superficialmente hacia el océano, y agua de mar fluyendo en profundidad hacia el interior de los canales. Esta dinámica oceanográfica podría afectar el comportamiento del zooplancton presente en el medio, incluyendo su distribución vertical en la columna de agua.

Las migraciones verticales son un fenómeno ampliamente documentado, siendo el zooplancton uno de sus principales exponentes. En las migraciones nictimerales el zooplancton sube a la superficie durante la noche y baja a las profundidades durante el día. Este fenómeno se puede estudiar utilizando Perfiladores Acústicos de Corrientes Doppler (ADCP, sigla en inglés), los cuales detectan las agregaciones de zooplancton, ya que estas hacen rebotar los haces de sonido, produciendo las llamadas capas de dispersión profunda (CDP). La señal de retorno del eco generado se puede extrapolar a biomasa zooplanctónica, y así ser utilizado como información complementaria a los datos obtenidos con muestras de red.

Diversos factores pueden afectar las migraciones verticales, (*e.g.* la disponibilidad de alimento, la intensidad lumínica, y las fases mareales, entre otros). Es por esto que el objetivo de este trabajo es describir las migraciones verticales del zooplancton en el Fiordo Reloncaví y el Golfo de Ancud, y determinar las forzantes físicas que las afectan, utilizando métodos acústicos y métodos tradicionales de estimación de biomasa zooplanctónica.

Para esto se realizaron 10 muestreos en el Fiordo Reloncaví y 9 en el Golfo de Ancud, en los cuales se tomaron muestras de red de zooplancton, datos de temperatura, salinidad y densidad con un CTD, y velocidad de corrientes, intensidad del eco y frecuencia de boyantes con un ADCP montado en el casco del buque AGS “Cabo de Hornos”, de la Armada de Chile. La fracción de tamaño mayor a 500  $\mu\text{m}$  del zooplancton obtenido fue contabilizada y clasificada en taxa mayores, para luego estimar su biomasa en peso seco. Posteriormente se graficó la variación temporal de la abundancia de los taxa en ambas estaciones para ver si existían variaciones nictimerales. Finalmente se aplicaron análisis estadísticos no métricos multivariados (MDS+ANOSIM) para evaluar la relación de la abundancia zooplanctónica con las mareas y el fotoperíodo en cada estación, y para estimar la significancia de las relaciones cuando las hubiese.

En el Fiordo Reloncaví se observó una fuerte estratificación superficial de la temperatura, salinidad y densidad, e inversión térmica, mientras que en el Golfo de Ancud la columna de agua presentaba valores homogéneos de los parámetros mencionados en toda su profundidad, sugiriendo una mayor mezcla vertical. Lo anterior se comprobó con los altos valores observados de la frecuencia Brunt-Väisälä en el fiordo (hasta 100 ciclos  $\text{h}^{-1}$ ), y bajos en el golfo (máximo 2 ciclos  $\text{h}^{-1}$ ). En ambas estaciones se detectó la señal de la marea semidiurna en los datos de corrientes.

La intensidad del eco demostró que la capa de dispersión profunda se comporta nictimeralmente en el Fiordo Reloncaví, es decir, durante la noche la intensidad del eco era más fuerte en profundidad, mientras que en el día los valores más altos de intensidad del eco ( $>90$  dB) se daban en superficie. En el Golfo de Ancud la señal fue más débil y no

mostró un patrón claro. La biomasa zooplanctónica fluctuó nictimeralmente en ambas estaciones, aumentando en hasta 3 órdenes de magnitud durante la noche. Igual comportamiento presentó la abundancia de eufáusidos, misidáceos, anfípodos, ostrácodos y copépodos. Tanto en el fiordo como en el golfo la abundancia del zooplancton mostró diferencias significativas entre las muestras tomadas de día versus las tomadas de noche (ANOSIM, Fiordo:  $R=0,337$ ,  $P=0,03$ ; Golfo:  $R=0,475$ ,  $P=0,04$ ), no existiendo diferencias en la abundancia de las muestras tomadas en marea llenante versus marea vaciante (ANOSIM, Fiordo:  $R=-0,266$ ,  $P=0,98$ ; Golfo:  $R=0,149$ ,  $P=0,78$ ).

Las condiciones oceanográficas encontradas coinciden con lo anteriormente documentado para la zona. Existe evidencia de migraciones nictimerales en el Fiordo Reloncaví, donde la capa de dispersión profunda suele experimentar ascensos y descensos asociados al fotoperiodo, sin embargo no existe evidencia previa de este fenómeno en el Golfo de Ancud. Diversos estudios han descrito migraciones nictimerales para los cinco taxa mencionados anteriormente, no obstante, factores como la profundidad de la picnoclina, la estratificación termal, la intensidad lumínica, e incluso el estado de desarrollo del organismo, pueden afectarlas.

La acústica se presenta como una herramienta útil y ventajosa para el estudio de las migraciones verticales, ya que no perturba la columna de agua, permite estudiar la distribución en parches del zooplancton, y tomar datos en series de tiempo prolongadas, no obstante hay que tener en cuenta ciertas consideraciones para aplicarla correctamente, como la frecuencia a utilizar y el tamaño de los organismos que se quieren detectar.

El origen de las migraciones verticales ha generado diversas hipótesis. En este estudio, el análisis estadístico junto con las muestras de red comprueban que es el fotoperiodo, y no las mareas, el factor que gatilla las migraciones verticales. Por lo tanto, las migraciones del zooplancton en el Fiordo Reloncaví y Golfo de Ancud son nictimerales, siendo la luz el principal factor responsable.

La información disponible sobre la distribución vertical del zooplancton y sus migraciones verticales sigue siendo escasa en Chile, por lo que todos los esfuerzos y estudios futuros en esta temática generarán información novedosa y necesaria para acercarnos a un entendimiento más profundo de la dinámica de este importante eslabón trófico y ecosistémico.

## INTRODUCCIÓN

### **Oceanografía de la zona de estudio**

La zona de los canales, estuarios y fiordos sur-australes de Chile se extiende desde los 41,5°S hasta los 55°S, y se divide en una zona norte (del Fiordo Reloncaví al Golfo de Penas), una central (desde el Golfo de Penas al Canal Concepción) y una sur (desde el Cabo Deseado al Cabo de Hornos), cada una con características hidrológicas y oceanográficas particulares (Sievers & Silva 2006). La distribución general de las masas de agua en la zona norte se caracteriza por presentar un flujo de agua estuarina superficial (grosor de 20 m aproximadamente), que se forma por la descarga de agua dulce proveniente desde los ríos ubicados en los márgenes continentales, la cual fluye hacia el océano adyacente a través de diferentes canales. Bajo esta capa superficial es posible reconocer la presencia del Agua Ecuatorial Sub-superficial proveniente desde el océano, y en algunos sectores profundos se observan las masas de agua Subantártica o Agua Subantártica Modificada que penetran hacia los fiordos (Sievers & Silva 2006).

El Estuario o Fiordo Reloncaví, con 55 km de longitud, es uno de los fiordos de más baja latitud en el mundo (Landaeta *et al.* 2009, Castillo *et al.* 2012) y se ubica en el sector norte de fiordos antes indicado. Recibe el aporte de tres ríos: el Petrohué en la cabeza, y el Cochamó y el Puelo en su zona media. El estuario presenta una estructura hidrográfica general en dos capas: una superior con agua dulce fluyendo hacia la boca del estuario, y una profunda con agua de mar fluyendo hacia su cabeza, ambas separadas por fuertes gradientes verticales de densidad y salinidad (Sievers & Silva 2006, Landaeta *et al.* 2009).

El estuario presenta, sin embargo, una estructura vertical de circulación residual en 3 capas: la superficial (5 m, aprox.) y profunda (bajo los 100 m, aprox.) fluyendo hacia la boca del fiordo, entre las cuales fluye una capa intermedia hacia la cabeza del mismo. Esta estructura en capas puede ser modificada dependiendo de la estación del año y de la fuerza del viento, generándose sectores en la capa superior donde el agua fluye hacia la cabeza del estuario, mientras la capa profunda fluye hacia la boca, situación que ocurre cuando los vientos se intensifican hacia el interior del fiordo (Castillo *et al.* 2012).

El Fiordo Reloncaví desemboca en el Seno Reloncaví, y éste en el Golfo de Ancud, el cual es una microcuenca que alcanza profundidades cercanas a los 400 m (Silva *et al.* 2013), y que presenta el mismo patrón de estructura vertical de densidad que el Fiordo Reloncaví (Sievers & Silva 2006). Este golfo recibe aportes de agua dulce desde el fiordo y seno mencionados, y de agua salada desde el Canal Chacao, el cual conecta la microcuenca con el Océano Pacífico, generándose fuertes corrientes en esta zona (Cáceres *et al.* 2003, Lindeen 2012). La principal entrada de la onda de marea proviene desde el Golfo Corcovado, amplificándose las componentes semidiurnas que aumentan la influencia mareal en las aguas del Golfo de Ancud, en comparación con otros canales al sur del Golfo Corcovado (Lindeen 2012).

### **Migraciones verticales del zooplancton**

Esta compleja interacción entre los efectos del caudal de agua dulce, la marea y el viento, genera patrones de advección o dispersión de los organismos presentes en el medio, afectando su distribución en la columna de agua (Landaeta *et al.* 2009). En cuanto a la distribución vertical, una de las características más llamativas del plancton es su

comportamiento migratorio, destacándose en el zooplancton las migraciones verticales nocturnas o nictimerales, donde los organismos suben a la superficie en la noche, y bajan a las profundidades durante el día. Es por esto que suelen encontrarse diferencias tanto en biomasa como en composición específica del zooplancton si se estudia una misma área en el día y la noche (Lalli & Parsons 1997). En términos de biomasa, la mayor migración del reino animal la realiza el zooplancton (Hays 2003, Bozzano *et al.* 2013, Van Haren & Compton 2013), comportamiento que se ha identificado en al menos una especie de todos los grupos mayores del zooplancton, tanto en agua dulce como en agua salada (Hays 2003). Se ha postulado que las principales forzantes que explican las migraciones verticales son la depredación, alimento, radiación y temperatura (Williamson *et al.* 2011), no obstante, a pesar de existir décadas de estudio de este fenómeno, aún no se entiende a cabalidad su origen. Las migraciones verticales pueden variar según el grupo taxonómico, la especie (Ramos-Jiliberto *et al.* 2004), y las condiciones físicas y oceanográficas del lugar (Valle-Levinson *et al.* 2014), por lo cual es esencial conocer el área de estudio para lograr un mayor entendimiento de este fenómeno. Además, dado que el zooplancton representa el eslabón de traspaso de la energía desde los organismos productores (fitoplancton) a los niveles tróficos mayores, resulta esencial caracterizar su distribución y comportamiento para el estudio integrado de las comunidades del medio marino (Bozzano *et al.* 2013).

### **Zooplancton de los fiordos chilenos**

En los sistemas estuarinos del sur de Chile la mayor abundancia zooplanctónica se da en primavera, época de aguas fértiles y mayor radiación solar, lo cual propicia el crecimiento de su alimento, el fitoplancton (González *et al.* 2010). El zooplancton de los

canales interiores se compone en su mayoría de crustáceos planctónicos (copépodos y eufáusidos principalmente), seguidos de los quetognatos y carnívoros gelatinosos (hidromedusas y sifonóforos) (Palma & Silva 2004). La información de la composición específica del zooplancton en el área del Fiordo de Reloncaví y del Golfo de Ancud es escasa. En 2004, Palma & Silva realizaron una revisión del zooplancton obtenido en 224 estaciones de 3 cruceros CIMAR, no obstante, para la zona norte de los fiordos (que incluye las áreas mencionadas) sólo identificaron especies de sifonóforos. Otros autores han descrito especies de eufáusidos y decápodos (Valle-Levinson *et al.* 2014) y quetognatos (Villenas *et al.* 2009). De los Ríos *et al.* (2010) llevaron a cabo una revisión de las especies de copépodos reportados en las aguas interiores del sur de Chile, aportando al conocimiento de este taxa en los fiordos australes. Para los anfípodos, ostrácodos, misidáceos y cladóceros la información existente para esta región es prácticamente nula.

### **Uso de la acústica en el estudio del zooplancton**

En las últimas décadas, los estudios de la biomasa y abundancia del zooplancton se han complementado con la utilización de Perfiladores Acústicos de Corrientes Doppler (ADCP) (Flagg & Smith 1989, Cisewski *et al.* 2010). Las migraciones verticales producen agregaciones de plancton llamadas capas de dispersión profunda, las cuales están formadas en su mayoría por zoo e ictioplancton y que son captadas por los sonares y perfiladores acústicos al hacer rebotar los haces de sonido (Lalli & Parsons 1997). La intensidad de retorno de las señales acústicas (o “backscatter”) que emiten a la columna de agua se puede utilizar como un índice de la abundancia de zooplancton (Salas de León *et al.* 2005), puesto

que las partículas que producen el rebote corresponden en su mayoría a zooplancton y micronecton (Roe & Griffiths 1993).

La alta resolución temporal y vertical de esta metodología presenta variadas ventajas: permite estudiar las migraciones verticales del zooplancton, su distribución en parches (Flagg & Smith 1989, Roe & Griffiths 1993, Heywood 1996, Rippeth & Simpson 1998, Salas de León *et al.* 2005, Van Haren & Compton 2013), tomar datos en series de tiempo prolongadas, y no perturba la columna de agua (Flagg & Smith 1989, Roe & Griffiths 1993, Van Haren & Compton 2013). No obstante, el análisis de datos y el establecimiento de algoritmos confiables para sitios específicos es un proceso complejo que limita la aplicación de la metodología (Flagg & Smith 1989). En este estudio se aplicarán métodos acústicos y tradicionales para describir las variaciones de la biomasa zooplanctónica en dos zonas del sur de Chile: Fiordo Reloncaví y Golfo de Ancud.

## **OBJETIVO GENERAL**

Describir las migraciones verticales del zooplancton en el Fiordo de Reloncaví y Golfo de Ancud, reconociendo las principales forzantes físicas que las afectan, utilizando métodos tradicionales de cálculo de biomasa y abundancia, y métodos acústicos.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Determinar la composición, biomasa y abundancia del zooplancton mayor a 500  $\mu\text{m}$  y analizar sus variaciones temporales a escala diaria
- Describir la distribución vertical del zooplancton mediante el análisis de la intensidad del eco en ciclos diarios
- Relacionar la variación temporal de la biomasa de los grupos mayores del zooplancton con los datos acústicos
- Relacionar la variación temporal de la biomasa de los grupos mayores del zooplancton con los ciclos mareales y el fotoperiodo
- Analizar y describir las variables oceanográficas de las estaciones muestreadas

## HIPÓTESIS

En el Fiordo Reloncaví las migraciones verticales del zooplancton están asociadas fuertemente al fotoperíodo, mostrando el patrón nictimeral típico, mientras que en el Golfo de Ancud las migraciones son influenciadas por las corrientes de marea, de modo que mostrarán un patrón asociado a las mareas llenantes y vaciantes. En base a esto, se predice que:

- En el Fiordo Reloncaví, tanto la abundancia como la biomasa zooplanctónica serán mayores en las muestras tomadas de noche que en las muestras de día

- En el Golfo de Ancud la abundancia y biomasa del zooplancton se acoplará a los ciclos mareales, siendo mayor en las muestras tomadas cercanas a la hora de la marea llenante, y menor durante la marea vaciante

- La profundidad del valor máximo de la intensidad del eco fluctuará nictimeralmente en el Fiordo Reloncaví, presentándose más somero durante la noche y más profundo durante el día

- En el Golfo de Ancud la profundidad del valor máximo de la intensidad del eco se asociará a la componente mareal, de modo que en periodos de marea llenante el valor máximo del backscatter se encontrará a mayor profundidad que durante mareas vaciantes

## MATERIALES Y MÉTODOS

La toma de datos se realizó en la zona norte de los canales sur-australes, en la región de Los Lagos, Chile (Fig. 1) durante el crucero científico CIMAR 19 Fiordos en julio de 2013 a bordo del buque AGS “Cabo de Hornos”. En la estación 5P, correspondiente al Fiordo Reloncaví, se realizó un experimento de 41 h de duración que consistió en la adquisición combinada de datos de ADCP, CTD y muestras con red de zooplancton, que se inició a partir de las 10 h del 5 de julio de 2013. Lo mismo se repitió en la estación 11B correspondiente al Golfo de Ancud, con una duración de 26 h a partir de las 11 h del 13 de julio del mismo año.

Los datos de intensidad del eco (“backscatter”) se obtuvieron utilizando un ADCP RDI de 75 kHz modelo Ocean Surveyor montado mirando hacia abajo a 5 m de profundidad en el casco del buque. La configuración utilizada fue de 100 celdas verticales de 8 m cada una, distancia en blanco desde el transductor a la primera celda con datos útiles de 8 m, tiempo entre ensambles de 2 s, operando en modo de alta resolución con referencia al fondo (“bottom-track”) y asumiendo salinidad de 28 para zona estuarina en fiordos. Con el mismo ADCP se obtuvieron datos de velocidad de la corriente y profundidad.

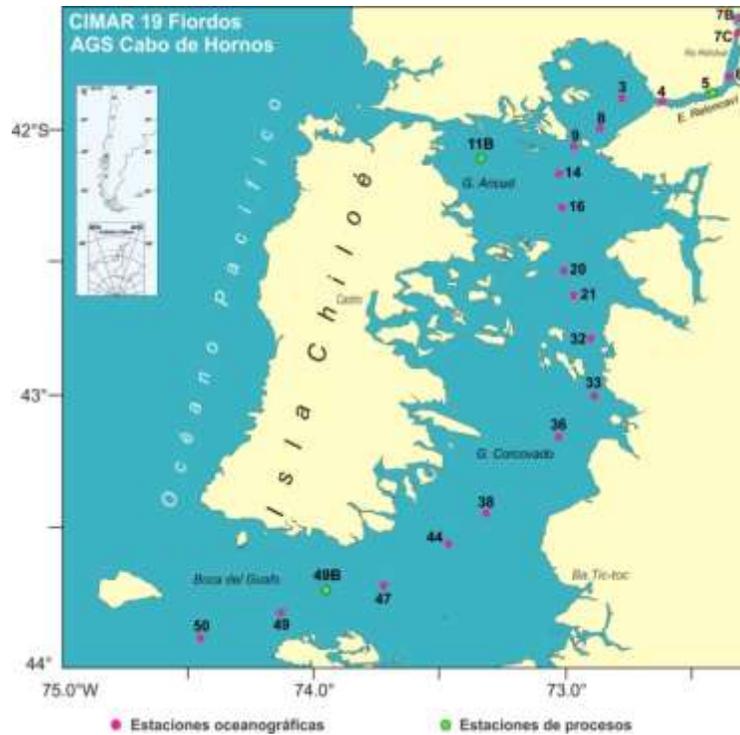


Figura 1: Representación del área de estudio y estaciones del crucero CIMAR 19 Fiordos

Se obtuvieron perfiles verticales de temperatura, salinidad, y densidad con un CTD SBE-25 con tasa de muestreo cada 0,125 s. El intervalo de tiempo entre perfiles fue variable entre 1,5 a 2 horas. Con estos datos se calculó la Frecuencia de Boyantes Brunt-Väisälä para estimar el grado de estratificación de la columna de agua en ambos sitios de estudio. Los datos del ADCP y del CTD fueron graficados utilizando el programa IDL (Interactive Data Language).

En la estación 5P se realizaron 10 muestreos de zooplancton entre el 5 y 7 de julio, y en la estación 11B, 9 muestreos entre el 13 y 14 de julio, utilizando una red Bongo estándar de 60 cm de diámetro y 200  $\mu\text{m}$  de apertura de malla, con un flujómetro TSK insertado en la boca de la red para estimar el volumen de agua filtrado, la que fue desplegada hasta 120

m de profundidad aproximadamente, y remolcada durante 10 minutos a una velocidad de 2 nudos desde la popa del “Cabo de Hornos”. El contenido obtenido en cada lance fue posteriormente preservado en frascos plásticos con formalina al 10% y tamponado con borato de sodio. Posteriormente, las muestras fueron preservadas en etanol al 96%.

Las muestras fueron fraccionadas por tamaño en el Laboratorio de Ictioplancton (LABITI) de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso, utilizando filtros de 100, 200, 300 y 500  $\mu\text{m}$ . En la fracción de tamaño sobre las 500  $\mu\text{m}$  se contabilizaron y clasificaron en taxa mayores todos los individuos encontrados para posteriormente analizar el comportamiento de la abundancia por grupo a lo largo del muestreo. Sólo se utilizó esta fracción puesto que la frecuencia del ADCP permite detectar organismos sobre este tamaño. Además, se aplicó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (MDS), basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis, luego de aplicar una transformación logarítmica a los datos de abundancia, para visualizar posibles agrupaciones en la composición zooplanctónica entre los muestreos de día y noche, y en marea llenante o vaciante, para cada estación. Posteriormente, se aplicó un análisis de similitud de una vía (ANOSIM) para detectar diferencias entre los muestreos realizados de día y de noche (factor luz) y en marea baja y marea alta (factor marea), y evaluar la significancia de las diferencias si las hubiese. Para esto se clasificaron los muestreos en “lances de día” cuando se realizaron luego de la salida del sol, “lances nocturnos” si se llevaron a cabo luego de la puesta de sol, lances “en bajamar” si se realizaron durante marea vaciante, lances “en pleamar” si se llevaron a cabo durante marea llenante, y en lances “5P” o lances “11B” para clasificar los datos según la estación. Para esto se consultó

la tabla de mareas para la fecha de muestreo y se averiguó la hora exacta de salida y puesta de sol para cada día de muestreo en el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile. Ambos análisis se efectuaron con el programa PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006). La fracción de 500  $\mu\text{m}$  ya analizada fue secada para estimar su peso seco en una estufa de secado Memmert UM300 en el Laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Para esto cada muestra fue dispuesta en una placa Petri de vidrio y depositada en la estufa a  $100^{\circ}\text{C}$  por 24 h, y posteriormente pesada utilizando una balanza analítica de precisión digital Precisa modelo 505M. El peso fue estandarizado a  $100\text{ m}^{-3}$  para utilizarlo como índice de biomasa y graficado utilizando Microsoft Excel.

## RESULTADOS

### Condiciones Oceanográficas

En el Fiordo Reloncaví, las distribuciones verticales de temperatura, salinidad y densidad mostraron el típico patrón estratificado en dos capas propio de un sistema estuarino (Fig. 2). En los primeros 10 m la densidad varió entre 8 y 20 kg m<sup>-3</sup>, y la salinidad entre 5 y 32, manteniéndose constante con valores sobre 30 bajo los 20 m de profundidad. La temperatura varió entre 7° y 10°C en los primeros 10 m, mientras que en profundidad se mantuvo constante en 11°C. Esta capa somera de baja salinidad y temperatura determina una fuerte estratificación superficial, lo cual se comprueba al observar los altos valores que alcanza la Frecuencia de Boyantes (hasta 100 ciclos h<sup>-1</sup>) en la capa superficial del Fiordo durante el periodo muestreado (Fig. 3). El descenso de la temperatura y salinidad, incluyendo la inversión térmica observada, se atribuye al origen cordillerano de las aguas transportadas por los ríos que descargan a este fiordo. Además se presentaron oscilaciones de la pycnoclina y de las isohalinas en períodos que pueden estar asociadas al efecto de la marea semidiurna (12 h aproximadamente).

En el Golfo de Ancud la columna de agua mostró valores homogéneos de temperatura (aprox. 11°C), salinidad (aprox. 32,7) y densidad (aprox. 25 kg m<sup>-3</sup>, sigma-t) en toda su profundidad, durante todo el período de muestreo. Esta ausencia de fuertes gradientes verticales en las variables mencionadas sugieren un proceso de mezcla en la columna de agua, lo cual se verifica al observar los bajos valores de Frecuencia de Boyantes, que no superaron los 2 ciclos h<sup>-1</sup> (Fig. 3). Sólo se observaron unos débiles descensos en superficie de los parámetros mencionados, en las horas cercanas al mediodía

y la medianoche del 13 de julio, que probablemente se deben a los aportes de agua estuarina asociados a la marea vaciante (Fig. 2 y 3).

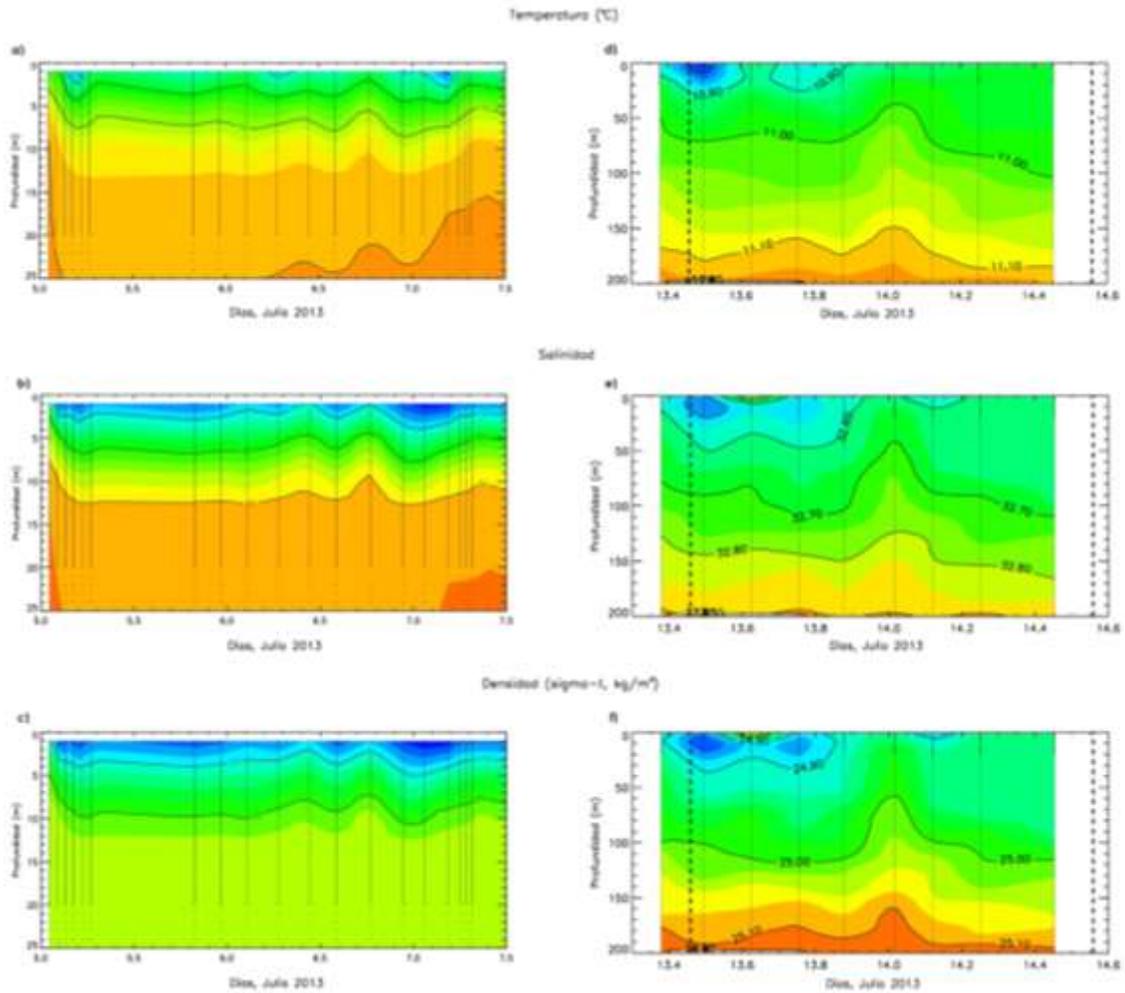


Figura 2: Perfiles verticales de temperatura, salinidad y densidad (sigma-t) en el Fiordo Reloncaví (a, b y c, primeros 25 m) y Golfo de Ancud (d, e y f, hasta los 200 m). Las líneas verticales indican la hora en que se realizaron los lances del CTD

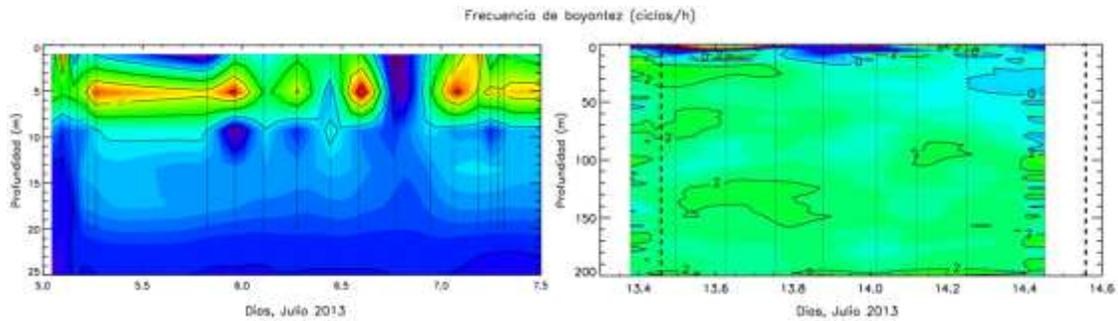


Figura 3: Variación temporal de la frecuencia de Brunt-Väisälä en el Fiordo Reloncaví (izquierda, primeros 25 m) y Golfo de Ancud (derecha, hasta los 200 m) durante el periodo muestreado

### Velocidades horizontales

En el Fiordo Reloncaví, las velocidades de la corriente (Fig. 4) mostraron evidencia leve de variaciones asociadas a ciclos mareales, como se observa en los dos pulsos de 12 h que ocurren a partir del día 6 de julio (panel inferior). La dominancia de velocidades positivas (hacia el interior del fiordo) durante el día 5 de julio puede atribuirse a que el buque navegó por una región más somera (70 m) entre las 18 y 24 hrs. de ese día, donde la fase de la marea se adelanta en relación a la zona profunda. Por otro lado, en el Golfo de Ancud hubo dos máximos de velocidad positiva observados en un lapso aproximado de 24 hrs., lo que sugiere el efecto de la marea semidiurna (12 h) (Fig. 4). En ambas estaciones la velocidad máxima de las corrientes de esta componente fue de  $10 \text{ cm s}^{-1}$ , lo que revela baja energía de las corrientes de marea.

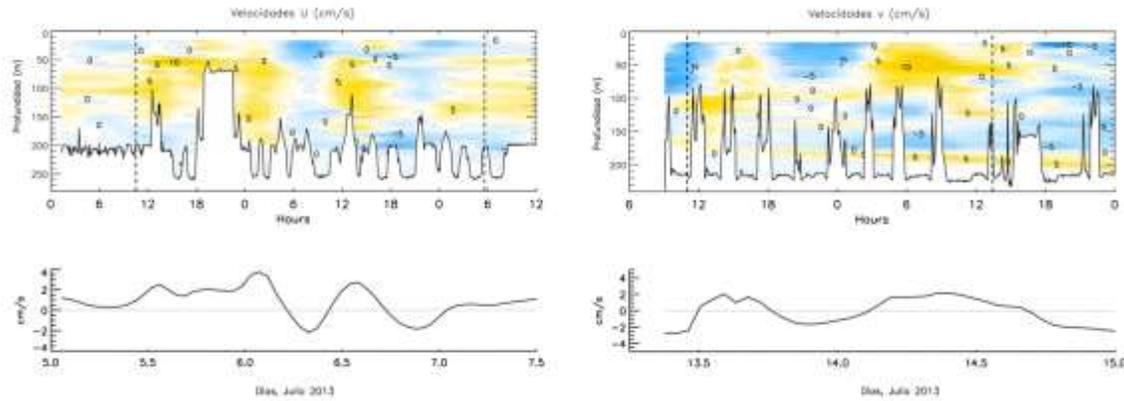


Figura 4: Paneles superiores muestran los contornos verticales de las velocidades de la corriente en su componente a lo largo del Fiordo Reloncaví (izquierda) en estación 5P, y Golfo de Ancud (derecha) en estación 11B. En amarillo velocidades positivas hacia el interior del estuario (este), y azules velocidades negativas hacia la boca del estuario (oeste). Paneles inferiores muestran las velocidades promediadas verticalmente. Líneas punteadas indican el inicio y término del muestreo con redes de zooplancton. Variaciones en el perfil del fondo marino se deben a cortos desplazamientos del buque durante el arrastre de redes

### Intensidad del eco

Al observar la variación temporal de la intensidad del eco en el Fiordo Reloncaví destaca una capa de mayor intensidad (90 dB) que oscila entre los 50 y 120 m de profundidad (Fig. 5). La representación gráfica de la máxima intensidad del eco en esta capa, sugiere que ésta puede corresponder a la capa de dispersión profunda, la cual produce los rebotes más intensos de los haces de sonido. Los primeros 30 m de la columna de agua muestran valores bajos de intensidad del eco, rondando los 60 o 70 dB. Por otro lado, bajo los 130 m de profundidad la intensidad del eco se mantiene entre los 70 y 80 dB. El grosor

de la capa de mayor intensidad (90 dB) y su profundidad, fluctúa con las horas del día, manteniéndose entre los 80 y 120 m entre las 12 y 18 h del día (grosor de la CDP de 20 m aproximadamente), y entre los 40 a los 120 m entre las 21 y 6 h (50 m de grosor aproximado de la CDP). Este patrón se repite en los días muestreados, observándose que el comienzo de la profundización de la CDP coincide aproximadamente con la salida del sol (08:18 h), mientras que el inicio del ascenso de la CDP se da pasada la puesta de sol (17:36 h).

En el Golfo de Ancud la señal de la intensidad del eco fue más débil, viéndose un solo máximo de 90 dB, cercano al amanecer del 14 de julio (Fig. 5). Durante todo el muestro, los primeros 40 m de la columna se mantuvieron con valores entre los 60 y 70 dB, mientras que entre los 50 y 150 m los valores se acercaron a los 80 dB, sin observarse ascensos o descensos marcados en las horas cercanas a la salida o puesta de sol.

Por esto, no se observa un patrón nictimeral marcado donde la capa de dispersión profunda se mantenga a mayor profundidad durante el día versus la noche. Se observan, sin embargo, dos oscilaciones de los máximos que ocurren con un intervalo aproximado de 12 h (a las 7 y 19 h del día 14), lo que sugiere un efecto de la marea semidiurna en el patrón de distribución de intensidad. Ambas crestas de las oscilaciones corresponderían a marea llenante, observándose que una de ellas (7 h) coincide con el pulso llenante de la corriente en la Fig. 4.

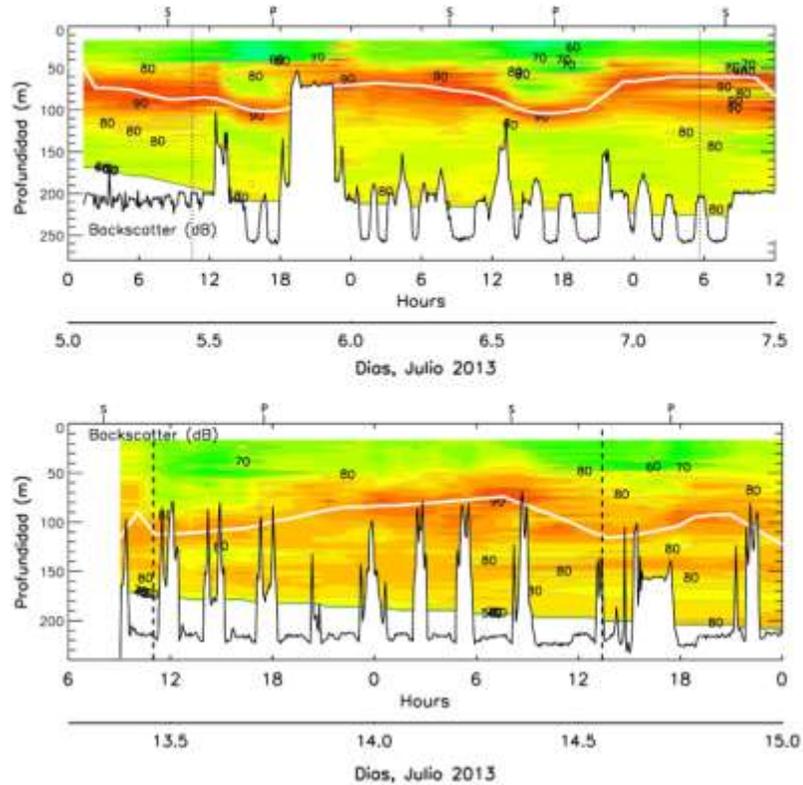


Figura 5: Contornos verticales de intensidad del eco (dB) en el Fiordo Reloncaví (arriba) y Golfo de Ancud (abajo). La línea blanca une los valores máximos verticales de la intensidad del eco y las líneas punteadas marcan el inicio y término de los lances de las redes de zooplancton. S=salida del sol, P=puesta de sol. Variaciones en el perfil del fondo marino se deben a cortos desplazamientos del buque durante el arrastre de redes

### **Biomasa, composición y abundancia del zooplancton**

Al analizar el comportamiento de la biomasa del zooplancton sobre las 500  $\mu\text{m}$  durante el período de muestreo, se observó que ésta varió nictimeralmente en ambas estaciones, mostrando fuertes fluctuaciones en el tiempo (Fig. 6). En el Fiordo Reloncaví, los 2 valores máximos de peso seco ( $>500 \text{ mg}\cdot 100\text{m}^{-3}$ ) se presentaron cercanos a la

medianoche del 6 y 7 de julio, mientras que los dos valores más bajos ( $<30 \text{ mg}\cdot 100\text{m}^{-3}$ ) coinciden con las horas cercanas al mediodía del 5 y 6 de julio, respectivamente. En el Golfo de Ancud el máximo valor de biomasa ( $>1100 \text{ mg}\cdot 100\text{m}^{-3}$ ) también se dio cercano a la medianoche del 14 de julio, mientras que los mínimos ( $<50 \text{ mg}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ) se dieron en las horas de máxima luz del 13 y 14 de julio.

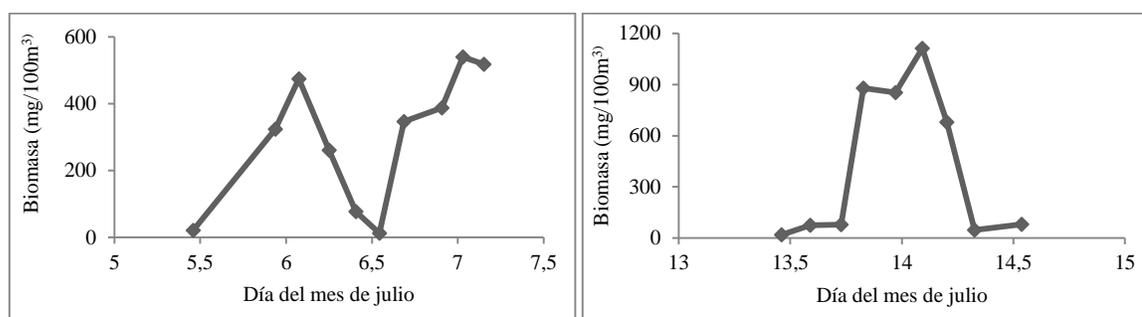


Figura 6: Variaciones en el peso seco de la fracción de tamaño sobre las  $500 \mu\text{m}$  de los muestreos de zooplancton obtenidos en el Fjordo Reloncaví (izquierda) y Golfo de Ancud (derecha)

Se identificaron y contabilizaron 11 grupos de zooplancteres: eufáusidos, misidáceos, copépodos, ostrácodos, larvas zoeas, quetognatos, sifonóforos, hidromedusas, anfípodos, crustáceos decápodos y poliquetos. En el Fjordo Reloncaví, el grupo más abundante del mesozooplancton fueron los crustáceos del orden Mysidacea (promedio= $20 \text{ individuos}\cdot 100\text{m}^{-3}$ ), mientras que el microzooplancton estuvo representado mayoritariamente por crustáceos de la Subclase Copepoda (promedio= $2200 \text{ individuos}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$ ). En el Golfo de Ancud el grupo más abundante del mesozooplancton lo constituyeron los crustáceos del Orden Euphausiacea (promedio= $39 \text{ individuos}\cdot 100\text{m}^{-3}$ ), mientras que en

el microzooplancton el taxón más abundante fueron los copépodos (promedio= 5800individuos·100 m<sup>-3</sup>).

Los eufáusidos, misidáceos, anfípodos, ostrácodos y copépodos presentaron variaciones nictimerales en su abundancia a lo largo del período muestreado en ambas estaciones (Fig. 7), ya que sus máximos valores de abundancia se dieron en las horas cercanas a la medianoche, mientras que los valores mínimos se dieron cerca del mediodía de los días muestreados. De hecho, para el caso de los eufáusidos, misidáceos y anfípodos la abundancia mínima correspondió a una ausencia total de individuos en algunos muestreos diurnos. Los misidáceos y ostrácodos presentaron abundancias mayores en el fiordo, mientras que los eufáusidos, anfípodos y copépodos fueron más abundantes en el golfo (Fig. 7).

### **Análisis multivariado**

El MDS para el factor “luz” en el Fiordo Reloncaví (stress=0,01) permitió visualizar un grupo de muestreos correspondiente a todos los lances de zooplancton realizados de noche, más un lance de día, correspondiente al lance más cercano a la puesta de sol, realizado a las 16:28 del día 6 de julio, mientras que los otros 3 lances de día forman un segundo grupo más disperso que el anterior (Fig. 8). Al analizar la relación entre la composición del zooplancton con el factor “luz”, se encontraron diferencias significativas entre el grupo “noche” versus el grupo “día” (ANOSIM, R=0,337, **P=0,03**). Es decir, la abundancia y composición del zooplancton obtenido de día fue significativamente distinta a la obtenida de noche. Al analizar el MDS obtenido para el factor “marea”, no se aprecia una separación evidente de los lances realizados en bajamar y en pleamar. Consistente con lo

anterior, el ANOSIM no arrojó diferencias significativas entre los muestreos realizados durante marea alta y marea baja (ANOSIM,  $R=-0,266$ ,  $P=0,98$ ).

Por otro lado, el MDS para el factor “luz” en el Golfo de Ancud también produjo dos grupos: uno concentrando los lances realizados durante el día más el lance de noche más cercano a la salida del sol, realizado a las 07:49 del 14 de julio, mientras el otro conjunto agrupa a los otro 4 lances realizados en horas nocturnas (Fig. 8). En esta estación también se encontraron diferencias significativas entre los muestreos diurnos y nocturnos (ANOSIM,  $R=0,475$ ,  **$P=0,04$** ). El MDS para el factor “marea” no mostró agrupaciones en los muestreos de acuerdo a la fase mareal en que fueron realizados, y tampoco existieron diferencias significativas de acuerdo al factor “marea” (ANOSIM,  $R=-0,149$ ,  $P=0,78$ ).

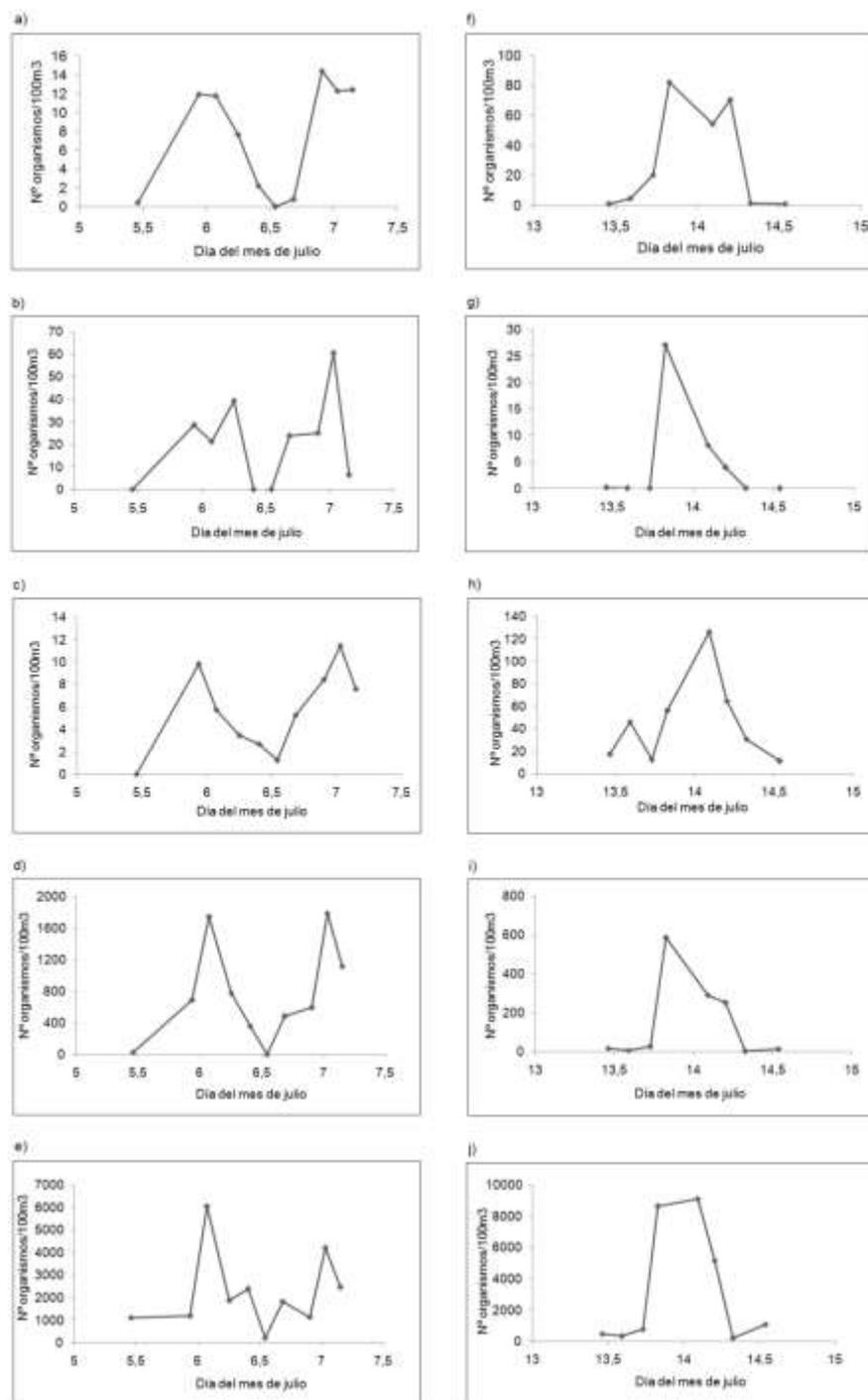


Figura 7: Variación en la abundancia de eufáusidos, misidáceos, anfípodos, ostrácodos y copépodos en Fiordo Reloncaví (a, b, c, d y e respectivamente) y Golfo de Ancud (f, g, h, i y j respectivamente)

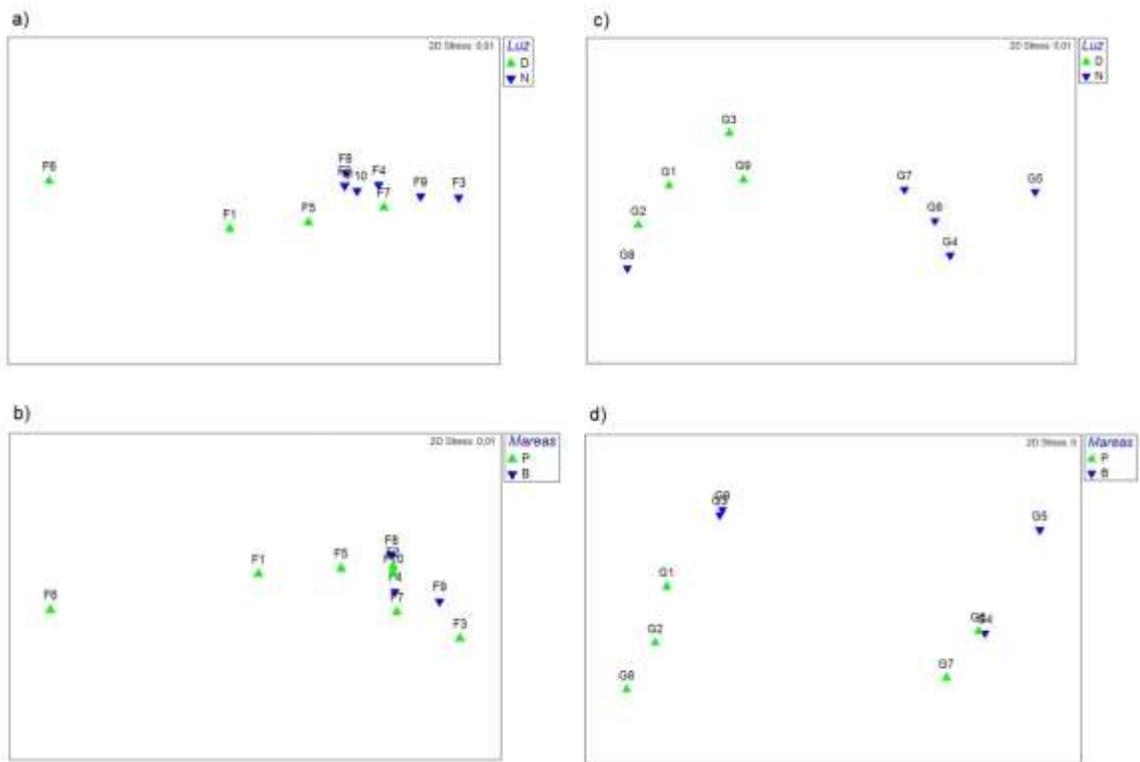


Figura 8: Escalamiento no métrico multidimensional de la abundancia del zooplancton, que muestra las agrupaciones de los muestreos en el Fierdo Reloncaví para el factor fotoperiodo (a) y mareas (b), y en el Golfo de Ancud para el factor fotoperiodo (c) y mareas (d). D: día, N: noche, P: pleamar, B: bajamar

## DISCUSIÓN

### **Dinámica oceanográfica**

El Agua Subantártica Modificada (ASM), producto de la mezcla entre el Agua Subantártica y los aportes de agua dulce de los ríos de la zona de fiordos y canales sur-australes, penetra por el Golfo de Corcovado hasta el Fiordo Reloncaví (González *et al.* 2010). En este fiordo, las aguas del Río Puelo, Cochamó y Petrohué descargadas al estuario generan una baja salinidad superficial (entre 0 y 10) que determina una estratificación en los primeros metros de la columna de agua marcada por una fuerte pycnoclina. En profundidad, la mezcla del agua dulce con el ASM da como resultado una salinidad cercana a 32 (González *et al.* 2010). Esta estructura en capas es el patrón típico descrito para la zona (León 2005, Carrasco & Silva 2010, González *et al.* 2010, Silva *et al.* 2013) y es explicado en un 98% por las aguas frías y dulces de origen cordillerano que desembocan en el fiordo por los ríos mencionados (León 2005). Lo anterior genera salinidades extremadamente bajas en este estuario, existiendo registro de salinidades de 0,4, atribuida a la expansión de la pluma del río Puelo debido a la marea baja en la hora del muestreo (Silva *et al.* 2013).

En cuanto a la temperatura, en el Fiordo Reloncaví se ha descrito una pluma superficial (primeros 50 m) con temperaturas rondando los 13° C en primavera, y entre 10 y 11°C en invierno. Bajo los 50 m la temperatura se mantiene más bien constante alrededor de los 11°C (Landaeta *et al.* 2009, Soto-Mardones *et al.* 2009, Carrasco & Silva 2010). En el Estuario Reloncaví suele generarse una termoclina débil (Silva *et al.* 2013), no obstante en este estudio la capa superficial mostró temperaturas de hasta 7°C, probablemente

generado por algún evento fluvial o pluvial puntual que generó un mayor aporte de agua dulce de baja temperatura al estuario, o bien por la reducida radiación solar (Carrasco & Silva 2010, Landaeta *et al.* 2010) y mezcla vertical (Landaeta *et al.* 2010) que se da en invierno en comparación con primavera o verano. Temperaturas mínimas de 8,7°C fueron reportadas por González *et al.* (2010) para julio de 2006 en la misma zona, no obstante no le atribuyeron causas a aquel fenómeno.

Diversos estudios realizados previamente en el Golfo de Ancud (Carrasco & Silva 2010, Bustos *et al.* 2008, Silva *et al.* 2013), describen una fuerte mezcla vertical en la columna de agua que se distingue por la debilidad de la haloclina y termoclina. Se ha descrito que la temperatura durante invierno fluctúa entre los 10,5 y 11°C, mientras que la salinidad se mantiene entre 32 y 32,5 °C (Carrasco & Silva 2010), valores que coinciden con lo encontrado en este periodo de muestreo. Esta mezcla vertical podría estar generándose por las fuertes corrientes de marea de la zona, las cuales pueden alcanzar 4,5 m s<sup>-1</sup> en el Canal Chacao, producto de la entrada de la marea al Golfo de Ancud (Lindeen 2012). Las corrientes generadas afectan la mezcla vertical en el golfo, lo cual potencia el contraste encontrado entre el fiordo altamente estratificado y el golfo mezclados, patrón que ha sido descrito previamente por Bustos *et al.* (2008), quienes encontraron que la frecuencia de Brunt-Väisälä en fiordos es 6 veces mayor que en el Golfo de Ancud.

### **La acústica como herramienta para el estudio del zooplancton**

El uso de la intensidad del eco como un estimador de la biomasa es ampliamente usado alrededor del mundo, especialmente desde que Flagg & Smith (1989) sentaron las bases para el uso del ADCP como un instrumento para describir la abundancia de

organismos, al correlacionar la intensidad del eco con la biomasa estimada con redes para zooplancton. No obstante, el uso del ADCP de una sola frecuencia sólo permite realizar análisis cualitativos del comportamiento del zooplancton (Rippeth & Simpson 1998), mientras que la multifrecuencia permite el análisis cuantitativo además de la identificación de los grupos del zooplancton que se encuentran en la capa de dispersión profunda (Martin *et al.* 1996, Lebourges-Dhaussy *et al.* 2009).

La intensidad de la señal de retorno depende de la fuerza de la señal transmitida, de la pérdida de energía por dispersión, de la atenuación de la señal, del área transversal de las partículas que reflejan la misma (Rippeth & Simpson 1998) y de la turbidez de la columna de agua (Zhu *et al.* 2000). Por otra parte, el tamaño de los organismos que son detectados por los haces de sonido depende de la frecuencia utilizada y de la longitud de onda producida por la misma. Así, si se utiliza una frecuencia de 150 kHz con una longitud de onda de 10 mm, se captarán organismos sobre los 0,5 cm los cuales serían en su mayoría eufáusidos, anfípodos y copépodos grandes (Roe & Griffiths 1993, Heywood 1996, Pinot & Jansá 2001, Salas de León *et al.* 2005). Esta relación es inversamente proporcional, de modo que los copépodos y organismos más pequeños, reflejan en ondas de frecuencia cercanas a los 200 kHz (Salas de León *et al.* 2005). Con este antecedente y considerando la frecuencia utilizada en este estudio se puede deducir que los haces de sonido rebotaron en aquellos animales sobre 1 cm, como los eufáusidos, anfípodos, misidáceos, y algunos carnívoros gelatinosos (sifonóforos, hidromedusas y quetognatos grandes).

Esta misma frecuencia (75 kHz) ha sido utilizada en el Golfo de Maine, Estado Unidos, para detectar los enjambres del eufáusido *Meganyctiphanes norvegica* (Stevick *et al.* 2008), por ser la frecuencia óptima de detección de este grupo en particular.

### **Migraciones verticales en fiordos**

Tanto la profundidad como el grosor de la CDP en el Fiordo Reloncaví variaron a escala diaria, evidenciándose un patrón de migración vertical nictimeral donde el zooplancton se mantiene agregado bajo los 80 m en el día, para luego dispersarse en la columna de agua llegando hasta los 40 m durante la noche. Estudios recientes (Valle-Levinson *et al.* 2014) han encontrado resultados similares al utilizar las anomalías de la intensidad del eco para representar las migraciones verticales zooplanctónicas en invierno en el Fiordo Reloncaví, demostrando que a medianoche los valores máximos de intensidad del eco se encontraban en los primeros 50 m, mientras que al mediodía los mismos valores se encontraban bajo los 60 m de profundidad. No obstante, la frecuencia del ADCP utilizado en aquella prospección fue de 307,7 kHz, de modo que son organismos de menor tamaño, probablemente ostrácodos y copépodos, los que componían las capas de dispersión de sonido, mientras que en este trabajo, la frecuencia utilizada (75 kHz) detectó organismos de mayor tamaño. Al incorporar los análisis de las muestras de red, Valle-Levinson *et al.* (2014) le atribuyeron las migraciones principalmente a los eufáusidos *Euphausia vallentini* y *Nematoscelis megalops*, y al crustáceo mesopelágico *Sergestes articus*, no obstante, estos organismos reflejan haces de sonido de frecuencias mayores, por lo que no sería correcto asumir que son los constituyentes de la CDP.

El comportamiento nictimeral de la capa de dispersión profunda se ha documentado en diversos lugares. En 2000, Zhu *et al.* describieron que en Bahía Beppu, Japón, la CDP se profundizaba durante el amanecer, y se hacía más somera al anochecer, sobre la termoclina, en los primeros 50 m de la columna de agua, dado que la bahía era altamente estratificada en temperatura y salinidad. Por otro lado, el uso de un ADCP de multifrecuencia en una ensenada de Islas Orcas, Estados Unidos, ha permitido describir el mismo comportamiento nictimeral de la CDP (Kringel *et al.* 2003).

En el Golfo de Ancud la intensidad del eco no evidenció un patrón nictimeral marcado, a pesar de que la biomasa total del zooplancton y la abundancia de algunos taxa sí manifestaron variaciones nictimerales. Probablemente existe uno o varios factores que dispersan el zooplancton, generándose una CDP débil y por lo tanto valores menores de intensidad del eco en comparación con el Fiordo Reloncaví. Uno de estos factores podría ser la fuerte corriente de marea que se genera en la zona (Lindeen 2012). Estas mismas corrientes mareales podrían generar una mayor mezcla turbulenta del plancton y las partículas suspendidas, aumentando la turbidez de la columna de agua, y potenciando la absorción del sonido por las partículas en suspensión (Zhu *et al.* 2000), afectando en la intensidad de la señal de retorno.

### **Zooplancton de los canales sur-australes y su comportamiento migratorio**

La biomasa zooplanctónica fue mínima en las horas de máxima luz, para luego comenzar a aumentar hasta alcanzar su máximo en la noche, particularmente a la medianoche. Los eufáusidos, anfípodos, misidáceos, ostrácodos y copépodos presentaron valores altos de abundancia en las horas cercanas a la medianoche, y valores bajos en las

horas cercanas al mediodía, de modo que podrían ser los grupos responsables de la variación temporal nictimeral de la biomasa descrita.

Dado que los eufáusidos y copépodos son los principales representantes del zooplancton de prácticamente todos los ecosistemas marinos (Palma & Silva 2004), la mayor parte del conocimiento sobre migraciones verticales se centra en estos dos grupos, siendo muy escasa la información para otros taxa del zooplancton. Es por esto que la evidencia obtenida sobre las migraciones verticales de anfípodos, misidáceos, y ostrácodos constituye información novedosa para la zona norte de los fiordos sur-australes chilenos, y para Chile en general.

El comportamiento migratorio de los copépodos no sigue un patrón general. A diferencia de lo encontrado en este estudio, González *et al.* (2010) no encontraron evidencia de migración vertical de los copépodos calanoideos en los primeros 50 m de la columna de agua en el Fiordo Reloncaví. Lo mismo ocurrió en un estudio realizado en el Mar de Skagerrak (pertenece a Dinamarca, Noruega y Suecia), sistema oceánico con características estuarinas, donde las abundancias de todos los copépodos encontrados eran mayores en estaciones cálidas, fuertemente estratificadas, versus estaciones con aguas frías, con mayor mezcla vertical, sin existir patrones de migración vertical nictimeral (Maar *et al.* 2004). Por otra parte, en el sistema de fiordos noruegos Sandsfjord se evidenció que los copépodos se agregan en torno a la picnoclina en las áreas altamente estratificadas, migrando a las aguas más superficiales cuando la estratificación se debilitaba (Nielsen & Andersen 2002). Sin embargo, también existe evidencia de migraciones verticales nictimerales de diversos copépodos en fiordos noruegos con características sub-árticas,

fuertemente estratificados en temperatura y salinidad (Cottier *et al.* 2006). Guglielmo *et al.* (2011) notaron diferencias nictimerales en la abundancia de algunas especies de copépodos en el Estrecho de Magallanes, remarcando que el patrón migratorio puede cambiar en función de la especie y del estado de desarrollo.

El comportamiento migratorio de los eufáusidos ha sido ampliamente descrito en aguas oceánicas, donde su migración suele seguir el patrón nictimeral, encontrándose en los primeros 50 m de la columna de agua en la noche, y alcanzando los 200 m de profundidad en el día (Perissinotto & McQuaid 1992, Pakhomov & Froneman 2002). Para la zona sur de los fiordos y canales chilenos también se han descrito patrones de migración nictimeral en este grupo (Hamame & Antezana 2010, Guglielmo *et al.* 2011), reportándose que durante la noche la biomasa máxima del eufáusido *E. vallentini* se concentraba en los primeros 40 m de la columna de agua, mientras que durante el día, el máximo de abundancia ocurría entre los 120 y 180 m. Valle-Levinson *et al.* (2014) también encontraron variaciones nictimerales en la abundancia de eufáusidos en el Fiordo Reloncaví, específicamente de *E. vallentini* y *N. megalops*, lo cual concuerda con lo obtenido en este estudio.

Para los otros 3 taxa que reportaron variaciones nictimerales en su abundancia existe poca información sobre su distribución y abundancia en los fiordos y canales sur-australes. Estudios en el Estrecho de Magallanes sobre el ostrácodo *Discoconchoecia elegans* han evidenciado que durante la noche se agregan bajo los 80 m de profundidad, mientras que en el día se distribuyen en toda la columna de agua, no obstante, su abundancia es siempre más alta a mayor profundidad (Guglielmo *et al.* 2011). Un estudio realizado en un fiordo estratificado de Noruega evidenció que las mayores abundancias de ostrácodos durante el

día ocurrían entre los 300 y 400 m, mientras que de noche la abundancia máxima se daba a entre los 200 y 300 m; en los primeros 120 m de la columna de agua no se cuantificaron ostrácodos a ninguna hora del día (Baliño & Aksnes 1993).

Aunque la información sobre migraciones verticales de anfípodos es escasa, algunos autores consideran que pueden ser un importante componente de la capa de dispersión profunda (Roe & Griffiths 1993, Heywood 1996), hipótesis que ha sido comprobada por Cottier *et al.* (2006) al identificarlo como uno de los taxa constituyentes de la CDP, evidenciando migraciones verticales de anfípodos hipéridos. También se ha comprobado que algunos anfípodos de agua dulce migran nictimeralmente incluso en ausencia de depredadores o de estratificación termal (Blinn *et al.* 1988), no obstante, hasta ahora no se había documentado tal comportamiento en aguas chilenas.

Los misidáceos por su parte presentan migraciones nictimerales que están controladas principalmente por la intensidad lumínica del medio (Gal *et al.* 1999), pero que se ven fuertemente afectadas por factores como la temperatura y la interacción depredador-presa (Boscarino *et al.* 2007).

### **Sobre el origen de las migraciones verticales**

El estudio de las migraciones verticales del zooplancton comenzó en la década de 1910, cuando se creía que los organismos nadaban hacia las profundidades escapando de la nociva radiación ultravioleta (Moore 1912, Williamson *et al.* 2011), hipótesis del fototropismo negativo que sigue vigente (Rhode *et al.* 2001, Rose *et al.* 2012). Desde ese entonces diversos estudios se han dedicado a entender el origen de las migraciones

verticales del zooplancton, generando múltiples factores como posibles causales. En general, estos factores pueden ser exógenos, o bien un ritmo endógeno asociado a algún factor que controla el reloj biológico (Welch & Forward 2001, Williamson *et al.* 2011)

En cuanto a los factores exógenos, existen diversas hipótesis. Históricamente se le ha atribuido la causa de las migraciones a la radiación solar y la incidencia de la luz en la columna de agua (Rhode *et al.* 2001), no obstante se ha demostrado que esta hipótesis es válida solo en algunas especies (Forward 1988, Rippeth & Simpson 1998) dado que otras son fototácticas, o no responden al estímulo de la luz (Williamson *et al.* 2011). Por otro lado, se ha relacionado la migración de estadios post-larvales de algunos crustáceos a las mareas semidiurnas, de modo que la posición en la columna de agua es regulada en función de los ciclos mareales, la salinidad y turbulencia de la columna de agua, utilizando este mecanismo migratorio como transporte selectivo (Welch & Forward 2001). La depredación se ha descrito como una de las principales forzantes que controlan las migraciones verticales del zooplancton al comprobarse que los zooplancteres son capaces de detectar químicamente a sus depredadores (Lass & Spaak 2003). Ramos-Jiliberto *et al.* (2004) propusieron que la migración vertical de 2 poblaciones de cladóceros y una de copépodos de un lago monomítico chileno era una respuesta conductual a la depredación, concluyendo que los depredadores vertebrados inducen la migración vertical nictimeral, mientras que los depredadores invertebrados suelen inducir la migración inversa. Sin embargo, la hipótesis de la depredación no ha logrado explicar por qué el zooplancton migra aún en lugares sin depredadores (Rhode *et al.* 2001). La disponibilidad de alimento también es un factor que puede controlar la migración de algunos zooplancteres, dado que

cuando el alimento es escaso, el zooplancton tiende a mantenerse en superficie, mientras que cuando es abundante, el rango de distribución en la columna de agua aumenta (Huntley & Brooks 1982, Dagg 1985).

Valle-Levinson *et al.* (2014) identificaron la incidencia lumínica como la causa principal de las migraciones nictimerales del zooplancton en el Fiordo Reloncaví al evidenciar que en julio, cuando el fotoperíodo era menor, las agregaciones superficiales del zooplancton en las horas nocturnas duraban más que en los meses de primavera. Estos mismos autores descartaron la influencia de las forzantes mareales en la migración vertical, ya que los ascensos y descensos de los organismos ocurrían independientes de la variabilidad de las corrientes de marea.

En este estudio las condiciones oceanográficas de las estaciones muestreadas se mantuvieron constantes a lo largo del período en que se tomaron las muestras de red, por lo que se descarta que los cambios en abundancia y composición zooplanctónica se deban a estas variables abióticas. Como la mayoría de los cambios abruptos de abundancia, es decir, ascensos desde abundancias mínimas a variaciones máximas y viceversa, ocurrieron en las horas cercanas a la puesta o salida de sol, es probable que el patrón migratorio se deba a un ritmo endógeno relacionado con el fotoperíodo. Además, los análisis estadísticos demostraron que la composición y abundancia del zooplancton capturado durante el día es significativamente distinta a la del zooplancton capturado de noche, de modo que se comprueba que la intensidad de la luz influye en la composición y abundancia del zooplancton.

Por otro lado, a pesar de que sí se aprecia la señal de marea tanto en el fiordo como en el golfo, no se observó un efecto de las fases mareales sobre la composición, abundancia o biomasa zooplanctónica, de modo que se descartan las mareas como posible factor incidente en las migraciones verticales del zooplancton en la zona y periodo de estudio.

La contundente evidencia existente sobre migraciones verticales indica que dentro de un mismo grupo taxonómico, o en una misma área geográfica, pueden haber distintos patrones migratorios, de modo que las migraciones verticales del zooplancton son un fenómeno altamente complejo, que puede estar influenciado por múltiples factores.

## CONCLUSIONES

El Fiordo Reloncaví y el Golfo de Ancud son sistemas muy distintos en cuanto a su dinámica oceanográfica, no obstante el mismo patrón de distribución vertical se obtuvo en ambos lugares: la biomasa zooplanctónica obtenida durante los muestreos de día fue baja, mientras que durante la noche la biomasa aumentaba hasta en 3 órdenes de magnitud. Este claro patrón nictimeral, junto con el comportamiento de la intensidad del eco, mostraron que la luz es el factor principal que gatilla los movimientos ascendentes y descendentes del zooplancton.

No se observó un efecto de las mareas sobre la biomasa zooplanctónica ni sobre la intensidad del eco, por lo que el zooplancton de invierno migra nictimeralmente en los sitios de estudio, independiente de las fases mareales.

## LITERATURA CITADA

**Baliño BM & DL Aksnes. 1993.** Winter distribution and migration of the sound scattering layers, zooplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. *Marine Ecology Progress Series* 102: 35-50.

**Blinn D, N Grossnickle & B Dehdashti. 1988.** Diel vertical migration of a pelagic amphipod in the absence of fish predation. *Hydrobiologia* 160(2): 165-171.

**Boscarino BT, LG Rudstam, S Mata, G Gal, OE Johannsson & EL Mills. 2007.** The effects of temperature and predator-prey interactions on the migration behavior and vertical distribution of *Mysis relicta*. *Limnology and Oceanography* 52(4): 1599-1613.

**Bozzano R, E Fanelli, S Pensieri, P Picco & ME Schiano. 2013.** Temporal variations of zooplankton biomass in the Ligurian Sea inferred from long time series of ADCP data. *Ocean Science Discussion* 10: 1367-1404.

**Bustos CA, MF Landaeta & F Balbontín. 2008.** Efectos ambientales sobre la variabilidad espacial del ictioplancton de Chile austral durante noviembre de 2005. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 205-219.

**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.

**Carrasco C & N Silva. 2010.** Comparación de las características oceanográficas físicas y químicas presentes en la zona de Puerto Montt a la Boca del Guafo entre el

invierno y la primavera de 2004 y entre las primaveras de 1995 y 2004. *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(2): 17-44.

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

**Cisewski B, VH 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* 57: 78-94.

**Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

**Cottier F, G Tarling, A Wold & S Falk-Petersen. 2006.** Unsynchronized and synchronized vertical migration of zooplankton in a high arctic fjord. *Limnology and Oceanography* 51(6): 2586-2599.

**Dagg MJ. 1985.** The effects of food limitation on diel migratory behavior in marine zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21: 247-255.

**De los Ríos P, R Rivera & JJ Morrone. 2010.** Calanoids (Crustacea: Copepoda) reported for Chilean inland waters. *Boletín de Biodiversidad de Chile* 3: 9-23.

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

**Forward RB. 1988.** Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behavior. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review* 26: 361-393.

**Gal G, ER Loew, LG Rudstam & AM Mohammadian. 1999.** Light and diel vertical migration: spectral sensitivity and light avoidance by *Mysis relicta*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 311-322.

**González HE, MJ Calderón, L Castro, A Clement, LA Cuevas, G Daneri, JL Iriarte, L Lizárraga, R Matínez, E Menschel, N Silva, C Carrasco, C Valenzuela, CA 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.

**Guglielmo L, R Minutoli, A Bergamasco, A Granata, G Zagami & T Antezana. 2011.** Short-term changes in zooplankton community in Paso Ancho basin (Strait of Magellan): functional trophic structure and diel vertical migration. Polar Biology 34: 1301-1317.

**Hamame M & T Antezana. 2010.** Vertical migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. Deep-Sea Research II 57: 642-651.

**Hays GC. 2003.** A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. Hydrobiologia 503: 163-170.

**Heywood KJ. 1996.** Diel vertical migration of zooplankton in the northeast Atlantic. Journal of Plankton Research 18(2): 163-184.

**Huntley M & ER Brooks. 1982.** Effects of age and food availability on diel vertical migrations in *Calanus pacificus*. Marine Biology 71: 23-31.

**Kringel K, PA Jumars & Dv Holliday. 2003.** A shallow scattering layer: high-resolution acoustic analysis of nocturnal vertical migration from the seabed. *Limnology and Oceanography* 48(3): 1223-1234.

**Lalli CM & TR Parsons. 1997.** *Biological Oceanography: an introduction*, 314 pp. Butterworth-Heinemann, China.

**Landaeta MF, MI Muñoz & L Castro. 2009.** Variabilidad estacional y a pequeña escala en la distribución vertical del ictioplancton en un fiordo estratificado del sur de Chile. *Revista Ciencia y Tecnología del Mar* 32(2): 27-42.

**Lass S & P Spaak. 2003.** Chemically induced anti-predator defenses in plankton: A review. *Hidrobiologia* 491: 221-239.

**Lebourges-Dhaussy A, J Coetzee, L Hutchings, G Roudaut & C Nieuwenhuys. 2009.** Zooplankton spatial distribution along the South African coast studied by multifrequency acoustics, and its relationships with environmental parameters and anchovy distribution. *ICES Journal of Marine Science* 66: 1055–1062.

**León J. 2005.** Influencia del caudal del río Puelo sobre la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto en el Estuario de Reloncaví, Llanquihue, Chile. Tesis de Magíster en Recursos Hídricos, 74 pp. Universidad Austral de Chile, Valdivia.

**Lindeen N. 2012.** Hydrodynamic modelling of tidal currents at Chacao Channel for a preliminary energy resource assessment. Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias de la Ingeniería, Pontificia Universidad Católica, Santiago , 157 pp.

**Maar M, TG Nielsen, S Gooding, K Tønnesson, P Tiselius, S Zervoudaki, E Christou, A Sell & K Richardson. 2004.** Trophodynamic function of copepods, appendicularians and protozooplankton in the late summer zooplankton community in the Skagerrak. *Marine Biology* 144: 917-933.

**Martin LV, TK Stanton, PH Wiebe & JF Lynch. 1996.** Acoustic classification of zooplankton. *ICES Journal of Marine Science* 53: 217-224.

**Moore AR. 1912.** Concerning negative phototropism in *Daphnia pulex*. *Journal of Experimental Zoology* 13(4): 573-575.

**Nielsen TG & CM Andersen. 2002.** Plankton community structure and production along a freshwater-influenced Norwegian fjord system. *Marine Biology* 141: 707-724.

**Pakhomov EA & PW Froneman. 1999.** Macroplankton/micronekton dynamics in the vicinity of the Prince Edwards Islands (Southern Ocean). *Marine Biology* 134: 501-515.

**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.

**Perissinotto R & CD McQuaid. 1992.** Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronekton advected to a southern ocean archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 80: 15-27.

**Pinot JM & J Jansá. 2001.** Time variability of acoustic backscatter from zooplankton in the Ibiza Channel (western Mediterranean). *Deep-Sea Research* 48(1): 1651-1670.

**Ramos-Jiliberto R, JL Carvajal, M Carter & LR Zúñiga. 2004.** Diel vertical migration patterns of three zooplankton populations in a Chilean lake. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 29-41.

**Rhode SC, M Pawlowski & R Tollrian. 2001.** The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* 412(6842): 69-72.

**Rippeth TM & JH Simpson. 1998.** Diurnal signals in vertical motions on the Hebridean Shelf. *Limnology and Oceanography* 43(7): 1690-1696.

**Roe HSJ & G Griffiths. 1993.** Biological information from an Acoustic Doppler Current Profiler. *Marine Biology* 115: 339-346.

**Rose K, C Williamson, J Fischer, S Connelly, M Olson, A Tucker & D Noe. 2012.** The role of ultraviolet radiation and fish in regulating the vertical distribution of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 57(6): 1867-1876.

**Salas de León DA, MA 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.

**Sievers HA & N Silva. 2006.** Masas de agua y circulación en los canales y fiordos australes. En: Silva N (ed). Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a Cabo de Hornos, Comité Oceanográfico Nacional, 6 pp.

**Silva N, P Reinoso & G Arancibia. 2013.** Distribución vertical de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes, en la sección Estero Reloncaví a Boca del Guafo. En: Taller de Resultados Preliminares CIMAR-Fiordos 17, pp. 25-34.

**Soto-Mardones L, J Letelier, S Salinas, E Pinillas & JP Belmar. 2009.** Análisis de parámetros oceanográficos y atmosféricos del Seno de Reloncaví. *Gayana* 73(1): 141-155.

**Stevick PT, LS Incze, SC Kraus, S Rosen, M Wolff & A Baukus. 2008.** Trophic relationships and oceanography on and around a small offshore bank. *Marine Ecology Progress Series* 3653: 15-28.

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

**Van Haren & TJ Compton. 2013.** Diel vertical migration in deep sea plankton is finely tuned to latitudinal and seasonal day length. *PLoS ONE* doi:10.1371/journal.pone.0064435.

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

**Welch JM & RB Forward. 2001.** Flood tide transport of blue crab, *Callinectes sapidus*, postlarvae: behavioral responses to salinity and turbulence. *Marine biology* 139: 911-918.

**Williamson CF, JM Fischer, SM Bollens, EP Overholt & JK Breckenridge. 2011.** Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography* 56(5): 1603-1623.

**Zhu X, Y Takasugi, M Nagao & E Hashimoto. 2000.** Diurnal cycle of sound scatterers and measurements of turbidity using ADCP in Beppu Bay. *Journal of Oceanography* 56: 559-565.